

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Белорусский государственный педагогический университет
имени Максима Танка»

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

Методические материалы
к семинарским занятиям

Минск 2004

УДК 576.11(075.8)
ББК 28.4я73
Э158

Печатается по решению редакционно-издательского совета БГПУ
Рекомендовано секцией естественных и сельскохозяйственных наук БГПУ
(протокол № 5 от 02.12.03 г.)

Составитель Н. Д. Лисов, кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой общей биологии БГПУ

Рецензент З. И. Шелег, кандидат биологических наук, доцент

Э158 **Эволюционное учение: Метод. материалы к семинарским занятиям** / Сост.
Н. Д. Лисов. — Мн.: БГПУ, 2004. — 60 с.
ISBN 985-435-726-0

Методические материалы включают планы семинарских занятий по эволюционному учению, рекомендательную литературу по каждой теме, методические рекомендации, задания практического характера.

Адресованы студентам V курса факультета естествознания, обучающимся по основной или дополнительной специальности «Биология».

УДК 576.11(075.8)
ББК 28.4я73

ISBN 985-435-726-0

© Составление. Н. Д. Лисов, 2004
© УИЦ БГПУ, 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эволюционное учение является обобщающим курсом, который завершает изучение всего цикла биологических дисциплин в педагогическом университете. Это не случайно, так как эволюционное учение выявляет наиболее общие закономерности, действующие в живой природе.

В процессе изучения предмета студент сталкивается с необходимостью глубокого философского и теоретического осмысления тех явлений и фактов, с которыми он встречался при изучении других дисциплин. В курсе эволюционного учения идет познание живой природы на более высоком уровне, требующем глубокого теоретического обобщения. При изучении этого предмета студенты должны опираться на знания, приобретенные в курсах ботаники, зоологии, микробиологии, гистологии с основами эмбриологии, физиологии растений, физиологии человека и животных, генетики, цитологии, экологии и др.

Особое значение приобретает подготовленность студентов в области философии.

В соответствии с учебным планом, на семинарские занятия отводится 40 часов. Учитывая, что в современных условиях большое внимание уделяется самостоятельной работе студентов, настоящие материалы окажут им неоценимую помощь при подготовке к семинарским занятиям, так как значительная часть материала не читается в лекционном курсе.

На семинарские занятия выносятся наиболее важные вопросы курса. Им уделяется особое внимание, поскольку они не только ключевые вопросы курса, но и центральные в школьном курсе биологии. Будущий учитель должен уметь объяснить, что такое биологическая эволюция, почему она происходит, на каком уровне организации живого осуществляется эволюционный процесс, каковы движущие силы и результаты эволюции, какие существуют в современной науке гипотезы происхождения жизни на Земле, в чем заключаются особенности эволюции человека и т. д. Таким образом, изучение эволюционного учения способствует не только повышению научно-теоретического уровня студентов, формированию их мировоззрения, но и профессиональной подготовке будущего специалиста-биолога.

Это — простейшая модель, усложнение которой путем введения более сложной структуры генотипа, разнообразных соотношений между фенотипом и генотипом, путем учета мутационного процесса, динамики численности популяций, давления отбора и т. п. приводит к возможности экспериментального и математического изучения эволюционных преобразований в популяциях.

Как отмечалось, в эволюционных преобразованиях популяций имеет значение не возникновение тех или иных мутаций, а устойчивое изменение их генетического состава. С этой точки зрения будет интересно рассмотреть следующий вопрос.

Генетико-автоматические процессы и их роль в эволюции. Рядом ученых (Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов, С. Райт) было открыто явление изменения генетического состава популяций в процессе резкого колебания их численности («популяционных волн»). В нашей литературе оно получило название генетико-автоматических процессов, а в зарубежной — дрейфа генов.

В природе популяции постоянно подвержены колебаниям численности. В ходе этого процесса — подъема и спада численности особей — происходит резкое изменение генетической структуры популяции.

