**Биология. 54.гр. 24.04.2020.**

**Тема: Синтетическая теория эволюции. Общая характеристика доказательств эволюции органического мира.**

**Изучите текст, выполните тестовые задания.**

**Синтетическая теория эволюции (СТЭ)** – современная эволюционная теория, которая является синтезом различных дисциплин, прежде всего, генетики и дарвинизма. СТЭ также опирается на палеонтологию, систематику и экологию.

Свое название синтетическая теория эволюции (современный дарвинизм) получила благодаря предложению английского ученого Дж. Хаксли, который в книге «Эволюция. Современный синтез» (1942) удачно охарактеризовал две особенности эволюционной теории 20 века. С одной стороны, современная теория эволюции сложилась как обобщение результатов, полученных в области различных биологических наук. С другой стороны, слово «синтетическая» соответствует коллективному творчеству ее создателей, ведь в разработку современного дарвинизма внесли свой вклад примерно около 50 ученых из 8 стран. Среди них ‒ российские биологи Н.И. Вавилов, Н.П. Дубинин, Н.В. Тимофеев-Ресовский, С.С. Четвериков, И.И. Шмальгаузен, американские ученые С. Райт, Ф.Г. Добржанский (советский и американский генетик российского происхождения), Э. Майр, англичане Р. Фишер, Дж. Б.С. Холдейн и др.

Синтетическая теория в ее нынешнем виде образовалась в результате переосмысления ряда положений классического дарвинизма с позиций генетики начала XX века. В 1900 г. были переоткрыты законы И.Г. Менделя, что способствовало формированию представлений о дискретном характере наследственности и изменчивости. В 1901 г. Г. Де Фриз создал мутационную теорию. В 1908 г. были сформированы основные представления о генетической структуре популяций (учение В.Л. Иоганссена о невозможности отбора в чистых линиях; закон Харди-Вайнберга).

Важнейшим этапом в развитии современного эволюционизма явилась работа **С.С. Четверикова** (**1926**) «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», показавшего неизбежность постоянной гетерогенности любой природной популяции, которая служит генетической основой эволюционного процесса, идущего под давлением внешних факторов. С.С. Четвериков рассмотрел реальную ситуацию, складывающуюся в природе, и показал, что при любом мутационном давлении популяции должны быть гетерогенными. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии внешне (фенотипически) резко не нарушают общего облика популяции, но популяция, «как губка», насыщена разными мутациями. Это положение сразу же было подтверждено экспериментально на природных популяциях дрозофилы, что заложило основу развития популяционной генетики. В это же время, с начала 20-х годов, в России развивались обширные исследования **Н.И. Вавилова** и его школы, в которых принципы современной генетики, биогеографии, систематики и селекции были применены к огромному материалу по культурным растениям и их диким предкам. Эти работы, особенно работы Н.И. Вавилова о законе гомологических рядов наследственной изменчивости (1922), о генетической интерпретации линнеевского вида (1931) и центрах происхождения культурных растений, сыграли большую роль в дальнейшем развитии синтеза эволюционного учения с генетикой.

Работы С.С. Четверикова были продолжены такими отечественными генетиками, как **Н.В. Тимофеевым-Ресовским**, **Д.Д. Ромашовым**, **Н.П. Дубининым** и др. Следует отметить, что главная эволюционная публикация С.С. Четверикова была переведена на английский язык в лаборатории Дж. Б.С. Холдейна, но никогда не была опубликована за рубежом. В работах Дж. Б.С. Холдейна, Н.В. Тимофеева-Ресовского и Ф.Г. Добржанского идеи, выраженные С.С. Четвериковым, распространились на Запад, где почти одновременно Р. Фишер высказал очень сходные взгляды о эволюции доминантности.

