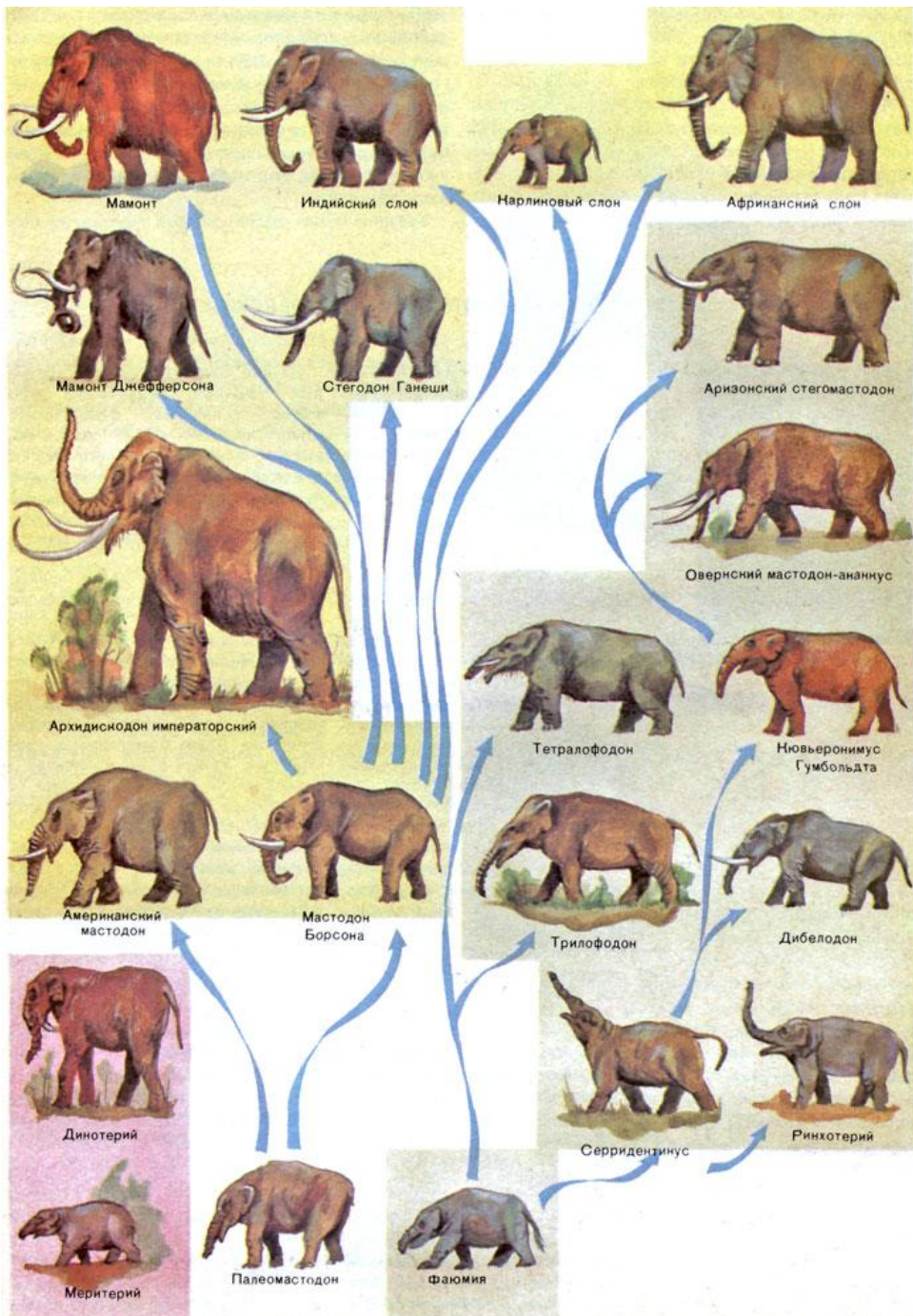


Эволюция филогенетических групп

Лекция № 11

Филогенетика

- выясняет особенности эволюции крупных групп органического мира



Формы филогенеза

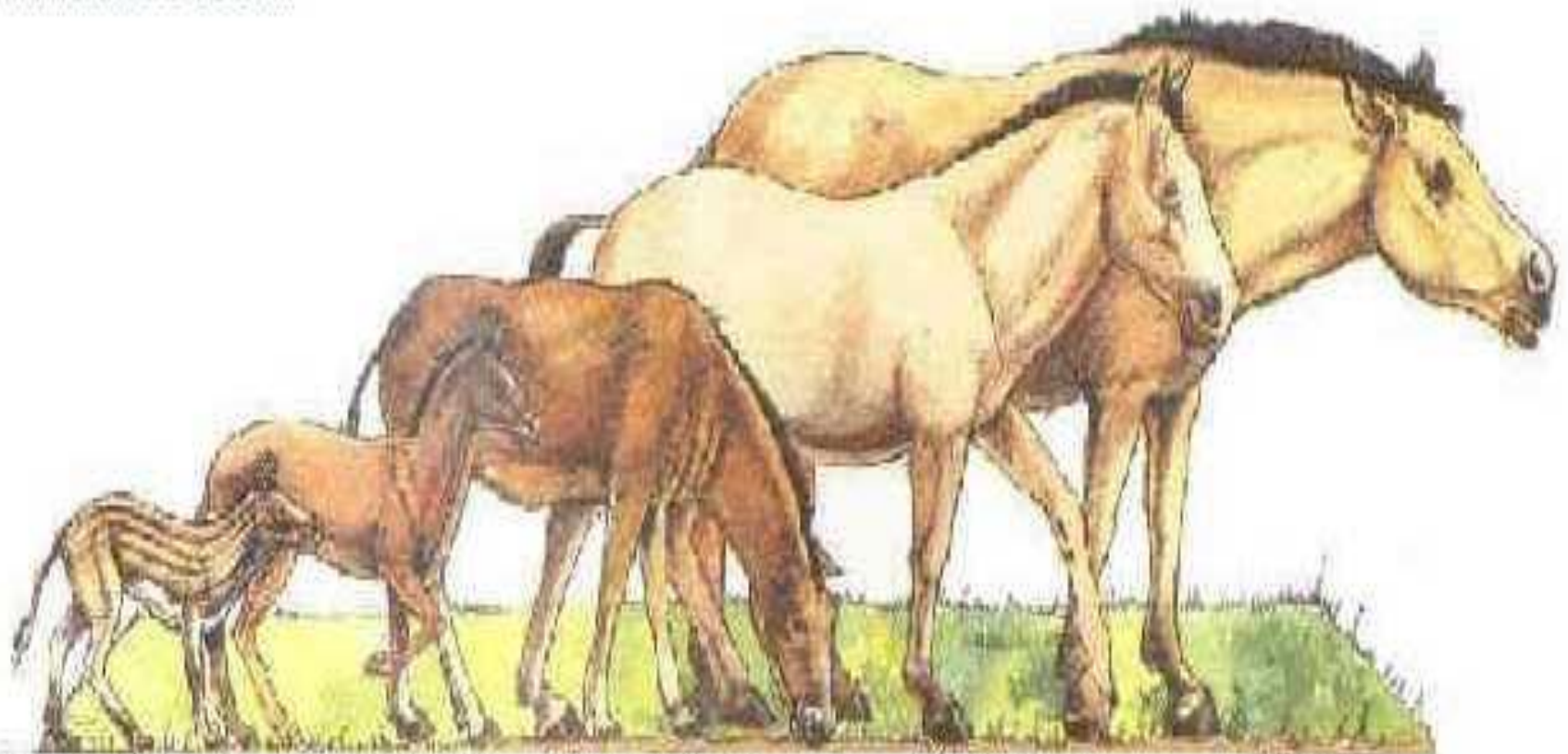
- первичные
 - филетическая эволюция
 - дивергенция
- вторичные
 - параллелизм
 - конвергенция

Филетическая эволюция

- изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе
- без учета всегда возможных дивергентных ответвлений

Пример

- Развитие предков лошадей по прямой линии
- *фенакодус — эогиппус — миогиппус — парагиппус — плиогиппус — современная лошадь*



