

Національна академія наук України  
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена  
Освітня програма для аспірантів

# **ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ**

І. І. Дзевєрін

## **Лекція 4**

### **Процес адаптації: загальна теорія**

# Аналогія між процесом адаптації та юстируванням (Р.Фішер)

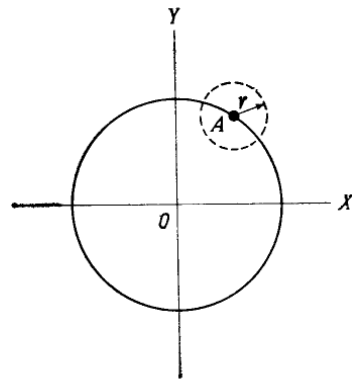
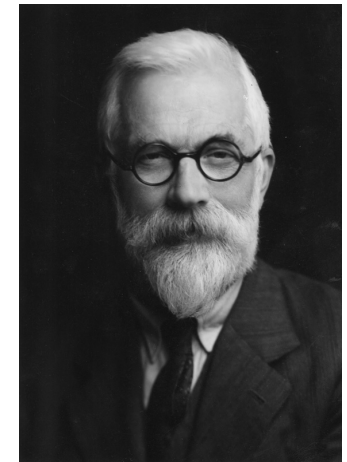


Рис. 6.4. Иллюстрация модели адаптивного процесса Фишера в двумерном пространстве.

Кимура, 1985



<http://www.mrtysonstats.com/>

Orn, 2000. Ціна складності.

Зі збільшенням складності зменшується:

- Імовірність фіксації
- Приріст пристосованості
- Імовірність випадкової мутації бути корисною

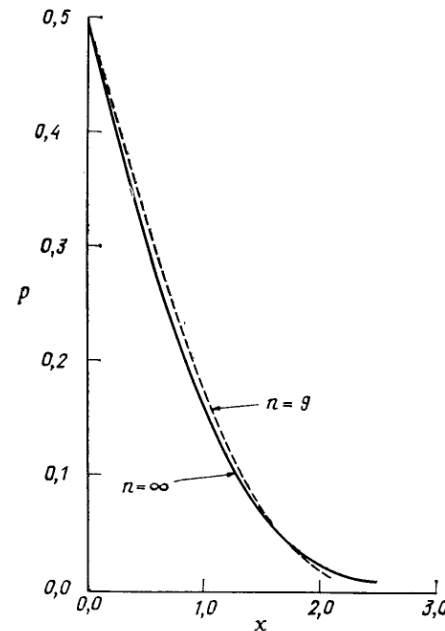
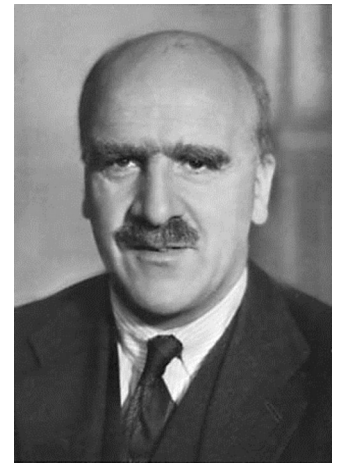


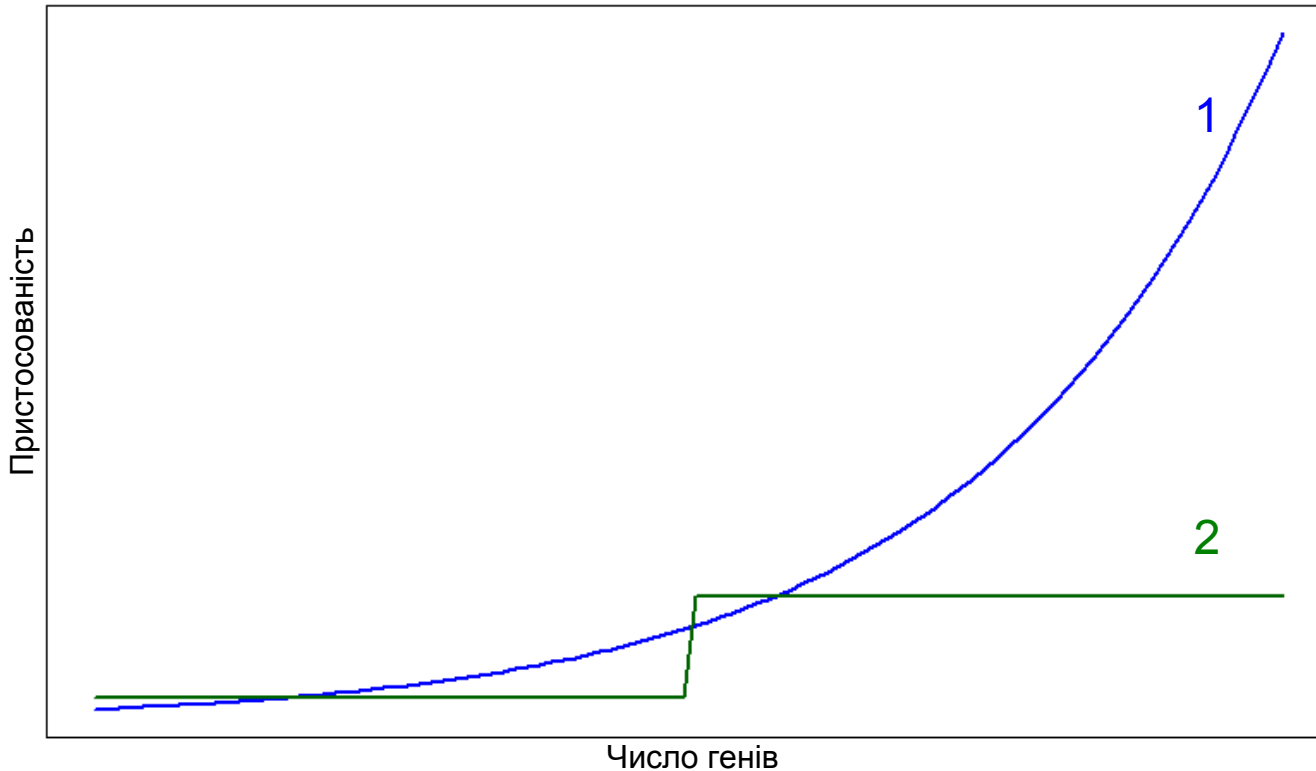
Рис. 6.5. Зависимость между вероятностью повышения адаптивности  $p$  (ордината) и величиной изменения  $x$  (абсцисса). Здесь  $x = r\sqrt{n/d}$ , а  $n$  — размерность пространства.

Кимура, 1985

# Дилема Холдейна

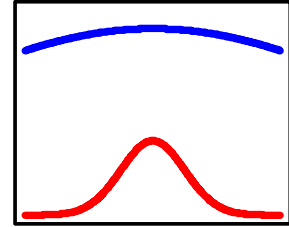


<http://www.philon.net/quotes/>



- 1 – мультиплікативна пристаєованість (Haldane, 1957; Кимура, 1985)
- 2 – пороговий добір (Maynard Smith, 1968)

# Тривалий добір



- Експерименти (опис - Фолконер, 1985):
  - Поступова фіксація всіх алелів;  $\sigma_A^2$  зменшується;  $R \rightarrow 0$
  - Зазвичай добір зсуває популяцію на 8-14  $\sigma_A$  (4-10  $\sigma_P$ ) в обох напрямках; популяція досягає межі зміни за 20-30 поколінь
  - Нові мутації можуть збільшувати  $\sigma_A^2$  за тривалого добору межі зміни не існує
  - Більший розмір популяції та більша інтенсивність добору спільно забезпечують більшу відповідь на добір.
- У природі:
  - Gingerich, 1993-2009: Звичайний зсув протягом покоління  $0.1 \cdot \sigma_P$
  - Hunt, 2006; Estes, Arnold, 2007:  $\omega^2 \approx 3$   $|\bar{Z}_0 - \theta| < 6 \sigma_E$

