

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.

Формы естественного отбора. Сейчас пока нет единой установившейся классификации форм отбора. Разные исследователи в разное время выделяли прямой, косвенный, активный, пассивный, индивидуальный, половой, семейный, колониальный и другие формы отбора. Однако вычленение такого разнообразия форм отбора целесообразно лишь в отдельных частных случаях; это позволяет оценить только результаты отбора, но не вскрывает специфику действия его основных форм.

В настоящее время чаще всего выделяют две основные формы отбора, которые включают в себя все частные случаи:

- 1) отбор, расширяющий границы наследственной изменчивости популяции — *движущий отбор*;
- 2) отбор, сокращающий границы изменчивости и направленный на поддержание в популяции среднего, ранее сложившегося значения, признака, свойства — *стабилизирующий отбор*.

Разберитесь в механизме действия движущего отбора, при этом особое внимание уделите тому, как изменяется форма кривой распределения признака в популяции при наличии движущего отбора (Шмальгаузен, 1968, с. 123—149; Георгиевский, 1985, с. 126—131). Рассмотрите основные разновидности движущего отбора (направленный, дизруптивный, транзитивный), приведите примеры, иллюстрирующие разновидности движущего отбора.

Более сложным для понимания является механизм действия стабилизирующего отбора. Рассматривая теорию стабилизирующего отбора, следует прежде всего обратить внимание на различие между стабилизирующим и движущим отбором. Необходимо разобрать последствия воздействия стабилизирующего отбора на популяцию, сравнить их с последствиями воздействия движущего отбора. Важно обратить внимание на характер изменения кривых, распределение признаков при стабилизирующем и движущем отборе (Шмальгаузен, 1968, с. 106—124).

Подробно следует разобрать механизм стабилизации признаков и два различных эффекта стабилизирующего отбора: отсечение крайних вариантов и канализация развития (Георгиевский, 1985, с. 132—136). Желательно отдельно рассмотреть стабилизирующий отбор в однородных условиях и отбор в разнородных локально, или сезонно меняющихся условиях (Шмальгаузен, 1968, с. 112—117).

Далее необходимо рассмотреть различные случаи, объединяемые как уравнивающий отбор, и попытаться дать оценку значения уравнивающего отбора в природе (Меттлер, Грегг, с. 112—117). Здесь же целесообразно рассмотреть проблему генетического гомеостаза популяции, подробно разобрать компоненты генетического груза и особенно сбалансированный груз. Необходимо проанализировать концепцию адаптивной нормы и значение генетического разнообразия для приспособления популяции (Меттлер, Грегг, с. 214—235).

Наконец следует разобрать роль различных факторов в стабилизации генетического состава популяции в стационарной среде, рассмотреть вопрос о соотношении давления отбора и давления мутаций, миграций, а также генетико-автоматических процессов.

В заключение разберитесь в значении различных форм отбора в эволюции и его творческой роли (Шмальгаузен, 1969, с. 248—249; Шмальгаузен, 1968, с. 147—150, 246—358). Рассмотрите основные результаты естественного отбора, классификацию адаптаций и механизм возникновения адаптаций (адаптациогенез).

СЕМИНАР № 9—10

Тема: Проблема вида и видообразование

Вопросы

1. Формирование представлений о виде:
 - а) научное определение вида (Дж. Рей);
 - б) К. Линней о реальности и универсальности вида;
 - в) представление о виде Ж. Б. Ламарка;
 - г) Ч. Дарвин о реальном и эволюционирующем виде;
 - д) современные представления о виде. Признаки вида (Комаров, Кольцов, Вавилов, Майр, Завадский и др.).
2. Критерии вида и использование их в систематике:
 - а) определение понятия;
 - б) различные критерии, их преимущества и недостатки при использовании в систематике.
3. Структура вида:
 - а) внутривидовые группировки (по Завадскому, Наумову, Баранову);
 - б) популяция — элементарная единица эволюции;
 - в) природа межпопуляционных различий. Экологическая, географическая, климатическая изменчивость.
4. Способы видообразования:
 - а) видообразование и формообразование (сущность, различия и взаимосвязь этих процессов);
 - б) аллопатрическое видообразование;
 - в) симпатрическое видообразование.
5. Общая схема микроэволюции.

