

УДК 575. 113.2: 575. 17: 575. 8

ЭВОЛЮЦИЯ ДАРВИНИЗМА. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ: 1926–1975 ГОДЫ

Ю. В. ВАГИН

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
Украина, 03143, г. Киев, ул. Акад. Заболотного, 150
e-mail: v.i.kashuba @imbg.org.ua

Рассмотрен процесс объединения дарвинизма и генетики, вошедший в историю биологии как синтетическая теория эволюции.

Ключевые слова: синтетическая теория эволюции, неodarвинизм, концепция биологического вида, популяционная генетика, генетический полиморфизм, теория доминантности, дрейф генов.

Основопологающей для популяционной генетики и синтетической теории эволюции (СТЭ) явилась статья «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (Четвериков, 1983). В качестве синонима СТЭ часто используют термины эволюционная генетика и неodarвинизм. Однако дефиницию неodarвинизм использовать в указанном качестве неверно, поскольку это противоречит и хронологии её возникновения, и её смысловому содержанию (Воронцов, 1999). Подобной ошибки, среди прочих, не смог избежать и автор настоящей статьи (Вагин, 2013).

Неodarвинизмом была названа эволюционная концепция, разработанная в конце XIX века (Вейсман, 1918). В ней Вейсман обосновывал положение о том, что сам процесс биологической эволюции и его направленность контролируются действием естественного отбора. Следуя за Дарвином (Дарвин, 1935), он указывал, что нет никакой необходимости рассматривать данный процесс с позиции ламаркизма о «внутреннем стремлении организмов к совершенствованию» (Ламарк, 1955), отрицавшей влияние внешних факторов на ход эволюционного процесса. Неodarвинизм также отвергал возможность наследования приобретённых признаков, постулированную Ламарком. Одним из основных положений неodarвинизма является учение о «зародышевой плазме» и «зародышевом пути». В соответствии с ним, потомкам передаются изменения, происходящие исключительно в «детерминантах» — наследственных единицах половых клеток. Исходя из контекста данного предложения, «детерминанты» в полной мере можно отождествлять с генами. Из нижеследующего станет ясно, что идеи Вейсмана получили своё дальнейшее развитие в рамках СТЭ.

Итак, Четвериков, в упомянутой выше работе, свел воедино плоды трудов Дарвина и Менделя (Дарвин, 1935, Мендель, 1965), заложив, тем самым, основы популяционной генетики и выросшей из нее СТЭ. При этом он указывал на тождественность мутационного процесса в природных и лабораторных условиях, непрерывность возникновения новых мутаций и рецессивность большинства из них по отношению к аллелям дикого типа. По мнению Четверикова, природные популяции характеризуются преобладанием в них панмиксии, что позволяет использовать для анализа происходящих в них событий закон Харди-Вайнберга. Помимо этого, Четвериков теоретически обосновал селекцию гетерозигот, обеспечивающую высокий уровень генетического полиморфизма популяций.

Как считал Четвериков, в условиях отсутствия изоляционных барьеров селекция гетерозигот ведет к накоплению генетического разнообразия, повышающего адаптивную пластичность популяций, и тем самым, обеспечивает ход адаптивной эволюции, но не приводит к видообразованию, а лишь поддерживает существование вида во времени и пространстве.

Необходимо также отметить, что Четвериковым было окончательно снято с дарвинизма «проклятие» Дженкина, разрушающее представление о естественном отборе, как факторе биологической эволюции. В качестве центральной проблемы популяционной генетики Четвериков выдвинул положение об измерении скрытой генетической изменчивости популяций и выявлении путей ее поддержания. Результаты проведенных им и его учениками экспериментальных генетических исследований природных популяций дрозофил вскрыли большие резервы их наследственной изменчивости, что впервые позволило продемонстрировать эффективность использования генетики в качестве инструмента для экспериментального изучения популяционных процессов (Четвериков, 1983). По образному выражению Четверикова: «...вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации...».

Дальнейшее развитие популяционной генетики связано с работами Фишера, Райта и Холдэйна, широко использовавших в своих исследованиях математические методы.

