

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра генетики**

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

**Методические указания к семинарским занятиям
для студентов биологического факультета специальностей
1-31 01 01 «Биология», 1-33 01 01 «Биоэкология»,
1-31 01 01-03 «Биотехнология»**

**МИНСК
2015**

УДК 576.12
ББК 28.02
Т33

С о с т а в и т е л ь
Т. В. Романовская

Рекомендовано советом биологического факультета
25 ноября 2015 г., протокол № 3

Р е ц е н з е н т
доктор биологических наук, профессор *М. А. Титок*

Теория эволюции: метод. указания к семинарским занятиям /
Т33 сост. : Т. В. Романовская. – Минск : БГУ, 2015. – 28 с.

Предназначено для студентов биологического факультета специальностей 1-31 01 01 «Биология», 1-33 01 01 «Биоэкология» и 1-31 01 01-03 «Биотехнология».

УДК 576.12
ББК 28.02

© БГУ, 2015

Занятие 1

Этапы становления эволюционной теории

1. Предмет и ключевые вопросы эволюционной биологии. Основные группы используемых методов. Фундаментальное и прикладное значение исследований в области теории эволюции.

2. Развитие эволюционных взглядов в XVII- XVIII в. и первой половине XIX в. Представления об онтогенезе (преформизм и эпигенез) и об эволюционном развитии органического мира (креационизм и трансформизм).

3. Предпосылки, основные положения и оценка первой эволюционной теории Ж. Б. Ламарка.

4. Оппозиция Кювье по отношению к трансформизму (в лице Сент-Иллера). Теория катастроф Кювье. Понятие Кювье о корреляциях.

5. Предпосылки, основные положения и оценка эволюционной теории Дарвина. Его комментарии и объяснения по поводу некоторых проблемных вопросов теории эволюции посредством естественного отбора.

6. Развитие эволюционных идей во второй половине XIX в. – начале XX в. Ключевые различия между номогенетической (неоламаркистской) и селектогенетической (неодарвинистской) концепциями, между градуализмом и сальтационизмом. Представители соответствующих концепций.

Терминологический словарь: эволюция; креационизм; трансформизм; фиксизм; преформизм; эпигенез; теория катастроф; градуализм; сальтационизм; неоламаркизм (= номогенез); неодарвинизм (= вейсманизм, = селектогенез); вейсмановский барьер (теория зародышевой плазмы); борьба за существование; естественный отбор; индивидуальный, половой, групповой отбор; изменчивость (определенная, неопределенная, коррелятивная); теория пангенезиса; геммулы.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое креационизм? Чем отличаются концепции теизма и деизма?

2. Что такое трансформизм? Назовите наиболее ярких представителей концепции трансформизма.

3. Что собой представляют концепции преформизма и эпигенеза? Как они соотносятся с представлениями об эволюции животных?

4. В чем заключается прогрессивность учения Ламарка? Какие главные направления в эволюции выделял Ламарк? Какие законы лежат в основе эволюционного процесса, согласно его теории?

5. На основании каких наблюдений Ж. Кювье отрицал изменяемость видов? Что должна была объяснить предложенная им теория катастроф? (см. <http://evolbiol.ru/document/641>)

6. Какие факторы Дарвин считал определяющими для процесса эволюции? В чем различие между теориями Ламарка и Дарвина в понимании природы и направленности наследуемой изменчивости?

7. Какие формы изменчивости выделял Дарвин? Что он подразумевал под коррелятивной изменчивостью и какую роль отводил ей в эволюции? (см. главу 2 «Происхождения видов» Ч. Дарвина.)

8. Почему, с точки зрения Дарвина, естественный отбор действует с гораздо большей эффективностью, чем искусственный? (см. главу 4 «Происхождения видов» Ч. Дарвина.)

9. Почему, по Дарвину, эволюция происходит только на уровне популяции, а не отдельной особи?

10. Дарвин говорил об относительности приспособительного значения любой адаптации. Как вы это понимаете?

11. Каким образом теория Дарвина отвечает на аргументы Кювье?

12. Как Дарвин объясняет происхождение полового диморфизма, «бесполезных» признаков, социальности и альтруизма?

13. Какие пункты теории эволюции Дарвин считал наиболее трудными? Разрешены ли эти трудности в рамках сегодняшних знаний?

14. Что и каким образом объясняла гипотеза пангенезиса Дарвина? Какую гипотезу противопоставил ей Вейсман? Какие опыты по доказательству или опровержению наследования приобретенных признаков проводились в конце XIX-начале XX вв?

15. Назовите представителей неоламаркизма и неodarвинизма. В чем заключалось отличие данных концепций от исходных теорий Ламарка и Дарвина? В чем проявляется ограниченность Вейсманизма по сравнению с теорией Дарвина?

Задание 1. Прочитайте главу 3 книги Дарвина «Происхождение видов». Заполните таблицу 1.

Задание 2. Прочитайте главы 6 и 7 книги Дарвина «Происхождение видов». Заполните таблицу 2. Подумать над возможными ответами на проблемные вопросы, которые ставил Дарвин, с точки зрения современной биологии.

Таблица 1

Формы борьбы за существование, естественный отбор и адаптации

Формы борьбы	Результаты отбора (типы адаптаций)	Примеры из царства животных	Примеры из царства растений
Внутривидовая (соствязание): А) за ресурсы среды Б) за участие в размножении			
Межвидовая: А) против хищников Б) против паразитов В) против конкурентов			
Борьба с неблагоприятными условиями абиотической среды (холод, засуха, пожары, затопление и др.)			

