

ЛЕКЦИЯ 3. ФОРМИРОВАНИЕ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период
- 2 Критические выступления против теории Ч. Дарвина
- 3 Основные этапы развития эволюционной теории в XX веке
- 4 Постулаты СТЭ

1 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период

Во второй половине XIX в. после появления теории Ч. Дарвина происходит преобразование биологических наук, широкое проникновение в биологию исторического, эволюционного подхода. Теория Ч. Дарвина привлекла внимание биологов к изучению эволюционного процесса, началась интенсивная разработка общебиологических проблем. Положения, изложенные Ч. Дарвином, послужили прочным фундаментом для дальнейшего развития морфологии, анатомии, эмбриологии, палеонтологии, физиологии, биогеографии, экологии. Широкое распространение эволюционных идей вызвало появление: эволюционной палеонтологии, эволюционной морфологии, эволюционной эмбриологии, исторической биогеографии и др. Филогенетическое направление на определенный период становится главным в большинстве отраслей биологии, а эволюционный подход – основой и методологией специальных дисциплин. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем метод «тройного параллелизма» – сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии. Анализ конкретного материала стал осуществляться с позиций исторического развития, начали проводиться исследования по установлению родства организмов и восстановлению истории происхождения всех организмов. Это позволило в сравнительно короткий срок получить новую и очень важную информацию. Вторая половина XIX в. – это период интенсивного построения филогенетических древ для всех крупных групп растений и животных организмов. Основу всей филогенетической сравнительной анатомии позвоночных животных дал немецкий ученый К. Гегенбаур. Он разработал ряд крупных ее разделов – теорию происхождения черепа, происхождения конечностей, развития позвоночника. В сравнительной анатомии беспозвоночных животных была проделана аналогичная работа А. Лангом. Т. Гексли провел сравнение первичных

зародышевых листков с основными слоями тела кишечнополостных – эктодермы и энтодермы, а Э. Геккель построил на этих фактах *теорию гастреи*, т.е. предположил, что предком всех многоклеточных животных было существо с двухслойным телом, подобным зародышевой гастрoule. Теорию происхождения многоклеточных (*теорию паренхимулы*) разработал И.И. Мечников, где привел доказательства происхождения многоклеточных организмов от одноклеточных путем дифференцировки колониальных форм. Как часть филогенетической морфологии развивалась эмбриология. Основателями эволюционной сравнительной эмбриологии стали А.О. Ковалевский и И.И. Мечников. Дальнейшей разработке *теории зародышевых листков* способствовали классические работы этих ученых по эмбриональному развитию различных низших беспозвоночных. Было установлено существование у них общей стадии – гастрouлы. Очень сходной у этих животных оказалась и стадия бластулы, а в ряде случаев имелось поразительное сходство органогенеза. Это позволило сделать вывод, что все группы животного царства в принципе имеют общую основу развития. И.И. Мечников совместно с А.О. Ковалевским впервые высказали мысль о гомологии зародышевых листков беспозвоночных и позвоночных животных. Это придало теории зародышевых листков новое филогенетическое содержание и существенно изменило ее по сравнению с топографической теорией зародышевых листков, предложенной ранее Х. Пандером, К. Бэр и др. И.И. Мечников, опираясь на эволюционную теорию, используя сравнительный и исторический методы, разработал теорию фагоцитоза. Он показал, что внутриклеточное пищеварение у простейших – это обычное, еще не выполняющее защитных функций пищеварение, с усложнением организации фагоцитоз становится не только функцией питания, но и защитной, а у позвоночных животных – это уже только защитное приспособление. Личиночному развитию ракообразных были посвящены исследования Ф. Мюллера. Они привели к установлению теории рекапитуляции. Э. Геккель создал первое филогенетическое древо животного мира. Ф. Мюллер и Э. Геккель подняли вопрос о соотношении онто- и филогенеза. На основе теории эволюции началась интенсивная разработка палеонтологии. Значительный вклад в ее развитие внесли О. Марш и В.О. Ковалевский. Они впервые восстановили геологическую историю современного животного – лошади, ряд постепенных изменений предков которой является до сих пор одной из прекраснейших иллюстраций эво-

