

СОВРЕМЕННАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

- 1. Синтетическая теория эволюции**
- 2. Эволюция на разных уровнях организации живого**
- 3. Элементарные факторы эволюции**
- 4. Движущие силы эволюции**
- 5. Адаптация, как результат естественного отбора**
- 6. Биологический прогресс и регресс**
- 7. Основные закономерности эволюции**
- 8. Критика синтетической теории эволюции**

Основные положения (постулаты) СТЭ

1. Направление эволюции определяется её движущими силами: борьбой за существование и естественным отбором.
2. Борьба за существование – это метафорическое выражение для обозначения всего многообразия отношений между организмами и средой их обитания. Этот термин отражает зависимость одного существа от другого, а также успех особи в оставлении после себя потомства
3. Естественный отбор – это совокупность биологических процессов, в результате которых наблюдаются дифференциальная смертность и дифференциальный успех в размножении.
4. Объектом действия естественного отбора является фенотип особи на всех стадиях онтогенеза.
5. Естественный отбор действует по фенотипам, однако фенотип особи в известной мере определяется её генотипом. Поэтому в результате отбора происходит дифференциальное воспроизведение генотипов.
6. Первичная изменчивость в популяциях появляется за счет действия элементарных эволюционных факторов, к которым относятся: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и другие.

7. Элементарные эволюционные процессы включают движущие силы эволюции (борьбу за существование и естественный отбор) и элементарные эволюционные факторы.
8. Элементарным эволюционным материалом являются мутации.
9. Элементарной единицей эволюции является популяция. В ходе эволюции повышается средняя приспособленность популяций.
10. Элементарное адаптационное явление – это появление генетически обусловленного признака, повышающего приспособленность популяции.
11. Элементарное эволюционное явление – это устойчивое изменение генетической структуры популяции (например, изменение частоты аллеля).
12. Эволюция протекает в конкретных естественно-географических условиях; биogeоценоз – это арена первичных эволюционных преобразований.
13. Биологическая эволюция представляет собой необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биogeоценозов и биосферы в целом.

СТЭ

```
graph TD; A[СТЭ] --> B[Микроэволюция]; A --> C[Макроэволюция];
```

Микроэволюция –
необратимые изменения
генетико-экологической
структуры популяции,
которые могут привести
к формированию нового
вида

Макроэволюция
(филогенез) – история
развития жизни на
Земле

Эволюция на разных уровнях организации ЖИВОГО

УРОВНИ	ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА	ЭЛЕМЕНТАРНОЕ ЯВЛЕНИЕ
Молекулярно-генетический	Ген	Редупликация генов по матричному принципу
Онтогенетический	Особь	Онтогенез (реализация наследственной информации)
Популяционно-видовой	Популяция	Изменение генофонда популяции под действием факторов эволюции
Биогеоценотический	Биогеоценоз	Переход биогеоценоза из одного состояния динамического равновесия в другое
Биосферный	Биосфера	Все процессы, происходящие в биосфере

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ОБЪЕКТ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ:

Организм (т.к. есть наследственность и изменчивость).

Наследственная изменчивость – результат мутаций и рекомбинаций

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ:

Мутации (особенно – генные, т.к. они могут сохраняться в популяциях); рекомбинации – перекомбинация хромосом при скрещивании или перераспределение генов в кроссинговере.

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ПОПУЛЯЦИИ:

Относительно изолированная совокупность особей одного вида, в течение большого числа поколений населяющая часть видового ареала, способная к неограниченному росту и обладающая собственной эволюционной судьбой

Элементарные факторы эволюции

ЭФЭ – факторы, которые могут изменять генофонд популяции

- Миграция
- Мутационный процесс
- Изоляция
- Популяционные волны

МИГРАЦИЯ

= переселение.

Поток генов – обмен генами между ППЦ одного вида;

Интрогрессия – между разными.

