

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Биологическая эволюция - необратимое и в известной степени направленное историческое развитие живой природы.

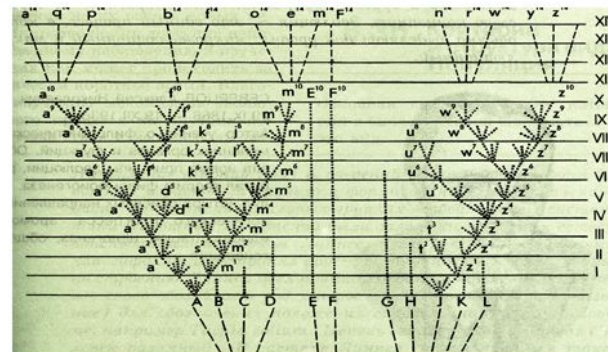
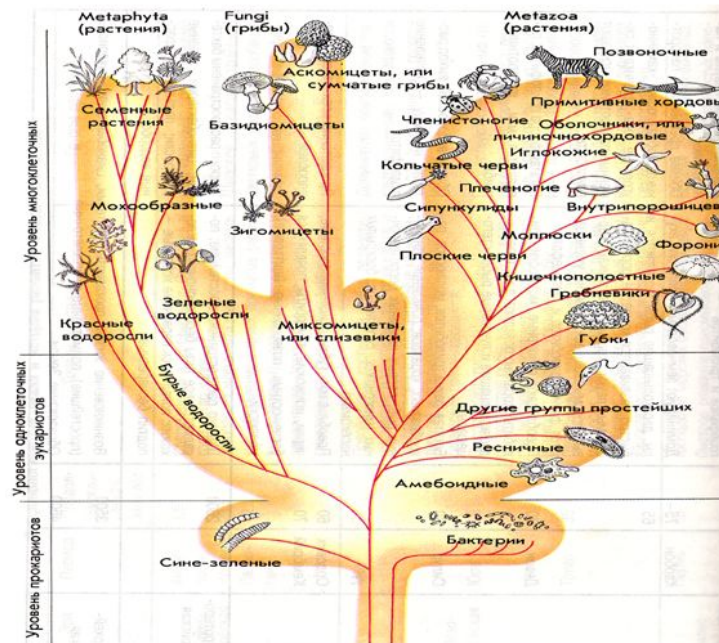
Сопровождающееся:

- изменением генетического состава популяций,
- формированием адаптаций,
- образованием и вымиранием видов,
- преобразованием биогеоценозов и биосферы в целом.

Механизм биологической эволюции включает:

- ***Микроэволюцию*** - факторы и процессы внутривидовой дифференциации популяций, завершающиеся видообразованием;
- ***Макроэволюцию*** – надвидовую эволюцию приводящую к формированию органов, аппаратов и систем, выполняющих определенные функции, а также к становлению новых надвидовых таксонов (семейств, отрядов и др.)

Дивергенция начавшись на уровне популяций продолжается на надвидовых уровнях



Основные методы изучения эволюционного процесса

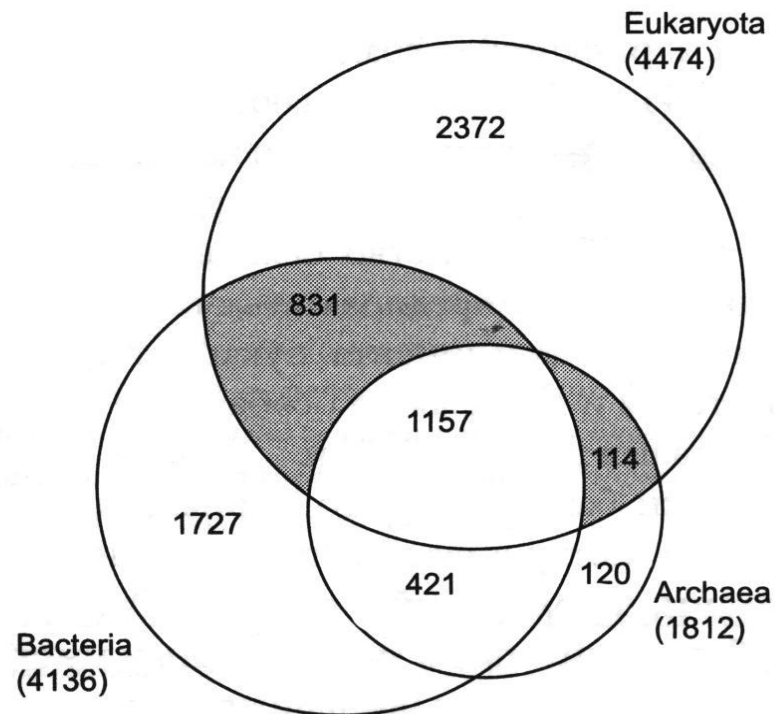
1. Палеонтологические ряды – Ископаемые формы, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход исторического развития.
2. Биogeографические методы. Сравнение флор и фаун. Реликтовые формы.
3. Морфологические методы (сравнительно-анатомические, сравнительно-гистологические методы – внутреннее сходство может показывать родство сравниваемых форм).
4. Гомологичные и аналогичные органы.
5. Рудиментарные органы, атавизмы указывают какая из сравниваемых гомологичных форм родоначальная.
6. Эмбриологические методы – выявление зародышевого сходства, принцип рекапитуляции.
7. Палеонтологические методы. Ископаемые переходные формы - формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп.
8. Генетические методы и методы биохимии и молекулярной биологии.

Микроэволюция

Гены и признаки

Материал для отбора

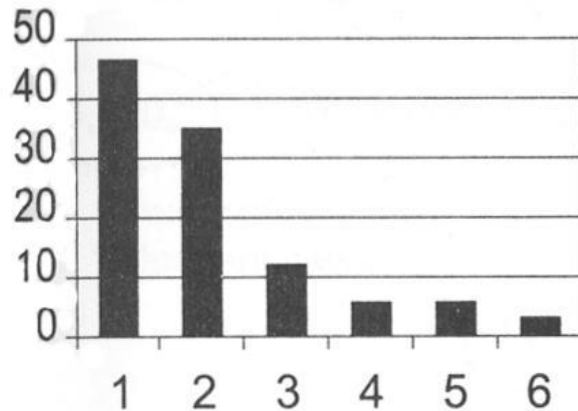
Гены митохондрий, пластид и симбионтов



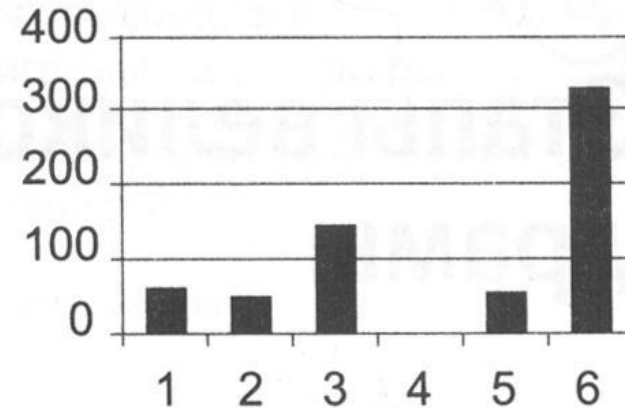
Распределение белковых семейств в трех надцарствах живой природы. Площади кругов соответствуют количеству семейств белков, встреченных у представителей данного надцарства. Как видно из рисунка, 1157 белковых семейств являются общими для всех трех надцарств, 2372 встречены только у эукариот, 831 есть у эукариот и бактерий, но не у архей, и т. д. (из статьи: МАРКОВ А. В., КУЛИКОВ А. М. Происхождение эукариот¹: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 3–18. http://evolbiol.ru/markov_kulikov.htm).

Функциональные спектры эукариотических белковых доменов (- семейств белков) архейного и бактериального происхождения