Таблица 2

Проблемные вопросы теории эволюции Ч. Дарвина

Проблема	Объяснение

Занятие 2

Синтетическая теория эволюции (СТЭ). Моделирование микроэволюционного процесса

1. Характеристика популяции как элементарной единицы эволюции. Понятия генофонда, гетерогенности и полиморфизма популяции.
2. Понятие элементарного явления в микроэволюционном процессе. Связь этого понятия с законом Харди-Вайнберга.
3. Понятие о движущих и канализирующих факторах эволюции.
4. Классификация форм изменчивости в СТЭ (модификационная и генетическая изменчивость). Соотносимость этой классификации с классификацией Дарвина (определенная, неопределенная изменчивость).
5. Генетическая изменчивость как поставщик элементарного материала эволюции. Формы генетической изменчивости.
6. Определение естественного отбора в СТЭ. Классификация форм естественного отбора в СТЭ (движущий, дизруптивный, стабилизирующий отбор и др.).
7. Математическое моделирование микроэволюционного процесса. Понятие селективной ценности и коэффициента отбора. Факторы, влияющие на надежность используемой модели для прогнозирования.
8. Системы скрещивания (инбридинг, аутбридинг, межвидовая гибридизация) и их влияние на процессы микроэволюции.

Терминологический словарь: популяция; генетический фонд; генотип; фенотип; генетическая гетерогенность; внутрипопуляционный полиморфизм; закон Харди-Вайнберга; факторы эволюции; равновесная популяция; дрейф генов; естественный отбор; мейотический драйв; мутационная изменчивость; комбинационная изменчивость; модификационная изменчивость; поток генов; интрогрессия генов; горизонтальный перенос; популяционные волны; эффект бутылочного горлышка; эффект основателя; мутации (полезные, вредные, нейтральные); селективная ценность (относительная приспособленность); коэффициент селекции; фиксация аллеля; элиминация аллеля; инбридинг; аутбридинг; отдаленная гибридизация; ландшафт приспособленности (адаптивный ландшафт); микроэволюция; макроэволюция; формы отбора (движущий, дизруптивный, очищающий, стабилизирующий, дестабилизирующий, балансирующий, частотно-зависимый); соотбор (genetic hitchhiking, genetic draft).

Вопросы для самоконтроля

1. Какие достижения биологии начала XX в. сыграли определяющую роль в становлении СТЭ?

2. Назовите фамилии наиболее значимых ученых, участвовавших в становлении СТЭ.

3. Что принимается в СТЭ за элементарную единицу эволюции, элементарное явление эволюции, элементарный материал эволюции, элементарные факторы эволюции?

4. Как соотносятся между собой естественный отбор и дрейф генов? Какую роль играют численность популяции, миграции, изоляция в определении эволюционной судьбы новых аллелей?

5. Приведите примеры действия «эффекта основателя» и «эффекта бутылочного горлышка».

6. Каким образом в СТЭ разрешаются проблемы эволюции новых таксономических групп, дискретности и устойчивости комплексов таксономических признаков? Какова роль дрейфа генов и отбора в этих явлениях?

7. Приведите примеры действия всех форм отбора (стабилизирующий, движущий, дизруптивный, дестабилизирующий, балансирующий, частотно-зависимый). Какие условия predispose к возникновению каждой из этих форм отбора? Как эти формы отбора влияют на генофонд популяции и на ее эволюционный потенциал?

8. Может ли отбор привести к появлению особей с новыми признаками фенотипа (не встречавшимися в популяции до отбора)? Каким образом реализуется творческая роль отбора?

9. Почему простые математические модели часто не позволяют получить хорошее предсказание микроэволюционного процесса в реальных популяциях?

Задание 1. Решите задачу (любую из двух):

А) Пусть в партеногенетической популяции есть равное количество (по 50 %) особей с генотипом 1 и генотипом 2. При равных условиях за одно и то же время от особи с генотипом 1 производится в среднем 400 особей потомства, а от особи с генотипом 2 - 380 особей потомства. Определите:

1) селективную ценность генотипа 2 по отношению к генотипу 1.

2) какова будет частота особей с генотипом 2 в популяции в 5-м, 25-м, 50-м, 100-м, 200-м поколениях? Сколько примерно поколений потребуется для полной элиминации генотипа 2, если предел демографического насыщения ниши составляет 150 особей?

3) при каком минимальном размере популяции сделанные вами предсказания можно будет считать достаточно надежными?

Б) Пусть в партеногенетической популяции есть 5 % особей с генотипом 1 и 95 % с генотипом 2. При равных условиях за одно и то же время от особи с генотипом 1 производится в среднем в 1,1 раз больше потомства, чем от особи с генотипом 2. Определите:

1) селективную ценность генотипа 2 по отношению к генотипу 1.

2) какова будет частота особей с генотипом 1 в популяции в 50-м, 200-м, 500-м поколениях? Сколько примерно поколений потребуется для полной элиминации генотипа 2, если предел демографического насыщения ниши составляет 1000 особей?

3) при каком минимальном эффективном размере популяции сделанные вами предсказания можно будет считать достаточно надежными?

Задание 2. Заполните таблицу 3.

Таблица 3

Факторы эволюции

Фактор	Обуславливающие причины и процессы	Влияние на генофонд и фенотипическое разнообразие
Естественный отбор А) стабилизирующий Б) движущий В) дизруптивный Г) балансирующий Д) групповой		
Соотбор		
Генетический дрейф		
Мейотический драйв		
Поток генов		
Горизонтальный перенос генов		
Инбридинг		
Мутагенез		
Изоляция		

Занятие 3

Генетическая и надгенетическая изменчивость. Помехоустойчивость и пластичность биологических систем

1. Понятие о конститутивных и факультативных компонентах наследственности в ядре и в цитоплазме.

2. Типы мутаций, механизмы их возникновения и эволюционное значение. Спонтанный и индуцированный мутагенез. Роль мобильных элементов в генетической изменчивости.

3. Роль рекомбинации и полового процесса в реализации изменчивости и в сохранении популяционного генофонда.

4. Механизмы контроля изменчивости генотипа и фенотипа в живых клетках и организмах. Эволюционные следствия наличия таких механизмов.

5. Надгенетические формы наследственности и изменчивости. Механизмы эпигенетической регуляции, изменчивости и наследственности.

6. Организация биологических систем и физическая основа их помехоустойчивости (обратные связи, модульность, иерархичность, избыточность, буферизация и др.).

