

A photograph of a green grasshopper on a green leaf. The grasshopper is positioned in the lower half of the frame, facing right. The leaf is large and occupies the upper half of the frame. The background is dark. Overlaid on the image is the text "АДАПТАЦИЯ КАК РЕЗУЛЬТАТ ЭВОЛЮЦИИ" in bold, black, uppercase letters.

**АДАПТАЦИЯ КАК  
РЕЗУЛЬТАТ  
ЭВОЛЮЦИИ**

Появление определенного генотипа на эволюционной арене и размножение его в определенных условиях – элементарное адаптационное явление



Адаптации – возникновение и развитие конкретных морфофизиологических свойств, значение которых для организма однозначно связано с теми или иными конкретными условиями среды (Тимофеев-Ресовский, 1977).

Адаптация — приспособление организма к внешним условиям в процессе эволюции, включая морфофизиологическую и поведенческую составляющие.

Адаптации – приспособления живых систем к изменениям среды, переход живой системы из одного устойчивого состояния в другое (Озернюк, 2003).

# Классификация адаптаций по уровню организации биологических систем (Шкорбатов, 1971):

- онтогенетических систем - организмов,
- филогенетических систем - популяций и видов,
- ценологических систем - биоценозов.

**С.С.Шварц** - процесс видообразования, как процесс смены уровня адаптаций:

развитие популяций в своеобразной среде →

развитие **морфофизиологически необратимых** адаптаций →

развитие **тканевых** адаптаций →

**нескрещиваемость** (возникновение репродуктивной изоляции) →

**видообразование.**

“Виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды”  
(Шварц, 1980).

# Классификация адаптаций

(по Н.В.Тимофееву-Ресовскому)

<b>Принцип классификации</b>	<b>Группа адаптаций</b>
<b>По происхождению</b>	Преадаптивные, комбинативные (комплементация, эпистаз, полимерия), постадаптивные
<b>По принадлежности к разным аспектам среды</b>	Генотипические, популяционные, биоценоотические, абиотические
<b>По эволюционной значимости</b>	Частные, общие
<b>По морфофизиологическому содержанию</b>	Упрощающие строение, усложняющие строение

# Преадаптации (по Cuenot, 1914)



Преадаптации – бесполезные или полуполезные особенности, способные превращаться в явные приспособления при изменении образа жизни.

- преадаптации к физическим факторам среды,
- к новой пище,
- к воздействию повреждающих факторов среды.

- Чтобы иметь возможность успешно проникнуть в новую нишу или адаптивную зону, вид должен быть преадаптирован к ней; организм называют преадаптированным, если он способен переходить в новый биотоп; структуру называют преадаптированной, если она может взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной (Майр, 1974).
- ...наличие определенных преадаптаций необходимое условие для успешной быстрой эволюции популяций в условиях сильного загрязнения (Porter, 1972).
- Преадаптации, безусловно, являются одним из важнейших условий, позволяющих сделать животным первый шаг к освоению новой среды (Шварц, 1980).

# Комбинативные адаптации

взаимодействие новых мутаций друг с другом и с генотипом.

- комплементация – усиление выраженности,
- эпистаз – подавление выраженности,
- полимерия – градуированное проявление.

# Популяционный полиморфизм и его роль в процессах адаптации и генеза



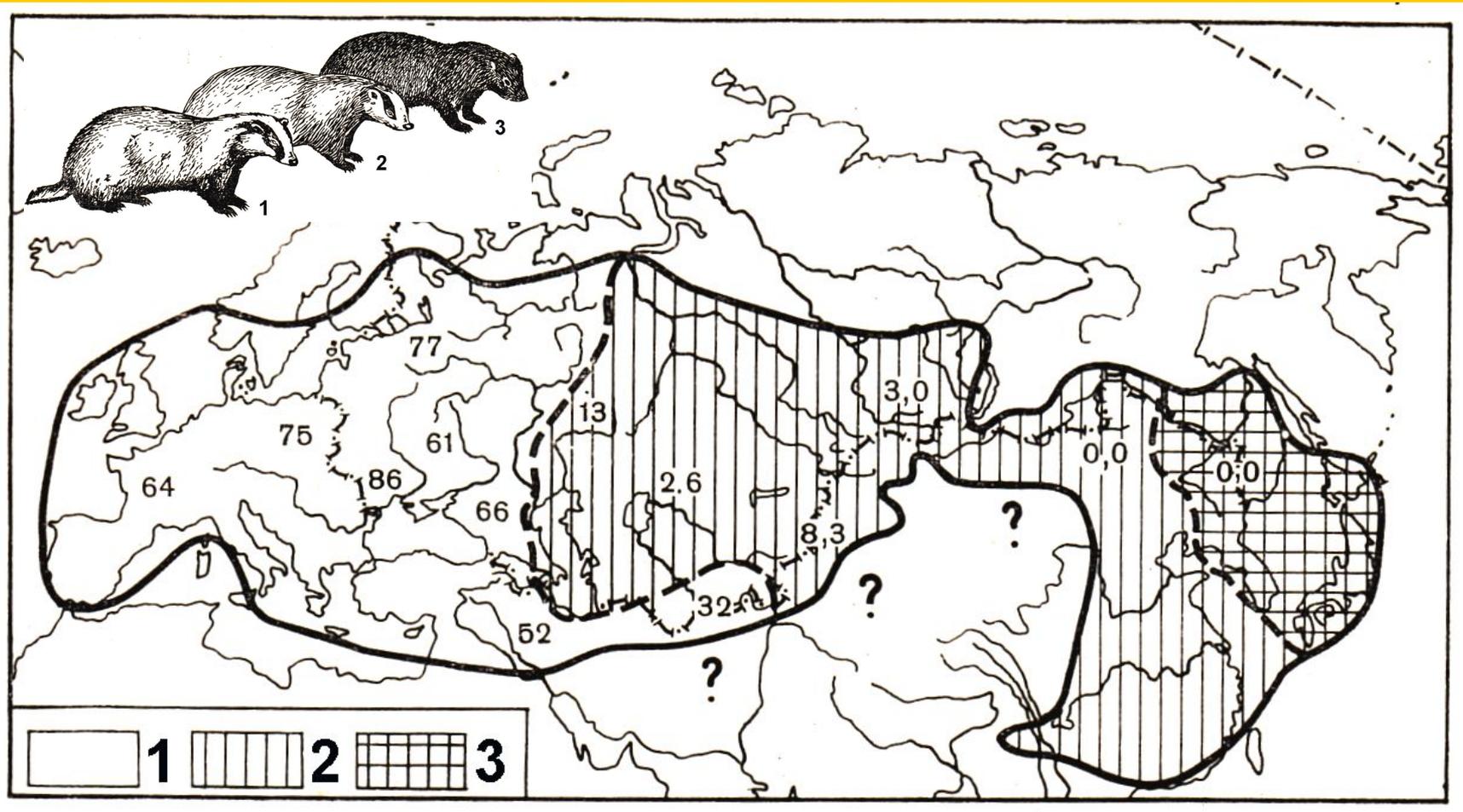
they are considered the same species:  
*Theridion grallator*

Полиморфизм - сосуществование в более или менее динамически равновесном состоянии двух или более морфофизиологически различимых форм в пределах популяции или группы популяций (Тимофеев-Ресовский, 1977).

Термин “полиморфизм” используется только для обозначения прерывистой генетической изменчивости (Майр, 1974).

Существование двух (или более) генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия (Яблоков, Юсуфов, 2004).

