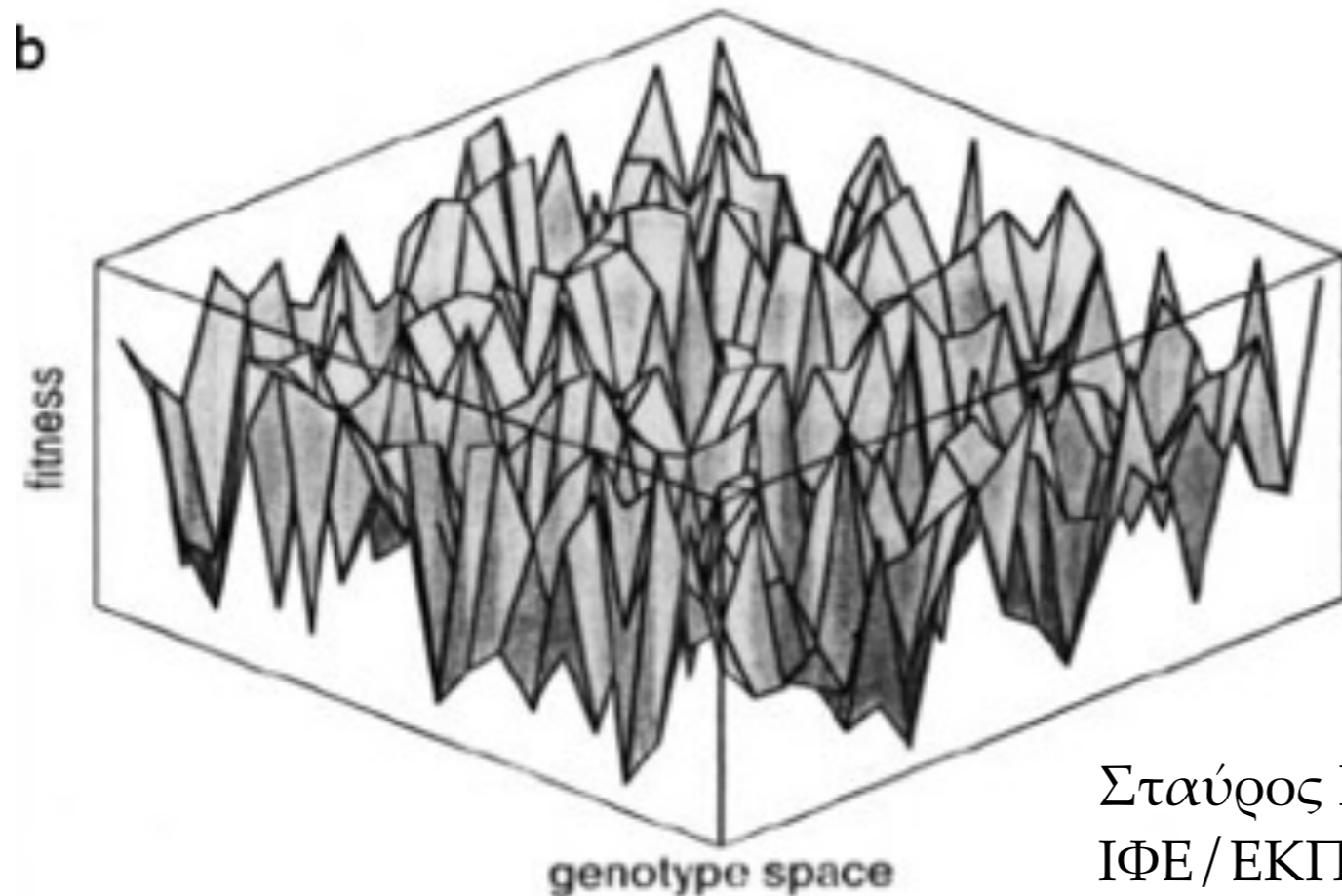


# Η εξελικτική σκέψη στον 20ό αιώνα: η Μοντέρνα Σύνθεση



Ιστορία της Βιολογίας  
Μάθημα 13

Σταύρος Ιωαννίδης,  
ΙΦΕ/ΕΚΠΑ

Biology at the present time is embarking upon a phase of **synthesis** after a period in which new disciplines were taken up in turn and worked out **in comparative isolation**. Nowhere is this movement towards **unification** more likely to be valuable than in this **many-sided topic of evolution**; and already we are seeing the first fruits in the **reanimation of Darwinism**.

