

ЛЕКЦИЯ 6. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – ДВИЖУЩАЯ И НАПРАВЛЯЮЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Предпосылки действия естественного отбора
- 2 Отбор как избирательное воспроизведение генотипов
- 3 Основные формы естественного отбора
- 4 Место естественного отбора среди других факторов эволюции

1 Предпосылки действия естественного отбора

Для осуществления пусковых механизмов эволюции необходимо наличие групп факторов, в том числе, необходимо наличие факторов, определяющих появление адаптаций и усложнение организации организмов, то есть факторов, направляющих эволюционный процесс. Одним из таких факторов служит естественный отбор.

Предпосылками действия отбора являются наследственная гетерогенность популяций, «давление жизни» и борьба за существование, которые рассмотрены выше. Однако необходимо отметить следующее. В последарвиновский период борьба за существование изучалась многими исследователями и представления о ней значительно углубились, но основные ее положения, разработанные Ч. Дарвиным, остаются признанными. Борьба за существование является процессом, определяющим закономерное снижение численности каждого поколения и регулирующим колебания плодовитости в результате разрешения противоречий между организмами и окружающими их условиями. В борьбе за существование имеет значение стремление организма к беспредельному размножению, приводящему к «давлению жизни», и сопротивление ему со стороны физических и биотических факторов внешней среды. Геометрическая прогрессия размножения характеризует потенциальную интенсивность размножения организмов. Каждый вид при реализации его потенциальных возможностей к размножению в состоянии за короткие сроки произвести значительное количество потомков. Прогрессия размножения обеспечивает исходную избыточную численность вида. Однако до взрослого состояния доживает гораздо меньше особей, чем их появляется на свет. Соотношение между числом родившихся особей и числом особей из них, принявших участие в оставлении потомства, является объективным мерилем борьбы за существование.

Понятие о борьбе за существование имеет сборный характер и представляет собой сложный процесс взаимодействий особей одного и разных видов. Выделяют внутривидовую и межвидовую формы, а также форму борьбы за существование с неблагоприятными условиями неорганической природы. Их результаты различаются, но все они приводят через переживание более конкурентноспособных к естественному отбору. Борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и размножения. Особь вступает в определенные отношения с другими организмами, фактически соревнуясь в добывании пищи и защите от врагов. Так, заяц, захвативший при недостатке корма осиновую ветку, соревнуется в этом с другими зайцами, но в то же время он должен спастись от хищников. Это проявление прямой борьбы за существование, как внутривидовой, так и межвидовой. Встречается еще косвенная борьба за существование. Например, особи одного вида как бы соревнуются между собой в устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды – голода, холода, засухи и т. д. (конституциональная борьба). Еще выделяют внутрigrupповую, межсемейную и межgrupповую формы борьбы за существование. Борьба за существование связана с гибелью (элиминацией) особей. Различают такие типы элиминации как общую, индивидуальную, прямую и косвенную, семейную и grupповую. Выделение указанных категорий показывает на чрезвычайную сложность проявления борьбы за существование.

2 Отбор как избирательное воспроизведение генотипов

Ч. Дарвин определил естественный отбор как сохранение особей с полезными и гибель с вредными индивидуальными отклонениями – «переживание наиболее приспособленных и гибель менее приспособленных». Однако, в процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. Без размножения вклад особей в генофонд популяций равен нулю. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления, лежащего в основе всякого эволюционного процесса, но достигается это лишь при дифференциальном воспроизведении генотипов. Успех в размножении разных особей может служить объективным генетико-эволюционным критерием естественного

го отбора. Следовательно, под *естественным отбором* нужно понимать *избирательное (дифференциальное) воспроизведение генотипов или генных комплексов* (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

Естественный отбор как движущий фактор эволюции имеет вероятностный закономерный характер; формируя признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью, он обладает накапливающим и интегрирующим действием, ему свойственна адаптивная направленность. Направленность в действии отбора возникает стихийно. Естественный отбор никогда не ведет к закреплению признаков, вредных для вида, он не предопределен, не направлен заранее к какой-то цели. Направление отбора определяется соотношением наследственной изменчивости в генофонде популяции и условий борьбы за существование. Если признак оказывается более адаптивным при данных условиях по сравнению со всеми отклонениями от средней нормы по этому признаку, отбор будет сохранять такой вариант, а все отклоняющиеся варианты будут элиминироваться. В альтернативной ситуации, если средняя норма признака оказывается малоадаптивной в данных условиях, отбор будет подхватывать любые отклонения от нормы, то есть его направление будет противоположным (А.С. Северцов, 1987, 2005).