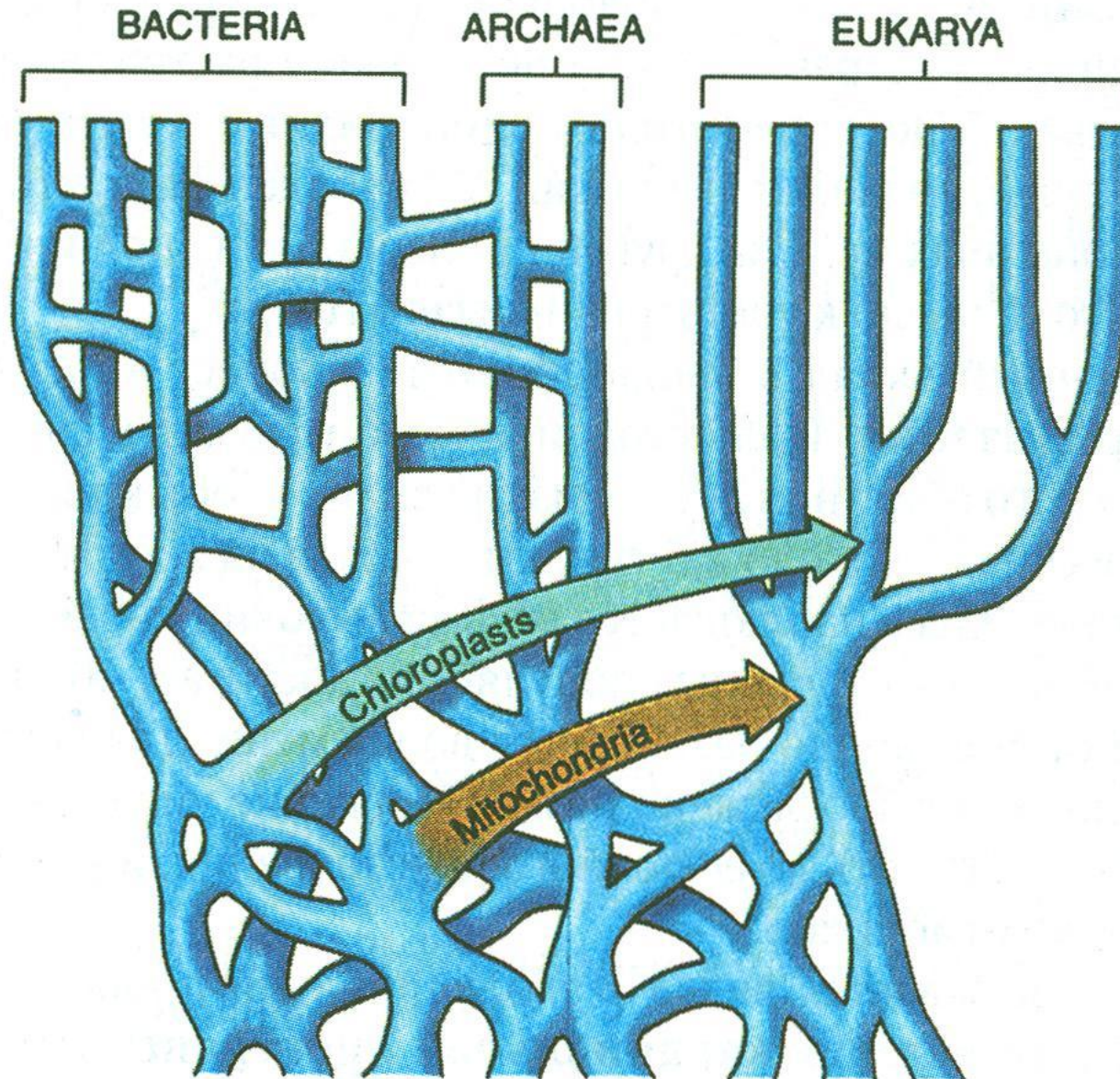
Семейства архейного происхождения



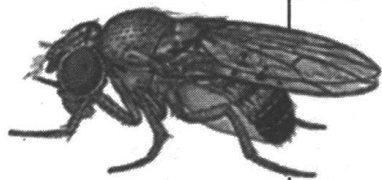
Семейства бактериального происхождения



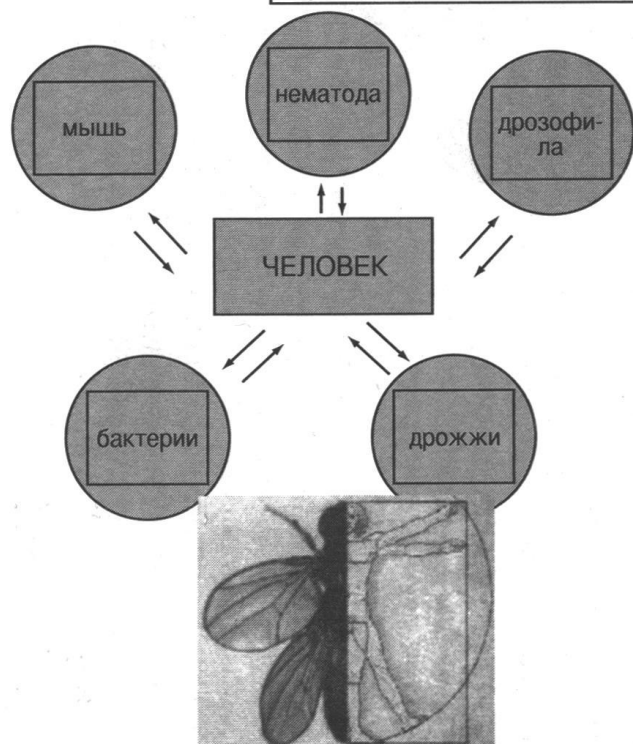
Распределение эукариотических белков архейного и бактериального происхождения по шести функциональным группам: 1 — синтез белка, 2 — репликация, транскрипция, модификация ДНК и РНК, 3 — сигнальные и регуляторные белки, 4 — образование мембранных пузырьков, 5 — транспортные и сортировочные белки, 6 — обмен веществ.



Горизонтальный перенос генов между таксонами



ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ РАЗНОЙ СЛОЖНОСТИ ПРОИЗОШЛИ ОТ ОБЩЕГО ПРЕДШЕСТВЕННИКА И СОХРАНЯЮТ МНОЖЕСТВО СХОДНЫХ ГЕНОВ



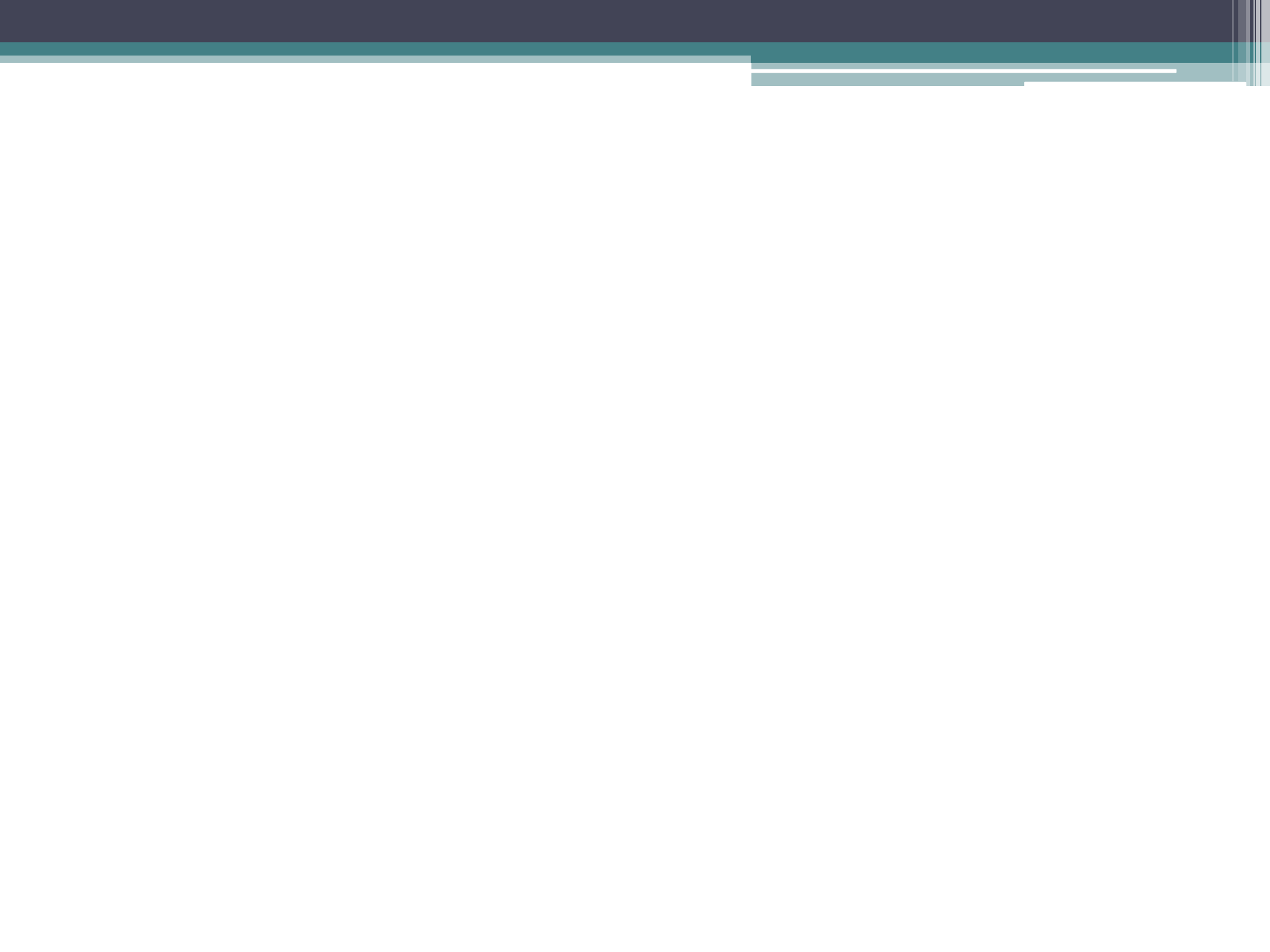
болезнь человека	ген человека	ген дрожжей	функция гена дрожжей
наследственный неполипозный рак толстой кишки	<i>MSH2</i> <i>MLH1</i>	<i>MSH2</i> <i>MLH</i>	репарация ДНК
муковисцидоз	<i>CFTR</i>	<i>YCF1</i>	устойчивость к металлам
болезнь Вильсона–Коновалова	<i>WND</i>	<i>CCC2</i>	транспортер меди
атаксия – телеангиэктазия	<i>ATM</i>	<i>TEL1</i>	P13 киназа
миотоническая дистрофия	<i>DM</i>	<i>YPK1</i>	S/T протеинкиназа
нейрофиброматоз, тип 1	<i>NF1</i>	<i>IRA2</i>	ингибирующий регуляторный белок

Единое геномно-информационное поле

Единое геномно-информационное поле (сравнительная геномика)

Примечание

Разные организмы имеют множество сходных генов, происходящих от общего предшественника, и поэтому функция гена в одном организме намекает на функцию похожего по последовательности гена – в другом



Митохондриальные гены и гены пластид

Митохондриальная ДНК кодирует РНК и белки			
Группы организмов	Размер (тпн)	Гены, кодирующие белки	Гены, кодирующие РНК
Грибы	19–100	8–14	10–28
Простейшие	6–100	3–62	2–29
Растения	186–366	27–34	21–30
Животные	16–17	13	4–24

Митохондриальные геномы содержат гены, кодирующие белки (в основном комплексы I–IV), рРНК и тРНК

Деградация геномов симбионтов и включение их генов в геном макроорганизма

- Внутриклеточный симбионт тли – Бухнера (*Buchnera*) обеспечивает своего партнера аминокислотами, отсутствующими в рационе насекомого.
- Геном Бухнеры в процессе сожительства сильно упростился, однако сохранил гены теплового шока, кодирующие шапероны, препятствующие денатурации белка.
- Комплекс «тля – Бухнера» совместными усилиями синтезирует кофермент А: бактерия синтезирует пантотеновую кислоту, а затем тля из нее образует кофермент А.

- В геномах 4 видов насекомых и 4 видов круглых червей обнаружены значительные фрагменты генома паразитической бактерии Вольбахии;
- У одного из тропических видов Дрозофилы практически весь геном Вольбахии включен в хромосомы насекомого и активно экспрессируется.
- Бактерия Карсонелла (*Carsonella*) – внутриклеточный паразит листоблошек (*Psyllidae*) сохранила геном размером 160 тыс. п. н., утратив значительную часть генов и практически все некодирующие участки ДНК.

Состав генома



Самый весомый компонент генома человека — это транспозоны. Кроме них есть и другие повторяющиеся последовательности (например, крупные дупликации и простые повторы)

Дупликации наследственного материала.

Одним из ведущих механизмов, приводящих к появлению новых генов, является удвоение ДНК. В зависимости от размеров удваивающихся участков молекулярные генетики выделяют:

- внутригенные дупликации,
- удвоение целых генов,
- дупликации участков хромосом и некоторые другие.

При внутригенных дупликациях происходит удлинение гена и соответствующего ему белкового продукта. Например, повтор в экзонах гена ***Colla I*** трех кодонов усиливает $\alpha 2$ -пептид коллагена I типа аминокислотами пролином-оксипролином-глицином, что обеспечивает плотную упаковку пептидов в коллагеновых волокнах.