[Julian Huxley 1942]

Mayr:

When I read what was written by both sides during the 1920s, I am appalled at the **misunderstandings, the hostility, and the intolerance of the opponents**. Both sides display a feeling of superiority over their opponents 'who simply do not understand what the facts and issues are'. How could they have ever come together? Just as in the case of warring nations, **intermediaries** were needed, evolutionists who were able to remove misunderstandings and to **build bridges** between hierarchical levels. These bridge builders were the real **architects** of the **synthesis**.

## Η σύνθεση Μεντελισμού & Δαρβινισμού

-η εξελικτική σύνθεση ή **Μοντέρνα Σύνθεση** ή **νεο-Δαρβινισμός** ή **συνθετική θεωρία**

-> σύνθεση **δαρβινισμού** και **μεντελισμού**

-> προσέγγιση **φυσιοδιφών** και **γενετιστών**

-> **κεντρικό συμβάν** στην ιστορία της βιολογίας του **20ού αιώνα**

-η **εξελικτική σύνθεση** έλαβε χώρα κατά τις δεκαετίες του **1930** και **1940**

-για πολλούς βιολόγους συνιστά το **θεμελιώδες πλαίσιο στην εξελικτική βιολογία** (ακόμα και σήμερα)

-η φράση 'evolutionary synthesis' προέρχεται από το βιβλίο του **Julian Huxley** (1887–1975): ***Evolution: the Modern Synthesis* (1942)**

# Η σύνθεση Μεντελισμού & Δαρβινισμού

## 2 βασικές θέσεις:

-> η εξέλιξη συμβαίνει μέσω **φυσικής επιλογής** που δρα πάνω στην **ποικιλότητα** που προκύπτει από **μεταλλάξεις** και **ανασυνδυασμό**

-> τα φαινόμενα που παρατηρούν οι **παλαιοντολόγοι**, οι **συστηματικοί**, και οι **βιολόγοι πεδίου** μπορούν να εξηγηθούν με τρόπο **συμβατό** με τους **ήδη γνωστούς γενετικούς μηχανισμούς**

- **‘συνένωση’** διαφορετικών ειδικοτήτων (όχι **αντικατάσταση** ενός **‘παραδείγματος’** με ένα άλλο)

- οι συνθήκες του 2ου παγκόσμιου πολέμου, **ευνοϊκές** για μια τέτοια σύνθεση, καθώς η **έρευνα** στο πεδίο και στα εργαστήρια **παρεμποδίζεται**

It was in this period, **immediately prior to the war**, that the **legend of the death of Darwinism** acquired currency. The **facts of Mendelism** appeared to **contradict** the facts of **paleontology**, the theories of the **mutationists** would not square with the **Weismannian views of adaptation**, the discoveries of **experimental embryology** seemed to contradict the **classical recapitulation theories of development**. Zoologists who clung to Darwinian views **were looked down on** by the devotees of the newer disciplines, whether **cytology** or **genetics**, **Entwicklungsmechanik** or comparative physiology, as old-fashioned theorizers; and the **theological and philosophical antipathy to Darwin's great mechanistic generalization** could once more raise its head without fearing too violent a knock.

[Julian Huxley 1942]

# Η σύνθεση Μεντελισμού & Δαρβινισμού

-κρίσιμη η κατανόηση της **μεντελιανής κληρονομικότητας** για τη σύνθεση

What would **Darwin** or any nineteenth-century biologist say to facts such as the following . . . ? A **black** and **albino** mouse are mated. All their offspring are **grey**, like wild mice: but in the second generation greys, blacks and albinos appear in the ratio 9:3:4. . . .

To the biologist of the **Darwinian period** the product of the grey mice would not have been inheritance but “**reversion**” to the **wild type**, and the reappearance of blacks and whites in the next generation would have been “atavism,” or “**skipping a generation**” . . .

In reality, the results are in both cases **immediately explicable** on the assumption of **two pairs of genes**, each transmitted from parent to offspring by the same fundamental genetic mechanism. The “reversions,” “atavism,” and “sports” are all due to **new combinations of old genes**.