Естественный отбор может действовать по любому признаку или свойству, изменяя любой наследственный признак в череде поколений. Естественный отбор на каждом из этапов эволюции оставляет особи с особенностями, лучшими в определенных условиях. Если условия существования группы сохраняются стабильными достаточно длительное время, направление действия отбора в ряду поколений также остается стабильным. Поэтому можно признать, что именно отбор направляет эволюцию по определенному руслу. Направление для естественного отбора определяется сложным сочетанием внешних и внутренних условий существования, успехом в борьбе за существование.

Механизм действия естественного отбора заключается в сохранении, накоплении и усилении в ряду поколений мелких, индивидуальных, наследственных уклонений в признаках и свойствах (накоплении и усилении в ряду поколений случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью). Под отбор попадают индивиды, группы – семьи, популяции, группы популяций, виды, целые сообщества. Первично отбор действует в популяциях – это поле действия отбора. В пределах популя-

ций отбираются индивиды, обладающие какими-то достоинствами перед другими. Эти достоинства выражены в наличии или отсутствии каких-либо признаков и свойств, рассматриваемых как точки приложения отбора. Но борьба за существование происходит не между признаками и генами, их определяющими, а между их носителями – особями. Именно индивиды являются элементарными объектами отбора. Сфера действия естественного отбора затрагивает жизненно важные признаки и свойства особи. Отбор всегда идет по фенотипам. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, и в ряду поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов. В итоге, сферой действия отбора являются фенотип и генотип. Двойственность и ступенчатость в действии отбора определяет важность фенотипа и фенотипической изменчивости в эволюции.

Коэффициент отбора (S) – это показатель, который определяет приспособленность организма. Приспособленность организма оценивается по выживаемости – чем выше его выживаемость, тем выше приспособленность. Степень относительной приспособленности генотипа (W) характеризуется его адаптивной ценностью – способностью генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях. Коэффициент отбора варьирует от 1 до 0 и представляет собой величину, обратную адаптивной ценности генотипа. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора. Если $W = 1$, то $S = 0$. Например, из 100 родившихся особей с определенным признаком до размножения доживут все, а с другим признаком – лишь 90 особей. Это значит, что в первом случае коэффициент отбора равен 0, а во втором – 0,1. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,10 - 0,20, чаще он имеет меньшие значения.

Коэффициент отбора может выражать как возрастание, так и убывание концентраций аллеля. В первом случае имеет место размножение носителя, во втором – его элиминация.

Эффективность отбора (f) – под ней понимают степень достижения к определенному моменту времени положительного результата отбора, который определяется совокупностью положительно отбираемых генотипов и связанных с ними морфо-физиологических свойств организмов. *Эффективность отбора* определяется по формуле: $f = \frac{n(1+S)}{n}$, то есть она определяется отношением чисел выживающих особей каж-

дого варианта. Если, например, она равна 1,5, то это означает, что один из сравниваемых вариантов в 1,5 раза лучше приспособлен по сравнению с другим.

Скорость отбора (P) – этот параметр определяется величиной приращения отбираемого варианта в единицу времени. Она пропорциональна коэффициенту отбора и выражается формулой: $P = pq \frac{S}{1 - qS}$, где p