Терминологический словарь: генетическая изменчивость; конститутивные компоненты генома; факультативные компоненты генома; мутации (генные, хромосомные, геномные); мобильные элементы; вариации числа копий генов; пенетрантность; экспрессивность; эпистаз; скрытая изменчивость; компенсаторные мутации; спонтанный мутагенез; адаптивный мутагенез; рекомбинация; эпигенетическая наследственность и изменчивость; некодирующие РНК; метилирование цитозина; дезаминирование нуклеиновых оснований; модификация гистонов; remodelирование хроматина; стресс; помехоустойчивость; система; шапероны; гомеостаз; саморегуляция; обратная связь; генетическая сеть; обратные связи; модульность; избыточность.

Вопросы для самоконтроля:

1. Как следует понимать тезис о случайном характере мутагенеза? Означает ли это, что мутация может с равной вероятностью произойти в любом месте генома в любой момент времени?

2. Приведите пример эксперимента, демонстрирующего существование стресс-индуцируемого адаптивного мутагенеза у микроорганизмов. Какие механизмы задействованы в реализации этого типа мутагенеза?

3. Приведите пример направленного мутагенеза у микроорганизмов и у млекопитающих. В какой мере этот тип мутагенеза может принимать участие в появлении эволюционно новых признаков?

4. Что такое компенсаторные мутации? В чем различие между истинно нейтральными и обнейтральными мутациями?

5. Что такое пенетрантность и экспрессивность мутации? От чего может зависеть проявляемость мутантного признака у конкретной особи?

6. Чем можно подтвердить участие обратной транскриптазы в эволюции генома?

7. Беляев продемонстрировал дестабилизирующее действие направленного отбора на некоторые фенотипические характеристики лис. Как можно объяснить полученные им результаты?

8. Какую роль в эволюции играет ненаследуемая надгенетическая изменчивость?

Задание 1. В 30-е гг. генетики проводили опыты по получению мутаций у мух при помощи облучения (типа аномалии развития крыльев, глаз, пигментации и т.п.). Путем проведения систематического инбридинга в сочетании с отбором получали чистые линии, гомозиготные по данным мутациям. Однако нередко при дальнейшем поддержании линии (без селекции) через некоторое количество поколений выраженность признака постепенно снижалась вплоть до полной реверсии к нормальному фенотипу. Тем не менее при получении гибридов от этих мух с нормальными (немутантными) мухами в F₂ снова выщеплялись особи с выраженным мутантным фенотипом. Предложите возможное объяснение этим данным.

Задание 2. Сформулируйте аргументы, которые можно было бы привести для обоснования неадекватности метафоры «обезьяны за печатной машинкой» при описании процесса биологической эволюции.

Задание 3. Заполните таблицу 4.

Таблица 4

Характеристика мутаций

Тип мутации	Обуславливающие процессы (экзогенные и эндогенные)	Возможные эволюционные следствия
Точечные мутации: А) замены нуклеотидов (транзиции, трансверсии, миссенс-, нонсенс-мутации) Б) выпадения или вставки 1 или нескольких нуклеотидов		
Хромосомные мутации: А) транслокации Б) делеции В) инсерции Г) инверсии		
Геномные мутации: А) полиплоидия Б) анеуплоидия		
Мутации типа вариации числа копий сегментов хромосом (CNV)		
Перемещения мобильных элементов		

Занятие 4

Вид и видообразование

1. Основные концепции вида: типологическая (Линней), номиналистическая (Ламарк), биологическая (Майр).

2. Критерии вида (морфо-анатомический, биохимический, физиологический, цитогенетический, этологический, биологический). Ограничения применимости типологических критериев и критерия репродуктивной совместимости (биологического).

3. Видообразование как завершающий этап процесса микроэволюции и начальный этап процесса макроэволюции. Понятие генетического расстояния. Внутривидовые и межвидовые генетические расстояния.

4. Способы видообразования: аллопатрическое (географическое), симпатрическое (экологическое). Перипатрическое и парapatрическое видообразование как частные случаи симпатрического видообразования. Предполагаемые объяснения процесса видообразования в каждом случае.

5. Роль изоляции в процессе видообразования. Формы биологической репродуктивной изоляции (прекопуляционной, презиготической, постзиготической). Предпосылки и механизмы их возникновения. Теория усиления репродуктивной изоляции в условиях вторичной симпатрии и ее обоснование.

6. Видообразование в биоценотических комплексах. Эффект «красной королевы», эффект цепного видообразования. Островные биоценозы и факторы, определяющие численность видов в островных биоценозах (видообразование + вымирание видов + иммиграция) – теория островной биогеографии.

7. Пути филогенеза: анагенез, кладогенез, стасигенез. Связь с основными формами естественного отбора. Понятие и примеры «реликтовых видов» («живых ископаемых»).

8. Способы сальтационного видообразования (полиплоидизация, хромосомное, гибридогенное, симбиогенное видообразование). Примеры.

Терминологический словарь: вид; критерии вида; репродуктивная изоляция (экологическая, морфо-анатомическая, сезонная, биохимическая, этологическая, презиготическая, постзиготическая); видообразование (симпатрическое, аллопатрическое, парapatрическое, градуалистическое, сальтационное) вторичная симпатрия; гибридный дисгенез; гаметная несовместимость; половой отбор; ассортативность скрещиваний (положительная, отрицательная); анагенез; кладогенез; стасигенез;

цепная реакция видообразования; эффект «красной королевы»; реликтовые виды («живые ископаемые»).

Вопросы для самоконтроля

1. Почему вид – генетически закрытая система?
2. Почему на практике систематики чаще применяют типологический критерий вида, чем биологический?
3. Что подразумевается под видообразованием? Почему видообразование является необходимым этапом макроэволюции (т.е. основания новых крупных таксонов)?
4. Какие механизмы репродуктивной изоляции могут вырабатываться в условиях вторичной симпатрии? Почему это происходит и что может этому благоприятствовать?
5. Какова роль полового отбора в видообразовании? Что собой представляет модель Фишеровского убежения? Приведите примеры.
6. Какова роль системы иммунитета и обоняния на ранних этапах видообразования и в поддержании репродуктивной изоляции видов?
7. От чего может зависеть скорость видообразовательных процессов?
8. Какой из путей (анагенез, кладогенез) будет, по вашему мнению, в большей степени характерен для материковых и для островных биоценозов? Почему?
9. Каким образом может осуществляться видообразование в условиях симпатрии? Примеры.

