

## **1. Роль книги Дарвина «Происхождение видов» в развитии науки.**

Основная роль не в том, что Дарвин открыл эволюцию - о ней многие говорили и до него - а в том, что предложил простой и понятный механизм эволюции (никаких стремных флюидов Ламарка и т.д.), строя логику на 4 неоспоримых фактах:

- 1) единство формы и функции (идея от Кювье)
- 2) Все виды организмов изменчивы
- 3) Геометрическая прогрессия размножения
- 4) Ограниченность природных ресурсов.

Из 1 и 2 следует вывод о наличии изменчивости признаков по выполняемым функциям

Из 3 и 4 следует вывод о наличии конкуренции - борьбы за существование

Борьба за существование + изменчивость по функциям свидетельствуют о наличие естественного отбора (выживание наиболее приспособленных)

В итоге, объединяя естественный отбор и длительность существования Земли (уже тогда было понятно, что это не менее сотен миллионов лет) Дарвин приходит к выводу о существовании эволюции (заодно объясняя ее механизм).

## **2. Минимальный набор условий для эволюции «по Дарвину» (какими свойствами должны обладать объекты, чтобы эволюционировать на основе дарвиновского механизма?)**

Объекты, способные эволюционировать - репликаторы - должны обладать условиями:

1. Способность к размножению (объект должен тем или иным способом обеспечивать производство собственных копий)
2. Изменчивость (копии не должны быть абсолютно идентичны)
3. Наследственность- репликатор должен передавать своим копиям (потомкам) не только «общеродовые», но и свои индивидуальные, уникальные черты. Именно это называют «наследственностью». Иными словами, изменчивость должна быть хотя бы отчасти наследственной.
4. некоторые из наследственных различий должны влиять на приспособленность (= эффективность размножения) Для жизни, искусственно созданной каким-нибудь разумным существом, хватило бы первого пункта. Для жизни, способной к саморазвитию, нужны все 4.

## **3. В чем связь между структурой ДНК и дарвиновской эволюцией (почему Ф.Крик назвал расшифровку структуры ДНК «раскрытием главной тайны жизни»?)**

ДНК обладает свойствами репликатора . Такая структура показала как:

- 1) ДНК может воспроизводиться (за счет принципа комплементарности)
- 2) Сохраняется уникальная последовательность нуклеотидов - наследственность
- 3) Обладает изменчивостью (различные мутации)
- 4) Кодировать признаки (по-разному влияющие на приспособленность)

Таким образом, ДНК - идеальный пример репликатора по Дарвину.

#### **4. Как влияет численность популяции на соотношение роли отбора и дрейфа в эволюции?**

При сравнительно малых размерах популяции все большую силу приобретает дрейф генов (случайное закрепление или вылетание гена), т.к. даже “плохой” ген может случайно довольно быстро распространиться во всей небольшой популяции. А “хороший” ген в свою очередь может вылететь. Дрейф генов - чисто стохастический процесс! Частные случаи-следствия дрейфа генов - эффект бутылочного горлышка (резкое падение численности популяции) и эффект основателя (отщепление небольшой группы от популяции). В итоге зачастую не сохраняются изначальные частоты генов.

#### **5. Вредные, нейтральные и полезные мутации: их соотношение, эволюционная роль, действие отбора на них.**

Чаще всего происходят вредные мутации (“Принцип А.Карениной”: все счастливые семьи похожи друг на друга, все несчастные - несчастны по своему), в идеально подогнанной системе легко что-то сломать. А вообще, полезные мутации подразумевают под собой некие выгоды в приспособленности, а, как мы знаем, абстрактная приспособленность не имеет смысла, иначе как в конкретных условиях. Например, серповидноклеточная анемия (при такой мутации меняется конфигурация эритроцита, а в месте с ней и его способность к переносу кислорода и углекислого газа - в обычных условиях однозначно вредная мутация, но в регионах, где проказничает малярийный плазмодий выгодно иметь такую мутацию, так как плазмодий не может его сожрать - полезная мутация). Нейтральные мутации (не влияющие на приспособленность) - либо не проявляются в фенотипе, либо не влияют на приспособленность - случаются довольно часто (есть даже т.н. нейтральная теория Кимуры, которая основывается на том, что подавляющая часть мутаций (>90%) является нейтральной).

Вредные имеют больше шансов отсеяться, полезные - закрепиться, нейтральные, внезапно, нейтральны, хотя могут создавать потенциал для дальнейшей эволюции, проявляясь комплексно (пример, вкратце: бактерии научились жрать цитрат - вначале были нейтральные мутации - одна регулировала поступление цитрата в клетку, другая - его утилизацию, в итоге, объединившись стали весьма полезны).

#### **6. Является ли ненулевой темп мутагенеза лишь следствием невозможности абсолютно точной репликации и репарации или он может поддерживаться отбором?**

- 1) Чем точнее система репликации - тем она и дороже (по энергетическим затратам). Идеал, скорее всего, недостижим.
- 2) Условия среды меняются, следовательно, под них необходимо подстраиваться - выгодно быть изменчивым!. (Пр: вирус полиомиелита в норме мутирует 1,9 раз за репликацию, лекарство усиливало этот темп, убивая вирус, пока не закрепился немутулирующий штамм, но он не мог проникать в мозг в отсутствие лекарства и был абсолютно нерезистентен ко всем другим лекарствам)

#### **7. В чем ошибочность принципа «один ген – один признак»?**

- 1) Эпистаз (гены влияют на работу др.друга)
- 2) Влияние факторов среды
- 3) Гены влияют не на сам признак, а на его развитие в отогенезе
- 4) Неистребимая схоластика (велика доля СЛУЧАЙНОСТИ в развитии, т.к. невозможно на 100% точно отрегулировать работу гена)

Таким образом, в природе никогда не наблюдается соотношения 1 ген - 1 признак. Бывают только плейотропность - 1 ген влияет на много признаков, и бывает мультигенность - признак формируется многими генами.

## 8. Молекулярно-генетические доказательства эволюции.

- биохимическое единство жизни (общий генетический код) и возможность определения степени родства при построении филогенетических деревьев
- сходство не только в кодирующих последовательностях, но и некодирующих, “незначимых”, областях генетического кода
- схожесть путей метаболизма в клетках всех организмов (10 этапов гликолиза у всех эукариот и большинства прокариот)
- АТФ как универсальный переносчик энергии
- 23 хромосомы человека, 2ая - результат слияния двух хромосом (у всех человекообразных обезьян 24 хромосомы)
- эндогенные ретровирусы - следы вирусных инфекций (общая ретровирусная вставка у семейства кошачьих)
- присутствие одинаковых псевдогенов в одних и тех же областях генома у видов, сравнительно недавно произошедших от общего предка

## 9. Чем объясняется кажущаяся «избыточность» многих биосистем?

Кажущаяся «избыточность» многих биосистем на самом деле является средством повышения помехоустойчивости. Т.е. казалось бы много генов - лишние. Можно обойтись и без них, сделать пути проще.

- 1) Пр: удаление 4000 из 6000 генов дрожжей им никак не вредит, а 5000 из 6000 лишь слегка снизит жизнеспособность. Но! На нестандартных средах растут только дрожжи с полным геномом. → “Лишние” гены включаются в экстр.условиях.
- 2) Сложную генную сеть разрушить куда сложнее (искусственно упростили генную сеть, отвечающую за формирование кишечника нематоды → произошла хаотизация)

При уменьшении избыточности генома по логике должна увеличиваться доля вредных мутаций (так как способов сломать белок много больше, чем способов улучшить), в то время как в нормальной биосистеме большая часть мутаций будет приходиться на “избыточные” гены, тем самым не ухудшая общую приспособленность организма..

## 10. Примеры адаптаций, повышающих помехоустойчивость онтогенезов и организмов.

- 1) Прочные покровы, оболочка: может развиваться, например, для защиты от высыхания, но будет автоматически защищать и от многого другого.
- 2) Белки, устойчивые к перепадам температуры, автоматически оказываются также и устойчивыми к мутациям.

### **11. Может ли отбор на повышение помехоустойчивости приводить к росту эволюционной пластичности?**

Да, т.к. это способствует накоплению нейтральных мутаций, поначалу не проявляющих себя, но способных однажды дать эффект все разом. Помехоустойчивость способствует накоплению нейтральной наследственной изменчивости, в том числе так называемой «скрытой» изменчивости. Накопленная изменчивость делает организмы «эволюционно пластичными», то есть способными быстро приспосабливаться к новым условиям.

- Выход из строя механизмов поддержания помехоустойчивости может привести к взрывообразному росту видимой изменчивости.

### **12. Сходство и различие естественного и искусственного отбора.**

Отбирающий фактор - усл окр. среды/ человек

Результаты- многообр. видов, их приспособленность к среде обитания/многообразие сортов раст. и пород жив-х и их приспособленность к нуждам человека.

Продолжительность - тысячелетия/ 10 лет = время выведения сорта или породы

Место действия-природные экосистемы/ науч.исслед.инс-ты, фермы, селекционные станции

Формы отбора- движущий,стабилизирующий/ массовый и индивидуальный

### **13. Какие эволюционные закономерности выявлены в долгосрочных эволюционных экспериментах на микроорганизмах?**

- 1) На ранних этапах могут закрепиться мутаторы, т.к. увеличивают долю полезных мутаций.
- 2) Развитие эволюционного новшества (питание цитратом) шло в три этапа: 1- потенцирование (закрепление мутации, позволяющей поглощать цитрат в случае, если тот стане доступен), 2- актуализация (мутация обеспечивающая транспорт цитрата. Дупликация затронула ген белка, который транспортировал цитрат через мембрану. В норме он был под анаэробным промотором, а мутация поместила его под аэробный), 3-усовершенствование - ряд мутаций, усиливающих выгоду.
- 3) Даже через 50000 поколений рост приспособленности не выходит на плато, что объясняется: 1.Эпистазом (многие мутации для “пользы” сначала должны

накопиться в комплексе с другими) 2. Тем, что слабополезные мутации закрепляются куда медленнее

#### **14. В чем причина фиксации «мутаторов» в долгосрочном эволюционном эксперименте Ленски?**

Поначалу (первые 26000 поколений) в эксперименте шло линейное накопление полезных мутаций), затем скорость резко возрасла за счет появления мутатора. Аллель мутатора усиливает вероятность новой полезной мутации, таким образом вместе с ней закрепляется и ген мутатора. Если он не порождает новых полезных мутаций, то и не закрепляется.

#### **15. Как влияет эпистаз на направленность (канализированность) эволюции?**

“Проходимость” ландшафта приспособленности зависит от эпистаза.

Если эпистаза нет, то полезность мутаций не зависит от контекста (от того, какие мутации зафиксировались раньше). В этом случае ландшафт – легкопроходимый. Всё равно, с какой стороны и по какой траектории взбираться на данный пик. Итог предсказуем, путь – нет

При сильном эпистазе мутации, закрепившиеся ранее, влияют на полезность последующих. В этом случае ландшафт – труднопроходимый, а пути эволюции в значительной мере предопределены.

Пр: для приобретения устойчивости к антибиотику бактерии нужно 5 мутаций. Теоретически этого можно достигнуть при помощи 120 путей, но за счет эпистаза 102 из них невозможны, а наиболее вероятные всего 2 из 120!

#### **16. В каком смысле мутации «случайны»? Какие факты указывают на неабсолютность постулата о полной случайности всех мутаций?**

Оказалось, что в ходе эволюции у разных организмов появился целый арсенал средств, позволяющих частично контролировать и направлять мутационный процесс.

- 1) Возможный контроль частоты мутирования (у бактерий);
- 2) Создание новых генов путем комбинирования «заготовок» (в иммунной системе позвоночных) VDJ - рекомбинация. Гены антител формируются в В-лимфоцитах путем вырезания участков из геномной ДНК. Процесс напоминает альтернативный сплайсинг, но идет на уровне ДНК, а не РНК. + для точной подгонки антитела специальный фермент мутатор усиливает мутагенез в варибельной области гена антитела. Т.е. сама по себе мутация случайна, но ее время и область строго определены.
- 3) Целенаправленное изменение генов (конверсия генов – замена одних вариантов данного гена на другие) – у паразитов (средство борьбы с иммунной системой); Чтобы защититься от иммунной системы, многие паразиты (бактерии, грибы) время от времени изменяют гены своих поверхностных белков. Для этого используются неработающие «запасные копии» этих генов (псевдогены), немного различающиеся. Участок копии вставляется вместо соответствующего участка рабочего гена (gene conversion).
- 4) Контролируемая перестройка генома на основе РНК-матриц у инфузорий; Геном микронуклеуса в нерабочем состоянии (фрагменты генов перепутаны). Конъюгация: геном макронуклеуса разрушается и формируется заново. Гены «распутываются» по

РНК-матрицам. Важная часть наследственной информации (о последовательности фрагментов генов) передается молекулами РНК

- 5) Метилирование ДНК как потенциальное средство регуляции мутагенеза (Метилированные цитозины становятся «горячими мутационными точками»: они склонны самопроизвольно превращаться в тимины (Т). Поскольку метилирование – регулируемый процесс, получается, что клетка в принципе могла бы регулировать вероятность мутирования в определенных точках своего генома еще и таким способом);
- 6) Природная генная инженерия (*Agrobacterium*); вирусы; мобильные генетические элементы. (Суть в том, что, например, вирусы встраиваются ровно туда, куда нужно, а агробактериум трансформирует геном хозяина в своих целях)

## 17. Центральная догма молекулярной биологии и ее ограничения.

Днк→ РНК→ белок +репликация только для ДНК

Сейчас: Днк ↔ РНК↔ белок т.е. открыты в дополнение обратная транскрипция (у ретровирусов), репликация РНК и (ВОЗМОЖНО, т.е. еще не найдено, но всякое может быть) - обратная трансляция.

## 18. Возможно ли наследование приобретенных признаков («ламарковское» наследование?)

Существует т.н. “эффект Болдуина” - видимое наследование приобретенных признаков (Казалось бы, по Ламарку) +речь обычно идет о поведении. Схема такая: изменение условий- изменение направленности отбора-прижизненное изменение поведения путем обучения- изменение направленности отбора-закрепление мутаций, оптимизирующих новое поведение и способность обучаться ему).

Пр: Обезьяна научилась прятаться от хищника на дереве (в геноме никаких изменений нет), тогда и ее потомство будет залезать на деревья. На самом деле, не смотря на то, что это выглядит как лamarковское наследование, оно таки Дарвиновское: потомство оставляет генотип с предрасположенностью к такому поведению.

Наследования приобретенных свойств в лamarковском понимании быть не может, однако бывает:

- 1) Ненаследственная передача признака следующему поколению путем передачи временно заблокированных путем метилирования генов, цитоплазматического наследования (передача какого-либо индуктора с цитоплазмой матери/материнской клетки)
- 2) Генетическая ассимиляция морфозов при длительном воздействии фактора, рождающего морфоз

## 19. Примеры адаптаций, основанных на изменении белок-кодирующих генов.

- 1) Окраска оленьей мыши. Иммется 2 морфы - со светлой и темной (имеют такую окраску в норме) окраской. Светлая окраска хомячков определяется

доминантной мутацией в гене агути. Ключевая мутация, в результате которой звери приобрели свою окраску, находится в одном из 20 полиморфных сайтов (участков гена, которые не у всех особей одинаковые) и состоит в выпадении 3 нуклеотидов, кодирующих серин. Ген Agouti потерял 3 а.к. и теперь его белок Agouti заставляет меланоциты синтезировать феомеланин вместо эумеланина → светлая окраска. Показано, что мутация произошла как адаптация на появление Песчаных Холмов с их светлым грунтом после отхождения ледника. Это пример “выметания посредством отбора”, или selective sweep. Эта “метла” работает в участках, где полиморфизм резко снижен, в таких участках нет не только значимых, но и синонимичных различий. В середине такого участка обычно сидит какая-то полезная мутация, которая возникла недавно у какой-то особи и быстро распространилась под действием положительного отбора. До появления этой мутации уровень полиморфизма на этом участке был такой же, как на остальных. Но отбор автоматически распространяет вместе с новой полезной мутацией и ее окружение- то есть как будто все варианты кроме этого “выметаются”.

- 2) Мухи одного из видов дрозофил могут жить только на конкретном виде кактуса т.к. в их ферменте, проводящем синтез экдизона из холистерола или лактостерола произошла замена 5 консервативных а.к. так, что синтез может идти только из лактостерола, который содержится ТОЛЬКО в этом кактусе (из ближайших растений) → мухи стали “кактусозависимы”. Изначально мутации, видимо, были полезными.

## **20. Примеры адаптаций, основанных на изменениях регуляторных областей генов.**

Пр: сложное расположение 16 пятнышек и особых теней на крыльях дрозофил. Появление пятнышка происходит под действием гена yellow, но распределение областей экспрессии гена отличается особой сложностью -почему он работает в одних местах и не работает в других? Отсеквенировали фрагмент с этим геном и стали каждый кусочек по очереди присоединять к гену зеленого флуоресцирующего белка и вставлять это в геном мухи и смотреть где вырабатывается светящийся белок. Нашли регуляторный участок, который заставляет присоединенный к нему ген включаться в 16 точках крыла. Элемент, определяющий распределение областей экспрессии yellow по крылу назвали vein spot- пятна на жилках и еще один который за тени отвечает- intervein shade (тени между жилками).

Пр2: цихлиды, отличающиеся по пищевым адаптациям и морфологии (строение челюстей) имеют мутации в регуляторных областях генов.

## **21. Амплификация генов и ее эволюционная роль. Неофункционализация, субфункционализация, уход от адаптивного конфликта.**

При удвоении гена может произойти следующее:

1. Потеря копии гена при возникновении в нем мутаций
2. Разделение функций копий:

Это происходит путем неофункционализации (мутация в копии → у него новая функция, Пр: антифризисы нототениевых рыб произошли в р-те дупликации и неофункционализации гена трипсिनогена) или субфункционализации.

Субфункционализации: копии отличаются по функциям друг от друга, но в сумме их функции не отличаются от предковых

Уход от адаптивного конфликта. Если у гена изначально было две различных функции, работающих при разных оптимумах.

Бессмысленное усложнение. Если у гена было две функции, с которыми он отлично справлялся и так, а в результате копирования каждая из копий потеряла одну из функций → гена стало 2 (Пр: регуляция гена Arg *S.cerevisiae*)

IAD (инновация → амплификация → дивергенция) (Пр Эксперимент на сальмонеллах с удаленным trpF (синтез триптофана. Похожий этап в синтезе гистидина – hisA). Выращивая сальмонелл в среде без триптофана, обнаружили бактерий с мутацией в hisA. В рез-те hisA приобрел сп-ть выполнять функцию trpF (с низкой эффективностью). Исходная ф-ция hisA пострадала. Всё же мутанты приобрели способность к медленному росту в среде, не содержащей ни триптофана, ни гистидина. - ИННОВАЦИЯ в сценарии IAD. Неск. линий этих бактерий выращивали в среде без триптофана и гистидина. Мутантный hisA обе функции выполнял плохо: поначалу бактерии росли медленно. Через неск. сотен поколений скорость размножения во многих линиях увеличилась за счет АМПЛИФИКАЦИИ гена. В нек. линиях – до 20 копий hisA. В рез-те обе аминокислоты стали синтезироваться быстрее. За 3000 поколений в боль-стве линий – ферменты-«специалисты». Часто это сопровождалось потерей «лишних» копий. Неожиданный рез-т: в нек. линиях – фермент-«генералист», хорошо справляющийся с обеими функциями одновременно

**22. Эволюционная роль мобильных генетических элементов: мусорная ДНК или источник полезных новшеств?**



Транспозоны (как и вирусы) изначально возникают как «эгоистичные репликаторы», геномные паразиты.

- Закон жизни: как только где-то возникает что-то похожее на кооперацию, сотрудничество, взаимопомощь – в такой системе немедленно заводятся паразиты.
- Геном – это содружество репликаторов (генов), помогающих друг другу размножаться. В нем не могли не завестись паразиты – гены, пользующиеся услугами других генов для своего размножения, но ничего не дающие взамен.

Под действием отбора отношения паразита с хозяйским геномом могут развиваться по одному из двух путей: антагонистическому («гонка вооружений») или кооперативному («молекулярное одомашнивание»). Широко распространено и то, и другое.

- Для «одомашнивания» нужно, чтобы в генетическом паразите произошла случайная мутация, из-за которой он (или какой-то его фрагмент) стал бы чем-то полезен хозяину.
- Два примера одомашнивания транспозаз «с сохранением профессии»: 1) Белок RAG1, осуществляющий VDJ-рекомбинацию – «одомашненная» транспозаза, чей ген некогда был частью ДНК-транспозона 2) Белки, осуществляющие геномную перестройку в МАК-геноме инфузорий – тоже прирученные транспозазы.

Еще примеры:

- 1) Ряд белков вирусного происхождения работает в плаценте (функции: 1) слияние клеток, 2) защита эмбриона от иммунной системы матери, 3) защита эмбриона от вирусов).
- 2) Многие МГЭ «по совместительству» служат генами маленьких регуляторных РНК (piRNA). Эти РНК используются клеткой, чтобы контролировать активность самих МГЭ, но не только. Они могут выполнять и другие регуляторные функции: например, своевременно уничтожать некоторые материнские мРНК в развивающемся эмбрионе.
- 3) Значительная часть (>16%) консервативных регуляторных элементов (промоторов, энхансеров), уникальных для геномов плацентарных – это бывшие фрагменты МГЭ
- 4) Теломеразы (восстанавливают кончики хромосом, укорачивающиеся после каждого деления) – произошли от обратных транскриптаз Теломер.

### 23. Эволюционная роль симбиоза. Симбиогенез.

Симбиогенез - это когда при помощи симбиоза возникает принципиально новый организм. Имеет огромную эволюционную роль, что видно на примерах:

- 1) Архебактерия + бактерия = возникновение эукариот
- 2) Гетеротрофная эукариота + цианобактерия = фотосинтезирующая эукариота (водоросли)

- 3) Водоросли + микориза (грибы, актиномицеты, ризобактерии) = сосудистые растения → освоение суши.
- 4) Животные + одноклеточные эукариоты, бактерии, грибы = растительноядные животные
- 5) Симбиоз с S-бактериями = вестиментиферы
- 6) гриб+водоросли = лишайник
- 7) азотфиксирующие симбиозы- растение+микроорганизм= переводить азот из атмосферы или захороненной в почве органики в доступную для растений форму (аммоний,  $\text{NH}_4$ )

**24. В чьих «интересах» может работать отбор? Взгляд на эволюцию с позиций «пользы» для вида, группы, особи, гена.**

Эволюцию можно рассматривать на разных уровнях: групповом, организменном (индивидуальном), генетическом.

• Нужно различать «пользу» для группы (то, что помогает группе побеждать в конкуренции с другими группами), особи (то, что помогает особи побеждать в конкуренции с другими особями) и аллеля (то, что помогает данному аллелю побеждать в конкуренции с другими аллелями). Об интересах группы «заботится» групповой отбор, об интересах особи – индивидуальный отбор, об интересах аллеля – отбор на уровне аллелей.

Возможны 4 ситуации:

- 1) +интересы группы, +интересы особи, +интересы аллеля - Так появляется большинство адаптаций. Пр: Защитная окраска
- 2) +группа, - особь, +аллель → альтруизм. Пр: забота о родственниках
- 3) -группа, +особь, + аллель → эгоизм, вредный для группы Пр: инфантицид у львов (не совсем корректно, т.к. он повышает гетерозиготность таким образом)
- 4) -группа, -особь, +аллель → “эгоистичный ген” Пр: tr- у прокариот, гаплотип t мышей

Мыши: у мышей есть комплекс генов (гаплотип t) такой, что в сперматогенезе гетерозиготных самцов вместо распределение 50/50 получается почти 100% несущих аллель гаплотипа т.к. он обездвиживает сперматозоиды, не несущие его (те, что несут, имеют “противоядие” от обездвиживания).

Ситуации, где не учитываются интересы аллеля в биологической эволюции быть НЕ МОЖЕТ.

**25. Примеры «внутригеномных конфликтов» и «эгоистичных генов». Может ли отбор поддержать развитие признаков, вредных для вида (группы)?**

Может поддерживать, главное чтобы были “полезны” для гена.

Пример (если признак вреден для группы, но полезен для особи и гена) - инфантицид у львов.

Пример ( “-” группа, “-” особь, “+” ген) - “эгоистичные гены” “tr-”, нарушители мейоза, МГЭ, вирусы. Всё, что противоречит “интересам генов” отмечается, если это не новый тип наследственности (негенетической).

Пример “эгоистичных генов”: гаплотип *t* у мышей. “Смещение передаваемого соотношения» (transmission ratio distortion, TRD; meiotic drive) - эгоистичный аллель манипулирует процессом распределения генов по гаметам, чтобы попасть в большее их число. Гаплотип *t* – комплекс генов на 17-й хромосоме. Еще пример: homing endonucleases В-хромосомы “Внутригеномный конфликт” - Интенсивный ГПГ – эволюционно нестабильный признак! Он не может зафиксироваться из-за «суицидального эффекта» генов, влияющих на частоту ГПГ. *tr-* ведёт себя как “эгоистичный ген”, а *tr+* “полезен” для группы.

## 26. Горизонтальный перенос генов, его формы и эволюционная роль (у прокариот, протистов, многоклеточных).

- 1) конъюгация («целенаправленная» передача ДНК одним организмом другому). Однонаправленная! Донор активен, реципиент пассивен.
- 2) трансформация (захват клеткой «чужой» ДНК из внешней среды). Тоже однонаправленная! Донор пассивен, реципиент активен.
- 3) трансдукция (перенос в составе вирусов, МГЭ). Тоже однонаправленная. Донор и реципиент пассивны, активен только переносчик – вирус, «эгоистичный репликатор».
- 4) Вероятность ГПГ повышается в симбиотических и паразитарных системах при физическом контакте клеток.
- 5) Иногда происходит «случайное» включение чужих генов в ходе репарации разрывов ДНК, особенно при нарушении целостности мембраны (через разрывы мембраны может попасть чужая ДНК)
- 6) У эукариот главным механизмом перекомбинирования геномов является половой процесс (слияние гамет + редукционное деление, кроссинговер). Взаимный, двусторонний обмен; оба участника одновременно являются и донорами, и реципиентами. ← НЕ ГПГ, ПРОСТО ПОХОЖЕ.

Эволюционная роль: (важно понимать, что так или иначе, это происходит ОЧЕНЬ редко. Просто мы видим только накопившиеся удачные результаты)

Прокариоты: 80% всех генов так или иначе были получены путем ГПГ. Все крупные клады архей появились в р-те массового заимствования генов путем ГПГ

Одноклеточные эукариоты: тоже встречается, но реже. У диатомей достигает 5-6% (в частности, за счет очень “беспорядочного” захвата пластид)

Многоклеточные эукариоты: происходит еще реже, но происходит.

Пр: ферменты фитопатогенных нематод для растворения КС растений “позаимствованы” у бактерий.

Пр2: гены растения-хозяина и растения-паразита (Раффлезия и лиана Тетрастигма)

Пр3: *Wolbachia* - внутриклеточная бактерия, живущая в клетках членистоногих и нематод, передается с цитоплазмой матери → манипулирует развитием хозяина в своих целях (андроцид, стимул партеногенеза, искусственное превращение самцов в самок, гибель потомства незараженных самок и зараженного самца, польза зараженной самке)

## **27. Внутри- и межвидовой горизонтальный перенос генов, различие их эволюционных последствий.**

Удачные неродственные переносы могут иметь важные последствия, но они слишком редки, чтобы создать давление отбора, достаточное для сохранения способности к ним (Пр: *Elysia chloritica*, *Tetrastigma*, etc.).

Е.о. не может поддерживать вредный признак (склонность к заимствованию чужих генов) ради такого «журавля в небе», как шанс один раз в 300 000 лет приобрести что-то полезное.

Адаптивный смысл ГПГ кроется, конечно, в близкородственных переносах. Неродственные – побочный эффект.

У бактерий и одноклеточных эукариот удачные заимствования у неродственных форм происходят среднем примерно 1-5 раз за миллион лет (в одной эволюционной линии). Неудачные переносы происходят (и отсеиваются отбором) на много порядков чаще.

Пр (родственного) - на бактериях *Vibrio* показано, что существует нечто вроде внутривидового генома. + отбор идет именно на геном.

## **28. Половое размножение, его эволюционная роль.**

- 1) Увеличивает дисперсию приспособленности + делает обратимой утрату удачных генотипов, т.к. гены циркулируют в генофонде
- 2) Фиксируются все полезные мутации (эфф.Фмшера-Меллера, см.в.30)

## **29. Влияние полового размножения на накопление мутационного груза. Храповик Мёллера.**

В бесполой популяции отбор может отбраковывать только целые геномы, но не отдельные гены. Если у бесполого организма возникает вредная мутация, его потомки уже не могут от нее избавиться. «Родовое проклятие».

В бесполой популяции случайная гибель особи с наименьшим числом вредных мутаций – необратимая потеря («храповик повернулся»). Т.к. нельзя, не смешивая гены разных особей, сделать из плохих геномов геном получше. Поэтому при определенных условиях в бесполой популяции будет идти неуклонное накопление вредных мутаций.

Бесполое организмы не могут позволить себе иметь много полезных генов (отсюда – вынужденная простота строения). Бесполое организмы не могут себе позволить иметь

маленькие популяции (и крупные размеры), малое число потомков (т.к. только очень эффективный очищающий отбор может их спасти)

При п.р. (или регулярном родственном ГПГ в сочетании с гомологичной рекомбинацией) индивидуальные геномы постоянно перемешиваются, а новые формируются из фрагментов. Благодаря рекомбинации из «отягощенных» геномов генерируются менее отягощенные. Утрата самой неотягощенной особи – обратима. Гены отбираются по отдельности, а не целыми геномами.

• Генофонд популяции – особая новая сущность, которой нет у бесполок организмов.

### **30. Влияние полового размножения на накопление полезных мутаций. Клональная интерференция и эффект Фишера-Мёллера.**

«Эффект Фишера – Мёллера». Половое размножение способствует более быстрому накоплению полезных мутаций. Если в бесполой популяции возникает несколько полезных мутаций, потомки удачных мутантов конкурируют и вытесняют друг друга («клональная интерференция»).

В итоге зафиксирована только одна мутация – самая полезная, а остальные будут вытеснены.

В популяции, способной к сексу, полезные мутации объединятся в одном геноме. Зафиксируются все.

### **31. Экспериментальные подтверждения эволюционной роли полового размножения.**

Пр1: Эксперимент на *C.elegans*. Взяли 3 искусственных популяции: 1) “Дикий тип”, т.е. самцы и гермафродиты, 2) Мутанты-гермафродиты с облигатным самооплодотворением (почти бесполое популяция) 3) Мутанты со 100% перекрестным оплодотворением. Повысили мутагенез в 4 раза и стали смотреть.

- 1) На 50 поколении - вырождение всех линий, кроме облигатно перекрестных + увеличение доли амфимиксиса в “диком” типе. → помогает противостоять вредным мутациям
- 2) Добавили еще условий: теперь чтобы добраться до еды, им приходилось преодолеть область с патогенными бактериями. За 40 поколений те, что с амфимиксисом приспособились лучше всего, перекрестные худо-бедно + увеличили долю амфимиксиса, самооплодотворители никак не приспособились.

Из модели Фишера-Мёллера вытекает, что чем больше популяция, и чем интенсивнее в ней ГПГ/амфимиксис, тем больше эффект (экспериментально показано на популяциях *Chlamidomonas* разной величины).

### **32. Концепция эволюционно-стабильной стратегии. Какие биологические факты можно объяснить с ее помощью?**

ЭСС является переработанным, и эволюционно "стабильным" вариантом равновесия Нэша. Будучи принятой большинством членов популяции, ЭСС не может быть заменена на другую стратегию таким естественным механизмом как мутация.

Идея о том, что отбор идет не на “благо вида”, а на его “эволюционную стабильность”.

### 1. Анизогамия

- 1) Представим себе популяцию, где все особи производят одинаковые (средние по размеру) гаметы. Будет ли такое состояние эволюционно стабильным?
- 2) Возможно, не будет, т.к. открываются прекрасные возможности для «жюльничества»: производства большего количества мелких гамет (причем число гамет можно увеличить многократно, а запас пит. в-в в зиготе все равно не сократится более чем вдвое).
- 3) Засилье мелких гамет --> остальным придется к этому приспособливаться, т.е. станет выгодно быть крупнее. К тому же и мелким гаметам будет выгодно искать партнера покрупнее.
- 4) В итоге в популяции окажутся гаметы среднего размера.

### 2. Соотношение полов 1:1

Для вида выгодно большее количество самок при меньшем количестве самцов (ок. 4:1). В таком случае репродуктивный успех самцов вчетверо больше, и рано или поздно закрепится мутация, увеличивающая их количество → все “скатится” к соотношению 1:1.

### 3. Раздельнополость

Вроде бы выгоден гермафродитизм т.к. потомство останется после любой встречи двух любых особей, но это не стабильно т.к. перекрестно оплодотворяющему гермафродиту репродуктивно выгоднее быть самцом (продукция “дешевых” половых продуктов, никакой траты на яйцеклетку, а потомков больше) → конкуренция за эту роль и закрепление мутаций, позволяющих проявить свою “мужественность” → развитие мужского пола → особям без таких адаптаций больше не выгодно производить мужские половые продукты вовсе → женский пол.

## 33. Почему соотношение самцов и самок у большинства видов близко к 1:1? В каких ситуациях можно ожидать отклонений от равного соотношения полов?

Это эволюционно стабильно (Для вида выгодно большее количество самок при меньшем количестве самцов (ок. 4:1). В таком случае репродуктивный успех самцов вчетверо больше, и рано или поздно закрепится мутация, увеличивающая их количество → все “скатится” к соотношению 1:1.).

Исключение:

- 1) если родительский вклад в сыновей и дочерей различен .
- 2) При панмиксии с высокой вероятностью имбридинга (Пр:самка паутиного клеща живет на одном листе и откладывает на нем же яйца. Самцов в ее потомстве будет ровно столько, чтобы хватило оплодотворить всех сестер. В случае, если у самца есть выбор не скрещиваться с сестрами, соотношение вернется к 1:1)

### 34. Принципы Бейтмана и «конфликт полов».

- 1) Вариабельность и репродуктивный успех у самцов(М) больше, чем у самок(Ж)
- 2) Дисперсия числа половых партнёров у самцов выше, чем у самок
- 3) у самцов есть положительная корреляция между числом половых партнеров и числом потомков, а у самок нет. Короче: самцы от спаривания в репродуктивном выигрыше, а самки нет., тк самцы вкладывают меньше ресурсов(потрахаля и убежал), а самки вынашивают потомство, потом его выращивают. Жуть. + сперматозоиды меньше и дешевле в производстве, чем ЯК
- 4) максимизировать число партнёров-самцов, а самкам выбирать мужика с наилучшими генами

Конфликт полов:

- 1) факторы, влияющие на репродуктивный успех М и Ж различны, что порождает конфликт интересов между полами - конфликт потому, что то, что хорошо для одного пола, плохо для другого
  - 2) Ж производит мало яйцеклеток, значит оставит мало потомства, а М наоборот.
  - 3) М выгодно спариваться с большим количеством Ж, вкладывая наименьшее кол-во ресурсов в каждую связь.
  - 4) Ж выгодно выбрать себе наилучшего М и получить от него ресурсы для потомства
- Конфликт полов - метафора, обозначающая ситуацию, когда адаптации, повышающие приспособленность одного пола, понижает приспособленность другого.

### 35. Что такое фишеровское «убегание», индикаторы приспособленности, принцип гандикапа?

Возможность взрывообразной согласованной эволюции произвольного признака и “моды” на этот признак среди особей противоположного пола. Сама мода на признак делает его адаптивно выгодным. А полезность признака делает адаптивно выгодным моду на него. У многих животных признаки, привлекающие партнера произвольны(не имеют приспособительного характера) => “убегание”.

