



# ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

«...в этой одной клетке, отделяющей два поколения друг от друга, должно содержаться нечто, что мы сейчас называем кодом наследственной информации, передаваемой от поколения к поколению, и что определяет развитие индивидов следующего поколения в должном виде, со всеми полученными от предков признаками и свойствами. Это, конечно, совершенно удивительная вещь!»

Н.В.Тимофеев-Ресовский

# ОНТОГЕНЕЗ – ПРОЦЕСС РЕАЛИЗАЦИИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ, ЗАЛОЖЕННОЙ В ЗАРОДЫШЕВЫХ КЛЕТКАХ

«Развитие индивидуального организма подчиняется тем же законам, что и развитие всего ряда животных; это означает, что данное высшее животное в своем постепенном развитии проходит через перманентные стадии организмов, стоящих ниже него; это обстоятельство позволяет нам допустить, что различия, существующие между разными стадиями развития, весьма близки к различиям между разными классами животных» Меккель (J.F.Meckel, 1828)

**Тройной параллелизм** - данный высший организм проходит в своем развитии не только через стадии, сходные с взрослыми особями ряда ныне живущих низших родственных ему форм, но также через стадии, сходные с последовательным рядом ископаемых представителей его класса, обнаруженных в палеонтологической летописи (Агассис [Agassiz], 1849).

# К.М.Бэр (Von Baer)

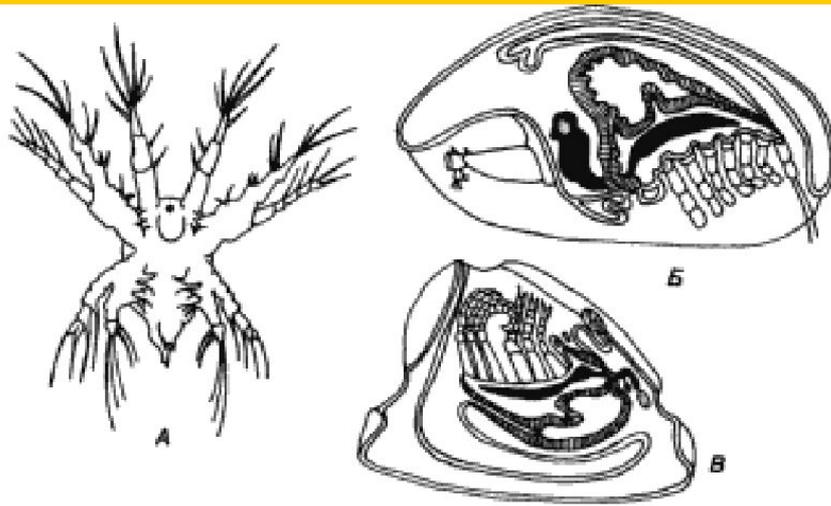
1828 г



закон  
зародышевого  
сходства

## четыре закона:

1. в каждой большой группе общее образуется раньше специального,
2. специальное постепенно формируется из общего,
3. эмбрионы одной животной формы не проходят через взрослые этапы других форм,
4. сходство форм проявляется только в самих эмбрионах.



Развитие двух ракообразных - морского желудя и креветки

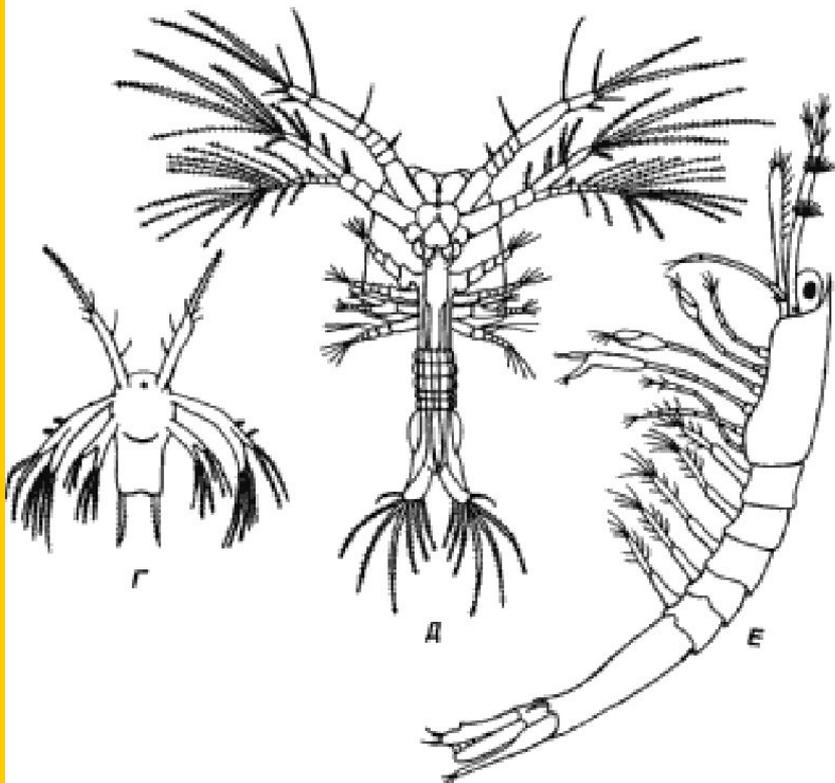
А. Науплиус морского желудя (*Balanus*).

Б. Циприсовидная личинка морского желудя в разрезе.

В. Взрослая особь морского желудя (в разрезе).

Г. Науплиус креветки *Penaeus*.

Д. Протозоа



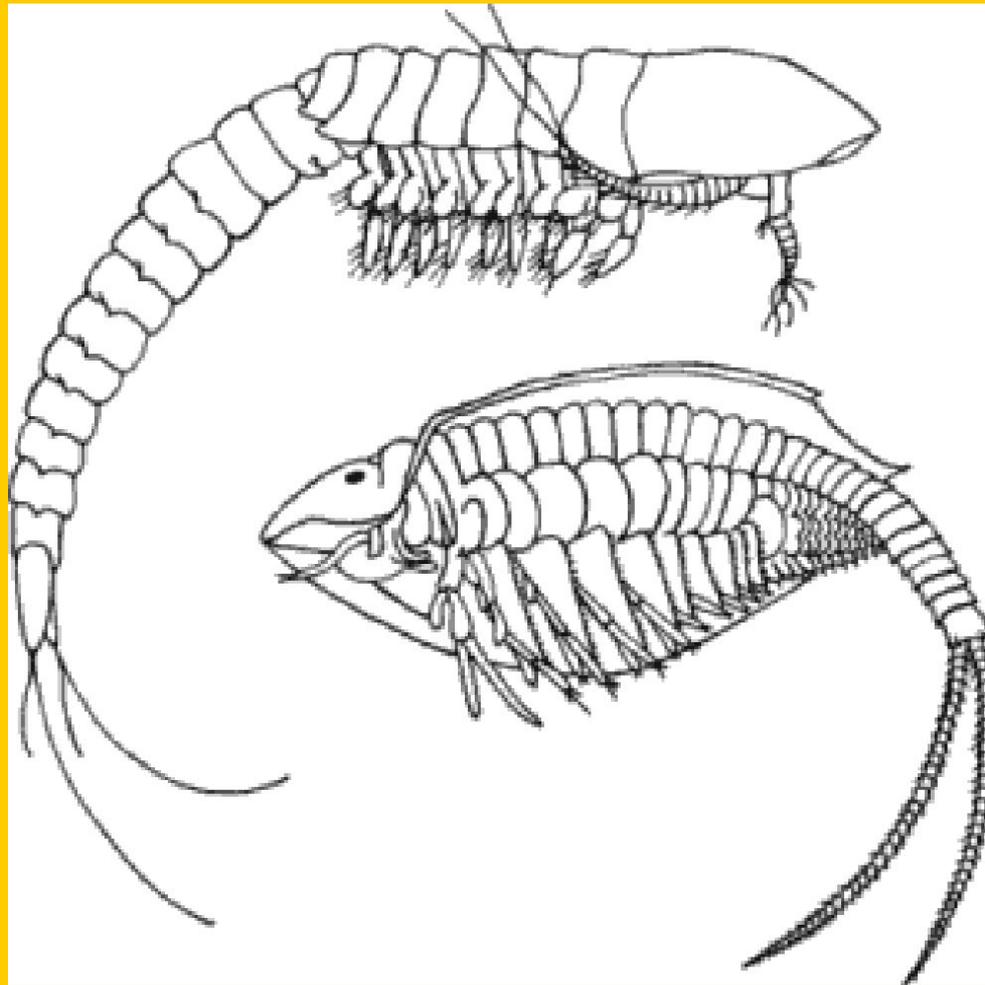
Историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития (Ф.Мюллер «За Дарвина», 1864)

морской желудь



креветка



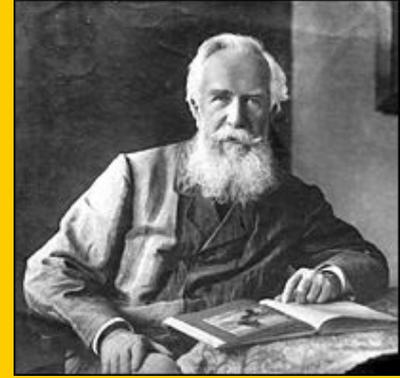


Два примитивных ракообразных - цефалокарида и щитень (*Notostraca*). Тела этих очень примитивных форм сильно сегментированы, и они мало похожи на несегментированного науплиуса (Waterman, Chase, 1960; Caiman, 1909)

«Общая морфология организмов» (1866)

**Биогенетический закон Э. Геккеля:**

**Онтогенез это краткое повторение филогенеза (рекапитуляция).**



- 1) взрослая стадия эволюирует посредством прибавления к онтогенезу новых конечных стадий, что обеспечивает рекапитуляцию в онтогенезе облика взрослых предков - **палингенез**;
  - 2) промежуточные стадии имеют собственную адаптивную эволюцию, искажающую онтогенетическую запись преобразований взрослой стадии - **ценогенез**:
    - а) любые нарушения палингенезов и
    - б) приспособления ранних стадий. Т.е. — это любые преобразования, не связанные с эволюцией взрослой стадии и совершенствованием способа ее осуществления.
- Филогенез - механическая причина онтогенеза.



