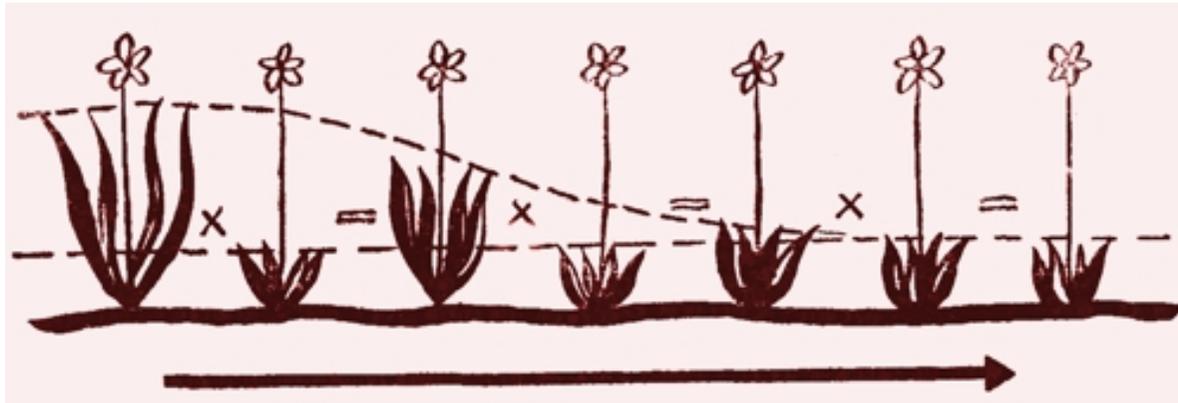


## Неодарвинизм и зарождение синтетической теории эволюции

*«К сожалению, все простые истины уже открыты, и на нашу долю достались истины сложные»*

*В.В. Парин*

## Дарвинизму необходима теория наследственности



По Дженкину, полезный признак (длинные листья), возникший у единичной особи при скрещивании её с обычными особями быстро сойдёт на нет.

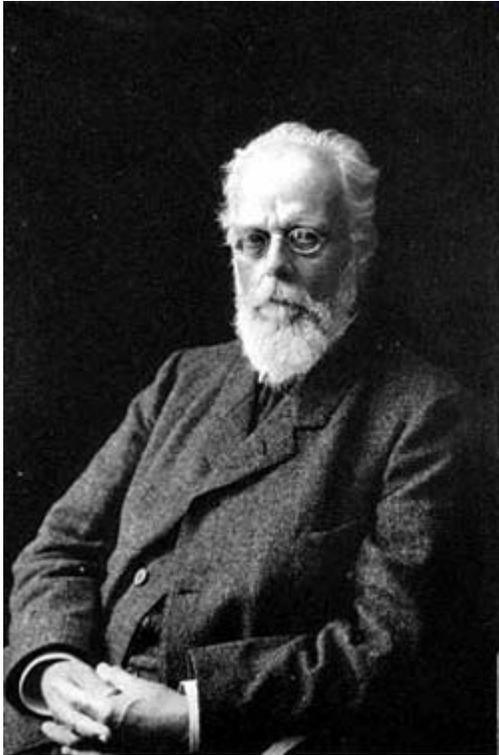
**«Кошмар Дженкина» - одна из причин, по которой Дарвин признал возможность наследования приобретённых признаков.**

**«Теория пангенезиса» Дарвина – неудачная попытка создать теорию наследования.**

**Во второй половине XIX в. многие биологи и даже теологи признавали эволюцию жизни, но не считали естественный отбор её единственной причиной. Геккель, например, главную роль отводил стремлению природы к совершенству.**

# Дарвинизму необходима теория наследственности

## Вейсман и «зародышевая плазма»



**ВЕЙСМАН**  
(Weismann) Август  
(1834-1914)

- Вейсман не только отрицал возможность наследования благоприобретённых признаков, но и проверял эту идею её экспериментально
- «Наследственные детерминанты» размещал в хромосомах
- Считал элементарные единицы наследственности дискретными
- дарвинизм, очищенный от представлений о возможности наследования приобретенных признаков, получил название «неодарвинизма», или вейсманизма

# Дарвинизму необходима теория наследственности

## Мутационная теория Де Фриза – скачкообразное видообразование



**ДЕ ФРИЗ**, Де Фрис  
(De Vries) Хуго  
(1848-1935)

«Собрав семена, он посеял их в опытном саду и делал это на протяжении семнадцати лет, исследовав более пятнадцати тысяч растений! Вначале были обнаружены три резко отличающиеся формы; потом Де Фриз стал описывать их десятками. Многие из них были весьма стабильными. Мутация изменяла не один признак, а все растение и стойко наследовалась без расщепления: комплекс признаков переходил по наследству как единое целое.»

- 1. Мутации возникают скачкообразно, без переходов.**
- 2. Раз возникшая мутация устойчива, в отличие от фенотипических изменений.**
- 3. Мутации возникают ненаправленно; одна и та же мутация может возникать повторно.**



В 1913 г. Бэтсон доказал, что энотера – сложный гибрид и мутации Де Фриза – не более, чем менделевское расщепление естественных гибридов.

# Дарвинизму необходима теория наследственности

## Очередное крушение дарвинизма: ранние генетики

- Де Фриз (1903) – вид возникает скачкообразно, в результате мутации
- Бэтсон (1914) - в эволюции мы наблюдаем лишь комбинаторику (и в крайнем случае утрату) уже существующих наследственных факторов. Автогенетическая теория «развертывающегося клубка»
- Лотси «Эволюция путем гибридизации» (1916) – основным фактором эволюционного процесса является гибридизация, отбор убирает лишнее

**«Дарвиновская теория происхождения видов давно отброшена»**  
Норденшельд, «История биологии», 1929

# Дарвинизму необходима теория наследственности

## Первые камни в фундамент новой теории



**Иогансен (Johannsen)**  
Вильгельм Людвиг  
(1857-1927)

- Иогансен (1903) доказывает, что в генетически однородной «чистой линии» (в которой не наблюдается расщепление признаков) отбор невозможен.
- Иогансен (1908) вводит понятие *популяция*.
- **Закон Харди-Вайнберга (1908).** Новый подход: оценка частоты генов в популяции.

*В бесконечно большой панмиктической популяции частоты аллелей остаются постоянными.*



## ЧЕТВЕРИКОВ

Сергей Сергеевич

(1880-1959)

статья 1926 г. «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» обессмертила его имя. В этой работе Четвериков показал, что:

- мутационный процесс происходит в природных популяциях
- большинство вновь возникших мутаций понижает жизнеспособность, хотя изредка возникают и мутации, повышающие таковую;
- в условиях свободного скрещивания вид достаточно устойчив и сохраняет (в соответствии с законом Харди—Вайнберга) исходное соотношение частот аллелей, а каждая рецессивная мутация «впитывается видом в гетерозиготном состоянии» и при отсутствии отбора может сохраняться в том же соотношении неограниченно долго;
- гетерозиготность по разным аллелям разных генов «пропитывает вид во всех направлениях» и в результате случайных комбинаций постепенно «заражает» большинство индивидов вида;
- по мере старения вида в нем накапливается все большее число мутаций, при этом признаки вида расшатываются;
- генетическая изменчивость проявляется наиболее сильно, когда многочисленный вид распадается на ряд небольших, изолированных колоний;

# Синтетическая теория эволюции – синтез дарвинизма и менделевской генетики

- Основная концепция СТЭ – отбор отбирает мутации
- открытие Четверикова – природные популяции пересыщены мутациями
- Сотрудники Четверикова – Добжанский, Тимофеев-Ресовский с супругой, Гершензон и другие провели масштабные исследования генетического разнообразия природных популяций
- Добжанский с 1928 г. проводит фундаментальные работы по генетике природных популяций в генетики в США
- Филиппченко вводит понятия «микроэволюция» и «макроэволюция» (1927)

# Синтетическая теория эволюции – возникновение теоретической популяционной генетики



**ХОЛДЕЙН**

(Haldane) Джон  
Бердон  
Сандерсон  
(1892-1964)

- **Рональд Фишер**  
*«Генетическая теория  
естественного  
отбора» (1931)*
- **Джон Холдейн**  
*«Генетическая теория  
эволюции» (1930)*

сходные модели  
отбора в случае  
двухаллельного гена:  
анализ относительных  
частот генов



**ФИШЕР** (Fisher)

Роналд Эйлмер  
(1890-1962)

