

Федеральное агентство по образованию
Государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«ГОРНО-АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра анатомии, физиологии человека и животных

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебно-методический комплекс

Для студентов, обучающихся по специальности
020201 «Биология»

Горно-Алтайск
РИО Горно-Алтайского госуниверситета
2008

Печатается по решению методического совета
Горно-Алтайского государственного университета

УДК 575.8

ББК

Авторский знак

Теория эволюции: учебно-методический комплекс (для студентов, обучающихся по специальности 020201 «Биология») / Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2007. – 70 с.

Составитель:

Воронков Е.Г., к.б.н., доцент

Рецензенты:

Чеснокова С.В.,

к.б.н., научный сотрудник лаборатории зоологического мониторинга
Института систематики и экологии животных СО РАН.

Сафонова О.В.,

к.б.н., доцент кафедры зоологии, экологии и генетики ГАГУ.

В работе представлены учебно-методические материалы по дисциплине «Теория эволюции», в том числе рабочая программа, методические указания студентам, содержание и порядок проведения экзамена. Дисциплина «Теория эволюции» является дисциплиной федерального компонента для студентов 4 курса специальности 020201 «Биология».

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	4
I. Квалификационная характеристика выпускника.....	4
II. Компетенции выпускника.....	4
III. Рабочая программа.....	5
3.1 Объяснительная записка.....	5
3.2 Требования к обязательному минимуму содержания дисциплины.....	5
3.3 Технологическая карта учебного курса.....	6
3.4 Содержание учебного курса.....	6
3.5 Курс лекций по дисциплине.....	8
3.6 Методические указания к выполнению практических работ.....	54
3.7 Вопросы к семинарским занятиям.....	55
3.8 Глоссарий.....	56
3.9 Рекомендуемая литература.....	59
IV. Методические указания по самостоятельной работе студентов.....	60
V. Темы рефератов.....	63
VI. Контрольные вопросы, выносимые на экзамен.....	64
VII. Контрольно-измерительные материалы по модульно-рейтинговой системе оценки знаний.....	65
7.1 Оценка знаний студентов по модульно-рейтинговой системе при изучении курса.....	65
7.2 Примерные тесты.....	66

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий Учебно-методический комплекс включает в себя: квалификационную характеристику и компетенции выпускника-биолога; рабочую программу и дисциплины с технологической картой; курс лекций; методические указания к выполнению лабораторных работ, вопросы к коллоквиумам; глоссарий; рекомендуемую литературу (основную и дополнительную); методические указания по самостоятельной работе студентов; темы рефератов; контрольные вопросы, выносимые на экзамен; контрольно-измерительные материалы по модульно-рейтинговой системе оценки знаний.

I. Квалификационная характеристика выпускника

Специалист – биолог осуществляет деятельность по изучению и охране живой природы, использованию биологических систем в хозяйственных и медицинских целях. Разрабатывает нормативные документы в своей области деятельности, организует и выполняет экспедиционные работы и лабораторные исследования; анализирует получаемую полевую и лабораторную информацию, обобщает и систематизирует результаты выполненных работ, используя современную вычислительную технику; составляет научно-технические отчеты и другую установленную документацию; следит за соблюдением установленных требований, действующих норм, правил и стандартов в области своей деятельности. Проводит экспериментальные исследования в своей области, формулирует их задачу, участвует в разработке и осуществлении новых методических подходов, обсуждении, оценке и публикации результатов, проводит патентную работу, участвует в работе семинаров и конференций. В области теории эволюции специалист-биолог изучает и описывает механизмы и закономерности исторического развития биологических систем, генетические основы эволюционного процесса. Знания в области теории эволюции помогут осуществлять деятельность в научно-исследовательских сферах, общеобразовательных и специальных учебных заведениях (в установленном порядке).

II. Компетенции выпускника

Профессиональные:

- уметь приобретать новые знания, используя современные информационные образовательные технологии;
- владеть навыками и методами исследований биологических объектов (приготовление объекта к исследованию, зарисовка, работа с гербарием и коллекционным материалом и др.);
- иметь представление о методах анализа и моделировании эволюционных процессов;
- понимать роль эволюционной идеи в биологическом мировоззрении, знать основные теории эволюции, концепции видообразования, уметь аргументировать современный эволюционный подход к изучению биологических процессов

III. РАБОЧАЯ ПРОГРАММА

3.1 Объяснительная записка

Курс «Теория эволюции» завершает общую биологическую подготовку студентов. Он позволяет получить объем сведений, необходимых биологу. Овладение основами эволюционной теории развивает способность и далее самостоятельно осмысливать сложный материал современной биологии.

Широкое знакомство с историей эволюционной мысли дает представление о многоплановости и сложности развития теоретических взглядов в биологии.

Основное содержание курса включает в себя преимущественно вопросы, рассчитанные на общебиологические знания, на умение излагать данные конкретных наук в их эволюционном освещении. Многие основные положения таких общебиологических наук, как генетика, цитология, экология, приобретают эволюционный смысл.

Основная часть программы построена в соответствии с логической структурой предмета эволюционной теории. Ядро современного дарвинизма составляет учение о микроэволюции, которое во многом базируется на данных генетики и экологии.

Основная цель курса заключается в познании причин и общих закономерностей исторического развития живой материи.

Задачи:

1. изучение современных представлений о возникновении жизни на Земле;
2. изучение механизмов эволюционных преобразований;
3. экспериментальное изучение всех звеньев эволюционного процесса, начиная с изменчивости популяций и заканчивая видообразованием;
4. теоретические исследования основных проблем эволюционной науки.

Место дисциплины в учебном процессе

«Теория эволюции» относится к циклу общепрофессиональных дисциплин федерального компонента. Курс тесно связан с генетикой, экологией. Дисциплина проводится на 4 курсе, в течение 7-8 семестров. Formой отчетности в 8-ом семестре является экзамен.

3.2 Требования к обязательному минимуму содержания дисциплины

Курс «Теория эволюции» является частью дисциплины «Генетика и эволюция». Требования к обязательному минимуму содержания дисциплины Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования по специальности 020201 «Биология», утвержденного 10.03.2000 г., номер государственной регистрации 89 ЕН/СП.

Дидактические единицы дисциплины

Основные теории эволюции; история становления эволюционных представлений; генетические основы эволюционного процесса; концепция видообразования.

3.3 ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОГО КУРСА

Факультет: биолого-химический

Кафедра: анатомии, физиологии человека и животных

Семестр: 7-8

Тема	Всего часов	Аудитор. занятий			Самост.
		лекций	семин.	практ.	
Семестр 7					
Модуль 1					
Введение	20	2	2		18
Модуль 2					
Факторы эволюции. Микроэволюция	42	14	2	14	18
8 семестр					
Модуль 3					
Пути и закономерности эволюции. Макроэволюция	58	14	4	8	24
Форма итогового контроля	Экзамен				

3.4 СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО КУРСА

Введение

Теория эволюции – область биологии, изучающая и описывающая механизм и закономерности исторического развития биологических систем. Основные черты биологической эволюции: адаптивность, поступательный характер. Эволюционизм и креационизм.

Факторы эволюции. Микроэволюция

Генетические основы эволюции. Понятие наследственной и ненаследственной изменчивости. Индивидуальная и групповая изменчивость. Мутационный процесс. Генеративные и соматические мутации. Частота мутирования. Популяция как элементарная единица эволюции. Правило Харди-Вайнберга. Генофонд популяции. Факторы, формирующие генофонд. Комбинативная изменчивость. Поток генов.

Генотип и фенотип. Фенотипическое проявление мутаций. Норма реакции. Морфозы. Адаптивные модификации.

Наследственная изменчивость как материал эволюции.

Экологические основы эволюции. Понятие борьбы за существование. Биогеоценоз как арена борьбы за существование. Формы элиминации. Индивидуальная, семейная, групповая элиминация. Элиминация и отбор. Формы борьбы за существование. Отношения в цепях питания. Типы конкуренции. Соотношение борьбы за существование и естественного отбора. Борьба за существование как направляющий фактор эволюции.

Искусственный отбор. Формы искусственного отбора. Бессознательный отбор. Методический отбор. Генетические основы селекции. Коэффициент отбора. Понятие о приспособленности и селективной ценности. Селекционный дифференциал и ответ на отбор. Асимметрия ответа на отбор. Накапливающий и творческий эффекты искусственного отбора.

Естественный отбор. Механизм естественного отбора. Отбор как дифференциальное переживание особей и как дифференциальное воспроизведение генотипов. Отбор как причина эволюции онтогенеза. Факторы, влияющие на преобразование генофонда популяции под действием отбора. Системы скрещивания.

Формы естественного отбора. Стабилизирующий отбор, механизм действия, значение в эволюции. Движущий отбор, механизм действия, значение в эволюции. Формирование сбалансированного генетического полиморфизма и нормы реакции под действием отбора.

Эффекты естественного отбора: поддерживающий, распределяющий, накапливающий. Творческая роль естественного отбора. Адаптация как результат эволюции.

Вид и видообразование. Популяция как структурное подразделение вида. Иерархия популяций. Основные концепции вида: типологическая, политипическая, морфологическая, биологическая. Реальность вида. Критерии вида.

Основные модели видообразования. Изоляция. Формы репродуктивной изоляции. Прекопуляционные и посткопуляционные изолирующие барьеры. Теория аллопатрического видообразования. Теория симпатрического видообразования. Другие модели видообразования. Темпы видообразования. Вид как этап эволюции и как уровень организации биологических систем.

Общее заключение по проблеме микроэволюции. Эволюция как авторегуляторный процесс. Видообразование как следствие действия факторов эволюции.

Пути и закономерности эволюции. Макроэволюция

Соотношение микро- и макроэволюции. Микроэволюция и макроэволюция, определение понятий. Макроэволюция и филогенез. Принципы реконструкции филогенеза. Понятие гомологии. Исторический метод в биологии.

Соотношение индивидуального и исторического развития. Биогенетический закон. Понятие о рекапитуляции. Генетико-эволюционные причины рекапитуляции. Теория филэмбриогенеза. Модусы филэмбриогенеза органов, тканей и клеток. Педоморфоз и геронтоморфоз.

Корреляция индивидуального развития. Темпы онтогенетических корреляций и их эволюция. Автономизация и рационализация процессов онтогенеза. Накопление корреляций общего значения. Рекапитуляция с точки зрения теории корреляций.

Дифференциация и интеграция в онтогенезе. Дифференциация как выражение прогрессивной эволюции. Мультифункциональность и множественное обеспечение биологически важных функций как основа дифференциации. Основные типы преобразования мультифункциональных систем. Принцип

бионной эволюции А.М. Уголева как механизм преобразования олиго- и монофункциональных систем.

Координации – механизм интеграции в процессе филогенеза. Типы координаций. Координация и онтогенетические корреляции.

Закономерности филогенеза. Понятие об адаптивной зоне эволюции. Принцип неспециализированности предков. Специализация как основа освоения новых адаптивных зон. Дивергенция. Параллелизм и конвергенция. Закон параллельных рядов в эволюции тканей. Принцип гетеробатмии.

Темпы филогенеза. Теории полифилии и монофилии происхождения таксонов надвидового ранга. Инадаптивная эволюция.

Главные направления эволюционного процесса. Теория биологического прогресса. Критерии прогресса. Основные пути достижения биологического прогресса: ароморфоз, алломорфоз, специализация. Основные формы специализации (теломорфоз, гипоморфоз, гиперморфоз, катаморфоз). Типичная смена фаз адапциоморфоза.

Заключение

Проблема эволюции экосистем. Экологические кризисы. Коадаптивная эволюция. Когерентная и некогерентная эволюция.

Основные неदारвиновские теории эволюции. Ламаркизм и неоламаркизм. Теория Лысенко. Мутационизм. Сальтационизм. Автогенез. Номогенез. Сопоставление селекционизма и антидарвинизма.

3.5 КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

(7семестр - 16 часов)

Лекция № 1. Введение. Дарвиновская концепция эволюции и ее современное понимание (2 часа).

План:

1. Предмет и задачи эволюционной теории.
2. Методы исследования эволюционного процесса.
3. Основные принципы эволюционной теории.
4. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости.
5. Общая оценка эволюционного учения Ч. Дарвина.

Термин эволюция (от лат evolution – разворачивание) ввел в середине 18 века швейцарский натуралист Шарль Боннэ.

Изучению эволюционного процесса в современной науке уделяется большое внимание, и этим занимаются все биологические дисциплины. Основываясь на данных специальных дисциплин, эволюционное учение изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни, впервые в общей форме вскрытые Ч. Дарвиным.

В широком смысле слова биологической эволюцией называют совокупность всех преобразований живой материи (начиная от первичных живых существ и до современной биосферы).

В узком смысле для характеристики эволюции важны несколько признаков:

1. биологическая эволюция необратима;
2. эволюция – это изменение биологически полезных признаков;
3. эволюция основана на преемственности;
4. эволюция не запрограммирована.

Задачи эволюции заключаются в познании причин и общих закономерностей исторического развития живой материи. Их решение осуществляется по двум направлениям: экспериментальное и теоретическое.

Принципы эволюции:

1. историзм – использует для изучения современных организмов те знания, которые получены при изучении прошлой жизни.
2. актуализм – заключается в экстраполяции знаний настоящего на события прошлого.

Методы изучения эволюции: сравнительный и генетический.

Сравнительный метод используют при изучении уже сложившихся форм организмов. Он основан на установлении сходства и различия в строении и функциях разных групп организмов.

Генетический метод опирается на палеонтологические данные, которые на конкретном материале позволяет документально восстановить ход истории той или иной группы организмов. Генетический метод введен Ч. Дарвиным.

Основные принципы эволюционного учения:

- изменчивость и многообразие природных видов;
- борьба за существование;
- естественный отбор;
- роль отбора в формировании приспособляемости организмов;
- принцип монофлии и девергенции.

Анализируя, причины эволюции культурных форм животных и растений Дарвин излагает основные принципы своего учения об изменчивости. Он установил, что домашние формы, даже внутри какой – либо породы или сорта несходны друг с другом вследствие изменчивости.

Изменчивость – это процесс возникновения новых особенностей, приводящий к развитию различий между особями и возникающий под влиянием внешних факторов.

Дарвин установил классификацию форм изменчивости:

- неопределенная, или индивидуальная, наследственная;
- определенная, или групповая, ненаследственная.

Но любая из форм изменчивости сама по себе еще не может привести к образованию новой породы или сорта. Наследственность и изменчивость лишь предпосылка эволюции культурных форм. Творческим же фактором эволюции выступает целенаправленная деятельность человека, которую Дарвин назвал искусственным отбором.

После путешествия Дарвин в течение 20 лет упорно работал над созданием эволюционного учения и опубликовал его в труде "Происхождение видов пу-

тем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь" (1859). В дальнейших произведениях Дарвин развивал и углублял различные стороны основной проблемы - происхождение видов. В книге "Изменение домашних животных и культурных растений" на огромном фактическом материале он показал закономерности эволюции пород домашних животных и сортов культурных растений. В труде "Происхождение человека и половой отбор" Дарвин применил эволюционную теорию для объяснения происхождения человека от животных. Дарвину принадлежат капитальные труды по ботанике, зоологии и геологии, в которых детально разработаны отдельные вопросы эволюционной теории.

Главная заслуга Дарвина в том, что он раскрыл движущие силы эволюции. Он материалистически объяснил возникновение и относительный характер приспособленности действием только естественных законов, без вмешательства сверхъестественных сил.

Учение Дарвина в корне подрывало метафизические представления о постоянстве видов и сотворении их богом. Каковы же движущие силы эволюции пород домашних животных, сортов культурных растений и видов в дикой природе? Движущие силы эволюции пород и сортов - наследственная изменчивость и производимый человеком отбор. Дарвин установил, что различные породы животных и сорта культурных растений созданы человеком в процессе искусственного отбора. Из поколения в поколение человек отбирал и оставлял для размножения особей с каким-либо интересным для него изменением, обязательно наследственным, и устранял других особей от размножения. В результате были получены новые породы и сорта, признаки и свойства которых соответствовали интересам человека. Нет ли подобного процесса в природе? Организмы размножаются в геометрической прогрессии, но до половозрелого состояния доживают относительно не многие. Значительная часть особей погибает, не оставив потомства совсем или оставив малое его количество. Между особями как одного вида, так и разных видов возникает борьба за существование, под которой Дарвин понимал сложные и многообразные отношения организмов между собой и с условиями окружающей среды. Он имел в виду "не только жизнь одной особи, но и успех ее в обеспечении себя потомством". Следствием борьбы за существование является естественный отбор. Этим термином Дарвин назвал "сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных". Борьба за существование и естественный отбор на основе наследственной изменчивости является, по Дарвину, основными движущими силами (факторами) эволюции органического мира.

Индивидуальные наследственные уклонения, борьба за существование и естественный отбор в длинном ряду поколений приведут к изменению видов в направлении все большей приспособленности к конкретным условиям существования. Приспособленность организмов всегда относительна. Другим результатом естественного отбора является многообразие видов, населяющих Землю.

Эволюционная теория Ч. Дарвина относится к величайшим естественно-научным открытиям XIX века. Идеи Ч. Дарвина оказали влияние на развитие

эволюционной палеонтологии, эволюционной эмбриологии и сравнительной анатомии. Исследования в этих областях биологии долгое время служили основными методами изучения эволюции (метод тройного параллелизма, или триада Геккеля).

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 10,11,16.

РАЗДЕЛ I. Факторы эволюции. Микроэволюция. Пути и закономерности эволюции. Макроэволюция

Лекция № 2-3. Общая характеристика жизни как особой формы движения материи (4 часа).

План:

1. Основные уровни организации жизни.
2. Роль живого вещества в геохимических процессах в биосфере.
3. Эволюционные преобразования – необходимое условие существования жизни на Земле.
4. Организм как объект эволюционных преобразований.
5. Популяция – элементарная единица эволюции.

Мир живой природы представляет собой совокупность биологических систем разного уровня организации и различной степени соподчиненности. Среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций и видов. Эта уникальность проявления дискретности и целостности живого основана на замечательном явлении конвариантной редупликации (самовоспроизведение с изменениями).

Проявление жизни на Земле чрезвычайно многообразны. Жизнь на Земле представлена ядерными и доядерными, одно- и многоклеточными существами. Многоклеточные в свою очередь представлены грибами, растениями и животными. Любое из этих царств объединяет разнообразные типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы.

Во всем многообразии живого можно выделить несколько различных уровней организации живого:

- *молекулярно-генетический уровень.* Основные структуры этого уровня – нуклеиновые кислоты и белки. Белки в свою очередь выступают как полимерные соединения, состоящие из отдельных мономеров. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма; обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др. На этом же уровне закладываются основы эволюционного развития.

- *субклеточный уровень.* Этот уровень представлен клеткой как основной структурной и функциональной единицей всего живого обитающего на Земле. Субклеточный уровень позволяет изучить онтогенез клетки.

- *клеточный уровень.* На этом уровне появляются принципиальные отличия в строении растительных и животных организмов.