Индикаторы приспособленности

- 1)Ж выгодно выбирать М по признакам, говорящим о хорошем здоровье, а значит - о качественных генах
- 2)Значит в большинстве случаев фишеровское “убегание” подхватывает не случайные признаки, а индикаторы приспособленности(универсальные: размер, сила, чистая кожа, гладкий мех итд)

Принцип гандикапа:

Если признак, привлекающий Ж, охотится М слишком дешево, скоро все М приобретут этот признак и выбирать по нему будет бессмысленно.

Индикаторы приспособленности под действием убегания становятся обременительными, так что слабый М не может их имитировать. ТЕ произвольный признак превращается в индикатор приспособленности.

Обременительные индикаторы более эволюционно стабильны, чем дешевые.

### 36. Как соотносится направленность полового отбора и «обычного» естественного отбора?

ЕО по признаку создает предпосылки для развития соответствующих брачных предпочтений.(тк если признак выгоден, то выгодно и партнера с этим признаком выбрать). В таком случае ПО должен усиливать действие ЕО, что должно ускорять адаптивную эволюцию и видообразование. (Опыты с *Cyrtodiopsis*. В длинностебельковых линиях Ж

выбирают М с наибольшим расстоянием между глазами, а в короткостебельковых - с наименьшим).

Противоположное действие ЕО и ПО.

Пруд с хищниками: М приобрели маскирующую окраску под действием избирательного выедания.

Пруд без хищников: Под действием ПО М начали приобретать пеструю окраску.

Итак, если Ж выбирают М не по произвольным критериям, а по индикаторам приспособленности, то тем самым Ж ускоряют адаптивную эволюцию.

М с пониженной приспособленностью не только имеют меньше шансов выжить, но и становятся менее привлекательными для Ж.

Даже небольшие различия в приспособленности, едва заметные для ЕО, могут стать решающими, когда дело доходит до конкуренции между М в попытке очаровать Ж.

### **37. Стратегии выбора половых партнеров: выбор «наилучших генов», «подходящих генов», оптимальный аутбридинг.**

В общем случае задача формулируется шире: нужно выбрать партнера, наиболее подходящего именно для данной (осуществляющей выбор) особи; не "наилучший" вообще генотип, а наиболее комплементарный.

“Оптимальный аутбридинг”. Самец может быть самым сильным и рогатым, но если он приходится самке родным братом (или, наоборот, представителем сильно отличающейся популяции, другого подвида и т.п.), то выбирать его возможно, не самая хорошая идея. (инбредная депрессия, аутбредная депрессия).

Выбор «хорошо сочетающихся генов» ( выбор с оглядкой на себя, в т.ч. выбор партнеров, похожих на выбирающего по какимто признакам может способствовать симпатрическому видообразованию. • В экспериментах способность избирательно скрещиваться с себе подобными (эндогамия) может возникать очень быстро — ) всего за десяток поколений — в ходе интенсивного отбора в стрессовых условиях.

Возможно, при формировании брачной пары животные тестируют потенциальных партнеров на степень генетической/биохимической близости при помощи систем различения своих и чужих, включая иммунную. У позвоночных ключевую роль в выборе «хорошо сочетающихся» генов играют белки главного комплекса гистосовместимости ( Major Histocompatibility Complex) ( это часть иммунной системы, необходимая для борьбы с вирусами и раковыми клетками, которая по совместительству отвечает еще и за индивидуальный запах особи).

### **38. Предполагаемые сценарии и этапы абиогинеза.**



Абиогенез - происхождение живого из неживого естественным путем.

Сценарии:

- 1) Вёлер - синтез мочевины
- 2) углеводороды, спирты, липиды
- 3) Бутлеров - синтез сахаров из формальдегида.

Этапы:

- 1) 13,7 млрд.л.н. - Большой Взрыв
- 2) через 400 тысяч лет - атомы( водород, гелий)
- 3) через 1 млрд лет - звёзды первого поколения, галактики. В недрах звезд - синтез элементов( C, N, O)
- 4) Взрывы сверхновых - синтез тяжелых элементов и рассеивание их в пространстве
- 5) Через 3 млрд лет - звезды 2 поколения
- 6) 4,6 млрд лет - наша Солнечная система.
- 7) Синтез органики в протопланетных облаках звезд второго поколения.

### **39. В каких естественных обстановках возможен абиогенный синтез простой органики?**

- 1) В протопланетном облаке из H<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, CO. Катализаторы - твердые частицы, содержащие Fe, Ni, Si. Органику находят в метеоритах!
- 2) В атмосфере древней Земли и вулканических газах под действием электрических разрядов(молний). Смеси H<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, CO, NH<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>S, HCN.
- 3) В гидротермальных источниках из CO и HCN. Катализаторы - Fe, Ni.  
Основной продукт - гидро и аминокислоты.  
Миллер - аминокислоты (H<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, CO, NH<sub>3</sub>)  
Хуон оро добавил в смесь HCN и получил аденин.  
Без углекислого газа синтез легко, с ним - нужен восстановитель.
- 4) Абиогенный фотосинтез на поверхности частиц сульфида при наличии УФ.

### **40. Почему РНК – лучший кандидат на роль «первой молекулы жизни», чем ДНК и белки?**

РНК может выполнить две функции живых организмов:

- 1) хранение, размножение, передача наследственной информации
- 2) активная работа по синтезу молекул, построению и поддержанию всех структур организма.

Белки не хранят информацию, а только делают работу, ДНК только хранит информацию, а РНК может делать и то, и другое.

### **41. Теория РНК-мира: успехи и нерешенные проблемы.**

Абиогенный синтез нуклеотидов

Азотистые основания и рибоза могут синтезироваться из простейшей органики.

НО! 1) Объединяться вместе, чтобы организовать рибонуклеотид они не хотят. (А и Г синтезируются, а Ц и У - нет)

- 2) трудно получить рибозу и “правильные” азотистые основания в достаточном количестве.

### **42. Что появилось раньше – репликация ДНК или трансляция (белковый синтез)?**

43) Глобальная геохронологическая шкала, ее основные подразделения.

- Шкала относительного времени, к которой мы привели любые сохранившиеся ископаемые осадочные породы

У шкалы 2 смысла:

1) геологический - масштабы пород, совокупности трехмер геологических тел

2) хронологический - отрезки времени, периоды истории

Поэтому подразделения шкалы имеют 2 // ряда названий.

- Тетраподы появились в фаминском веке

- Остатки первых тетрапод - у фаминского яруса.

Золотой стандарт - утверждена международной стратиграфической комиссией японская точка в итальянском (стригонитском) геологическом разрезе, соответв. нижней границе яруса геохронол. шкалы

Хронология: Эра (Фанерозой)  
 (ранний, средний, поздний) Эра (палеозой, мезозой, кайнозой)  
 Период  
 Эпоха  
 Век  
 Время

Геология: Эоценовая  
 (нижний, средний, верхний) Эратема (группа мезозой системы (юра, мел, палеоген, неоген, четвертичный)  
 эра (Верхняя юра: киммерий, оксфорд, киммерий, титон)  
 ярус (Верхняя, нижняя, средняя юра)  
 зона (cardioseras cordatum)

Зона - по радиовозрасту и ископаемому

Разделение на:

Фанерозой / Докембрий - наличие или отсутствие в соответствующих осадочных породах ископаемых остатков организмов, или же твердый скелет.

Катархей - не известно осадочных пород, нет гидросферы

Венз: Время появления бесклеточных многоклеточных животных

Докембрий  
 Катархей  
 Архей  
 Протерозой  
 Венз  
 Фанерозой

Фанерозой:	
Эра	Период
Кайнозой	четвертичный ф (антропоген) Неоген, Н Палеоген, Р
Мезозой, МЗ	Мел, К Юра, J
Палеозой, РЗ	Палеозой, Т Пермь, Р Карбон, С Девон, Д Силур, S Ордовик, О

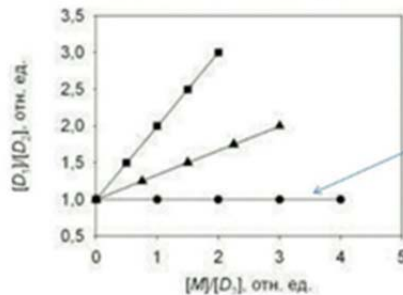
"Кайнозой отдельной считать нежелательно по Либра. Пы, Юрик мал, подотряд кембрийского, а то..."

Эон	Эра
Фанерозой	Кайнозой Мезозой Палеозой
Протерозой	палео-, нео-
Архей	эо-, палео-, мезо-, н-
Катархей	

Х  
 бы  
 ло?  
 То  
 да  
 исп  
 оль  
 зу  
 ют  
 мет  
 од  
 изо  
 хро  
 н.  
 Он  
 осн  
 ова  
 н  
 на  
 том  
 ,  
 что  
 в  
 раз  
 ны  
 х  
 час  
 тях  
 нов

образовавшейся магматической породы химический и элементный состав разный, но соотношение изотопов каждого элемента одинаковое

## Метод изохрон

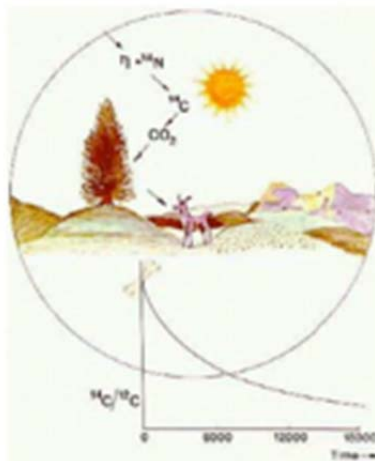


В разных частях только что застывшего расплава (в разных минералах) элементный состав может быть разным ( $M/D2 \neq \text{const}$ ), но изотопный состав, как правило, одинаков ( $D1/D2 = \text{const}$ ).

- Три нуклида: **M** (материнский, радиоактивный), **D1** (дочерний, радиогенный) и **D2** (нерадиогенный изотоп того же элемента, что и D1).
- Берут несколько образцов породы, различающихся содержанием M.
- Измеряют концентрации M, D1, D2. Строят график зависимости  $[D1]/[D2]$  от  $[M]/[D2]$ .
- При отсутствии выноса и привноса нуклидов такой график является прямой линией — *изохроной*. Ее наклон показывает возраст породы.

*Круги* - только что извернувшаяся порода, *треугольники* - порода возрастом в 0,5 периода полураспада M, *квадраты* — порода возрастом в 1 период полураспада M.

## Радиоуглеродное датирование



- $^{14}\text{N} + n \rightarrow ^{14}\text{C} + p$  (нейтроны космич. лучей)
- Отношение  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  в живых организмах такое же, как в атмосфере (ок.  $10^{-12}$ )
- После смерти организма приток углерода в него прекращается (система становится замкнутой), и начинается неуклонное экспоненциальное снижение соотношения  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  (уменьшается вдвое каждые 5730 лет).
- Проблемы: колебания уровня  $^{14}\text{C}$  в атмосфере, загрязнение образцов «посторонним» углеродом. То и другое — решаемо.

### 47. Теория тектоники литосферных плит.

Альфред Вегенер (1880-1930) - теория дрейфа континентов. 1912. Аргументы: 1) сходство очертаний, 2) геологическое сходство, 3) сходство ископаемых.

Литосфера (кора + верхняя мантия) состоит из литосферных плит. Под литосферой горячая и вязкая астеносфера, в которой происходит конвекция. Токи мантийного вещества двигают л. плиты со скор. от неск. мм до 15 см в год.

### 44. Методы датирования горных пород: относительные и абсолютные.

Горные породы делятся на магматические, осадочные и метаморфические. Датирование бывает относительное (что было раньше, что позже) и абсолютное (возраст в годах). Методы относительного датирования основном для осадочных пород, абсолютного для магматических.

**45. Биостратиграфия и руководящие ископаемые. Какими свойствами должна обладать группа ископаемых организмов, чтобы ее можно было использовать в качестве руководящей?**

Стратиграфия — наука, изучающая последовательность слоев земной коры Принцип суперпозиции (Николай Стенон, 1669): нижние слои образовались раньше верхних (в 1988 году Н.С. причислен Католической церковью к лику блаженных)

Два этапа: 1) расчленение (описание слоев) и 2) геологическая корреляция (установление соответствия между слоями в разных районах).

Руководящие ископаемые организмы, дающие самые надежные относительные датировки. Требования к руководящим формам: 1) широкое распространение, 2) массовость, 3) хорошая сохраняемость, 4) быстрая эволюция (недолгий интервал существования), 5) желательна также встречаемость в отложениях разных типов (поэтому планктонные животные лучше бентосных, споры и пыльца листьев и корни).

Примеры руководящих ископаемых • споры и пыльца растений, мелкие планктонные организмы (фораминиферы, радиолярии, кокколитофориды), массовые планктонные и бентосные животные с твердым скелетом (трилобиты, аммониты, конодонты, рхеоциаты, двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы и др.)

Это относительная геохронология

**46. Радиометрическое датирование горных пород и ископаемых.**

Абсолютная геохронология: радиометрическое датирование.

1) в новообразовавшейся магматической породе: изначально не было продуктов распада данного изотопа их было); 2) ( или известно, сколько если изотоп и продукты его распада не вымывались, не улетучивались и не внедрялись извне, то можно точно определить возраст породы, измерив соотношение масс изотопа и его продуктов.

А если продукты распада данного изотопа были в породе изначально, и мы не знаем, сколько и

Механизм движения литосферных плит – конвекционные токи в астеносфере.

Три типа границ между плитами: 1. двигаются друг относительно друга в горизонтальном направлении, 2. расходятся (срединноокеанические хребты), 3. сходятся, формируя: а) зону субдукции (океаническая кора погружается под «наезжающий» на нее материк), б) горные хребты складки коры

**48. Магматические и осадочные породы континентальной коры имеют возраст от архейского до кайнозойского. Однако самые древние породы океанической коры имеют всего лишь раннемезозойский возраст. Почему в океанической коре нет более древних пород?**

На дне океана нет древних пород! Новые породы все время формируются в районе срединно-океанических хребтов и расползаются от них (в отличие от континентальных пород, более древних)

**49. Какие биотические и абиотические факторы влияют на содержание CO<sub>2</sub> в атмосфере?**

Поступление.

1) Вулканизм. При дегазации магмы выделяется много CO<sub>2</sub>. Запасы углерода в мантии пополняются за счет субдукции.

2) Окисление органики гетеротрофами (дыхание:  $\text{C}_{\text{орг}} + \text{O}_2 = \text{CO}_2$ ). Дополнительный фактор парникового эффекта: метаногенез, в том числе в кишечнике травоядных.

Изъятие.

1) Выветривание. Континентальная кора в основном состоит из базальтов, в которых много силиката кальция. Силикат кальция реагирует с CO<sub>2</sub> с образованием CaCO<sub>3</sub>, значительная часть которого затем смывается в океаны. Выветривание усиливается при горообразовании (подъем Гималаев, начавшийся в эоцене ок. 50 млн лет назад в результате движения австралийскоиндийской плиты на север, считается одной из причин нынешнего ледникового периода).

2) Фиксация CO<sub>2</sub> автотрофами (кислородный фотосинтез:  $\text{CO}_2 = \text{C}_{\text{орг}}$ ). Биологический цикл несовершенен: не вся органика перерабатывается гетеротрофами, часть ее захоранивается в земной коре (уголь, нефть).

3) Биогенное осаждение CaCO<sub>3</sub>: от строматолитов до животных с + карбонатными скелетами (моллюски, фораминиферы, кораллы и мн. др.). Океанические карбонатные осадки затем отправляются на «переплавку» в астеносфере (в зонах субдукции).

**50. Как повлияло бы на земную жизнь полное прекращение вулканической/тектонической активности планеты?**

Усиленный вулканизм влияет на климат в сторону увеличения температуры. Что еще?

Усиленный вулканизм приводит к росту в атмосфере концентрации углекислого газа, это приводит к усилению парникового эффекта. Прекращение вулканизма - невозможность выбраться из ледникового периода, вызванного успехом растений (запасанием углерода в виде их ископаемых остатков - угля и нефти) и снижением концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере (антипарниковый эффект). Выход из ледниковых периодов - за счёт уменьшения доступной для растений территории (ухудшение условий, наступление ледника) и прекращения депонирования ими углекислого газа.

### **51. Формирование Земли. Катархей (гадей).**

- Формирование Земли 4600 млн лет назад
- Гравитационная стратификация (расслоение)
- Формирование Луны (в рез-те импакта; поэтому Луна содержит мало железа) – 4500 млн.
- Раньше думали, что вся Земля в катархее была расплавлена, но в последнее время в этом сильно засомневались

В Австралии и Канаде найдены катархейские магматические породы (4.28 Sm-Nd age) и кристаллы циркона возрастом до 4.4. Значит, литосфера в катархее не была полностью расплавлена

- В кристаллах циркона возрастом 4.25 – графитовые и алмазные включения с облегченным изотопным составом углерода (возможный признак присутствия жизни уже в то время!)
- Рубиско фракционирует углерод, предпочитая CO<sub>2</sub> с обычным, легким изотопом <sup>12</sup>C, тяжелому изотопу <sup>13</sup>C. Другие ферменты, катализирующие фиксацию углерода, тоже фракционируют, но иначе (напр., PEP-carboxylase фракционирует гораздо слабее; обратный цикл Кребса тоже дает лишь слабое фракционирование). К сожалению, фракционирование происходит и при некоторых геохимических процессах.

### **52. Развитие жизни в архейском эоне. Древнейшие следы жизни. Начало палеонтологической летописи.**

- Геологическая летопись начинается «всерьез» около 3.8 млрд лет назад, по окончании бомбардировки. Древнейшие осадочные породы.
- 3.8 – 3.6: признаки жизни ограничиваются облегченным изотопным составом углерода в графитовых включениях в кристаллах апатита, циркона и др.
- Около 3.5: старт настоящей палеонтологической летописи. Первые fossilized микроорганизмы и бесспорные следы их жизнедеятельности: строматолиты.

### **53. Оксигенизация атмосферы: ее предпосылки, «великое кислородное событие».**

Время появления цианобактерий остается спорным: оценки варьируют от 3500 до 2500 млн лет назад. Скорее всего они появились примерно 3000 назад.

Рубеж архея и протерозоя (2500 млн лет назад).

Завершение гравитационной стратификации недр. Завершение формирования континентов (континентальной коры). В конце архея шло ускоренное формирование континентальной коры (видно по возрасту пород, слагающих континенты).

Формирование континентов → переход от преимущественно подводного к преимущественно наземному вулканизму → в ходе дегазации магмы при наземном вулканизме выделяется больше SO<sub>2</sub> → в атмосферу поступает меньше H<sub>2</sub>S и больше SO<sub>2</sub> → в бескислородных усл. происходит фракционирование изотопов серы → SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> - растворяется в океане → железо осаждается в форме пирита → кислород, производимый ц-б, перестает расходоваться на окисление железа и начинает накапливаться.

Протерозой (2500 - 542) от бескислородного мира прокариот к кислородному миру эукариот.

Great oxygenation event начиная с 2.45 млрд. Возм. причины: распространение цианобактерий, истощение запасов растворенного железа в океане, изменение состава вулканических газов, подъем континентов и поступление оксидов серы в атмосферу.

<https://drive.google.com/folderview?id=0B2vBXRWuI-JgYm9kNE80SHQyMW8&usp=sharing>

#### **54. Симбиогенетическое происхождение эукариот.**

Линн Маргулис (1938-2011) отвергла в 15 журналах 1967.

Митохондрии - от альфапротеобактерий. Скорее всего, первичной функцией мт-симбионта была защита хозяина от токсичного кислорода.

Большинство генов мт-симбионта были перенесены в ядро. Ядерные гены митохондриального происхождения кодируют не только белки митохондрий, но и множество белков, работающих в цитоплазме. Т.е. симбионт дал больше, чем просто органеллы для дыхания. Сосуществование двух геномов в одной клетке требовало развития систем генной регуляции. Это могло стать стимулом для формирования ядра (чтобы отделить геном от бурных химических процессов цитоплазмы). Чтобы избежать необратимого накопления вредных мутаций из-за резкого увеличения генома, необходимо было перейти к половому размножению.

Предок ядра и цитоплазмы, видимо, был близок к археям и имел повышенную склонность к инкорпорации чужих генов (начало перехода к пол. размн.?) Нахватал бактериальных генов

еще до приобретения органелл. Это был странный, уникальный микроб, не имеющих прямых аналогов в современном мире.

Гипотеза вирусного происхождения ядра от гигантских вирусов.

Первые одноклеточные водоросли не ранее 2.0, не позднее 1.2 млрд лет назад.

### **55. Развитие жизни в позднем протерозое: тоний, криогений, эдиакарий (венд). Вендская фауна.**

Протерозойский эон, Неопротерозойская эратри периода:

1) Тонский (1000 – 850 млн лет назад)

Бурное развитие эукариотического фитопланктона. Многочисленные крупные акритархи, в том числе акантоморфные (с шипами). Рост продуктивности планктонных экосистем → много углерода изъято из атмосферы (подтверждается повышенным соотношением  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  в осадочных породах) → обратный парниковый эффект → в следующем, криогеновом периоде началась серия величайших оледенений в истории Земли.

2) Криогеновый (850 – 635)

Ледниковые отложения в экваториальной зоне. Первые (беспорные Metazoa) следы присутствия животных. Ранняя дивергенция Metazoa (в т.ч. появление билатерий и их разделение на вторичноротых и первичноротых).

3) Эдиакарский (Вендский) (635 – 542)

Бурное развитие многоклеточных животных (хотя в криогеновом периоде уже были как минимум губки) • • Переход от доминирования микробных сообществ (бактериальных матов и т.п.) к доминированию сообществ «нового типа» с крупными многоклеточными формами Палеонтология вендских многоклеточных: 1) разнообразные эмбрионы на ранних стадиях дробления в плотных оболочках; 2) отпечатки странных мягкотелых вендобионтов, мало похожих на более поздних животных; 3) следы ползания, норки, трубочки и даже отпечатки ножек (ближе к концу венда); 4) отпечатки макроскопических водорослей.

Конец венда: массовое вымирание?



### **56. Кембрийский взрыв, его предпосылки и возможные механизмы.**

Кембрийский взрыв - это внезапное увеличение биоразнообразия (появление останков, в частности, хордовых, членистоногих<sup>[1]</sup>, моллюсков и иглокожих) в начале кембрийского периода (около 540 млн лет назад).

Животные, большинство из которых уже можно отнести к тому или иному современному типу, начинают обзаводиться минеральными скелетами – и попадать в палеонтологическую летопись.

- Возможный механизм (подробнее см. в учебнике Еськова, стр. 135): планктонные фильтраторы → пеллетный транспорт → вода становится прозрачнее → больше фитопланктона → резкий рост продуктивности экосистем. Рост содержания кислорода → возможность более активного метаболизма (это позволяет перейти к хищничеству и обзавестись минеральным скелетом) → многоклеточные хищники → массовое появление скелетов.

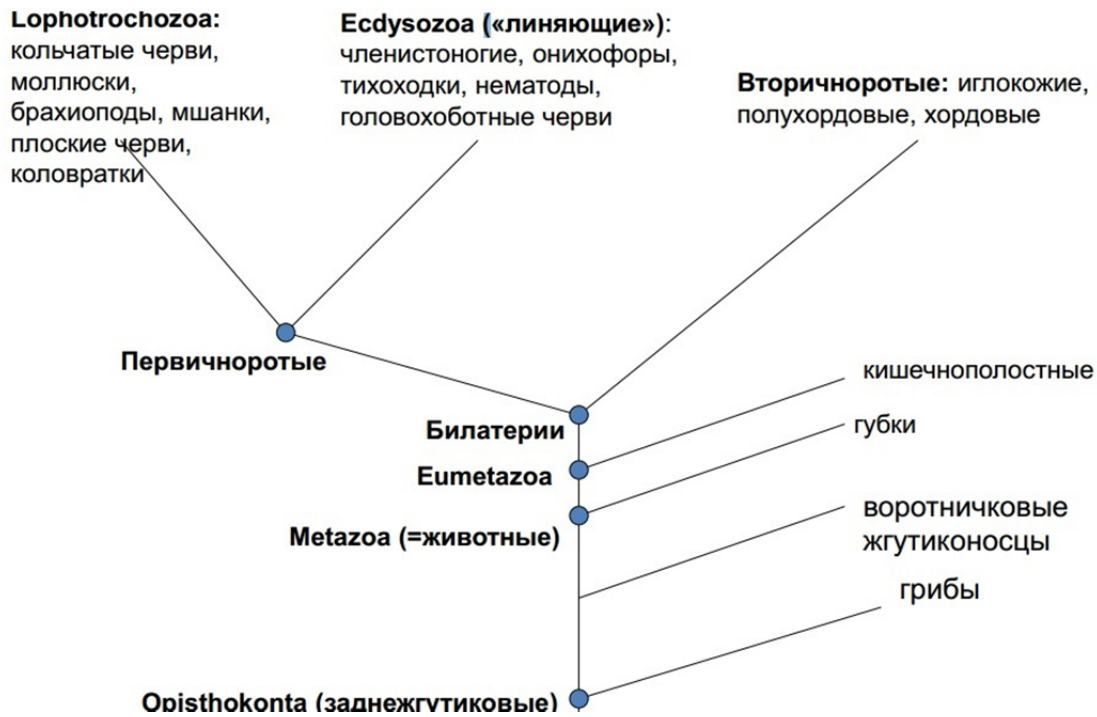
### **57. Кембрийская адаптивная радиация, становление типов Metazoa, возможные переходные формы между типами.**

Адаптивная радиация - процесс приобретения группой организмов новых морфологических/поведенческих черт, позволяющий им занять новую нишу. Т.е. кембрийская а.р = кембрийский взрыв.

Кембрийский взрыв (англ. Cambrian explosion) — внезапное увеличение биоразнообразия (появление останков, в частности, хордовых, членистоногих<sup>[1]</sup>, моллюсков и иглокожих) в начале кембрийского периода (около 540 млн лет назад). В отложениях предыдущих времён (докембрий) следы существования животных встречаются намного реже. Термин «взрыв» отчасти оправдан тем, что внезапно появившиеся в это время организмы не являлись потомками исчезнувших хайнаньской и вендской (эдиакарской) биот. © wiki

Переходные формы между типами животных:

- Традиционно считалось, что большинство типов животных появляется в кембрии «в готовом виде», причем переходы между типами отсутствуют.
- Сейчас в кембрии уже найдено много переходных форм, сочетающих признаки разных типов.
- Общие предки не всегда выглядят так, как предполагалось на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии. Предковая группа может быть давно и хорошо известна, просто никто не догадывается, что это и есть предковая группа.



## 58. Теория родственного отбора и родственный альтруизм.

Родственные индивидуумы имеют определенный набор общих генов. Так, у вас (как и у ваших братьев и сестер) половина генов унаследована от одного родителя, половина — от другого. Для эволюционной теории важно не выживание отдельных индивидуумов, а передача генов следующему поколению. Если у обезьяны, которая подняла крик при виде леопарда, в группе имеется, скажем, трое родных братьев или сестер, то с точки зрения статистики можно сказать, что в этой ситуации пожертвовавшая собой особь может передать следующему поколению больше генов, чем оставшаяся в живых. Как остроумно заметил эволюционный биолог Дж. Б. С. Холдейн (J. B. S. Haldane), «я бы положил свою жизнь за двух родных братьев или восьмерых кузенов». → приспособленность не индивидуума, а гена!

Пр: каждая пчелиная самка получает все отцовские и половину материнских генов. Это означает, что у рабочих пчел 75% генов будут общими (у млекопитающих, имеющих такую же степень родства, 50% общих генов). Поэтому, помогая сестре стать пчелиной маткой, рабочая пчела передаст следующему поколению больше генов, чем могла бы, имея она собственных дочерей

## 59. Возможные механизмы эволюции альтруизма.

- 1) Родственный отбор т.е. эгоистичному гену выгодно пожертвовать одной-двумя своими копиями, чтобы иметь наибольший эволюционный успех.

- 2) Статистический парадокс (нельзя проверить, правдив ли он) - хотя численность альтруистов в каждой отдельной популяции снижается, глобально она растет. Гипотетический пример действия парадокса Симпсона. В исходной популяции было 50% альтруистов и 50% эгоистов (кружок слева вверху). Эта популяция подразделилась на три субпопуляции с разным соотношением альтруистов и эгоистов (три маленьких кружка справа вверху). В ходе роста каждой из трех субпопуляций альтруисты оказались в проигрыше – их процент снизился во всех трех случаях. Однако те субпопуляции, в которых изначально было больше альтруистов, выросли сильнее благодаря тому, что они имели в своем распоряжении больше "общественно-полезного продукта, производимого альтруистами (три кружка справа внизу). В результате, если сложить вместе три выросших субпопуляции, мы увидим, что "глобальный" процент альтруистов вырос (большой кружок слева внизу),  $p$  – доля альтруистов. По рисунку из Chuang et al., 2009.

Конкретные примеры:

- 1) Перепончатокрылые. Альтруизм сильно прогрессирует за счет родственного отбора. Самки отказываются от полового размножения, чтобы помочь своей матери выращивать своих же сестер.
- 2) Псевдомонас. Бактерии, эволюционируя в пробирке сталкиваются с проблемой нехватки кислорода в толще воды, → преимущество у штамма, образующего биопленку на поверхности, хотя это и энергетически дорого, зато есть, чем дышать. Но: тут же возникают социальные паразиты, разрушающие пленку т.к. нет механизмов против них.

→ вырабатывается защита от социального паразитизма (диктиостеллиум)

## **60. Проблема социального паразитизма и пути ее решения в ходе эволюционного развития альтруизма.**

Любая мутация, позволяющая одноклеточному индивиду пользоваться преимуществами жизни в многоклеточном «коллективе» и ничего не давать взамен, имеет шанс распространиться, невзирая на ее гибельность для популяции (Пр: опыты на диктиостеллиуме показали, что в смешанной популяции “честных” амёб и “нахлебников” в условиях голода завязывается плод. тело, в кот. последние занимают выгодное для спорообразования положение. Затем штамм “обманщиков” смешивали со штаммом “мутантных” и “честных” амёб с устойчивостью к антибиотику, которым травил каждое следующее поколение, отсеивая “обманщиков”, чтобы получить только потомство мутантов. Так сделали 6 раз и обнаружили, что “честный” штамм приобрел способность к защите от “нахлебничества”).

Исследование показало, что вероятность появления мутаций, обеспечивающих защиту от нахлебников, у диктиостеллиума довольно высока. Само присутствие нахлебников способствует распространению защитных мутаций. Это должно приводить к эволюционной «гонке вооружений» между обманщиками и честными амёбами: первые совершенствуют средства обмана, вторые — средства защиты.

Эти примеры показывают, что в природе, очевидно, идет постоянная борьба между альтруистами и обманщиками, и поэтому геномы этих организмов «настроены»

естественным отбором так, что случайные мутации с большой вероятностью могут приводить к появлению защиты от той или иной разновидности обманщиков.

### **61. Креационизм и трансформизм. Сходство и отличие взглядов на формирование существующего биоразнообразия.**

Креационисты (К. Линней, Ж. Кювье) доказывали, что виды живой природы реальны и неизменны со времени своего появления, при этом К. Линней утверждал, что видов существует столько, сколько их было создано во время «сотворения мира».

Креационизм может принимать некоторые постулаты трансформизма, но в трансформизме нет творца и вообще объяснения изначального происхождения жизни. Трансформисты выступали против метафизического представления о постоянстве видов и против креационистской "теории творения". Они доказывали естественное происхождение органического мира. Однако трансформизм - это еще не эволюционное учение. Он утверждает лишь превращение, трансформацию видов, не поднимаясь до последовательного понимания развития как исторического процесса. Это был лишь первый робкий шаг к диалектическому пониманию развития. Трансформистские представления развивались одновременно философами и естествоиспытателями.

Каким образом один вид превратился в другой? Часть исследователей (такие, как Фр. Бэкон, Дж. Рей, Р. Морисон, Д. Дидро, Ж. Бюффон, Э. Дарвин) (трансформисты) допускали, что животные и растения могут изменяться под влиянием разнообразных условий внешней среды — климата, пищи, почвы, под влиянием упражнения и неупражнения органов, одомашнивания, гибридизации, причуд наследственности и др. Даже основатель систематики К. Линней, апологет концепции "виды без эволюции", к концу жизни склонился к мысли о том, что новые виды растений могли возникнуть в результате скрещивания исходных форм. Первая целостная эволюционная теория, впитавшая в себя и развившая идеи трансформистов, была создана Ж.-Б. Ламарком (1744-1829).

### **62. Эволюционизм и трансформизм. Сходство и отличие взглядов Ж.Б. Ламарка и Ж.-Л. Бюффона на формирование биоразнообразия.**

**Бюффон (трансформист):**

1. Считал, что исходное биоразнообразие было меньше нынешнего, но состояло из таких же высокоорганизованных существ
2. Представители семейств были потомками одного вида, изменившиеся из-за внешних условий

**Ламарк (эволюционист)**

1. Выстроил все живые организмы в восходящий по уровню организации ряд т.е. от простого к сложному (закон градации)
2. К изменениям живых существ ведет упражнение или неупражнение органов → наследование
3. Предполагал постоянное самозарождение простых форм жизни
4. Отрицал концепцию видов вообще (их реально не существует, а есть только непрерывный спектр живых форм, из которого мы ошибочно выделяем некоторые дискретные "точки", называя их видами)

Зарождение жизни, видоизменения и наследование он объяснял влиянием "флюидов"<sup>43</sup>. Глобальная геохронологическая шкала, ее основные подразделения.

### **63. Сходство и отличие эволюционизма Ж.Б. Ламарка и Ч. Дарвина.**

*Что же изменил Дарвин в теории Ламарка? Он отказался от второй посылки своего предшественника - от "тяги к совершенству" - и придумал такой механизм*

*эволюционных изменений, которого теория Ламарка не предусматривала, - естественный отбор. Механизм естественного отбора основан на борьбе за существование (которая происходит оттого, что живые существа производят больше потомков, чем может выжить), изменчивости (ее причины Дарвин, не зная генетики, не мог сформулировать и принимал ее просто как данность) и наследственности, благодаря которой свойства, помогающие данной особи выжить, передаются ее потомству.*

*В силу странного стечения обстоятельств сейчас, когда противопоставляют дарвинизм ламаркизму, имеют в виду вовсе не отношение к идее "стремления к совершенству", и даже не принцип естественного отбора, то есть вовсе не то, что действительно отличало взгляды двух великих естествоиспытателей. Сложилось совершенно ошибочное мнение о том, что Дарвин якобы опроверг первый постулат Ламарка о наследовании приобретенных признаков и доказал, что наследуются только признаки врожденные.*

*На самом деле Дарвин вовсе не отвергал эту ламарковскую идею. Она многократно упоминается в знаменитом "Происхождении видов" и признается как очевидная. Более того, он даже развил ее, выдвинув теорию пангенеза. Дарвин предположил, что в клетках организма образуются особые мелкие частицы (он назвал их геммулами, или пангенами), несущие информацию о тех изменениях, которые клетки претерпели в течение жизни. Геммулы с током крови разносятся по организму и в конце концов проникают в половые клетки. Таким образом потомству передается информация о приобретенных признаках.*

*Основные принципы эволюционного учения Дарвина сводятся к следующим положениям:*

*1. Каждый вид способен к неограниченному размножению.*

*2. Ограниченность жизненных ресурсов препятствует реализации потенциальной возможности беспредельного размножения. Большая часть особей гибнет в борьбе за существование и не оставляет потомства.*

*3. Гибель или успех в борьбе за существование носят избирательный характер. Организмы одного вида отличаются друг от друга совокупностью признаков. В природе преимущественно выживают и оставляют потомство те особи, которые имеют наиболее удачное для данных условий сочетание признаков, т.е. лучше приспособлены.*

*Избирательное выживание и размножение наиболее приспособленных организмов Ч. Дарвин назвал естественным отбором.*

**64. Взгляды Ч. Дарвина на проблему реальности биологических видов.**  
*Выделение видов в то время происходило на основе различий между особями по ограниченному числу внешних признаков. Этот метод получил название типологического подхода. Отнесение особи к тому или иному виду осуществлялось на основе сличения ее признаков с описаниями уже известных видов. С развитием эволюционных идей в биологии возникла дилемма: либо виды без эволюции, либо эволюция без видов. Авторы эволюционных теорий - Жан-Батист Ламарк и Чарльз Дарвин отрицали реальность видов. Ч. Дарвин, автор "Происхождения видов путем естественного отбора ...", считал их "искусственными понятиями, придуманными ради удобства".*

[http://www.darwinmuseum.ru/expos/floor2/vid\\_1\\_1.htm](http://www.darwinmuseum.ru/expos/floor2/vid_1_1.htm)

65. Сравните дарвиновский и современный взгляд на проблему дивергентного видообразования.