# Синтетическая теория эволюции – возникновение теоретической популяционной генетики

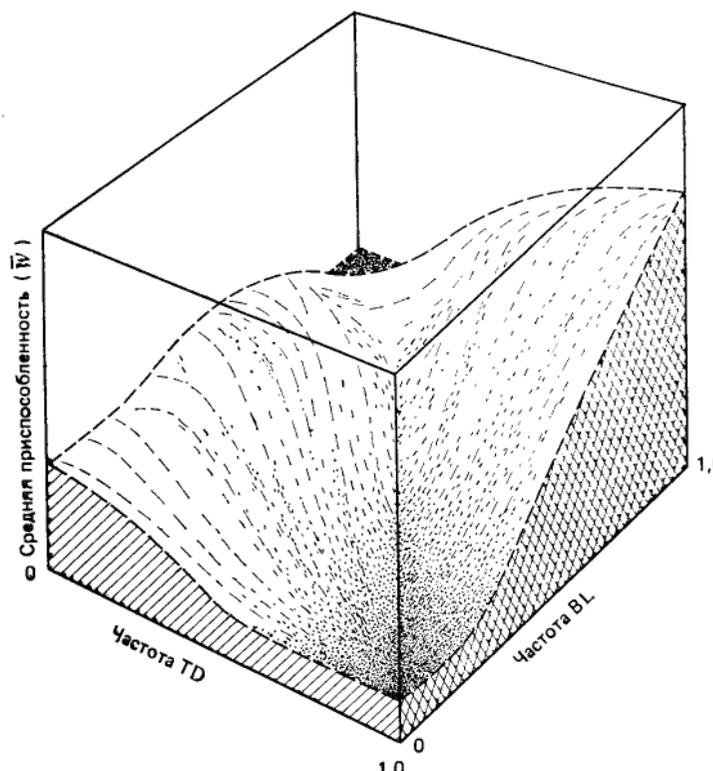
Теория адаптивного ландшафта –  
модель с произвольным количеством генов



**РАЙТ** (Wright)

Сьюалл

(1889-1988)



Адаптивный ландшафт при различных частотах двух хромосомных инверсий у одного вида прямокрылых. BL – инверсия Blundell, TD – инверсия Tidbindilla

# Синтетическая теория эволюции – возникновение теоретической популяционной генетики



**ДУБИНИН**  
Николай Петрович  
(1906—1998)

Случайные колебания частот генов в малых популяциях впервые были изучены Райтом (1931), который назвал их «**дрейфом генов**» и разработал соответствующую математическую модель.

Независимо от него сходные процессы были описаны Дубининым (1930) и смоделированы им совместно с Ромашовым («Генетическое строение вида и его эволюция», 1932) под названием «**генетико-автоматические процессы**».

«До открытия генетико-автоматических процессов дарвинизм опирался только на приспособительные явления. Теперь стало ясно, что кроме отбора, мутаций, скрещивания есть ещё один, ранее неизвестный основной фактор эволюции, который обеспечивает разнообразие популяций по нейтральным особенностям» (Н. Дубинин).

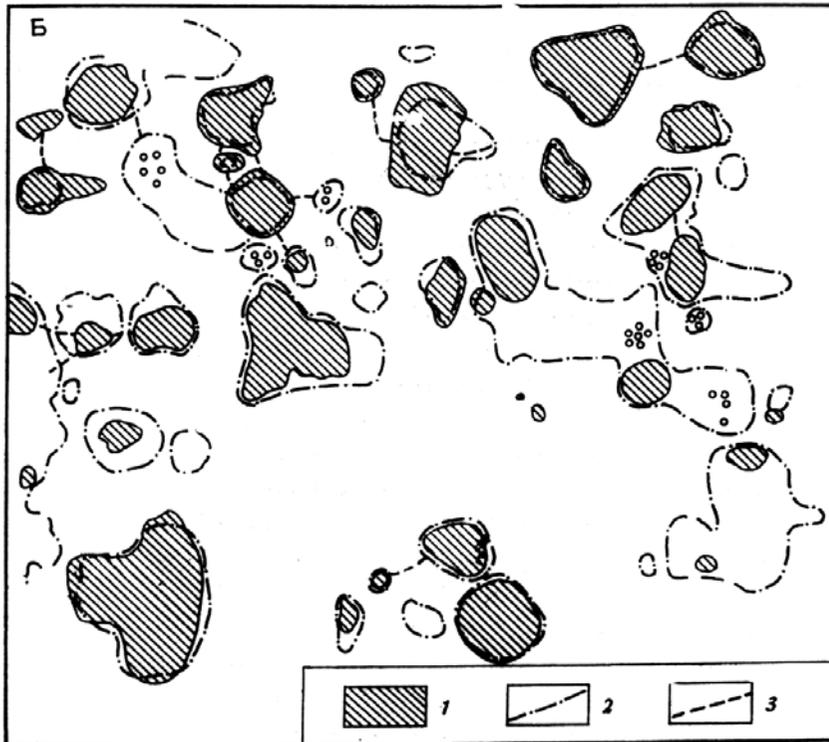
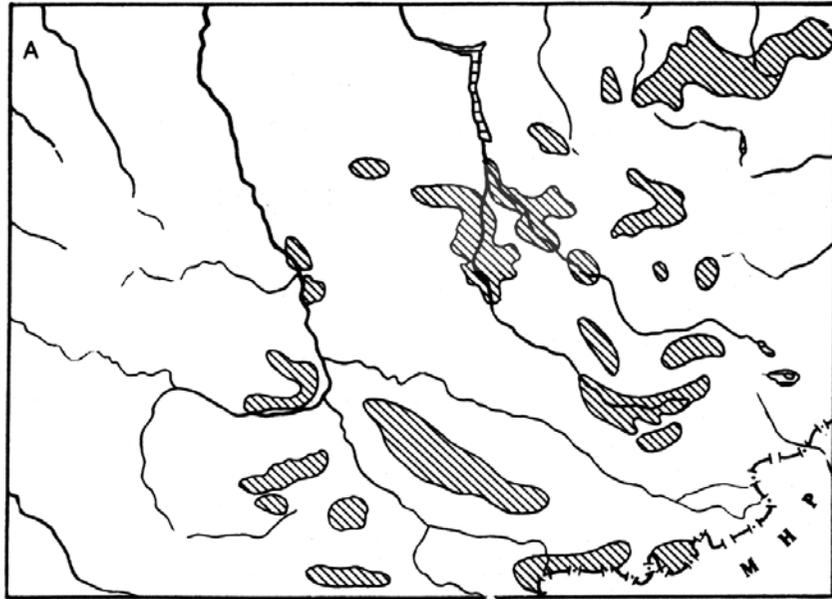


**КОЛМОГОРОВ**  
Андрей Николаевич  
(1903-87)

- Выдающийся советский математик Колмогоров разработал модель эволюции системы полуизолированных популяций с ограниченной численностью и непостоянным потоком генов.

Со второй половины 30-х годов теория эволюции концептуально не изменилась. В очень короткий срок – менее 10 лет была создана *теория микроэволюции*. Факторы микроэволюции, вскрытые в это время, остаются единственными и достаточными для объяснения видообразования