Следствия:

1. Обновление генофонда другой популяции за счет скрещивания с мигрантами
2. Образование новой самостоятельной популяции («принцип основателя» Э.Майра)

МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

1. Мутации непрерывны
2. Мутации происходят под действием факторов среды или из-за сложности генетического аппарата
3. Совокупность внешних факторов – Мутационное Действие Среды (физические, химические, биологические). Действие мутагенов аккумулируется
4. Мутации не направлены, случайны, но возникают не на пустом месте
5. Параллелизм мутаций (закон гомологичных рядов наследования)
6. У разных видов – разная частота возникновения мутаций по определенному признаку

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

Колебания численности популяции

При повышении численности популяции

1. Увеличение концентрации существующих мутаций и появление новых
2. Возрастает интенсивность борьбы за существование и естественного отбора
3. Растекание особей за пределы материнской популяции

При снижении численности

1. Сокращение числа мутаций и исчезновение некоторых
2. Изменяется направление борьбы за существование и естественного отбора
3. Сокращение или разрыв ареала

ИЗОЛЯЦИЯ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ

Механическая, пространственная

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ

СЕЗОННАЯ

БИОТОПИЧЕСКАЯ

ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ

- Особенности поведения у животных с развитой системой рефлексов на сигнальные раздражители

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ

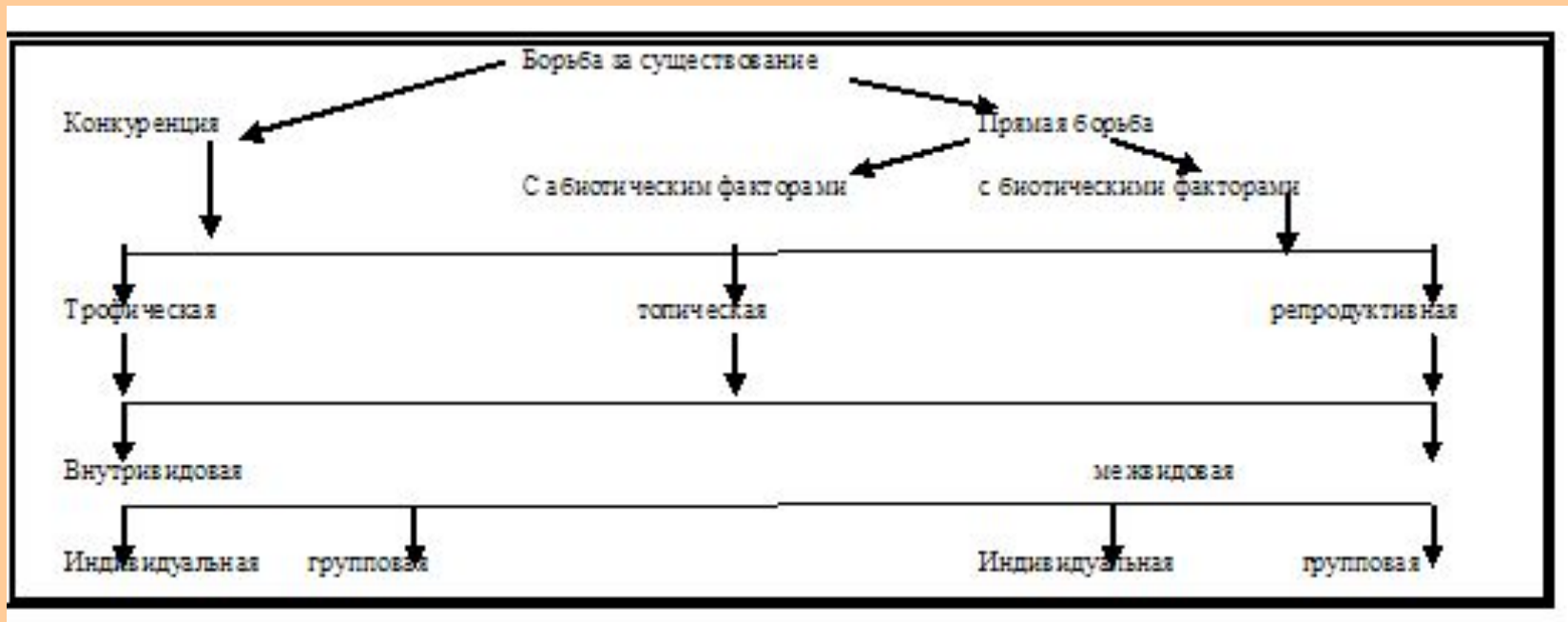
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ

