

## ПРОГРАММА КУРСА

проф. А. С. Кондрашова

### "ВВЕДЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИОННУЮ БИОЛОГИЮ"

#### А) ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Анагенез и кладогенез; фазовое пространство и детерминизм; пространство генотипов; уровни организации; фенотипы и признаки; приспособленность и адаптации; мутационный процесс и изменчивость; популяция, отбор и аллельные замещения; ландшафт приспособленности; сходство, родство, совместимость и связность; клады и виды; сложность, оптимальность, изменяемость и достижимость; стохастичность и дрейф; обобщения и теории.

#### Б) ЭВОЛЮЦИЯ В ПРОШЛОМ

- 1) Доказательства эволюции. Достижимость и связность; неоптимальность; невынужденное сходство или гомология; невынужденные иерархии; невынужденные сходства ареалов; эволюционные сценарии и теории.
- 2) Основы филогенетики. Филогенетические деревья; реконструирование дивергентной эволюции; реконструирование однородной эволюции; анализ сложных случаев; филогении, не описываемые деревьями; приложения филогенетических реконструкций.
- 3) Прямые методы изучения эволюции в прошлом. Орбита Земли; структура Земли; тектоника плит; типы горных пород; геохронология; стратиграфия; дрейф континентов; палеоэкология; катастрофы. Ископаемые и их эволюционная интерпретация. История климата, атмосферы, океана и материков. Геохронологическая шкала.
- 4) История жизни на Земле. Возникновение жизни, прокариоты, эукариоты, животные, Кембрийская биота, позвоночные, наземные растения, насекомые, тетраподы, млекопитающие, птицы, массовые вымирания; рецентная жизнь как результат эволюции.
- 5) Происхождение человека. Филогения и разнообразие приматов; рецентные гоминиды; общий предок человека и шимпанзе; ардипитек; австралопитеки; люди; происхождение разнообразия современных людей; боковые ветви в эволюции человека.
- 6) Обобщения, основанные на данных об эволюции в прошлом. Обобщения, относящиеся к эволюции на разных уровнях: последовательности, молекулы, клетки, организмы, популяции, экосистемы. Обобщения, относящиеся к эволюции разнообразия жизни: разнообразия рецентной жизни, эволюция одной линии; рождения и смерти линий; независимые анагенезы; коэволюция; эволюция в пространстве. Обобщения, относящиеся к эволюции сложности и адаптаций: генетические и фенетические аспекты адаптивной эволюции; возникновение новых адаптаций; оптимальность результатов эволюции; динамика сложности.

7) Прямые наблюдения за эволюцией. Эволюция в природе: непрерывные серии ископаемых; локальные адаптации; быстрая эволюция в естественных и измененных условиях. Эволюция домашних животных и растений. Одомашнивание, возникновение новых фенотипов и разнообразия при одомашнивании; цена одомашнивания. Эволюционные эксперименты: эволюция популяций в неволе; искусственный отбор; эволюция при ослабленном отборе; экспериментальное видообразование. Эволюция патогенов: возникновение новых патогенов; адаптации патогенов к иммунному ответу и к антибиотикам; эволюция раковых клеток.

## В) МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

1) Популяции и подходы к их изучению. Популяции при апомиксисе и амфимиксисе; границы между популяциями; особенности популяционной биологии. Популяции на ландшафтах приспособленности: линейные ландшафты и потенциал приспособленности; эпистаз; формы отбора; ландшафты, зависящие от состояния популяции; действительный и кажущийся отбор. Описание и изучение внутривидовой изменчивости: качественные признаки; количественные и сложные признаки; описание изменчивой популяции; пространство состояний популяции; выборочные оценки. Динамические модели популяций: структура динамической модели; полное и качественное исследование динамической модели; прямая и обратная задачи динамики; построение моделей микроэволюции.

2) Внутривидовая изменчивость. Менделевские признаки: классификация и изменчивость признаков на уровне ДНК; ассоциации между генетическими признаками; фенотипические проявления генотипических признаков. Многофакторная изменчивость: распределения фенотипических признаков; наследуемость на уровне фенотипов; компоненты дисперсии фенотипов; изменчивость, наследуемость и способность к эволюции в природных популяциях. Отображения генотипов в фенотипы. Лocus, отвечающие за изменчивость фенотипов и их поиск; генетические основы фенотипической изменчивости; эпистаз.