Д.в. - Это видообразование, при котором исходный вид дает два или несколько дочерних видов. Ч. Дарвин обсуждал в своих работах, в основном, этот тип видообразования.

*дивергентное видообразование по наличию или отсутствию пространственного обособления (изоляция) делится на симпатрическое и аллопатрическое.*

*В зависимости от скорости процесса дивергентное видообразование делится на постепенное и внезапное. У лишайников видообразование происходит путем симбиогенеза. д.в. противопоставляют Ф.в.*

- **Филетическое видообразование**
  - *стазигенез* (греч. *стазис* — *застой*) — длительное существование вида без изменений. Такой тип видообразования характерен для персистентных форм - "живых ископаемых"
  - *анагенез* (процесс быстрого прогрессивного преобразования вида, не сопровождающийся распадом его на дочерние виды)
- **Дивергентное видообразование**
- **аллопатрическое** это географическое видообразование, образование новых видов из географических популяций. Это видообразование есть результат пространственной изоляции, значение которой первым подчеркнул М. Вагнер.
  - *симпатрическое* (возникновение нового вида в ареале родительского. По механизму образования дочерних :
- **экологическое**
- **аллохронное**
- **полиплоидное**
- **гибридное**
- **хромосомное**

*Ч. Дарвин считал этот тип видо-образования самым распространенным (единственный рисунок в «Происхождении видов» посвящен именно этому типу видо-образования). Примерами этого типа видо-образования — возникновение новых видов в результате разделения единой предковой формы — являются возникновение не-скольких видов сигов вокруг Ирландского моря (см. рис. 6.10) и дивергенция дарвиновых вьюрков на Галапагосах (см. рис. 6.12) и эволюция североамериканских дрозофил группы *pseudoobscura* — *persimilis* (см. рис. 6.27).*

66. Схема логики Дарвина - индуктивное доказательство эволюции.

*Метод тройного параллелизма подобен решению математической задачи тремя разными способами. Если все три ответа совпадают, то задача решена верно. Этот метод "разносторонней индукции" имел для теоретической науки огромное значение. Достаточно сказать, что таким образом была создана и эволюционная теория Ч.Дарвина в 1859 году. Обладая пространственной широтой, "исторический метод" Дарвина включал ещё и время в результате привлечения палеонтологии. Работавшие позже Э.Геккель и А.Н.Северцов использовали фактор времени, привлекая ещё эмбриологию. Возникший таким путём исторический метод представлял собой огромный шаг вперёд в области логики.*

*Дарвин принял следующие аксиомы: 1) изменчивость особей, часть из которой наследуется, 2) единство формы и функции 3) размножение особи в геометрической прогрессии в отсутствие ограничений, 4) ограниченность ресурсов. Из 1 и 2 аксиомы он делал вывод о существовании наследуемой изменчивости по приспособленности. Из 3 и 4 - необходимости борьбы за существование. А из этих промежуточных выводов следует существование естественного отбора. А естественный отбор есть та недостающая движущая сила, которой не хватало эволюционной теории.*

67. Перечислите законы эволюции, сформулированные Ж.Б. Ламарком.

#### *Первый закон*

*У всякого животного, не достигшего предела своего развития, более частое и более длительное употребление какого-нибудь органа укрепляет мало - помалу этот орган, развивает и увеличивает его и придает ему силу, соразмерную длительности употребления, между тем, как постоянное неупотребление того или иного органа постепенно ослабляет его, приводит к упадку, непрерывно уменьшает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение.*

#### *Второй закон*

*Все что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием условий, в которых с давних пор пребывает их природа и, следовательно, под влиянием преобладания или неупотребления той или иной части тела, - все это природа сохраняет путем размножения у новых особей, которые происходят от первых, при условии, если приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых новые особи произошли.*

*Первый закон Ламарка говорит об изменении органов под влиянием функционирования. Ламарк исходил при этом из признания примата функции над формой. Натуралисты заметив,- пишет Ламарк, - что форма частей тела животных всегда строго соответствует характеру употребления этих частей, решили, что форма и состояние частей обусловили их употребление; в этом-то и заключается ошибка, ибо легко доказать, опираясь на наблюдения, что наоборот именно потребности и употребление частей обусловили развитие последних. Если бы было иначе, нужно было бы, чтобы природа создала для частей тела животных столько форм, сколько их потребовало разнообразие обстоятельств, в которых этим животным приходится жить, и эти формы так же, как и эти обстоятельства, никогда не изменялись бы. Конечно, не таков существующий порядок вещей. В оценке этого вопроса мы исходим из представления о единстве форм и функции и поэтому с утверждением Ламарка согласиться не можем. Ламарк, рассуждая о первенстве потребностей, вызывающих необходимость употребления органа, отходит зачастую от узкофизиологической постановки вопроса, а рассматривает вопрос в широком историческом аспекте. В подобной трактовке вопроса Ламарк был не так уж не прав. Нужно учесть, что в ту эпоху, когда писал Ламарк, многие креационисты утверждали именно примат, изначально богом сотворенной и неизменной формы над функцией, и эволюционист Ламарк противопоставлял этому прямо противоположную точку зрения, что становится очевидным из приведенной выше цитаты. <http://medbookaide.ru/books/fold1002/book1001/p15.php>*

68. Дайте определение комбинативной изменчивости. Расскажите о значении данной формы изменчивости для эволюции.

**Комбинативная изменчивость — изменчивость, которая возникает вследствие рекомбинации генов во время слияния гамет. Основные причины:**

- независимое расхождение хромосом во время мейоза;
- случайная встреча половых гамет, а вследствие этого и сочетания хромосом во время оплодотворения;
- рекомбинация генов вследствие кроссинговера.

Наследственная изменчивость усиливается благодаря комбинативной изменчивости. Возникнув, отдельные мутации оказываются в соседстве с другими мутациями, входят в состав новых генотипов, т.е. возникает множество сочетаний аллелей. Комбинация нескольких мутаций в результате скрещивания может привести к их взаимной нейтрализации, смягчению вредного действия каждой мутации в отдельности. Естественный отбор способствует сохранению таких комбинаций, в которых благодаря взаимодействию и множественному действию генов происходит обезвреживание мутаций. Так учащиеся приходят к выводу, что мутационный процесс, пополнение популяции новыми генами вследствие миграции особей и комбинативной изменчивости приводят к накоплению в популяции наследственных изменений. Образуется скрытый резерв наследственной изменчивости, существование которого открыл в 1926 г. С. С. Четвериков.

можно сказать иначе:

Комбинативная изменчивость комбинирует уже имеющиеся мутации в различных сочетаниях. Благодаря этому виду изменчивости у одной особи могут оказаться сразу несколько слабо вредных аллелей, сочетание которых уже существенно снизит ее способность к выживанию и размножению, и она будет отбракована естественным отбором. Это позволяет уменьшить частоту вредных аллелей в популяции. С другой стороны, благодаря комбинативной изменчивости у одной особи могут оказаться сразу несколько слабо полезных аллелей, сочетание которых уже существенно повысит ее способность к выживанию и размножению, и она оставит больше потомков. Это позволяет увеличить частоту полезных аллелей в популяции.

*У эукариот, обладающих диплоидным и полиплоидным генотипами, решающее значение имеет комбинативная изменчивость. В результате объединения гамет родителей, в генотипах потомков комбинируются разные аллели, в том числе, вновь возникшие мутации, тандемные повторы, возникающие в результате кроссинговера и передислокации мобильных генетических элементов. Вторым источником комбинирования генов является равный кроссинговер. Новые сочетания генов приводят к новым, отсутствовавшим у родителей, признакам фенотипов потомков. ( возникновение ореховидного гребня у кур вследствие комбинирования двух диаллельных генов) У организмов, размножающихся половым путем, разнообразие комбинирующихся генов во много раз превосходит разнообразие, создаваемое мутационной изменчивостью. Количество возможных комбинаций генов отражает количество генетических классов зигот во втором поколении. Комбинативная изменчивость является результатом появления у потомков новых комбинаций генов, унаследованных от родителей. В основе этого типа изменчивости лежит генетическая рекомбинация, происходящая во время мейоза.*

**69. Каково значение мутационной изменчивости для эволюции? Расскажите о формах мутационной изменчивости.**

*Мутационная изменчивость является основным источником генетической изменчивости у прокариот, обладающих гаплоидным набором генов. У них, вновь возникающие мутации сразу проявляются в фенотипе, а на фенотипическое выражение мутаций влияют межгенные взаимодействия и эпигеномные*



*взаимодействия белков — продуктов экспрессии генов. Мутации — качественные или количественные изменения ДНК клеток организма, приводящие к изменениям их генотипа. Мутационная теория была создана голландцем Гуго де Фризом, который и ввел этот термин. у. Мутации — внезапные скачкообразные изменения, наследственных факторов. Изменчивость и наследственность — это две стороны одного и того же круга явлений. Передающиеся по наследству изменения представляют материал для отбора. И., наследственность и отбор организмов, наиболее приспособленных к условиям данной среды, составляют основные движущие силы эволюционного процесса. Отбор наследственно измененных форм является основным фактором видообразования. Определение признака многими генами, т.е. полигенной системой, обуславливает высокую стабильность фенотипа. Единичная мутация вряд ли серьезно нарушит проявление признака, зависящего от совместных эффектов генов 30 и более локусов. Отбор благоприятствовал наработке подобных систем, т.к. они уменьшали вредные последствия таких незначительных событий, как замена одной пары азотистых оснований в молекуле ДНК на другую. Однако полигенные системы, характеризующиеся сравнительно малой И., обладают огромной потенциальной способностью к И. в результате различных комбинаций генов. Под действием отбора может происходить увеличение числа организмов с такими генотипами, которые при отсутствии отбора никогда не стали бы массовыми. Полигенные системы являются важным механизмом поддержания равновесия между приспособленностью к условиям данного времени и гибкой приспособляемостью к медленным, длительным изменениям окружающей среды.*

По характеру изменений генетического аппарата различают мутации: геномные, обусловленные сменой числа полного набора хромосом.

- Хромосомные мутации связаны с изменением структуры хромосом или их числа.
- Полиплоидия — увеличение числа хромосом, кратные гаплоидному набору. Различают среди растений триплоиды (3n), тетраплоиды (4n) и т. д. В растениеводстве известно более 500 полиплоидов (сахарная свекла, гречиха, мята и т. д.). Все они выделяются большой вегетативной массой и имеют большую ценность.
- Гетероплоидия — изменение числа хромосом не кратное гаплоидному набору. Это мутации, связанные с избытком или недостатком одной хромосомы из пары гомологичных хромосом. Такие мутации возникают при нарушении мейоза, когда после конъюгации пара хромосом не расходится и в одну гамету попадают обе гомологичные хромосомы, а в другую ни одной.
- Гетероплоидия вредна для организма. Например, у человека появление лишней хромосомы в 21 паре вызывает синдром Дауна (слабоумие).
- Генные мутации — затрагивают структуру самого гена и влекут за собой изменения свойств организма (гемофилия, дальтонизм, альбинизм и др.).
- Точковые, или генные мутации, обусловлены заменой одного или нескольких нуклеотидов в пределах одного гена. Они влекут за собой изменение строения белков, заключающееся в появлении новой последовательности аминокислот в полипептидной цепи.

Мутации возникают как в соматических, так и в генеративных клетках.

Биологическое значение их для человека неоднозначно. Соматические мутации по наследству не передаются и в процессе эволюции особого значения не имеют. Однако в индивидуальном развитии они могут воздействовать на формирование признаков. Если мутация происходит в генеративных клетках, из которых развиваются гаметы, то новые признаки появляются в ближайшем или последующем поколениях.

Все разнообразие в человеческих популяциях — есть результат мутационных изменений. Видный генетик С. С. Четвериков (1882—1959) внес существенный вклад в доказательство связи генетики с эволюцией. Он показал, что первые элементарные процессы начинаются в популяциях. Природные популяции при относительной фенотипичной однородности по генетической структуре разнородны и насыщены множеством открытых мутаций, образующих резерв {генетический груз} наследственной изменчивости.

Под генетической структурой понимают соотношение в ней разных генотипов и аллельных генов. Английский математик Харди и немецкий врач Вайнберг установили, что при идеальных условиях — крупной популяции отсутствии мутаций, миграций и отбора — соотношение генотипов и аллельных генов во всех поколениях постоянно.

**70. Какие мутации считаются нейтральными? Расскажите о скорости их возникновения и механизмах фиксации.**

*Значительная часть мутаций – нейтральные, то есть и полезные и не вредные. Отбор на них не действует. Приспособленность ( $\omega$ )  $\approx$  эффективность размножения. Допустим, каждый носитель аллеля  $a_1$  оставляет в среднем 5 жизнеспособных потомков, а каждый носитель аллеля  $a_2$  (другого варианта того же гена  $a$ ) оставляет в среднем 4 столь же жизнеспособных потомков. Можно принять приспособленность  $a_1$  за единицу ( $\omega_1=1$ ), и тогда приспособленность  $a_2$  равна  $4/5 = 0.8$  ( $\omega_2 = 0.8$ ). Если  $\omega_1 > \omega_2$ , то различие между аллелями – не нейтральное.  $a_1$  – полезный аллель,  $a_2$  – вредный. Частота  $a_1$  будет автоматически расти (это называется «е.о.») Если  $\omega_1 \approx \omega_2$ , то это нейтральное различие. Отбор не действует. Как в этом случае будут меняться частоты  $a_1$  и  $a_2$  со временем?*

- 1) Частота нейтрального аллеля в популяции изменяется по закону случайных блужданий (random walk). Случайные колебания частот аллелей, не связанные с действием отбора, называются генетическим дрейфом.*
- 2) Хотя блуждания случайны, их конечный исход строго предопределен. Рано или поздно аллель либо зафиксирован (достигнет частоты  $q=1$ ), либо элиминируется (достигнет частоты  $q=0$ ). Третьего не дано. Случайно блуждая, частота аллеля непременно когда-*

*нибудь наткнется либо на верхнюю планку (фиксация), либо на нижнюю (элиминация)*

*Частота мутаций не одинакова для разных генов, для разных организмов. Она возрастает, иногда очень резко, в ответ на воздействие внешних факторов, таких как ионизирующая радиация, некоторые химические соединения, вирусы и при изменениях внутреннего состояния организма (старение, стресс и т.п.).*

*Средняя частота мутаций у бактерий оценивается как  $10^{-9}$  на ген на клетку за поколение. У человека и других многоклеточных она выше и составляет  $10^{-5}$  на ген на гамету за поколение. Иными словами только в одной из 100 тысяч гамет ген оказывается измененным. Казалось бы, это ничтожно малая величина. Следует помнить, однако, что генов в каждой гамете очень много. По современным оценкам геном человека содержит около 30 тысяч генов. Следовательно, в каждом поколении около трети человеческих гамет несут новые мутации по какому-нибудь гену.*

*Таким образом, несмотря на чрезвычайную редкость каждой отдельной мутации, в каждом поколении появляется огромное количество носителей мутантных генов. Благодаря мутационному процессу генотипы всех организмов, населяющих Землю, постоянно меняются; появляются все новые и новые варианты генов (аллели), создается огромное генетическое разнообразие, которое служит материалом для эволюции.*

*Мутации различаются по своим фенотипическим эффектам. Большинство мутаций, по-видимому, вовсе никак не сказываются на фенотипе. Их называют нейтральными мутациями. Большой класс нейтральных мутаций обусловлен заменами нуклеотидов, которые не меняют смысла кодонов. Такие замены называют синонимическими. Например, аминокислота аланин кодируется триплетами ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА и ГЦГ. Если в результате мутации ГЦУ превращается в ГЦЦ, то белок, синтезированный по измененной программе, остается тем же самым. Если мутация изменяет смысл кодона (несинонимическая мутация) и одна аминокислота заменяется другой, это может привести к изменению свойств белка.*

*Большинство несинонимических мутаций оказывается вредными. Они нарушают скоординированное в ходе предшествующей эволюции взаимодействие генетических программ в развивающемся организме, и приводят либо к его гибели, либо к тем или иным отклонениям в развитии. Только очень малая доля вновь возникающих мутаций может оказаться полезной.*

*За десятки миллионов лет независимой эволюции в кариотипах человека и землеройки возникли и закрепились десятки различных транслокаций и инверсий. Эти*

хромосомные перестройки не могли бы закрепиться, если бы они резко нарушали жизнеспособность или плодовитость их носителей.

Формула 1. Чему равна вероятность фиксации ( $P_{fix}$ ) нейтральной мутации? Если исходная частота  $q=0.5$ , то совершенно ясно, что аллель с равной вероятностью зафиксирован или элиминируется, т.е.  $P_{fix} = 0.5$ .

Представим себе ситуацию, когда у нас исходно есть не 2, а 4 нейтральных аллеля с одинаковыми частотами:  $q_1=q_2=q_3=q_4=0.25$

Легко увидеть, что конечным результатом дрейфа будет фиксация одного из аллелей и элиминация трех других. Это становится ясно, если понять, что мы имеем полное право временно и условно объединить три из четырех аллелей в один, комплексный. Например, давайте считать, что у нас есть два аллеля: 1 и не-1. Аллель «не-1» – это общее название для аллелей 2, 3 и 4. Про два аллеля мы уже знаем, что один из них рано или поздно обязательно зафиксирован, а другой элиминируется. Стало быть, у нас либо зафиксирован аллель 1, либо «не-1». В первом случае все ясно – один аллель зафиксирован, три элиминировались. Во втором – у нас осталось три аллеля (2, 3 и 4). Давайте представим эту ситуацию в виде двух аллелей: 2 и не-2. И так далее.

Таким образом, можно считать доказанным, что конечным результатом дрейфа будет фиксация одного из аллелей и элиминация трех других. Ясно, что, поскольку исходно все 4 аллеля были в абсолютно равном положении, шансы на фиксацию у них должны быть одинаковы. В сумме эти шансы дают 1 (один из аллелей точно зафиксирован).

$$\text{Следовательно, } P_{fix1} = P_{fix2} = P_{fix3} = P_{fix4} = j = 0.25$$

Вероятность фиксации нейтрального аллеля равна его исходной частоте (т.е. частоте в тот момент, для которого мы пытаемся рассчитать вероятность).

Поскольку мы могли с тем же успехом взять не 2, не 4, а любое другое число нейтральных аллелей, очевидно, что:

$$P_{fix} = q$$

Вероятность фиксации нейтрального аллеля равна его частоте. Это первая из трех формул, которую мы с вами должны вывести. А чему равна вероятность элиминации аллеля?  $N, 1-q$ .

<http://evolbiol.ru/nes03.htm>

<https://sites.google.com/site/darwinupdated/evolucia/mutacii-1>

## 71. В чем состоит значение нейтральной генетической изменчивости для эволюции и филогенетики?

В отличие от модификаций, мутации не являются однозначной реакцией на вызывающее их воздействие: один и тот же мутагенный фактор приводит к возникновению разнообразных мутаций, затрагивающих те или иные признаки организма и изменяющих их в разных направлениях. Поэтому сами по себе мутации не имеют адаптивного характера. Однако постоянно возникающие у любого вида живых существ мутации, многие из которых к тому же длительно сохраняются в популяции в скрытом виде (рецессивные М.), служат резервом наследственной изменчивости, который позволяет естественному отбору перестраивать наследственные признаки вида, приспособлявая его к меняющимся условиям среды (изменению климата или биоценоза, переселению в новый ареал и т. п.).

Т. о., адаптивность эволюционных изменений — следствие сохранения естественным отбором носителей тех мутаций и их сочетаний, которые оказываются полезными в данной обстановке. При этом мутации, бывшие в одних условиях вредными или нейтральными, могут оказаться полезными в изменившихся условиях. Наибольшее значение для эволюции имеют генные мутации. Несмотря на относительную редкость мутаций каждого гена, общая частота спонтанных генных мутаций весьма значительна, т. к. генотип многоклеточных организмов состоит из десятков тысяч генов. В результате ту или иную генную мутацию несёт большая доля образуемых организмом гамет или спор (у высших растений и животных эта доля достигает 5—30%), что создаёт предпосылки для эффективного действия естественного отбора.

Нейтральные мутации не влияют на приспособленность  $w=1$ , поэтому не подвержены действию естественного отбора, зато подхватываются дрейфом генов.

Благодаря тому, что скорость мутирования и фиксации нейтральных аллелей в популяциях мы можем измерить и она не зависит от размера популяции, молекулярная филогенетика получила молекулярные часы. С их помощью более или менее точно мы можем сказать, сколько поколений назад данные особи имели общего предка.

## 72. Дайте определение синонимичных и несинонимичных мутаций. В чем состоит значение тех и других для эволюции?

Большой класс нейтральных мутаций обусловлен заменами нуклеотидов, которые не меняют смысла кодонов. Такие замены называют синонимическими. Например, аминокислота аланин кодируется триплетами ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА и ГЦГ. Если в результате мутации ГЦУ превращается в ГЦЦ, то белок, синтезированный по измененной программе, остается тем же самым. Такие мутации оказываются нейтральными. Если мутация изменяет смысл кодона (несинонимическая мутация) и одна аминокислота заменяется другой, это может привести к изменению свойств белка.

Большинство несинонимических мутаций оказывается вредными. Они нарушают скоординированное в ходе предшествующей эволюции взаимодействие генетических программ в развивающемся организме, и приводят либо к его гибели, либо к тем или иным отклонениям в развитии. Только очень малая доля вновь возникающих мутаций может оказаться полезной. Вероятность того, что несинонимичная мутация окажется вредной тем больше, чем меньше доля генетического мусора в геноме. Далеко не все

несинонимичные мутации выражено вредны или полезны: большинство из них приходится на неконсервативные участки экзонов, интроны, тандемные последовательности, псевдогены, мобильные элементы и оказывается в итоге нейтральными или слабо полезными или слабо вредными. Эффективность их различения отбором зависит от его интенсивности, а она - прямо зависит от численности популяции (чем больше - тем эффективнее).

**73. Охарактеризуйте особенности изменчивости количественных признаков в популяции. Нарисуйте наиболее типичную вариационную кривую количественного признака. Объясните, за счет чего поддерживается нормальное распределение значений признака.**

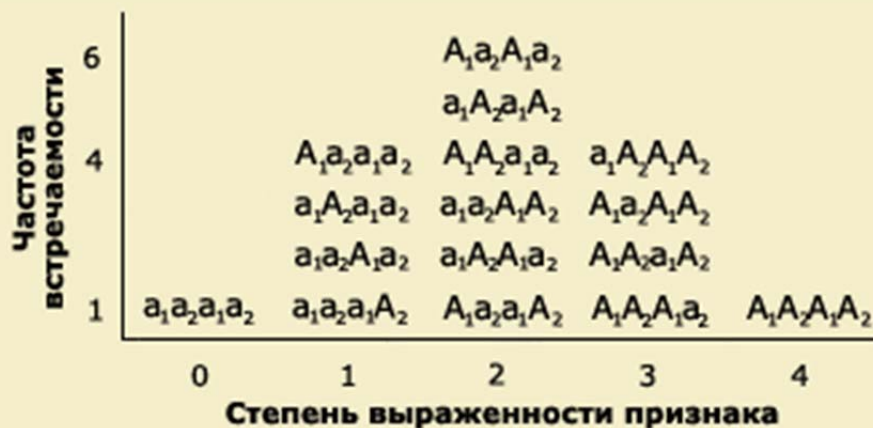
В основе вариабельности количественных признаков лежат два фактора: генотипическая неоднородность и влияние внешних условий.

При изучении изменчивости бельгийский математик Л. Ке-тле еще в 1835 г. отметил, что в вариационном ряду больше всего встречается особей, у которых величина признаков равна средней или близка к ней. Чем дальше изменение уклоняется от средней величины, тем таких организмов оказывается меньше, т. е. частота уклонений от средней есть функция их величины. Так, рост мужчин русской национальности варьирует в основном от 145 до 190 см, а средний рост составляет 168 см, причем он встречается чаще всего. Несколько меньше людей с ростом 169 и 167 см, еще меньше с ростом 170 и 166 см и т. д. Реже всего встречается рост 190 см и выше и 145 см и ниже.

Эту закономерность можно изобразить графически, если по оси абсцисс отложить рост, а по оси ординат - число людей данного роста и соединить все точки линиями; получается так называемая биномиальная, или нормальная, кривая (рис. 62).

Чем объяснить, что при изучении количественных признаков у организмов наиболее часто встречается биномиальный тип кривых? Понять это помогает теория вероятности. Размер любого количественного признака у каждой особи определяется сочетанием благоприятных и неблагоприятных для развития данного признака условий среды или наследственных факторов. Сочетание одних благоприятных или одних неблагоприятных условий среды или наследственных факторов бывает редко. Обычно организмы получают и те, и другие факторы и подвергаются воздействию тех или других условий среды, в результате чего они в известной мере нивелируются. Поэтому большинство организмов имеет средние или близкие к средним величины, а чем воздействие односторонних факторов больше, тем число организмов, их получивших, оказывается меньше. Результатом совместного действия генов на один и тот же признак будет нормальное распределение признака в популяции. Более наглядно процесс возникновения нормального распределения признака можно продемонстрировать на примере.

Возьмем случай дигибридного скрещивания, то есть пример действия двух независимых генов, каждый из которых имеет пару аллелей. Оба гена обуславливают развитие одного и того же признака, эффекты отдельных аллелей суммируются. Пусть аллели  $A_1$  и  $A_2$  вызывают усиление признака, а аллели  $a_1$  и  $a_2$  - его ослабление. Теперь посмотрим, какое потомство могут дать гетерозиготы  $A_1 a_1 A_2 a_2$ . Заполним решетку Пеннета для дигибридного скрещивания (табл. 4.1).



**Рис. 4.4**  
 Возникновение количественной изменчивости при дигибридном скрещивании

Цифры,

проставленные в правом нижнем углу каждой клетки, указывают на количество аллелей, усиливающих признак, в каждом генотипе. Мы видим, что больше всего клеток оказалось с цифрой 2. Представим это в виде диаграммы, в которой в отдельных столбцах объединены генотипы с одинаковым количеством аллелей-усилителей признака.

Полученная нами диаграмма напоминает гистограмму нормального распределения для пяти градаций (классов) какого-либо признака. На оси абсцисс обозначено количество аллелей-усилителей, которому соответствует определенная степень выраженности признака, а на оси ординат - наблюдаемая частота для каждого из классов. Не вдаваясь в подробности, отметим, что частоты 1:4:6:4:1 соответствуют коэффициентам разложения бинома Ньютона  $(a+b)^4$ . При любом количестве пар генов  $n$  частоты градаций количественного признака в потомстве будут соответствовать коэффициентам разложения бинома Ньютона  $(a+b)^n$ .

<http://www.ido.rudn.ru/psychology/psychogenetic/4.html>

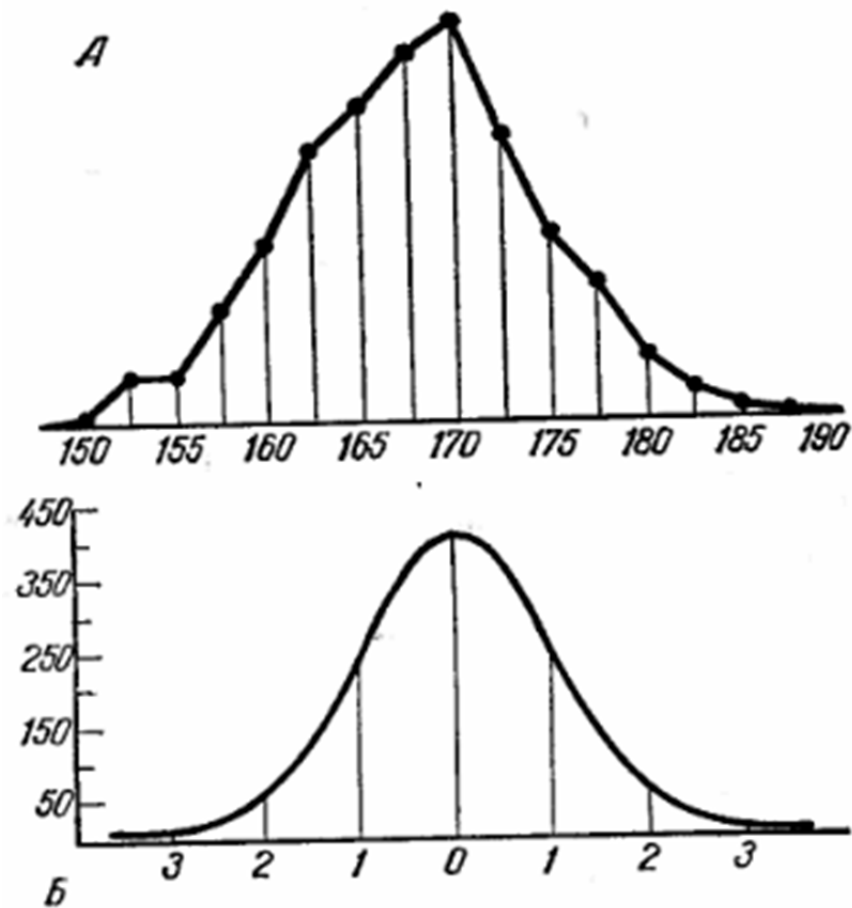


Рис. 62.

А — вариационный ряд изменчивости роста людей. По материалу, послужившему Кэтле для разработки методов изучения изменчивости; Б — идеальная вариационная (биномиальная) кривая.

74. Что такое морфоз? Приведите примеры морфозов. В чем сходство и различие между морфозами и мутациями?

*Морфоз — ненаследственное изменение фенотипа организма в онтогенезе под влиянием экстремальных факторов среды. Морфозы имеют неадаптивный и часто необратимый характер. Часто это грубые изменения фенотипа, выходящие за пределы нормы реакции, в итоге развивается патология и может наблюдаться даже гибель организма.*

*Модификационная (фенотипическая) изменчивость — изменения в организме, связанные с изменением фенотипа вследствие влияния окружающей среды и носящие, в большинстве случаев, адаптивный характер. Генотип при этом не изменяется. В целом современное понятие «адаптивные модификации» соответствует понятию «определенной изменчивости», которое ввел в науку Чарльз Дарвин. Морфозы (от греч. *morphe* — вид, форма), ненаследственные изменения, вызываемые в соматических клетках организма факторами внешней среды; возникают в результате нарушения действия генов. Типичные М. получают в экспериментальных условиях при действии на развивающийся организм некоторыми химическими веществами (хемоморфозы) или ионизирующей радиацией (радиоморфозы). Так, при облучении личинок дрозофил рентгеновскими лучами получают до 100% особей с однопипными М. (растопыренные крылья, вырезка на крыле и др.), имитирующими мутации. Хотя М. обычно представляют собой выраженные отклонения от родительских форм, приспособительного значения они не имеют (ср. Модификации). См. также Фенокопия.*

75. Дайте определение фенокопии и генокопии. Приведите примеры.



**ФЕНОКОПИЯ**, ненаследственное изменение фенотипа (модификация), сходное с проявлением определенных изменений генотипа (мутаций). Термин «Фенокопия» предложен Р. Гольдшмидтом в 1935 году. Как правило, фенокопия является результатом действия физических и химических агентов на генетически нормальный (немутантный) развивающийся организм. Так, у беременных женщин, принимавших препарат талидомид, часто рождались дети с фекомелией (укороченными ластовидными руками), которую могут вызывать и мутантные аллели. Фенокопии индуцируются с высокой частотой на определённых (так называемых фенокритических) стадиях онтогенеза, причём, один и тот же агент на разных стадиях может вызывать разные фенокопии, а разные факторы при действии на одну и ту же стадию — одинаковые фенокопии. Например, инъекция инсулина в желточный мешок эмбриона курицы на ранних стадиях обуславливает бесхвостость кур, а на более поздних стадиях способствует выдуплению цыплят с коротким верхним клювом (для обоих случаев известны соответствующие мутации). У дрозофилы фенокопию рецессивной мутации, обуславливающей четверокрылость, можно получить, обрабатывая личинок на ранних стадиях развития эфиром или высокой температурой. Таким образом, причиной фенокопии является нарушение нормального протекания процессов онтогенеза под действием применяемых агентов без специфического изменения генотипа. Возможность получения фенокопии указывает на дискретность процесса онтогенеза и на существование «критических» стадий действия определённых генов. Это позволяет использовать фенокопирование как метод изучения закономерностей реализации генетической информации в ходе онтогенеза.

**ГЕНОКОПИЯ** (от ген и латинского copia — множество, запас), одинаковые изменения фенотипа, обусловленные аллелями различных генов. Возникновение генокопий — следствие контроля признаков многими генами (см. Комплементация, Эпистаз, Полимерия). Поскольку биосинтез молекул в клетке, как правило, осуществляется многоэтапно, мутации разных генов, контролирующих соответственно различные этапы одного биохимического пути, могут приводить к одинаковому результату — отсутствию конечного продукта цепи реакций и, следовательно, одинаковому изменению фенотипа. Например, известны рецессивные аллели различных генов, которые локализованы в различных хромосомах дрозофилы, но каждый из них обуславливает одну и ту же ярко-красную окраску глаз, т. к. вызывает нарушения одного из этапов синтеза коричневого пигмента. Строго говоря, изменения фенотипа в случае генокопии будут отличаться друг от друга, поскольку исходные изменения касаются всё же различных этапов биосинтеза. Так, у человека известно несколько форм рецессивной наследственной глухоты, вызываемых мутантными аллелями, по крайней мере, трёх аутосомных генов и одного гена в X-хромосоме. Однако в разных случаях глухота сопровождается, например, или пигментным ретинитом, или зобом, или аномальной электрокардиограммой. Проблема генокопий (как и фенокопий) особенно актуальна в медицинской генетике для прогноза возможного проявления наследственных заболеваний у потомков, если родители имеют сходные болезни или аномалии развития.

#### **76. Дайте определение пенетрантности и экспрессивности. От чего зависит фенотипическое проявление мутации?**

Экспрессивность — степень фенотипического проявления аллеля. Например, аллели групп крови АВ0 у человека имеют постоянную экспрессивность (всегда проявляются на 100%), а аллели, определяющие окраску глаз, — изменчивую экспрессивность. Рецессивная мутация, уменьшающая число фасеток глаза у дрозофилы, у разных особей по разному уменьшает число фасеток вплоть до полного их отсутствия.