Задание 1. Заполните таблицу 5.

Таблица 5

Основные пути филогенеза

Путь видообразования	Форма отбора	Пример
Анагенез (филетическая эволюция)		
Кладогенез (дивергентная эволюция)		
Стасигенез		
Гибридогенез	-	
Симбиогенез	-	

Задание 2. Вам нужно выяснить, принадлежат ли тараканы из общежития БГУ и из общежития Оксфордского Университета одному и тому же виду. Предложите схему решения этой задачи.

Занятие 5

Филогения. Методы эволюционной биологии

1. Филогения. Филогенетические деревья (кладограммы, филограммы). Принцип дихотомии. Понятие длины ветвей (варианты их измерения).

2. Связь филогенетики и систематики. Понятия монофилетической, полифилетической и парафилетической группы. Кладистический принцип в современной систематике.

3. Методы построения филогенетических деревьев: метод ближайшего соседа, метод парсимонии, метод максимального правдоподобия. Статистический анализ достоверности деревьев.

4. Метод молекулярных часов. Условия применимости и источники искажений.

5. Методы выявления следов отбора при анализе геномных последовательностей.

6. Экспериментальные подходы к исследованию эволюции генов и их функций.

Терминологический словарь: филогения (филогенетика); филогенетическое дерево; кладограмма; филограмма; принцип дихотомии; монофилетическая группа; парафилетическая группа; полифилетическая группа; внешняя группа; кладистический принцип; метод ближайшего соседа; метод парсимонии; метод максимального правдоподобия; молекулярные часы; синонимичные и несинонимичные замены; селективное выметание; метод Макдональда-Крейтмана; положительный и отрицательный отбор мутаций; гомология (генов, органов); парагомология; ортологичные и паралогичные гены; гомоплазия.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие методы используются для филогенетических реконструкций? На каком принципе основан каждый из методов? Для чего служит внешняя группа (“outgroup”) в этих методах?

2. Почему при построении филогенетических реконструкций руководствуются принципом разностороннего подтверждения гипотезы (почему недостаточно использовать один из методов)?

3. Какие подходы используются для обнаружения следов положительного и отрицательного отбора в генетическом локусе?

4. В какой из приведенных пар организмов вы бы ожидали найти наибольшие и наименьшие генетические расстояния: костные рыбы – хрящевые рыбы; костные рыбы – амфибии; амфибии – млекопитающие; птицы – млекопитающие? На чем основаны ваши предположения?

5. Какие критерии предъявляются к последовательностям ДНК, которые используются для построения филогенетических деревьев?

6. Какие подходы можно использовать для выявления горизонтального (межвидового) переноса последовательностей?

7. Какие данные (по различиям фенотипа либо по молекулярным различиям) позволяют строить более надежные филогенетические деревья? Почему?

Задание 1. На основании представленной матрицы расстояний постройте кладограмму для 6 видов, используя метод ближайшего соседа.

	A	B	C	D	E	F
A	0	2	10	6	10	13
B	2	0	10	6	10	13
C	10	10	0	10	4	7
D	6	6	10	0	10	13
E	10	10	4	10	0	5
F	13	13	7	13	5	0

Задание 2. Ниже показаны 2 выровненных участка геномной ДНК человека и макаки резус длиной по 100 п. о. Каков процент сходства последовательностей в каждом случае? Выдвините возможные предположения о причинах различия в степени сходства последовательностей. Оба участка относятся к некодирующим областям генома.

А) GAATTAATTTGACTGTAACACAAAGATATTAGTACAAAATACGTGACGTAGAAAAGTAATAATTTCTTGGGTAGtttgcagttttaaaattatggt
 GAATTAATTTGATTATAAACATAAAGATATTAGTACAAAATAT-TGATGCAGAAAAGTAATAATTTATTGGGTAGTTTGTAATTTTAAATTTATGTT

Б) AGTGATGTCGTGTACTGGCTCCGCCCTTTTCCCGAGGGTGGGGGAGAACCGTATATAAGT GCAGTAGTCGCCGTGAACGTTCTTTTTCGCAACGGG
 AGTGATGTCGTGTACTGGCTCCGCCCTTTTCCCGAGGGTGGGGGAGAACCGTATATAAGT GCAGTAGTCGCTGTGAACGTTCTTTTTCGCAACGGG

Задание 3. Каковы предполагаемые филогенетические отношения между онихофорами, насекомыми и ракообразными? Все эти формы имеют сегментацию и хитиновый покров. Органы дыхания представлены у ракообразных – жабрами, у онихофор и насекомых – трахеями. Конечности у онихофор имеют нечленистое, а у насекомых и ракообразных – членистое строение. Органы выделения онихофор, ракообразных и насекомых представлены, соответственно, метамерными нефридиями, антенмальными железами и мальпигиевыми сосудами. Опишите вероятную последовательность эволюционных событий.

Занятие 6

Онтогенетические аспекты эволюции

1. Характерные особенности онтогенеза (стадии, механизмы дифференцировок тканей и органов, генетический контроль). Роль гомеозисных генов и модульной организации онтогенеза в эволюции фенотипов.

2. Закономерности эволюции онтогенеза и его связь с филогенезом. Законы Бэра, Мюллера и Геккеля о закономерностях онтогенетического развития.

3. Теория филэмбриогенезов А.Н. Северцова. Теория «песочных часов» в эволюции индивидуального развития. Понятия и примеры архаллаксисов, девиаций, анаболий, ценогенезов.

4. Понятия и примеры гетеротопии и гетерохронии как пути возникновения новых фенотипов и планов строения.

5. Направления эволюции онтогенеза (автономизация, стабилизация, рационализация). Понятие канализированности и эквивифинальности онтогенеза. Причины устойчивости и пластичности признаков фенотипа.

6. Функциональная дифференциация и интеграция организма. Корреляции и координации: механизмы, примеры. Влияние корреляций на скорость и направленность адаптивной эволюции.

7. Эволюция эпигенетического ландшафта (по Шмальгаузену и Уоддингтону). Модель генетической ассимиляции. Образование новых признаков путем сальтаций (теория Гольдшмидта).