В 30-х годах работами английских ученых Р. Фишера, Дж. Б.С. Холдейна, С. Райта было положено начало синтеза теории эволюции и генетики на Западе. В **1930 г.** вышла фундаментальная работа **Р.А. Фишера** «Генетическая теория естественного отбора». В **1931 году С. Райтом** была предложена концепция случайного дрейфа генов. Изначально дрейф генов оказался тем самым аргументом, которого очень долго не хватало для того, чтобы объяснить происхождение неадаптивных различий между таксонами. Поэтому идея дрейфа сразу стала близка широкому кругу биологов. В «Факторах эволюции» **Дж. Б.С. Холдейна** (Haldane, **1932**) дана математическая интерпретация действия естественного отбора в разных ситуациях на основе представлений о дискретности элементарных единиц наследственной изменчивости и их менделировании.

Этими принципиальными работами по существу завершается начальный, долгий и трудный этап синтеза генетики и дарвинизма, развивающихся до того порознь и порой даже противостоящих друг другу. С этого времени начинается бурное развитие современной эволюционной теории. В результате синтеза генетики, систематики, биогеографии, экологии возникает учение о ***микроэволюции***. Практически во всех историко-научных моделях **1937 год** был назван годом возникновения СТЭ – в этом году появилась книга русско-американского генетика и энтомолога-систематика **Ф.Г. Добржанского** «Genetics and the Origin of Species». Впервые было сформулировано важнейшее понятие об «изолирующих механизмах эволюции» − тех репродуктивных барьерах, которые отделяют генофонд одного вида от генофондов других видов. Добржанский ввел в широкий научный оборот полузабытое уравнение Харди-Вайнберга. Он также внедрил в натуралистический материал «эффект С. Райта», полагая, что микрогеографические расы возникают под воздействием случайных изменений частот генов в малых изолятах, то есть адаптивно-нейтральным путем.

В **1942 г.** немецко-американский орнитолог и зоогеограф **Э. Майр** издал книгу «Систематика и происхождение видов», в которой была последовательно развита концепция политипического вида и генетико-географическая модель видообразования. Майр предложил принцип основателя, который в окончательной форме был им сформулирован в 1954 г. Если дрейф генов, как правило, дает причинное объяснение формированию нейтральных признаков во временном измерении, то принцип основателя в пространственном. После публикации трудов Добржанского и Майра систематики получили генетическое объяснение тому, в чем они давно уже были уверены: подвиды и близкородственные виды различаются в значительной степени по адаптивно-нейтральным признакам.

Ни один из трудов по СТЭ не может сравниться с упомянутой книгой английского экспериментального биолога и натуралиста **Дж. Хаксли** «*Evolution: The Modern synthesis*» (**1942 год**). Труд Хаксли по объему анализируемого материала и широте проблематики превосходит даже книгу самого Дарвина. Хаксли на протяжении многих лет держал в уме все направления в развитии эволюционной мысли, внимательно следил за развитием родственных наук и имел личный опыт генетика-экспериментатора. По объему книга Хаксли не имела себе равных (645 страниц). Но самое интересное состоит в том, что все основные идеи, изложенные в книге, были очень ясно выписаны Хаксли на 20 страницах еще в 1936, когда он послал в адрес Британской ассоциации содействия науки статью под названием «*Natural selection and evolutionary progress*». В этом аспекте ни одна из публикаций по эволюционной теории, вышедшая в 1930-40-х годах, не может сравниться со статьей Хаксли. Хорошо чувствуя дух времени, Хаксли писал: «В настоящее время биология находится в фазе синтеза. До этого времени новые дисциплины работали в изоляции. Сейчас проявилась тенденция к унификации, которая является более плодотворной, чем старые односторонние взгляды на эволюцию» (1936). Еще в трудах 1920-х годов Хаксли показал, что наследование приобретенных признаков невозможно; естественный отбор действует как фактор эволюции и как фактор стабилизации популяций и видов (эволюционный стазис); естественный отбор действует на малые и крупные мутации; географическая изоляция − важнейшее условие видообразования. Кажущаяся цель в эволюции объясняется мутациями и естественным отбором. Основные положения статьи Хаксли 1936 года можно очень кратко изложить в такой форме:

1. Мутации и естественный отбор ‒ комплементарные процессы, которые по отдельности не способны создать направленные эволюционные изменения.