рыба, саламандра, черепаха, курица, свинья, корова, кролик, человек



**ЧЕЛОВЕК,**



**СВИНЬЯ,**

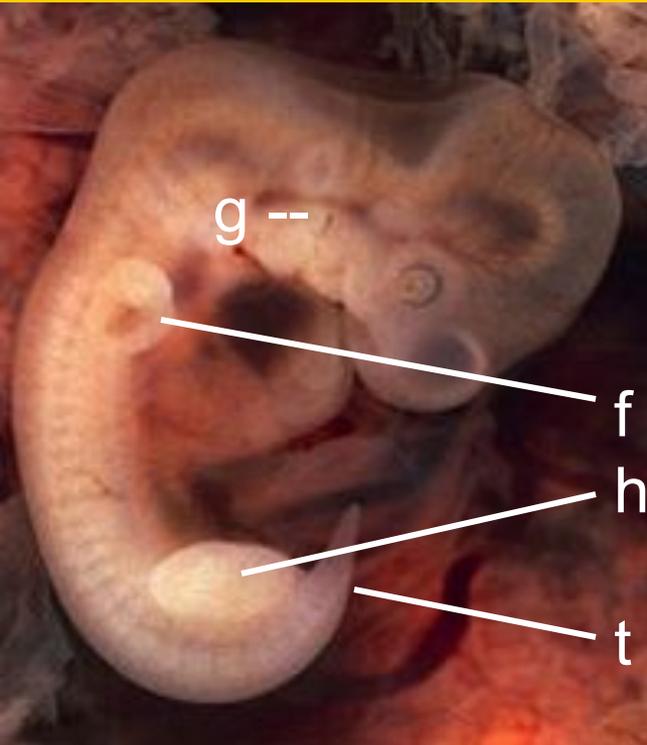


**КУРИЦА,**

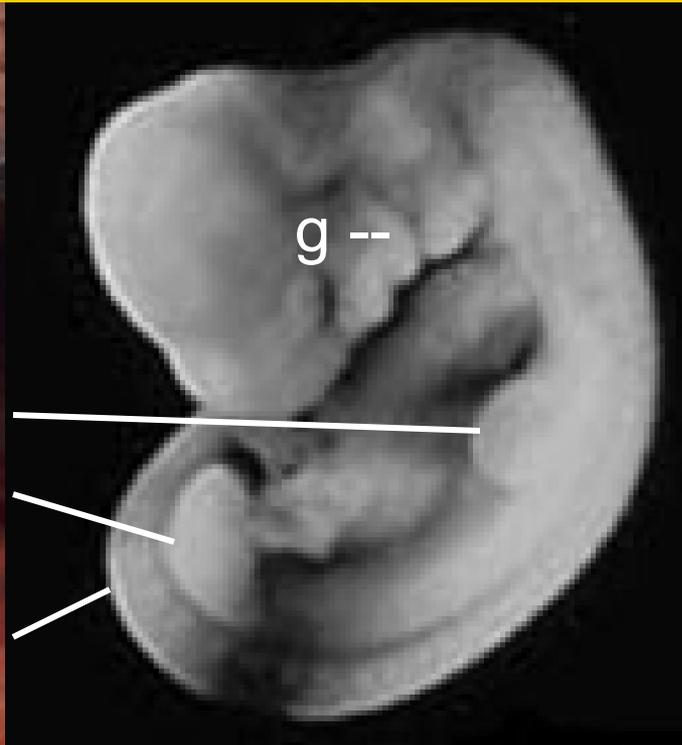


**РЫБА**

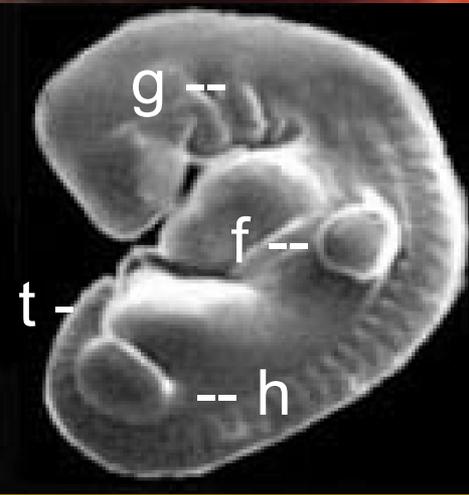
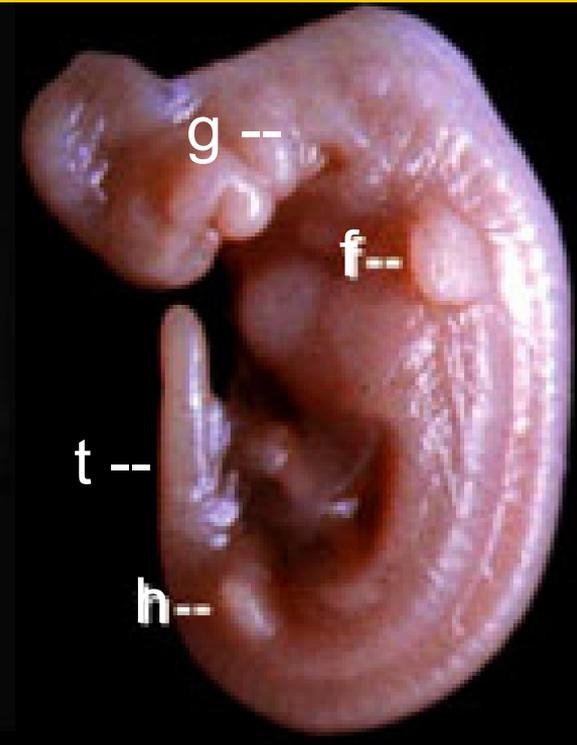
человека,  
*Homo sapiens*,



Эмбрионы:  
кота  
*Felis domesticus*,



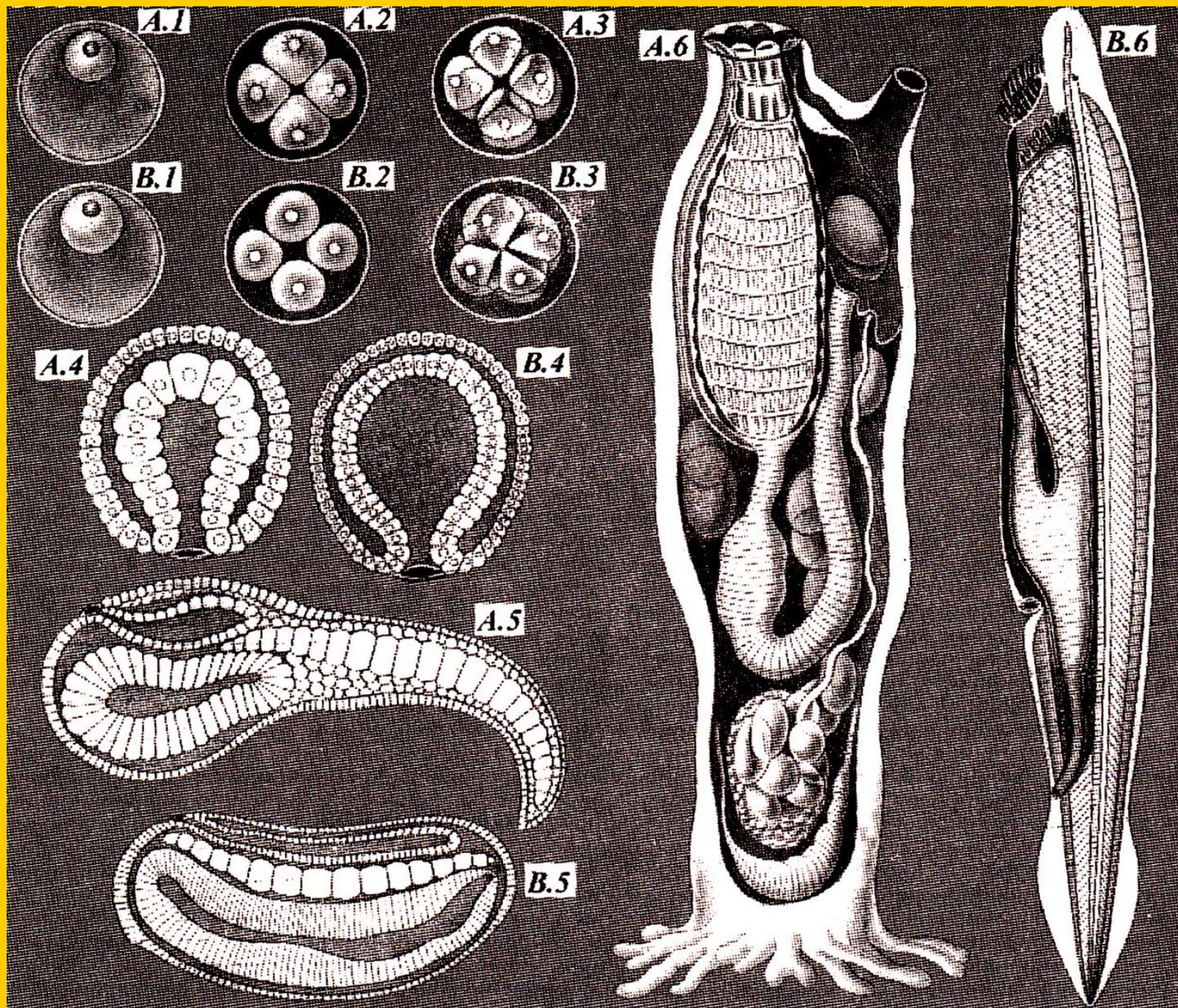
дельфина  
*Stenella attenuata*



f, h - зачатки конечностей,  
t - зачатки хвоста,  
g - зачатки жаберных дуг,

Идея «бластеи» - гипотетической древней формы, образованной одним слоем клеток, окружавших внутреннюю полость.

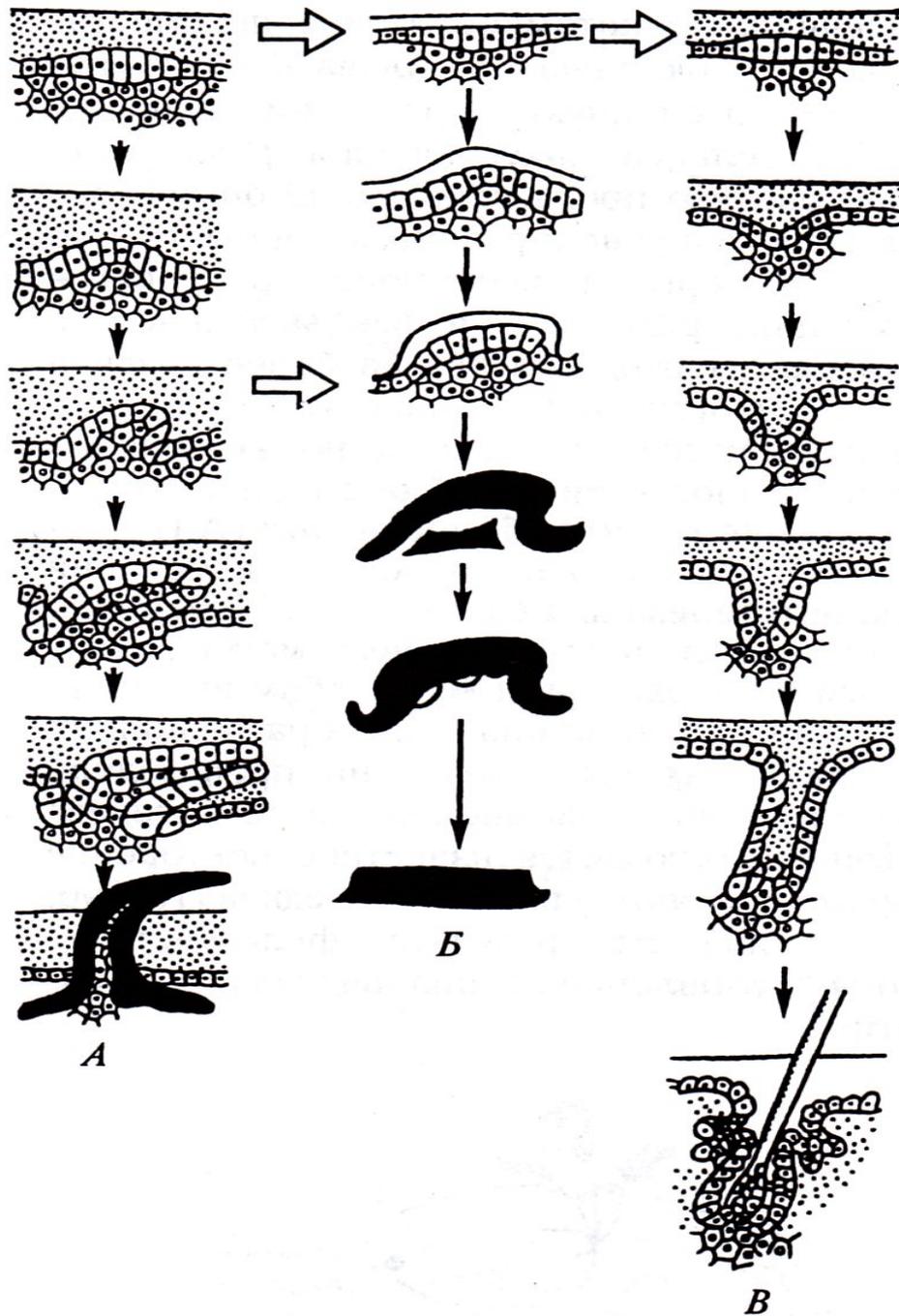
Идея «гастреи» - общего предка всех типов многоклеточных животных, напоминающего зародыш на стадии гаструлы (образующейся путем впячивания стенки бластулы, в результате чего получается мешок, состоящий из двух слоев клеток с отверстием на одном конце - первичным ртом).



