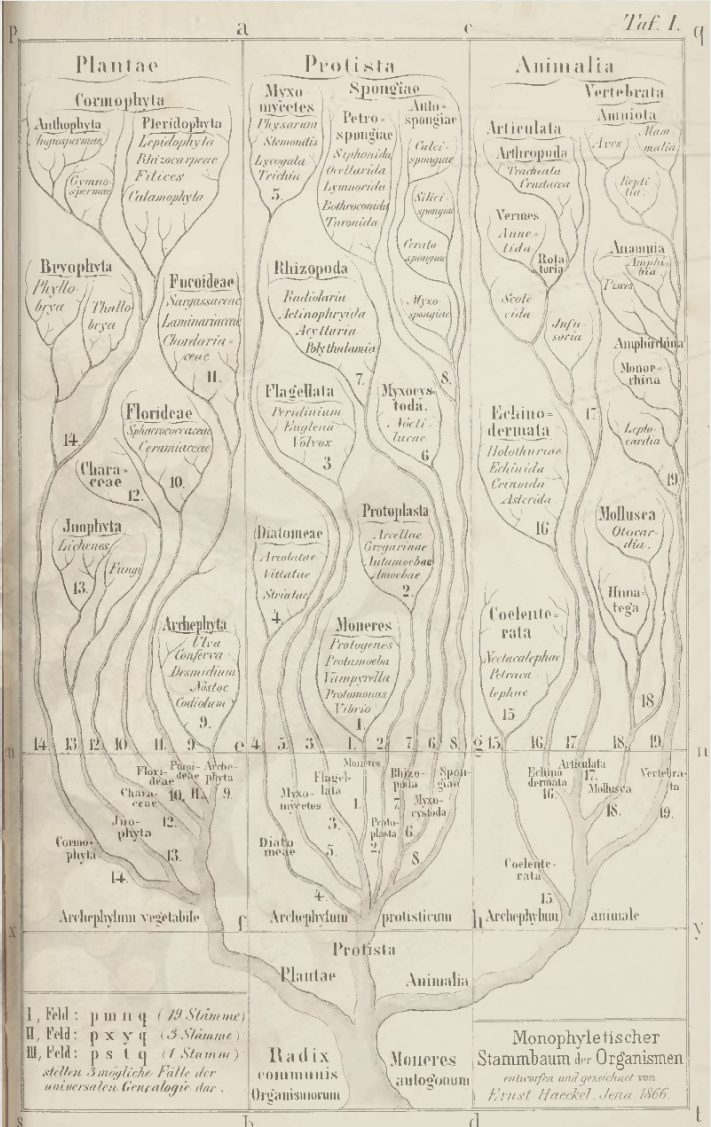


Η μη-δαρβινική  
επανάσταση

# Η εξελικτική σκέψη στον 19ο αιώνα



Ιστορία της  
Βιολογίας  
Μάθημα 9

Σταύρος Ιωαννίδης,  
ΙΦΕ / ΕΚΠΑ



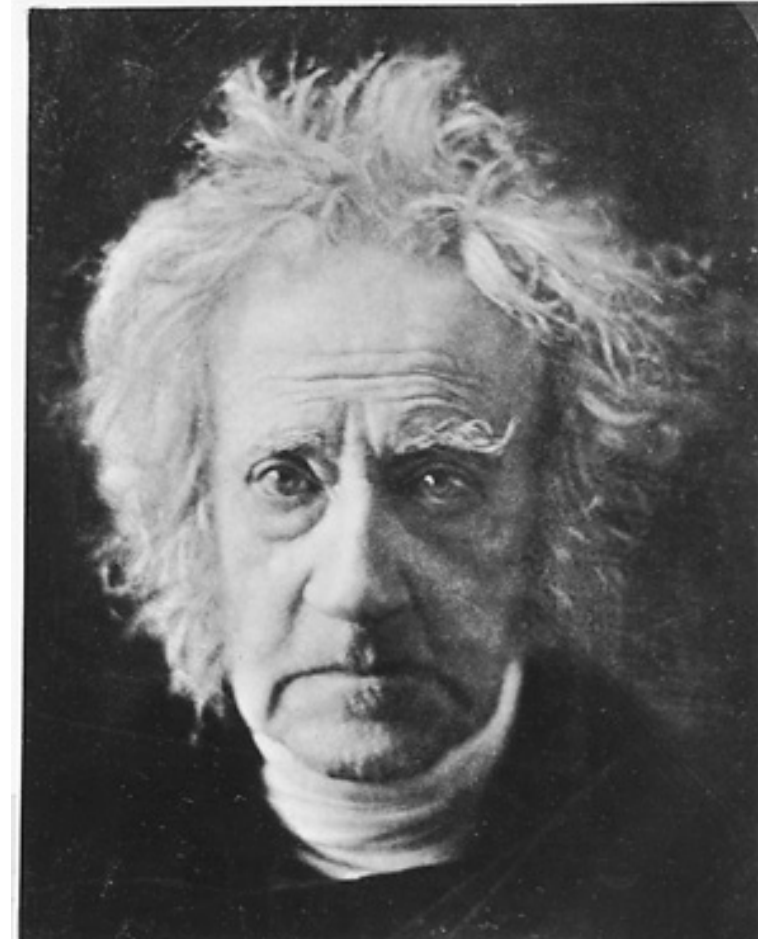
# Η μη-δαρβινική επανάσταση

**Very different judgements** have been passed on Darwin. Even on his first appearance he was either extolled as one of the **greatest geniuses** in the world or abused as an **ignorant and unreliable dilettante**. . . . **Nor** have subsequent generations been any more **unanimous**; especially since the theory of selection **has been condemned —at least in its original form**.