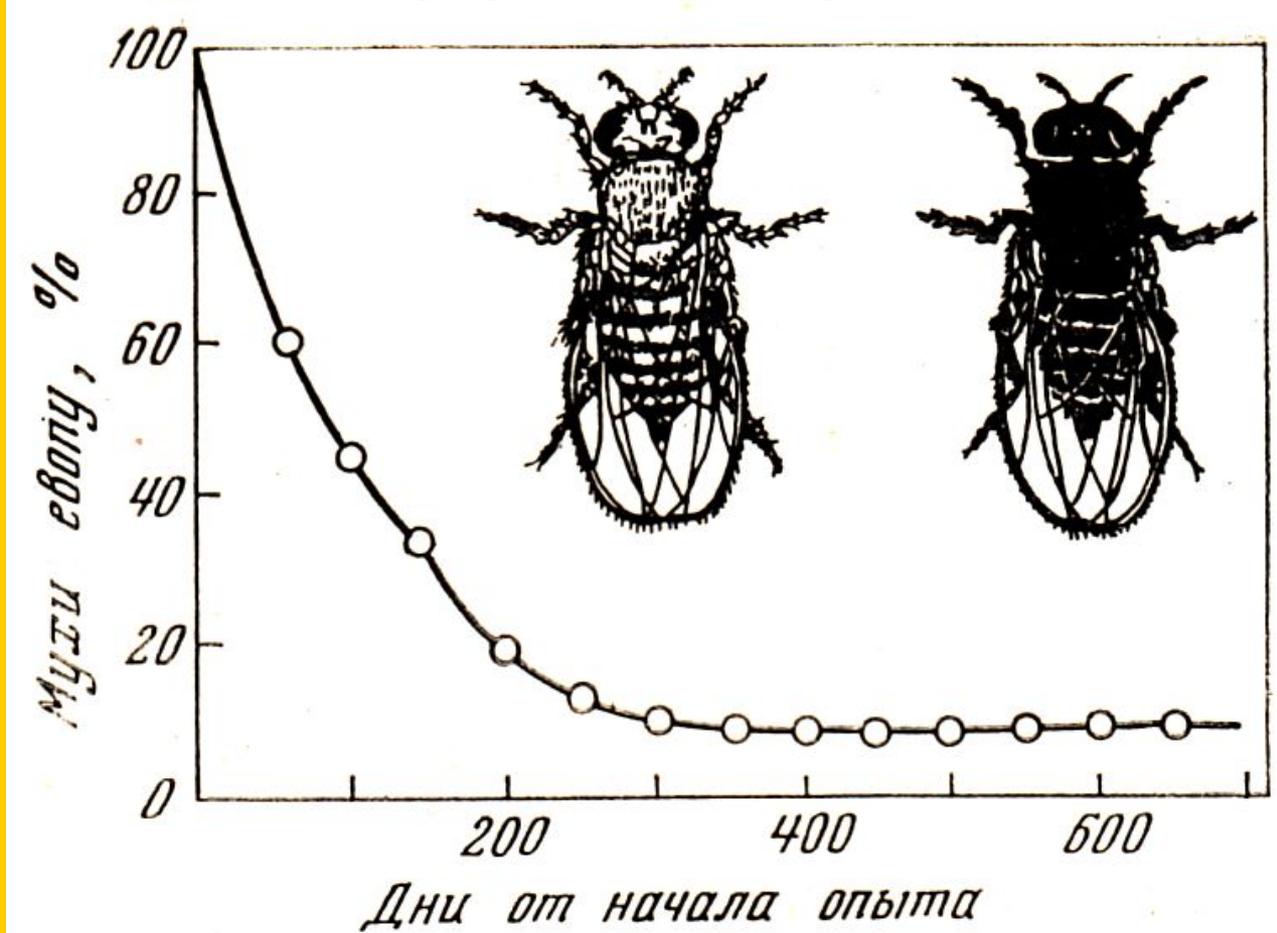
Генетический полиморфизм природных популяций— универсальное явление, составляющее основу генетической пластичности вида (Гершензон, 1983).



Феногеография барсука (*Meles meles*) как пример, иллюстрирующий одновременно два крайних типа формообразования внутри вида: образование количественных градиентов определенных признаков внутри всего ареала вида (цифрами обозначены проценты встреч особей с присутствующим первым предкоренным зубом) и наличие резких различий внутри ареала вида (по характеру окраски головы)

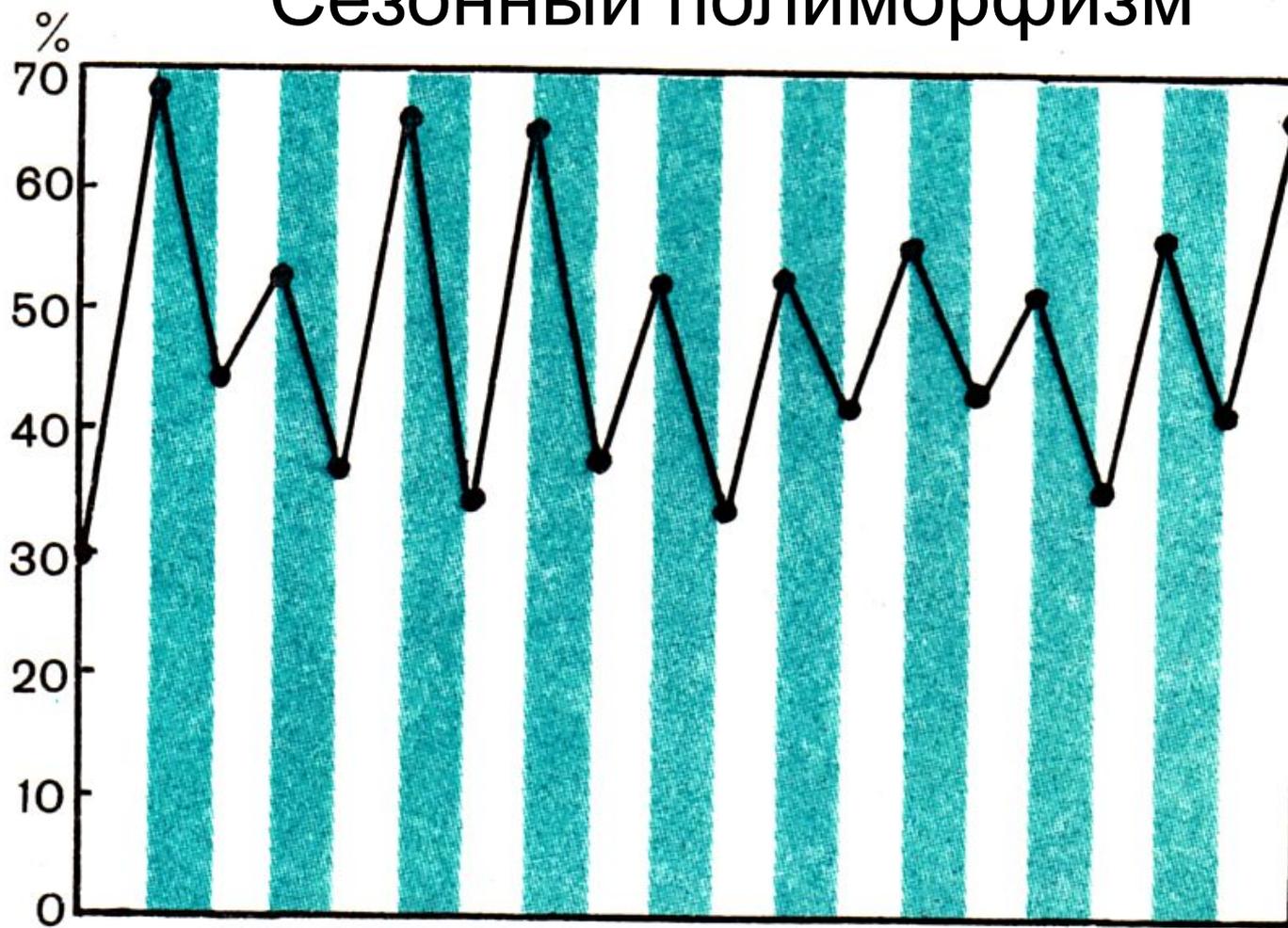
1 — встречаемость темной полосы на голове, охватывающей все ухо; 2 — встречаемость узкой темной полосы, проходящей выше уха; 3 — распространение общей темно-бурой окраски головы (по Геншеру, 1968, из Тимофеева-Ресовского, Яблокова, 1973)

Гетерозиготный полиморфизм ... в сущности, положительно отбирается лишь одна форма — гетерозигота