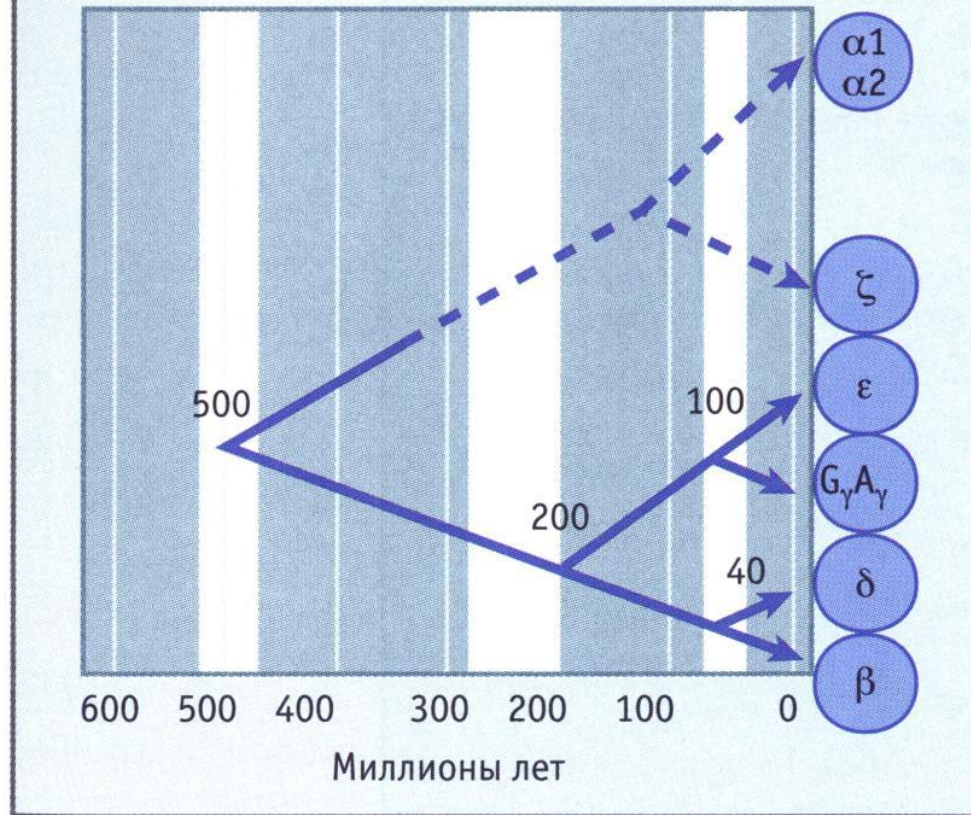
Дупликации генов рРНК привела к появлению множества кластеров таких генов:

- у прокариот – 6 -7;
- у эвглены зеленой – 800;
- у мыши – 100;
- у кошки – 1000;
- У человека – около 200 (расположены группами в 13, 14, 15, 20 и в 21 хромосомах).

Дупликации целых генов – не единственный способ возникновения новых генов. К аналогичным результатам приводит и удвоение части гена, удлиняющее исходный вариант и, следовательно, вызывающий появление другого гена и соответствующего ему признака. Примером новообразования генов таким способом может служить так называемое семейство генов **гормона роста**. Так, в результате дупликаций и мутаций из одного исходного гена возникли гены *гормона роста*, *пролактин*, *плацентарного лактогена* и др.

- Сравнительный анализ геномов сумчатых и плацентарных млекопитающих показал, что с момента их дивергенции в Меловом периоде до 15% процентов генов у сумчатых и более 20% генов плацентарных млекопитающих претерпели одну или несколько дупликаций и дивергировали, дав начало новым семействам близкородственных генов.

Глобиновые гены эволюционировали более 500 миллионов лет



Дивергенция сайтов замен в парах β -глобиновых генов позволяет восстановить картину эволюции кластера у человека. Схема показывает историю обособления классов глобиновых генов

Регуляторные гены

- Преобразования регуляторных генов, приводящих к изменению времени и места включения в работу (экспрессии) генов. Активация гена на более ранних этапах онтогенеза вызывает и усиливает преяотропный эффект гена и, следовательно, обуславливает большее число его проявлений в виде нескольких признаков и свойств.
- Точковая мутация в регуляторном регионе гена *Duffy* исключает транскрипцию и, следовательно, синтез поверхностного клеточного рецептора, необходимого для проникновения малярийного плазмодия в клетку и развития малярии.

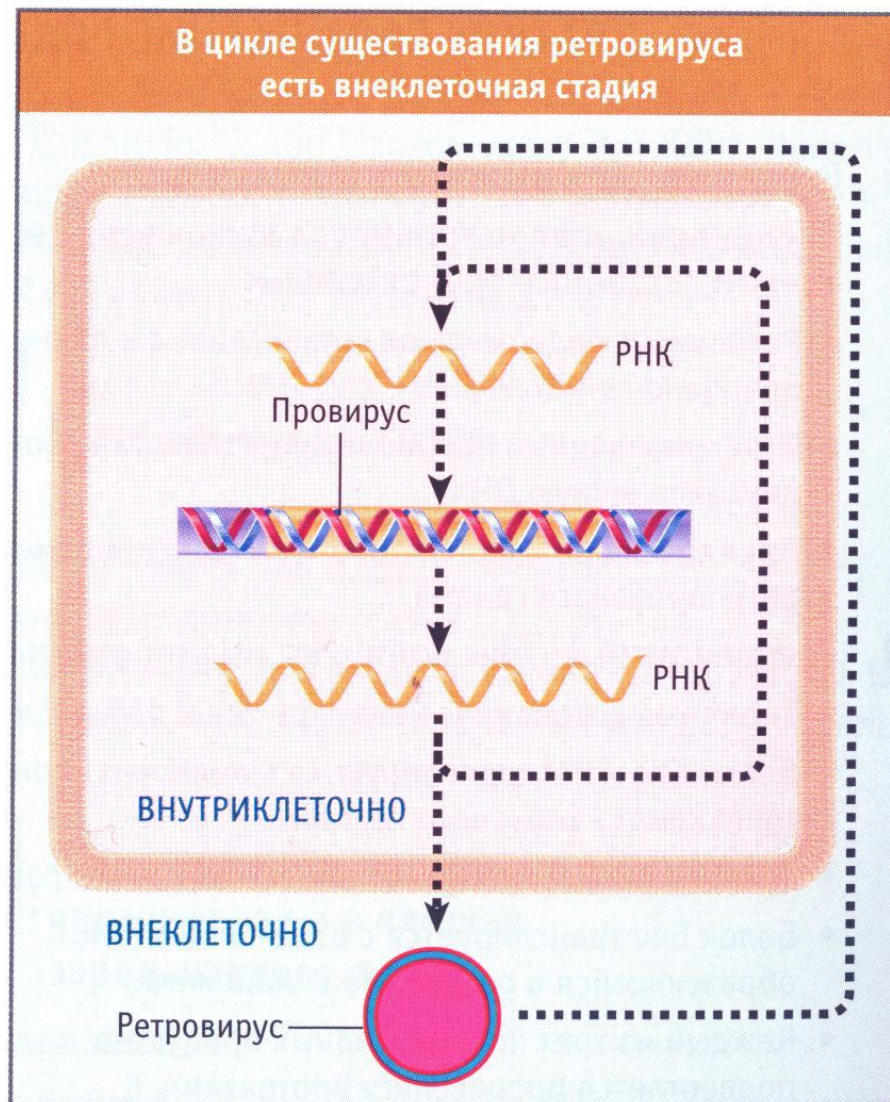
Появление новых регуляторов

- В процессе эволюции млекопитающих разделение сумчатых и плацентарных в Меловом периоде Мезозойской эры сопровождалось возникновением более 20% уникальных некодирующих – регуляторных последовательностей у последних, которое в 20 раз превышало скорость появления структурных генов.
- Увеличение числа гомеозисных **Hox** – генов:
 - у личиночно-хордовых (*Ciona intestinalis*) – 1 кластер из 9 генов;
 - у позвоночных – несколько кластеров по 13 генов в каждом.

Переключатели

Горизонтальный перенос

Один из способов горизонтального обмена генами – вирусный перенос.



Горизонтальный перенос

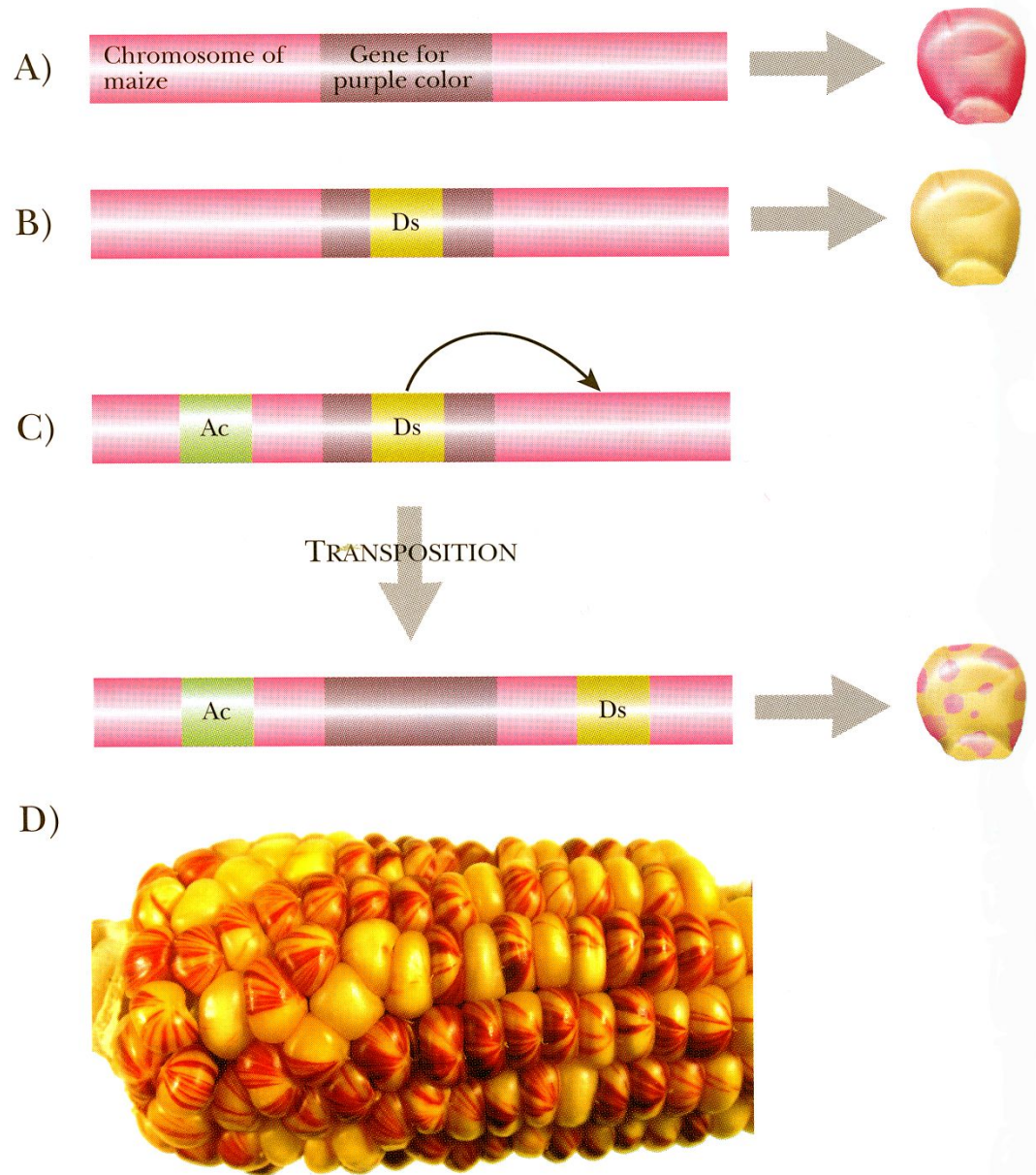
Один из способов горизонтального обмена генами – вирусный перенос.