(Julian Huxley 1942)

# Η σύνθεση Μεντελισμού & Δαρβινισμού

-οι **πρώιμοι Μεντελιανοί** υποστηρικτές **μεταλλακτικών θεωριών** εξέλιξης — μεταλλακτικά ‘άλματα’ σημαντικά για την εξέλιξη

-**πρώιμοι Μεντελιανοί** που θεωρούν ότι η Μεντελιανή γενετική **αντικρούει** την δαρβινική θεωρία:

-Hugo **de Vries**

-Wilhelm **Johannsen**

-William **Bateson**

-Thomas Hunt **Morgan**

-> δεδομένα που φαίνονταν να **αντικρούουν** τη δαρβινική εξέλιξη, πριν την ανάπτυξη της συνθετικής θεωρίας:

i) Παραδείγματα διασταυρώσεων που οδηγούν σε **ασυνεχή ποικιλότητα** (πχ μωβ/λευκό χρώμα στο άνθος του μοσχομπίζελου)

ii) Πειράματα του **De Vries** με την *Oenothera lamarckiana*

-> ένδειξη για **μεταλλακτική εξέλιξη** (νέο είδος με **ένα βήμα** — απόγονοι διαφέρουν από γονείς σε πολλά χαρακτηριστικά)

- *Die Mutationstheorie* (The Mutation Theory), 1901–3





O. LATA.

O. LAMARCKIANA.

O. NANELLA.

Εικόνα από το βιβλίο του de Vries *Die Mutationstheorie*.

*Oenothera lamarckiana*, και μεταλλαγμένες μορφές

# Η σύνθεση Μεντελισμού & Δαρβινισμού

iii) πειράματα του **Johannsen** (1903)

-> εφαρμόζει **τεχνητή επιλογή** στο κοινό **φασόλι**

-> διαλέγει τα **μεγαλύτερα** και τα **μικρότερα** φασόλια από μια ποικιλία, και παράγει πολλές γενιές

-> το μέγεθος **αλλάζει** στις **πρώτες γενιές**, αλλά μετά από λίγο παραμένει **σταθερό**

-> το πείραμα δείχνει ότι η **επιλογή** πάνω στην **φαινοτυπική ποικιλότητα** του πληθυσμού δεν μπορεί να είναι ο μηχανισμός της εξέλιξης

-> **αρνητικό** αποτέλεσμα για τη δαρβινική θεωρία

---

-ΟΜΩΣ μέχρι τη δεκαετία του 1920, η σημασία των ενδείξεων αυτών **θα αλλάξει:**

-> **γενετικές** μελέτες δείχνουν ότι τα παραδείγματα του **de Vries** δεν αποτελούν ειδογένεση μέσω **μιας μοναδικής μετάλλαξης**, και επίσης αποτελούν **σπάνιες περιπτώσεις**

-> παραδείγματα **μεγάλων** αλλαγών οφειλόμενες **σε ένα μόνο γονίδιο σπανίζουν**

-**polygeny** (ένα χαρακτηριστικό - πολλά γονίδια) & **pleiotropy** (ένα γονίδιο - πολλά χαρακτηριστικά)

-> Άλλα πειράματα επιλογής (πχ με ποντίκια, μύγες, καλαμπόκι) δείχνουν ότι η **επιλογή** μπορεί να οδηγήσει σε **σωρευτική αλλαγή** (ακόμα και μέσα σε 100 γενιές)

# Η σύνθεση Μεντελισμού & Δαρβινισμού

-κεντρική θέση της **συνθετικής θεωρίας**:

-> οι φυσικοί πληθυσμοί εμπεριέχουν μια μεγάλη γονιδιακή δεξαμενή, και άρα αρκετή ποικιλότητα για να δράσει η φυσική επιλογή

-> οι καινούριες **μεταλλάξεις** σπανίως αποτελούν την **άμεση** πηγή της **ποικιλότητας** πάνω στην οποία δρα η **φυσική επιλογή**

-> το κύριο μέρος της ποικιλότητας το παρέχει ο **γενετικός ανασυνδυασμός**

-> **δεν υπάρχει σχέση** μεταξύ του ρυθμού μετάλλαξης και της κατεύθυνσης της εξέλιξης

