

НЕОДАРВИНИЗМ И СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ДАРВИНОВСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ:

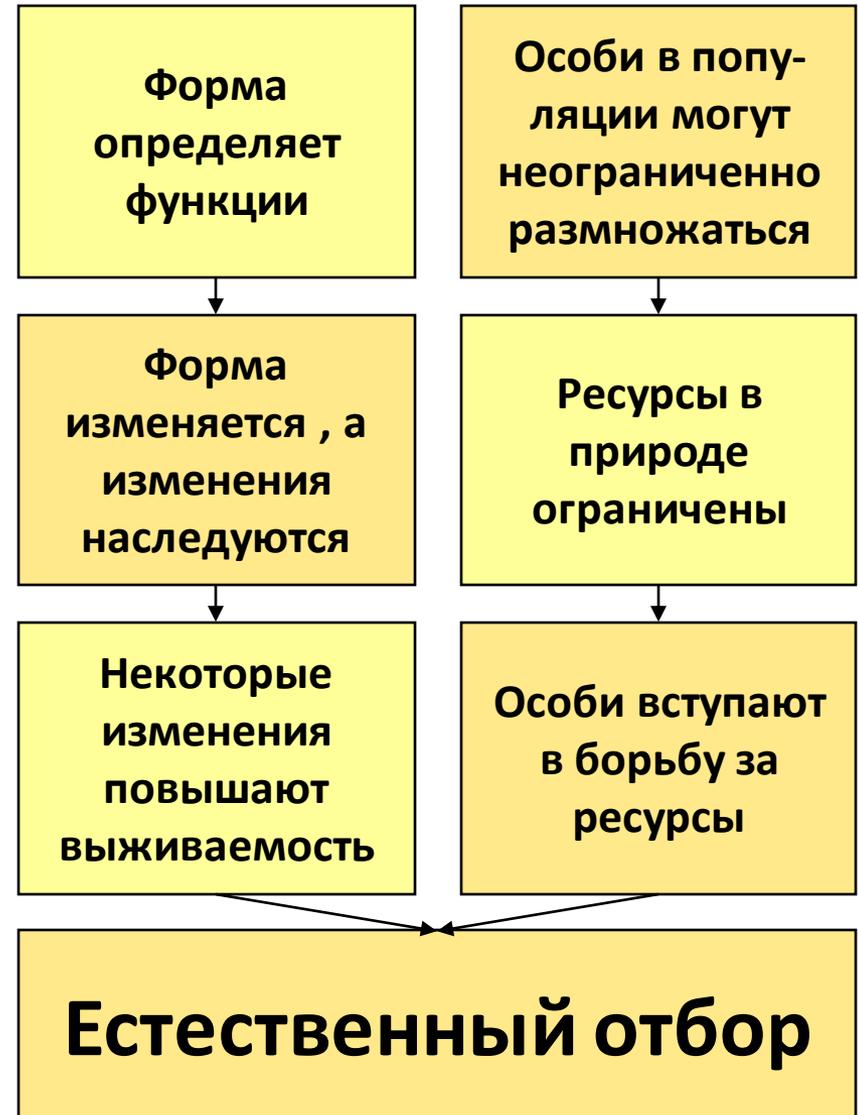
 Все виды на Земле никогда и никем не были **специально созданы**;

 Возникнув случайно, они медленно и постепенно **изменялись** и совершенствовались в соответствии с **конкретными условиями среды**;

 Основными факторами эволюции являются **наследственная изменчивость** и **естественный отбор**;

 **Популяция** способна размножаться в неограниченных количествах, но сталкивается с проблемой **нехватки ресурсов**;

 Выживают только те особи, которые **максимально приспособлены** к конкретным условиям среды.



ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

В 1898 г. были получены **первые доказательства** естественного отбора. В г. **Плимут** построили мол, который отгородил гавань от моря. Течение в гавани стало слабее, а вода более мутной. Жившие там **крабы с широким головогрудным щитом** погибли, т.к. вода с частицами ила забивала щели панциря. А **крабы с узким щитом** выжили, т.к. ил и взвешенные крупные частицы оставались на поверхности панциря.



Крабы с широким и узким щитом



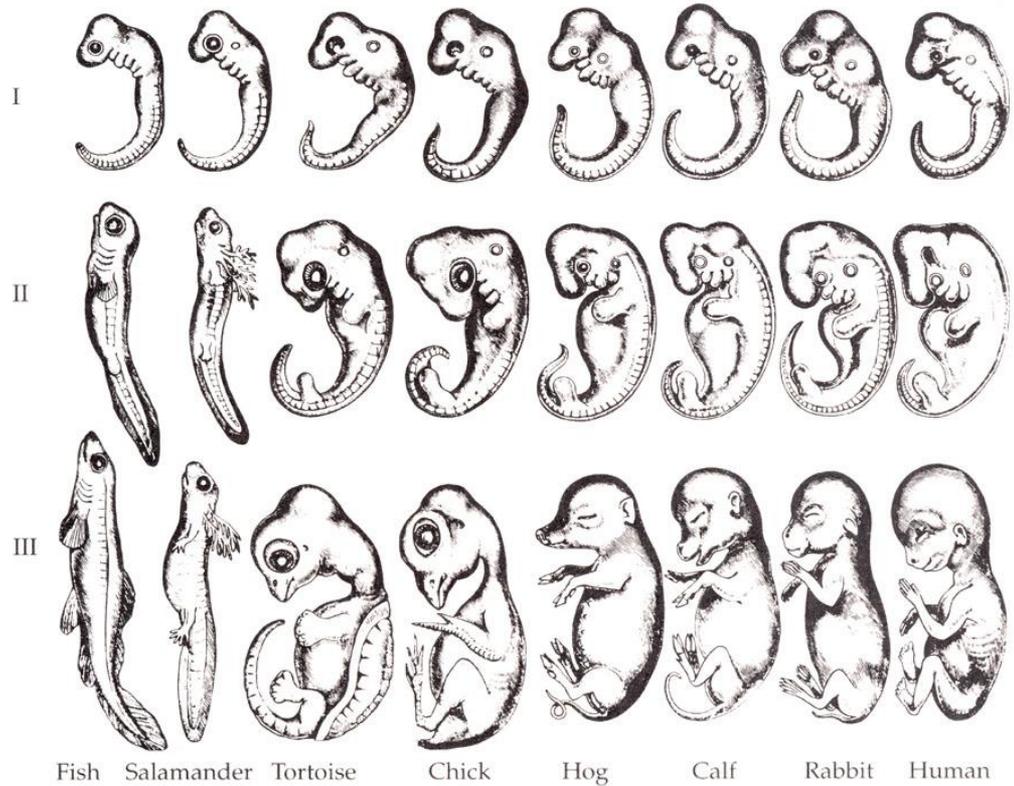
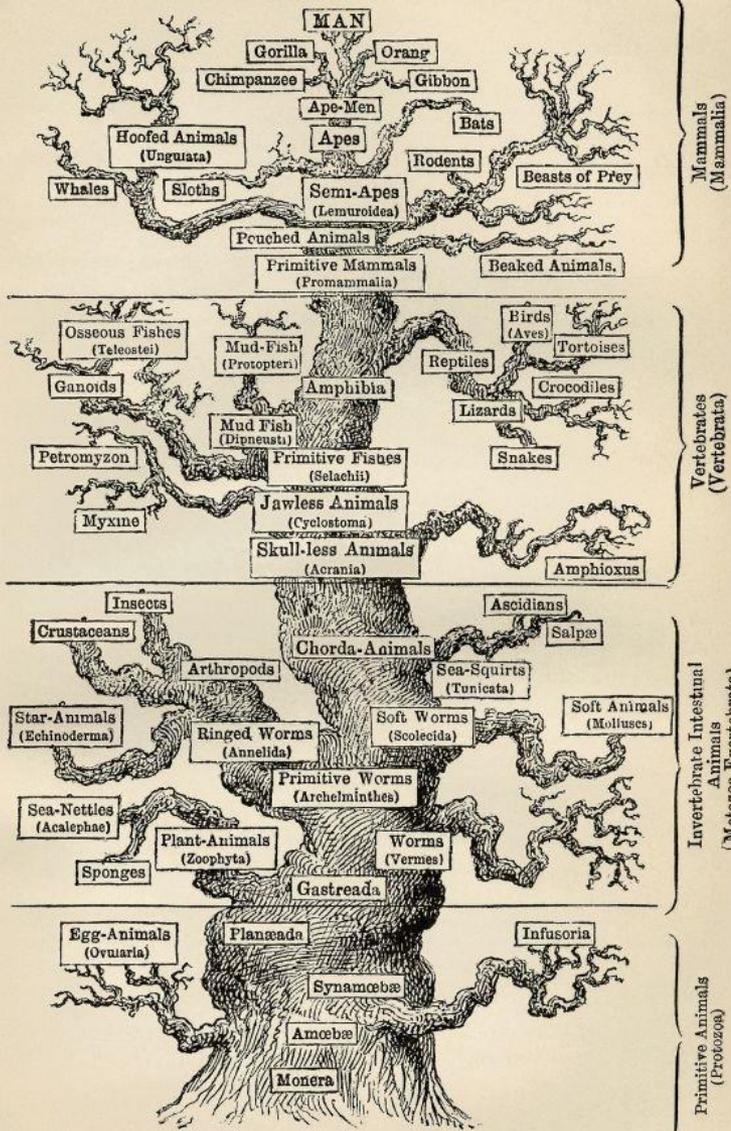
Сатанинский геккон

На островах, которые продуваются ветрами, большинство насекомых имеют **недоразвитые крылья** (или не имеют). На острове Керлеген из 8 видов мух **7** являются **бескрылыми**. **Покровительственная окраска** обеспечивает выживаемость имитантов, а не **разноокрашенных особей**.