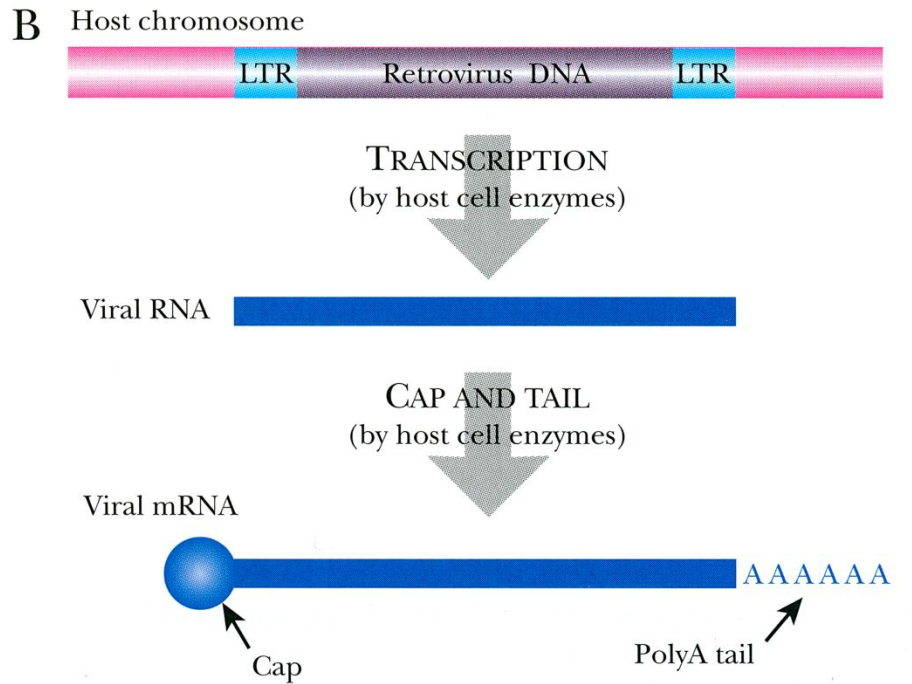
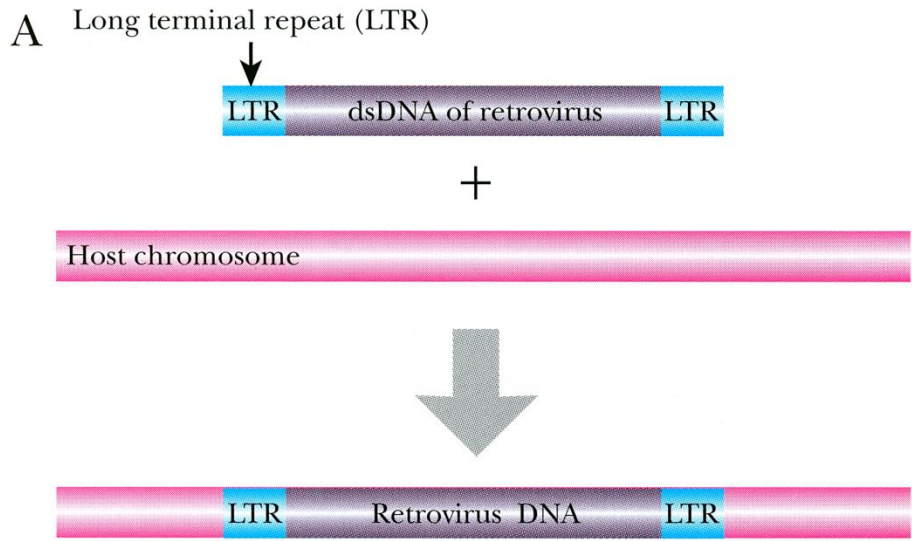
Ретровирусы могут переносить клеточные последовательности.

Гены ретровируса, встроенного в геном предка узконосых обезьян свыше 40 млн лет назад, экспрессируются в плаценте обезьян и человека:

- управление слияния клеток наружного слоя плаценты (симпласт);
- защита эмбриона от иммунной системы матери;
- защита эмбриона от вирусных атак путем блокирования рецепторов клеточной поверхности.

Открытие МГЭ Б.Мак-Клинтон



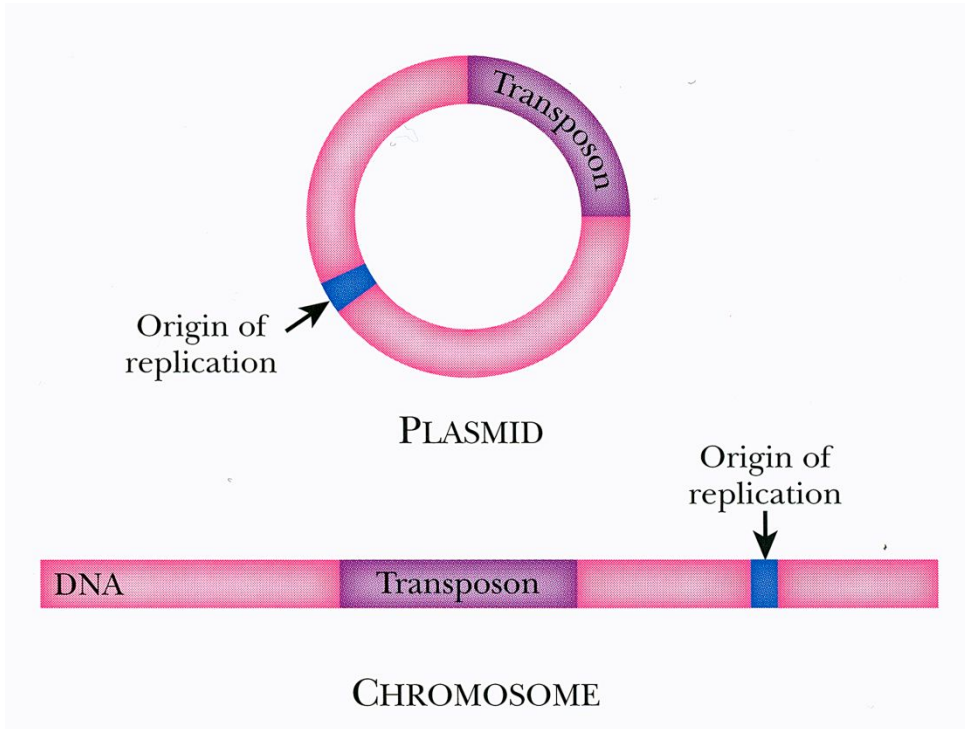


Горизонтальный перенос - МГЭ

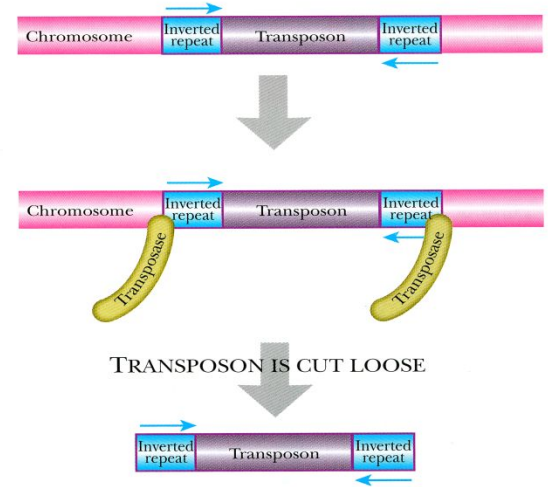
Роль ретротранспозонов:

- Перемещение ретротранспозонов по геному создает нестабильность (пластичность) наследственного материала;
- Увеличение частоты мутирования генов;
- Повышение уровня полиморфизма (увеличение частоты транслокаций в стрессовых ситуациях – рецепторы стресса);
- Ген фермента (рибозим/энзим) **теломеразы**;
- Ген фермента **транспозазы** и его производные – гены семейства белков **RAG** (иммуноглобулины);
- Ген **PEG10** – один из генов, обеспечивающих развитие плаценты (приобретен предками плацентарных около 60 млн лет назад), обуславливает удлинение эмбрионального развития – увеличение размеров мозга.