(Eric Nordenskiöld, The history of biology: a survey, **1927**)

# Η μη-δαρβινική επανάσταση

- ο Δαρβίνος καταφέρνει να πείσει τους συγχρόνους του για την **εξέλιξη**
- δεν ισχύει όμως το ίδιο για τη **φυσική επιλογή**, ως μηχανισμού παραγωγής νέων ειδών
- μεταξύ 1860 και 1930, η θεωρία της φυσικής επιλογής **δεν είναι η επικρατέστερη**
- Βασική ανησυχία:**
  - > η φυσική επιλογή δεν μπορεί να εξηγήσει τη φαινομενική **κατεύθυνση** στην εξέλιξη —την όλο και μεγαλύτερη **αύξηση της πολυπλοκότητας** (evolutionary progress, εξελικτική πρόοδος)
- για τη θεωρία της φυσικής επιλογής **δεν υπάρχει σχεδιασμός ή σκοπός στην εξέλιξη**
  - > δεν αποτελεί κάποια ενεργό δύναμη, δρα μόνο ως ‘φίλτρο’ ή ‘κόσκινο’ για να ‘ξεσκαρτάρει’ τις μη ευνοϊκές παραλλαγές
  - > οι παραλλαγές προκύπτουν **τυχαία** (δλδ **άσχετα από τις ανάγκες του οργανισμού**), και η φυσική επιλογή επιβάλλει ποιες θα διατηρηθούν
  - > **John Herschel: law of higgledy piggedy.**



# Η μη-δαρβινική επανάσταση

-Κριτικές στη θεωρία της φυσικής επιλογής:

-> Είναι η γη αρκετά παλιά;

-> Έχουν όλα τα χαρακτηριστικά των οργανισμών προσαρμοστική αξία;

-> Γιατί το αρχείο απολιθωμάτων δεν δείχνει μια σταδιακή μετάβαση μεταξύ ειδών;

-> Χρειάζεται η ειδογένεση γεωγραφική απομόνωση;

-> Πώς εξηγείται η αλτρουιστική συμπεριφορά;

-> Πώς εξηγούνται τα πολύπλοκα όργανα (π.χ. φτερά πουλιών, μάτι);

## Είναι η γη αρκετά παλιά;

-Ο Δαρβίνος υπέθεσε (ακολουθώντας τον Lyell) ότι η γη είναι αρκετών δισεκατομμυρίων ετών.

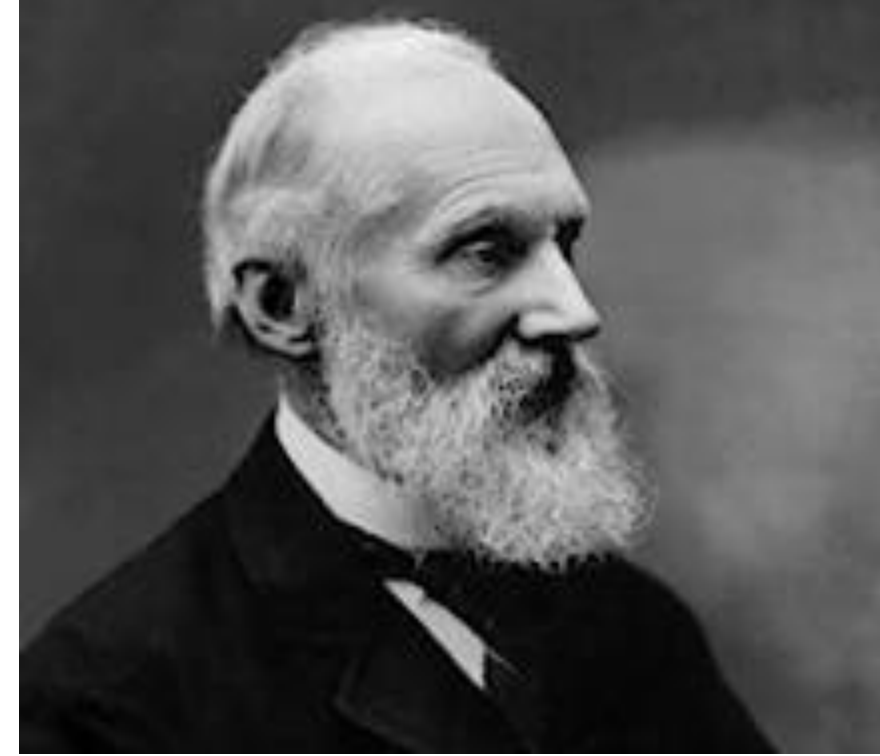
-> απαραίτητο για να έχει υπάρξει αρκετός χρόνος ώστε να δράσει η φυσική επιλογή

-Όμως, το 1868 ο φυσικός William Thomson (αργότερα Lord Kelvin) ασκεί κριτική στην υπόθεση αυτή.

-> υπολογίζει ότι η γη είναι ~ 24 εκατομμυρίων ετών (και όχι παραπάνω από 100 εκ.χ.)

(βάσει της εσωτερικής θερμοκρασίας και του ρυθμού ψύξης από τα αρχικά στάδια που ήταν μια πύρινη σφαίρα μέχρι σήμερα)

-> ευρέως διαδεδομένη άποψη, μέχρι την ανακάλυψη της ραδιενέργειας (στις αρχές του 20ού αιώνα) (όπου ο υπολογισμός διορθώθηκε ως ~ 4.5 δισεκ.χ.)



# Αναμειγνυόμενη κληρονομικότητα (blending inheritance)



-Σύμφωνα με τη θεωρία του Δαρβίνου, οι παρατηρούμενες **διαφορές** ανάμεσα στους οργανισμούς ενός είδους, πάνω στις οποίες δρα η φυσική επιλογή, είναι αυτές που τελικά οδηγούν στην εξέλιξη νέων ειδών.

-Αλλά οι **θεωρίες κληρονομικότητας** εκείνης της εποχής αποτελούσαν πρόβλημα για το πώς ακριβώς οι ατομικές διαφορές οδηγούν σε νέα είδη.