# Синтетическая теория эволюции – популяция (дем) – элементарная единица эволюции



**Популяционная структура двух видов млекопитающих.**

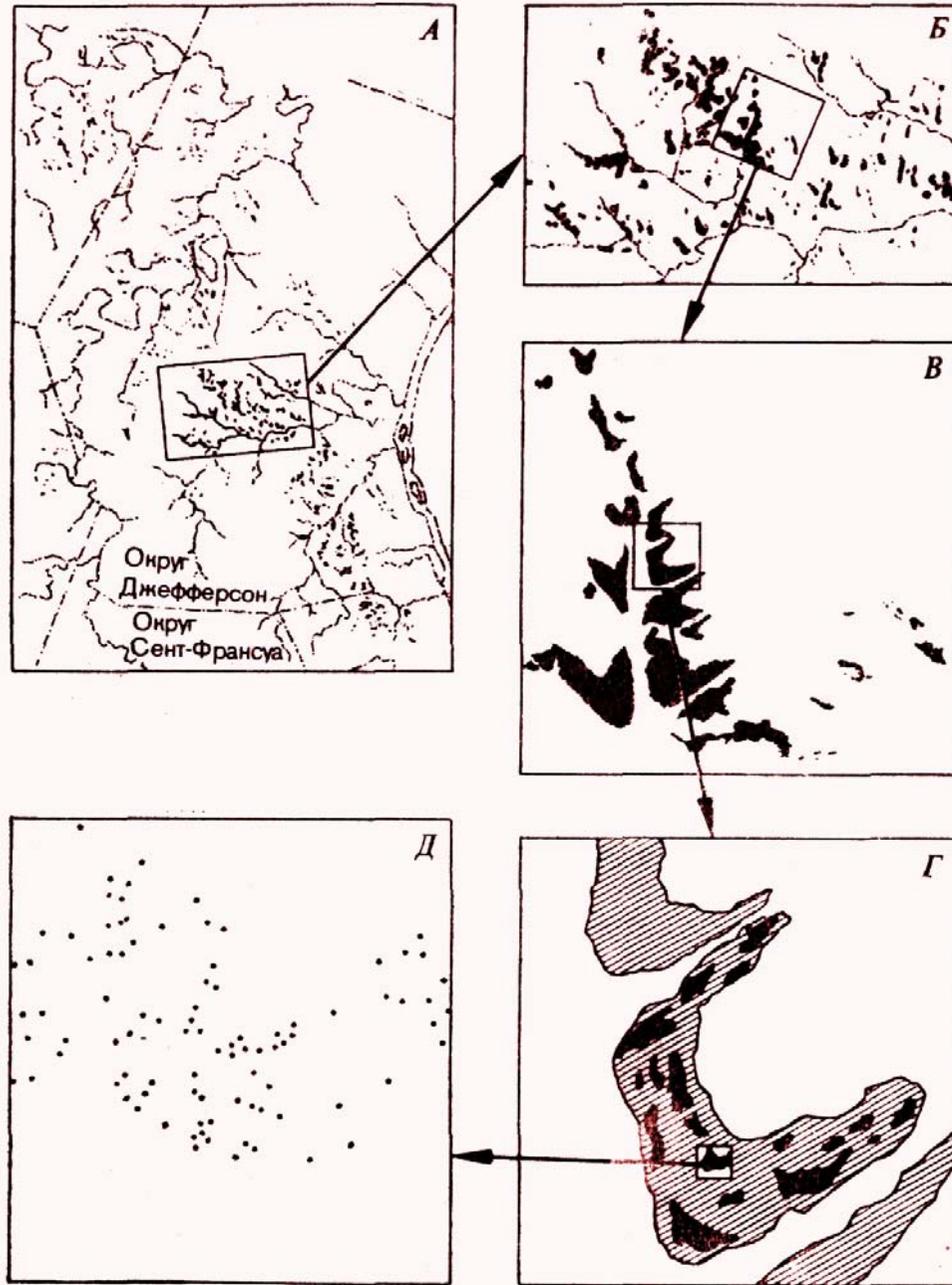
**А** – сибирский козёл (*Capra sibirica*) на Алтае;

**Б** – узкочерепная полёвка (*Stenocranius gregalis*) на одном из лугов Восточного Тянь-Шаня.

Масштабы относятся друг к другу как 1:4000

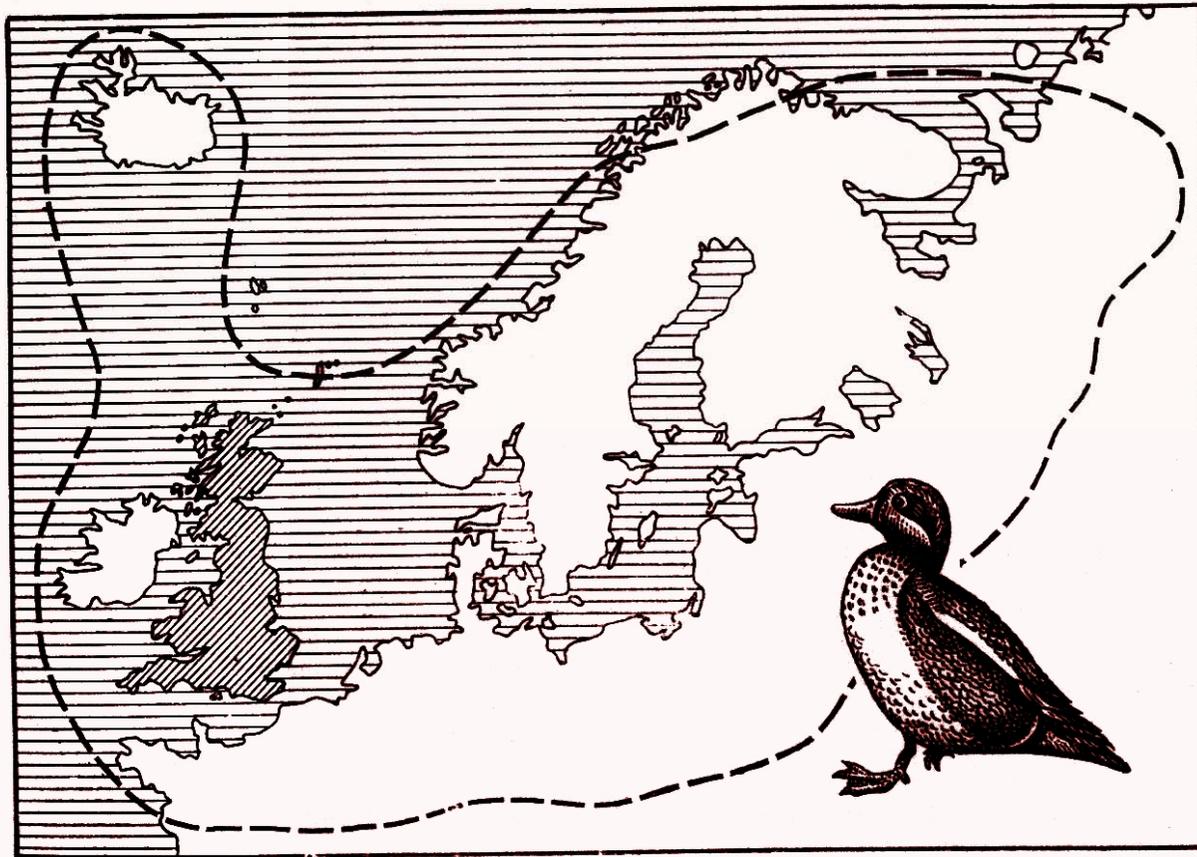
**1** – границы поселений; **2** – границы пятен щавеля, **3** тропинки; кружки – норы полёвок

# Синтетическая теория эволюции – популяция (дем) – элементарная единица эволюции



Распространение кустарника *Clematis fremontii* var. *riehlii* ограничено прогалинами в штате Миссури. В пределах области (А) можно выделить целую иерархию естественных подразделений: области с большим количеством прогалин (Б), скопления прогалин (В), колонии растений, примерно соответствующие прогалинам (Г), скопления растений (порядка тысячи особей) на каждой прогалине (Д)

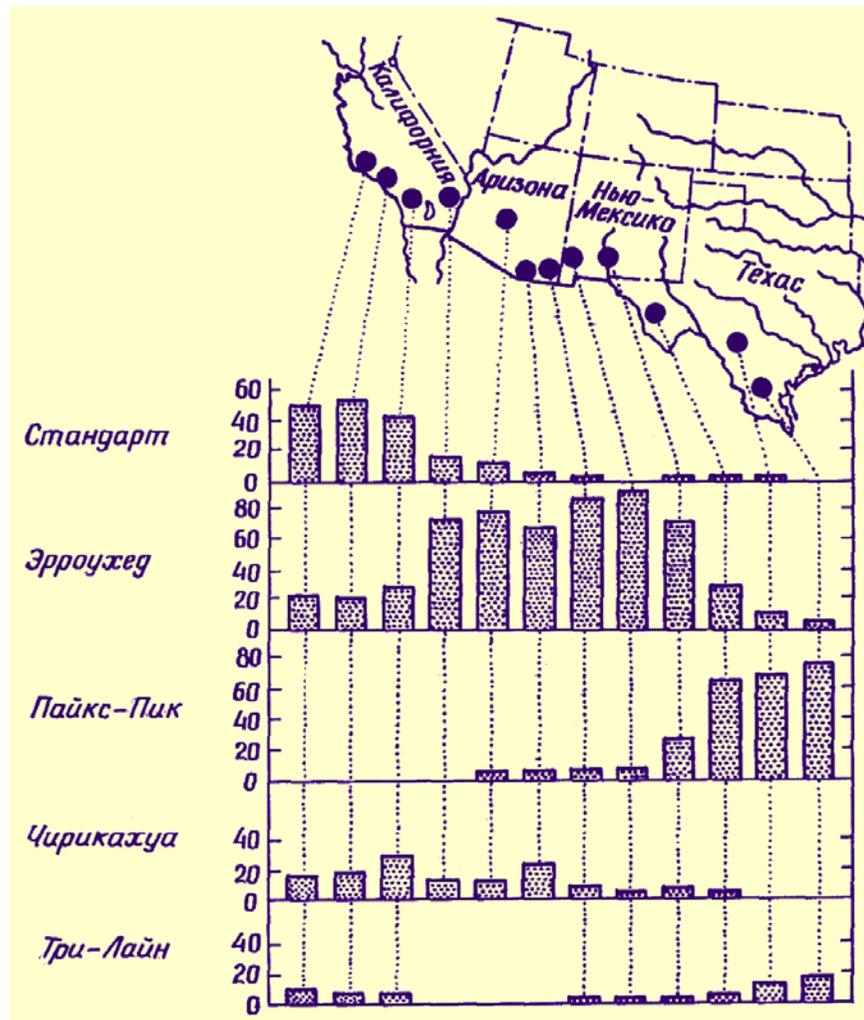
# Синтетическая теория эволюции – популяция (дем) – элементарная единица эволюции