люции. Работы В.О. Ковалевского также позволили установить некоторые закономерности эволюции копытных. Представления В.О. Ковалевского о существовании адаптивного и инадаптивного направлений в эволюции имели большое значение и вошли в науку под названием «закона В.О. Ковалевского». Благодаря работам К.А. Тимирязева под влиянием эволюционной теории развивалась физиология растений. Он впервые доказал, что фотосинтетические реакции подчиняются закону сохранения энергии. Усвоение углерода растениями, поглощение света К.А. Тимирязев рассматривал как приспособления, возникшие в ходе длительной эволюции при постоянном взаимодействии растений с окружающей неживой природой. Результатами своих исследований он показал связь органического мира с неорганическим, что было важно для подкрепления эволюционной теории. К.А. Тимирязев выявил также принципиальное химическое и физиологическое сродство в строении хлорофилла растений и гемоглобина крови животных. Это было первым физиологическим доказательством единства происхождения растений и животных. Под воздействием эволюционной теории постепенно развивается и эволюционная физиология животных, основателем которой является И.М. Сеченов. Учитывая природу организмов и их связь с окружающей средой, он раскрывает особенности развития психических процессов в онтогенезе человека и в эволюции животного мира в целом. Особенностью психической деятельности человека и животных, по его мнению, являются приспособления, возникшие в ходе эволюции. В рассматриваемый период заложены основы фитоценологии и начала развиваться геоботаника. Эти науки были связаны с именами А.Н. Бекетова, В.В. Докучаева и др. Изучение закономерностей формирования растительных сообществ стало возможным благодаря учету их эволюционных преобразований.

Итак, на основании анализа хода филогенетического развития отдельных групп вскрываются важные принципы и формируются основные черты эволюции групп. Все новые явления и факты в биологии описываются с позиций дарвинизма. В его развитии большое значение имели работы: Э. Геккеля, Ф. Мюллера, К. Гегенбаура в Германии;

Т. Гексли, А. Уоллеса, Дж. Гукера в Англии; И. И. Мечникова, А.О. и В.О. Ковалевских, И.М. Сеченова, К.А. Тимирязева, А.Н. Бекетова, В.В. Докучаева в России; А. Грея в Америке и др.

2 Критические выступления против теории Ч. Дарвина

Несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством биологов, многие ведущие ученые либо не признали (Р. Оуэн, К. Бэр), либо принимали учение об эволюции путем естественного отбора с оговорками или выдвигали серьезные возражения (Л. Агассиц, А. Келликер, К. Негели и др.). Этому в немалой степени способствовало то, что взгляды Ч. Дарвина на всемогущество отбора и особенности возникновения новых видов встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Ч. Дарвин). Были возражения против дарвиновской трактовки происхождения сложных органов путем постепенных изменений. Возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения, на первый взгляд, было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений. Ч. Дарвин, однако, на примере происхождения глаза ясно показал, что процесс эволюции включает ряд последовательных этапов, которые характеризуются возникновением новых качеств в результате непрерывных и постепенных изменений. Недостаточным казался принцип отбора и для объяснения первых стадий развития полезных уклонений. Ряд ученых, критикуя Ч. Дарвина, утверждали, что теория естественного отбора не объясняет начальных стадий возникновения новых органов, поскольку их зачатки не могут нести в себе будущие функции, то есть они бесполезны и поэтому не попадают под давление отбора. Например, Дж. Майварту было не понятно, как под действием естественного отбора образовались млечные железы у млекопитающих. Ч. Дарвин по этому поводу писал: «Развитие млечных желез не имело бы значения и не попало бы под влияние отбора, если бы новорожденные не могли в то же самое время пользоваться их выделениями». Этим примером подчеркивается положение, согласно которому незначительные индивидуальные изменения при определенной жизненной ситуации, обеспечивая успех в борьбе за существование, имеют большое значение. Некоторым современникам Ч. Дарвина казалось невероятным случайное совпадение многих индивидуальных изменений организмов с требованиями среды. Это было довольно веское возражение против теории естественного отбора. Однако в теории Ч. Дарвина речь идет не о случайных совпадениях благоприятных единичных изменений организмов, а о закономерном их соответствии условиям среды, которое достигается действием естественного отбора.

