

Лекция 10-11. Эволюционное учение

1. Теории эволюции.
2. Микроэволюция.
- 2.1. Видообразование.
3. Макроэволюция.

1. Теории эволюции

Теория эволюции (эволюционное учение) – наука, изучающая историческое развитие жизни: причины, закономерности и механизмы. Различают микро- и макроэволюцию. **Микроэволюция** – эволюционные процессы на уровне популяций, приводящие к образованию новых видов. **Макроэволюция** – эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В их основе лежат одинаковые принципы и механизмы.

Карл Линней верил в сотворение природы богом; предложил систему растений и животных и ввел систему двойного наименования; допускал возможность возникновения видов путем скрещивания или под влиянием условий среды.

Жан-Батист Ламарк изложил эволюционные идеи; движущей силой эволюции считал стремление к совершенству; утверждал наследование благоприобретенных признаков.

Чарльз Дарвин создал эволюционную теорию, основанную на понятиях борьбы за существование и естественного отбора.

Предпосылки возникновения учения Ч. Дарвина: накопление к тому времени богатого материала по палеонтологии, географии, геологии, биологии; развитие селекции; а также собственные наблюдения ученого во время кругосветного плавания на корабле «Бигль». Учение Дарвина сводится к следующему:

- каждая особь того или иного вида обладает индивидуальностью (изменчивость);
- черты индивидуальности (хотя и не все) могут передаваться по наследству (наследственность);
- особи производят большее количество потомков, чем доживает до половой зрелости и начала размножения, то есть в природе существует борьба за существование;
- преимущество в борьбе за существование остается за наиболее приспособленными особями, которые имеют больше шансов оставить после себя потомство (естественный отбор);
- именно таким образом (в результате естественного отбора) происходило постепенное усложнение уровней организации жизни и возникновения видов.

Факторами эволюции по Ч. Дарвину являются: наследственность, изменчивость, борьба за существование, естественный отбор.

Наследственность – способность организмов передавать из поколения в поколение свои признаки (особенности строения, функции, развития).

Изменчивость – способность организмов приобретать новые признаки.

Борьба за существование – весь комплекс взаимоотношений организмов с условиями окружающей среды: с неживой природой (абиотическими факторами) и с другими организмами (биотическими факторами). Борьба за существование не является «борьбой» в прямом смысле слова, фактически это стратегия выживания и способ существования организма. Различают внутривидовую борьбу, межвидовую борьбу и борьбу с неблагоприятными абиотическими факторами окружающей среды. Внутривидовая борьба – борьба между особями одной популяции. Всегда идет очень напряженно, так как особи одного вида нуждаются в одних и тех же ресурсах. Межвидовая борьба — борьба между особями популяций разных видов. Идет, когда виды конкурируют за одни и те же ресурсы, либо когда они связаны отношениями типа «хищник-жертва».

Борьба с неблагоприятными абиотическими факторами среды особенно проявляется при ухудшении условий среды; усиливает внутривидовую борьбу. В борьбе за существование выявляются наиболее приспособленные к данным условиям обитания особи. Борьба за существование ведет к естественному отбору.

Естественный отбор – процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями.

На основе дарвинизма перестроились все биологические и многие другие естественные науки.

Возникновение приспособлений. Каждое приспособление вырабатывается на основе наследственной изменчивости в процессе борьбы за существование и отбора в ряду поколений.

Приспособленность организмов к среде не абсолютна, а относительна, так как условия среды обитания могут изменяться. Доказательством этого служат многие факты. Например, рыбы прекрасно приспособлены к водной среде обитания, но все эти адаптации совершенно непригодны для других сред обитания.

2. Микроэволюция

Вид и популяции

Вид – совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область — ареал.

Виды различаются между собой рядом признаков и свойств. Критерии вида – характерные признаки и свойства:

- морфологический (сходство внешнего и внутреннего строения);
- генетический (характерный для вида набор хромосом: их число, размеры, форма);
- физиологический (сходство всех процессов жизнедеятельности, прежде всего размножения);
- биохимический (сходство белков);
- географический (определенный ареал, занимаемый видом);
- экологический (совокупность факторов внешней среды, в которых существует вид) и др.

Ни один из критериев не является абсолютным. Вид характеризуется совокупностью критериев.

Население вида, как правило, распадается на относительно изолированные группы особей – популяции. Популяция – совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида.