Hyracotherium

Meshippus

Merychippus

Plihippus

Equus

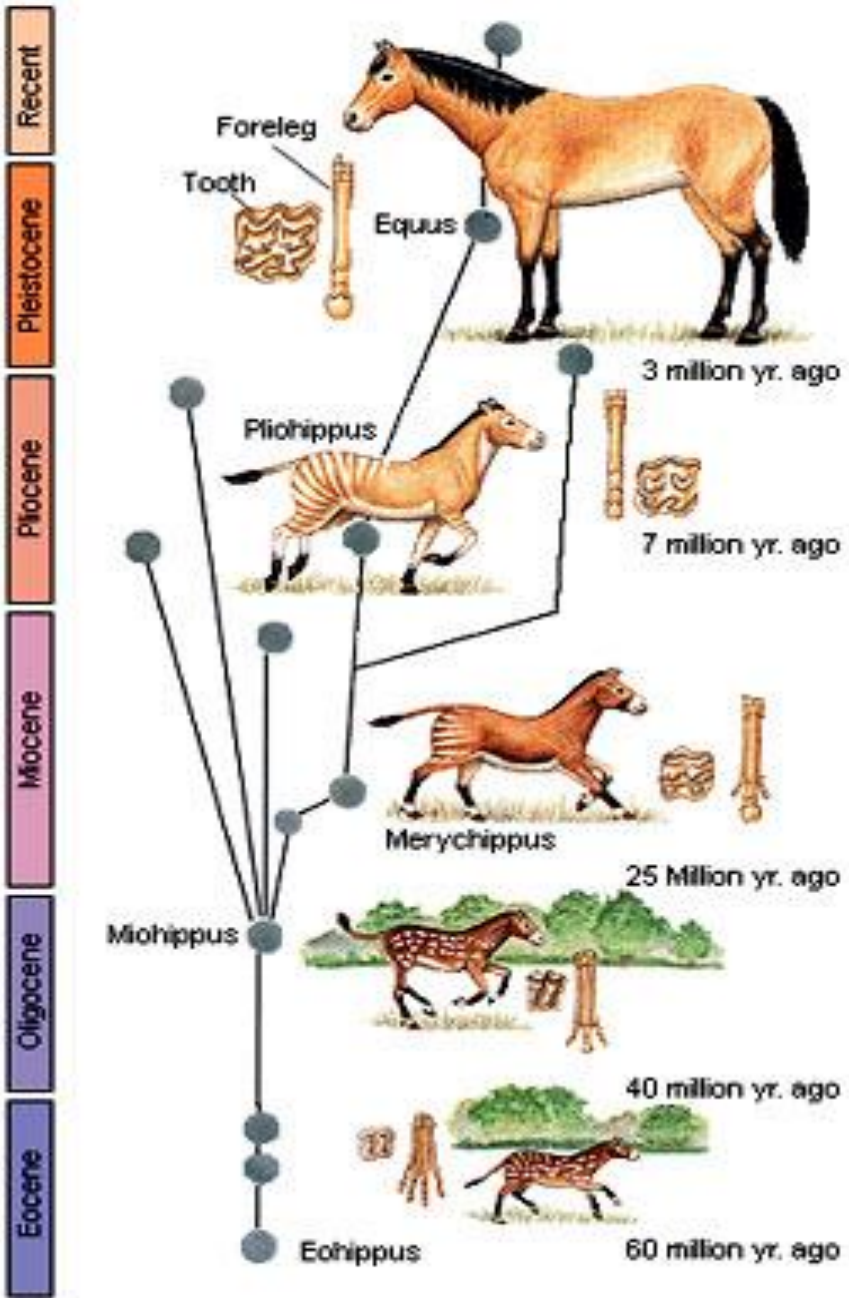
Eocene
Epoch

Oligocene
Epoch

Miocene
Epoch

Miocene
Epoch

Pleistocene
Epoch

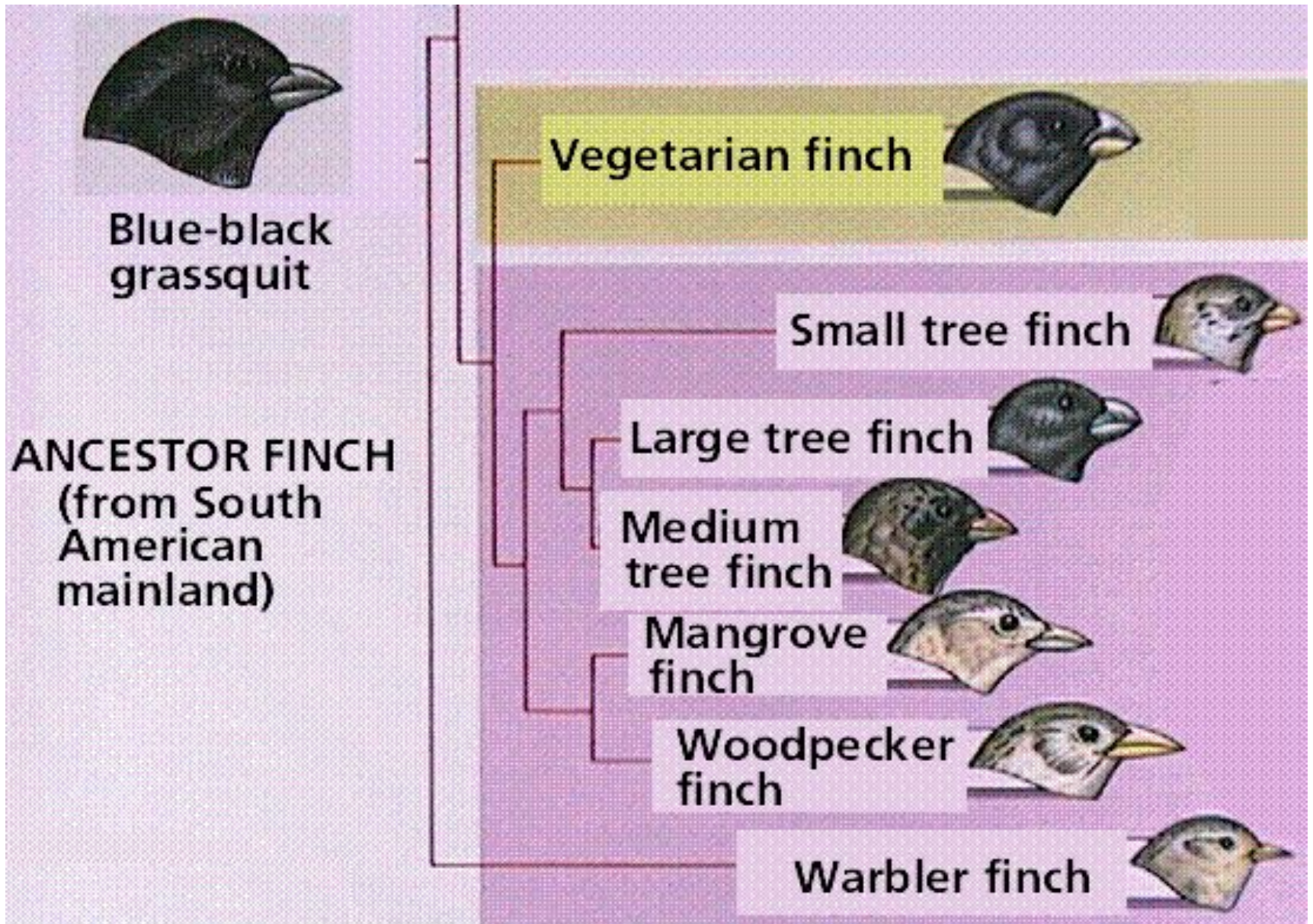


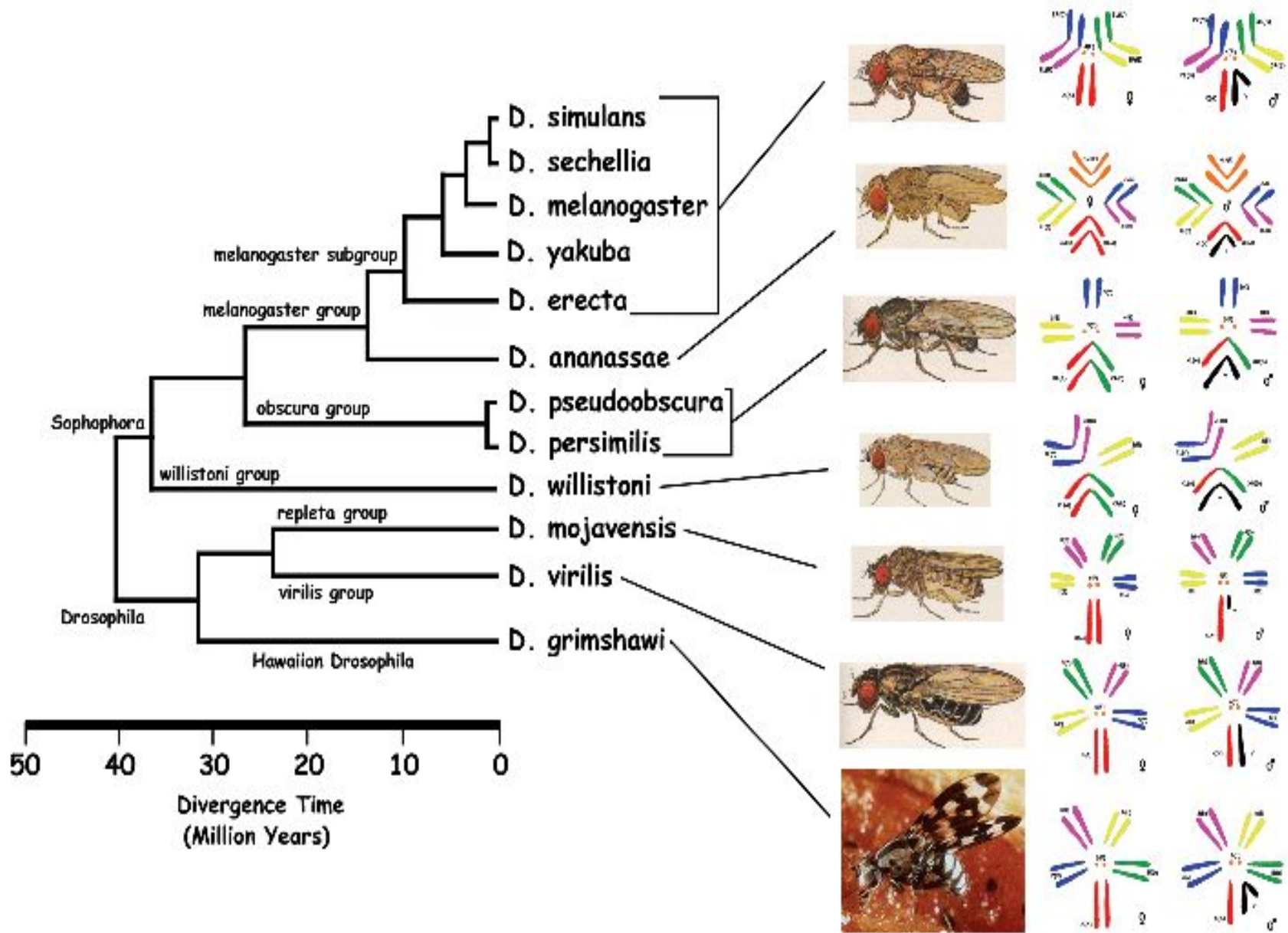
Уровни

- Филетическая эволюция - в пределах любого вида
- любой вид развивается во времени
- вид в целом должен за несколько сот поколений в чем-то измениться - филетическая эволюция на микроэв. уровне
- на макроэволюционном уровне - изменение во времени близкородственной группы видов

Дивергенция

- первичная форма эволюции таксона
- в результате изменения направления отбора в разных условиях происходит дивергенция (расхождение) ветвей от единого ствола предков
- дивергенция популяции может приводить к видообразованию