Растительная клетка	Животная клетка
Оболочка жесткая, пектиновая	Оболочка мягкая, кожистая
Наличие пластид, способных к синтезу органического вещества (автотрофы – организм, синтезирующий из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии Солнца).	Отсутствие пластид (кроме клеток печени; хромопласты) (гетеротрофы – организм использующий для питания органические вещества производимые другими видами и, как правило, не способные к синтезу веществ своего тела из неорганических веществ).
Запас питательных веществ в виде крахмала.	Запас питательных веществ в виде гликогена.

- *тканевый уровень*. Клетки схожие по строению и выполняющие одну и ту же функцию в организме, образуют ткани.

- *органный уровень*. У большинства животных и растений орган – это структурно-функциональное объединение нескольких типов тканей (мозг, сердце человека, плод, побег у растений). Но, как известно органы не существуют сами по себе, они способны функционировать лишь в составе целостного организма.

- *организменный или онтогенетический уровень*, более комплексная ступень организации жизни на Земле. Жизнь этого уровня представлена организмами или особями. Это в равной степени присуще микроорганизмам, растениям, грибам и животным, хотя в указанных царствах индивиды имеют различное морфологическое содержание. Так, одноклеточные состоят из ядра, цитоплазмы, множество органелл и мембран, макромолекул и т.д. Сложность индивидуума у многоклеточных во много раз выше, т.е. индивид – элементарная неделимая единица жизни на Земле. В ряде случаев вопрос об определении границ индивида, особи не столь прост. Например, не вполне ясно, можно ли считать особью отдельные организмы, составляющие колонии коралловых полипов, мшанок, сифонофор. Каждая из таких частей, хотя и существует в виде отдельного самостоятельного индивидуума, но зависит от других частей. Не прост вопрос определения особи у таких комплексных организмов, как лишайники. С эволюционной точки зрения особью следует считать все морфофизиологические единицы, происходящие от одной зиготы, гаметы, споры, почки и индивидуально подлежащие действию элементарных эволюционных факторов.

На онтогенетическом уровне единицей жизни служит особь с момента ее возникновения и до смерти. На онтогенетическом уровне происходит не только реализация наследственной информации, но и апробация ее посредством проверки согласованности в реализации наследственных признаков и работы управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи.

Возникновение онтогенетических дифференцировок лежит в основе возникновения всех эволюционных новообразований в развитии всякой группы организмов. До сих пор не известно, почему в онтогенезе строго определенные процессы происходят в должное время и в должном месте.

Пока можно предполагать, что элементарными структурами на онтогенетическом уровне организации жизни служат клетки, а элементарными явлениями какие-то процессы, связанные с дифференцировкой.

Особи в природе не абсолютно изолированы друг от друга, а объединены более высоким рангом биологической организации на популяционно-видовом уровне.

- *популяционно-видовой уровень*. Объединение особей в популяции, а популяций в виды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличительных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней.

Популяция – элементарная, далее неразложимая единица эволюции представляющая собой генетически открытую систему. На этом уровне происходят элементарные явления - изменение генотипического состава популяции; элементарный материал на этом уровне – мутации.

Виды, всегда выступающие как система популяций, являются наименьшими, в природных условиях генетически закрытыми системами.

Все это приводит к тому, что популяции оказываются элементарными единицами, а виды – качественными этапами процесса эволюции.

Популяции и виды как индивидуальные образования способны к длительному существованию и историческому развитию. При этом жизнь отдельной особи находится в зависимости от процессов, протекающих в популяциях. Популяции и виды всегда существуют в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты.

Конкретная среда протекания процесса эволюции, идущего в отдельных популяциях - биогеоценоз. В то же время биогеоценоз – элементарная единица следующего уровня организации жизни на Земле.

- *биогеоценотический (экосистемный) уровень*. Биоценоз – совокупность растений, животных, грибов и прокариот, населяющих участок суши или водоема и находящаяся в определенных отношениях между собой. Вместе с конкретными участками земной поверхности, занимаемыми биоценозами, и прилегающей атмосферой называются экосистемами. Экосистемы могут быть разного масштаба (от капли воды до экосистемы острова, реки, континента и всей биосферы в целом).

Экосистемы “безразмерное” понятие, но есть один класс экосистем, имеющих определенные размеры это биогеоценозы (В.Н. Сукчев, Николай Иванович Тимофеев-Ресовский).

Биогеоценоз - это такая экосистема, внутри которой не проходит биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ; биогеоценоз – одна из наиболее сложных природных систем.

Все группы экосистем продукт совместного исторического развития видов, различающихся по систематическому положению. Биогеоценозы – среда для эволюции входящих в них популяций. Популяции разных видов в биогеоценозах воздействуют друг на друга по принципу прямой и обратной связи, и жизнь в биогеоценозах регулируется в основном силами самой системы.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 7,8,11,20.

Лекция № 4. Основные этапы химической и биологической эволюции (2 часа).

План:

1. Возникновение и основные этапы биогенеза.
2. Современные гипотезы происхождения жизни.
3. Основные этапы развития жизни на Земле по данным палеонтологии и филогенетики.

Существует две основных концепции возникновения жизни на Земле: концепция абиогенеза и концепция биогенеза. Идеи абиогенеза исходят из того, что жизнь возникает тем, или иным путем из неживой материи. Концепции биогенеза исходят из принципа «все живое – от живого», то есть жизнь существует столько, сколько существует наш мир.

Для того чтобы сделать выбор в пользу той, или иной концепции, необходимо ответить на вопрос: «Чем живое отличается от неживого?». Существует множество подходов к определению понятия «жизнь», выделяющих основные черты жизни, например:

1. биохимический - основные свойства жизни – обмен веществ и особенности биохимического состава.
2. генетический - основные свойства жизни – самовоспроизведение, передача и реализация наследственной информации.
3. эволюционный - основные свойства жизни – изменчивость наследственной информации и её дифференциальное воспроизведение (естественный отбор).
4. термодинамический - основные свойства жизни – активное противостояние процессам разрушения.
5. экологический - основные свойства жизни – соподчинение биологических систем, наличие устойчивых динамических связей между биологическими объектами.

Все теории абиогенеза, в основном, являются геоцентрическими химическими: жизнь возникла именно на Земле в результате появления новых химических веществ и новых химических реакций.

Концепция абиогенеза базируется на следующих положениях:

1. живое отличается от неживого особенностями химического состава биологических систем и обмен веществ. Такие теории происхождения жизни называются биохимическими.
2. жизнь возникла именно на Земле естественным путем из неорганических веществ с затратой свободной энергии. Жизнь возникла в результате появления новых химических веществ и новых химических реакций, при этом сложные органические соединения образуются из неорганических веществ. Такие теории происхождения жизни называются геоцентрическими.
3. к основным свойствам и признакам жизни относятся: обмен веществ; самовоспроизведение, передача и реализация наследственной информации; из-

менчивость наследственной информации и её дифференциальное воспроизведение (естественный отбор).

Остальные подходы к определению жизни являются дополняющими, причем, наиболее важную роль играют генетический и эволюционный подходы, а термодинамическому и экологическому – отводится второстепенная роль.

Одна из первых геоцентрических химических теорий была разработана Э. Геккелем (последователем Ч. Дарвина). В XX веке наиболее популярной стала теория Александра Ивановича Опарина (1924), в пользу которой свидетельствовали опыты по абиогенному синтезу органических веществ из неорганических – воды, аммиака, цианидов и других (С. Миллер, А.Г. Пасынский, Т.Е. Павловская).

В основе теории А.И. Опарина лежало представление о коацерватах как предшественниках первых клеток; коацерваты – мельчайшие капли концентрированных растворов полимеров (коллоидных растворов), изолированные от внешней среды полупроницаемыми мембранами. В дальнейшем С. Фокс экспериментальным путем получил микросферы – капельки концентрированных растворов искусственно полученных белков (протеиноидов).

Современные представления об основных этапах абиогенеза

1. синтез органических мономеров: органических кислот, аминокислот, углеводов, азотистых оснований. Для этого на Земле имелись все условия: обилие воды, метана, аммиака и цианидов, отсутствие кислорода и других окислителей (атмосфера носила восстановительный характер), избыток свободной энергии в виде ультрафиолетового света, электрических разрядов и вулканической деятельности.

2. синтез органических полимеров из имеющихся мономеров с участием неорганических катализаторов (ионы металлов и неорганические матрицы в виде частиц глины). В присутствии воды образуются коацерваты (или микросферы).

3. образование нуклеопротеидов (комплексов белков и нуклеиновых кислот), появление реакций матричного типа, появление липидных мембран. Этот этап завершается появлением молекулярно-генетических систем управления и естественного отбора. Вероятно, первичными нуклеиновыми кислотами были различные типы РНК, которые обеспечивали все матричные процессы; ДНК (как основной носитель генетической информации) возникла значительно позже.

4. появление первых биологических систем – пробионтов. (А.И. Опарин считал пробионтов еще неживыми существами, но его последователи считают их уже живыми).

Вероятно, пробионты обладали уже всеми свойствами жизни, но системы гомеостаза и гомеореза еще не сформировались.

5. появление архебионтов (по терминологии А.И. Опарина – протобионтов) – предшественников современных организмов. Архебионты характеризовались наличием основных компонентов клетки: плазмалеммы, цитоплазмы и генетического аппарата. Существовали системы обмена веществ (электрон–транспортные цепи) и системы воспроизведения, передачи и реализации

наследственной информации (репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка на основании генетического кода).

6. формирование современных клеток и групп организмов: архебактерий, эубактерий, мезокариот и эукариот.

Концепции биогенеза

Идеи биогенеза базируются, в первую очередь, на термодинамическом и экологическом подходах к определению границы между живым и неживым. Генетический и эволюционный подходы играют второстепенную роль, а биохимический подход практически игнорируется.

Концепции биогенеза базируются на следующих положениях:

1. живое и неживое есть два состояния материи. Ни одно из этих состояний не может быть выведено из другого. Такие теории называются физическими.

2. основные свойства и признаки жизни: активное противостояние процессам разрушения (термодинамические аспекты); соподчинение биологических систем, наличие устойчивых динамических связей между биологическими объектами (системные аспекты).

3. жизнь возникает не на Земле, а во Вселенной. Тогда биосфера Земли есть конкретное проявление живой части Космоса в земных условиях. Такие теории происхождения жизни называются космическими.

Таким образом, концепции биогенеза объединяют, в основном, космоцентрические физические гипотезы происхождения жизни. С этой точки зрения, биосфера Земли есть конкретное проявление живой части Космоса в земных условиях.

С научной точки зрения, концепция биогенеза была обоснована еще в XVII веке, когда в опытах Ф. Реди была доказана невозможность самозарождения жизни на Земле в современных условиях. В течение 100 последних лет это направление развивали многие известные ученые: С. Аррениус, Х. Гюйгенс, Л. Пастер, П. Кюри, В.И. Вернадский, Ф. Крик и другие.

Долгое время выражение «жизнь зародилась в Космосе» понималось буквально: жизнь возникла на планетах земного типа, а затем зародыши жизни (споры) были занесены на Землю с космической пылью, в составе метеоритов или каким-то иным путем.

Однако с развитием биологической кибернетики во второй половине XX века идеи внеземного происхождения жизни получили дальнейшее развитие. Например, К. Тринчер выдвинул идею Большого биологического взрыва: примерно 4 миллиарда лет назад первичная материя (протоматерия) разделилась на живую и неживую. В зависимости от конкретных физико-химических условий на разных планетах возникают разные формы жизни. При этом не исключается конвергентное сходство между ними вследствие общих законов эволюции.

Основные этапы развития органического мира Земли

Эволюция органического мира Земли неразрывно связана с эволюцией литосферы. История развития литосферы Земли подразделяется на геологические эры: катархейскую, архейскую, протерозойскую, палеозойскую, мезозойскую, кайнозойскую. Каждая эра делится на периоды и эпохи. Геологическим

эрам, периодам и эпохам соответствуют определенные этапы развития жизни на Земле.

Катархей, архей и протерозой объединяются в криптозой – «эпоху скрытой жизни». Ископаемые остатки криптозоя представлены отдельными фрагментами, не всегда поддающимися идентификации. Палеозой, мезозой и кайнозой объединяются в фанерозой – «эпоху явной жизни». Начало фанерозоя характеризуется появлением скелетообразующих животных, хорошо сохраняющихся в ископаемом состоянии: фораминифер, раковинных моллюсков, древних членистоногих.

Ранние этапы развития органического мира

Предшественники современных организмов (архебионты) характеризовались наличием основных компонентов клетки: плазмалеммы, цитоплазмы и генетического аппарата. Существовали системы обмена веществ (электрон-транспортные цепи) и системы воспроизведения, передачи и реализации наследственной информации (репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка на основании генетического кода).

Дальнейшее развитие органического мира включает эволюцию отдельных групп организмов в составе экосистем. Экосистема должна включать не менее трех компонентов: продуцентов, консументов и редуцентов. Таким образом, на ранних этапах развития органического мира должны были сформироваться основные способы питания: фотоавтотрофный (голофитный), гетеротрофный голозойный и гетеротрофный сапротрофный. Фотоавтотрофный (голофитный) тип питания включает поглощение неорганических веществ поверхностью тела и последующий хемосинтез или фотосинтез. При гетеротрофном сапротрофном типе питания происходит поглощение растворенных органических веществ всей поверхностью тела, а при гетеротрофном голозойном типе питания – захват крупных пищевых частиц и их переваривание.

В условиях избытка готовых органических веществ гетеротрофный (сапротрофный) способ питания является первичным. Большая часть архебионтов специализировалась именно на гетеротрофном сапротрофном питании. У них формируются сложные ферментные системы. Это привело к увеличению объема генетической информации, появлению ядерной оболочки, разнообразных внутриклеточных мембран и органоидов движения. У части гетеротрофов происходит переход от сапротрофного питания к голозойному. В дальнейшем появляются белки-гистоны, что сделало возможным появление настоящих хромосом и совершенных способов деления клетки: митоза и мейоза. Таким образом, происходит переход от прокариотического типа организации клеток к эукариотическому.

Другая часть архебионтов специализировалась на автотрофном питании. Древнейшим способом автотрофного питания является хемосинтез. На основе ферментно-транспортных систем хемосинтеза возникает фотосинтез – совокупность обменных процессов, основанных на поглощении световой энергии с помощью разнообразных фотосинтетических пигментов (бактериохлорофилла, хлорофиллов а, b, с, d и других). Избыток углеводов, образующихся при фиксации CO₂, позволил синтезировать разнообразные полисахариды.

Все перечисленные признаки у гетеротрофов и автотрофов являются крупными ароморфозами.

Вероятно, на ранних стадиях эволюции органического мира Земли был широко распространен обмен генами между совершенно разными организмами (перенос генов путем трансдукции, межвидовой гибридизации и внутриклеточного симбиоза). В ходе синтезогенеза свойства гетеротрофных и фотоавтотрофных организмов объединились в одной клетке. Это привело к формированию различных отделов водорослей – первых настоящих растений.

Основные этапы эволюции животных

Эукариотические организмы, специализирующиеся на гетеротрофном питании, дали начало Животным и Грибам.

Первые животные были представлены Одноклеточными организмами. Многие из них занимали промежуточное положение между животными, водорослями и грибами. В настоящее время подцарство Одноклеточные представлены семью типами: Саркомастигофоры, Инфузории и разнообразные споровики (паразиты многоклеточных животных).

В протерозойской эре возникают все известные типы Многоклеточных беспозвоночных животных. Существует две основные теории происхождения многоклеточных животных. Согласно теории гастреи (Э. Геккель), исходным способом формирования двуслойного зародыша является инвагинация (впячивание стенки бластулы). Согласно теории фагоцителлы (И. И. Мечников), исходным способом формирования двуслойного зародыша является иммиграция (перемещение отдельных бластомеров в полость бластулы). Возможно, эти две теории взаимно дополняют друг друга.

Кишечнополостные – представители наиболее примитивных (двуслойных) многоклеточных: их тело состоит всего из двух слоев клеток: эктодермы и энтодермы. Уровень дифференцировки тканей очень низкий.

У Низших червей (Плоские и Круглые черви) появляется третий зародышевый листок – мезодерма. Это крупный ароморфоз, благодаря которому появляются дифференцированные ткани и системы органов.

Затем эволюционное древо животных разветвляется на Первичноротых и Вторичноротых. Среди Первичноротых у Кольчатых червей образуется вторичная полость тела (целом). Это крупный ароморфоз, благодаря которому становится возможным разделение тела на отделы.

Кольчатые черви имеют примитивные конечности (параподии) и гомонимную (равнозначную) сегментацию тела. Но в начале кембрия появляются Членистоногие, у которых параподии преобразованы в членистые конечности. У Членистоногих появляется гетеронимная (неравнозначная) сегментация туловища. У них имеется хитиновый экзоскелет, который способствует появлению дифференцированных пучков мышц. Перечисленные особенности Членистоногих являются ароморфозами.

Наиболее примитивные Членистоногие – Трилобитообразные – господствовали в палеозойских морях. Современные Жабродышащие первично-водные членистоногие представлены Ракообразными. Однако в начале дево-

на (после выхода на сушу растений и формирования наземных экосистем) происходит выход на сушу Паукообразных и Насекомых.

Паукообразные вышли на сушу, благодаря многочисленным алломорфозам (идиоадаптациям):

- непроницаемость покровов для воды.
- утрата личиночных стадий развития (за исключением клещей, однако нимфа клещей принципиально не отличается от взрослых животных).
- формирование компактного слабо расчлененного тела.
- формирование органов дыхания и выделения, соответствующих новым условиям обитания.

Насекомые наиболее приспособлены к жизни на суше, благодаря появлению крупных ароморфозов:

- наличие зародышевых оболочек – серозной и амниотической.
- наличие крыльев.
- пластичность ротового аппарата.

С появлением Цветковых растений в меловом периоде начинается совместная эволюция Насекомых и Цветковых (коэволюция), и у них формируются совместные адаптации (коадаптации). В кайнозойской эре Насекомые, как и Цветковые растения, находятся в состоянии биологического прогресса.

Среди Вторичноротых животных наивысшего расцвета достигают Хордовые животные, у которых появляется ряд крупных ароморфозов: хорда, нервная трубка, брюшная аорта (а затем – сердце).

Происхождение хорды до сих пор точно не установлено. Известно, что тяжи вакуолизированных клеток имеются у низших беспозвоночных. Например, у ресничного червя *Coelognopora* ветвь кишечника, располагающаяся над нервными ганглиями в переднем конце тела, состоит из вакуолизированных клеток, так что внутри тела возникает эластичный стержень, помогающий вбуравливаться в песчаный грунт. У североамериканского ресничного червя *Nematoplane nigrocapitula* в добавление к описанной передней кишке вся спинная сторона кишечника преобразована в жгут, состоящий из вакуолизированных клеток. Этот орган называли кишечной хордой (*chorda intestinalis*). Возможно, что прямо из вакуолизированных клеток спинной стороны кишки и возникла спинная хорда (*chorda dorsalis*) энтомезодермального происхождения.

От примитивных Хордовых животных в силуре происходят первые Позвоночные (Бесчелюстные). У позвоночных формируется осевой и висцеральный скелет, в частности, мозговая коробка и челюстной отдел черепа, что также является ароморфозом. Низшие Челюстноротые позвоночные представлены разнообразными Рыбами. Современные классы рыб (Хрящевые и Костные) формируются в конце палеозоя – начале мезозоя).