- Несовместимость половых продуктов по числу и строению хромосом

Движущие силы эволюции

Причина движения – противоречия. В том числе в природе (организм-организм; организм – среда).

Движущие силы эволюции – **Борьба за существование** и **Естественный отбор**.



Прямая борьба – непосредственные взаимоотношения между организмами или организмом и абиотическими факторами

Конкуренция – опосредованные отношения, т.е. организмы физически не контактируют

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ОСОБЕННОСТИ

Естественный отбор имеет вероятностный характер (*статистичность* и *стохастичность*).

Накапливающее действие – постепенное суммирование мелких наследственных изменений

Интегрирующее действие – объединение измененных признаков в целостную систему организма

Адаптивная направленность ЕО – накапливающее и интегрирующее действие идет в направлении повышения приспособленности организмов к условиям среды

Общий принцип ЕО – выживание одних особей за счет элиминации других

Элиминация:

- **неизбирательная** – выживание зависит не от уровня приспособленности, а от случайного действия биотических/абиотических факторов. Периодическая / аperiodическая истребляемость.

- **избирательная** – обусловлена различиями организмов по уровням приспособленности.

Индивидуальная – гибель отдельных особей под действием абиотических и биотических факторов, при которой выживают наиболее приспособленные к данным условиям.

Результаты: защитные покровы тела, длинный корень пустынных растений, окраска и формы подражания у животных.

Групповая – основана на различиях между группами особей. Преимущество одной группы будет давать ей возможность продолжения рода.

Результат: видовые адаптации.

Типы и формы естественного отбора

И.И.Шмальгаузен. Два основных типа: *движущий* и *стабилизирующий*.

1. Движущий отбор – сохранение полезных уклонений от средней нормы реакции за счет элиминации представителей прежней нормы.

Норма реакции – вся совокупность особей, которые фактически существуют в конкретных условиях и оставляют после себя потомство.

Средняя норма реакции – та часть реакции генотипа, которая дает оптимально приспособленные к данной среде фенотипы.

Формы Дв.О.:

Направленный – происходит в длительно и однонаправленно изменяющихся условиях среды. Идет в одном направлении. Материнская популяция дает только одну новую форму.

Дизруптивный – приводит к расчленению материнской популяции на 2 и более новых форм.

2. Стабилизирующий отбор – противоположен движущему, сохраняет установившуюся в данных условиях норму и элиминирует все крайние отклонения от нее.

Нормализующий – сохраняет норму реакции за счет элиминации всех наследственных и ненаследственных уклонений от нее. Наследственная основа не меняется.

Канализирующий – выживание и размножение организмов с более устойчивым механизмом онтогенеза; при этом генетическая основа может изменяться и наблюдается сужение нормы реакции и автономизация онтогенеза.

Автономизация онтогенеза – создание механизмов индивидуального развития независимого от случайных колебаний условий среды.

Следствия канализирующего отбора:

- автономизация онтогенеза

- сужение нормы реакции (одуванчик)

Адаптация, как результат естественного отбора

Адаптация и ее виды

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

Адаптация характеризуется:

- **жизнеспособность** – способность организма нормально развиваться в типичной для него среде.
- **конкурентоспособность** – способность выдерживать борьбу за существование в самых различных условиях среды.
- **фертильность** – способность особей к нормальному размножению.