Независимо от ценности мутантных генов, содержащихся или появляющихся в популяции, колебание численности популяции может привести к изменению генетического состава вплоть до полного исчезновения одних мутантных генов или, наоборот, привести к широкому их распространению. Исходя из этого, казалось бы можно понять механизм эволюционных перестроек популяций. Однако здесь нужно иметь в виду, что, во-первых, как показывают расчеты, в популяциях, включающих более 500 особей, генетико-автоматические процессы сводятся к нулю. Во-вторых, естественный отбор может оставить дрейф генов «без внимания» лишь в том случае, когда мутации нейтральны (т. е. не влияют на жизнеспособность и плодовитость). Однако такие мутации маловероятны. Кроме того, генетико-автоматические процессы вызывают очень значительное генетическое изменение популяции, вплоть до генетической изоляции от других популяций этого вида, но при этом не может сразу возникнуть ее приспособленность к условиям жизни.

Следовательно, генетико-автоматические процессы в природе имеют значение в изменении генетического состава популяции, но они действуют в природе «рука об руку» с естественным отбором. И если в малой популяции в результате дрейфа генов распространение мутантного аллеля какого-то гена быстро возрастает (в большой популяции это затруднено) и численность этой популяции будет испытывать тенденцию к увеличению, то дальше вступает в действие отбор и отбраковывает все комбинации генов, которые при фенотипическом проявлении не обеспечивают приспособленность их носителей к условиям жизни.

Заканчивая рассмотрение генетических процессов в популяциях, сделайте вывод о их роли и месте в эволюции. Надо усвоить, что ненаправленный мутационный и генетико-автоматический процессы в популяциях не обеспечивают направленной эволюции и фактором, направляющим случайные наследственные изменения в русло эволюционного процесса, является естественный отбор.

СЕМИНАР № 7—8

Тема: Борьба за существование. Естественный отбор

Вопросы

1. Дарвиновская концепция борьбы за существование.
2. Борьба за существование как процесс взаимодействия организмов в биогеоценозах:
 - а) поток энергии и вещества в биогеоценозах. Структура биогеоценоза. Цепи питания. Экологическая пирамида чисел;
 - б) характер связей в биогеоценозе;
 - в) понятие «борьбы за существование».
3. Формы борьбы за существование и их роль в эволюции:
 - а) конкуренции. Понятие об активном и пассивном соревновании. Роль конкуренций в эволюции;
 - б) прямая борьба, ее разновидности и роль в эволюции.
4. Сущность естественного отбора и его принципы. Осуществление естественного отбора.
5. Теория движущего отбора:
 - а) понятие о движущем отборе;
 - б) механизм действия движущего отбора;
 - в) формы движущего отбора и их роль в эволюции.
6. Теория стабилизирующего отбора:
 - а) понятие о стабилизирующем отборе и механизме его действия;
 - б) формы стабилизирующего отбора и их значение в эволюции.
7. Творческая роль естественного отбора.

Литература

- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1969. С. 206—262.
Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976.
Грант В. Эволюция организмов. М., 1980. Ч. 3. Гл. 8—11. С. 70—125.
Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М., 1974. Гл. 8. С. 121—136.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., 1968. С. 105—145, 147—150, 146—358.
Георгиевский А. Б. Эволюция адаптаций (историко-методологическое исследование) Л., 1989.
Иорданский Н. Н. Эволюция жизни: Учеб. пособие. М., 2001. С. 88—105.
Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.

Задания

1. Приведите примеры борьбы за существование (на конкретных видах живых организмов).
2. Приведите примеры разных типов связей организмов в биогеоценозах (с конкретными видами живых организмов).

3. Заполните таблицу:

Адаптации как результат естественного отбора

Тип адаптаций	Разновидность адаптаций	Примеры
I Организменные адаптации: А — морфологические Б — физиологические В — биохимические Г — этологические		
II Видовые А — конгруэнции Б — уровень мутабельности		

Методические рекомендации

Материал о генетических основах эволюционного процесса раскрыл перед нами природу генетической неоднородности популяций, обусловленную мутационным процессом и рекомбинациями в связи с относительной панмиксией.