Главный фактор, определяющий единство популяции и ее относительную обособленность – свободное скрещивание особей. Внутри популяции каждый организм одного пола имеет равную вероятность на образование брачной пары с любым организмом другого пола. Степень свободного скрещивания особей внутри популяции гораздо выше, чем между особями соседних популяций.

Популяция является структурной единицей вида и единицей эволюции. Эволюционируют не отдельные особи, а группы особей, объединенные в популяции.

Эволюционные процессы в популяции происходят в результате изменения частот аллелей (генов) и генотипов.

Генетика популяций. Генетическая структура популяции – соотношение в популяции различных генотипов и аллелей. Совокупность генов всех особей популяции называют генофондом. Генофонд характеризуют частоты аллелей и генотипов. Частота аллеля – это его доля во всей совокупности аллелей данного гена. Сумма частот всех аллелей равна единице:

$$p+q=1$$

где p – доля доминантного аллеля (A); q – доля рецессивного аллеля (a).

Зная частоты аллелей, можно вычислить частоты генотипов в популяции:

$$(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

где p и q – частоты доминантного и рецессивного аллелей соответственно, p^2 – частота гомозиготного доминантного генотипа (AA), $2pq$ – частота гетерозиготного доминантного генотипа (Aa), q^2 – частота гомозиготного рецессивного генотипа (aa).

Закон Харди-Вайнберга: относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение. Закон Харди-Вайнберга справедлив, если соблюдаются следующие условия:

- 1) популяция велика;
- 2) в популяции осуществляется свободное скрещивание;
- 3) отсутствует отбор;
- 4) не возникает новых мутаций;
- 5) нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции.

Очевидно, что популяций, удовлетворяющих этим условиям в течение длительного времени, в природе не существует. На популяции всегда действуют внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие.

Длительное и направленное изменение генотипического состава популяции, ее генофонда получило название элементарного эволюционного процесса.

Элементарные факторы эволюции. Элементарный эволюционный процесс – изменение частот аллелей и генотипов в популяции. Элементарные факторы эволюции – факторы, изменяющие частоту аллелей и генотипов в популяции (генетическую структуру популяции). Выделяют несколько основных элементарных факторов эволюции: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, отбор.

Мутационная и комбинативная изменчивость. Мутационный процесс приводит к возникновению новых аллелей (или генов) и их сочетаний в результате мутаций. В результате мутации возможен переход гена из одного аллельного состояния в другое или изменение гена вообще ($A \rightarrow C$). Мутационный процесс, в силу случайности мутаций, не обладает направленностью и без участия других факторов эволюции не может направлять изменение природной популяции. Он лишь поставляет элементарный эволюционный материал для естественного отбора.

Комбинативная изменчивость возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов, унаследованных от родителей.

Источниками комбинативной изменчивости являются: перекрест хромосом (рекомбинация), случайное расхождение гомологичных хромосом в мейозе, случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Популяционные волны (волны жизни) – периодические и непериодические колебания численности популяции, как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. Причинами популяционных волн могут быть: периодические изменения экологических факторов среды (сезонные колебания температуры, влажности и т.д.), непериодические изменения (природные катастрофы), заселение видом новых территорий (сопровождается резкой вспышкой численности).

В качестве эволюционного фактора популяционные волны выступают в малочисленных популяциях, где возможно проявление дрейфа генов.

Дрейф генов – случайное ненаправленное изменение частот аллелей и генотипов в популяциях. В малых популяциях действие случайных процессов приводит к заметным последствиям. Если популяция мала по численности, то в результате случайных событий некоторые особи независимо от своей генетической конституции могут оставить или не оставить потомство, вследствие этого частоты некоторых аллелей могут резко меняться за одно или несколько поколений.

Так, при резком сокращении численности популяции (например, вследствие сезонных колебаний, сокращения кормовых ресурсов, пожара и т.д.) среди оставшихся в живых немногочисленных особей могут быть редкие генотипы. Если в дальнейшем численность восстановится за счет этих особей, то это приведет к случайному изменению частот аллелей в генофонде популяции.

Изоляция обусловлена возникновением разнообразных факторов, препятствующих свободному скрещиванию. Между образовавшимися популяциями прекращается обмен генетической информацией, в результате чего начальные различия генофондов этих популяций увеличиваются и закрепляются. Изолированные популяции могут подвергаться различным эволюционным изменениям, постепенно превращаться в разные виды.

