

ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- **Наименьшая эволюционирующая единица - популяция, а не особь, как допускалось ранее.**
- **Основным или даже единственным движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций.**
- **Эволюция носит дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.**
- **Эволюция носит постепенный и длительный характер.**

ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- **Обмен аллелями, "поток генов", возможен лишь внутри вида. Отсюда определение вида: вид является генетически целостной и замкнутой системой. Целостность вида обеспечивается возможностью скрещиваемости и потока генов между разными популяциям внутри вида.**
- **За пределами вида эволюция фактически прекращается, т.е. макроэволюция, или эволюция на уровне выше вида, идет лишь путем микроэволюции. Согласно СТЭ не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюционных.**

ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- Вид состоит из множества соподчиненных единиц - подвидов, популяций; эта концепция носит название концепции **широкого политипического вида**.
- Поскольку критерием биологического вида является его репродуктивная обособленность, то **понятие вида не применимо к формам без полового процесса** – агамным формам, апомиктичным формам, партеногенетическим формам.

ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- **Мутационная изменчивость** — поставщик материала для отбора — носит случайный характер. Отсюда наименование этой концепции, предложенное ее критиком - Л.С. Бергом — тихогенез — эволюция на основе случайностей.
- **Любой реальный, а не сборный, таксон имеет монофилетическое происхождение..**
- эволюция непредсказуема, имеет ненаправленный к некоей конечной цели, т.е. **нефиналистический, характер.**

ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ СТЭ: НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ

НЕДИВЕРГЕНТНЫЙ ХАРАКТЕР ЭВОЛЮЦИИ

Возможность дивергентного происхождения таксонов от одной предковой популяции никем не отрицается. Немецкий эволюционист Б. Ренш и Дж. Хаксли выделили три формы видообразования во времени.

Анагенез - это процесс прогрессивного развития группы, не обязательно связанный с ее распадом на боковые ветви

Кладогенез - это процесс увеличения числа ветвей в группе, собственно кладогенез и носит дивергентный характер.

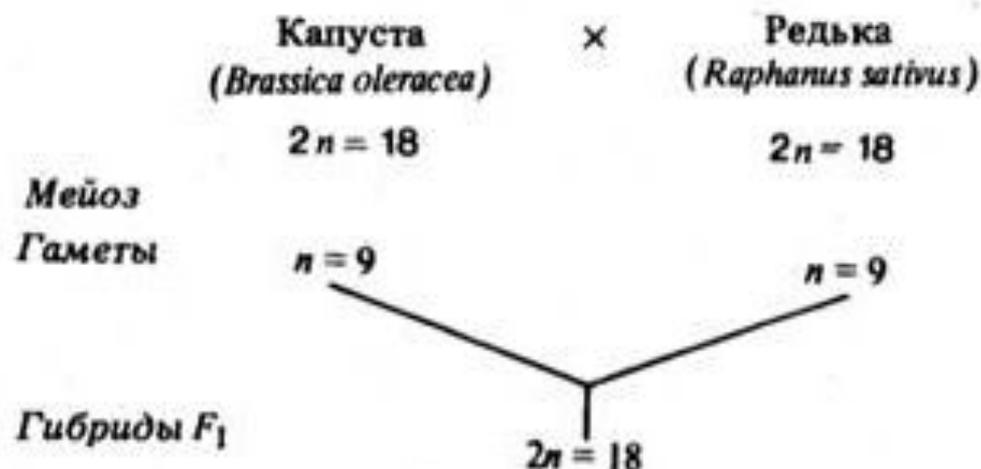
Стасигенез - это процесс длительного сохранения вида или иного таксона без прогрессивно направленного в каком-то направлении исторического развития (без анагенеза) и без дивергенции (т.е. без кладогенеза).