Теперь необходимо выяснить, что направляет в эволюционное русло ненаправленные наследственные изменения, т. е. рассмотреть вопрос о движущих силах эволюции.

Борьба за существование. Противники не принимали точку зрения Ч. Дарвина, не считали сам факт борьбы за существование реальным или не придавали ему значения эволюционного фактора, а отводили ему консервативную роль.

Считая геометрическую прогрессию размножения главной причиной борьбы за жизнь, Ч. Дарвин ссылался на идеи Т. Мальтуса, что привело впоследствии к бесконечным дискуссиям и нападкам на дарвинизм. В 40—50-х гг. XX в. именно эта оговорка Ч. Дарвина послужила поводом для некоторых биологов и философов поставить под сомнение научную ценность идеи внутривидовой конкуренции, как предпосылки естественного отбора, и прийти вообще к отрицанию таковой (Лысенко). Игнорирование эволюционной роли борьбы за существование встречается и сейчас. Следовательно, наличие в природе борьбы за существование как движущей силы эволюции требует тщательного обоснования.

Представление о борьбе за существование как факторе эволюции в теории Ч. Дарвина еще не было подтверждено экспериментально, не было достаточно длительных наблюдений в природе. Поэтому следует согласиться с тем, что дарвинизмская трактовка не была еще доказана и представляла собой вероятную гипотезу.

Первые сведения по экспериментальному изучению этой проблемы имели место еще в 90-х гг. XIX в. Систематическое и углубленное изучение борьбы за существование, как фактора эволюции с помощью экспериментального и математического методов, началось в 20-х гг. нашего столетия. Большой вклад в эти исследования внес советский ученый В. Н. Сукачев, который экспериментально доказал роль борьбы за существование в возникновении адаптации к определенным условиям среды (у одуванчика, овсяницы и других видов растений).

В 20-е гг. были созданы первые математические модели межвидовой конкуренции. В них в математической форме были выражены взаимодействия между видами в разных условиях. Модель «хищник—жертва» показала, что в природе происходит колебание численности видов при их взаимодействии в форме синусоидальной кривой.

Эта работа была продолжена Г. В. Гаузе, который проверил математическую модель на живых объектах — простейших и микроорганизмах, и тем самым доказал эволюционную роль борьбы за жизнь.

Современное состояние проблемы борьбы за существование. Борьба за существование — явление многогранное. Трудность расчленения его на составляющие заключается в том, что различные формы в конкретных случаях переплетаются, незаметно переходят друг в друга или сменяются. И свести все эти сложнейшие взаимоотношения организмов и видов в природе к трем дарвиновским формам борьбы за жизнь невозможно. Согласно современным представлениям, борьба за существование — это процесс взаимодействия организмов с окружающей средой (в том числе с особями того же вида). Иными словами, это совокупность внутривидовых и межвидовых взаимодействий, а также действия абиотических причин на каждое данное поколение с момента формирования гамет до половой зрелости, вызывающих закономерное снижение численности популяций.

Поскольку изучение взаимодействия организмов со средой является предметом экологии, рассмотрение этого вопроса следует начать с обзора некоторых основных понятий экологии, таких, как биогеоценоз, цепи питания, трофические уровни, экологические пирамиды, сукцессия, экологическая ниша (Шмальгаузен, 1969, с. 206—210). При повторении материала не следует вдаваться в подробности. Важнее обратить внимание на вопросы, имеющие непосредственное отношение к проблемам эволюции. Подробнее следует рассмотреть экологические механизмы биологической конкуренции между популяциями, находящимися на одном трофическом уровне и разных трофических уровнях.

Далее необходимо перейти к рассмотрению классификации форм борьбы за существование. При этом нужно не столько запомнить классификацию, сколько разобраться, к каким принципиально различным эволюционным последствиям приводят разные формы элиминации (общая, индивидуальная, групповая) и конкуренции. В заключение следует продумать вопрос о том, какое место в эволюционном процессе занимает борьба за существование.