<p style="text-align: center;">ОРГАНИЗМЕННЫЕ – способствуют выживанию индивидуума</p>	<p style="text-align: center;">ВИДОВЫЕ – помогают выжить виду в целом</p>
<p>МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ - все внешние и частично внутренние признаки, помогающие организму выжить (покровительственная и предостерегающая окраска, маскировка (мимизия (Ж), мимикрия (неЖ)), подражание поведением, особое строение конечностей, особенности меха и перьев, форм тела и т.д.).</p> <p>ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ - поддержание устойчивости физиологических параметров (t, концентрация веществ) и возврат их к норме</p> <p>БИОХИМИЧЕСКИЕ - на макромолекулярном уровне (биосинтез белка, синтез и окисление глюкозы, перенос O₂)</p> <p>ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ - все многообразие форм поведения, направленное на выживание индивида</p>	<p>РАЗНЫЕ ВИДЫ КОНГРУЭНЦИЙ - КОНГРУЭНЦИЯ – группа морфо-физиологических и поведенческих признаков особей, обеспечивающих размножение особей и существование вида. Репродуктивные К – первичные и вторичные половые признаки, сигнальные признаки, взаимн. приспособления матери и детеныша.</p> <p>- ВНУТРИВИДОВАЯ КООПЕРАЦИЯ (временное объединение особей с какой-либо целью) - репродуктивная К. (нерест рыб, опыление растений) - трофическая К. (волки) - конституционная К. - для переживания неблагоприят. условий среды (пингины, пустынные растения)</p> <p>УРОВЕНЬ МУТАБИЛЬНОСТИ Мутабельность – видовая адаптация, которая характеризуется определенной частотой возникновения мутаций в единицу времени на 1 ген. Ср. М = 10⁻⁴-10⁻⁸</p> <p>ЧИСЛЕННОСТЬ И ОПТИМАЛЬНАЯ ПЛОТНОСТЬ Вид существует пока его численность не снизится до критич. уровня. Увеличение численности тоже «-«.</p> <p>ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ Вид.адаптация, обеспечивающая устойчивое существование вида в разнообразных условиях обитания (м/б морфологическим, физиологическим, биохимическим)</p>

АДАПТАЦИОГЕНЕЗ И ЕГО ФАЗЫ

АДАПТАЦИОГЕНЕЗ – происхождение новых и совершенствование ранее приобретенных адаптаций.

Джон и Элен Ледерберги

Фазы:

1. **Преадаптация** (накопление разных мутаций, увеличение генетич.разнообразия)
2. **Инадаптация** (гибель основной массы особей из-за изменения среды; выживание тех, у кого есть соотв. мутация или способность выжить)
3. **Постадаптация** – увеличение числа особей с определенными признаками.

Фаза 3 может перейти в новую фазу 1.

ПРЕДЕЛ И ОТНОСИТЕЛЬНОСТЬ АДАПТАЦИЙ

Эволюция адаптаций ограничена:

1. живые структуры значительно отстают от неживых или искусственных по простейшим физ.свойствам (твердость, прочность, проводимость)
2. уровень биологических потребностей
3. экологические факторы

По степени совершенства А. делят на:

- 1 – достигшие реально возможного совершенства (сердце, звук. и оптич. адаптации)
- 2 – стремящиеся к пределу (твердость, прочность на разрыв)
- 3 – очень далекие от предела (проводимость нервов – 10 м/с, меди – 300 000 м/с)

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС

– возрастание приспособленности организмов по сравнению с предками.

Характеризуется процветанием вида в целом.

Критерии Б.прогресса (по А.Н.Северцову):

- нарастающее увеличение численности особей
- расселение особей на новые территории (расширение ареала)
- дифференциация вида на новые внутривидовые таксоны.