Территория, на которой на следующие годы были встречены гнездящиеся чирки-свистунки (*Anas crecca*), помеченные в выводках Англии.

Пример огромного ареала индивидуальной активности, практически нивелирующего различия между популяциями и определяющего специфическую «беспопуляционную» структуру вида.

# Синтетическая теория эволюции: элементарное эволюционное явление – изменение генотипического состава популяции



«...элементарным эволюционным явлением нужно считать длительное и векторизированное изменение генотипического состава популяции.

...элементарное эволюционное явление в в только что сформулированном смысле само по себе ещё отнюдь не является эволюционным процессом.

Он характеризуется адаптациями к абиотической и биотической среде...»  
(Тимофеев-Ресовский)

Изменения частот пяти инверсий в популяциях *Drosophila pseudoobscura* по трансекте, идущей от Южной Калифорнии до Техаса

# Синтетическая теория эволюции: **наблюдатель** **важнее теоретика**



## **ДОБРЖАНСКИЙ**

(Добжанский) (Dobzhansky)

Феодосий Григорьевич

(Теодосиус) (1900-1975)

- Изучил динамику частот макромутаций (элементарные эволюционные события) в природных популяциях
- Реконструировал филогенез дрозофил по структуре генома
- Разработал понятие изолирующих механизмов в видообразовании, что привело к переосмыслению понятия «вид»
- Исследовал становление изолирующих механизмов в природных популяциях дрозофил
- Создал научную школу мирового значения

# Синтетическая теория эволюции:

## мутации - элементарный эволюционный материал



«установленные проценты возникающих мутаций (процент гамет, содержащих ... мутации на одно поколение), составляют от нескольких процентов до нескольких десятков процентов на поколение.

... до сих пор не удалось обнаружить, кроме хорошо нам известных ... мутаций, какие-либо другие элементарные типы элементарных наследственных изменений у живых организмов.»

Тимофеев-Ресовский

Мутантные формы листьев у смородинного томата (*Lycopersicon pimpinellifolium*)

# Синтетическая теория эволюции: факторы эволюции

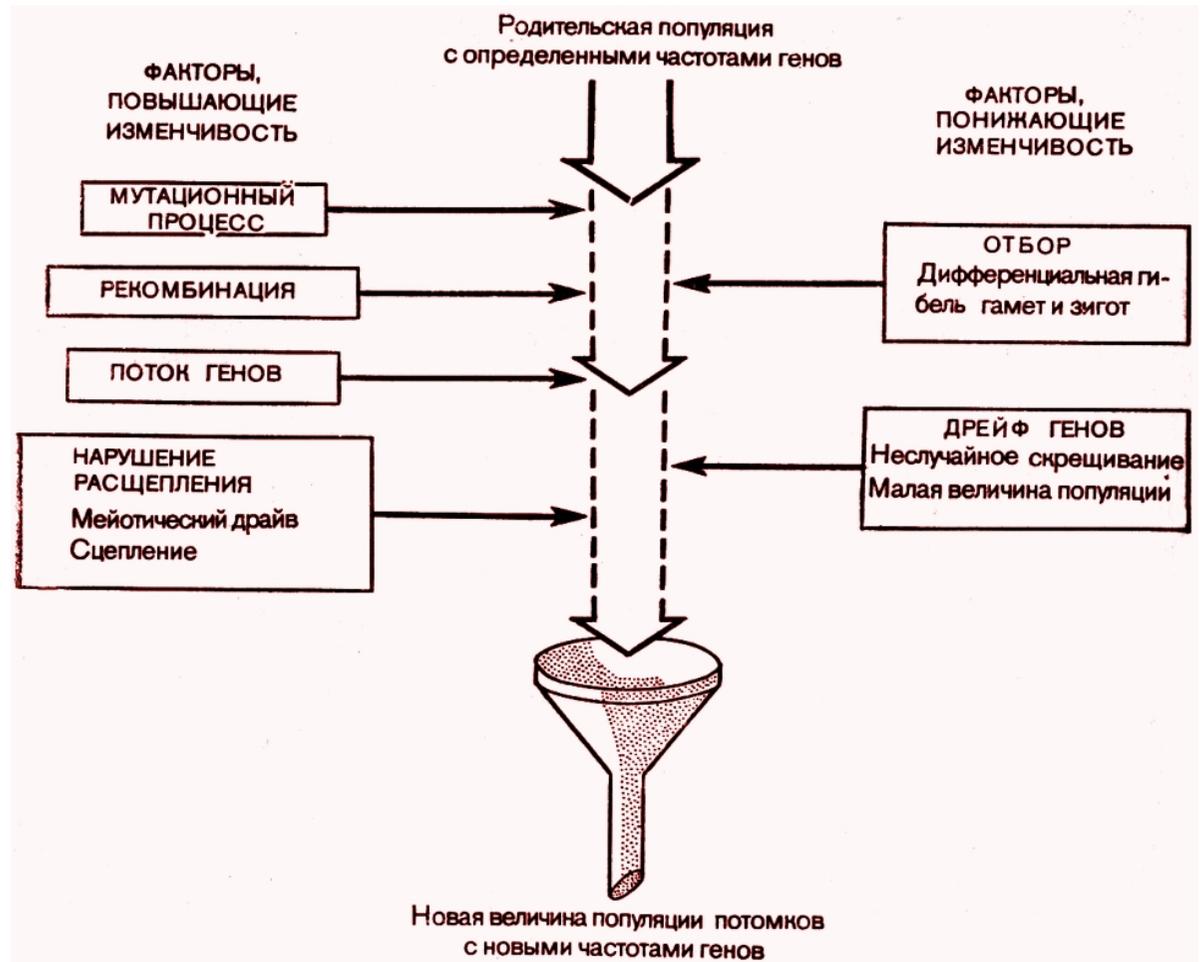
Факторы эволюции – агенты, вызывающие изменения частот генов в популяциях. По Тимофееву-Ресовскому для осуществления пусковых механизмов эволюции необходимы как минимум три типа факторов, оказывающих давление на популяции:

- факторы, поставляющие в популяции новый элементарный эволюционный материал
- факторы, расчленяющие исходную популяцию на две или несколько новых
- факторы, определяющие появление адаптации и изменения и усложнения организации самих живых организмов, иными словами — факторы, собственно направляющих эволюционный процесс

# Синтетическая теория эволюции: факторы эволюции

## Факторы эволюции:

- мутации – увеличение внутрипопуляционной изменчивости
- рекомбинации – увеличение внутрипопуляционной изменчивости
- миграция – увеличение внутрипопуляционной изменчивости
- изоляция – снижение внутрипопуляционной изменчивости
- дрейф генов – случайное ненаправленное изменение частот генов, снижение внутрипопуляционной изменчивости
- отбор – адаптивное направленное изменение частот генов, снижение внутрипопуляционной изменчивости