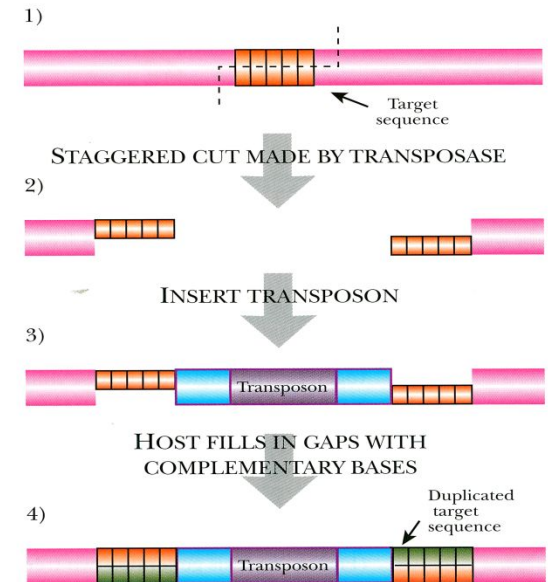
Механизм перемещения МГЭ



A) TRANSPOSON IS CUT OUT BY TRANSPOSEASE



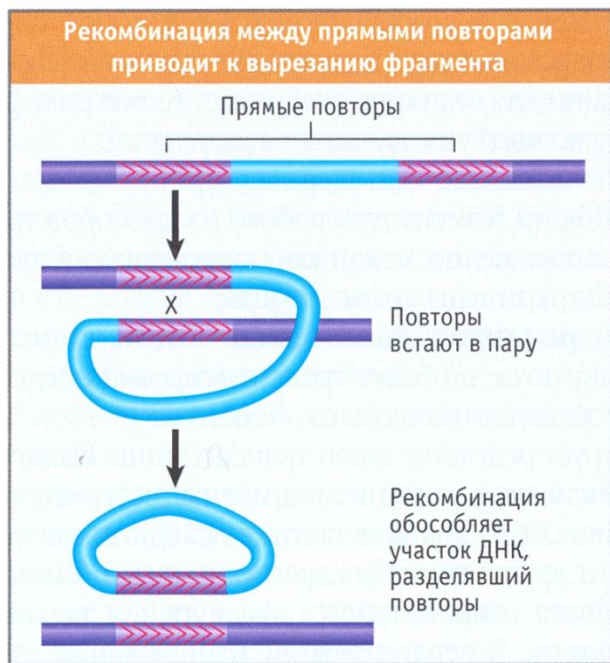
B) TRANSPOSON IS INSERTED INTO TARGET SITE ON ANOTHER DNA MOLECULE



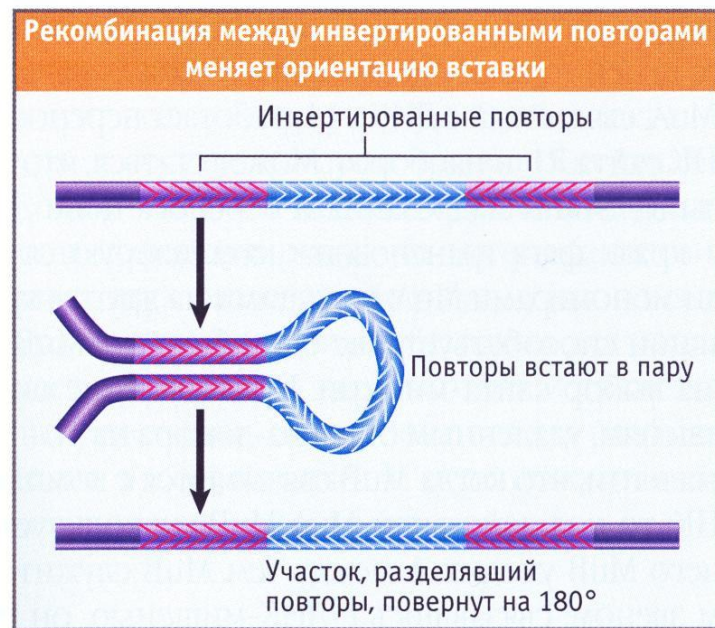
Горизонтальный перенос - МГЭ

Роль транспозонов:

- Перестройка генома хозяина



Реципрокная рекомбинация между прямыми повторами в ДНК эквивалентна вырезанию материала между этими повторами. Каждый продукт рекомбинации имеет одну копию повтора



Реципрокная рекомбинация между инвертированными повторами переворачивает материал, заключенный между повторами, относительно геномного окружения

Горизонтальный перенос - МГЭ

Роль транспозонов:

- Деятельность в роли генов **транскрипционных факторов (ТФ)**;
- Гены **ТФ** транспортных белков **фитохрома А** у цветковых растений (регулятор цветения);
- Более 16% регуляторных последовательностей – участки МГЭ.

Горизонтальный перенос - МГЭ

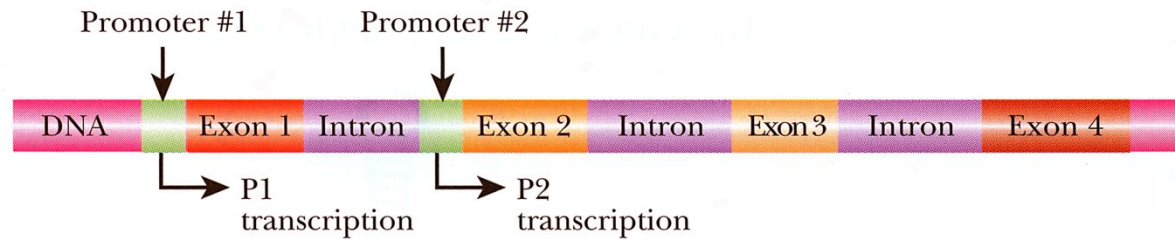
Роль ретропсевдогенов:

- Не изучена;
- Нет промоторов;
- Эволюционный тупик.

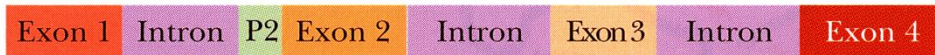
Утрата генов

- В геноме человека выявлено более 50 генов, аналоги которых активно экспрессируются у шимпанзе и других человекообразных обезьян. Среди них ген MYH16, принимающий участие в развитии жевательной мускулатуры. По мнению некоторых ученых это явилось одним из моментов, способствующих увеличению мозгового черепа и, следовательно, мозга.

Альтернативные промоторы



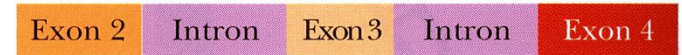
RNA Primary transcript from Promoter #1



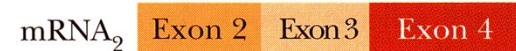
SPLICING



From Promoter #2



SPLICING



Alternative Promoter Selection

Альтернативный сплайсинг и наличие нескольких промоторов в кодирующей последовательности

- У более высокоорганизованных групп живых организмов в большей степени изменяется сам процесс реализации наследственной информации. В результате различного соединения экзонов он дает разные по последовательности нуклеотидов иРНК, синтезированные на одном и том же гене. Такие иРНК транслируются в неодинаковые белки – разные признаки. При изучении процессов реализации наследственной информации оказалось, что у круглого червя *C.elegans* альтернативный сплайсинг характерен лишь для 20% генов, в то время как у человека более 80% генома реализуется с участием этого процесса.

Мутации

- ***мутационный процесс - постоянно действующий источник наследственной изменчивости.***
- Гены мутируют с определенной частотой. Подсчитано, что в среднем одна из 100 тыс. - 1 млн гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе. Поскольку одновременно мутируют многие гены, то 10-15% гамет несут те или иные мутантные аллели. Поэтому природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями.

Биологическая эволюция - необратимое и в известной степени направленное историческое развитие живой природы.

Сопровождающееся:

- изменением генетического состава популяций,
- формированием адаптаций,
- образованием и вымиранием видов,
- преобразованием биогеоценозов и биосферы в целом.

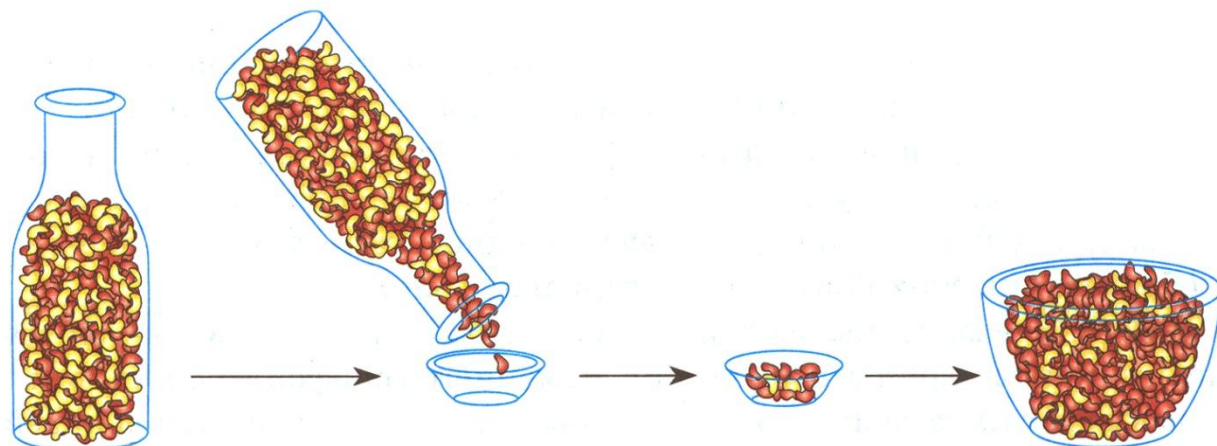
Механизм биологической эволюции включает:

- ***Микроэволюцию*** - факторы и процессы внутривидовой дифференциации популяций, завершающиеся видообразованием;
- ***Макроэволюцию*** – надвидовую эволюцию приводящую к формированию органов, аппаратов и систем, выполняющих определенные функции, а также к становлению новых надвидовых таксонов (семейств, отрядов и др.)

Генетическая гетерогенность популяций

- Популяции насыщены разнообразными мутациями. Поскольку большинство мутаций рецессивны и не проявляются у гетерозигот, они накапливаются в генофондах популяций и составляют **резерв наследственной изменчивости** (С.С. Четвериков).
- Популяционные волны – процессы, связанные с резкими, катастрофическими колебаниями численности особей в популяциях; приводят к случайному, ненаправленному изменению частот аллелей:
 - дрейф генов;
 - взаимоотношения по принципу **«хищник – жертва»**;
 - стихийные бедствия (лесные и степные пожары, цунами, извержения вулканов и т.п.);
 - периодические изменения численности организмов, связанные со сменой сезона года;
 - непериодические колебания численности особей, возникающие в результате изменений в биоценозах;
 - изоляция (инбридинг).

Эффект основателя



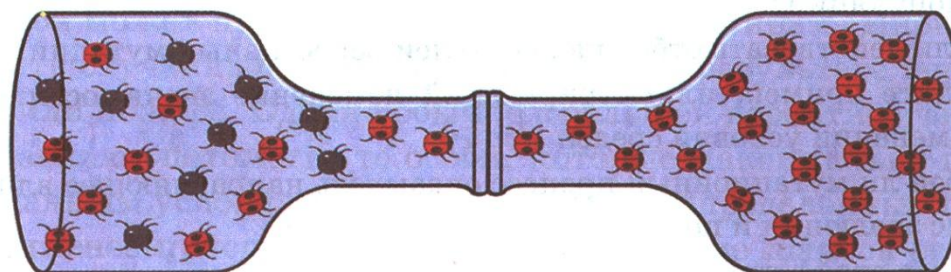
В исходной популяции частоты встречаемости красных и желтых аллелей были примерно одинаковы

А

Случайные события резко уменьшили размер популяций

Частоты аллелей в группе выживших организмов отличались от исходной популяции (красных осталось больше)

После восстановления численности в дочерней популяции красных аллелей стало гораздо больше, чем желтых



Б

Исходная популяция

Популяция, прошедшая через «бутылочное горлышко»

Эффект «бутылочного горлышка»: А — семена фасоли; Б — популяция насекомых

Стратегии размножения

- ***R-стратегия*** – характерна для систематических групп, находящихся на низших уровнях трофических систем. Заключается в максимальном увеличении численности потомков, при снижении «вклада» родительского организма в каждого из них.
- ***K-стратегия*** – относительно невысокая плодовитость, с выраженной системой мероприятий обеспечения жизнедеятельности каждого из потомков.
- Избыточная численность потомства и относительное постоянство численности вида.
- Ограниченность всех ресурсов как в планетарном, так и в локальном масштабах.
- Неизбежность борьбы за существование – борьбы за место обитания, пищевые ресурсы и оставление потомства.

Ограниченность ресурсов

- Общую массу живых организмов оценивают в **$2,43 \times 10^{12}$ т.**
- Жизнь сосредоточена главным образом на суше. Биомасса организмов, обитающих на суше, на 92,2% представлена зелеными растениями и 0,8% — животными и микроорганизмами.
- Суммарная биомасса океана составляет всего $0,03 \times 10^{12}$ т, или 0,13% биомассы всех существ, обитающих на Земле. В океане на долю растений приходится 6,3%, а на долю животных и микроорганизмов 93,7% всей биомассы.