– концентрация отбираемого варианта, q – концентрация элиминируемого варианта. Имея значения коэффициента отбора и концентрацию отбираемого варианта, можно установить скорость отбора по данному варианту. Описанная модель скорости отбора по двум альтернативным вариантам является упрощенной моделью. Уже при трех вариантах, учитывающих три генотипических класса, применяются другие формулы. На скорость отбора влияет ряд факторов. Возможность естественного отбора обуславливается наличием материала для отбора, то есть генетическим многообразием особей данной популяции. Возникновение неблагоприятных мутаций замедляет его, возникновение благоприятных мутаций ускоряет течение отбора. Максимально возможная скорость естественного отбора определяется масштабом изменчивости в признаках, имеющих какое-либо значение в борьбе за существование. В математическом выражении это положение известно как закон Р. Фишера. По данному закону скорость отбора признака пропорциональна квадрату среднего квадратического отклонения данного признака. Из закона Р. Фишера следует, что отбор не может снижать приспособленность. Все особи, обладающие относительной приспособленностью более низкой, чем средняя приспособленность популяции, как правило, гибнут. Поэтому наиболее очевидный эффект естественного отбора – это поддержание некоего уровня приспособленности особей популяции, позволяющего ей существовать в данных условиях среды. Средняя приспособленность популяции изменяется под действием отбора тем быстрее, чем ниже начальное значение приспособленности и чем выше ее изменчивость. Р. Фишер математически показал, что направленное преобразование генофонда, то есть эволюция, идет наиболее эффективно в том случае, если популяции изолированы не полностью и обмениваются генами через ограниченное, но все же существующее скрещивание. В этом случае приток аллелей извне постоянно поддерживает генетическое разнообразие особей популяции, а изоляция сохраняет своеобразие

ее генофонда и тем самым своеобразие вырабатываемых адаптаций. Скорость естественного отбора зависит не только от изменчивости популяции, то есть резерва накопленных изменений, но и от скорости мутирования. Скорость мутирования обычно незначительна, но отбору подлежат не отдельные мутации, а сложные их комбинации, число которых значительно больше числа мутаций. Поэтому в природных популяциях всегда имеется материал для отбора. На скорость протекания естественного отбора влияют размеры популяций. Благоприятны для быстрого действия естественного отбора популяции с колеблющейся численностью (что было отмечено выше).

Доказательства действия естественного отбора. В XIX - XX вв. в развитых индустриальных районах происходило потемнение окраски у многих бабочек – темная окраска оказалась покровительственной в промышленных загрязненных районах. Наблюдения показали, что некоторые насекомоядные птицы в промышленных центрах вылавливают в основном светлых бабочек, а вдали от них – темных бабочек. В Европе в настоящее время более чем у 70 видов чешуекрылых окраска изменилась. Это показывает на существование сильного отбора, направленного против темных форм в незагрязненных местностях и против светлых в загрязненных районах. Распространение меланической формы определяется поддержкой естественным отбором доминантного гена, ответственного за темную окраску и связанного с изменением поведения (бабочки активно выбирали темный фон субстрата и были менее подвижны). Изучены микроэволюционные изменения в популяциях ужей, обитающих на островах оз. Эри в Северной Америке: на белых известняковых скалах островов выживают преимущественно светлые особи, полосатая окраска оказывается защитной в болотистых местах. Под действием естественного отбора происходит возникновение внутрипопуляционного полиморфизма в популяциях. Примером такового является распространение серповидноклеточной анемии в некоторых тропических районах. Естественный отбор, направленный на выживание и размножение особей, покровительствует индивидуумам, гетерозиготным по гену серповидноклеточности (ген серповидноклеточности определяет устойчивость особи к малярии). Много примеров ведущего действия отбора описано в связи с повышением резистентности (устойчивости) микроорганизмов – к антибиотикам, насекомых и крыс к ядохимикатам. Так, в Великобритании при использовании в 50-е годы XX в. ядохимиката

варфарина для борьбы с крысами сначала были получены хорошие результаты – крысы почти полностью исчезали на значительной территории. Но некоторые особи из миллионов крыс случайно обладали наследственным иммунитетом против варфарина, для них поедание приманки не было смертельным; от этих немногих особей возникли популяции устойчивые к действию варфарина. К 1972 г. вся страна была вновь населена крысами (рисунок 7).

Признание за естественным отбором ведущей роли в эволюции не принижает значения остальных факторов эволюционного процесса. Все элементарные эволюционные факторы взаимосвязаны и находятся под контролем отбора, все они воздействуют на элементарный эволюционный материал, изменяя элементарную эволюционную единицу.

