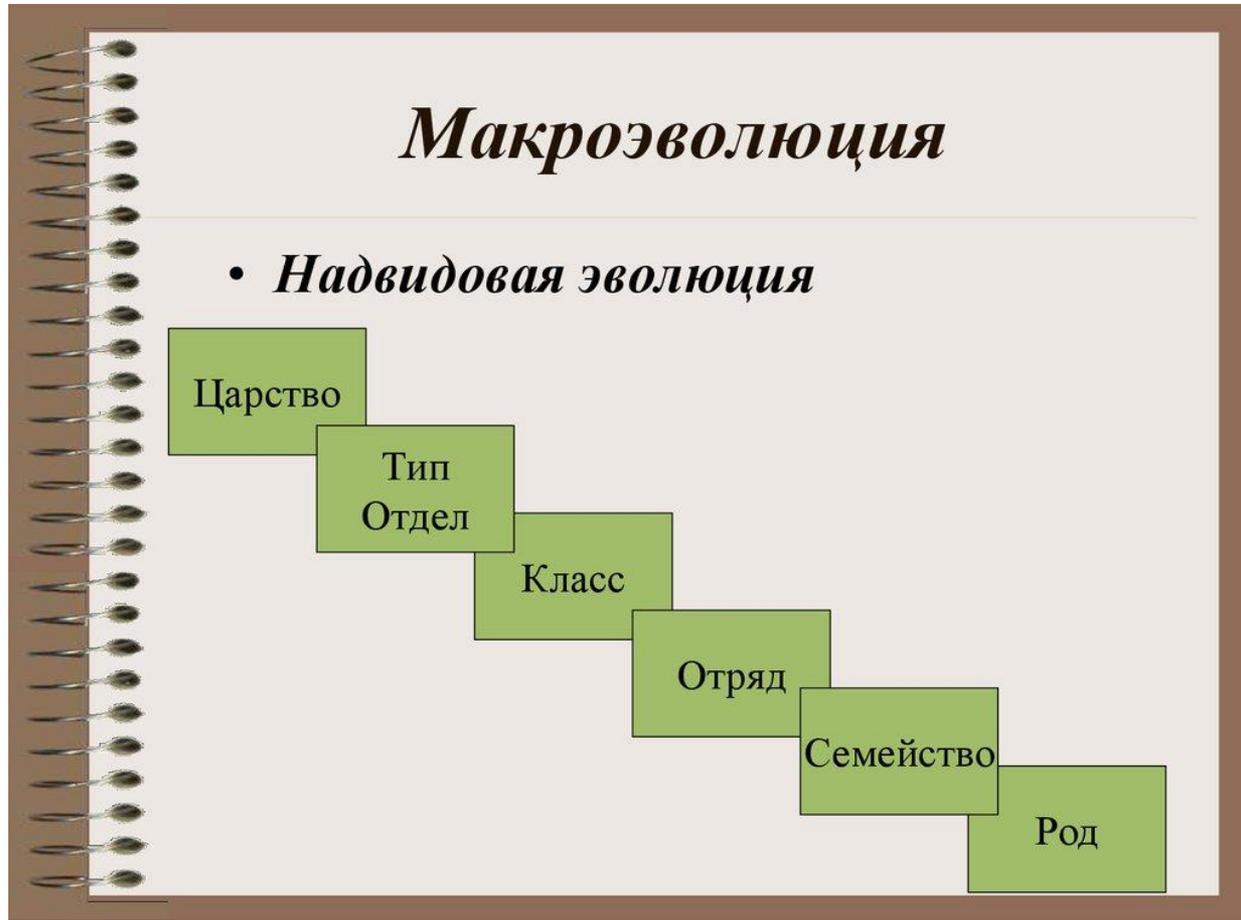
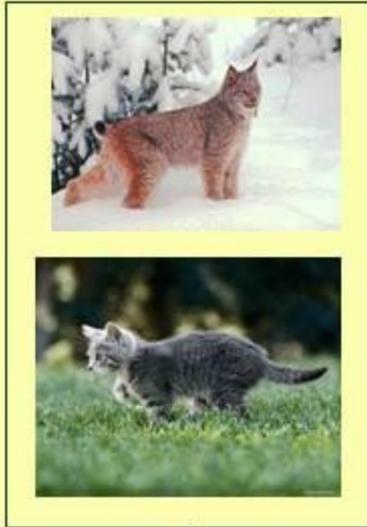


Макроэволюция

- эволюция таксонов рангом выше вида



✓ **Макроэволюция** - надвидовая эволюция, в ходе которой виды еще больше обособляются друг от друга, образуя более крупные систематические группы (семейства, отряды, классы, типы, царства, отделы).



Семейство кошачьих (Felidae)

Дискуссионный вопрос о механизмах м/э

Подходы:

1. Редукционизм: макроэволюция = сумма микроэволюционных механизмов
2. Номогенез: принципиально иные механизмы, связанные с прогрессивной направленностью эволюции
3. Системный подход: эмерджентная совокупность микроэволюционных процессов

Системная концепция макроэволюции - *интегратизм* (В.А.Энгельгардт)



Макроэволюция - системно организованный процесс, организация которого выражается в его историчности и определенных закономерностях, отсутствующих в микроэволюционных изменениях.

Макроэволюция - не просто сумма микроэволюционных изменений, но результат их интеграции.

Направленность эволюции - фактор, обуславливающий единство механизмов эволюции на видовом и надвидовом уровнях.

Составляющие макроэволюции:

- Эволюция онтогенеза
- Эволюция органов и функций
- Эволюция систематических групп, их направления
- Направленность эволюции
- Общие закономерности
- Горизонтальная эволюция
- Антропогенез

ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

План:

1. Характеристика онтогенеза как эволюционного процесса

2. Онтогенез как результат филогенеза

а) основные направления эволюции онтогенезе и механизмы их обеспечения

б) способы достижения устойчивости онтогенеза в эволюции

**3. Онтогенез как предпосылка филогенеза
(пути его изменения)**

4. Соотношение онто- и филогенеза

5. Биогенетический закон и его современная интерпретация

С одной стороны, онтогенез есть **результат филогенеза**, т.к. в ходе исторического становления группы происходит закрепление специфики индивидуального развития ее представителей.

С другой стороны, онтогенез является **предпосылкой филогенеза**, т.к. без изменений онтогенеза невозможно формирование новой группы.

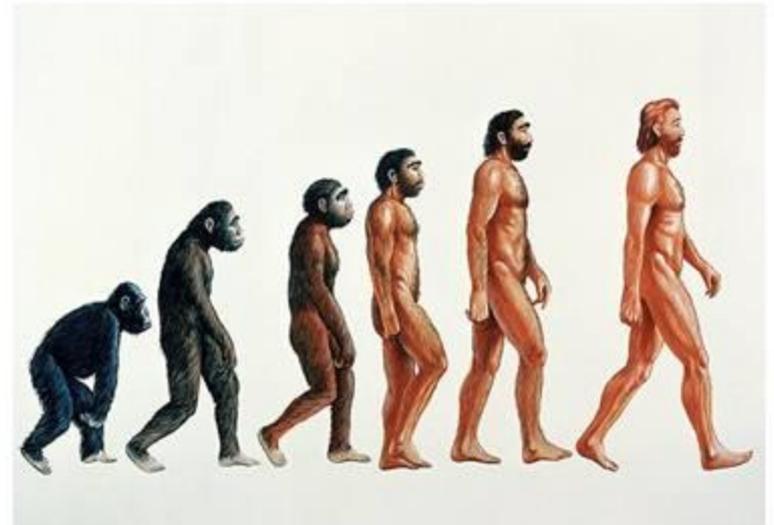
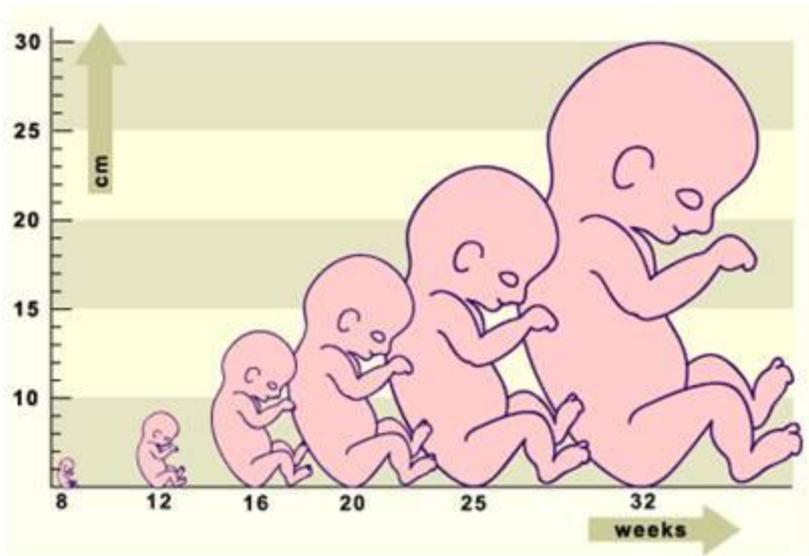
Эволюцию можно представить как серию изменяющихся онтогенезов.