-> η άποψη αυτή διαδόθηκε κατά τη δεκαετία του **1940**

# Η Γενετική των Πληθυσμών

-ανάδυση της **πληθυσμιακής γενετικής** τη δεκαετία του **1920**

-ποσοτικά μοντέλα εξελικτικών διαδικασιών

-γονιδιακές συχνότητες στον πληθυσμό και εξέλιξη **ως αλλαγή στις γονιδιακές συχνότητες**

[ισορροπία Hardy-Weinberg]

-> η φυσική επιλογή ως δύναμη που αλλάζει τις γονιδιακές συχνότητες

-> **R. A. Fisher** (1890–1962) και **J. B. S. Haldane** (1889–1988) στην Αγγλία

-> **Sewall Wright** (1892–1964) στις ΗΠΑ

-θεμελιωτές της θεωρητικής **πληθυσμιακής γενετικής**

-είχαν διαφορές μεταξύ τους

# Η Γενετική των Πληθυσμών

## Fisher:

-ενδιαφέρεται για τη γενετική και την εξέλιξη όταν διαβάζει το άρθρο του Pearson 'Mathematical Contributions to the Theory of Evolution'

-θέλει να δείξει την **συμβατότητα** μεταξύ **δαρβινισμού** και **μεντελιανής** κληρονομικότητας

-*Genetical Theory of Natural Selection* (1930)

-> αποσκοπεί να θεμελιώσει τους **νόμους της εξελικτικής αλλαγής** (μέσω μαθηματικής ανάλυσης), κατ' αναλογία με τους **νόμους της φυσικής**

(το δεύτερο μέρος του βιβλίου αφορά την **ευγονική**)

-> υποστηρίζει ότι ο **μεντελισμός** 'σώζει' τη **δαρβινική** θεωρία: η **ποικιλότητα δεν χάνεται** (όπως θα γινόταν αν η κληρονομικότητα ήταν **αναμειγνυόμενη**)



# Η Γενετική των Πληθυσμών

If a change of 1 mm. has **selection value**, a change of 0.1 mm. will usually have a selection value approximately one-tenth as great, and the change cannot be ignored because we deem it inappreciable. The rate at which a **mutation** increases in numbers at the expense of its **allelomorphs** will indeed depend upon the **selective advantage** it confers, but **the rate at which a species responds to selection** in favour of any increase or decrease of parts depends on the total heritable **variance** available, and not on whether this is supplied by large or small mutations.

[Fisher 1930]

-> το 'θεμελιακό θεώρημα της φυσικής επιλογής'

'The **rate of increase** in the **average fitness** of a **population** is **equal** to the **genetic variance** of **fitness** of that **population**'

[ αν ένα γονίδιο αυξάνει την **αρμοστικότητα** (fitness) κατά 1%, σε 100 γενιές θα έχει διαδοθεί **ευρέως** στον πληθυσμό ]

# Η Γενετική των Πληθυσμών

## Haldane:

-σειρά άρθρων μεταξύ **1924** και **1931**, στα οποία κατασκευάζει **μοντέλα** πληθυσμιακής γενετικής

-θεωρεί ότι η εξέλιξη μέσω φυσικής επιλογής συμβαίνει **γρηγορότερα** από ό,τι θεωρούσε ο Fisher

-> το **1924** δημοσιεύει ένα κλασικό παράδειγμα εξέλιξης του 20ού αιώνα, την περίπτωση του **peppered moth** (*Amphidasys betularia*)