3 Основные формы естественного отбора

В современной эволюционной теории выделяется более 30 различных форм отбора: индивидуальный, групповой, половой и др. Однако основными формами естественного отбора являются стабилизирующий, движущий, дизруптивный.

Теория стабилизирующего отбора была создана И.И. Шмальгаузенем. *Стабилизирующий отбор* - форма естественного отбора, благоприятствующая сохранению оптимального генофонда, на базе которого формируются оптимально приспособленные к данным условиям фенотипы, которые становятся преобладающими в популяции (Н.Н. Иорданский 2001). Механизм стабилизирующего отбора заключается в сохранении установившейся в данных условиях нормы при элиминации всех выраженных отклонений. При стабилизирующем отборе преимущество в размножении получают особи со средним выражением признака. Эта форма отбора охраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно отклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы. У видов, живущих в относительно постоянных условиях, широкий размах изменчивости может быть неблагоприятен. В таких условиях сохраняются мутации, ведущие к меньшей изменчивости данного признака, и отсекаются мутации, определяющие более широкую изменчивость. Так, у насекомоопыляемых растений малой изменчивостью характеризуются части цветка. В процессе эволюции происходит все более точная «подгонка» к условиям существования. Стабилизирующий отбор повышает

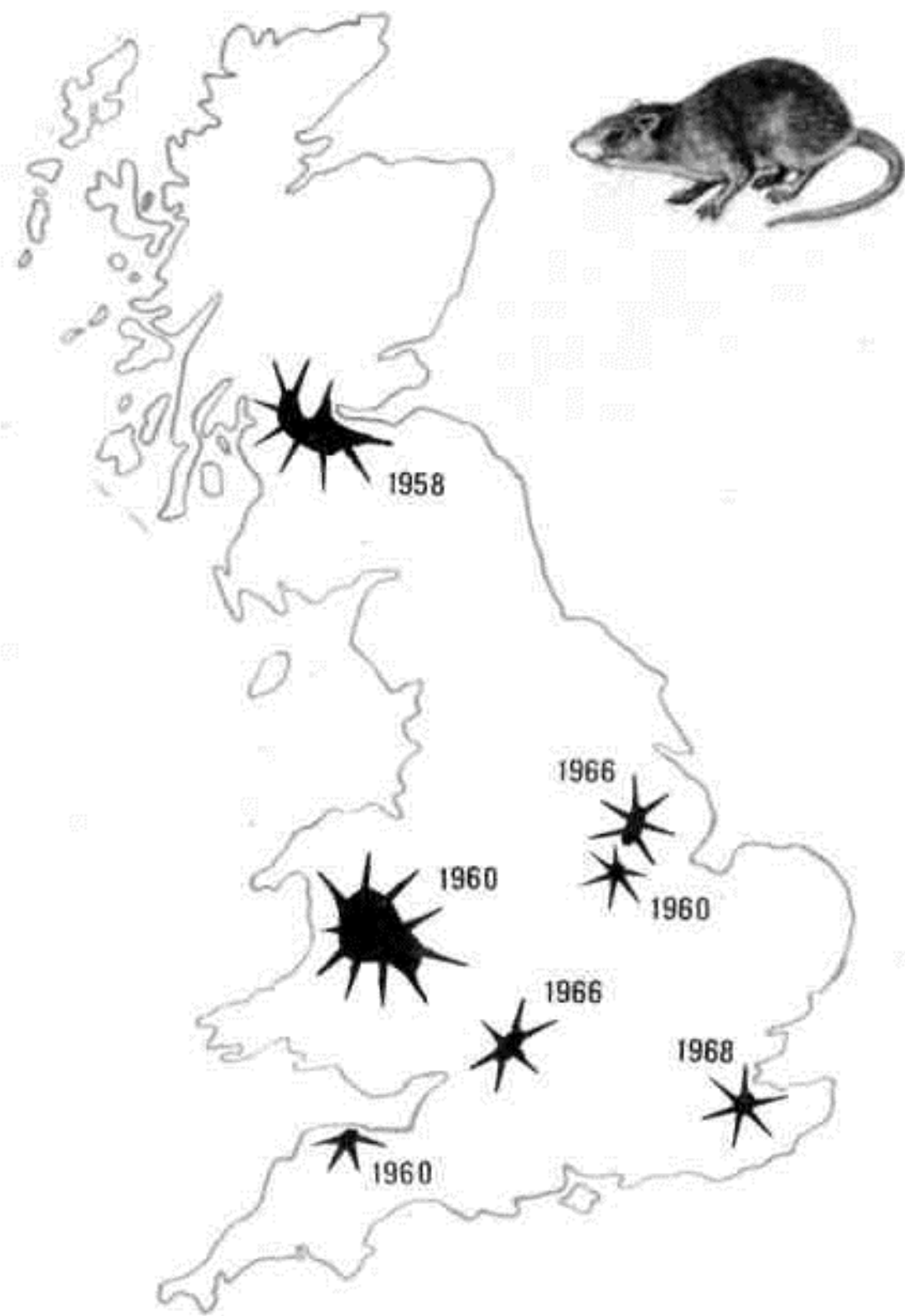


Рисунок 7 – Возникновение у крыс под действием естественного отбора устойчивости к антикоагулянту варфарину [10]

устойчивость популяций. Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветков у энтомофильных растений более стабильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветков энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся форм. Только растения с цветками, строго соответствующими «стандартам», выработанным в течение миллионов лет совместной эволюцией цветковых растений и насекомых опылителей, могут оставить потомство. Многими тысячами исследований разнообразных признаков подтверждено, что наибольшее число особей в каждой популяции обладает средней выраженностью любого признака. Стабилизирующая форма отбора оберегает виды от существенных изменений, оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса, выбраковывая уклонения от приспособительной нормы. Стабилизирующий отбор способствует сохранению устойчивости в живой природе.