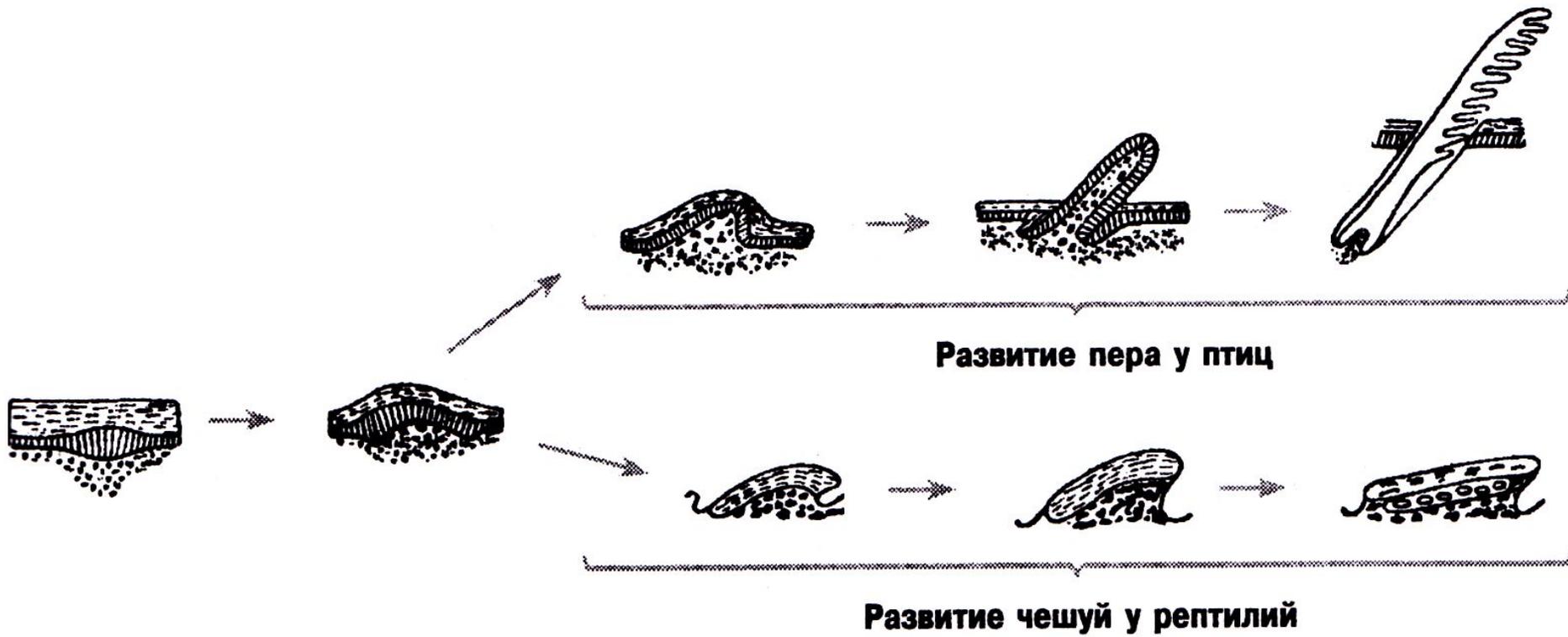
Гомология развития оболочников (*Ascidia* — А) и ланцетника (*Amphioxus* — В).  
 Справа — взрослые формы. По А. О. Ковалевскому из Е. Наеckel (1902).

**ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗ** – эволюционное изменение хода онтогенеза, результат наследственной перестройки процессов морфогенеза.

- **Анаболия** – изменение, происходящее на поздних стадиях (плодовые тела у грибов).
- **Девация** – изменения на средних стадиях (чешуя у рептилий не окостеневает, а ороговевает).
- **Архаллаксис** – изменение на ранних стадиях (волос млекопитающих погружается в кожу, а не выпячивается, как чешуи).
- **Гетерохрония** – изменение времени закладки органа - ретардация или акселерация (дифференцировка переднего мозга млекопитающих опережает развитие других отделов).
- **Гетеротопия** – изменение местоположения органа (перемещение сердца в за грудинную область у наземных позвоночных).

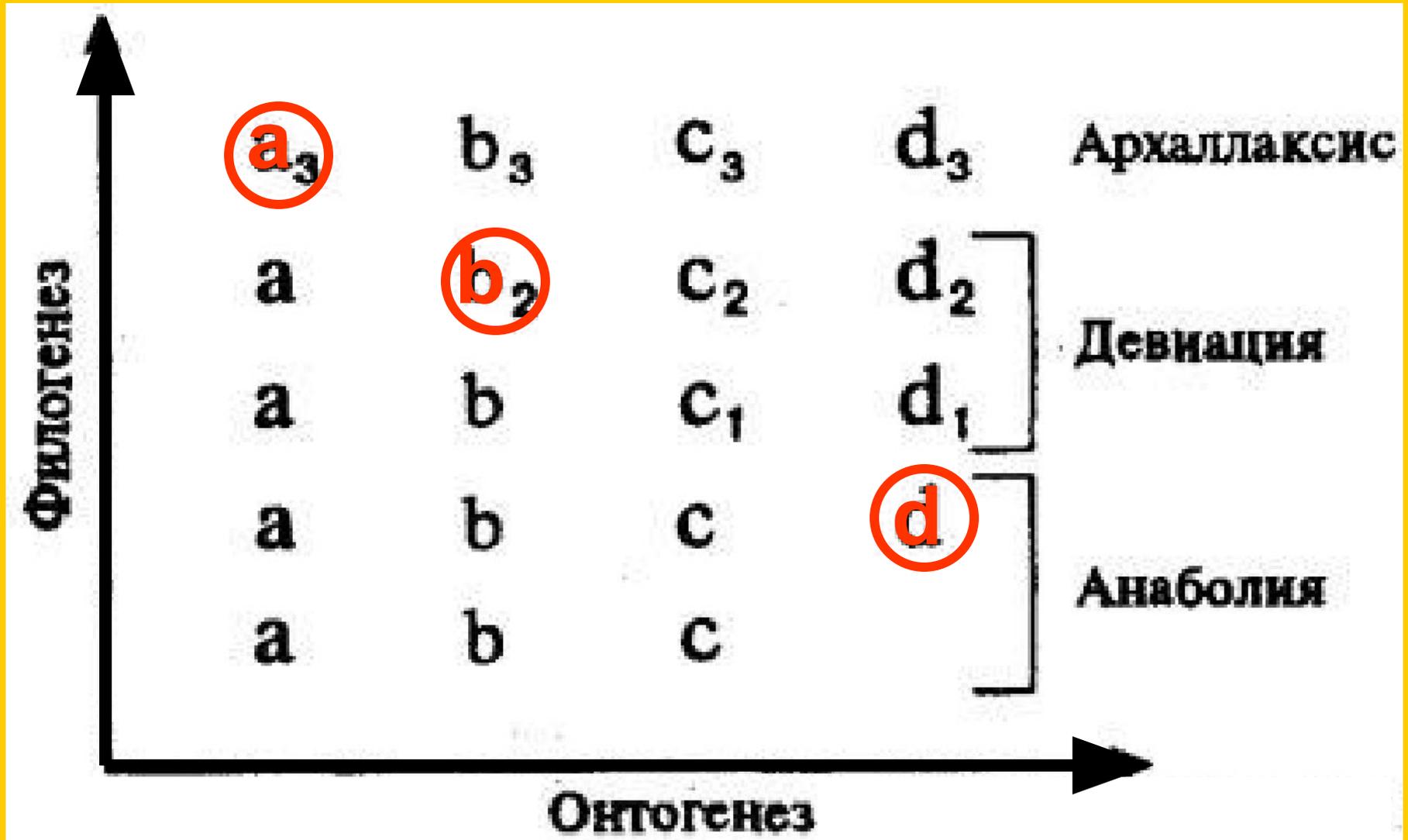


Пример девиации и архаллаксиса.

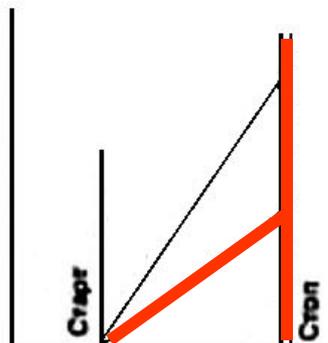
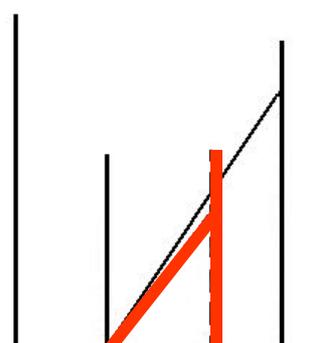
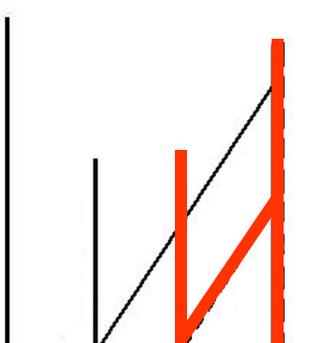
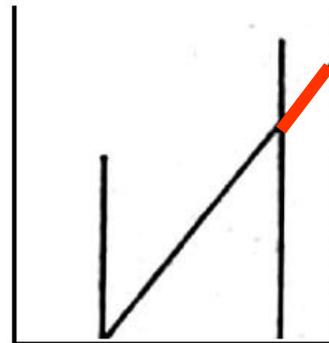
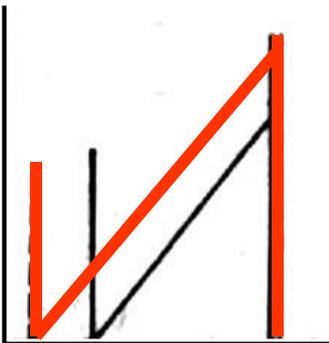


Девияция развития перьев птиц (по Матвееву, 1966, с изменениями)

# Преобразования онто- и филогенеза в связи с возникающими филэмбриогенезами



# Гетерохрония

ПРОЦЕСС РЕЗУЛЬТАТ	ИЗМЕНЕНИЕ СКОРОСТИ	СДВИГ КОНЕЧНОЙ ТОЧКИ	СДВИГ НАЧАЛЬНОЙ ТОЧКИ
ПЕДОМОРФОЗ	 <p>Ретардация</p>	 <p>Прогенез</p>	 <p>Задержка смещения</p>
ПЕРАМОРФОЗ	 <p>Акселерация</p>	 <p>Гиперморфоз</p>	 <p>Предварение смещения</p>

Классификация возможных эволюционных сдвигов в развитии.  
По оси абсцисс - время развития или размеры, по оси ординат - морфологические изменения

- модификационного полиморфизма, когда развитие в зависимости от внешних условий либо останавливается на определенной стадии, либо идет до конца.
- 2. Прогенез.** Облигатная неотения у протеев, сиренов, амфиум (дефинитивная форма неизвестна).  
Самцы некоторых ракообразных достигают половой зрелости в то время, когда их общие размеры невелики. Эти миниатюрные самцы “паразитируют” на самках, которые гораздо крупнее (иногда на несколько порядков).
  - 3. Задержка смещения (*postdisplacement*).** У мутантных “ползающих” (*screeper*) кур кости ног дифференцируются позднее, чем у нормальных цыплят, дальнейший их рост происходит с обычной скоростью. Время вылупления также не изменяется, а поэтому у вылупляющихся цыплят ноги короткие.
  - 4. Акселерация.** У молодых видов аммонитов рост лопастных линий на раковинах ускорен по сравнению с предковыми видами.
  - 5. Гиперморфоз.** Гигантские по сравнению с другими видами размеры ныне вымершего оленя *Megaloceros giganteus* достигались, возможно, за счет продолжения роста и задержки размножения.
  - 6. Предварение смещения (*predisplacement*).** Этот процесс вместе с задержкой смещения, возможно, участвует в регуляции типов полосатости у зебры.