-Το πρόβλημα ήταν ότι οι περισσότερες παραλλαγές φαίνονταν να είναι **αναμείξεις** των χαρακτηριστικών που είχαν κληρονομηθεί από τους γονείς.

-> διαδεδομένη πεποίθηση ότι το γενετικό υλικό των γονέων **αναμειγνύεται** κατά την αναπαραγωγή, όπως ακριβώς αναμειγνύονται 2 χρώματα μεταξύ τους.



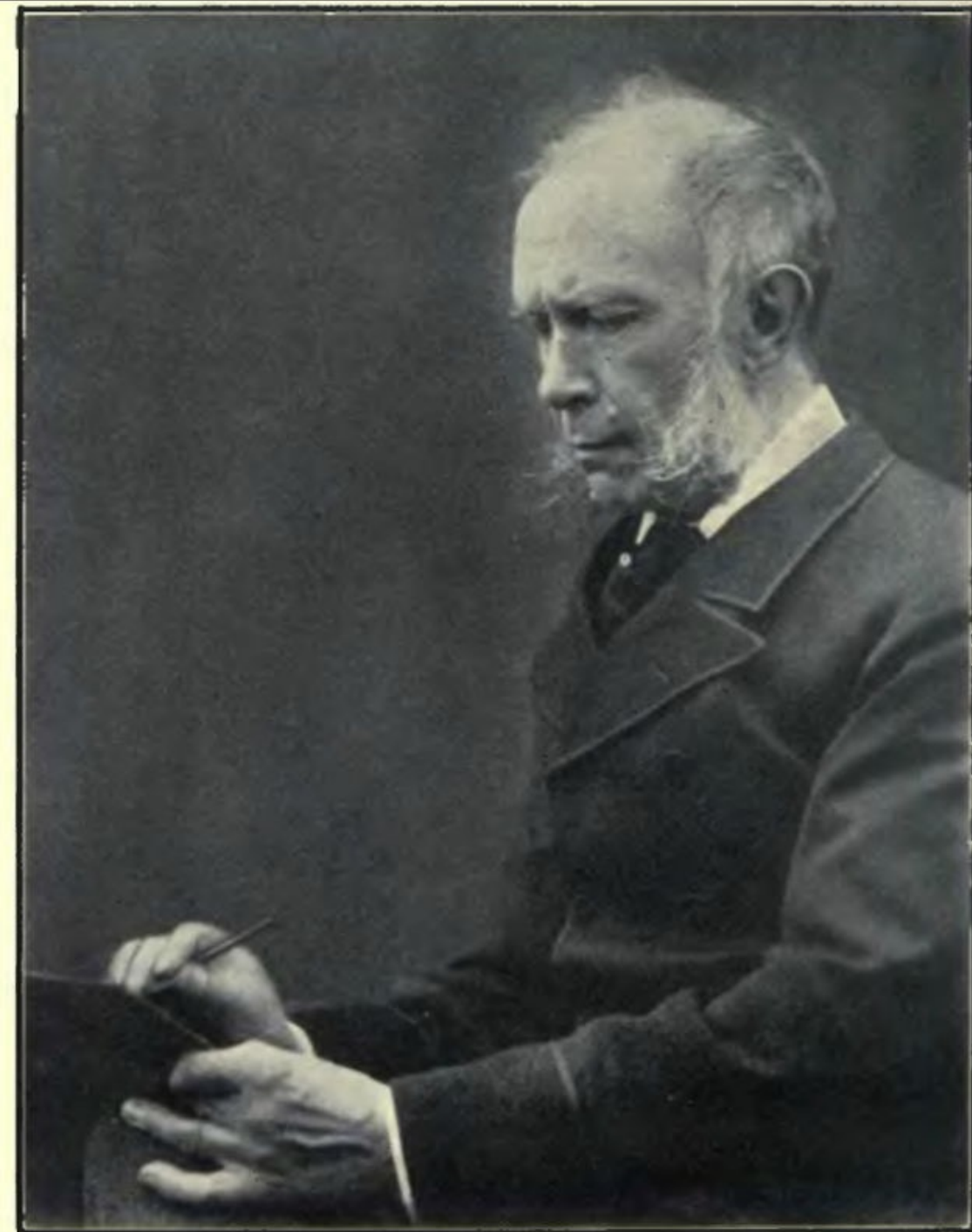
# Αναμειγνυόμενη κληρονομικότητα (blending inheritance)

-ΑΛΛΑ: αν τα χαρακτηριστικά αναμειγνύονται στους απογόνους, τότε τα καινούρια χαρακτηριστικά που θα εμφανιστούν, σιγά σιγά θα εξασθενήσουν στις επόμενες γενιές.

-> με άλλα λόγια, οι καινούριες παραλλαγές σύντομα εξαφανίζονται από τον πληθυσμό

-Αυτή είναι η κριτική του **Fleeming Jenkin** (1867) κατά της αποτελεσματικότητας της φυσικής επιλογής

-Η δυσκολία αυτή θα επιλυθεί μετά το 1900, με την ανάπτυξη της μεντελιανής γενετικής.



FLEEMING JENKIN, F.R.S., LL.D.

*From a photograph kindly lent by Mrs. Dew Smith.*

# Έχουν όλα τα χαρακτηριστικά των οργανισμών προσαρμοστική αξία;

-αν η φυσική επιλογή είναι ο μόνος μηχανισμός της εξέλιξης, τότε όλα τα χαρακτηριστικά των οργανισμών πρέπει να έχουν προσαρμοστική αξία στον αγώνα για επιβίωση, δηλ να είναι **προσαρμογές**

-> Wallace: δεν ισχύει για τα ψυχολογικά/νοητικά χαρακτηριστικά, πχ μουσικό αισθητήριο, ικανότητα για αφηρημένα μαθηματικά —αυτά ήταν άχρηστα στους μακρινούς προγόνους μας

-> άλλο σημαντικό παράδειγμα: υποτυπώδεις μορφές πολύπλοκων οργάνων  
-> **τι χρησιμότητα έχει μισό φτερό;**

-αυτή την κριτική ασκεί ένας από τους κύριους επικριτές του Δαρβίνου στην Αγγλία, ο St. George Jackson **Mivart**, στο βιβλίο του *Genesis of Species* (1871).