Богомол на траве

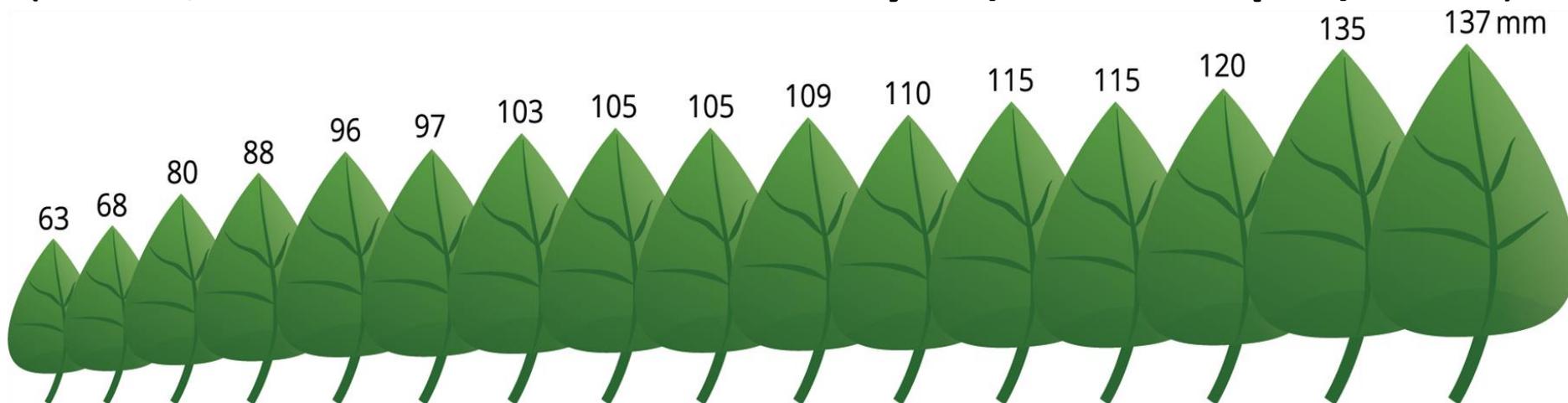
PEDIGREE OF MAN.



Одним из сторонников Дарвина стал немецкий зоолог Эрнест Геккель, сформулировавший биогенетический закон, суть которого в том, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза. Доказательством стал эмбриогенез позвоночных, неотличимых друг от друга на ранних стадиях.

Эволюция по Геккелю

Однако **Дарвин** рассматривал норму реакции признаков, но не мог объяснить механизм выхода за пределы этой нормы (т.е. то, что мы сейчас называем **мутационным процессом**).



Норма реакции размера листьев

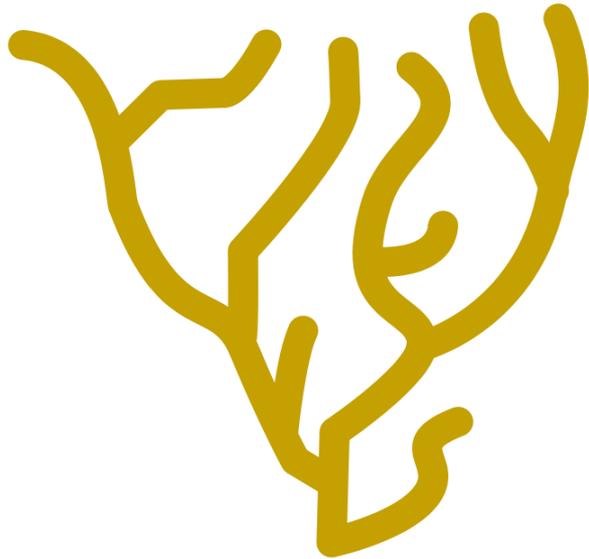
Дарвин рассматривал изменения только тех признаков, что уже были, и не учитывал появление принципиально новых признаков-**ароморфозов** (например, сердца или головного мозга).

Дарвин считал **естественный отбор** единственной движущей силой эволюции, а **видообразование** – результатом постепенной **дивергенции** (расхождения) предковой формы.

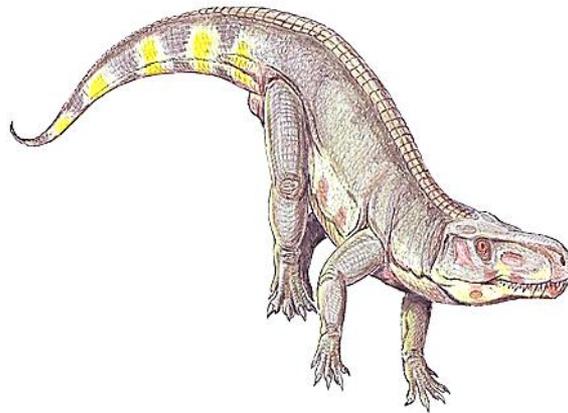


Мутации признака

Дарвин считал, что в основе эволюции лежит **градуализм**, т.е. медленное и постепенное накопление **положительных** изменений: «*Естественный отбор действует только путем сохранения и кумулирования малых наследственных модификаций, каждая из которых выгодна для сохраняемого существа*» (с). При этом, в результате направленного отбора **предковые формы вымирают**.



— Градуализм



Архозавр – предок всех основных групп Мезозойской эры



Плезиозавр – потомок архозавра, не имеющий переходных форм

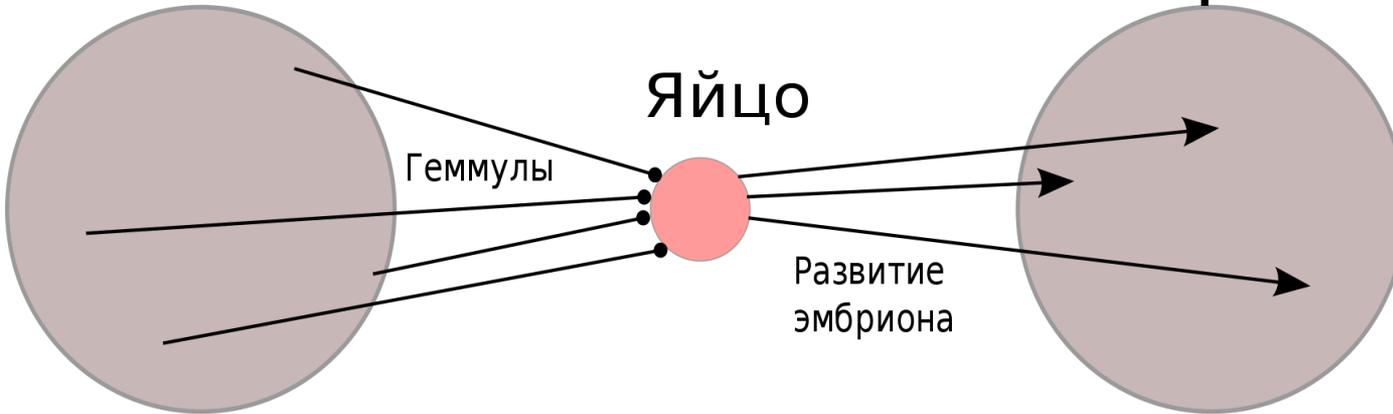
Однако в ископаемых останках **промежуточных** форм либо не было вовсе, либо они существовали в одно и то же время как с «**предковыми формами**», так и с «**потомковыми**». Не существовало и переходных форм бабочек-пядениц. На сегодняшний день аргументом в пользу **Дарвина** служит **недостаточность** палеонтологической летописи и ненаправленные факторы эволюции.

КРИЗИС ДАРВИНИЗМА

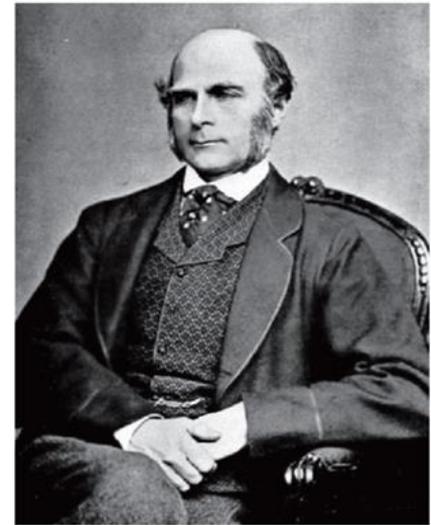
Несмотря на то, что **Грегор Мендель** уже открыл законы **наследственности и изменчивости**, широкой общественности **дискретная природа** признаков и механизм их передачи следующим поколениям был неизвестен. **Дарвин** считал, что каждый организм содержит некие **геммулы** – мельчайшие частицы, поступающие в половые клетки из всех других клеток и обеспечивающие развитие у **потомков** признаков, сходных с **родительскими**.

Тело

Эмбрион

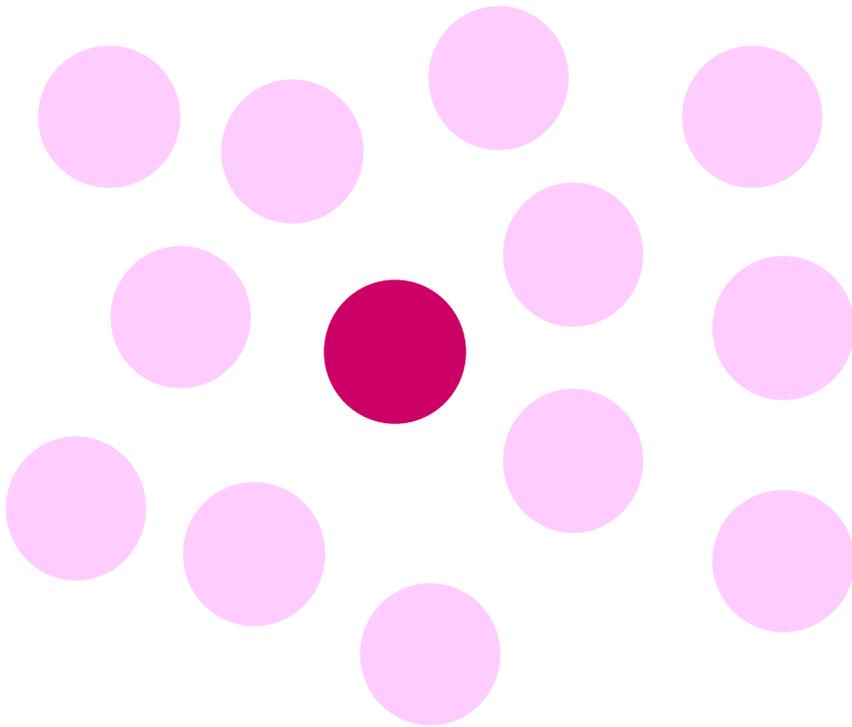


Перенос геммул в яйцеклетку

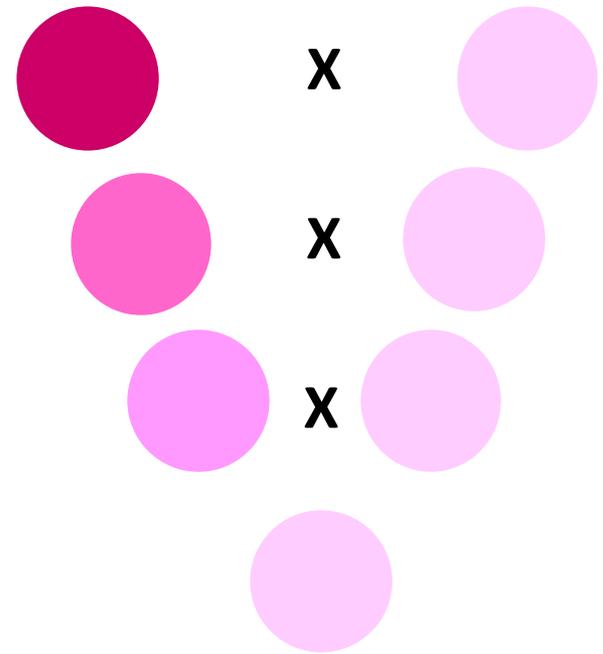


Флеминг Дженкин
(1833-1885)