Пути Б.П.:

1. морфо- физиологический прогресс = араморфоз

усложнение и усовершенствование организации; адаптация широкого значения, полезная в разных условиях

Следствия араморфозов: усиление жизнедеятельности организма, бóльшая дифференциация частей организма, бóльшая целостность организма, усовершенствование нервной системы и органов чувств, развитие более активных способов борьбы за существование

Отдельные араморфозы складываются в араморфную организацию, единую для представителей определенного таксономического ранга (у животных – класс, у растений – класс или отдел).
Например: класс Птицы.

2. Идиоадаптация = алломорфоз.

Появление у организма специфических признаков без изменения араморфной организации.

Преобразования исходной араморфной организации в соответствии с частными условиями среды.

Явление разнообразия алломорфных признаков – адаптивная радиация.

3. Морфо-физиологический регресс = катаморфоз = общая дегенерация.

Утрата лишних или бесполезных признаков, развитие по пути упрощения (повилика, паразитические черви).

Регресс одних органов связан со специализацией других и даже с появлением новых (гаустории у повилики).

Катаморфозы широко распространены: паразиты есть во всех классах простейших; в 2,5 тыс. родов растений, в 13 классах червей, в 5 классах членистоногих.

Причина широкого распространения, т.к. повышает уровень приспособленности.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС

Б.регресс – ухудшение приспособленности организмов по сравнению с предками.

Критерии Б.регресса:

снижение численности особей

сокращение и/или разрыв ареала

снижение внутривидового разнообразия.

Б.регресс ведет к вымиранию вида.

Вымирание – **обычный** исторический процесс.

Между вымиранием и видообразованием есть относительное равновесие.

Ныне живущие виды – 2-5% от числа когда-либо живших на планете.

Сегодня баланс смещен в сторону вымирания.

Причины вымирания(по И.И.Шамльгаузену):

Теломорфоз – специализация организмов. Узкоспециализированные организмы при изменении условий среды могут вымереть (коала и эвкалипты)

Гиперморфоз - переразвитие органов (динозавры, торфяной олень).

Гиперморфоз обязательно приводит к гибели, а теломорфоз может существовать долго – до смены условий обитания.

Общие причины вымирания:

- Сужение экологической пластичности из-за обеднения генофонда популяции
- Резкое изменение условий среды
- Появление мощного хищника
- Появление высокопатогенных организмов.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

1. НАПРАВЛЕННОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ – связана с ограниченным выбором путей развития из потенциального множества.

Явление направленности – результат взаимодействия неопределенной наследственной изменчивости и направленной формы движущего отбора.

Формы направленности Эволюции:

Ортоселекция – следствие направленного отбора. Действует на увеличение размеров тела, объема черепа и массы мозга, высоты зубной коронки.

Конвергенция – независимое образование сходных признаков у неродственных организмов. Обусловлена одинаковой средой обитания, в которую попадают филогенетически разные организмы. Конвергентные признаки: окраска, форма тела, поведение, аналогичные органы (разные по происхождению, сходные по морфологии) – крылья бабочки, птицы, летучей мыши и др.

Параллельная эволюция – независимое образование сходных признаков у родственных организмов. Когда между ними уже есть существенные расхождения. Объясняется общностью генной структуры и сходной ее изменяемостью (закон Вавилова). Если организмы обитают в сходных условиях, будут отбираться сходные мутации.

2. Нарастающее ускорение темпов исторического развития жизни на Земле: возраст Земли – 4,6 млрд.лет, образование прокариотов заняло 1 млрд.лет, массовое развитие многоклеточных – 1 млрд.лет, высшие растения – 1,5 млрд.лет, формирование разнообразия появление птиц и млекопитающих – 400 млн.лет, приматы – 60 млн.лет. сем-во гоминиды – 16 млн.лет, род Homo – 6 млн.лет, вид Homo sapiens – 60 000 лет.

3. Повышение целостности эволюционирующих организмов (одноклеточные – колонии- многоклеточные – нервная и гуморальная регуляция).