-> ο Mivart (που ήταν καθολικός) δέχεται την ιδέα της εξέλιξης, αν αυτή με κάποιο τρόπο κατευθύνεται από μια υπερφυσική δύναμη

-αλλά την κριτική αυτή ασκούν και νατουραλιστές βιολόγοι

-> περίπτωση **μιμικρίας** το πιο σημαντικό παράδειγμα











- Henry Walter Bates  
-> άρθρο για μιμικρία στις  
πεταλούδες (1862)

## Mimicry



*Danaus plexippus*



*Limenitis archippus*

**Batesian mimicry: Monarch (*Danaus*) is poisonous; viceroy (*Limenitis*) is palatable mimic**



*Heliconius erato*



*Heliconius melpomene*



*Heliconius sapho*



*Heliconius cydno*

**Müllerian mimicry: two pairs of mimics; all are distasteful**



# Γιατί το αρχείο απολιθωμάτων δεν δείχνει μια σταδιακή μετάβαση μεταξύ ειδών;

- το αρχείο απολιθωμάτων η μόνη ένδειξη για την ιστορία της ζωής στη γη
- > εξαιρετικά **ελλιπές**, καινούριοι τύποι οργανισμών εμφανίζονται **ξαφνικά**
- > απόδειξη **μη σταδιακής εξελικτικής ιστορίας**;
- > ο Δαρβίνος το αναγνωρίζει ως **το μεγαλύτερο πρόβλημα για τη θεωρία του**
- > κεφ. της *Καταγωγής* αφιερωμένο στην κριτική αυτή
- > βρίσκουμε πολύ λίγα απολιθωμένα είδη σε σχέση με όσα υπήρξαν στην ιστορία της ζωής, γιατί οι συνθήκες απολίθωσης είναι πολύ ειδικές
- > δημιουργείται έτσι η **ψευδαίσθηση της ξαφνικής εμφάνισης ειδών**

Δαρβίνος: 'He who rejects these views on the nature of the geological record will rightly reject my whole theory'.

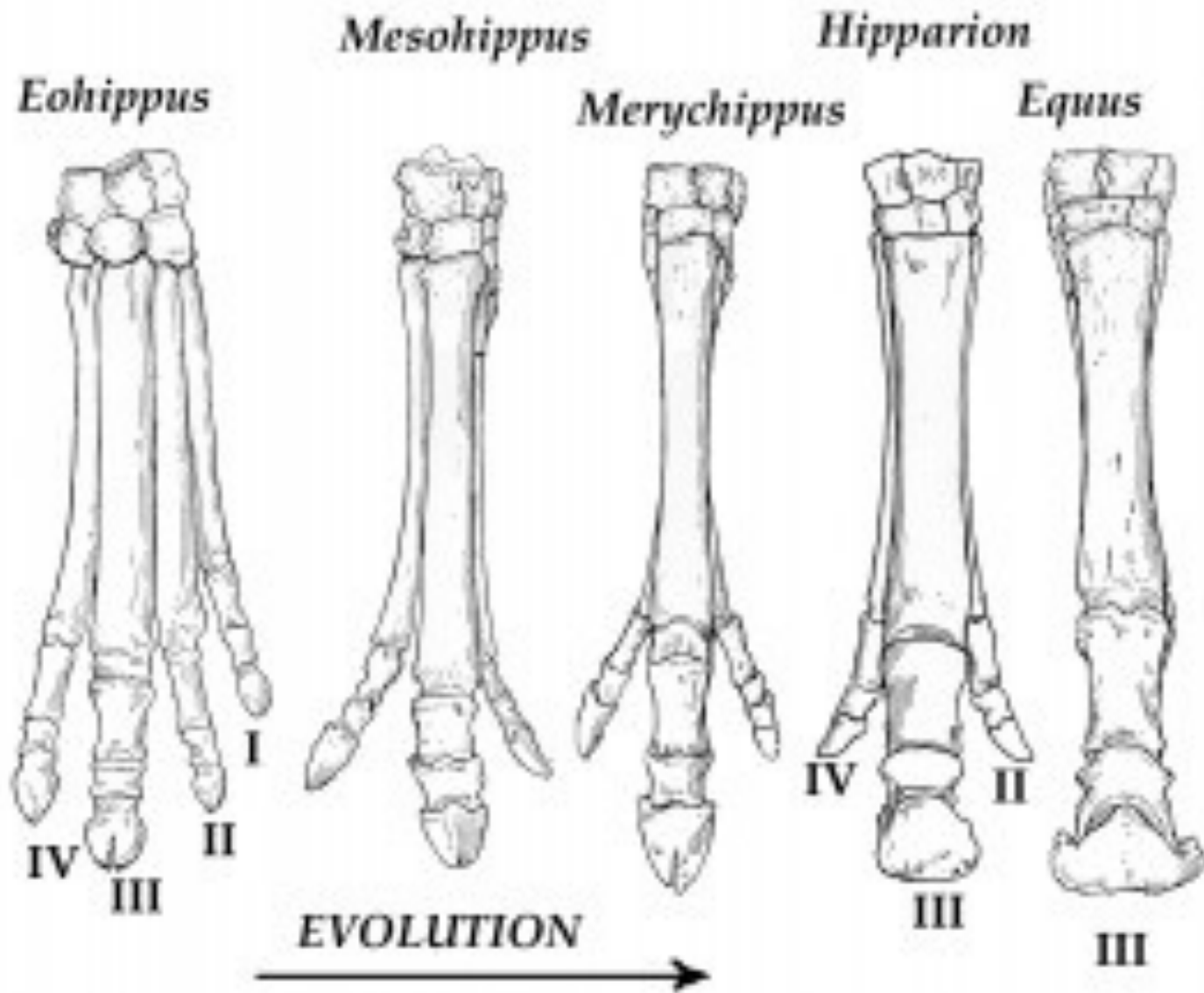
- Huxley: ομοιότητα μεταξύ ποδιών δεινοσαύρων και πτηνών -> ένδειξη για την ύπαρξη ενός 'χαμένου κρίκου'
- > Ανακάλυψη του **Archaeopteryx**: φτερά όπως τα πτηνά, σώμα με χαρακτηριστικά ερπετού, στόμα με δόντια αντί για ράμφος
- > το 1880 ανακάλυψη *Odontornithes* από Othniel C. Marsh (1831–1899): πτηνά με δόντια
- > ερπετά με χαρακτηριστικά θηλαστικών