Английский инженер **Флеминг Дженкин** стал автором концепции «**заболачивания признака**» и предположил, что признак может сохраниться только в том случае, если **одновременно** возникнет сразу у **нескольких особей**, в противном случае он будет поглощен «**болотом**» исходных вариантов (регрессия к **популяционному среднему** значению признака).



Исходная популяция



Регрессия к среднему



Дрейк с отцом и сыном – пример регрессии к среднему

ВОЗРОЖДЕНИЕ ИДЕЙ ЛАМАРКА

В **1888** г. американский палеонтолог **Альфей Паккард** предложил термин «неоламаркизм» для обозначения ряда эволюционных концепций, опирающихся на учение **Ж.Б. Ламарка**. **Неоламаркисты** отказывались признавать естественный отбор как единственную движущую силу эволюции.



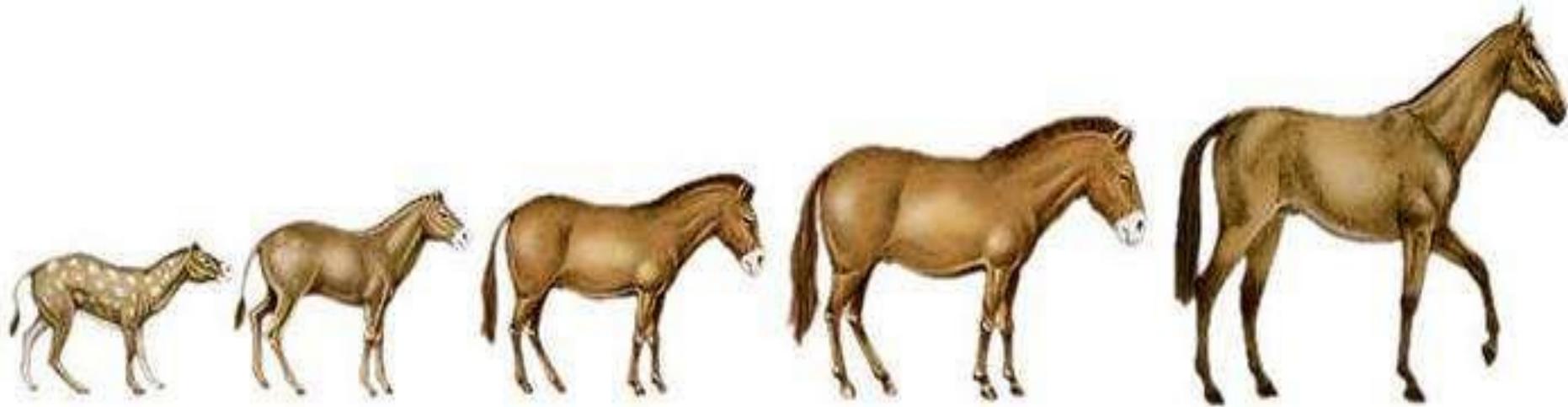
Альфей Паккард

Термин «ортогенез» предложил в **1893** г. немецкий зоолог **Вильгельм Хакке**. Он считал, что наследственность определяется подобными многогранникам частицами, которые могут соединяться друг с другом. Число этих сочетаний ограничено, поэтому и набор вариантов изменчивости также ограничен и может быть предсказан. Такую упорядоченность изменчивости **Хакке** и назвал «ортогенезом».

Эволюция рассматривалась как закономерный ряд превращений, которые определяются и ограничиваются внутренней предрасположенностью организмов и могут возникать сами по себе без воздействия факторов окружающей среды.

Гомологичные ряды Вавилова подтвердили предположения неоламаркистов о **предопределенности развития**.

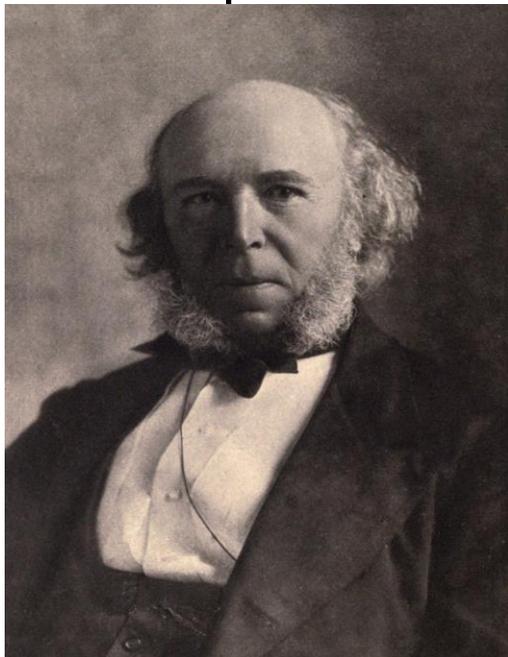
Ортоламаркизм постулирует жёсткую направленность эволюционного развития или даже его изначальную предопределённость, обусловленную закономерностями исходного строения, а не факторов окружающей среды. Один из наиболее часто приводившихся примеров **ортогенетической эволюции** — происхождение лошадей.



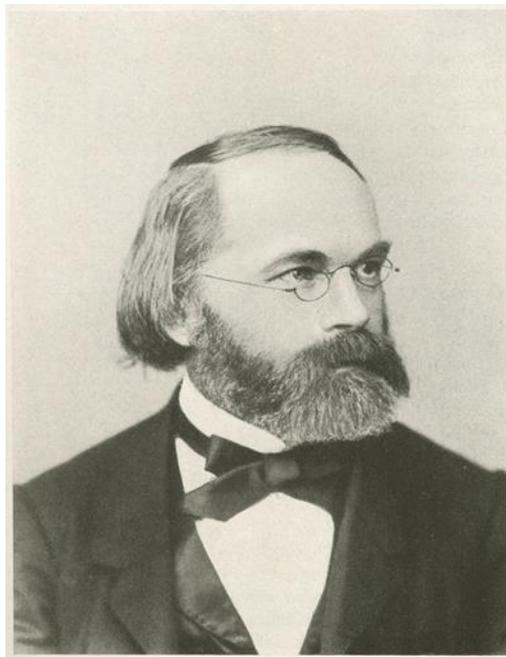
Эволюция лошадей

Палеонтологические находки предковых форм лошадей показали, что развитие от пятипалых конечностей к трехпалым и однопалым шло вне зависимости от места обитания животных и условий их жизни (т.е. не было связано с адаптациями к бегу на ровной местности, как считали дарвинисты). Следовательно, оно было **предопределено**.

Основоположником **механоламаркизма** считается **Герберт Спенсер**, трактовавший эволюцию как приспособительное изменение организмов путём прямого приспособления к среде или косвенного – через естественный отбор. Спенсер считал отбор крайне неэффективным фактором, действовавшим лишь в эволюции низших организмов.



Герберт Спенсер

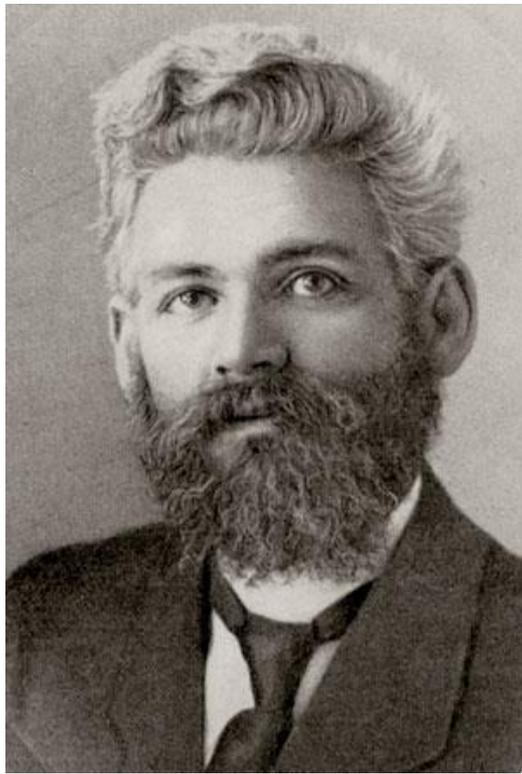


Карл Негели

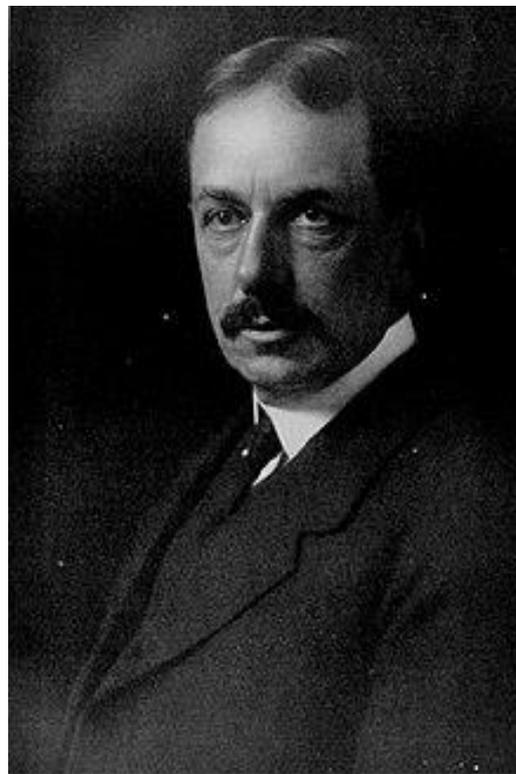


Теодор Эйлер

Ботаник **Карл Негели** считал, что развитие в природе направлено в сторону более сложной организации (принцип совершенствования органов **Ламарка**) и испытывает прямое влияние среды. Зоолог **Теодор Эйлер** считал наследственными все изменения, происходящие в организмах под влиянием факторов внешней среды.