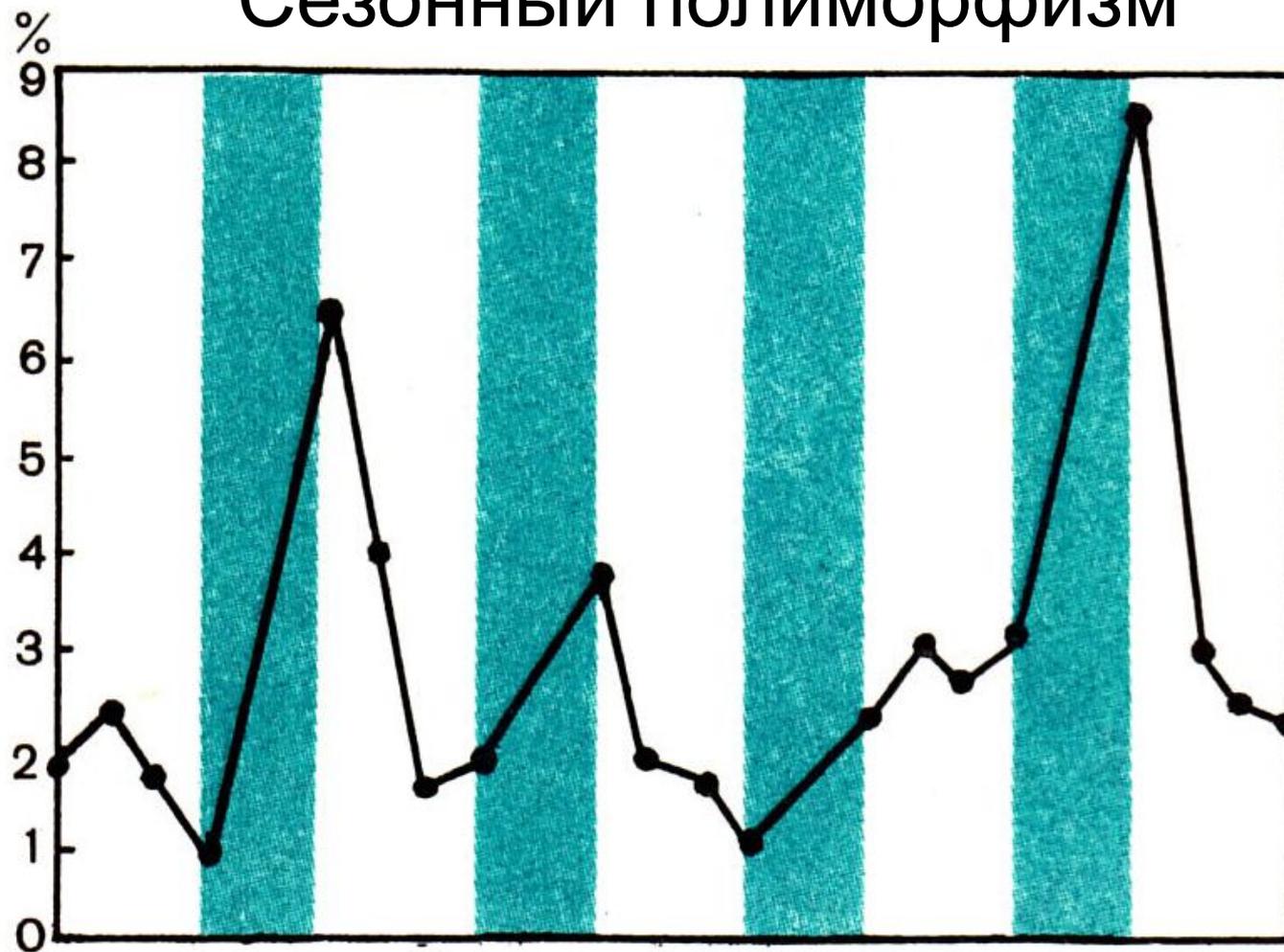
Гетерозиготный полиморфизм в лабораторной популяции *Drosophila melanogaster* по мутации *ebony*, устанавливающийся в результате некоторого повышения жизнеспособности гетерозигот по сравнению с жизнеспособностью обеих гомозигот (из Тимофеева-Ресовского, Свирижева, 1965)

# Сезонный полиморфизм



**Частота появления черных божьих коровок летом (светлые области) и зимой (цветные области). По Н. В. Тимофееву-Ресовскому, Ю. М. Свирежеву, 1967 г.**

# Сезонный полиморфизм



**Частота появления черных хомяков в природной популяции Черниговской области зимой (цветные области) и летом (светлые области) за пять лет.**

# «Индустриальный меланизм»



Распространение светлых и черных форм бабочки березовой пяденицы в Великобритании и Ирландии. Доля черных бабочек в популяциях обозначена черными сегментами кружков, белых бабочек — белыми, заштрихованные сегменты — промежуточные формы. Условными значками обозначены промышленные районы, из которых устойчивые западные ветры переносят копоть в соседние районы. По Г. Кеттлвеллу, 1958 г.





Типичная (светлая) форма березовой пяденицы (*Biston betularia*), малозаметная на светлой коре дерева, тогда как меланистическая форма заметна хорошо (из Г. Стеббинса, 1966)



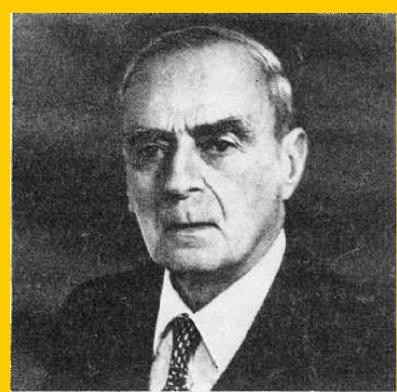
Кора березы, покрытая лишайником



Кора березы, покрытая копотью

Различная смертность особей березовой пяденицы (*Biston betularia*), выпущенных в разных лесистых местностях (Кеттлуэлл, 1961)

Число выпущенных особей		Тип местности	Число особей, съеденных птицами		Вторично выловленные особи (живые) %	
меланисты	светлые		меланисты	светлые	меланисты	светлые
Равное		С сероватым фоном	164	26	—	—
Равное		Загрязненная копотью	15	43	—	—
473	496	С сероватым фоном	—	—	6,3	12,5
447	137	Загрязненная копотью -	—	—	27,5	13,0



**С.М. Гершензон** Микроэволюция,  
полиморфизм и доминантные мутации //  
Природа. 1985. № 4.

**Гершензон С. М.** «Мобилизационный резерв»  
внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол.

1941. Т. 2, № 1.

- Для появления гомозигот необходимо, чтобы скрещивание всегда происходило между особями, гетерозиготными по данной рецессивной мутации.
- Нужно, чтобы у таких гомозиготных рецессивов не было никаких дефектов, мешающих нормальной работе организма.
- Необходимо, чтобы образовавшиеся мутантные гомозиготы обладали какими-либо преимуществами перед немутантными.

НИ

ОДНО ИЗ ЭТИХ УСЛОВИЙ НЕ СОБЛЮДАЕТСЯ.

# Характеристика мутантных генов, присутствующих в природных популяциях дрозофил (Гершензон, 1985)

Тип наследования	Спектр выявляемых фенотипических изменений	Суммарная концентрация мутантных генов в популяции	Концентрация отдельных мутантных генов в популяции	Набор мутаций в разных популяциях и в разные годы	Постоянство набора мутаций в разных популяциях	Жизнеспособность и плодовитость мутантов	Проявление	Выраженность
Рецессивный	Разнообразный	Высокая	Очень низкая	Разный	Очень изменчив	У большинства то и другое снижены, очень часты летальность и стерильность	Обычно полное	Мало изменчива
Доминантный, полудоминантный или кодоминантный	Немного определенных типов	Высокая	Высокая	Сходный	Постоянен	Обычно то и другое высокие	Часто неполное	Часто изменчива

- Скорее всего, рецессивные мутации участвуют в эволюции тогда, когда адаптивную ценность приобретает редукция некоторых структур и физиологических процессов, ставших лишними, как бывает, скажем, при переходе к паразитизму, подземному, пещерному, малоподвижному или сидячему образу жизни и т. п., что большей частью сопровождается увеличением частоты инбридинга.



- В целом же эволюционное значение рецессивных мутаций, по-видимому, невелико главным образом из-за конститутивной слабости гомозигот.
- Большинство доминантных мутаций, встречаемых в природных популяциях дрозофил, вызывают столь небольшие фенотипические отклонения от основной массы особей, что на первый взгляд представляются “нейтральными”.

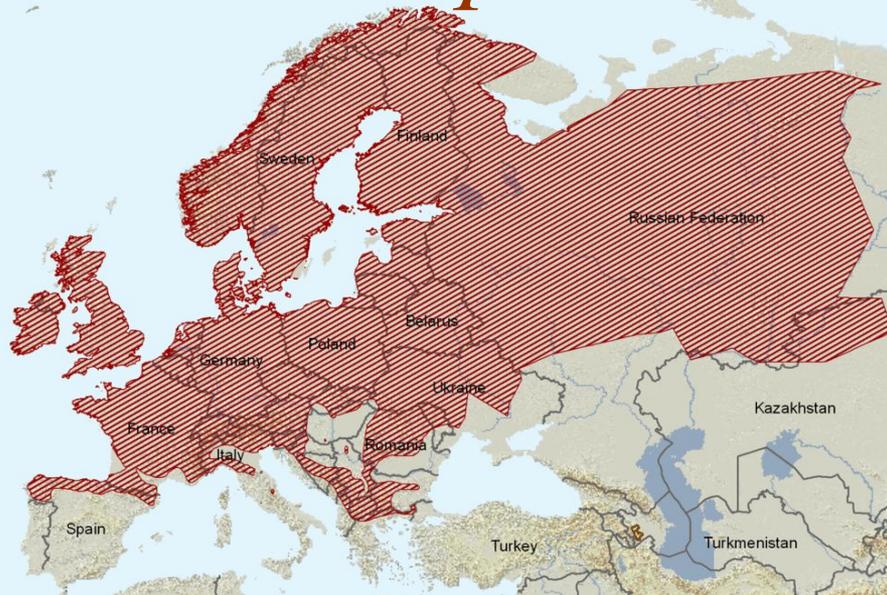
- Первый этап: многократное возникновение доминантных, полудоминантных и кодоминантных мутаций в разных точках популяций, занимающих ареал вида и их закрепление.
- Второй этап: формирование адаптивного сбалансированного генетического полиморфизма.
- Третий этап: интенсивное вытеснение мутантными - немутантных особей, и появление нового экотипа.
- При изоляции экотипа от прочих популяций вида, мы будем иметь дело с постепенным образованием новой разновидности, которая, изменяясь далее, может стать новым видом.