Рональд Фишер установил прямую взаимосвязь между степенью генетической изменчивости популяции и скоростью эволюции под действием естественного отбора (Фишер, 2011). Он ввел понятие «приспособленности» и установил, что скорость возрастания приспособленности в популяции равна ее дисперсии. Фишер показал также, что каждая мутантная аллель при своем возникновении крайне редка, а ее частота, как следует из закона Харди-Вейнберга, не может увеличиваться лишь за счёт процесса воспроизведения. В тоже время, вероятность случайной элиминации указанной аллели очень велика. В «генетической теории естественного отбора» Фишера заложено положение о том, что наследственные различия в воспроизведении особей являются производными от их «дифференциального выживания». Для изучения интенсивности отбора им было введено понятие о коэффициенте селекции, с помощью которого в следующем поколении измеряется степень преимущественного воспро-

изведения генетически различающихся особей. Еще одной проблемой, поставленной перед собой Фишером, была разработка теории происхождения доминантности. Ключевым в данной теории являлся ответ на вопрос, почему новые мутации в большинстве своём бывают рецессивными? В поиске этого ответа Фишер высказал предположение о том, что в процессе эволюции естественный отбор создал у диплоидных организмов систему модификаторов, усиливающих и стабилизирующих действие доминантных аллелей. Эти так называемые «модификаторы доминантности» оказывают благоприятное влияние на диплоидный организм, защищая его от вредного воздействия большей части возникающих *de novo* мутаций. Данная защита основана на поддержании указанных мутаций в рецессивном состоянии, при котором они подвергаются медленному «обезвреживающему» действию отбора.

Основным вкладом Райта в развитие популяционной генетики явились результаты его работы «Эволюция в менделевских популяциях» (Райт, 1931). Рассматривая влияние случайных факторов на генофонд популяции, он выдвинул концепцию трехфазного подвижного равновесия, включающую дрейф генов, отбор внутри локальных популяций и межпопуляционный отбор. Важнейшим элементом данной концепции стал дрейф генов: случайные изменения частот аллелей и генотипов, происходящие в небольшой полиморфной популяции в ряду поколений. Первоначально дрейф приводит к флуктуации частоты аллели в ряду поколений, а затем — к полному ее закреплению или элиминации. Окажет ли дрейф генов влияние на популяционный генофонд, зависит от размера популяции; селективной ценности исследуемой аллели; давления мутаций и величины потока генов. Отмеченные четыре фактора взаимодействуют друг с другом. В соответствии с расчетами Райта при эквивалентных значениях селективной ценности исследуемой аллели отбор регулирует частоты аллелей в больших популяциях более эффективно, чем в малых. Говоря иначе, отбор оказывает относительно небольшое влияние на частоты генов в небольших популяциях, тогда как одна лишь случайность в этих условиях способна весьма эффективно регулировать. Из этого следует, что в популяции малого размера дрейф генов возьмёт верх над слабым давлением отбора.

Холдэйн, наряду с Фишером и Райтом, внес значительный вклад в разработку матема-

тической теории естественного отбора (Холдэйн, 1935). При этом он показал, что элементарной единицей эволюции является популяция, а не отдельно взятая особь. Позже Холдэйн определил частоту мутирования генов человека и ввёл понятие «генетического груза» (Ермолаев, 2012). Анализируя теорию Райта, он отмечал: «Райт приходит к выводу, что случайная выживаемость сыграла в эволюции гораздо более значительную роль, чем та, которая приписывается ей Фишером и мной. Только очень глубокий разбор этого вопроса, который почти еще не начался, может решить, кто из нас прав» (Холдэйн, 1935).

Итак, Райту, Фишеру и Холдэйну удалось с помощью математических методов отобразить эволюцию вида, как популяционную динамику изменения частот структурных генов. Таким образом, они, совместно с Четвериковым, заложили фундамент синтетической теории эволюции. Необходимо отметить, что дальнейший синтез генетики и дарвиновского учения о естественном отборе во многом связан с основными трудами Добржанского (Вагин, 2010). Они оказали решающее влияние на формирование современной конфигурации СТЭ и в существенной мере определили направление, и развитие современной эволюционной мысли. Среди них центральное положение занимает монография «Генетика и происхождение видов» (Добржанский, 2010). В ней представлены теоретические основы СТЭ, при разработке которых Добржанский, во многом, руководствовался идеями, сформулированными Четвериковым. Для их проверки, он разработал и воплотил в жизнь экспериментальную программу исследований генетической структуры природных популяций (Вагин, 2010).

В 40-х годах XX века вышли две работы по синтетической теории эволюции, практически завершившие ее разработку — «Эволюция: современный синтез» Джулиана Хаксли, а также «Систематика и происхождение видов» Эрнста Майра (Хаксли, 1942, Майр, 1947). Монография Хаксли, по мнению историка биологии Провина, выделялась своей фундаментальностью и всесторонним освещением проблемы биологической эволюции (Provine, 1992). Необходимо отметить, что все основные идеи указанной монографии были сформулированы Хаксли в его более ранней статье (Хаксли, 1936).