# Класичні приклади дії добору

- Криптичне забарвлення
- Мімезія (криптична форма тіла)
- Апосематичне (застережне) та загрозливе забарвлення
- Мімікрія
  - Мюллерівська мімікрія
  - Бейтсівська мімікрія
- Прямі спостереження дії добору за зміни умов середовища



<https://www.flickr.com/photos/75668720@N05/6949043789>

# Криптичне забарвлення



<http://www.turtlehurtled.com/bet-you-cant-find-animals-on-this-pictures/>

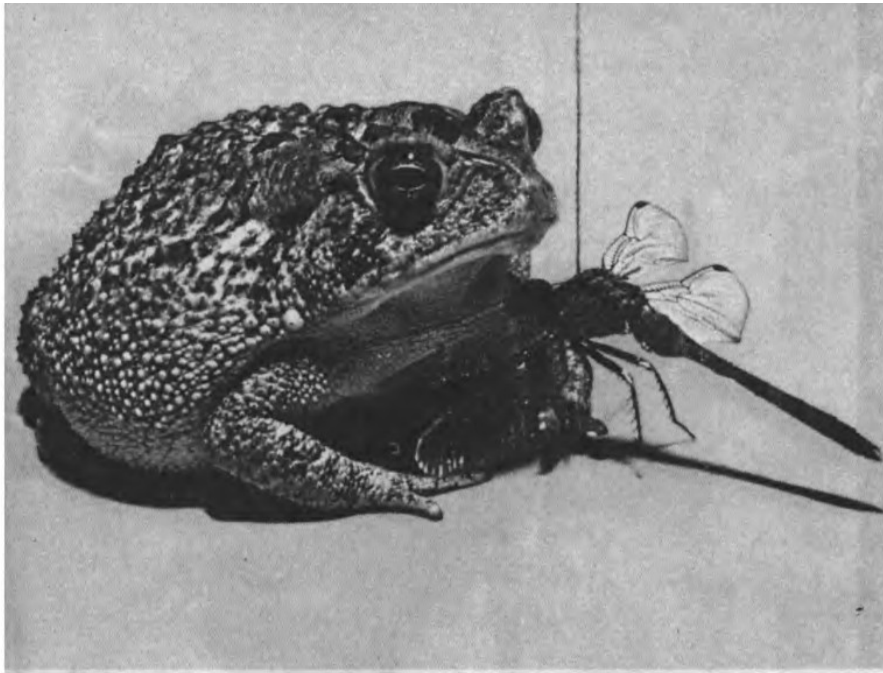
# Криптичне забарвлення



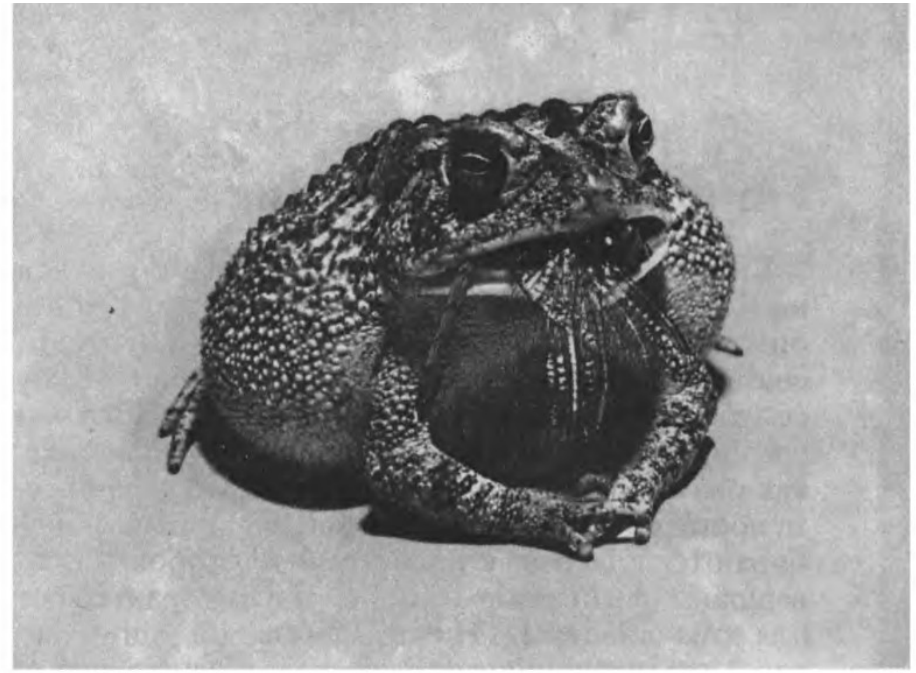
<http://www.turtlehurtled.com/bet-you-cant-find-animals-on-this-pictures/>

# Застереженне забарвлення

## Експеримент Л. та Д. Брауерів



**1** *В начале опыта перед глазами голодной жабы раскачивается на ниточке вполне съедобная стрекоза. Жабы ловят только движущихся насекомых.*



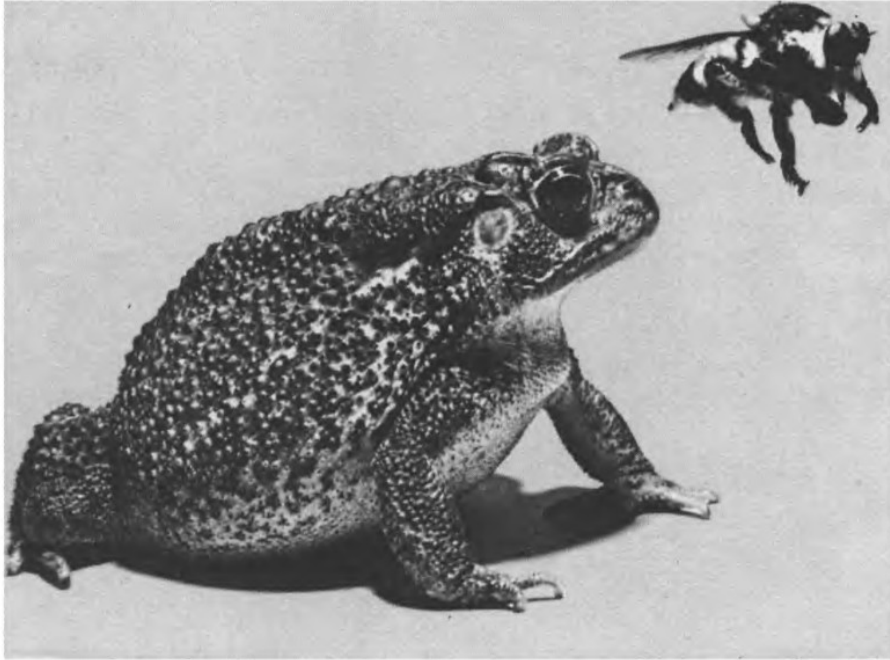
**2** *Жаба жадно хватает приманку; изо рта торчат только брюшко и крылья жертвы.*