Движущая форма отбора выражается в сохранении уклонений от установившейся ранее нормы, характеризуемой приспособленностью фенотипа к прежним условиям среды. Такой отбор осуществляется за счет элиминации представителей прежней нормы и способствует закреплению новой нормы взамен старой. Механизм движущего отбора заключается в сохранении полезных уклонений от средней нормы, которые оказались приспособленными в новых условиях среды. Примеры действия движущего отбора: утрата крыльев у части птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений-паразитов, выработка холодоустойчивости у дрозофилы, темноокрашенные особи березовой пяденицы в окрестностях Манчестера получили преимущество перед светлыми особями и др.

В целом, движущий отбор вызывает историческую изменчивость индивидов и популяций, стабилизирующий отбор определяет их стабильность. Естественный отбор не только создает, но и поддерживает многообразие форм живой природы.

Дизруптивной называется форма отбора, которая происходит в результате воздействия на популяцию нескольких различных селективных факторов. Дизруптивный отбор осуществляется на основе выживания и размножения более адаптивных крайних уклонений при элиминации средних вариантов. Эту форму отбора вызывают длительно и разнонаправленно изменяющиеся условия среды. Дизруптивный отбор дей-

ствуется в том случае, когда условия благоприятствуют двум или нескольким крайним вариантам изменчивости, но не благоприятствуют промежуточному среднему состоянию признака. Следствием дизруптивного отбора является дарвиновская дивергенция. При действии дизруптивного отбора происходит распадение популяции на части. Общий результат дизруптивного отбора - формирование гетерозиготного полиморфизма. В качестве примера действия дизруптивного отбора служит образование подражающих форм (мимикрия) у африканского махаона к нескольким защищенным (иммунным), несъедобным видам бабочек, что повышает выживаемость форм. Дизруптивный отбор направлял эволюцию млекопитающих и привел к возникновению большого числа отрядов. Схемы, отражающие действие рассмотренных форм отбора, приведены на рисунке 8.