Лев Семенович Берг
(гипотеза номогенеза)



Генри Осборн
(гипотеза аристокенеза)

Психоламаркизм
рассматривает в качестве причин эволюции сознательные волевые акты;

Ламаркодарвинизм
придаёт наследованию приобретённых признаков ведущую роль в эволюции, а отбору — второстепенную.

Теория **аристогенеза** предложена **Осборном** в **1931 г.** Согласно данной теории эволюция происходит путем развития **аристогенов** («генов улучшения»), стимулируемых внешними воздействиями. Изначально **аристогены** незначительны и лишены приспособительного значения, но потом они начинают направленно развиваться и формируют новые адаптации.

КОНЦЕПЦИЯ НОМОГЕНЕЗА

Дарвинизм	Номогенез
Все организмы развились из одной или немногих первичных форм	Организмы развились из многих тысяч первичных форм
Развитие идет преимущественно дивергентно	Развитие идет преимущественно конвергентно
Новые виды формируются на основе случайных вариаций.	Новые виды формируются на основе закономерностей.
Наследственных вариаций масса , и идут они по всем направлениям.	Наследственных вариаций ограниченное число.
Фактором прогресса служит борьба за существование и естественный отбор.	Борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса.
Виды в силу своего происхождения путём дивергенции связаны переходами друг с другом.	Виды в силу своего мутационного происхождения резко разграничены один от другого
Процесс эволюции состоит сплошь в образовании новых признаков.	Процесс эволюции состоит в разворачивании уже существующих задатков
Вымирание организмов происходит от внешних причин: от борьбы за существование.	Вымирание есть следствие как внутренних (автономических) причин, так и внешних (хорономических).

РАЗРЕШЕНИЕ КОШМАРА ДЖЕНКИНА



Карл Корренс
(1864 - 1933)



Эрих фон Чермак
(1871 - 1962)



Гуго де Фриз
(1848-1935)

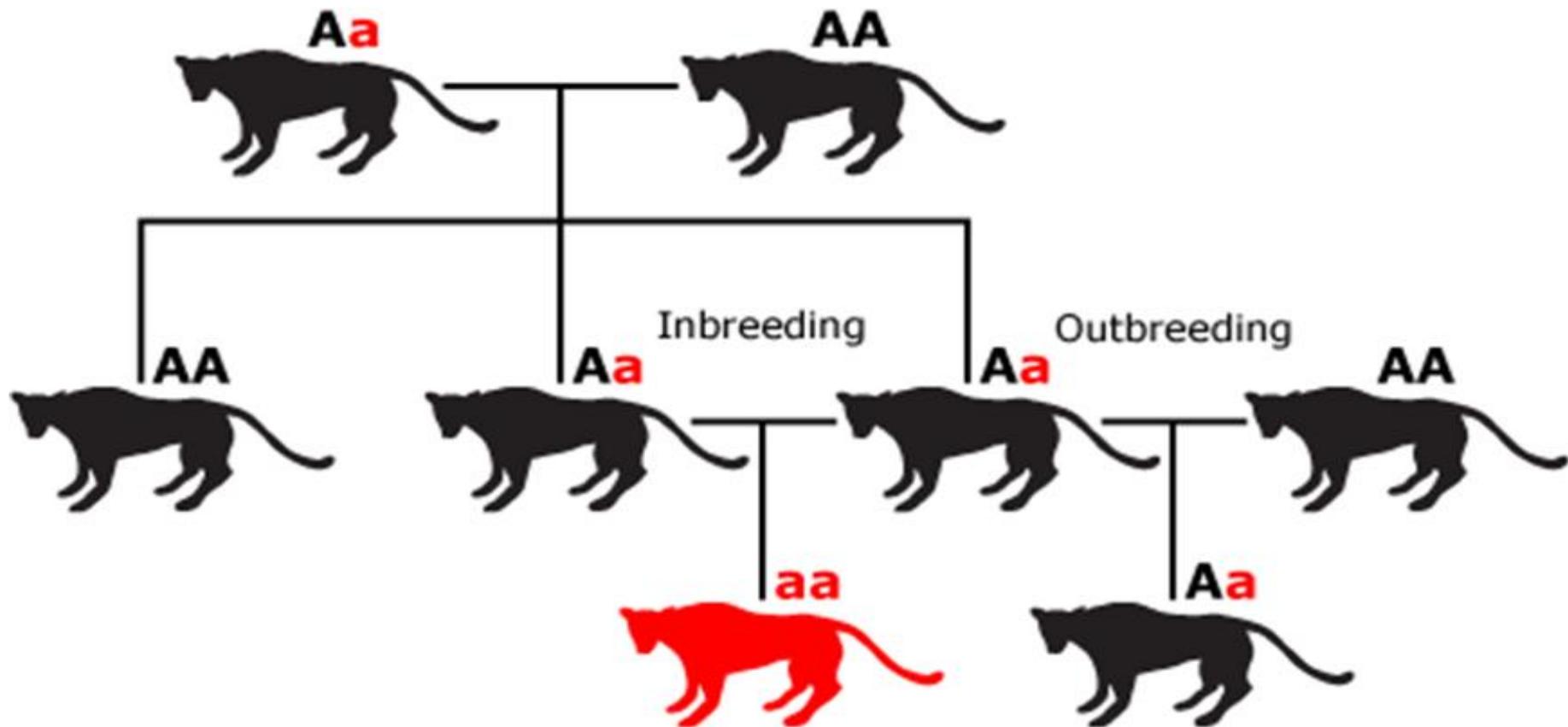


Томас Морган
(1866-1945)

В начале **XX** века законы, описанные **Грегором Менделем**, были переоткрыты ботаниками голландцем **Гуго де Фризом**, немцем **Карл Корренсом** и австрийцем **Эрихом Чермаком**. Независимо друг от друга они пришли к схожим выводам о природе **наследственности** и **изменчивости** и **дискретности признаков**. Мутация, появившаяся у одной особи **действительно** может распространиться на всю популяцию (если она в доминантном состоянии, то есть **Aa** или **AA**). Мутация **дискретна**, т.е. она или есть или ее нет. Ее невозможно разбавить, как кофе молоком. **Следовательно, Дарвин был прав!**

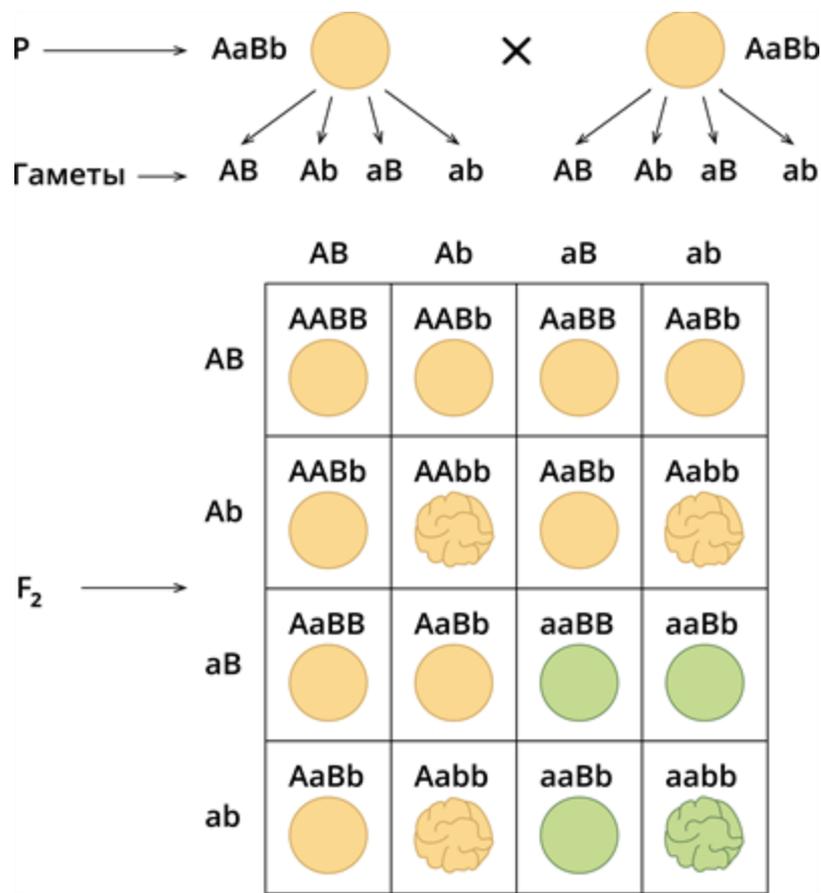
A = Dominant allele

a = Recessive deleterious allele



Скрытые рецессивные мутации

Т.к. особи в природе живут **небольшими группами**, то вероятность **инбридинга** достаточно высока. Следовательно, высока вероятность, что два носителя скрытой **рецессивной мутации** оставят потомство, в котором эта мутация проявится (**рецессивная гомозигота aa**). С кем бы ни скрестилась эта особь, ее потомки также будут **носителями**.



Дискретность признаков

С одной стороны это помогло опровергнуть «**Кошмар Дженкина**», а с другой опровергло дарвиновскую **градуальную** эволюцию с **постепенными** изменениями признака, ведь дискретные гены в поколениях **не изменялись**.