Тинберген, 1978



# Застережене забарвлення

## Експеримент Л. та Д. Брауерів



**3** *Затем жабе предлагается муха-ктырь, обладающая внешним сходством со шмелем, но не способная жалить.*

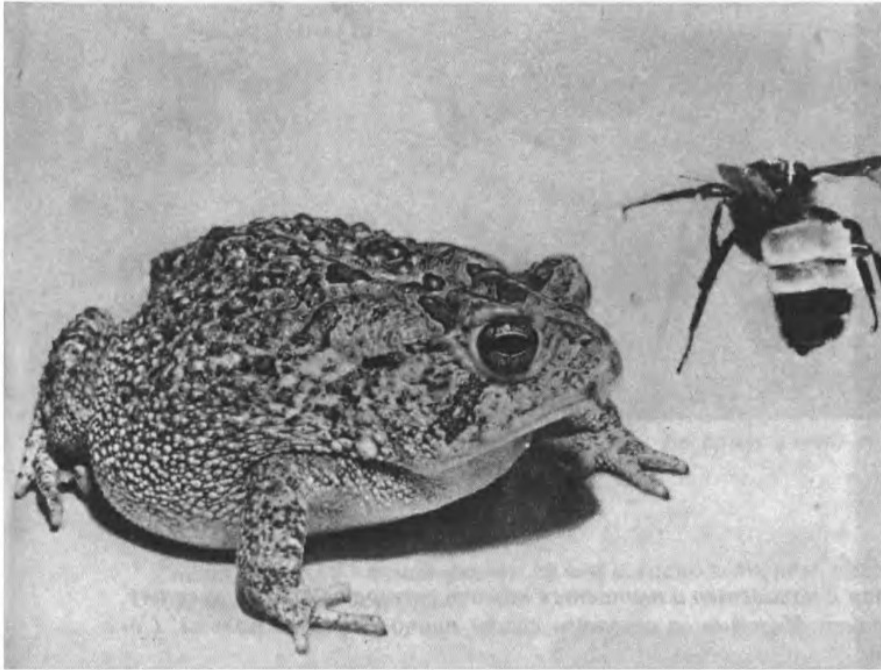


**4** *Жаба, которая никогда не имели дела со шмелем, пожирает муху так же охотно, как стрекозу.*

Тинберген, 1978

# Застережене забарвлення

## Експеримент Л. та Д. Брауерів



**5** *Тепер перед жабой раскачивается шмель. Как и предыдущие приманки, он не способен улететь, но может жас.ить.*

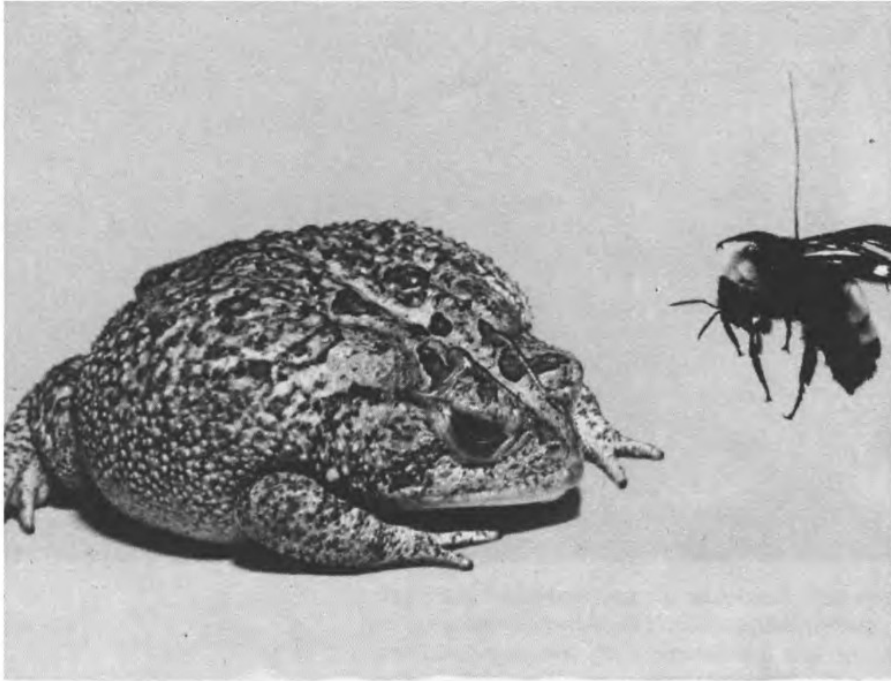


**6** *Так и случилось! Жабa кидается на приманку, но получает яростный укол в язык и выплевывает шмеля.*

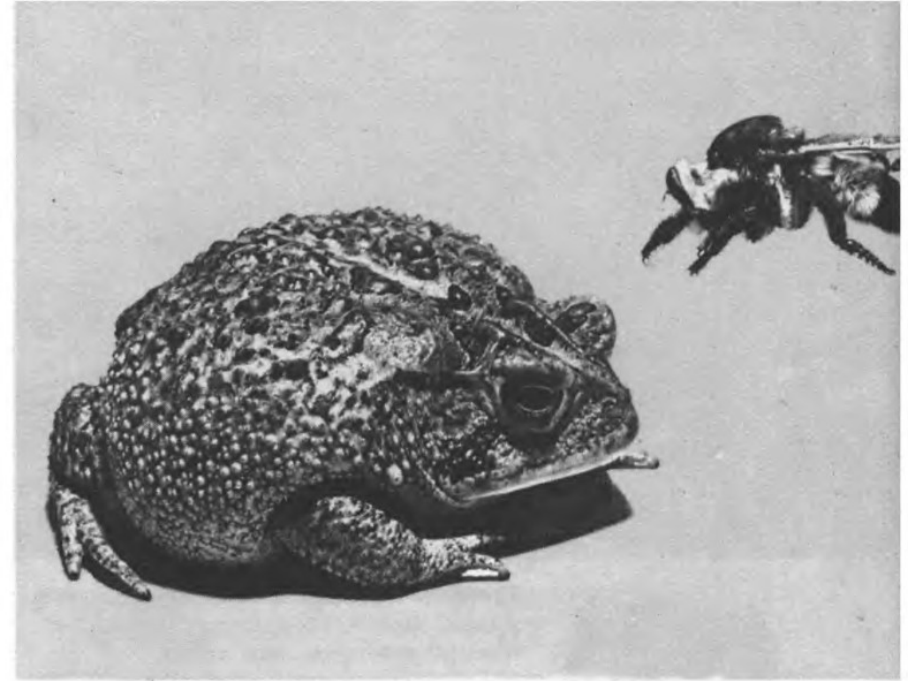
Тинберген, 1978

# Застережне забарвлення

## Експеримент Л. та Д. Брауерів



**7** *Когда жабе преподносят следующего шмеля, она не бросается на него, а пригибает голову к земле, хорошо помня полученный урок.*

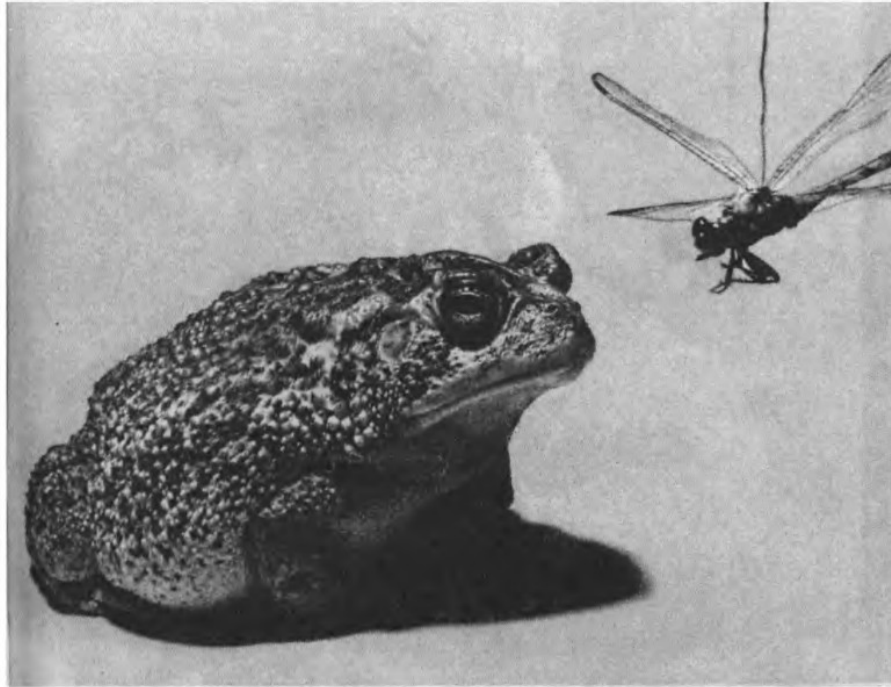


**8** *Теперь земноводному предлагают муху-ктыря. Жаба отказывается от мухи, принимая ее за шмеля; предостерегающая окраска мухи действует вполне эффективно.*