Онтогенез - объект макроэволюции, обладающий необходимыми свойствами.

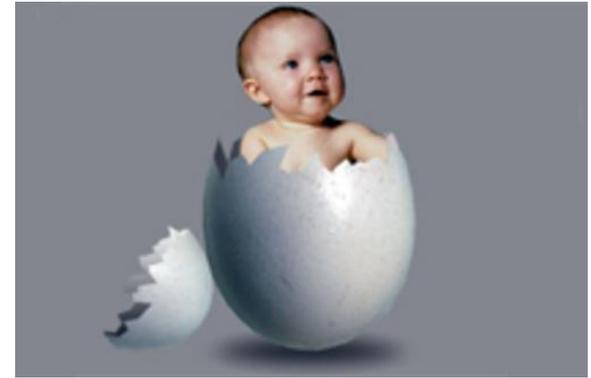
Рост и развитие

Онтогенез
(индивидуальный)

Филогенез
(исторический)



Основные характеристики онтогенеза как процесса



Онтогенез - это комплекс последовательных необратимых структурных и функциональных изменений в организме, происходящих на протяжении всей его жизни: от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативного зачатка до естественной смерти.

Томас Морган

автор

реализация генотипа

Концепция дифференциальной активности генов

Суть

Онтогенез

выход из яйца или рождение

зигота

начало

Периоды

начало

эмбриональный

постэмбриональный

дробление

появление бластулы (однослойного зародыша)

морфогенез

появление органов и тканей

прямое развитие

● пауки, хрящевые рыбы, рептилии, птицы, млекопитающие

гастрюляция

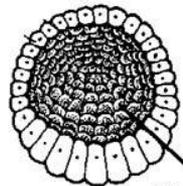
появление гастрюлы (двуслойного зародыша)

непрямое развитие (через личинку)

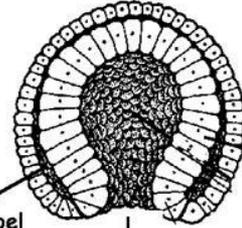
Zygote



Blastula



Gastrula



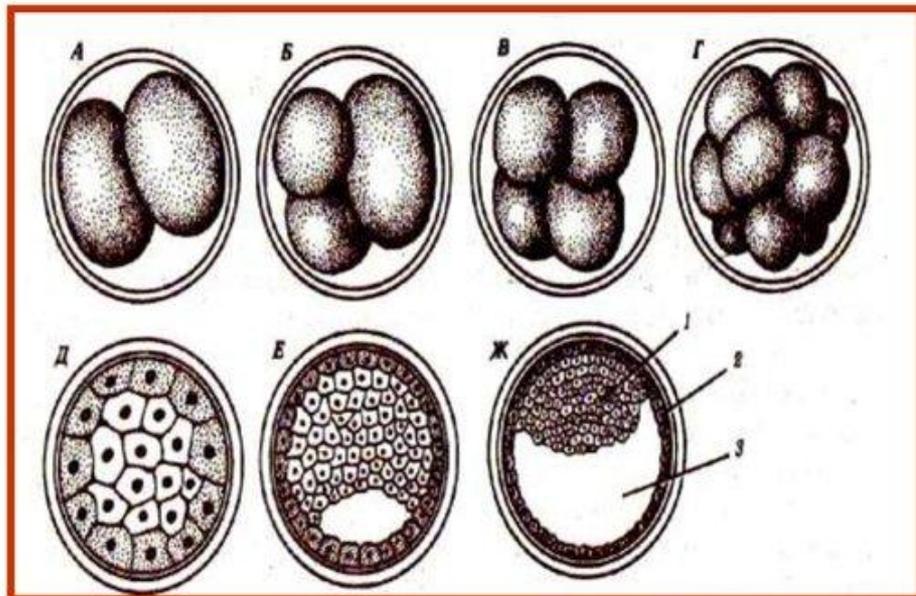
Ectoderm

Endoderm

Blastopore

Гены, регулирующие ход онтогенеза

В 1985 году были открыты гены, контролирующие ход онтогенеза



Регулируют все процессы дробления до гастрюляции

Хроногены — контролируют время наступления событий. Самые ранние из хроногенов — **гены с материнским эффектом**. Образуются в яйцеклетке при амплификации генов. В результате появляется большое количество копий генов. Некоторые из них транскрибируются и создается большое количество иРНК, которая начинает транслироваться сразу после оплодотворения.

I. Специфичность и сложность онтогенеза у разных видов

1) *Поэтапный процесс,*

- Животные имеют 3 основных периода (проэмбр., эмбр., постэмбр), отличающихся по ***продолжительности, темпам, характеру дифференцировок.***
- Морфогенез растений (***цитогенез, гистогенез и органогенез***) больше зависит от **условий** среды через синтез растительных **гормонов**.

2). Характеризуется ***разными путями развития:*** прямое и с ***метаморфозом,*** возникают **сложные циклы развития** или происходит их **упрощение**

II. Общие закономерности онтогенеза

1. Чередование устойчивых этапов с очень чувствительными периодами, которые совпадают с этапами переключения путей развития.

2. Запрограммированность:

а) **последовательность смены программ**

б) **направленность и последовательность дифференцировок**

Этапы развития взаимосвязаны, дополняют друг друга и предыдущие служат основой для следующих

3. Устойчивость на основе взаимодействия дифференцировок.

4. Целостность, т.к. в ходе развития усиливается интеграция за счет новых связей и взаимодействий

