

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ.М.В.ЛОМОНОСОВА  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ  
КАФЕДРА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

«Утверждаю»  
Зав. каф. биологической эволюции  
\_\_\_\_\_ проф. А.С. Северцов

ПРОГРАММА  
курса  
«Теория эволюции»  
(70 ч.)

Автор программы:  
проф. Северцов А.С.,

---

## Пояснительная записка

**Тип образовательного стандарта:** Курс рассчитан на студентов 4 курса по программе специалист (МС), 4 курса бакалавриата (ИБ), 2 курса магистратуры (ММ).

**Направление подготовки:** 020400.62, 020400.68 «Биология».

**Учебный план:** ИБ\_Биология (Общая биология и экология).

**Профиль:** Общая биология и экология.

**По учебному плану:** Курс базовой части, общепрофессионального блока, обязательный.

**Читается:** 4 курс, 7 семестр.

Программа курса рассчитана на 70 часов (21 лекция и 14 семинарских занятий).

**Цель курса:** ознакомление студентов с современной теорией биологической эволюции. Объяснение значения теории эволюции и ее места в общебиологических теориях. Показать общую структуру теории эволюции: значение и формы генетической изменчивости, роль эпигенетических процессов индивидуального развития, экологические причинные естественного отбора, формах отбора, пути и закономерности макроэволюции на уровнях организма и таксонов, главных направлениях эволюционного процесса. Представить понятий аппарат эволюционной биологии.

### **Задачи курса:**

1. Дать целостное понимание закономерностей биологической эволюции.
2. Научить владению эволюционной терминологией.
3. Показать значение теории биологической эволюции в биологии.

### **По окончании прослушивания спецкурса студенты должны:**

1. Должны знать основы теории эволюции.
2. Свободно оперировать основными эволюционными понятиями.
3. Понимать роль эволюции в биологических процессах.

## Методика проведения и аттестация

Курс проводится в виде лекций и семинарских занятий, а также самостоятельной работы студентов по усвоению эволюционной литературы. На семинарах обсуждаются наиболее сложные для понимания вопросы, разбирается обширный фактический материал по эволюционной биологии на основе новейших публикаций мировой научной литературы.

**Промежуточная аттестация** проходит на семинарах в виде письменных контрольных по пройденному материалу. Происходит проверка знаний по текущему материалу.

**Итоговая аттестация** проходит в конце курса в виде экзамена (группы полевого отделения) или зачета для всех других групп.

## План проведения

№№ темы	Название основных разделов	Количество часов	Расчет в зачетных единицах
1	Введение.	2	
2	Генетические, онтогенетические, экологические основы эволюции		
3	Процесс микроэволюции.		
4	Процесс макроэволюции		

5	Главные направления эволюции		
6	Эволюция экосистем		
7	Направленность эволюции.		
8	Заключение		
	<b>Всего часов:</b>	<b>42</b>	

# Программа спецкурса

## Введение.

Основные особенности биологической эволюции. Значение эволюционной теории для биологии, селекции, мировоззрения.

## Основы эволюции.

Генетические основы эволюции. Генетическая изменчивость. Генофонд. Правило Харди-Вайнберга. Дрейф генов. Миграция. Системы скрещивания. Структура генофонда.

Онтогенетические основы эволюции. Реализация генетической информации. Экспрессия генов, редактирование экспрессии. Генетическая регуляция онтогенеза. Эпигенетическая регуляция онтогенеза. Паратипическая изменчивость, фенотипическая изменчивость и ее составляющие. Генотип и фенотип. Норма реакции.

Экологические основы эволюции. Популяция, как элементарная единица эволюции. Структура популяций. Структура популяций животных. Структура популяций растений. Экологические взаимодействия, как причина естественного отбора, борьба за существование. Дифференциальная смертность, дифференциальное выживание и репродуктивный успех. Экологическая ниша. Факторы, влияющие на популяцию. Межвидовая конкуренция. Внутривидовая конкуренция. Условная конкуренция. Пассивная конкуренция. Комплексность экологических взаимодействий.

## Микроэволюция.

Искусственный отбор. Математическое описание отбора. Экспериментальное изучение отбора. Отбор по единичным аллелям. Отбор по количественным признакам. Отбор по онтогенетически структурированным признакам. Отбор по признакам с широкой нормой реакции. Факторы, влияющие на эффективность селекции.

Естественный отбор. Механизм действия естественного отбора. Отбор по жестко генетически детерминированным признакам. Отбор по признакам с широкой нормой реакции. Действие системы векторов отбора. Формы естественного отбора. Движущий отбор. Стабилизирующий отбор. Балансирующий отбор. Дизруптивный отбор. Семейный отбор. Групповой отбор. Общее заключение по проблеме естественного отбора. Эписелекционная эволюция. Эписелекционная эволюция признаков с широкой нормой реакции. Эволюция признаков, не влияющих на приспособленность. Эволюция признаков, не подвергающихся отбору и соотбору.

Вид и видообразование. Дивергентная и филетическая эволюция. Типы и механизмы изоляции. Видообразование. Аллопатрическое видообразование. Парapatрическое видообразование. Зоны интерградации, гибридные зоны. Симпатрическое видообразование. Селективные и неселективные механизмы видообразования. Экологические расы. Темпы видообразования. Развитие концепции вида. Современные концепции вида. Биологическая концепция вида. Морфологическая концепция вида. Эволюционные (филогенетические) концепции вида.