-> δείχνει τη **δύναμη** της φυσικής επιλογής

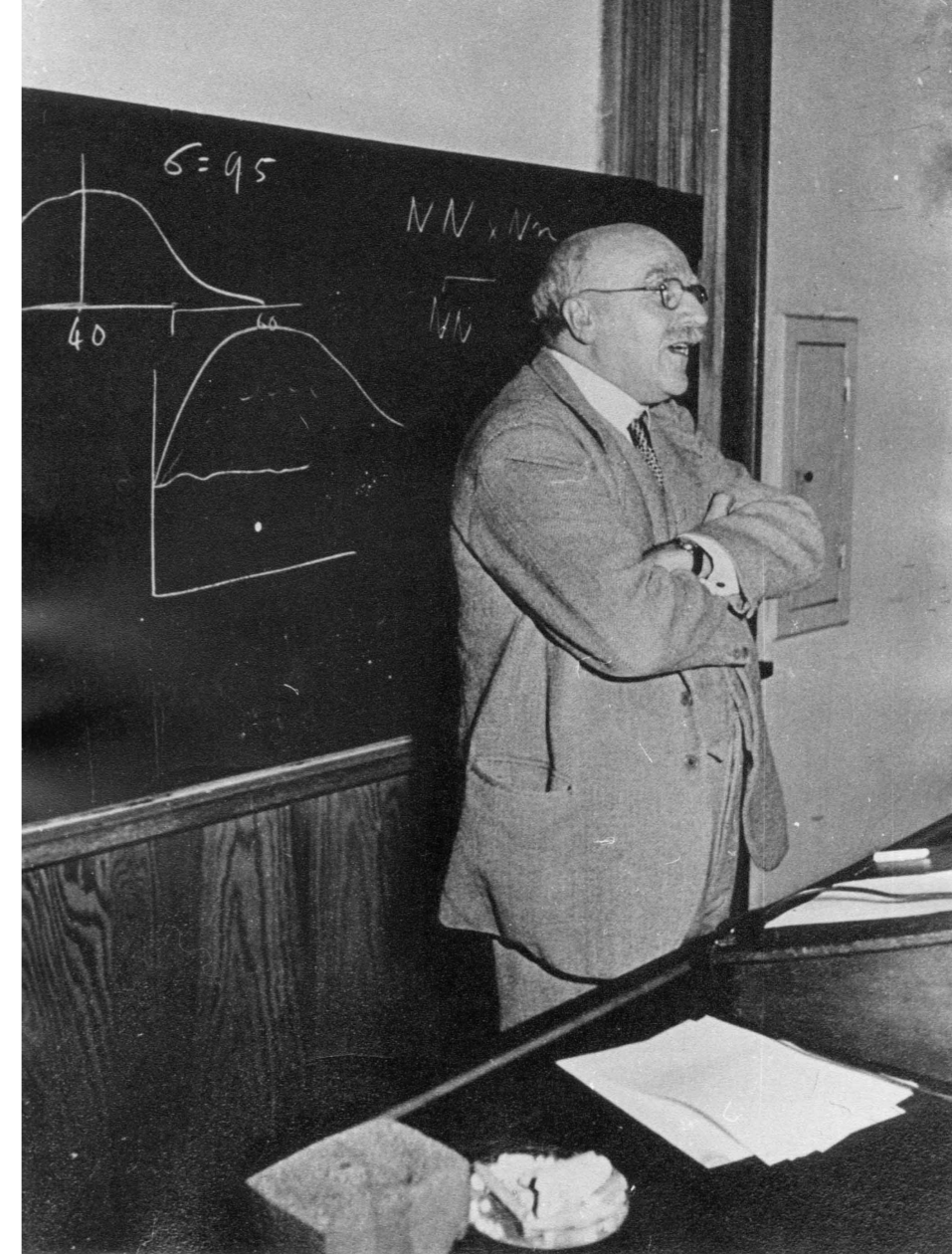
[-> συχνότητα της **μελανικής** μορφής < **1%** το **1848**, μέχρι το **1901 ~ 99%**

-> υπολογίζει ότι η μελανική μορφή θα πρέπει να έχει **50% επιλεκτικό πλεονέκτημα]**

-Κεντρικό συμπέρασμα πληθυσμιακών γενετιστών:

-> **ακόμα και μικρή γενετική διαφορά μπορούσε να διαδοθεί γρήγορα στον πληθυσμό**

-> πολλοί νεο-Λαμαρκιανοί πείθονται (πχ Ernst Mayr, Bernhard Rensch)







# Η Γενετική των Πληθυσμών

## Wright:

-Οι μελέτες του στους αρουραίους **επιβεβαιώνουν** τη θεωρία του Fisher για την **αποτελεσματικότητα** της **φυσικής επιλογής** που δρα πάνω σε πολύ **μικρές** τυχαίες παραλλαγές

-αλλά μελετά και έναν άλλον παράγοντα:  
**τυχαίες αλλαγές σε μικρούς πληθυσμούς** (δλδ που δεν οφείλονται στην φυσική επιλογή)

-> **γενετική παρέκκλιση** (genetic drift)