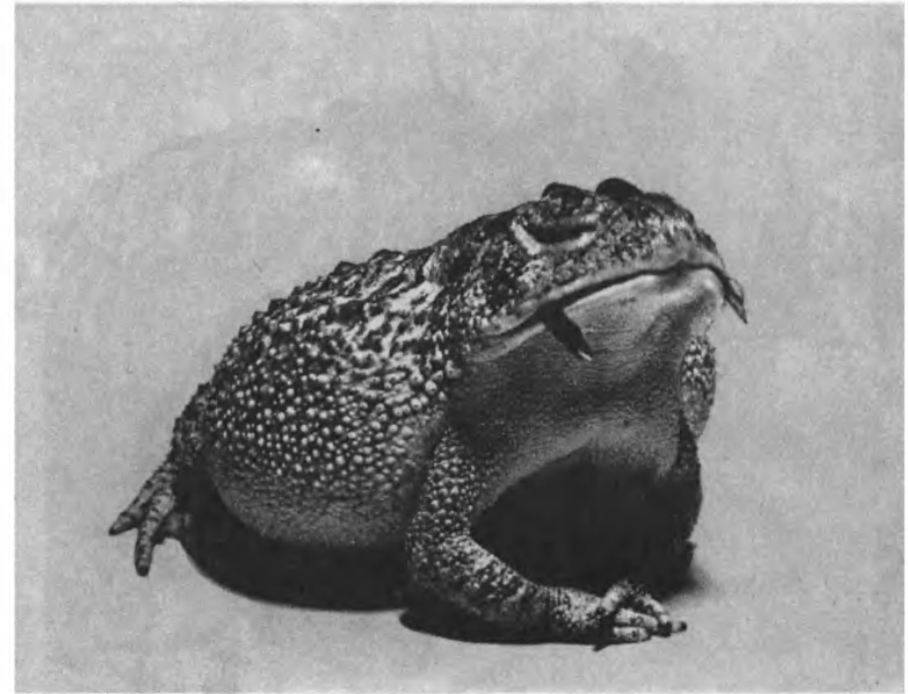
Тинберген, 1978

# Застереженне забарвлення

## Експеримент Л. та Д. Брауерів



**9** *Чтобы доказать, что жаба отвергает эти приманки не потому, что она стала остерегаться всего или просто насытилась, животному предлагают стрекозу.*



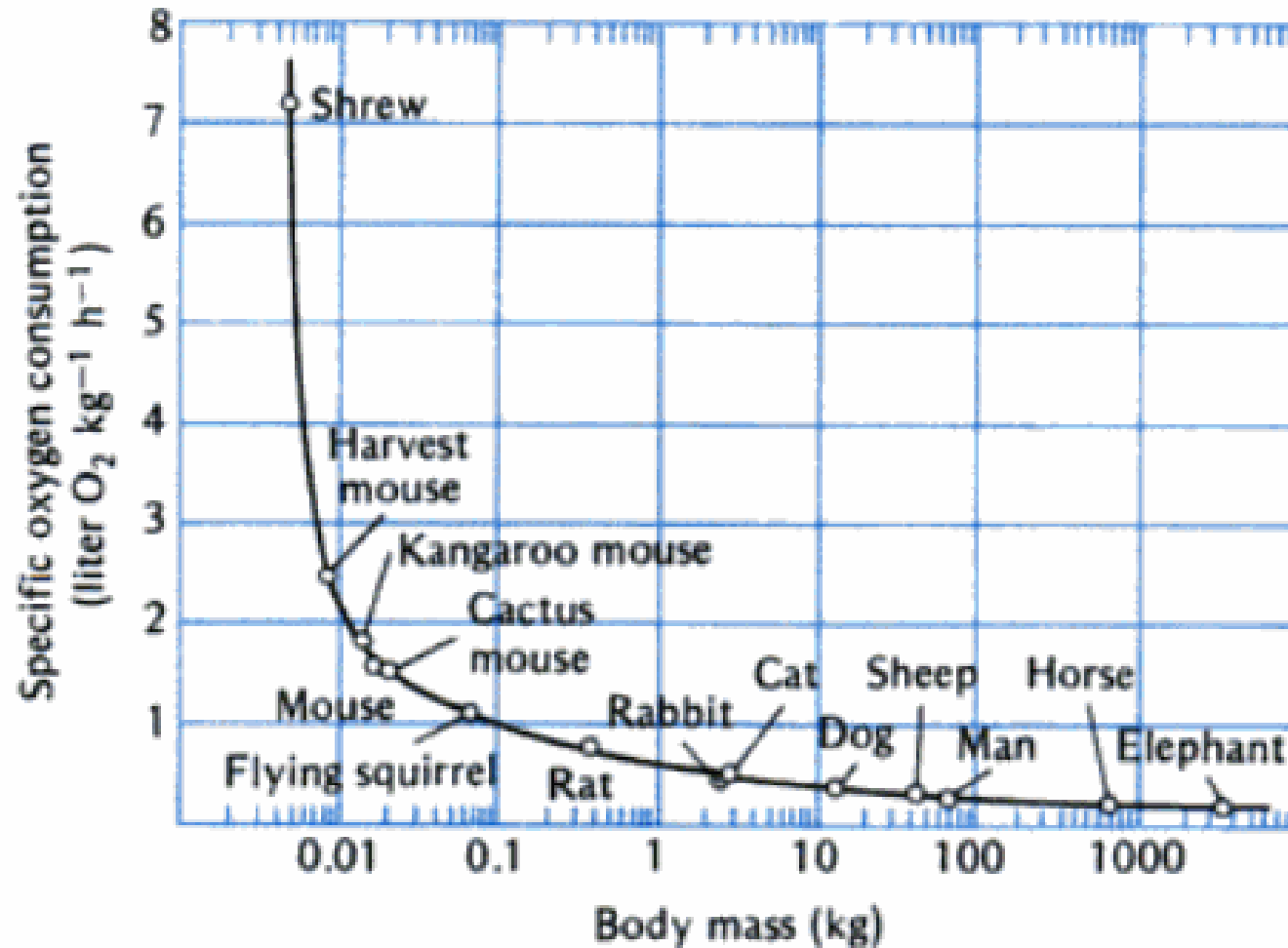
**10** *Жаба хватается стрекозу так же охотно, как и в начале опыта. И так, она еще голодна, но научилась отличать съедобную пищу от несъедобной.*

Тинберген, 1978

# Індустріальний меланізм



# Співвідношення між інтенсивністю метаболізму та масою тіла як приклад адаптації



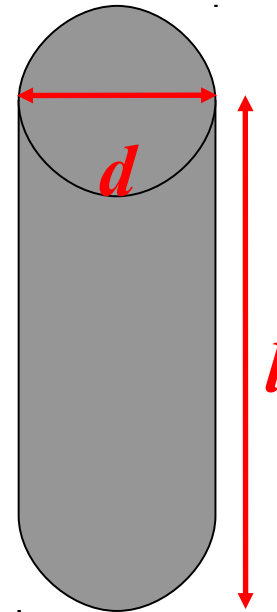
Schmidt-Nielsen, 1997

# Рівняння Клайбера як приклад менш очевидної адаптації

$$P_{met} \sim M^{3/4}$$

Модель Мак-Магона:

- $l^3 \sim d^2$
- $M \sim ld^2$
- $M \sim l^4$
- $M \sim d^{8/3}$
- $P_{met} \sim d^2 \sim (M^{3/8})^2$
- $P_{met} \sim M^{3/4}$



McMahon, 1975

Шмидт-Нильсен, 1987

Адаптація = Функція

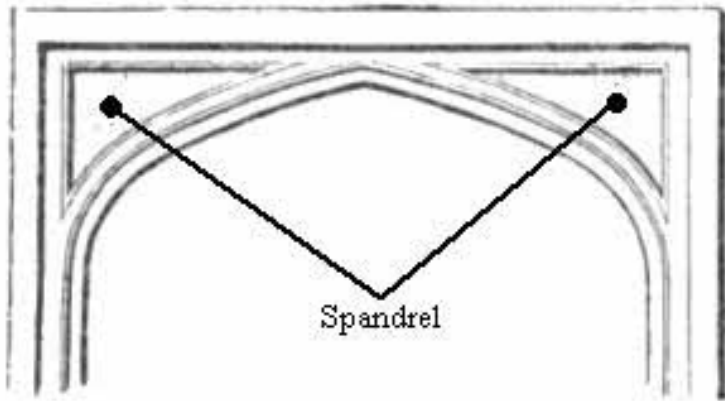
# Проблеми, пов'язані з основними методами дослідження адаптації

за: Кейлоу, 1986

- Апостеріорний (порівняльний) підхід. Деякі його обмеження:
  - Не завжди можна визначити, чи є відмінності генотипними або фенотипними;
  - Кореляція не завжди свідчить про причинно-наслідкові зв'язки;
  - Не всі відмінності адаптивні;
  - Навіть якщо ознаки адаптивні й створені доборою, відмінності між ними не обов'язково мають селективну природу.
- Априорний (передбачувальний) підхід на основі оптимізаційних моделей. Обмеження пов'язані з формулюванням початкових припущень.