Существует еще одна форма происхождения новых таксонов путем слияния разных, ранее независимых ветвей. Эту форму эволюции называют **синтезогенезом или симгенезом.**

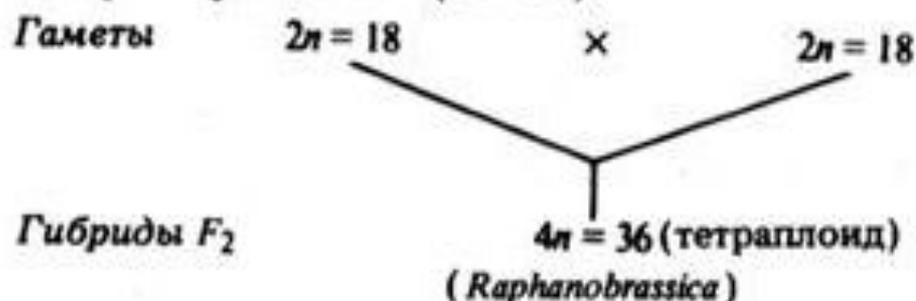
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ СИНТЕЗ ВИДОВ

Возможность гибридогенного происхождения отдельных видов допускалась еще К. Линнеем и другими ботаниками его поколения. Однако экспериментальные доказательства такой возможности и пути преодоления стерильности межвидовых гибридов были открыты лишь в 1920-1930 гг.

Классические эксперименты по синтезу межродового гибрида - редьки и капусты - были проведены учеником Н.И. Вавилова Г.К. Карпеченко.



В мейозе у гибридов F_1 хромосомы редьки и капусты не могут конъюгировать, так как они не гомологичны. Поэтому гибриды F_1 стерильны. Иногда в результате нерасхождения гибриды F_1 дают гаметы с диплоидным набором хромосом ($2n=18$).



Гибриды F_2 плодовиты. Во время мейоза может происходить конъюгация гомологичных хромосом, поскольку в наличии имеются два набора родительских хромосом. Образуются диплоидные гаметы ($2n = 18$), содержащие 9 хромосом капусты и 9 хромосом редьки.

Ресинтез видов

В 1930-х-годах был осуществлен ресинтез, т. е. воссоздание ряда видов, происхождение которых было не ясным.

Ученик Н.И. Вавилова В.А. Рыбин в 1936 году осуществил ресинтез сливы.

Предполагалось, что слива возникла в результате природной гибридизации алычи с терном, т. к. слива имеет

$2n = 48$, терн — $2n = 32$

алыча — $2n = 16$.

Это аллополиплоид ($16+8=24 \times 2=48$)

Полиплоидные комплексы, открытые американским ботаником-эволюционистом

Л. Стеббинсом.

Представим себе 4 вида, каждый из которых имеет только ему свой собственный хромосомный набор с соответственными диплоидными числами, равными:

18, 22, 16, 24.

Каждый из этих видов репродуктивно изолирован друг от друга, занимает свою экологическую нишу. Но в случае нарушения мейоза изредка могут возникать диплоидные гаметы, которые при слиянии могут дать 6 вариантов аллотетраплоидов.

Какие это варианты?

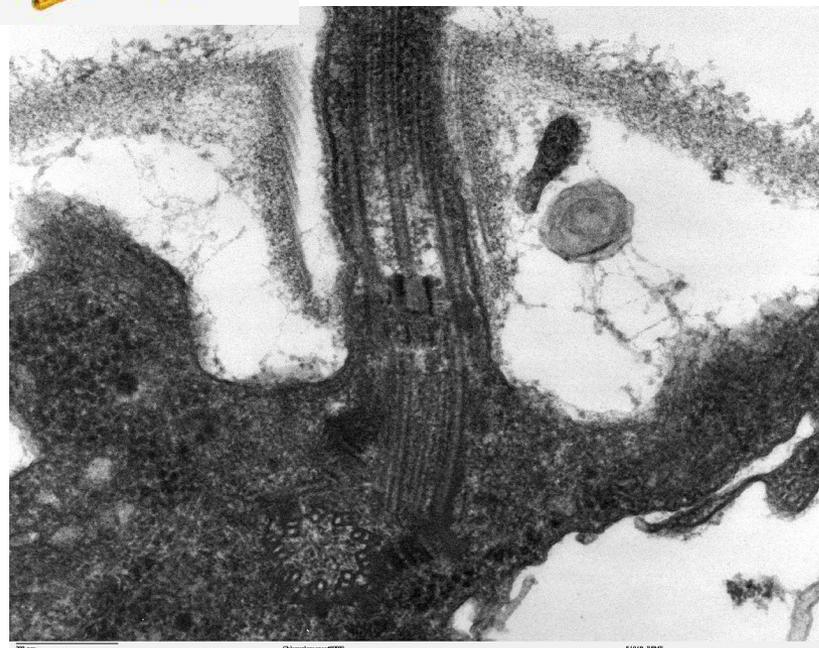
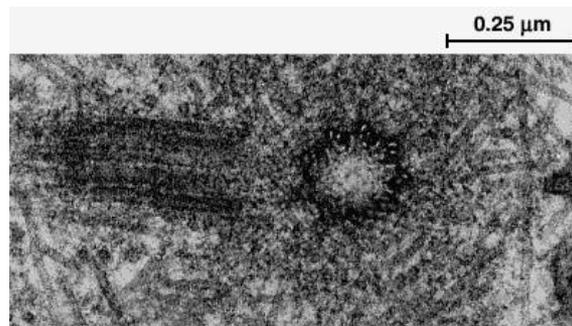
40, 34, 42, 38, 46, 40.