8. Взаимосвязь структуры и функции. Способы и примеры эволюции функций и органов. Смена функции в эволюции.

9. Общие тенденции в эволюции геномов. Парадокс величины С и его объяснение.

Терминологический словарь: биогенетический закон Мюллера-Геккеля; законы Бэра; филотипическая стадия эмбриогенеза; филэмбриогенезы Северцова; архаллаксис; девиация; анаболия; ценогенез; гетеротопия; гетерохрония; аллометрия; пedomорфоз; гомеозисные мутации Бэтсона; фенокпии и генокпии Гольдшмидта; канализированность, эквивифинальность онтогенеза; корреляции (геномные, морфогенетические; морфофункциональные); гомеостаз; гомеорез; генные сети онтогенеза; центральные и периферические элементы сети; эмбриональная индукция; морфогены и их рецепторы; транскрипционные факторы; регуляторные элементы генов; пороговый эффект; тератогены; пластичность (фенотипическая, эволюционная); генетическая ассимиляция; генетическая аккомодация; генетическая компенсация; неофункционализация;

субфункционализация (специализация); субституция функций и органов; экзаптация и кооптация, мультимеризация и олигомеризация частей тела.

Вопросы для самоконтроля

1. Как связаны между собой фенотипическая и эволюционная пластичность. Чем эта пластичность обеспечивается?
2. Ученые используют оценку асимметрий в строении тела для оценки пластичности или устойчивости тех или иных признаков. Как можно обосновать использование данного подхода?
3. Какое значение для эволюции имеет свойство канализированности онтогенеза? Какие явления оно позволяет объяснить?
4. Каковы закономерности эволюции геномов организмов? Как эта эволюция отражается на их организации?
5. Всегда ли утраты генов должны приводить к упрощению организма? Объясните ответ.
6. Ученые полагают, что дифференциация строения организма является эффективным средством оптимизации функций и ухода от адаптивного конфликта? Обоснуйте это утверждение.
7. Как, с точки зрения эволюции онтогенеза, можно объяснить «несовершенства» в устройстве некоторых органов? Возрастные болезни?
8. Приведите примеры эволюции функций и органов и объясните предполагаемый сценарий этого процесса для вашего примера.
9. Приведите примеры адаптаций, для объяснения которых можно было бы привлечь механизм генетической ассимиляции.
10. Как получается, что одни и те же консервативные гены у разных организмов определяют разные морфогенетические процессы?
11. Какова очередность возникновения новых органов и новых функций в эволюции (орган → функция или функция → орган)?

Задание 1. Посредством каких мутаций могут произойти перечисленные изменения в функционировании генов: изменение уровня экспрессии гена; изменение локализации или онтогенетической стадии экспрессии гена; смена субстрата для фермента, кодируемого геном; включение гена в новые сетевые модули генной сети? Как эти изменения могут отразиться в фенотипе организма?

Задание 2. Ламарк отметил (верно), что активно используемые органы в ходе эволюции усиливаются и развиваются, а неиспользуемые — деградируют. Как можно объяснить этот процесс деградации неиспользуемых органов (с позиции адаптационизма и с позиции нейтрализма)?

Занятие 7

Экологические аспекты эволюции. Закономерности макроэволюции

1. Внутривидовые и межвидовые взаимодействия. Конфликт и кооперация. Модели эволюции альтруизма и кооперации. Роль внутри- и межвидовых взаимодействий в эволюции различных типов адаптаций.

2. Концепция филоценогенеза. Характеристика когерентной и некогерентной стадий филоценогенеза. Эволюционная роль экологических кризисов. Примеры глобальных биоценотических кризисов.

3. Теория отбора экологических комплексов.

4. Понятия и основные критерии биологического и морфофизиологического прогресса. Классификация ведущих направлений макроэволюции по Северцову. Примеры.

5. Основные закономерности (правила) макроэволюции.

Терминологический словарь: филоценогенез; экологический кризис; когерентная и некогерентная фаза эволюции; вакантная ниша; биологический прогресс и регресс; морфо-физиологический прогресс; арогенез; адаптация; ароморфоз; аллогенез (идиоадаптация); катагенез; инадаптация; адаптивный конфликт; адаптивный компромисс; адаптивная стратегия; специализация; параллелизм; конвергенция; правило необратимости эволюции (принцип Долло); правило происхождения от неспециализированных предков (принцип Копэ); правило прогрессирующей специализации (принцип Дюбуа); правило адаптивной радиации (принцип Ковалевского-Осборна); правило усиления интеграции биологических систем (принцип Шмальгаузена); правило смены фаз эволюции (принцип Северцова-Шмальгаузена); правило чередования темпов эволюции (принцип квантовой эволюции Симпсона); «эволюционные качели».

Вопросы для самоконтроля

1. Какую роль в эволюции имеют внутривидовые и межвидовые взаимодействия организмов. Формированию каких признаков благоприятствуют разные формы таких взаимодействий? Приведите примеры.

2. Какова экологическая и эволюционная роль хищников и паразитов?

3. Что представляют собой модели «родственного отбора», «реципрокности», «полицейского надзора»? Эволюцию каких признаков они объясняют?

4. В чем заключается отличие между сукцессией и филоценогенезом?

5. Каковы особенности эволюции островных экосистем? Чем можно объяснить ускорение морфологической эволюции на островах и в кризисных экосистемах?

6. В чем причины и механизмы вымирания видов? Почему на фоне кризиса вымирают скорее доминантные, чем второстепенные виды?

7. Приведите примеры аро-, алло- и катаморфозов.

8. На основании каких данных были сформулированы правила макроэволюции? Приведите примеры, иллюстрирующие действие каждого из сформулированных правил макроэволюции. Объясните причину действия этих закономерностей.

9. Верно ли, что прогрессивная эволюция ускоряется в макроэволюционном масштабе времени? Если да, то как это ускорение можно объяснить?

10. Как можно объяснить сохранение единообразия живых организмов по базовым характеристикам (биохимические пути катаболизма и анаболизма, генетический код, клеточное строение) при высоком разнообразии их морфологии и физиологии?