Генетический полиморфизм природных популяций — универсальное явление, составляющее основу генетической пластичности вида (Гершензон, 1983).

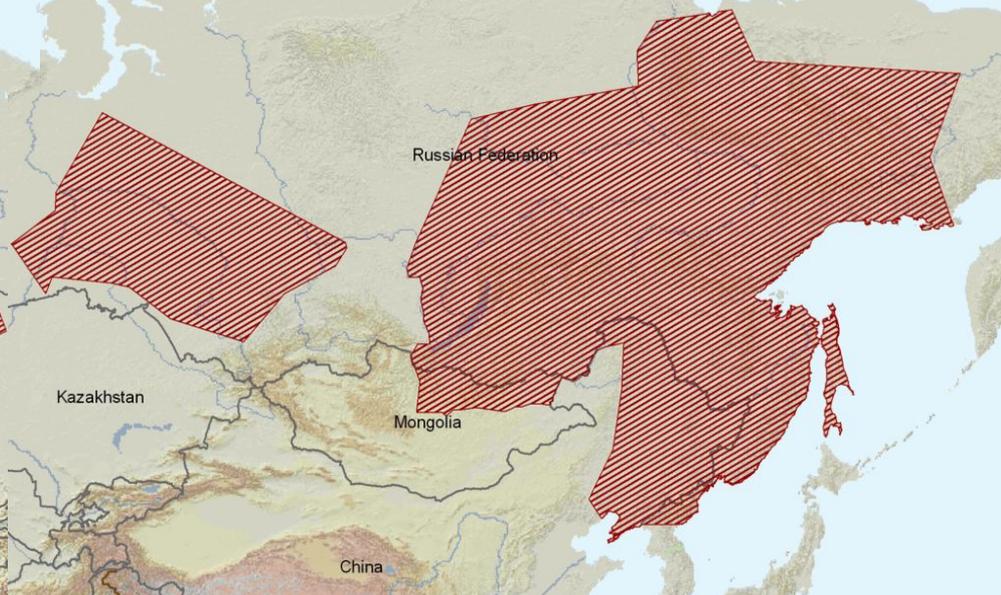




# *R. temporaria*



# *R. amurensis*



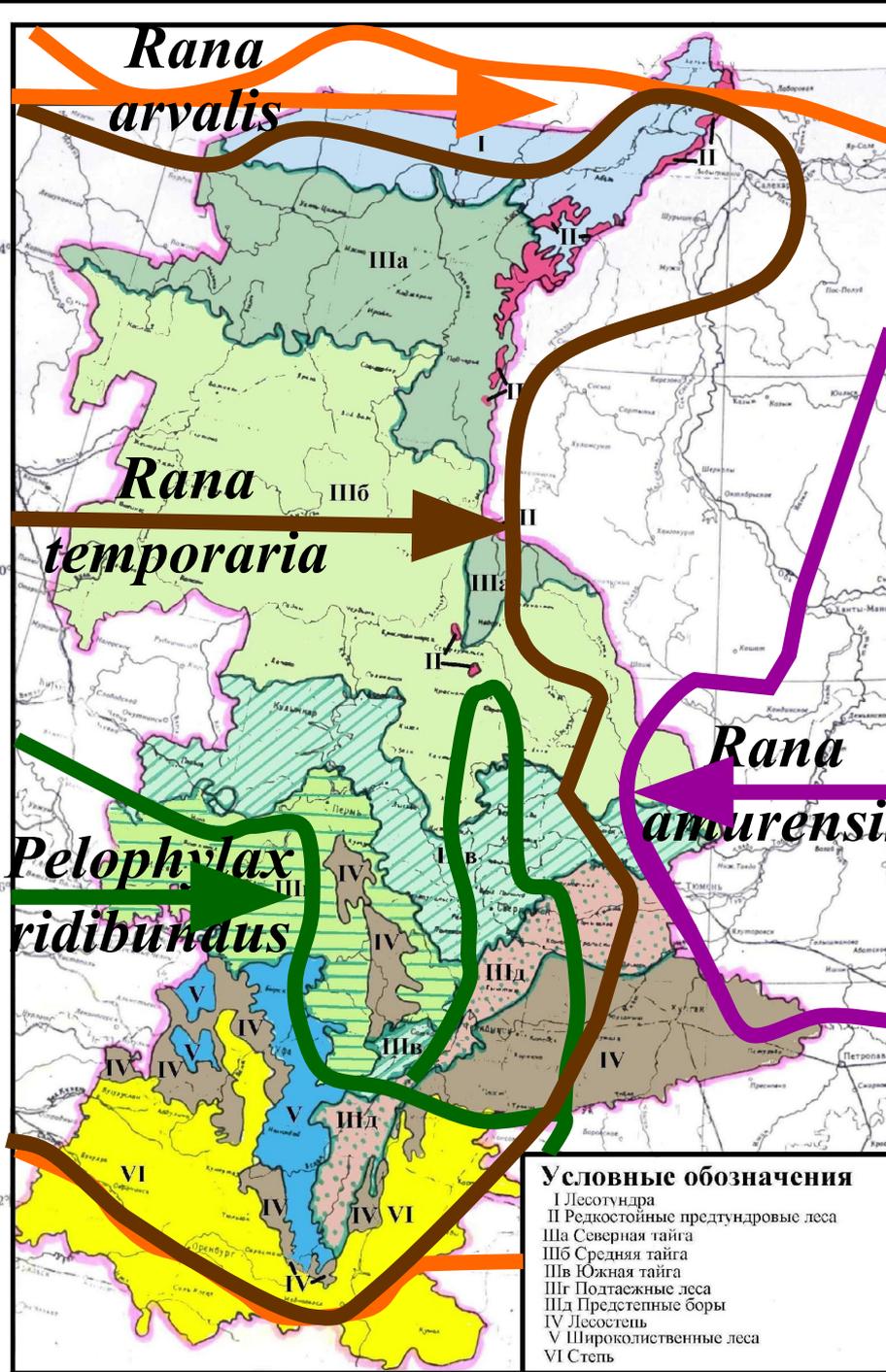