Дивергенция – в результате

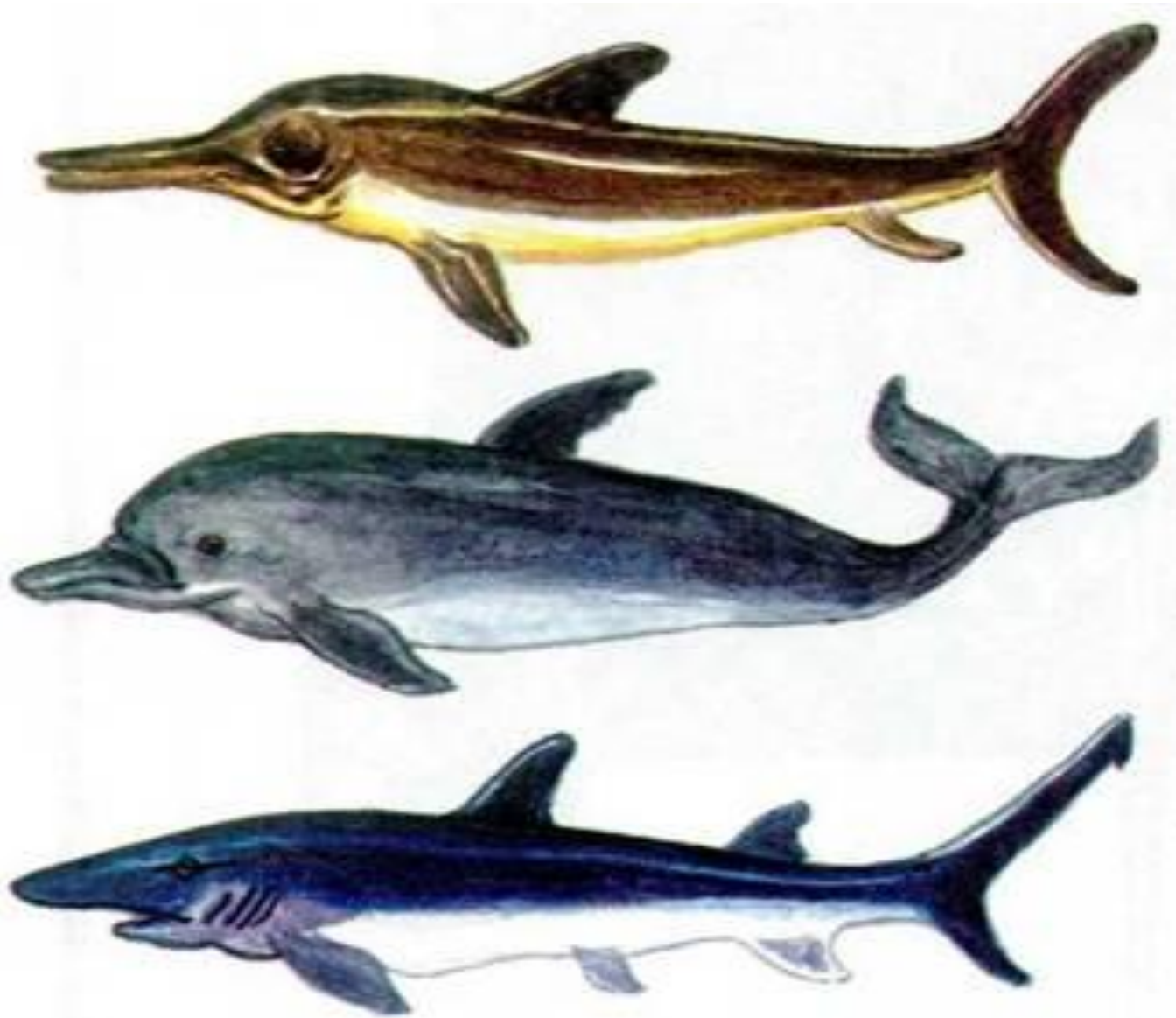
- изоляции, волн жизни, мутационного процесса и естественного отбора
- популяции и группы популяций приобретают признаки отличающие их от родительского вида
- накопившиеся различия окажутся настолько значительными, что приведут к распаду исходного вида на два и более новых – *когда? (см. Темпы эволюции)*
- Дивергенция любого надвидового масштаба — результат действия изоляции и естественного отбора
- форма группового отбора (сохраняются и устраняются виды, роды, семейства и т. п.).

Дивергенции

- внутри вида (микроэволюционный уровень) и в группах более крупных (макроэволюционный уровень), - различие,
- на **микроэволюционном уровне процесс обратим**: две разошедшиеся популяции могут легко объединиться путем скрещивания
- **Дивергенции в макроэволюции необратимы**: раз возникший вид не может слиться с исходным
- *в ходе филетической эволюции и тот и другой вид неизбежно изменится, и если даже какие-то части этих видов в будущем вступят на путь сетчатой эволюции, то это не будет возврат к старому*

Конвергенция

- это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп.
- примером конвергентного развития в зоологии - возникновение сходных форм тела у акулловых (первичноводные формы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные формы)





ОТЛИЧИЕ КОНВЕРГЕНТНОЕ СХОДСТВО ОТ ДИВЕРГЕНТНОГО

- *родство зайцеобразных (Lagomorpha) с настоящими грызунами (Rodentia) основано на дивергенции групп от общих предков.*
- *специальные исследования позволили с уверенностью отнести зайцев, кроликов, пищух в особый отряд, близкий по происхождению к копытным, а не к настоящим грызунам. Сейчас ясно, что сходство зайцеобразных с грызунами конвергентное, а не дивергентное.*
- *Возникновение тасманийского сумчатого волка (Thylacinus potens) и обыкновенного волка (Canis lupus) определяется сходным направлением эволюционного процесса целых сообществ, в которых на разной филогенетической основе возникают внешне похожие, но внутренне различные формы, занимающие сходные места в соответствующих экосистемах.*