3) Факторы микроэволюции. Мутационный процесс: механизмы, скорости и эффекты; мутационное равновесие; ожидание мутации. Отбор: механизмы; измерения отбора; генетический груз и дисперсия относительной приспособленности; эволюция под исключительным действием отбора; отбор на количественный признак. Размножение: механизмы; расщепление и закон Харди-Вайнберга; рекомбинация и ассоциации между locus; случайный подбор гамет. Популяционная структура: возрастная структура; пространственная структура. Дрейф: механизмы; эффективная численность популяции; влияние дрейфа на частоты генотипов; генеалогии аллелей и коалесценция.

4) Теория микроэволюции. Отбор, вызывающий эволюцию: полное аллельное замещение; одновременные аллельные замещения; груз запаздывания; аллельные замещения в пространстве; фенотипический подход. Отбор, препятствующий эволюции: равновесие мутации-отбор; балансирующий отбор; поддержание многофакторной изменчивости. Слабый отбор: динамика частоты аллеля под слабым отбором; равновесия между мутационным процессом,

отбором и дрейфом; слабый отбор во множественных сайтах. Обратные задачи: изучение положительного, отрицательного и балансирующего отбора; изучения других факторов микроэволюции.

5) Микроэволюция в природе. Изменчивость и отбор: общая сила отбора и типы изменчивости; положительный отбор и аллельные замещения; отрицательный отбор против безусловно вредных аллелей; инбредная депрессия и рецессивность; эпистаз в отборе против вредных аллелей; эпистаз знаков и многофакторная изменчивость; балансирующий отбор; нейтральная и почти нейтральная изменчивость. Закономерности аллельных замещений: параметры отдельных замещений; частоты замещений; генетические механизмы и скорости фенотипической эволюции; нейтральная эволюция. Микроэволюционные механизмы макроэволюции: ограничения направления и скорости макроэволюции; роль неадаптивной эволюции; эволюция и вымирание.

6) Вид и видообразование. Вид и несовместимость: определение вида; ландшафты приспособленности и эволюция несовместимости; генетика и экология несовместимости; примеры несовместимостей. Механизмы видообразования: филетическое, аллопатрическое, симпатрическое, парапатрическое и гибридное видообразование; снежны ком Орра; взаимодействию между признаками в процессе симпатрического видообразования; распространение несовместимых аллелей и достижение удаленных пиков приспособленности. Данные о видообразовании.

## Г) МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

1) Эволюция геномов. Методы изучения эволюции геномов: эволюционное расстояние; общие предки сайтов и сегментов. Модели эволюции геномов: дивергенция последовательностей, эффект Ли-Акаши; дегенерация в отсутствие кроссинговера; семейства паралогичных генов и транспозонов.

2) Эволюция сложных фенотипов молекул, клеток и организмов. Изучений адаптаций: сравнительные и экспериментальные методы. Макроскопические свойства ландшафтов приспособленности: сложные фазовые пространства; холмистые ландшафты; модулярность и грубость. Эволюция адаптаций: происхождение жизни; модели эволюции на разных уровнях.

3) Эволюция простых фенотипов в популяциях. Независимые особи: фенотипическая пластичность; одиночное поведение; кратность размножения; размер кладки и живорождение; покоящиеся стадии; старение. Передача генов: репликаторы, модификаторы и генетические конфликты; мутабельность; поддержание амфимиксиса и кроссинговера; эволюция систем скрещивания; происхождение амфимиксиса; исходы генетических конфликтов. Взаимодействия между особями: динамика ландшафтов приспособленности и эволюционно устойчивые фенотипы; предупреждающая окраска; миграция; агрессия; альтруизм; групповой отбор. Сложные явления: происхождение многоклеточности и колониальности; анизогамия и распределение ресурсов между полами; выбор партнера; коэволюция выбора самок и признаков самцов;

конфликты между полами и гаметами; конфликты между родителями и потомками;  
эусоциальность.

4) Эволюция экосистем. Динамика Черной Королевы, коэволюция в пространстве, Дарвиновское вымирание, сборка экосистем, вселения.