Каждый из возникших аллотетраплоидов оказывается репродуктивно изолированным как друг от друга, так и от предковых видов, *t.e.* все они являются настоящими видами.

СИМБИОГЕНЕЗ: РАННИЕ ТЕОРИИ

В начале XX в. русские ботаники академик А.С. Фаминцын и К.С. Мережковский - оригинальнейший и, к сожалению, полузабытый теоретик эволюционизма — выдвинули **гипотезу симбиогенетического происхождения клеток растений.**

СИМБИОГЕНЕЗ: НОВЫЕ ТЕОРИИ



Линн Саган-Маргулис

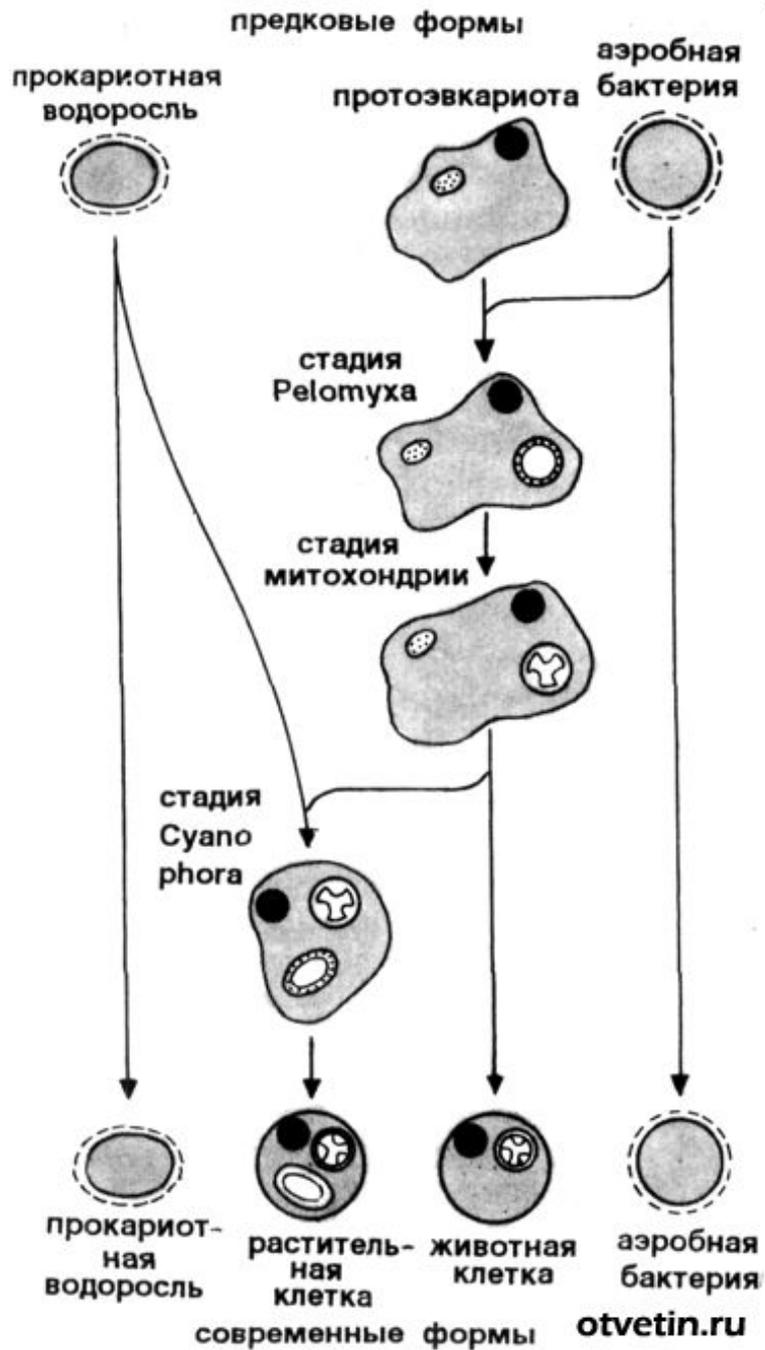
американский биолог
создатель
современной
версии теории
симбиогенеза.