2. Отбор в природных популяциях чаще всего действует не на отдельные гены, а на комплексы генов. Мутации не могут быть полезными или вредными, но их селективная ценность варьирует в разных средах. Механизм действия отбора зависит от внешней и генотипической среды, а вектор его действия от фенотипического проявления мутаций.

3. Репродуктивная изоляция ‒ главный критерий, свидетельствующий о завершении видообразования. Видообразование может быть непрерывным и линейным, непрерывным и дивергентным, резким и конвергентным.

4. Большинству наземных растений свойственна именно прерывистость и резкое образование новых видов. В основе прерывистого видообразования лежат специфические генетические механизмы (гибридизация, полиплоидия, хромосомные аберрации). Виды и надвидовые таксоны, как правило, различаются по адаптивно-нейтральным признакам. Главные направления эволюционного процесса (прогресс, специализация) ‒ компромисс между адаптивностью и нейтральностью.

5. В природных популяциях широко распространены потенциально преадаптивные мутации. Этот тип мутаций играет важнейшую роль в макроэволюции, особенно в периоды резких средовых перемен.

6. Концепция скоростей действия генов объясняет эволюционную роль гетерохроний и аллометрии. Синтез проблем генетики с концепцией рекапитуляции ведет к объяснению быстрой эволюции видов, находящихся в тупиках специализации. Через неотению происходит «омоложение» таксона, и он приобретает новые темпы эволюции. Анализ соотношения онто- и филогенеза дает возможность обнаружить эпигенетические механизмы направленности эволюции.

7. В процессе прогрессивной эволюции отбор действует в сторону улучшения организации. Главным результатом эволюции было появление человека. С возникновением человека большая биологическая эволюция перерастает в психосоциальную. Эволюционная теория входит в число наук, изучающих становление и развитие человеческого общества. Она создает фундамент для понимания природы человека и его будущего.

В направлении изучения ***макроэволюции***(эволюции на уровне выше видового: родов, семейств, отрядов и т.д.) также происходят значительные изменения с дарвинского времени. Проблемы филогенеза крупных групп органического мира решаются не только классическими методами сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии, но и с привлечением данных генетики, физиологии, экологии, биохимии, молекулярной биологии. В результате в изучении макроэволюции сделаны серьезные успехи (Шмальгаузен, 1939; Ренша, 1947; Симпсон, 1944; Тахтаджян, 1943 и др.). Только книга Симпсона была опубликована на английском языке и в период широкой экспансии американской биологии, чаще всего она одна упоминается среди основополагающих трудов.

**И.И. Шмальгаузен** был учеником А.Н. Северцова, однако уже в 20-е годы определился его самостоятельный путь. Он изучал количественные закономерности роста, генетику проявления признаков, саму генетику. Одним из первых Шмальгаузен осуществил синтез генетики и дарвинизма. Из огромного наследия И.И. Шмальгаузена особо выделяется его монография «Пути и закономерности эволюционного процесса» (**1939**). Впервые в истории науки он сформулировал принцип единства механизмов микро- и макроэволюции. Этот тезис не просто постулировался, а прямо следовал из его теории стабилизирующего отбора, который включает популяционно-генетические и макроэволюционные компоненты (автономизация онтогенеза) в ходе прогрессивной эволюции.

**А.Л. Тахтаджян** в монографической статье: «Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений» (**1943**) не только активно включил ботанику в орбиту эволюционного синтеза, но фактически построил оригинальную онтогенетическую модель макроэволюции («мягкий сальтационизм»). Модель Тахтаджяна на ботаническом материале развивала многие замечательные идеи А.Н. Северцова, особенно теорию архаллаксисов (резкое, внезапное изменение органа на самых ранних стадиях его морфогенеза, приводящее к изменениям всего хода онтогенеза). Труднейшая проблема макроэволюции − разрывы между крупными таксонами, объяснялась Тахтаджяном ролью неотении (сохранение ювенильных признаков у взрослого организма) в их происхождении. Неотения играла важную роль в происхождении многих высших таксономических групп, в том числе и цветковых. Травянистые растения произошли от древесных путем ярусной неотении.