### **Макроэволюция.**

Макроэволюция и микроэволюция. Эволюция популяций и эволюция организмов. Методы реконструкции филогенеза. Гомологичные и аналогичные признаки. Модальности гомологии. Синапоморфии и симплезиоморфии.

Эволюция онтогенеза. Биогенетический закон. Эволюция стадий онтогенеза. Теория филэмбриогенеза. Модусы прогрессивной эволюции. Модусы редукции органов. Эволюция онтогенетических корреляций. Геномные, морфогенетические, эргонетические корреляции. Гетерохронии. Атавизм.

Функциональная дифференциация организма. Структура и функция. Принципы и типы функциональной эволюции. Координации (филетические корреляции). Пластичность организации. Коадаптация подсистем организма. Эволюционные запреты и тупики эволюции.

Филогенез таксонов. Адаптивная зона. Дивергенция. Адаптивная радиация. Параллельная эволюция. Освоение новых адаптивных зон. Дробление адаптивных зон. Конвергенция. Монофилия и полифилия происхождения надвидовых таксонов.

### **Главные направления эволюции.**

Биологический прогресс и биологический регресс. Парадокс Хаксли. Критерии биологического прогресса. Основные пути биологического прогресса. Ароморфоз, алломорфоз. Основные типы специализации. Смена фаз адапциоморфоза. Проблема вымирания.

### **Эволюция экосистем.**

Филоценогенез. Своеобразие экосистемного уровня организации. Что считать эволюцией экосистем. Специогенез. Экогенез. Когерентная и некогерентная эволюция. Экологические кризисы. Аральский экологический кризис. Меловой биоценотический кризис. Темпы эволюции и темпы филоценогенеза.

## **Направленность эволюции.**

Причины направленности эволюционного процесса. Роль взаимодействия индивидуальной изменчивости и экологических условий в направлении процессов микроэволюции. Роль организации и отбора в направленности макроэволюции. Необратимость эволюции. Канализованность эволюции.

## ЛИТЕРАТУРА.

### Основная

Северцов А.С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л. Наука. 1987.

### Дополнительная.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Наука, 1987.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М. Наука. 1977.

## **Аннотированный список лекций**

### Лекционный курс «Теория эволюции»

1. Введение.
2. Искусственный отбор.
3. Популяция, как элементарная единица эволюции.
4. Борьба за существование.
5. Механизм действия естественного отбора.
6. Формы отбора и результаты отбора.
7. Изоляция и видообразование.
8. Концепция вида.
9. Адаптация как результат эволюции.
10. Соотношение микро- и макроэволюции.
11. Принципы реконструкции филогенеза.
12. Эволюция стадий индивидуального развития и теория филэмбриогенеза.
13. Эволюция онтогенетических корреляций.
14. Дифференциация и интеграция в филогенезе.
15. Дивергенция, параллелизм, конвергенция.
16. Монофилия и полифилия в происхождении надвидовых таксонов.
17. Прогресс и регресс в эволюции.
18. Необратимость эволюции.
19. Филогенез.
20. Когерентная и некогерентная эволюция. Экологические кризисы.
21. Теории селектогенеза, эктогенеза, автогенеза и мутационизма.

#### Лекция 1. Введение.

Объяснение значения теории эволюции и ее места в общебиологических теориях. Значение для селекции, для объяснения наблюдаемых биологических явлений и процессов. Объяснение эволюцией биоразнообразия и приспособленности. Структура теории эволюции. Микроэволюция: от мутации до вида. Макроэволюция – эволюция надвидовых таксонов.

#### Лекция 2. Искусственный отбор.

Искусственный отбор, как модель микроэволюции. Норма реакции. Отбор идет по фенотипам, отбираются генотипы. Соотношение генотипической и паратипической изменчивости. Роль комбинативной генетической изменчивости. Отбор в плюс и минус направлениях идет на основе разной генетической изменчивости. Селекционный

дифференциал, ответ на отбор, наследуемость признаков фенотипа. Эффективность отбора в зависимости от генетической компоненты фенотипической изменчивости.

### Лекция 3. Популяция, как элементарная единица эволюции.

Определение популяций. Требования, предъявляемые к популяции синтетической теорией эволюции (СТЭ). Замкнутость генофонды, панмиксия, численность. Соотношение теоретических представлений с наблюдениями естественных популяций. Поток генов. Изоляция расстоянием. Иерархия популяций.

### Лекция 4. Борьба за существование. Экологические взаимодействия в природе.

Возрастная смертность и ее значение в естественном отборе и адаптации. Внутрипопуляционный полиморфизм и его значение. Конкуренция внутрипопуляционная, межпопуляционная, межвидовая. Роль паразитов и хищников. Экологические процессы как причина естественного отбора и фактор, определяющий его направление.

### Лекция 5. Механизм действия естественного отбора.

Соотношение мутационной и комбинативной изменчивости с отбором. Отбор и сбалансированный полиморфизм. Отбор – причина транзитивного полиморфизма. Отбор, идущий по признакам с широкой нормой реакции.