Часть Костных рыб (Мясистопастные), благодаря двум ароморфозам – легочному дыханию и появлению настоящих конечностей – дала начало первым Четвероногим – Амфибиям (Земноводным). Первые Земноводные вышли на сушу в девонском периоде, но их расцвет приходится на каменноугольный период (многочисленные стегоцефалы). Современные Амфибии появляются в конце юрского периода.

Параллельно среди Четвероногих появляются организмы с зародышевыми оболочками – Амниоты. Наличие зародышевых оболочек – крупный ароморфоз, который впервые появляется у Рептилий. Благодаря зародышевым оболочкам, а также ряду других признаков (ороговевающий эпителий, тазовые почки, появление коры больших полушарий) Рептилии полностью утратили зависимость от воды. Появление первых примитивных рептилий – котилозавров – относится к концу каменноугольного периода. В перми появляются разнообразные группы рептилий: зверозубые, первоящеры и другие. В начале мезозоя формируются ветви черепах, плезиозавров, ихтиозавров. Начинается расцвет рептилий.

От групп, близких к первоящерам, отделяются две ветви эволюционного развития. Одна ветвь в начале мезозоя дала начало многочисленной группе псевдозухий. Псевдозухии дали начало нескольким группам: крокодилы, птерозавры, предки птиц и динозавры, представленные двумя ветвями: ящеротазовые (бронтозавр, диплодок) и птицетазовые (только растительноядные виды – стегозавр, трицератопс). Вторая ветвь в начале мелового периода привела к появлению подкласса чешуйчатых (ящерицы, хамелеоны и змеи).

Однако Рептилии не смогли утратить зависимость от низких температур: теплокровность у них невозможна из-за неполного разделения кругов кровообращения. В конце мезозоя с изменением климата происходит массовое вымирание рептилий.

Лишь у части псевдозухий в юрском периоде появляется полная перегородка между желудочками, редуцируется левая дуга аорты, происходит полное разделение кругов кровообращения, и становится возможной теплокровность. В дальнейшем эти животные приобрели ряд адаптаций к полету и дали начало классу Птицы.

В юрских отложениях мезозойской эры (≈ 150 млн. лет назад) обнаружены отпечатки Первоптиц: археоптерикса и археорниса (три скелета и одно перо). Вероятно, это были древесно-лазающие животные, которые могли планировать, но не были способны к активному полету. Еще раньше (в конце триаса, ≈ 225 млн. лет назад) существовал протоавис (два скелета обнаружены в 1986 году в Техасе). Скелет протоависа существенно отличался от скелета рептилий, большие полушария мозга и мозжечок были увеличены в размерах. В меловом периоде существовали две группы ископаемых птиц: ихтиорнисы и гесперорнисы. Современные группы птиц появляются только в начале кайнозойской эры.

Существенным ароморфозом в эволюции птиц можно считать появление четырехкамерного сердца в сочетании с редукцией левой дуги аорты. Произошло полное разделение артериальной и венозной крови, что сделало возможным дальнейшее развитие головного мозга и резкое повышение уровня обмена веществ. Расцвет Птиц в кайнозойской эре связан с рядом крупных идиоадаптаций (появление перьевого покрова, специализация опорно-двигательного аппарата, развитие нервной системы, забота о потомстве и способность к перелетам), а также с рядом признаков частичной дегенерации (например, утрата зубов).

В начале мезозойской эры появляются первые Млекопитающие, которые возникли благодаря целому ряду ароморфозов: увеличенные полушария переднего мозга с развитой корой, четырехкамерное сердце, редукция правой дуги аорты, преобразование подвеса, квадратной и сочленовной костей в слуховые косточки, появление шерстного покрова, млечных желез, дифференцированных зубов в альвеолах, предротовой полости. Предками Млекопитающих были примитивные пермские Пресмыкающиеся, сохранявшие ряд признаков Амфибий (например, были хорошо развиты кожные железы).

В юрском периоде мезозойской эры Млекопитающие были представлены, как минимум, пятью классами (Многобугорчатые, Трехбугорчатые, Трикодонты, Симметродонты, Пантотерии). Один из этих классов, вероятно, дал начало современным Первозверям, а другой – Сумчатым и Плацентарным. Плацентарные млекопитающие, благодаря появлению плаценты и настоящего живорождения, в кайнозойской эре переходят в состояние биологического прогресса.

Исходным отрядом Плацентарных являются Насекомоядные. От Насекомоядных рано отделились Неполнозубые, Грызуны, Приматы и ныне вымершая группа Креодонтов – примитивных хищников. От Креодонтов отделились две ветви. Одна из этих ветвей дала начало современным Хищным, от которых отделились Ластоногие и Китообразные. Другая ветвь дала начало примитивным копытным (Кондилартрам), а затем Непарнокопытным, Парнокопытным и родственным отрядам.

Окончательная дифференцировка современных групп Млекопитающих завершилась в эпоху великих оледенений – в плейстоцене. На современный видовой состав Млекопитающих значительное влияние оказывает антропогенный фактор. В историческое время были истреблены: тур, стеллерова корова, тарпан и другие виды.

В конце кайнозойской эры у части Приматов возникает особый тип ароморфоза – переразвитие коры больших полушарий головного мозга. В результате возникает совершенно новый вид организмов – Человек разумный.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 7,10,17.

Лекция № 5 - 6. Генетико – экологические основы эволюционного процесса (4 часа).

План:

1. Мутации как основной материал для эволюционного процесса.
2. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов) в популяциях. Влияние динамики численности популяций (волн жизни) на генотипический состав популяций.
3. Миграция, ее значение в изменении генетической структуре популяций.
4. Изоляция. Основные формы биологической изоляции.

Элементарные эволюционные факторы – это стохастические (вероятностные) процессы, протекающие в популяциях, которые служат источниками первичной внутрипопуляционной изменчивости.

К основным ЭЭФ относятся: мутационный процесс, рекомбинации и давление мутаций. Эти факторы обеспечивают появление в популяциях новых аллелей (а также хромосом и целых хромосомных наборов). К дополнительным ЭЭФ относятся: популяционные волны, изоляция, эффект основателя, дрейф генов. Эти факторы обеспечивают эффект Болдуина, или эффект «бутылочного горлышка», способствующий изменению частот аллелей в популяции. К ЭЭФ относятся и другие процессы, способные изменить генетическую структуру популяции: миграции (поток генов), мейотический драйв и прочие.

Мутационный процесс – это процесс возникновения в популяциях самых разнообразных мутаций: генных, хромосомных и геномных. Мутационный процесс является важнейшим элементарным эволюционным фактором, поскольку поставляет элементарный эволюционный материал – мутации. Именно мутации обеспечивают появление новых вариантов признака, именно мутации лежат в основе всех форм изменчивости.

Мутации, которые не подвергаются заметному действию отбора, называются селективно нейтральными. В теории эволюции обычно рассматриваются только генеративные мутации; генетические мозаики в эволюционных моделях не рассматриваются. Если тип мутации не оговаривается специально, то обычно мутацией называют изменение исходного аллеля некоторого гена; такое изменение записывают следующим образом: $A \rightarrow a$ или $a \rightarrow A$ или $a_0 \rightarrow a_k$ (где k – некоторый символ, например, номер мутации). Ген может мутировать в различных направлениях; в результате могут возникать обратные мутации, при которых действие одной мутации отменяется другой мутацией. Например, действие прямой мутации $A \rightarrow a$ отменяется обратной мутацией $a \rightarrow A$. При этом обратная мутация может быть истинной, но может быть и следствием внутригенной супрессии (например, потеря одной пары оснований компенсируется вставкой другой пары).

Частота мутаций конкретных генов очень низка: она колеблется от 10–3 (мутирует один ген из тысячи) до 10–10 (мутирует один ген из десяти миллиардов). В среднем можно считать, что лишь несколько гамет из миллиона содержит новую мутацию по данному гену, тогда частота мутации составляет $n \times 10^{-6}$ или просто $\sim 10^{-6}$. (Более подробная характеристика мутаций рассматривается в курсе генетики.)

Носителями мутации называются организмы, все клетки которых несут рассматриваемую мутацию (например, гетерозиготы Aa), но эта мутация не проявляется в фенотипе и не может подвергаться действию отбора. Мутантами будем называть организмы, у которых мутация обнаруживается в фенотипе и может подвергаться действию отбора (заметьте, что термин «мутант» используют в самых различных значениях). В разных группах организмов возможность фенотипического проявления мутантного аллеля различна.

Мутационный процесс дополняется некоторыми специальными механизмами, способствующими сохранению мутаций или изменению экспрессии мутантных аллелей.

Рекомбинации

Как правило, один фенотипический признак формируется под влиянием множества генетических факторов, то есть является полигенным. Поэтому разные мутации могут взаимодействовать между собой. В результате рекомбинаций (которые имеются у всех известных групп организмов) возможны следующие эффекты взаимодействия мутаций:

1. различные способы межгенных взаимодействий: комплементарность, эпистаз, а также различные формы полимерии: аддитивная (простое суммирование фенотипических эффектов, при котором $1+1=2$) и неаддитивная (нелинейное взаимодействие, при котором $1+1\neq 2$).

2. мутации в управляющих генах: ослабителях (супрессорах), усилителях (бустерах), модификаторах. Например, мутация в гене-модификаторе X может превратить рецессивную мутацию, а в доминантную.

Итак, для понимания значения мутационного процесса необходимо рассматривать не отдельные мутации, а все разнообразие возможных мутаций и их сочетаний в популяциях.

Дрейф генов или генетико-автоматические процессы

Анализируя процессы, протекающие в свободно скрещивающейся популяции, английский ученый К. Пирсон в 1904 г. установил существование закономерностей, описывающих ее генетическую структуру. Это обобщение, получило название закона стабилизирующего скрещивания (закон Пирсона) – в условиях свободного скрещивания при любом исходном соотношении численности гомозиготных и гетерозиготных родительских форм уже в первом поколении внутри популяции устанавливается состояние равновесия, если исходные частоты аллелей одинаковы у обоих полов.

В небольших по численности изолированных популяциях в силу чисто случайных колебаний частот аллеля может произойти либо его полное закрепление, либо полная утрата из генофонда популяции. Это явление было названо дрейфом генов.

Хорошо изучен дрейф генов на природных популяциях растений и животных, а также человека.

В результате дрейфа генов в малых популяциях могут закрепляться и вредные аллели. Они пополняют так называемый генетический груз популяции, который, однако, при изменении условий среды используется отбором на благоприятные преобразования таких ранее вредных аллелей.

Под *миграцией* чаще всего понимают передвижение организмов из одного места обитания в другое. В эволюционном плане миграция означает, во-первых, переселение за пределы ареала материнской популяции, во-вторых, такое переселение, за которым следует либо обновление генофонда другой популяции в результате скрещивания мигрантов с ее особями, либо образование новой самостоятельной популяции.

Эволюционное значение миграции заключается в изменении генетического состава тех популяций, в которые вливаются мигранты. Это изменения осуществляется такими процессами, как поток генов и интрогрессия генов.

Миграция способствует обогащению генофонда популяций новыми генными комплексами в результате потока и интрогрессии генов, она является важным источником комбинативной изменчивости.

Изоляция – широкий комплекс явлений, связанных с резким ограничением или полным прекращением скрещивания представителей разных популяций и видов. Различают несколько видов изоляции:

1. пространственная (или географическая) – различные изменения в ландшафте; образование преград в виде рек, лесных массивов и др. Места обитания видов часто бывают неоднородны, и это приводит к так называемому островному распределению популяций.

2. биологический способ изоляции – включает такие механизмы, которые либо вообще не допускают скрещивания, либо препятствуют воспроизведению нормального потомства. Биологический способ включает несколько форм изоляции и все они так или иначе связаны с условиями и механизмами размножения. Экологическая форма изоляции определяется условиями существования видов, связанные с местами и сроками размножения. Экологическая форма изоляции подразделяется на сезонную и биотопическую. Сезонная – определяется во времени полового созревания. Биотопическая - возникает в результате расхождения близкородственных видов по разным местообитаниям.

3. морфофункциональная форма изоляции обусловлена особенностями строения и функционирования органов размножения. В ходе эволюции выработались два основных способа такой изоляции: морфологический и физиологический. Морфологическая изоляция заключается в несоответствии строения органов размножения, которое препятствует оплодотворению. Физиологическая изоляция связана с нарушением процессов размножения.

4. этологическая форма изоляции определяется особенностями поведения, допускающими спаривание только с особями своего вида.

5. генетическая форма изоляции заключается в несовместимости половых продуктов самца и самки. Изолирующие механизмы тесно связаны с генетическими предпосылками эволюции, в первую очередь с наследственной изменчивостью.

Таким образом, можно подойти к заключению, что популяция является элементарной биологической структурой, способной к эволюционным изменениям. Любые изменения отдельных особей, ни каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут: индивидуально и дискретно возникающее изменение должно стать групповым, подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов. Это возможно лишь в рамках популяции. Особь в популяции – объект действия главного эволюционного фактора – отбора. Вид – качественный этап эволюционного процесса.

Изменчивость и изоляция сами по себе не могут быть причинами эволюционного процесса, они создают лишь необходимые предпосылки для творческого действия естественного отбора.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 4,14,15,17,20.

Лекция № 7 - 8. Движущие силы эволюции (4 часа).

План:

1. Борьба за существование как взаимодействие организмов с окружающей средой. Формы борьбы за существование: конституциональная, межвидовая, внутривидовая.
2. Особенности естественного отбора как основной движущей силы эволюции.
3. Элиминация как способ осуществления естественного отбора. Формы элиминации.
4. Движущий отбор и его разновидности. Понятие полового отбора.
5. Эволюция адаптаций – основной результат действия естественного отбора. Классификация адаптаций.

Одной из составляющих сил эволюции является борьба за существование, которая определяется как сложный процесс противоречивых взаимодействий особей одного или разных видов, который через уничтожение менее приспособленных организмов ведет к естественному отбору.

Впервые факт борьбы за существование вскрыл Дарвин выделяя основные ее формы: внутривидовую и межвидовую, и третью не основную – действие факторов абиотической среды на все живые организмы данной территории.

Стремление организмов выжить и оставить после себя потомство составляет исходное условие борьбы за существование, закономерным следствием ее является снижение численности особей каждого поколения и совершенствование морфофизиологических и поведенческих адаптаций.

В современном представлении борьба за существование – это совокупность внутривидовых и межвидовых взаимодействий, а также действие абиотических причин на каждое данное поколение с момента формирования гамет до половой зрелости, вызывающих закономерное снижение численности популяций.

Шмальгаузен предложил классификацию борьбы за существование:

Борьба за существование делится на соревнование (прямая и косвенная борьба) и элиминацию (избирательная и неизбирательная борьба). В основе соревнования лежит различие между особями одной популяции в борьбе за сохранение потомства и своей собственной жизни.

Северцев предложил различать две основные формы борьбы за существование: прямую и косвенную. Прямая приводит к элиминированию особи, а косвенная включает в себя состязание, соревнование, конкуренцию.

Конкуренция возникает, если у двух близких видов наблюдаются сходные потребности: пищевые ресурсы, убежища, места для размножения и т.д. Если эти два вида оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытеснит другого.

Внутривидовая конкуренция включает в себя три вида: трофическую, топическую, репродуктивную.

Внутривидовая трофическая конкуренция обусловлена у животных потребностями в одинаковой пище, у растений – в одних и тех же питательных веществах и солнечной энергии для фотосинтеза. Эта форма конкуренции носит наиболее острый характер, т.к. в нее вступают особи, одинаковые по морфофизиологической конституции, имеющие потребности в одинаковой пище.

Кроме того, эта форма может быть не только индивидуальной, но и в конкуренцию за пищу могут вступать группы генетически однородных особей (колонии, семьи), это так называемая групповая конкуренция. Эта форма конкуренции в эволюционном плане очень важна, т.к. совершенствуются морфофизиологические и поведенческие адаптации, связанные с улучшением способов добывания пищи и эффективности ее усвоения организмом.

Внутривидовая топическая конкуренция обусловлена совместным обитанием в одной среде. Конкуренция может происходить между самими организмами, либо между группами сходных организмов на фоне общих абиотических условий (холод, засуха, засоленность и т.д.) и биотических факторов.

Топическая форма конкуренции – важная причина выработки приспособлений к неблагоприятным условиям абиотической и биотической среды.

Репродуктивная конкуренция выражается в борьбе особей за воспроизведение потомства. Борьба особей одного вида может происходить за партнера для спаривания и оплодотворения.

Значение репродуктивной конкуренции в эволюционном плане велико, она является причиной возникновения и совершенствования адаптаций, связанных с размножением.

Первые представления о естественном отборе как движущей силе эволюции сложились в начале XIX века.

Англичане Уильям Уэллс, Патрик Мэттью, Эдвард Блит в начале XIX в. независимо друг от друга пришли к выводу, что в природе существует жестокая конкуренция, и поэтому только сильнейшие, наиболее приспособленные к условиям данной местности особи могут оставить потомство; в ходе борьбы за существование выживают особи, наиболее соответствующие условиям своей среды, то есть действует «отбор при помощи закона природы».

Герберт Спенсер (английский психолог, 1820–1903) понимал естественный отбор как переживание наиболее приспособленных. Ч. Дарвин использовал это же понятие отбора, но подчеркивал, что «...особи, обладающие хотя бы самым незначительным преимуществом перед остальными, будут иметь больше шансов на выживание и продолжение своего рода».

В начале XX века распространилась теория «механического сита» (Г. де Фриз, 1903), отводящая естественному отбору роль сортировщика уже имеющихся вариантов. Однако в большинстве случаев отбор не использует уже готовые варианты признаков (преадаптации), а создает новые признаки, которые не могли возникнуть лишь за счет мутационной и комбинативной изменчивости. В этом заключается творческая роль естественного отбора.

И. И. Шмальгаузен при разработке теории отбора большое внимание уделял дифференциальной смертности вследствие элиминации. При этом некоторые формы элиминации (общая стихийная) могут не приводить к отбору.

Дж. Гексли (1942) различал отбор как дифференциальное выживание и отбор как дифференциальное размножение. В настоящее время некоторые современные эволюционисты понимают отбор как избирательное выживание биологических единиц (например, Футуима, 1979). Другие эволюционисты (например, Эрик Пианка, 1978) подчеркивают, что отбор действует «только посредством дифференциального успеха в размножении».

Однако размножение и передача генов последующим поколениям – разные понятия. И. Лернер (1958) пришел к выводу, что отбор есть дифференциальное воспроизведение генотипов. Эта формулировка сущности отбора в настоящее время наиболее распространена.

Вопрос о единице действия отбора до сих пор однозначно не решен. Классическая СТЭ подразумевает, что единицей действия отбора является фенотип особи. Однако сами понятия «фенотип» и «особь» строго не определены. Поэтому существуют теории группового отбора (единица отбора – индивид, клон, семья, колония, популяция) и теории «эгоистического гена» (единица отбора – репликон, самовоспроизводящийся участок ДНК).

Большинство эволюционных теорий принимает следующее определение:

Естественный отбор – это совокупность биологических процессов, обеспечивающих дифференциальное выживание и дифференциальное воспроизведение генотипов.

Основные формы естественного отбора

1. движущий отбор – является исходной формой отбора.