Экология популяций и сообществ вошла в эволюционную теорию благодаря синтезу закона Гаузе и генетико-географической модели видообразования. Репродуктивная изоляция была дополнена экологической нишей в качестве важнейшего критерия вида. При этом нишевый подход к виду и видообразованию оказался более общим, чем чисто генетический, так как он применим и к видам, не имеющим полового процесса. Вхождение экологии в эволюционный синтез представляло собой заключительный этап формирования теории. С этого момента начался период использования СТЭ в практике систематики, генетики, селекции, продолжавшийся до развития молекулярной биологии и биохимической генетики.

**Структура СТЭ.** В **1984 году Н.Н. Воронцов** обобщил все достижения синтетической (современной) теории эволюции в 11 положений (постулатов).

1. Материалом для эволюции служат, как правило, очень мелкие, однако дискретные изменения наследственности − мутации. Мутационная изменчивость, которая носит случайный характер, поставляет материал для естественного отбора.

2. Ведущим движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций.

3. Элементарная (наименьшая) единица эволюции − популяция.

4. Эволюция носит в основном дивергентный характер: один таксон (систематическая группа) может стать предком нескольких дочерних таксонов, однако каждый вид происходит от единственного предкового вида, единственной предковой популяции.

5. Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование представляет собой поэтапную смену одной временной популяции чредой последующих временных популяций.

6. Вид состоит из множества соподчиненных, морфологически изолированных единиц − подвидов, популяций (эта концепция получила название концепции широко политипического вида).

7. Обмен аллелями, «поток генов» возможны лишь внутри вида. Если мутация имеет положительную селективную ценность на территории всего ареала вида, то она может распространиться по всем его популяциям и подвидам. Следовательно, вид является генетически целостной и замкнутой системой.

8. Поскольку основным критерием вида является его репродуктивная (генетическая) изоляция, то, естественно, что этот критерий неприменим к формам без полового процесса, например, к агамным и партеногенетическим организмам (из-за этого СТЭ оставила вне видового статуса огромное множество прокариот, низших эукариот, не имеющих полового процесса). Репродуктивный критерий вида неприменим также для видов во времени, поэтому использование этого критерия заставляет отказаться от понятия вида в палеонтологии.

9. Макроэволюция, или эволюция выше вида (надвидовая эволюция), идет лишь путем микроэволюции, так как не существует закономерностей макроэволюции, отличающихся от микроэволюционных.

10. Каждая систематическая группа (вид, род и т.д.) должна иметь единственный корень (монофилетическое происхождение). Это обязательное условие для существования единой систематической группы (таксона). Ведь эволюционная систематика строит свою классификацию, исходя не из сходства организмов, а из их родства. Согласно четвертому постулату, родственны только те группы, которые идут от одной эволюционной ветви. Если у таксона обнаруживаются две разные предковые ветви, его, вероятнее всего, следует разделить.

11. Из всех упомянутых постулатов следует, что эволюция непредсказуема; она не направлена к некой конечной цели, т.е. носит нефиналистический характер.

Следует к приведенным постулатам добавить еще одно положение СТЭ: все признаки организма имеют адаптивный характер.

Кратко его постулаты выглядят следующим образом:

1. Элементарная единица эволюции - популяция.

2. Материалом для эволюции служат очень мелкие, но дискретные изменения наследственного материала - мутации. Мутационная изменчивость - поставщик материала для естественного отбора - носит случайный характер.

3. Основным движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций.

4. Эволюция носит дивергентный характер. Следствие: любой реальный таксон имеет однокорневое, монофилетическое происхождение.

5. Эволюция носит постепенный (градуалистический) и длительный характер.

6. Вид состоит из множества соподчиненных, морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц - подвидов, популяций, при этом поток генов (обмен аллелями) возможен только внутри вида (репродуктивная изоляция). Следствие: эти критерии вида неприменимы к формам без полового процесса. Таким образом, за рамками концепции биологического вида СТЭ оказалось огромное множество видов прокариот, низших эукариот без полового процесса, а также некоторые специализированные формы высших эукариот - как среди животных, так и среди растений, вторично утерявших половой процесс.