Самостоятельно сделайте вывод о современном состоянии проблемы борьбы за существование.

Естественный отбор. Идея отбора в природе возникла в умах ученых давно. Но только Ч. Дарвин сумел обосновать и показать эволюционную роль естественного отбора как ведущего фактора исторического развития органического мира. В дальнейшем эта проблема была подвергнута широкому теоретическому и экспериментальному исследованию. Необходимо разобраться в сущности естественного отбора и понять, что нового внесла современная наука в понимание этого процесса.

Для того, чтобы разобраться в сущности и механизмах естественного отбора, рассмотрите доказательства отбора, которые условно можно разделить на косвенные и прямые. Ознакомившись с примерами косвенных доказательств отбора, приведите примеры и объясните их.

Сущность естественного отбора. Первичный отбор осуществляется в популяциях, так как в них протекают микроэволюционные процессы. Одной из основных особенностей природных популяций является их гетерогенность. Отбор, опираясь в своем действии на фенотипы, обеспечивает воспроизведение одних генотипов (под покровом определенного фенотипа) и устранение других. Таким

образом, отбор обуславливает определенный генетический состав популяций. Как говорил Ч. Дарвин, преимущество в оставлении потомства (а с современной точки зрения — в возможности внести вклад в генофонд популяции) имеют наиболее приспособленные особи или группы особей, соответствующие данным условиям среды. Но что понимать под этим? В первую очередь, преимущество одного генотипа перед другими в скорости достижения репродуктивного возраста, в большей жизнеспособности на разных стадиях онтогенеза, т. е. в большей вероятности достижения половозрелости. Далее — в большей вероятности участия в скрещивании, в большей плодовитости по сравнению с особями других генотипов и т. п. Иначе говоря, все те фенотипические особенности, которые обеспечивают указанные преимущества, будут обуславливать сохранение их генотипов, т. е. составлять генофонд популяции. Обратите внимание, что отбор опирается не на один признак, не на одно свойство особи, а на их комплекс. Особь может проигрывать в одном своим собратьям и выигрывать в другом. Следовательно, отбор опирается на интегральную относительную приспособленность различных генотипов. Естественный отбор — это избирательное (дифференциальное) воспроизведение разных генотипов под покровом определенных фенотипов.

Преобразование генофонда популяций под влиянием естественного отбора. Из определения естественного отбора вытекает, что в каждом новом поколении реализуются только определенные генотипы, образуя генофонд популяции. Всякое изменение условий внешней среды нарушает установившиеся отношения с ней. В этом случае естественный отбор меняет свое направление. Мутации, которые раньше были безразличными (обезвреженными, скрытыми) или частично вредными, могут оказаться в новых условиях полезными, обеспечить преимущество их обладателям в продолжении рода. Естественный отбор будет сохранять и способствовать их переходу в гомозиготное состояние. Это обеспечит распространение этих мутаций в популяции. Следовательно, естественный отбор ведет к изменению генофонда популяции.

Изменение фенотипического выражения мутаций в процессе естественного отбора. Вспомните возможные механизмы, действующие на фенотипическое выражение мутаций в процессе отбора. Возникая, мутации чаще всего находятся в рецессивном состоянии. Но если в изменившихся условиях данная мутация окажется полезной, то отбор может привести ее к доминантному выражению. Переход от рецессивности к доминантности мутации обуславливается в процессе отбора различными механизмами, которые получили объяснение в гипотезах С. Райта, Дж. Холдейна, Р. Фишера. Эти ученые указывают на возможность усиления фенотипического выражения мутаций в результате отбора особых генов-модификаторов, влияющих на их проявление, или отбора аллелей с большей физиологической активностью, чем первоначальный рецессивный вариант. Таким образом, степень доминантности фенотипического выражения мутаций может эволюционировать и возрастать под воздействием естественного отбора.