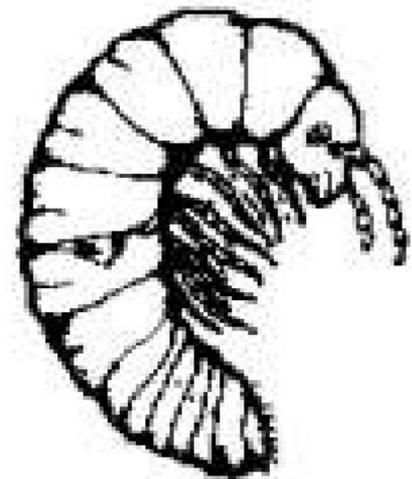
33-й день



45-й день

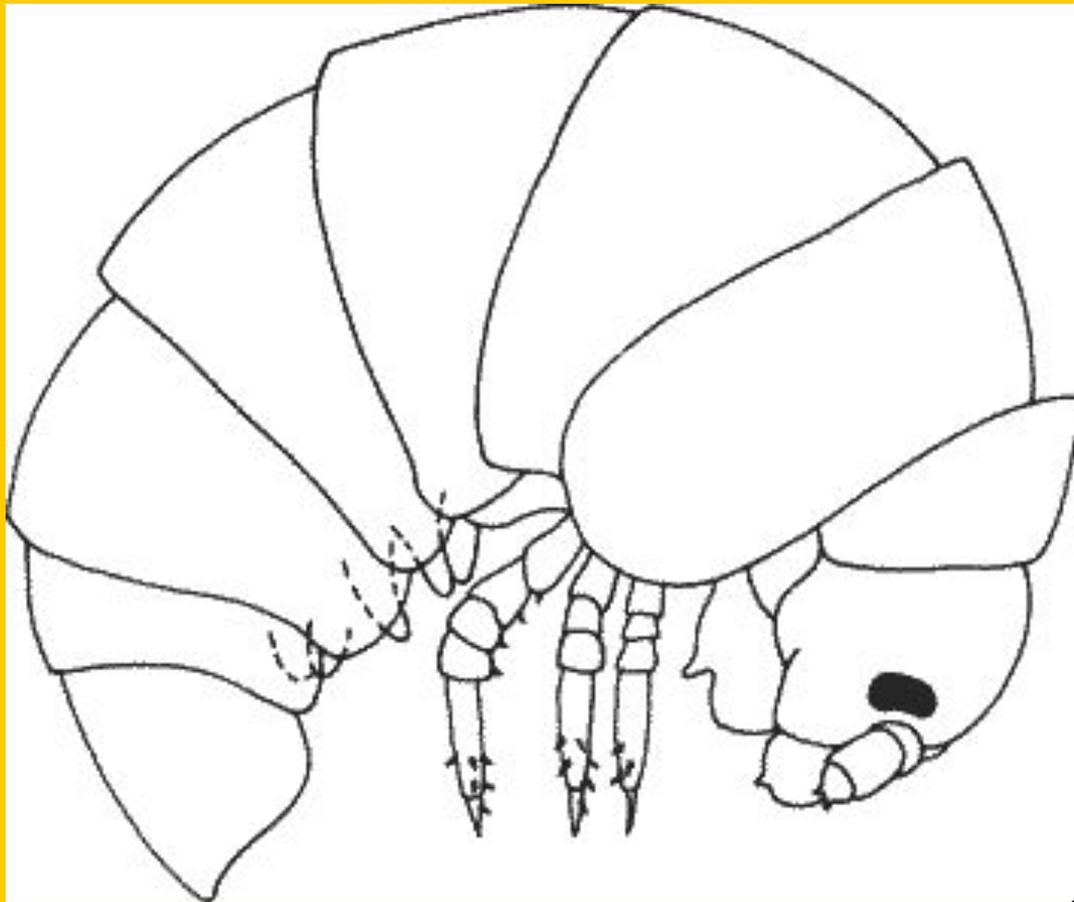


48-й день



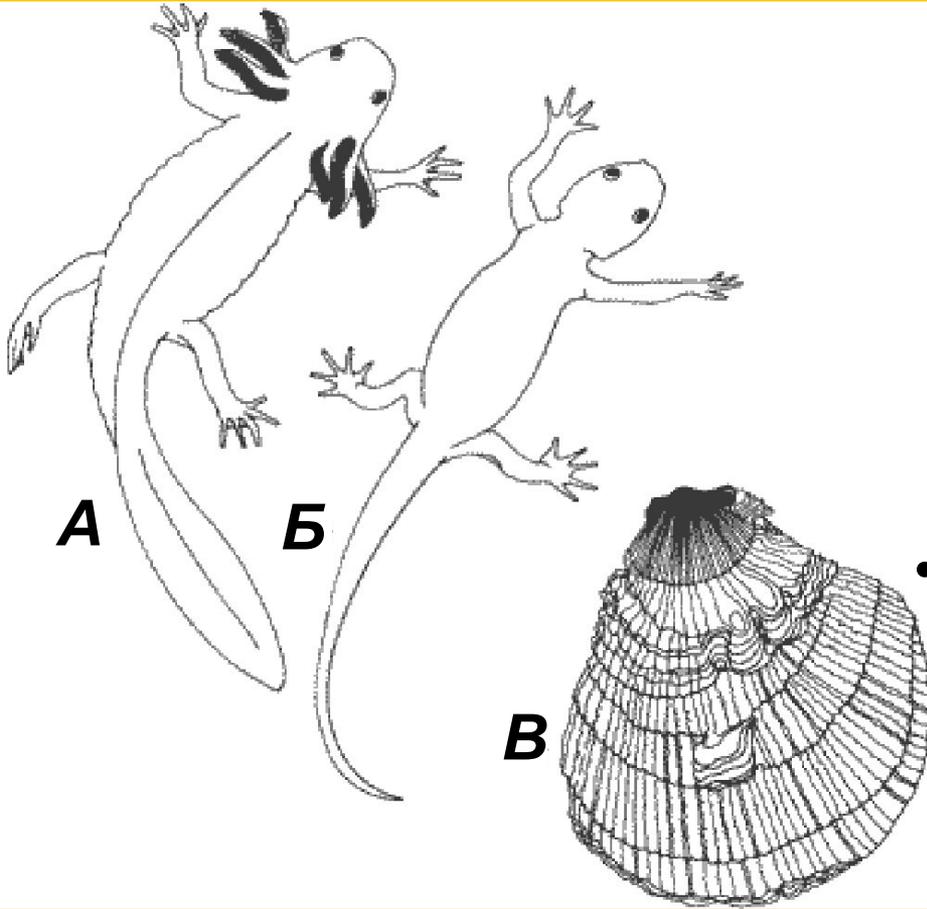
62-й день

Р Стадии развития многоножек. Шестиногая стадия возрастом 33 дня иногда используется как аргумент в пользу пedomорфного происхождения насекомых (см. также Gould, 1977)



- Только что вылупившаяся личинка многоножки *Glomeris* с тремя парами ног (Juberthie-Jureau, 1974). В момент вылупления имеется только три пары ног и ограниченное число сегментов тела. Как правило, число ног и сегментов тела увеличивается у многоножек в процессе развития.
- Если, однако, такая личинка достигла бы половозрелости, то получился бы организм, очень похожий на примитивное насекомое.

# Педоморфоз и рекапитуляция



- **А.** Мексиканский аксолотль сохраняет жабры, уплощенный хвост и кожу, характерные для личинки, достигая размеров взрослой особи и половой зрелости. При введении тироксина, она претерпевает метаморфоз, превращаясь во взрослую форму (**Б**).

- **В.** У моллюска *Hinnites* наблюдается рекапитуляция. На ювенильных стадиях *Hinnites* похож на других морских гребешков, но при дальнейшем созревании он прикрепляется ко дну и в результате продолжающегося роста раковины образует сходную с устрицей форму с менее упорядоченной структурой.

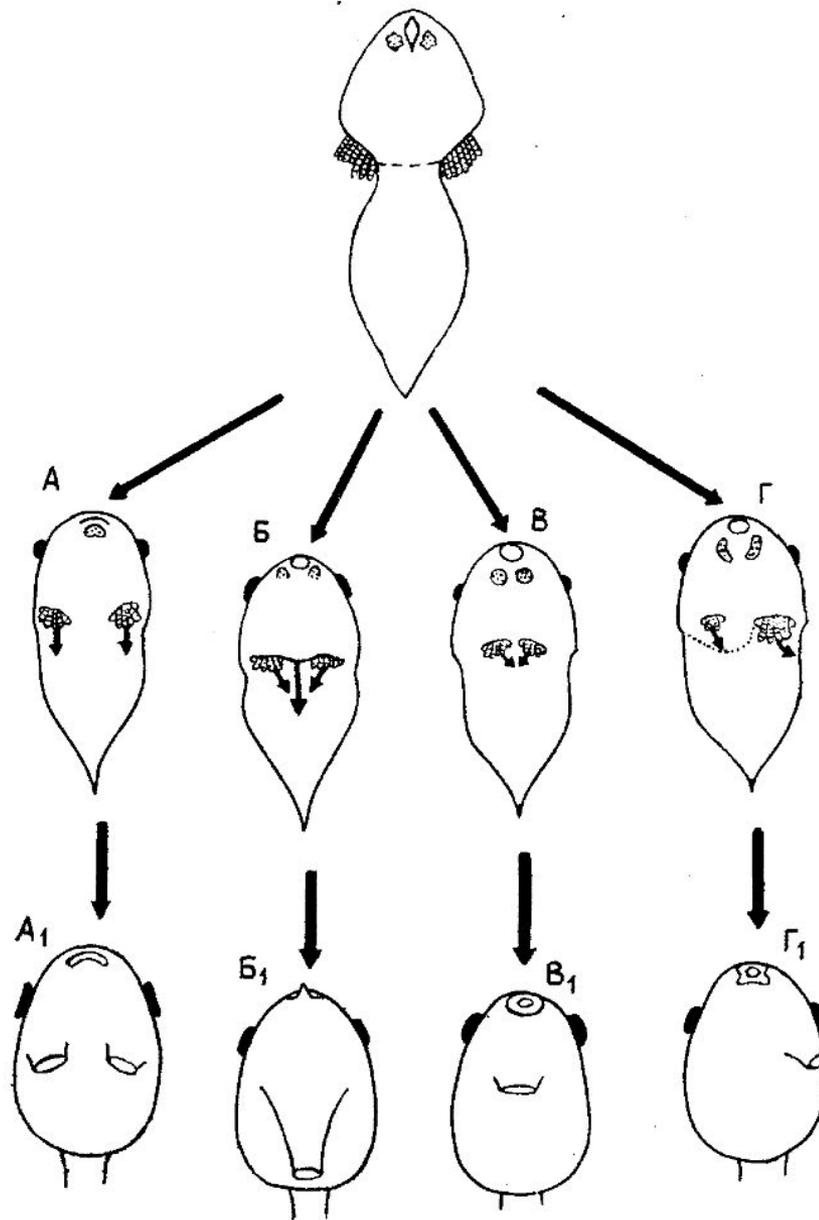
## Синонимы:

выпадение анцестральных конечных стадий и замедление предшествующих преобразований, ведущее к переходу прежних эмбриональных или ювенильных черт во взрослое состояние

- ретардация (Э. Д. Коп, А. Хайетт).
- брадигенез (А. Грабау),
- неотения (Ю. Колльман),
- эпистаз (О. Иекель),
- фетализация (Л. Больк),
- педоморфоз (У. Гарстанг),
- аббревиация (В. Франц),
- отрицательная анаболия (А. Н. Северцов),
- протерогенез (О. Шиндевольф) и т. д.