7. Эволюция непредсказуема, имеет не направленный к некоей конечной цели, т.е. нефиналистический, характер.

Следует к приведенным постулатам добавить еще одно положение СТЭ: все признаки организма имеют адаптивный характер.

Новые успехи биологии в 60, 70 и 80-х годах, связавшие проблему вида с учением о специфике генетических систем в видах эукариот и прокариот, показавшие всеобщность явлений мутагенеза и рекомбиногенеза, раскрывшие основы молекулярной организации геномов, значение макромутаций, роль не только дивергенции, но и различных форм слияния плазм разных видов, постепенно изменили содержание ряда классических постулатов синтетической теории эволюции. Новый синтез генетики и учения о факторах исторического развития живого привел к углублению синтетической теории эволюции, к обоснованию ее всеобщего значения, поднял новые нерешенные вопросы. Современная эволюционная биология далеко ушла от той синтетической теории эволюции, которая сформировалась к началу 1940-х годов. Синтез эволюционизма с молекулярной биологией привел в 1970-х годах к возникновению такого направления, как молекулярная эволюция. Выйдя за пределы изучения наследственности только лишь гибридизационными методами, эволюционизм подошел к возникновению эволюционной и сравнительной генетики. Сегодняшняя эволюционная биология накопила огромный арсенал фактов и идей, не вошедших в синтетическую теорию эволюции. Однако новейший синтез, создание целостной концепции эволюции, которая сможет заменить синтетическую теорию эволюции, пока что дело будущего.

**«Синтетическая теория эволюции».**

**1 вариант.**

**Задание 1. Выберите правильный ответ.**

**1. К внезапному изменению генома организма может привести:**

1)дегенерация           3) ароморфоз 2)идиоадаптация      4) генная мутация

**2. Элементарным фактором эволюции является:**

1)модификационная изменчивость              2)мутационный процесс

3) хищничество                                             4) антропогенный фактор

**3. Критерием появления нового вида является возникновение:**

1)значительных морфологических изменений

2)существенного количества мутационных изменений

3)географической изоляции 4)репродуктивной изоляции

**4. Движущим фактором эволюции является:**

1)мутационный процесс                         2)дрейф генов

3)естественный отбор                              4)изоляция популяций

**5. Движущая форма отбора обычно приводит к:**

1)уничтожению особей с отклонениями от прежней нормы реакции;

2)сужению прежней нормы реакции;  4)сдвигу прежней нормы реакции.

3)расширению прежней нормы реакции;

**6. Результатом действия естественного отбора не является:**

1)приспособленность организмов к среде обитания;

2)многообразие органического мира; 3)борьба за существование;

4)совершенствование организации живых существ.

**7. Изоляция - это фактор эволюции, который:**

1)не влияет на скорость видообразования; 2)замедляет процесс формирования приспособленности; 3) не препятствует смешиванию популяции внутри вида; 4) ускоряет эволюционный процесс.

**8. Популяцию считают элементарной единицей эволюции, т.к.:**

1) она обладает целостным генофондом, способным изменяться;

2) особи популяции имеют сходный обмен веществ; 3) особи популяции отличаются размерами; 4) она не способна изменяться во времени.

**9. Дрейф генов – это:**1) случайное изменение частот встречаемости их аллелей в популяции 2) перемещение особей их одной популяции в другую

3) напрвленное скрещивание особей в популяции 4) результат естественного отбора

**10. Следствием эволюции организмов нельзя назвать:**

1) приспособленность к среде обитания2) многообразие органического мира

3) наследственную изменчивость 4) образование новых видов

**Задание 2.** Приспособительные особенности.

1. зеленая окраска у певчего кузнечика;

2. зеленая окраска листьев у большинства растений;

3. ярко-красная окраска у божьей коровки;

4. сходство в окраске брюшка мухи-журчалки и осы

5. Запасание подкожного жира у морских млекопитающих.

**Задание 3. Ответьте на вопросы**

**Какова эволюционная роль мутаций.**

**Что такое физиологические адаптации. Приведите примеры.**

Каковы причины экологического видообразования, как оно происходит?