Плацентарные



Сумчатые



КОНВЕРГЕНЦИЯ

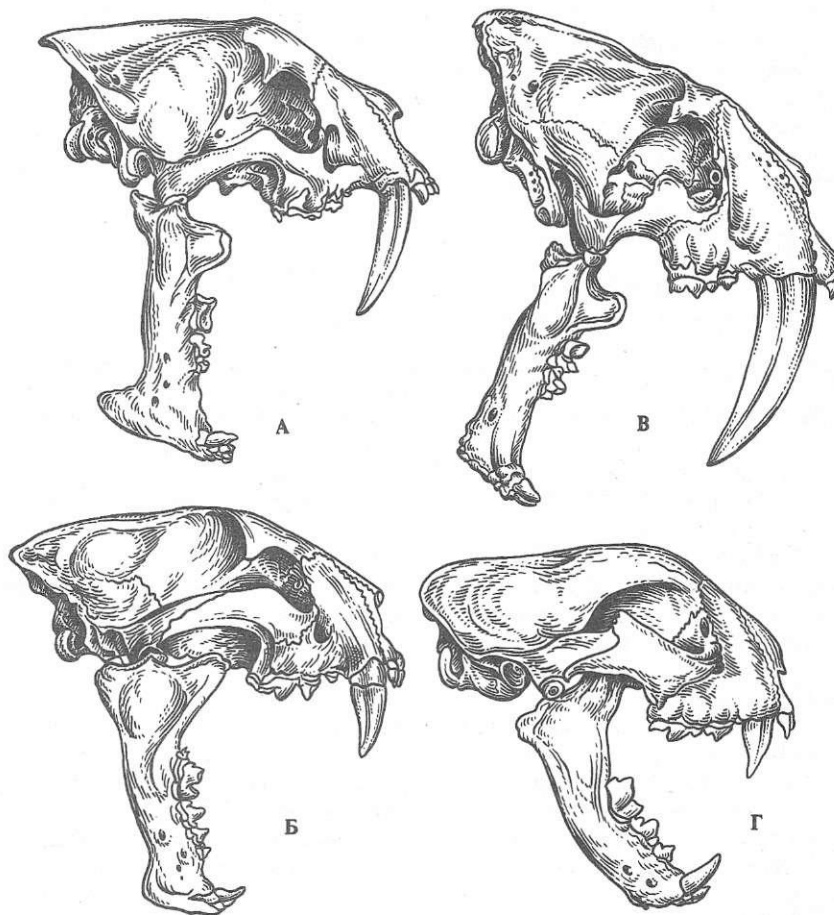
- не бывает глубокой (*в отличие от сходства, основанного на филогенетическом родстве*).
- конвергенция — сходство, обусловленное аналогичными, а не гомологичными структурами

форма конвергентного развития - параллелизм

- формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами.
- Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: литоптерн (*Litopterna*) в Южной Америке и парнокопытных (*Perissodactyla*) в Арктогее - синхронный параллелизм
- примеры *асинхронного параллелизма*, т. е. независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств кошачьих; саблезубость возникала в стволе кошачьих (*Felidae*) по крайней мере четырежды в двух независимых стволах.

Пример параллелизма в эволюции: развитие саблезубости у крупных кошек: А—махайрод (*Hoplophoneus*), олигоцен; Б—лжесаблезубая настоящая кошка (*Dinictis*), существовавшая в то же время; В—возникший в подсемействе махайродовых через 20—30 мил. лет *Smilodon*; Г—плейстоценовый саблезубый тигр (*Pseudaelurus*) из семейства настоящих