Различают пространственную и биологическую изоляцию. Пространственная (географическая) изоляция связана с географическими препятствиями (водные преграды, горы, пустыни и др.). Биологическая изоляция обусловлена невозможностью спаривания и оплодотворения (в связи с изменением сроков размножения, строения или других факторов, препятствующих скрещиванию), гибелью зигот (вследствие биохимических различий гамет), стерильностью потомства (в результате нарушения конъюгации хромосом при гаметогенезе).

Эволюционное значение изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями.

Естественный отбор. Изменения частот генов и генотипов, вызванные рассмотренными выше факторами эволюции, носят случайный, ненаправленный характер. Направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

Естественный отбор – процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными для популяции свойствами. Отбор действует в популяциях, его объектами являются фенотипы отдельных особей. Однако отбор по фенотипам является отбором генотипов, так как потомкам передаются не признаки, а гены. В результате в популяции происходит увеличение относительного числа особей, обладающих определенным свойством или качеством. Таким образом, естественный отбор – это процесс дифференциального (выборочного) воспроизводства генотипов.

Различают три основные формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий и разрывающий (дизруптивный).

Стабилизирующий отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к меньшей изменчивости средней величины признака. Действует при относительно постоянных условиях окружающей среды, то есть пока сохраняются условия, повлекшие образование того или иного признака или свойства. Например, сохранение у насекомоопыляемых растений размеров и формы цветка, так как цветки должны соответствовать размерам тела насекомого-опылителя. Сохранение реликтовых видов.

Движущий отбор направлен на сохранение мутаций, изменяющих среднюю величину признака. Возникает при изменении условий окружающей среды. Особи популяции имеют некоторые отличия по генотипу и фенотипу, и при длительном изменении внешней среды преимущество в жизнедеятельности и размножении может получить часть особей вида с некоторыми отклонениями от средней нормы. Вариационная кривая смещается в направлении приспособления к новым условиям существования. Например, возникновение у насекомых и грызунов устойчивости к ядохимикатам, у микроорганизмов – к антибиотикам.

Разрывающий (дизруптивный) отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к наибольшему отклонению от средней величины признака. Разрывающий отбор проявляется в том случае, если условия среды изменяются так, «то преимущество приобретают особи с крайними отклонениями от средней нормы». В результате разрывающего отбора формируется полиморфизм популяции, то есть наличие нескольких, различающихся по какому-либо признаку групп. Например, при частых сильных ветрах на океанических островах сохраняются насекомые либо с хорошо развитыми крыльями, либо с рудиментарными.

2.1. Видообразование

Между особями разных популяций внутри вида возможен процесс скрещивания и образования плодового потомства. Однако в результате изоляции популяций скрещивание между ними прекращается, обмена наследственной информацией не происходит, и популяции становятся самостоятельными генетическими системами.

В ходе видообразования осуществляются в основном два процесса: возникновение адаптаций в ответ на изменение условий среды и обособление на основе изоляции новых видов. Различают два основных пути видообразования: аллопатрическое и симпатрическое.

Аллопатрическое (географическое) видообразование связано с пространственной изоляцией популяций. Пространственная изоляция происходит либо в результате миграции группы особей за пределы ареала исходного вида, либо при расчленении ареала какими-либо преградами (реками, горами и т.п.). В обоих случаях происходит нарушение панмиксии (свободного скрещивания) между группами и разобщение генофондов. С течением времени различия между популяциями увеличиваются и они превращаются в самостоятельные виды.

Симпатрическое видообразование связано с биологической изоляцией популяций. Оно осуществляется в пределах ареала исходного вида из популяций с перекрывающимися или совпадающими ареалами. Можно выделить несколько способов симпатрического видообразования: путем полиплоидии (в роде табака исходное число хромосом равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 86 хромосомами); путем гибридизации с последующим удвоением хромосом (межвидовые гибриды растений, например, рябино-кизилник, некоторые виды малины и др.); путем сезонной изоляции (форель из оз. Севан по срокам размножения образует озимую и яровую расы).

3. Макроэволюция

Дивергенция и конвергенция

Макроэволюция – эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В ее основе лежат те же эволюционные факторы, что и в основе микроэволюции.