# *P. ridibundus*



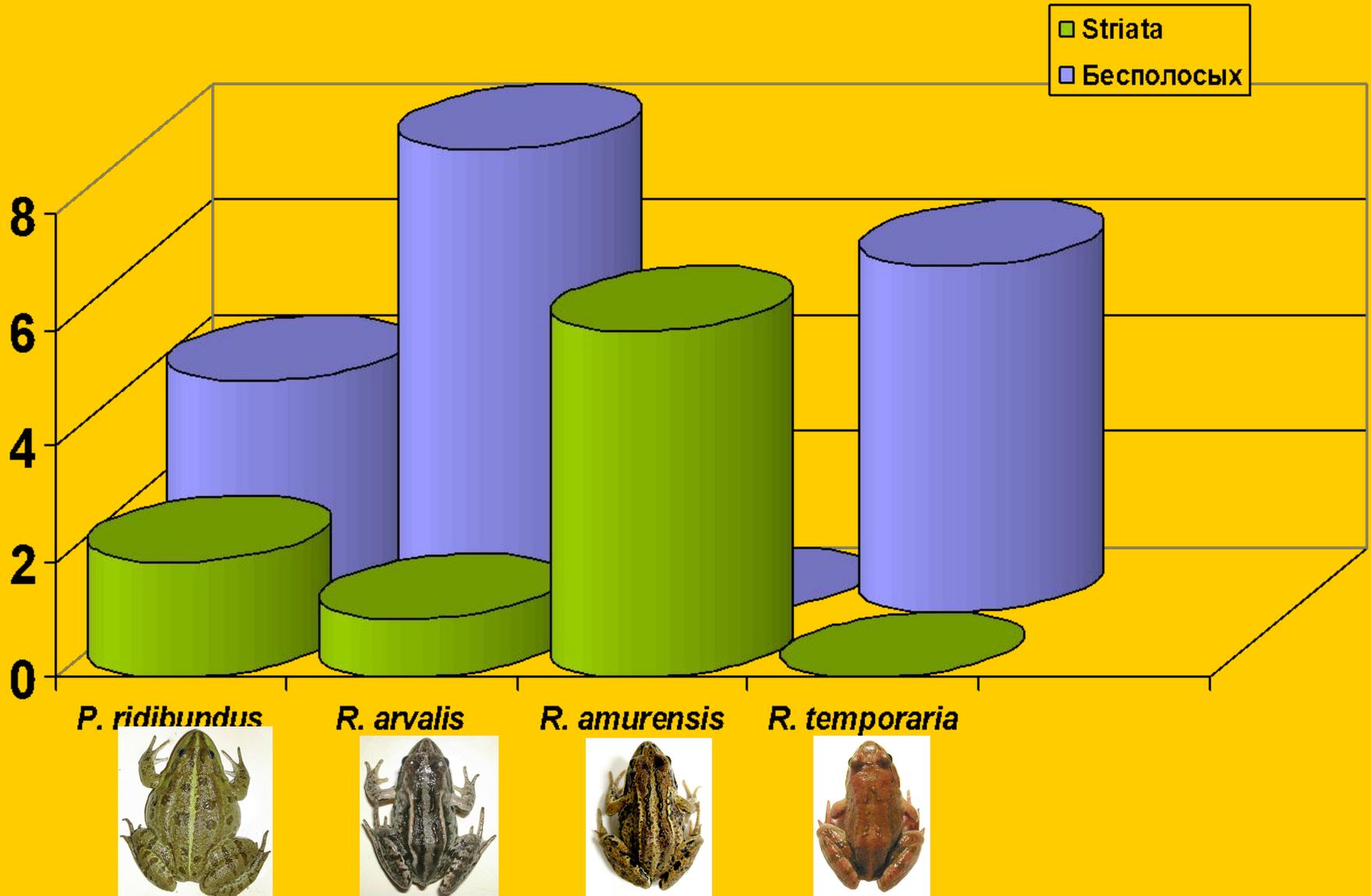
# *R. arvalis*



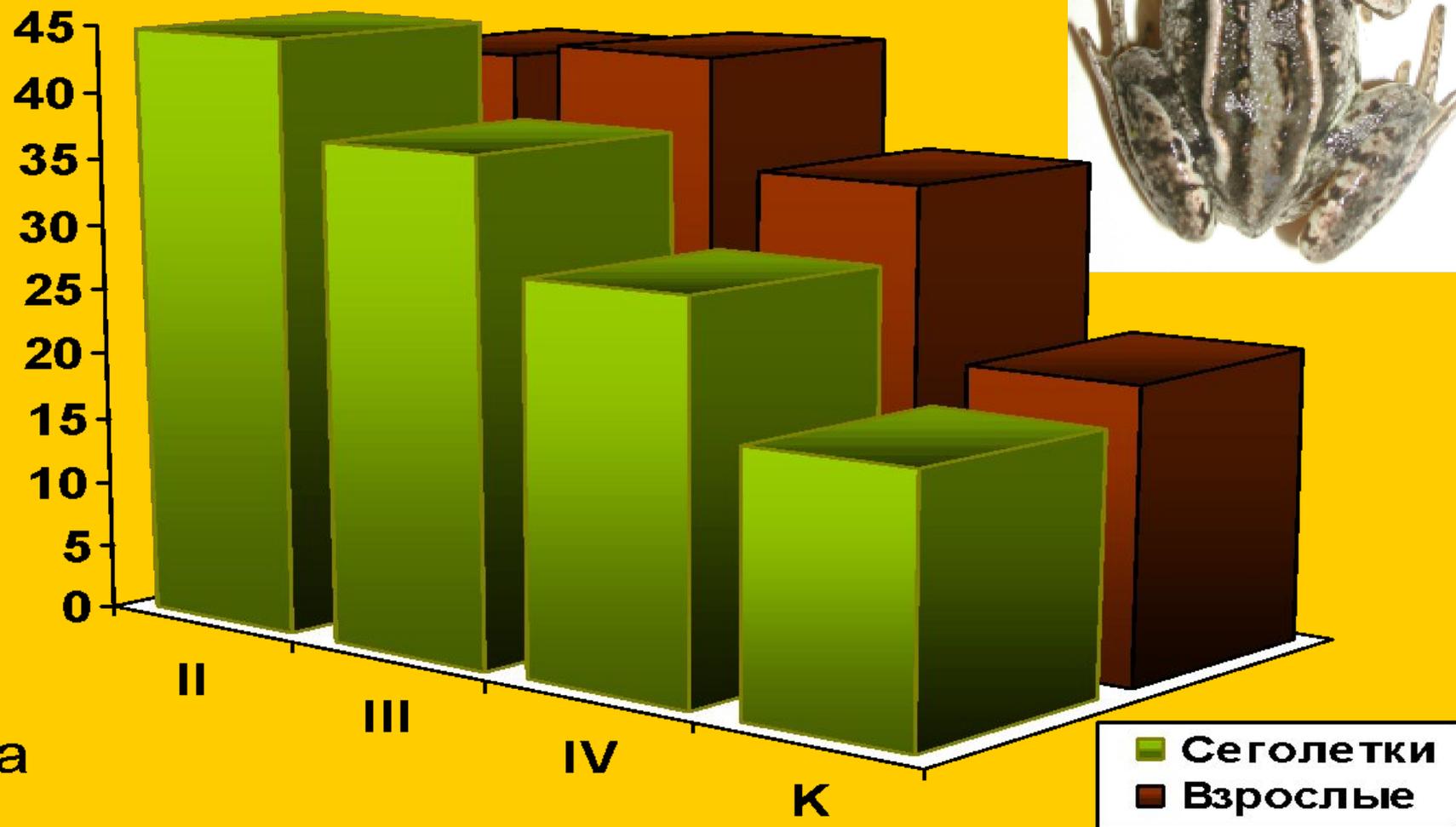




# Количество выделяемых морф



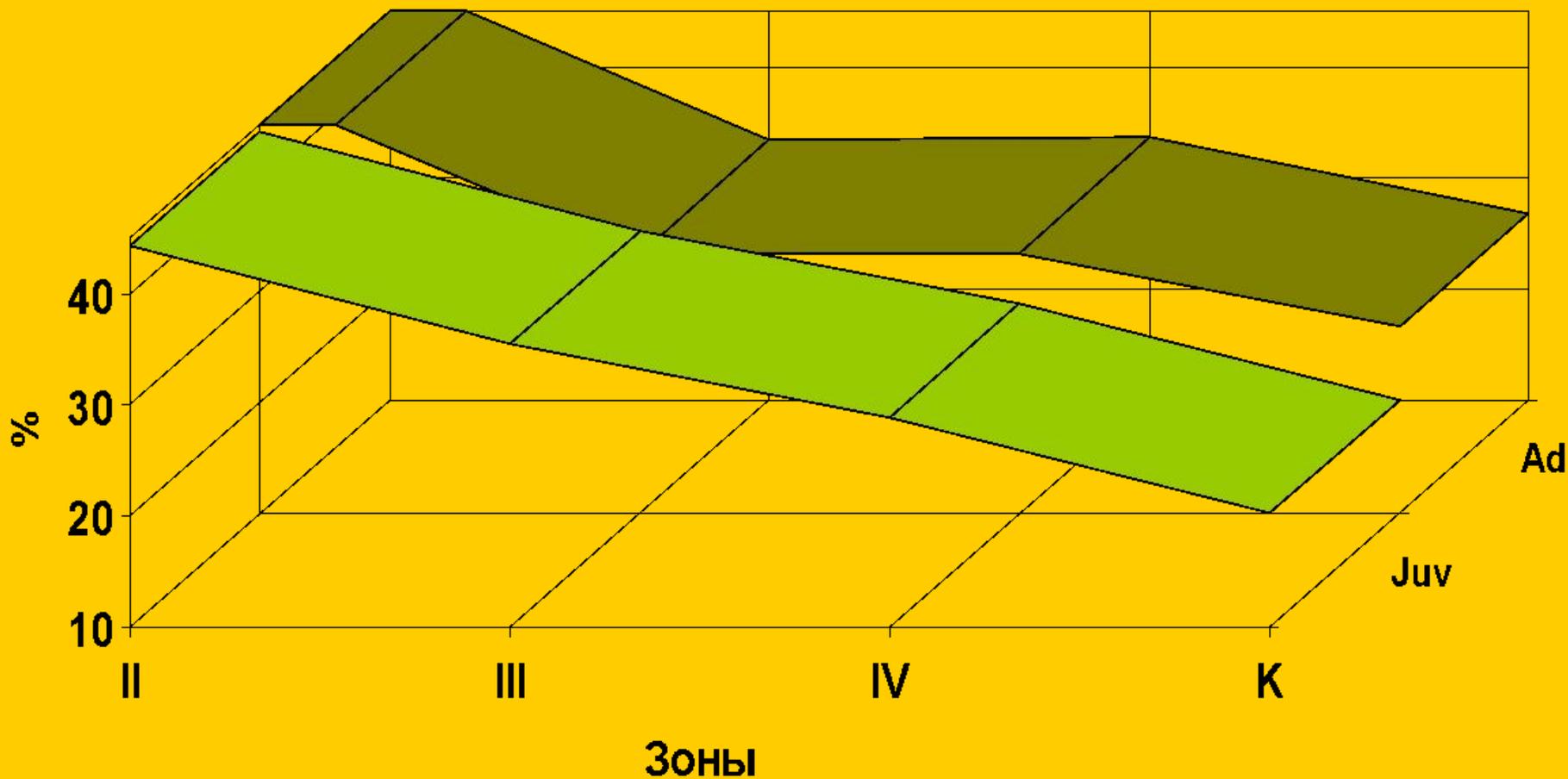
# Встречаемость морфы striata у *R. arvalis*