4. **Эволюция не ограничена во времени.**

5. **эволюция сопряжена** – эволюция одних видов ведет к гибели других, как-либо связанных с первыми.

6. **Необратимость эволюции.** Исчезнувшие виды никогда не появятся вновь, даже если будут такие же условия (Дарвин), т.к.:

- генофонд популяции постоянно обновляется и никогда не будет соответствовать генофондам предыдущих популяций
- генетически обновленные популяции вступают в новые отношения со средой, а значит и результат естественного отбора будет другим.

7. **Неравномерность и смена фаз эволюции.**

В зависимости от скорости, выделяют 3 формы эволюции:

1. **Брадителическая** (медленная). С этой скоростью эволюционируют рода, возраст которых более 110 млн.лет: плеченогие (440 млн.лет), мечехвост (280 млн. лет). гаттерия (180 млн.лет), крокодил и опоссум (110 млн.лет). На разных этапах скорость эволюции этих таксонов менялась.

2. **Горотелическая** (средняя). Идиоадаптивное направление – адаптация к конкретным условиям среды.

3. **Тахителическая** (быстрая). – массовое видообразование. Пример: новый подвид водяной полевки возникает за 150-250 тысяч поколений (300-350 тысяч лет). Подвид сизого голубя – за 5-10 тысяч лет.

Две причины, влияющие на скорость эволюции:

- внутренние факторы (особенности организации вида и уровень мутабельности)
- особенности среды обитания или внешние факторы.

Скорость эволюции может определяться темпами изменений внешней среды. элиминация и быстрое. Прогрессивное развитие.

Единица скорости эволюции – 1 Дарвин – изменение признака на 1% за 1000 лет.

Увеличение размеров кошек – скорость – 0,3 Д, размеров динозавров – 3 Д.

Критика современной СТЭ

1. Отсутствует возможность непосредственного наблюдения процесса видообразования, вследствие чего происходит подмена временных рядов пространственными (географическими).
2. Адаптивность видовой дивергенции не обязательна, так как многие виды отличаются друг от друга по незначимым признакам.
3. СТЭ во многом опирается на анализ палеонтологических данных, однако только по изменению морфологии ископаемых форм нельзя судить о моменте наступления видообразования.
4. В основе СТЭ лежит представление о решающей роли в эволюции микроэволюционных процессов, т.е. изменении частот генов в популяции. Однако Дж. Холдейн и, позже, М. Кимура доказали, что смена одновременно более 12 генов более приспособленными аллелями не возможна без того, чтобы репродуктивная численность популяции не упала до нуля. В то же время полиморфные популяции отличаются внутри по тысячам аллелей.
5. При генетическом анализе популяций мы имеем дело с константой и нам ничего не известно о генетических изменениях, которые происходят при формировании видов. Вероятно, что в этот момент в популяциях происходят процессы, до сих пор не изученные.

6. Нет достаточно четких механизмов оценки генетических и фенотипических различий в популяции и не понятно, как те или иные генетические отличия связаны с репродуктивными и экологическими признаками.
7. Генетические характеристики локальных популяций непереводимы в характеристики системы популяций, т.е. биологического вида, вследствие эмерджентности биологических систем.
8. Микроэволюционные преобразования не могут перерасти в макроэволюционные без утраты жизнеспособности вида. До сих пор постепенные переходы между видами и родами не обнаружены, следовательно предпосылкой образования новых таксонов следует считать макромутации.
9. Естественный отбор – не создает новые формы, а скорее сохраняет норму. Согласно принятой точке зрения, если отбор ослаблен, то эволюция тормозится, но самый слабый отбор – в тропических лесах; однако именно там зародились все высшие систематические группы. Аналогичная ситуация наблюдается и в отношении Мирового океана, являющегося крупной системой с большой инерцией, ставшей, тем не менее, колыбелью для многих таксонов животных и растений.