Проявляется в виде устойчивого и, в известной мере, направленного изменения частоты аллеля (генотипа, фенотипа) в популяции. Конечным результатом движущей формы отбора является полное замещение аллеля (генотипа, фенотипа) другим аллелем (генотипом, фенотипом). Таким образом, движущий отбор приводит к изменению генетической и фенотипической структуры популяции.

В ходе движущего отбора повышается средняя приспособленность популяции (но не обязательно всех ее членов!).

Механизм движущего отбора заключается в накоплении и усилении отклонений от первоначального (нормального) варианта признака. Эти отклонения появляются в ходе действия элементарных эволюционных факторов. В дальнейшем первоначальный вариант признака может стать отклонением от нормы.

Движущий отбор приводит к появлению в популяции транзитивного, или переходного полиморфизма. Полиморфизм – это одновременное сосуществование в популяции двух и более аллелей одного гена, двух и более генотипов или фенотипов. Выявить этот тип полиморфизма трудно, поскольку он существует в популяции в течение немногих (нескольких десятков) поколений.

2. стабилизирующий отбор (центростремительный отбор) – суммарный результат действия двух и более направлений движущего отбора в пользу одного гено/фенотипа или группы генотипов со сходным фенотипом. Стабилизирую-

щий отбор направлен на сохранение генетической и фенотипической структуры популяции.

Стабилизирующий отбор проявляется в виде сохранения частот аллелей (генотипов, фенотипов) в популяции. Результатом стабилизирующего отбора является сохранение такого состояния популяции, при котором ее средняя приспособленность максимальна.

Различают две формы стабилизирующего отбора: очищающий отбор и отбор на разнообразие.

При очищающем отборе сохраняется первоначальный (нормальный) вариант признака. Отклонения от нормального варианта признака снижают приспособленность особей и удаляются (элиминируются) из популяции. В этом случае частота одного из аллелей стремится к 1, а частоты других аллелей данного гена – к нулю.

При отборе на разнообразие отбор часто действует в пользу гетерозигот (превосходство гетерозигот над гомозиготами называется сверхдоминированием). Тогда в популяции длительное время сохраняется два и более аллеля одного гена в постоянном соотношении. Стабилизирующий отбор на разнообразие приводит к появлению и сохранению в популяции сбалансированного (устойчивого) полиморфизма. Этот тип полиморфизма сохраняется в популяциях неопределенно долгое время.

Мощный стабилизирующий отбор способствует сохранению таксонов. Известны многочисленные персистентные формы – "живые ископаемые" (плеченогие, мечехвосты, гаттерия, латимерия, гинкго). У мечехвостов внутривидовой полиморфизм не меньше, чем у молодых видов членистоногих, однако любое отклонение от среднего значения признака (от адаптивной нормы) приводит к снижению приспособленности.

К стабилизирующему отбору часто относят и канализирующий отбор – отбор на устойчивость развития, на автономизацию онтогенеза (этот вопрос подробнее будет рассмотрен на соответствующей лекции).

3. дизруптивный отбор (центробежный отбор) – суммарный результат действия двух и более направлений движущего отбора в пользу двух и более равно приспособленных гено/фенотипов или групп генотипов со сходными фенотипами.

Дизруптивный отбор приводит к появлению в популяции несбалансированного (неустойчивого) полиморфизма. Для длительного сохранения в популяции этого типа полиморфизма необходимо выполнение ряда условий:

- а) все формы должны быть действительно равно приспособлены;
- б) обе формы должны не скрещиваться между собой;
- в) среда обитания должна быть неоднородной в пространстве и/или во времени.

Выполнение даже одного из условий встречается довольно редко, поэтому несбалансированный полиморфизм в пределах популяции – редкое явление. Наиболее часто встречается сезонный полиморфизм у насекомых (бабочки, божьи коровки), экологически обусловленный полиморфизм в больших популя-

циях растений, полиморфизм при нулевой приспособленности гетерозигот (тропические бабочки).

Высшие формы естественного отбора

1. половой отбор – форма естественного отбора, основанная на соперничестве особей одного пола за спаривание с особями противоположного пола. При этом приспособленность генотипа (фенотипа) оценивается не по его выживаемости, а по его участию в размножении.

Обычно направление полового отбора не зависит от выживаемости. Но совершенно случайно (!) фенотипы и генотипы с наибольшей приспособленностью могут пользоваться наибольшим успехом при размножении, и наоборот, гено/фенотипы с наименьшей выживаемостью могут оставлять больше потомства (напр., носители сверхстимула). В первом случае при наличии дизруптивного отбора возможен распад исходной популяции на две и более субпопуляции. Во втором случае общая приспособленность популяции может снизиться настолько, что это приведет к ее гибели.

В результате полового отбора или при его участии у многих видов животных в процессе эволюции возникли и развились вторичные половые признаки. При наличии различий между мужскими и женскими особями раздельнополых видов возникает половой диморфизм. Половой диморфизм служит для опознавания половой принадлежности особей в пределах вида, а при совместном сосуществовании множества близких видов способствует опознаванию особей своего вида, что повышает степень межвидовой изоляции.

Концепция полового отбора, объясняет происхождение многих признаков, которые, на первый взгляд, являются бесполезными или даже вредными и для особи, и для вида. К таким признакам относятся: сильная разветвлённость рогов у оленей, ослабляющая их значение как органов защиты или нападения, длинный тяжёлый хвост у самцов некоторых птиц во время брачного периода.

Половой отбор является прогрессивной формой отбора, поскольку «борьба» между самцами не ставит вопрос о выживаемости, о борьбе за условия, необходимые для жизни (пища, жизненное пространство и т. д.). Следовательно, половой отбор не требует гибели «побежденных»: «побеждённые», как правило, выживают и могут быть даже более долговечными, чем победители, а в последующий сезон спаривания могут оказаться «победителями».

Половой отбор сыграл значительную роль в эволюции человека. Основы концепции полового отбора разработаны Ч.Дарвином (Происхождение человека и половой отбор, 1871).

2. частотно-зависимый отбор – форма отбора, обусловленная зависимостью приспособленности гено/фенотипа от его частоты в популяции. Например, генотип АААа обладает приспособленностью (выживаемостью) $W=0,7$ в «экологическом вакууме», но при увеличении количества особей с генотипом АААа между ними возникает внутривидовая конкуренция, и величина W снижается.

3. Отбор родственников (kin-selection) – отбор в колониях, семьях и сверхмалых популяциях. Приводит к накоплению альтруистических признаков (альтруизм – самопожертвование).

Если в семье появляется «аллель альтруизма» (в действительности, альтруизм обусловлен сложными генетическими комплексами), то он будет в наличии у половины родственников. Носитель этого аллеля, проявляя заботу о внуках или племянниках, способствует их выживанию и накоплению «аллеля альтруизма» в последующих поколениях.

В высшей форме альтруизм проявляется у общественных перепончатокрылых (пчелы, муравьи), поскольку у этих насекомых сестры более близкие родственники, чем мать и дочери. Этот эффект обусловлен гаплоидностью самцов – все сестры несут половину совершенно одинаковых аллелей.

Отбор родственников сыграл значительную роль в эволюции человека, наряду с половым отбором.

4. дестабилизирующий отбор. Это отбор на разрушение исторически сложившихся адаптивных комплексов. Теорию дестабилизирующего отбора разработал акад. Д.К. Беляев, изучавший генетические аспекты доместикации лисиц. Не исключено, что дестабилизирующий отбор действует и в природе при смене адаптивных зон.

Нужно отметить, что в природных популяциях перечисленные формы отбора практически не встречаются в чистом виде. Обычно наблюдается сложное взаимодействие форм отбора.

Отрицая естественный отбор как движущую силу эволюции, противники СТЭ настаивают на невозможности одновременного случайного объединения в одном органе множества мелких признаков. Тогда часть признаков должна появляться на основе макромутаций (например, в эволюционных преобразованиях артериальной системы позвоночных), а часть – на основе некоторых мифических «твердых законов». Естественный отбор рассматривается как фактор, тормозящий эволюцию.

Для понимания творческой роли естественного отбора необходимо рассматривать организм не как сумму признаков, не как последовательность стадий онтогенеза, а как единое целое. Точно также орган необходимо рассматривать не как набор его компонентов, а как единое целое, причем, орган нельзя отделять от его функции.

Адаптация – это способность организмов существовать и оставлять потомство в данной среде.

Адаптация характеризуется жизнеспособностью, конкурентоспособностью, фертильностью организмов.

Жизнеспособен такой организм, который нормально развивается в типичной для него среде.

Конкурентоспособность – способность организмов выдерживать борьбу за самые разные средства жизни (пищу, место обитания и размножения, партнера для спаривания).

Фертильность – способность особей к нормальному размножению.

С эволюционной точки зрения важна классификация адаптаций по происхождению, принадлежности к разным аспектам среды, масштабу.

Принцип классификации	Группа адаптаций
по происхождению	возникающие преадаптивным, комбинативным и постадаптивным путями
принадлежность к разной среде	генотипические, популяционно-видовые, биоценологические
по эволюционному масштабу	специализированные и общие
по длительности сохранения в онтогенезе	кратковременные, повторяющиеся, постоянные
по характеру возникающих изменений	упрощающие, усложняющие и сохраняющие строение систем и уровень сложности

Эти характеристики составляют исторически выработанную отбором адаптивную норму реакции, т.е. являются результатом эволюции.

Различают адаптации: организменные и видовые. К организменным относятся:

- морфологические (криптическая, апосематическая, маскировка);
- физиологические (динамические и статические);
- биохимические, охватывают все биохимические процессы, составляющие основу жизни;
- этологические, включают в себя многообразие форм поведения, направленных на выживание организмов.

К видовым относятся:

- конгруэнции (репродуктивная, трофическая, топическая, конституциональная);
- мутабельность, характеризуется способностью вида к мутациям в определенную единицу времени;
- численность и оптимальная плотность;
- внутривидовой полиморфизм, связан с наличием нескольких признаков выгодных для популяции.

Современная теория эволюции показывает, что вне приспособления в живой природе не существует никакой структуры, никакой внутренней целесообразности в строении, как отдельных организмов, так и целых видов.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 5,16,20.

(8 семестр – 14 часов)

Лекция № 1. Микроэволюционный процесс (2 часа).

План:

1. Определение понятия микроэволюции.
2. Закон Харди – Вайнберга и его нарушение.
3. Популяционная дифференцировка вида как результат микроэволюции.

Понятие «микроэволюция» означает необратимые преобразования генетико-экологической структуры популяций, которые могут привести к формированию нового вида. Образование вида – это возможный предельный итог микроэволюционных процессов, чаще же всего они сводятся к изменениям внутри популяций и созданию полиморфной структуры вида.

Микроэволюция представляет собой процесс, идущий на основе взаимодействия двух противоположных процессов: с одной стороны, мутации и рекомбинации все время пополняют генетическое разнообразие, уничтожая менее приспособленные особи.

Микроэволюционные преобразования популяций доступны экспериментальному изучению. Оно интенсивно разрабатывается на самых разных объектах – от микроорганизмов до популяции современного человека. Поэтому большинство полученных современной наукой данных основаны на исследованиях именно микроэволюционных процессов.

Микроэволюция – эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием.

Термин «микроэволюция» был использован впервые Ю.А. Филипченко в 1927 г., для того чтобы подчеркнуть несводимость, на взгляд автора, процессов эволюции крупного масштаба к процессам видообразования. В современном смысле термин «микроэволюция» впервые был предложен Ф.Г. Добжанским (1937) и Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1938).

Дрейф генов. Случайные ненаправленные изменения частот аллелей в популяциях называются дрейфом генов в широком смысле этого слова. Дрейфом генов в узком смысле слова Сьюэлл Райт назвал случайное изменение частоты аллелей при смене поколений в малых изолированных популяциях. В малых популяциях велика роль отдельных особей. Случайная гибель одной особи может привести к значительному изменению аллелофонда. Чем меньше популяция, тем больше вероятность флуктуации – случайного изменения частот аллелей. В сверхмалых популяциях по совершенно случайным причинам мутантный аллель может занять место нормального аллеля, т.е. происходит случайная фиксация мутантного аллеля.

В отечественной биологии случайное изменение частоты аллеля в сверхмалых популяциях некоторое время называли генетико-автоматическими (Н.П. Дубинин) или стохастическими процессами (А.С. Серебровский). Эти процессы были открыты и изучались независимо от С. Райта.

Дрейф генов доказан в лабораторных условиях. Например, в одном из С. Райта опытов с дрозофилой было заложено 108 микропопуляций – по 8 пар мушек в пробирке. Начальные частоты нормального и мутантного аллелей были равны 0,5. В течение 17 поколений случайным образом в каждой микропопуляции оставляли 8 пар мушек. По окончании эксперимента оказалось, что в 98 пробирках сохранился только нормальный аллель, в 10 пробирках – оба аллеля, а в 3 пробирках произошла фиксация мутантного аллеля.

В природных популяциях наличие дрейфа генов до сих пор не доказано. Поэтому разные эволюционисты по-разному оценивают вклад дрейфа генов в общий процесс эволюции.

Дрейф генов связан с утратой части аллелей и общим снижением уровня биоразнообразия. Следовательно, должны существовать механизмы, компенсирующие действие дрейфа генов.

Частным случаем дрейфа генов является эффект Болдуина (или эффект «бутылочного горлышка») – изменение частот аллелей в популяции. Эффект Болдуина достигается за счет множества дополнительных ЭЭФ.

Популяционные волны обеспечивают проявление эффекта Болдуина во времени. Популяционными волнами (волнами жизни, волнами численности) называют колебания численности природных популяций. Различают следующие типы популяционных волн:

1. апериодические с высокой амплитудой. Характерны для некоторых организмов с высокой скоростью размножения в благоприятных условиях и высокой смертностью в неблагоприятных условиях (r-стратегия). Например, у майского жука в течение 5 лет численность популяции может изменяться в 1 миллион раз!

2. апериодические и периодические с низкой амплитудой. Характерны для некоторых организмов с низкой скоростью размножения и низкой смертностью независимо от условий (K-стратегия).

3. периодические с высокой амплитудой. Встречаются у самых разнообразных организмов. Часто носят периодический характер, например, в системе «хищник–жертва». Могут быть связаны с экзогенными ритмами. Именно этот тип популяционных волн играет наибольшую роль в эволюции.

Историческая справка. Выражение «волны жизни» («Wave of life»), вероятно, употребил впервые исследователь южноамериканских пампасов Хэдсон (W.H. Hudson, 1872–1873). Хэдсон отметил, что в благоприятных условиях (свет, частые ливни) сохранилась обыкновенно выгорающая растительность; обилие цветов породило обилие шмелей, затем мышей, а затем и птиц, кормившихся мышами (в т.ч., кукушек, аистов, болотных сов). С.С. Четвериков обратил внимание на волны жизни, отметив появление в 1903 г. в Московской губернии некоторых видов бабочек, не обнаруживаемых там на протяжении 30... 50 лет. Перед этим, в 1897 г. и несколько позже, отмечалось массовое появление непарного шелкопряда, оголившего громадные площади лесов и нанесшего существенный вред плодовым садам. В 1901 г. отмечалось появление в значительном количестве бабочки–адмирала. Результаты своих наблюдений он изложил в кратком очерке «Волны жизни» (1905).

Если в период максимальной численности популяции (например, миллион особей) появится мутация с частотой 10^{-6} , то вероятность ее фенотипического проявления составит 10^{-12} . Если в период спада численности до 1000 особей носитель этой мутации совершенно случайно выживет, то частота мутантного аллеля возрастет до 10^{-3} . Эта же частота сохранится и в период последующего подъема численности, тогда вероятность фенотипического проявления мутации составит 10^{-6} .

Изоляция обеспечивает проявление эффекта Болдуина в пространстве. В большой популяции (например, с численностью миллион диплоидных особей) частота мутации порядка 10^{-6} означает, что примерно одна из миллиона особей

является носителями нового мутантного аллеля. Соответственно, вероятность фенотипического проявления этого аллеля в диплоидной рецессивной гомозиготе составляет 10^{-12} (одна триллионная).

Если эту популяцию разбить на 1000 малых изолированных популяций по 1000 особей, то в одной из изолированных популяций наверняка окажется один мутантный аллель, и его частота составит 0,001. Вероятность его фенотипического проявления в ближайших последующих поколениях составит $(10^{-3})^2 = 10^{-6}$ (одна миллионная). В сверхмалых популяциях (десятки особей) вероятность проявления мутантного аллеля в фенотипе возрастает до $(10^{-2})^2 = 10^{-4}$ (одна десятитысячная).

Таким образом, лишь за счет изоляции малых и сверхмалых популяций шансы на фенотипическое проявление мутации в ближайших поколениях возрастут в тысячи раз. В то же время, трудно предположить, чтобы в разных малых популяциях совершенно случайно проявился в фенотипе один и тот же мутантный аллель. Скорее всего, каждая малая популяция будет характеризоваться высокой частотой одного или немногих мутантных аллелей: или а, или b, или с и т.д.

Эффект основателя представляет собой частный случай совместного действия изоляции и популяционных волн.

Популяция в период становления может состоять из немногих аллогамных особей, потомства одной оплодотворенной самки и даже одной автогамной особи. Тогда из-за объективной ошибки выборки частота мутантного аллеля может оказаться очень высокой. Эта же частота сохранится и в период последующего становления численности популяции.

Эффект основателя доказан для популяций человека (например, для религиозных сект) и многих островных видов (например, дрозофилы, некоторых птиц).

Популяцией называют - совокупность особей одного вида, длительно населяющих одно пространство, размножающихся путем свободного скрещивания и в той или иной степени изолированных от других совокупностей особей того же вида.

Основными эколого-генетическими характеристиками популяции являются:

- популяционный ареал;
- численность особей в популяции;
- динамика популяции (популяционные волны или волны жизни);
- возрастной состав популяции.

В 1908 г. был сформулирован важный для популяционной генетики закон Харди – Вайнберга. Согласно этому закону, частота гомозиготных и гетерозиготных организмов в условиях свободного скрещивания при отсутствии давления отбора и других факторов (мутационного процесса, миграции, дрейфа генов и т.д.) остается постоянной, т.е. популяция находится в состоянии генетического равновесия. Необходимым условием выполнимости этого допущения является очень большая численность популяции, отсутствие в ней мутационного процесса, изоляции и отбора.

С.С. Четвериков дал четкую и лаконичную оценку свободного скрещивания, указав, что в нем самом заложен аппарат, стабилизирующий численности компонентов, т.е. частоты генотипов данной популяции. В результате свободного скрещивания происходит постоянное поддержание равновесия генотипических частот в популяции. Нарушение равновесия связано, как правило, с действием внешних сил и наблюдается только до тех пор, пока эти силы оказывают влияние.

Если частоты генотипов в популяции значительно отличаются от рассчитанных по формуле Харди-Вайнберга, можно утверждать, что данная популяция не находится в состоянии генетического равновесия и существуют причины, препятствующие этому.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 6,13,15.

Лекция № 2 - 3. Вид и видообразование (4 часа).

План:

1. Понятие вида. Современная биологическая концепция политипического вида.
2. Критерии вида (морфологический, физиолого-биохимический, эколого-географический, репродуктивный).
3. Структура вида.
4. Видообразование.
5. Схема эволюционирующего вида по Ф. Добжанскому.