# Ценогенез

ценогенезы — приспособления, возникающие у зародышей или личинок и адаптирующие их к особенностям среды обитания.



9. Типы онтогенетического развития spiraculum у личинок бесхвостых амфибий. По П. Х. Старетт.

А, Б, В, Г — ранние стадии, показывающие рекапитуляцию парного spiraculum; А<sub>1</sub>, Б<sub>1</sub>, В<sub>1</sub>, Г<sub>1</sub> — стадии «взрослых» головастиков (А—А<sub>1</sub> — Pipridae и Rhinophrynidae; Б—Б<sub>1</sub> — Microhylidae; В—В<sub>1</sub> — Ascaphidae и Discoglossidae; Г—Г<sub>1</sub> — остальные бесхвостые)



# Гетеротопии и гомеозисные мутации (свойства одних сегментов проявляются у других)

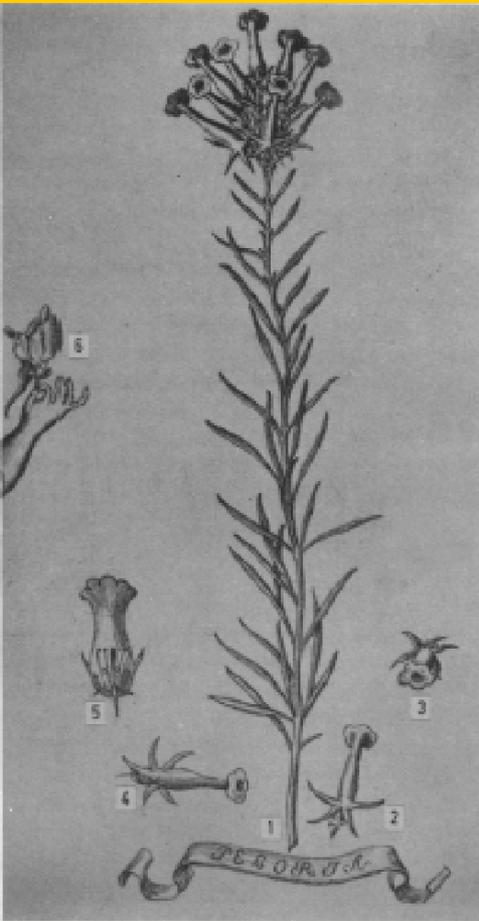


мутация *antennapedia*



мутация *bithorax*

# Пелорические цветки льнянки



необратимая блокировка гена LCYC

Cubas P., Vincent C., Coen E. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature*. 1999. Sep 9; 401 (6749). P. 157-161.

# Радиальная и двусторонняя симметрия цветков

резуховидка Таля  
(*Arabidopsis thaliana*)

стенник  
(*Iberis amara*)



ген TSP1 экспрессируется  
на самых ранних стадиях  
развития цветка



ген IaTSP1, включается  
на поздних этапах  
формирования цветка

Busch A., Zachgo S. Control of corolla monosymmetry in the Brassicaceae *Iberis amara*. PNAS. 2007. 104 (42). P.16714-16719.

# гипоксиевые (Hypoxidaceae) и орхидные (Orchidaceae)

*Spiloxene serrata*,

*Eripactis palustris*,

*Cypripedium calceolus*

дремлик болотный,

Венерин башмачок

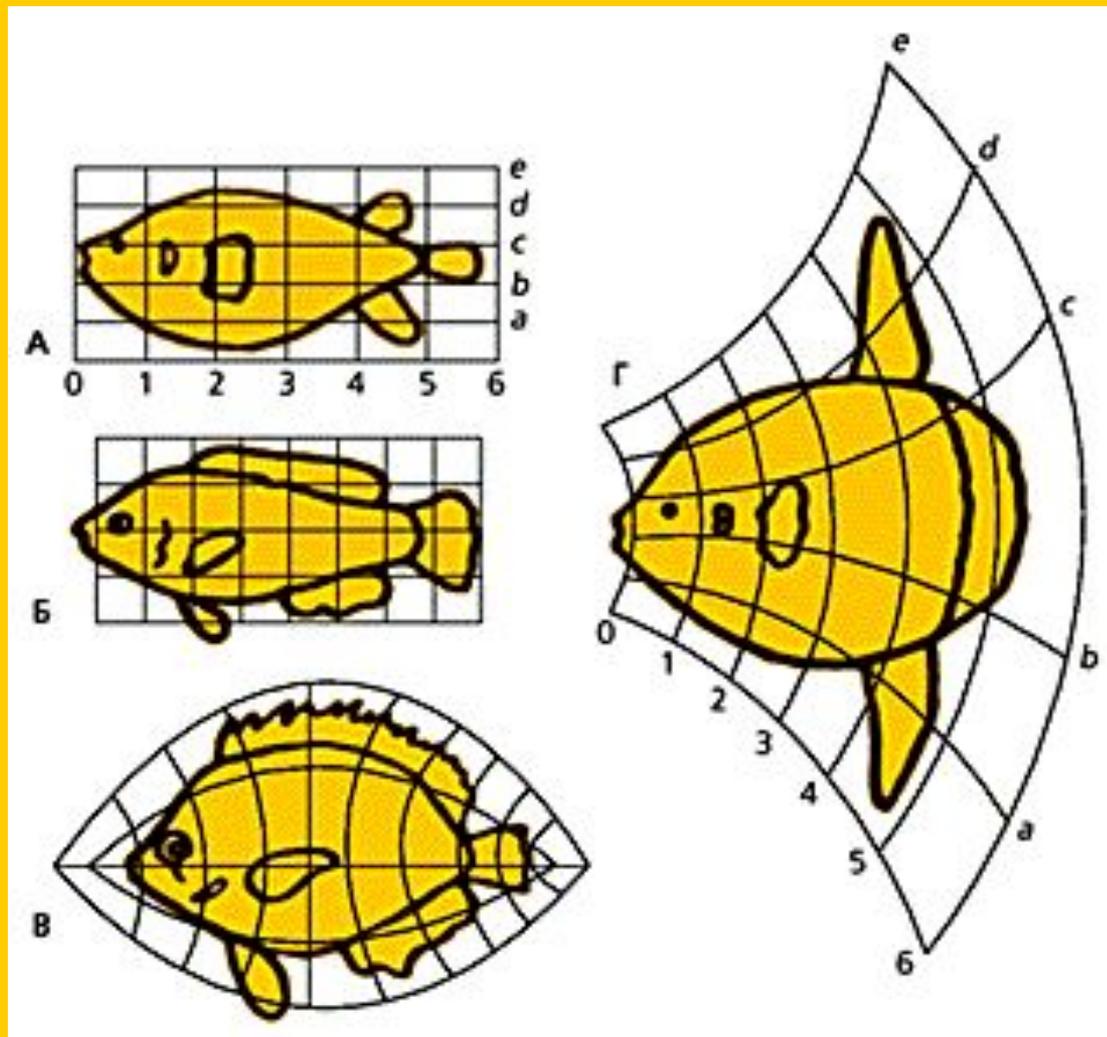


1 ген DEFICIENS

Четыре DEFICIENS-подобных гена

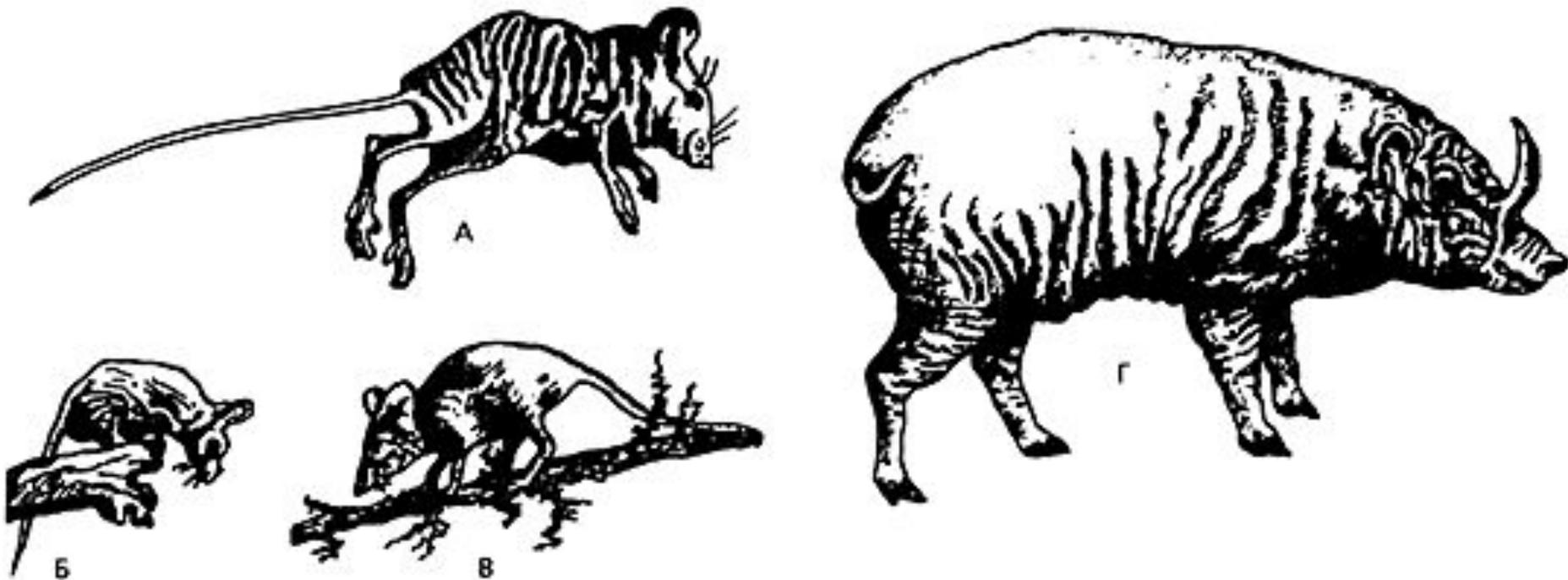
Mondragón-Palomino M., L. Hiese, A. Härter, M.A. Koch, and G. Theißen. Positive selection and ancient duplications in the evolution of class B floral homeotic genes of orchids and grasses. BMC Evolutionary Biology. 2009. P. 9-80.