Пенетрантность — вероятность фенотипического проявления признака при наличии соответствующего гена. Например, пенетрантность врожденного вывиха бедра у человека составляет 25%, т.е. болезнью страдает только 1/4 рецессивных гомозигот. Медико-генетическое значение пенетрантности: здоровый человек, у которого один из

*родителей страдает заболеванием с неполной пенетрантностью, может иметь непроявляющийся мутантный ген и передать его детям.*

**77. Какие факторы обуславливают формирование в фенотипе разных вариантов одного и того же фенотипического признака, находящихся в пределах нормы реакции?**

*Фенотип представляет собой продукт взаимодействия генотипа и среды в процессе развития. Каждый отдельный фенотипический признак—результат не только влияний, оказываемых во время развития средой, но и результат действия генов. Кроме того, участие факторов среды в формировании фенотипических признаков различается как в отношении разных признаков, так и в отношении разных организмов. У человека, например, участие среды в формировании фенотипических признаков незначительно, если речь идет о группах крови, значительно в случае веса тела и очень велико в сфере умственного развития и поведения. [с.78] Факторы, от которых зависит фенотипическое разнообразие, генетическая программа (генотип), условия среды и частота случайных изменений (мутации), обобщены в следующей зависимости:*

***генотип** + внешняя среда + случайные изменения =  
фенотип*

**78. Дайте определение модификационной изменчивости. Каково значение этой формы изменчивости для эволюции?**

*Модификационная изменчивость - это эволюционно закрепленные реакции организма на изменения условий внешней среды при неизменном генотипе. Такой тип изменчивости имеет две главные особенности. Во-первых, изменения затрагивают большинство или все особи в популяции и у всех них проявляются одинаково. Во-вторых, эти изменения обычно имеют приспособительный характер. Как правило, модификационные изменения не передаются следующему поколению. Классический пример модификационной изменчивости дает растение стрелолист, у которого надводные листья приобретают стреловидную форму, а подводные - лентовидную.*

**79. Дайте определение генетической ассимиляции, объясните механизм этого явления.**

*Процесс закрепления модификационного признака (возникшего в ответ на действие внешних факторов) в генотипе под действием отбора и, как правило, в результате соответствующей мутации, впоследствии проявление данного признака может происходить и в отсутствие впервые иницировавших его внешних факторов; концепция Г.а. разработана К.Уоддингтоном в 1942-53. При генетической ассимиляции индивидуально приобретаемые путем обучения навыки «переизобретаются» эволюцией и записываются непосредственно в геном особей. Показано, что генетическая ассимиляция происходит следующим образом: при обучении и дальнейшем отборе распределение особей смещается в сторону оптимума, вследствие этого геномы отобранных особей также приближаются к оптимуму.*

*Уоддингтон работал с морфозами, то есть аномалиями развития. Он проводил отбор на формирование конкретных аномалий *dumpy* и *bithorax* в ответ на шоковые условия. Таким*

*образом, отбор в данном случае идет по признаку предрасположенности к такому прохождению развития, которая имеет под собой генетическую основу. Так закрепление морфоза *ditru* сопровождалось изменениями во 2-й, 3-й, X-хромосоме или всех этих хромосомах одновременно.*

**80. С помощью каких экспериментов было доказано существование явления генетической ассимиляции?** Процесс наследственного закрепления новых признаков называется генетической ассимиляцией морфоза (Waddington, 1942, 1952, 1953, 1956-1959, 1961, 1975). Рассмотрим для примера одну из цитированных работ. Конрад Уоддингтон подвергал куколок дикого типа *Drosophila melanogaster* 4-часовому тепловому шоку при 40°C через 17-23 ч после образования пупария.

В ответ на тепловое воздействие некоторые особи реагировали образованием морфоза: одна из двух поперечных жилок на крыльях имаго была прервана. Этих особей скрещивали между собой, а их потомство снова подвергали шоку и отбору. В течение нескольких поколений в экспериментальной популяции возрастала доля особей, реагирующих на тепло образованием морфоза, пока через 10-12 генераций не достигла 90%. По ходу эксперимента часть потомства каждого поколения развивалась без теплового воздействия. Через 14 поколений среди этих особей появились первые имаго с прерванной жилкой, через 16 поколений они составляли 1-2% популяции. Скрещивания этих особей в течение еще нескольких поколений дали линии, в некоторых из которых 100% мух обладали прерванной поперечной жилкой даже при развитии в постоянной температуре 18°C. Таким образом, морфоз стал новой наследственной нормой. Аналогичные данные получены по ассимиляции других морфологических и поведенческих признаков дрозофилы и других организмов (Waddington, 1956, 1957; Bateman, 1959a, b; Moray, Connolly, 1963; Ho et al., 1983; Matsuda, 1987; Velde et al., 1988; Scharloo, 1991; Lage, Rocha, 1994).

Ассимиляция происходит благодаря изменению многих генов генотипа. При этом генетические различия между исходной и ассимилированной линиями возникают в нескольких локусах по всему геному и могут затрагивать любую из хромосом, а фактически затрагивают их все. Например, морфоз с прерванной жилкой может быть наследственно закреплен изменением во 2-й или 3-й аутосомах, либо в X-хромосоме, либо во всех хромосомах, вместе взятых (Waddington, 1956, 1957, 1961, 1975).

<http://www.macroevolution.narod.ru/grodnitsky.htm>

**81. Какова роль сигнальных факторов среды в регуляции онтогенеза?**

*Сигнальные факторы - это факторы, посылающие сигнал живым организмам об изменениях в окружающей их среде. Они, как правило, являются намного сильнее других факторов среды, могут иметь разную природу (физическую - свет, температура, химическую - изменение pH среды и т.д.). Ну и такие факторы могут влиять на организм не только внешне, но и образно сказать внутренне, изменяя его поведение или даже метаболизм. К примеру, при повышении температуры начинается активное размножение сине-зеленых водорослей. В таком случае сигнальным фактором будет температура, а именно ее повышение.*

**82. Какие молекулярные механизмы обеспечивают изменчивость признака в пределах нормы реакции?**

Экспрессия генов так или иначе на самом раннем этапе запускается каким-либо фактором внешней среды, так что различные флуктуации этого фактора (яркость света, кислотность

среды, положение в пространстве) обеспечивают неоднородность признаков. Опять же стохастические механизмы - эмбриогенез и онтогенез у отдельного организма уникален по каким-либо крохотным признакам.

### **83. Расскажите о молекулярных механизмах, обеспечивающих длительные (наследуемые) модификации.**

Известны и длительные модификации, описанные у некоторых бактерий, простейших и многоклеточных эукариот. Для понимания возможного механизма длительной модификационной изменчивости рассмотрим сначала понятие генетического триггера.

Например, в оперонах бактерий содержатся, кроме структурных генов, два участка — промотор и оператор. Оператор некоторых оперонов находится между промотором и структурными генами (у других он входит в состав промотора). Если оператор связан с белком, который называется репрессором, то вместе они не дают двигаться РНК-полимеразе по цепи ДНК. (Пр: lac-оперон E.coli). У бактерий при делении вещество-индуктор (в случае с E. coli — лактоза) передается в цитоплазму дочерней клетки и запускает диссоциацию белка-репрессора от оператора, что влечет за собой проявление активности фермента (лактазы) для расщепления лактозы у палочек даже при отсутствии этого дисахарида в среде.

Если оперона два и если они взаимосвязаны (структурный ген первого оперона кодирует белок-репрессор для второго оперона и наоборот), они образуют систему, которая называется триггером [1]. При активном состоянии первого оперона отключен второй. Однако под действием окружающей среды может быть заблокирован синтез белка-репрессора первым опероном, и тогда происходит переключение триггера: активным становится второй оперон. Такое состояние триггера может наследоваться следующими поколениями бактерий. Молекулярные триггеры могут обеспечивать длительные модификации и у эукариот. Это может происходить, например, путем цитоплазматического наследования включений цитоплазмы у бактерий при их размножении.

Эффект переключения триггеров можно наблюдать у неклеточных форм жизни, например, у бактериофагов. При внедрении в клетку бактерии при недостатке питательных веществ они остаются неактивными, внедряясь в генетический материал. При появлении благоприятных условий в клетке фаги размножаются и вырываются из бактерии — происходит переключение триггера вследствие изменения окружающей среды.

### **84. В чем состоит эволюционное значение дифференциальной экспрессии генов? Расскажите о механизмах, обеспечивающих дифференциальную экспрессию.**

Дифференциальная экспрессия - различная экспрессия генов в разных тканях и клетках. Один из главных и общепризнанных догматов современной эмбриологии состоит в том, что, за исключением нескольких особых случаев, все клетки данного организма, независимо от того какими они становятся в дифференцированном состоянии, содержат в геноме одну и ту же ДНК. Тем не менее экспрессия генов в клетках одного типа явно отличается от их экспрессии в клетках другого типа. Дифференцированные клетки каждого типа обладают свойственной им одной морфологией и поддерживают свой собственный набор синтезируемых белков. Содержащиеся в клетках разного типа матричные РНК (мРНК) также неидентичны. На основе всех этих данных ученые пришли к единодушному мнению, высказанному, например, в 1976 г. Дэвидсоном (Davidson), что дифференцировка обуславливается изменениями дифференциальной экспрессии генов в различных клеточных линиях развивающегося зародыша.

У бактерий экспрессия генов контролируется исключительно регуляторными механизмами, действующими на уровне транскрипции генов, т. е. синтеза мРНК. У эукариот регуляция действия генов более сложная. Регуляция происходит на уровнях транскрипции, процессинга, в результате которого в ядре из большого и сложного первичного РНК-транскрипта образуется соответствующая мРНК, а также на уровне транспорта мРНК из ядра в цитоплазму. Трансляция мРНК после того, как она попадет в цитоплазму, также регулируется разнообразными механизмами.

#### **85. От чего зависят отношения доминантности-рецессивности аллелей? Могут ли межallelные отношения изменяться в ходе отбора?**

*Новые мутации могут сразу обладать домин. проявлением в фенотипе диплоидных особей, но вероятность выживания мутантов вообще невелика, и поэтому преимущественно сохраняются именно рецессивные мутации, так как у них есть лазейка - гетерозиготы, где они могут "скрыться", не проявляясь фенотипически, тем самым не ухудшая приспособленность. Впоследствии, если при каких-либо изменениях внешних условий новый признак окажется благоприятным, обуславливающий его мутантный аллель может вторично приобрести домин. фенотипич. выражение.*

*Правило Харди — Вайнберга гласит: при отсутствии возмущающих воздействий, как-то: повторное мутирование одного и того же гена, отбор или избирательная миграция, т. е. привнесение аллеля или убыль аллеля, в панмиктической популяции, т. е. в популяции, где равновероятны скрещивания любой пары особей, концентрация генов из поколения в поколение остается неизменной.*

#### **86. Каково эволюционное значение канализации траекторий развития?**

*Эпигенетическая траектория целой особи складывается из множества частных траекторий, определяющих появление тех или иных конкретных дефинитивных морфофизиологических признаков и свойств. Эти траектории не независимы друг от друга, хотя каждая и обладает определенной степенью автономности и канализованности. Канализованная траектория, которая «притягивает» близлежащие траектории, называется **креодом** (К. Уоддингтон). Взаимодействие креодов, сложность и глубина которого только начинают проявляться, ведет к канализации (автономизации) всего процесса онтогенеза. Главный действующий агент при этом — естественный отбор, выступающий в виде канализирующего отбора, который определяет возникновение «стандартного» фенотипа в самых разнообразных, колеблющихся условиях внутренней и внешней среды.*

*Автономизация и регуляция онтогенеза — разные, хотя и тесно взаимосвязанные феномены эволюции. Они могли возникнуть в ходе эволюционного процесса лишь потому, что существует возможность наследственных изменений процессов онтогенеза. Эти наследственные изменения онтогенеза, по существу, являются элементарным эволюционным материалом и служат основой перестройки филогенеза любого масштаба.*

**87. Может ли в ходе эволюции измениться норма реакции признака? В каких условиях?**

*Норма реакции - это пределы, в которых фенотип может изменяться под действием среды без изм.генотипа. Возможность генетически детерминирована и наследуется (спектр возможных уровней экспрессии генов). Она индивидуальная, для ее изменения должен измениться генотип. Организм как целое оставляет (или не оставляет) потомство, поэтому естественный отбор влияет на генетическую структуру популяции опосредованно через вклады фенотипов. Без различных фенотипов нет эволюции. Пример - одуванчики из одного корневища: один в горах. другой на лугу.*

*Отдельно следует рассмотреть влияние отбора на признаки, обладающие широкой нормой реакции, то есть на модификационную изменчивость. Г. Ф. Гаузе на ряде видов инфузорий. Он изучал адаптацию инфузорий к изменениям солености и температуры воды. Границы толерантности к солености у этого вида широки. В Хаджибекском лимане, откуда был взят материал для опытов, соленость колеблется от 6,1 до 2,5 ‰. На изменения концентрации солей *E. varnii* реагирует изменениями размеров тела. Чем выше концентрация соли, тем мельче инфузории. Сами клоны различаются средними размерами, и разница сохраняется при изменениях солености. Гаузе и его сотрудницей Смарагдовой были выведены две пары клонов. при повышении солености выжили те клоны-эксконъюганты, которые лучше реагировали на изменения среды. При повышении солености до 7 ‰, погибает около 50 % культур инфузорий. наиболее эффективно адаптируются к повышению солености клоны, обладающие более широкой нормой реакции на изменение концентрации солей, и назвал это отбором на приспособляемость. Клон инфузорий с генетических позиций можно рассматривать как одну особь. Внутри клона нет расщепления генов. Поэтому из приведенного опыта неясно, как ведет себя популяция организмов, способных к модификационной изменчивости при отборе по пластичности фенотипа, то есть признакам с широкой нормой реакции.*

**88. В чем состоит концепция эпигенетического ландшафта К.Х. Уоддингтона? Как с позиции этой концепции можно объяснить формирование дискретных морф в онтогенезе?**

*Уоддингтон описывал процесс онтогенеза как пространство возможностей, или эпигенетический ландшафт. Эпигенетический ландшафт представляет собой набор эпигенетических траекторий, ведущих от начального состояния организма к взрослому состоянию. Эпигенетический ландшафт и эпигенетические траектории можно представить как поверхность с системой параллельных углубляющихся желобов.*

*Эпигенетические траектории в некоторой степени связаны между собой, то есть под воздействием различных факторов (внутренних и внешних, генетических и негенетических) возможен переход с одной траектории на другую. В результате на основании одной и той же генетической программы возможно формирование множества траекторий онтогенеза. что и приводит к поливариантности онтогенеза.*

*Первоначально эпигенетические траектории более или менее равноценны, но в ходе канализирующего отбора некоторые траектории углубляются и получают преимущество перед другими траекториями. Траектории, получающие преимущество, Уоддингтон назвал креодами. (Канализирующий отбор – это одна из разновидностей*

*стабилизирующего отбора. Канализирующий отбор контролирует нормальный ход онтогенеза, выбраковывая особи с отклонениями. Эта форма отбора представляет собой фактор стабилизации развития.)*

**89. Дайте определение нормы реакции. Каковы преимущества и недостатки признаков широкой и узкой нормы реакции для особи и для популяции в целом?**

*Нормой реакции называются пределы, в которых фенотип может изменяться под действием среды без изменения генотипа. Возможность этих изменений, обусловлены генетически.*

*По размаху нормы реакции -узкая (более характерна для качественных признаков), широкая (более характерна для количественных признаков)*

*Широкая норма реакции в природных условиях имеет важное значение для сохранения и процветания вида. Стабильность признаков, обладающих узкой нормой реакции, может быть обеспечена тремя факторами: 1) Жесткой генетической детерминацией. Тогда вся, или, по крайней мере, большая часть изменчивости признака имеет генетическую природу. Отбор по таким признакам наиболее эффективен, но и плата за эволюцию, то есть гибель менее приспособленных особей, тоже высока. 2) Стабильность признака может быть обеспечена его жесткой онтогенетической детерминацией. Таковы многие морфологические признаки, например число шейных позвонков млекопитающих (их всегда семь), или план строения позвоночных (также как и беспозвоночных) животных, или тип дробления зиготы (спиральный, радиальный) и т. п. Изменчивость таких признаков практически не зависит от генотипа. Она эпигеномна, и их эволюция лишь опосредованно и косвенно определяется естественным отбором 3) Третья причина стабильности признаков фенотипа—гомеостаз внутренней среды организма и гомеорез (термин Уоддингтона), то есть устойчивость онтогенетических взаимодействий в развивающемся организме.*

*Количество гемоглобина в крови у сухопутных млекопитающих соответствует парциальному давлению кислорода в местах их обитания. На равнине гемоглобина меньше, в горах, при пониженном атмосферном давлении, его становится больше. Количество гемоглобина — физиологический признак с широкой нормой реакции. Именно это свойство используют альпинисты, проходя адаптацию в горах перед высотными восхождениями. Через несколько дней пребывания в высокогорье количество гемоглобина в их крови увеличивается, что обеспечивает возможность подняться еще выше. То же самое происходит и с любыми другими млекопитающими при стойком понижении атмосферного давления.*

*Лесные мыши живут и на равнине, в Краснодарском крае (300 м над уровнем моря), и на высоте 1600-1700 м в горах. У равнинных мышей количество гемоглобина на 9-12 % ниже, чем у горных. При перемещении равнинных мышей в горы (или при помещении их в барокамеру) после 5-6 дней акклимации количество гемоглобина у них повышалось, но это повышение не превышало 7% и не достигало уровня, свойственного горным мышам. Аналогично, при переселении горных мышей на равнину, количество гемоглобина в их крови снижалось, но оставалось на 2-3% выше, чем у равнинных мышей. Другими словами, при освоении лесными мышами высокогорья у них произошёл генетически детерминированный сдвиг нормы реакции по количеству гемоглобина в крови. Объяснить это изменение можно только естественным отбором на адаптацию к недостатку кислорода.*

Стабильность признаков, обладающих узкой нормой реакции, может быть обеспечена тремя факторами: 1) Жесткой генетической детерминацией. Тогда вся, или, по крайней мере, большая часть изменчивости признака имеет генетическую природу. Отбор по таким признакам наиболее эффективен, но и плата за эволюцию, то есть гибель менее приспособленных особей, тоже высока. 2) Стабильность признака может быть обеспечена его жесткой онтогенетической детерминацией. Таковы многие морфологические признаки, например число шейных позвонков млекопитающих (их всегда семь), или план строения позвоночных (также как и беспозвоночных) животных, или тип дробления зиготы (спиральный, радиальный) и т. п. Изменчивость таких признаков практически не зависит от генотипа. Она эпигеномна, и их эволюция лишь опосредованно и косвенно определяется естественным отбором. 3) Третья причина стабильности признаков фенотипа—гомеостаз внутренней среды организма и гомеорез (термин Уоддингтона), то есть устойчивость онтогенетических взаимодействий в развивающемся организме.

#### **90. Сравните эволюционное значение мутационной изменчивости у про- и эукариот.**

Мутационная изменчивость является основным источником генетической изменчивости у прокариот, обладающих гаплоидным набором генов. У них, вновь возникающие мутации сразу проявляются в фенотипе, а на фенотипическое выражение мутаций влияют межгенные взаимодействия и эпигеномные взаимодействия белков — продуктов экспрессии генов. У эукариот, обладающих диплоидным и полиплоидным генотипами, решающее значение имеет комбинативная изменчивость. В результате объединения гамет родителей, в генотипах потомков комбинируются разные аллели, в том числе, вновь возникшие мутации, тандемные повторы, возникающие в результате кроссинговера и передислокации мобильных генетических элементов. Вторым источником комбинирования генов является равный кроссинговер. Новые сочетания генов приводят к новым, отсутствовавшим у родителей, признакам фенотипов потомков. (возникновение ореховидного гребня у кур вследствие комбинирования двух диаллельных генов) У организмов, размножающихся половым путем, разнообразие комбинирующихся генов во много раз превосходит разнообразие, создаваемое мутационной изменчивостью. Количество возможных комбинаций генов отражает количество генетических классов зигот во втором поколении.

Эволюция организмов в значительной степени связана именно с развитием адаптации, причем преобразование сложных многокомпонентных адаптивных комплексов контролируется многими независимыми генетическими системами. Следовательно, для объяснения эволюции мутационный процесс совершенно недостаточен - необходимо указать фактор, интегрирующий мутации и формирующий на их основе фенотип приспособления любой сложности. Таким фактором является естественный отбор. Осознание этого пришло к генетикам не сразу. Известно, что большинство вновь возникающих мутаций рецессивны. Поэтому, диплоидный (или полиплоидный) генотип эукариот защищает фенотип от эффекта экспрессии мутантных генов. В этом состоит одно из кардинальных различий механизмов эволюции прокариот и эукариот. У прокариот каждая мутация проявилась в фенотипе и за адаптацию прокариоты платят колоссальной



гибелью потенциально бессмертных клеток — организмов. У эукариот геном защищен, что имеет решающее значение для существования многоклеточных организмов. Рецессивность генеративных мутаций служит основой формирования генофонда популяций, то есть создает материал эволюции, с которым работает отбор.

**91. Каковы возможные причины и эволюционное значение полиморфизма, т.е. присутствия в популяции нескольких хорошо различимых морф?**

Полиморфизм – это структурная генетическая изменчивость в популяции. Пример: двухточечная божья коровка. Среди них есть чёрная и красная морфы. + полиморфизм у моллюска по окраске раковины. + мухоловки-белошейки и мухоловки-пеструшки. Генетический – половой деморфизм, плейоморфизм. Модификационный – не закреплён генетически.

Полиморфизм имеет большое биологическое значение, так как он обеспечивает существование вида в разнообразных условиях, дает материал дивергенции - расхождения признаков и групп особей, позволяет популяции лучше использовать многообразные условия среды.

**92. Какова наследуемость и воспроизводимость адаптивных модификаций?**

Согласно этой концепции (эпигенетич эволюц), непосредственным предметом эволюции являются не гены, а целостные системы развития, флуктуации которых стабилизируются в качестве необратимых изменений. На уровне особей материалом отбора служат носители разнонаправленных формообразовательных реакций (морфозов), реализуемых системой при отклонении условий от нормальных. Отбор на осуществление предпочтительной аберрации, реализуемой неидентичными носителями, превращает ее в наследуемое изменение, постепенно замещающее прежнюю норму. Устойчивость (наследуемость) нормы зиждется здесь на регулятивных взаимодействиях внутри системы, создаваемых отбором и катализирующих определенную траекторию развития. Таким образом, наследственность в этой теории - не партнер естественного отбора, а его продукт, выступающий как целостное свойство нормального развития. Эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются по мере их стабилизации в направлении генома, а не наоборот".

**93. Как объяснить, что случайные мутации служат материалом направленного преобразования признаков?**

Т.к. мутации лежат в основе модификационной и комбинативной форм изменчивости, то обеспечивают появление новых и видов и признаков. А это и служит исходным материалом для естественного отбора. . Совокупность всех реально возможных мутаций составляет спектр изменчивости данного генотипа и генофонда данной популяции как системы из всех составляющих его генотипов. подавляющее большинство признаков организма контролируется не одним геном, а несколькими (часто многими), а сложные фенот структуры формируются в результате взаимодей. сложных комплексов генов. Отдельные мутации разных генов сами по себе принципиально не могут сформировать гармоническое целое, тем более обеспечить развитие и преобразование сложных приспособлений организмов. Эволюция организмов в знач степени связана именно с развитием адаптации, причем преобразование сложных многокомпонентных адаптивных комплексов контролируется многими независимыми генетическими системами. Следовательно, для объяснения эволюции мутационный процесс совершенно недостаточен - необходимо указать фактор, интегрирующий мутации и формирующий на их основе фенот. приспособления любой сложности. Таким фактором является естественный отбор.

**94. Что такое плейотропия? Какие ограничения это явление накладывает на эволюцию признаков фенотипа?**

*Плейотропия – связанность одного гена с несколькими признаками. Имеет биосинтетические причины. Мутация в таких генах ведет к комплексным нарушениям. (напр гидроцефалия – нарушение строения плоских костей черепа, строения век, мозга имеет причину полное нарушение формирования хрящей). Также один признак может кодироваться несколькими генами (пример у дрозофилы – мутация minute получается мутациями в 16 локусах трех хромосом) Настоящая полигенность при мутации в одном локусе детерминирует частично признак.*

*Кроме мутаций, степень выраженности которых обусловлена внешними факторами, бывают мутации с фенотипическими изменениями в константных условиях. (мутация безглазости у дрозофил). В одних и тех же условиях вариабельность мутационных изменений огромна. В этом случае фенотип зависит от остальной внутренней среды, то есть от всех остальных генов. То есть у нее меняется экспрессивность. Пенетрантность – проявление в константных условиях мутантного фенотипа не у всех мутантов (eyeless в отличие от bar). Пенетрантность и экспрессивность можно менять прямым действием среды.*

*Если мутации не проявляются в фенотипе, они не важны для отбора. Отбору подвергаются только доминантные мутации (проявляются в фенотипе, влияют на приспособляемость). Более приспособленными оказываются гетерозиготы изза сверхдоминирования.*

**95. Объясните, почему большинство мутантных аллелей рецессивно по отношению к аллелям дикого типа?**

*Новые мутации могут, конечно, сразу обладать доминантным проявлением в фенотипе диплоидных особей, но вероятность выживания мутантов вообще невелика, и поэтому преимущественно сохраняются именно рецессивные мутации. Впоследствии, если при каких-либо изменениях внешних условий новый признак окажется благоприятным, обуславливающий его мутантный аллель может вторично приобрести доминантное фенотипическое выражение (следует подчеркнуть, что доминантны и рецессивны, собственно говоря, не сами аллели, а их проявления в фенотипе). Переход аллеля от рецессивного к доминантному состоянию может быть обусловлен различными механизмами, действующими на разных уровнях преобразований наследственной информации в онтогенезе. Генетически такой переход может быть достигнут через отбор особых генов-модификаторов, влияющих на фенотипическое проявление мутантного аллеля (гипотеза Р.Фишера), или же через отбор аллелей с большей физиологической активностью (обеспечивающих более интенсивный синтез ферментов), чем первоначальный рецессивный вариант (гипотезы С.Райта и Д.Холдейна). В сущности, эти гипотезы не исключают, а взаимно дополняют друг друга, и эволюция доминантности может происходить путем отбора малых мутаций как структурных генов, так и генов-модификаторов.*

**96. Какое значение для эволюции имеет мобилизационный резерв изменчивости? Как он формируется?**

*Накопление под защитой стабилизирующего отбора генетической изменчивости, как нейтральной, то есть не влияющей на морфогенез, так и псевдонейтральной, то есть подавленной (срегулированной) эпигенетическими взаимодействиями развивающихся зачатков, приводит к увеличению генофонда популяции. Шмальгаузен назвал накопление этой изменчивости «мобилизационным резервом». Он предположил, что при резких изменениях среды, сопровождаемых сокращением*

численности популяции, эта изменчивость, в силу увеличения гомозиготности, проявляется в фенотипах и служит материалом для движущего отбора. Таким образом, стабилизирующий отбор сохраняет уже существующие адаптации и совершенствует их онтогенез.

**97. Может ли мутационный процесс сам по себе обеспечивать эволюцию?**

*Отдельные мутации разных генов сами по себе принципиально не могут сформировать гармоническое целое, тем более обеспечить развитие и преобразование сложных приспособлений организмов. Эволюция организмов в знач степени связана именно с развитием адаптации, причем преобразование сложных многокомпонентных адаптивных комплексов контролируется многими независимыми генетическими системами. Следовательно, для объяснения эволюции мутационный процесс совершенно недостаточен - необходимо указать фактор, интегрирующий мутации и формирующий на их основе фенот. приспособления любой сложности. Таким фактором является естественный отбор.*

**98. За счет чего признаки, обладающие узкой нормой реакции, стабильно проявляются в фенотипе?**

*Стабильность признаков, обладающих узкой нормой реакции, может быть обеспечена тремя факторами: 1) Жесткой генетической детерминацией. Тогда вся, или, по крайней мере, большая часть изменчивости признака имеет генетическую природу. Отбор по таким признакам наиболее эффективен, но и плата за эволюцию, то есть гибель менее приспособленных особей, тоже высока. 2) Стабильность признака может быть обеспечена его жесткой онтогенетической детерминацией. Таковы многие морфологические признаки, например число шейных позвонков млекопитающих (их всегда семь), или план строения позвоночных (также как и беспозвоночных) животных, или тип дробления зиготы (спиральный, радиальный) и т. п. Изменчивость таких признаков практически не зависит от генотипа. Она эпигеномна, и их эволюция лишь опосредованно и косвенно определяется естественным отбором 3) Третья причина стабильности признаков фенотипа—гомеостаз внутренней среды организма и гомеорез (термин Уоддингтона), то есть устойчивость онтогенетических взаимодействий в развивающемся организме.*

**99. Какие механизмы обеспечивают множественность вариантов проявления в фенотипе признаков, обладающих широкой нормой реакции?**

*Признак, имеющий широкую норму реакции, изменяется в большом диапазоне. Например, количество молока у крупного рогатого скота зависит в большой степени от условий содержания и кормления. Признак, имеющий узкую норму реакции, мало зависит от внешних условий, например окраска шерсти у крупного рогатого скота. Норма реакции складывалась исторически в результате естественного отбора; она имеет большое приспособительное значение. Зная влияние факторов внешней среды на норму реакции конкретных признаков, можно повышать урожайность растений и продуктивность животных.*

**100. Что подразумевается под неслучайностью комбинативной изменчивости.**

*Комбинативная изменчивость уже не случайна. Она контролируется естественным отбором.*

**101. Каковы основные особенности движущего отбора по полигенным количественным признакам?**

*При отборе по любым признакам принцип отбор идет по фенотипам, но отбираются генотипы сохраняет свое значение. Однако, когда отбор ведется по количественным(полигенным признакам), невозможно оценить вклад тех или иных генов в изменения генетического определения отбираемых признаков. Изучение ответа на отбор и*

*факторов, влияющих на его эффективность, осложняется еще и тем, что многие полигенные признаки обладают более или менее широкой нормой реакции. К таким признакам относится большинство хозяйственно-важных признаков домашних животных и культурных растений, таких как скорость роста, ответ на корма у жив или мин питание у раст, плодовитость, жизнеспособность потомства и т.д. Первый принцип такого отбора- тщательное отношение селекционера к производителям- совокупности организмов, среди которых производится отбор. Прежде всего стремятся выявить коэффициент наследуемости отбираемых признаков. Т.е. генетическую аддитивную компоненту фенотипической изменчивости. Уточнить можно строго соблюдая условия содержания производителей.*

### **102. Почему отбор приводит к направленному комбинированию аллелей?**

*Форма отбора, обеспечивающая эволюцию вслед за изменяющимися условиями внешней среды; при этом отбор новых мутаций изменяет норму реакции и адаптивную ценность в сравнении с исходной популяцией; Н.о. может фиксировать мутации, которые в условиях обитания предковой популяции являлись вредными; один из классических примеров действия Н.о. - индустриальный меланизм*

### **103. Каковы особенности отбора по признакам с широкой нормой реакции?**

механизм действия естественного отбора на пластичные признаки фенотипа отличается от механизма его действия на признаки, жестко детерминированные генами, (Пр: цвет крыльев у березовых пядениц). Если изменение условий существования не выходит за пределы нормы реакции большинства особей популяции, то организмы и приспособляются к нему в пределах своих индивидуальных возможностей, без изменения генетического состава популяции. Отбор вступает в действие несколько позже — он отбирает и комбинирует гены таким образом, чтобы обеспечить надежное, не зависящее ни от случайных колебаний среды, ни от случайных наследственных отклонений (мутаций), проявление нормы реакции в новых условиях.

Одним из немногих исследованных примеров подобной адаптации может служить приспособление лесных мышей к жизни в высокогорьях Кавказа. Количество гемоглобина в крови у сухопутных млекопитающих соответствует парциальному давлению кислорода в местах их обитания. На равнине гемоглобина меньше, в горах, при пониженном атмосферном давлении, его становится больше. Количество гемоглобина — физиологический признак с широкой нормой реакции. Именно это свойство используют альпинисты, проходя адаптацию в горах перед высотными восхождениями. Через несколько дней пребывания в высокогорье количество гемоглобина в их крови увеличивается, что обеспечивает возможность подняться еще выше. То же самое происходит и с любыми другими млекопитающими при стойком понижении атмосферного давления.

Лесные мыши живут и на равнине, в Краснодарском крае (300 м над уровнем моря), и на высоте 1600-1700 м в горах. У равнинных мышей количество гемоглобина на 9-12 % ниже, чем у горных. При перемещении равнинных мышей в горы (или при помещении их в барокамеру) после 5-6 дней акклимации количество гемоглобина у них повышалось, но это повышение не превышало 7% и не достигало уровня, свойственного горным мышам. Аналогично, при переселении горных мышей на равнину, количество гемоглобина в их крови снижалось, но оставалось на 2-3% выше, чем у равнинных мышей. Другими словами, при освоении лесными мышами высокогорья у них произошел генетически детерминированный сдвиг нормы реакции по количеству гемоглобина в крови. Объяснить это изменение можно только естественным отбором на адаптацию к недостатку кислорода.

**104. Что означают понятия «принцип основателя» и «эффект бутылочного горлышка»? На основании каких популяционных характеристик можно предполагать, что в конкретной популяции могли наблюдаться данные явления?**

*Принцип основателя - биологический закон, согласно которому особь-основатель новой изолированной колонии или островной популяции несет в себе лишь незначительную часть генетической информации, заложенной в популяции или виде, откуда происходит особь-основатель.*

*Аллопатрическое видообразование — широко распространенный способ возникновения новых видов. При расширении ареала окраинные популяции — краевые изоляты — хорошо изолированы от популяций, обитающих в более благоприятных частях ареала, а численность особей, составляющих такой изолят невелика. В краевых изолятах возникает эффект горлышка бутылки—генофонд их обеднен. В то же время, популяции, осваивающие новые территории, вынуждены приспосабливаться к новым условиям среды. Это создает новые векторы отбора. Сочетание изменений материала для отбора, изоляции и изменения направления отбора обеспечивает дивергенцию. Эта схема, предложенная Майром, уточнена введенным им «принципом основателя». Немногочисленные особи — основатели краевых изолятов несут генофонд, отличающийся по частотам аллелей от генофонда других популяций того же (исходного) вида, что создает стартовые условия быстрой дивергенции.*

*Имеются данные и подтверждающие существование принципа основателя, и противоречащие ему. Формозов и Яхонтов (1988) показали, что у пищух *Ochotona alpina*—*hyperboreum complex*, обитающих на северо-востоке Якутии, звуковые сигналы мономорфны, что отличает эти популяции от полиморфных по вокализации популяций пищух плато Путорана. Авторы объясняют стабилизацию звукового сигнала в краевых изолятах принципом основателя..*

*С другой стороны, Шилов и др. изучали береговые и островные популяции полевки-экономки *Microtus oeconomus* в Дарвинском заповеднике. Островные популяции были изолированы от береговых с момента заполнения Рыбинского водохранилища, в течение, минимум, 40 поколений. Несмотря на сильные различия экологических условий на материке и на торфяных островах, всплывших вместе с полевками при затоплении водохранилища и, затем, закрепившихся на отмелях корнями макрофитов, различий морфофизиологических показателей не было обнаружено. Экологические же различия велики. Количество примеров и подтверждающих, и не подтверждающих принцип основателя может быть увеличено. Их совокупность позволяет считать этот принцип не универсальным пусковым механизмом аллопатрического видообразования.*

**105. Охарактеризуйте основные системы скрещиваний. Каково их влияние на генотипы особей и генофонд популяции?**

*Простейшей системой скрещивания является панмиксия - равновероятное скрещивание любых двух особей данной популяции. В результате в ряду поколений происходит выравнивание (рендомизация) частот аллелей в генофонде популяции. Примерами панмиктических популяций служат большинство видов дрозофилы. В природных популяциях панмиксия — явление редкое, более часто наблюдаются различные формы неслучайного скрещивания особей: положительное и отрицательное ассортативное скрещивание, инбридинг и селективное скрещивание (неслучайный выбор партнера). Инбридинг или близкородственное скрещивание, ведущее к гомозиготизации*

генотипов. Однако, гомозиготизация по селективно значимым признакам, закрепляя сочетания определяющих эти признаки генов, одновременно приводит к выщеплению рецессивных гомозигот и по всем другим признакам. Инбридинг комбинирует генов и сокращает материал для отбора. В чистых линиях отбор не эффективен. В популяциях диких видов инбридинг все же иногда наблюдается. Домовые мыши, *Mus musculus* подразделены на жестко изолированные семейные группы. Доминирующий в группе самец спаривается со всеми самками, включая собственных дочерей. Чужаки в такую группу не допускаются. Очевидно, существуют защитные механизмы, препятствующие влиянию на фенотип рецессивных гомозигот, снижающих приспособленность. Достаточно надежным механизмом, защищающим от инбредной депрессии, может служить полигенность.

**106. Какова динамика частот аллелей под действием отбора: а) против рецессивного аллеля; б) против доминантного аллеля; в) против гетерозигот; г) в пользу гетерозигот.**

Правило Харди-Вайнберга:

$p^2 + 2pq + q^2 = 1$ . Отклонение м.б. только в случае действия отбора. Надо попробовать подставлять циферки ( $p$  - частота доминанты,  $q$  - рецессивы,  $pq$  - гетерозиготность) Приспособленность обозначается буквой  $w$  и колеблется в пределах от 0 до 1. При  $w=0$  передача наследственной информации следующему поколению не возможна из-за гибели всех особей; при  $w=1$  полностью реализуются потенциальные возможности к размножению. Величина, обратная приспособленности генотипа, называется коэффициентом отбора и обозначается буквой  $S$ :  $S=1-w$ ,  $w=1-S$ . Коэффициент отбора определяет скорость уменьшения частоты того или иного генотипа. Чем больше коэффициент отбора и чем, следовательно, меньше приспособленность каких-либо генотипов, тем выше давление отбора.