### Лекция 6. Формы отбора и результаты отбора.

Стабилизирующий отбор. Движущий отбор. Балансирующий отбор. Изменение генофонда и генетического определения признаков фенотипа при разных формах отбора. Дизруптивный отбор и его ограничение. Частотно-зависимый и плотностно-зависимый отбор. Проблема группового отбора.

### Лекция 7. Изоляция и видообразование.

Дивергентная и филетическая эволюция. Клинальная и дискретная изменчивость на ареале вида. Аллопатрическое видообразование. Парапатрическое видообразование. Симпатрическое видообразование. Зоны интерградации и гибридизации. Экологические расы.

### Лекция 8. Концепции вида.

Типологическая концепция и ее современное применение. Номиналистическая концепция. Филогенетическая и эволюционная концепции. Реальность вида. Сальтационное видообразование. Биологическая концепция вида. Таксономическая (морфологическая) концепция вида. Достоинства и недостатки этих концепций.

### Лекция 9. Адаптация как результат эволюции.

Эволюция как авторегуляторный процесс. Оппортунистичность адаптивной эволюции. Экологическая интерпретация приспособленности. Компоненты приспособленности в популяционной генетике. Морфологическая интерпретация адаптации. Эволюционный компромисс.

### Лекция 10. Соотношение микро- и макроэволюции.

Определение понятий микроэволюции и макроэволюции. Макроэволюция как результат микроэволюционных процессов. Темпы макроэволюции. Своеобразие закономерностей макроэволюции как результат изменения масштабов изучения этого процесса.

### Лекция 11. Принципы реконструкции филогенеза.

Модель сетчатого родства особей в популяции. Метод тройного параллелизма и его дальнейшее развитие. Кладистический подход. Апоморфии и плезиоморфии. Достоинства и недостатки кладистического подхода. Соотношение молекулярных и традиционных методов в реконструкции филогенеза и макроэволюции.

### Лекция 12. Эволюция стадий индивидуального развития и теория филэмбриогенеза.

Стадийность и непрерывность онтогенеза. Автономность эволюции стадий. Происхождение и эволюция метаморфоза. Автономизация и рационализация онтогенеза. Педоморфоз и неотения. Эмбрионизация. Основные модусы филэмбриогенеза и их эволюционное значение.

### Лекция 13. Эволюция онтогенетических корреляций.

Типа онтогенетических корреляций. Геномные корреляции. Взаимодействие генов и роль редактирования их экспрессии. Морфогенетические корреляции и их значение в формировании целостного организма. Эргонетические корреляции – формирование морфофизиологический взаимодействий подсистем организма. Эволюция морфогенеза как повышение надежности индивидуального развития.

### Лекция 14. Дифференциация и интеграция в филогенезе.

Соотношение структуры и функции в процессе естественного отбора. Основные типы функциональных преобразований подсистем организма и их эволюционное значение. Ограничения на функциональные преобразования – филетические корреляции. Основные типы филетических корреляций, их прочность. Их значение с точки зрения поддержания целостности организма в ходе филогенеза.

Лекция 15. Дивергенция, конвергенция и параллелизм в эволюции надвидовых таксонов. Понятие адаптивной зоны эволюции. Дивергенция признаков. Адаптивное развитие таксонов. Дробление адаптивной зоны и параллельная эволюция. Параллелизм признаков. Конвергенция признаков. Конвергенция таксонов и критерии различения параллелизмов и конвергенций.

### Лекция 16. Монофилия и полифилия в происхождении надвидовых таксонов.

Независимое освоение адаптивных зон разными таксонами. Квантовая эволюция. Параллелизм и конвергенция на тканевом и клеточном уровнях организации. Естественная система как монофилетическая система.

### Лекция 17. Прогресс и регресс в эволюции.

Теория ограниченного и неограниченного прогресса. Теория главных направлений эволюционного процесса. Критерии биологического прогресса. Ароморфоз, алломорфоз, основные типы специализации. Типичная смена фаз адапциоморфоза.

### Лекция 18. Необратимость эволюции.

Законы необратимости эволюции. Обратимость и необратимость количественных и качественных признаков. Генетические, эпигенетические, морфогенетические и экосистемные причины необратимости. Восстановление вымирающих и вымерших форм методами селекции с точки зрения необратимости эволюции.

### Лекция 19. Филоценогенез.

Точки зрения на существование собственных закономерностей эволюции многовидовых сообществ – экосистем. Соотношение филоценогенеза и микроэволюции. Биоморфы как структурные единицы биоценозов. Формирование биоморф в процессе эволюции. Экогенез и специогенез. Коадаптивные комплексы видов.

### Лекция 20. Когерентная и некогерентная эволюция. Экологические кризисы.

Взаимная адаптация компонентов биоценоза в стабильных абиотических условиях. Причины экологических кризисов: эволюционные, климатические, антропогенные. Биоценозы и случайные объединения видов – группировки. Структура кризисов на примерах Аральской экологической катастрофы и мелового биоценологического кризиса.

### Лекция 21. Соотношение селектогенеза (дарвиновской эволюции) и эктогенеза, автогенеза и мутационизма.

Основные положения селектогенеза (эволюции на основе естественного отбора) в сопоставлении с другими направлениями эволюционизма. Классический ламаркизм (эктогенез) и советский творческий дарвинизм. Теория номогенеза и ее критика. Мутационизм как приравнивание изменчивости к эволюции.