Преобразование нормы реакции. Естественный отбор не только ведет к изменению генетического состава популяций и фенотипическому выражению мутаций, под его воздействием может происходить преобразование нормы реакции. И. И. Шмальгаузен указывает, что перестройка генотипа выражается, прежде всего, в утрате тех реакций, которые в новых условиях среды потеряли свое прежнее значение. Одновременно возникают и новые реакции, наиболее благоприятные в новых условиях. Рассмотрим конкретный пример. Растение при засухе нередко теряет листья, что можно считать приспособлением к сохранению влаги в организме. В этом случае ассимиля-

ция осуществляется черешками и зелеными стеблями. Растение, постоянно находящееся в зоне засушливого климата, может утратить способность образовывать листья. И если потомство такого растения выращивать в условиях влажного климата, листья оно все равно не образует: такая фенотипически выраженная норма реакции утрачена. Впоследствии в эволюции таких засухоустойчивых видов черешки и стебли видоизменяются в листовидные образования — филлодии и филлоклады.

Как указывает И. И. Шмальгаузен, утеря реакций, которые в новых условиях оказываются бесполезными, происходит в результате бесконтрольного накопления мутаций, разрушающих наследственную основу этих реакций. Если мутация нарушает норму реакции, которая не является жизненно важной, то такая мутация не будет отражаться на жизнеспособности организма. Эти мутации накапливаются в популяции и приводят к разрушению механизма осуществления данной нормы реакции.

Характеризуя сущность естественного отбора, обратите внимание на такие его принципы, как вероятностный характер, накапливающее действие, интеграцию мелких полезных изменений признаков в целостную систему. Необходимо также уяснить, что накапливающее и интегрирующее действие отбора осуществляется не само по себе, а идет в направлении приспособления организмов к внешней среде. Именно в создании адаптаций заключается эволюционное содержание естественного отбора.

Завершая рассмотрение сущности естественного отбора, разберитесь в формах элиминации и их значении в эволюции.

Скорость и эффективность отбора. Этот вопрос разрабатывался в трудах зарубежных и советских специалистов по эволюционной генетике (Р. Фишер, С. Райт, Дж. Холдейн, И. И. Шмальгаузен и др.). Не вдаваясь в подробности математических выкладок, важно понять следующее: максимально возможная скорость естественного отбора определяется масштабом изменчивости в признаках, имеющих какое-либо значение в борьбе за существование. Изменчивость же особей зависит от ее насыщенности мутациями, которые, в свою очередь, зависят от частоты их возникновения и биологического значения. Даже вредные мутации, если они рецессивны, могут широко распространяться в популяции. Но во всех случаях этот процесс зависит от частоты повторного возникновения данной мутации и скорости ее уничтожения под влиянием естественного отбора.

Говоря об эффективности естественного отбора, надо подчеркнуть, что даже самые малые преимущества одного генотипа над другим могут привести к существенному изменению в генетической структуре популяции. При этом важную роль будет играть величина популяции: в больших имеются благоприятные условия действия отбора, в малых же он менее эффективен.

На эффективность отбора влияет характер мутаций — доминантные они или рецессивны. Имеет значение и их селективная ценность. Если доминантные мутации детальны, то популяция освободится от них за одно поколение. Отбор же рецессивных генов, или генов с неполным доминированием, затруднен.

Эффективность отбора также зависит от исходной концентрации гена в популяции: при очень низких и очень высоких концентрациях отбор действует медленно, при средних — быстро. Например, нужно 250 поколений, чтобы частота доминантного гена А возросла в популяции с 0,1 до 1 % с коэффициентом отбора в 0,1:

Коэффициент отбора $1\% = \frac{\text{частота размножения аллеля, которому не благоприятствует отбор}}{\text{частота размножения аллеля, которому благоприятствует отбор}}$
и всего 500 поколений, чтобы его частота возросла с 1 до 50 %. Увеличение с 99 до 99,9 % произойдет только через 90000 поколений.