Литература

- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система: М., Л., 1931.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
Современные проблемы эволюционной теории. М., 1967.
Грант В. Эволюция организмов. М., 1974. С. 162—228.
Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.
Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966. Ч. 2—3. С. 83—101, 138—171, 226—296.
Завадский К. М. Вид и видообразование. М., Л., 1968.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973.
Иорданский Н. Н. Эволюция жизни: Учеб. пособие. М., 2001. С. 74—87, 106—120.

Задание

Пользуясь рекомендованной литературой, выпишите примеры разных способов видообразования.

Аллопатрическое видообразование:

Симпатрическое видообразование:

а) на основе отдаленной гибридизации:

б) на основе полиплоидии:

в) на основе экологического разобщения:

г) на основе фрагментации генетического материала:

Методические рекомендации

Проблема вида является одной из центральных в биологии, поэтому ее изучению необходимо уделить особое внимание. Сначала надо составить ясное представление, что обозначает понятие «вид», убедиться в реальности его существования в природе. Важно понять, что вид — это универсальное явление, основная форма существования живой материи. Из этого вытекает огромное значение проблемы вида в развитии различных биологических наук и в прикладных областях биологии.

История развития понятия «вид». Обращаясь к этому вопросу, надо вспомнить материал первого раздела курса эволюционного учения. Сама логика развития биологических знаний привела к необходимости выделения этого понятия, что связано с именем английского ученого Дж. Рея (1686). Постарайтесь определить главные положения представлений о виде у К. Линнея, которые заложили краеугольный камень современной концепции вида. Обратите внимание на то, что шведским ученым были отмечены важные черты вида — дискретность, а также его универсальность, поэтому вид был положен в основу построения его системы природы.

Принципы описательной зоологии и ботаники привели к утверждению типологической концепции вида. Она дает основание судить о виде по описанию одного экземпляра. Эта концепция утвердилась в метафизический период развития естествознания, когда виды рассматривались как результат творческого акта.

Создание первой эволюционной теории было связано с коренным изменением представления о виде. Объясните, почему Ж. Б. Ламарк пришел к отрицанию реальности вида.

Ч. Дарвин считал, что эволюция органического мира идет через изменение видов. Отсюда и название его основного научного труда. Здесь мы видим синтез идеи устойчивости и изменчивости вида, представления о нем, как об исторической категории. Правда, сам Ч. Дарвин не дал четко разработанной концепции вида и не очень удачные высказывания в «Происхождении видов» оставляют место для различных мнений. Но анализ всех представлений Ч. Дарвина об эволюции органического мира и роли вида в этом процессе заставляет верить в то, что он считал виды реально существующими в природе.

Дальнейшее развитие представлений о виде связано с использованием экологических и генетических методов исследования. Этим был обусловлен новый этап в разработке проблемы вида. Было доказано, что вид многообразен, это сложная совокупность форм, образующих систему генетически взаимосвязанных единиц. Так сложилась новая политипическая концепция.

В настоящее время вид характеризуется как дискретная единица живой материи на надорганизменном уровне организации, реально существующая на определенном историческом этапе, способная к самовоспроизведению и эволюции. Вид политипичен и представляет собой целостную интегрированную систему соподчиненных популяций.

Характерные черты вида (признаки) и его критерии. Их изучение имеет огромное значение в разработке теории биологического вида, а также практических примеров распознавания видов (критериев) в природе. К. М. Завадский выделил 10 основных признаков вида. Во-первых, это *численность*. О каком бы виде, воспроизводимом в природе, не шла речь, он всегда должен быть множеством. Только определенная плотность особей обеспечивает необходимые контакты полов и воспроизведение.

Важной чертой является определенность *типа организации*, обусловленный генетически. Далее следует *способность вида к воспроизведению*, что обеспечивает возможность существования его во времени.

Важнейшим признаком вида является его *дискретность*, т. е. нескрещиваемость особей разных видов. В процессе эволюции вырабатываются различные механизмы репродуктивной изоляции, которые и обуславливают подобную обособленность.

Характерным свойством видов живых организмов является их *приуроченность к определенным экологическим условиям*. Каждый вид занимает определенное место в экосистеме, т. е. обладает комплексом специфических адаптаций.