## Аннотированный список семинаров.

### Вводный семинар.

1. Исторический очерк: трансформизм и креационизм.
2. Теория Ж.Б.Ламарка и ламаркизм.
3. Теория Ч.Дарвина. Краткий очерк развития дарвинизма.
4. Современные теории эволюции (ногогенез, эктогенез).

*(Литература: Длусский Г.М. История и методология биологии. М. «Анабасис». 2006. 219 с. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или переживание благоприятствуемых разновидностей в борьбе за жизнь – любое издание.)*

### Особенности биологической эволюции.

1. Основные характеристики эволюционного процесса (отличие от онтогенеза, конечных, циклических, хаотичных и др. преобразований систем во времени).

2. Основные свойства синергетических процессов, диссипативные структуры, условия перехода количественных изменений в системе в качественные (точки бифуркации, появление новых свойств). Самоорганизующиеся системы.

3. Особенности биологической эволюции (определение адаптивной эволюции, ее механизмы: изоляция, борьба за существование, отбор). Прогностическая ценность микро- и макроэволюционных исследований.

*(Литература: Белоусов Л.В. "Биологический морфогенез" со стр. 51*

*Эбелинг В. "Образование структур при необратимых процессах"*

*Эйген М., Винклер "Игра жизни")*

### Источники изменчивости

1. Фенотипическая изменчивость; понятие признака, норма реакции, модификации, морфозы (понятия, эволюционное значение). Какие формы наследственных изменений входят в дарвиновское понятие неопределенной изменчивости.

2. Источники наследственной изменчивости: мутации разных типов, рекомбинации; их эволюционное значение. Мобильные генетические элементы.

3. Генетическая основа формирования признака: гены-модификаторы, полигения, плейотропия, экспрессивность и пенетрантность, неравновестность по сцеплению, супергены, коадаптивные генные комплексы, гено- и фенкопии (привести примеры).

4. Эволюция доминантности (примеры, существующие гипотезы, объясняющие это явление).

5. Способы оценки изменчивости качественных и количественных признаков (генетическая основа формирования количественного признака. Понятие наследуемости и способы ее измерения. Фено-, гено- и паратипическая изменчивость).

6. Соотносительная изменчивость (источник, эволюционное значение).

*(Литература: Северцов А.С. (учебник) соответствующие главы (вопр.1,2), стр.130 (вопр.3), стр.129 (вопр.4).*

*Айала Ф. гл.6 со стр. 149 (вопр.5)*

*Хейсин Р.Л. (вопр.2).*

*Шеннард, гл.8 (вопр.4)*

*Эрлих, Холм, стр.167, Айала Ф. стр.115-122 (вопр.3))*

### Генетические процессы в популяциях

1. Равновесные популяции, закон Харди-Вайнберга (условия соблюдения закона, скорость достижения равновесия частот генов при различных стартовых условиях: неодинаковые численности и частоты аллелей у самцов и самок; гаплоидные популяции).

2. Влияние мутационного процесса на равновесные популяции (скорость замещения исходного аллеля и направление преобразования частот генов в популяциях).

3. Влияние потока генов (миграции) на изменение равновесия генов в популяции.

4. Эффект ограничения численности в равновесных популяциях (понятия: дрейф генов, эффект основателя, эффект бутылочного горлышка).

5. Преобразование популяционной структуры под действием систем скрещивания.

(Литература: Айала Ф. или любой современный учебник по генетике популяций.

Северцов А.С. (учебник) стр.140 (вопр.5)

Концепции вида ... со стр. 54 (вопр.5).)

### Математическое описание отбора.

1. Понятие приспособленности (абсолютная и относительная приспособленность, адаптивная ценность, коэффициент отбора). Компоненты приспособленности. Современное определение отбора.

2. Связь приспособленности с изменчивостью популяции (теорема Фишера и ее доказательство, возможные исключения).

3. Отбор по одному локусу: изменение частот аллелей в популяции при селективном преимуществе доминантных или рецессивных гомозигот.

4. Отбор по одному локусу: изменение частот аллелей в популяции в случае, если гетерозигота имеет более высокую или более низкую приспособленность, чем обе гомозиготы.

5. Результаты отбора при рассмотрении 2-х и 3-х локусных моделей популяции.

6. Математическое описание отбора по количественным признакам (понятие селекционного дифференциала, ответа на отбор, реализованной наследуемости. Примеры применения).

7. Отбор по количественным признакам: асимметрия ответа на отбор, причины возможного исчерпания или увеличения гено- и фенотипической изменчивости в процессе отбора, достижение пределов ответа на отбор.

(Литература: Северцов А.С. (учебник) гл.2

Айала Ф. гл.4.)

### Экологические основы эволюции

1. Популяция как элементарная единица эволюции. Критерии выделения популяции, структура популяции, устойчивость популяции, понятие экологической ниши.

2. Формы элиминации (значение массовой и индивидуальной элиминации для эволюции).

3. Численность популяции: типы динамики численности, факторы, регулирующие численность. Разница между колебаниями численности и отбором. Связь колебаний численности с динамикой частот генотипов.

4. Типы экологических взаимодействий особей (внутри и межпопуляционные, действующие на одном или разных трофических уровнях). Формы конкуренции (индивидуальная, групповая, прямая, условная).