**Основными
направлениями
эволюции
онтогенеза служат:**

**Дифференциация
и
Интеграция**

для достижения

Целостности

**и
Устойчивости**

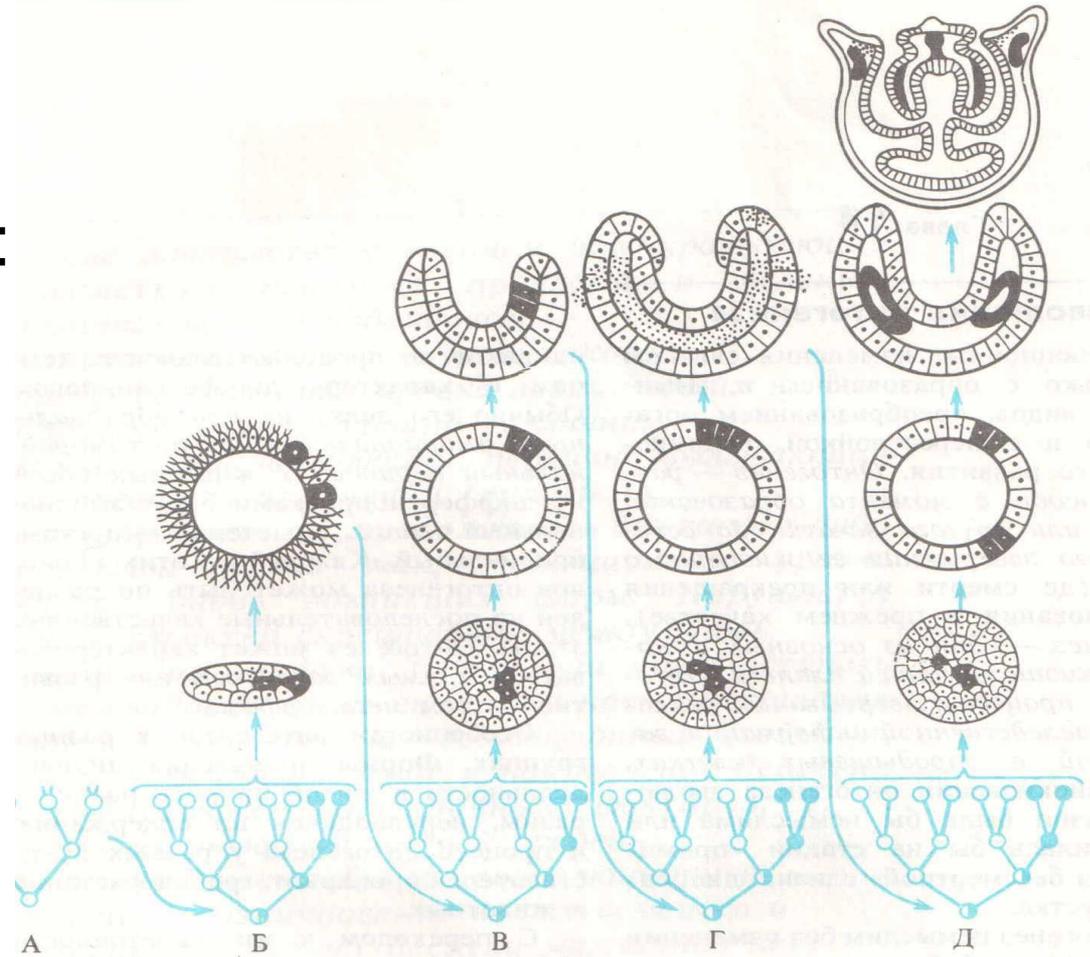


Рис. 14.1. Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в эволюции. А—размножение свободноживущих одноклеточных; Б—онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox*; происходит дифференцировка клеток на половые (черным) и соматические; В—онтогенез многоклеточного типа гидры: прибавляются стадии бластулы и гаструлы; Г—онтогенез первичного двустороннесимметричного животного: прибавляется мезодерма; Д—онтогенез вторичного двустороннесимметричного животного (по А. Н. Северцову, 1935).

Механизмы достижения целостности и устойчивости

Целостность и устойчивость поддерживается:

на индивидуальном уровне + в процессе исторического развития (филогенезе)

А). На индивидуальном уровне - это корреляции, т. е. **сопряженное** развитие органов, когда изменения одних приводят к изменению развития других

1. Геномные, основанные на взаимодействии и сцеплении генов (как основа всех остальных корреляций)

2. Морфогенетические - взаимодействие клеток с друг другом

3. Эргонтические - функциональные зависимости между органами (напр. ростовые корреляции).

Проявление мутаций в фенотипе зависит от системы корреляций, когда реализуются мутации, ведущие к небольшим перестройкам

Б). Механизмом сохранения целостности в процессе их **филогенеза** (истор. разв.) являются **координации - сопряженная** эволюция систем органов.

1. **Топографические** - **пространственное согласование**, меняющее связи органов

- *расположение органов в полости тел; ткани в теле растения; растения: корень – побег .*

2. **Динамические** - изменение **функционально связанных** между собой органов

- *рецепторы --центры нервной системы;*
- *рост одних тканей в зависимости от других.*

3. **Биологические** - **согласованные** эволюционные изменения в органах, непосредственно **не связанных**

- *редукция волосяного покрова у китов и развитие подкожного жира; стебель кактуса и редукция листьев*

Биол. координации могут с изменением среды разрушаться и складываться заново.

Индивидуальные и *филогенетические* морфофизиологические зависимости непосредственно связаны.

Корреляции

онтогенеза

служат ***основой***

для

координаций как

исторической

нормы вида.

Онтогенетические корреляции

- Геномные
- Морфогенетические
- Эргонические

Филогенетические координации

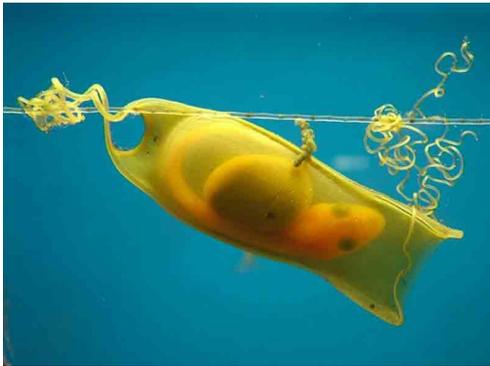
- Топографические
- Динамические
- Биологические

Способы

достижения устойчивости онтогенеза:

Эмбрионизация (1) и автономизация (2)

1. Эмбрионизация: возникновение в процессе эволюции онтогенеза стадий развития под **защитой специальных оболочек** или **материнского организма**.



Этапы формирования эмбрионизации у животных:

- **первично-личиночный** (небол. запас питат. веществ, личинка может существовать самот. - губки, ракообр. амфибии)
- **неличночный** (акулы, рептилии, птицы)
- **вторично-личиночный** - развитие зародыша в теле других организмов (паразиты) или материнском (скорпионы, млекопитающие).

При этом защита зародыша повышается за счет увеличения системы морфогенетических корреляций, что делает онтогенез достаточно консервативным и целостным (обезвреживание мутаций)

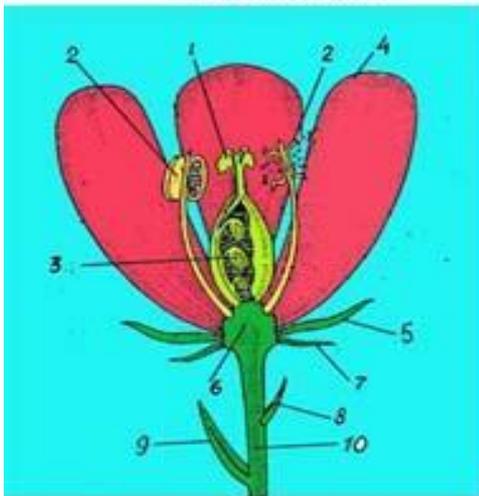
Эмбрионизация растений



голосеменные –

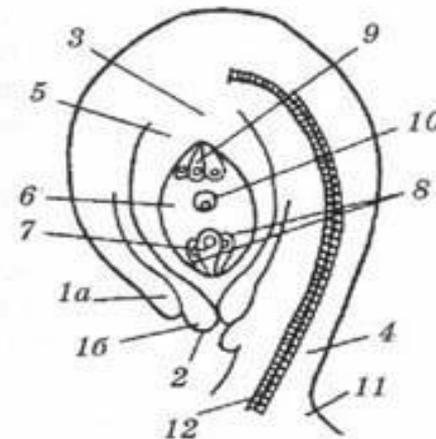
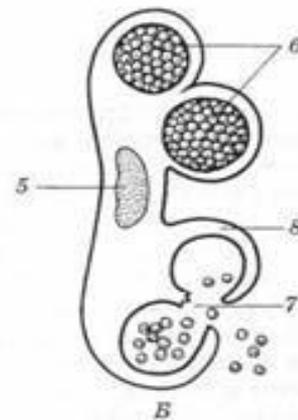
покрытосеменные

Цветковые:



тычинка с пыльцой и

семяпочка с зародышевым мешком



Т а б л и ц а 14.2. Изменения, связанные с эмбрионизацией онтогенеза у животных и растений

Признаки эмбрионизации	Животные	Растения
Защита зародыша	Формирование яйцевых оболочек, снабжение яиц запасами пищи, замена мелких яиц крупными	Формирование семенной кожуры, снабжение вегетативного зачатка и зародыша питанием, замена мелких семян крупными
Забота о потомстве	Насиживание яиц, вынашивание детенышей, строительство гнезд, передача индивидуального опыта потомству и т.д.	Защита семени завязью (будущим плодом), развитие вегетативного зачатка под «опекуномством» материнского организма
Упрощение циклов развития	Переход от развития с метаморфозом к прямому развитию, неотения	Ускорение жизненного цикла, неотения
Усиление роли внутренней среды	Возникновение плацентарности, амниона, аллантоиса, живорождения	Переход к развитию зиготы в зародышевом мешке, «живорождение»

2. Автономизация

Это процесс **снижения значения факторов внешней среды и повышения устойчивости развития**

(пример - инкубатор с яйцами разных птиц, семена.....)