Борьба за существование -

Комплекс взаимоотношений организма с условиями окружающей среды (абиотическими факторами), а также с другими организмами (биотическими факторами), направленных на выживание и оставление потомства.

Борьба за существование не является "борьбой" в прямом смысле этого слова, а фактически представляет собой стратегию выживания и способ существования организма.

В понятие Борьба за существование входят все формы взаимоотношений между организмами, а не только конкурентные отношения борьбы в узком смысле этого слова.

Для сохранения жизни и оставления потомства симбиотические отношения (т.е. жизнедеятельность других существ, с которыми данный организм связан позитивными отношениями) имеют не меньшее значение, чем антибиотические.

Формы борьбы за существование

Внутривидовая борьба

- Конкуренция
- Канибализм

Борьба с абиотическими факторами

- Температура
- Давление
- Влажность
- Газовый состав среды

Межвидовая борьба

- Конкуренция
- Хищничество
- Паразитизм
- Анибиоз

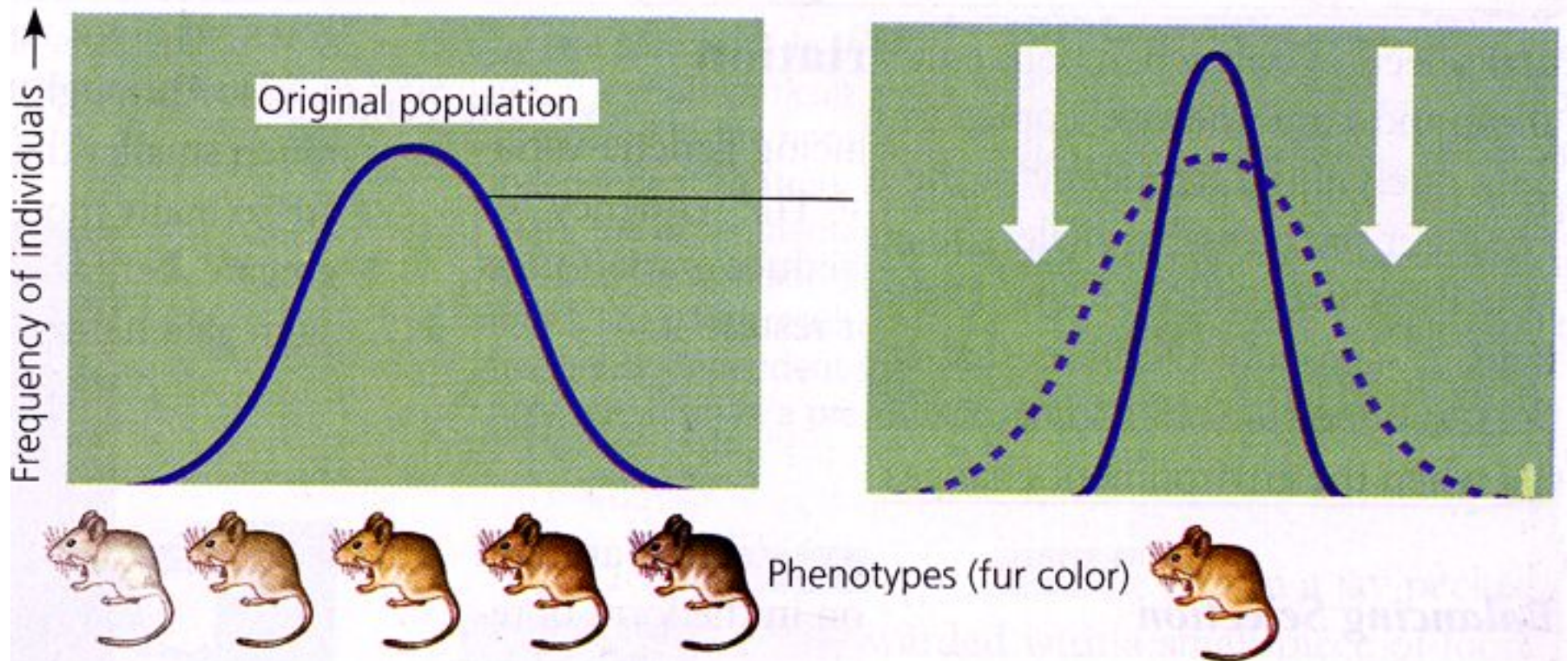
Симбиотические взаимоотношения

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

- РЕЗУЛЬТАТ БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ, ЗАКЛЮЧАЮЩИЙСЯ В ВЫЖИВАНИИ И ОСТАВЛЕНИИ ПОТОМСТВА ОСОБЯМИ, ГЕНОТИПЫ КОТРЫХ ОБЕСПЕЧИЛИ ИХ ОБЛАДАТЕЛЯМ ДОСТАТОЧНЫЙ УРОВЕНЬ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ И ГИБЕЛИ ИЛИ УСТРАНЕНИЯ ОТ РАЗМНОЖЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ, ЧЬИ ГЕНОТИПЫ НЕ ПОЗВОЛИЛИ ИМ ПРИОБРЕСТИ АДАПТИВНЫЙ КОМПЛЕКС ПРИЗНАКОВ И СВОЙСТВ.

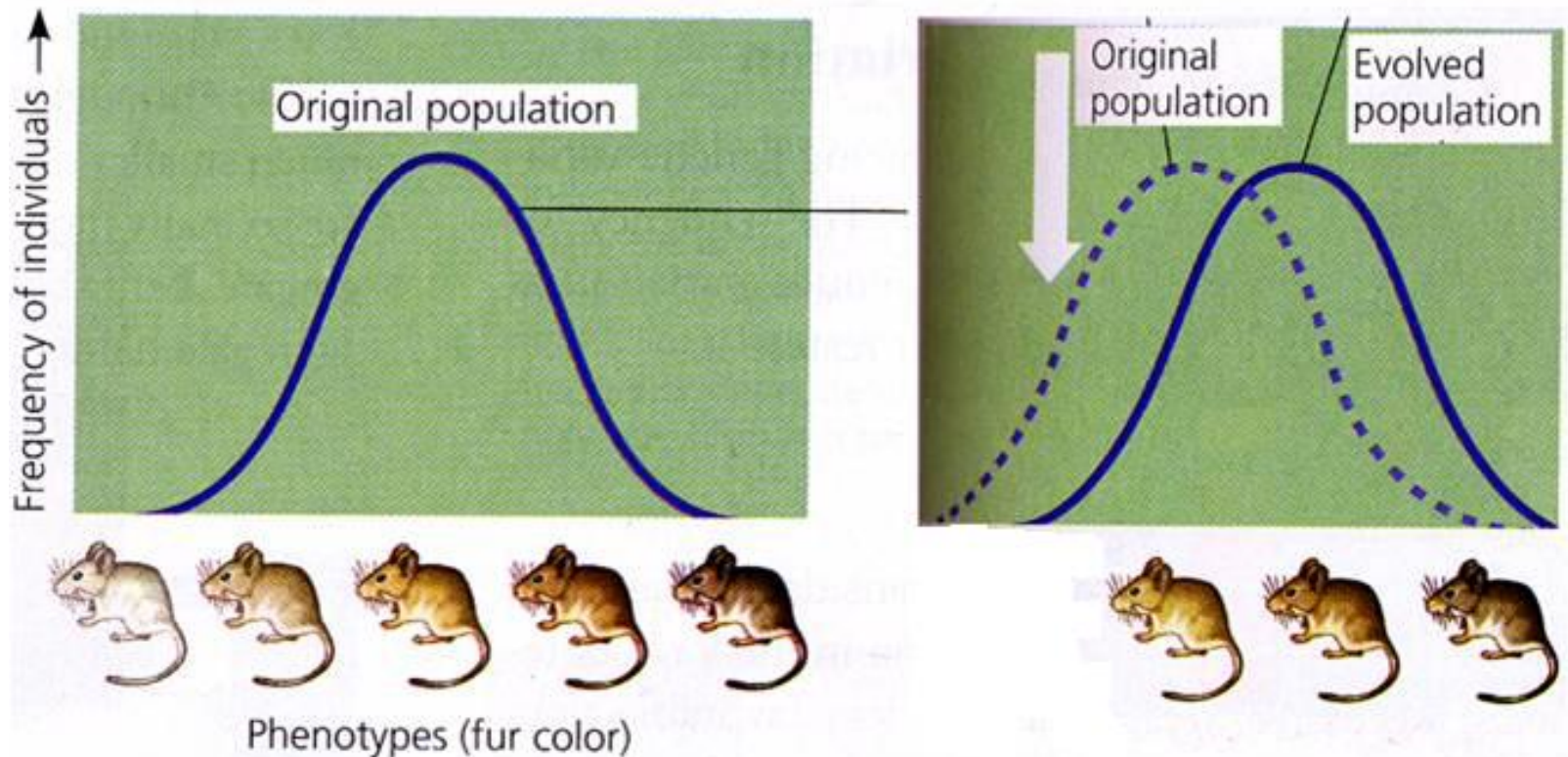
Стабилизирующий отбор

Действует в постоянных условиях существования. Давление отбора направлено против особей с наибольшими отклонениями от средней нормы, в пользу организмов со средней выраженностью признака. В результате происходит укрепление средней нормы.