5. Формы борьбы за существование, их причина и эволюционный результат (ср. активную и пассивную формы борьбы с К и R стратегиями адаптации).

6. Адаптация - как селекционный результат взаимодействия разнонаправленных факторов среды.

*(Литература: Северцов А.С. (учебник), гл.3 (вопр.1,3,5).  
Современный учебник экологии (вопр.2,4).)*

#### Способы организации популяционной изменчивости

1. Генетическая изменчивость природных популяций (методы оценки; накопление генетической изменчивости в популяции: понятие о нейтральных, псевдонейтральных, вредных и адаптивных мутациях; гипотеза Четверикова).

2. Внутри- и межпопуляционная изменчивость по фенотипам (причины и структура). Клинальная изменчивость и условия ее формирования.

3. Переходный полиморфизм (условия формирования и поддержания, примеры).

4. Устойчивый полиморфизм (условия формирования и поддержания, примеры).

5. Значение ролевых взаимодействий для поддержания эволюционной устойчивости полиморфизма (гипотеза А.Г Креславского).

*(Литература: Северцов А.С. (учебник) стр.138 (вопр.1), стр.164 (вопр.2), стр.121 (вопр.3,4).)*

*Зрлик, Холм стр.226 (в.1).*

*Концепции вида ... стр.158 (вопр.2), стр.75-80, 85-97 (вопр.5).*

*Шеннард со стр.61 (вопр.3,4)*

#### Естественный отбор

1. Механизм действия естественного отбора. Творческая роль отбора (отличие от модели "отбор - сито").

2. Факторы, влияющие на эффективность отбора в популяции (численность, пространственная подразделенность популяции, частота смены поколений, интенсивность отбора).

3. Движущий отбор по моно- и полигенным признакам, по признакам с широкой и узкой нормой реакции (механизм и результат действия).

4. Механизм действия стабилизирующего отбора. Его последствия для преобразования генофонда популяции, эволюции онтогенеза. Дестабилизирующий отбор (условия действия, примеры).

5. Балансирующий и дивергентный отбор. Условия, приводящие к сбалансированному полиморфизму и дивергенции в популяции. Частото- и плотностнозависимый отбор.

6. Эволюционные последствия действия индивидуального и группового отбора.

7. Половой отбор. Механизм действия, результаты, примеры.

8. Понятия K и R отбора, условия применения.

8. Модель "Черной королевы" Ван-Валена.

*(Литература: Северцов А.С. (учебник).)*

#### Вид. Критерии и концепции вида.

1. Понятие "Вид". Условия поддержания целостности вида. Структура вида. Понятие дискретности видов. Существующие критерии вида, ограниченность их применения.

2. Репродуктивные изолирующие механизмы (РИМ). Примеры действия пре- и посткопуляционных РИМ. Какие РИМ могут вырабатываться под действием отбора и почему?

3. Типологическая и номиналистическая концепции вида. Принципы выделения видов. Механизмы поддержания целостности вида, его структура.

4. Биологическая концепция вида. Критерии, используемые для разделения видов. Условия сосуществования видов, механизм поддержания целостности вида.

5. Морфологическая концепция вида. Критерий выделения видов. Условия сосуществования видов и поддержания их целостности (отличие от биологической концепции).

*(Литература: Северцов А.С. (учебник) (вопр.1,2)*

*Концепции вида... гл.1, стр.158 (вопр.1), гл.2 (вопр.2), гл.7 (вопр.3,4,5).)*

#### Видообразование.

1. Филетическое и дивергентное видообразование. Недостаточность предпосылок в Дарвиновской схеме дивергентного видообразования.

2. Формирование РИМ и начальные этапы видообразования (пример: южноамериканский комплекс *Drosophila*).

3. Аллопатрическое видообразование (причины, механизмы, результаты). Понятие кольцевых ареалов, гибридных зон, зон интеграции.

4. Симпатрическое видообразование (причины, механизмы, примеры).

5. Перестройки кариотипа как механизм видообразования:

1) особенности видообразования у прокариот; генный перенос.

2) особенности образования новых видов у эукариот: полиплоидия, хромосомные мутации, гибридогенез (примеры для растений, позвоночных и беспозвоночных животных).

7. Темпы видообразования: мгновенное, постепенное, концепция прерывистого равновесия Гулда и Элдриджа.

*(Литература: Северцов А.С. (учебник) (вопр.1-4), стр.161 (вопр.5).*

*Концепции вида и ... гл.6,7 (вопр.1,2)*

*Айала Ф. гл.7 (вопр.3,6).*

*Татаринов Л.П., Завадский К.М. (вопр.7).)*

#### Эволюция онтогенеза.

1. Эпигенетические механизмы регуляции онтогенеза. Понятия креода, эпигенотипа (Уоддингтон).

2. Изменчивость онтогенеза: примеры мутаций и модификационных воздействий, меняющих ход морфогенеза.

3. Причины устойчивости онтогенеза. Понятие эквивинальности. Замки корреляций (примеры, эволюционное значение). Канализация онтогенеза. Автономизация и эмбрионизация онтогенеза. Целостность организма в онтогенезе.