В процессе эволюции происходит **уменьшение зависимости от среды**

1.этап. Сигналом для развития становятся только **повторяющиеся** факторы среды.
(Например, длина светового дня)

- Т.о. происходит освобождение от **случайных** факторов среды.

2. этап - сужение для развития значения факторов внешней среды до минимума в качестве 1 **толчка**,

то есть переход к регуляторному механизму развития

- Пуск внутренних механизмов - это результат **канализирующего стабилизирующего отбора** в условиях **меняющейся среды**.

3. Совершенствование регуляторных механизмов  **самонастраивающийся** механизм развития по принципу **обратной связи**.

4. этап. Усиление
роли **внутренней
среды +
регуляторные
механизмы**



возникновение
гомеостаза

- как способности биосистем поддерживать постоянство

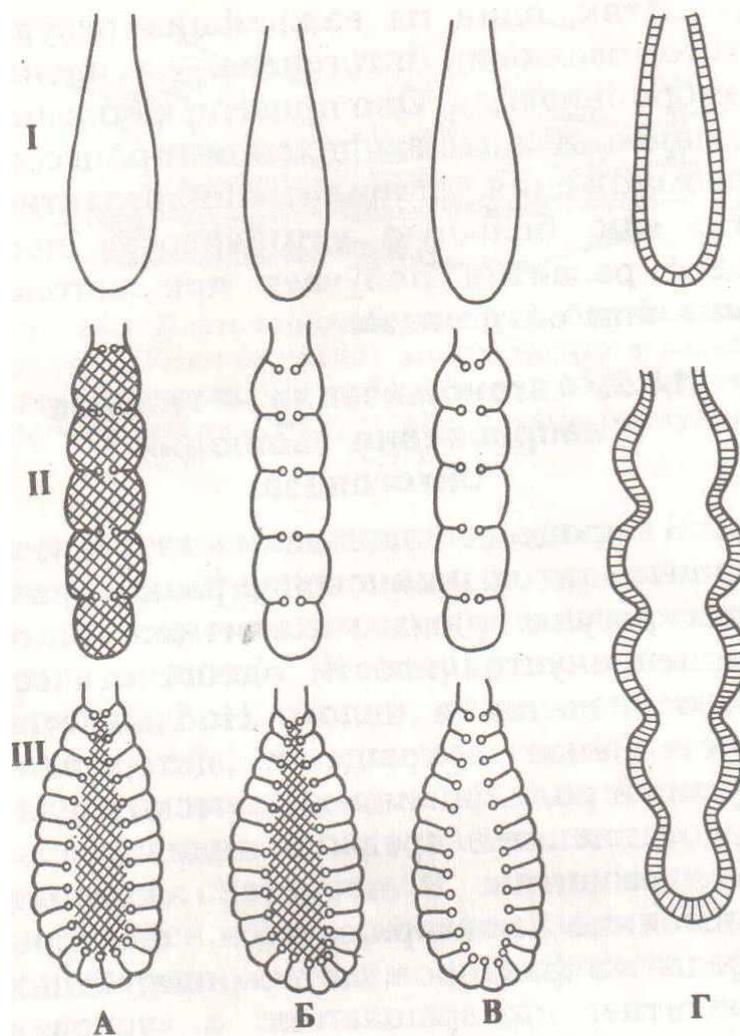


Рис. 14.4. Пример автономизации онтогенеза— развитие легких в разных группах позвоночных: А—у аксолотля (*Ambystoma*); Б—у чесночницы (*Pelobates*); В—у жабы (*Bufo*); Г—у ящерицы (*Lacerta*). I—III стадии развития. Двойной штриховкой показаны части легкого, дифференцирующиеся лишь под влиянием дыхания. Видно, что у жабы и ящериц дифференцировка легкого идет до начала функционирования (по А. А. Машковцеву, 1936)

**Автономизация
онтогенеза -
результат
отбора,
направленного
на формирования
стандартного
фенотипа.**

**Т.о. онтогенез
является
результатом
филогенеза**

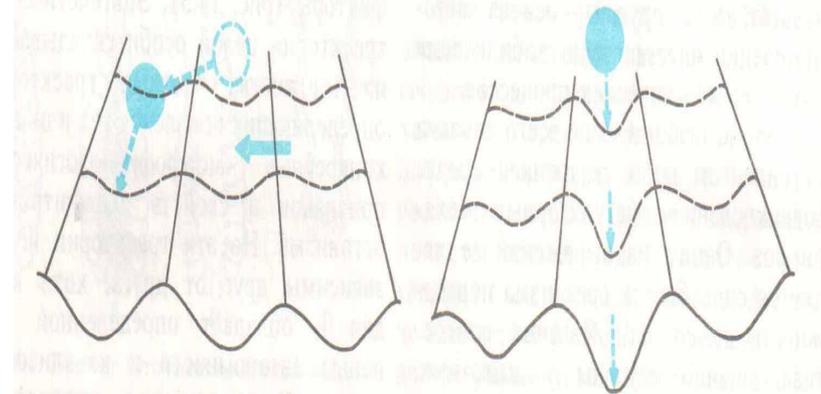
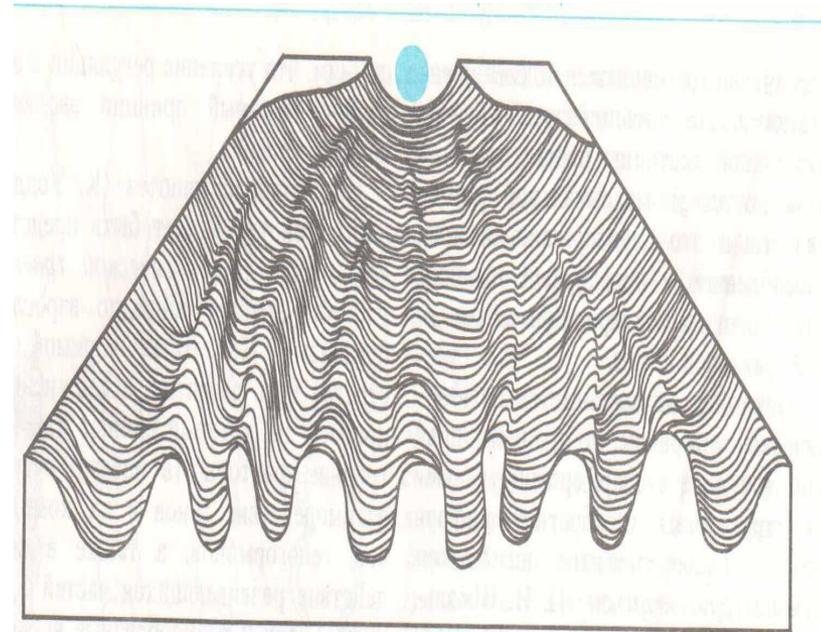
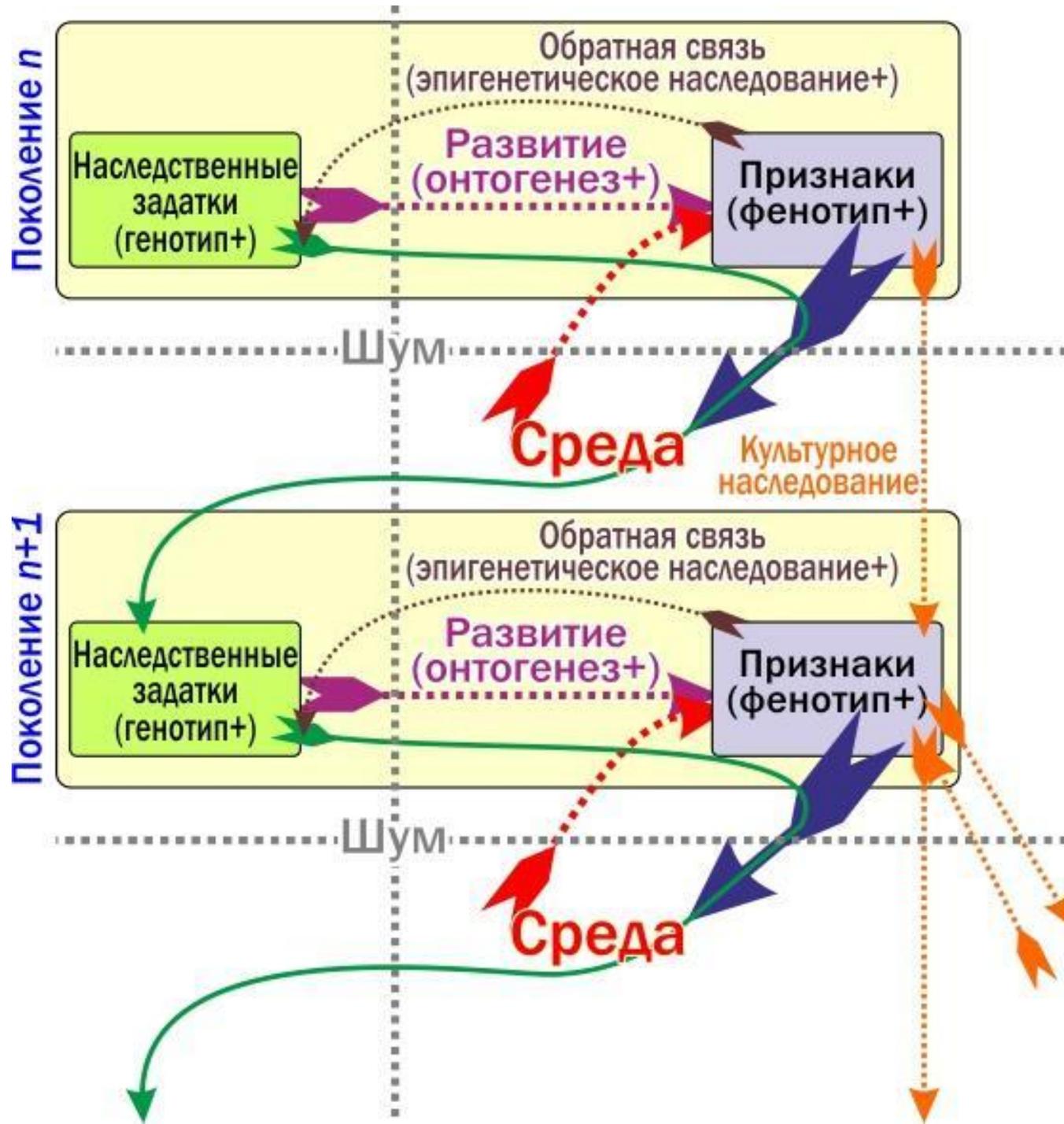