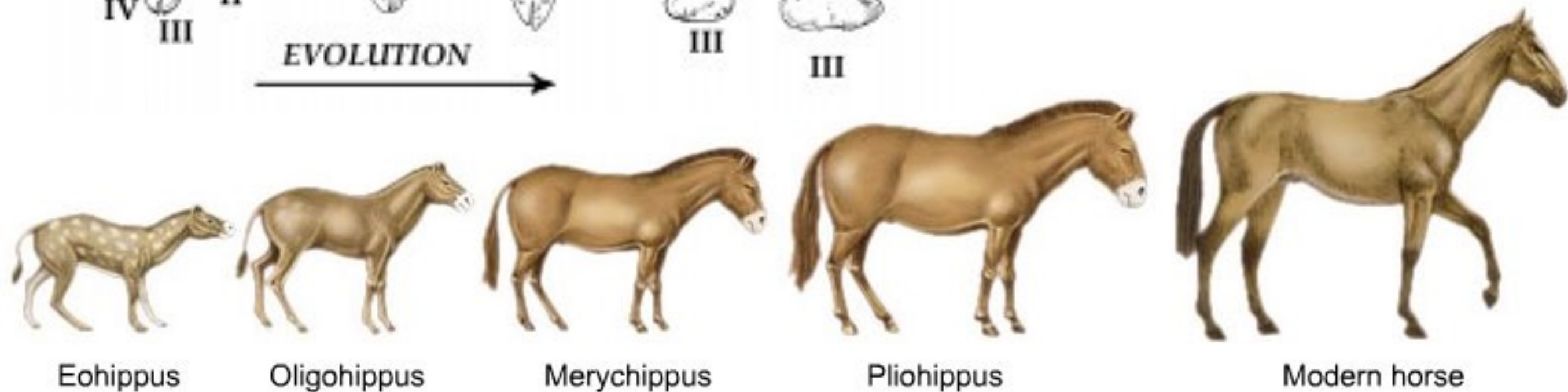
Αριστερά: Archaeopteryx  
Πάνω: Odontornithes



-εξέλιξη του αλόγου, η οπλή του οποίου προήλθε από ένα μοναδικό δάχτυλο  
 -> Marsh (1876): Eohippus, πρόγονος του σύγχρονου αλόγου, με 4 δάχτυλα (54-38 εκατ. χρ. πριν)



Othniel C. Marsh



Eohippus

Oligohippus

Merychippus

Pliohippus

Modern horse



# Η μη-δαρβινική επανάσταση

Συμπερασματικά, στο τελευταίο τέταρτο του 19<sup>ου</sup> αιώνα:

-Πολλές ενδείξεις για την **εξέλιξη**, που γίνεται πια **αποδεκτή (σχεδόν) από όλους**.

-Πολλές **αντιρρήσεις** στην θεωρία **φυσικής επιλογής** ως τον **κύριο μηχανισμό** της εξέλιξης

-τρεις πολύ διαδεδομένες εναλλακτικές στη θεωρία της φυσικής επιλογής:

-> **νεο-Λαμαρκισμός** -> εξέλιξη μέσω της κληρονομησης επίκτητων χαρακτηριστικών

-> **ορθογένεση** (orthogenesis) -> κατευθυνόμενη εξέλιξη ενός χαρακτηριστικού σε μια ευθύγραμμη πορεία

-> **αλματισμός** (saltationism) -> εξέλιξη με ξαφνικά άλματα

Bowler: 'The non-Darwinian Revolution', 'The Eclipse of Darwinism'

# Νεο-Λαμαρκισμός

-η κληρονόμηση των επίκτητων χαρακτηριστικών ως (θεωρητικός) μηχανισμός που οδηγεί σε προσαρμογές (**χρήση/αχρησία** λόγω αλλαγής συμπεριφοράς ή προσαρμοστικές αλλαγές λόγω **άμεσης επίδρασης** του περιβάλλοντος)

-> ευρέως αποδεκτός μηχανισμός στο τέλος του 19ου αιώνα

-> **τον αποδέχεται και ο Δαρβίνος** (ειδικά στις τελευταίες εκδόσεις της *Καταγωγής*)

-**August Weismann** (γερμανός ζωολόγος): **νεο-Δαρβινισμός** (δεκαετία του 1880)

-> φυσική επιλογή ο μόνος μηχανισμός, επίκτητα χαρακτηριστικά **δεν κληρονομούνται**

-> σκληρές διαμάχες με νεο-Λαμαρκιανούς

-νεο-Λαμαρκιανές σχολές:

-> **ΗΠΑ**: παλαιοντολόγοι Edward Drinker Cope (1840–1897) και Alpheus Hyatt (1838–1902)