4. Закономерности эволюции онтогенеза (преимущества и недостатки существующих концепций):

1) Теория филэмбриогенезов А.Н.Северцова (образование и редукция признаков);

2) Эволюция эпигенетических процессов (по Шмальгаузену - Уоддингтону).

3) Образование новых признаков путем сальтаций.

*(Литература: Северцов (учебник) (вопр. 3, 4-1).*

*Рэфф, Кофмен, гл. 4, стр.114-136. (вопр.2).*

*Татаринов Л.П. стр.108-148 (вопр.4-3)*

*Уоддингтон К. (вопр. 1).*

*Шишкин М.А. стр.142-169 (вопр.1), стр.169-190 (вопр.4-2), стр.190-209 (вопр.3-3).)*

Функциональная дифференциация и интеграция организмов.

1. Взаимосвязь структуры и функции в эволюции. Примеры эволюции функций: дифференциация и специализация, компенсация, субституция, множественное обеспечение функций, смена функций, расширение функций.

2. Корреляции (понятие, примеры). Типы корреляций, их влияние на эффективность отбора, эволюционное значение корреляций.

3. Координации. Примеры, значение. В чем различие в понятиях корреляции и координации (привести примеры).

4. Эволюция на основе функциональных блоков (Уголев А.М.).

*(Литература: Северцов (учебник), "Направленность эволюции".*

*Уголев А.М.)*

#### Направленность эволюции.

1. Понятие прогресса в эволюции. Биологический и морфо-физиологический прогресс и регресс (их признаки, связь с адаптивностью эволюционных изменений, с вымиранием).

2. Главные направления эволюционного процесса по А.Н.Северцову, по И.И.Шмальгаузену (эволюционное и экологическое значение). Типичная смена фаз адаптациоморфоза. Необратимость эволюции.

3. Понятие адаптивной зоны (Симпсон). Темпы араморфной эволюции.

4. Типы филогенеза таксонов: дивергенция, конвергенция, параллелизм (роль внешних и внутренних факторов в поддержании каждого эволюционного пути).

5. Понятие молекулярных часов; ограниченность применения концепции для филогении и систематики.

*(Литература: Северцов А.С. (учебник), "Направленность эволюции".*

*Татаринов Л.П., стр.44-88 (вопр.4).*

*Айала Ф. стр.171-191 (вопр.5).*

*Рэфф, Кофмен гл.3, стр.76-113 (вопр.5))*

#### Эволюция сообществ.

1. Понятие биогеоценоза, его структура, этапы формирования и их эволюционное значение (сукцессии, климаксы). Характеристика жизненных стратегий, используемых видами на разных этапах формирования биоценоза.

2. Особенности биоценотической эволюции, ее отличие от адаптивной эволюции организмов. Понятие когерентной и некогерентной эволюции, эволюционный стазис.

3. Понятие биоценотического кризиса и смены сообществ:

1) примеры глобального изменения биоценозов в процессе развития новых форм биоты (меловой кризис и становление кайнозойских форм биоты);

2) изменение структуры биоценоза под действием климатических факторов на примере исчезновения комплекса мамонтовой фауны.

4. Этапность развития биосферы.

*(Литература: Северцов А.С. (учебник) (вопр.2).*

*Любой современный учебник экологии (вопр.1).*

*Жерихин В. "Эволюция и биоценотические кризисы" (вопр.3-1).*

*Шило Н.А. и др. "Киргильяхский мамонт", М., Наука, 1983 (вопр.3-2))*

## Вопросы для промежуточной и итоговой аттестации.

1. Охарактеризуйте эволюционные взгляды до Ч. Дарвина.
2. Каковы основные положения теории Ламарка?
3. Каковы были взгляды Линнея на происхождение биоразнообразия?
4. Что такое трансформизм?
5. Перечислите основные положения теории Ч. Дарвина.
6. Структура доказательства эволюции и естественного отбора в «Происхождении видов ...» Ч. Дарвина.
7. В чем специфика биологической эволюции?
8. Что такое эргонтические корреляции, каково их значение?
9. Что такое геномные и морфогенетические корреляции?
10. Что такое норма реакции?
11. Что такое автономизация онтогенеза?
12. Что такое рационализация онтогенеза?
13. Как стабилизирующий отбор влияет на фенотипический облик популяции и на ее генофонд?
14. В чем различие активной и пассивной конкуренции?
15. Каковы возможные причины стабильного полиморфизма?
16. Каковы последствия неизбирательной и избирательной элиминаций?
17. Какие факторы влияют на эффективную численность популяции?
18. Как и почему относятся биологическая и морфологическая концепции вида к возможности гибридного видообразования?
19. Что означает выражение «Виды реальны в пространстве, но нереальны во времени»?
20. Назовите три основных источника фенотипической изменчивости.
21. Адаптивные модификации, морфозы, фенкопии. В чем заключаются их различия?
22. В чем состоит эволюционное значение адаптивных модификаций?
23. Дрейф генов и его значение для эволюции.
24. Имбридинг и гомомное скрещивание. Результаты их воздействия на популяцию.
25. Как изменится частота аллелей  $a$  и  $A$ , при неодинаковой исходной приспособленности гомо- и гетерозигот в популяции. Как объяснить, что случайные мутации служат материалом направленного преобразования признаков?
26. Какие формы изменчивости, выделяемые в настоящее время, входят в понятие неопределенной изменчивости Ч. Дарвина?
27. Какова наследуемость и воспроизводимость адаптивных модификаций.
28. Какова роль модификационной изменчивости в эволюции?
29. Какова эволюционная роль признаков с широкой нормой реакции?
30. Каково значение для эволюции популяций мобилизационного резерва изменчивости.
31. Каково эволюционное значение плейотропии?
32. Могут ли в ходе отбора измениться отношения доминантности – рецессивности (межаллельные отношения)? Каким образом?
33. Может ли мутационный процесс сам по себе обеспечивать эволюцию?
34. Может ли повыситься приспособленность популяции при увеличении частоты мутирования?
35. Норма реакции. Изменения нормы реакции под действием естественного отбора.
36. Объясните, почему большинство мутантных аллелей рецессивно по отношению к аллелям дикого типа?
37. От чего зависит конкретное фенотипическое выражение признака?
38. От чего зависит фенотипическое проявление мутации?
39. Понятие нормы реакции. Чем обусловлена стабильность признаков, обладающих узкой нормой реакции?
40. Понятия генокопирования и генной ассимиляции. Механизм действия.