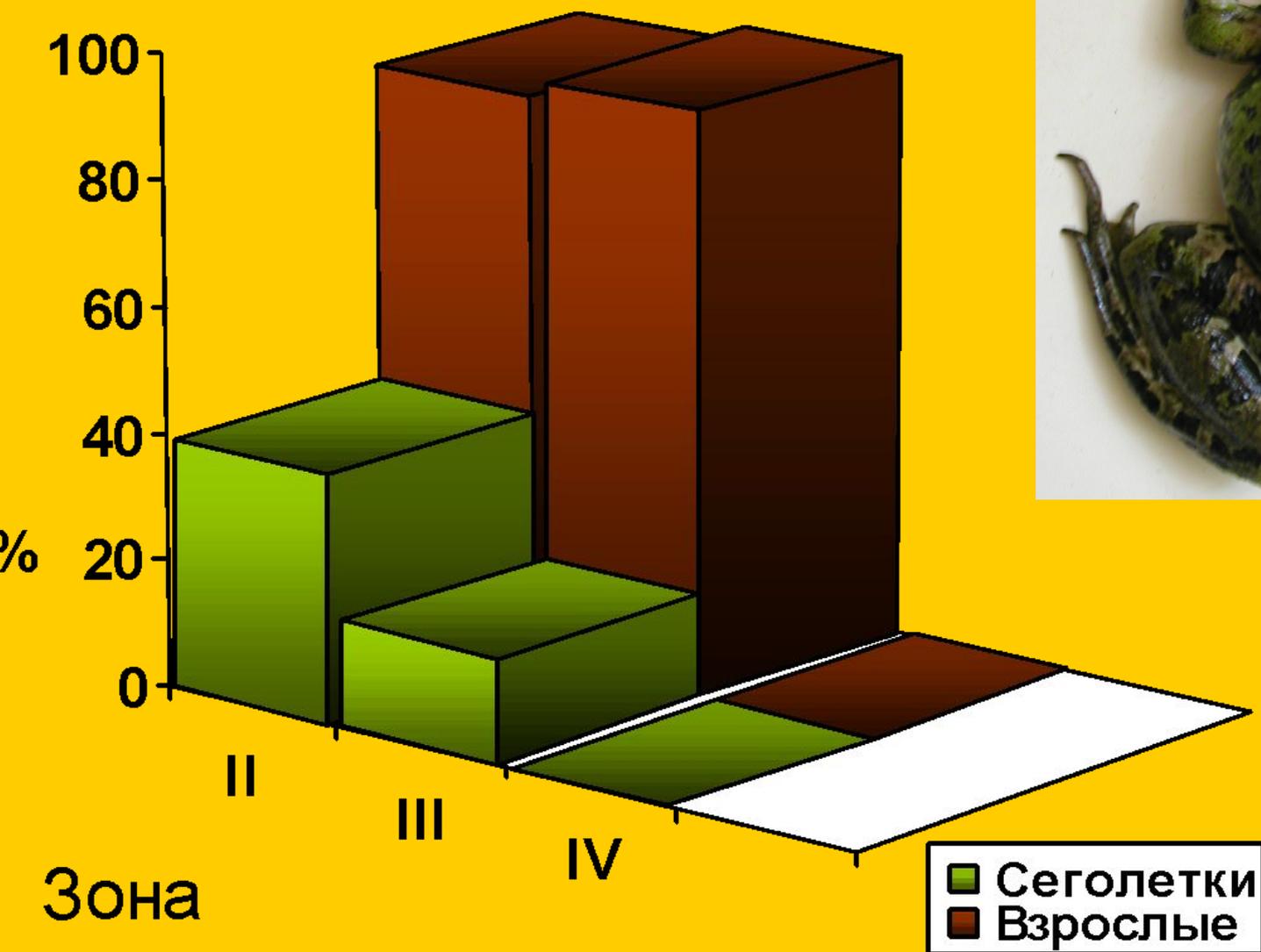
Зона

■ Сеголетки  
■ Взрослые

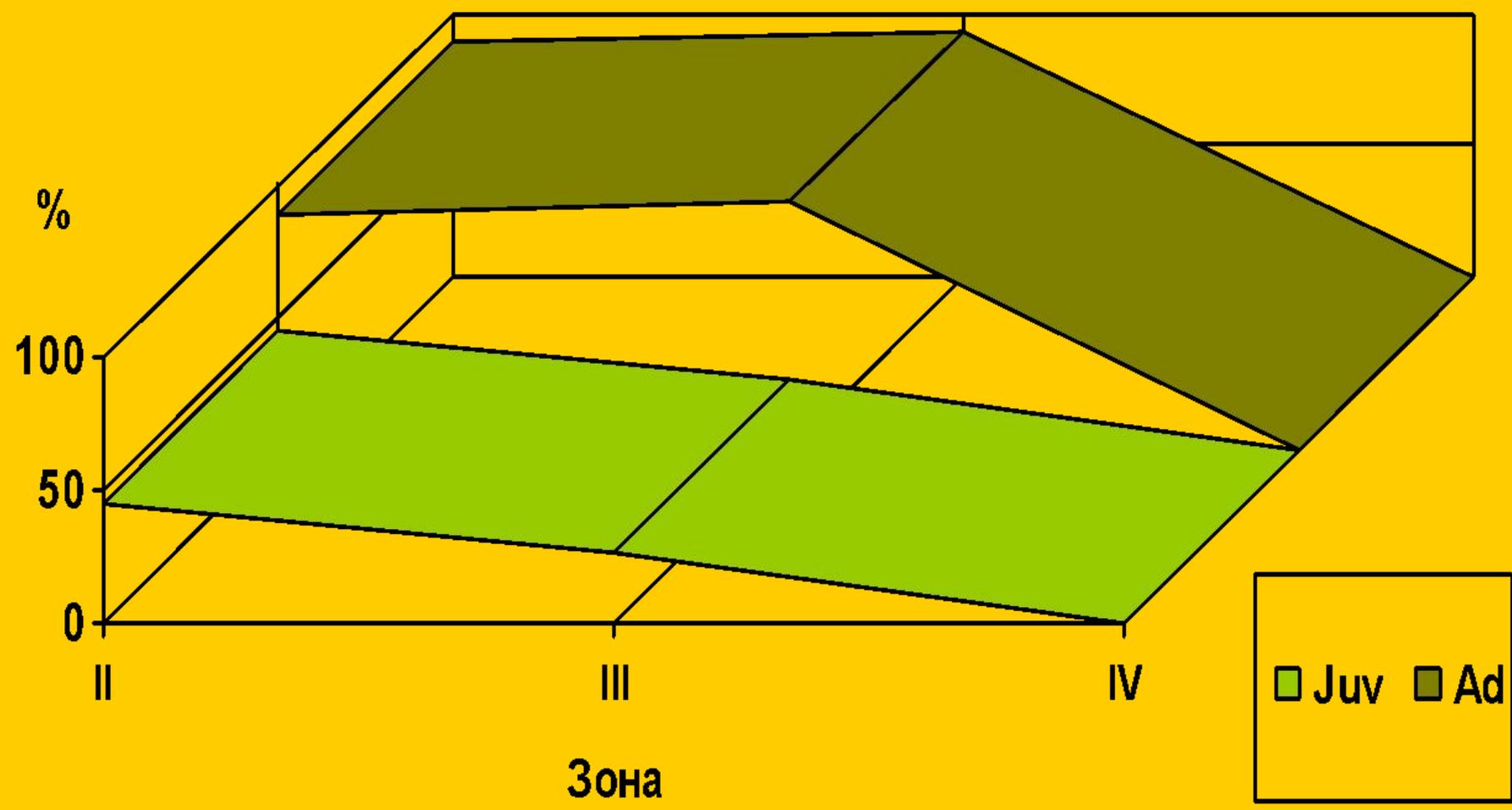
# Возрастные изменения во встречаемости морфы striata у *R. arvalis*