-> **Γαλλία**: νεο-Λαμαρκιανή σχολή που παραμένει για μεγάλο μέρος του 20ού αιώνα

-> **Γερμανία**: ο νεο-Λαμαρκιανισμός υπάρχει μέχρι τις πρώτες δεκαετίες του 20ού αιώνα (ο **Haeckel** ένας από τους υποστηρικτές)

# Νεο-Λαμαρκισμός

-Πλεονεκτήματα **‘μαλακής** κληρονομικότητας’ (δλδ κληρονόμηση επίκτητων χαρακτηριστικών, σε αντιδιαστολή με τη **‘σκληρή’** κληρονομικότητα του Weismann -οι όροι ανήκουν στον Mayr):

-> η εξέλιξη είναι **πιο προοδευτική και κατευθυνόμενη**

-> πιο **θετική** αντίληψη της φύσης (αντίθετα με το μαλθουσιανό αγώνα για επιβίωση)

-> σύνδεση με **τελεολογικές** απόψεις, σχέση με γαλλικό καθολικισμό

-> η συνείδηση ως κατευθυντήρια δύναμη στην εξέλιξη -τα ζώα ελέγχουν την ίδια τους την εξέλιξη, γιατί διαλέγουν συνειδητά πώς θα αντιδράσουν στο περιβάλλον τους -η ίδια η ζωή ελέγχει την εξέλιξή της



# Νεο-Λαμαρκισμός

- > σημαντικό θέμα εδώ, **η εξέλιξη της αλτρουιστικής συμπεριφοράς** (π.χ. συμπεριφορά γονέων προς τα παιδιά, γενναιότητα κλπ)
  - > δυσκολία για τη φυσική επιλογή, αλλά το εξηγεί ο νεο-Λαμαρκισμός
  - > ο Δαρβίνος καταφεύγει στην κληρονόμηση επίκτητων χαρακτηριστικών για να την εξηγήσει (σε συνδυασμό με φυσική επιλογή **σε επίπεδο ομάδας**)
  
- > για τους νεο-Λ, η θεωρία της φυσικής επιλογής αφορά την επιβίωση του πιο (προσ)αρμοσμένου (**survival of the fittest**, φράση του φιλόσοφου Herbert Spencer που ο Δαρβίνος υιοθετεί και συμπεριλαμβάνει στην *Καταγωγή*), αλλά **όχι την εμφάνιση νέων παραλλαγών**
  - > παράδειγμα λαιμού καμηλοπαρδάλων vs παράδειγμα κεράτων στα μηρυκαστικά -> τα κέρατα δεν προέκυψαν ως τυχαία παραλλαγή, αλλά από το χτύπημα των κεφαλιών των μηρυκαστικών (για τους νεο-Λαμαρκιανούς)

# Ορθογένεση

-σχετίζεται στενά με τον νεο-Λαμαρκισμό

-**Theodor Eimer** (1843–1898) -Γερμανός ζωολόγος:

‘Organic Evolution as the Result of the **Inheritance of Acquired Characteristics** According to the Laws of Organic Growth’ (αγγλική μετάφραση 1890)

-ο Eimer χρησιμοποιεί τη λέξη ορθογένεση για να περιγράψει εξελικτικές τάσεις που είχαν παρατηρηθεί από παλαιοντολόγους (πχ από τους Hyatt και Cope)

-αυτές οι τάσεις είναι συχνά μη προσαρμοστικές

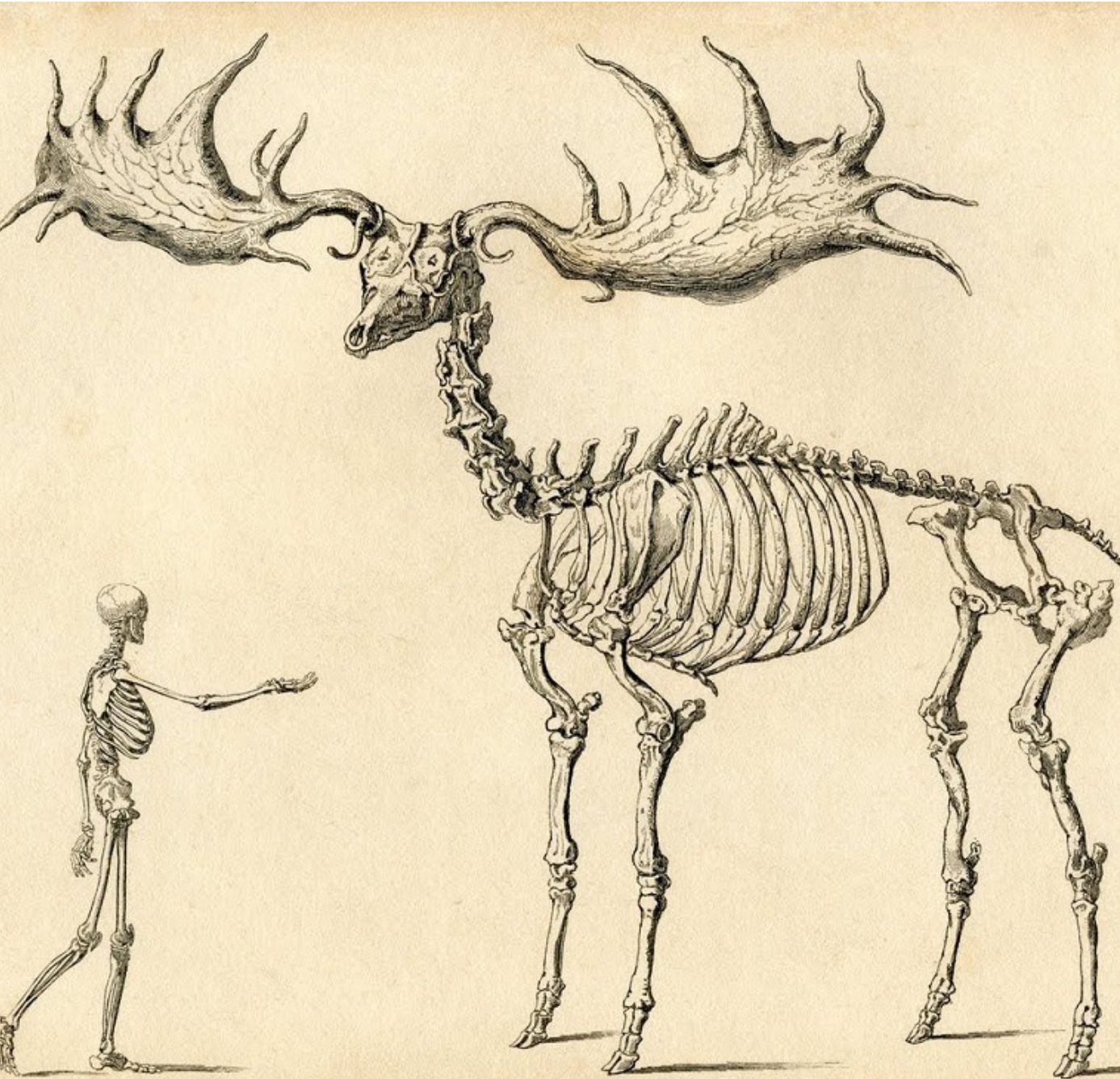
-> ακραίο παράδειγμα: ιρλανδική άλκη (ή Μεγαλόκερος, *Megaloceros giganteus*)