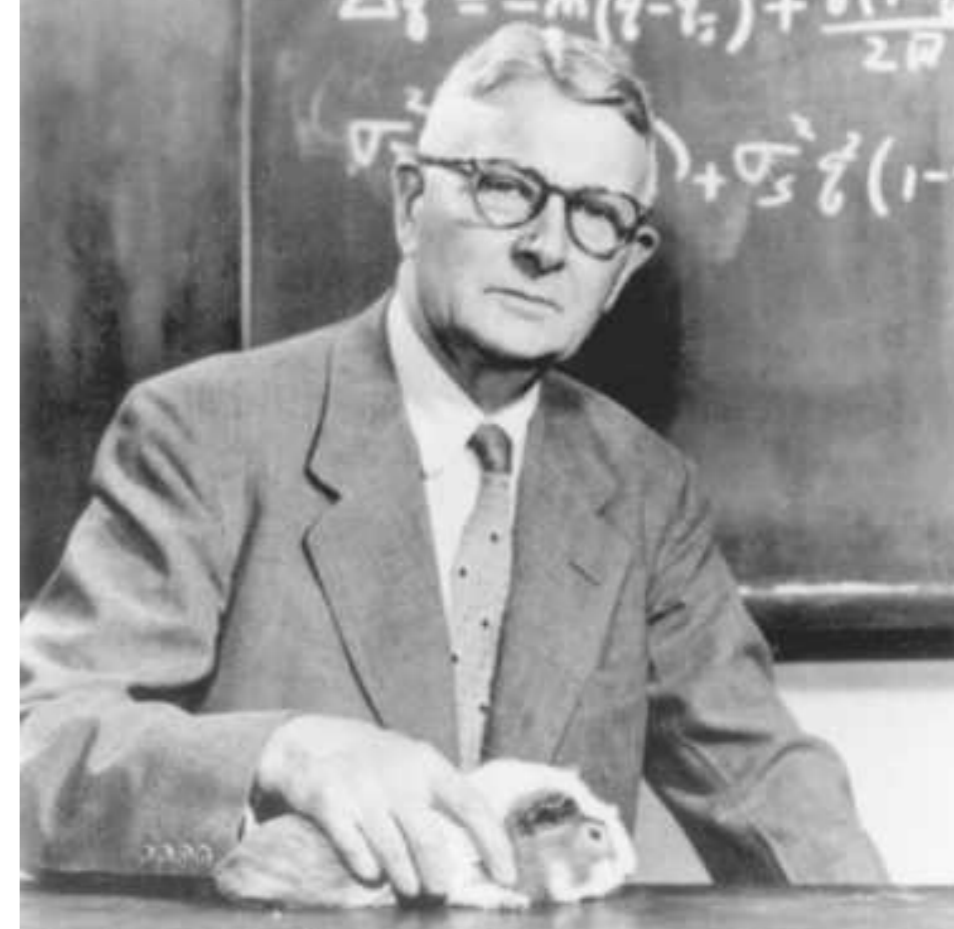
-> στις ΗΠΑ, κεντρική μορφή ο **Theodosius Dobzhansky** (1900–1975)

-> δουλεύει στο εργαστήριο του **Morgan**

-> *Genetics and the Origin of Species* (1937)

**‘Evolution is a change in the genetic constitution of populations’**

‘The rules governing the **genetic structure of a population** are **distinct** from those governing the **genetics of individuals’**



# Η Εξελικτική Σύνθεση

-στις ΗΠΑ ιδρύεται από τον **Mayr** η Society for the Study of Evolution (1946) για να μελετήσει **κοινά εξελικτικά προβλήματα** γενετιστών, οικολόγων, συστηματικών και παλαιοντολόγων

-ιδρύεται σχετικό περιοδικό *Evolution: An International Journal of Organic Evolution* (1947) — αρχισυντάκτης είναι πάλι ο Mayr

-εξέλιξη μέσω της **σταδιακής συσσώρευσης** χαρακτήρων ακόμα και **πολύ μικρής** επιλεκτικής αξίας γίνεται ο **πυρήνας** της εξελικτικής σύνθεσης