Рис. 14.5. Эпигенетический ландшафт. Шарик на вершине—клетка, долины—различные возможные пути развития в онтогенезе—креоды (по К. Уоддингтону, 1966; из Р. Рэфф и Т. Коффен, 1986).

Синяя стрелка—возникающие в среде возмущения, прерывистая—пути развития клетки. В результате отбора один из способов развития становится преобладающим.



Онтогенез - предпосылка филогенеза

- Онтогенез является не только результатом, но и **предпосылкой** для филогенеза,
- На онтогенетическом уровне, когда идет *развертывание генетической программы* особей, возможны **изменения**.
- Если они **подхватываются отбором**, то становятся основой для **изменения групп**, то есть определяют ее филогенетический путь.

Разные пути изменения онтогенеза:

1.Изменение самого хода онтогенеза

А). неотения –

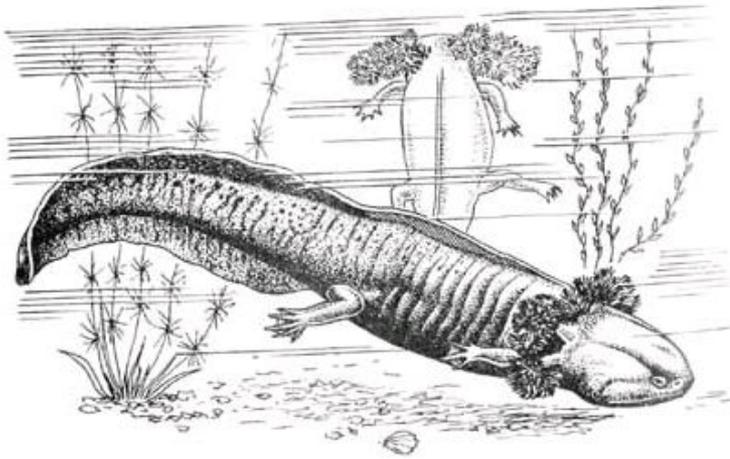
способность к размножению на ранних (личиночных) стадиях развития.

Это явление основано на преждевременном созревании - **акцелерации** и

сохранении **ювенильного** образа жизни.



a

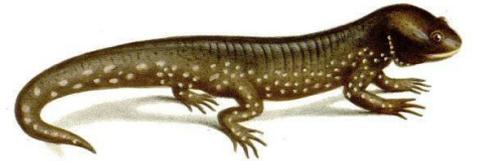
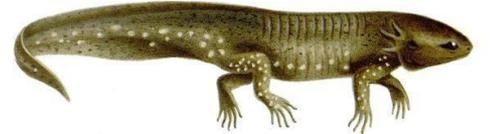
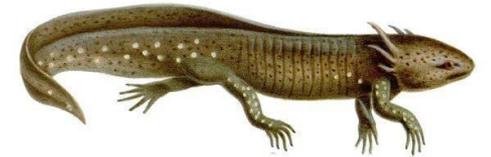
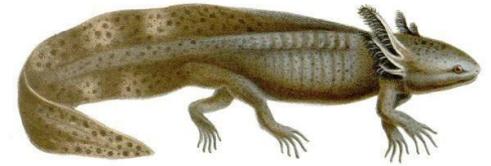


б

Рис. 102. Амбистома (а) и ее неотеническая личинка аксолотль (б)

- **факультативная неотения**

Аксолотль-
Сохранение
способности
к метаморфозу





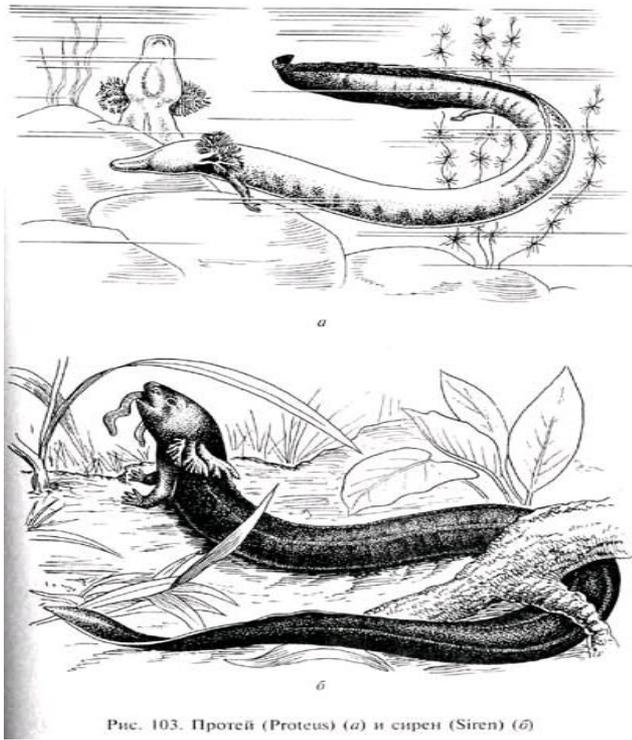


Рис. 103. Протей (Proteus) (а) и сирен (Siren) (б)

- **постоянная неотения**

**Большой сирен,
протей**

- утрачивается способность к метаморфозу и половозрелость на личиночной стадии.



- Важная роль неотении в эволюции крупных систематических групп

Происхождение трав от деревьев - выпадение стадий верхних ярусов и передачи функций - нижним.

Образование трав - ускорило эволюцию – почвы - накопление органики -- возрастание суммы жизни и скорости круговорота.

Следствием неотении является:

- ***снятие узкой специализации*** вида при утрате последних стадий
- ***сокращение времени для смены поколений*** (усиление отбора).

Поэтому неотения способствует **повышению эволюционной пластичности** вида.