41. Почему комбинативная изменчивость не случайна?
42. Почему мутации могут снижать приспособленность организма?
43. Роль комбинативной изменчивости в преобразовании признаков под действием отбора.
44. Формы генотипической изменчивости. Их роль в преобразовании генотипа под действием отбора.
45. Формы генотипической изменчивости. Их роль в преобразовании фенотипа под действием отбора
46. Что такое фенкопии? Возможный механизм их формирования. Примеры.
47. Эволюционное значение "принципа основателя" и "эффекта бутылочного горлышка".
48. К- и r-стратегии размножения. Их эволюционное значение.
49. Возможна ли дивергенция при отсутствии межгрупповой конкуренции?
50. Какие типы экологических связей входят в понятие борьбы за существование?
51. Каково эволюционное значение условной конкуренции?
52. Каковы эволюционные последствия внутри- и межвидовой конкуренции?
53. Какое значение для эволюции имеет иерархия популяционной структуры вида?
54. Охарактеризуйте избирательную и неизбирательную элиминацию.
55. Перечислите возможные последствия межвидовой конкуренции.
56. Перечислите эволюционные последствия массовой и индивидуальной элиминации.
57. Почему единицей эволюции является популяция, а не вид и не особь?
58. Почему популяция считается элементарной единицей эволюции?
59. Чем отличается фундаментальная экологическая ниша от реализованной?
60. Чем различаются активная и пассивная конкуренция?
61. Почему происходит снижение жизнеспособности особей при интенсивном искусственном отборе?
62. В чем несовершенство модели естественного отбора как сита?
63. Возникновение групповых адаптаций на основе индивидуального отбора: модели, механизмы, примеры.
64. Дайте характеристику балансирующей форме естественного отбора.
65. Дайте характеристику движущей форме естественного отбора.
66. Дайте характеристику стабилизирующей форме естественного отбора.
67. Действие системы векторов отбора и его последствия.
68. Как в рамках теории контрбаланса векторов естественного отбора происходит направленное преобразование популяции?
69. Как зависит эффективность отбора от размеров популяции?
70. Как Ламарк объяснял возникновение разнообразия на одном и том же уровне организации (на данной граде)?
71. Как связана интенсивность отбора с динамикой численности популяции?
72. Какие факторы влияют на темпы микроэволюции?
73. Какую роль играет контрбаланс векторов естественного отбора в стабилизации популяции?
74. Механизм действия дизруптивного отбора и его последствия.
75. Можно ли частотно-зависимый отбор считать частным случаем циклического отбора?
76. Назовите законы эволюции, сформулированные Ламарком.
77. Особенности отбора по количественным признакам.
78. Особенности отбора по признакам с широкой нормой реакции.
79. Отбор на расширение нормы реакции. Механизм действия.
80. Половой отбор. Механизм действия, примеры.
81. Последствия действия стабилизирующего отбора на онтогенез особей и структуру генофонда популяции
82. Почему отбор приводит к направленному комбинированию генов?
83. Прямые и коррелятивные эффекты естественного отбора.
84. Существует ли связь между интенсивностью элиминации и эффективностью отбора?
85. Что такое конгруэнции и каков механизм их формирования?