# Критика адапційного підходу



*Proc. R. Soc. Lond. B* 205, 581–598 (1979)

*Printed in Great Britain*



## The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme

BY S. J. GOULD AND R. C. LEWONTIN

*Museum of Comparative Zoology, Harvard University,  
Cambridge, Massachusetts 02138, U.S.A.*

An adaptationist programme has dominated evolutionary thought in England and the United States during the past 40 years. It is based on faith in the power of natural selection as an optimizing agent. It proceeds by breaking an organism into unitary 'traits' and proposing an adaptive story for each considered separately. Trade-offs among competing selective demands exert the only brake upon perfection; non-optimality

# Коадаптація органів та кореляційний добір

Узгодження частин, підтримування цілісності організму не менш важливі для виживання, ніж пристосування до зовнішніх факторів.

- Стабілізуючий добір – добір, спрямований на підтримку середніх значень ознак
- Кореляційний добір – добір, спрямований на збільшення або зменшення кореляції між ознаками ознаками.
- Результатом дії стабілізуючого та кореляційного добору є коадаптація (взаємне узгодження органів та структур) і розвиток систем саморегуляції організму.

$$W = \alpha + \sum_{i=1}^m \beta_i Z_i + \sum_{i=1}^m \frac{1}{2} \gamma_{ii} Z_i^2 + \sum_{i < j}^m \gamma_{ij} Z_i Z_j + \epsilon$$

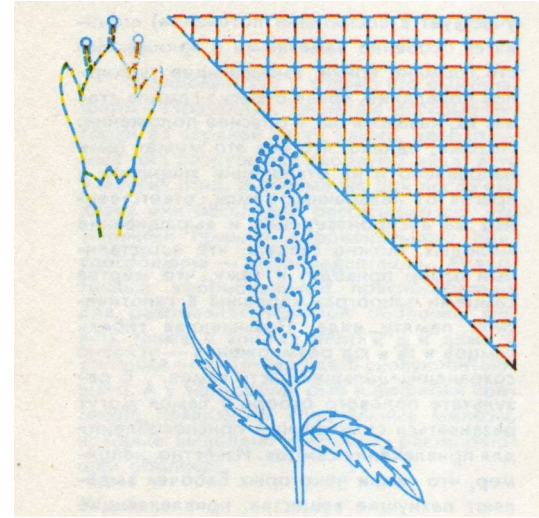


# Кореляційні плеяди в *Linaria* та *Veronica*

## *Veronica longifolia*



Вероника длиннолистая, Википедия



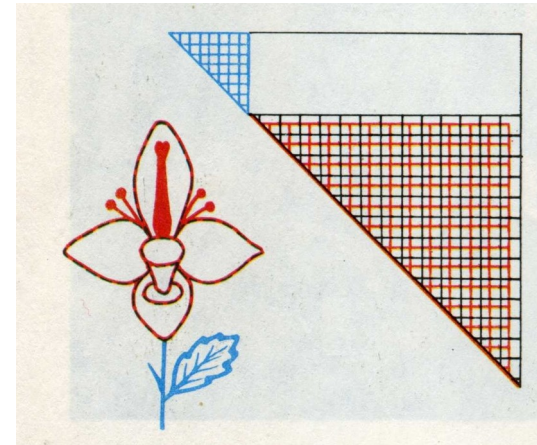
Л. Д. Колосова,  
цит. за:  
Яблоков, Медников, 1987

# Кореляційні плеяди в *Linaria* та *Veronica*

*Veronica teucrium* (syn.: *Veronica krylovii*)



Вероника широколистая, Википедия



Л. Д. Колосова,  
цит. за:  
Яблоков, Медников, 1987

# Кореляційні плеяди в *Linaria* та *Veronica*

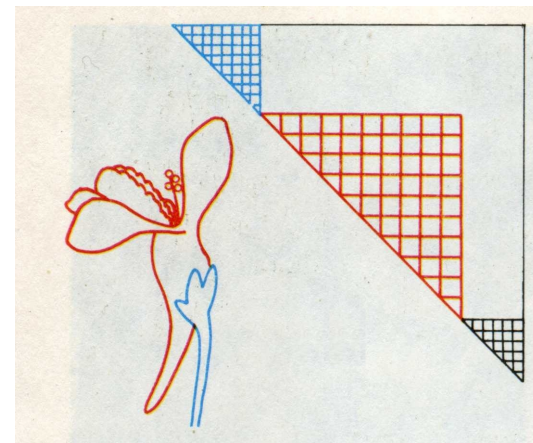
## *Linaria vulgaris*



Льонок, Вікіпедія

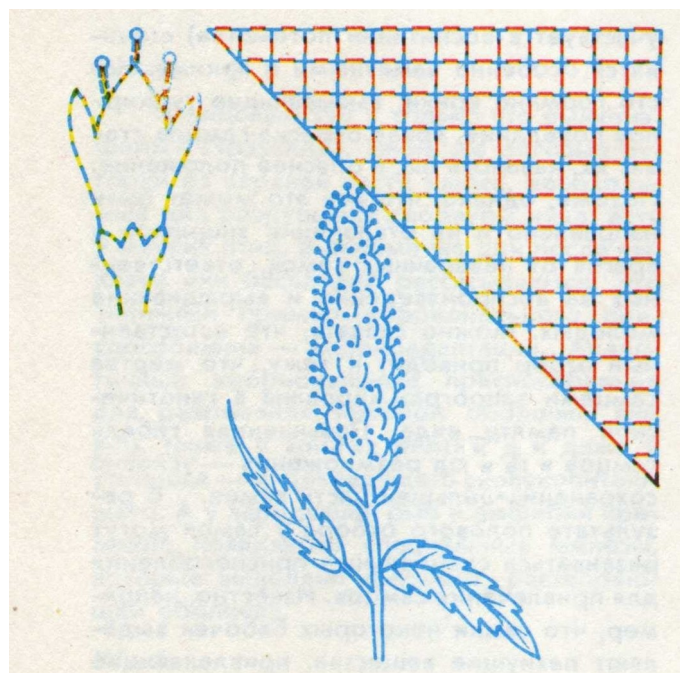
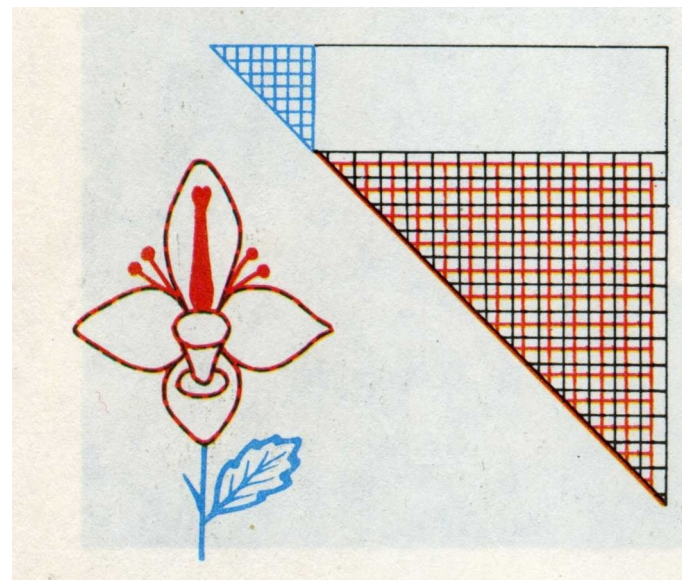
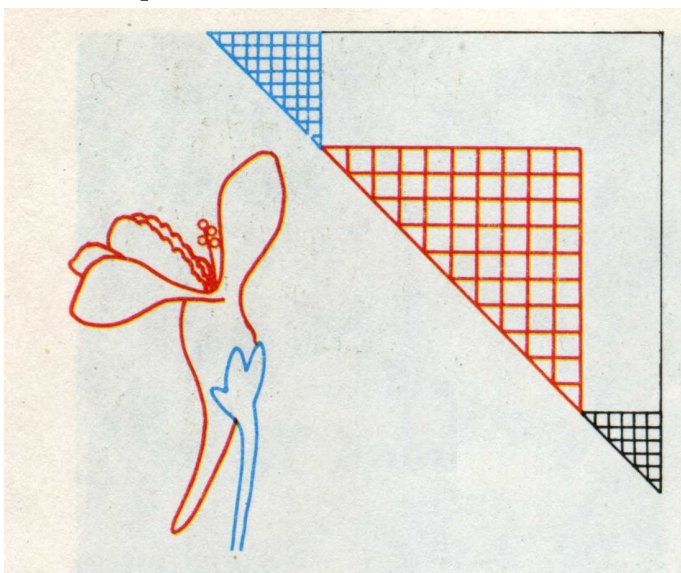