Б) Фетализация - сохранение у взрослых организмов некоторых эмбриональных признаков

- *(хрящ- земнов., рыбы; сохранение инфантильности поведения жив-х и возможность приручения) Путь возникновения бескилевых птиц*

В) Адультизация - возникновение дефинитивных черт на ранних стадиях онтогенеза

(например, некоторое облегчение скелета, редукция надглазничного валика, уменьшение размера зубов и другие изменения, происшедшие при становлении организации неантропов).

2. Изменение места и времени закладки органов:

- **гетерохронии** - смещение времени закладки (явление педоморфоза);
- **гетеротопии** - смещение места закладки;
- **акцелерация** - ускорение закладки;
- **ретардация** – запаздывание закладки

3. филэмбриогенезы

Это накопление наследственных изменений при протекании онтогенеза на разных стадиях развития

В зависимости от стадии развития различают:

архаллаксисы, девиации, анаболии

Изменения возникают на любом этапе развития и различаются по характеру и масштабу вызываемых эволюционных преобразований. *(Зависит от мутаций, жизнен. важные структурные гены - архаллаксисы. Анаболии чаще, т.к. не затрагивают морфолог. устойчив. признаки и жизнеспособность.)*

История накопления данных о соотношении онто- и фило-генеза

А.Н. Северцов



- Теория филэмбриогенезов

Важны изменения, затрагивающие эмбриогенез, а те изменения, которые происходят в постэмбриональном развитии в эволюции несущественны

Филогенетика: заполнение пустой оболочки «основной биогенетический закон»



СЕВЕРЦОВ

Алексей Николаевич
(1866-1936)

капитальные труды
по филогенезу
низших позвоночных

Филэмбриогенезы – рекапитуляция наоборот
«Эволюционные изменения состоят в изменении
хода онтогенетического развития».

филэмбриогенез – такие изменения
индивидуального развития, которые имеют
филогенетическое значение

анаболия - от греч. anabole — подъем – надставка
конечных стадий

архаллаксис – изменение начальных стадий
морфогенеза

девиация – отклонение на средних стадиях развития,
отклонение без повышения финального качества

редукция органов

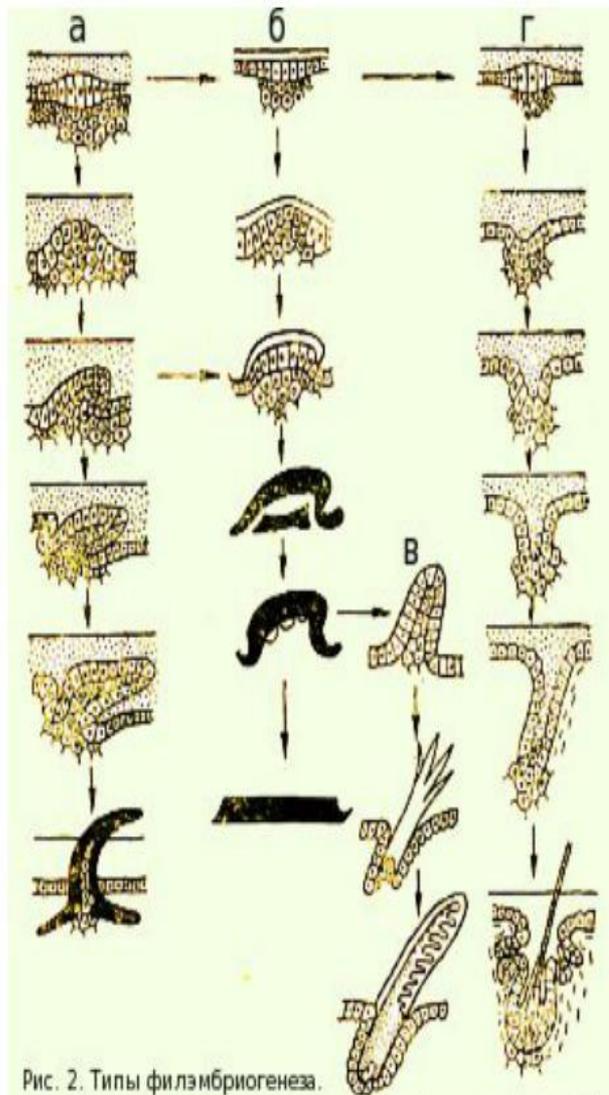


Рис. 2. Типы филогенеза.

Филогенетическое развитие костной чешуи акулы (а), роговой чешуи рептилии (б) - девиация; пера птиц (в) - анаболия; волоса млекопитающих (г) - архаллаксис

- **архаллаксысы** - изменения на **начальных** стадиях развития (позвонки у змей, у растений - двудольные - однодольные).
- **девиации** - изменения на **средних** стадиях (развитие чешуи у рептилий; клубни и луковицы - из первичной почки).

Развитие чешуй и волос

А - костная чешуя рыб;

Б - роговая чешуя рептилий;

В - волос млекопитающего

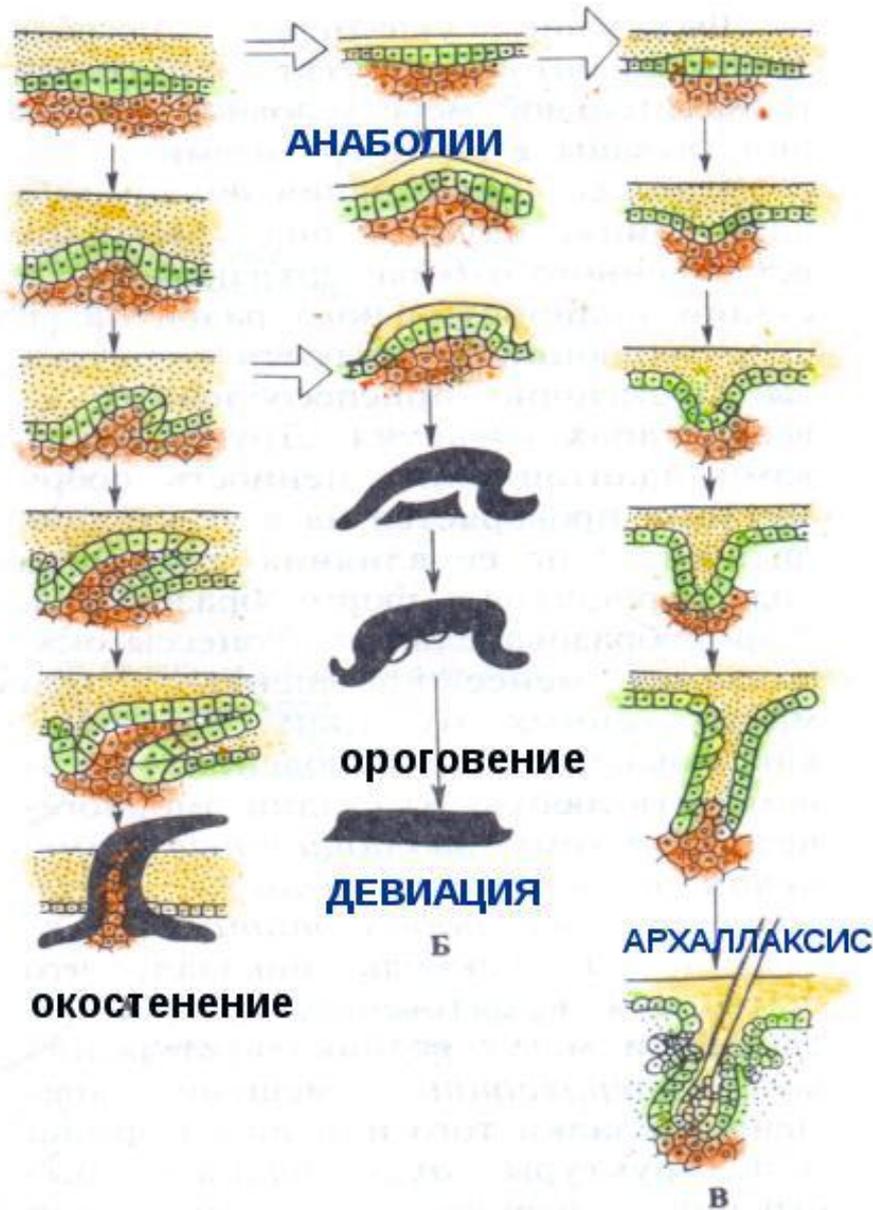




Рис. 14.6. Пример анаболии. Развитие грудных плавников морского петуха (*Trigla lucerna*): А—крупный малек с плавниками типичного для бычков строения (все лучи соединены перепонкой); Б—более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых лучей; В—взрослая рыба с тремя пальцеобразными придатками в передней части плавника (по А. Н. Северцову, 1939)

- **анаболии** - изменение на **поздних** стадиях
- Происходит **удлинение онтогенеза**.
- Дифференциация мышц;
- рассечение листьев пальмы.