# Встречаемость морфы *striata* у *P. ridibundus*



# Возрастные изменения во встречаемости морфы *striata* у *P.ridibundus*



Средний возраст половозрелых *R.arvalis*

Натриевая проницаемость кожи *R.arvalis*

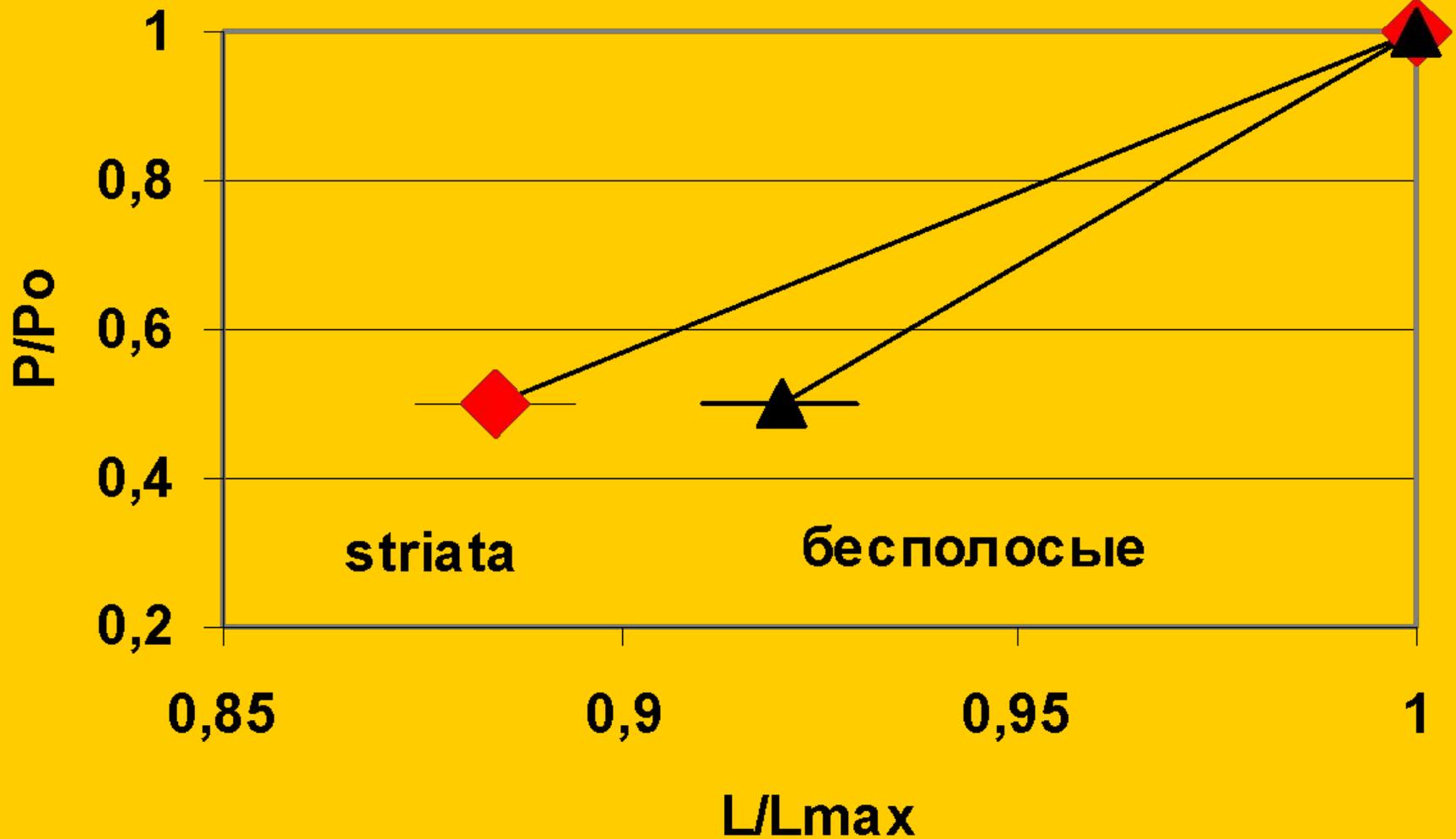
# Уровень $\beta$ -активности у *R.arvalis* с ВУРСа

# ПОРОГ ВОЗБУДИМОСТИ НЕРВНОЙ ТКАНИ (*R.arvalis*)

# КОНСТАНТА АККОМОДАЦИИ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ *R.arvalis*

# Зависимость “длина – сила”

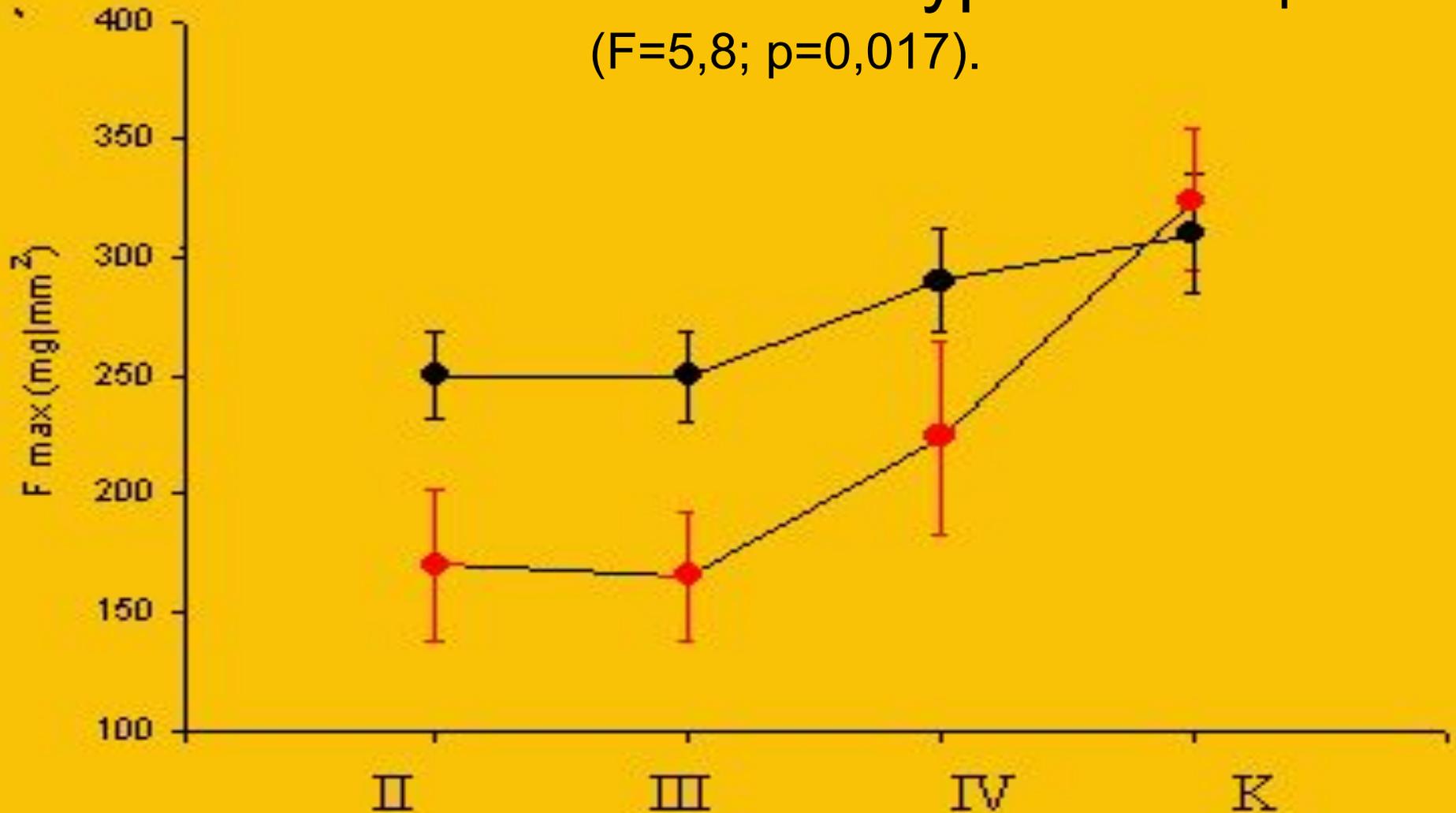
( $F=6,6$ ;  $p=0,01$ )



# Зависимость величины максимального изометрического напряжения миокарда

*R. arvalis* от степени урбанизации

( $F=5,8$ ;  $p=0,017$ ).