# Трансформации Д'Арси Томпсона



A — *Diodon*,  
B — *Scaurus*,  
B — *Pomacanthus*,  
Г — *Orthogoriscus*

Изменения в направлении роста и клеточной пролиферации (линии координатной сетки) во время развития могут вызвать существенные сдвиги в фенотипе животных

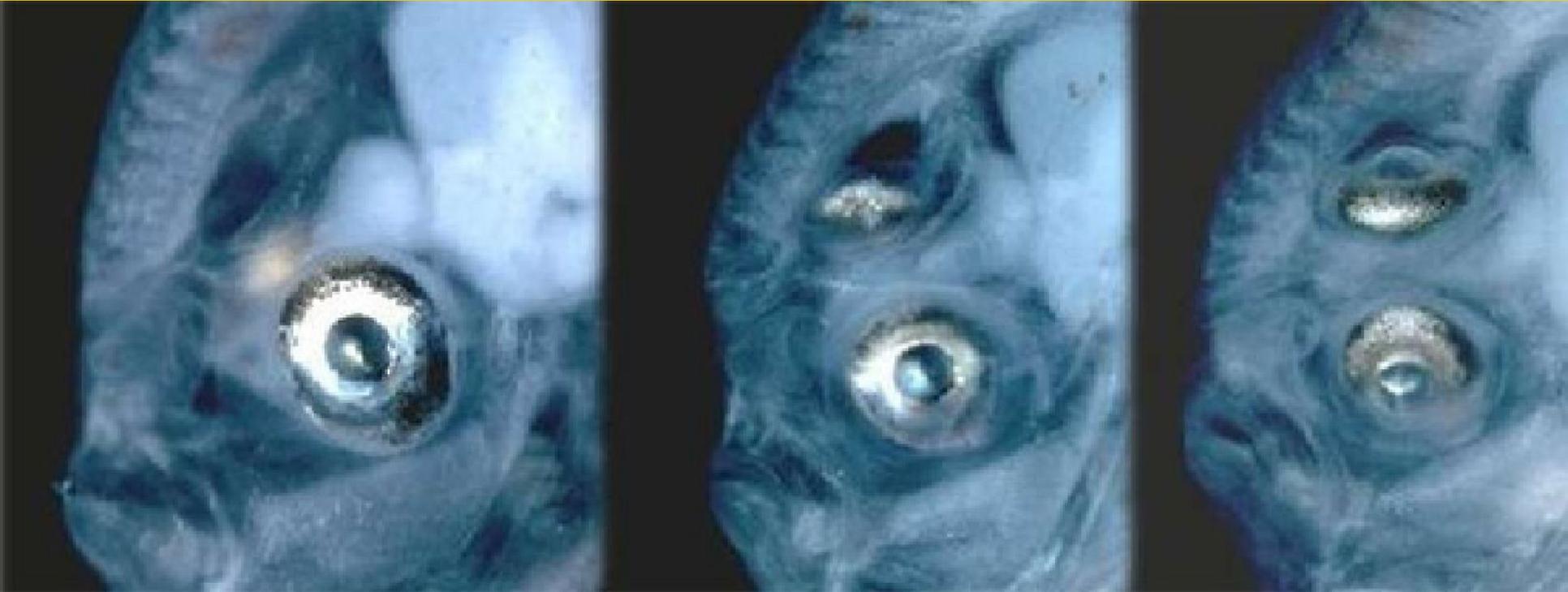


**Макромутации по Воронцову:** **А** — безволосые мутанты оленьих хомячков (видны сохранившиеся вибриссы и складки ороговевшего эпителия); в норме особи этого вида покрыты обычным меховым покровом. **Б** — молодой, нормально пигментированный хомячок — гомозигот по мутации *hairless*. **В** — молодой безволосый хомячок-альбинос (гомозигот по двум рецессивным — *hairless*, *albino* — несцепленным признакам). **Г** — безволосость как систематический признак у цейпонской бабируссы

Любимый пример Рихарда Гольдшмидта



# Смещение глаза в ходе индивидуального развития камбалы *Bothus ocellatus*.



- Слева: оба глаза еще находятся по разные стороны черепа.
- В центре: правый глаз переполз на «макушку».
- Справа: оба глаза на левой стороне.

Псеттод (Psettodes) до сих пор считался самым примитивным представителем камбалообразных. «Смещенный» глаз у него находится на верхнем ребре головы. Другой примитивный признак псеттода — спинной плавник, не достигающий до головы.



Опираясь на лучи спинного и анального плавников, древние камбалообразные (*Heteronectes chaneti* и род *Amphistium* с двумя видами: *paradoxum* и *altum*) могли приподнимать голову над песком и осматривать своим «нижним» глазом поверхность дна.

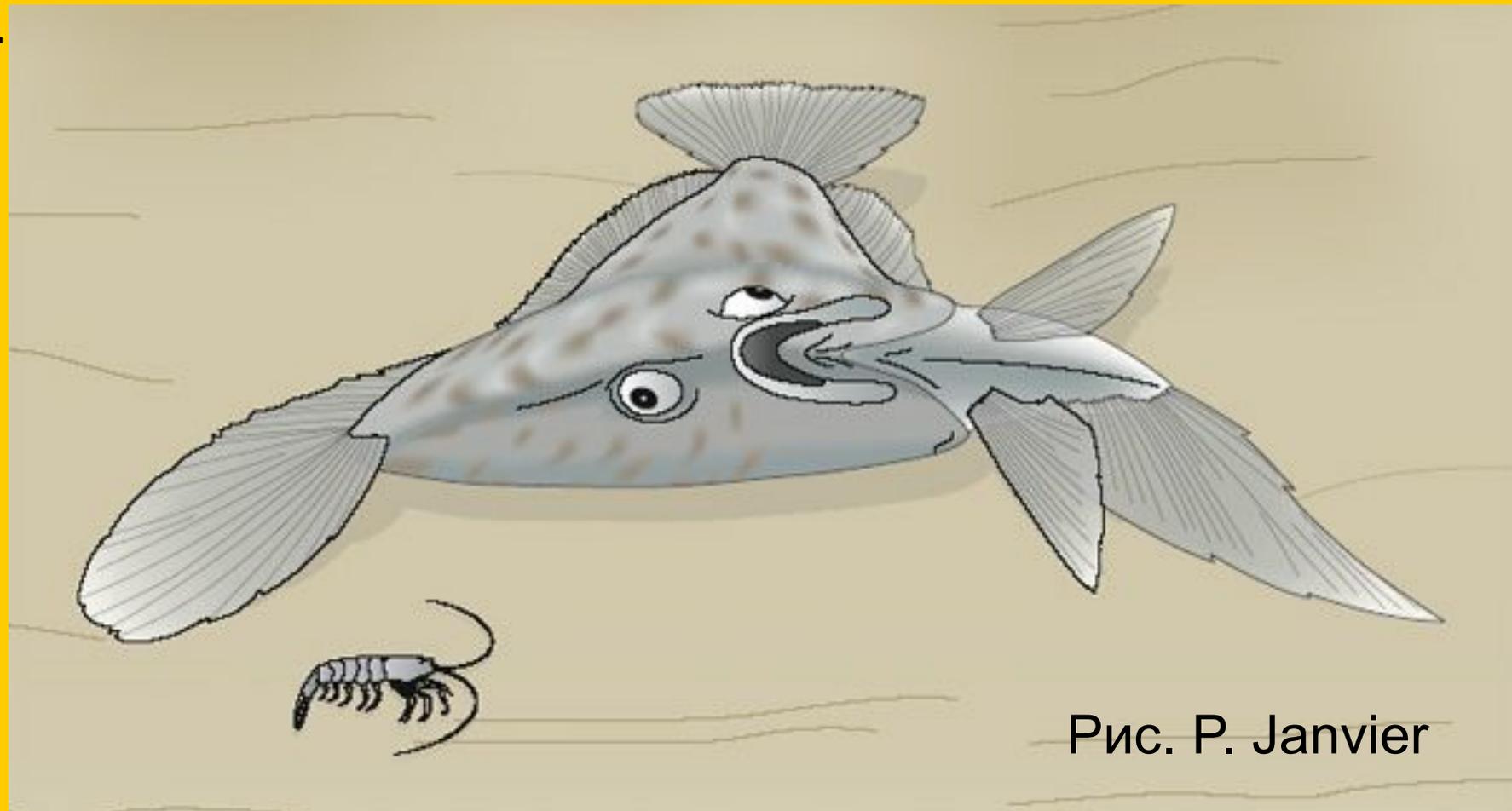
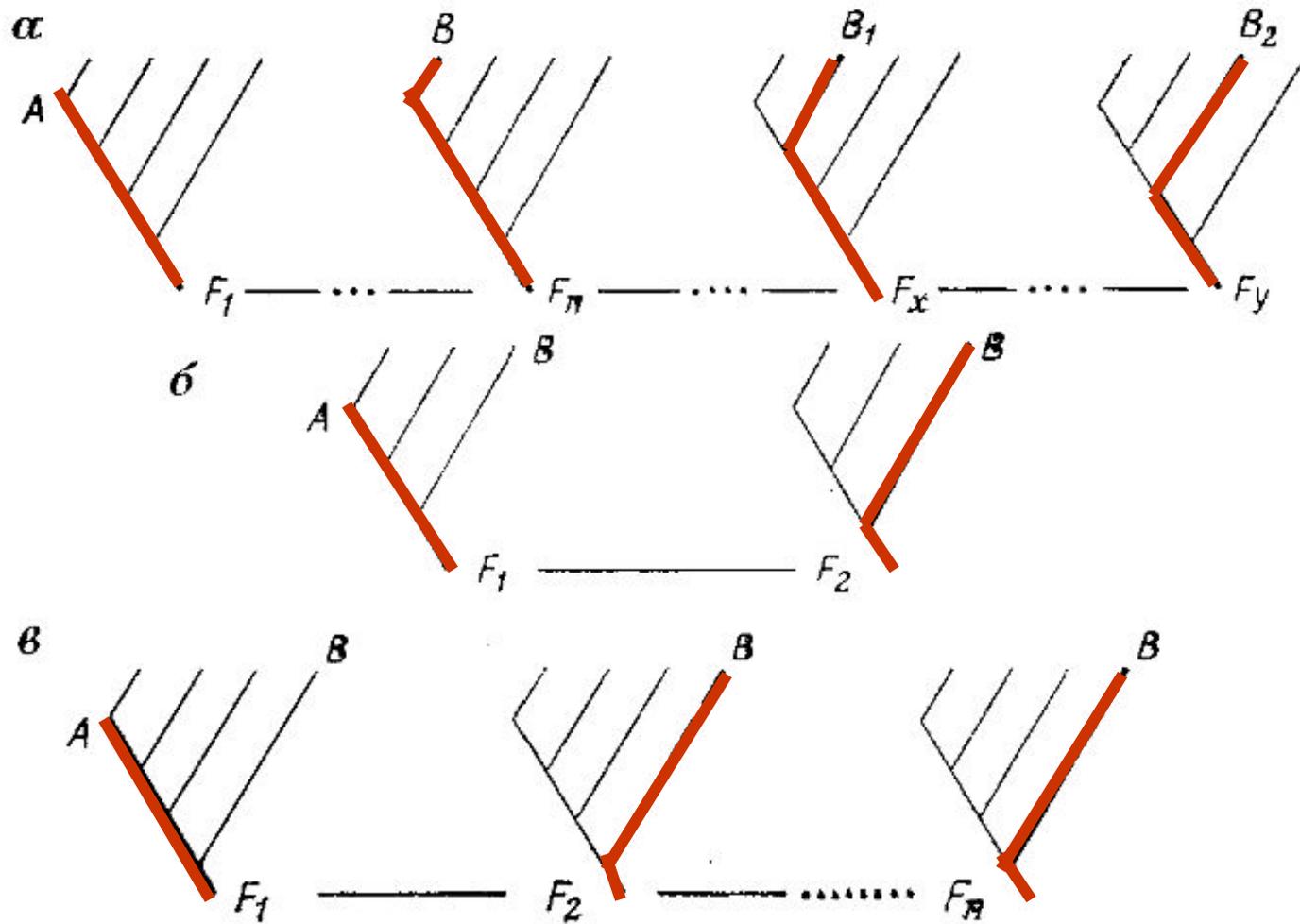


Рис. Р. Janvier

Matt Friedman. The evolutionary origin of flatfish asymmetry // *Nature*. 2008. V. 454. P. 209–212.