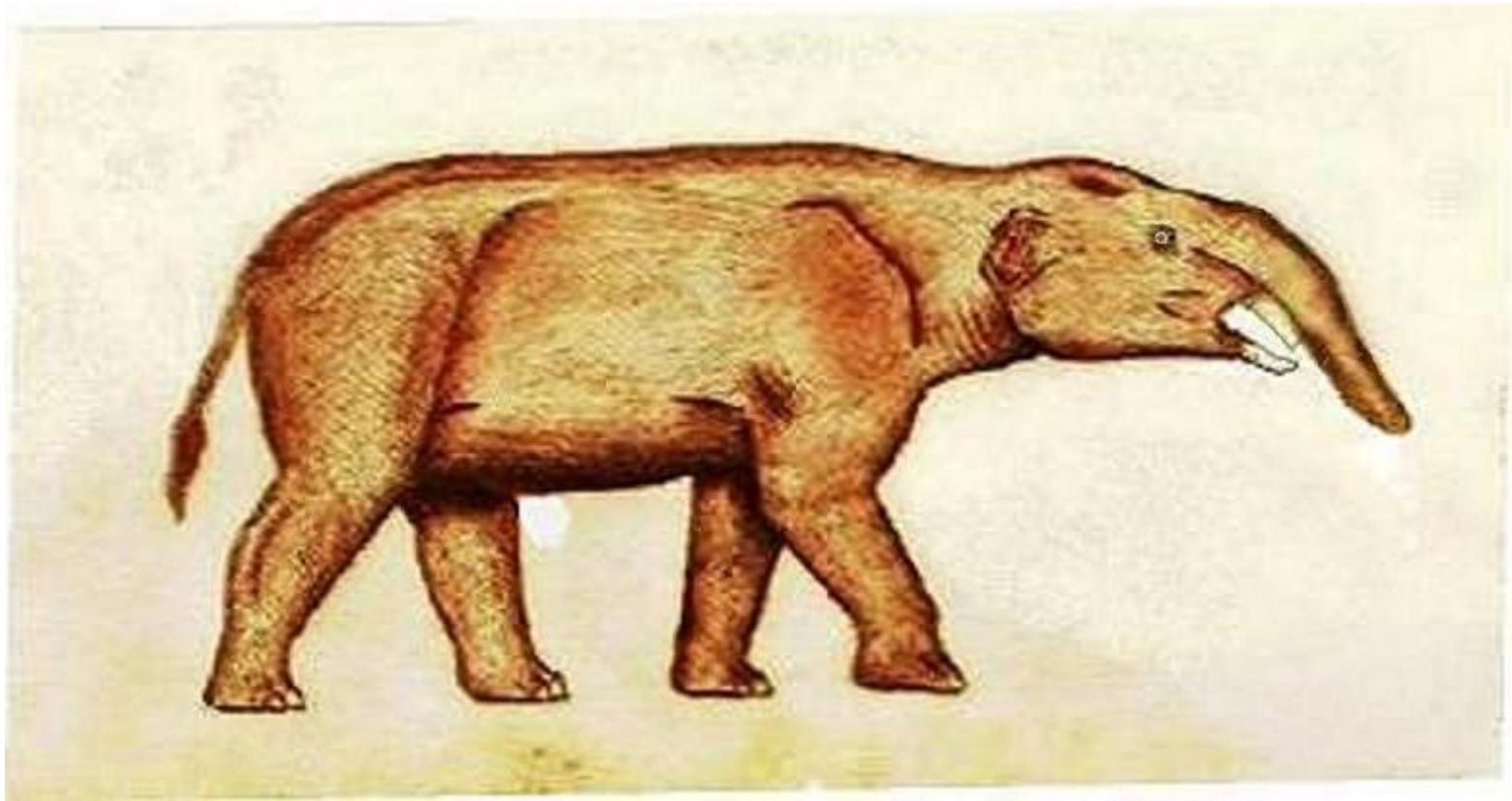
кошек



Macrauchenia patachonica



Пиротерий



Направления эволюции

- *Аллогенез*¹ — развитие группы *внутри одной адаптивной зоны*² с возникновением близких форм, различающихся адаптациями *одного масштаба*.
- *Арогенез*³ — развитие группы с существенным *расширением адаптивной зоны* и с выходом в другие природные зоны под влиянием приобретения группой каких-то крупных, ранее отсутствовавших приспособлений.
- **Аллогенез** происходит на основе общих особенностей строения и функционирования организмов — членов группы, ставящих их в примерно одинаковые отношения с давлением среды. Развитие группы в пределах такой адаптивной зоны может продолжаться длительный период, ограниченный сроком существования всей адаптивной зоны.
- Аллогенез наблюдается в любой группе. На примере отдела магнолиофитов и отряда насекомоядных, в каждом из которых образуется множество жизненных форм, можно иллюстрировать направление эволюции по пути аллогенеза

- При выделении аллогенеза как типа развития группы принципиален не его масштаб (который может быть и на уровне рода, и на уровне семейства, отряда и т. д.), а характер развития дочерних филогенетических групп; в случае аллогенеза они различаются адаптациями *одного и того же уровня*, определяющими специализацию в данной адаптивной зоне или ее части. Такие адаптации называются *идиоадаптацией* или *алломорфозом*.
- Аллогенез связан с известной специализацией каждой из филогенетических форм к каким-то определенным условиям внутри адаптивной зоны. Иногда такая специализация заходит столь далеко, что говорят о специализации как самостоятельном типе развития группы. *Специализация — это крайний вариант аллогенеза, связанный с приспособлением группы к очень узким условиям существования (сужение адаптивной зоны)*.

- Степень специализации видов может быть различна: глубокая специализация затрагивает комплекс важных признаков, тогда как частичная — лишь отдельные признаки. Специализация отдельных органов (а не организма в целом) не мешает дальнейшей эволюции в других направлениях. С изменением среды органы, не подвергавшиеся специализации, могут быть вновь преобразованы (см. гл. 14).
- Своеобразным путем ликвидации специализации в процессе эволюции является переход к неотении, связанный с выпадением конечных фаз онтогенеза

- **Арогенез.** Как свидетельствует палеонтологическая летопись, из одной природной зоны в другую обычно попадают лишь отдельные, сравнительно немногочисленные группы. Этот переход, называемый арогенезом, обычно осуществляется со сравнительно большой скоростью: на пути арогенеза многие промежуточные группы гибнут в «интерзональных» промежутках, не достигнув новых зон. Но та ветвь, которая попадает в новую природную зону, вступает на путь широкого аллогенеза. Схематически этот процесс изображен на рис. 15. 7. *Крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза, называются ароморфозами*

- В качестве примера арогенеза сравнительно небольшого масштаба можно рассматривать возникновение и расцвет класса птиц. Проникнуть в определенную адаптивную (природную) зону предки современных птиц могли лишь благодаря возникновению крыла как органа полета, четырехкамерного сердца, развития отделов мозга, координирующих движения в воздухе, теплокровности. Все эти изменения в строении и функционировании и привели какие-то группы триассовых динозавров к арогенезу. Приспособления же современных пустынных, лесных, водоплавающих и горных птиц определяются возникновением более частных особенностей — *алломорфозов*, а тип эволюции внутри класса птиц должен быть определен как аллогенез.

- В эволюции растений возникновение проводящей сосудистой системы, эпидермы, устьиц, а также семязачатков и пыльцевой трубки имело значение для завоевания суши высшими растениями (см. гл. 5). Все эти изменения, без сомнения, — ароморфозы, а тип эволюции — ароморфоз.