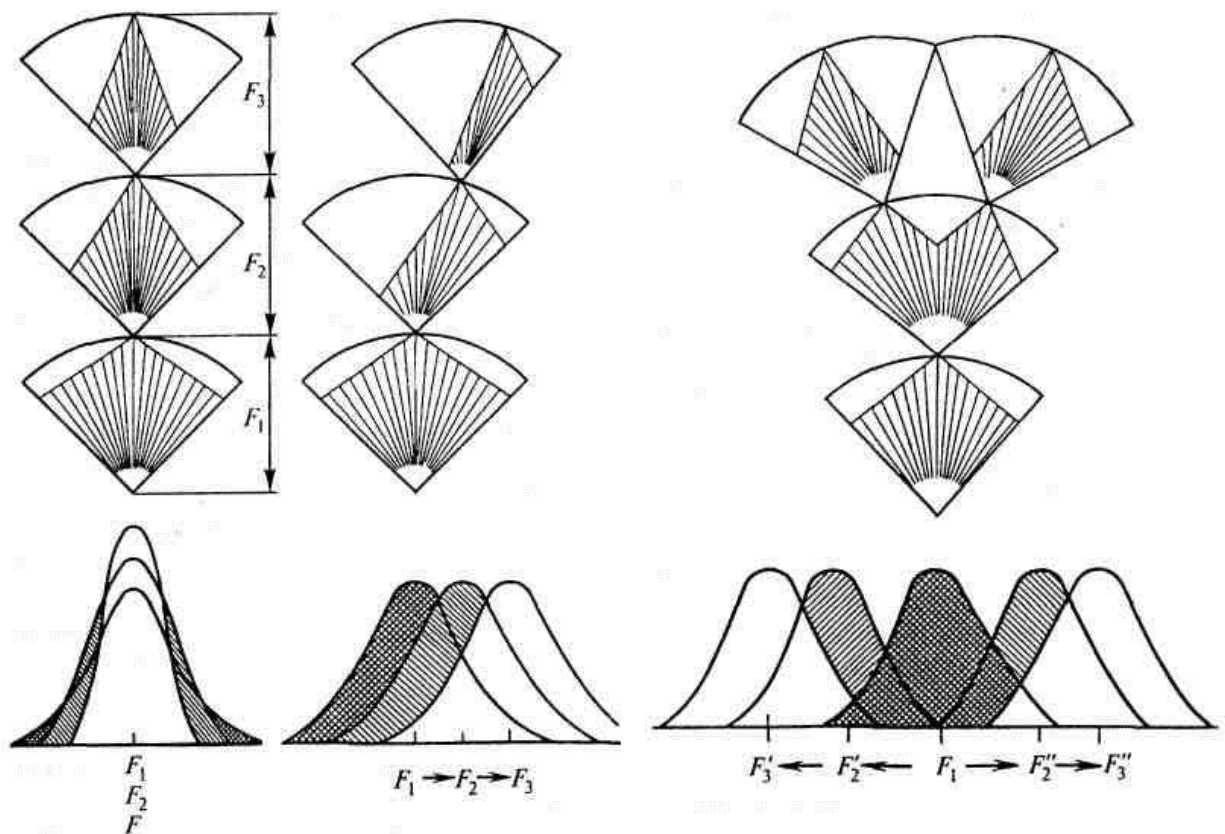


Рисунок 8 – Схема действия стабилизирующей, движущей и дизруптивной форм естественного отбора (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977) F — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку

Следует отметить, что кроме указанных выше, выделяют такие формы естественного отбора, как центростремительный и центробежный. И.И. Шмальгаузен (1969) писал, что центростремительный отбор – это синоним стабилизирующего отбора. При центростремительном отборе все уклоняющиеся варианты элиминируются, изменчивость снижается, и популяция по данному признаку становится мономорфной. В альтернативной ситуации, если средняя норма признака оказывается малоадаптивной в данных условиях, отбор будет подхватывать любые отклонения от нормы, то есть направление его будет центробежным. Прежняя норма будет элиминирована, а изменчивость резко возрастет.