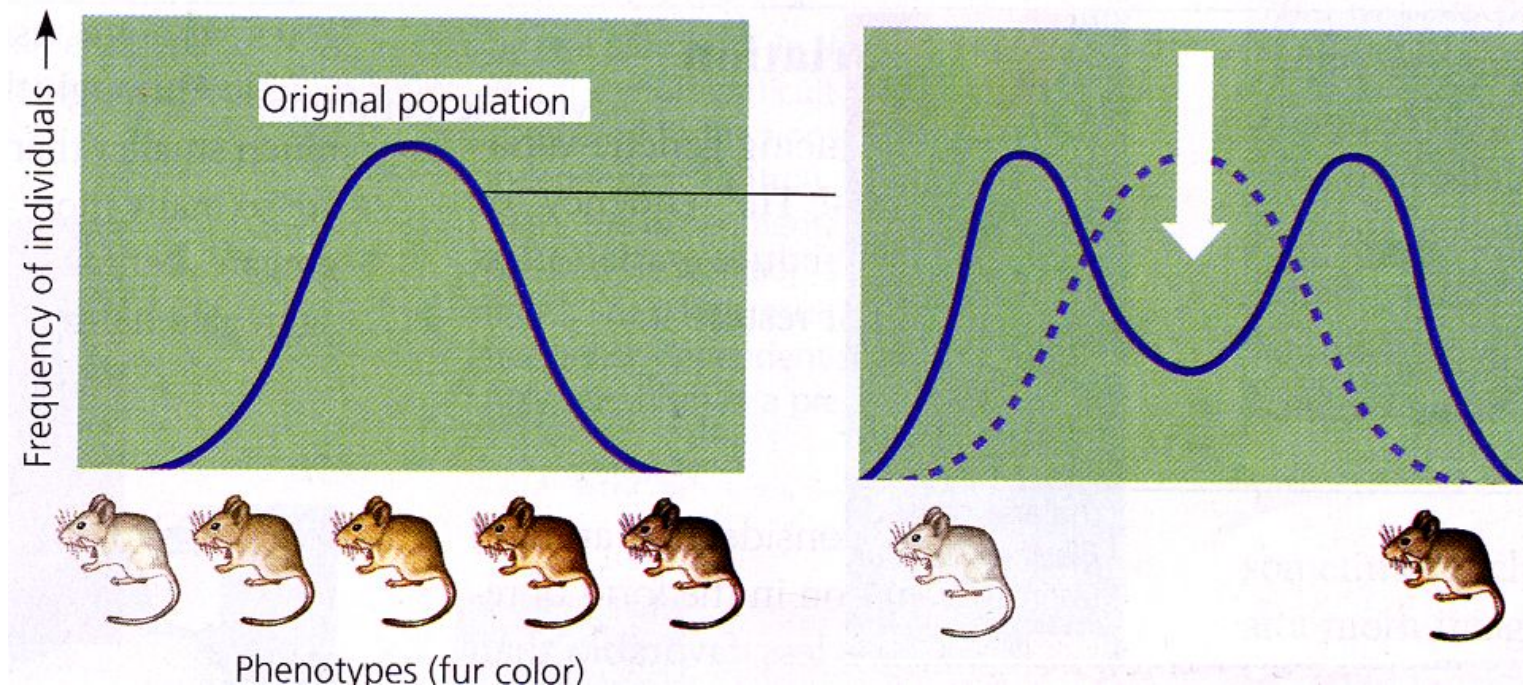
Движущий отбор

Действует в изменяющихся условиях существования. Давление отбора направлено против особей с отклонениями от средней нормы в ту или иную сторону, в пользу организмов имеющих отклонения в противоположную сторону. В результате происходит сдвиг средней нормы, возникает новая средняя норма вместо старой, переставшей соответствовать условиям существования.



Дизруптивный отбор

Действует в резко изменяющихся условиях. Давление отбора направлено против особей со средними значениями признака, в пользу организмов обладающих крайними отклонениями как в сторону усиления, так и в сторону ослабления выраженности признака. В результате возникает две новые средние нормы вместо старой, переставшей соответствовать условиям существования.



Половой отбор

- Естественный отбор не всегда приводит к гибели менее приспособленных. В качестве примера Дарвин приводит особую форму отбора — половой отбор. Он определяется конкуренцией особей одного пола в брачный период. Потерпевшая в таком соревновании поражение особь не погибает, а лишь устраняется от воспроизведения в данный сезон или на более длительный срок. Значение полового отбора — в стимуляции процессов размножения, а его результат — в появлении более совершенного потомства. При такой форме отбора совершенствуются вторичные половые признаки, вследствие чего возникает **половой диморфизм**. Поскольку это полезно для вида, то становится понятным кажущийся биологический парадокс — яркие, демаскирующие окраски самцов, слишком большие рога и т. д.

Отбор в человеческих популяциях

- По оценкам ученых интенсивность отбора в современных популяциях человека для европейского населения характеризуется:
- 15 % эмбрионов гибнет на ранних стадиях.
- 3 % составляют мертворожденные.
- 2 % неонатальная смерть.
- 3 % смерть в дорепродуктивный период.
- 20% не вступает в брак.
- 10 % бесплодных браков.

Таким образом, половина генофонда не воспроизводится в следующем поколении.

Подобный *стабилизирующий отбор*, привел к закреплению в человеческих популяциях сбалансированного наследственного полиморфизма по множеству локусов.

Особенности отбора в человеческих популяциях.

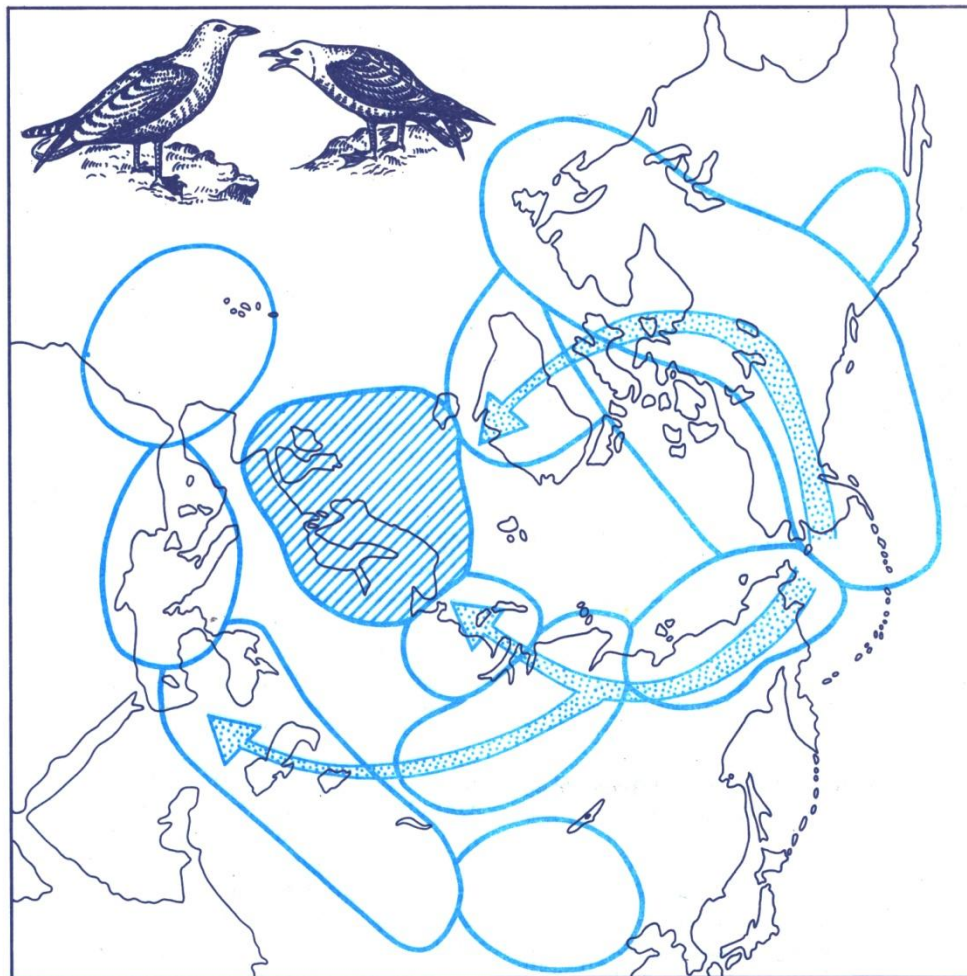
Благодаря научно - техническому прогрессу действие естественного отбора в человеческих популяциях смягчается.

- 1. При **гемофилии «А»** заместительная терапия позволяет больным вести почти нормальный образ жизни.
- 2. Группа доминантных заболеваний легко диагностируются при генетическом консультировании, что позволяет надеяться на добровольный отказ пациентов с такими заболеваниями от деторождения.
- 3. Достигнуты большие успехи в терапии некоторых аутосомно-рецессивных болезней, связанных с нарушением деятельности ферментных систем (фенилкетонурия).
- 4. Воспроизведение аномальных зигот у человека и увеличение частот мутантных генов в популяции оказывается очень низким в результате отсутствия изоляции и невысоком уровне близкородственных браков.
- 6. В человеческих популяциях наблюдается возникновение искусственного отбора путем генетического консультирования и пренатальной диагностики.

Видообразование

- **Аллопатрическое (географическое)** (от греч. ***allos*** - другой, иной и ***patris*** - родина) видообразование. Новый вид может возникнуть из одной популяции или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала вида.
- Распадение ареала (ландыш)
- Расселение – «кольцевые» виды

классический пример - серебристая чайка и клуша, встречающиеся в Англии, где их признали разными видами. Но при этом между ними существует цепочка гибридных популяций, идущая вокруг северного полюса.



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

Видообразование

- **Симпатрическое** видообразование (от греч. *syn*- вместе и *patris* - родина). Новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида.
- **Хромосомные перестройки и преобразования генома:**
 1. **Полиплоидизация.** Известны группы близких видов, обычно растений, с кратным числом хромосом. В роде хризантем все виды имеют число хромосом, кратное 9: 18, 27, 36, 45, ..., 90. В родах табака и картофеля основное, исходное количество хромосом в кариотипе - 12, но имеются виды с 24, 48, 72 хромосомами. В таких случаях можно предположить, что видообразование шло путем полиплоидизации основного хромосомного набора предковой группы

- 2. Гибридизация с последующим удвоением числа хромосом.** Известно немало видов, гибридогенное происхождение и характер генома которых может считаться экспериментально доказанным. Например, культурная слива с $2n=48$ возникла путем гибридизации терна ($2n=16$) с алычей ($2n=8$) с последующим удвоением числа хромосом.
- 3. Фрагментации или слияния хромосом и других хромосомных перестроек.** Такой способ симпатрического видообразования сопровождается возникновением репродуктивной изоляции особей внутри первоначально единой популяции. Этот способ распространен как у растений, так и у животных (например, среди плодовых мушек рода Дрозофила).

- Экологическая дифференциация.

- Яблонные мухи
- Цихлиды

Макроэволюция

Главные направления
биологической эволюции
Пути достижения
биологического прогресса

Биологический прогресс

- ***Биологический прогресс – процветание той или иной систематической группы организмов – представляет собой результат успеха в борьбе за существование.***

Характеризуется высокой численностью, широким ареалом обитания и большим количеством подчиненных систематических групп.

Систематическая группа (вид, род, семейство и т. д.) находится в состоянии процветания, или биологического прогресса, если в нее входит значительное число дочерних форм. Например, внутри отряда всегда есть семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов. Внутри семейства отдельные роды отличаются по числу входящих в них видов.

Биологический регресс

- ***Биологический регресс – угнетенное состояние систематической группы, отражающее отсутствие необходимого уровня приспособленности.***

Характеризуется уменьшением численности, сокращением ареала обитания и снижением числа систематических групп более низкого ранга. Биологический регресс чреват опасностью вымирания. Например, вследствие усиленного отстрела резко сократилась численность и сузился ареал распространения соболя. На грани вымирания находится уссурийский тигр.

Арогенез

- **Арогенез** (от греч. *airo* — поднимаю и *genesis* — развитие), или морфофизиологический прогресс, — эволюционное направление, сопровождающееся повышением уровня организации вследствие приобретения крупных изменений в строении — ароморфозов. **Ароморфоз** (от греч. *airo* — поднимаю, *morpha* — образец, форма) означает усложнение организации на любом уровне — от молекулярного до анатомического, поднятие ее на более высокий уровень. Изменения в строении животных в результате возникновения ароморфозов не являются приспособлениями к каким-либо специальным условиям среды, они носят общий характер и дают возможность расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, новые места обитания).