-> θεωρήθηκε ότι εξαφανίστηκε λόγω της υπερβολικής ανάπτυξης των κεράτων του

-> η θεωρία αυτή για την ιρλανδική άλκη ευρέως διαδεδομένη μεταξύ μη-Δαρβινικών παλαιοντολόγων στις αρχές του 20ού αιώνα



Megaloceros giganteus

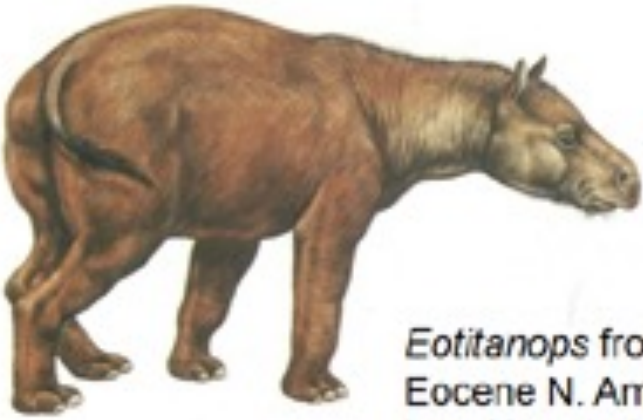




# Ορθογένεση

- Henry Fairfield **Osborn** (1857–1935), μαθητής του Cope, βασικός υποστηρικτής ορθογένεσης
  - > ειδικός στους δεινόσαυρους, πρώτος έφορος του American Museum of Natural History το 1891
  - > τα φυλογενετικά δέντρα είναι διακλαδούμενα, αλλά με πολύ λιγότερα κλαδιά, και ακολουθούν πιο γραμμική πορεία
    - > εισάγει τον όρο 'adaptive radiation' (ακτινωτή προσαρμογή)
- το **αίτιο** που προκαλεί αυτές τις εξελικτικές τάσεις είναι για τον Eimer **άγνωστο**
  - > άλλοι (πχ ο Ελβετός βοτανολόγος Carl Wilhelm von Nägeli το 1884) εισάγουν μια μυστηριώδη δύναμη ('μηχανικής φύσης') εσωτερική στους οργανισμούς, που τους ωθούν 'σε μεγαλύτερη τελειότητα'
- 'Once the motion of evolution is started it cannot cease, but must persist in its original direction'  
(Carl Wilhelm von Nägeli)
- μεγαλύτερη τελειότητα = πολυπλοκότερη δομή και μεγαλύτερος 'καταμερισμός εργασίας'
- ο Eimer ασκεί κριτική στη θεωρία αυτή (ως βιταλιστική και μυστικιστική)