Дж. Симпсоном выделены формы отбора, возникающие в результате взаимодействия центростремительного и центробежного отбора (рисунки 9). Если центробежный отбор имеет лишь одно направление – отбирается один тип уклонений, происходит направленное преобразование популяции, то есть идет направленный отбор. Если центробежный отбор обеспечивает переживание сразу нескольких вариантов организации, на изменчивость каждого из которых действует центростремительный отбор, происходит раздробление популяции на две или более дочерних группировок. Такой отбор был назван раздробляющим. Однако, после того как в 1949 г. книга И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» была переведена на английский язык, термины «центростремительный отбор» и «центробежный отбор» были забыты, и сформировалось представление о трех формах естественного отбора: стабилизирующий, движущий и дизруптивный (А.С. Северцов, 1987, 2005).

Другие формы естественного отбора. Большая группа примеров действия естественного отбора связана с выбором одной из двух главных стратегий размножения: либо короткая продолжительность жизни, ранняя половая зрелость и огромное число потомков, либо длительная жизнь особей, позднее наступление зрелости, небольшое число потомков. И в первом (r -стратегия и соответственно r -отбор), и во втором случае (K -стратегия и соответственно K -отбор) достигается в конечном итоге сохранение популяции. Отмеченные формы отбора могут быть названы плотностно-зависимым отбором, то есть отбором, связанным с плотностью населения популяции.

Частным случаем внутривидового естественного отбора является половой отбор. Обычно половой отбор вытекает из борьбы между