Анаболия

- эволюционное изменение формообразования на поздних стадиях развития (А.Н. Северцов). Такие изменения («надставки») широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры. С каждой новой анаболией прежние конечные стадии развития как бы передвигаются в глубь онтогенеза. Например, *изменения в строении скелета позвоночных, дифференцировке мышц и в распределении кровеносных сосудов* связаны с надставками на поздних стадиях развития. Так, *грудные плавники у морского петуха (Trigla)* вначале развиваются, как и у других близких видов рыб, а затем происходит анаболия — передние три луча разрастаются и отрастают как пальцеобразные придатки



Анаболии

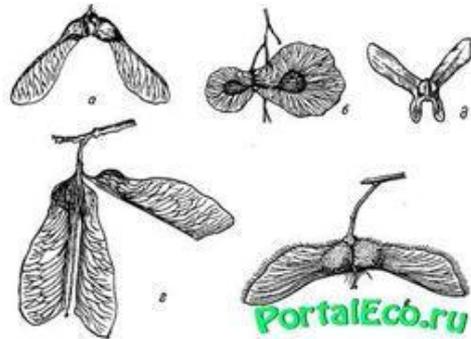
- или надставки, возникают на поздних стадиях, после того, как орган практически завершил свое развитие, и выражаются в добавлении дополнительных стадий, изменяющих конечный результат.



<http://trendymen.ru/guide/37844/>

museumimb.ru

- Анаболии встречаются и у растений. Так, например, полагают, что крыловидные выросты у семян многих растений образовались как анаболии, связанные с возобновлением роста тканей завязи или чашелистиков на конечных стадиях формирования семян. Возможно, что плодовые тела у грибов появляются в эволюции, как надставка развития для лучшего распространения спор.



- Анаболия приводит к возникновению новых эволюционных дифференцировок конечных стадий онтогенеза.

Филэмбриогенезы - проявляются в эмбриогенезе и имеют **адаптивное** значение у взрослых форм.



Соотношение онто- и филогенеза

1. Сам **онтогенез** претерпевал **эволюцию** в ходе исторического времени, направленную на повышение устойчивости (*повышение организации, эмбрионизация, автономизация*).
2. **Процессы** онто- и филогенеза **согласованы** через зависимость механизмов их протекания, т.е. онтогенетические **корреляции** служат основой филогенетических **координаций**.

3. **Наследственные изменения** онтогенеза являются **материалом** для филогенеза. Филэмбриогенезы, неотения - это основа филогенетических преобразований.

4. **Онтогенез** не только предпосылка, но и **результат** филогенеза, так как новые изменения индивидуального пути развития закрепляются у какой-либо группы только в процессе филогенеза.

Это отражается в процессе **рекапитуляции**, то есть **повторении развития предковых форм**.

Причем на *ранних* стадиях - черты более *отдаленных* предков, на *поздних* - более *близких*.

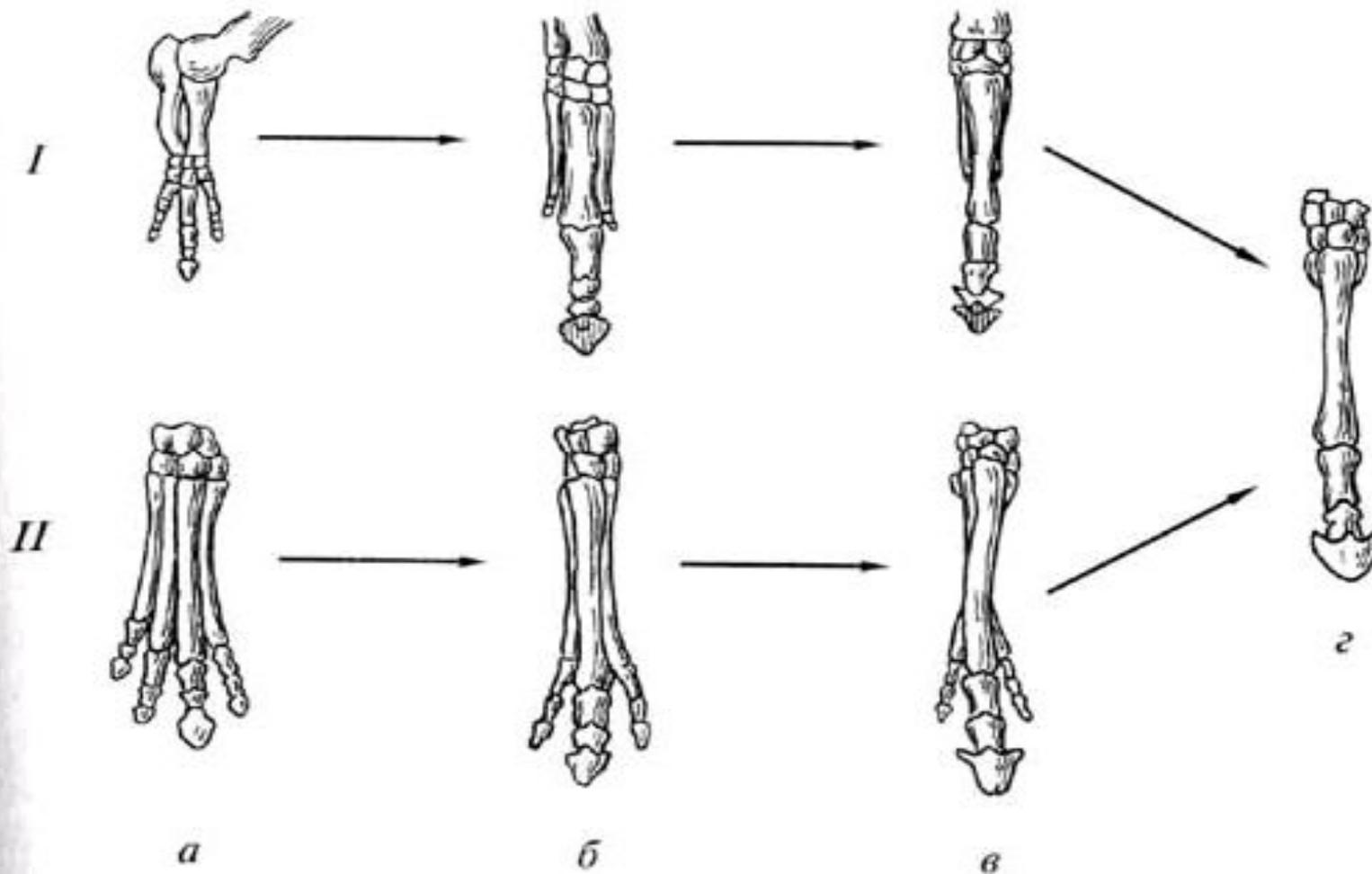


Рис. 101. Последовательные стадии онтогенеза (I) и филогенетических преобразований (II) передних конечностей лошади:
а — Eohippus; *б* — Miohippus; *в* — Merychippus; *г* — Equus