Linaria, Wikipedia



Л. Д. Колосова,  
цит. за:  
Яблоков, Медников, 1987

# Кореляційні плеяди в *Linaria* та *Veronica*



Л. Д. Колосова,  
цит. за:  
Яблоков, Медников, 1987

# Коеволюція організмів

- Взаємне пристосування симбіонтів часто веде до значних еволюційних трансформацій унаслідок “гонки озброєнь” у випадку коеволюції паразита і хазяїна або хижака та жертви; тісної інтеграції організмів у випадку коеволюції мутуалістів; дивергенції та розмежування екологічних ніш у випадку коеволюції конкурентів. Можливе, втім, і уповільнення “гонки озброєнь” (наприклад, перехід до збалансованого паразитизму).
- Через ефекти самоприскорення біотичні відношення більше впливають на еволюцію організмів, ніж абіотичні.
- Сукупність біотичних відношень поступово перебудовується. Це можна розглядати як процес еволюції екосистеми – **філоценогенез**.

# Зміна функцій і філогенетичне перетворення органів (А. Дорн, О. М. Сєверцов)



Сєверцов, Вікіпедія

- Зміна функцій
- Розширення функцій
- Звуження функцій
- Інтенсифікація функцій
- Активізація функцій
- Імобілізація частин
- Поділ функцій
- Фіксація фаз

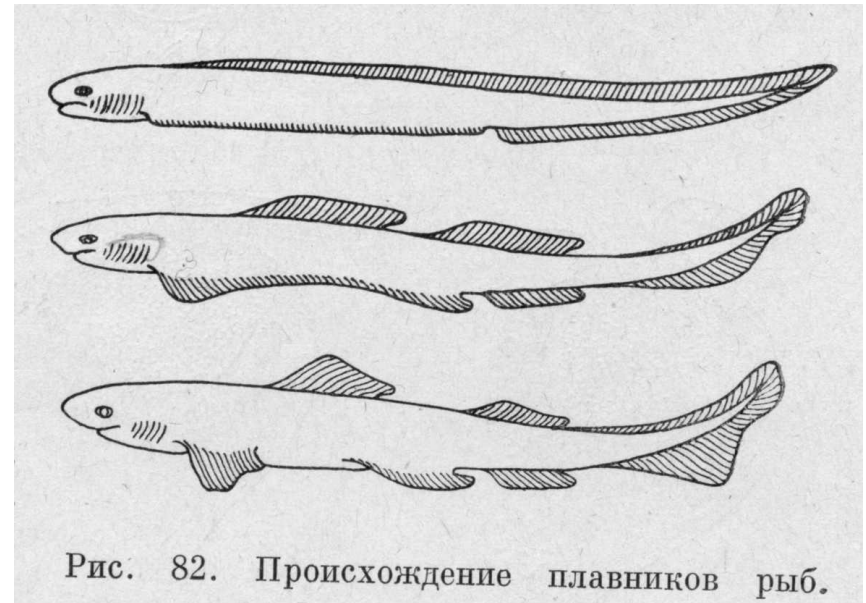
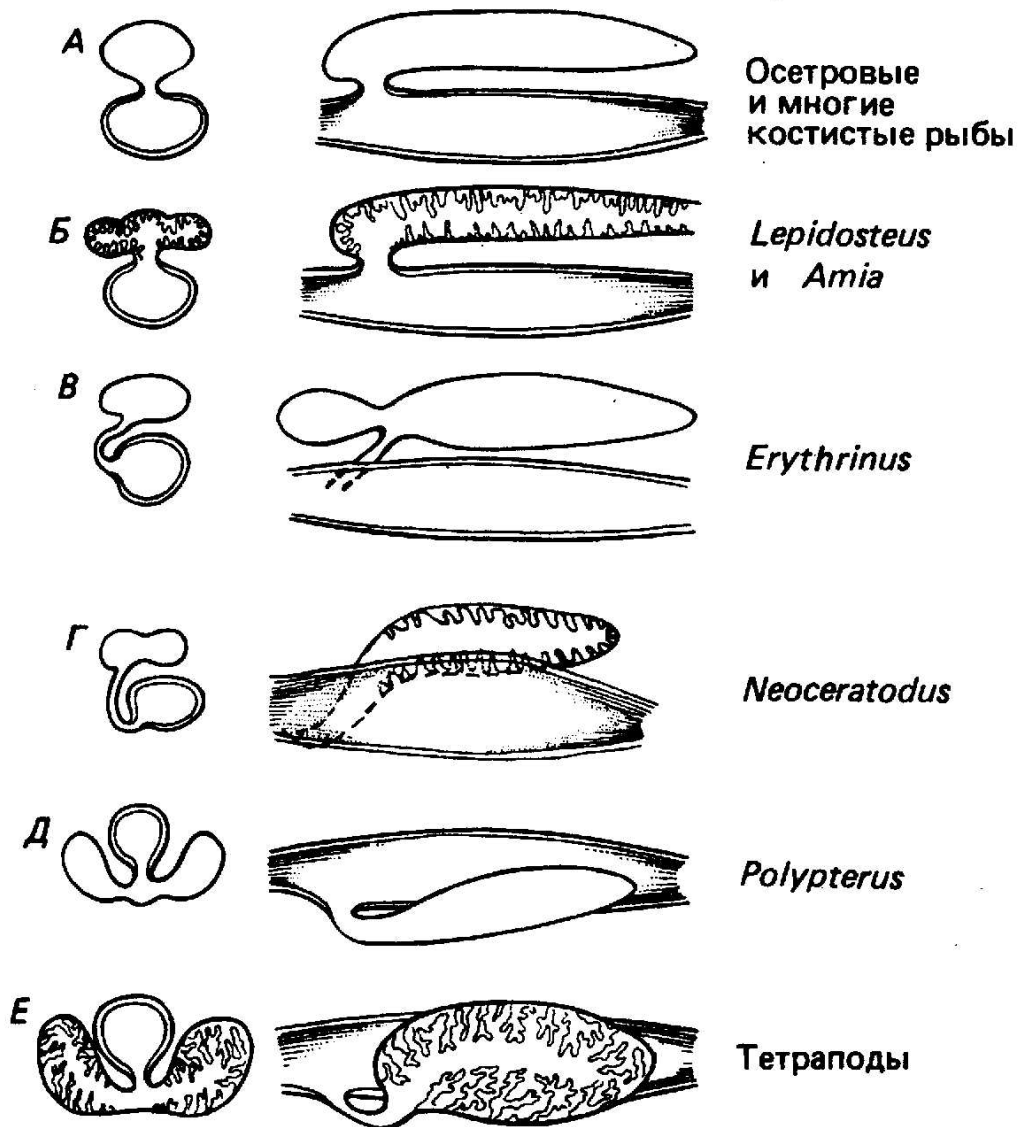


Рис. 82. Происхождение плавников рыб.