11. События кембрийского периода обозначают как «кембрийский взрыв»? Что за взрыв имеется в виду? Как его объясняют? Многие животные в кембрийском периоде впервые приобретают различные хватательные придатки и твердые скелеты. Можно ли усмотреть взаимосвязь в появлении этих структур?

Задание 1. Заполните таблицу 6.

Таблица 6

Геохронологическая шкала

Эра (эон), продолжительность, млн. лет		Период, продолжительность, млн. лет	Время начала периода, млн. лет	Появляющиеся, процветающие и вымирающие группы организмов, массовые вымирания
Фанерозойский эон, 542	Кайнозойская эра, 66	Четвертичный, 2,5	~ 2,5	
		Неогеновый, 21	~ 23	
		Палеогеновый, 43	~ 66	
	Мезозойская эра, 186	Меловой, 79	~ 145	
		Юрский, 56	~ 201	
		Триасовый, 51	~ 252	
	Палеозойская эра, 290	Пермский, 47	~ 299	
		Каменноугольный, 60	~ 359	
		Девонский, 60	~ 419	
		Силурийский, 24	~ 443	
		Ордовикский, 42	~ 485	
		Кембрийский, 57	~ 542	
Протерозойский эон, ~ 2000		~ 2500		
Архейский эон, > 1000		> 3500		

Примечание. При заполнении таблицы используйте условные обозначения: появившаяся группа, процветающая группа, вымирающая группа, † - массовое вымирание.

Занятие 8

Основы геохронологии. Антропогенез

1. Ученые, заложившие основы палеонтологии и геохронологии. Стратиграфические принципы. Методы палеонтологии и геохронологии. Относительное и абсолютное датирование.

2. Основы периодизации и построения геохронологической шкалы.

3. Время и предполагаемый сценарий появления наиболее простых организмов клеточного строения. Гипотеза биохимической эволюции Опарина. Теория РНК мира.

4. Характеристика протерозойского эона. Эволюция кислородного фотосинтеза и кислородного дыхания. Точка Пастера. Время и сценарий эволюции эукариот.

5. Характеристика палеозойской эры. «Кембрийский взрыв», его теоретические объяснения. Сценарий эволюции рыб, амфибий и рептилий.

6. Характеристика мезозойской эры. Пермь-триасовое и мел-палеогеновое массовые вымирания. Сценарий эволюции млекопитающих и птиц.

7. Характеристика кайнозойской эры. Сценарий эволюции отрядов плацентарных млекопитающих.

8. Антропогенез. Филогенетическое дерево и предполагаемые факторы (экологические, социальные) эволюции человека.

Терминологический словарь: геохронологическая шкала; эон, эра, период; ледниковый период; тафономия, лагерштетт (lagerstatte); массовое вымирание; эволюция эукариот; эволюция многоклеточности; эдиакарский период; кембрийский взрыв; эволюция классов позвоночных; антропогенез; проконсул; человекообразные приматы; адрипитек; австралопитек; парантроп; человек умелый; человек прямоходящий; гейдельбергский человек; неандертальцы; кроманьонцы; язык; самосознание; зеркальные нейроны; эмпатия; пedomорфоз.

Вопросы для самоконтроля

1. Почему датировки палеонтологического материала не всегда имеют 100-процентную надежность? Какие подходы используют для повышения надежности получаемых данных при восстановлении эволюционной истории видов?

2. Каким периодам современной шкалы соответствуют первичный, вторичный, третичный и четвертичный периоды шкалы, составленной в 18 в.?

3. Как можно объяснить однократность (во времени) зарождения жизни, почему мы не наблюдаем аналогичных событий в наше время?

4. Какими факторами объясняется появление эукариот, появление многоклеточности, «кембрийский взрыв»?

5. Какие факторы и какие формы отбора предположительно определяли направление эволюции человека?

6. Анатомические или поведенческие изменения были первичны в эволюции предков человека?

7. Какие методические подходы используют для восстановления истории нашего вида и для выявления генов, изменения которых определили эволюцию специфических особенностей вида *Homo sapiens*?

8. В чем специфика эволюции человека по сравнению с другими организмами? Имеется ли связь между культурной и генетической эволюцией человека?

9. Оправдана ли, по вашему мнению, евгеника как средство управления эволюцией человека? Если да, то в какой форме?

Задание 1. Изобразите филогенетические деревья для следующих групп видов:

А) божья коровка, пингвин, дельфин, акула, окунь.

Б) кишечная палочка, мох, гидра, ель, дуб.

Расставьте события наиболее существенных морфо-физиологических преобразований (до 10) в ветвях дерева. Предположите, какому периоду геохронологии соответствуют узлы дерева.

Приложение А

Основные вехи в развитии эволюционной биологии

Период	Ученые	Вклад в развитие эволюционной биологии
1-я пол. XIX в.	Ж. Б. Ламарк	Первая теория эволюции. Предполагаемый механизм эволюции – прямое приспособление и передача выработанных изменений по наследству. Концепция влияния упражнения-неупражнения органов на их развитие и деградацию. Тезис о приспособлении (адаптации) и прогрессивном усложнении как ведущих направлениях эволюции. Тезис о градуалистическом (постепенном) характере эволюции.
	Ж. Сент-Илер	Представитель трансформизма. Основатель тератологии. Автор теории о происхождении вторичноротых от первичноротых через переворот тела с брюха на спину и образование нового рта.
	Ж. Кювье	Основатель сравнительной анатомии и палеонтологии. Автор «теории катастроф» – представления о массовых вымираниях в истории Земли. Автор понятия корреляции в морфологии. Концепция постоянства видов.
	А. Седжвик	Один из первых палеонтологов и создателей геохронологической шкалы. Открыл кембрийские горизонты, с которых начинается фанерозойский эон.
	К. М. Бэр	Основатель сравнительной эмбриологии. Закон зародышевого сходства. Тезис: признаки таксона более крупного ранга проявляются в эмбриогенезе раньше, чем признаки более мелкого ранга. Тезис о прогрессирующей дифференциации частей организма в процессе эмбриогенеза.
2-я пол. XIX в.	Ч. Дарвин	Корректировка и дальнейшее развитие теории эволюции. Тезис о роли естественного отбора как важнейшего канализирующего фактора эволюции. Концепция древовидной эволюции. Концепции полового отбора, группового отбора. Гипотеза пангенезиса как механизма наследования приобретенных признаков.
	Ф. Мюллер	Правило рекапитуляции признаков, или «биогенетический закон» («онтогенез есть быстрое и сжатое повторение филогенеза»).
	Э. Геккель	Введение понятий гетерохронии и гетеротопии как частных случаев эволюции онтогенеза и появления новых признаков.
	Х. Дриш	Исследователь процессов регенерации. Автор понятия эквивалентности онтогенеза. Онтогенез – это не просто реализация предзаданной программы, но самоподдерживающийся и самонастраиваемый процесс, нацеленный на развитие нормального организма.
	Ф. А. Дорн	Принцип многофункциональности органов. Концепция «смены функции органа» как основного пути появления эволюционных инноваций.