В кратком изложении основные теоретические постулаты СТЭ можно представить следу-

ющим образом (Вагин, 2013). Внутри популяций протекают так называемые микроэволюционные процессы, формирующие и фиксирующие адаптивную норму генетического полиморфизма, обусловленную дифференцированной приспособительной реакцией различных сочетаний аллелей структурных генов, возникающей в ответ на конкретные экологические требования. Указанные процессы в основном осуществляются под контролем естественного отбора – ведущего фактора эволюции. Однако в некоторых случаях, в частности при резких колебаниях численности популяций, ключевая роль может переходить к другому фактору эволюции – дрейфу генов. Микроэволюционные процессы контролируются всеми основными факторами эволюции: естественным отбором (ведущим фактором), мутационным процессом, дрейфом генов и изоляцией. Итогом микроэволюционных процессов является либо повышение адаптивного потенциала популяции (адаптивная эволюция), либо видообразование (морфологическая эволюция). При этом ход адаптивной эволюции контролируется естественным отбором, мутационным процессом и дрейфом генов, тогда как в процессе видообразования задействованы все указанные факторы эволюции. Кроме того, постулируется, что в основе макроэволюционных процессов, лежат закономерности аналогичные микроэволюционным, т. е. между указанными событиями отсутствует демаркационная линия, и они фактически представляют собой «две стороны одной медали».

В рамках СТЭ были также сформулированы представления об элементарной эволюционной единице — популяции; элементарном эволюционном явлении — изменении генотипического состава популяции; элементарном эволюционном материале — мутациях; элементарных эволюционных факторах — мутационном процессе, дрейфе генов или генетико-автоматических процессах, изоляции и естественном отборе.

Апофеозом СТЭ явилась разработанная Майром концепция биологического вида (Майр, 1947). В ней была предпринята попытка ответить на вопрос о путях видообразования — ключевой для биологической эволюции. Ядро данной концепции совершенно четко просматривалось уже в работе Четверикова. В соответствии с ней вид является полиморфной генетической системой, целостность которой поддерживается существующими или создаваемыми

естественным отбором изолирующими механизмами, защищающими эту систему от проникновения в нее генов других видов. Среди форм изоляции Майр выделил основные: географическую, экологическую, этологическую и репродуктивную. Путь видообразования начинается с того, что популяции, входящие в состав определенного вида, накапливают под воздействием отбора мутации, повышающие их адаптивность к среде обитания. Постепенно популяции разобщаются посредством либо географических, либо биологических форм изоляции. В последнем случае их ареалы обитания могут даже перекрываться. Под воздействием указанных форм изоляции между родственными популяциями прекращается поток генов и далее они эволюционируют уже автономно, приспосабливаясь к характерным для их ареала экологическим условиям. Завершает процесс видообразования формирование механизма репродуктивной изоляции. Основным критерием «хорошего» вида является неспособность особей при межвидовой гибридизации производить на свет плодovitое потомство.

Однако концепция биологического вида, разработанная Майром, фактически объяснила лишь способ существования вида, но не смогла объяснить сам процесс видообразования. Дарвину также не удалось этого сделать. В обоих случаях данное интеллектуальное фиаско имело под собой объективное, хотя и отличающееся, основание. Причиной неудачи Чарльза Дарвина явилось отсутствие: признанной научным сообществом корпускулярно-константной теории наследственности (Вагин, 2018), а также представления об элементарной единице эволюции — популяции. Это делало принципиально невозможным формирование в его рамках концепции видообразования. В результате сторонники учения Дарвина вплоть до конца XIX века сосредоточили свое внимание на разработке филогенетических закономерностей эволюции, основываясь, при этом, на анализе морфологических, палеонтологических и эмбриологических данных (Майр, 1947).

Что касается неудачи Майра, то она также имела системный характер: ее источником была сама СТЭ, описывающая эволюцию вида, как популяционную динамику изменения частот исключительно структурных генов. В данном случае речь, фактически, шла о невозможности, объяснить наследственный механизм морфогенеза, лежащий в основе формирования

нового вида, исходя лишь из популяционной динамики изменения частот указанных генов.

Кроме того, сторонник СТЭ Левонтин и создатель конкурирующей с ней теорией нейтральности молекулярной эволюции Кимура, указывали на узость эмпирической базы, являющейся опорой теоретического постулата СТЭ о ведущей роли естественного отбора в процессе формирования генетического полиморфизма популяций (Левонтин, 1978, Кимура, 1985). Наряду с этим, слабость указанной эмпирической базы, по мнению Левонтина, может также свидетельствовать против ведущей роли естественного отбора в биологической эволюции.