Алогенез

- **Аллогенез** (от греч. *alios* — иной, другой и *genesis* — развитие) — эволюционное направление, сопровождающееся приобретением идиоадаптаций, или алломорфозов. Идиоадаптация (от греч. *idios* — особенность и лат. *adaptatio* — приспособление) — приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации.

Катогенез

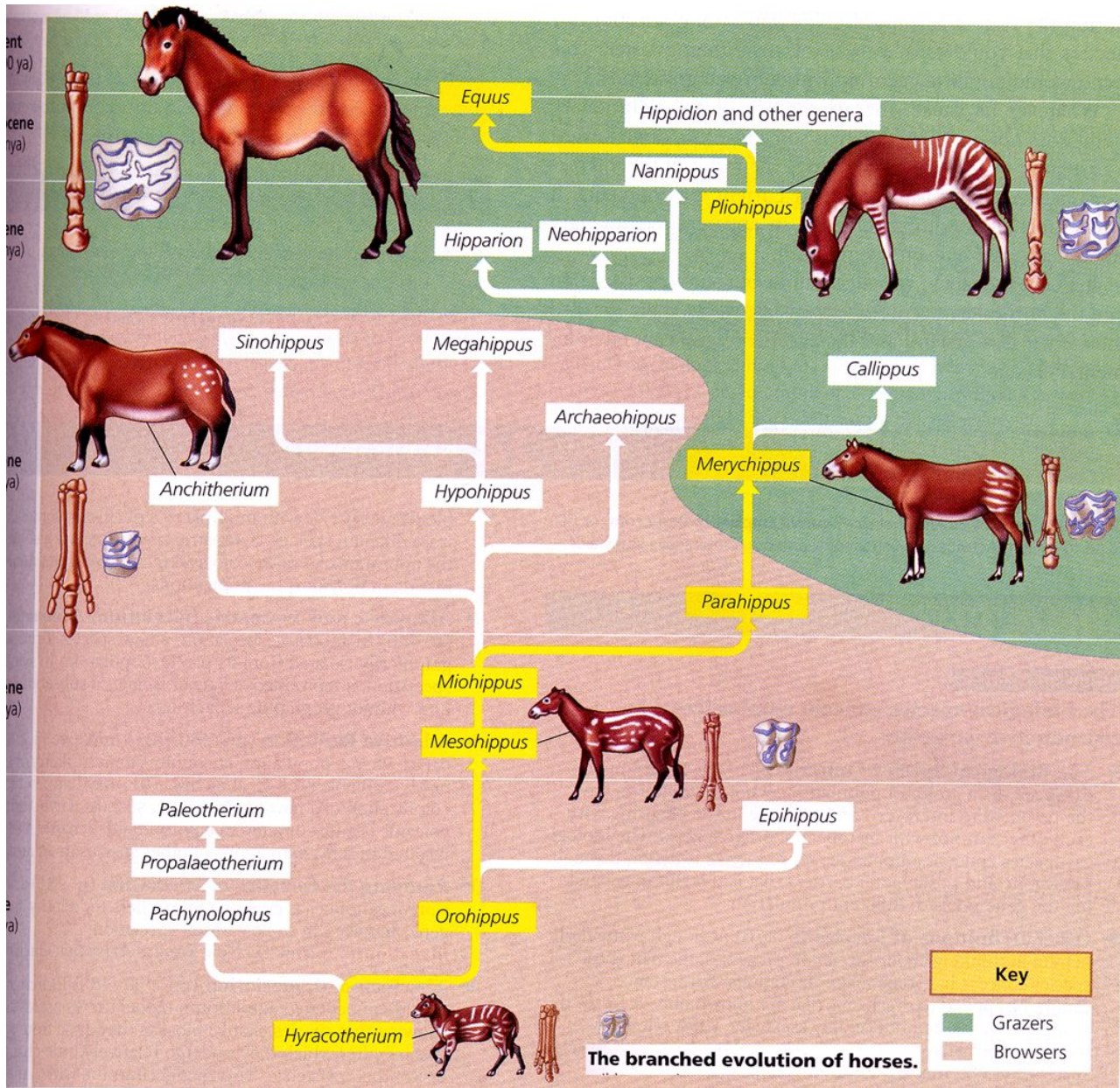
- **Катагенез** (от греч. *kata* — движение вниз и *genesis* — развитие) — эволюционное направление, сопровождающееся упрощением организации. Упрощение организации — **морфофизиологический регресс** — ведет к исчезновению органов активной жизни и носит название **дегенерации**. Общая дегенерация как путь биологического прогресса наблюдается у многих форм и связана главным образом с переходом к паразитическому или прикрепленному образу жизни.

Закономерности эволюции

- **Филетическая эволюция** – элементарный процесс, осуществляющийся в ходе эволюции и приводящий к изменению исходного вида (без учета всегда возможных дивергентных ответвлений).

Филетические изменения на макроуровне не обратимы; на микроуровне они могут нивелироваться при скрещивании.

Филетическая эволюция может характеризовать лишь короткие промежутки эволюционного процесса.

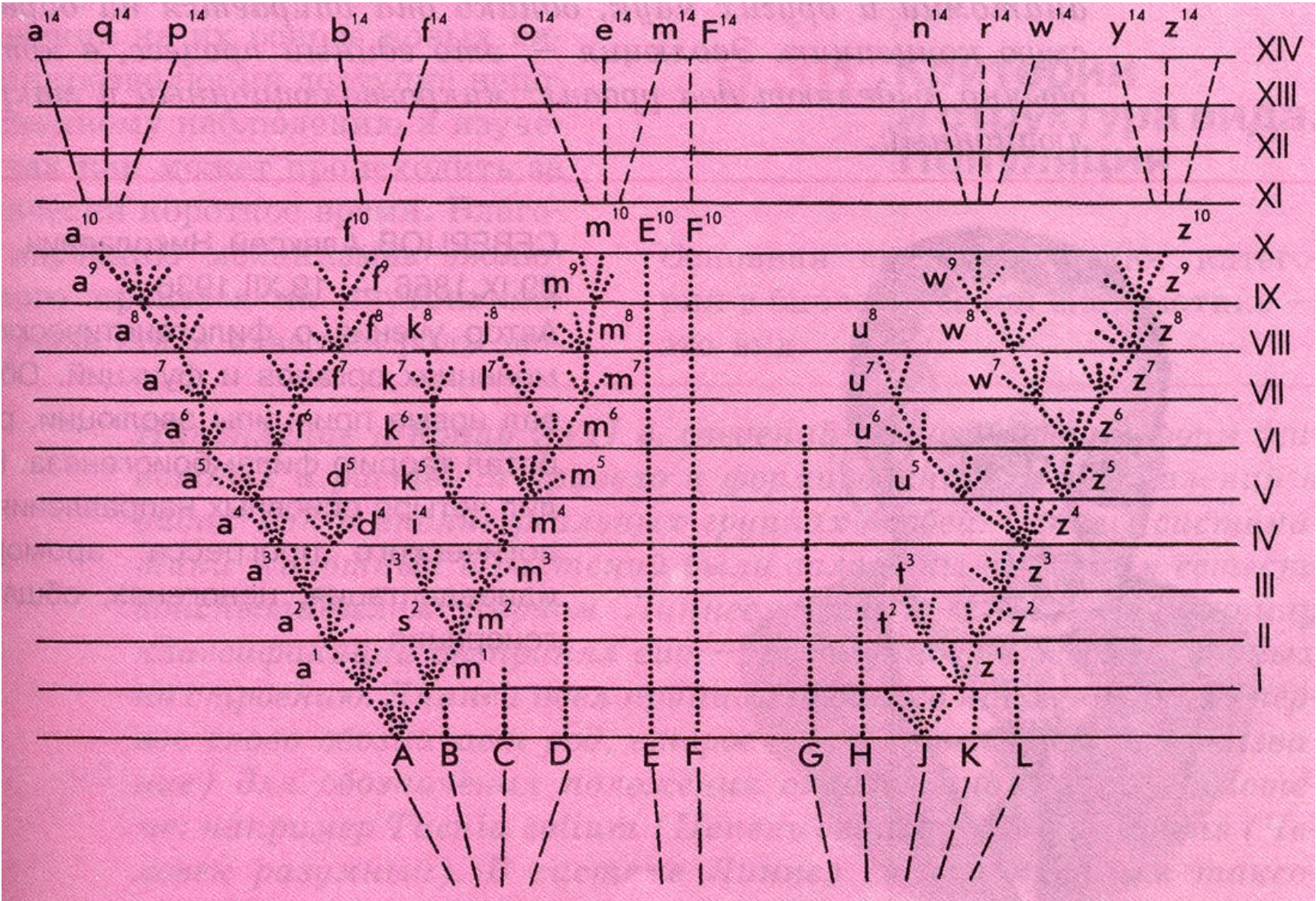


- **Дивергенция** – процесс расхождения признаков у близкородственных групп живых организмов в процессе приспособления к различным условиям существования

Дивергенция – главный путь возникновения органического многообразия и постоянного увеличения и " суммы жизни".

Дивергенция популяций приводит к возникновению репродуктивной изоляции развивающихся форм, а затем к видообразованию.

Начинаясь на уровне популяций, дивергенция продолжается на последующих надвидовых уровнях.



- **Конвергенция** – процесс схождения признаков у далеких в систематическом плане групп организмов, связанных сходными условиями существования.

процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или несколько неродственных (т. е. несвязанных сравнительно близкими общими предками) групп.

Конвергенция обусловлена аналогичными структурами.

- **Параллелизм** - формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами.

Синхронный параллелизм заключается в независимом развитии в сходном направлении одновременно существовавших родственных групп.

Сходные, но независимые изменения групп происходили на единой генетической основе.

Асинхронный параллелизм, т.е. независимое приобретение сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время.

Правила эволюции групп

- **Правило необратимости эволюции (Д. Долло 1893).** Эволюция это процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию уже осуществленному в ряду его предков. Обратные мутации возможны, но маловероятно повторное возникновение генных комплексов и генотипов.
- **Правило адаптивной радиации (Г.Ф. Осборн 1902).** Филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоторого исходного состояния.
- **Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере 1876).** Группа, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.

Правила эволюции групп

- **Правило усиления интеграции биологических систем. (И.И. Шмальгаузен 1939).** Биологические системы в процессе эволюции становятся все более и более интегрированными, со всё более развитыми регуляторными механизмами.
 - а. На уровне популяции – поддержание определенного уровня гетерозиготности, которая является основой интеграции всего популяционного генофонда.
 - б. Интеграция в системе биогеоценоза определяет образование разными видами многих экологических ниш с упорядоченными потоками вещества, энергии и информации
- **Правило происхождения от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896) -** крупные новые группы берут начало от сравнительно неспециализированных представителей предковых групп. Отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера.

Правило чередования главных направлений эволюции. (И.И. Шмальгаузен 1939). Арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах. Эволюция представляет собой непрерывный адаптогенез. Но только некоторые адаптации дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону.