Oenothera lamarckiana

Гуго де Фриз в течение 10 лет обследовал 53 000 потомков *Oenothera lamarckiana*, из которых примерно 800 (то есть 1,5%) имели отклонения от исходного типа (**мутации**). Учёный пришёл к выводу, что новые варианты возникают не путём постепенного накопления небольших изменений, а путём **внезапного появления резких изменений** (сейчас известно, что для этих растений характерны хромосомные транслокации, которые и приводят к изменению фенотипа).

МУТАЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ГУГО ДЕ ФРИЗА



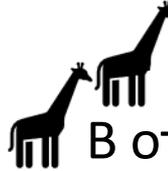
Дикий тип и мутант



ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ТЕОРИИ:



Мутации **внезапны**, как дискретные изменения признаков.



Новые формы **устойчивы**.

В отличие от ненаследственных изменений, мутации не группируются вокруг какого-либо **среднего типа**. Они являют собой качественные скачки изменений.



Мутации проявляются по-разному и могут быть как **полезными**, так и **вредными**.



Вероятность обнаружения мутаций зависит от числа **исследуемых особей**.



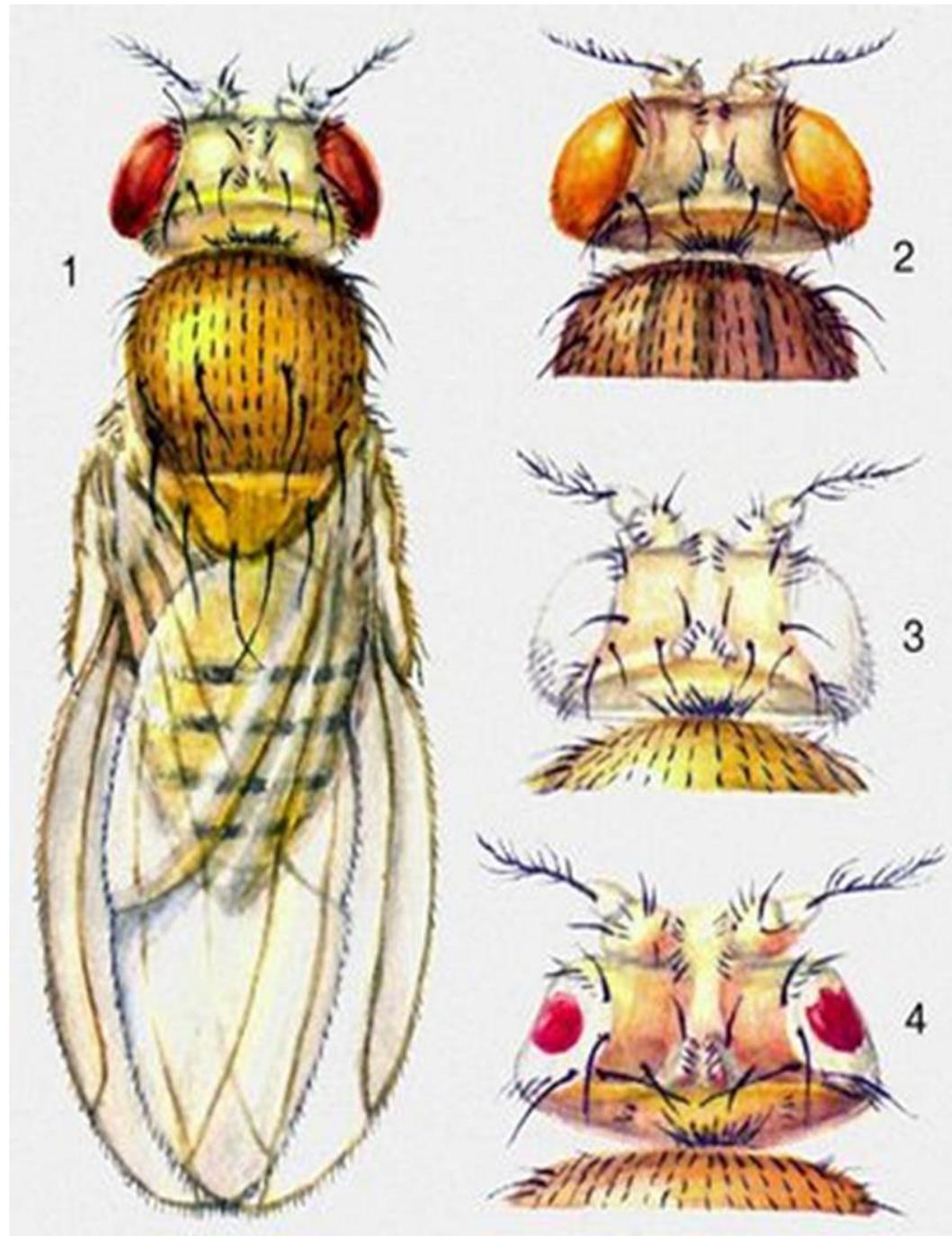
Сходные мутации могут возникать **неоднократно**.

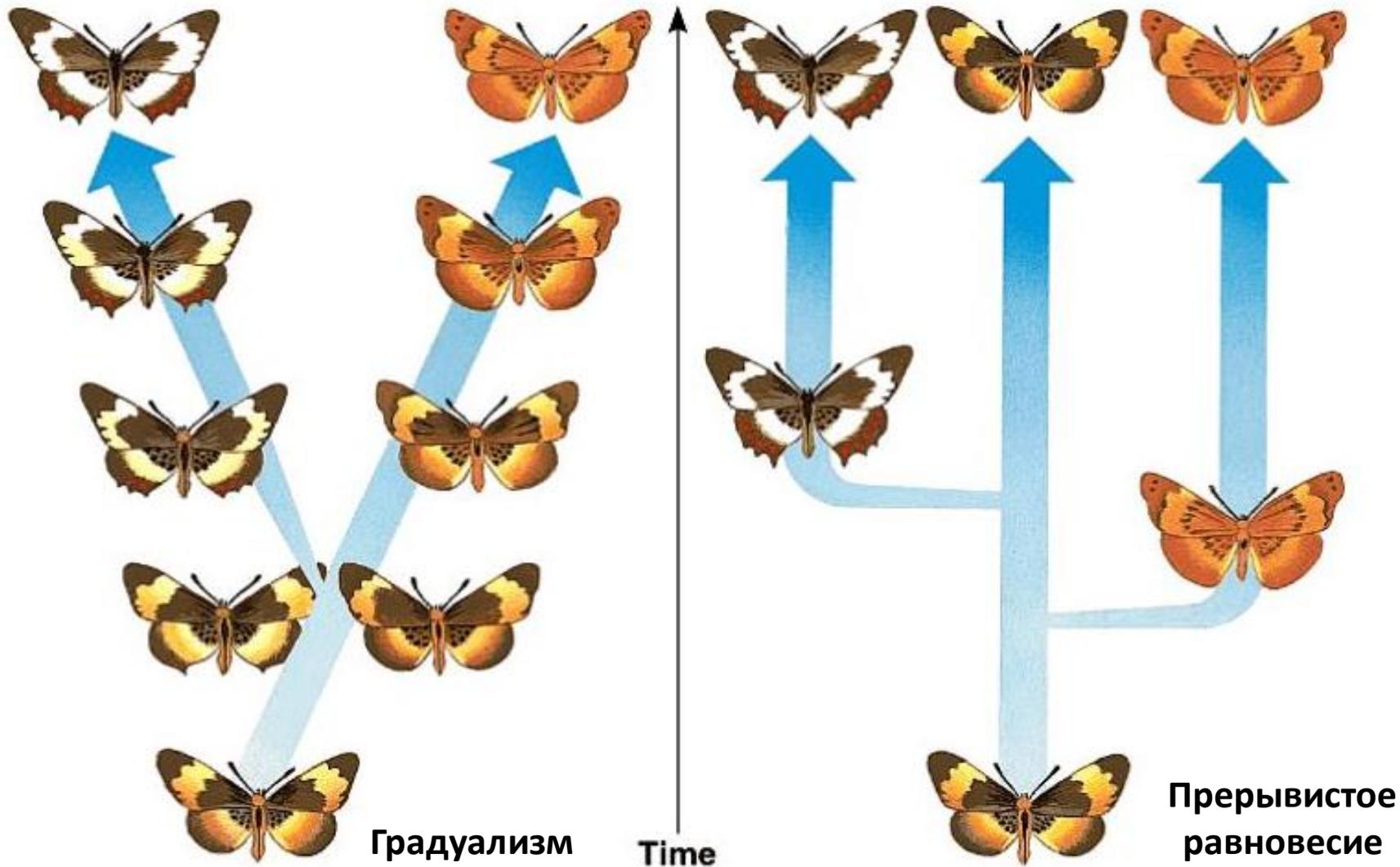
Мутация альбинизма была **внезапной**, она не исчезает с течением времени, не являет собой среднее значение существующих вариантов, может привести к гибели организма.



Плодовая мушка дрозофила

Американский генетик **Томас Хант Морган**, работая с плодовой мушкой *Drosophila melanogaster*, тоже заметил появление отклонений от **родительского фенотипа**. Уже в **первом поколении** у красноглазых мух появлялись потомки с желтыми, серыми и оранжевыми глазами. Эти данные также противоречили **теории Дарвина о постепенном накоплении изменений** в течение длительного времени.





Теория прерывистого равновесия основывается на том, что эволюция существ, размножающихся половым путём, происходит **скачками**, перемежающимися с длительными периодами, в которых **не происходит** существенных **изменений**.

ЗАКОН ХАРДИ-ВАЙНБЕРГА



Годфри Харди (1877-1947)



Вильгельм Вайнберг
(1862-1937)

В 1908 г. английский математик Годфри Харди и немецкий врач Вильгельм Вайнберг независимо друг от друга сформулировали закон генетического равновесия.

При условии, что:

- численность особей в популяции достаточно велика для саморегуляции;
- панмиксия носит случайный характер;
- мутационный процесс отсутствует;
- обмен генами с другими популяциями отсутствует;
- естественный отбор по исследуемому признаку отсутствует (т.е. носители разных аллелей одинаково жизнеспособны).

Частоты аллелей и генотипов постоянны.