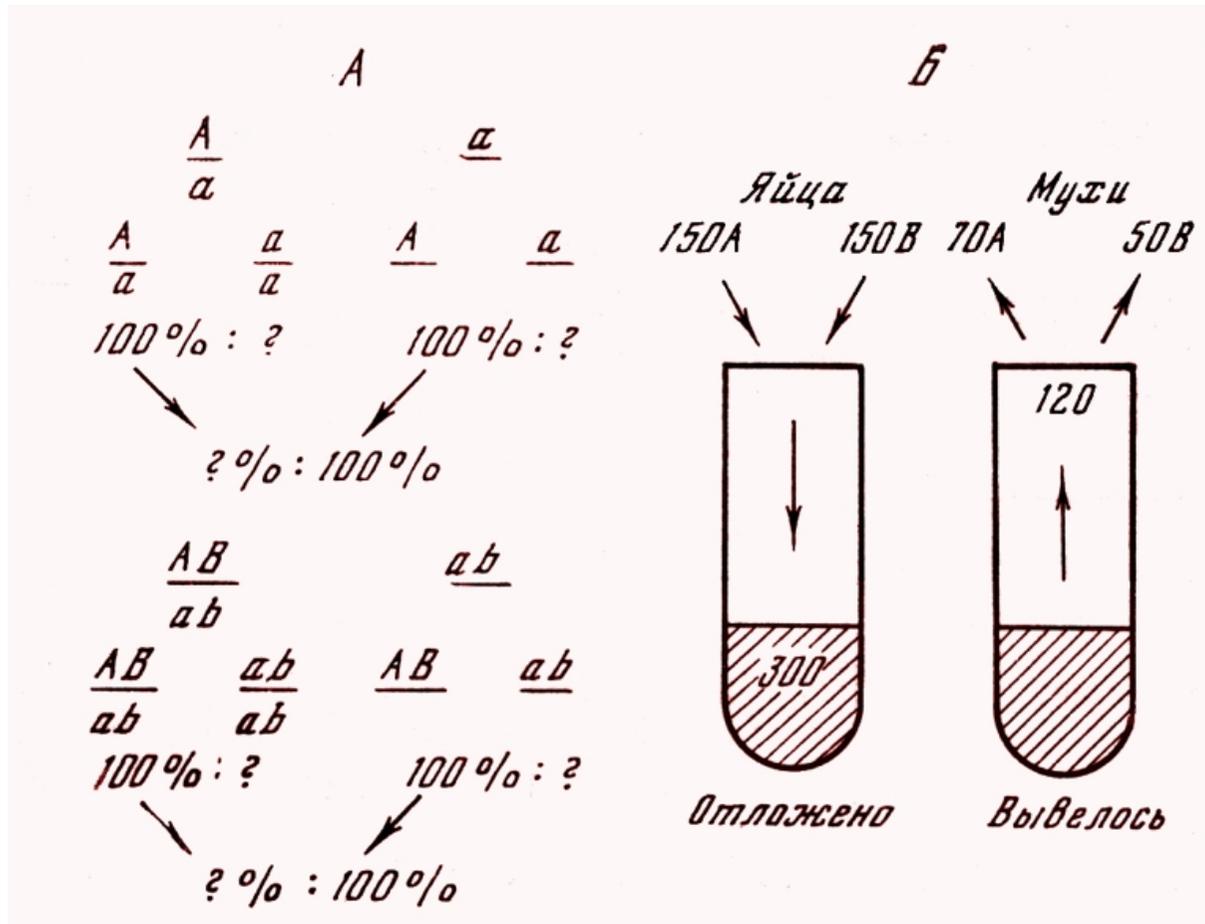


**Факторы эволюции – то, что смещает частоты генов**

# Факторы эволюции: мутации

- Частоты мутаций гена –  $10^{-4}$  -  $10^{-8}$  на поколение
- В каждом поколении хотя бы одну мутацию имеют от нескольких процентов до нескольких десятков процентов особей
- Большинство мутаций – рецессивны
- Более 90% мутаций снижают выживаемость гомозигот или летальны
- некоторые мутации повышают выживаемость гомозигот или гетерозигот *в определённых условиях*: устойчивые к антибиотикам микроорганизмы, устойчивые к инсектицидам насекомые при обычных обстоятельствах уступают обычным особям

# Факторы эволюции: мутации



**А** – установление отклонения от ожидаемого менделевского расщепления в перенаселённых культурах

**В** – установление отклонений в численном соотношении вылетевших мух разных генотипов из пробирок, в которые в избыточном числе были отложены яйца разных типов (одинаковое число)

Схема экспериментальной проверки жизнеспособности носителей мутаций

# Факторы эволюции: рекомбинации

- Рекомбинация осуществляется в ходе полового размножения
- Экзотические формы рекомбинации – плазмиды у бактерий, микроДНК у кинетопластид, размножение инфузорий
- У некоторых животных и растений (преимущественно пионерные формы) половое размножение вторично исчезает
- У некоторых животных (коловратки, дафнии, тли) ведущим является партеногенез, половой процесс возобновляется при резком ухудшении условий обитания
- У ряда растений преобладает самоопыление
- У ряда растений имеется ген самонесовместимости (до 50 аллелей), препятствующих самоорлодотворению
  
- **Выгода от рекомбинации – ускорение направленного отбора благодаря высокому генетическому разнообразию.**
- **Выгода от рекомбинации – гетерозиготность и гетерозис**
  
- **Издержки рекомбинации – мутационный груз**
- **Издержки полового размножения – затраты на поиск полового партнера**
- **Издержки полового размножения - гаметогенез**

# Факторы эволюции: отбор

## определяем отбор

Выживаемость  $\lambda = \frac{\text{Число носителей генной комбинаций в текущем поколении}}{\text{Число носителей генной комбинаций в прошлом поколении}}$

$$\lambda_{A_1,A_1} = \frac{3300}{3600} = 0,9 \quad \lambda_{A_1,A_2} = \frac{2880}{4800} = 0,6 \quad \lambda_{A_2,A_2} = \frac{800}{1600} = 0,5$$

Относительная приспособленность  $W_{i,j} = \frac{\lambda_{A_i,A_i}}{\lambda_{\max}}$

$$W_{A_1,A_1} = \frac{0,9}{0,9} = 1,0 \quad W_{A_1,A_2} = \frac{0,6}{0,9} = 0,66 \quad W_{A_2,A_2} = \frac{0,5}{0,9} = 0,55$$

Коэффициент отбора  $S_{i,j} = 1 - W_{i,j}$

$$S_{A_1,A_1} = 1 - W_{A_1,A_1} = 0 \quad S_{A_1,A_2} = 1 - W_{A_1,A_2} = 0,34 \quad S_{A_2,A_2} = 1 - W_{A_2,A_2} = 0,45$$

# Факторы эволюции: отбор

Изменение частоты гена,  $\Delta q$ , после отбора в одном поколении  
в зависимости от доминирования (Falconer, 1960)

| Условия доминирования и отбор                                  | Исходные частоты и приспособленности генотипов |                   |                   | Изменение частоты $\Delta q$ аллеля $A_2$       |
|--|--|-------------------|-------------------|---|
| Отсутствие доминирования, отбор против аллеля $A_2$            | $A_1A_1$<br>$p^2$                              | $A_1A_2$<br>$2pq$ | $A_2A_2$<br>$q^2$ | $\frac{-\frac{1}{2} sq (1 - q)}{1 - sq}$        |
| Полное доминирование, отбор против гомозигот $A_2A_2$          | 1  | 1                 | $1 - s$           | $\frac{-sq^2 (1 - q)}{1 - sq^2}$                |
| Полное доминирование, отбор против аллеля $A_1$                | $1 - s$  | $1 - s$           | 1                 | $\frac{+sq^2 (1 - q)}{1 - s(1 - q^2)}$          |
| Сверхдоминирование, отбор против гомозигот $A_1A_1$ и $A_2A_2$ | $1 - s_1$                                      | 1                 | $1 - s_2$         | $\frac{+pq (s_1p - s_2q)}{1 - s_1p^2 - s_2q^2}$ |

# Факторы эволюции: отбор

- **Основная теорема естественного отбора** (Р. Фишер, 1930):  
«Скорость повышения средней приспособленности популяции в любой момент равна её генетической дисперсии по приспособленности в этот момент»