Концепция симбиогенеза

Клетка эукариот сформировалась в результате нескольких последовательных актов симбиогенеза:

- симбиоз крупной анаэробной амебоидной прокариотической клетки с мелкими аэробными бактериями привел к трансформации клеток последних в митохондрии;
- симбиоз этой прокариотической клетки со спирохетоподобными бактериями привел к появлению жгутикового аппарата, кинетосом и центросом. Клетка с этим набором органелл после дифференциации ядра от цитоплазмы дала начало линии, ведущей к царствам животных и грибов
- Еще один акт симбиогенеза, произошедший в результате симбиоза с прокариотическими клетками синезеленых, привел к возникновению пластид - отсюда идет ствол царства растений.



Митохондрии и пластиды:

- имеют две полностью замкнутые мембраны. При этом внешняя сходна с мембранами вакуолей, внутренняя — бактерий.
- размножаются бинарным делением (причем делятся иногда независимо от деления клетки), никогда не синтезируются *de novo*.
- генетический материал — кольцевая ДНК, не связанная с гистонами
- имеют свой аппарат синтеза белка
- рибосомы прокариотического типа — с константой седиментации 70S.

- ДНК митохондрий и пластид, в отличие от ДНК большинства прокариот, содержат интроны.
- В собственной ДНК митохондрий и хлоропластов закодирована только часть их белков, а остальные закодированы в ДНК ядра клетки. Ни хлоропласты, ни митохондрии не могут более существовать (размножаться) независимо.
- Не решён вопрос о происхождении ядерно-цитоплазматического компонента, захватившего прото-митохондрии. Ни бактерии, ни археи не способны к фагоцитозу, питаются исключительно осмотрофно. Как произошло слияние организмов из двух доменов, также не ясно.

Проблемы

МАКРОМУТАЦИИ И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Еще до формирования СТЭ неоднократно высказывались идеи о том, что макроэволюция может идти не через микроэволюцию, а путем фиксации специфических макромутаций.

Рихард Гольдшмидт (1878 —1958) — американский генетик и эволюционист.

Ввёл такие важные понятия, как норма реакции, генетическая ассимиляция и динамическая генетика. Выдвинул модель макроэволюции путём макромутаций, которая широко известна как гипотеза— «обнадеживающих уродов».



Сальтационизм

Гольдшмидтом было сформулировано представление о **системной мутации** — это особый тип мутации, приводящий к появлению особей резко морфологически отличающихся от исходных форм и могущих дать начало новым видам.

Сальтационизм

«Уродство, появляющееся благодаря единственному генетическому шагу, могло позволить занять новую средовую нишу и таким образом произвести одним шагом новый тип», — утверждал Гольдшмидт.

Проблемы

Парафилия— понятие, возникшее в результате придания большей строгости понятию монофилии в рамках филогенетической систематики.

Парафилетическими группами называют группы, включающие лишь часть потомков гипотетического общего предка (более формальное определение гласит: парафилетическая группа получается из монофилетической путем изъятия из состава последней одной терминальной группы).

проблемы

С точки зрения традиционной систематики или эволюционной таксономии, парафилия — один из видов монофилии. Традиционалисты считают возможным сохранять в системе парафилетические группы.