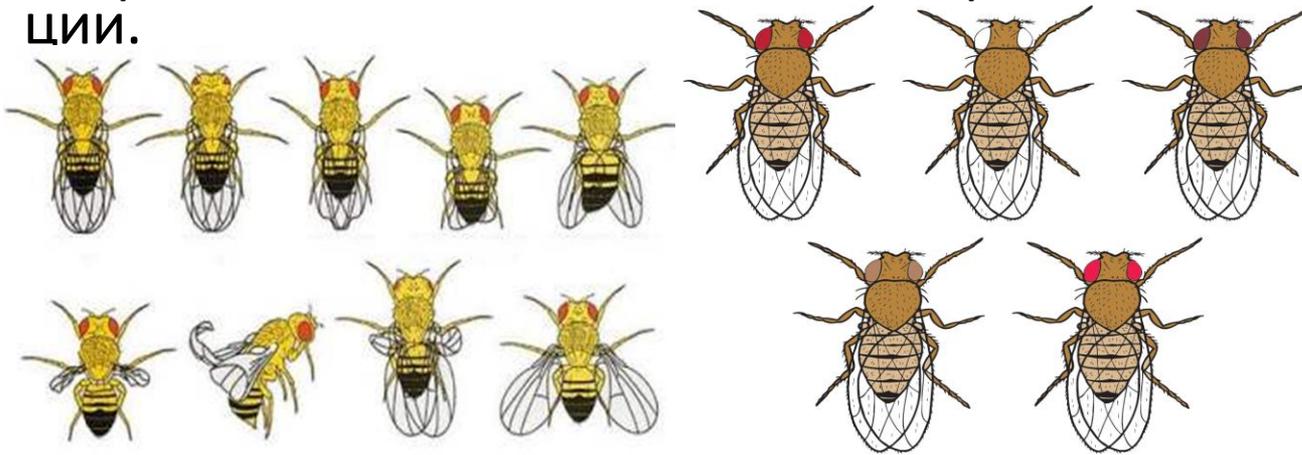
$$p + q = 1$$

$$(p + q)^2 = 1, p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Где p – число A , а q – число a .

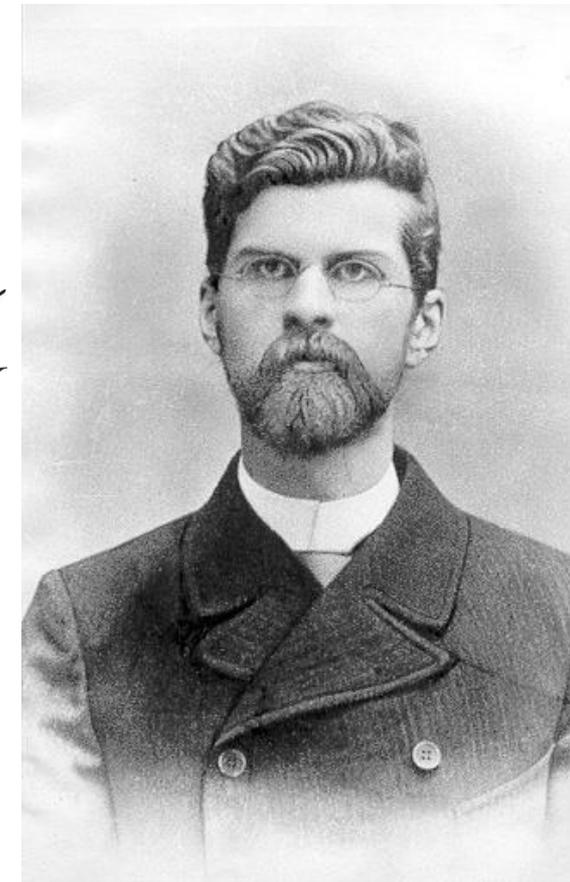
Где p^2 - число AA , $2pq$ – число Aa , q^2 - число aa .

В 1926 г. советский биолог С.С. Четвериков опубликовал статью «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», заложив основы современной синтетической теории эволюции.



Мутанты дрозофилы по форме крыльев и по окраске глаз

Наблюдая за дрозофилами, Четвериков пришел к выводу, что гетерогенность природной популяции служит генетической основой эволюционного процесса.



Сергей Четвериков
(1880-1959)

Мутации чаще **рецессивные**, нежели доминантные и могут **сохраняться в популяции** неограниченно долгое время

Механизм свободного скрещивания **стабилизирует** популяцию, тогда как естественный отбор ее **дестабилизирует**

Большинство мутаций **понижает жизнеспособность**, хотя изредка возникают мутации и повышающие жизнеспособность

По мере старения вида в нём **накапливается всё большее число мутаций**, при этом **признаки вида расшатываются**

Отбор ведётся не на уровне генов, а **на уровне признаков**, и вредные мутации могут сохраняться в популяции

Находясь в **одних и тех же** условиях среды, гетерогенная популяция **не способна** к дивергентной эволюции

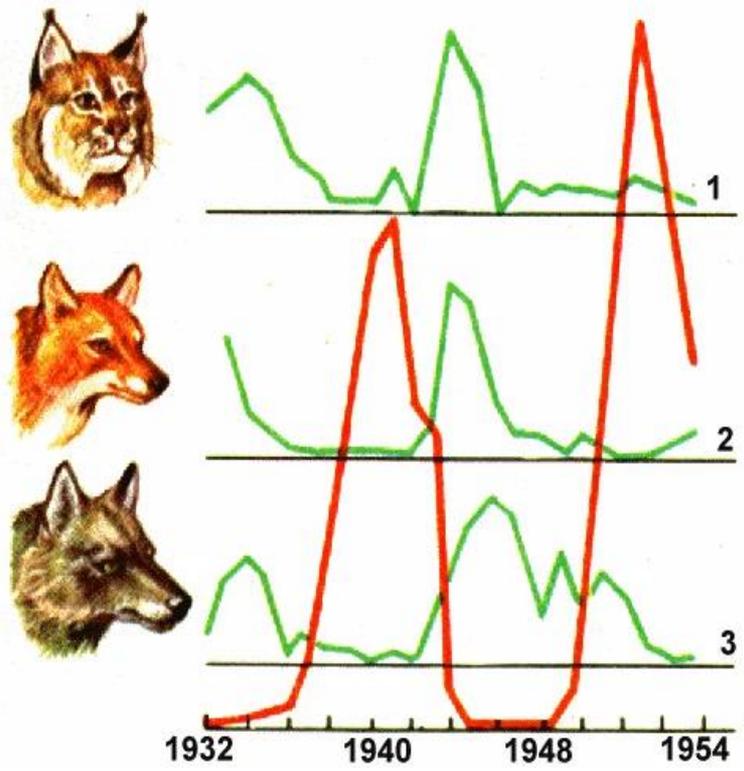
Изоляция наряду с наследственной изменчивостью является **основным фактором** видообразования

Наиболее распространена **пространственная изоляция**, хотя может существовать временная и экологическая формы изоляции

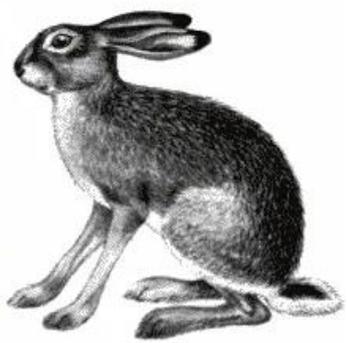
Существуют некие **колебания численности** особей в популяции, которые не являются результатом естественного отбора



Т.е. **мутация**, возникшая случайно, находится в **рецессивном состоянии** и не влияет на выживаемость особи. Только при переходе в **гомозиготное состояние** она начинает выбраковываться или поддерживаться естественным отбором. Уменьшение количества **рецессивных гомозигот** приводит к тому, что рецессивная мутация «пропитывает» всю популяцию, что увеличивает количество **ее носителей**.



Периодические
(сезонные, несезонные)
или **апериодические**
(изменения кормовой
базы) колебания
численности в популяции
называются **популяци-**
онными волнами или
волнами жизни.



Примеры популяционных волн: колебания «хищник-жертва» и колебания жуков

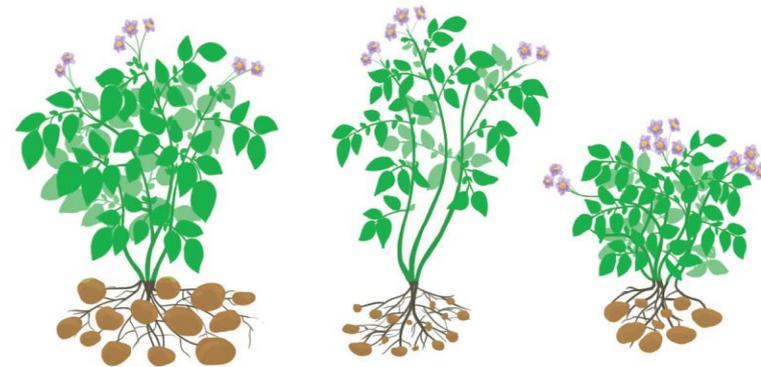
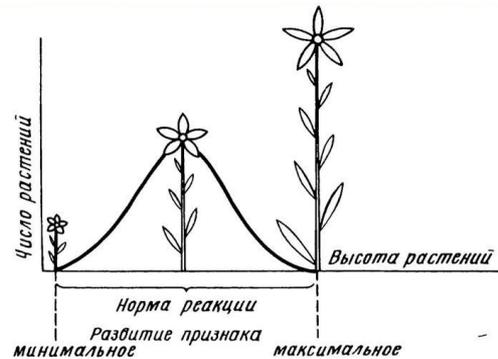
При **росте численности** особей наблюдается слияние ранее **разобщенных популяций** и объединение их **генофондов**. В результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными частотами аллелей. В условиях возросшей численности особей и, следовательно, конкуренции усиливаются **миграции** особей, что также способствует перераспределению аллелей. На **гребне популяционной волны** некоторые группы особей выселяются за пределы ареала вида и оказываются в **необычных условиях** существования. Если они выживают, то могут **сформировать новый вид**.

В новых условиях они подвергаются действию сил **естественного отбора**. В случае **массовой гибели** организмов **редкие** мутантные **аллели** могут быть генофондом потеряны, но при его сохранении их концентрация в **генофонде малочисленной** популяции автоматически **возрастает**.



