

**Общая биология:**  
современные  
концепции  
и методы

ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

CAROLI A LINNÉ  
SPECIES PLANTARUM

CAROLI LINNÆI

EQUITIS DE STELLA POLARI,  
ARCHIATRI REGII, MED. & BOTAN. PROFESS. UPSAL.;  
ACAD. UPSAL. HOLMENS. PETROPOL. BEROL. IMPER.  
LOND. MONSPEL. TOLOS. FLORENT. SOC.

SYSTEMA  
NATURÆ



# SPECIES

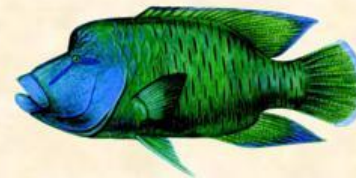


**БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВИДОВ**



*Что такое вид?*

*Концепции вида*



**«Тот факт, что вся живая природа организована в виды, представляется настолько само собой разумеющимся, что обычно никто не задается вопросом, почему существуют виды и каково их значение. Пожалуй, нет лучшего способа ответить на эти вопросы, чем попытаться представить себе мир без видов».**



*Parus major*



*P.apnrodite*



*P.cinereus*



*P.nigriloris*

**Видовое разнообразие больших синиц**



**В этом случае разные особи должны образовывать  
общее сообщество, внутри которого они могут  
свободно скрещиваться друг с другом**

**P** родители



**F<sub>1</sub>**

ПОТОМКИ  
первого  
поколения



**F<sub>2</sub>**

ПОТОМКИ  
второго  
поколения



**Наличие защищенных генофондов, т.е. видов,  
упорядочивает генетическое разнообразие**

# Биологическая концепция вида

Виды - это реально существующие репродуктивные сообщества. *Особи любого вида животных воспринимают друг друга как потенциальных партнеров в спаривании и разыскивают друг друга с целью воспроизведения.*

Вид представляет собой экологическое единство, которое, несмотря на то что оно состоит из отдельных особей, взаимодействует с другими видами, обитающими в той же среде, как целое.

Вид - это генетическое единство, *обладающее обширным общим генофондом, тогда как каждая особь - всего лишь временный сосуд, несущий небольшую часть этого генофонда в течение короткого периода.*

Виды определяются не различиями,  
а обособленностью

Виды состоят не из независимых особей, а из  
популяций

*Виды можно определить более адекватно, исходя из их отношения к популяциям других видов («изоляция»), чем на основании взаимоотношений между особями в пределах одного вида.*



# Вид - это защищенный генофонд



**Виды – это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких же групп**

# Защита генофонда вида обусловлена репродуктивной изоляцией

Изолирующие механизмы (или механизмы репродуктивной изоляции), это биологические свойства индивидуумов которые защищают генофонд вида от проникновения чужеродных генов

Пространственная,  
или  
географическая  
изоляция



Репродуктивная  
изоляция



# ИЗОЛИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ДОКОПУЛЯЦИОННЫЕ

*Экологическая изоляция*

*Сезонная изоляция*

*Этологическая изоляция*

*Механическая изоляция*

# ПОСЛЕКОПУЛЯЦИОННЫЕ

*Гибель гамет*

*Гибель зигот*

*Неполноценность гибридов*

*Стерильность*

*Самоуничтожение*

## Сезонная изоляция у жерлянок



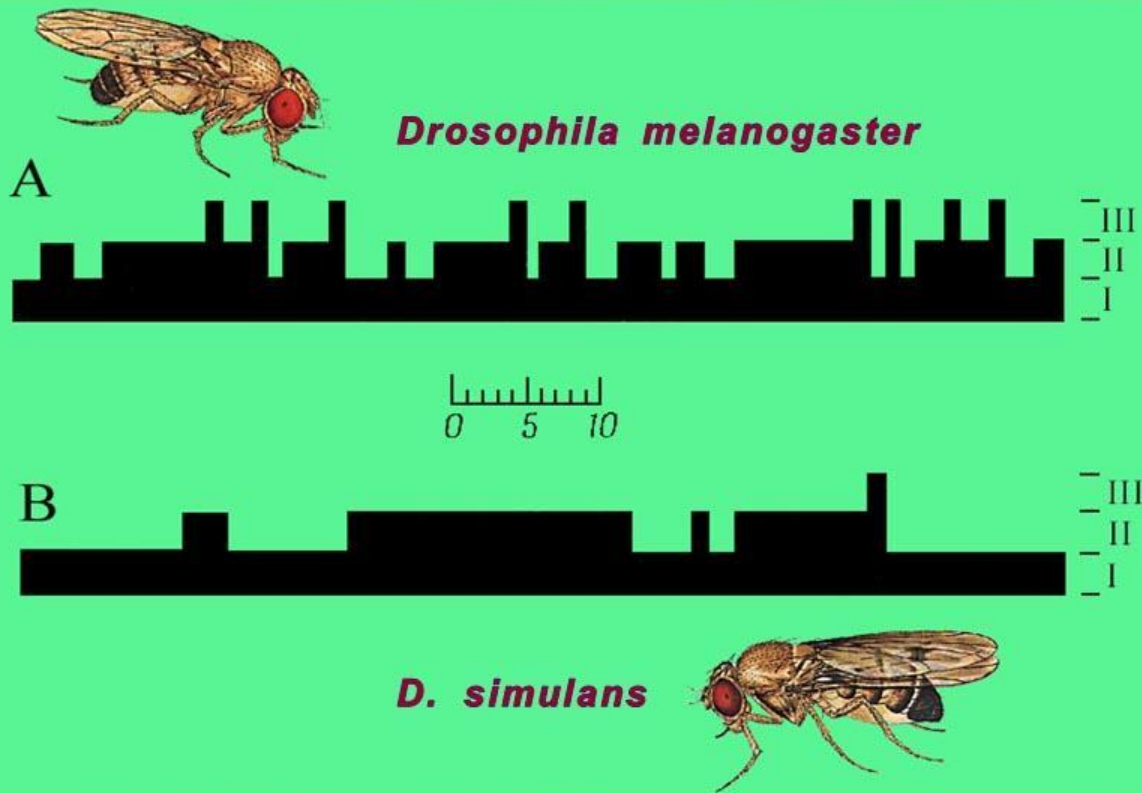
*Bombina variegata*



*Bombina bombina*

*Нерест у желто-  
брюхой и красно-  
брюхой жерлянок  
происходит в раз-  
ные сроки*

# Количественные различия основных элементов брачного поведения у *Drosophila melanogaster* (A) и *D. simulans* (B)



Высота черных колонок показывает, какой из элементов брачного поведения реализуется в данный момент.