86. Является ли половой отбор следствием индивидуальной конкуренции?
87. В чем причина дискретности видов с позиции биологической концепции вида?
88. В чем причины дискретности видов с позиции морфологической концепции вида?
89. В чем состоит "принцип основателя"?
90. В чем состоит биологическая концепция вида?
91. В чем суть биологической концепции вида?
92. В чем суть морфологической концепции вида?
93. В чем суть номиналистической концепции вида?
94. Видообразование путем полиплоидии. Механизмы, примеры.
95. Возможно ли сальтационное видообразование?
96. Зоны гибридизации: возможные последствия их существования.
97. Как влияет на генофонд популяции ассортативное скрещивание?
98. Как возникает вторичная симпатрия?
99. Как формируются кольцевые ареалы?
100. Как формируются прекопуляционные механизмы изоляции?
101. Какие факторы определяют темпы видообразования?
102. Каков механизм аллопатрического видообразования?
103. Каковы механизмы симпатрического видообразования?
104. Какое значение для микроэволюции имеет изоляция?
105. Какой тип скрещивания аналогичен понятию "половой отбор"?
106. На основании чего можно судить о видовом или подвидовом ранге группы?
107. Определение полиморфизма. Генетический и модификационный полиморфизм. Какие формы генетического полиморфизма вы знаете?
108. Охарактеризуйте границы применимости биологической концепции вида.
109. Парапатрическое видообразование. Механизмы, примеры.
110. Перечислите известные вам критерии вида. Условия их применимости.
111. Перечислите известные вам способы видообразования, их пусковые механизмы
112. Перечислите посткопуляционные механизмы изоляции.
113. Почему посткопуляционная изоляция не может являться результатом действия отбора?
114. Сетчатое видообразование. Механизмы.
115. Системы скрещивания, их влияние на генофонд популяции и эволюцию фенотипических признаков.
116. Что такое клинальная изменчивость. Каковы причины ее образования.
117. Что такое селективное скрещивание? Как оно влияет на преобразование фенотипических признаков и генофонд популяции?
118. Автономизация индивидуального развития. Причины и значение в эволюции.
119. В чем выражается автономизация онтогенеза?
120. В чем причина стадийности онтогенеза?
121. В чем состоят причины эмбрионизации онтогенеза?
122. Гетерохронии. Их роль в эволюции онтогенеза.
123. К каким последствиям для эволюции онтогенеза приводит наличие морфогенетических корреляций?
124. Как изменяется онтогенез под действием стабилизирующего отбора?
125. Каковы причины и последствия эмбрионизации онтогенеза?
126. Какое значение в онтогенезе имеют геномные корреляции?
127. Какое значение в онтогенезе имеют эргонетические корреляции?
128. Онтогенетические корреляции. Возможные направления их эволюции.
129. Охарактеризуйте концепцию эпигенетического ландшафта Уоддингтона.
130. Перечислите модусы филэмбриогенеза.
131. Причины и возможные направления эволюции стадий онтогенеза.
132. Теория филэмбриогенеза. Принципиальные отличия этой теории от биогенетического закона.
133. Что такое корреляции общего значения, и какова их роль в эволюции онтогенеза?

134. Что такое рационализация онтогенеза?
135. Эпигенетическая регуляция онтогенетических процессов.
136. Как происходит эволюция признаков фенотипа, не подвергающихся непосредственному действию отбора?
137. Что такое эписелекционная эволюция признаков с широкой нормой реакции.
138. Бывают ли структуры, не имеющие функций?
139. В чем заключается принцип компенсации функций?
140. В чем заключается принцип субституции органов?
141. В чем состоит принцип полимеризации структур?
142. В чем состоит эволюционное значение смены функций.
143. Какие структуры могут считаться аналогичными?
144. Какова роль топографических координаций в ограничении возможных направлений преобразования организации фенотипа?
145. Каково эволюционное значение расширения функций.
146. Какое значение в эволюции имеет принцип множественного обеспечения биологически важных функций?
147. Перечислите критерии гомологии.
148. Почему в ходе прогрессивной эволюции структуры часто наблюдается уменьшение числа выполняемых ею функций?
149. Принцип интенсификации функций.
150. Типы координаций. Роль координаций в ограничении возможных направлений преобразования организации.
151. Что такое биологические координации?
152. Что такое динамические координации?
153. Что такое олигомеризация метамерных признаков?
154. Что такое топографические координации?
155. Эволюционное значение смены функций.
156. В чем состоит роль гетеробатмии в эволюции крупных таксонов?
157. Охарактеризуйте теории монофилии и полифилии в происхождении таксонов высокого ранга.
158. Перечислите основные составляющие метода тройного параллелизма.
159. Почему специализация не обязательно ведет к вымиранию?
160. Причины вымирания таксонов: биогенные и абиогенные гипотезы
161. Причины сокращения адаптивной зоны таксона (теломорфоз).
162. Чем обусловлена инадаптивная эволюция?
163. Что ограничивает адаптивную зону таксона?
164. Что такое "адаптивная зона таксона"?
165. Что такое атавизм?
166. Что такое инадаптивная эволюция?
167. Что такое филетическая и дивергентная эволюция?
168. В каких условиях происходит когерентная эволюция? Чем она отличается от некогерентной?
169. В чем заключается эволюционное значение экологических кризисов?
170. Дайте характеристику гипоморфоза.
171. Какова типичная смена фаз адапциоморфоза?
172. На какой фазе адапциоморфоза может возникнуть новый ароморфоз?
173. Перечислите критерии биологического регресса.
174. Перечислите пути достижения биологического прогресса.
175. Перечислите формы специализации
176. Чем отличается конвергенция от параллелизма?
177. Что такое адаптивная радиация?
178. Что такое педоморфоз?
179. Что такое ценогенез?

180. Коадаптивные комплексы и их роль в эволюции сообществ.
181. Коадаптивные комплексы. Причины их формирования, примеры
182. Охарактеризуйте когерентную фазу эволюции экосистем.
183. Специогенез и экогенез. Их роль в поддержании устойчивости и эволюции экосистем
184. Чем автогенез отличается от эктогенеза?
185. Назовите основные факторы, определяющие направленность филогенеза таксонов.
186. Назовите причины необратимости эволюции.