Со своей стороны Кимура утверждал, что сторонники эволюционной генетики неверно определяют роль и место естественного отбора в эволюции организмов. Он подчеркивал, что естественный отбор обычно действует в отрицательной форме, направленной на элиминацию особей, несущих гены, существенно снижающие их приспособленность. По его мнению, решающую роль в созидании генетического полиморфизма играют стохастические процессы, обуславливающие закрепление в популяциях нейтральных или слабо отрицательных мутаций.

В указанной монографии Левонтина ощущалось «смятение», связанное с положением дел в СТЭ: попытки измерить уровни межвидовых генетических различий не дали ощутимого результата; многолетние исследования генетической структуры популяций обнажили серьезные методологические огрехи использованных экспериментальных подходов, поставившие под сомнения ряд теоретических положений.

Возникали также вопросы по поводу далекой от решения в рамках СТЭ проблемы селективного формирования сложных биологических признаков, а также отмечалась скудость эмпирических данных, подтверждающих действие естественного отбора в природных популяциях (Вагин, 2013).

Не вписывались в СТЭ унаследованные от Дарвина представления о равномерном течении эволюционного процесса палеонтологические данные, указывающие на его разноскоростной характер (Gould, 1989). Надо отметить, что доказательство разноскоростного характера филогенеза были получены и на молекулярно-биологическом уровне (Кимура, 1985).

Все это ставило под сомнение ведущую роль естественного отбора в историческом фо-

рмообразовательном процессе и, тем самым, подрывало основы эволюционной генетики.

Таким образом, во второй половине XX века четко обозначились узловые положения, характеризующие кризис СТЭ: в рамках данной теории не удалось дать удовлетворительное объяснение возникновению в процессе эволюции организмов сложных признаков; не вписывались в ее представления о равномерном течении эволюционного процесса палеонтологические данные, указывающие на разноростной характер филогенеза; особо прискорбным для нее обстоятельством явилась узость эмпирической базы, призванной подтвердить ведущую роль положительного (дарвиновского) отбора в процессах формирования и реорганизации генетической структуры популяций.

Список литературы

1. Вагин Ю. В. Роль генетического полиморфизма в эволюции: концепция неodarвинизма. *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*. 2013. Т. 11, № 2. С. 313–320.
2. Вагин Ю. В. Добржанский Феодосий Григорьевич: человек, «написавший эволюцию». (К 110-летию со дня рождения). *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. 2010. Т. 8, № 2. С. 333–338.
3. Вагин Ю. В. Эволюция дарвинизма. Классический этап. 1859–1926 годы. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. 2018. Т. 16, № 1. С. 69–74.
4. Вагин Ю. В. Положительный пренатальный отбор у плацентарных млекопитающих (Eutheria). Киев : Наукова думка. 2013. 160 с.
5. Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. П. : 1918. 301 с.
6. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М. : Прогресс-Традиция. 1999. 640 с.
7. Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Л. : ОГИЗ — СЕЛЬХОЗГИЗ. 1935. 630 с.
8. Добржанский Ф. Г. Генетика и происхождение видов. Москва-Ижевск : R&C Динамус, 2010. 383 с.
9. Ермолаев А. И. Роль Сьюэла Райта в создании популяционной генетики. *Историко-биологические исследования*. 2012. Т. 4. № 2. С. 61–95.
10. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир. 1985. 394 с.
11. Ламарк Ж.-Б. Избранные произведения в двух томах. Том 1. Изд. АН СССР. 1955. 333 с.
12. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М. : Мир. 1978. 351 с.
13. Майр Э. Систематика и происхождение видов. М. : Иностранная литература. 1947. 504 с.
14. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М. : Наука, 1965. 158 с.
15. Фишер Р. Генетическая теория естественного отбора. Москва-Ижевск : R & C Dynamics, 2011. 289 с.

16. Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции. М. : Биомегиз. 1935. 122 с.
17. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. В кн.: Проблемы общей биологии и генетики. М. : Наука, 1983. С. 170. 226 с.
18. Gould, S. J. Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History. — New York : W.W. Norton & Company. 1989. 475 p.
19. Huxley J. Natural selection and evolutionary progress. *Rep. Brit. Ass.* 1936 V. 106. P. 81–100.
20. Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London : Allen and Unwin. 1942. 637 p.
21. Provine W. Progress in evolution and meaning in life. Julian Huxley. Biologist and statesman of science./ Eds C. K. Waters, A. Van Helden. Houston : Rice Univ. Press. 1992. P. 165–180.
22. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931. V. 16. P. 97–159.