Особенно эффективно отбор идет против доминантных мутаций, поскольку они проявляются не только в гомозиготном, но и в гетерозиготном состоянии. При  $S = 1$  популяция за одно поколение избавляется от доминантных летальных мутаций. Например, доминантным аллелем обусловлено тяжелое заболевание у человека - ахондроплазия. Из-за нарушения роста длинных костей для таких больных характерны короткие, часто искривленные конечности и деформированный череп. Гомозиготы по этому аллелю совершенно нежизнеспособны ( $S = 1$ ). У гетерозигот число детей впятеро меньше по сравнению со здоровыми людьми, т.е.  $w = 0,2$ ;  $S = 0,8$ .

Многие рецессивные мутации обладают пониженной приспособленностью и будут устраняться отбором. Если рецессивные гомозиготы обладают нулевой приспособленностью, то популяция избавится от них также за одно поколение. Но отбор против рецессивных аллелей затруднен, потому что большая их часть находится в гетерозиготном состоянии (под прикрытием нормального фенотипа) и они как бы ускользают от действия отбора. Подсчитано, что если частота "вредного" рецессивного аллеля равна 0,01, то потребуются 100 поколений только для того, чтобы снизить частоту аллеля вдвое, и 9900 поколений, чтобы снизить ее до 0,0001. Особенно трудно избавиться от рецессивных мутаций большие популяции, так как в них вероятность перевода таких мутаций в гомозиготное состояние очень мала.

Нередко наблюдается отбор в пользу гетерозигот, когда обе гомозиготы имеют пониженную приспособленность по сравнению с гетерозиготами. Такое состояние является устойчивым, т.е. если придать этой системе какое-то отклонение (например, за счет миграций или мутаций) система стремится вернуться к исходному состоянию. Стоит отметить, что обратная система (т.е. когда отбор действует против гетерозигот) не

устойчива, и, если происходит по каким-то причинам отклонение в одну из сторон - аа или АА - то это состояние в последствии и закрепляется.

**107. Как вычисляются ответ на отбор и селекционный дифференциал? О чем может свидетельствовать низкий уровень ответа на отбор, наблюдающийся в популяции?**

**СЕЛЕКЦИОННЫЙ ДИФФЕРЕНЦИАЛ** . Разность между средней продуктивностью животных, отобранных для получения молодняка, и средней продуктивностью популяции, стада или группы животных. Селекционный дифференциал ( $S_d$ ) отражает степень превосходства средних показателей признака у отбираемой для дальнейшего воспроизводства группы животных над средней величиной. На его основании рассчитывается эффект селекции и теоретический прогноз продуктивности за определенный промежуток времени.

Возможности направленного комбинирования под действием отбора не безграничны. Они зависят от численности популяции, полигенности отбираемого признака и интенсивности отбора. При исчерпании изменчивости по признаку подобный результат получен во многих экспериментах (Фолконер, 1985), отбор в данном направлении становится неэффективным. Экстраполируя подобные экспериментальные случаи на эволюцию естественных популяций, можно предполагать, что невозможность ответа на отбор из-за исчерпания резерва изменчивости по признаку должна приводить либо к вымиранию популяции, либо к возникновению иного направления отбора, компенсирующего невозможность эффективного отбора в первоначальном направлении

**108. В чем разница между понятиями «наследственность» и «наследуемость» признака? Приведите примеры наследственных признаков с низкой наследуемостью. Насколько эффективен отбор по таким признакам?**

Наследуемость (в генетике) — доля фенотипической изменчивости в популяции, обусловленная генетической изменчивостью (в отношении к определенному качественному или количественному признаку). Различия между индивидуумами могут быть обусловлены генетическими факторами и/или окружающей средой. Наследуемость анализирует примерное отношение влияния генетических и негенетических факторов на общие отклонение фенотипа в популяции.

Наследственность — способность организмов передавать свои признаки и особенности развития потомству. Благодаря этой способности все живые существа сохраняют в своих потомках характерные черты вида.

Для популяций с низкой наследуемостью характерно сильное изменение при инбридинге и скрещиваниях - инбредная депрессия в первом случае и гетерозис во втором.

**109. Как вычисляется наследуемость признака? Какова связь между значением наследуемости признака и эффективностью отбора по этому признаку?**

Для количественной характеристики наследуемости используется величина дисперсии признака. Общая дисперсия ( $V_T$ ) может быть представлена в виде суммы дисперсии, связанной с различиями в генотипе ( $V_G$ ), и дисперсии, связанной с влиянием среды ( $V_E$ ) ← используется близнецовый метод. Обычно принимается, что дисперсией,

связанной со взаимодействием генотипа и среды (VI) можно пренебречь. В случае принятия всех этих допущений, общая дисперсия может быть представлена в виде

$$V_T = V_G + V_E \quad (1).$$

Наследуемость в широком смысле понимается как коэффициент генетической детерминации ( $H^2$ ):

$$H^2 = \frac{V_G}{V_T} \quad (2).$$

Эффективность отбора  $R_1$  по полигенным признакам определяется двумя основными показателями: наследуемостью признака, по которому ведется отбор, и селекционным дифференциалом:

$$R = S h^2, \quad (3.3)$$

где  $S$  - селекционный дифференциал (разница в средней величине признака до и после отбора);  $h^2$  - коэффициент наследуемости признака.

### **110. Существует ли связь между интенсивностью элиминации и скоростью изменения частот аллелей, находящихся под действием движущего отбора?**

. Избирательная элиминация — это мотивированная элиминация, гибель особей или части популяции, обусловленная их более низкой относительной приспособленностью. При мотивированной элиминации происходит устранение части особей из процесса формирования генофонда по определенным причинам. В качестве факторов избирательной элиминации выступают силы неживой природы, межвидовые взаимоотношения, внутривидовые конкурентные отношения. То есть, избирательная элиминация ведет к дифференциальному выживанию и размножению. Поэтому избирательная элиминация имеет ведущее значение в эволюции. Избирательная элиминация может быть физической (самоизреживание всходов одного вида растений) и генетической (уменьшение участия особи в формировании генофонда следующего поколения вследствие уменьшения выживаемости, неуспешности размножения, уменьшения плодовитости).

При усилении элиминации факторами среды, внешними по отношению к популяции, естественный отбор автоматически подхватывает любые признаки, снижающие острогу внутривидовой конкуренции и, тем самым, повышающие вероятность избежать элиминации биогеоценотическими факторами.

### **111. Что такое компоненты приспособленности? Как они связаны между собой?**

Приспособленность можно разбить на следующие компоненты:

- 1) дифференциальная смертность в раннем, и молодом возрасте;



- 2) дифференциальная смертность на стадии половой зрелости;
- 3) дифференциальная выживаемость;
- 4) дифференциальное стремление к спариванию и успешность последнего;
- 5) дифференциальная фертильность;
- 6) дифференциальная плодовитость.

1-3 → приводят в действие процесс отбора, повышающий приспособленность к критическим условиям среды,

4-6 → необязательно связаны с совершенствованием уже существующих адаптаций.

### **112. В чем разница между естественным отбором и борьбой за существование?**

Если кратко, то борьба за существование - это причина естественного отбора. Борьба за существование - вся совокупность экологических взаимодействий каждого организма с окружающей средой. Естественный отбор - выживание в этой борьбе наиболее приспособленных особей - это уже следствие.

### **113. Возможна ли дивергенция при отсутствии межгрупповой конкуренции?**

**Обоснуйте свою точку зрения.**

Теоретически, конкуренция между популяциями может приводить к их дивергенции. Предполагается, что при достаточной изоляции соседних популяций и конкуренции между ними в каждой из этих популяций должны выживать особи менее сходные с особями другой популяции. Однако исследователь обычно не находит в природе границ видов, поэтому о существовании двух отдельных популяций обычно говорят при возникновении пространственной разобщенности популяций. В таком случае, о какой конкуренции вообще идет речь?

Поэтому да, внутривидовая дифференциация (дивергенция) скорее обусловлена адаптацией каждой популяции к локальным условиям существования, чем межгрупповой конкуренцией.

### **114. Перечислите основные эволюционные последствия избирательной и неизбирательной элиминации для популяции.**

Неизбирательная элиминация — это общая, катастрофическая, гибель организмов во время стихийного бедствия (наводнение, засуха, пожар, сход снеговых лавин, сель), антропоического воздействия. Неизбирательная элиминация может вызвать вымирание части популяции, всей популяции, многих популяций и даже всего эндемичного малочисленного вида. Также может быть связана с трудностями в развитии или жизненном цикле организма. Определяет отбор по плодовитости.

Избирательная элиминация — это мотивированная элиминация, гибель особей или части популяции, обусловленная их более низкой относительной приспособленностью. При мотивированной элиминации происходит устранение части особей из процесса формирования генофонда по определенным причинам. В качестве факторов избирательной элиминации выступают силы неживой природы, межвидовые взаимоотношения, внутривидовые конкурентные отношения. То есть, избирательная элиминация ведет к

дифференциальному выживанию и размножению. Поэтому избирательная элиминация имеет ведущее значение в эволюции.

### **115. Почему единицей эволюции является популяция, а не вид и не особь?**

Популяция — самая мелкая из групп особей, способная к эволюционному развитию, поэтому ее называют *элементарной единицей эволюции*. Отдельно взятый организм не может являться единицей эволюции. Эволюция происходит только в группе особей. Поскольку отбор идет по фенотипам, особи данной группы должны отличаться друг от друга, т. е. группа должна быть разнокачественной. Разные фенотипы в одних и тех же условиях могут обеспечиваться разными генотипами. Генотип же каждого конкретного организма на протяжении всей жизни остается неизменным. Популяция благодаря большой численности особей представляет собой непрерывный поток поколений и в силу мутационной изменчивости — разнородную (гетерогенную) смесь различных генотипов. Совокупность генотипов всех особей популяции — генофонд — основа микроэволюционных процессов в природе.

Вид как целостная система не может быть принят за единицу эволюции, так как обычно виды распадаются на составные их части — популяции. Вот почему роль элементарной эволюционной единицы принадлежит популяции.

### **116. В чем состоит отличие активной и пассивной форм конкуренции?**

По Шмальгаузену — акт конкуренция — за ограниченные ресурсы, такие как пища или индивидуальный участок. Пассивная — конкуренция за избежание опасности — хищников, паразитов, неблагоприятных абиотических условий. Они связаны — зимой усиливается конкуренция за пищу и убежища на фоне холода. По количеству особей в борьбе различают индивидуальную, межгрупповую, межвидовую. Пассивная конкуренция определяется биологической разнокачественностью организмов по отношению к повреждающим факторам среды (выше перечисленным) и встречается в основном между жертвами. Пример: пассивная конкуренция между основными жертвами амурского тигра — изюбрыми и кабаном. Изюбры выживают чаще кабанов, но и среди последних есть те, кто при пассивной форме конк. останутся в живых при нападении тигра на стадо.

### **117. Какие последствия для вида может иметь внутри- и межвидовая конкуренция?**

Межвид. конкуренция = прямая конк. за огранич. ресурс + эксплуатация (косвенная), при которой один из видов обладает преимуществом в эксплуатации ресурса. У конкурентов — хуже ресурсы. Последствие — элиминация одного вида другим. Разделение экологических

ниш. Внутривид. = межпопуляц-я + индивидуальная (по числу конкур.особей). Ведет к увеличению различий между популяциями, дивергенции и в пределе к видообразованию.

**118. Какие популяционные характеристики влияют на скорость эволюционных преобразований?**

**119. Какова роль комбинативной и мутационной изменчивости при преобразовании признака под воздействием стабилизирующей формы естественного отбора?**

**120. Какова роль комбинативной и мутационной изменчивости при преобразовании признака под воздействием движущей формы естественного отбора?**

**121. Чем обусловлено, по вашему мнению, снижение жизнеспособности особей интенсивном искусственном отборе? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

Искусственный отбор - избирательный отбор животных или растений селекционером, у которых под влиянием внешней среды и изменением привычек возникли приспособления полезные не для самого животного или растения, а для человека. Всякий инбридинг. получение гомозигот, всё это не увеличивает шансов на выживание в естественных условиях. Мул - пример. Полигенные признаки. Организм –высокоинтегрированная система, изменение одного признака, может повлечь изменение многих - соотбор. Нарушения геномные, морфогенетических корреляций.

**122. Что такое «коррелятивные эффекты отбора»? Приведите примеры.**

Благодаря наличию корреляций отбор, благоприятствующий какому-либо признаку, будет автоматически способствовать сохранению и распространению в популяциях всего комплекса коррелятивно связанных признаков, которые сами по себе могут иметь как нулевую (нейтральные признаки), так и слабо отрицательную приспособительную ценность. Поэтому нельзя ограничиваться действием отбора на какой-либо один признак - эффект отбора всегда определяется по общей приспособительной ценности всех взаимосвязанных изменений. При искусственном отборе, который селекционеры ведут обычно по отдельным интересующим их признакам, в результате происходит общее снижение приспособленности организмов, вплоть до потери ими жизнеспособности вне специфических условий их содержания человеком (пример про яйценоскость и кур: больные слабые куры со слабым иммунитетом откладывают очень много яиц.)

Пример в природе: Два признака могут изменяться в эволюции так, что направление и скорость изменений одного зависят от изменений другого. Например, по данным Р.Робба, в филогенезе лошадей сохранялось постоянное соотношение удлинения морды и всего черепа в целом, хотя абсолютные скорости этих процессов были различны. В результате изменение пропорций черепа в эволюции лошадей в сторону удлинения морды происходило, вероятно, не посредством специальных мутаций, ответственных именно за эти конкретные изменения относительной и абсолютной длины морды, а коррелятивно - благодаря общему увеличению размеров тела и головы в филогенезе лошадей при постоянном соотношении длины морды и длины черепа в целом. Таким образом, увеличение размеров тела коррелятивно сказывалось на соответствующем удлинении морды по отношению к общей длине черепа. Следовательно, в этом и других подобных случаях филогенетические изменения конкретного морфологического признака, которые констатируются палеонтологами, происходили без каких бы то ни было специально ответственных за эти изменения мутаций.

**123. Каково соотношение между стабилизирующей и движущей формами отбора при эволюционном преобразовании фенотипического признака?**

Движущая форма естественного отбора приводит к закреплению новой нормы реакции организма, которая соответствует изменившимся условиям окружающей среды.

Стабилизирующая форма отбора направлена на сохранение установившегося в популяции среднего значения признака. Приспособленность к определенным условиям среды не означает прекращения действия отбора в популяции. Поскольку в любой популяции всегда существует мутационная изменчивость, то постоянно возникают особи с существенно отклоняющимися от среднего значения, типичного для популяции или вида, признаками.

При с.о. такие особи устраняются.

**124. Дайте характеристику движущей формы естественного отбора.**

Д.о. - форма естественного отбора, поддерживающая отклонения признака в изменяющихся условиях среды, в результате чего появляются новые адаптации, изм. признаки и с-ва видов и происходит их переход в другие виды.

Необходимые условия: 1. Условия среды должны изменяться однонаправленно;

2. Неслучайное скрещивание.

Результаты: 1) разрушение сложившихся корреляций

2) изм. генетической структуры популяции

3) выработка новых адаптаций

4) появление новых фенотпов (за счет новых рекомбинантных генотипов)

Пример: 1) эволюция конечности у предков лошади, обусловленная иссушением климата и возникновением обширных пространств (степей, прерий и тд)

2) ответ насекомых на яды (пусть яд убивает половину популяции, тогда с каждым поколением концентрация яда, необходимая для убийства половины, будет увеличиваться)

3) бабочка березовая пяденица (в усл индустриального лондона приобрела темный цвет крыльев).

**125. Дайте характеристику стабилизирующей формы естественного отбора.**

С.о. – отбор против крайних значений признаков, когда наибольшую приспособленность имеют особи со средним значением признака. Т.к. фенотип зависит и от генотипа, и от среды, и от шума, тогда ясно, что с.о. должен поддерживать наследственные изменения, увеличивать устойчивость развития (устойчивость реализации *нормального фенотипа*, не взирая на помехи, такие как внутр мутации, вн изм среды и др).

Т.о. соотношение признаков организма и среды остается неизм., то есть признак сохраняет свое адаптивное значение. В каждом поколении элиминируются любые отклонения, нарушающие адаптивность признака, причем симметрично и в правой и в левой частях его изменчивости. Сохраняется, проходит отбор только популяционная норма. Поскольку отбор действует против ген изм-ти, в череде поколений лимиты должны сближаться, все большее число особей должно обладать признаком близким к среднестатис. его выражению. Однако при широкой норме реакции и высокой комбинативной изменчивости распределение может оставаться неизменным - нормализующий отбор.

Пример: после снегопада и сильных ветров в Северной Америке было найдено 136 оглушенных, полуживых домовых воробьев, 72 из них выжили, а 64 погибли. Погибшие птицы имели или очень длинные, или очень короткие крылья. Особи со средними, "нормальными", крыльями оказались более выносливыми.

**126. Дайте характеристику дизруптивного отбора. Каковы последствия такого отбора для популяции? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами)**

Д. о. — форма естественного отбора, при которой условия благоприятствуют двум или нескольким крайним вариантам (направлениям) изменчивости, но не благоприятствуют промежуточному, среднему состоянию признака. В результате может появиться несколько

новых форм из одной исходной. Последствия: Д.о. способствует возникновению и поддержанию полиморфизма популяций, а в некоторых случаях может служить причиной видообразования.

примеры: 1. преимущественное выживанием в зимний сезон "красных", а в летний "черных" форм двухточечной божьей коровки.

2) образование двух рас у погремка большого на сенокосных лугах. В нормальных условиях сроки цветения и созревания семян у этого растения покрывают всё лето. Но на сенокосных лугах семена дают преимущественно те растения, которые успевают отцвести и созреть либо до периода покоса, либо цветут в конце лета, после покоса. В результате образуются две расы погремка — ранне- и позднецветущая.

3) полиморфизм по окраске раковин у земляной улитки (*Succinea nemoralis*). Различаются по количеству полос на раковине и степени пигментированности входного отверстия раковины в зависимости от окраски фона. Так, в лесах, где почвы коричневого цвета, чаще встречаются особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с грубой и желтой травой преобладает желтая окраска и т. п. Подобные различия в окраске предохраняют животных от истребления птицами.

### **127. Расскажите о действии на популяцию системы векторов отбора и его эволюционных последствиях. (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами)**

ЕС (как и ИС) – векторизованный, направленный процесс. Точкой приложения вектора отбора можно считать тот признак, по кот. он идет. Величина вектора=интенсивность отбора, зависящая от его коэф. Направление вектора=направление отбора.

На каждый организм каждой популяции любого вида одновременно действует множество факторов среды. Следовательно, любая популяция как единица эволюции подвергается одновременному действию множества векторов отбора.

Пример: травяная лягушка. В популяции существует довольно мощный вектор отбора на увеличение плодовитости (тк лягушка нерестится в половодье и при сходе талых вод гибнет огромное количество икры и головастиков). Однако отбор на плодовитость не приводит к коррелятивному увеличению тела лягушки, т.к. существует система векторов ЕС, препятствующая отбору на плодовитость: отложенная икра слипается в маты, что позволяет аккумулировать тепло, но если икринок слишком много, все гибнут от гипоксии. Отбор на устойчивость к недостатку O<sub>2</sub> не привел к снижению эмбриональной смертности, т.к. это повлекло бы за собой увеличение смертности на постэмбр стадиях. На постэмбр стадиях действует эффект группы, приводящий к гибели и дифференциации выживших по темпам роста и развития. Против эффекта группы действует вектор отбора, обусловленный 2 экологич факторами: 1) действие хищников, стимулирующих отбор на ускорение онтогенеза 2) аналогично – низкие температуры.

### **128. Что такое контрбаланс векторов естественного отбора?**

Контрбаланс (или противодействие) векторов ЕС служит причиной стабилизации признаков. Пример: отбор по числу яиц в кладке у воробьиных. *Отбор на плодовитость* все время стремится увеличить количество яиц, но этому препятствует трудность выкармливания многочисленного выводка, обуславливающая *отбор на уменьшение плодовитости*. В результате, плодовитость каждого вида более или менее постоянна. Эволюционная стабилизация, вызванная действием контрбаланса векторов ЕС – нормальное явление. Для возникновения отбора на формирование новых адаптаций либо должен возникнуть Несбалансированный вектор отбора, либо контрбаланс существующих векторов дб нарушен.

### **129. Как зависит эффективность отбора от размеров популяции?**

В маленькой популяции слабополезные и слабовредные аллели начинают вести себя фактически как нейтральные. В результате плохие аллели могут (иногда) фиксироваться, а

хорошие – элиминироваться. Отбор в маленькой популяции «не чувствует» небольших различий в приспособленности. Чем больше размер популяции, тем чувствительнее отбор к небольшим различиям, и тем меньше шансов у слабовредной мутации – зафиксироваться, а у слабополезной – элиминироваться. Можно сказать и так: чем больше популяция, тем слабее в ней эффекты генетического дрейфа и тем сильнее эффекты отбора.

С другой стороны, неполезные рецессивные мутации в большой, а тем более в плодовитой популяции, элиминируются значительно медленнее.

### **130. В каких условиях может начаться отбор на расширение нормы реакции признака?**

Быстро и часто меняющиеся усл среды. В таких случаях отбор ведет к расширению нормы реакции один и тот же генотип кодирует ряд приспособительных фенотипов, наиболее отвечающих конкретным условиям существования. Иными словами, каждый организм дает индивидуальный приспособительный ответ на конкретные изменения условий среды.

Пример с березовой пяденицей

### **131. Охарактеризуйте половой отбор. Приведите примеры данной формы отбора.**

Половой отбор — процесс, в основе которого лежит конкуренция за полового партнёра между особями одного пола, что влечёт за собой выборочное спаривание и производство потомства. Этот механизм может быть причиной эволюции некоторых характерных черт и приводить к их усилению. Даже признаки, к-е снижают жизнеспособность их носителей, могут возникать и распространяться, если преимущества, к-е они дают в успехе размножения значительно выше, чем их недостатки для выживания.

Хвост павлина, яркие перья Райских птиц и попугаев, песни птиц и лягушек, цвета тропических рыбок.

### **132. Какова роль балансирующего отбора в формировании разнообразия на генотипическом и на фенотипическом уровнях?**

Б.о. – комплекс различных селективных процессов, кот. поддерживают, повышают и регулируют генетическую изменчивость, большая часть кот. благоприятна. При колеблющихся условиях среды уравнивает соотношение адаптаций и среды. Его важнейший эффект – влияние на генофонд популяций. Три механизма увеличения генофонда популяций:

1. Накопление рецессивных мутаций, поставляющее в генофонд аллели, потенциально снижающие приспособленность
2. Формирование мобилизационного резерва наследств изм под действием стабилизирующего отбора (накапливаемые аллели нейтральны\псевдонейтральны)
3. Накопление благоприятных аллелей под действием б.о. (!)

### **133. Приведите примеры частотно-зависимого и плотностно-зависимого отбора.**

*Частотно-зависимый отбор:* (доказывается через эксперимент) 2 аллеля меняют значение своей приспособленности в зависимости от концентрации каждого из них в генофонде популяции. Дрозофила: влияние доминантной гомозиготы, гетерозиготы и рецессивной гомозиготы по ферменту esterase-6. 50 личинок первого возраста каждого генотипа помещали в пробирку со средой. Когда они окукливались, их вынимали и помещали в те же пробирки по 150 личинок каждого генотипа отдельно. Смертность личинок, помещенных в среду, где раньше были личинки *того же* генотипа выше, чем в среде, кот. исп. личинки др генотипов. => чем выше концентрация данного аллеля в популяции, тем выше его смертность. Отбор идет в пользу др аллеля, пока его концентрация не станет стимулировать элиминацию этого аллеля. Тогда отбор пойдет в пользу первого.

*Плотностно-зависимый отбор:* также имеет циклический х-р, но изменения его направления определяются плотностью отбираемых особей, а не частотой встречаемости. У дубовой листовёртки при массовом размножении паразитоиды-наездники выбирают наиболее крупные куколки для откладывания в них яиц => отбор начинает идти в пользу

мелких. На спале численности листовертки, когда куколок мало, наездники перестают откладывать в них яйца => отбор начинает идти в пользу крупных.

### **134. Приведите примеры отбора в пользу гетерозигот.**

1. Серповидноклеточная анемия - болезнь крови, широко распространенная в Азии и Африке. В результате наследственного дефекта в молекуле гемоглобина эритроциты принимают форму серпа и не способны переносить кислород. Люди, гомозиготные по рецессивному аллелю серповидноклеточности (ss), гибнут в возрасте 14-18 лет. Несмотря на это частота данного аллеля достигает в ряде районов земного шара от 8 до 20%. При этом высокая концентрация летального аллеля (s) наблюдается только в районах, где распространена особая форма малярии, вызывающая большую смертность населения. Оказалось, что естественный отбор покровительствует особям, гетерозиготным по гену серповидноклеточности (Ss). Гетерозиготы (Ss) более устойчивы к малярии по сравнению с гомозиготами (SS) по нормальному аллелю, у которых высокая смертность от малярии. Гомозиготы по рецессивному аллелю (ss) хотя и устойчивы к малярии, но гибнут от серповидно-клеточной анемии. Так, сложное разнонаправленное действие отбора на устойчивость к малярии и на устранение аллеля серповидноклеточности приводит к существованию в состоянии длительного равновесия двух генетически различных форм - гомо- и гетерозигот по серповидно-клеточной анемии.
2. разведение мраморных собак, окрас которых обусловлен действием фактора Мерля (доги, колли, таксы и др.), а также разнообразных голых собак, бесшерстность которых обусловлена влиянием доминантного гена с летальным действием.

### **135. Охарактеризуйте влияние стабилизирующего отбора на онтогенез особей и структуру генофонда популяции.**

Влияние на онтогенез: канализирующий эффект. Охраняя уже существующие адаптации, с.о. не препятствует накоплению генетической изменчивости, не влияющей на фенотипическое выражение дефинитивного признака, на кот. он действует. Т.о., с.о. подхватывает ту генетическую изменчивость, которая совершенствует процессы онтогенеза как такового, не меняя их конечного результата. Другими словами, с.о. ответственен за возникновение и дальнейшее совершенствование эпигеномных морфогенетических корреляций – креодов онтогенеза.

Влияние на генофонд: накопление генетической изменчивости (как нейтральной, так и псевдонейтральной), приводит к увеличению генофонда популяции.

### **136. Расскажите об особенностях отбора по признакам с низкой и высокой наследуемостью.**

### **137. Расскажите об особенностях отбора по признакам с узкой и широкой нормой реакции.**

с узкой нормой реакции: жестко детерминированные признаки.

Количество альтернативных вариантов невелико, что может приводить к возникновению совершенно новой фенотипической структуры популяции. То есть для таких признаков характерен высокий тем эволюции.

Описано такое явление, как эволюция доминантности, как, например в случае с изменением структуры популяции березовой пяденицы, когда в условиях сильного загрязнения среды обитания копотью, субстраты, на цвет которых она имитировала, покрылись копотью и поменяли цвет. В связи с этим распространение получили меланистическая и темно-серая формы. В экспериментах было показано, что в первом поколении окраска гибридов промежуточная, но со временем «ген» усилил свою доминантность. То есть под действием отбора комбинируются и становятся нерасщипляющимися комплексом гены, усиливающие

фенотипическое выражение и доминантность признака, произошло сблочивание генов. Гены, не ответственные непосредственно за окраску, были включены отбором в тот же нерасщепляющийся комплекс.

С широкой нормой реакции: естественный отбор, идущий по пластичным признакам фенотипа, исследован очень мало.

Пример: горная адаптация лесной мыши *apodemus silvaticus* на кавказе. С увеличением высоты снижается парциальное давление кислорода, что компенсируется умлекопитающих увеличением количества эритроцитов и гемоглобина. Число эритроцитов горных популяций в среднем на 9-12% выше, чем число эритроцитов в равнинных популяциях.

При перемещении горных мышей на равнины количество эритроцитов и гемоглобина у них понижалось, но оставалось в среднем на 3-4% выше, чем у исходно равнинных.

Особенность эволюции признаков с широкой нормой реакции - в первую очередь происходит смещение нормы реакции, которое позже закрепляется генетически.

при искусственном отборе стараются выявить коэффициент наследуемости отбираемых признаков, те генетическую аддитивную компоненту фенотипической изменчивости при таких признаках велика вероятность соотбора не контролируемых генетических вариантов, обусловленных процессом дрейфа генов, или единичными случайными аллелями.

затрудняет селекцию при отборе о низко наследуемым (полигенным) признакам естественный отбор, то есть при отборе по признакам, полезным для человека, или удобным для анализа, снижает приспособленность особей к внешним воздействиям, может нарушать онтогенез, обмен веществ, потому что работает принцип trade off.

влияние отбора по количественным признакам не генотипы организмов тем сильнее, чем длительнее ведется отбор, и чем он жестче. Теоретически, предел отбора наступает тогда, когда все гены и их комбинации переходят в гомозиготное состояние, но на практике это недостижимо, так как разные направления отбора приводят к закреплению различных мутаций и генетических комбинаций, и вообще, разные направления отбора, идущего по одному и тому же фенотипическому признаку приводят к отбору различных аллелей.

### **138. Каковы возможные причины выхода на плато значений признака, подвергающегося отбору?**

в первую очередь значения признака выходят на плато, то есть отбор по признаку становится неэффективным в связи с тем, что в какой-то момент исчерпывается генетическая изменчивость (в частности, различные генетические сочетания), обеспечивавшая изменчивость фенотипическую.

исчерпан мутационный, рекомбинационный и физиологический потенциал

### **139. Какие ограничения могут накладываться на отбор по конкретному признаку фенотипа?**

может казаться, что если отбор по определенному признаку приводит к увеличению показателей по этому признаку, то почему бы отбору не увеличивать и не увеличивать показатели, приводя к коррелятивным изменениям тела. например? но дело в том, что на организм каждой популяции каждого вида одновременно действует множество факторов среды, следовательно, любая популяция как единица эволюции подвергается одновременному действию множества векторов естественного отбора. и дальнейшему прогрессированию данного признака будет препятствовать контрбаланс векторов движущего отбора и в какой-то момент отбор по конкретному признаку приведет к его стабилизации на определенном уровне. примерами служат травяная лягушка с высокой плодовитостью, плодовитость которой стабильна и из-за действия множества векторов отбора не может больше увеличиваться без ликвидации множества факторов внешней среды (таких как нехватка кислорода в слишком большой кладке. хищники, низкие температуры), кладка яиц воробьиных.



**140. Какая ситуация, возникающая в ходе отбора, описывается как «trade-off»?**

**Приведите примеры таких ситуаций.**

принцип “trade-off”, или принцип компромисса

это ситуация, когда отбору препятствует усиление элиминации по другим признакам фенотипа.

с этим тесно связано то, что естественный отбор всегда имеет много векторов. отбор на плодовитость воробьиных птиц все время стремится увеличить количество яиц в кладке, но этому препятствует трудность вскармливания многочисленного выводка, в итоге такой противоотбор приводит к стабилизации признака на определенном “компромиссном” уровне

**141. Тест МакДональда-Крейтмана. Необходимые данные, получаемые результаты.**

(используется для оценки интенсивности отбора; основан на сравнении синонимичных и несинонимичных полиморфизмов и количеством замен между двумя близкими видами) сравнение доли синонимичных и несинонимичных точечных мутаций среди полиморфных и дивергировавших локусов.

Тест М-К гораздо лучше ловит отбор, чем  $Ka/Ks$ , поскольку не требует постоянного отбора по одним и тем же позициям. Нужны данные по внутривидовому полиморфизму, но разрешающая способность выше

**142. в чем состоит явление “выметания отбором” (“selective sweep”)? как это явление используется для поиска следов отбора на уровне нуклеотидных последовательностей**  
уменьшение и элиминация изменчивости нуклеотидной последовательности на определенном участке ДНК в результате сильного положительного естественного отбора

**143. Для чего используется тест  $Kp/Ks$ ? Как зависит значение  $Kp$  от формы отбора, действующего в данной популяции?**

Используются для детекции отбора на основе соотношения синонимичных нуклеотидных различий.

$Kp$  ( $Ka$ ) – среднее число несинонимичных замен на несинонимичный сайт (т.е. отношение к общему числу возможных).

$Ks$  – среднее число синонимичных замен на синонимичный сайт.

$Ka/Ks > 1$  – положительный отбор (т.е. увеличение частоты полезных мутаций)

$Ka/Ks \approx 1$  – нет отбора, нейтральная эволюция.

$Ka/Ks < 1$  – очищающий отбор (т.е. уменьшение частоты вредных).

Применяется при сравнении разошедшихся гомологичных последовательностей – ортологов или паралогов (*если ген существует у некоего вида, который дивергирует с образованием двух видов, то копии этого гена у дочерних видов называются ортологами, если в пределах одного организма в результате хромосомной мутации произошло удвоение гена, то его копии называют паралогами*).

**144. В чем состоит биологическая концепция вида?**

**Вид** (лат. *species*) — основная структурная единица биологической систематики живых организмов (**животных**, растений и микроорганизмов)<sup>[1]</sup>; таксономическая, систематическая единица, группа особей с общими морфофизиологическими, **биохимическими** и поведенческими признаками, способная к взаимному скрещиванию, дающему в ряду поколений плодовитое потомство, закономерно распространённая в пределах определённого ареала и сходно изменяющаяся под влиянием факторов внешней среды.

- Критерии вида:

Морфологический **критерий** позволяет различать разные виды по внешним и внутренним признакам.

- Физиолого-биохимический критерий фиксирует неодинаковость химических свойств и физиологических процессов разных видов.
- Географический критерий свидетельствует, что каждый вид обладает своим **ареалом**.
- Экологический позволяет различать виды по комплексу абиотических и биологических условий, в которых они сформировались, приспособились к жизни.
- Репродуктивный критерий обуславливает **репродуктивную изоляцию** вида от других, даже близкородственных.

1. Виды определяются не различием, а обособленностью.

2. Виды состоят не из независимых особей, а из популяций.

3. Популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций др вида.

Т.е. основной критерий вида в рамках б.к. – репродуктивная изоляция в природе. (изолирующий механизм как "любой агент, который препятствует скрещиванию групп индивидуумов", что "уменьшает или сводит к нулю частоту обмена генами между группами")

В этой концепции вид рассматривается как замкнутое репродуктивное сообщество, закрытая генетическая система популяций, в норме в природе не обменивающаяся генами с другими такими же системами — другими видами. Популяции внутри вида, напротив, генетически открытые сообщества организмов. В результате скрещивания особей из разных популяций они обмениваются генами. Поэтому генофонд вида един. Следовательно, граница между подвидами и видами обозначается таким уровнем репродуктивной изоляции, когда прекращается обмен генами.

Вид — это репродуктивно связанная совокупность популяций.

**1. Вид реален, как общность организмов (система популяций), имеющих общее происхождение, унаследовавшая от своих предков и приобретающая в процессе видообразования признаки, свойственные всем особям этого вида. что в рамках «биологической концепции вида» — концепции, наиболее известной среди современных биологов, существует мнение, что виды можно определить (охарактеризовать) только в случае дивергентной эволюции.**

145. В чем состоит морфологическая концепция вида?

### ***Морфологическая концепция вида***

Морфологическая концепция вида действительно сформировалась на базе типологической, точнее, на базе многомерного политипического вида. Однако, она представляет собой значительный шаг вперед, по сравнению с этими концепциями.

Морфологическая концепция, как и практическая типологическая, основана на представлении о дискретности видов. Видовой ранг придается

(1) Виды – группы особей (популяций), в пределах которых изменчивость количественных признаков непрерывна; отделены от других таких же групп хиатусом.

(2) виды – группы популяций, поддерживаемые общностью эпигенотипа, генетически несовместимые с др особями.