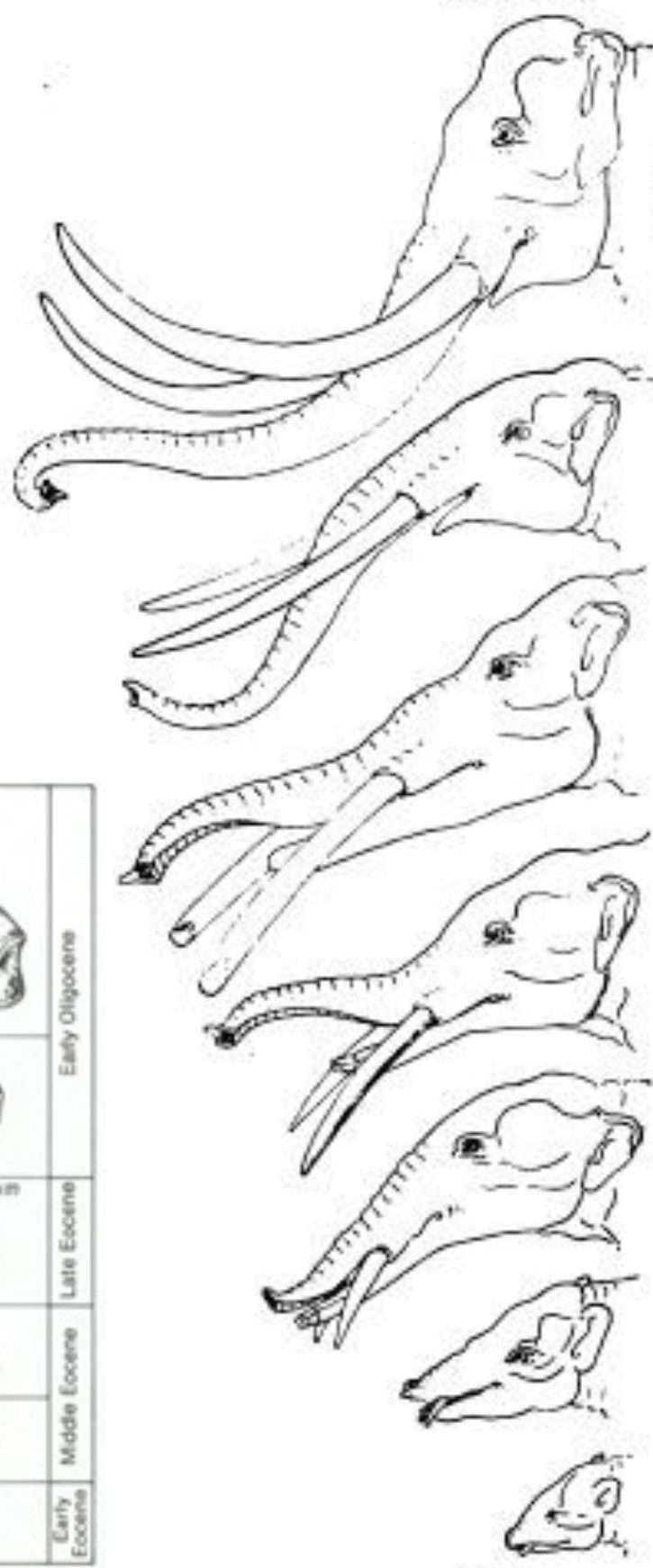
Brontops, Late Eocene N. American close relative of *Megacerops*



*Eotitanops* from Early-Middle Eocene N. America, one of the most basal brontotheres.

				Early Oligocene
<i>Brontotherium gigas</i>				
				Early Oligocene
<i>Brontotherium leidyi</i>				
				Late Eocene
<i>Protitanotherium emarginatum</i>				
				Middle Eocene
<i>Manteoceras manteoceras</i>				
				Middle Eocene
<i>Limnohyops priscus</i>				
				Early Eocene
<i>Eotitanops borealis</i>				

PLATE IV.



- 7. Mammoth. Pleistocene. Three species, the Columbian, Imperial, and Primitive are abundant in Nebraska.
- 6. Mastodon. *Mastodon americanus*. Common in Nebraska. Pleistocene.
- 5. *Liabelodon morrilli*. A trilophodont mastodon. Pliocene. Devil's Gulch, Nebraska.
- 4. *Tetrabelodon willistoni*. A late four-tusker. A trilophodont mastodon. Pliocene of Nebraska.
- 3. *Tetrabelodon*. An early four-tusked mastodon. Miocene.
- 2. *Palaeomastodon*. Lower Oligocene, Egypt.
- 1. *Moeritherium*. Ancestral proboscidean. Upper Eocene, Egypt.

PLATE I

# Αλματισμός (saltationism)

-η ξαφνική εμφάνιση καινούριων ειδών, χωρίς τη βοήθεια της φυσικής επιλογής

-> εξηγεί έλλειψη μεταβατικών μορφών στο αρχείο απολιθωμάτων

-> λύνει πρόβλημα αναμειγνυόμενης κληρονομικότητας

-> κάνει την εξέλιξη πιο γρήγορη (βλ κριτική Κέλβιν σχετικά με την ηλικία της γης)

-> λύνει το πρόβλημα των πολύπλοκων οργάνων (πχ μάτι)

-> παίρνει υπόψη της την ύπαρξη στενά συνδεδεμένων

χαρακτηριστικών (νόμος της συσχέτισης μερών, law of correlation of parts)

—> μαλλιά, κέρατα και οπλές συνδέονται μεταξύ τους

—> αλλαγές σε ένα από αυτά οδηγούν σε αλλαγές στα άλλα



‘As soon as something or other in the original state, in the original arrangement of the parts of the organism, is changed, **other parts also are set in motion**, all arranges itself into **a new whole**, becomes—or forms—a new species, —just as in a **kaleidoscope**, as soon as on turning it one particle falls, the others also are disturbed, and arrange themselves in a new figure— as it were **recrystallise**’.

(Eimer, *Organic Evolution*)

# Αλματισμός (saltationism)

-άλλοι γνωστοί αλματιστές:

-> St. George Jackson **Mivart**

-> Richard **Owen** (κατευθυνόμενος αλματισμός, δέχεται και τυχαία αίτια αλλαγών μέσα στο είδος)

-> Thomas Henry **Huxley** (μη κατευθυνόμενος αλματισμός)

-Στο πλαίσιο αυτό της ευρείας διάδοσης των αλματιστικών απόψεων, θα συμβεί ένα από τα **σημαντικότερα επεισόδια** της ιστορίας της επιστήμης, η **επανανακάλυψη των νόμων του Mendel** στις αρχές του 20<sup>ού</sup> αιώνα

-Γνωστοί υποστηρικτές αλματισμού στις αρχές του 20<sup>ού</sup> αιώνα:

-> William **Bateson** στην Αγγλία (εισάγει τον όρο 'γενετική')

-> Wilhelm **Johannsen** στη Δανία (εισάγει τους όρους 'γονότυπος', 'φαινότυπος', 'γονίδιο')

-> Hugo **de Vries** στην Ολλανδία (ένας από τους βιολόγους που 'επανανακαλύπτουν' τους νόμους του Mendel)

-> Thomas Hunt **Morgan** στις ΗΠΑ (γνωστός για τα πειράματα με τις μύγες των φρούτων (δrosόφιλες), αναπτύσσει την μεντελιανή χρωμοσωμική θεωρία)