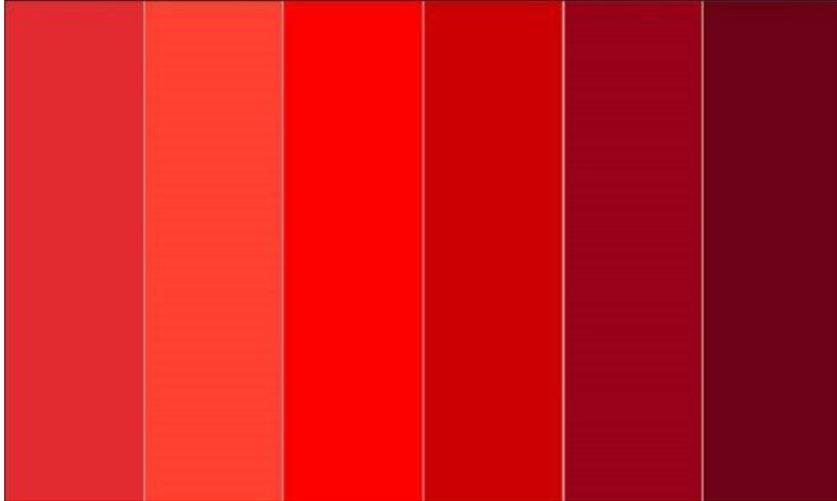
Феодосий Добжанский
(1900-1975)

Впоследствии идеи **Четверикова** развил его коллега, советско-американский биолог **Феодосий Добжанский**, который объединил теорию эволюции и законы Менделя и обозначил необходимость изоляции для расхождения популяций и видообразования. *«Ничего в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции»* (с).



Присутствие гена не всегда гарантирует появление **определённого признака**, а признак может определяться то **генетическими**, то **средовыми факторами**. **Генотип** определяет не фиксированный набор признаков, а **норму реакции**, то есть репертуар возможных ответов на действие среды.

Если один **мозозиготный близнец** болен **шизофренией**, то вероятность проявления у **второго** признаков болезни равна **50%**, несмотря на то, что генетически они являются клонами друг друга. Среда меняет **активность генов**, что приводит к изменению **фенотипов** особей. Следовательно, один **ген** может по-разному проявиться и быть по-разному «оценен» окружающей его средой.



Вариации признака



Монозиготные близнецы в возрасте 6 и 30 лет

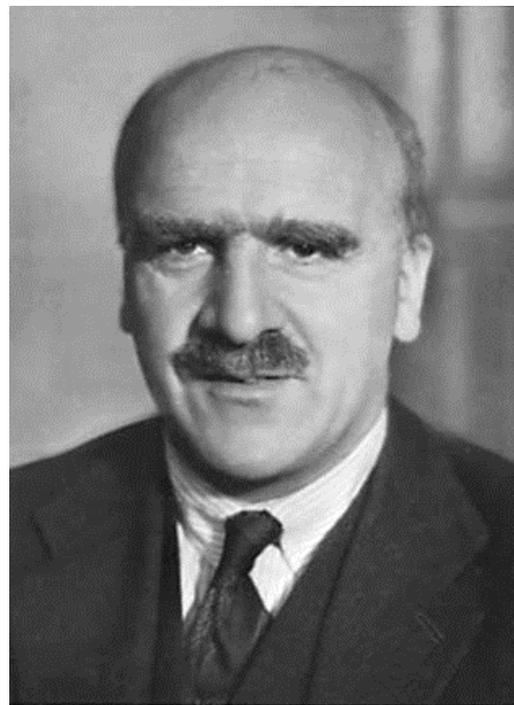


Например, у двух высоких родителей ребенок может быть как выше них, так ниже, так и одного с ними роста. Такие отличия зависят от доступного и сбалансированного питания начиная с эмбриогенеза и заканчивая периодом активного роста, переломов нижних конечностей, хронических заболеваний, активностью гипофиза и концентрацией гормона соматотропина и пр. факторов.

ГЕН ИМЕЕТ БЕСКОНЕЧНОЕ МНОЖЕСТВО ПРОЯВЛЕНИЙ



Рональд Фишер
(1890-1962)

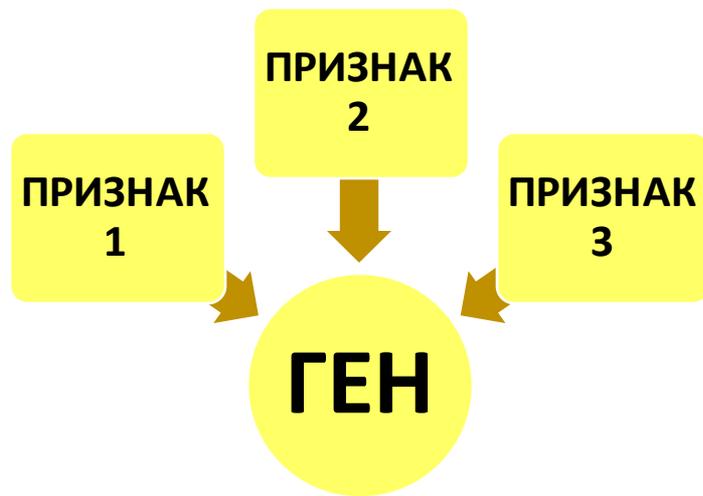


Джон Холдейн
(1892-1964)



Сьюалл Райт
(1889-1988)

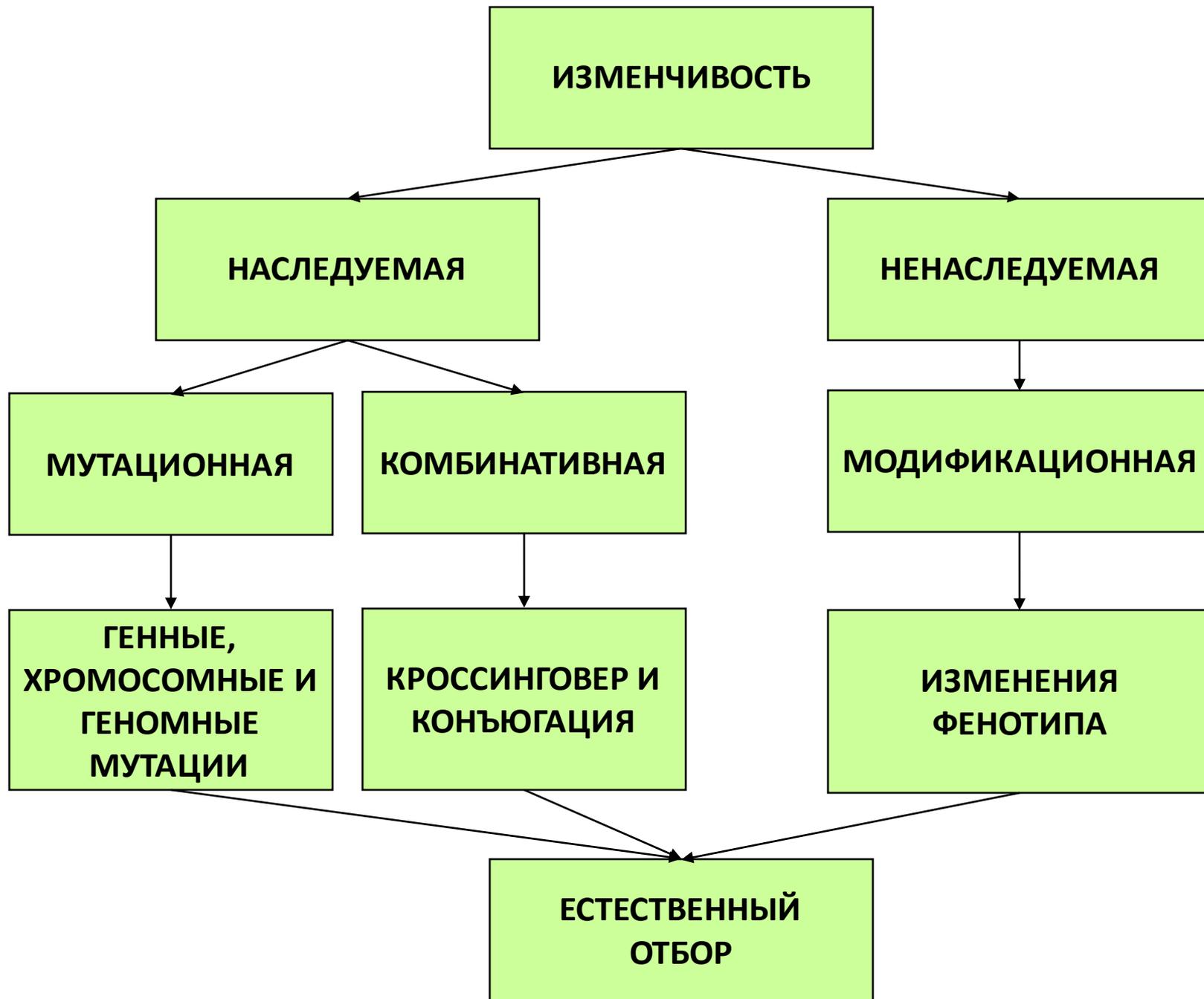
- В **1930 г.** английский статистик **Рональд Фишер** предположил, что:
- 1) **мутантный ген** обычно находится в **рецессивном состоянии**, но может проявиться **фенотипически**;
 - 2) **вредные мутации** тоже могут поддерживаться отбором, если не приводят к гибели особи;
 - 3) основным материалом для отбора также служат не только мутации, но и **комбинативная изменчивость**;
 - 4) изменение **фенотипа** происходит за счет **накопления** малых мутаций;
 - 5) отбор эффективнее действует в **больших популяциях**.