В биологии существует несколько подходов к определению понятия «вид».

В основе типологической концепции вида лежат представления о существовании объективных различий между группами особей по ряду существенных признаков, то есть признаков, характерных для одного вида и отсутствующих у других видов. Вид – это нечто отличное, нечто иного сорта (в этом случае можно говорить о видах учебной деятельности, о видах минералов; не случайно русскому слову вид соответствует латинское *species*).

С типологической точки зрения, вид – это совокупность особей, сходных между собой, населяющих определенный ареал, способных скрещиваться между собой, давать плодовитое потомство, похожее на родителей и отличающихся по ряду существенных признаков от других подобных совокупностей.

Основы типологической концепции вида были разработаны К. Линнеем. Линнеевский вид – это вид совершенный и неизменный, т.е. не способный эволюционировать; это идеальный вид, которому соответствует понятие «эйдос» (идея). Типологическая концепция вида лежит в основе всей систематики: вид – это основная единица систематики, минимально возможный совершенный таксон.

Систематика – это наука, которая описывает группы организмов, дает им названия и классифицирует их; иначе говоря, систематика изучает многообразие организмов.

Таксономия – это раздел систематики, посвященный принципам, методам и правилам классификации.

Таксоном называется целостная (полная) группа реально существующих организмов. Таксонам соответствуют таксономические, или систематические категории, образующие иерархическую систему. Например, просто «класс» – это систематическая категория, а «класс Млекопитающие» и «класс Птицы» – это таксоны.

Различают совершенные и несовершенные таксоны. Совершенные таксоны – это генетически закрытые системы, между которыми в норме невозможен обмен генетическим материалом (роды, семейства, порядки, классы, отделы). В составе совершенного таксона все особи обладают признаками этого таксона. Несовершенные таксоны – это генетически открытые системы, которые в норме могут обмениваться генами, например, близкие подвиды, разновидности и формы. В составе несовершенного таксона не все особи, а лишь большая их часть обладает признаками данного таксона.

Принадлежность особей к тому или иному виду определяется на основании ряда критериев. Критерии вида – это разнообразные таксономические признаки, которые характерны для одного вида, но отсутствуют у других видов. При выделении видов с позиций типологической концепции в первую очередь учитываются морфологические особенности, и выделенные на основании морфологического критерия виды часто называются морфологическими видами, или морфовидами. Подразумевается, что особи, принадлежащие к одному виду, относительно однородны по анатомическому строению и четко отличаются от особей других видов.

Заметим, что при выделении видов многое зависит от интуиции: «Вид – это то, что систематик считает видом» (Кронквист). Объем видов неодинаков в систематике прокариот, низших эукариот, высших и низших растений, грибов, позвоночных и беспозвоночных животных.

Рассмотрим классификации видов на основании некоторых критериев

1. классификация видов по площади видового ареала.

а. виды-космополиты, встречающиеся практически во всех биогеографических областях Земли. Чаще всего это синантропные виды (подорожник большой, пастушья сумка, комнатная муха, серая крыса).

б. широкоареальные виды, населяющие территории целых биогеографических царств, областей, провинций. Например, циркумбореальным ареалом характеризуются волки, лисы, медведи.

в. узкоареальные виды-эндемики, ограниченные в своем распространении небольшой географической областью.

Различают палеоэндемики и неоэндемики. Палеоэндемики, или реликты – это виды с ограниченным современным распространением, но населявшие в прошлом обширные территории (например, гинкго и метасеквойя в Западном и Центральном Китае, секвойя в Калифорнии, латимерия в р-не Коморских островов, утконос в Австралии и Тасмании). Неоэндемики – это молодые прогрессивные формы, возникающие на недавно изолированных территориях – островах, горных районах, водоемах. Например, в биоте оз. Байкал около 75%

видов-эндемиков: байкальская нерпа, байкальский омуль, 2 вида голомянок, ~ 50 видов бычков, ~ 250 видов бокоплавов, ~ 80 видов планарий, множество эндемичных полихет, моллюсков и др. Отметим, что видовое разнообразие выше у малоподвижных форм.

2. классификация видов по экологической валентности

а. эврибионтные виды с широким экологическим спектром, населяющие различные местообитания (сосна). Характеризуются сплошным ареалом и более или менее равномерным распределением плотности популяций.

б. стенобионтные виды с узким экологическим спектром, населяющие строго определенные местообитания; это узкоспециализированные виды, симбионты и паразиты.

3. классификация видов по подвижности особей.

а. малоподвижные или сидячие формы с ограниченной способностью к расселению (например, при отсутствии личинки, обеспечивающей расселение – паренхимулы, планулы, трохофоры). Популяции подобных видов называются «вязкими».

б. организмы, подвижные во взрослом состоянии или имеющие личиночные стадии, способные к расселению. Популяции подобных видов называются «текучими».

4. монотипические и политипические виды

а. концепция монотипического вида основана на представлении о существовании единого типа вида. Тип вида представляет собой коллекционный экземпляр (голотип), на основании которого выполнено первое описание вида, и который хранится в гербарии или зоологическом музее. Реально существующие организмы могут несколько отличаться от типового экземпляра, тогда отличия рассматриваются как отклонения от нормы, вариации. Монотипический вид – это идеальный вид для ученого-систематика. Примерами монотипических видов являются островные виды-эндемики или узкоспециализированные (стенобионтные) виды.

б. концепция политипического вида основана на представлении о существовании нескольких типов вида. Все выделенные типы должны быть представлены соответствующими коллекционными экземплярами. Политипический вид неоднороден по всем критериям и представляет собой систему несовершенных таксонов. Виды с более или менее широким ареалом характеризуются сложной таксономической, экологической и хорологической (пространственной) структурой.

Часто в состав рода входят и политипические виды с широким ареалом, и монотипические виды-эндемики. Например, кольчатая нерпа – это широкоареальный политипический вид; кольчатая нерпа распространена в умеренных и холодных водах Атлантического и Тихого океанов и циркумполярно в Северном Ледовитом океане, образуя подвиды (например, ладожская нерпа, балтийская нерпа и другие). В то же время, байкальская и каспийская нерпы – это самостоятельные монотипические виды-эндемики.

По площади видового ареала и по экологической валентности можно выделить несколько комбинаций групп видов: эврибионты-эндемики (байкальская

нерпа), стенобионты-эндемики (байкальские холодолюбивые беспозвоночные), эврибионты с широким ареалом (волки, лисы), стенобионты с широким ареалом (многие мхи), виды с промежуточным положением в системе «ареал–местообитание» (дуб, ель).

В недалеком прошлом для характеристики видов с различным уровнем изменчивости использовались термины «жорданон» и «линнеон» (предложены голландским ботаником Яном Лотси в 1916 г.). Жорданон – это группа организмов, крайне сходных в морфологическом, экологическом и генетическом отношении, способных константно сохранять свои признаки в культуре. Термин «жорданон» предложен в честь франц. ботаника Алексиса Жордана. Каждую наследственную форму, выделенную хотя бы по одному признаку, Жордан считал далее неразложимым «настоящим», «элементарным», идеально монотипическим видом. Например, в пределах вида *Draba vernalis* (крупка весенняя) Жордан выделил 150 константных форм. Линнеон – это группа организмов, сходных между собой (но не идентичных) в морфологическом, экологическом и генетическом отношении. Термин «линнеон» предложен в честь К. Линнея. По представлениям Лотси, линнеон можно разложить на множество «элементарных видов», константных форм, или жорданонов. Такое разложение видов («видодробительство») было характерно для XIX века, но иногда подобный подход к выделению видов встречается и в наше время.

Унипарентальные организмы – это формы, у которых отсутствует регулярное половое размножение с перекрестным оплодотворением, т.е. для воспроизведения которых не требует наличия двух родителей. К унипарентальным организмам относятся агамные формы (размножающиеся вегетативным путем или споровым путем), облигатно-партеногенетические и самооплодотворяющиеся формы. У таких форм вид определяется как система близких биотипов, населяющих определенное пространство, занимающих сходные экологические ниши и связанные общностью эволюционных судеб. Такие виды (agamospecies) характерны для всех прокариот, многих низших эукариот (эвглена, хлорелла...), лишайников, дейтеромицетов, растений–апомиктов (манжетки, ястребинки...) и даже позвоночных (некоторые рыбы и амфибии).

При изучении вымерших групп организмов выделение видов возможно только при обнаружении большого количества хорошо сохранившихся фоссилий, например, у фораминифер, плеченогих, трилобитов, динозавров. При неполноте палеонтологической летописи многим находкам присваиваются вне-таксономические статусы (археоптерикс, питекантроп). Для обозначения видов в палеонтологии часто используются термины «филум» или «фратрия». Этим терминам соответствуют определенные участки филогенетического ствола. При этом палеонтологические виды не всегда эквивалентны современным (неонтологическим) видам.

Концепция биологического вида

Эволюционирующий вид должен представлять собой последовательность поколений. Однако такой подход носит теоретический характер и малоприменим для практики. Поэтому понятие эволюционирующего вида подменяется понятием биологического вида.

Биологическая концепция вида построена на критерии репродуктивной изоляции.

Концепция одномерного (безмерного) вида. Эта концепция пригодна для разграничения совместно обитающих (симпатрических) видов. Если две сосуществующие популяции не скрещиваются между собой, то они принадлежат к разным видам. Итак, главное в данной концепции – нескрещиваемость.

Концепция многомерного вида. Эта концепция используется для объединения в один вид пространственно изолированных (аллопатрических) популяций. Главное в данной концепции – единство этих популяций, то есть вид рассматривается как система потенциально скрещивающихся популяций, эволюционные судьбы которых тесно связаны в генетическое и экологическое единство. Такой вид принципиально неоднороден по всем критериям: изменчивость является нормой, а тип – среднестатистической абстракцией.

Видообразование

Видообразование – это качественный этап эволюционного процесса. Это означает, что образованием видов завершается микроэволюция и начинается макроэволюция.

Микроэволюцию можно рассматривать как эволюцию популяций – открытых генетических систем, способных обмениваться генетическим материалом, а макроэволюцию – как эволюцию совершенных таксонов – закрытых генетических систем, которые не способны обмениваться генами в естественных условиях. Вид занимает промежуточное положение между открытыми и закрытыми генетическими системами, поэтому биологический вид можно рассматривать как устойчивую генетическую систему, эволюционирующую относительно независимо от других подобных систем.

В то же время биологический вид представляет собой основную единицу сообщества, поскольку именно виду соответствует собственная экологическая ниша.

Таким образом, для понимания сущности видообразования необходимо рассмотреть его популяционно-генетические и экологические аспекты.

Видообразование – это сложный, не изученный до конца процесс. Известно множество механизмов образования новых видов. Но в любом случае новый вид должен отличаться от материнского или сестринского вида хотя бы некоторыми наследуемыми признаками и, следовательно, хотя бы некоторыми аллелями. Таким образом, в ходе видообразования исходный набор аллелей должен быть замещен новым набором аллелей.

Согласно общепринятой точке зрения, в основе видообразования лежит принцип дивергенции. В результате дивергенции увеличивается число видов.

Дивергенция (от лат. *divergo* – отклоняюсь, отхожу) – это расхождение признаков организмов в ходе эволюции разных групп (филетических линий), возникших от одного предка. Дивергенцией называют также разделение в процессе эволюции единого таксона на два или несколько. Термин «дивергенция признаков» введен Ч. Дарвином (1859).

В больших стационарных популяциях (мегапопуляциях) видообразование затруднено. Например, в средней полосе европейской части России многие

роды высших растений и крупных животных представлены или одним видом (ель, сосна, дуб, лещина; липа, медведь, волк, лиса, белка...), или немногими видами (березы пушистая и бородавчатая; заяц-беляк и заяц-русак...). Это связано с тем, что при большой и постоянной численности популяций элементарные эволюционные факторы практически не действуют.

Таким образом, для начала видообразования исходная большая популяция (мегапопуляция) должна быть разделена на множество малочисленных изолированных популяций (дробление крупных популяций на множество мелких, или островных популяций называется инсуляризацией). Такая изоляция является первичной и носит случайный характер.

Существует несколько типов первичной изоляции, которым соответствуют разные формы видообразования:

1. пространственная, или географическая – формируются изолирующие барьеры в виде горных цепей, водных преград, перешейков, ледников, пустынь и т.д. Этот тип изоляции является универсальным для всех видов. Пространственная изоляция приводит к географическому, или аллопатрическому видообразованию (алло – разный, патриа – родина).

2. экологическая – формируются изолирующие барьеры в виде разрывов между экологическими нишами. Этот тип изоляции характерен для паразитических, узкоспециализированных и малоподвижных видов. Экологическая изоляция приводит к экологическому, или симпатрическому видообразованию (сим – вместе, патриа – родина).

3. генетическая – формируются изолирующие барьеры в виде хромосомных и геномных мутаций. Этот тип изоляции характерен для растений (при полиплоидизации) и некоторых животных (при хромосомных перестройках и анеуплоидизации). Генетическая изоляция приводит к генетическому, или парапатрическому видообразованию (пара – около, патриа – родина).

Каждая изолированная популяция обладает собственной эволюционной судьбой, то есть эволюционирует независимо от других популяций. Эволюция таких популяций включает три группы процессов.

В первую очередь происходит дивергенция популяций по непосредственно адаптивным признакам, которые определяют (лимитируют) само существование популяции в данных условиях. При этом в каждой популяции действует собственное давление движущего отбора. Например, в популяции, обитающей на равнине, сохраняется только аллель, обеспечивающий покровительственную окраску, а в горной или низкоширотной популяции – аллель, обеспечивающий черную окраску (как средство защиты от избыточного ультрафиолета). Этот начальный этап видообразования протекает сравнительно легко и быстро (за десятки поколений), что связано с рядом обстоятельств:

- от непосредственно адаптивных признаков зависит само существование популяции;
- исходная популяция могла быть изначально полиморфной по адаптивным признакам;
- репродуктивная изоляция на данном этапе не возникает;
- численность популяции на этом этапе может быть любой.

Если популяции достаточно малы, то в каждой из них происходит накопление адаптивно нейтральных мутаций. Эти процессы определяются действием ЭЭФ, отбор в этом случае играет вспомогательную роль (ясно, что мутации, заметно снижающие приспособленность организмов, будут отсеиваться отбором). При длительной первичной изоляции возможно полное замещение исходных аллелей новыми вариантами. Такое изменение в генофондах популяций создает предпосылки для возникновения межпопуляционной посткопуляционной изоляции (например, возникают хромосомные наборы или иммунные системы, совместимые при скрещивании особей из одной популяции, но не совместимые при скрещивании особей из разных популяций). Дивергенция по указанным признакам происходит далеко не всегда: известны виды, которые различаются по многим критериям, но в искусственных условиях успешно скрещиваются и дают полноценное потомство, например, зубры и бизоны, различные виды птиц, многие растения. Данный этап видообразования наименее изучен, поскольку требует очень длительной и неоднократной изоляции малых и сверхмалых популяций – именно в этих случаях срабатывает «эффект бутылочного горлышка».

В изолированных популяциях создаются предпосылки для прекопуляционной изоляции. Например, в одной популяции сроки размножения смещаются на начало весны, а в другой – на начало лета. Дивергенция по таким признакам происходит как под воздействием элементарных эволюционных факторов (то есть совершенно случайно), так и под воздействием движущей формы отбора (то есть закономерно). При этом не обязательна полная элиминация (утрата) исходных аллелей. Рассматриваемый этап видообразования протекает сравнительно быстро (за десятки и сотни поколений) в популяциях любого размера.

На этом этапы видообразования, требующие обязательной изоляции популяций, завершаются. Для завершения видообразования требуется устранение первичной изоляции. Например, при географическом видообразовании исчезают преграды в виде водных пространств, перешейков, ледников, пустынь и т.д. Процесс объединения ранее изолированных популяций иногда называют вторичной интерградацией (подробнее этот термин будет рассмотрен ниже).

В смешанной популяции существуют предпосылки для репродуктивной изоляции. Если скрещиваются особи из разных популяций, то их аллели не смогут перейти в последующие поколения из-за посткопуляционной изоляции, возникшей случайным образом в изолированных популяциях. В результате аллели, способствующие скрещиванию особей из сестринских популяций, будут элиминироваться из смешанной популяции, а аллели, препятствующие такому скрещиванию, будут сохраняться. Таким образом, заключительные этапы видообразования протекают при участии дизруптивного отбора по признакам, определяющим прекопуляционную изоляцию. Процессы, направленные на предотвращение межвидовой гибридизации в природных условиях, иначе называются «процессами Уоллеса».

В результате смешанная популяция окончательно распадается на популяции, которые уже могут считаться популяциями разных видов. В простейшем случае исходный вид дает начало вееру сестринских видов. На практике ситуа-

ция оказывается более сложной, например, возможно сохранение исходного вида, а дочерние виды могут возникать как одновременно (параллельно), так и последовательно.

Вновь образовавшиеся симпатрические виды вступают в жесткие конкурентные отношения между собой, поскольку они происходят непосредственно от одного предка (сестринские виды, виды-сисбсы) и, следовательно, их экологические ниши сходны, и в этом случае вступает в игру принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе).

Формирование экологической ниши нового вида, его «встраивание» в новое сообщество – сложный и мало изученный (даже в теоретическом отношении) процесс. Возможны следующие результаты конкурентной борьбы между зарождающимися сестринскими видами.

1. менее конкурентоспособные виды вымирают, не успев полностью сформироваться. Из множества зарождающихся видов остается один, наиболее конкурентоспособный. В результате создается иллюзия линейной филогенетической эволюции, или эволюции путем анагенеза.

2. менее конкурентоспособные виды оттесняются на периферию географического ареала, образуя периферийные изоляты в неблагоприятных условиях, где снижен уровень конкуренции (горы, тундры, болота, пустыни и т.п.). На практике такие вторичные изоляты трудно отличить от первичных изолятов, которые возникают в результате действия первичной изоляции на первом этапе видообразования.

3. менее конкурентоспособные виды «уходят» в другую адаптивную зону. Например, морские виды переходят к обитанию в пресных водах и почве; наземно-воздушные виды «возвращаются» в водную среду обитания, переходят к обитанию на открытых пространствах, к обитанию в почве, в других организмах. Для ухода в другую адаптивную зону необходимо наличие преадаптаций, т.е. организмы должны быть заранее приспособлены к обитанию в новых условиях. Если преадаптации носят характер ароморфозов, то наблюдается адаптивная радиация. Например, предковые формы млекопитающих, благодаря целому комплексу ароморфозов дали начало множеству групп, завоевавших все мыслимые адаптивные зоны: древесно-лазающие растительноядные (белки, приматы), древесно-лазающие хищные (куницы), наземно-лесные растительноядные (лоси, косули), наземно-лесные хищные (волки), наземные обитатели открытых пространств (лошади), подземные (кроты, слепыши), околотовные и полуводные (ластоногие), водные (китообразные, летающие (рукокрылые), обитатели переходных местообитаний (лисы, зайцы, кабаны) и т.д. Адаптивная радиация тесно связана с действием дизруптивного отбора.