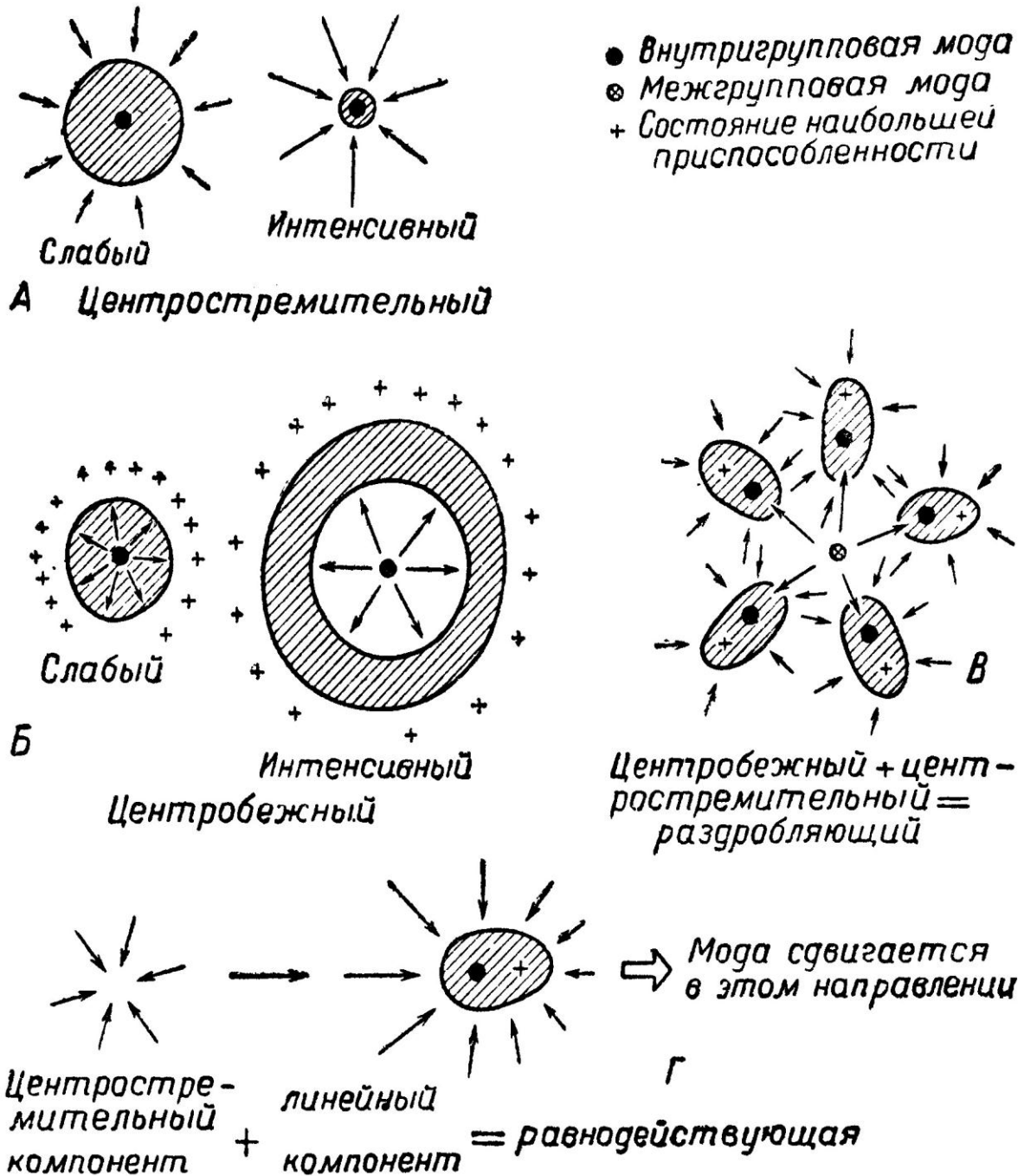


Рисунок 9 – Формы естественного отбора. Направление и величина стрелок обозначают «давление» отбора. Заштрихованные области соответствуют амплитуде изменчивости, фактически наблюдаемой в популяции [4]

самцами (а в более редких случаях – между самками) за возможность вступить в размножение. Теория естественного отбора объясняет факты полового диморфизма. Яркая окраска самцов многих птиц, их специфические запахи, брачные крики имеют смысл для размножения, повышают возможность участия в воспроизведении потомства. Как средства защиты в ходе борьбы за существование, подхваченные половым отбором, у самцов разных видов животных развились рога, клыки и другое (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

4 Место естественного отбора среди других факторов эволюции

Среди других эволюционных факторов естественный отбор занимает особое место. Это становится ясным при сравнении его с мутационным процессом, популяционными волнами и изоляцией. Мутационный процесс и волны жизни, хотя и действуют по-разному, но являются факторами – поставщиками элементарного эволюционного материала, а изоляция оказывается фактором – усилителем генетических различий между группами особей в популяциях. Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии ещё не могут обеспечить протекание эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Один из них – изоляция. Механизм действия трех факторов совершенно различен, но общим для них является *ненаправленность*, неопределенность и стохастичность действия. *Направленность* эволюции придает действие естественного отбора, в чем и состоит его важное отличие от других эволюционных факторов.

Естественный отбор имеет *творческий характер*. Определение отбора как дифференциального размножения особей с разными генотипами тесно связано с признанием его творческой роли. Отбор формирует признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью. Он ответственен за суммирование мелких уклонений, сохраняет и накапливает из разнонаправленных мутаций наиболее соответствующие условиям среды и полезные для вида; складывая бесчисленные изменения, создает приспособления и виды; преобразуя наследственную изменчивость, формирует генотип. Отбор изменяет выражения условно вредных, частично вредных мутаций, что достигается сохранением наиболее благоприятных их

комбинаций. Он преобразует целые популяции через сохранение и преимущественное распространение наиболее жизнеспособных форм. Отбор обеспечивает выработку способности к наиболее выгодным реакциям на изменения в факторах внешней среды, в том числе к морфогенетическим реакциям, выражающимся в приспособительных модификациях. Модификации, как и любые другие физиологические адаптации, включая и поведенческие, служат как бы буфером между эволюционирующей популяцией и средой. Снижая гибель, они тем самым в измененных условиях среды обеспечивают необходимую для жизни и эволюции численность популяции. Отбор способствует образованию прерывистого многообразия органических форм. Творческая роль отбора выражается во взаимном согласовании и объединении частей и органов любого организма в одно гармоничное целое, обладающее значительной устойчивостью по отношению к внешним условиям, создании аппарата индивидуального развития и др. (И.И. Шмальгаузен, 1969).

Таким образом, естественный отбор – это движущая и направляющая сила эволюции. Ведущая роль естественного отбора в эволюции по сравнению с другими факторами определяется направленностью действия, которое связано с выработкой новых приспособлений, возникновением видов, возникновением иерархической системы таксонов, осуществлением прогрессивного развития живой природы. Теория естественного отбора является одним из основных теоретических обобщений биологии, она объясняет механизм эволюции.