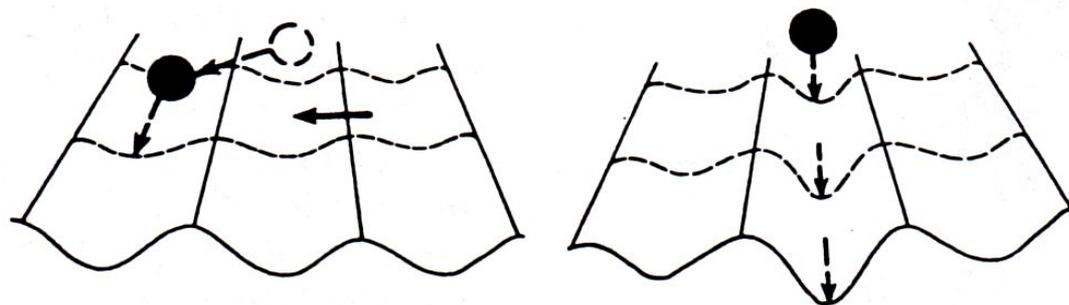
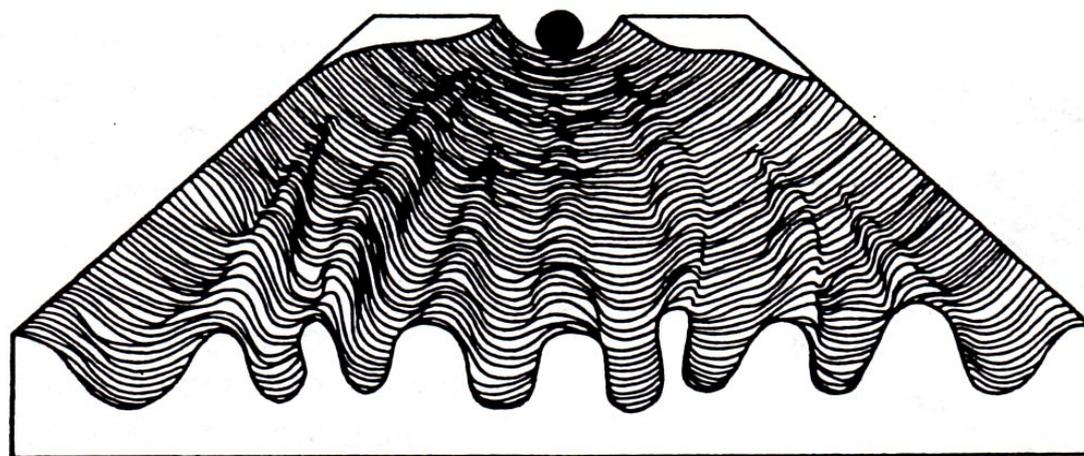
«Сущность мутационизма выражается не в масштабах допускаемого эволюционного уклонения, а в том, что оно мыслится возникающим в готовом виде независимо от естественного отбора, который затем лишь увеличивает его частоту»

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.:Недра, 1988. С. 142-169.



. Обычный ( $\alpha$ ) и гипотетические сальтационные ( $\text{б}$ ,  $\text{в}$ ) пути эволюции онтогенеза. Составил М. А. Шишкин, оригинал.

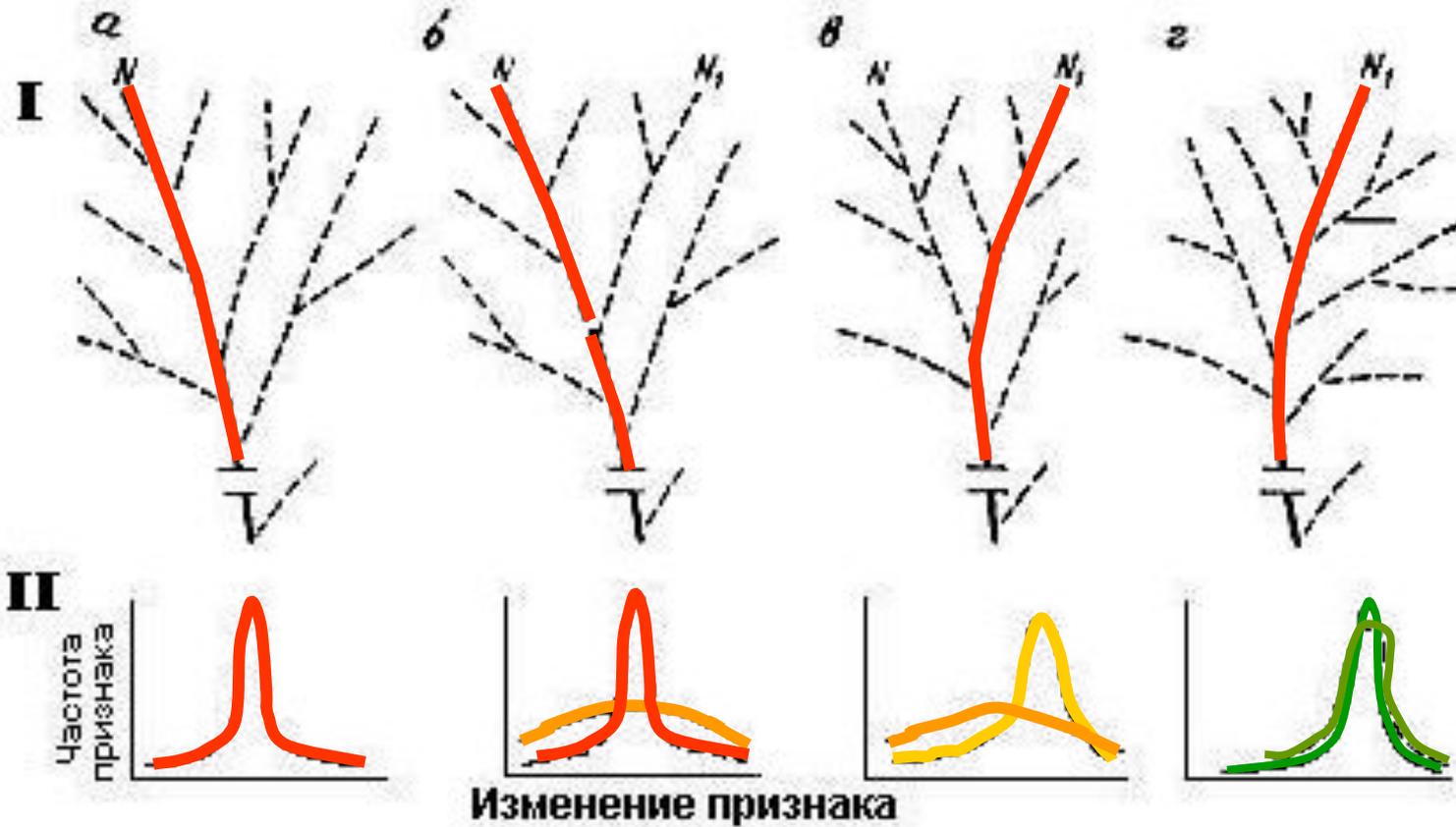
$\alpha$  — постепенное преобразование фенотипа  $A$  в  $B_2$  путем смещения развития на промежуточные траектории  $B$ ,  $B_1$  и их последовательной стабилизации (соответствующие типы развития  $F_1$ ,  $F_n$ ,  $F_x$ ,  $F_y$  разделены рядом преобразуемых отбором поколений);  $\text{б}$  — скачкообразное уклонение от исходного пути развития  $A$  на глубокодивергентную траекторию  $B$  в ходе одной смены поколений  $F_1$ — $F_2$ , без участия отбора (классическое мутационистское представление о механизме эволюции);  $\text{в}$  — такое же, но неустойчивое скачкообразное уклонение с последующей стабилизацией его траектории путем отбора в ряду поколений  $F_2$ — $F_n$  (модель скачкообразной эволюции Ван Валена)



Эпигенетический ландшафт. Шарик на вершине — клетка, долины — возможные пути развития в онтогенезе — *креоды* (по К. Уоддингтону, 1966; из Р. Рэфф и Т. Коффен, 1986)

Сплошная стрелка — возникающие в среде возмущения, прерывистая — путь развития клетки. В результате отбора один из креодов получает преимущество — канал углубляется (в чреде поколений), происходит канализация развития

# Перестройка системы развития в ходе становления новой элементарной адаптации (по М.А.Шишкину)



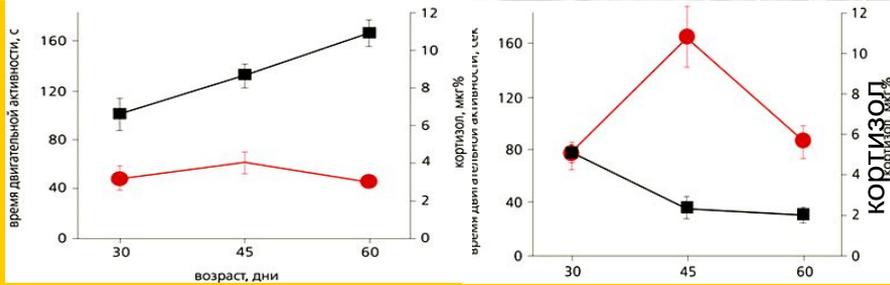
I — изменения эпигенетического ландшафта: II — изменение дисперсии преобразуемого адаптивного признака в популяции (сплошная линия — вариация признака на данной стадии, пунктирная — на предыдущей): а — канализированное развитие адаптивного фенотипа N, соответствующего пику кривой вариации: б — дестабилизация развития, ведущая к снижению частоты фенотипа N. в, г — две последовательные стадии канализации онтогенетической траектории N<sub>1</sub>, с развитием вокруг нее новой сети абerratивных долин. Фенотип N<sub>1</sub>, из неустойчивого морфоза превращается в новую адаптивную норму, прежняя норма становится морфозом или исчезает. Жирными линиями выделены креоды, соответствующие последовательным нормам