I Ориентация

II Специфическое движение крыльями

III Облизывание и попытка к копуляции

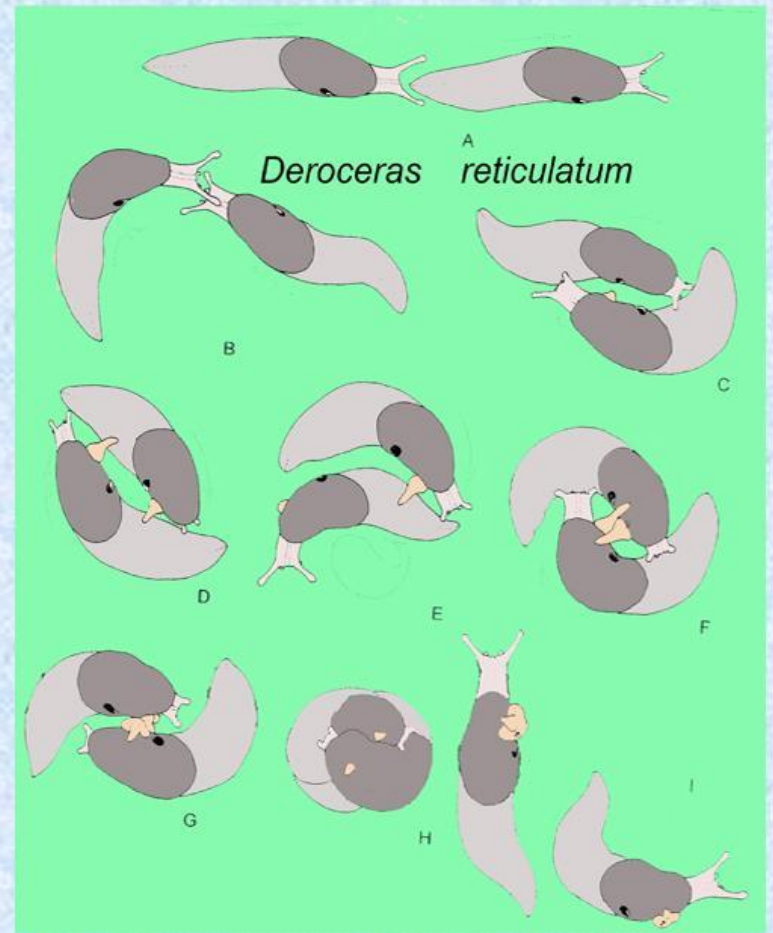
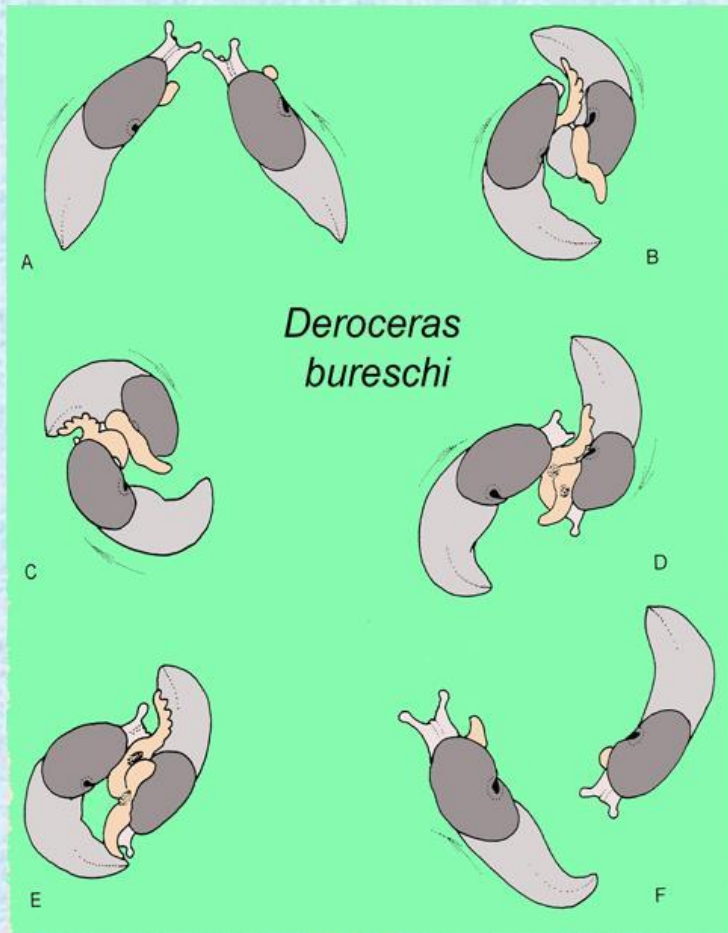
Единица времени на шкале - 1,5 сек.