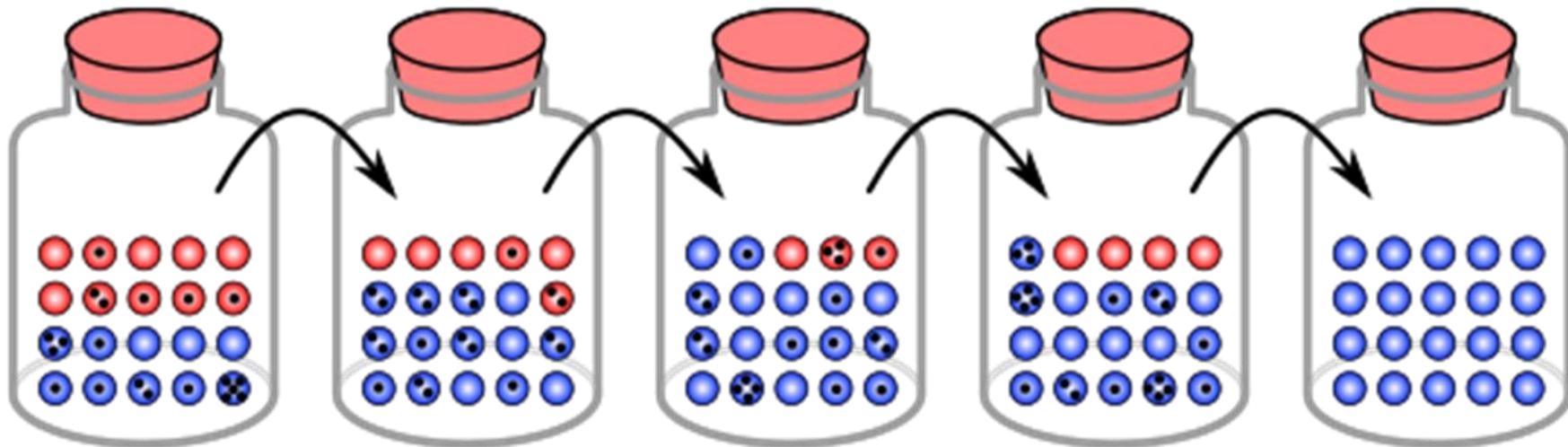


Плейотропность и полимерия генов

Если раньше считалось, что **один ген** кодирует **один признак**, то после открытия **плейотропности** и **полимерии** выяснилось, что как **один ген** может влиять на проявление **нескольких признаков**, так и **один признак** может кодироваться **несколькими генами**. В результате **кроссинговера** рано или поздно наступит такая смена **генетического окружения**, которая приведет к проявлению **рецессивной аллели** фенотипически и формированию нового варианта признака, который либо будет поддерживаться **отбором**, либо выбраковываться. **Комбинативная изменчивость** дает возможность получить **новые фенотипы** уже в первом поколении, в отличие от мутаций, которые ненаправленны, а, значит, и совершенно непредсказуемы.

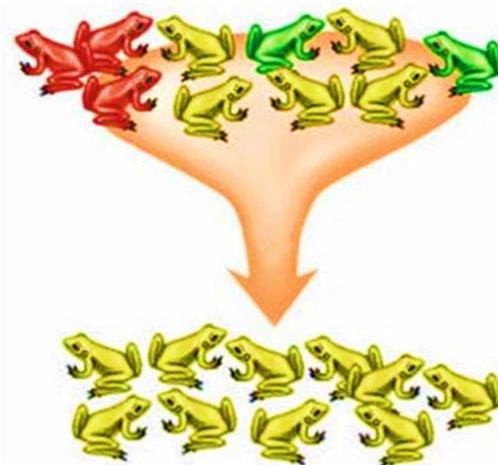
МУТАЦИИ => КОМБИНАЦИИ МУТАЦИЙ





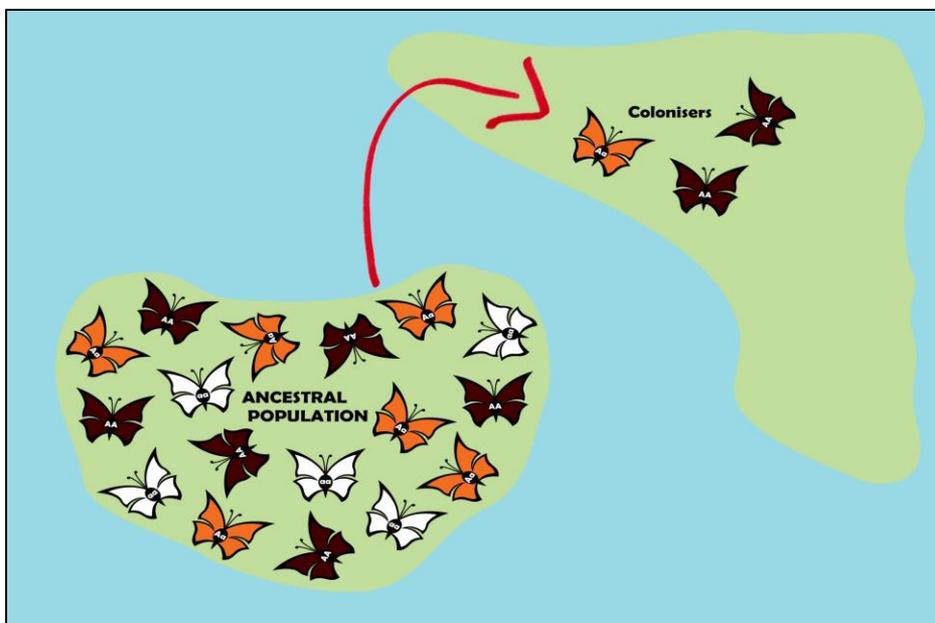
Процесс изменения частот аллелей в популяции

Сьюэлл Райт обратил внимание на признаки с равной **селекционной ценностью**, которые не подвергаются действию отбора, но, в результате случайных, ненаправленных событий их частоты в популяции (особенно малой) будут изменяться. Этот процесс он в **1931 г.** назвал **дрейфом генов**. Дрейф геном может быть вызван миграциями (**эффект основателя**) или катастрофами (**эффект бутылочного горлышка**).

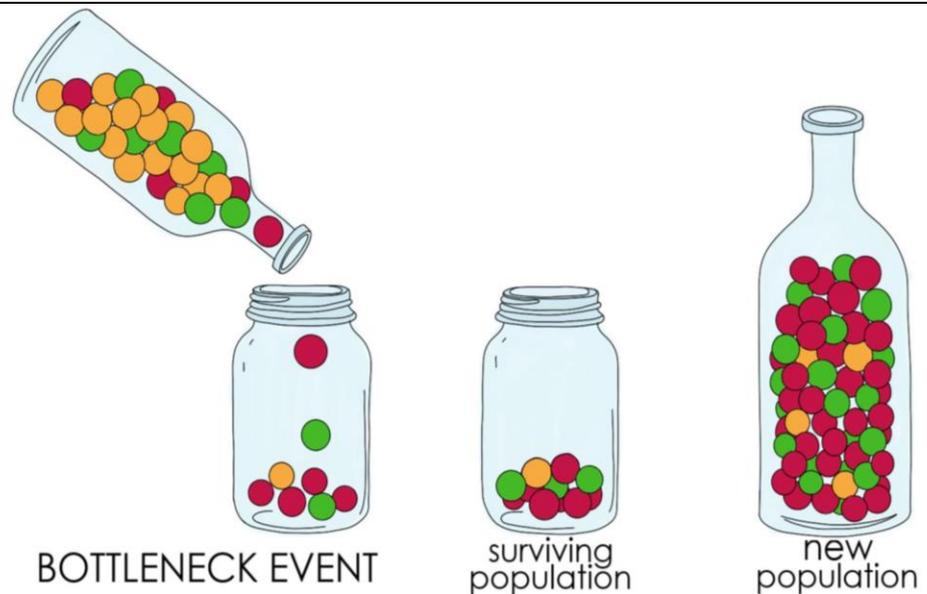


Пример дрейфа генов

Волны жизни – количественное изменение **особей**, а **дрейф генов** – количественное изменение **аллелей** в популяции в результате случайного единичного события.



Эффект основателя популяции бабочек
Эффект основателя (Майра) — явление смещения генетического разнообразия при **заселении** малым количеством особей рассматриваемого вида **новой географической территории**. В результате новая популяция может значительно **отличаться** от родительской как генотипически, так и фенотипически, т.к. исходное **соотношение аллелей** изменится. Примером являются поселенцы Исландии (малая часть от населения Европы).



Эффект бутылочного горлышка
Эффект бутылочного горлышка (Болдуина) — явление, при котором численность популяции резко уменьшается. Часть вариантов признаков утрачивается, т.к. **случайно выжившие** особи в период кризиса не содержали всех аллелей генов. Новая популяция так же будет отличаться от исходной **фенотипически и генотипически**. Частным случаем **эффекта Болдуина** является гибель гамет в дикой природе.

В 1932 г. Джон Холдейн показал, что элементарной единицей эволюции является не особь, а популяция; в 1935 г. определил частоту мутирования генов у человека и в 1937 г. ввёл понятие «генетического груза», т.е. накопления летальных и сублетальных отрицательных мутаций, вызывающих при переходе в гомозиготное состояние выраженное **снижение жизнеспособности особей**, или их гибель. «**Вырождение**» — наблюдаемое при **близкородственном скрещивании** или **развитой медицине** ухудшение фенотипических характеристик особей.



В 1942 г. **Джулиан Хаксли** опубликовал книгу «**Эволюция. Современный синтез**», в которой всесторонне описал синтетическую теорию эволюции.

Мутации и естественный отбор – взаимозависимые процессы, которые **по отдельности** не способны создать направленные эволюционные изменения

В природе **новые признаки** появляются из **преадаптаций**, которые превращаются в **адаптации** в периоды резких изменений условий среды

Отбор действует не на **отдельные гены**, а на их **комплексы**, а мутации могут быть одновременно и полезными и вредными в зависимости от **условий среды**

Виды могут появляться как в результате **дивергенции**, так и в результате **конвергенции**, линейно или скачкообразно. Завершение видообразования – **репродуктивная изоляция**

Новые признаки не всегда имеют адаптивную ценность – многие признаки являются **нейтральными**, но отбор действует в сторону **улучшения** организации

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ:

Элементарное эволюционное явление – длительное и направленное изменение генотипического состава популяции под действием факторов окружающей среды.

Элементарная эволюционная единица – популяция.

Элементарный эволюционный материал – мутация, комбинация.

Элементарные эволюционные факторы – мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция, естественный отбор.

Элементарный объект отбора – особь в популяции.

Элементарные эволюционные факторы

Ненаправленные

Направленные

Волны жизни

Естественный отбор

Мутации

Изоляция

Эффект Болдуина

Дрейф генов

Эффект основателя