Шмальгаузен, 1969



# Утворення складних органів та структур: Від легень до плавального міхура



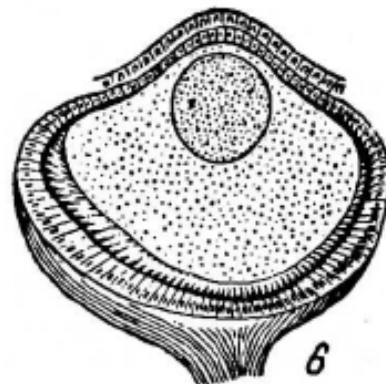
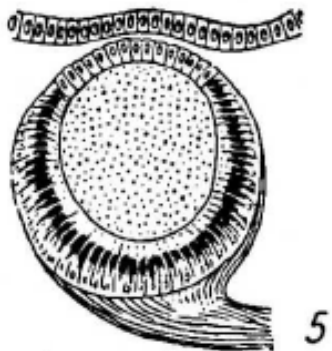
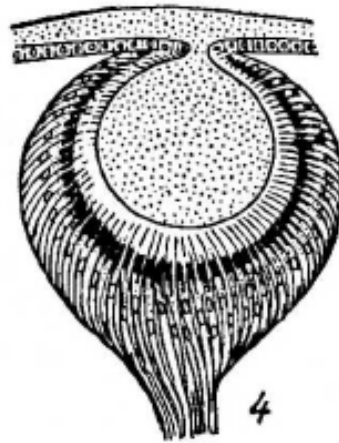
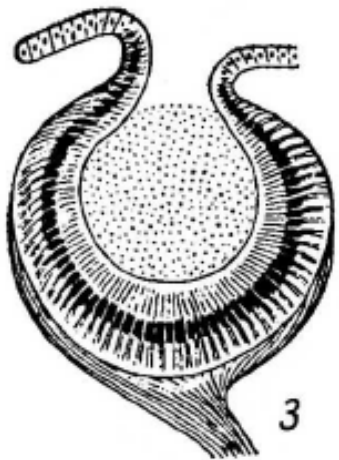
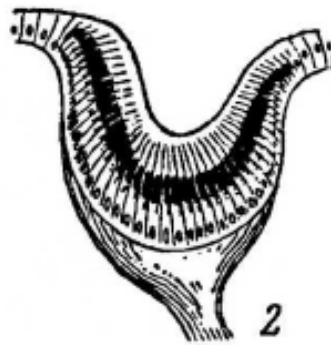
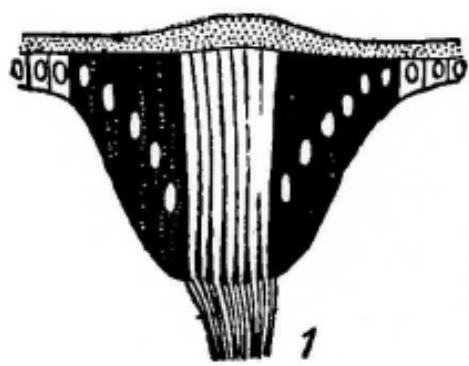
Деан; цит. за: Ромер, Парсонс, 1992

# Утворення складних органів та структур

## Еволюція органа зору в молюсків

- 1 – очна пляма
- 2, 3 – очні ямки
- 4, 5 – очні пухирці без кришталіка
- 6 – очний пухирець з кришталіком

Шмальгаузен, 1969

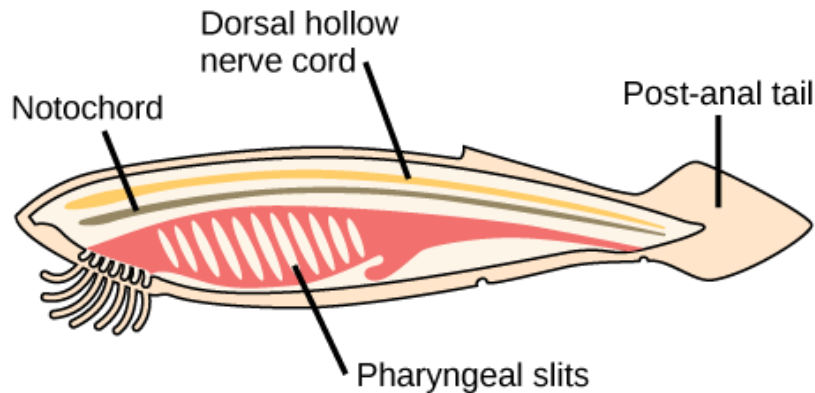


# Адаптація і організація

## Стабільність плану будови



Arthropod, Wikipedia

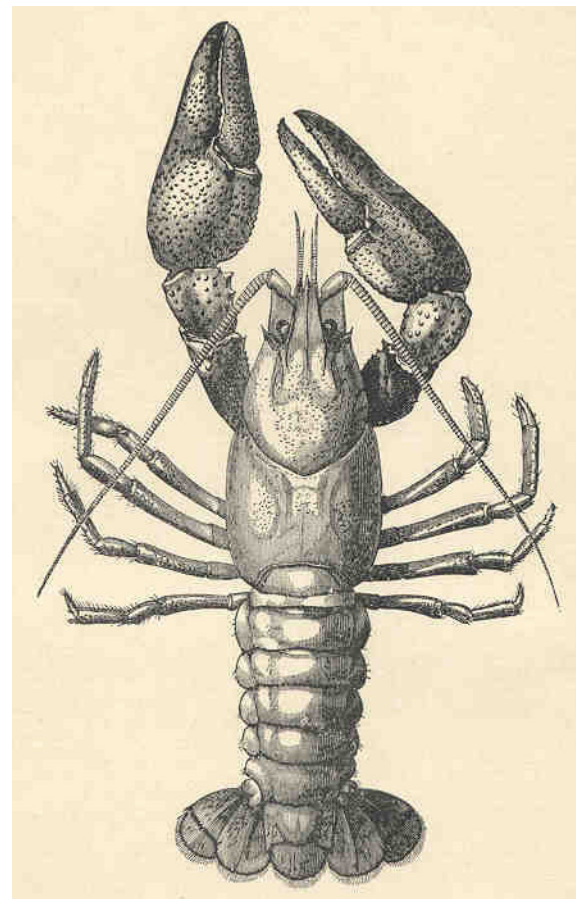
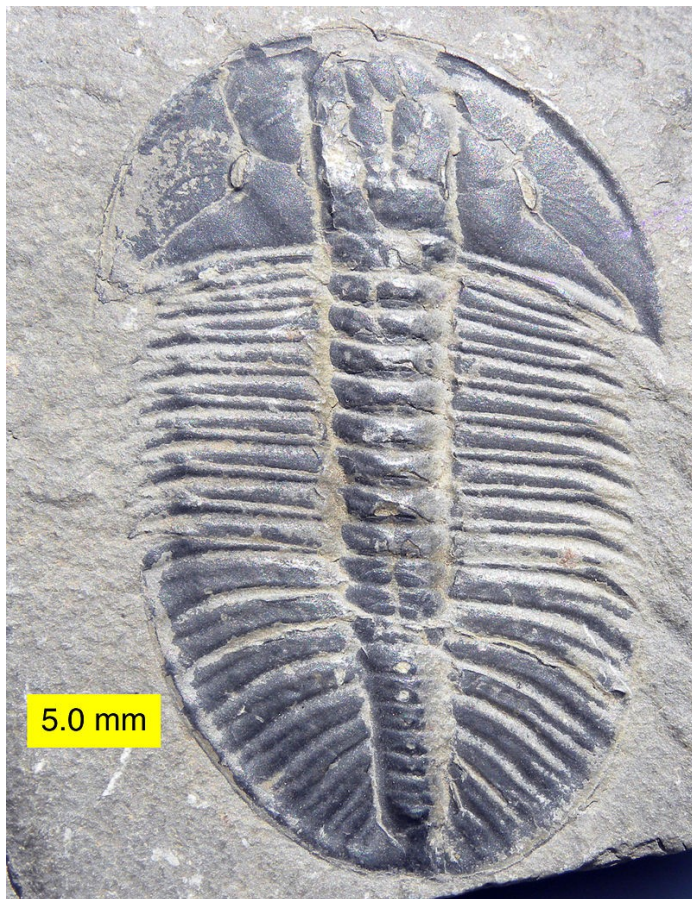


<https://courses.lumenlearning.com/boundless-biology/chapter/chordates/>

- Стабільність плану будови необхідністю забезпечення стабільних морфогенезів
- Багаторазове формування різноманітних планів будови; у процесі дивергенції пройшли тестування різноманітними умовами; вижили ті, для кого тестування стало успішним.