# Дезинтеграция взаимодействующих систем: индуктор—компетентная ткань



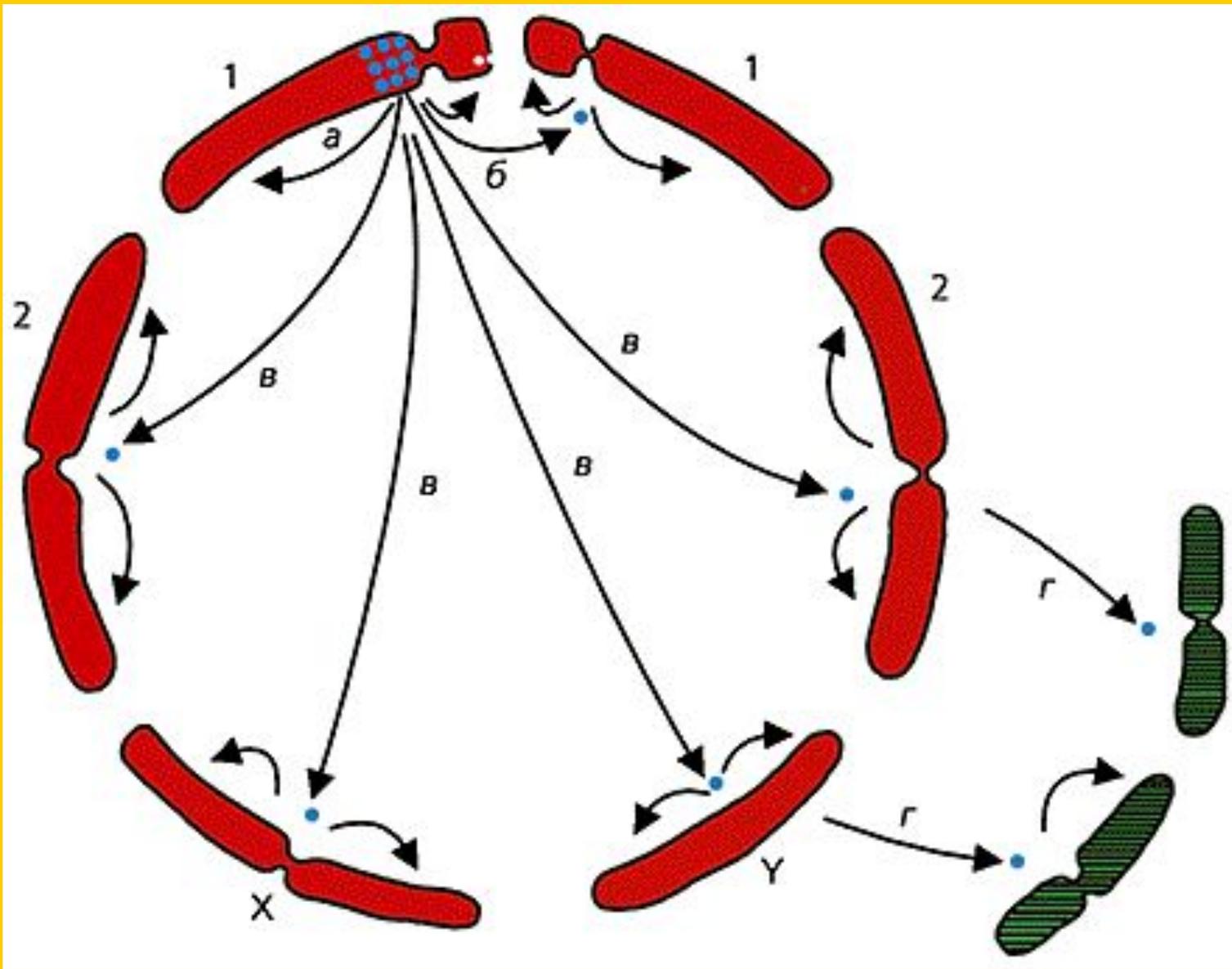
эпидермис (индуктор), ткань нервного гребня - (источник меланобластов)  
Причины дезинтеграции: доместикация (гормональный фон), эффект генов-модификаторов, количество гетерохроматина и сателлитной ДНК

# Доместикация - типичный случай дезинтеграции взаимодействующих систем



Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа. 1979. №2. С.36-45. ,

Предложенная Г. Довером схема внутригеномной миграции последовательности ДНК с исходной хромосомы 1 на гомологичные и негомологичные хромосомы (2, X, Y).



# М.А.Шишкин

эволюция происходит путем изменения всего онтогенетического цикла снизу доверху в каждом очередном поколении, а не за счет прибавления конечных стадий;

реальная возможность эволюционных изменений на основе онтогенетических скачков крайне мала и при этом, вопреки распространенным представлениям, не имеет достоверных фактических доказательств. Однако из этого вовсе не следует, что эволюция имеет монотонный (градуальный) характер. Дело обстоит как раз наоборот.

Каждый элементарный шаг в изменении адаптивной организации является результатом двух событий:

- 1) дестабилизации прежнего фенотипа, ведущей к отклонениям позднего онтогенеза (повышению изменчивости) и

- 2) стабилизации одного из таких отклонений в качестве новой нормы. Следовательно, на этом уровне рассмотрения эволюция предстает как постоянное чередование фаз устойчивости и неустойчивости (снижения адаптивности) или соответственно фаз персистирования и направленного изменения

Филогенез – исторический ряд известных онтогенезов.  
Первичны изменения онтогенеза.

Этапы онтогенеза:

- проэмбриональный (гаметогенез),
- эмбриональный (основной этап онтогенеза у животных)
- постэмбриональный периоды (основной этап развития у растений).

Типы онтогенеза:

1 - Детерминированный тип  
(членистоногие, моллюски, кольчатые черви).

2 - Регуляторный тип  
(позвоночные)

Формы развития:

- 1- прямое;
- 2- не прямое развитие (с метаморфозом)

# Ключевые этапы онтогенеза

<b>1. Формирование половых клеток:</b>	<b>Гаметогенез</b>
<b>2. Соединение сперматозоида и яйцеклетки:</b>	<b>Оплотворение</b>
<b>3. Деление клеток (митоз):</b>	<b>Дробление эмбриона</b>
<b>4. Появление разных типов клеток:</b>	<b>Специализация клеток Дифференцировка</b>
<b>5. Образование тканей (гистогенез):</b>	<b>Определение осей тела Гастрюляция Органогенез</b>
<b>6. Постэмбриональное развитие:</b>	<b>Метаморфоз Регенерация Старение</b>

# Закономерности эволюции онтогенеза

**1. ограничение продолжительности жизни,**

**2. усиление целостности онтогенеза в эволюционном ряду,**

- **а- корреляции** (взаимозависимость в развитии органов):
  - геномные (скороспелость - низкая урожайность),
  - морфогенетические (глазной бокал - хрусталик),
  - эргонтические (периферич. органы - нервн. система);
- **б- координации** (согласованные изменения между частями организма):
  - топографические (глазное яблоко - мозг),
  - динамические (среднее и внутреннее ухо),
  - биологические (не связанные корреляцией; у змей - редукция конечностей - L тела)

**3. эмбрионизация онтогенеза** - значительная часть развития идет под защитой (зародышевые, яйцевые, семенные оболочки). Неотения, фетализация [педоморфоз], обратное явление - адультизация,

**4. автономизация онтогенеза** – уход от детерминирующей роли внешних факторов среды в онтогенезе (развитие органа до начала функционирования, теплокровность).

В процессе эволюции онтогенеза происходит усиление его целостности, эмбрионизации, автономизации, совершенствование регуляторных механизмов.

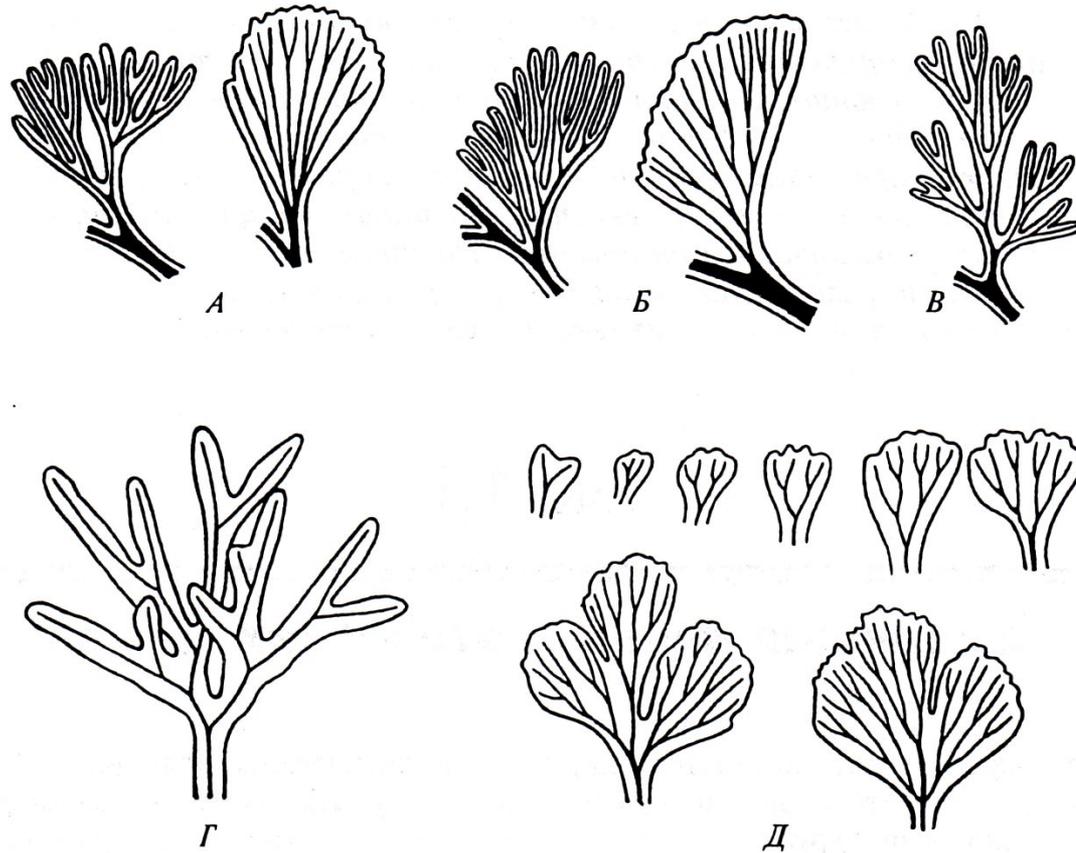
**1.** В ходе эволюции идет преобразование всего онтогенетического цикла снизу доверху в каждом очередном поколении, а не за счет прибавления конечных стадий.

**2.** Элементарное изменение адаптивной организации онтогенеза происходит через:

**а** - дестабилизацию прежнего фенотипа (через дезинтеграцию системы прежних корреляций и координаций с помощью мобильных генетических элементов), ведущей к уклонениям позднего онтогенеза и

**б** - стабилизации такого уклонения в качестве новой нормы, т.е. чередование фаз персистирования и направленного изменения.

**Репетиции** – повторения предковых признаков не для целых стадий онтогенеза, а лишь для отдельных органов.



Пример рекапитуляции у растений. Повторение строения листьев, характерного для вымерших папоротников, у современных форм папоротников. *А, Б, В* — листья палеозойских папоротников; *Г, Д* — первичные листья современных папоротников двух родов (по И.И. Шмальгаузену, 1968)

**В онтогенезе возможна частичная репетиция отдельных признаков и процессов, существовавших в онтогенезе предковых форм.**

- Гетеротопия

- 1) изменение времени закладки,
- 2) изменение места закладки,
- 3) провизирное приспособление.

- Деваиация

- 1) изменение ранних стадий онтогенеза,
- 2) изменение поздних стадий онтогенеза,
- 3) изменение промежуточных стадий онтогенеза.

- Прогенез

- 1) сдвиг начальной точки развития,
- 2) сдвиг конечной точки развития,
- 3) изменение скорости развития.