Вскоре после выхода «Происхождения видов...» Ф. Дженкинс выдвинул серьезное возражение против предлагаемой Ч. Дарвином возможности действия отбора как эволюционного фактора в природе. Ход его рассуждений был следующим. Возникшее случайное наследственное изменение, которое должно быть поддержано отбором, всегда единично. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми наследственными изменениями и оставлением ими потомства чрезвычайно мала. Поэтому если один из родителей имеет признак A , то у его детей количественное выражение признака будет $A/2$, у внуков – $A/4$, у правнуков – $A/8$ и т.д., т.е. произойдет «растворение признака в скрещивании». Это возражение получило название «кошмар Дженкинса», ввиду трудности его объяснения в начальном периоде. Для опровержения возражения Дженкинса необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия законов Г. Менделя. В то же время, тогда были известны многочисленные факты, свидетельствовавшие против «растворения признака в скрещивании». Например, характерная горбинка на носу у представителей королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счету поколения. По расчетам Ф. Дженкинса признак должен был уменьшиться в 128 раз. Четырнадцатый по счету поколений герцог Шрюсбери имел, как и основоположник рода (500 лет назад), сросшиеся первые и вторые фаланги на пальцах рук. Но эти факты оставались вне внимания исследователей-эволюционистов.

Иногда критические выступления в отношении теории Ч. Дарвина касались его переоценки значения перенаселения и недооценки важности качественных преобразований. Однако трактовка данных положений совершенно не затрагивала сущности его теории.

Существовал и другой фронт исследований, прямо или косвенно противопоставляемый дарвинизму. Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики. В это время (конец XIX - начало XX вв.) не только в биологии, но и в других областях естествознания, нападки на материалистические взгляды усилились. Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора разошлись. Эволюционное учение распространялось шире и шире, а теория естественного отбора – центральное звено всей эволюционной теории – стала подвергаться более жесткой критике. Причин этому было несколько, но основная заключалась в отсутствии достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристик

живого на Земле – наследственности и изменчивости.

Выступая против основных положений теории Ч. Дарвина, генетики этого периода опирались на следующие принципы. Во-первых, по их мнению, в теории имеется еще слабое экспериментальное обоснование. Они утверждали, что причины эволюции необходимо изучать вне всякой связи с теоретическими суждениями. Один из наиболее ярких выразителей такого взгляда – У. Бэтсон писал, что «мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции». Во-вторых, наследственная изменчивость рассматривалась в качестве главного и непосредственного фактора эволюции, а отбору отводилась второстепенная роль браковщика неудачных мутантных и гибридных форм. Г. де Фризом (1889) была выдвинута гипотеза эволюции, согласно которой новые виды возникают сразу, скачкообразно, посредством появления отдельных крупных изменений наследственности (мутаций) без ведущего участия естественного отбора. В работах В. Иоганнсена (1903) была показана неэффективность отбора в чистых линиях (в потомстве одной самооплодотворяющейся особи, гомозиготном по большинству признаков). И хотя таких гомозиготных групп особей в природе не встречается, веру в могущество отбора эти эксперименты подрывали.

В общем, причиной критических выступлений против теории естественного отбора Ч. Дарвина было то, что ей «не хватало» генетической основы.

3 Основные этапы развития эволюционной теории в XX веке

В развитии эволюционной теории выделяют пять основных этапов. Первый этап – 1859-1900 гг. увенчался крушением концепции постоянства видов (см. лекции 3 и 13). Креационизм потерял значение доминирующего в биологии мировоззрения. Второй этап – 1901 г.- начало 20-х годов - связан с переходом в конце XIX в. от описательного и сравнительного методов изучения эволюции, во-первых, к экспериментальным исследованиям отбора как причины возникновения и сохранения адаптаций и, во-вторых, к изучению в природных условиях естественного отбора как причины образования разновидностей и видов. На фактических данных была дана характеристика наследственной изменчивости. Вместе с тем, в этот период наблюдается резкое обострение борьбы между дарвинизмом и другими направлениями, продолжавшейся до середины 20-х годов XX в. Главная причина этого состоит в следующем.

В начале становления генетики ее положения были использованы для создания новых концепций эволюции. Сам по себе этот факт был знаменателен. Он свидетельствовал о тесной связи генетики с теорией эволюции, но время их объединения было впереди. Третий этап в развитии теории эволюции приходится на конец 20-х – начало 30-х годов, когда идет формирование синтетической теории эволюции. Четвертый этап включает период с конца 30-х до начала 50-х годов. Пятый этап начинается в 50-х и продолжается до 80-х гг. [34].