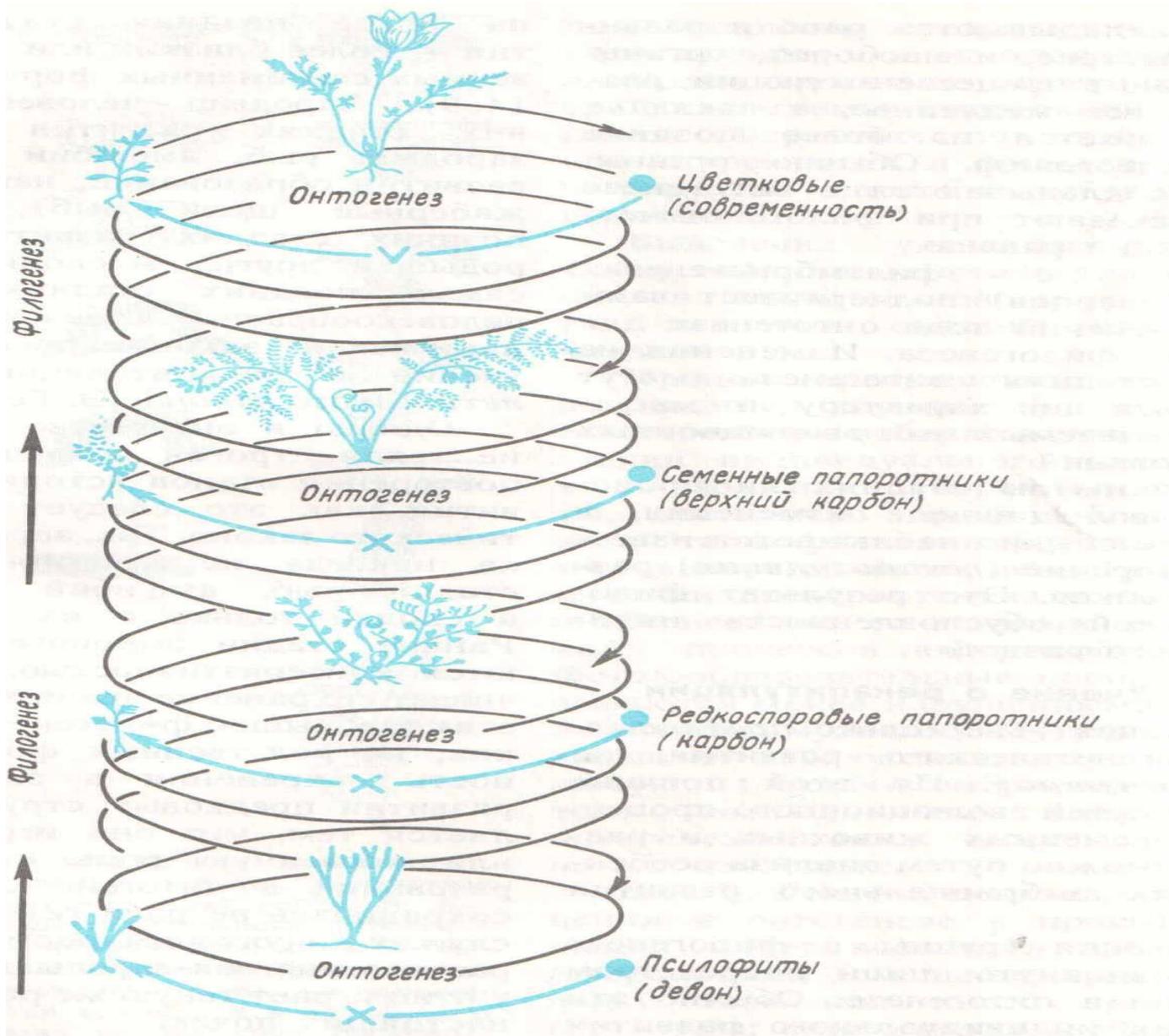
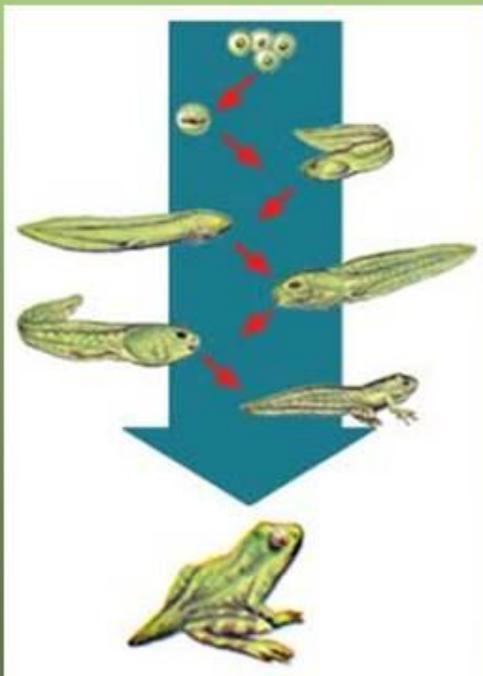


Рис. 14.8. Схема соотношения онто- и филогенеза на примере развития цветковых растений (по В. Пиммерману 1966)

▪ Биогенетический закон

Сформулировали немецкие учёные XIX века Эрнст Геккель и Фриц Мюллер:
«Онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза»



Биогенетический закон



создан на основе:

- учения о **рекапитуляции**

- **закона зародышевого сходства** (Бэр),

т. е. сходства ранних стадий развития предковых и родственных форм.

Современная интерпретация биогенетического закона

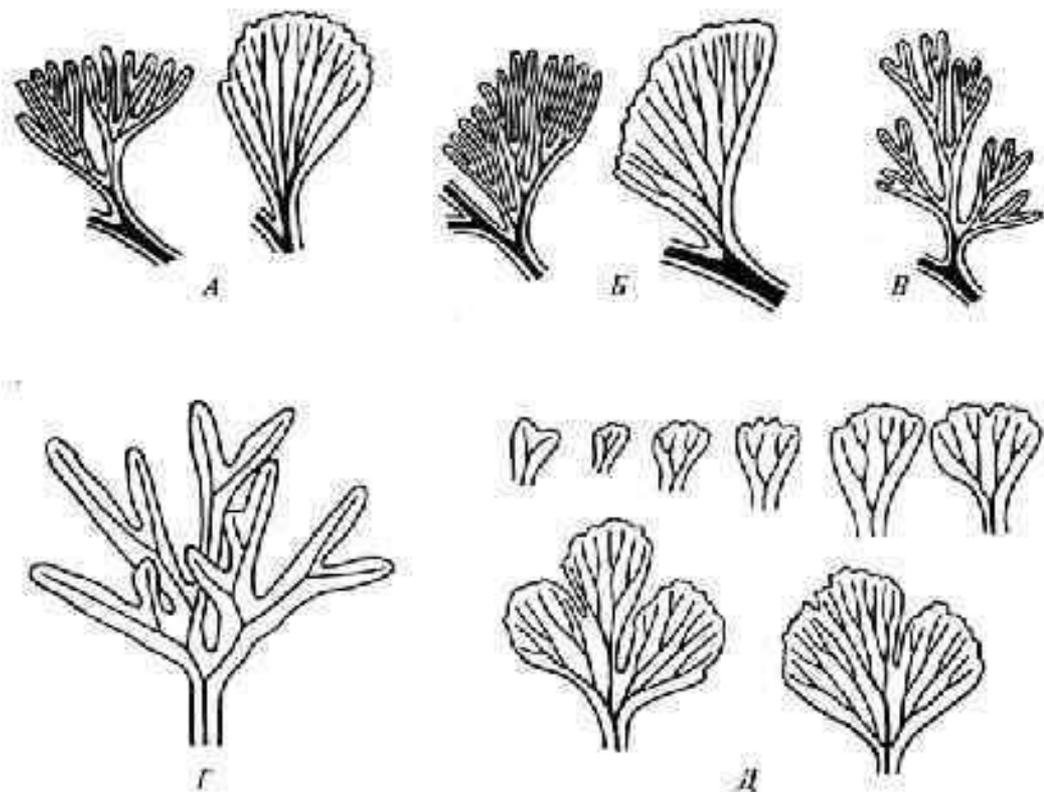
1. В ходе онтогенеза **не всегда повторяется строгая последовательность** повторения этапов исторического развития.
2. В зародышевом развитии повторяются только **зародышевые** черты предковых форм.
3. Онтогенез - источник **новых направлений** филогенеза.
4. Сохранение на ранних стадиях эмбрионального развития предковых форм связано с их **ролью в формообразовании**
(предпочка птиц - индуктор для формирования настоящей почки).

5. Рекапитуляции или повторения развития предковых форм бывают не только морфологические, но и ***функциональные.***

Например, формирование системы регуляции у растений в такой последовательности как они возникали в филогенезе:

ионная, трофическая, гормональная.

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.

Разнообразие форм и способов эволюции онтогенеза

является основой

филогенетического

развития организмов.