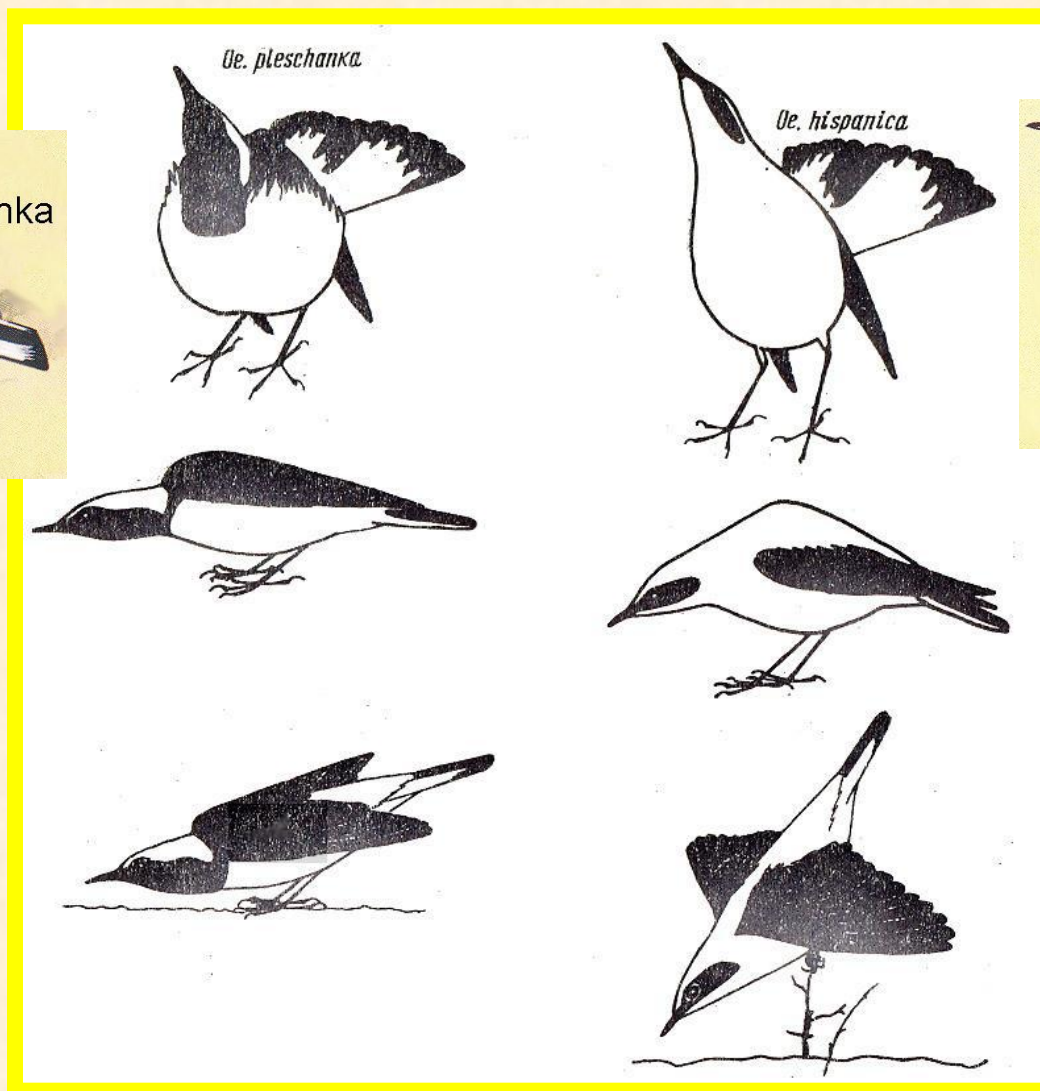
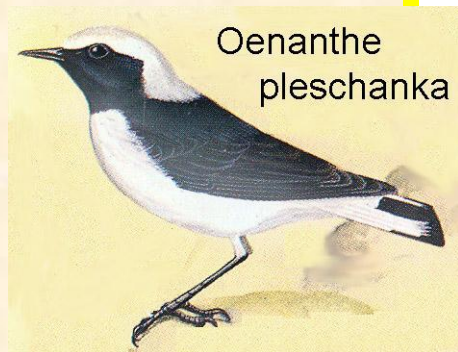
Там, где нет других близкородственных видов, все атрибуты брачного поведения могут быть общими, неспецифичными и изменчивыми.

Там, где сосуществуют родственные виды, неспецифичность брачного поведения может привести к напрасному ухаживанию. В этих условиях отбор будет благоприятствовать выработке точных и отчетливых сигналов.