References

1. Vagyn Yr. V. The role of genetic polymorphisms in the evolution: the concept of neo-Darwinism. *Visn. Ukr. tov. genet. sel.* 2013. V. 11, № 2. P. 313–320. (in Russian)
2. Vagyn Yr. V. Dobrzhansky Feodosiy Grigorievich: chelovek, «napisavshiy evoluciu». (K 110-letiu so dnia rozdeniya). *Visn. Ukr. tov. genet. sel.* 2010. V. 8, № 2. P. 333–338. (in Russian)
3. Vagyn Yr. V. Evolution of Darwinism. The classical stage: 1859-1926 years. *Visn. Ukr. tov. genet. sel.* 2018. V. 16, № 1. P. 69–74. (in Russian)
4. Vagyn Yr. V. Polozitelnuiy prenatalnuiy otbor u placentarnuh mlekopitavshih (Eutheria). — K. : Naukova dumka. 2013. 60 s.
5. Weismann A. Lekcii po evolucionnoy teorii. P. 1918. 301 s. (in Russian)
6. Vorontsov N. N. Razvitie evolutsuonnuh ideiy v biologii. M. : Progress Traditsia. 1999. 640 s. (in Russian)
7. Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Sixth edition, with additions and corrections. London : John Murray. 1872. 562 p.
8. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N. Y. : Columbia Univ. Press. 1937. 364 p.
9. Ermolaev A. I. Sewall wright and his role in the development of genetics of populations. *Studies in the history of biology*. 2012. V. 4, № 2. P. 61–95. (in Russian)
10. Lamarck J.-B. Izbrannue proizvedenia v dvuh tomah. Tom 1. Izd-vo AN SSSR. 1955. 333 s. (in Russian)
11. Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge : Cambridge University Press. 1983. 385 p.
12. Lewontin R. The genetic basis of evolutionary change. N. Y. : Colambia Univ. press, 1974. 343 p.

13. Mayr E. Systematics and the Origin of Species. N. Y. : Columbia Univ. press. 1942. 486 p.
14. Mendel G. Oputu nad rastitel'numi gibridumi. M. : Nauka. 1965. 158 s. (in Russian)
15. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press. 1930. 277 p.
16. Chetverikov S. S. O nekotorykh momentah evolucionnogo processa s tochky zrenia sovremennoyi genetiki. V kn.: Problemu obscheiy biologii I genetiki. M. : Nauka. 1983. S. 170-226. (in Russian)
17. Haldane J. D. S. The causes of evolution. London : Longmans, Green. 1932. 115 p.
18. Gould, S. J. Wonderful life: the burgess shale and the nature of history. New York : W.W. Norton & Company. 1989. 475 p.
19. Huxley J. Natural selection and evolutionary progress. *Rep. Brit. Ass.* 1936 V. 106. P. 81–100.
20. Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Unwin. 1942. 637 p.
21. Provine W. Progress in evolution and meaning in life. Julian Huxley. Biologist and statesman of science / Eds C. K. Waters, A. Van Helden. Houston: Rice Univ. Press. 1992. P. 165–180.
22. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics.* 1931. V. 16. P. 97–159.

Представлено В. А. Кунахом
Надійшла 15.05.2019

EVOLUTION OF DARWINISM. SYNTHETIC THEORY OF EVOLUTIONS: 1926–1975 YEARS

Yu. V. Vagyn

Institute of Molecular Biology and Genetics NAS of Ukraine
Ukraine, 03143; Kyiv, Akad. Zabolotnogo Str., 150
e-mail: v.i.kashuba @imbg.org.ua

The process of combining Darwinism and genetics, which entered the history of biology as a synthetic theory of evolution, is considered.

Key words: synthetic theory of evolution, neo-Darwinism, the concept of a biological species, population genetics, genetic polymorphism, the theory of dominance, gene drift.

ЕВОЛЮЦІЯ ДАРВІНІЗМУ. СИНТЕТИЧНА ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ: 1926–1975 РОКИ

Ю. В. Вагин

Інститут молекулярної біології і генетики НАН України
Україна, 03143, Київ, вул. Акад. Заболотного, 150
e-mail: v.i.kashuba @imbg.org.ua

Розглянуто процес об'єднання дарвінізму і генетики, який увійшов в історію біології як синтетична теорія еволюції.

Ключові слова: синтетична теорія еволюції, неодарвінізм, концепція біологічного виду, популяційна генетика, генетичний поліморфізм, теорія домінантності, дрейф генів.