**28.03.20г.**

 **Лекция**

**Тема : Микроэволюция.**

Микроэволюция и видообразование. Сущностью эволюционного процесса является адаптациогенез, идущий на основе естественного отбора. Эволюция любых масштабов представляет собой адаптивное преобразование популяций или целых совокупностей популяций. По классической схеме видообразование является процессом адаптивной радиации групп. С этой точки зрения сам вопрос, адаптивно ли видообразование, является неправомочным.
Однако не раз делались попытки разъединить проблемы адаптациогенеза и видообразования. Одним из главных доводов для этого служил тот факт, что многие признаки, по которым систематики распознавали виды, не имели ясного адаптивного значения, и можно было думать, что некоторые из них вовсе не адаптивны. Так появилась проблема неадаптивных видовых признаков. Не углубляясь в этот вопрос, укажем лишь на то, что в качестве «видовых» избираются признаки-маркеры, среди которых могут встретиться и неадаптивные признаки, связанные с адаптациями лишь коррелятивно. Следует учитывать также и то, что случаи, когда признаку ошибочно приписывалось неадаптивное значение, до сих пор довольно часты.
Если следовать классической схеме, то адаптивными являются не только преобразования исходного вида в производный (при ортоселекции) или в несколько производных (с исчезновением или же с сохранением самого исходного вида), но и различия между самими дочерними видами. В настоящее время нет никаких оснований отказываться от этих представлений. Напротив: все новые данные подтверждают их.
Видообразование может рассматриваться как заключительный акт предшествующих ему процессов адаптивных преобразований, протекающих внутри вида. Все эти адаптивные преобразования внутри вида в каждый данный момент воплощаются в структурных подразделениях вида. Микроэволюция рассматривается нами как совокупность прежде всего таких адаптивных преобразований внутри вида. Материалом микроэволюции служат как отдельные мутации, целые генотипы и генетические системы, так и адаптивные фенотипы с малой степенью наследственного закрепления. Микроэволюция осуществляется естественным отбором.
Элементарными микроэволюционными изменениями являются включение в популяцию мутации с адаптивным фенотипическим выражением или образование новой адаптивной реакции (модификации). Все направленные отбором адаптивные изменения - сдвиг количественного баланса форм в полиморфной популяции, образование новой морфобиологической группы и экоэлемента, изменение или возникновение новых популяций, локальных экотипов, физиологических рас, географических подвидов и т. п., если они протекают в пределах вида, рассматриваются как микроэволюция.
Процессы микроэволюции чаще всего не завершаются видообразованием. Некоторые из этих процессов (например, увеличение полиморфизма популяции), как правило, не ведут к видообразованию, а лишь несколько изменяют ранее существующий вид.
Такое определение микроэволюции отличается от приводимого Д. Симпсоном (1948) и Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1958, 1965), так как в нем подчеркивается адаптивный характер даже самых мелких микроэволюционных преобразований. А. Мюнтцинг (1963) под микроэволюцией понимает «наследственное изменение в одном признаке», т. е. фенотипическое проявление мутации. Это определение неприемлемо, так как, игнорируя адаптивный характер микроэволюции, автор, как и генетики, начала века, сводит эволюцию к мутации.
Как отмечалось в предыдущих разделах, многие адаптивные преобразования популяций при определенных условиях могут выйти за рамки вида, т. е. возникает процесс видообразования. Иерархия внутривидовых единиц, как часто считается, отражает шаги процесса микроэволюции, и постепенное нарастание величины различий между этими единицами должно рассматриваться в качестве ступеней или стадий видообразования.
Существует много попыток линейного расположения подразделений вида в иерархическую цепочку, которое одновременно должно служить моделью процесса видообразования. Рассмотрим подробнее только один пример такой иерархии (Niculescu, 1960). Основываясь на данных по систематике чешуекрылых насекомых, В. Никулеску намечает семь случаев расчленения вида, которые он называет «стадиями видообразования»: 1) одна популяция состоит из двух подпопуляций, различающихся сроками лёта (но тождественных генетически и морфологически); 2) такие подпопуляции различаются и морфологически; 3) образуется две популяции, живущие на различных видах растений (такие популяции иногда возводятся в ранг видов); 4) существование в популяции симпатрических и синхронических форм, четко различающихся морфологически; автор применяет к этому случаю термин «разновидность», хотя из приводимых им примеров вытекает, что такие формы могут быть и двойниковыми видами (Mayr, 1963), и компонентами единой полиморфной популяции; 5) наличие аллопатрических форм, различающихся и морфологически, - случай, описываемый большинством систематиков как подвиды; 6) в зонах контакта аллопатрические популяции хотя и скрещиваются, но образуют неустойчивые гибриды промежуточного характера - случай полувида; 7) наличие столь больших генетических различий между популяциями, что возникает барьер нескрещиваемости, который и позволяет говорить о завершении видообразования и появлении новых «хороших» видов.
Подобная же идея лежит и в основе структуры вида растений, предложенной Дж. Клаузеном (1951).
Взаимоотношения между микроэволюцией и видообразованием сложны, и если при многих типах видообразования иерархия внутривидовых единиц схематично, но отражает стадии видообразования, то некоторым типам этого процесса свойственно меньшее количество стадий или качественно иные стадии.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ - ОСНОВНОЕ ЯВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ