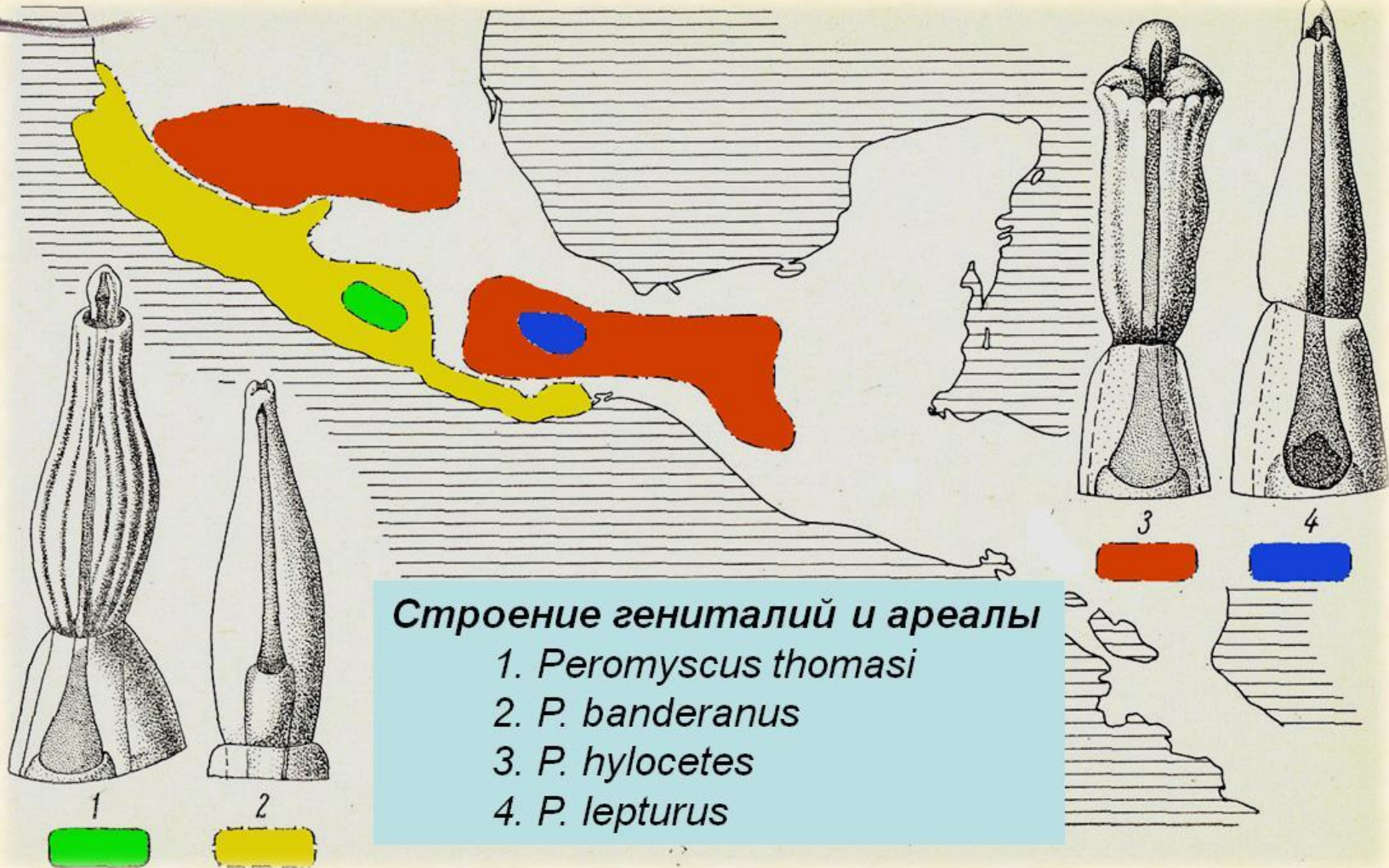
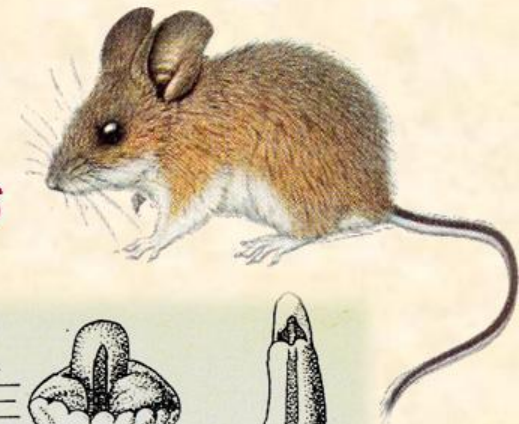
# Копуляция у слизней рода *Deroceras*





Наиболее существенные различия в сигнализации позами у самцов плешанки и испанской каменки

# Механическая изоляция у двух пар видов мышевидных хомячков *Peromyscus*





***Phodopus  
sungorus***

*(от Прииртышья  
до Минусинских  
степей)*

## **Результаты экспериментальной гибридизации у джунгарских ХОМЯЧКОВ**

У обоих видов  $2n = 14$   
Имеются отличия в строении  
аутосом 12 и 13 пары и в  
морфологии X хромосомы



***Phodopus  
campbelli***

*(Алтай, Тува,  
Забайкалье,  
Монголия)*

### **Гибриды в F1**

Отклонения в соотношении полов ( высокая дифференциальная эмбриональная смертность, аномалии пренатального развития)

Плодовитость гибридных самок в F1 снижена

Самцы в F1 стерильны (уменьшение массы семенников)

### **Причины**

Нарушения мейоза и несбалансированность у гибридов родительских геномов

# Олени в Александровском лесхозе

У гибридов благородного и пятнистого оленей развиваются прямые рога без отростков («сабли»). Во время турнирных боев они такими рогами убивают соперников, что приводит к сокращению особей в гибридной популяции и её «самоуничтожению».



*Cervus elaphus*



*Cervus elaphus x nippon*



*Cervus nippon*

# НАРУШЕНИЕ ИЗОЛИРУЮЩИХ МЕХАНИЗМОВ - ГИБРИДИЗАЦИЯ



## Причины нарушения действия изолирующих механизмов

1. Способы оплодотворения;
2. Природа брачных связей;
3. Редкость одного из родительских видов;
4. Разрушение биотопов.



## Частота гибридизации у животных

**В музейных коллекциях среди 100 000 экземпляров млекопитающих оказалось 6 гибридов**

**1% видов североамериканских птиц может образовывать гибриды**

**У рыб гибридизация происходит чаще**



# Случайная гибридизация



На севере Канады был добыт гибрид белого медведя и гризли



# Гибридизация у домового и испанского воробьёв (обусловленная трансформацией мест обитания)



*Passer domesticus*



*P. hispaniolensis*

Гибрид *hispaniolensis* x *domesticus*

Ареал  
домового  
воробья

Ареал  
испанского  
воробья

Районы массовой  
гибридизации





# Возникновение в результате гибридизации и последующего удвоения числа хромосом нового видового единства.



алыча

*Prunus divaricata*

X



терн

*Prunus spinosa*

=



слива

*Prunus domestica*

В клетках сливы два хромосомных набора алычи и два - терна, и благодаря этому каждая хромосома в ходе мейоза может найти свою пару.