Проблемы

- **РОЛЬ ВИРУСНОЙ ТРАНСДУКЦИИ В МАКРОЭВОЛЮЦИИ**
- **НЕЙТРАЛИЗМ И «НЕДАРВИНОВСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ»**
- **МОЛЕКУЛЯРНАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ: ЭВОЛЮЦИЯ ПО СТРУКТУРНЫМ И РЕГУЛЯТОРНЫМ ГЕНАМ**
- **ХРОМОСОМНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ**
- **НЕРАВНОМЕРНОСТЬ ТЕМПОВ ЭВОЛЮЦИИ ТАКСОНОВ**

Проблемные для СТЭ вопросы:

- причины сохранения системного единства организма в историческом развитии
- механизмы включения в эволюционный процесс онтогенетических перестроек
- неравномерность темпов эволюции
- причины макро- и прогрессивной эволюции
- крупномасштабные события в эпохи биотических кризисов
- проблема вымирания видов

Недарвиновские течения, зародившиеся в XIX в.

- неоламаркизм
- финализм
- сальтационизм

Недарвиновские течения, зародившиеся в XX в.

- «космические» гипотезы
- неокатастрофизм
- симгенез (и симбиогенез)
- номогенез
- теории, связанные с открытием горизонтального переноса информации
- теория нейтральности
- теория прерывистого равновесия

НЕОЛАМАРКИЗМ

Термин «неоламаркизм» ввел в научный обиход американский палеонтолог А. Пакард (1888).

Им охватывается совокупность весьма разнородных эволюционных концепций, каждая из которых имеет общий источник — *эволюционное учение Ламарка*.

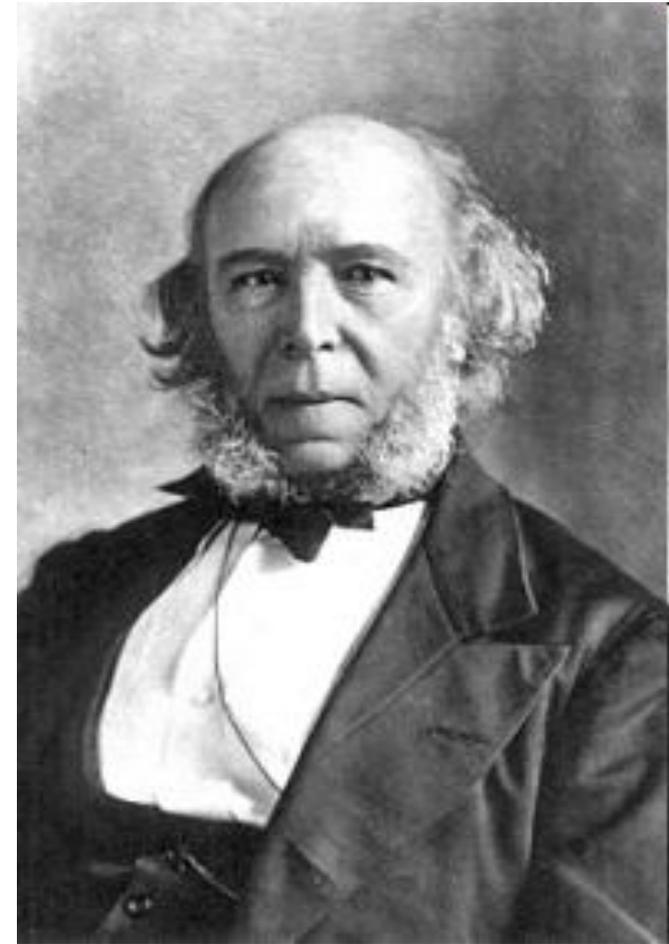
Неоламаркизм разделяет два постулата, соответствующих законам Ламарка:

- признание адекватной изменчивости, возникающей под непосредственным или косвенным влиянием среды и создающей приспособление;
- унаследование приобретенных в индивидуальной жизни признаков.

Общей отличительной чертой неоламаркизма является либо полное отрицание какой-либо эволюционной роли естественного отбора, либо рассмотрение его как вспомогательного инструмента.