Каждый вид занимает определенную территорию или акваторию (имеет *определенный ареал распространения*).

Следующая характерная черта вида — многообразие составляющих его форм и групп, что является следствием микроэволюционных процессов в различных экологических и географических условиях (*структурность*). Несмотря на это, каждый вид обладает *целостностью*, т. е. представляет собой единую систему. Попытайтесь объяснить, благодаря чему вид поддерживает свою целостность, приведите примеры соответствующих адаптаций.

Необходимо также иметь в виду, что вид — это единица, способная к эволюции и преобразованию во времени (*историчность*), но в то же время он не имеет заранее заданного внутреннего срока существования.

Завершая рассмотрение этого вопроса выясните, какие признаки вида можно использовать в качестве критериев, какие критерии чаще всего используются в систематике и в каких случаях каждый из них неприменим.

Структура вида. Каждый вид состоит из множества различных внутривидовых группировок, т. е. обладает определенной структурой. Выделяют два основных подхода к пониманию структуры вида. Согласно первому, одни виды состоят из популяций, имеющих непрерывную (или клинальную) изменчивость по всему ареалу, другие виды представлены изолированными популяциями (изолятами), третьи включают смешанные гибридные популяции.

Второй подход к пониманию структуры вида основан на вычленении внутривидовых единиц по принципу разобщенного и совместного их обитания. Такое разделение закрепилось и в соответствующей терминологии — аллопатрические и симпатрические группы. Рассмотрите основные внутривидовые группировки, выясните их отличие друг от друга, взаимосвязь и соподчиненность. Из курса экологии вспомните основные характеристики популяции, попытайтесь вскрыть природу межпопуляционных различий, рассмотрите различные формы изоляции и выясните значение каждой из форм изоляции в возникновении межпопуляционных различий.

Выясните различия между центральными и периферическими популяциями. Здесь надо иметь в виду, что центральные популяции обладают наибольшим генетическим разнообразием и большей фенотипической пластичностью (большей шириной нормы реакции). Выясните, с чем связано генетическое обеднение пери-

ферических популяций, каковы возможности фенотипического разнообразия периферических и центральных популяций.

Обобщая материал по данному вопросу, надо подчеркнуть, что все изменения, протекающие в пределах вида и приводящие к возникновению сложной структуры вида, чрезвычайно важны для понимания стабильности видов и процессов видообразования.

Обратите внимание на внутривидовые взаимоотношения организмов. Их характер специфичен и является выражением общей адаптации вида, так как внутривидовые отношения связывают вид в «некоторое целостное единство». Чем же обусловлена полезность самых разнообразных, а порой и противоречивых внутривидовых взаимоотношений? Дело в том, что особенности связей между организмами и их объединениями внутри вида являются точкой приложения отбора, т. е. формируются в процессе эволюции. И в то же время, как отмечает К. М. Завадский, внутривидовые взаимоотношения служат причиной естественного отбора, т. е. влияют на эволюционные процессы. Поэтому, с одной стороны, отношения внутри вида оказываются очень тонко и точно отрегулированными, что и обеспечивает возможность его существования, с другой, — некоторые нарушения этого механизма (что в природе всегда имеет место) через естественный отбор ведут к изменению сложившегося типа внутривидовых взаимоотношений, т. е. к изменению вида. Отсюда следует, что внутривидовые взаимоотношения — основа устойчивости вида во времени, но они могут быть и причиной изменения вида, его преобразования.

Под внутривидовыми взаимоотношениями понимают все формы зависимостей, которые возникают между организмами и их группами одного вида. Они могут быть постоянными или носить периодический и эпизодический характер. В первом случае они весьма стабильны и зафиксированы в особях приспособлениях (структурных, функциональных, стереотипах поведения). Взаимоотношения, носящие эпизодический характер, подвижны, нестойки, возникают на короткое время.

Как показывают специальные исследования, отдельные особи и их группы могут воздействовать друг на друга прямо и активно (последнее, в основном, характерно для животных) или косвенно, через изменение окружающей среды. Эти воздействия обеспечивают и стимулируют протекание таких важных процессов, как рост, размножение, развитие, или ослабляют их вплоть до значительного угнетения, которое приводит к бесплодию или гибели.