**Аллополиплоидия** – удвоение или многократное умножение хромосомных наборов разной структуры

**Аллополиплоиды** – особи, содержащие происходящие от разных видов удвоенные или учетверенные наборы хромосом



Все виды африканских шпорцевых лягушек рода *Xenopus* (кроме одного, *Xenopus tropicalis*) — аллополиплоиды



# ЭВОЛЮЦИОННАЯ РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ

**Совершенство-  
вание изолирую-  
щих механизмов**



*Гибридизация может иногда приводить к совершенствованию изолирующих механизмов, если только гибриды достаточно редки и нежизнеспособны*

**Источник  
новых видов**



*Если гибриды между двумя видами образовали третий вид, обитающий вместе с двумя родительскими, то это будет процесс видообразования через гибридную гибридизацию*

**Увеличение  
генотипической  
изменчивости**



*Естественный отбор благоприятствует большой негенетической пластичности и размаху наследственной изменчивости. Гибридизация пополняет такую изменчивость.*

# СВОЙСТВА ВИДА

## Морфологические свойства вида

### Морфологические признаки вида



*Anopheles messeae*

Биотоп – холодные стоячие водоёмы  
Не питается на человеке  
Не переносит малярию  
Впадает в зимнюю спячку



*Anopheles labranchiae*

Биотоп – теплые стоячие водоёмы  
Питается на человеке  
Переносит малярию  
Не впадает в зимнюю спячку

### ВИДЫ – ДВОЙНИКИ



Курганчиковая мышь  
*Mus spicilegus*



Домовая мышь  
*Mus musculus*

«Не различия, а обособленность!»

## Биологические свойства вида

### Биологические признаки вида

*Адаптация к физическим условиям среды*

### Адаптации к сосуществованию видов

*Способность избегать конкуренции с другими видами*

*Способность видов поддерживать репродуктивную изоляцию по отношению к другим видам*

## **Способность избегать конкуренции с другими видами**

Конкуренция - это такое состояние, когда два вида (или более) стремятся использовать одни и те же важные, но ограниченные ресурсы окружающей среды.



Европейская норка  
*Mustela lutreola*



Американская норка  
*Neovison vison*

**Теорема взаимного исключения или принцип ГАУЗЕ**

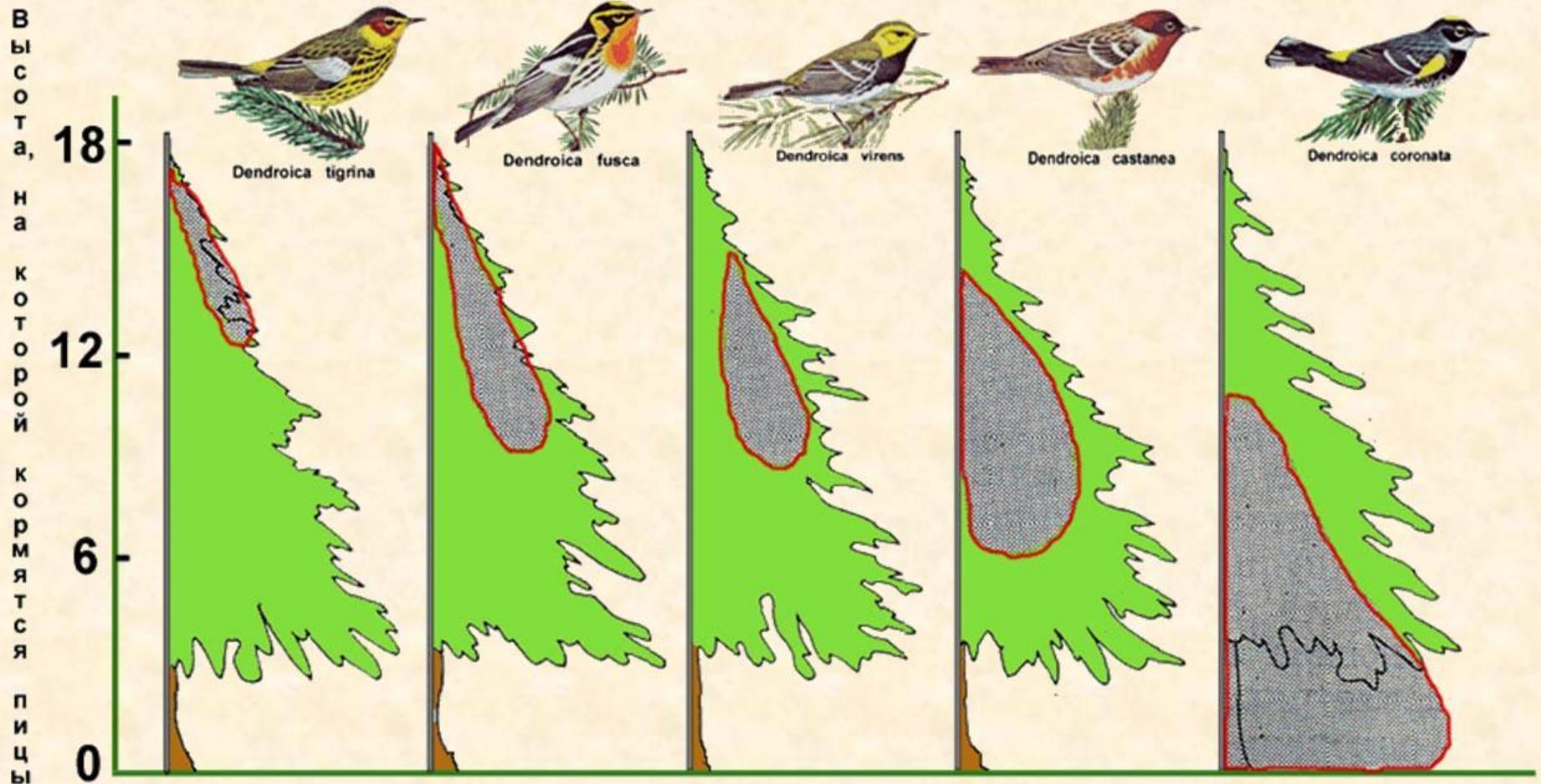
**Два вида, обладающие одинаковыми экологическими особенностями, не могут существовать совместно**