4. при более или менее равной конкурентоспособности происходит диверсификация (тонкая дифференцировка) экологических ниш – симпатрические популяции сестринских видов «возвращаются» в ту адаптивную зону, в которой сформировались их адаптации, к которой они приспособлены лучше всего; в данном случае также действует дизруптивный отбор, и усиливаются межвидовые различия по экологическим критериям;

5. при более или менее равной конкурентоспособности, но невозможности диверсификации экологических ниш «на месте» (например, при высокой экологической однородности среды или при ограниченности ресурсов) происходит дифференцировка географических ареалов: каждый вид «возвращается» в тот популяционный ареал, где происходило его становление. Дифференцировка географических ареалов, очевидно, связана как с адаптацией видов к тем почвенно-климатическим факторам, под воздействием которых они сформировались, так и с тем, что автохтонные (т. е. сформировавшиеся в данной местности) виды при исходно высокой плотности механически «не пускают» к себе конкурентов. Дифференцировка географических ареалов связана с образованием надвидов животных и рядов (серий) видов у растений.

Незавершенное видообразование и гибридогенез

Объединение изолированных и дивергировавших популяций далеко не всегда приводит к завершению видообразования. В частности, видообразование нельзя считать завершенным, если не возникает полной прекопуляционной или посткопуляционной изоляции. В зависимости от степени дивергенции первично изолированных популяций незавершенность видообразования может проявляться в виде гибридогенеза или образования гибридных зон.

Если в первично изолированных популяциях не произошло дивергенции по признакам, определяющим репродуктивную изоляцию, то при устранении первичной изоляции происходит простое слияние популяций. Процесс объединения ранее дивергировавших популяций называется вторичной интерградацией. Если дивергенция популяций по множеству признаков (кроме признаков, определяющих репродуктивную изоляцию) зашла настолько далеко, что по большинству критериев их можно считать разными видами, то вторичная интерградация может рассматриваться как процесс образования нового вида путем гибридогенеза.

При неполной репродуктивной изоляции, при перекрывании географических ареалов (для аллопатрических популяций) или экологических ниш (для смежно-симпатрических и биотически-симпатрических популяций) возможно образование гибридных зон. Гибридная зона – часть эколого-географического пространства, в которой возможно образование межвидовых гибридов (например, гибриды черной и серой вороны, зайца-беляка и зайца-русака, соболя и куницы, тетерева и глухаря, разных видов лягушек и многие другие). Такие межвидовые гибриды характеризуются пониженной жизнеспособностью и (или) пониженной плодовитостью.

На формирование современных видов животных и растений Палеарктики (в том числе, и России) большое влияние оказала неоднократная изоляция популяций в эпоху плейстоценовых оледенений. Наступающий ледник расчленил большие популяции на множество малых изолированных популяций, в каждой из которых протекали собственные микроэволюционные процессы. В периоды потеплений изолированные популяции вновь объединялись. Таким образом, неоднократно создавались условия для видообразования.

В Северной Америке горные цепи (Скалистые горы, Аппалачи) ориентированы (суб)меридионально, поэтому ледник продвигался почти до 40-й параллели

ли. В результате большинство доледниковых популяций было уничтожено, и современная биота Северной Америки в значительной мере сложилась в результате миграции Евразийских видов через Берингов мост. В то же время, на юге Северной Америки сохранились и доледниковые группы организмов, даже такие древние как опоссумы.

В Африке на формирование наземной части биоты значительное влияние оказала изоляция популяций при изменении соотношения между лесами и безлесными пространствами. Заметный вклад в видообразование внесли также изменения границ пустынь в Южной Африке. Кроме того, в Юго-Восточной Африке сложилась уникальная система полуизолированных озер (Танганьика, Ньяса, Виктория), которые характеризуются исключительно высоким числом эндемичных видов.

В Австралии формирование современных видов происходило, в основном, под влиянием границ пустынь (пустыня Виктория, Большая песчаная пустыня).

В Южной Америке плейстоценовые изменения климата не способствовали инсуляризации крупных популяций, поэтому современная биота этого региона в значительной степени представлена доледниковыми формами, в т.ч. сумчатыми.

Незавершенное видообразование

При незавершенном видообразовании сохраняется возможность вторичной интерградации. Однако на практике это оказывается маловероятным. Например, большие синицы (сборный вид *Parus major*) представлены в настоящее время рядом форм видового ранга: *major* (большая синица, типичный подвид), *cinereus* (серая синица), *minor* (малая, или дальневосточная), *bokharensis* (бухарская). При этом в зонах интерградации существуют гибриды большая × серая, малая × серая, но большая и малая между собой не скрещиваются. Вероятно, перечисленные формы ведут происхождение от древних недифференцированных групп, проникших из Юго-Восточной Азии в Центральную Азию в период господства влажных вечнозеленых лесов. С началом опустынивания и исчезновения остатков Тетиса возникла изоляция между предками современных форм. Однако возникшие изоляты не были настолько малочисленными, чтобы между ними случайно возникла посткопуляционная (постзиготическая) изоляция.

Подобная ситуация наблюдается в цепи подвидов больших чаек (род *Larus*). Большие чайки (род *Larus*) населяют территории и акватории субарктической и бореальной зон вокруг Северного полюса. Вероятно, эта группа птиц сформировалась в районе Берингии. В ледниковое и послеледниковое время эти птицы расселялись на восток и на запад, образуя сложную цепь подвидов (популяций): 1 – *argentatus*; 2 – *argenteus*; 3 – *smithsonianus*, 4 – *thageri*, 5 – *leucopterus*; 6 – *vegae*; 7 – *birulae*; 8 – *taimyrensis*; 9 – *antileus*, 10 – *mongolicus*; 11 – *cachinnans*; 12 – *ponticus*; 13 – *omissus*; 14 – *armenicus*; 15 – *michahelles*, 16 – *atlantis*, 17 – *britannicus*; 18 – *intermedius*; 19 – *fuscus*; 20 – *californicus*. Крайние звенья трех цепей популяций – серебристая чайка, клуша и хохотунья – населяют побережье Северо-западной Европы. Они не скрещиваются в естественных условиях, т. е. ведут себя как хорошие виды. Однако в кругополярной цепи подвидов эти крайние звенья соединены друг с другом подвидами, скрещивающи-

мися и образующими непрерывные переходы между звеньями. В настоящее время при выделении видов больших чаек используется анализ аминокислотного состава их белков: на основании биохимического критерия выделено 4 вида чаек, причем, границы этих «хемовидов» не совпадают с границами морфовидов.

Видообразование и адаптациогенез

Проблема видообразования и адаптациогенеза существует со времен выхода в свет «Происхождения видов...». Ч. Дарвин подробно проанализировал формирование адаптаций путем естественного отбора, но он не рассматривал причины возникновения репродуктивной изоляции между видами.

Известно, что близкие виды обычно различаются по селективно нейтральным признакам; грубо говоря, тильда 90% видовых признаков не носит адаптивного характера. Поэтому в настоящее время признается, что видообразование и адаптациогенез – это тесно связанные, но совершенно различные процессы. Адаптациогенез – это закономерный и, в известной мере, прогнозируемый процесс, протекающий, в первую очередь, под воздействием различных форм естественного отбора. Видообразование – это процесс в значительной мере, стохастический, случайный, непредсказуемый. Ведущая роль в видообразовании принадлежит небιологическим факторам (космическим, климатическим, геологическим) и элементарным эволюционным факторам; естественный отбор при этом играет вспомогательную роль.

Видообразование и биоразнообразие

Случайная фиксация селективно-нейтральных аллелей группы В возможна в результате дрейфа генов лишь в очень малых популяциях. Но в таких популяциях случайным образом фиксируются и селективно-нейтральные аллели других генов, что должно существенно снижать уровень генетического полиморфизма. Установлено, что ледники оказали заметное влияние на структуру популяций некоторых видов рыб, например, тихоокеанских лососей. В частности, современные популяции кижуча характеризуются низким уровнем полиморфизма. Это связано с тем, что во время позднеплейстоценовых оледенений происходило значительное сокращение численности одних и полное уничтожение других популяций лососей, в том числе и кижуча. Сохраниться популяции могли в некоторых речных системах (рефугиях), откуда после прекращения ледникового периода кижуч во время морских миграций расселялся в соседние реки и восстанавливал свою численность. Снижение численности кижуча из-за неблагоприятного влияния периода (-ов?) оледенения и сохранение его нерестилиц только в определенных реках обусловило прохождение популяций сквозь "бутылочное горлышко". Во время этого процесса произошло обеднение общей генетической изменчивости и усиление дрейфа генов в выживших локальных популяциях.

Однако в большинстве случаев популяции современных видов характеризуются высоким уровнем генетического полиморфизма. Следовательно, реальные механизмы формирования посткопуляционной изоляции значительно сложнее, чем рассмотренные выше. Несомненно, рассмотренная модель должна

более подробно описывать этапы симпатрического и парапатрического видообразования в разных группах растений и животных.

Проблемы эволюции видов с низким уровнем разнообразия

По уровню внутривидового разнообразия можно выделить две крайние группы видов: с высоким и низким уровнем внутривидового полиморфизма. Первая группа – это политипические эврибионтные виды с широким ареалом и сложной внутривидовой структурой, с высоким уровнем внутривидовой и межпопуляционной изменчивости. Вторая группа – это эндемики с низким уровнем изменчивости. Очевидно, что первая группа видов обладает высоким эволюционным потенциалом, т.е. может дать начало множеству новых видов (а в дальнейшем и таксонам более высокого ранга). Вторая группа характеризуется низким эволюционным потенциалом; вероятность того, что она даст начало новым видам (а тем более таксонам более высокого ранга), значительно меньше.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 9,12,19.

Лекция № 4 – 5. Макроэволюция и ее закономерности (4 часа).

План:

1. Определение понятия «макроэволюция».
2. Соотношение процессов макроэволюции и микроэволюции.
3. Пути макроэволюции.
4. Проблема происхождения таксонов. Принципы монофилии и полифилии.
5. Способы филогенетического преобразования органов. Гомология и аналогия органов.

Выделяют два уровня эволюции разного масштаба, которое в первой половине 20 века было закреплено терминологически. Внутривидовой уровень эволюции был назван микроэволюцией, надвидовой – макроэволюцией.

Макроэволюция – это совокупность эволюционных преобразований живых форм, протекающих на надвидовом уровне, т.е. после установления практически полной межвидовой изоляции, и ведущих к образованию родов, семейств, отрядов и таксонов более высокого ранга.

Надвидовая макроэволюция может приводить к морфофизиологическому прогрессу (арогенезу), к идиоадаптации (алломорфозу и специализации) или к морфологическому регрессу (общей дегенерации, или катаморфозу).

Объектом изучения в макроэволюции являются филогенетические изменения признаков особей как представителей определенного филума. При этом признаки любой особи могут быть естественным образом разделены на категории, соответствующие иерархии таксонов, к которым данная особь принадлежит.

Соотношение макро- и микроэволюции описывается как сводимость первой ко второй, причем под сводимостью понимается единство факторов и меха-

низмов обеих форм (уровней) эволюции, хотя у отдельных авторов нет четкости в понимании содержания данного понятия.

Например, по мнению А.В. Яблокова и А.Г. Юсуфова (1989), между микро- и макроэволюцией нельзя провести принципиальную грань. Процесс микроэволюции, вызывающий первичную дивергенцию популяций, продолжается без какого-либо перерыва и на макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм, которые в этом случае оказываются агентами межвидовой конкуренции. Но эти новые конкурентные отношения могут повлиять на дальнейшие эволюционные события, лишь изменяя давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, т.е. через микроэволюционный процесс. Поэтому анализ процессов макроэволюции в принципе может быть приведен исходя из понятий и закономерностей, известных из учения о микроэволюции, и отсутствие принципиальных процессуальных различий на этих уровнях дает возможность рассматривать их как «две стороны единого эволюционного процесса».

Макроэволюция представляет собой обобщенную картину эволюционных преобразований. Только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира.

В течение второй половины XIX – первой половины XX века на основании многочисленных исследований закономерностей эволюционного процесса были сформулированы основные правила (принципы) эволюции (эти правила носят ограниченный характер, не имеют универсального значения для всех групп организмов и не могут считаться законами).

1. правило необратимости эволюции, или принцип Долло (Луи Долло, бельгийский палеонтолог, 1893): исчезнувший признак не может вновь появиться в прежнем виде. Например, вторично-водные моллюски и водные млекопитающие не восстановили жаберного дыхания.

2. правило происхождения от неспециализированных предков, или принцип Копэ (Эдуард Коп, американский палеонтолог-зоолог, 1904): новая группа организмов возникает от неспециализированных предковых форм. Например, неспециализированные насекомоядные (типа современных тенреков) дали начало всем современным плацентарным млекопитающим.

3. правило прогрессирующей специализации, или принцип Депенэ (Ш. Депенэ, палеонтолог, 1876): группа, вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Современные специализированные млекопитающие (Рукокрылые, Ластоногие, Китообразные), скорее всего, будут эволюционировать по пути дальнейшей специализации.

4. правило адаптивной радиации, или принцип Ковалевского-Осборна (В.О. Ковалевский, Генри Осборн, американский палеонтолог): группа, у которой появляется, безусловно, прогрессивный признак или совокупность таких признаков, дает начало множеству новых групп, формирующих множество новых экологических ниш и даже выходящих в иные среды обитания. Например, примитивные плацентарные млекопитающие дали начало всем современным эволюционно-экологическим группам млекопитающих.

5. правило интеграции биологических систем, или принцип Шмальгаузена (И.И. Шмальгаузен): новые, эволюционно молодые группы организмов вбирают в себя все эволюционные достижения предковых групп. Например, млекопитающие использовали все эволюционные достижения предковых форм: опорно-двигательный аппарат, челюсти, парные конечности, основные отделы центральной нервной системы, зародышевые оболочки, совершенные органы выделения (тазовые почки), разнообразные производные эпидермиса и т.д.

6. правило смены фаз, или принцип Северцова-Шмальгаузена (А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен): различные механизмы эволюции закономерно сменяют друг друга. Например, алломорфозы рано или поздно становятся ароморфозами, а на основе ароморфозов возникают новые алломорфозы. В дополнение к правилу смены фаз Дж. Симпсон ввел правило чередования темпов эволюции; по скорости эволюционных преобразований он различал три типа эволюции: брадителлическую (медленные темпы), горотеллическую (средние темпы) и тахителлическую (быстрые темпы).

Связь между микроэволюцией и макроэволюцией отражена в законе гомологических рядов.

Термин «филогенез», или «филогения» используют для обозначения исторического развития живых организмов: как всего органического мира Земли, так и отдельных таксонов (от царств до видов). Термин «филогенез» ввел Э. Геккель в 1866 г.

Выражение «филогенетические преобразования» следует понимать как преобразования в ходе исторического развития группы организмов.

Геккель предложил использовать для исследования филогенеза метод тройного параллелизма – сопоставление данных палеонтологии, сравнит, анатомии и эмбриологии. Ныне в филогенетике всё шире используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, биогеографии, физиологии, паразитологии. Филогенез большинства групп носит характер адаптивной радиации. Графическое изображение филогенеза – родословное (или филогенетическое) древо. Основная движущая сила, определяющая адаптивный характер филогенетических преобразований организмов, – естественный отбор. Конкретные направления филогенеза ограничиваются исторически сложившимися особенностями генетической системы, морфогенеза и фенотипа каждой конкретной группы. Любые филогенетические преобразования происходят посредством перестройки онтогенезов особей; при этом приспособит, ценность могут иметь изменения любой стадии индивидуального развития. Таким образом, филогенез представляет собой преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений.

Филогенез различных групп организмов изучен неравномерно, что определяется разной степенью сохранности ископаемых остатков, древностью данной группы и т. д. Наиболее исследован филогенез позвоночных (особенно высших групп), из беспозвоночных – филогенез моллюсков, иглокожих, членистоногих, плеченогих. Плохо изучен филогенез прокариот и низших растений. Дискуссионной остаётся проблема происхождения различных типов организмов и взаимоотношений между ними.

Типы филогенетических координаций:

1. биологические координации – адаптивный ответ на изменения среды. Биологические координации устанавливаются через функциональную деятельность организма. Примеры: удлинение тела и редукция конечностей у змей, змееобразных ящериц и амфибий. Биологические координации ведут к прогрессирующей специализации, но они могут быть разорваны с приобретением принципиально нового признака. Например, появление плавательного пузыря разрывает координацию между формой тела, формой хвоста и удельным весом тела хрящевых рыб.

2. динамические координации – координации между взаимосвязанными органами. Например, у млекопитающих хорошо развиты и орган обоняния, и обонятельные доли переднего мозга. Динамические координации повышают степень канализации онтогенеза и филогенеза и выражают функциональную обусловленность (коадаптацию) органов и систем органов.

3. топографические координации – выражаются в закономерных изменениях пространственных соотношений между органами, не связанными непосредственной функциональной зависимостью. Пример крупной топографической координации: взаимное расположение нервной трубки, осевого скелета, пищеварительной трубки и сердца у хордовых. Топографические координации определяют общий план строения группы организмов.

Каждый орган неразрывно связан с выполнением определенных функций. Поэтому филогенетические (эволюционные) преобразования органов и функций представляют собой единый процесс.

Функциональные изменения органов основаны на их изначальной мультифункциональности. Например, крылья летучих мышей выполняют функции полета, терморегуляции, осязания, синтеза витамина D, улавливания добычи.

Различают следующие модусы филогенетических преобразований органов и функций.

Количественные функциональные изменения органов

1. расширение функций. Например, уши у слона служат дополнительно органом терморегуляции; кровеносная система выполняет функцию терморегуляции и защитную функцию.

2. сужение функций. Например, конечности лошади утратили лазающую и хватательные функции. Сужение функций часто связано с их иммобилизацией – утрате функций в связи с редукцией органа.

3. интенсификация функций. Например, увеличение переднего мозга привело к формированию второй сигнальной системы; развитие шерстного покрова обеспечило и терморегуляцию, и защиту от физико-химических повреждений. Интенсификация функций часто связана с их активацией – преобразованием пассивного органа в активный. Примеры: втяжные когти кошачьих, подвижные челюсти змей, использование метаболической воды обитателями степей и пустынь.

Качественные функциональные изменения органов:

1. смена функций при специализации органа (Дорн, 1875) – эволюционное преобразование органа, при котором одна из второстепенных функций стано-

вится более важной, чем прежняя главная функция. Например, подъязычная дуга висцерального черепа позвоночных последовательно сменила следующие функции: опорно-защитная функция второй пары жаберных дуг у предков рыб, участие в образовании брызгальца у низших рыб (скаты, осетровые, лопатоносы), опора для жаберной крышки у костных рыб, передача звуковых колебаний и глотание у наземных позвоночных. Передние конечности позвоночных преобразуются и в лапы, и в крылья. У цветковых растений лепестки – или видоизмененные трофофиллы, или микроспорофиллы. Возможность смены функций связана с механизмами преадаптации.

2. разделение функций. Например, конечности членистоногих выполняют функции хождения, захвата и измельчения пищи, дыхания и другие; сплошной хвостовой плавник у водных позвоночных дифференцируется на рулевые спинной и анальный плавник и на двигательный хвостовой плавник.

3. фиксация функций. Например, переход от стопохождения к пальцехождению в ходе естественного отбора и замещения ненаследственных изменений наследственными (данный модус не следует путать с ламарковским «законом упражнения и неупражнения»).