4 Постулаты СТЭ

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) представляет собой синтез, объединение дарвинизма (теория Ч. Дарвина и его сторонников) с генетикой, экологией, другими науками. Путь к синтезу был не простым. Первым шагом на этом пути может считаться вскрытие закономерностей распределения хромосом при клеточном делении. Основываясь на этих фактах, А. Вейсман выдвигает *принцип невозможности передачи по наследству приобретенных признаков*. На рубеже XIX-XX вв. профессор Московского университета А.А. Колли поставил вопрос о молекулярном механизме передачи признаков по наследству. В 1927 году русский ученый Н.К. Кольцов сделал предположение о наличии «наследственных молекул», открытых много лет спустя, и о матричной репродукции хромосом. При синтезе дарвинизма и генетики положительную роль сыграла мутационная гипотеза эволюции Г. де Фриза, ускорив накопление точных данных по наследственной изменчивости в живой природе. Но следует подчеркнуть, что Г. де Фриз отрицал творческую роль отбора, принимал трактовку вида как генетически далее не разложимой единицы, отличающейся от другой подобной единицы лишь по одному наследственному признаку. Так, низкорослые и высокорослые мутанты энотеры Г. де Фриз считал вполне самостоятельными видами. Большое значение в формировании СТЭ имела окончательно оформившаяся, благодаря работам Т. Моргана, А. Стертеванта и др., хромосомная теория наследственности. В потоке генетических исследований формируется «принцип Харди-Вайнберга», согласно которому при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными. В 1920 г. Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Он объяснял это явление тем, что в генотипе одного из членов близких видов закодирована

возможность образования того или иного признака. Поэтому с высокой степенью вероятности можно предполагать нахождение подобного признака и у других видов данной группы. В соответствии с указанным законом «чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходства в изменчивости их признаков». Закон Н.И. Вавилова имеет общебиологическое значение, он облегчает поиски нужных для селекции мутантных растений и животных. В 1926 году С.С. Четвериков написал работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики». Ее приравнивают по значимости к трудам Г. Менделя. Выход в свет работы, по сути, дал начало синтетической теории эволюции (хотя название это появилось позже). С.С. Четвериков на основе большого фактического материала делает следующие обобщения: 1) в природе мутационный процесс происходит также, как в лабораторных опытах, что позволяет данные последних переносить на природные ситуации; 2) возникновение новых мутаций происходит непрерывно у всех живых организмов, но большинство из них оказывается рецессивными по отношению к дикому виду; чем дольше существует популяция, тем больше в ней накапливается скрытых мутаций; 3) преобладание панмиксии у большинства природных популяций обеспечивает проявление закона Харди–Вайнберга, в противоположность этому ограничение панмиксии, распад единой популяции нарушает скрещивание между её группами, изоляты приобретают иной генофонд, что имеет значение для эволюционных преобразований. По данным С.С. Четверикова численность популяций меняется, часто пульсирует с сезонной, годовой и многолетней периодикой. Такие колебания – “волны жизни” также имеют значение для эволюции. При этом, важно то, что очередная волна начинается с небольшой популяции с сильно смещенным равновесием генов, нарушением частоты их встречаемости. В новой популяции особи не могут быть хранителями всех генов родительской популяции. Редкие раньше гены могут случайно возрасти в числе, благодаря размножению их обладателей. Поэтому новая популяция будет иметь иной мутационный фонд, чем родительская, и эволюция ее пойдет по другому. С.С. Четвериков отмечает, что важнейшим фактором эволюции является естественный отбор. Все другие факторы изменяют численность генов в популяции случайно, ненаправленно. Только отбор – процесс направленный. Именно он осуществляет обратную связь между условиями обитания и генофондом популяций. Следует отметить важность обоб-

щений, сделанных С.С. Четвериковым, и прежде всего его вывод о насыщенности природных популяций разными мутациями. В ходе «переработки» мутаций под действием естественного отбора осуществляется процесс эволюции.

В связи с развитием генетики, экологии, других наук, в 30-х – 40-х годах происходит накопление новых биологических данных, способствовавших укреплению дарвинизма. К 30-м годам работами английских ученых Р. Фишера, Дж. Холдейна, С. Райта была создана математическая теория эволюции, позволяющая формализованно описывать изменения генетической структуры популяций. Благодаря изучению генетического состава популяций удается вскрыть основные закономерности начальных этапов эволюции. В качестве субстрата и элементарной единицы эволюции стали рассматривать популяцию. Исследования, проведенные Р.А. Фишером, Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым, С. Райтом и др., показали, что в эволюции большую роль играет изменение частоты встречаемости аллелей благодаря колебаниям численности популяций, утраты генов, то есть благодаря «генетико-автоматическим процессам» или «дрейфу генов». Генетические исследования позволили проанализировать основные моменты протекания эволюционного процесса от появления нового признака в популяции до возникновения нового вида. Точные подходы помогли выяснить роль отдельных *эволюционных факторов*, сформулировать представления об *элементарной эволюционной единице* (популяция), элементарном эволюционном *материале* и *явлении*. Все это привело к созданию Н.В. Тимофеевым-Ресовским и