Т.е. основной критерий м.к. – наличие хиатуса в изменчивости количественных признаков.

Конкурирующая с биологической морфологическая концепция вида основана на представлении, что в ходе эволюции естественный отбор не только дифференцирует друг от друга подвиды и молодые виды, но и консолидирует эти системы популяций, приспособлявая каждую из них к тем условиям среды, в которых она обитает. Поэтому одним и тем же видом следует считать такую систему популяций, внутри которой существует непрерывная изменчивость по плавно меняющимся в пределах ареала количественным признакам. Разными видами признаются системы популяций, в изменении признаков которых наблюдается разрыв — хиатус (лат. *hiatus* — щель, просвет). Для выяснения наличия или отсутствия хиатуса годятся любые признаки — от традиционных признаков внешнего строения до частот встречаемости тех или иных аллелей в генофонде популяции. Морфологическая концепция применима и к видам с бесполом размножением, но и она не лишена недостатков: многие признаки демонстрируют прерывистую изменчивость внутри вида и многие — непрерывную изменчивость у близких видов.

#### 146. В чем суть номиналистической концепции вида?

**Противопоставляя эволюцию неизменности видов, Ламарк создал номиналистическую концепцию вида. Nomen — имя, название. Виды не реальны. Существуют только их названия, придуманные людьми для собственного удобства, в природе существуют только особи. В результате возникла дилемма: либо виды без эволюции, либо эволюция без видов и, тем самым, проблема реальности вида.**

Философская основа этой концепции — номинализм (лат. *номиналис* — именной). Номинализм возник в Древней Греции (Антисфен, Диоген Синопский) в противовес "миру идей" Платона. Согласно этой концепции в живой природе существуют только особи, а не виды. Вид — это умозрительное понятие. Виды были придуманы для того, чтобы можно было изучать большое количество особей. Номиналистическая концепция вида была популярна во Франции в XVIII веке (Ламарк, Бюффон). Отчасти сторонником номиналистической концепции был Ч. Дарвин. Вид — признаваемая формальной классификацией группа особей, составляющих определенный этап развития данной эволюционной ветви.

#### 147. Что такое сальтационное видообразование? При каких условиях оно возможно?

Сальтационное (скачкообр) быстрое скачкообразное видообразование. Наблюдается в результате мутации и сокращения сроков действия репродуктивных изолирующих механизмов. Пример - возникновение в течение одного поколения полиплоидов растений, которые обладают характеристиками новых видов. Видообразование через полиплоидию известно и у животных, хотя у последних этот механизм видообразования очень редок. Полиплоиды считают самостоятельными видами не только по причине резкого отличия их от исходных видов, но и по той причине, что они репродуктивно изолированы. Гибридное потомство от межвидовых скрещиваний, легко узнаваемое по нарушениям видоспецифической окраски, ни по жизнеспособности, ни по плодовитости не уступает исходным видам. Возникает вопрос: почему зона не расширяется, но остается стабильной? *Неограниченной гибридизации препятствует комплекс прекопуляционных барьеров.* Серая ворона более синантропна и больше предпочитает равнинные территории. Черная — соответственно предпочитает облесенные склоны гор. Другими словами, существует слабая биотопическая изоляция. Серые вороны на зиму мигрируют на юго-запад, вплоть до Южного Казахстана. Черные вороны оседлы. Поэтому они приступают к гнездованию примерно на неделю раньше серых, возвращающихся с зимовок. Это приводит к некоторой хронологической изоляции. *Возникновение зон гибридизации формируют более широкие ареалы расселения. Благодаря им формируются формы комбинирующие устойчивость к различным факторам обоих родителей.* Если у гибридов плохая плодовитость, то

формируется гибридная зона. *Какие-то полезные гены могут проникать в один из видов, а ненужные гены остаются в гибридной зоне.*

**Это исключение не вполне произвольно. Поскольку эволюция непрерывна, объективно провести границу, разделяющую исходный и дочерний виды принципиально невозможно. Точнее это возможно в случаях мгновенного видообразования, когда между исходным диплоидом и дочерним полиплоидом одновременно возникают и репродуктивная изоляция и дискретные фенотипические различия по числу хромосом. При постепенном видообразовании граница всегда произвольна. Ее можно было бы провести более или менее объективно, если бы видообразование всегда было сальтационным. Скачок, даже в случае прерывистого равновесия, маркировал бы границы видов во времени. Однако, как показано выше, темпы видообразования варьируют в очень широких пределах, а при любых темпах постепенного видообразования дискретно разграничить виды во времени невозможно. При сопоставлении синхронных систем популяций, дивергирующих друг от друга, это сделать легче.**

148. Что такое вторичная симпатрия и каковы ее последствия?

(Симпатрия) — явление вторичное, связанное с проникновением уже сформировавшихся видов на общую территорию.

в одном и том же озере. Таковы 5 форм севанской форели *Salmo ischan*, обитающие только в оз. Севан, в Армении. К сожалению, интродукция в Севан сига, падение уровня озера на 16 м и его эвтрофикация нарушили внутривидовую структуру этого лосося (Савваитова и др., 1989).

До этих трансформаций, начавшихся в 50-х годах XX в. в озере обитали: зимний ишхан, крупная, до 90 см длиной и 15 кг весом форма, размножавшаяся в озере и представленная двумя аллохронными и аллопатричными группировками. Первая из них нерестилась в октябре—январе в северо-западной части озера на глубине 0,5—4 м, вторая — в январе—марте в юго-восточной части озера на глубине 0,5—20 м. Гегаркуни — мелкая, до 45 см, проходная форма, нерестившаяся в реках, впадающих в Севан. Часть рыб этой формы входила в речки с уже созревшими половыми продуктами и нерестилась поздней осенью—зимой (до января) вблизи устьев. Другая часть поднималась в верховья речек и нерестилась в основном зимой. У нее половые продукты созревали во время миграции. Летний ишхан — тоже мелкая форма, размножался летом частично в озере, частично в речках близ их устьев. Боджак — карликовая тугорослая форма, размножался в озере в октябре — ноябре в прибрежной зоне на глубинах 0,2—15 м. Другая часть этой формы размножалась в январе — марте на глубине до 35 м. Таким образом, расы и их подразделения были изолированы по местам и срокам нереста, хотя эта изоляция и не была абсолютной, расы стабильно существовали. Возраст их формирования оценивается в 10—20 тысяч лет.

Подобные системы рас известны у эндемичных лососей Охридского озера на Балканах, цехлид из озера Виктория в Африке, бычков Байкала и ряда других пучков озерного видообразования.

В противовес трактовке этих случаев, как примеров симпатрического видообразования, Майр выдвинул предположение, что вид-родоначальник при вселении в озеро дифференцировался по мере освоения акватории по схеме аллопатрической дивергенции, или происходили повторные вселения. Затем обособившиеся расы стали вторично симпатричными. С экологических позиций это предположение не выдерживает критики. В озерах отсутствуют географические изолирующие барьеры. Ничто не препятствовало расам севанской форели изменять места и сроки нереста. Собственно, это и произошло при усыхании озера, которое обусловило утрату нерестилищ зимнего и летнего ишхана и боджака. Ишхан стал заходить для нереста в реки, что привело к перемешиванию рас Севанской форели и утрате их своеобразия на фоне общего падения численности вида.

#### 149. Как формируются прекопуляционные механизмы изоляции?

150. Каков механизм аллопатрического видообразования?

и существует видов в биосфере Земли. Процесс видообразования сочетает адаптацию к новым условиям среды с обособлением генофондов. Поэтому, (sim — вместе) видообразование. Аллопатрическое видообразование связано с расселением вида и пространственной изоляцией. Парапатрическое — с пространственной изоляцией популяций в пределах существующего ареала вида. Симпатрическое — с разделением частей одной популяции. По механизму обособления и формирования генофондов можно различать дивергенцию на основе конкуренции, гибридогенное видообразование и сложный его вариант — сетчатое видообразование, сегрегацию популяций по местообитанию, не связанную с конкуренцией. По темпам различа-

Таким образом, аллопатрическое видообразование действительно связано с расселением видов и адаптацией к новым условиям среды. Однако, изоляция во всех приведенных случаях не была жесткой. Это означает, что для дифференциации популяций решающее значение имеет отбор на адаптацию к локальным условиям, а не прекращение потока генов между крайним изолятом и остальными популяциями вида.

Таким образом, изученные подвиды большой синицы обособлены друг от друга пространственно, но не разделены ни географическими, ни популяционными, ни постпопуляционными барьерами. При контакте их ареалов происходит гибридизация, что создает зоны интерградации — популяции с промежуточными признаками.

Примером дивергенции аллопатрических систем популяций, зашедшей дальше, чем у большой синицы, может служить гибридизация между серой вороной *Corvus cornix* и черной вороной *Corvus corone*. Ареал серой вороны занимает центральную Европу, Восточную Европу и Западную Сибирь. Черная ворона населяет Восточную Сибирь, Дальний Восток и западную часть Западной Европы (рис. 67). Восточная гибридная зона простирается

от отрогов Алтая на юге до низовьев Енисея на севере. Благодаря исследованиям отечественных орнитологов (Блинов и др., 1993; Блинов, 1998) довольно подробно изучены структура южной части этой зоны и эффективность гибридизации. По встречаемости гибридов зона в окрестностях транссибирской магистрали имеет ширину порядка 300 км, однако, интенсивная гибридизация происходит в узкой полосе 20—30 км шириной в центре зоны. Гибридное потомство от межвидовых скрещиваний, легко узнаваемое по нарушениям видоспецифической окраски, ни по жизнеспособности, ни по плодовитости не уступает исходным видам. Возникает вопрос: почему зона не расширяется, но остается стабильной? Неограниченной гибридизации препятствует комплекс прекопуляционных барьеров. Серая ворона более синантропна и больше предпочитает равнинные территории. Черная — соответственно предпочитает облесенные склоны гор. Другими словами, существует слабая биотопическая изоляция. Серые вороны на зиму мигрируют на юго-запад, вплоть до Южного Казахстана. Черные вороны оседлы. Поэтому они приступают к гнездованию примерно на неделю раньше серых, возвращающихся с зимовок. Это приводит к некоторой хронологической изоляции. Более важным фактором является импринтинг птенцов на окраску родителей. Поэтому, молодые гибридные птицы, разлетающиеся на восток и на запад от места рождения тем вероятнее могут найти себе пару, чем короче их послегнездовая миграция и чем больше в их окружении смешанных пар и гибридов. Эта поведенческая изоляция, вероятно, служит основным фактором, ограничивающим ширину и поддерживающим постоянство гибридной зоны (рис. 68).

151. Каковы механизмы симпатрического видообразования?

У насекомых олигофагов известно много примеров существования экологических рас, приуроченных к разным кормовым растениям. Их возникновение нельзя интерпретировать с позиций аллопатрии или парапатрии. Подобным примером может служить яблоневая плодоярка *Laspeyresia pomonella* (см. 6.2).

Теоретическими основами концепции симпатрического видообразования являются:

1) представление о том, что популяции внутри себя структурированы, что обеспечивает возможность увеличения численности внутривидовых группировок;

2) эффективность дизруптивного отбора в том случае, если он идет по признакам, связанными с размножением;

3) тем, что дивергенция уже обособившихся популяций зависит не только от степени их изоляции, но и от интенсивности движущего отбора, направленного на адаптацию каждой из них к условиям свойственной ей субниши.

В заключение анализа аспекта проблемы видообразования, рассматривающего пространственные характеристики этого процесса, следует подчеркнуть, что противопоставление аллопатрического и симпатрического путей возникновения новых видов не имеет под собой реальной основы. Аллопатрия связана с расселением и обособлением краевых изолятов. Парапатрия — дивергенция викарирующих популяций внутри ареала. Симпатрия — подразделение первично единой популяции на две или более дочерних с их дальнейшей дивергенцией. Нетрудно заметить, что эти три типа видообразования представляют собой звенья непрерывной цепи способов дивергенции популяций, обусловленных взаимодействием интенсивностей изоляции и отбора.

152. Охарактеризуйте границы применимости биологической концепции вида.

Поскольку репродуктивная изоляция между видами означает дискретность их генофондов, а дискретность генофондов служит причиной фенотипической дискретности, можно сказать, что морфологическая и биологическая концепции различаются только аспектами рассмотрения дискретности. Однако, подход с точки зрения фенотипа позволяет не ограничиваться изучением изоляции, и, тем самым, избежать ограничений, свойственных биологической концепции. Например, видоспецифичность агамных форм, поддерживаемая отбором в рамках их экологической специфики, случаи разорванных ареалов и случаи вторичной гибридизации, неразрешимые для биологической концепции, для морфологической не представляют затруднения. Если признаки особей в таких системах меняются плавно, изученные особи принадлежат к одному виду, если выявляется hiatus, то возникает представление об их принадлежности к разным видам. Это представление обычно нуждается в проверке и обосновании.



153. Охарактеризуйте прекопуляционные механизмы изоляции.

Прекопуляционные механизмы предотвращают спаривание, поэтому они не снижают приспособленность. Кроме того, в отличие от посткопуляционных барьеров, прекопуляционные могут и формироваться и усиливаться в результате прямого действия естественного отбора — отбора на изоляцию.

К прекопуляционным механизмам изоляции Майр (1974) отнес хронологическую изоляцию (несовпадение сроков размножения), биотопическую изоляцию (потенциальные партнеры занимают разные местообитания), этологическую изоляцию (потенциальные партнеры не воспринимают друг друга как особей разного пола) и механическую (физиологическую) изоляцию (несоответствие половых органов). В этот перечень Майр не включил экологическую изоляцию — адаптацию к разным условиям среды. Биотопическая изоляция — понятие более узкое, чем экологическая, так как не учитывает такие явления как пищевая специализация паразитов, способы расселения потомков и т. п. Не включил он и отбор местообитанием, то есть дивергенцию, связанную с адаптацией к разным условиям среды вопреки отсутствию изоляции. Пространственная = географическая изоляция не включена Майром в перечень прекопуляционных механизмов на том основании, что она, согласно этому автору, представляет собой единственный внешний изолирующий фактор по отношению к дивергирующим популяциям. На этом основано мнение Майра и его многочисленных последователей, согласно которому, пространственная изоляция является единственным пусковым механизмом видообразования (см. ниже).

напомнить о видоспецифичности песни у ворообьиных птиц, звуковых сигналах цикад, кузнечиков, сверчков, о световых сигналах светляков, подчас очень сложных брачных ритуалах птиц, млекопитающих, рептилий, насекомых, пауков и т. д. и т. п. У млекопитающих, у которых в брачном поведении большое значение имеют обоняние и моторные реакции, часто встреча полов разных видов ведет не к спариванию, а к агрессии. Так, например, все попытки искусственного скрещивания *Mus musculus domesticus* и *M. spicilegus* оказались неудачными, так как взаимная агрессия этих мышей предотвращала половое поведение (Лавренко и др., 1994).

Биотопическая изоляция сходна с поведенческой в том, что животные не могут, а не хотят менять свои местообитания, что предотвращает встречу полов. Ярким выражением такой изоляции могут служить две формы арктического гольца *Salvelinus alpinus*, обитающие на Камчатке в оз. Азабачье и во впадающих в него мелких речках (Савваитова, 1989). В верховьях этих

речек живет и нерестится мелкая ручьевая форма, отличающаяся от озерной крупной формы не только размерами, но и рядом других признаков. Озерная форма нерестится в озере, но ее молодь заходит в речки, где обитает ручьевая форма, однако держится ниже по течению. Нет внешних преград, которые препятствовали бы ручьевой форме мигрировать в озеро, как нет преград для молоди озерной формы подняться в верховья речек. Однако, ни та ни другая форма не меняют свойственных им биотопов.

отвалах шахт, обогащенных солями тяжелых металлов (см. 3.1). Еще одним примером может служить дифференциация двух форм ракушечного рачка *Cypria eurvinirata*. Одна из двух форм этого рачка, обладающая короткими крепкими хитинизированными конечностями, обитает на перекатах мелких речек и ручьев, где дно покрыто крупным песком и гравием. Другая — в омутах тех же речек, где течение слабое, а дно покрыто илом. У этой формы длинные, слабо хитинизированные конечности. Опыты, проведенные Дибовским (1941), показали, что рачки с длинными конечностями не удерживаются на быстром течении и их смывает в омуты со слабым течением, где длинные ноги позволяют не тонуть в илистом дне.

Классическим примером дивергенции в результате хронологической изоляции служат расы погремка *Alectorolophus major*, исследованные Цингером (1928). На не скашиваемых луговинах погремки цветут и плодоносят в течение всего лета, пик цветения у исходной формы *A. m. montanus* приходится на июль. На скашиваемых лугах, там где покос приходится на конец июня — первую половину июля (была обследована территория от восточной Польши до Тулы), существуют формы *A. major aestivalis*, успевающая отцвести до покоса, и *A. major polycladus*, вырастающая вместе с отавой и успевающая дать семена до наступления холодов. При интенсификации сельского хозяйства в более теплых регионах (юг Нечерноземья, восточная Польша) сено косят дважды. Первый покос приходится на конец весны. На таких лугах существует *A. major vernalis*, плодоносящий до первого покоса. Соотношение форм *A. major* показано на рис. 65. Четвертая

Отбор местообитанием — ситуация интересная тем, что при ней воспроизводится механизм дивергенции, предложенный Ч. Дарвином: дифференциация обусловлена не изоляцией генофондов, а преимущественной смертностью промежуточных форм, что собственно и определяет изоляцию дивергирующих вариантов. Э. Майр (1968, 1974) упрекнул Дарвина в том,

Описанные типы прекопуляционных изолирующих барьеров не только близки между собой по механизму действия и влиянию на генофонды дивергирующих группировок, они обычно действуют в комплексе, дополняя друг друга. Например, изоляцию в средней полосе европейской части России между травяной *Rana temporaria* и остромордой *Rana arvalis* лягушками в период размножения поддерживают по меньшей мере четыре изоляционных барьера: хронологическая изоляция — травяная лягушка размножается в среднем на 10 дней раньше остромордой; биотопическая изоляция — травяная лягушка придерживается в основном водоемов на открытых местах, а остромордая — под пологом леса; и два механизма поведенческой изоляции — брачные крики этих видов различаются, а самцы приобретают разную окраску. Самцы остромордой лягушки ярко-голубые, самцы травяной — оливково-бурые с голубоватым горлом. Надо заметить, что несмотря на все эти различия, в природе нередки случаи межвидовых спариваний этих лягушек, а при их искусственном спаривании в лаборатории получается жизнеспособное потомство.

механизмов изоляции на две большие категории: **посткопуляционные и прекопуляционные барьеры**. Разница между ними двоякая: посткопуляционные механизмы обусловлены несовместимостью геномов родителей. Спаривание, при наличии такой несовместимости ведет к непроизводительной трате гамет, что снижает приспособленность спаривающихся особей.

Посткопуляционная изоляция представляет собой **побочный результат дивергенции геномов**. Она выражается в невозможности оплодотворения — проникновения спермия в яйцеклетку и нарушениях развития потомства: понижения его жизнеспособности, вплоть до летального исхода и (или) понижении плодовитости гибридов, в пределе до полной стерильности. Степень посткопуляционной изоляции обычно, но далеко не всегда, коррелирована со степенью дивергенции. Так, в природе, гибриды черной вороны *Corvus corone* и серой вороны *Corvus cornix* жизнеспособны и плодовиты также, как их родители.

При искусственной гибридизации близких видов из группы домовых мышей *Mus musculus*, *M. abbotti* и *M. spicilegus* средняя плодовитость составила 2,9 детеныша против 6—8 — при внутривидовых скрещиваниях. Из 32 полученных межвидовых гибридов до половой зрелости дожил 1. При гибридизации подвидов *M. musculus musculus* и *M. musculus domesticus* первое поколение гибридов было вполне жизнеспособным и плодовитым. Во втором поколении гибридов произошел небольшой сдвиг соотношения полов в пользу самцов. В третьем поколении гибридов 26,3% самцов оказались стерильными (Лавренченко и др., 1994).

Известны случаи посткопуляционной изоляции в пределах вида. Так у леопардовой лягушки *Rana pipiens* особи двух любых соседних популяций при скрещивании дают вполне плодовитое нормальное потомство. Однако, ареал этой лягушки занимает почти всю территорию США. Внутри него прослеживаются две клины нарастания посткопуляционной изоляции: с севера на юг, от Нью-Йорка до Флориды, и с востока на запад, от Флориды до Техаса. По мере увеличения расстояния между скрещиваемыми популяциями увеличивается частота нарушений онтогенеза (Moore, 1949, цит. по Майру, 1968). Посткопуляционная изоляция, по-видимому, достаточно

широко распространена у растений. Перенос пыльцы ветром или насекомыми — неспецифическими опылителями, в принципе, должен приводить к широкой гибридизации. Однако, этого, как правило, не происходит, что можно объяснить действием как пре- так и посткопуляционной изоляции. Например, при искусственном переопылении ячменя *Hordeum geniculatum* и ржи *Secule cereale* гибриды стерильны.

**155. Почему посткопуляционная изоляция не может являться результатом действия естественного отбора?**

**156. Что такое клинальная изменчивость? Каковы причины формирования клин?**

Клиальная изменчивость, клина (clinal variability) [греч. *klino* — наклоняю] — количественный градиент, непрерывное постепенное изменение признака во всем ареале вида или в части ареала вида, одно из выражений внутривидовой географической изменчивости. К.и. является результатом адаптации популяций к градациям каких-либо абиотических или биотических факторов среды. В конечном итоге происходящая К.и. обусловлена действием естественного отбора. Термин предложен Дж. Хаксли в 1939 г.

### КЛИНЫ

— постепенное возрастание или убывание какого-либо признака или свойства в популяциях в связи с выраженным изменением физико-географических факторов. К. возникают обычно тогда, когда большая территория б. м. равномерно заселена данным видом, причем Популяции и их группы не разделены строгими изоляционными барьерами.

## 157. При каких условиях дизруптивный отбор может привести к видообразованию?

### 2) эффективность дизруптивного отбора в том случае, если он идет по признакам, связанными с размножением;

Биотически-симпатрическое видообразование Образование у свободно скрещивающегося организма генетически отличной популяции в пределах биотически-симпатрической зоны сопряжено с серьезными трудностями. Для дивергенции необходим интенсивный дизруптивный отбор, сопровождающийся высокой платой за отбор, которая может оказаться непосильной для данной популяции. А новой дивергентной популяции угрожает затопление и поглощение родительской популяцией при всяком ослаблении дизруптивных давлений отбора.

Экспериментальные популяции *Drosophila melanogaster* и *Musca domestica* были подвергнуты сильному дизруптивному отбору. Это привело к дивергенциям между «высокими» и «низкими» линиями по отдельным признакам, несмотря на непрерывное скрещивание между ними (Thoday, Gibson, 1962; 1970; Streams, Pimentel, 1961; Pimentel, Smith, Soans, 1967; Soans, Pimeritel, Soans, 1974; Rice, Salt, 1988\*). Результаты этих экспериментов считаются обнадеживающими в смысле возможности биотически-симпатрического видообразования. Следует, однако, отметить, что линии, выделенные в экспериментах с дизруптивным отбором, далеко не достигают видового статуса.

Эксперименты по дизруптивному отбору дали возможность испытать способность популяций к симпатрической дивергенции по альтернативным состояниям какого-либо одного признака. Виды, однако, различаются по сочетаниям признаков, определяемым сложными генными комбинациями. Симпатрическая дивергенция такого масштаба, вызываемая дизруптивным отбором, должна повлечь за собой такую

плату за отбор, которая будет неизмеримо выше платы, связанной с дивергенцией по отдельным признакам.

Перспективы биотически-симпатрического видообразования улучшились бы, если бы дизруптивный отбор сочетался с ассортативным скрещиванием. Такая комбинация факторов могла бы вступить в игру, если бы по крайней мере один из признаков, подвергающихся дизруптивному отбору, вызывал позитивное ассортативное скрещивание. В таком случае дизруптивный отбор мог бы создавать данный уровень дивергенции при более низкой плате за отбор.

Подводя итоги, следует сказать, что теоретические затруднения, связанные с видообразованием путем дизруптивного отбора в свободно скрещивающейся популяции, сопровождающегося ассортативным скрещиванием или без него, очень велики. Представляется маловероятным, что этот процесс может происходить в природе со сколько-нибудь существенной частотой. До сих пор ещё не получено никаких биогеографических данных, которые указывали бы, что он вообще встречается в природных условиях.

## 158. Какие критерии вида являются основными с точки зрения морфологической и биологической концепций вида?

Биологическая

1. Вид реален, как общность организмов (система популяций), имеющих общее происхождение, унаследовавшая от своих предков и приобретающая в процессе видообразования признаки, свойственные всем особям этого вида.

Следствием видовой специфичности является ограниченность адаптивных возможностей вида при изменении условий его существования. Например,

# сазан *Cyprinus carpio*

сячные мальки (Андреев, 1999). Унаследованные от предков границы адаптивных возможностей являются общей характеристикой всех особей данного вида (в приведенном примере — подвида).

2. Этот же пример показывает, что в каждый данный момент времени вид реален как экологический компонент экосистемы, занимающий свою, только ему присущую экологическую нишу. Следствием экологической специфичности является взаимная заменяемость популяций, принадлежащих к одному виду и не заменяемость популяций разных видов. Взаимозаменяемостью популяций обусловлена возможность реакклиматизации видов на тех территориях, где данный вид вымер или был уничтожен. Примером может служить восстановление ареалов соболя *Martes zibellina*

3. Вид не только система взаимозаменяемых популяций, он представляет собой интегрированную систему. На генетическом уровне интегрированность поддерживается обменом генами между популяциями, обеспечиваемым миграцией особей. На фенотипическом — конгруэнциями, межорганизменными корреляциями (С. А. Северцов, 1951). Примерами конгруэнций, адаптаций, обеспечивающих снижение остроты внутривидовой конкуренции, могут служить ритуализированная агрессия, включая «турнирное», не повреждающие противника «оружие» — рога парнокопытных, используемое самцами в боях за самку; забота о потомстве, включая его защиту от хищников; взаимное оповещение об опасности, и тому подобные реакции, часто вредные особи, но полезные виду в целом.

ние ареала бобра *Castor fiber*. Так, в республике Коми реакклиматизация бобра началась в 1938 г. и закончилась в 1973 г. За этот период было выпущено 102 бобра, отловленных в Белоруссии и 131 бобр из Воронежской области. Эти бобры принадлежат соответственно к западноевропейской и восточноевропейской расам. Воронежские бобры имеют очень темный мех, тогда как белорусские — светлее. Есть и морфологические различия. Бобры в Коми прижились, перемешались и расселились по территории республики. При этом они приобрели признаки, присущие не гибридам между расами, а тем бобрам, которые были уничтожены на данной территории в конце XIX в. Мех стал более светлым, как у норвежских бобров, размеры тела увеличились, изменилась форма черепа и ряд других признаков (Соловьев, 1991).

По вопросу

В современной литературе обсуждаются и применяются в основном две концепции вида: биологическая и морфологическая (таксономическая). Обе они призваны решить один и тот же вопрос: какую систему популяций следует рассматривать в ранге самостоятельного вида и какую таковым считать еще нельзя? Другими словами, они изыскивают критерии, позволяющие отличить вид от подвида или любой другой внутривидовой категории. Систематик, вооруженный опытом работы с тем или иным таксоном и арсеналом методов, начиная с анализа внешних признаков фенотипа и кончая методами кариологии и RAPD PCR — реакцией, улавливает очень тонкие различия сравниваемых объектов. Различение общностей организмов не встречает принципиальных затруднений. Вопрос состоит в оценке статуса (ранга) наблюдаемых различий. Обе концепции пытаются решить этот вопрос, но каждая решает его по-своему.

Биологическая концепция сформировалась в 30-х—60-х годах XX в. на базе синтетической теории эволюции и данных по структуре видов, главным образом, птиц, млекопитающих и, отчасти, насекомых. С наибольшей других видов. Возможность сравнивать только рецентные синхронно существующие виды сближает морфологическую концепцию с биологической. Вопрос о ви-

**Например, видоспецифичность агамных форм, поддерживаемая отбором в рамках их экологической специфики, случаи разорванных ареалов и случаи вторичной гибридизации, неразрешимые для биологической концепции, для морфологической не представляют затруднения. Если признаки особей в таких системах меняются плавно, изученные особи принадлежат к одному виду, если выявляется хиатус, то возникает представление об их принадлежности к разным видам. Это представление обычно нуждается в проверке и обосновании.**

Таким образом, только полигенные, количественные признаки могут служить для надежного обоснования межвидовых хиатусов. Однако, у близких видов многие подобные признаки демонстрируют либо непрерывную, либо трансгрессивную изменчивость, которую трудно отличить от непрерывной. В результате, возникает необходимость перебора разных признаков для проверки предположения о дискретности сравниваемых систем популяций. Реакцией на это затруднение стали поиски признаков, которые демонстрируют дискретность лучше, чем полигенные признаки фенотипа. За последние 30—40 лет в практику таксономии вошли: кариологический анализ, иммунологический анализ, изучение полиморфизма белков, RAPD-PCR реакция и ряд менее известных методов. Во многих случаях применение этих методов позволило различить близкие виды, которые при изучении традиционных для данного таксона признаков представлялись одним видом. Такие виды получили название видов-двойников. Обычно, после того, как их научились различать, при дальнейшем изучении выявляются и морфофизиологическое и экологическое своеобразие этих видов.

159. Перечислите известные вам механизмы изоляции и объясните, какова роль каждого из них в процессе видообразования.

**160. Каковы возможные последствия существования зон гибридизации?**

161. Назовите причины эволюционного возникновения стадийности онтогенеза. Постепенная реализация генетической информации, относительная независимость стадий позволяет усовершенствовать приспособленность на каждой из них. Этапы онтогенеза могут отличаться не только своей организацией, но и экологией. Чем лучше приспособлена стадия к условиям взаимодействия с окружающей средой, характерным именно для неё, тем выше вероятность достичь следующей стадии.

**162. Что такое автономизация онтогенеза? Каковы причины этого процесса?**

**Приведите примеры автономизации онтогенеза.**

Автономизация онтогенеза. Эволюцию по пути защиты ранних стадий онтогенеза Шмальгаузен назвал эмбрионализацией. Эмбрионизация ведет к автономизации онтогенеза — обособлению его от непосредственного повреждающего или регулирующего воздействия внешней среды. Автономизация ранних стадий развития обеспечивает еще один аспект эволюции онтогенеза—его рационализацию, то есть вторичное упрощение и ускорение развития. У рептилий гастрюляция происходит в зародышевом щитке, расположенном на поверхности желтка, объем которого во много раз превосходит объем самого щитка. Тем не менее у них выделяются гензеновский узелок и центральная полоска. Передний край ямки, расположенной на гензеновском узелке, гомологичен верхней губе бластопора амфибий, а боковые края первичной полоски—боковым губам бластопора. Яйцеклетки плацентарных млекопитающих лишены желтка. Но их развитие не вернулось к процессам гастрюляции, свойственным маложелтковым яйцам амфибий или ланцетника. У млекопитающих в результате дробления образуется полый пузырек—трофобласт, состоящий из одного слоя клеток. Трофобласт обеспечивает имплантацию. На его внутренней поверхности образуется плотная группа клеток — зародышевый узелок — гомолог зародышевого щитка рептилий. Зародышевый узелок просто расслаивается на эктодерму и энтодерму, что и является гастрюляцией млекопитающих. В результате рационализации млекопитающие утратили все признаки гастрюляции низших позвоночных. Этот процесс у них предельно упрощен и ускорен. Рационализация, упрощая и ускоряя онтогенез, обеспечивает возможность все более сильной его эмбрионизации.

**163. Что такое рационализация онтогенеза? Каковы ее причины и эволюционные последствия? Приведите примеры рационализации онтогенеза.**

Автономизация ранних стадий развития обеспечивает еще один аспект эволюции онтогенеза - его *рационализацию, то есть вторичное упрощение и ускорение развития.* Яйцеклетки плацентарных млекопитающих лишены желтка. Но их развитие не вернулось к процессам гастрюляции, свойственным маложелтковым яйцам амфибий или ланцетника. У млекопитающих в результате дробления образуется полый пузырек - трофобласт, состоящий из одного слоя клеток. Трофобласт обеспечивает имплантацию. На его внутренней поверхности образуется плотная группа клеток - зародышевый узелок - гомолог зародышевого щитка рептилий. Зародышевый узелок просто расслаивается на эктодерму и энтодерму, что и является гастрюляцией млекопитающих. В результате рационализации млекопитающие утратили все признаки гастрюляции низших позвоночных. Этот процесс у них предельно упрощен и ускорен. Рационализация, упрощая и ускоряя онтогенез, обеспечивает возможность все более сильной его эмбрионизации. Однако, высокая смертность ранних стадий может привести и к диаметрально противоположным результатам. При отборе на увеличение плодовитости увеличивается количество яиц, производимых самкой. Поскольку энергетические возможности любого организма не беспредельны, увеличение плодовитости влечет за собой уменьшение количества желтка в яйцеклетках и, тем самым, дезэмбрионизацию — вылупление на более ранних стадиях развития, чем это было свойственно предкам.

Эутелия - постоянство клеточного состава, свойственное многим беспозвоночным, например, нематодам, является результатом рационализации индивидуального развития. В результате рационализации онтогенеза сохраняются те морфогенетические корреляции, которые наиболее важны для продолжения индивидуального развития.

**164. Что такое эмбрионизация онтогенеза? Каковы ее причины и эволюционные последствия? Приведите примеры эмбрионизации онтогенеза.**



Эволюцию по пути защиты ранних стадий наз-т эмбрионизацией. В процессе эмбрионизации все большее число ранних стадий развития протекает под оболочками яйца или в организме матери. В результате *рождается организм более сформированный, более устойчивый к внешним воздействиям*. У насекомых с неполным превращением эмбрионизация столь же распространена, как и у насекомых с полным превращением. Аналогично, при переходе от папоротникообразных к голосеменным и, затем, к покрытосеменным, происходит эмбрионизация ранних стадий жизненного цикла растений. Шмальгаузен показал, что *эмбрионизация ведет к автономизации онтогенеза, обособлению его от непосредственного повреждающего или регулирующего воздействия внешней среды*.

*Эмбрионизация приводит к двоякому результату*: эмбриональные стадии утрачивают ставшие ненужными приспособления, *обеспечивавшие предкам существование во внешней среде (развитие млекопитающих)*. Эти приспособления функционально замещают вторичные зародышевые оболочки, обеспечивающие развитие под плотными покровами яиц или в материнском организме. В результате эмбриональное развитие и упрощается и ускоряется. Преимущество вторичных эмбриональных оболочек состоит в том, что они отбрасываются при вылуплении или при рождении и не влияют на дальнейшее развитие. При далеко зашедшей эмбрионизации утрачивается и стадия метаморфоза, которая становится ненужной, т. е. редуцировались личиночные адаптации, например амфибиям, предкам рептилий, было свойственно развитие с метаморфозом.

#### **165. Что такое гетерохрония? Какова роль гетерохроний в эволюции онтогенеза?**

Термин «гетерохрония» введен Э. Геккелем - изменения сроков закладки и (или) темпов развития органов в ходе филогенеза. Как подчеркивал Б. С. Матвеев, гетерохронии выявляются только при сравнительном анализе. Более поздняя закладка и (или) замедление темпов индивидуального развития признака была названа Геккелем ретардацией, а ускорение развития, как и более раннее его начало - акцеллерацией. По своему происхождению гетерохронии не представляют собой единого целого. Часть акцеллераций бывает обусловлена рационализацией онтогенеза, а часть, необходимостью более раннего начала функционирования органа системогенезом (Анохин 1968). Ретардация также обусловлена системогенезом, а, кроме того, рудиментацией органов. Согласно концепции системогенеза, функциональная система взаимодействующих структур, необходимая для выполнения той или иной функции на данной стадии онтогенеза, должна сформироваться к тому моменту, когда это необходимо для жизнеобеспечения организма. Если ее функционирование необходимо на более ранней чем у предков стадии онтогенеза, система развивается ускоренно, происходит акцеллерация. Если она «нужна» позже возникает ретардация.