Видообразование - основное явление эволюции. Образование нового вида является фундаментом процесса эволюции и ее узловым пунктом, в том смысле, что вся эволюция может быть представлена как совокупность видообразовательных процессов. Когда говорят об эволюции рода, семейства или отряда, подразумевается совокупность процессов видообразования, идущих в нескольких или во многих «горячих» точках исходной системы видов. Не существует никаких особых специфических закономерностей образования высших таксонов, которые нельзя было бы свести к видообразованию. Родообразование и даже отрядообразование являются целиком аддитивными процессами (т. е. это суммы результатов конкретных видообразований). Однако некоторые признают, что типогенез (Schindewolf, 1954) принципиально отличен от обычного видообразования и что новые сложные адаптивные механизмы, вроде новых систем органов или фаз жизненного цикла и т. п., связаны со внезапными «перечеканками», а не с видообразованием.
Большинство современных эволюционистов считают, что между видообразованием и мегаэволюцией нет принципиальных различий. Если образуются длинные стволы ортоселективной эволюции, то следует признать, что они состоят из множества переходящих один в другой видов.
Видообразование включает как приобретение и накопление новых приспособлений, т. е. трансформацию вида (фратрии) во времени, так и пространственное расщепление или расслоение ранее единой популяции на несколько (Smith, 1956). Иначе говоря, этот процесс, совершающийся во времени и в пространстве, идет одновременно. Поэтому характеристика видообразования только во времени или только в пространстве недостаточна. Однако сведения о точных границах видов во времени, как правило, отсутствуют.
Желая рассматривать видообразование как смену изменяющихся поколений, мы постоянно наталкиваемся на несколько капитальных затруднений, нередко действующих совместно. Эти затруднения состоят в неполноте геологической летописи, в малочисленности предковых популяций или тем более предковых инициальных внутрипопуляционных форм, в высокой скорости или же, напротив, в большой постепенности процесса видообразования, в перемещениях популяций, так что первые фазы процесса проходят на одной территории, а остальные - на другой или же на других, и т. п.
Каждое из этих затруднений может быть столь большим, что во многих случаях делает практически невозможным палеонтологическое исследование видообразования. Даже в таких богатых массовыми остатками группах, как моллюски, и в таких важных, как гоминиды, восстановление пути эволюции современных видов носит весьма приблизительный характер. Разбивка филогенетической ветви, идущей к современному виду, на отрезки-фратрии, т. е. на виды во времени, как правило, является очень неточной.
Видообразование характеризуется неравномерностью темпов. Существует различие как в темпах видообразования разных видов, так и у разных географических или экологических рас одного и того же вида при различных способах видообразования. Неравномерность темпов эволюции отдельных популяций и даже отдельных внутрипопуляционных форм у одного вида может привести к тому, что одновременно будет существовать предковая популяция вида и разной степени эволюционной продвинутости популяции - потомки.
Исследование образования новых видов является центральным моментом всех эволюционных теорий. Поэтому естественно, что к этому процессу давно приковано внимание биологов. Мы не будем здесь возвращаться к рассмотрению причин видообразования. В этой главе анализируются вопросы, связанные только со способами видообразования и с характером этого процесса.