Ф.Г. Добржанским в 1937-1939 гг. *учения о микроэволюции* – одного из главных разделов современной теории эволюции. Термин «*микроэволюция*» был впервые использован Ю.А. Филипченко в 1927 г., для того, чтобы подчеркнуть несводимость, на взгляд автора, процессов эволюции крупного масштаба к процессам видообразования. В современном смысле термин был предложен Ф.Г. Добржанским (1937 г.) и Н.В. Тимофеевым – Ресовским (1938 г.). Микроэволюция включает относительно небольшие отрезки времени, ее процессы разыгрываются на ограниченных территориях и включают явления, протекающие в популяциях и низших таксонах, заканчиваясь механизмами видообразования.

В XX в. получили дальнейшее изучение экологические факторы эволюции. Знаменательно было то, что вновь после Ч. Дарвина широко исследуется борьба за существование (Дж. Холдейн, Г.Ф. Гаузе и др.).

Исследованиями В.Н. Сукачева и его учеников было установлено, что изменения интенсивности борьбы за существование в посевах растений разной плотности и разного качественного состава приводят к избирательному переживанию более стойких особей. Выяснилось, что даже при значительной степени загущения общей угнетенности растений не происходило, а всегда наблюдалось выживание одних особей при гибели других. В.Н. Сукачев сделал важный вывод о том, что борьба за существование есть реальный факт, что она в итоге неизбежно приводит к адаптивным эволюционным преобразованиям. Эти работы были признаны классическими в биологии и вошли во многие сводки по эволюционной теории. Экспериментальное изучение борьбы за существование проводилось и на животных. Было установлено, что важным регулятором плотности особей у животных является обострение внутривидовой конкуренции. Плотность влияет и на основные процессы жизнедеятельности (рост, активность поведения в добыче пищи и размножении). В рассматриваемый период проводится детальное экспериментальное и математическое изучение не только борьбы за существование, но и естественного отбора, имеет место развитие теории вида – Н.И. Вавилов, Э. Майр, К.М. Завадский, В. Грант и др. Значительный прогресс в изучении механизмов эволюционного процесса способствовал разработке не только проблем микроэволюции, но и более крупного, макроэволюционного уровня – работы Н.И. Вавилова, Дж. Симпсона, А.Н. Северцова и др. А.Н. Северцов и его школа проводили комплексную программу исследований в области эволюционной морфологии. Было создано учение об изменениях онтогенеза как источнике филогенетических преобразований, разработаны положения о главных направлениях эволюционного процесса, установлены закономерности прогрессивного развития. Большой вклад в создание синтетической теории эволюции внес И.И. Шмальгаузен. Он высоко оценил важность дарвиновской идеи о борьбе за существование. Им выделены и рассмотрены во взаимосвязи 2 формы естественного отбора: движущий и стабилизирующий, создана теория стабилизирующего отбора. Опубликованные И.И. Шмальгаузенем работы охватили важнейшие проблемы дарвинизма, наиболее значительными из них являются – «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939-1940), «Факторы эволюции» (1946), «Проблемы дарвинизма» (1969). В рассматриваемый период вышел ряд изданий, названия которых показывают их общую направленность: «Генетика и происхож-