Гетерохрония меняет морфологию, создает новые функции на тех или иных этапах онтогенеза и, в то же время меняет условия функционирования других синхронных с ней структур. Это резко повышает эволюционную пластичность соответствующих стадий и,

тем самым, создает возможность резкого изменения направления их эволюции.

Ретардация. Примером гетерохронии, обусловленной системогенезом, может служить развитие мускулатуры у перелетной саранчи (Крюкова и др., 1979). Мышцы, связанные с локомоцией в течение одиночной фазы жизни, в то время, когда насекомое передвигается по земле, формируются в эмбриогенезе. Развитие продольной спинной мышцы мезоторакса — основной мышцы, обеспечивающей полет, начинается после вылупления. У нимф II возраста идет, главным образом, синтез сократимых белков актина и миозина, а у нимф III возраста формируется гистологическая структура: оформляются миофибриллы и развивается сеть трахей. Таким образом, развитие мышцы нужной стадной фазе, когда саранча летит стаями, дифференциально замедлено. Мышца формируется только к тому моменту, когда она функционально нужна. Ряд авторов (de Beer,

Функциональные причины ретардации могут быть, по-видимому, двоякими. Во-первых, тот или иной орган, развивающийся на определенной стадии онтогенеза, может оказаться функционально бесполезным, или даже вредным для этой стадии. Тогда его развитие приостанавливается вплоть до тех стадий, когда его функционирование станет адаптивным. Во-вторых, орган, адаптивный на промежуточной стадии развития, может, в том случае, если его адаптивное значение сохраняется, сохраниться неизменным и на последующей стадии онтогенеза, то есть задержаться в своем развитии.

Причины гетерохроний различны. Акцеллерация возникает либо на основе системогенеза — трансстадийного переноса признаков, обусловленного адаптивностью более раннего начала их функционирования, либо в результате рационализации онтогенеза. Как показал И. И. Шмальгаузен, рационализация, как правило, ведет к эмбрионализации. Однако, дезэмбрионизация, связанная часто с увеличением плодовитости, также ведет к дальнейшему ускорению онтогенеза через его рационализацию. Поэтому акцеллерации, обусловленные рационализацией формообразования, представляют собой, по-видимому, наиболее распространенный класс гетерохроний. Поэтому же, видимо, отсутствуют ретардации, выражающиеся в изменении сроков закладки органов. Возникновение подобных ретардаций было бы связано со смещением сроков закладки против основного направления эволюции онтогенеза. Поэтому, даже в случаях ретардации, обусловленной функциональными причинами, наблюдается задержка развития, но не смещение сроков закладки. То же самое наблюдается и при ре-

В заключение следует подчеркнуть, что эволюционное значение гетерохронии заключается не только в том, что она повышает адаптивность тех стадий онтогенеза, на которые переносятся функциональные стадии развития подвергающихся акцеллерации или ретардации признаков, но и в изменении конструктивной базы дальнейшей эволюции этих стадий. Действительно, гетерохрония меняет морфологию, создает новые функции на тех или иных этапах онтогенеза и, в то же время меняет условия функционирования других синхронных с ней структур. Это резко повышает эволюционную пластичность соответствующих стадий и, тем самым, создает возможность резкого изменения направления их эволюции.

**166. Какие корреляции называются морфогенетическими? Приведите примеры. К каким последствиям для эволюции онтогенеза приводит наличие таких корреляций?**

Морфогенетические корреляции обеспечивают устойчивость морфогенезов, задействованных в формировании пространственной структуры многоклеточных животных. Они работают как в самых общих дифференциациях, таких как формирование осей тела и образование зародышевых листков, так и в органогенезах, при формировании закладок органов и их дифференцировке. В целом, система морфогенетических корреляций представляет собой набор все более частных формообразовательных аппаратов, подготавливающих органы, ткани и клетки к функционированию, направленному на обеспечение жизнедеятельности и приспособленности организма как целого. Следует еще раз подчеркнуть, что они действуют одновременно с геномными корреляциями. Однако, связь геномных и эпигеномных морфогенетических корреляций не ясна. Важной чертой морфогенетических зависимостей является их устойчивость. Связь между подсистемами формообразовательного аппарата сохраняется даже при сильных внешних воздействиях и эндогенных нарушениях работы самих подсистем. Морфогенез создает основу для дальнейшей «дошлифовки» или «доводки» организма на основе аллометрического роста его подсистем и эргонетических корреляций, которые регулируют морфофункциональные связи органов, тканей, клеток, органелл и биологических молекул в течение всего жизненного цикла.

Пример: корреляция между закладкой органа обоняния и хоаной у хвостатых амфибий. Возникновение и дальнейшее совершенствование морфогенетических корреляций приводит к автономизации онтогенеза.

**В результате рационализации онтогенеза сохраняются те морфогенетические корреляции, которые наиболее важны для продолжения индивидуального развития. Такие взаимосвязи развивающихся подсистем организма Шмальгаузен назвал корреляциями общего значения. Примерами таких**

**167. Как изменяется онтогенез под действием стабилизирующего отбора, действующего на признаки фенотипа взрослой особи?**

Стабилизирующий отбор происходит в тех случаях, когда признак сохраняет свое адаптивное значение, то есть его функциональное соотношение со средой остается неизменным. При этом в каждом поколении элиминируются любые отклонения, нарушающие адаптивность признака, причем симметрично и в левой и в правой частях распределения его изменчивости. Важным аспектом действия стабилизирующего отбора является его *влияние на онтогенез - канализирующий эффект*. Охраняя уже существующие адаптации, стабилизирующий отбор не препятствует накоплению генетической изменчивости, не влияющей на фенотипическое выражение дефинитивного признака, на который он действует. Эта изменчивость имеет двоякое значение. Во-первых, часть ее имеет псевдонейтральный характер, так как она не влияет на нормальное развитие признака, будучи подавлена эпигеномными морфологическими корреляциями. Другая часть влияет на онтогенез признака. Если она нарушает его дефинитивное выражение, она элиминируется. В результате, стабилизирующий отбор подхватывает ту генетическую изменчивость, которая совершенствует процессы онтогенеза как такового, не меняя их конечного результата. Другими словами, стабилизирующий отбор ответствен за возникновение и дальнейшее совершенствование эпигеномных морфогенетических корреляций креодов онтогенеза.

**168. Какие корреляции называются геномными? К каким последствиям для эволюции онтогенеза приводит наличие таких корреляций?**

Геномные корреляции представляют собой взаимодействия молекулярного уровня, определяющие развитие организма как целостной системы. Шмальгаузен, выделяя эту группу корреляций в 1938 г., основывался на существовании явлений сцепления, плейотропии и аллельных взаимодействий генов. Теперь к проявлениям геномных корреляций можно отнести и эффект положения, и последствия встраивания мобильных генетических элементов, и конверсию генов, и все неаллельные взаимодействия, такие как эпистаз или супрессия. Межгенные взаимодействия поддерживают нормальный ход индивидуального развития, а их нарушение искажают.

**169. Какие корреляции называются эргонтическими? К каким последствиям для эволюции онтогенеза приводит наличие таких корреляций?**

Эргонтические корреляции — это зависимости, устанавливающиеся через дифинитивные функции, характерные для различных органов уже сформированного организма. Примеры таких корреляций: зависимость между развитием нервных центров, нервов и развитием периферических органов; зависимости между развитием мышцы, нервов и кровеносных сосудов, снабжающих мышцу; зависимость между развитием мышцы и формированием скелетных частей, к которым эти мышцы прикрепляются, и т. п.

Эргонтические корреляции начинают проявляться по мере начала функционирования подсистем организма. По определению, эти корреляции представляют собой весь комплекс функциональных связей между подсистемами организма. Надо отметить, что эргонтические корреляции на внутриклеточном уровне организации начинают действовать практически одновременно с геномными и морфогенетическими. Такие процессы, как перестройка цитоскелета, функционирование мембранных насосов клетки, взаимодействие внутриклеточных органелл, митоз и т. п. обеспечиваются эргонтическими корреляциями. На более высоких уровнях организации, например на органном, эргонтические корреляции начинают действовать до полного завершения морфогенеза. Например, ребенок начинает ходить раньше, чем заканчивается рост и морфогенез ног, в частности, окостенение скелета конечностей и рост костей.

**170. Перечислите известные вам онтогенетические корреляции. Каковы возможные направления эволюции корреляционных взаимодействий?**

**На основе этой концепции появилась сформулированная Шмальгаузенем (1938, цит. по 1982) теория онтогенетических корреляций — взаимодействий развивающихся частей организма, основанных на принципе обратной связи. Эти же взаимодействия для уровня морфогенезов Д. П. Филатов как он охватывает три уровня коррелятивных взаимодействий: геномные корреляции — взаимодействия между генами развивающегося организма; морфогенетические корреляции, соответствующие терминам «формообразовательный аппарат» Филатова и «креод развития» Уоддингтона; эргонтические корреляции — взаимодействия на уровне уже функционирующих подсистем организма (а не зачатков структур).**

Три основных типа онтогенетических корреляций: геномные, морфогенетические и эргонтические. В эволюции происходит автономизация и рационализация морфогенеза. Пример - пролонгированная индукция. Например, можно удалить в ходе развития хрусталик глаза и возникнет новый. Автономизация повышает устойчивость морфогенеза к воздействиям разного уровня. А в результате рационализации сохраняются те морфогенетические корреляции, которые наиболее важны для продолжения индивидуального развития - корреляции общего значения.

171. Каковы возможные пути преобразования онтогенеза с точки зрения теории филэмбриогенеза?

**А. Н. Северцовым (1939) теория филэмбриогенеза. По определению «филэмбриогенез — это эволюционное изменение хода онтогенеза».**

Различают три модуса (способа) филэмбриогенеза, ведущих к прогрессивному развитию подсистем организма: *анаболию* - надставку конечных стадий онтогенеза, *девиацию* - отклонение на промежуточных стадиях онтогенеза потомков по сравнению с предками, и *архаллаксис* - изменение первичных зачатков. *Анаболия* наиболее часто встречающийся модус филэмбриогенеза.

Примером может служить развитие челюстей у рыбы саргана *Belone belone*. У мальков саргана челюсти короткие, как у взрослой атерины *Atherina mochon*. Затем нижняя челюсть удлиняется, а верхняя отстает в росте. Соотношение размеров челюстей приобретает сходство с таковыми у взрослого полурыла *Hemigrammus sajog*. Это первая анаболия. Вслед за ней возникает вторая анаболия: верхняя челюсть тоже удлиняется, и у взрослого саргана челюсти напоминают пинцет, которым этот мелкий пелагический хищник и схватывает свою добычу, главным образом, планктонных беспозвоночных.

Таким образом, анаболия представляет собой дальнейшее развитие признаков, существовавших у предков. Поскольку отбор идет по функциональным признакам фенотипа, их дальнейшее развитие всегда более вероятно, чем перестройка более ранних стадий морфогенеза. Этим и объясняется то, что анаболии возникают чаще других модусов филэмбриогенеза.

**По окончании морфогенеза орган уже не меняется. Из сказанного следует, что в основе биогенетического закона лежит модус анаболии. Этот же модус объясняет и законы Бэра. Зародышевое сходство в значительной мере обусловлено общностью происхождения. Специализация развития обусловлена тем, что в разных направлениях филогенеза дочерних таксонов возникали разные анаболии.**

**В дальнейшем филогенезе анаболии обычно не остаются неизменными. Они подвергаются рационализации. Это обусловлено двумя причинами. Первая причина — на любой признак, сохраняющий свое адаптивное значение, действует стабилизирующий отбор, что приводит к совершенствованию морфогенеза и, тем самым, к упрощению и ускорению развития признака. Вторая причина состоит в том, что удлинение и усложнение онтогенеза целостного организма, обусловленное анаболиями, может привести к неблагоприятным последствиям. Например, развитие не будет укладываться в благоприятный сезон. В этом случае ускорение развития в результате его рационализации тоже адаптивно. Геккель был не так уж неправ, считая онтогенез быстрым и кратким повторением филогенеза. Он ведь не знал о рационализации, но, как тонкий наблюдатель, констатировал факт: онтогенез потомков короче и проще, чем у предков.**

*Девиация* - отклонение на промежуточных стадиях развития, является вторым модусом филэмбриогенеза, ведущим к прогрессивному развитию органов. При девиации происходит не дальнейшее развитие, а изменение морфогенеза органа. Примером может служить развитие пера у птиц, по сравнению с развитием чешуи у их предков рептилий. В обоих таксонах оно начинается одинаково утолщением эпидермиса и скоплением под ним клеток дермы. На следующей стадии эпидермис выгибается вверх и утолщается, а клетки

дермы скапливаются под этим выгибом. С этой стадии возникают различия в морфогенезе чешуи и пера. У рептилий выгиб эпидермиса приобретает уплощенную форму и его наружный слой начинает ороговеть. На следующей стадии возникает плоская роговая чешуя. У птиц эпидермис продолжает нарастать, образуя длинный сосочек, внутри которого располагаются клетки дермы. Затем основание зачатка пера погружается в глубину кожи и образуется эпидермальное влагалище пера. После этого эпидермальный сосочек дифференцируется на бороздки пера и ороговевает, а клетки дермы внутри него рассасываются — возникает полый внутри роговой очин пера. Девиации возникают значительно реже анаболий.

*Архаллаксис* — изменение первичных зачатков явление еще более редкое, чем девиация. Примером архаллаксиса может служить развитие позвоночника и осевой мускулатуры у змей по сравнению с ящерицами. Число позвонков у крупных ящериц составляет 30-35, у крупных змей оно достигает 500. Числу позвонков соответствует число сомитов. Удлинение тела в эмбриогенезе рептилий происходит путем последовательной закладки сегментов от головы к хвосту. Однако, на сравнимых по строению головы стадиях развития, число сегментов у змей всегда больше, чем у ящериц. Когда у геккона сформировано 24 сомита, у ужа их 34, когда у геккона 42 сомита, у ужа их уже 142 и т. д. Развитие позвоночника и сомитов у змей, по сравнению с их ящерицеобразными предками, изменено с самого начала органогенеза этой системы. Таким образом, посредством архаллаксиса возникают новые структуры, отсутствовавшие у предков.

Есть еще одна сложность в интерпретации модусов девиации и архаллаксиса. Поскольку естественный отбор идет по функциональным признакам, трудно предполагать, что отклонение на промежуточных дофункциональных стадиях, а, тем более, изменение первичных зачатков может происходить под действием движущего отбора. Вероятнее предположение, что в начале возникает анаболия, а затем под действием стабилизирующего отбора происходит рационализация процессов развития соответствующих структур, и их морфогенез отклоняется от первоначального пути на все более ранних стадиях (рис. 88). Представление о том, что девиация и архаллаксис являются следствием рационализации онтогенеза, а не способом эволюции функциональных признаков, было сформулировано Шишкиным (1988). Оно, по всей вероятности, справедливо относительно архаллаксиса, но не для всех случаев девиации. Дело в том, что органы обычно начинают функционировать раньше, чем завершается их морфогенез. Ребенок начинает ходить задолго до того, как



### **Редукция органов**

Редукция органов в процессе филогенеза также происходит посредством филэмбриогенезов. В том случае, если какая-либо подсистема организма утрачивает свое функциональное значение и перестает подвергаться действию естественного отбора, она начинает разрушаться. Обычно, первыми исчезают самые поздние стадии онтогенеза этой системы. Затем этот процесс охватывает все более ранние стадии, и редуцирующийся орган постепенно превращается в рудимент — недоразвитый зачаток органа. Рудиментация происходит путем отрицательной анаболии. Например,

у пещерной слепой амфибии протей *Proteus anguineus* глаза на ранних стадиях развиваются нормально, и из икринки вылупляется зрячая личинка. Затем их развитие замедляется, не развиваются мышцы, управляющие движениями глазного яблока, и маленький недоразвитый глаз оказывается погребенным под кожей. Так же происходит развитие глаз у пещерной рыбы *Astyanax jordani* (сем. *Choracinae*). Интересно, что у этой рыбы отри-

**Вторым способом редукции органов является афанизия, при которой закладка органа сначала развивается прогрессивно, затем ее развитие прекращается, и начинается редукция. В результате она исчезает бесследно. Афанизия обычно связана с резкой сменой экологии развивающегося организма. Орган, функционирующий на предшествующей стадии онтогенеза, на следующей стадии становится не только бесполезным, но и вредным. Так у эмбрионов и личинок многих рыб, например, лососевых, икринки которых содержат много желтка, развивается богатая сеть желточных кровеносных сосудов (рис. 89). По ним питательные вещества доставляются к развивающимся органам**

**и тканям. Имеют они значение и для газообмена. По мере расходования желтка и уменьшения желточного мешка, эти сосуды редуцируются, так как поддержание в них кровотока требовало бы дополнительных энергетических затрат, а основную свою функцию они уже выполнили.**

**Таким образом, эволюцию онтогенеза можно представить, как сложную систему филэмбриогенезов, перестраивающуюся по мере прогрессивной эволюции данного таксона. На каждой стадии онтогенеза анаболии органообразования таксонов не ниже видового ранга. Основой формирования филэмбриогенезов является эволюция морфогенетических корреляций — корреляций онтогенеза.**

**172. В чем причина существования узловых стадий развития, сходных внутри крупных филогенетических групп?**

173. Приведите примеры эпигенетической регуляции процессов онтогенеза.

**Понятие эпигенетических процессов как характеристика процессов, происходящих в организме на посттранскрипционном уровне, было предложено Уоддингтоном (1957). Инициация и реализация этих процессов, лишь опосредованно связана с экспрессией генов, и регулируется факторами, которые невозможно напрямую закодировать в геноме, такими как пространственная структура (топология).**

Например, опыты по пересадке дорсальной губы бластопора от обыкновенного тритона в бластоцель к гребенчатому. Это индуцировало развитие комплекса дополнительных осевых структур у эмбрионов гребенчатого тритона. Тот же эффект получается при пересадке дорсальной губы бластопора не в бластоцель, а в рану на поверхности эмбриона. Кроме того, пересадка не только от вида к виду, но и даже от класса к классу стимулирует рост новых осевых структур. Да и в конце всех этих экспериментов выяснилось, что дополнительный комплекс осевых органов можно получить пересаживая даже измельченные проростки овса или инъекцией метиленового синего. Оказалось, что нет

специфических агентов -индуктров осевого комплекса, но есть компетенция клеток эктодермы, т.е способность клеток к выбору пути развития при соответствующих (не обязательно специфических) внешних воздействиях.

Примеры: поляризация зиготы бурых водорослей рода *Fucus*. Наименее освещенная сторона зиготы становится ризоидным полюсом.

На уровне организма: эпигенетическая детерминация пола у многих видов рептилий.

**Эпигенетические процессы порождают отдельный тип изменчивости, не обусловленный генетическим и средовым факторами, влияющими на взаимодействия развивающихся структур. Эта изменчивость может быть очень сильно выражена. Так, с помощью красителей, не способных диффундировать в соседние клетки (Moody, 1987) на стадии 16 бластомеров шпорцевой лягушки, было показано, что потомки двух дорсальных клеток верхнего яруса в основном входят в состав хорды, но часть клеток-потомков этих бластомеров, индивидуально очень варьирующая, оказывается в составе нейральной пластинки или головной эктодермы. Другими примерами могут служить данные по изменчивости начальных процессов гаструляции у бесхвостых амфибий (Черданцев, 2002) или изменчивость процессов дробления и формы эмбриона гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Краус, Черданцев, 1999) (рис. 10).**

174. Как происходит эволюция признаков фенотипа, не подвергающихся непосредственному действию отбора?



**Эписелекционной эволюцией** называются процессы возникновения, фиксации и (или) направленного преобразования в чреде поколений признаков фенотипа, являющихся косвенным и не функциональным следствием естественного отбора по признакам ни функционально, ни морфогенетически не скоррелированными с ними. В более кратком определении эписелекционная эволюция — это побочные эффекты естественного отбора, служащие основой дальнейшей эволюции организмов.

Естественный отбор — переживание наиболее приспособленных — является единственным механизмом эволюции, действующем на популяционно-видовом уровне организации. На организменном уровне, в силу сложности взаимодействия подсистем целостного организма, многие эволюционные изменения этих подсистем не удается объяснить ни как результат непосредственного действия отбора по тем или иным признакам, ни как результат коррелятивных изменений (соотбора) признаков, морфогенетически или функционально связанных с теми, на которые непосредственно действует отбор.

Можно выделить три типа эписелекционных процессов: 1) эволюция эпигеномных признаков, обладающих широкой нормой реакции; 2) эволюция генетических систем, слабо влияющих или (и) не влияющих на приспособленность фенотипов; 3) эволюция признаков, связи между которыми не являются объектом естественного отбора.

Поскольку изменения в пределах нормы реакции онтогенетических, физиологических и поведенческих признаков в ответ на изменения экологической обстановки могут происходить в течение жизненного цикла особи без участия отбора, вопрос состоит не в том, как они формируются, а в том, как эти изменения сохраняются в чреде поколений. Это происходит в тех случаях, когда изменение среды оказывается длительным и не флуктуирующим, или если сам признак стабилизирует положение популяции в среде. Первая из этих двух ситуаций возможна либо при расширении ареала

Независимый отбор признаков, способных взаимодействовать друг с другом, но при этом не связанных ни функциональными, ни морфогенетическими корреляциями, может приводить к изменению структуры их взаимодействия, что равносильно возникновению в онтогенезе нового признака и, тем самым, нового вектора отбора. По видимому, к этому типу эписелекционной эволюции относятся многие преобразования и морфогенеза, и дефинитивных морфофункциональных систем. Эписелекционный и, часто, селективно-нейтральный механизм эволюции морфогенеза позволяет рассматривать эписелекцию как один из путей возникновения новых (отсутствующих у предков) признаков. Так, в филогенезе жуков листоедов (*Chrysomelidae*) рисунок на надкрыльях возникает как неупорядоченная система мелких пигментных точек. Эти точки образуются в местах контакта жилок с наружным слоем хитина элитр, и их первоначальное расположение целиком зависит от очень изменчивой текстуры поверхности этого слоя (Креславский, 1977). До тех пор, пока распределение пигмента зависит только от текстуры, отбор по этому признаку невозможен. Однако, при определенном сочетании степени пигментации и структуры надкрыльев, которое может быть следствием отбора, но идущего не по признаку рисунка на надкрыльях, первичная связь пигмента с текстурой элитр утрачивается. Уже существующие точки становятся «ловушками» пигмента, что ведет к увеличению размеров пятен и независимости их формы от особенностей текстуры. Другими словами, *возникает*

*специальный морфогенетический механизм* распределения пигмента по поверхности элитры. Любой пятнистый рисунок, если пятна достаточно велики, уже может либо маскировать, либо демаскировать животное на фоне субстрата. Так автоматически, без участия отбора, *возникает функция рисунка*. Только с этого момента может начаться отбор (!), идущий непосредственно по рисунку и приводящий к его стабилизации или преобразованию, т. е. к дальнейшей эволюции признака, возникшего *эписелекционным путем* как следствие преобразования передней пары крыльев в элитры.

Подозревать подобную эволюцию можно в очень многих описаниях реакций организмов на изменения среды, но в отсутствие специальных исследований эписелекции однозначно интерпретируемых ее примеров очень мало. Одним из таких примеров, иллюстрирующих стабильную адаптацию целостного организма вне действия отбора, может служить адаптация серебристых чаек *Larus argentatus* к хищничеству (Бузун, 1989; Бузун, Мараускас, 1989). С 1960-х годов стали накапливаться сообщения о хищничестве чаек по отношению к другим птицам и мелким млекопитающим. Бузун показал, что этот способ добывания пищи сформировался у них на основе некрофагии, а не клептопаразитизма. В течение гнездового периода чайки поедают погибших птенцов, затем приканчивают и поедают больных и ослабленных, в том числе, отбившихся от собственного гнезда, затем начинают охотиться за здоровыми. На зимовках, на северном побережье Черного моря, чайки расклевывают трупы погибших птиц, затем добывают ослабевших, а затем охотятся на здоровых птиц, главным образом, на лысух *Fulica atra*. Хищничество серебристых чаек факультативно. Однако, как показал Бузун, оно развивается прогрессивно. Совершенствуются приемы умертвления жертв ударами клюва, направленными в голову или в шею. Возникла групповая охота чаек на выбранную ими жертву. Распространение и совершенствование хищничества происходит у чаек путем научения и воспроизводится на основе «социальной наследственности», что не требует отбора на генетическое закрепление этого нового для них типа поведения.

Трудность селекционистской интерпретации ситуаций, аналогичных приведенным примерам эписелекционной эволюции, всегда давала возможность ламаркистам интерпретировать их с позиций наследования благоприобретенных признаков. Эписелекционный подход делает подобную интерпретацию ненужной. Он удовлетворительно объясняет воспроизводимость таких признаков не соматической индукцией, а стабилизацией условий их воспроизведения. Изменение условий использования среды обитания в пределах диапазона, допускаемого нормой реакции, равносильно изменению экологической ниши. На длительных отрезках времени это изменение должно приводить к изменению хода дальнейшей эволюции. Воспроизведение в чреде поколений признаков, возникших эписелекционным путем, должно приводить к изменению других признаков, например, формы клюва у чаек, или способов фуражировки у муравьев.

Таким образом, эволюция онтогенеза представляет собой эволюцию онтогенетических корреляций, лежащих в основе филэмбриогенезов, но имеющих самостоятельное значение механизма эволюционных преобразований подсистем организма. Единственное назначение (функция) любых морфогенетических процессов, происходящих на дофункциональных стадиях развития подсистем организма — продолжение развития для достижения функционального состояния, обеспечивающего адаптацию к условиям существования. Чем надежнее корреляции, тем больше шансов у организма достигнуть стадии размножения. Рационализация обеспечивает надежность морфогенетических зависимостей, а автономизация — их устойчивость и к генетическим, и к средовым повреждениям. Поэтому, фенотип, понимаемый как процесс онтогенеза, представляет собой систему более устойчивую, чем генотип — программа индивидуального развития. Действительно,

**175. Каковы основные эволюционные тенденции эволюции сложных жизненных циклов?**

**176. Как в рамках современной эволюционной биологии развития решается проблема возникновения «эволюционных новшеств»?**

**177. В чем состоит концепция модульности онтогенеза и сложных признаков фенотипа?**

Онтогенез как реализация фенотипа на основе генотипа. Основная идея — фенотип взрослого организма может измениться только в том случае, если изменится онтогенез этого фенотипа.

Концепция модульной организации сложных структур. Основные идеи: постепенность изменений; возможность отслеживания всего спектра усложнений организации; наличие «элементарных единиц», которые являются основой строения любого глаза и имеются даже у простейших. Вывод — ненужность «макромутаций» для возникновения и эволюции сложных признаков.

**178. Как в рамках концепции модульности объяснить возникновение генетического определения у эволюционно новых признаков?**

**179. В чем состоит гипотеза коопции генов и модулей генетических регуляторных сетей?**

**180. Как в рамках концепции модульности решается проблема гомологии сложных признаков / структур?**

Добавлен ещё один критерий гомологии - критерий развития. Гомологичными считаются органы, сходным образом развивающиеся из одинаковых эмбриональных зачатков.

**181. Какие последствия для эволюции онтогенеза имеют взаимодействия между развивающимися признаками, описываемые как «trade-off»?**

Ситуация trade off, когда отбору препятствует усиление элиминации по другим признакам фенотипа и тесно связанный с этой ситуацией контрбаланс векторов движущего отбора снижает эффективность движущего отбора.

**182. В чем состоит эволюционное значение смены функций?**

Исходя из сказанного можно дать следующее определение функции: **функция — это назначение данной морфологической структуры (функциональной системы), обеспечивающее связь подсистем внутри организма и их взаимодействие с окружающей средой, а тем самым приспособленность целого организма.**

На примере формирования челюстей, можно проиллюстрировать еще один принцип функциональной эволюции — **принцип смены функций**. И у рыб, и у их предков вода всасывалась через рот при расширении глотки и выталкивалась через жаберные щели при ее сжатии. Для этого и нужна подвижность скелетных элементов жаберных дуг. Ток воды обеспечивал газообмен, и он же способствовал по-паданию в рот пищи. При сжатии глотки складывающиеся жаберные дуги зажимали частицы пищи, не давая им засорять жаберные щели. Потом их можно было проглотить. Таким образом, одной из второстепенных функций передних жаберных дуг была фиксация пищи в ротовой полости. Отбор по этой второстепенной функции, обусловил ее интенсификацию и, тем самым, смену функций: *жаберная дуга стала челюстями*. Наличие челюстей позволило рыбам схватывать крупную добычу, т. е. стать хищниками. Для этого челюсти должны быть большими и крепкими. Понятно, почему челюстной стала третья жаберная дуга. Она могла разрастаться вперед, увеличивая размеры челюстей за счет редукции передних жаберных дуг. Возможно, у предков челюстноротых были «попытки» превратить в челюсти или первую, или вторую жаберные дуги, однако, палеонтологам такие формы неизвестны.

**183. Какие структуры могут считаться аналогичными? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

**Аналогичные органы** — сходные структуры у разных видов, не имеющих общего предка. Аналогичные органы имеют сходную функцию, однако имеют разное происхождение и строение. Аналогичными структурами можно назвать форму тела дельфинов и акул, которые эволюционировали в сходных условиях, но имели разных предков; крыло птицы, рыбы и комара; глаз человека, кальмара и стрекозы. Аналогичные органы являются примерами приспособления разных по происхождению органов к сходным условиям окружающей среды.

**184. Какова роль топографических координат в ограничении возможных направлений преобразования плана строения? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

Топографические координаты — пространственные связи между частями организма определяются в конечном счете планом строения, т. е. онтогенетическими корреляциями общего значения, которые еще в начале онтогенеза *определяют пространственное расположение основных органов*. Пример: у большинства наземных позвоночных легкие билатерально симметричны. У амниот, обладающих разрезающим насосом легочного дыхания наружная форма легких соответствует форме грудной полости. Однако у змей в связи с тем, что тело стало длинным и тонким билатеральность легких нарушена. Одно легкое располагается позади другого. Плавательный пузырь костистых рыб располагается всегда над пищеварительной системой, между ней и позвоночником, ближе к центру тяжести рыбы, что облегчает сохранение рыбой положения брюхом вниз. Однако, эта координация не-совершенна. Мощная спинная мускулатура находится выше плавательного пузыря. Мертвая рыба плавает брюхом вверх. Показательно, что эта координация эволюционировала в процессе формирования костных рыб. Шмальгаузен (1964) показал, что плавательный пузырь высших рыб гомологичен правому легкому примитивных костных рыб. Парные легкие позвоночных возникли как вентральные выросты задних (пятых) жаберных щелей. Это положение, как и связь через гортань с дном глотки, сохранились у всех наземных позвоночных и у двоякодышащих

рыб. Однако, в таком положении легкие были еще ниже центра тяжести. Поэтому они перемещались вокруг пищеварительного тракта ближе к спине. Левое легкое, смещавшееся впереди правого, оказалось зажатым между стенкой брюшной полости и правым легким. Оно редуцировалось, а правое стало гидростатическим органом.

**Приведенные примеры демонстрируют, во-первых, относительную лабильность топографических координаций. У большинства амниот билатеральность легких сохраняется, а у змей нарушается. Во-вторых, то что координации эволюционируют, что видно и на примере легких змей, и на примере легких рыб. В-третьих, что довольно трудно разграничить биологические координации (рыба должна плавать спиной вверх), топографические координации (дорзальное положение плавательного пузыря) и динамические — функциональные координации — плавательный пузырь — гидростатический орган, обеспечивающий нулевую плавучесть тела рыбы при данном давлении (на данной глубине). Акулы, не имеющие плавательного пузыря и лишь частично компенсирующие его отсутствие жировыми телами, вынуждены всегда плыть, чтобы не утонуть. Масса их тела больше архимедовой силы.**

**185. Какое значение в эволюции имеет принцип множественного обеспечения биологически важных функций? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

Принцип множественного обеспечения биологически важных функций означает, что та или иная функция жизненно важная для организма, осуществляется не одной, а несколькими (минимум двумя) морфологически независимыми структурами. Например, терморегуляция у млекопитающих помимо термоизоляции (шерстный покров и подкожный жир) обеспечивается усилением (или ослаблением) окисления АТФ, изменениями просвета кожных капилляров, изменениями интенсивности работы сердца, дрожью, усилением или ослаблением испарения в легких, ротовой полости и поверхности кожи (потовые железы есть не у всех млекопитающих). Все эти механизмы могут включаться или выключаться последовательно или параллельно в процессе перегрева или переохлаждения организма, если нарушения температурного оптимума не удастся избежать при помощи поведенческих реакций. Таким образом, множественное обеспечение биологически важных функций поддерживает гомеостаз организма в колеблющихся условиях среды. В то же время множественное обеспечение служит одной из основ эволюционной пластичности целостного организма. При изменении условий существования, ведущих к ослаблению функционального значения данной системы множественного обеспечения, ее компоненты могут редуцироваться или перестраиваться. Так, у хвостатых амфибий семейства Plethodontidae и у некоторых видов из других семейств этого отряда, живущих на суше, но в очень влажной атмосфере редуцировались легкие, а у потомков амфибий — рептилий полностью редуцировалось кожное дыхание.

**186. Какое значение в эволюции имеет принцип полифункциональности органов и систем органов? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

Чем больше функций выполняет данная система, тем в большем разнообразии экологических ситуаций, она обеспечивает приспособленность организма. Но есть и обратная сторона - специализированные структуры выполняют меньше функций, но главную из них выполняют лучше, чем неспециализированными системами. Пример: плавать при помощи ласт лучше, чем при помощи рук. Но основная функция человеческой руки - хватание. Этому служат - противопоставленность первого пальца, ширина ладони,

гибкость фаланг пальцев. Дополнительные действия руками: плавание, хождение на четвереньках ( : ), почёсывания и т.д.

Эволюционное значение полифункциональности аналогично экологическому. Поскольку отбор идёт по функциям, число функций данной системы определяет число возможных направлений её эволюции. Полифункциональность обеспечивает эволюционную пластичность подсистем организма.

Согласно принципу *мультифункциональности* любая подсистема организма выполняет более чем одну функцию. Минимальное число функций — две — вход и выход. Например, ДНК получает информацию от материнской клетки в процессе репликации (вход) и реализует ее в процессе управления дочерней клеткой путем транскрипции (выход). Подобная дифункциональность свойственна лишь очень высоко специализированным структурам, главным образом, на молекулярном уровне. Обычно и входов и выходов больше, то есть структура выполняет более чем две функции. Даже такая высоко специализированная система, как орган слуха позвоночных животных, имеет на входе по меньшей мере три функции: различение частоты звуковых колебаний (тональность звука), различение амплитуды (громкость звука) и направление распространения звуковых волн.

Среди функций, выполняемых данной системой, выделяется одна главная. Редко главных функций бывает две, остальные функции — второстепенны. Главная функция определяет строение органа. Второстепенные выполняются благодаря тому, что строение соответствующее главной функции допускает их выполнение. Например, главная функция человеческой руки — хватание. Этому служат противопоставленность первого пальца, ширина ладони, гибкость фаланг пальцев. Однако, при помощи рук мы можем выполнять массу других действий: плавать, хотя ласты тюленя лучше выполняют эту функцию, ходить на четвереньках, хотя передние конечности других сухопутных млекопитающих гораздо лучше выполняют эту функцию, чесаться и т. д. и т. п.

Мультифункциональность имеет большое и экологическое и эволюционное значение. Чем больше функций выполняет данная система, тем в большем разнообразии экологических ситуаций, она обеспечивает приспособленность организма. Однако, у этого аспекта мультифункциональности есть и обратная сторона. Специализированные структуры выполняют меньше функций, но зато выполняют главную функцию лучше, чем не специализированные системы. Плавать при помощи ласт, лучше чем при помощи рук.

Эволюционное значение мультифункциональности аналогично экологическому. Поскольку естественный отбор идет по функциям, число функций данной системы определяет число возможных направлений ее эволюции. Мультифункциональность обеспечивает эволюционную пластичность подсистем организма.