- Эволюция не всегда идет по пути усложнения. Иногда арогенез, ведущий к занятию новой адаптивной зоны, может быть осуществлен на основе возникновения более простого строения — *морфофизиологической дегенерации* — *регресса*.
- Рассмотрим некоторые характерные примеры. Переход к паразитическому образу жизни для многоклеточных организмов связан с резким упрощением строения вплоть до потери целых систем органов и структур, т. е. с морфофизиологической дегенерацией. Паразитические формы составляют не менее 4—5% от общего числа современных видов животных: целые типы и классы беспозвоночных полностью связаны с паразитическим образом жизни.

- Следует отметить, что и *ароморфозы* (определяющие арогенез группы) и *алломорфозы* (определяющие аллогенез группы) *всегда возникают как обычные адаптации в конкретной среде обитания.* Лишь в будущем выяснится, что одни из них оказались перспективными и обеспечивающими переход в иную адаптивную зону (ароморфозами), а другие — менее перспективными, хотя и эффективными приспособлениями группы в прежних условиях (алломорфозами).

Темпы эволюции групп

- Эволюция как грандиозный процесс изменения органического мира Земли характеризуется определенными временными параметрами. *Скорость, или темп,— одна из самых важных особенностей процесса эволюции* в целом. Выяснение конкретной скорости эволюционного изменения групп часто важно и для решения чисто практических задач, например, связанных с возникновением и распространением новых болезнетворных микроорганизмов, появлением резистентности насекомых инсектицидам и др

- В эволюции большее значение имеет не абсолютное, астрономическое, время, а число поколений. Причины этого будут понятны, если вспомнить, что *механизм возникновения адаптаций сводится по существу к изменению концентраций аллелей в популяции в чреде поколений*. Однако для многих ископаемых форм мы не можем с достаточной точностью оценивать скорость их эволюции числом поколений. Поэтому, несмотря на некорректность астрономического времени для характеристики темпов эволюции, приходится пользоваться и этим параметром.
- Существует и другой подход для определения темпа эволюции группы — учет скорости смены видов в одном филогенетическом ряду

Проблема выбора критериев скорости эволюции

- Теоретически скорость эволюции вида можно определить по темпу его изменения в ходе происходящей филогенетической эволюции. Но как измерить этот темп? Вероятно, таким мерилom могло бы быть число элементарных эволюционных явлений (см. гл. 8) в расчете на поколение, а затем — число возникших за определенное время (число поколений) адаптаций. Однако пока практически определить названные параметры вряд ли возможно для любой группы. Гораздо удобнее определить темп эволюции группы по числу возникающих новых видов за определенное время.
- **Темпы формообразования.** Выяснение скорости образования новых видов (и других групп) важно для понимания особенностей протекания процесса эволюции в целом.
- Богатый материал, накопленный в настоящее время в ботанике и зоологии, позволяет установить два разных по времени способа видообразования: «внезапный» и «постепенный». Рассмотрим несколько примеров.
- **Внезапное видообразование** связано с быстрой перестройкой всего генома, например при полиплоидии. Известно, что возникновение полиплоидного организма происходит в течении считанных минут. Возникшая полиплоидная особь генетически изолирована от всех остальных особей вида. Часто полиплоидные особи оказываются более устойчивыми по отношению к действию экстремальных факторов внешней среды и получают широкое распространение в условиях, где родительская форма не выживает. Таким образом, новые особи, репродуктивно изолированные от остальных особей в популяции, могут возникнуть за одно поколение.

- Более обычно в эволюции **постепенное формообразование**. Сейчас накопилось много данных, позволяющих сравнительно точно определять скорость образования подвидов у самых разных групп. Многие из них касаются послеледниковых формообразований, когда мы, зная время освобождения от ледника тех или иных местностей, можем надежно оценивать период времени, в пределах которого должно было произойти образование подвидов, обитающих сегодня в этих местах

Филогенетические реликты

- К изучению скоростей эволюции групп прямое отношение имеет проблема так называемых *филогенетических реликтов* (персистентных форм, или «живых ископаемых») — *форм, сохраняющих неизменным основные особенности строения на протяжении огромных промежутков времени.*
- Стабильность окружающей среды и, главное, поддержание характерной организации связей со средой имеют громадное значение для сохранения видов неизменными. Морское плеченогое лингула (*Lingula*) встречается в неизменном виде, начиная с ордовика, т. е. существует на Земле как вид более 500 млн. лет! Моллюск *Neopilina*, обитающий ныне в Тихом океане, очень похож на виды того же рода, обитавшие в нижнем девоне, т. е. не менее 400 млн. лет назад. Мечехвост (*Limulus*) — обычный обитатель тропических прибрежных вод Юго-Восточной Азии в почти неизменной форме существует с силура (около 400 млн. лет). Знаменитая кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*) в почти неизменном виде сохранила строение и форму представителей группы, вымершей 200—300 млн. лет назад. Число примеров можно увеличить. Все они показывают, что отдельные виды могут сохраняться на протяжении сотен миллионов лет эволюции внешне малоизмененными. В чем причина такого удивительного постоянства?
- Во всех случаях оказывается, что сохранение таких персистентных (неизменных) видов возможно при стабильности основных компонентов среды. Так, особенно много филогенетических реликтов в некоторых участках Мирового океана и в тропиках, где условия существования остаются стабильными на протяжении десятков миллионов лет