Внутривидовые взаимоотношения для воспроизведения вида по значению можно разделить на основные и производные. Основные — внутривидовые взаимоотношения, обеспечивающие воспроизведение вида. Сюда же относят и отношения между полами (режим спаривания — моногамия, полигамия, турнирные бои самцов полигамных видов и т. п.), между родителями и потомством (гнездование, инкубация, выбор места для откладки яиц, вынашивание, выкармливание и обучение молодняка и т. п.), между особями и группами одного возраста и пола, обеспечивающие сохранение численности популяции (скупивание божьих коровок на зимовке, скопление вредной черепашки в лесной подстилке, образование стай птиц перед отлетом). Перечисленные выше формы внутривидовых взаимоотношений формировались в процессе эволюции, и их совершенствование можно проследить путем сравнительного анализа видов разного уровня развития.

Производные отношения не связаны прямо с обеспечением воспроизведения вида и поддержанием его численности. Они возникают на основе имеющихся основных отношений и существуют временно, а потом исчезают. Производные отношения появляются в результате роста плотности популяции. Это может вести к

гибели особей, переходу к каннибализму, например, у речного окуня, некоторых насекомых, откочевке животных, к дифференцировке и изреживанию в лесопосадках и т. д. К этому же типу отношений можно причислить ситуации, возникающие в результате охраны индивидуального или группового кормового участка, борьбы за корм, т. е. не связанные с увеличением плотности популяции.

Внутривидовые взаимоотношения чрезвычайно противоречивы, что обусловлено диалектическим характером явлений природы. Их нельзя свести только к конкуренции или взаимопомощи. Лишь представление о противоречивости взаимоотношений внутри вида поможет разобраться в их возникновении и роли в эволюции.

Способы видообразования. При изучении этого вопроса надо связать материал о генетических основах эволюционного процесса с движущими силами эволюции, представить возможную картину видообразования.

Обратите внимание, что популяция, являясь динамической системой, постоянно испытывает на себе воздействие мутационного процесса (плюс рекомбинации) и давление отбора. Это приводит к устойчивому изменению популяции или группы популяций в определенном направлении, появлению изолирующих механизмов. Суть самого процесса возникновения новых генетических закрытых систем (новых видов) состоит в становлении генетической изоляции. Характер изолирующих барьеров их природа будут определять способ видообразования.

В настоящее время выделяют два пути видообразования — аллопатрический и симпатрический. Наиболее понятным и хорошо иллюстрируемым является аллопатрический способ видообразования. Он сопряжен с расселением исходного вида или с расчленением материнского вида на части какой-либо преградой. Здесь главную роль играет пространственная изоляция, т. к. для такого процесса требуются большие отрезки времени. Теория аллопатрического (географического) видообразования достаточно глубоко разработана и обоснована Э. Майром (1968), который считает этот способ преобладающим. Основным доказательством в пользу географического видообразования Майр считает выявление в природе видов, в пределах которых дивергенция находится на всех стадиях вплоть до недавно завершившегося видообразования.

Вторым доказательством в пользу аллопатрического видообразования является достаточно полно изученная географическая изменчивость видовых признаков и в частности таких, как экологические особенности популяций из различных районов ареала и изолирующих механизмов.

Другие авторы, например С. Райт, отводят большое место в природе симпатрическому способу видообразования. Суть его состоит в том, что новые видовые формы возникают в рамках одной популяции и совпадают с ареалом материнского вида. Разберите различные пути симпатрического видообразования — на основе полиплоидии, гибридизации, экологического разобщения, проиллюстрируйте их примерами. При этом помните основные характеристики вида, которые были указаны выше. Если речь идет о внезапном, скачкообразном появлении новой полиплоидной формы, генетически изолированной сразу от остальной части материнского вида, то это еще не значит, что появился новый вид. Это — новая видовая форма. И только с приобретением основных черт вида (численность, тип организации, дискретность, ареал и т. д.) она по праву займет ранг вида. Поэтому, каков бы ни был путь видообразования, он всегда является процессом историческим, т. е. протекает во времени и идет под контролем естественного отбора.

Заканчивая рассмотрение вопроса о видообразовании, убедитесь в главном тезисе: вид — качественный этап эволюции.