Герберт Спенсер (1820-1903) — британский философ, социолог, эволюционист

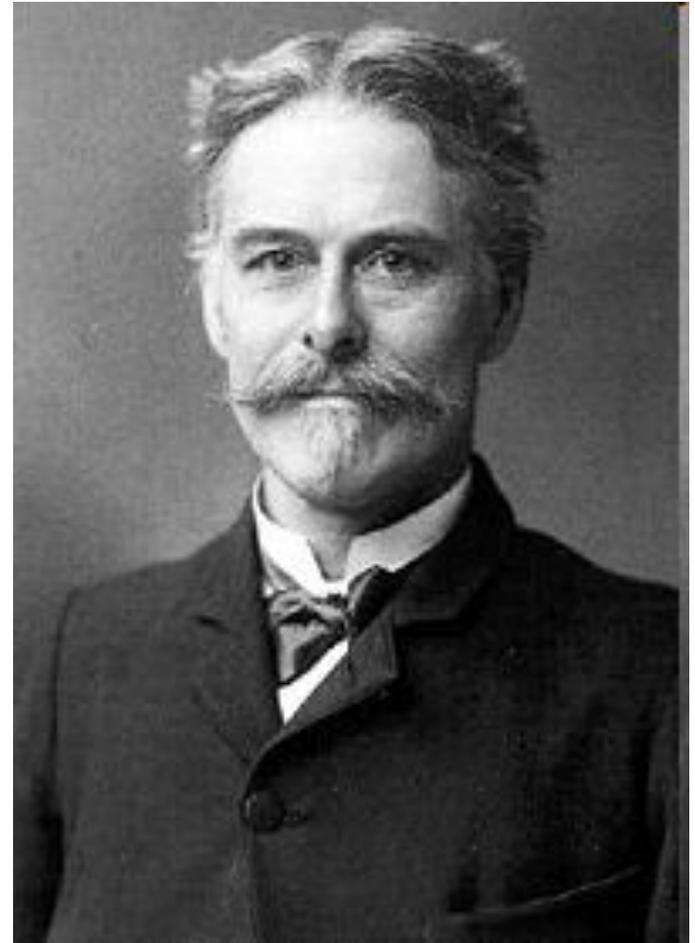
Общество — это эволюционирующий организм, подобный живому организму, рассматриваемому биологической наукой. Общества могут организовывать и контролировать свои собственные процессы адаптации, и тогда они развиваются в направлении милитаристских режимов; они также могут позволить свободную и пластичную адаптацию и тогда превращаются в промышленно развитые государства.



Эдвард Коп (1840—1897) — американский палеонтолог

Собрал коллекцию из более чем 1000 вымерших позвоночных. Им были открыты 56 видов динозавров.

В американской палеонтологии Коп — один из основоположников неоламаркизма.



В неоламаркизме традиционно
выделяют три главных
направления:

- механоламаркизм
- ортоламаркизм
- психоламаркизм.

Механоламаркизм.

Внешние условия – главный фактор эволюционного развития (*эктогенез*).

Взаимоотношения с внешними условиями трактуется вполне по Ламарку: соответствие этим условиям может достигаться либо путем прямого приспособления, либо в результате функциональной деятельности организма (т.е. через «упражнение и неупражнение органов») и унаследования приобретенных признаков.

Ортоламаркизм

Утверждает, что эволюция живого направлена по пути, прямо ведущему к будущей адаптации.

Эволюция основана на непосредственном влиянии факторов внешней среды, сама же организация особи может меняться лишь в известных направлениях. Совместное действие этих факторов определяет окончательное направление эволюции.

Ортогенез – это эволюция в определённом направлении как под действием исключительно внутренней движущей силы, так и под непосредственным влиянием внешних условий.

Психоламаркизм.

Источником эволюции животных и растительных организмов являются их сознательные волевые акты. Психоламаркисты наделяют сознанием и памятью не только целостные организмы, но и каждую их клетку. Психоламаркизм отвергает учение об эволюции посредством естественного отбора.

Приверженцы *психоламаркизма* в своих эволюционных разработках опирались на ту сторону учения Ламарка, которая апеллировала к психическим проявлениям активности животных.

Финализм (от лат. *finalis* - конечный, являющийся целью)

Это учение о движении мира от его начала к predeterminedенному свыше концу. Финализм противоположен концепциям вечности мира или цикличности его развития. Финализм проявляется и в тех натурфилософских концепциях, которые рассматривают любые изменения в природе как целенаправленные и конечные.

Финализм

К финализму относятся концепции, удовлетворяющие хотя бы одному из следующих четырех критериев:

- примату целевых нематериальных отношений над реальными связями
- наличию внутренней наперед заданной программы развития, детерминирующей строгую направленность эволюции
- уподоблению эволюции онтогенезу и движению к неизбежному финалу
- эквифинальности развития
- представление об изначальной целесообразности

Сальтационизм

группа эволюционных теорий, согласно которым видообразование происходит очень быстро — в течение нескольких поколений. Процесс связан с появлением новых особей, резко отличающихся и репродуктивно изолированных от представителей родительского вида.