# Как разным видам удаётся избежать конкуренцию ?

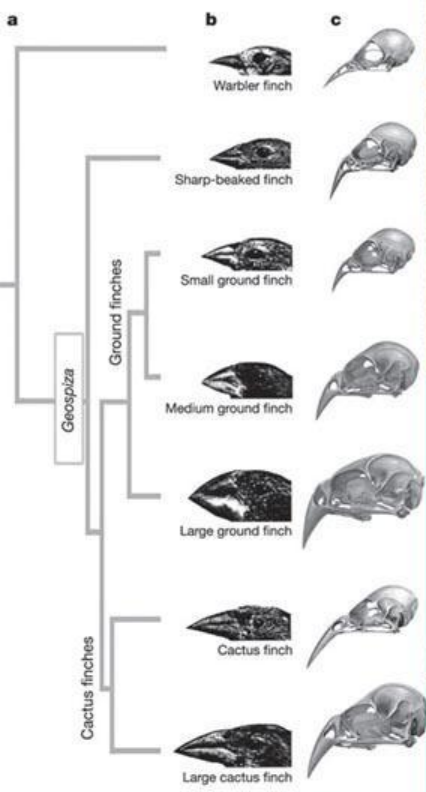


**Ниша (экологическая)** – совокупность факторов внешней среды, к которым приспособлен данный вид; внешнее выражение потребностей организма, специфический способ использования им своей среды

# Как разным видам удаётся избежать конкуренцию ?



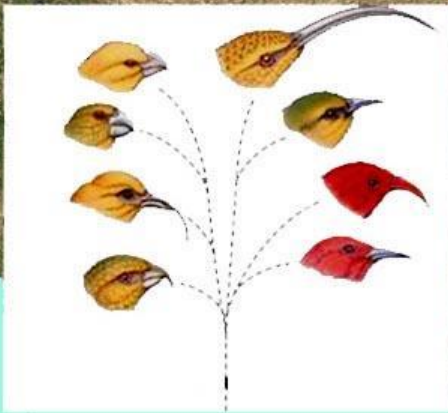
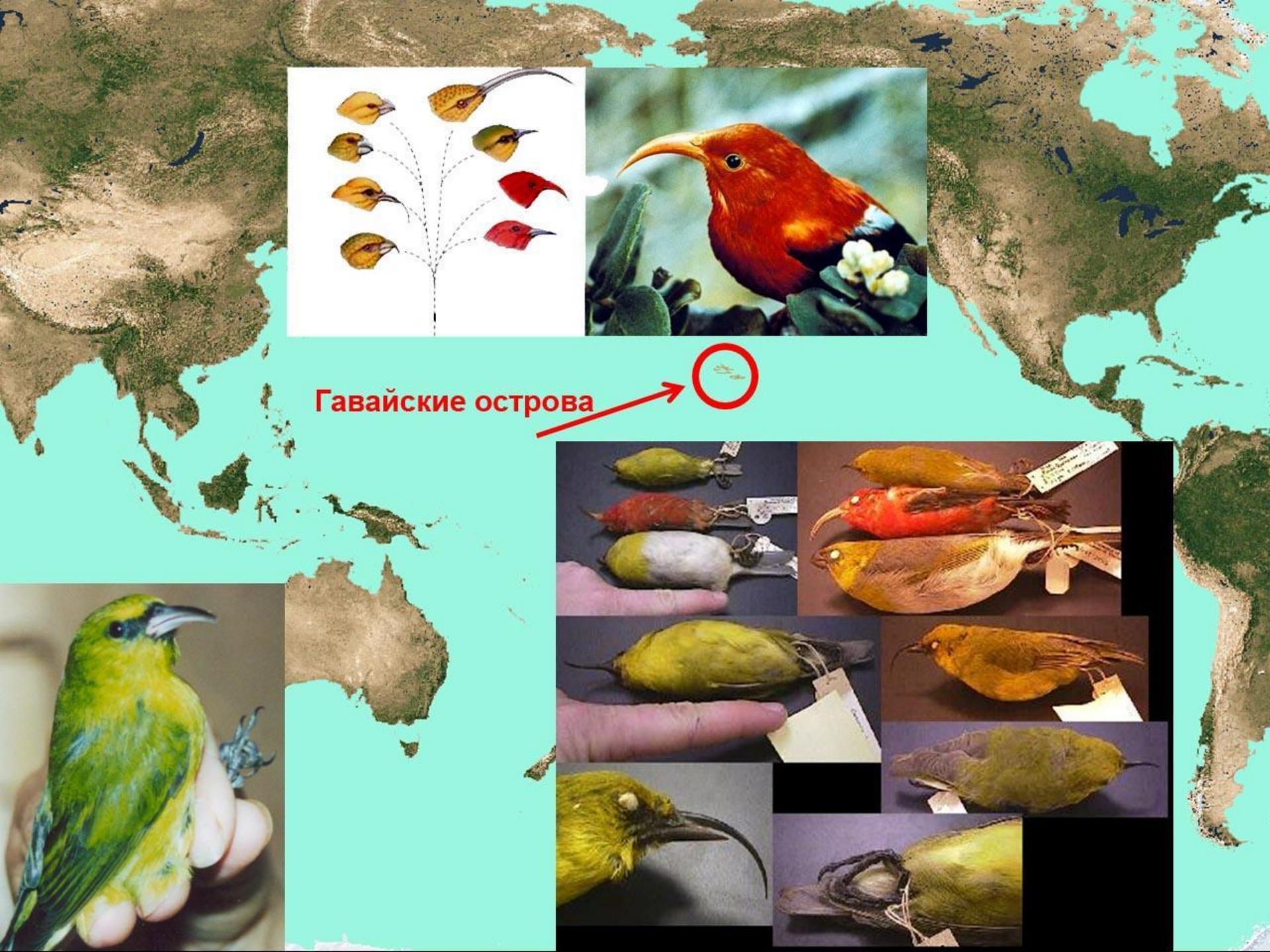
Локализация мест кормежки пяти видов американских славков в еловых лесах штата Мэн.



**Дивергенция признаков у дарвиновых вьюрков**

**Галапагосские острова**





Гавайские острова





## Партеногенетические ВИДЫ



Партеногенез, одна из форм полового размножения, при которой женские половые клетки (яйцеклетки) развиваются без оплодотворения

# Какие бывают виды?

## Полиплоидные ВИДЫ



Полиплоидия, кратное увеличение числа хромосом в клетках растений или животных.