Период	Ученые	Вклад в развитие эволюционной биологии
Конец XIX – начало XX в.	А. Вейсман	Автор понятия «неодарвинизм». Концепция исключительности естественного отбора как направляющего фактора эволюции. Тезис о полном разобщении модификационной (ненаследуемой) и генетической (наследуемой) изменчивости – концепция «зародышевой плазмы» («вейсмановский барьер»).
	Э. Коп Т. Эймер Г. Осборн Л. С. Берг	Концепция неоламаркизма: отбор играет не движущую, а охраняющую роль в эволюции. Направленность эволюции (адаптивной и прогрессивной) предопределена закономерностями самого процесса изменчивости, а не отбором. Правило происхождения от неспециализированного предка, правило адаптивной радиации.
1-я пол. XX в.	Т. Морган, Х. Де Фриз, и др.	Установление законов наследования признаков, сцепленного наследования, плейотропного действия генов. Обоснование хромосомной теории наследственности. Де Фриз ввел понятие «мутации», обозначающее тот процесс, в результате которого появляются новые аллели гена, кодирующие новые варианты фенотипа.
	У. Бэтсон	Введение термина «генетика». Открытие явления и введение понятия «гомеозисных мутаций» - мутаций, приводящих к развитию сложных структур организма на нетипичных для этих структур местах.
	С. С. Четвериков	Тезис о значимости популяционных волн в эволюции. Математическое обоснование процессов микроэволюции.
	Р. Фишер	Математический аппарат описания микроэволюции.
	Дж. Холдейн	Книга «Causes of evolution» (1932) («Факторы эволюции»).
	Ф. Добржанский	Книга «Генетика и происхождение видов» (1937).
	С. Райт	Модель адаптивного ландшафта. Тезис о значимости дрейфа генов в эволюции и определении ее направленности. «Эффект основателя».
	Э. Майр	Биологическая концепция вида. «Эффект бутылочного горлышка».
	Дж. Симпсон	Концепция «квантовой эволюции» - о неравномерности темпов эволюции групп организмов во времени. Понятия кладогенеза, анагенеза и стасигенеза.
	Дж. Хаксли	Книга « Эволюция: современный синтез » (1942) дала рождение термину « синтетическая теория эволюции ».
	Н. В. Тимофеев-Ресовский	Понятия экспрессивности, пенетрантности мутаций, эпистаза. Понятия генов-мутаторов и генов-модификаторов.
	А. Н. Северцов	Анализ способов эволюции онтогенеза (понятия архаллакиса, девиации, анаболии, ценогенеза). Анализ ведущих путей макроэволюции (понятия биологического и морфо-физиологического прогресса, аллогенеза, арогенеза, катагенеза).
	Р. Гольдшмидт	Концепция сальтационной эволюции – скачкообразного возникновения новых таксонов благодаря «системным мутациям» и хромосомным перестройкам. Открытие явления и введение понятия «фенокопий».
	И. А. Ефремов	Основание тафономии – науки о процессах фоссилизации.

Период	Ученые	Вклад в развитие эволюционной биологии
30-60-е гг. XX в.	И. И. Шмальгаузен К. Уоддингтон	Концепция стабилизирующего отбора. Объяснение значения канализированности и гибкости онтогенеза в процессе приспособительной эволюции. Объяснение механизма «генетической ассимиляции» через закрепление генокопий. Введение термина «эпигенетика» (Уоддингтон).
2-я пол. XX в.	О. Эвери	Открытие наследственной роли ДНК.
	Дж. Уотсон, Ф. Крик	Открытие строения (двойная спираль) и матричного механизма репликации ДНК.
	С. Очоа	Расшифровка процессов транскрипции и трансляции.
	С. Миллер	Демонстрация абиогенного синтеза органических молекул.
	С. Гулд	Концепция прерывистого равновесия. Введение понятий экзaptации и кооптации.
	К. Вёзе	Открытие трехдоменной организации древа жизни. Три домена соответствуют бактериям, археям и эукариотам. Обоснование роли горизонтального переноса генов в эволюции (особенно у прокариот).
	Л. Маргулис	Обоснование симбиогенного происхождения эукариот. Митохондрии и хлоропласты произошли от симбионтных бактерий (альфа-протеобактерий и цианобактерий).
	С. Оно и др.	Обоснование роли дупликаций генов в эволюции. Открытие избыточной («мусорной») ДНК
	Б. Мак Клинтон и др.	Обоснование роли мобильных элементов и вирусов в эволюции.
	У. Гилберт и др.	Обоснование роли мозаичности генов и внутригенных перестроек в эволюции. Введение термина «РНК-мир».
	М. Кимура	Обоснование концепции нейтральной эволюции. Закрепление нейтральных мутаций пропорционально частоте их появления. Это базовая предпосылка для использования метода «молекулярных часов».
	В. И. Корогодин, Д. Кернс, П. Фостер и др.	Концепция адаптивного мутагенеза. Изучение связи стрессового ответа, процессов транскрипции, репарации и мутагенеза.
	В. В. Жерихин, В. А. Красилов, А. П. Расницын	Концепция филогенеза и разработка теории о творческой роли экологических кризисов в эволюции. Понятия когерентной и некогерентной стадий эволюции.
XXI в.	Э. Льюис Э. Вишаус К. Нюсляйн-Фольхард	Исследование генетического контроля ранних стадий эмбриогенеза (Нобелевская премия 1995 г.) – открыты Нох гены и другие гомеостатические гены (всего около 150) и расшифрован принцип их функционирования (генные сети онтогенеза).
	Многие (тысячи лабораторий мира)	Изучение факторов, определяющих закономерности появления мутаций. Изучение значения эпигенетических механизмов в эволюции. Развитие научной области Evo-Devo. Развитие и использование методов сравнительной геномики и моделирования. Разработка системных аспектов эволюции. Развитие экспериментальных подходов в эволюционной биологии, в сочетании с высокотехнологичными молекулярно-биологическими и биоинформационными методами.