Сальтационизм позволяет некоторые явления, с которыми у СИЭ возникают трудности, например, проблема неполноты палеонтологической летописи.

Сальтационизм

Первые научные представления сходные с сальтационизмом были сформулированы Гуго де Фризом в 1901 году.



Рихард Гольдшмидт (1878 —1958) — американский генетик и эволюционист.

Ввёл такие важные понятия, как норма реакции, генетическая ассимиляция и динамическая генетика. Выдвинул модель макроэволюции путём макромутаций, которая широко известна как гипотеза— «обнадеживающих уродов».



Барбара МакКлинток

Гольдшмидта в работе МакКлинток привлекло главным образом не открытие мобильных элементов, а то, что мутационные переходы могут быть вызваны не изменением внутри самого гена, а интеграцией в район его расположения другого элемента хромосомы.



Сальтационизм

Идеи Гольдшмидта были по достоинству оценены и подняты на щит создателями теории прерывистого равновесия.

Гулд прямо заявил, что «макроэволюция осуществляется через редкий успех... обнадёживающих уродов, а не через непрерывные мелкие изменения внутри популяции».

Важнейшими эмпирическими и идейными предпосылками формирования сальтационизма явились:

- отсутствие в палеонтологической летописи переходных форм между крупными таксонами
- факты, создающие впечатление внезапного вымирания групп в конце геологических периодов и столь же внезапного появления новых форм в их начале
- догматизация положения дарвинизма о градуалистическом характере эволюции и абсолютной равномерности ее темпов

Альбер Дальк (1893 — 1973) — бельгийский эмбриолог и эволюционист.

Для обозначения «резких, глубоких, радикальных и одновременно жизнеспособных трансформаций, возникающих в цитоплазме яйцеклетки как морфогенетической системе», предложил термин онтомутация.



Отто Генрих Шиндевольф (1896 —1971) — немецкий палеонтолог и эволюционист.

Специализировался на ископаемых кораллах и головоногих. На основе изучения аммоноидей разработал теорию прерывистой эволюции, которая получила название теории типострофизма.



Исходные методологические посылки Шиндевольфа:

- распространение закономерностей онтогенеза на филогенез
- отрицание эволюционной роли случайности и ее перехода в необходимость через статистический процесс
- рассмотрение в качестве носителя эволюции отдельного индивида (организмоцентризм)
- трактовка макроэволюции как процесса направленного на будущую адаптацию, совершающегося под действием таинственных внутренних причин

Теория типострофизма

развитие филогенетических стволов распадается на три специфические фазы — типогенез, типостаза и типолитиз, различающиеся между собой по движущим силам, темпам и характеру развития.

Теория типострофизма

В первой фазе цикла — **типогенезе** — в результате быстрой и внезапной перечеканки существующих типов образуется большое число новых типов и подтипов организации. Причиной перечеканки являются макромутации (комплексные мутации), возникающие самопроизвольно и вызывающие одномоментное коренное и гармоничное изменение всей сложной системы структур и функций организма.

Теория типострофизма

В фазе **типостаза** (т.е. постоянства типов) новые филогенетические стволы (типы), возникшие в предыдущей фазе, переходят к «принудительному ходу развития» — ортогенезу, совершающемуся параллельными линиями. Вместе с тем в рамках достигнутых планов строения происходит процесс дифференциации и возникает огромное органическое многообразие.

Теория типострофизма

В фазе **типолиза** (т.е. распада типов) чрезмерная специализация и не зависящее от внешних факторов переразвитие отдельных структур и органов, нарушающие сбалансированность организации, в конце концов приводят к **вымиранию всех форм типа.**

Теория типострофизма

Черты организации типов, семейства, порядка или класса формируются не через изменение принадлежащих к ним видов, а путем **«непосредственной выработки типового комплекса от семейства к семейству, от порядка к порядку, от класса к классу»**, т.е. **«целостного изменения типов»**.

В этом ядро теории типострофизма, которая в корне отличается от дарвинистских взглядов и направлений.

НЕОКАТАСТРОФИЗМ

Совокупность эволюционных концепций о внезапных вмешательствах в процессы эволюции различных факторов, приводящих к быстрым крупным преобразованиям в органическом мире.