# Доля общих нейтрофилов



*P. ridibundus*

(F=5.1, p=0.03)



*R. arvalis*

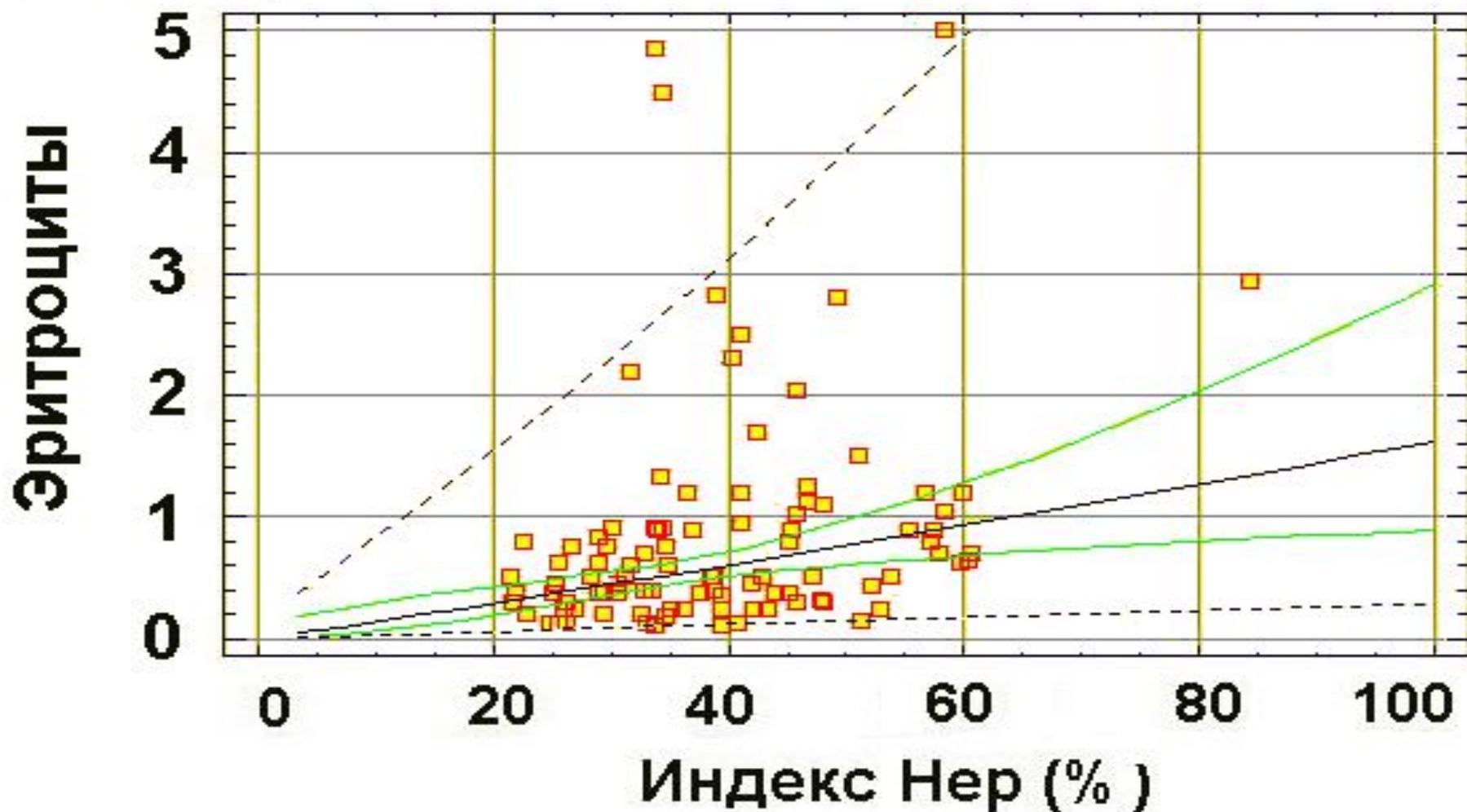
(F=7.995, p=0.005)



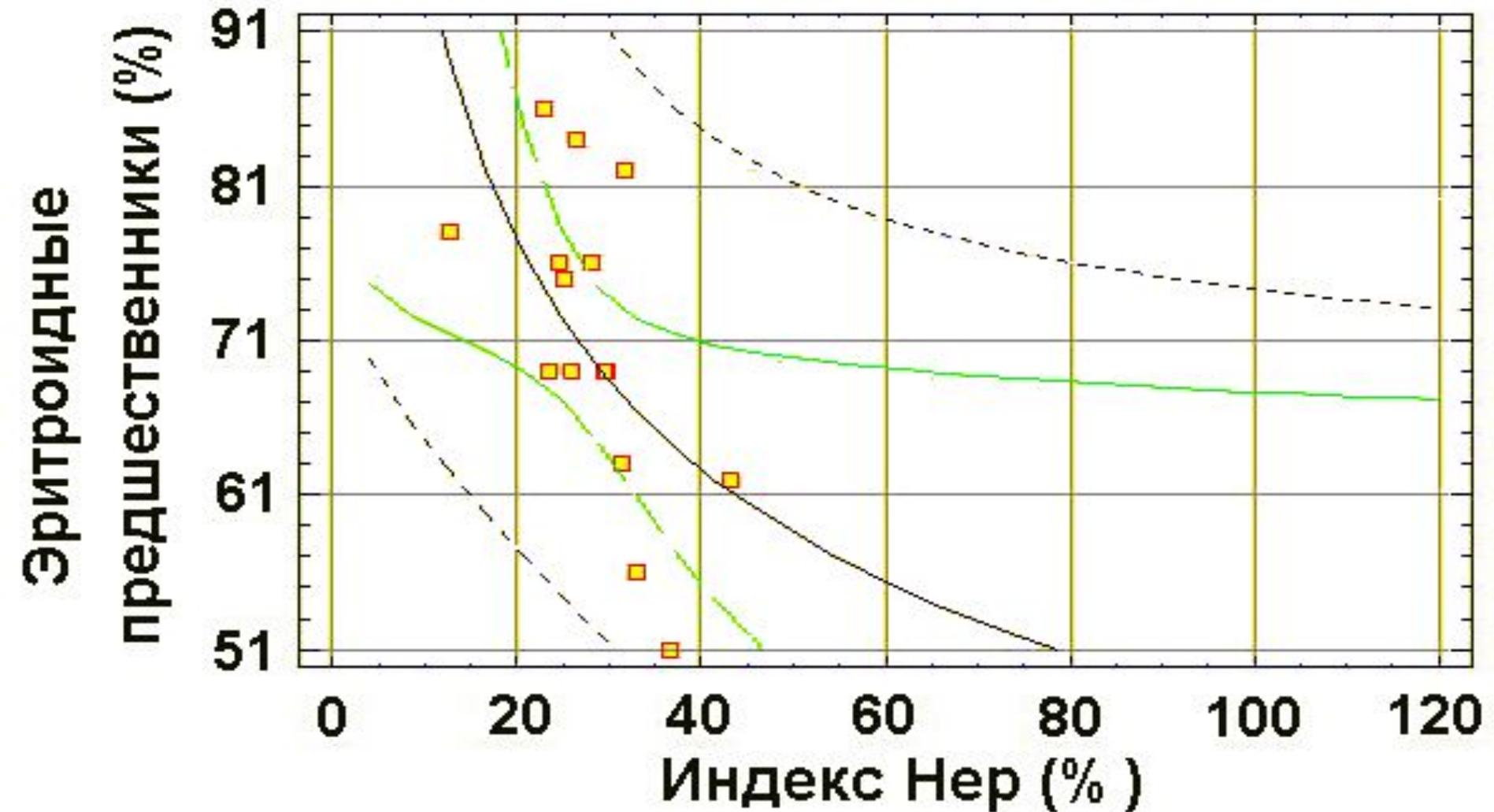
*R. temporaria*

# Связь между количеством эритроцитов и индексом печени у *R. temporaria*

(X 100000)



# Связь между долей эритроидных предшественников и индексом печени у *P. ridibundus*



# Видовые различия бесхвостых амфибий по содержанию общих лимфоцитов (%) у разных морф



# Видовые различия бесхвостых амфибий по содержанию эозинофилов (%) у разных морф



# Видовые различия бесхвостых амфибий по содержанию гранулоцитов (%) у разных морф



# Видовые различия бесхвостых амфибий по содержанию эритроцитов (%) у разных морф



# Видовые различия бесхвостых амфибий по содержанию гемоглобина у разных морф



# Дистанцированность бесхвостых амфибий по изученным параметрам без учета морфы



# Дистанцированность бесхвостых амфибий по изученным параметрам с учетом морфы



- Адаптивный потенциал во многом определяется наследственно обусловленными особенностями физиологии, спецификой структуры полиморфизма видов и популяций.
- Индивидуальная аккомодация и пределы ее изменчивости являются преадаптивной основой популяционной устойчивости к условиям дестабилизированной среды.
- В условиях современных экосистем, доминантные мутации могут способствовать быстрому адаптивному успеху их носителей.
- Внутривидовое разнообразие, выражающееся в популяционном полиморфизме - условие повышения гомеостатичности видов - устойчивости в меняющихся условиях среды.

Широкое распространение генетических механизмов, которые обуславливают и поддерживают полиморфизм, непосредственно определяется отбором и само по себе представляет компонент адаптированности.

Таким образом, правильно, видимо, говорить об “адаптивном полиморфизме”

(Э.Майр, 1974).

полиморфизм популяций - это универсальная стратегия, обеспечивающая сохранение целостности вида на основе постоянного взаимодействия наследственной изменчивости, случайного дрейфа генов и естественного отбора в нормально флуктуирующей среде.

- Адаптация:
  - 1) нейтральное изменение генотипа,
  - 2) приспособления живых систем к изменениям среды,
  - 3) процесс эволюции.
- Эпистаз:
  - 1) отсутствие взаимодействия мутаций,
  - 2) градуированное проявление мутаций,
  - 3) подавление выраженности мутаций.
- Преадаптация:
  - 1) исходно бесполезные особенности,
  - 2) существование дискретных форм,
  - 3) использование ранее существовавшего признака в других целях.