Вводим понятие «**средняя приспособленность популяции**»:

$$\bar{W} = W_{A_1, A_1} p^2 + 2 W_{A_1, A_2} pq + W_{A_2, A_2} q^2$$

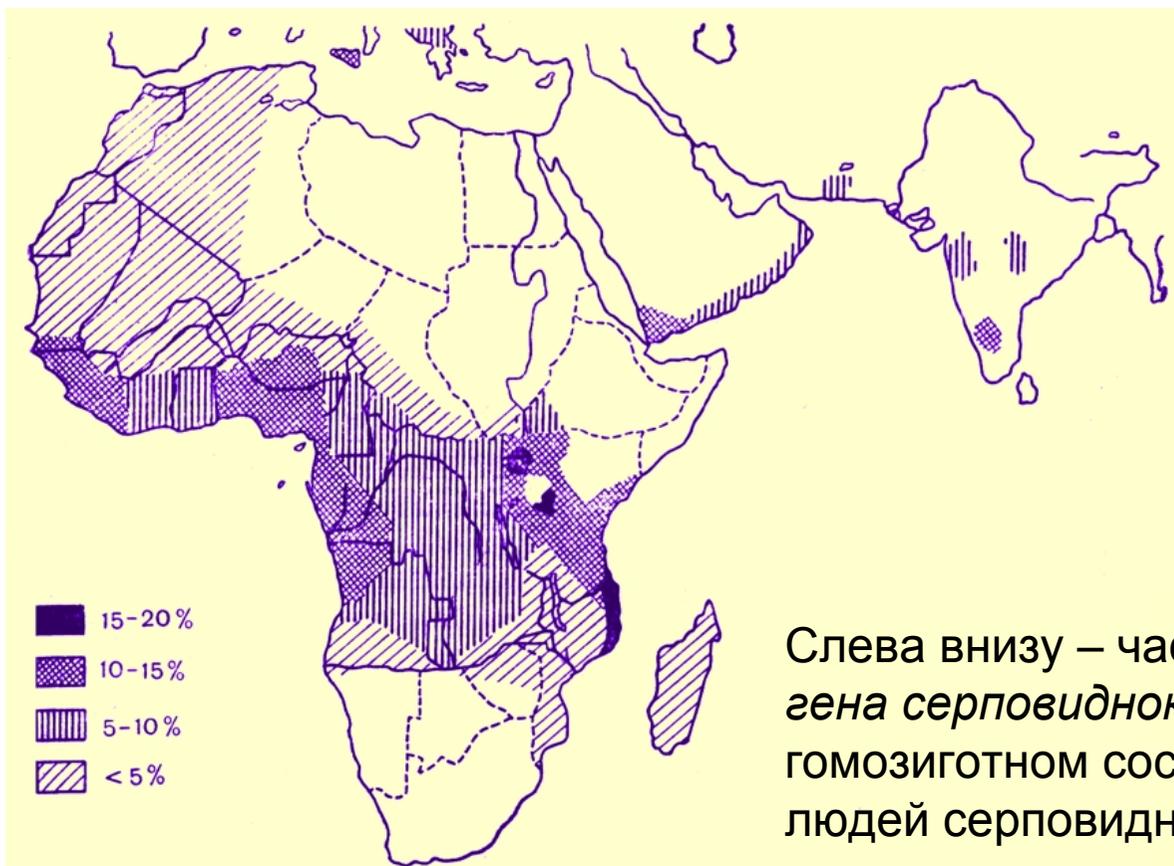
**Генетическая дисперсия популяции** для двулокусного аллеля – это мера отклонения приспособленностей аллелей  $A_1$  и  $A_2$  от средней приспособленности популяции.

Частный биологический вывод из этой теоремы:

***наибольшая скорость отбора (изменения генных частот) будет происходить тогда, когда частоты конкурирующих аллелей приблизительно равны. Если один из аллелей редок, то, несмотря на значимую величину его приспособленности, отбор будет слаб.***

# Факторы эволюции: отбор

## Издержки отбора: сегрегационный груз



Если высокой приспособленностью обладают гетерозиготы, а обе гомозиготы сублетальны, то этот неизбежный балласт, снижающий среднюю приспособленность популяции, называют **сегрегационным грузом**

Слева внизу – частота встречаемости гена серповидноклеточности, в гомозиготном состоянии вызывает у людей серповидноклеточную анемию

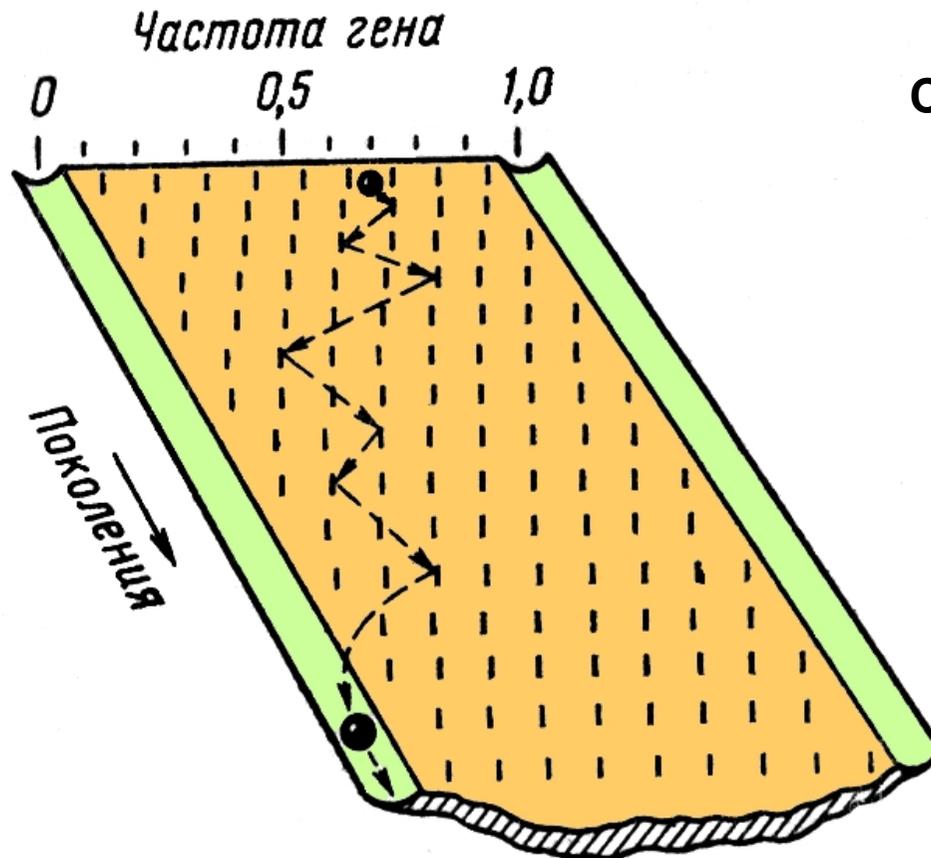
**СЕРПОВИДНОКЛЕТОЧНАЯ АНЕМИЯ**, наследственная гемолитическая анемия с характерными серповидными эритроцитами. Возникает при замене одной из 146 аминокислотных остатков в составе  $\beta$ -цепи гемоглобина. Проявляется периодическим гемолизом, малокровием, изменениями костей и др.

# Факторы эволюции: отбор

## Издержки отбора: холдейновская плата за отбор

- ❖ Генетический груз – сумма всех элиминированных особей за поколение ( $D = 1 - \bar{w}$ ). Это:
  - ❖ – *мутационный груз*
  - ❖ - *сегрегационный груз*
  - ❖ - *субституционный груз* направленного отбора
- ❖ Для того, чтобы полностью изъять вредный рецессив из популяции  $N$  особей, необходимо вымести отбором обычно более  $10N$  особей за произвольное количество поколений (без учета повторного мутирования)
- ❖ Количество жертв отбора за все поколения называется коэффициентом платы ( $C$ ).
- ❖ В большинстве случаев  $C \approx 30$