В ходе эволюции часто наблюдается субституция – замещение одного органа другим или передача функций от одного органа к другому (от лат. *substituo* – ставлю вместо, назначаю взамен). Различают субституцию органов и субституцию функций.

Субституция органов, или гомотопная субституция – замещение в ходе эволюции одного органа другим, занимающим сходное положение в организме и выполняющим биологически равноценную функцию. В этом случае происходит редукция замещаемого органа и прогрессивное развитие замещающего. Так, у хордовых осевой скелет – хорда – замещается сначала хрящевым, затем костным позвоночником. В ряде случаев субституция приводит к появлению аналогичных органов, например, у растений листья (фотосинтезирующие органы) замещаются филлодиями (уплощенными черешками) или филлокладиями (уплощенными стеблями). Термин «субституция органов» введён Н. Клейненбергом (1886).

Субституция функций, или гетеротопная субституция – утрата в ходе эволюции одной из функций (при этом выполнявший её орган редуцируется) и замещение её другой, биологически равноценной (выполняемой другим органом). Так, функция перемещения тела в пространстве при помощи ног (хождение) у змей замещена перемещением при помощи изгибаний позвоночника (ползание); дыхание с помощью жабр (извлечение кислорода из воды) у наземных позвоночных замещено газообменом в лёгких. Термин «субституция функций» введён А. Н. Северцовым (1931).

Субституция тесно связана с принципом компенсации и с редукцией органов. Например, у птиц редукция зубов связана с развитием мускулистого желудка.

Использование морфологических (сравнительно-анатомических, гистологических и др.) методов изучения эволюции основано на простом принципе:

глубокое внутреннее сходство организмов может показать родство сравниваемых форм.

Органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются гомологичными. Различные по внешнему виду и функциям конечности млекопитающих состоят из сходных элементов: лопатки, костей плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев. Во всех случаях сохраняется единый план строения, сходство во взаимоотношении конечностей с остальными органами и онтогенетического развития.

Установление гомологии органов позволяет сделать вывод о родстве исследуемых организмов.

Явление гомологии, или гомологического сходства, необходимо отличать от явления аналогии или аналогичного сходства. Аналогичные органы лишь внешне сходны, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхождением. Для установления родства и выяснения путей эволюции, изучаемых органов эти органы не имеют значения.

Выявление характера сходства (гомология или аналогия) позволяет выяснить пути эволюционного развития, установить родство групп и, может показать направление действия естественного отбора.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 10,12,16,17.

Лекция № 6-7. Биологический прогресс, биологический регресс (4 часа).

План:

1. Биологический прогресс, критерии и способы его осуществления.
2. Морфофизиологический прогресс (ароморфоз).
3. Частные приспособления в эволюции.
4. Биологический и морфофизиологический регресс. Вымирание и тупики в эволюции.

Вопрос, что принимать за прогрессивное развитие, а что за регрессивное, пыталось разрешить ряд ученых.

Впервые этой проблемой занялся Ж.Б. Ламарк – который выделил два эволюционных процесса:

1. повышение уровня организации (градации) в результате внутренних стремлений к прогрессу;
2. возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне под действием среды.

Ч. Дарвин рассматривал прогресс, как неизбежное явление в эволюции природы. Дарвин обозначив причины эволюции, заложив основы для изучения биологического прогресса сам эту проблему четко не выделял.

Противоречие в классическом дарвинизме в понимании прогрессивного развития было разрешено путем учета противоречий и относительности всякого

развития в природе. “Основной закон всякого прогресса – в его относительности” Ф.Энгельс.

В 1925 г. оформилось направление в исследовании прогрессивной эволюции благодаря работам отечественного ученого Алексея Николаевича Северцова, который основное внимание уделил результатам различных путей эволюции.

Под *биологическим прогрессом* следует понимать усовершенствование морфофизиологической организации, которая позволяет организмам проникать в новые условия среды.

Прогрессивную эволюцию живой природы в целом называют ароморфозом. Большая заслуга А.Н. Северцова состояла в том, что он разделил понятия морфофизиологического прогресса и биологического прогресса.

Биологический прогресс характеризуется процветанием вида или группы в целом.

Морфофизиологический прогресс – заключается в усложнении и усовершенствовании организации.

Северцев выделил три критерия, на основе которых достигается биологический прогресс: 1. увеличение численности особей; 2. расширение ареала (расселение особей в новые места обитания); 3. дифференциация видов на новые внутривидовые формы (видообразование).

Один из главных путей биологического прогресса является ароморфоз.

Прогрессивные усовершенствования морфофизиологической организации Северцев назвал ароморфозами (от лат. - поднимать строения).

Ароморфозы – это адаптации широкого значения, т.е. полезные в самых разнообразных условиях среды, повышающие уровень организации живых организмов. Ароморфозы открывают большие возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания.

Например: приобретение млекопитающими и птицами теплокровности позволило им заселить холодные зоны Арктики и Антарктиды.

Следует отметить, что ароморфозы при их появлении практически не отличаются от обычных адаптаций. И лишь при дальнейшей “шлифовке” естественным отбором, согласовании с многочисленными другими признаками организма и широкого распространения у многих видов они становятся ароморфозами.

Например: появление легочного дыхания у древних обитателей пресных водоемов, не изменило кардинально их образа жизни и уровня организации, но дало возможность для освоения суши – обширной среды обитания многим тысячам видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Все ароморфозы носят комплексный характер, т.е. все признаки форм взаимосвязаны друг с другом.

Например: появление постоянной температуры тела привело к прогрессивным преобразованиям нервной, кровеносной и дыхательной систем.

На основе крупных преобразований или адаптаций широкого значения или ароморфозов в ходе эволюции отдельных групп возникает большое количество мелких приспособлений к определенным условиям среды. Такие приспособления Северцев назвал идиоадаптациями (алломорфоз).

Идиоадаптация – это преобразование исходной ароморфной организации соответственно частным условиям среды, т.е. после ароморфного усовершенствования организации развитие может продолжаться на основе специализации ее в частных условиях среды.

Благодаря ароморфным преобразованиям (теплокровность, живорождение и др.) произошло широкое расселение животных в самых разнообразных условиях среды (суше, воде, в воздухе), тем самым возникло множество экологических форм, приспособленным к различным географическим зонам.

При идиоадаптации ароморфные признаки сохраняют свое значение.

Например: для всех видов млекопитающих характерны теплокровность, живорождение, вскармливание потомства молоком.

На основе идиоадаптации сформировалось большое число отрядов и семейств млекопитающих.

Например: хищные, ластоногие, копытные, кошачьи, лошадиные, медвежьи.

Вывод: алломорфная организация характеризуется признаками адаптивными к частным условиям среды, является одним из наиболее распространенных способов биологического прогресса.

Биологический прогресс осуществляется как на основе морфофизиологических усовершенствований, так и благодаря упрощению морфофизиологической организации.

В ряде эволюционных ситуаций, когда окружающая среда стабильна, наблюдается явление общей дегенерации (катаморфоз - от греческого движение вниз).

Общая дегенерация или катаморфоз – эволюционное направление, сопровождающееся упрощением организации.

В результате чего происходит переход в более простые условия жизни, что влечет утрату части имеющихся или бесполезных признаков. Согласно этому прогрессивная эволюция заключается в выживании наиболее приспособленных, а не более высокоорганизованных существ.

Общая дегенерация наблюдается у многих форм организмов и связана в основном с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни. Однако важно то, что общая дегенерация не затрагивает кардинальных черт организации данной систематической группы.

Например: ленточные черви паразиты не перестают быть плоскими червями, сакуллина – корнеголовый, паразитирующий на крабе рак сохраняет все черты половой системы представителей класса ракообразных.

Вывод: не смотря на то, что общая дегенерация приводит к значительному упрощению морфофизиологической организации, виды идущие по пути катаморфоза могут увеличивать численность и ареал, т.е. двигаться по пути биологического прогресса.

Таким образом, биологический прогресс может осуществляться благодаря как частным, так и общим приспособлениям организма.

Биологический регресс - явление противоположное прогрессу, поэтому характеризуется обратными по содержанию критериями:

1. снижение численности особей;
2. сужение ареала;
3. постепенное или быстрое уменьшение видового разнообразия группы.

Причины отставание в темпах эволюции группы от скорости изменяющихся условий внешней среды.

Если группа встала на путь биологического регресса – то это определяется уровнем ее адаптивной специализации, чрезмерным развитием одних органов и отставанием других.

И.И.Шмальгаузен выделил направления регрессивной эволюции.

Теломорфоз – специализация организмов, связанная с переходом к узким условиям обитания (колибри, хамелеон).

Гиперморфоз – переразвитие органов нарушение коррелятивных связей (каменноугольный период стрекозы, торфяной олень).

Как при теломорфозе, так и при гиперморфозе быстрая смена условий среды снижает эволюционные возможности группы и приводит к вымиранию.

Причины вымирания: 1. сужение эволюционной пластичности (неспособность перестроиться к быстро меняющимся условиям среды); 2. снижение жизнеспособности (в результате инбридинга); 3. появление мощного хищника, высокопатогенных микробов, наличие конкурентов, изменение абиотической среды.

Анализируя взаимосвязи прогрессивной и регрессивной эволюции можно выделить некоторые общие закономерности:

1. регрессивные изменения всегда вторичны по отношению к прогрессивным;
2. прогрессивные изменения в одном отношении диалектически связаны с регрессивными изменениями в другом.

Направление эволюции в сторону прогресса сопряжено с упрощением тех признаков, которые оказываются либо ненужными, либо препятствующие дальнейшему прогрессу.

Таким образом, морфофизиологический регресс повышает уровень приспособленности организмов.

Литература основная: 1,2, 3.

Литература дополнительная: 8,20.

3.6 МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ К ВЫПОЛНЕНИЮ ПРАКТИЧЕСКИХ РАБОТ

Практические работы по каждому модулю, приведенному в технологической карте учебного курса, выполняются согласно «Методическим рекомендациям к практическим занятиям по дарвинизму» Н.А. Щербаковой (1992). Методические рекомендации построены так, что сочетают в себе элементы практических работ и семинаров. Каждая работа включает вводные вопросы для теоретического ознакомления с темой, материалы и оборудование, цель и методику выполнения, контрольные вопросы.

Для выполнения практической работы студент получает необходимое оборудование и самостоятельно выполняет работу в соответствии с планом, ре-

зультаты наблюдений или экспериментов заносятся в тетрадь для практических работ, по форме, указанной в методическом пособии, рисунки и схемы студент выполняет аккуратно, карандашом, при необходимости получает консультацию преподавателя. Тетрадь по теории эволюции является итоговым документом практических занятий.

Пропущенное занятие должно быть отработано. При отработке студент полностью сдает теоретический материал по соответствующей теме, проводит практическую работу и защищает ее.

3.7 ВОПРОСЫ К СЕМИНАРСКИМ ЗАНЯТИЯМ

Тема: «История развития эволюционного учения».

План:

1. Элементы эволюционизма в античной философии (Гераклит, Эмпедокл, Аристотель, Лукреций).
2. Метафизический период в развитии биологии и господство креационистских взглядов.
3. Трансформизм.
4. Предпосылки возникновения дарвинизма.
5. Учение Ч. Дарвина.
6. Развитие эволюционной теории в последарвиновский период.
7. Кризис эволюционной теории на рубеже 19 – 20 вв.
8. Возникновение и развитие синтетической теории эволюции.

Литература: 1,2,3, 11,16,17,18,20.

Тема: «Микроэволюционные процессы в популяциях».

План:

1. Популяция – элементарная единица эволюции. Типы популяций.
2. Закон Харди – Вайнберга и его биологический смысл.
3. Дрейф генов, волны жизни.
4. Миграция. Роль миграций в поддержании устойчивости видов.
5. Изоляция. Формы изоляции. Эволюционная роль изоляции популяций.

Литература: 1,2,3,4,5,6,12,13,15,18.

Тема: «Проблема вида и видообразование».

План:

1. Историческое развитие концепции вида.
2. Современные критерии вида. Виды двойники.
3. Изолирующие механизмы и их классификация. Роль изоляции в эволюции.
4. Географическая изменчивость и ее генетическая основа.
5. Структура вида.
6. Видообразование.

Литература: 1,2, 3, 9,12,18,19,20.

3.8 ГЛОССАРИЙ

Адаптация – комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей особи, популяции или вида, обеспечивающий успех в конкуренции с другими видами, популяциями и особями и устойчивость к воздействиям факторов абиотической среды.

Аллогенез – развитие филогенетической группы внутри одной адаптивной зоны.

Адаптивная зона – комплекс экологических условий в определенной части биосферы, составляющих среду жизни для данной группы организмов.

Аллопатрия – видообразование на периферии ареала исходного вида.

Автономизация развития – уменьшение значения физико-химических факторов внешней среды в индивидуальном развитии в процессе эволюции.

Анаболия – эволюционные изменения на поздних стадиях онтогенеза.

Аналогия, аналогичное сходство – сходство строения разных органов, вызванное не общностью происхождения, а сходством выполняемых функций.

Арогенез – развитие группы с резким расширением адаптивной зоны и выходом в другую адаптивную зону в результате приобретения, каких – то принципиально новых приспособлений.

Ароморфоз – крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза.

Архаллакис – эволюционное изменение на начальных стадиях онтогенеза.

Атавизм – орган или структура, не несущие каких – либо важных функций для вида, встречающиеся лишь у отдельных особей, но хорошо развитые у предковых форм.

Биогенез – процесс возникновения живого из неживого в эволюции Земли; образование органических соединений живыми организмами; учение, принципиально отрицающее возможность появления живого из неживой материи и утверждающее, что живые существа могут происходить только от себе подобных.

Вид – качественный этап эволюционного процесса, эволюционно-устойчивая генетико–экологическая система.

Видообразование – процесс возникновения новых биологических видов и изменения их во времени.

Волны численности (жизни, популяционные) – присущие всем видам периодичные и непериодичные изменения численности особей в популяциях, возникающие в результате влияния абиотических и биотических факторов, воздействующих на популяцию, ведущие к изменению интенсивности естественного отбора и переменам в генетической структуре популяций.

Вымирание – в широком смысле слова – исчезновение любой группы (вида, рода и т.д.) в процессе эволюции. В узком смысле – исчезновение группы без оставления каких-либо дочерних форм.

Гомология органов – органы с общим планом строения, развивающиеся из исходных зачатков, и могущие выполнять как сходные, так и различные функции.

Дарвинизм – теория эволюции органического мира, основанная на признании естественного отбора главной движущей силой развития живой природы.

Дегенерация – возникновение в процессе эволюции группы более простого строения особей, чем было характерно для предковых групп.

Дивергенция – разделение в процессе эволюции единого таксона на два или несколько.

Динамика популяции – изменение численности, полового и возрастного состава популяции, определяемое внутривидовыми процессами и взаимодействием популяций разных видов.

Древо жизни – отражение эволюционного пути развития группы, ее филогенеза, в виде дерева с ветвями.

Дрейф генов (генетико-автоматический процесс в популяции) – изменение генетической структуры популяции в результате любых случайных причин. Дрейф генов проявляется, как правило, лишь при небольшой численности популяции и ведет к уменьшению наследственной изменчивости в ней.

Естественный отбор – выживание и оставление потомства более приспособленными в данных условиях особями; избирательное сохранение и передача следующему поколению определенных генотипов.

Идиоадаптация – адаптации одного уровня, определяющие приспособления к жизни внутри одной адаптивной зоны.

Изоляция – разобщение (или обособление) особей или их групп друг от друга. Изоляция внутри вида служит одним из важнейших факторов эволюции.

Катастрофа эволюционная – относительно внезапное исчезновение или возникновение большого числа форм живого.

Квантовая эволюция – крайне быстрая эволюция какой-либо группы, связанная со сменой адаптивной зоны. Такая группа либо приобретает новый комплекс приспособлений к новой адаптивной зоне, либо вымирает.

Коадаптация – взаимное приспособление разных видов в процессе коэволюции. Иногда коадаптацией называют взаимную приспособленность органов одной особи.

Конвергенция – одна из основных форм филогенеза, выражающаяся в возникновении у представителей разных групп сходных (аналогичных) признаков, вызванных приспособлением к сходным условиям.

Конгруэнция – взаимоприспособление особей, возникающее в ходе внутривидовых отношений.

Козволюция – эволюционные взаимодействия организмов разных видов, не обменивающихся генетической информацией, но тесно связанных экологически (например, хищник – жертва, паразит – хозяин).

Креационизм – концепция постоянства видов, объясняющая многообразие органического мира творением его богом.

Макроэволюция – эволюционные процессы, протекающие на уровнях выше видового.

Микроэволюция – эволюционные процессы текущие внутри вида.

Молекулярные часы – расчет времени дивергенции сравниваемых форм, основанный на признании постоянного во времени темпа изменения последовательности аминокислот в молекуле белков.

Монофилия – происхождение группы организмов от общего предка, т.е. группы такого же таксономического ранга.

Нейтрализм – концепция эволюции, основанная на отрицании творческого характера действия естественного отбора ввиду селективной нейтральности многих мутаций.

Необратимость эволюции – невозможность повторения в процессе эволюции состояния, уже осуществленного в ряду предковых форм.

Неодарвинизм – 1/ концепция, распространяющая действие естественного отбора не только на группы особей, но и на отдельные части внутри особи; 2/ то же, что нейтрализм; 3/ современное эволюционное учение, включающее дарвинизм как главную составную часть.

Неотения – приобретение в процессе эволюции группы способности к половому размножению на стадиях, предшествующих взрослому состоянию.

Ортогенез – концепция, признающая возникновение направленных тенденций в развитии какой-либо группы не под действием естественного отбора (ортоселекция), а под действием внутренних факторов.

Палингенез – признак или процесс в онтогенезе, повторяющий признак или процесс в филогенезе данного вида.

Панспермия – концепция о возможности переноса жизни в космическом пространстве с одной планеты на другую.

Параллелизм – независимое развитие в процессе эволюции сходных признаков у родственных групп.

Полифилия – происхождение одной группы организмов от несколько, не связанных близким родством.

Преадаптация – свойство организма, возникающее как приспособление к старым условиям, но имеющее адаптивное значение и в условиях, которые ранее не встречались в развитии данной группы.

Преформизм – эволюционная концепция, основанная на признании эволюции как процесса развертывания информации, заключенной в зачатковых клетках.

Прогресс – совершенствование организмов в процессе эволюции.

Регресс – упрощение организмов в процессе эволюции.

Рекапитуляция – повторение в эмбриогенезе современных форм признаков, характерных для взрослых предков.

Реликты – виды и другие группы организмов, сохранившиеся от прежде широко распространенных флор и фаун.

Рудименты – сравнительно упрощенные по сравнению с гомологичными структурами предковых или близких форм структуры, утратившие свое основное функциональное значение в процессе эволюции. В отличие от атавизмов встречаются у всех особей данного вида.

Сетчатое родство – эволюционные процессы, при котором группы (популяции внутри вида и изредка – близкие виды) связаны обменом генетической информации.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении крупных групп организмов путем симбиоза.

Симпатрия – совместное обитание в одном географическом регионе генетически различных внутривидовых групп особей с разными экологическими особенностями.

Специализация – направление эволюции группы, выражающаяся в приспособлении ее к очень узким условиям существования, крайний вариант аллогенеза.