Важными процессами макроэволюции являются дивергенция и конвергенция.

Дивергенция – расхождение признаков в ходе эволюции у родственных групп, развивающихся в разнородных условиях. Она приводит к разделению вида на популяции, род на виды, семейство на роды и т.д. Дивергенция увеличивает разнообразие форм жизни. В результате дивергенции формируются гомологичные органы. **Гомологичными** называют органы, имеющие единое происхождение независимо от выполняемых функций (конечности позвоночных, видоизменения корня, стебля и листьев у растений).

Конвергенция – схождение признаков в ходе эволюции у не родственных групп, развивающихся в схожих условиях. Например, акулы, ихтиозавры и дельфины имеют внешнее сходство, но принадлежат к разным систематическим группам: рыбам, пресмыкающимся и млекопитающим соответственно. В результате конвергенции образуются аналогичные органы. Аналогичными называются органы, выполняющие одинаковые функции и имеющие внешнее сходство, но различные по происхождению (жабры рака и рыбы, крыло птицы и бабочки, роющие конечности крота и медведки).

Главные направления эволюции

Отечественные ученые А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен установили главные направления эволюции (биологический прогресс и биологический регресс) и главные пути эволюции (ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации).

Ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации относят к биологическому прогрессу.

Биологический прогресс – увеличение численности особей данной систематической группы, расширение ареала, расширение видового разнообразия внутри группы (популяций и подвидов внутри вида, видов в роде и т.п.). Биологический прогресс означает победу вида или другой систематической группы в борьбе за существование. Биологический прогресс является следствием хорошей приспособленности организмов к условиям окружающей среды. В настоящее время прогрессируют многие группы насекомых, костистых рыб, цветковых растений и др.

Биологический регресс – уменьшение численности особей данной систематической группы, сужение ареала, сокращение видового разнообразия внутри группы, биологический регресс означает отставание вида или другой систематической группы в темпах эволюции от скорости изменений условий окружающей среды. Биологический регресс может привести к вымиранию группы.

Исчезли древовидные плауны и хвощи, древние папоротники, большинство древних земноводных и пресмыкающихся. Регрессирующим является род выхухолей, семейство гинкговых и др.

Деятельность человека является мощным фактором биологического прогресса одних видов (одомашненных животных, культурных растений, сорняков, вредителей и паразитов, болезнетворных микробов), и биологического регресса других видов (сокращается численность и сужается ареал соболя, на

границы вымирания находится уссурийский тигр). Причина их вымирания заключается в том, что под влиянием хозяйственной деятельности человека среда обитания живых существ изменяется значительно быстрее, чем формируются приспособления.

Главные пути эволюции

Существуют три основных пути биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптация и общая дегенерация.

Ароморфозы (арогенез) – крупные эволюционные изменения, ведущие к подъему уровня биологической организации, увеличению интенсивности процессов жизнедеятельности. Ароморфоз не является узким приспособлением к конкретным условиям среды. Это развитие у группы организмов принципиально новых признаков и свойств, позволяющих ей перейти в другую адаптивную зону.

Примеры ароморфозов: появление автотрофного питания, аэробного дыхания, эукариотических клеток, полового размножения и т.д.

Идиоадаптации (аллогенез) – мелкие эволюционные изменения, приспособления к определенным условиям среды обитания без подъема уровня биологической организации. Например, возникновение цветка является ароморфозом, количество лепестков и их окраска – идиоадаптации. Идиоадаптации к узким, ограниченным условиям среды приводят к специализации группы (термофильные бактерии, живущие в горячих источниках; специализация некоторых растений к определенным опылителям и др.).

Общая дегенерация (катагенез) – эволюционные изменения, ведущие к упрощению организации, образа жизни в результате приспособления к более простым условиям существования. Дегенерации, как правило, происходят при переходе к сидячему или паразитическому образу жизни, когда органы, потерявшие биологическое значение, исчезают (у ленточных червей утрачены некоторые органы чувств, пищеварительная система; у повилики – атрофия корней и листьев).

В процессе филогенеза происходит смена одного пути эволюции другим. Новые, более высокоорганизованные группы живых организмов возникают путем ароморфоза и при этом часто переходят в новую среду обитания (выход животных на сушу). Далее эволюция продолжается путем идиоадаптации, иногда дегенерации. Ароморфозы происходят значительно реже, чем идиоадаптации.