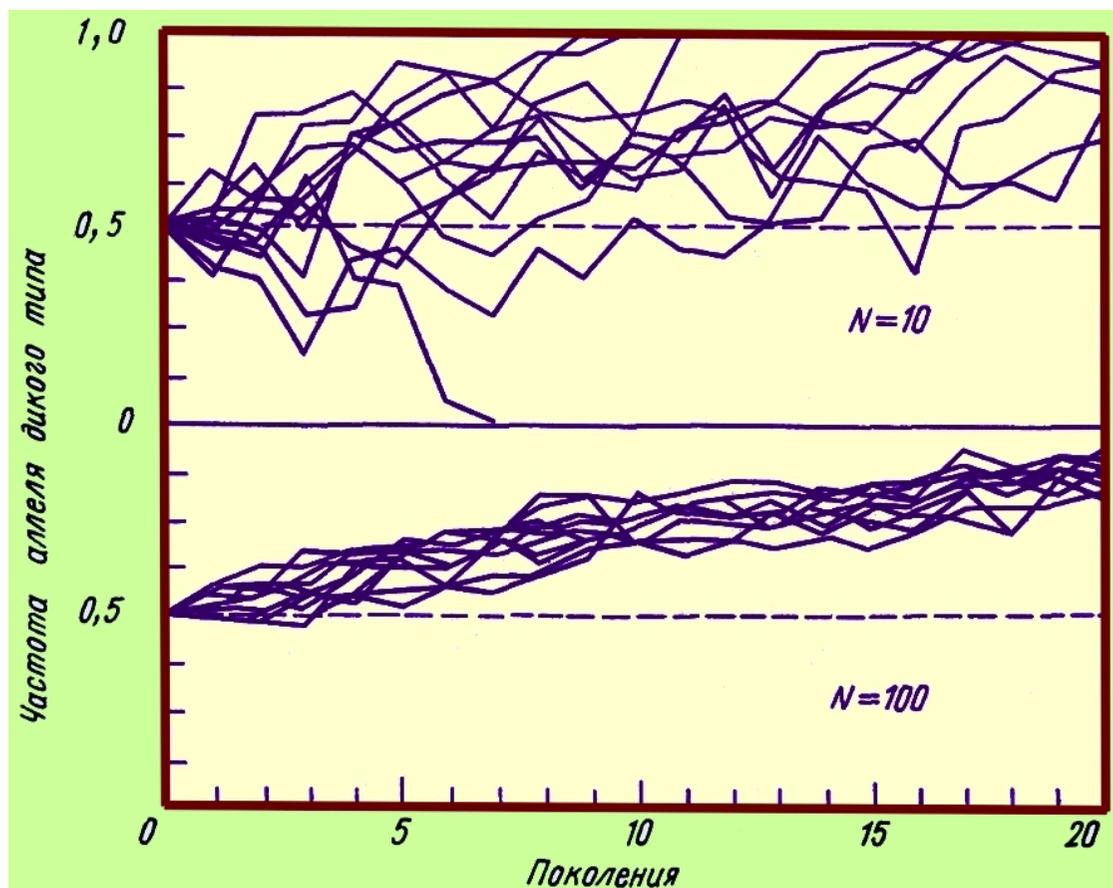
# Факторы эволюции: дрейф генов



Самое значимое проявление дрейфа генов – случайное выпадение одного из аллелей. В малой популяции постоянно идут процессы снижения генетического разнообразия, накопления гомозигот.

Дрейф генов – случайные колебания частот генных комбинаций в небольших популяциях.

# Факторы эволюции: дрейф генов

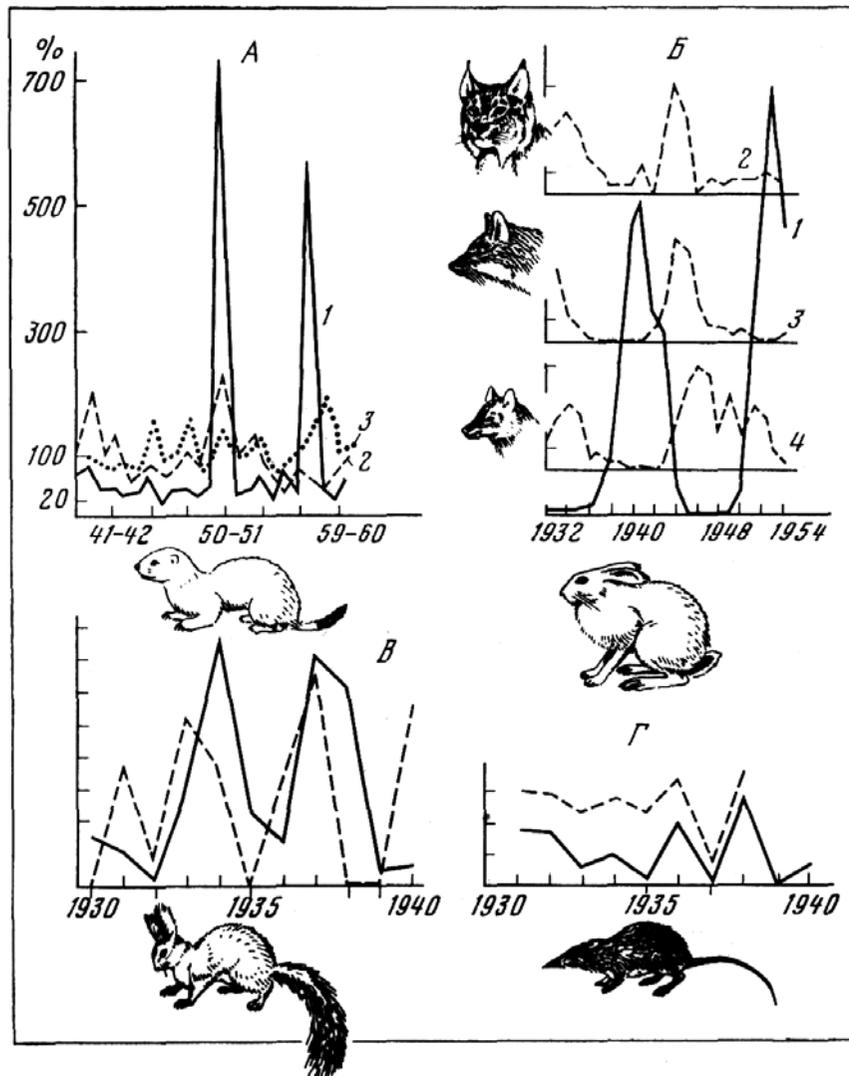


Взаимодействие отбора и дрейфа при конкуренции жуков дикого типа и гена «black» у *Tribolium*. Эксперимент проводился при двух численностях популяций:  $N=10$   $N=100$

Эффект дрейфа генов выражается тем сильнее, чем меньше численность популяции. При  $N > 100$  им можно пренебречь

# Факторы эволюции: дрейф генов

## «Популяционные волны»



Колебания численности  
некоторых млекопитающих

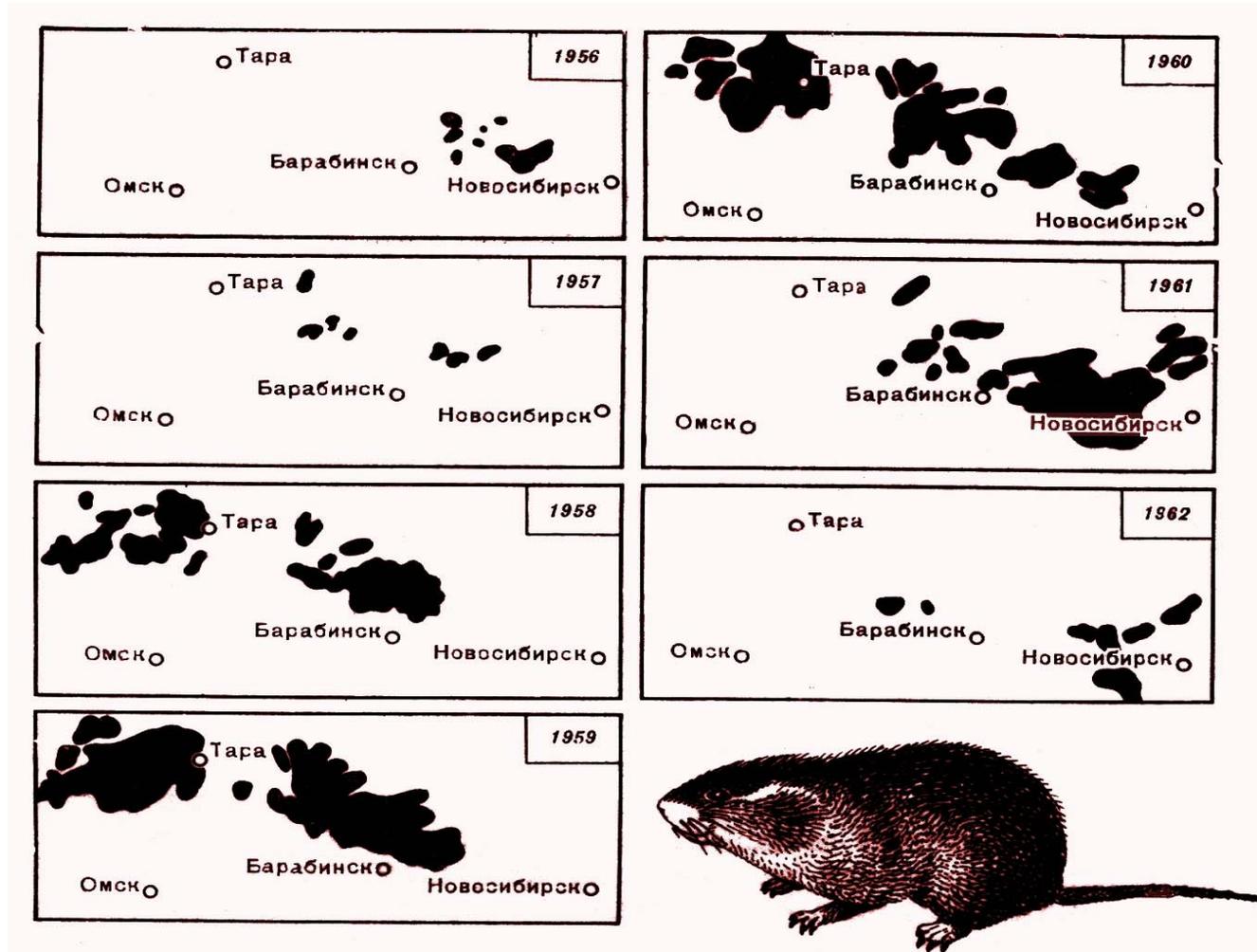
**А** – горностай (*Mustella nivalis*): 1 – северные популяции, 2 – 3 – южные районы,