## Гермафродитные ВИДЫ



## Эврибионтные виды



## Стенобионтные виды

## Андрогенетические ВИДЫ



*Corbicula fluminea*

Андрогенез - при развитии зародыша используются только гены, привнесенные спермием

Виды глубоко отличаются друг от друга по особенностям экологии, популяционной структуры, генетическим системам и способам размножения.

# Какие бывают виды?

## ПОЛИТИПИЧЕСКИЕ ВИДЫ



Условные обозначения

<i>Lacerta agilis agilis</i>	<i>L. a. euxinica</i>	<i>L. a. brevicaudata</i>	<i>L. a. iorensis</i>
<i>L. a. chersonensis</i>	<i>L. a. exigua</i>	<i>L. a. boemica</i>	подвидовой ранг не установлен
<i>L. a. bosnica</i>	<i>L. a. grusinica</i>	подвидовой ранг не установлен	граница ареала вида

Ареал прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и области распространения её подвидовых форм

Политипический вид - вид, состоящий из более мелких таксономических единиц (подвидов).

Подвид (subspecies) – таксономическая категория, рангом ниже, чем вид. Совокупность географически обособленных популяций вида

## МОНОТИПИЧЕСКИЕ ВИДЫ

Монотипический вид - вид, не распадающийся на более мелкие таксономические единицы (подвиды)



# Репродуктивные стратегии у разных видов животных

## Логистическое уравнение Ферхюльста - Пёрла

Исходные предположения для вывода уравнения при рассмотрении популяционной динамики выглядят следующим образом:

- скорость размножения популяции пропорциональна её текущей численности, при прочих равных условиях
- скорость размножения популяции пропорциональна количеству доступных ресурсов, при прочих равных условиях. Таким образом, второй член уравнения отражает конкуренцию за ресурсы, которая ограничивает рост популяции.

Обозначая через  $P$  численность популяции (в экологии часто используется обозначение  $N$ ), а время —  $t$ , модель сводится к дифференциальному уравнению:

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

где параметр  $r$  характеризует скорость роста (размножения), а  $K$  — ёмкость среды (то есть, максимально возможную численность популяции). Исходя из названия коэффициентов, в экологии часто различают<sup>[уточните]</sup> две стратегии поведения видов:

- $r$ -стратегия предполагает бурное размножение и короткую продолжительность жизни особей
- а  $K$ -стратегия — низкий темп размножения и долгую жизнь.

### «r – отбор»

В «сильно разреженной среде» выгодно продуцировать большое количество «энергетически недорогих» потомков. При слабой межвидовой конкуренции такие потомки могут выжить даже если они имеют малые размеры.

### «K – отбор»

В насыщенной среде, в условиях жесткой конкуренции, выгодно продуцирование конкурентоспособных потомков. При такой стратегии лучше иметь крупных потомков, а поскольку они энергетически «дороже», их может быть произведено меньше.

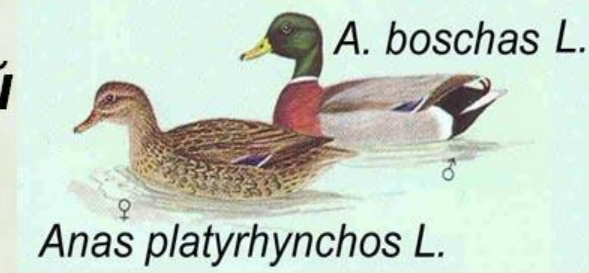
# Критерии для выделения разных типов видов

<b>Системы размножения</b>	Половое размножение. Гермафродитизм, партеногенез.
<b>Наличие или отсутствие гибридизации</b>	Случайная гибридизация. Скопления гибридов
<b>Изменения в числе или структуре хромосом</b>	Варьирующее число хромосом. Полиплоидия
<b>Различия в происхождении</b>	Аллопатрическое. Симпатрическое. Мгновенное. Путем слияния.
<b>Структура вида</b>	Монотипический. Политипический
<b>Размер популяции</b>	Постоянный. С циклическими колебаниями
<b>Смена поколений</b>	Быстрая. Ежегодная. Медленная
<b>Интенсивность потока генов</b>	Панмиксия. Изоляты. Инбридинг.
<b>Характер распространения</b>	Космополитический. Островной. Реликтовый
<b>Устойчивость к среде</b>	Эврибионтный. Стенобионтный
<b>Темп эволюции</b>	Медленный. Быстрый
<b>Фенотипическая пластичность</b>	Виды-двойники. Полиморфные виды

# ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ ВИДА

## Типологическая концепция вида

Главный и единственный критерий вида – морфологическое сходство



## Номиналистическая концепция вида

Виды – абстракции, созданные человеком; реальны только особи.



## Биологическая концепция вида

Виды отличаются не различиями, а обособленностью.

Вид – это защищенный генофонд



# ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ И морфологические признаки вида

Если в определителях используются морфологические признаки, значит типологическая концепция верна?