Трансформизм - система взглядов об исторической изменчивости организмов в XVII – XIX вв., предшествовавшая эволюционному учению.

Филетическая эволюция – эволюция данного вида как целого, без дивергенции; непрерывный ряд последовательных во времени групп.

Филогенез – эволюционное изменение хода индивидуального развития.

Филогенез – путь эволюционного развития данной группы.

Филум – определенный отрезок филогенеза данной группы, часть древа жизни.

Фратрия – отрезок филогенеза, эквивалентный виду в неонтологии.

Финализм – эволюционная концепция, утверждающая существование строго определенного характера эволюции группы, направленного к определенной цели.

Эволюционное учение – вся система эволюционных взглядов, включающая теорию эволюции, различные эволюционные гипотезы, историю эволюционной мысли, методы изучения эволюционного процесса.

Эпигенез – учение о развитии организма как о процессе полного новообразования, зависящего лишь от внешних или нематериальных факторов.

3.9 РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Георгиевский, А.Б. Дарвинизм / А.Б. Георгиевский. - М.: Просвещение, 1985. – 271 с.
2. Северцев, А.С. Теория эволюции / А.С. Северцев. – М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 380 с.
3. Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. - М.: Высшая школа, 1989. – 335 с.

Дополнительная литература

4. Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айла. - М., 1984.
5. Алексеева, Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека / Т.И. Алексеева. - М., 1986.

6. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. - М., 1983.
7. Воронцов, Н.Н. Эволюция органического мира / Н.Н. Воронцов, Л.Н. Сухорукова. - М.: Просвещение, 1991.
8. Грант, В. Эволюция организмов / В. Грант. - М., 1980.
9. Завадский, К.М. Вид и видообразование / К.М. Завадский. - М., 1967.
10. Кейлоу, П. Принципы эволюции / П. Кейлоу. - М., 1986.
11. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. - М., 1985.
12. Майер, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майер. – М.: Мир, 1974.
13. Рычков, Ю. Г. Антропология и генетика изолированных популяций / Ю.Г. Рычков. - М., 1985.
14. Спицын, В. А. Биохимический полиморфизм человека / В.А. Спицын. - М., 1985.
15. Четвериков, С.С. Волны жизни / С.С. Четвериков Проблемы общей биологии и генетики. – Новосибирск, 1983.
16. Шарова, И.Х. Проблемы теории эволюции / И.Х. Шарова. - М.: Знание, 1981.
17. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. - М.: Наука, 1980.
18. Щербакова, Н. А. Методические рекомендации к практическим занятиям по дарвинизму / Н.А. Щербакова. - Горно-Алтайск, 1992.
19. Фоули, Р. Еще один неповторимый вид / Р. Фоули. - М.: Мир, 1990.
20. Эволюционная биология: материалы конференции «Проблема вида и видообразование»/ Под ред. В.Н. Стегния. - Томск: ТГУ, 2001. – т.1.

IV. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЕ СТУДЕНТОВ

Самостоятельная работа студентов по курсу призвана, не только закрепить и углублять знания, полученные на аудиторных занятиях, но и способствовать развитию у студентов творческих навыков, инициативы, умению организовать свое время.

При выполнении плана самостоятельной работы студенту необходимо прочитать теоретический материал не только в учебниках и учебных пособиях, указанных в библиографических списках, но и познакомиться с публикациями в периодических изданиях.

Студенту необходимо творчески переработать изученный самостоятельно материал и предоставить его для отчета в форме реферата или конспекта.

Проверка выполнения плана самостоятельной работы проводится на семинарских занятиях, во время защиты практической работы, индивидуальных занятий.

№ п/п	Темы	Кол-во	Формы отчет-
-------	------	--------	--------------

		часов	ности, сроки
7 семестр – 36 часов			
Введение. История развития эволюционного учения			
1	Формирование эволюционной идеи (додарвиновский период). Зарождение эволюционной идеи (трансформизм). Борьба трансформизма и креационизма. Эволюционная концепция Ж.Б. Ламарка.	4	Ответ на семинарском занятии № 1, защита реферата
2	Научные и общественно – исторические предпосылки возникновения дарвинизма. Общественно – экономические предпосылки возникновения дарвинизма. Социологические взгляды Т.Мальтуса.	4	Ответ на семинарском занятии №1, защита реферата
3	Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости. Учение об искусственном отборе. Доказательства эволюции природных видов. Учение о борьбе за существование и естественном отборе как причине эволюции.	4	Ответ на семинарском занятии №1, защита реферата
4	Развитие эволюционной теории в последарвиновский период. Три течения в дарвинизме (классический дарвинизм, ламарко-дарвинизм, неodarвинизм). Изучение наследственной изменчивости как фактора эволюции природных видов. Фундаментальное значение эволюционной теории в развитии практических направлений в науке.	6	Ответ на семинарском занятии №1, защита реферата
Факторы эволюции. Микроэволюция			
5	Основные этапы химической и биологической эволюции. Завоевание жизнью суши. Основные этапы дальнейшего развития жизни на Земле. Краткая характеристика органического мира и состояние биосферы в палеозое, мезозое и кайнозое.	4	Ответ на практическом занятии №2, защита реферата
6	Фенотип – основная единица отбора и передатчик наследственной информации по поколениям. Биогеоценоз как арена эволюционного процесса. Влияние абиотической среды и взаимодействие организмов как основа борьбы за	4	Ответ на практическом занятии №3

	существование и естественного отбора.		
7	Роль наследственной изменчивости в эволюции. Эволюционное значение разных форм мутаций. Зависимость проявления мутаций от генотипического фона. Комбинативная изменчивость и ее роль в эволюции. Эволюционное значение мейоза. Кроссинговер и его роль в рекомбинации. Значение половой и других форм перекомбинации генетического материала в эволюции эукариот и прокариот. Эволюционное значение адаптивных модификаций.	4	Ответ на практическом занятии № 4-5, тестирование
8	Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов эволюции: мутационного процесса, дрейфа генов, миграции, изоляции, борьбы за существование и естественного отбора. Сравнительный анализ роли этих факторов в изменении генофонда популяций.	6	Ответ на практическом занятии №6-7, семинарском занятии № 2, тестирование
8 семестр – 24 часа			
Пути и закономерности эволюции. Макроэволюция			
9	История развития понятия вида. Понимание вида Ч. Дарвиным. Учение об элементарных видах (жорданоны и т.п.). Гибридогенное видообразование и роль полиплоидии в формировании новых видов. Теория и доказательства аллопатрического (географического) видообразования. Экологическая радиация. Филетическая эволюция.	6	Ответ на семинарском занятии № 3 -4, защита реферата
10	Направленность эволюционного процесса. Критика антидарвиновских теорий ортогенеза. Возможности и ограничения внутренних и внешних факторов эволюции как причина направленности макроэволюции.	6	Ответ на практическом занятии №8, тестирование
11	Соотношение индивидуального и исторического развития. Учение о рекапитуляции. Пути эволюции онтогенеза (эмбриональные адаптации, филэмбриогенезы, автономизация). Неотения и ее значение. Целостность онтогенеза.	6	Ответ на практическом занятии №9-10, тестирование

	Стадийность онтогенеза и эволюция стадий. Эмбрионизация и дезэмбрионизация онтогенеза.		
12	Общие закономерности макроэволюции: прогрессивная направленность исторического развития жизни, необратимость эволюции, прогрессивная специализация. Темпы эволюции. Неравномерность эволюции. Причины, влияющие на скорость эволюции.	6	Ответ на практическом занятии №11, защита реферата, тестирование

V. ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ

Цель: приобретение навыков анализа научной литературы по определенной теме.

Тематика рефератов:

1. Геохронология и основные этапы эволюции на Земле.
2. Основные постулаты синтетической теории эволюции.
3. Биография и научная деятельность Ч. Дарвина.
4. Формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма как научного направления.
5. Проблемы видообразования у рода *Homo sapiens*.
6. Борьба за существование в человеческом обществе.
7. Современное понимание концепции Ламарка.
8. Адаптация – результат действия естественного отбора.
9. Развитие теории эволюции.
10. Учение о виде. История и современность.
11. Прокариоты.
12. Возникновение первых эукариотических клеток.
13. Дивергенция как основной путь эволюции.
14. Эволюционирующий вид по Ф. Добжанскому.
15. Эволюционная теория и медицина.
16. Охрана и рациональное использование природы с точки зрения эволюционной теории.
17. Экологические закономерности эволюции.
18. Философия и теория эволюции.
19. Эволюционная идея в биологии.

Содержание и объем пояснительной записки (или введения): актуальность проблемы, обоснование темы. Постановка цели и задач. Объем: 2-3 стр. (2 ч).

Основная часть: должна включать основные вопросы, подлежащие освещению. Самостоятельной работой студента является подбор и составление полного списка литературы (кроме указанных преподавателем) для освещения и обобщения новейших достижений науки по теме реферата. Выявление дискуссионных, выдвигающих спорные вопросы и проблемы ученых. Объем: 20-25 стр. (8 ч.).

Заключение: должно включать обобщение анализа литературы и выводы.
Объем: 2-3 стр. (1 ч).

Список использованной литературы: не менее 10-15 источников.

Примечание: Тематический план примерный. Студенты имеют право на выбор темы по своим интересам.

VI. КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЭКЗАМЕН ПО ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

1. Предмет и задачи эволюционной теории.
2. Методы исследования эволюционного процесса и основные принципы эволюционной теории.
3. Значение работ К. Линнея.
4. Зарождение эволюционной теории (трансформизм).
5. Эволюционная концепция Ж.Б. Ламарка.
6. Научные предпосылки возникновения дарвинизма. Развитие систематики, сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии.
7. Создание клеточной теории, развитие экологии, исторический метод в геологии.
8. Биография и научная деятельность Ч. Дарвина. Характеристика труда «Происхождение видов». Оценка эволюционного учения Дарвина.
9. Характеристика трудов Дарвина. Значение для науки.
10. Доказательства эволюции природных видов. Учение Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе.
11. Учение об искусственном отборе.
12. Последарвиновский период. Три течения в дарвинизме.
13. Кризис эволюционной теории в первой четверти XX века. Основные направления генетического антидарвинизма.
14. Сущность неоламаркизма и социал – дарвинизма.
15. Общая характеристика жизни как особой формы движения материи.
16. Основные уровни организации жизни и эволюционный процесс.
17. Современные гипотезы происхождения жизни на Земле.
18. Основные этапы биогенеза.
19. Основные ароморфозы в архее и протерозое.
20. Эволюция прокариот и эукариот.
21. Основные ароморфозы и алломорфозы в мезозое и кайнозое.
22. Эволюция энергетических процессов.
23. Популяция – элементарная единица в эволюции. Типы популяций.
24. Дрейф генов, волны жизни, их значение для эволюции.
25. Миграция, ее значение в изменении генетической структуры популяций.
26. Изоляция. Ее эволюционная роль.
27. Борьба за существование. Классификация форм борьбы за существование.
28. Естественный отбор. Формы естественного отбора.

29. Элиминация, ее формы. Эволюционные следствия разных форм элиминации.
30. Роль комбинативной изменчивости в эволюции.
31. Эволюция адаптаций – основной результат естественного отбора.
32. История развития понятия «Вид».
33. Структура вида.
34. Действие посткоопуляционных изолирующих механизмов, их значение для вида.
35. Общие признаки вида. Критерии вида. Виды двойники.
36. Видообразование.
37. Проблема происхождения таксонов надвидового ранга. Направленность эволюционного процесса.
38. Макроэволюция. Пути макроэволюции.
39. Способы филогенетического преобразования органов. Гомология и аналогия органов.
40. Биологический прогресс, биологический регресс.
41. Синтез дарвинизма с экологией и генетикой.
42. Практическое и общенаучное значение эволюционной теории.

VII. КОНТРОЛЬНО-ИЗМЕРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО МОДУЛЬНО-РЕЙТИНГОВОЙ СИСТЕМЕ ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ

7.1 Оценка знаний по модульно-рейтинговой системе при изучении курса

Распределение баллов по отдельным видам работ при изучении курса «Теория эволюции» для студентов 4 курса биолого-химического факультета очного отделения:

Максимальное количество баллов – 100.

За посещение лекции начисляется 1 балл (итого 30 баллов). За пропуск лекции по уважительной причине, но при наличии конспекта лекции устанавливается балл в размере $L = 0,5 * НС$.

За практические занятия:

№	Название темы	Форма контроля	Баллы
1	Возникновение и развитие эволюционной теории	КЛ	5
2	Общая характеристика жизни как особой формы движения материи	ПР 1	5

3	Движущие силы эволюции	ПР 2 – ПР 4	15
4	Микроэволюционный процесс	ПР 5	5
5	Проблема вида и видообразование	КЛ	5
6	Макроэволюция и ее закономерности	ПР 6 – ПР 7	15
7	Итого		50

Примечание: ПР – практическая работа
КЛ – коллоквиум.

Расчет баллов за КЛ вычисляется по формуле: $C = HC * K1 * K2$, где С – суммарный балл; HC – начальная стоимость; K1, K2 – коэффициенты определяются по приведенной ниже таблице.

оценка	K1	срок сдачи	K2
«5»	1	в срок	1,2
«4»	0,7	1 – ая неделя	1
«3»	0,5	2 – ая неделя	0,8

За активную работу на практических занятиях вводится дополнительный балл (Р) по каждой теме на группу в размере $P = 0,2 * HC$.

Расчет общего балла (Т) за учебную работу производится следующим образом: $T = C + P + L$

Дополнительные баллы за НИРС, УИРС:

Реферат от 5 до 10 баллов

Научное сообщение от 1 до 5 баллов

ЭКЗАМЕН

Сумма баллов	Оценка
60 - 80	«3»
81 - 97	«4»
98 - 100	«5»

7.2 Примерные тесты

1. Эволюцией называется:

а/ индивидуальное развитие организмов

б/ изменение особей

в/ историческое необратимое развитие органического мира

г/ изменения в жизни растений

2. Значение популяционных волн в эволюции заключается в том, что они:

а/ способствуют увеличению численности популяций

б/ снижают численность популяций

в/ способствуют повышению генетического разнообразия в популяциях

г/ снижают генетическое разнообразие в популяциях

3. Дрейф генов – это:

- а/ случайное изменение концентрации аллелей в популяции
- б/ перемещение особей из одной популяции в другую
- в/ свободное скрещивание между особями в популяции
- г/ один из результатов естественного отбора

4. Поток генов – это:

- а/ обмен генами между популяциями одного вида в результате миграции отдельных особей из популяции в популяцию
- б/ включение генов одного вида в генофонд популяции другого вида
- в/ свободное скрещивание между особями в популяции одного вида

5. Движущий отбор направлен на:

- а/ расширение границ наследственной изменчивости и сдвиг среднего значения признака или свойства
- б/ поддержание в популяциях среднего, ранее сложившегося значения признаков
- в/ сужение нормы реакции

6. К внутривидовым дифференцировки и полиморфизму ведет естественный отбор:

- а/ движущий
- б/ стабилизирующий
- в/ дизруптивный

7. Не являются примерами действия естественного отбора:

- а/ родословная испанского дога
- б/ индустриальный меланизм насекомых
- в/ устойчивость бактерий к антибиотикам
- г/ резистентность комнатных мух к ядохимикатам

8. Приспособительный характер эволюции заключается в том, что:

- а/ организмы приспособляются под влиянием внешних условий
- б/ организмы побеждают в борьбе за существование
- в/ организмы подвергаются естественному отбору
- г/ организмы изменяются вслед за изменением условий среды

9. Мимикрия представляет собой:

- а/ сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими неродственными видами, хорошо защищенными и обладающими предохраняющей окраской
- б/ сходство в форме и окраске особей двух родственных видов
- в/ наличие у особей вида специальных средств защиты

10. Происходит ли эволюция хищных животных, которые живут в настоящее время?

- а/ происходит эволюция всех видов
- б/ происходит только эволюция видов, ведущих древесный образ жизни
- в/ происходит эволюция видов мелких животных
- г/ ни один из ныне живущих видов хищников не эволюционирует

11. Из перечисленных ниже объектов не способны эволюционировать:

- а/ мыши в городе
- б/ популяции божьей коровки
- в/ бактерии, обитающие в желудке жвачных животных
- г/ стадо овец

12. Ароморфоз представляет собой путь эволюционных преобразований большой группы видов организмов, при котором:

- а/ в группе развиваются принципиально новые признаки, позволяющие ей перейти в новую адаптивную зону
- б/ в группе появляются частные приспособительные признаки к определенным условиям среды
- в/ в группе наблюдается снижение уровня организации и упрощение в строении особей

13. Вид, который находится в состоянии биологического прогресса, характеризуется:

- а/ повышением уровня организации
- б/ снижением уровня организации
- в/ расширением ареала, увеличением численности, распадением вида на подвиды
- г/ снижением численности и сокращением ареала

14. В состоянии биологического прогресса находится вид:

- а/ зубр
- б/ гинкго
- в/ черный журавль
- г/ домовая воробей

15. Какие из перечисленных ниже видов организмов находятся в состоянии биологического регресса?

- а/ элодея канадская
- б/ колорадский жук
- в/ уссурийский тигр
- г/ крыса серая

16. Ароморфозом является из перечисленных эволюционных событий:

- а/ возникновение класса птиц

б/ появление большого количества семейств отряда хищных млекопитающих

в/ возникновение паразитических форм среди плоских червей

17. Путь эволюции, при котором возникает сходство между организмами различных систематических групп, обитающих в сходных условиях, называется:

а/ градация

б/ дивергенция

в/ конвергенция

г/ параллелизм

18. Внешнее сходство путем конвергенции приобрели виды:

а/ щука, лосось

б/ медведь бурый, медведь белый

в/ дельфин, акула

г/ заяц-русак, заяц-беляк

19. Рудименты - это:

а/ органы, утратившие в процессе эволюции свое значение и функции и оставившие в виде недоразвитых образований в организме

б/ органы, которые только появляются в организмах как результат эволюции видов

в/ органы, которые появляются у отдельных особей некоторых видов как результат мутации генов

20. К гомологичным органам относятся:

а/ лапы кита, лапы крота, крылья птиц

б/ крылья бабочки, крылья птиц и летучих мышей

в/ жабры рака и окуня

21. Атавизмы - это:

а/ возникающие естественные новообразования

б/ появление у организмов свойств и признаков, характерных для далеких предков

в/ недоразвитие признака или свойства у взрослых организмов

22. К атавизмам можно отнести:

а/ появление махровости цветка у некоторых растений

б/ появление хвоста и сплошного волосяного покрова у человека

в/ развитие в онтогенезе хвоста у обезьян

23. Позвоночные животные обнаруживают наибольшее сходство между собой на следующих этапах:

а/ на ранних этапах развития зародышей

- б/ на поздних этапах развития зародышей
- в/ в постэмбриональный период
- г/ на этапе взрослых форм, когда организмы приступают к размножению

24. Исходным материалом для микроэволюции являются:

- а/ модификации
- б/ фенотипическая пластичность
- в/ мутации
- г/ наследуемые изменения

25. Из перечисленных ответов неверен:

- а/ ароморфоз означает структурные изменения в системах органов, ведущие к усложнению организации
- б/ идиоадаптация – приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровень организации
- в/ специализация – приспособление к существованию в широком диапазоне условий жизни