**Б** – заяц-беляк (*Lepus timidus*): хищники (2 – рысь, 3 – волк, 4 – лисица) в центральных районах европейской части СССР

**В** – обыкновенная белка (*Sciuris vulgaris*) (сплошная линия) и величина урожая семян ели (*Picea excelsa*) в Костромской области

**Г** – землеройки рода *Sorex* и максимальная высота паводков в разные годы в той же области

# Факторы эволюции: дрейф генов «Прохождение через бутылочное горлышко»



Распределение и величина очагов массового размножения водяной полёвки (*Arvicola terrestris*) в лесостепной зоне Западной Сибири на протяжении семи лет.

# Факторы эволюции: дрейф генов

## «Прохождение через бутылочное горлышко»



**Схема колебаний численности на границе ареала вида с образованием и исчезновением отдельных популяционных островков.**

Стрелки – направления миграций из основной части ареала, пунктир – кратковременные объединения групп.



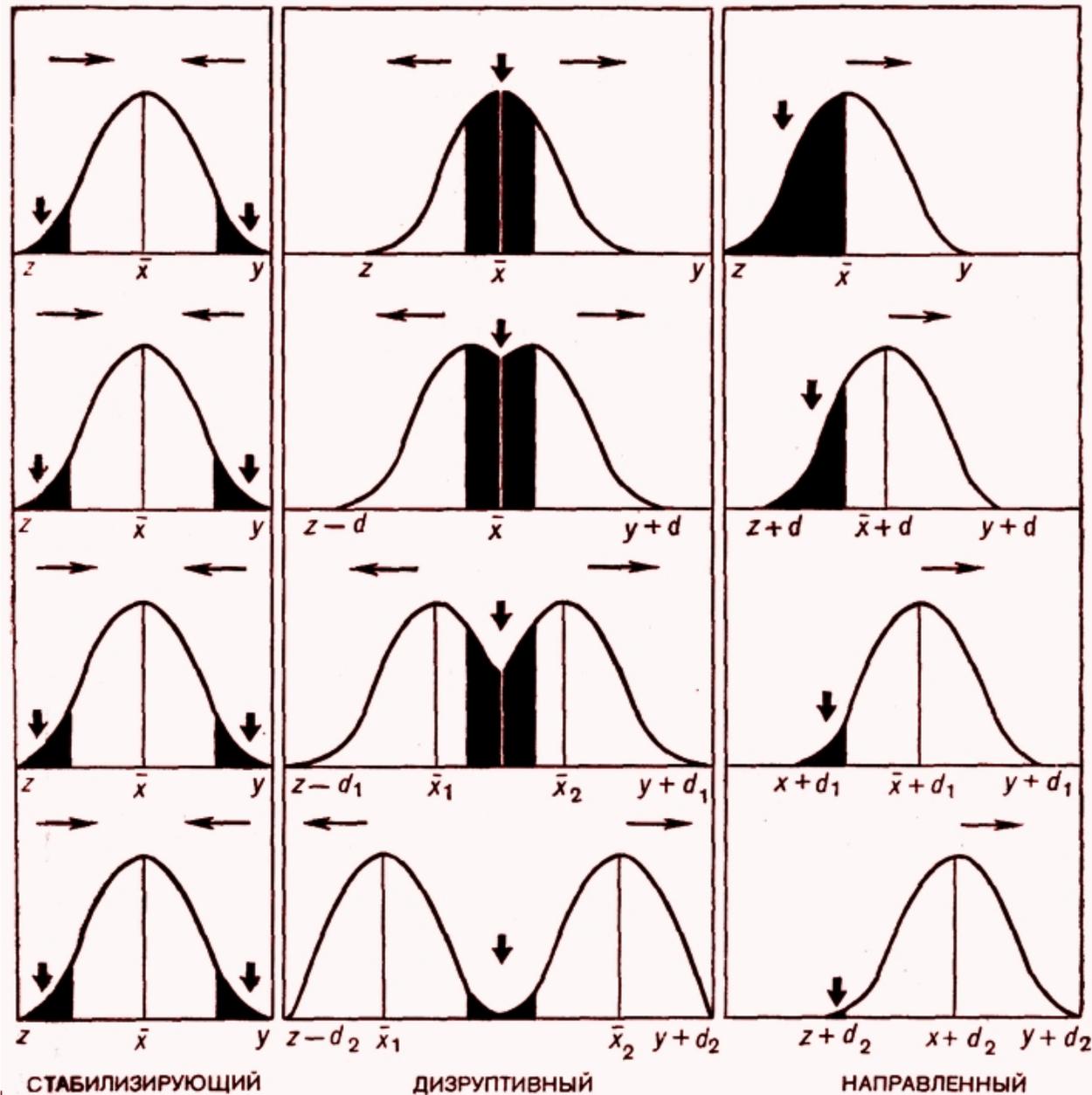
Богомолы – периодически появляющаяся в Комсомольске-н/А и окрестностях группа насекомых, стабильно обитающая южнее Малмыжа.

# Противоречия и неполнота СТЭ

1. Двухлокусные математические модели отбора по единственному аллелю – слишком упрощённая картина эволюционного процесса. Многолокусные модели слишком сложны математически и непроверяемы экспериментально.
2. Высокий полиморфизм белков, выявляемый электрофорезом с начала 60-х годов, ещё более усложняет картину (аллелей слишком много) и в рамках классической модели должен создавать непомерно большой генетический груз.
3. Чтобы избавить теорию от давления этого груза, Кимура и Ота постулируют нейтральность подавляющего числа мутаций. Теперь большинство биохимических и морфологических различий между видами объясняется не отбором, а дрейфом нейтральных генов. Недарвиновская нейтралистская теория эволюции подвергается жёсткой и в ряде случаев конструктивной критике, но никакого иного объяснения полиморфизму белков никто не даёт.
4. Молекулярно-генетические и эпигенетические процессы морфогенеза оказались много сложнее, чем это виделось генетикам времён Четверикова и Фишера.
5. Реальная, «полевая» биология развивает теорию видообразования без опоры на генетику.
6. **Несмотря на всё это, никакой сколько-нибудь разумной и доказательной альтернативы СТЭ в биологии нет. Подобно ГАИ, её модно критиковать, но нечем заменить.**

# Факторы эволюции: отбор

## Эволюция без генетики: **типы отбора**



### Три главных типа отбора

При *стабилизирующем отборе* среда благоприятствует организмам, признаки которых близки к средним для данной популяции; соответственно изменений в популяции либо не происходит, либо они невелики. **Дизруптивный отбор** благоприятствует крайним значениям признаков и вызывает разделение популяции на две. **Направленный отбор** благоприятствует одному из крайних значений и приводит к сдвигу среднего для данной популяции в сторону крайнего значения. Кривые отражают частоту особей с определенным диапазоном изменчивости от  $z$  до  $y$ ; зачерненные области — фенотипы, элиминированные отбором; тонкие стрелки — направление эволюционного изменения;  $d$  — величина изменения.