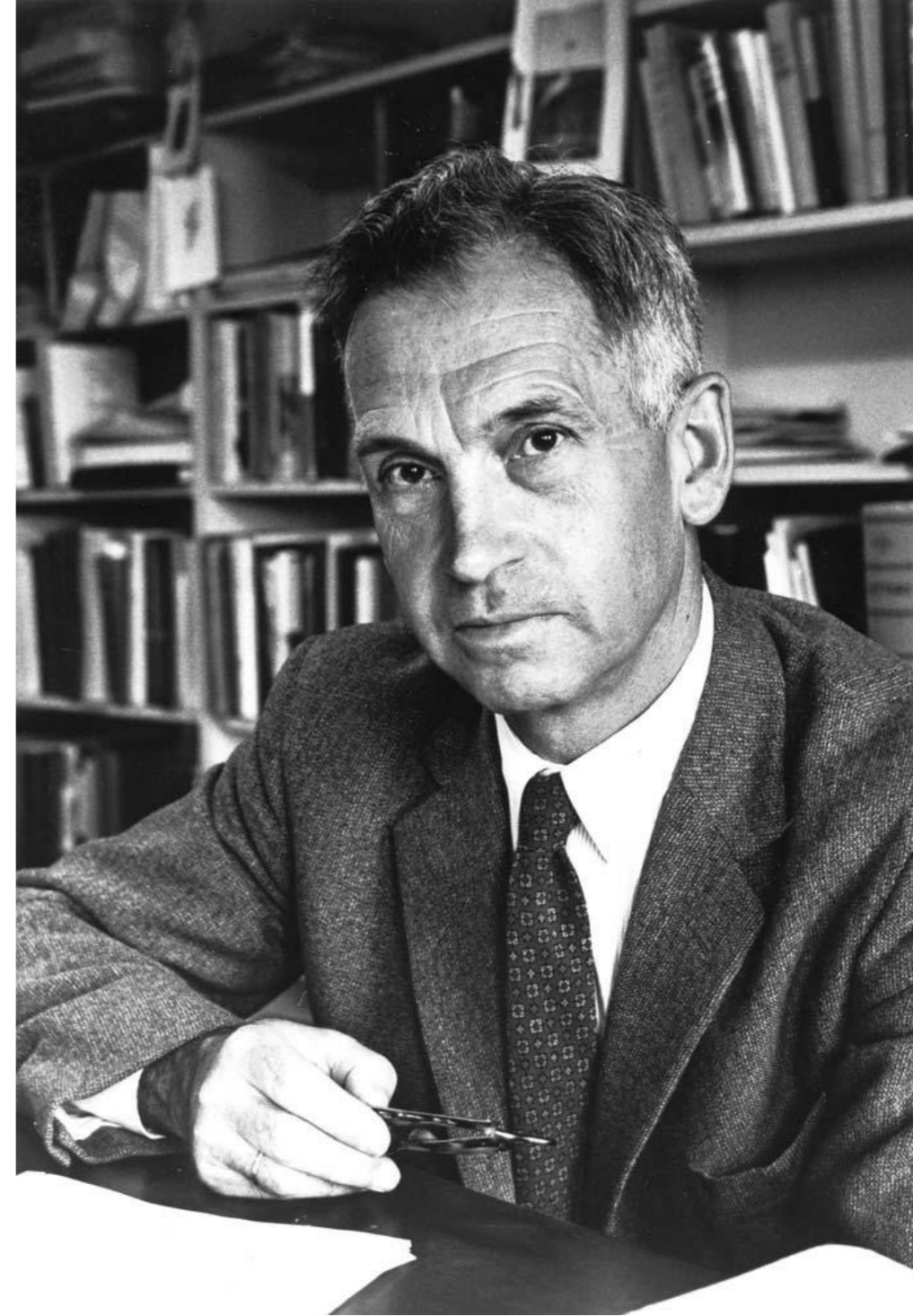
-> **ομοιότητα** με την θεωρία του Δαρβίνου (του 1859)

-οι **διαφωνίες** δεν λείπουν:

-πώς συμβαίνει η ειδογένεση; (σχετική σπουδαιότητα **αλλοπάτριας vs συμπάτριας**)

-ποια είναι η σχετική σπουδαιότητα μεταξύ **φυσικής επιλογής** και **τυχαίας γενετικής παρέκκλισης**;

-όμως όλοι συμφωνούν ότι η εξέλιξη **δεν** συμβαίνει μέσω **αλμάτων** -δλδ **μακρομεταλλακτικών** αλλαγών