Приложение Б

Рекомендуемая литература

Основная

1. *Дарвин, Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь / Ч. Дарвин. – СПб.: Наука, 1991. – 539 с.
2. *Иорданский, Н. И.* Эволюция жизни / Н. И. Иорданский. – М.: Академия, 2005. – 425 с.
3. *Колчанов, Н.А.,* Кодирование и эволюция сложности биологической организации / Н. А. Колчанов, В. В. Суслов // Эволюция биосферы и биоразнообразия: сб. к 70-летию А. Ю. Розанова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 60-97.
4. *Марков А. В.* Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы / А. В. Марков. – М.: Астрель, 2010. – 527 с.
5. *Марков А. В.* Эволюция человека. В 2 ч. / А. В. Марков. – М.: Астрель, 2011. – Ч.2 Обезьяны, кости и гены – 464 с.
6. *Марков А. В.* Эволюция человека. В 2 ч. / А. В. Марков. – М.: Астрель, 2011. – Ч.2 Обезьяны, нейроны и душа – 512 с.
7. *Марков А. В.* Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / А. В. Марков, Е. Б. Наймарк. – М.: Астрель, 2014. – 656 с.
8. *Северцов, А. С.* Введение в теорию эволюции / А. С. Северцов. – М.: ВЛАДОС, 2005. – 380 с.
9. *Спирин А. С.* Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни / А.С. Спирин // Вестник РАН. – 2001. – Т. 71, №4. – С. 320-328.
<http://evolution.powernet.ru/library/biosynthesis.htm>
10. *Шмальгаузен, И. И.* Факторы эволюции / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
11. *Яблоков, А. В.* Эволюционное учение: учеб. пособие., перераб. и доп. 6-е изд. / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.

Дополнительная

1. *Дарвин, Ч.* Происхождение человека и половой отбор.
2. *Берг, Л. С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей / Л. С. Берг // Труды по теории эволюции. 1922-1930 / Л.: Наука, 1977. С. 95-311.
3. *Грант, В.* Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 488 с.

4. *Гродницкий, Д. Л.* Две теории биологической эволюции / Д. Л. Гродницкий. – Саратов: Научная литература, 2002. – 160 с.
5. *Докинз, Р.* Эгоистичный ген / Р. Докинз. – М.: Мир.– 1993. – 316 с.
6. *Еськов, К. Ю.* История Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. – М.: МИРОС-МАИК "Наука/Интерпериодика", 2000. – 352 с.
7. *Кимура, М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. – М., 1985. – 398 с.
8. *Назаренко, С. А.* Эпигенетическая регуляция генов и ее эволюция / С.А. Назаренко // Эволюционная биология. Материалы II Международной конференции "Проблема вида и видообразование"/ Томский государственный университет. – Томск, 2002. – Т. 2. – С. 82-93.
<http://evolbiol.ru/document/976>
9. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 398 с.
10. *Расницын, А.П.* Избранные труды по эволюционной биологии / А.П. Расницын. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – 347 с.
11. *Рэфф, Р.* Эмбрионы, гены и эволюция / Р. Рэфф, Е. Кофмен. – М.: Мир, 1986. – 402 с.
12. *Савинов, А.Б.* Биосистемология системные основы теории эволюции и экологии / А.Б. Савинов. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с.
13. *Северцов, А. Н.* Главные направления эволюционного процесса / А. Н. Северцов / Моск. ун-т. – М., 1967. – 202 с.
14. *Татаринов, Л.П.* Очерки теории эволюции / Л. П. Татаринов. – М.: Наука, 1987. – 251 с.
15. *Тейяр де Шарден, П.* Феномен человека / П. Тейяр де Шарден. – М.: Наука, 1987. – 242 с.
16. *Шестаков, С. В.* О ранних этапах биологической эволюции с позиций геномики / С. В. Шестаков // Палеонтологический журнал. – 2003. – № 6. – С. 50-57. <http://www.evolbiol.ru/shestakov2003.htm>
17. *Шмальгаузен, И. И.* Проблемы дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. – Л.: Наука, 1969. – 493 с.

Рекомендуемые интернет-ресурсы

Проблемы эволюции <http://evolbiol.ru/>
Элементы науки <http://elementy.ru/>
Бимолекула <http://biomolecula.ru/>
Теория эволюции как она есть <http://evolution.powernet.ru/>
Эволюция человека <http://antropogenez.ru>
[https://ru.wikipedia.org/Эволюционная биология развития](https://ru.wikipedia.org/Эволюционная_биология_развития)
[https://ru.wikipedia.org/Гипотеза мира РНК](https://ru.wikipedia.org/Гипотеза_мира_РНК)

Учебное издание

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

**Методические указания к семинарским занятиям
для студентов биологического факультета специальностей
1-31 01 01 «Биология», 1-33 01 01 «Биоэкология»,
1-31 01 01-03 «Биотехнология»**

Составитель
Романовская Татьяна Владимировна

В авторской редакции

Ответственный за выпуск *Т. В. Романовская*

Подписано в печать 07.12.2015. Формат 60х84/16. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 1,63. Уч.-изд. л. 1,03. Тираж 50 экз. Заказ

Белорусский государственный университет.
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/270 от 03.04.2014.
Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Отпечатано с оригинал-макета заказчика
на копировально-множительной технике
биологического факультета
Белорусского государственного университета.
Ул. Курчатова, 10, 220064, Минск.