Эти концепции возрождают на эволюционной основе теорию катастроф Ж. Кювье.

Три формы неокатастрофизма:

- автогенетический — постулирует действие внутренних факторов, вызывающих коренные изменения исходной формы;
- эктогенетический — связывает резкие изменения в органическом мире с внезапными внешними преобразованиями;
- в синтетическом неокатастрофизме представление о катастрофах находит выражение в различных современных концепциях — о сальтациях, онтомутациях и др. как факторах возникновения новых видов.

НОМОГЕНЕЗ

эволюционные гипотезы, авторы которых рассматривают эволюцию как запрограммированный процесс реализации внутренних, имманентных живому организму закономерностей.

НОМОГЕНЕЗ

Изменчивость, лежащая в основе образования новых признаков, никогда не бывает случайной. Она всегда возникает закономерно, т.е. в нужное время, и направлена в сторону, полезную для ее обладателей. В этом, по Бергу, «и заключается вся соль вопроса об эволюции: получается ли полезное случайно или закономерно»

НОМОГЕНЕЗ

Представления Берга о судьбе внутривидовых подразделений прямо противоположны дарвиновским. Он полагал, что эти низшие внутривидовые единицы никогда не в состоянии «дорасти» до вида в результате дивергенции, а, наоборот, виды, возникнув сразу, скачком, разделяются на подвиды и более мелкие единицы.

НОМОГЕНЕЗ

Организмы развились из многих тысяч первичных форм, т. е. полифилетично. Дальнейшее развитие шло преимущественно конвергентно (частью дивергентно) на основе закономерностей, захватывающих громадные массы особей, на обширной территории, скачками, мутационно.

НОМОГЕНЕЗ

Наследственных вариаций ограниченное число, и идут они по определённым направлениям. Борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса, а, кроме того, будучи деятелями консервативными, охраняют норму.

НОМОГЕНЕЗ

Виды в силу своего мутационного происхождения резко разграничены один от другого. Эволюция в значительной степени есть развёртывание уже существующих задатков. Вымирание есть следствие как внутренних (автономических) причин, так и внешних (хорономических).

- Постулат о популяции как наименьшей эволюирующей единице остается в силе. Современная эволюционная биология, как и СТЭ, не оставляет места для ламаркизма с его представлением о возможности эволюции особи. Однако огромное количество организмов без полового процесса остается за рамками этого определения популяции, и в этом мы видим значительную неполноту СТЭ.
- Естественный отбор, бесспорно, остается движущим фактором, но не единственным. Дарвиновская и «недарвиновская» эволюция взаимно не противоречивы.

- эволюция далеко не всегда носит дивергентный характер. Сингенез, синтезогенез, симбиогенез, парафилия, трансдукция генетического материала - все это говорит о том, что эволюция далеко не всегда носит дивергентный характер.
- Эволюция не обязательно носит постепенный характер. Видообразование путем полиплоидии, за счет хромосомных перестроек по сути дела носит внезапный характер. Не исключено, что в отдельных случаях внезапный характер могут иметь и отдельные макроэволюционные события.
- Постулат о том, что вид является генетически замкнутой и целостной системой, в основном остается в силе. Однако мы знаем случаи просачивания потока генов через неабсолютные барьеры изолирующих механизмов эволюции; подлежит изучению эволюционная роль трансдукции.

- Макроэволюция может идти как через микроэволюции, так и своими путями.
- Представление о политипическом виде в основном остается в силе, но в практике современной систематики с применением генетических методов исследования нередко случается, что широкая концепция вида оказывается несостоятельной и сменяется более дробным пониманием объема вида.
- Сознвая недостаточность репродуктивного критерия вида, СТЭ не может предложить универсального определения вида как для форм с половым процессом, так и для агамных форм.

- Случайный характер мутационной изменчивости не противоречит возможности существования определенной канализованности путей эволюции, возникающей как результат прошлой истории вида.
- В эволюции наряду с монофилией широко распространена парафилия.
- есмотря на колоссальное количество факторов, влияющих на эволюционный процесс, эволюция может быть прогнозируема и предсказуема в какой-то степени. Хотя эволюция и не носит финалистического характера, но из-за существования запретов, оценивая прошлую историю, генотипическое окружение и возможное влияние среды, мы можем предсказывать общие направления эволюции.