# Полімеризація та олігомеризація

## Правило Віллістона



Samuel Wendell Williston, Wikipedia

# Мінливість vs Функціональне навантаження (на прикладі елементів скелета крила кажанів)

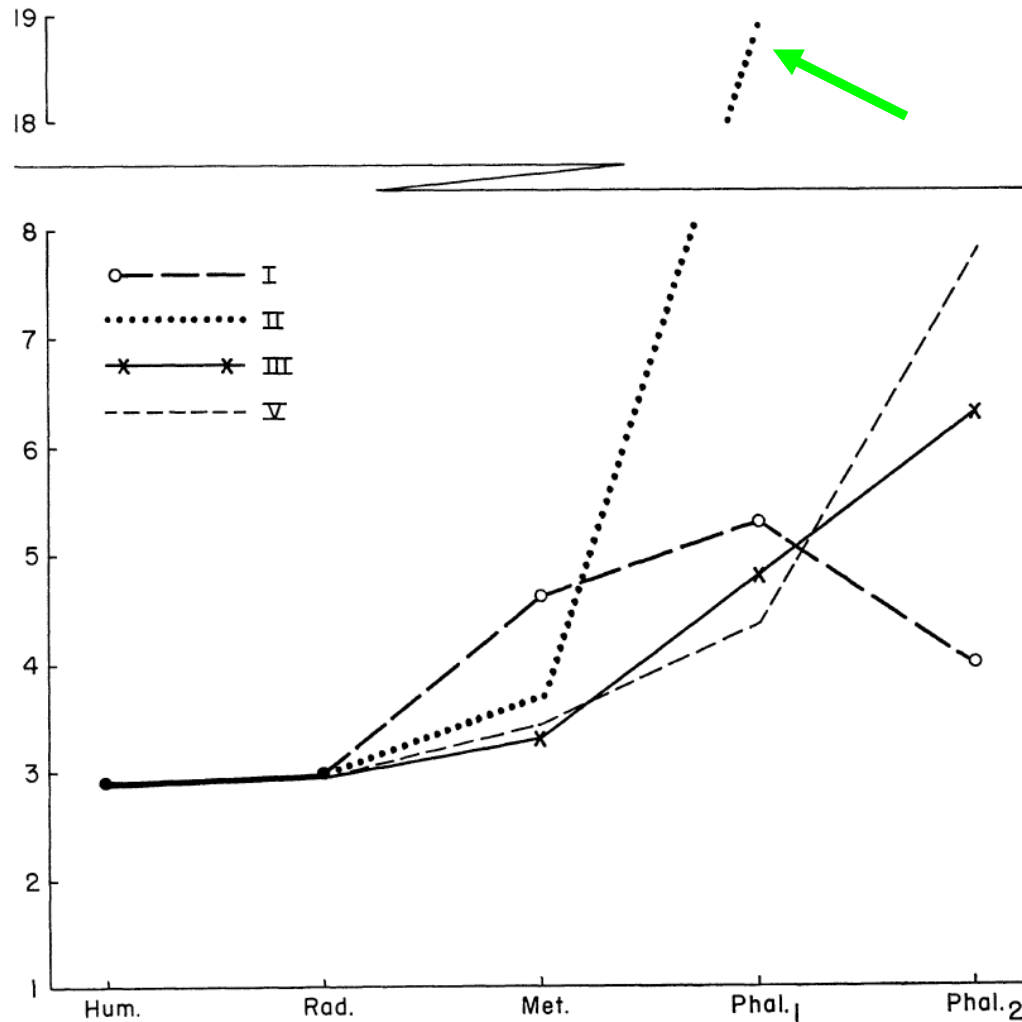


FIG. 2. The coefficients of variation of the elements of the wing arranged according to position in the limb. (See text for discussion.)

# Втрата органів та структур внаслідок нагромадження випадкових мутацій

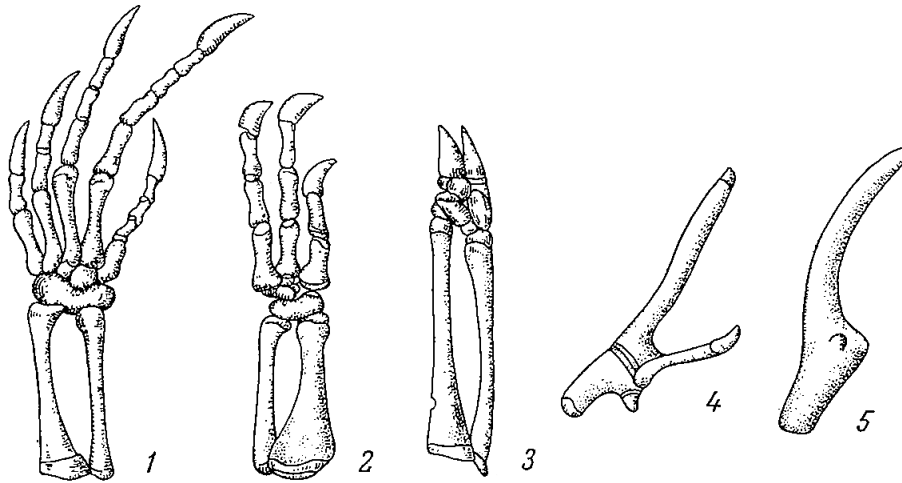
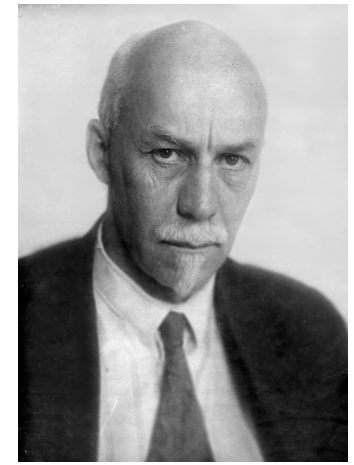


Рис. 146. Рудиментація скелета задніх кінцівок у змееподібних ящірок. (По А. Н. Северцову).

Кінцівки: 1 — *Eumeces schneideri*, 2 — *Seps tridactylus*, 3 — *Ophiodes striatus*; 4 — тазовий пояс і рудимент кінцівки (бедро і четвертого пальця) *Ophisaurus apus*; 5 — тазовий пояс *Anguis fragilis* з рудиментом кінцівки в формі бугорка.

**А. Вейсман:** теорія панміксії

**І. І. Шмальгаузен:** теорія цілісності організму в індивідуальному та історичному розвитку

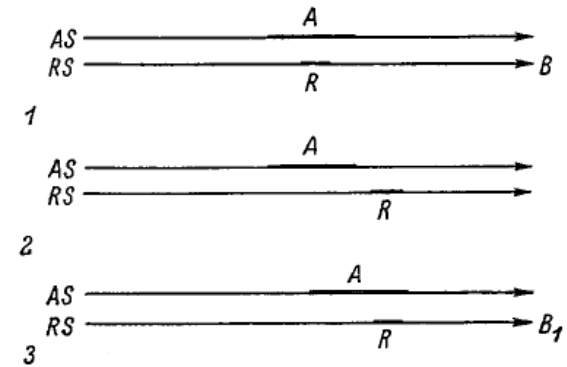


Рис. 148. Атавістическа регенерація при замедленні розвитку.

Схема, показує можливість атавізму в результаті мутації або при регенерації. 1 — розвиток органу у предка; AS — активуюча система; RS — реагуюча система. 2 — редукція органу у потомка внаслідок запоздання розвитку реагуючої частини R; 3 — атавізм у потомка в результаті нового запоздання в розвитку активатора (індуктора) A. B, B<sub>1</sub> — виникаючі органи.

Шмальгаузен, 1969