# Η Εξελικτική Σύνθεση

-G. G. Simpson, *Tempo and Mode of Evolution* (1944)

‘The attempted **synthesis of paleontology and genetics**, an **essential** part of the present study, may be particularly surprising and possibly hazardous. Not long ago, **paleontologists** felt that a **geneticist** was a person who **shut himself in a room, pulled down the shades, watched small flies sorting themselves in milk bottles, and thought that he was studying nature. . . .** On the other hand, the geneticists said that paleontology had **no further contributions to make to biology**, that its only point had been the completed demonstration of the truth of evolution, and that it was a subject too purely descriptive to merit the name ‘science’. The paleontologist, they believed, is **like a man who undertakes to study the principles of the internal combustion engine by standing on a street corner and watching the motor cars whiz by. . . .** It is not surprising that workers in the two fields viewed each other with distrust and sometimes with the scorn of ignorance’.

‘**the history of life**, as indicated by the available fossil record, **is consistent with** the evolutionary process of **genetic mutation and variation**, guided toward **adaptation** of populations by **natural selection**’.

-η ‘σκλήρυνση’ της Σύνθεσης τη δεκαετία του 1960 —**φυσική επιλογή** θεωρείται πλέον **σημαντικότερη** από γενετική παρέκκλιση

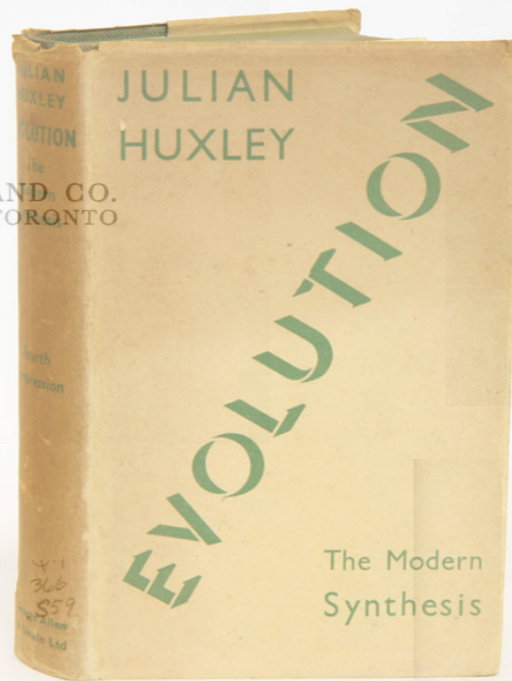
# THE CAUSES OF EVOLUTION

BY  
J. B. S. HALDANE, F.R.S.  
FULLERIAN PROFESSOR OF PHYSIOLOGY, ROYAL INSTITUTION;  
DUNN READER IN BIOCHEMISTRY, CAMBRIDGE UNIVERSITY;  
HEAD OF GENETICAL DEPARTMENT, JOHN INNES HORTICULTURAL INSTITUTION, MERTON

MW  
H13

WITH ILLUSTRATIONS

LONGMANS, GREEN AND CO.  
LONDON • NEW YORK • TORONTO  
1932



# GENETICS AND THE ORIGIN OF SPECIES

BY  
Feodosii Grigor'evich Dobzhanski  
THEODOSIUS DOBZHANSKY  
PROFESSOR OF GENETICS, CALIFORNIA INSTITUTE OF TECHNOLOGY



NEW YORK : MORNINGSIDE HEIGHTS  
COLUMBIA UNIVERSITY PRESS  
1937

# THE GENETICAL THEORY OF NATURAL SELECTION

BY  
R. A. FISHER, Sc.D., F.R.S.



OXFORD  
AT THE CLarendon PRESS  
1930

# Tempo and Mode in Evolution

By GEORGE GAYLORD SIMPSON

COLUMBIA UNIVERSITY PRESS  
NEW YORK • MORNINGSIDE HEIGHTS • 1944



# Variation and Evolution in Plants

BY G. LEDYARD STEBBINS, JR.

Columbia University Press  
NEW YORK • 1950

# SYSTEMATICS AND THE ORIGIN OF SPECIES FROM THE VIEWPOINT OF A ZOOLOGIST

by ERNST MAYR

WITH A NEW INTRODUCTION BY THE AUTHOR

Dover Publications, Inc., New York

26876