Первый случай был обоснован еще в 1912 г. Л. Плате, как принцип расширения функций. В выше приведенном примере эволюции легких у позвоночных животных (рис. 96) следует обратить внимание на то, что возникновение альвеолярной структуры этого органа привело не только к интенсификации газообмена, но и сделало легкие важным органом терморегуляции. Испарение — эндотермический процесс. Испарение с колоссальной поверхности альвеол предохраняет организм от перегрева. Аналогично

**187. Перечислите критерии гомологии. (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

В основе любого сравнения строения организмов на любом уровне от молекулярного до этологического лежит принцип гомологии. Гомологичными называются органы или любые другие структуры (вплоть до звуковых сигналов или ритуальных поз — элементов поведенческих взаимодействий), **имеющие общее происхождение**. Например, собаки или кошки чешут задней ногой шею или за ухом. Точно так же чешут шею многие ящерицы. Это гомологичные акты врожденного поведения (безусловные рефлексы по И. П. Павлову). Если учесть, что предки Diapsida — настоящих рептилий, к которым принадлежат и Squamata — ящерицы и змеи и предки Therapsid дивергировали в палеозое эта гомология может служить прекрасным примером эффективности стабилизирующего отбора.

Для облегчения гомологизации и формализации этой важнейшей процедуры Р. Ремане в 1956 г. предложил три критерия гомологии:

1. *Критерий положения*—две сравниваемые структуры гомологичны, если они занимают одинаковое положение в сопоставляемых системах. Например, у позвоночных спинной мозг лежит дорсальнее пищеварительного тракта, следовательно этот орган у всех представителей подтипа гомологичен. Этот критерий основан на стабильности пространственных отношений органов, которая, в свою очередь, обеспечивается выработанными стабилизирующим отбором постоянством и устойчивостью процессов онтогенеза морфологических признаков (хордомезодерма индуцирует развитие нервной трубки) и обусловленной той же формой отбора неизменностью признаков, сохраняющих свое адаптивное значение (последовательность нуклеотидов ДНК).

2. *Критерий специальных качеств* — сходные структуры гомологичны, если они совпадают по многим свойствам. Так, гомологичные органы—плакоидная чешуя акул и зубы млекопитающих—одинаково построены: они имеют эмалевую поверхность, дентиновое тело и пульпарный канал с сосудами и нервами.

3. *Критерий непрерывности систем* — даже несходные и различно расположенные структуры гомологичны, если между ними прослеживается ряд переходов. Это может быть сравнительный ряд структур взрослых организмов или ряд последовательных стадий онтогенеза. Так, чешуи костистых и акул гомологичны, поскольку связаны рядом промежуточных состояний, встречающиеся у разных групп современных рыб.

**188. Почему в ходе прогрессивной эволюции структуры часто наблюдается уменьшение числа выполняемых ею функций? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

**Интенсификация функций** — ситуация, когда отбор идет по главной функции и морфофункциональная система в ходе филогенеза перестраивается, обеспечивая повышение своей эффективности. Так в ряду позвоночных происходило прогрессивное развитие легких от тонкостенного гладкого мешка, свойственного примитивным хвостатым амфибиям, до альвеолярной структуры легких крокодилов и млекопитающих (рис. 96). Показательно, что у птиц эффективность работы легких еще выше. Благодаря наличию

воздушных мешков, потребление кислорода происходит и при вдохе и при выдохе. Не менее показательно то, что у семейства *Pipidae*, принадлежащего к бесхвостым амфибиям, но ведущего вторичноводный образ жизни (роды *Pipa*, *Xenopus*, *Hymenochirus*) дифференциация легких достигла почти альвеолярного уровня, что обусловлено необходимостью длительного пребывания под водой.

Интенсификация функций прослеживается не только на органном, но и тканевом и на клеточном уровнях организации. Достаточно напомнить об эволюции мышц по пути ускорения сокращения: от эпителиально-мышечных клеток к гладкому мышечному волокну и к поперечно-полосатому мышечному волокну. Достаточно напомнить об утере ядра эритроцитами млекопитающих, что обеспечивает увеличение в них количества гемоглобина.

Оптимизация структуры для выполнения главной функции сопряжена с утратой второстепенных. Ласты ушастых тюленей еще могут служить им при передвижении по суше. Настоящие тюлени могут пользоваться лапами только для плавания.

Подобное направление эволюции наиболее выражено на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях организации. В гомеостатической внутренней среде организма интенсификация функций и связанная с ней специализация клеток, их органелл и молекул почти единственный путь функциональной эволюции. Этим объясняется поразительное постоянство молекулярной организации клеток. Постоянство организации (но не изменчивости), выработанное в течение миллиардов лет эволюции демонстрируют не только нуклеиновые кислоты и белки, участвующие в репликации, транскрипции и трансляции, но и белки осуществляющие эпигенетические процессы метаболизма. Любой член цикла Кребса или гликоксилатного цикла — прекрасный пример дифункциональности, т. е. минимального числа функций биологических систем. Гликоксилатный цикл существует у бактерий, дрожжей, шляпочных грибов, зеленых водорослей, высших растений, нематод, позвоночных.  $Na^+$  —  $K^+$  атефаза свойственна, по-видимому, всем поляризованным клеткам. Число подобных примеров можно увеличивать до бесконечности.

Уменьшение числа функций приводит к снижению эволюционной пластичности. Нет функции — нет отбора. Поэтому при резких изменениях условий существования таксон может вымереть, не имея возможности приспособиться к новой экологической обстановке. Однако, интенсификация функций не всегда ведет к уменьшению их числа. В ряде случаев интенсификация функций не связана с уменьшением мультифункциональности

### **189. Перечислите типы координаций. Какова их роль в ограничении возможных направлениях макроэволюционных преобразований морфологических структур?**

Различают три основные типа координаций, т. е. взаимосвязанных филогенетических изменений подсистем организма: *биологические*, обусловленные экологическими условиями существования организма, *топографические*, обусловленные пространственными соотношениями, «упаковкой» органов, и *динамические* — функциональные связи подсистем.



Поскольку связи внутри координационной системы прочнее, чем между системами, каждая такая система эволюционирует как единое целое. Если же этого не происходит, возникает дискоординация, снижающая приспособленность, часто имеющая значение эволюционного запрета, при котором система становится не способной к дальнейшей прогрессивной эволюции. Одним из наиболее известных примеров подобного запрета служит крове-носная система крокодилов. У ящериц и змей сердце трехкамерное, перегородка между желудочками неполная и сохраняются обе дуги аорты, сливающиеся под позвоночником и несущие по всему телу смешанную кровь. У птиц и млекопитающих сердце четырехкамерное и сохранилась лишь одна дуга аорты, у птиц—левая, у млекопитающих — правая. В результате все тело снабжается богатой кислородом артериальной кровью. У крокодилов сердце четырехкамерное, но сохранились обе дуги аорты, одна из которых несет артериальную кровь, а другая — венозную. Произошла дискоординация. В результате мозг снабжается артериальной кровью, скелетная мускулатура—смешанной, благодаря анастомозу между дугами, а внутренние органы — венозной. Крокодилы, несмотря на четырехкамерность сердца, не могут стать гомойотермными животными. Не случайно их распространение ограничено тропиками.

Примером биологических координаций может служить укорочение передних конечностей и увеличение хвоста при переходе к двуногому передвижению. У двуногих динозавров, кенгуру, тушканчиков передние ноги, утратив функцию локомоции уменьшаются, а хвост, служащий противовесом центру тяжести тела, несколько смещенному вперед, относительно опоры на грунт—удлинняется или утолщается (жирнохвостые тушканчики).

Любую функциональную связь подсистем организма надо рассматривать как динамическую координацию. Например, известна связь уровня сложности ассоциативных центров мозга: коры больших полушарий у млекопитающих и полосатых тел у птиц с уровнем снабжения мозга артериальной кровью.

Топографические координации—пространственные связи между частями организма определяются в конечном счете планом строения, т. е. онтогенетическими корреляциями общего значения, которые еще в начале онтогенеза определяют пространственное расположение основных органов. Так, у большинства наземных позвоночных легкие билатерально симметричны.

### **190. Почему специализация не обязательно ведет к вымиранию?**

Разница между ранней и поздней (см. рис. 30) специализацией по мере формирования системы координаций, по-видимому, теряется. Группа, достигшая высокой степени специализации, будет существовать в своей узкой адаптивной зоне до тех пор, пока существует эта зона. Иными словами, специализация не обязательно ведет к вымиранию. Индивидуальная изменчивость высоко специализированных, в том числе и персистентных, форм ничуть не ниже, чем любых других. Это показано непосредственными исследованиями у *Limulus* и других видов (Левонтин, 1978). Приспособленность специализированных форм в свойственных им условиях среды очень высока. Однако поскольку далеко зашедшая специализация ведет к снижению эволюционной пластичности, изменение адаптивной зоны специализированных форм (и только оно) способно привести эти формы к вымиранию: они просто не успевают (не могут) перестроиться вместе с изменениями окружающей среды.

**191. Что включает в себя понятие «адаптивная зона таксона» и что определяет границы этой зоны?**

Под адаптивной зоной Дж.Симпсон понимал комплекс условий внешней среды, где протекает эволюция данного таксона, и которые определяют направление его эволюции.

Примером адаптивной зоны может служить среда обитания и, тем самым, среда эволюции любого надвидового таксона, причем, чем выше ранг этого таксона, тем менее четко могут быть выделены те ограничения, которые накладывают условия существования в его адаптивной зоне на эволюцию этого таксона. Так, адаптивная зона наземных хищных млекопитающих Carnivora Fissipedia определяется, главным образом тем, что эти животные занимают в экосистемах положение консументов ii и iii порядков. Однако, поскольку многие хищные млекопитающие отнюдь не брезгуют растительной пищей, можно говорить о том, что для них основным является трофический уровень второго порядка, а уровни первого и третьего порядка—дополнительными. Эта очень нечеткая характеристика адаптивной зоны тем не менее определяет весь комплекс морфофизиологических особенностей, позволяющих отнести к этому отряду любой входящий в него вид от выдры, ведущей полуводный образ жизни, до куницы ведущей преимущественно древесный образ жизни. В рамках ограничений, накладываемых адаптивной зоной, сформировалось все разнообразие видов современных наземных хищных млекопитающих. Границы адаптивной зоны определяются абиотическими условиями и взаимодействиями организмов между собой.

порядка — дополнительными. Эта очень нечеткая характеристика адаптивной зоны тем не менее определяет весь комплекс морфофизиологических особенностей, позволяющих отнести к этому отряду любой входящий в него вид, от выдры, ведущей полуводный образ жизни, до куницы ведущей преимущественно древесный образ жизни. Строение зубной и пищеварительной систем, системы локомоции, развитие мозга и органов чувств — все подчинено задаче добывания животной пищи. Тому же подчинена и динамика численности популяций. Хищников не может быть больше, чем их жертв. В противном случае не будут оправдываться энергетические затраты на добывание корма. В рамках ограничений, накладываемых адаптивной зоной, сформировалось все разнообразие видов современных наземных хищных млекопитающих.

Таким образом границы этой зоны определяются, с одной стороны, организацией хищных, т. е. их приспособлению к добыванию пищи, а с другой — соседней адаптивной зоной консументов первого порядка — травоядных млекопитающих. В результате любая группа хищников, если бы их эволюция пошла в сторону травоядности, оказалась бы в худшем положении, чем, например, копытные, уже приспособившиеся к своей адаптивной зоне, т. е. эволюция хищных в сторону травоядности затруднена, если вообще возможна. Таким образом, границы адаптивной зоны вполне реальны.

Необходимо подчеркнуть, что понятие адаптивной зоны подразумевает не только эволюцию данного таксона, определяемую средой его обитания, но и ограничения, затрудняющие изменения направления эволюции. Сама организация таксона, эволюционирующего в данной адаптивной зоне, определяет наличие границ этой зоны. Рассмотрим гипотетический

Освоению новой адаптивной зоны способствует то, что таксон эволюционирующий в направлении этой зоны (рис. 98), неизбежно попадает в промежуточные между обеими зонами условия среды. В этих условиях вырабатываются адаптации, подготавливающие таксон к существованию в новой зоне.

**192. Какова роль атавизмов и рудиментов при анализе эволюционных преобразований таксонов?**

**193. На какой фазе адапциоморфоза может возникнуть новый ароморфоз?**

Ароморфоз возникает на базе специализации к конкретной АЗ. Например, переход кистеперых рыб к легочному дыханию, позволивший выживать в пересыхающих водоемах.

валентности таксона. Идиоадаптацию И. И. Шмальгаузен разделил на два типа приспособлений: алломорфоз и специализацию. Под алломорфозом он понимал преобразования организации, связанные с дальнейшим приспособлением при сохранении того же, что и у предков, типа отношений со средой. Специализация же рассматривалась как снижение экологической валентности, т. е. как приспособления к узким условиям среды. Одновременно И. И. Шмальгаузенем было показано, что в большинстве филогенетических ветвей, по крайней мере у позвоночных животных, наблюдается довольно четкое чередование фаз преобразований организации в филогенезе данного таксона — фаз адапциоморфоза: эволюция крупного таксона начинается обычно с ароморфоза, затем таксон переходит к алломорфозу и далее к специализации. Используя концепцию адаптивной зоны, получим: ароморфоз — это преобразование организации, приводящее к расширению адаптивной зоны дочернего таксона по сравнению с адаптивной зоной предков; алломорфоз — это преобразование организации, обеспечивающее прогрессивную эволюцию в той же адаптивной зоне, в которой эволюционировали предки, или смену адаптивной зоны предков на другую, но не более широкую; специализация — это выработка адаптаций, обеспечивающих существование и эволюцию в адаптивной зоне более узкой, чем адаптивная зона предков. Оценка широты адаптивной зоны должна производиться по особенностям организации потомков по сравнению с предками, при условии одинакового ранга сравниваемых таксонов.

среде. Эти примеры показывают, что ароморфоз возникает как приспособление к нестабильным условиям среды, перекрывающее весь диапазон колебаний данного фактора. Так, гомойотермия позволила млекопитающим распространиться от полюса до полюса, тогда как среди пойкилотермных животных встречаются более холодостойкие и более теплолюбивые, но всегда с более узкой нормой реакции на изменения температуры. Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям адаптивной зоны, в которых протекает эволюция исходной группы. Например, переход кистеперых рыб к легочному дыханию обеспечил их выживание в бедных кислородом пересыхающих водоемах.

Что же может произойти после того, как сформируются эти приспособления широкого значения, но приспособления к условиям своей адаптивной зоны? Достаточно широкие приспособления, перекрывающие весь спектр изменений внешнего фактора, позволяют группе перейти через неадаптивную зону в новую и, таким образом, расширить свою адаптивную зону. Поскольку ароморфные приспособления вырабатывались к условиям исходной адаптивной зоны, последняя не утрачивается группой, а расширяется.

логическому прогрессу, а лишь к стабилизации. Алломорфоз — и причина стабилизации эволюции как процесса, и путь достижения биологического прогресса. Таким образом, оказывается, что алломорфоз, в свою очередь, понятие сборное, объединяющее минимум два типа эволюции.

В отличие от ароморфоза, который неизбежно сменяется алломорфозом, сам алломорфоз может продолжаться бесконечно долго, не обязательно переходя в специализацию. Специализация начинается лишь в тех случаях, когда возможно дальнейшее дробление адаптивной зоны. Естественно, что

И. И. Шмальгаузен считал специализацию гетерогенным явлением, выделяя четыре ее типа: теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз и гипоморфоз. В действительности типов специализации гораздо больше. Классификация И. И. Шмальгаузена, очевидно, не охватывает всех существующих форм специализации, но основу для анализа дает.

Наиболее распространенный тип специализации, видимо, теломорфоз. К теломорфозу относятся специализация по питанию, возникновение особых защитных приспособлений и другие случаи явного сужения адаптивной зоны. Примеры подобных узкоспециализированных групп — муравьи, колибри, нектарницы, палочники, богомолы, корабельный червь, орхидеи и т. д. Теломорфная специализация позволяет группе выйти из конкуренции с параллельными филумами: группа оказывается приспособленной к очень узкой зоне, но зато приспособленной хорошо, т. е. биозуком условиям. Все отклонения от этого типа будут снижать относительную приспособленность и, следовательно, элиминироваться. В данном случае действует правило, сформулированное Ш. Депере (1915): **группа, вставшая на путь специализации, эволюционирует только в сторону дальнейшей специализации.** После того, как группа специализировалась, т. е. освоила данную зону, начинает преобладать стабилизирующий отбор, и темпы эволюции этой группы снижаются.

В период специализации при интенсивном движущем отборе происходит обеспечивающая ее быстрая перестройка органов и их систем. В результате часть систем оказывается эволюционно продвинутыми, часть — отстающими, т. е. возникает гетеробатмия. При последующем замедлении темпов

Второй выделенный И. И. Шмальгаузен тип специализации — гиперморфоз — переразвитие, гигантизм. Общеизвестны гигантские динозавры: 30-метровые травоядные диплодоки и бронтозавры, 10—15-метровые тиранозавры и галдрозавры. Гигантизм распространен в очень многих группах жи-

Третий тип специализации, выделенный И. И. Шмальгаузенем — **катаморфоз, или общая дегенерация, связан с утратой потомками ароморфозов, приобретенных предками.** Среда обитания седентарных и паразитических форм необычайно проста, очень небольшое количество факторов влияет на организм. Это наглядно видно на примере эндопаразитов, у которых основные функции обеспечения организма пищей и защиты от внешних воздействий берет на себя хозяин, паразитам остается, главным образом, репродуктивная функция (Упрощение связей со средой свойственно не только катаморфной, но и телеморфной специализации. При телеморфозе

Последний из разобранных И. И. Шмальгаузенем типов специализации — **гипоморфоз — неотения, выпадение взрослой стадии.** Что это специализация, понятно, поскольку неотеничные формы теряют всю ту часть адаптивной зоны, которую занимал взрослый организм. Гипоморфоз — это экологическая специализация, но в то же время морфологическая деспециализация — выпадение новейших анаболий, утрата специализированных приспособлений. Такая деспециализация может создать почву для нового ароморфоза, как это и показал Г. де Бер (1930) в теории педоморфоза.

194. Расскажите о критериях биологического регресса. (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).

Биологический регресс вводится как противоположность биологического прогресса. Утрата приспособленности при снижении поддерживающей роли отбора выражается в спаде численности, сокращении экологической валентности, что ведет к сужению ареала и вымиранию дочерних таксонов.

Примеры: Гингко (остался 1 вид, и то немного), сумчатые (маленький ареал, небольшая численность), гаттерия

**Антитезу биологического прогресса представляет собой биологический регресс, в пределе приводящий таксоны к вымиранию.** Критерии биологического регресса диаметрально противоположны критериям биологического прогресса: утрата приспособленности при снижении поддерживающей роли отбора выражается в спаде численности, сокращении экологической валентности, что ведет к сужению ареала и вымиранию дочерних таксонов.

Проблема вымирания — еще слабо разработанный раздел эволюционной теории. Ч. Дарвин считал вымирание естественным результатом прогрессивной эволюции — следствием вытеснения менее приспособленных предков более приспособленными потомками. Однако, этот процесс очень сложен. Конкретные систематические группы могут попеременно находиться на пути прогрессивного развития, затем регресса, а потом снова переходить к биологическому прогрессу, приобретая новые приспособления и меняя отношения со средой (рис. 106).

195. Перечислите критерии и пути достижения биологического прогресса (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).

Критерии биологического прогресса, предложенные Северцовым, относятся не к виду, а к надвидовым таксонам:

- 1) *Увеличение численности*
- 2) *Расширение ареала (или точнее экологической ниши, поскольку при расширении ареала часто идёт освоение новой среды)*

- 3) *Прогрессивная дифференциация* - увеличение числа систематических групп, составляющих данный таксон

Пример: подкласс костистых рыб (95% современной ихтиофауны) биологически более прогрессивен, чем двоякодышащих рыб, насчитывающих всего 7 видов, и прогрессивнее сумчатых млекопитающих, включающих всего около 30 видов с очень ограниченными ареалами и низкой численностью.

Пути достижения биологического прогресса - главные направления эволюционного процесса:

- 1) *Ароморфоз*, или морфологический прогресс, т.е.. повышение уровня организации в общепринятом смысле этого слова.

Примеры: повышение уровня организации млекопитающих по сравнению с рептилиями, покрытосеменных по сравнению с голосеменными, эукариот по сравнению с прокариотами.

- 2) *Идиоадаптация* - выработка частных приспособлений. Случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации. Примеры: филогенез лошадей, эволюция системы прыжкового движения у бесхвостых амфибий, развитие мимикрии. Специализация иногда рассматривается как частный случай идиоадаптации.

- 3) *Общая дегенерация*, морфологический регресс, или вторичное упрощение организации. Как правило, при переходе к паразитизму или сидячему образу жизни. Пример: происхождение асцидий. Плавающие личинки асцидий сложно устроены - хорда, нервная трубка, метамерная мускулатура. Следовательно, предки их тоже были сложно устроены. Но при переходе к сидячему образу жизни в результате метаморфоза, личинка утрачивает все эти системы. У паразитов, таких как ленточные черви, например, исчезают пищеварительная и нервные системы.

- 4) *Ценогенез* - выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организма на ранних стадиях онтогенеза. (Шмальгаузен вывел ценогенез из состава главных направлений биологического прогресса, он вообще считал, что изменение хода индивидуального развития идет или по пути идиоадаптации, или по пути ароморфоза)

Однако Шмальгаузен выкинул ценогенез, поэтому путей три. Ценогенез = ароморфоз и идиоадаптации ранних стадий.

**196. Чем отличается конвергенция от параллелизма? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

**Примеры шерстокрыла, летяги и сумчатой белки показывают, насколько трудно различать конвергенцию и параллелизм. Все живые организмы связаны родством; чем оно теснее, тем выше степень гомологии, тем ближе конвергенция к параллелизму. О параллелизме можно говорить в том случае, когда сходные филумы заняли каждый свою адаптивную зону. Конвергенция же будет наблюдаться тогда, когда группы независимо друг**

**от друга вселялись в одну адаптивную зону. Поэтому сходная форма тела шерстокрыла, летяги и сумчатой белки — результат конвергенции: все эти животные независимо приспособлялись к планирующему прыжку.**

*Конвергенция* – возникновение сходных черт организации на изначально различной основе.

Обеспечивается это сходными условиями обитания (обтекаемая форма тела морских животных)

*Параллелизм* – сосуществование нескольких сходных филумов в различных адаптивных зонах. (независимое возникновение амфицельных позвонков (двояковогнутых) в нескольких группах рыб - у костных гоноидов, двоякодышащих и у амфибий).

Конвергенция отличается тем, что различные филумы смогли попасть в схожую адаптивную зону независимо друг от друга (Форма крыла сумчатой белки и белки летяги). Кроме того, при конвергенции затрагивается небольшое количество характерных черт конвергирующих групп, и, как правило, эти изменения несут менее глубокий характер.

**197. Дайте определения понятий «биологический прогресс» и «морфофизиологический прогресс». Возможно ли сочетание биологического прогресса группы с ее морфофизиологическим регрессом (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

Биологический прогресс - наиболее общее выражение адаптивности, возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками.

Морфологический прогресс (или ароморфоз) - повышение уровня организации в общепринятом смысле.

Возможно, если например, происходит переход к паразитизму или сидячему образу жизни. Пример: происхождение асцидий.

**Согласно А. Н. Северцову, наиболее общее, наиболее очевидное направление эволюции — биологический прогресс, иными словами, возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Понятие биологического прогресса выражает то же самое, что и понятие прогрессивной эволюции. Поэтому критерии биологического прогресса, предложенные А. Н. Северцовым, относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам. Критерии эти следующие: 1) увеличение численности, 2) расширение ареала, 3) прогрессивная дифференциация — увеличение числа систематических групп; составляющих данных такой: видов в роде, видов и родов в семействе, семейств в отряде и т. д.**

**198. Расскажите о морфологической и экологической классификации основных направлений макроэволюции. Приведите примеры групп, эволюирующих в данных направлениях.**

Экологическая: ароморфоз как смена адаптивной зоны (расширение) с сохранением старой, алломорфоз как упрочнение отношений с нынешней адаптивной зоной или смена её на равноценную, и специализация как сужение зоны

**199. Каковы причины параллельной эволюции? Насколько распространено это явление? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами)**

Возникновение сходных признаков на общей организационной основе в сходных условиях обитания. Параллелизмы наблюдаются на всех уровнях организации.

Примеры: выделения двух самостоятельных групп в составе костных рыб – двоякодышащие и кистепёрые, оказавшиеся в мелких, тёплых, бедных кислородом пресных водоёмах.

Закон параллельных рядов эволюции тканей – одна и та же ткань может использоваться для построения разных органов.

В большинстве ветвей растительного и животного царств, при сравнении высших форм с низшими, выявлена замена ГЦ-типа ДНК на АТ-тип.

**200. Какой таксон может считаться инадаптивным?**

Инадаптивные таксоны быстро эволюционируют и быстро сходят со сцены. Опережающий таксон, адаптируясь к изменениям условий окружающей среды, приобретает те или иные приспособления и стимулирует параллельную эволюцию отстающего таксона, эволюция которого более координирована.

Пример: кистепёрые рыбы, креодонты. лошади и липтотерны



оказались более приспособленными... В. О. Ковалевский назвал инадаптивной, подразумевая не неприспособленность (наоборот, однопалость явно адаптивна), а то, что группа, получившая выигрыш в борьбе за существование на определенном отрезке эволюции, оказывается менее приспособленной по сравнению с группой, эволюционировавшей в том же направлении более низкими темпами. Австрийский палеонтолог О. Абель образно назвал подобные признаки «ошибочными приспособлениями».

Филогенетическое предварение имеет место потому, что сходные условия среды требуют сходных адаптаций, но преимущество в борьбе за существование сначала получает та группа, у которой быстрее вырабатывается нужное приспособление. В то же время параллельно, но медленнее эволюционирующая группа в дальнейшем оказывается лучше приспособленной, поскольку при более медленной эволюции успевают сформироваться координации. Жил различать инадаптивную и эвадаптивную эволюцию. Инадаптивные таксоны быстро эволюционируют и быстро сходят со сцены. Эвадаптивные эволюционируют медленнее и замещают их в палеонтологической летописи. Этот

Подтверждением тому, что именно эволюция опережающей группы стимулирует параллельную эволюцию отстающей, служит обнаруженный Э. И. Воробьевой (1980) параллелизм эволюции позднедевонских кистеперых рыб, таких как *Panderichtys* и древнейших тетрапод, таких как *Ichthyostega* и *Tulaeherpeton* (рис. 101). В этом случае кистеперые рыбы вымерли, не выдержав конкуренции со своими амфибиотическими современниками. Эвадаптивным оказался опережающий таксон, лучше приспособившийся на грани воды и суши, тогда как рыбы имитировали стегоцефалов, оставаясь исключительно водными животными.

В том случае, если подобного вытеснения не произошло, отстающая группа стимулирует опережающую к дальнейшей адаптации в том же направлении. Это усиливает гетеробатмию и, тем самым, понижает целостность организации. Интегрированность же сама по себе адаптивна. По-видимому, более высокая интегрированность и делает отставшую группу эвадаптивной, позволяя ей выиграть в конкуренции и вытеснить опережающую.

**201. Перечислите основные принципы функциональной эволюции. (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

В основе всех функциональных преобразований подсистем организма лежат два принципа: принцип мультифункциональности и принцип множественного обеспечения биологически важных функций.

Мультифункциональный принцип – любая подсистема выполняет более чем одну функцию. Пример: ДНК – получение информации от материнской клетки в процессе репликации и реализация информации в процессе управления дочерней клетки путём

транскрипции. Орган слуха позвоночных различает частоты, амплитуды и направления распространения звуковых волн. Строение органа или системы определяет главная функция.

Принцип множественного обеспечения – функция осуществляется не одной, а несколькими морфологически независимыми структурами.

Пример: терморегуляция млекопитающих – термоизоляция (шерстяной покров и подкожный жир), усиление окисления АТФ, изменение просвета кожных капилляров, изменение интенсивности работы сердца, усиление и ослабление испарения в лёгких, ротовой полости и поверхности кожи. Баланс трёх дыхательных систем у амфибий: слизистая рта, лёгкие, кожа.

**Принцип множественного обеспечения биологически важных функций, частным случаем которого являются полимерные системы, лежит в основе субституции (филогенетического замещения органов). Это явление широко распространено. Достаточно напомнить о замещении хорды позвоночником в филогенезе рыб, о замещении зубов роговым клювом у птиц и у черепах, о замещении фотосинтезирующей функции листьев этой функцией стебля у кактусов. Во всех этих случаях редукция одного компонента системы сопровождается интенсификацией той же функции у другой системы. Позвоночник берет на себя функцию хорды.**

Другим принципом функциональной эволюции, основанным на множественном обеспечении, является **субституция функций**. Например, у китообразных и настоящих тюленей теплоизолирующая функция меха заменена той же функцией подкожного жира. У змей функция локомоции, выполнявшаяся у их предков парными конечностями, выполняется движением ребер, управляющих брюшными роговыми щитками и боковыми изгибами тела.

**Различают три основные типа координаций, т. е. взаимосвязанных филогенетических изменений подсистем организма: биологические, обусловленные экологическими условиями существования организма, топографические, обусловленные пространственными соотношениями, «упаковкой» органов, и динамические — функциональные связи подсистем.**

## **202. Каковы наиболее известные биогенные и абиогенные гипотезы причин вымирания таксонов?**

Абиогенные гипотезы: влияние парной Солнцу звезды – Немезиды; метеоритная гипотеза Альвареса (причина мелового кризиса и массовых вымираний)

Биогенные гипотезы: смена мезофита кайнофитом и сокращение пищевой базы, как причина вымирания динозавров; конкурентное преимущество плацентарных млекопитающих, обладающих совершенной гомойотермией.

В настоящее время важная причина вымирания – антропогенные воздействия.

## **203. В каких условиях происходит когерентная эволюция? Чем она отличается от некогерентной?**

Адаптивной зоной (АЗ) называется совокупность условий, в пределах которых развивается данный таксон.

В процессе развития популяций различных организмов в пределах одной экологической ниши, происходит постепенное распределение пространства и ресурсов между организмами. В результате этого каждый приспосабливается к конкретной АЗ.

Происходит специализация организмов. В результате этого попаданию вида в другую АЗ

препятствует мощная конкуренция. Подобное ограничение способствует дальнейшей специализации в использовании «своего» ресурса. В результате таких взаимодействий (реализующихся в основном в коадаптации видов) происходит медленная направленная эволюция видов – когерентная эволюция (КЭ). КЭ основана на тесном взаимодействии и согласовании элементов сложной системы (экологической ниши). КЭ происходит значительно более медленными темпами, чем некогерентная. Также при когерентной эволюции вероятность становления новых жизненных форм значительно ниже, чем при некогерентной.

Возникновение некогерентной фазы эволюции часто связано с экологическими кризисами, в результате чего взаимосвязи между элементами системы (видами) разрушаются, степень синхронизованности в развитии между разными группами падает. В результате различные виды обособляются в виде группировок. Подобное разрушение целостной (когерентной) структуры дает возможность более интенсивному проникновению в систему новых видов. Характерные времена некогерентной эволюции значительно выше, чем у когерентной

#### **204. Что такое коадаптивные комплексы? Как они формируются и влияют на эволюцию входящих в них видов?**

Коадаптивный комплекс (КК) – совокупность видов, которые в результате предшествующей совместной эволюции, оказались связаны между собой более тесно, чем с другими комплексами организмов. Основной причиной формирования является коэволюция видов при активной конкуренции.

КК могут состоять из видов, находящихся на разных трофических уровнях биоценоза (*1й тип*) и из видов одного трофического уровня, связанных только конкурентными отношениями (*2ой тип*).

*Пример 1-го типа:* энтомофильные растения и насекомые их опыляющие.

*Пример 2-го типа:* конкурирующие виды муравьев, обитающих на сазовом солончаке в Кызылкумах. Основу комплекса составляют 5 видов, два из которых питаются семенами, один из видов предпочитает крупные семена, другой – мелкие. Остальные виды питаются животной пищей. Самый мелкий из них питается трупами мелких насекомых. Более крупный вид охотится (днем) и поедает трупы и самый крупный вид охотится только ночью. Таким образом, произошло взаимовыгодное пространственно-временное разделение ресурсов в процессе совместной коэволюции.

Коадаптивные комплексы не только замедляют специогенез, но и направляют этот процесс. Дальнейшая эволюция каждого вида более вероятна в направлении совершенствования потребления уже освоенных ресурсов, чем в направлении смены или расширения их диапазона.

#### **205. Что такое специогенез и экогенез? Каково соотношение этих процессов? (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

**Специогенез** представляет собой видообразование внутри биогеоценоза (путь эволюционирования видов внутри экосистемы). Движущей силой является конкуренция с соседствующими видами. Эволюция вида внутри экологической ниши определяется воздействием со стороны всех остальных организмов, ее населяющих.

Изменение одного вида (популяции) вызовет изменение этого воздействия на остальные виды (популяции). Это приведет к изменению (эволюции) остальных (или части) видов. Это снова приведет к изменению влияния окружения на «первый» вид. В результате подобные изменения за счет наличия обратных связей будут носить самосогласованный характер и приведут к стабилизации системы. Ограничению и стабилизации специогенеза

способствуют коадаптивные комплексы. Они же направляют (канализируют) специогенез. Примеры из вопроса про коадаптивные комплексы. Эволюционные изменения одного из видов внутри комплекса затронут других её членов, но не соседний комплекс.

Структурированность биоценоза препятствует специогенезу.

**Экогенез** представляет собой процесс внедрения новых видов или выпадение их из структуры сообществ. Для внедрения нового вида в сообщество необходима его преадаптация (некоторая приспособленность к данным условиям среды). Это возможно, если вид предварительно обитал в сходных экологических нишах. Внедрение нового вида приводит к перестройке экологических отношений в сообществе и, тем самым, создает новые ниши или влечет за собой внедрение целой консорции видов, связанных с вселением (паразиты, обитающие на переселяющихся животных). Источники пополнения состава сообществ - виды, обитающие в интрастациональных или интразональных биотопах. Пример: злаковые ассоциации есть и в тундре, и в лесотундре, и в тайге. Сообщества песчаных дюн присутствуют в различных зонах.

Оба механизма являются механизмами филоценогенеза и влияют на структуру экосистем. Они тесно связаны между собой и с макроэволюцией. В процессе филоценогенеза возникают новые жизненные формы, которые влияют на экосистемы, в которых формируются и в которые могут внедриться. Проникновение новых видов в новые для них экосистемы меняет направление естественного отбора, стимулируя специогенез.

## **206. Расскажите об экологических кризисах как об особом режиме эволюции. (Ответ на вопрос должен сопровождаться примерами).**

Бывают локальными (аральская экологическая катастрофа) и глобальными (меловой биоценологический кризис).

**Аральский экологический кризис.** Два значимых этапа: формирование Аральского моря-озера на границе плейстоцена и голоцена и усыхание с 1961 года (смена видового состава и разделение на Малое и Большое моря). Экологический кризис сложился из двух компонент: вселения ряда эвригаллиных видов и резкого изменения абиотических условий. Вместо коадаптивных биоценозов возникли группировки, эволюция ускорила - образование новых форм и видов. На примере расселения и дивергенции моллюсков на трёх типах грунта.

**Меловой биоценологический кризис.** Смена мезозойских голосеменных сообществ сообществами покрытосеменных, у которых есть травянистые формы. Благодаря этому смогли сформироваться такие биоты как саванна, прерии, степи, луговые ценозы. Возникла водная растительность, которая смогла заселить водоемы и морские побережья. Изменился характер почвообразования и уменьшился сток биогенных элементов. Это привело к вымиранию около 25% мезозойских семейств, в том числе вымирание мезозойских насекомых. Биоразнообразие, соответствующее числу современных семейств, восстановилось только в начале кайнозоя. Бурная некогерентная эволюция в группировках антофильных насекомых (экологически связанных с энтомофильными растениями) быстро сформировала новые жизненные формы. В связи с этим началось бурное развитие птиц и амфибий.

Таким образом, для мелового биоценологического кризиса характерны: возникновение неадаптивных группировок, быстрая некогерентная эволюция их компонентов, для которой характерны не только специогенез, но и становление новых жизненных форм.