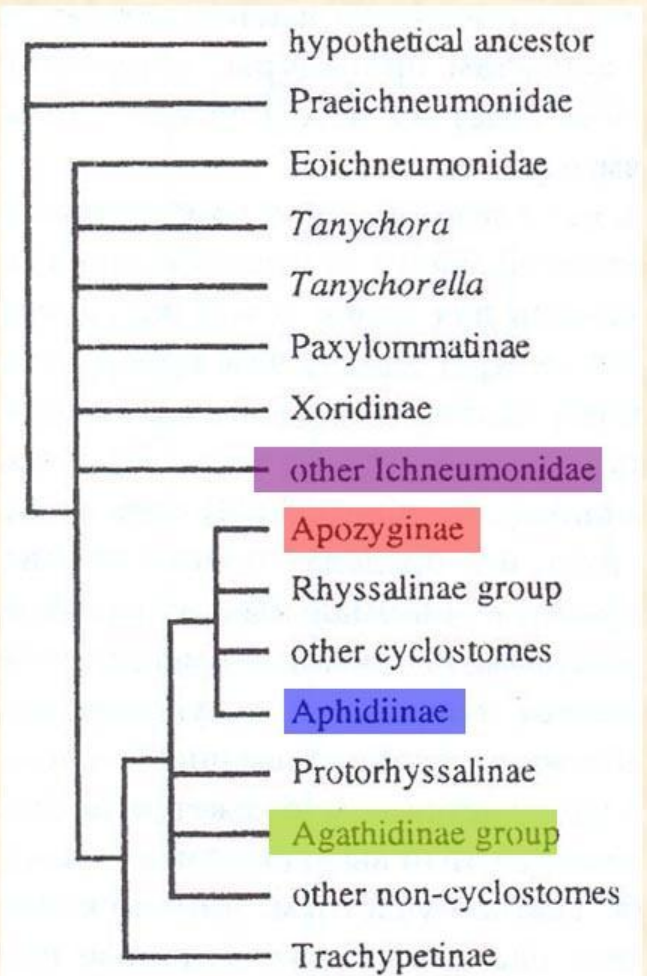
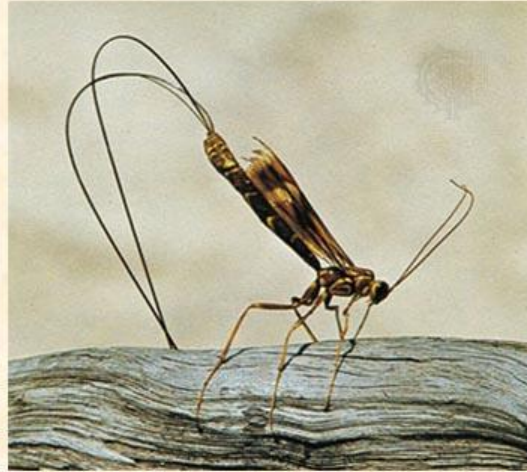
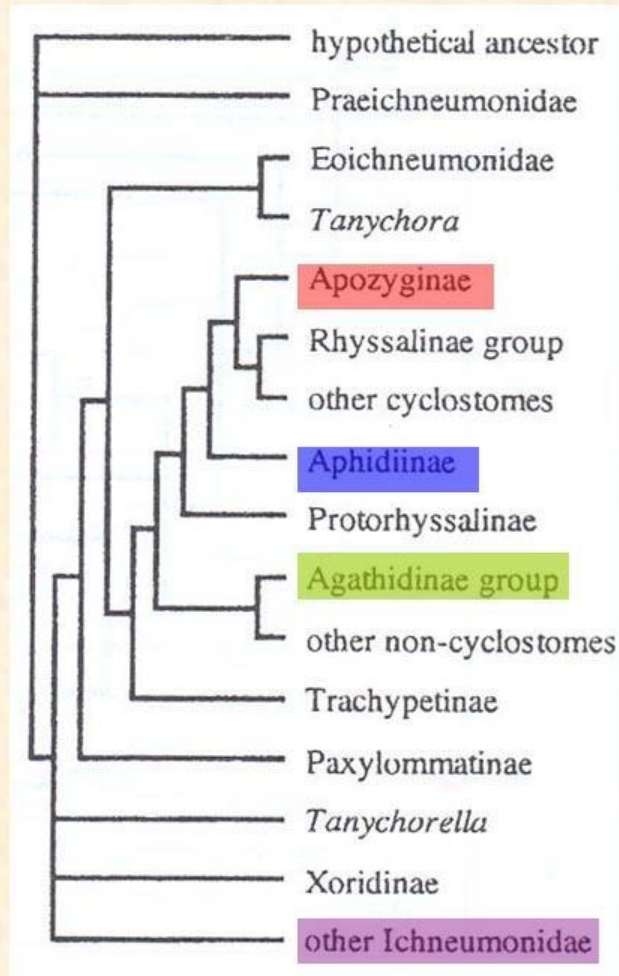
## ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ МЕДВЕДЕЙ (РОД *URSUS*) ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

### А. По наружным признакам

- 1 (2). Окраска блестяще-черная. На груди имеется резко выраженное полулунное белое или желтовато-оранжевое пятно. Ушные раковины крупные. Карпальная подушечка широкая .....  
..... Гималайский, или белогрудый, медведь – *U. (Selenarctos) thibetanus* G. Cuv. (с. 106, рис. 40).
- 2 (1). Окраска от белой до темно-бурой. Полулунное пятно на груди отсутствует или выражено слабо. Ушные раковины небольшие. Карпальная подушечка редуцирована.
- 3 (4). Окраска белая или желтоватая. Основания волос всегда белые. Нижние стороны кистей и стоп покрыты длинными жесткими волосами ..... Белый медведь – *U. (Thalarctos) maritimus* Phipps (с. 110, рис. 42).
- 4 (3). Окраска бурая, различных оттенков. Основания волос темные. Нижние стороны кистей и стоп голые .....  
..... Бурый медведь – *U. (Ursus) arctos* L. (с. 116, рис. 44).



# Компьютерная КЛАДИСТИКА и ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ концепция вида



**Кладогаммы для перепончатокрылых насекомых надсемейства Ichneumonoidea, построенные по одной и той же матрице при небольших вариациях параметров расчета**

# ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ концепция

«Вид - наименьшая ветвь (клада), которая диагностически отлична от других таких ветвей в рамках отношений предок-потомок».

«Диагностическим может быть любой признак, начиная с уровня генома и заканчивая морфологией»

*«Распространение филогенетической концепции приводит к появлению нового подхода, который был назван **"tree thinking"**, т.е. к "дендрограммному мышлению". В рамках такой философии виды (и таксоны вообще) воспринимаются не как группы популяций, а скорее как минимальные единицы филогенеза».*



**Развитие идет по спирали**



# Видообразование

**Аллопатрическое видообразование** связано с географической изоляцией разных популяций, первоначально принадлежащих одному виду. В обособленных популяциях будут накапливаться новые наследственные особенности (формироваться свои защищенные генофонды). Степень расхождения подобных популяций может достигнуть видового уровня.

**Симпатрическое видообразование** - процесс образования новых видов в пределах единого ареала вида в случае репродуктивной изоляции той или иной группы особей.