дение видов»(1937) Ф.Г. Добржанского, «Систематика и происхождение видов» (1947), «Зоологический вид и эволюция» (1968) Э. Майра, «Эволюция. Современный синтез» (1942) Дж. Хаксли. Ф.Г. Добржанский предложил различать три уровня эволюционных преобразований внутри вида, в конечном итоге приводящих к образованию видов и более крупных таксонов. Первый уровень сводится к процессам наследственной изменчивости – мутациям и рекомбинациям. Судьба мутаций и рекомбинаций определяется комплексом факторов, действие которых составляет второй уровень эволюционных преобразований. На этом уровне осуществляется *отбор* наиболее благоприятных мутаций и рекомбинаций генов. Важное значение на этом уровне имеет миграция и изоляция. Миграция особей способствует расселению мутантов в более подходящие условия, что может оказаться причиной распада вида на новые внутривидовые формы. Этому способствует и изоляция. Отбор, миграция и изоляция, а также мутации и рекомбинации, преобразуют генетическую структуру популяций в соответствии с разными условиями обитания вида. Итогом эволюционных преобразований на этих уровнях является внутривидовая дифференциация. На третьем уровне эволюции происходит образование самостоятельных видов из внутривидовых форм. В русском переводе вышла книга Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1948). Автор к наиболее существенным факторам, влияющим на скорость и пути эволюции, относит: изменчивость, частоту мутаций, характер мутаций, быстроту смены поколений, размеры популяций и естественный отбор. В книге относительно мутаций указано, что если бы частота мутаций способна была стать столь высокой, а прочие факторы столь слабыми, то в этом случае они могли бы быть определяющим фактором эволюции. Кроме того, мутации могли бы стать основным фактором эволюции при условии, если бы они были строго направлены, а не случайны. Однако мутации случайны по отношению к приспособительному оптимуму, приспособительной может оказаться лишь небольшая их часть и она меньше 50%. При этих условиях общий эффект мутаций является деструктивным. Вместе с тем, как отмечает Дж. Симпсон, высокую изменчивость в популяции можно рассматривать как своего рода банк, где на текущем счету находятся мутации и откуда их можно при первой надобности изъять, не ожидая возникновения новых. Нейтральные и вредные признаки (в особенности, но не только, рецессивные) могут сохраняться и в случае изменения направления отбора

стать полезными. Что касается естественного отбора внутригрупповых, межиндивидуальных изменений, то он, по мнению автора, является по существу, творческой силой, так как определенно приводит к возникновению групп (популяций) нового качества.

Основные постулаты синтетической теории эволюции выражаются следующим образом (Н.Н. Воронцов, 1999):

- Материалом для эволюции служат наследственные изменения – мутации (как правило, генные). Мутационный процесс – поставщик материала для отбора – носит случайный и ненаправленный характер.

- Основным движущим фактором эволюции является естественный отбор, возникающий на основе борьбы за существование.

- Наименьшей эволюционирующей единицей является популяция.

- Эволюция носит в большинстве случаев дивергентный характер, то есть один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.

- Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование как этап эволюционного процесса представляет собой последовательную смену одной временной популяции чередой последующих временных популяций.

- Вид состоит из множества соподчиненных морфологически, физиологически, биохимически, генетически, экологически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов и популяций. Однако известно не мало видов с ограниченными ареалами, в пределах которых не удается выделить самостоятельные подвиды, а реликтовые виды могут состоять из единственной популяции. Существование таких видов, как правило, не долговечно.

- Вид существует как целостное и замкнутое образование. Целостность вида поддерживается миграциями особей из одной популяции в другую, при которых наблюдается обмен аллелями («поток генов»).

- Поскольку основным критерием вида является его репродуктивная изоляция, то этот критерий не применим к формам, у которых отсутствует половой процесс (прокариоты, низшие эукариоты).

- Макроэволюция на уровне выше вида (род, семейство, отряд, класс и др.) идет путем микроэволюции. Согласно СТЭ, не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюции, то есть, для эволюции групп видов живых организмов характерны те же предпо-

сылки и движущие силы, что и для микроэволюции.

- Любой реальный (а не сборный) таксон имеет монофилетическое происхождение.

- Эволюция имеет ненаправленный характер, то есть не идет в направлении какой-либо конечной цели.

Таким образом, в XX веке в биологических науках были сделаны открытия большого теоретического и практического значения. Благодаря формированию СТЭ в биологии оформилась целостная система взглядов на субстрат, причины, закономерности эволюционного процесса. Для создания СТЭ большую роль сыграли исследования Н.И. Вавилова, Т. Моргана, С.С. Четверикова, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Ф.Г. Добржанского, Р. Фишера, С. Райта, И.И. Шмальгаузена, Н.П. Дубинина, Б. Ренша, Дж. Гексли, Дж. Симпсона и др.

Синтетическая теория эволюции вскрыла глубинные механизмы эволюционного процесса, накопила множество фактов и доказательств эволюции живых организмов, объединила данные разных биологических наук. Важные открытия, сделанные выдающимися учеными, подтвердили положение дарвинизма, что факторами эволюции являются наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор. Во взаимодействии они определяют образование адаптаций и видов, но направляет эволюцию естественный отбор. Развитие теории эволюции в новых условиях означало торжество принципов дарвинизма, поскольку ее фундамент составило учение о естественном отборе как главном движущем и интегрирующем факторе эволюции.