

Казанский федеральный университет
Институт Фундаментальной Медицины и Биологии

Специализация: Биоресурсы и Биоразнообразие

ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

для биологов-магистрантов
2-го курса

Зелеев Равиль Муфазалович,
к.б.н., доцент кафедры зоологии и общей биологии
КФУ
zeleewy@rambler.ru

Казань - 2018

1. Введение: анонс, терминология.		
2. Варианты Биосистем и их взаимные трансформации	9.10	1,2. (13.11)
3. Фундаментальные законы как познавательный инструментарий	16.10	3,4. (20.11)
4. История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза		
5. История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза (продолжение)	23.10	5,6. (27.11)
6. Варианты понимания терминов «гомология» и «аналогия» и их анализ		
7. Анализ современных представлений о законах и механизмах ЭБР животных	30.10	7,8. (4.12)
8. Основные эпизоды эволюции Биосистем в современных сценариях эволюции Биосферы		
9. Проблемы в современных представлениях об ЭБР	6.11	9,10 (11.12)
10. Прогнозы и перспективы развития ЭБР		
		11,12 (18.12)
Зачёт		25.12 ?

Ряд общебиологических обобщений имеет прямое отношение к становлению и развитию современных представлений об ЭБР:

- Открытие и уточнение клеточного строения живых организмов (А. Левенгук, Р. Гук, Шлейден, Шванн, Вирхов и др.);
- Теория зародышевых листков (Х.И.Пандер)
- Представления о возможных путях возникновения многоклеточности (Э.Геккель, И.И.Мечников, А.В. Иванов и др.);
- Варианты понимания биогенетического закона (Ш. Бонне, Ж.-Б. Ламарк, К. Бэр, Ч. Дарвин, Э.Геккель, Ф. Мюллер и др.);
- Представления о гетерохронии, гетеротопии и других закономерностях онтогенеза (Эрнст Геккель, А.Л. Тахтаджян, Стивен Гулд, и др.);
- Теория олигомеризации гомологичных органов (В.А. Догель, К.С. Городков и др.);
- Принцип модульной организации (Ридль, Боннер, Гилберт и др.);
- Учения о рекапитуляциях, компенсации функций, эквивинальности развития и др.



Антони ван Левенгук
(1632-1723)



Вирхов Рудольф
(1843-1905)

Формирование органов



**Христиан Иванович Пандер
(1794-1865, Россия)**

ученик Каспара
Фридриха Вольфа

Зародышевые листки были впервые описаны в работе русского академика Х. Пандера в 1817 г., изучившего эмбриональное развитие куриного зародыша

Сущность теории зародышевых листков сводится к двум основным положениям: 1) организмы многоклеточных животных развиваются из трех зародышевых листков: наружного, или эктодермы, среднего, или мезодермы, внутреннего, или энтодермы; 2) каждая система органов у разных групп многоклеточных животных развивается, как правило, из одного и того же листка.

Теория зародышевых листков

Бэр Карл Максимович (1792-1876)



- ввёл в характеристику «типов» Ж.Кювье «эмбриологический принцип»: каждый главный тип животной организации следует особому плану развития ... План развития есть не что иное как становящийся тип, и тип есть результат плана развития.
- сформулировал «закон эмбриональной дивергенции», более известный как «закон зародышевого сходства», или «закон Бэра», как чисто эмпирическое правило, поскольку эволюцию в современном понимании он не признавал

Основные признаки типа развиваются в первую очередь. «Мы тем самым признаём в качестве закона индивидуального развития:

1. что в каждой большой группе общее образуется раньше, чем специальное;
2. в отношениях между формами из всеобщего образуется менее общее и т.д., пока, наконец, не выступает самое специальное;
3. каждый эмбрион определённой животной формы вместо того, чтобы проходить через другие определённые формы, напротив, отходит от них;
4. следовательно, в основном эмбрион высшей формы никогда не проходит на другую животную форму, но только на её эмбрионы

История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза

Натурфилософский период: самозарождение - креационизм

Новое время: преформизм – эпигенез

Создание современных представлений: от «лестницы существ Аристотеля – Бонне - Ламарка» - к «теории типов Кювье – Бэра», «теории зародышевых листков» и разным вариантам понимания «закона зародышевого сходства»

● Биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля

Теория филэмбриогенеза А.П. Северцова и модусы филэмбриогенеза

Гетеробатмия, гетерохронии, гетеротопии: их причинность, механизмы и эволюционные следствия

Современное состояние проблем эволюционной биологии развития: молекулярная биология, эпигенетическая теория эволюции и «evo-devo»

Ч. Дарвин о зародышевом сходстве



Чарльз Дарвин (1809-1882)

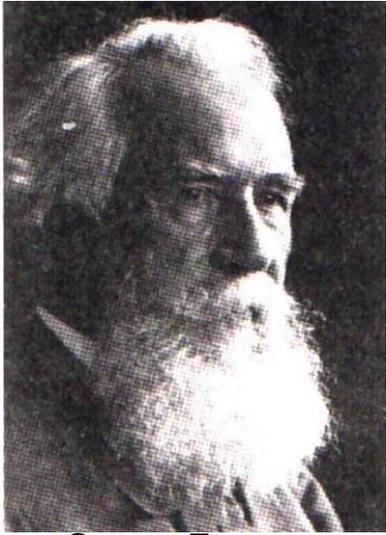
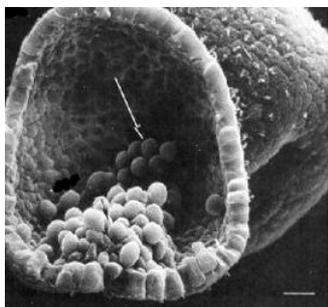
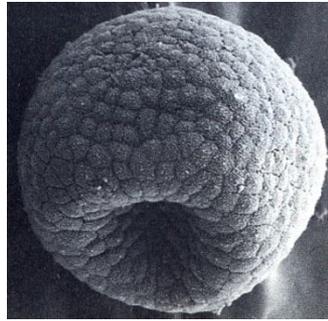
Рыба	Курица	Свинья	Человек	Бесчелюстные	Хрящевые рыбы	Костные рыбы
				Амфибии	Рептилии	Птицы
				Сумчатые млекопитающие	Плацентарные млекопитающие	

«Эмбриология значительно выигрывает в интересе, если мы будем видеть в зародыше более или менее потускневший портрет общего прародителя всех членов одной большой группы в его взрослом или в личиночном состоянии»

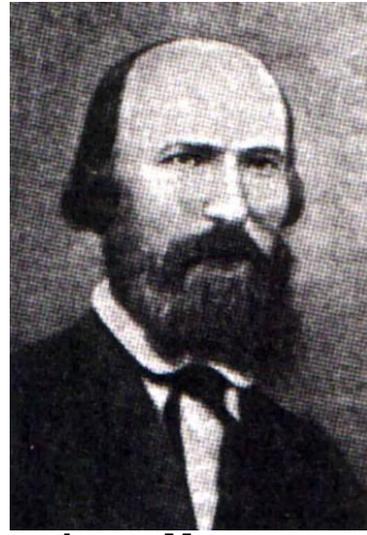
Дарвин, 1898, с. 302



рекапитуляция



Эрнст Геккель
(1834-1919)



Фриц Мюллер
(1821-1897)

Общая морфология» (1866) «За Дарвина»
«Теория гастреи» (1874) (1864)
«Антропогенія» (1874)

Онтогенез – краткое повторение филогенеза

Биогенетический закон

- Онтогенез повторяет филогенез ...
- Филогенез - это «механическая причина онтогенеза»

«Эволюция – это преобразование онтогенезов. Не зная фундаментальных закономерностей онтогенеза, смешно замахиваться на якобы окончательное знание основных закономерностей филогенеза ...»

Мейен С.В., 1987



Эрнст Геккель
(1834-1919)

Заслуги Геккеля:

Популяризация учения Ч. Дарвина и «создание» питекантропа

Формулировка Биогенетического закона

Создание концепции происхождения многоклеточных (теория гастреи)

Введение понятий: «**онтогенез**», «**филогенез**», «**гетерохронии**» (акселерация, ретардация), «**гетеротопии**» и др.

Разделение признаков зародыша на **палингенетические** (связаны с рекапитуляцией предковых состояний)

и **ценогенетические** (отражающие лишь адаптации зародыша: амнион, желточный мешок, аллантоис)

Создание прекрасных иллюстраций различных представителей животного царства

«Онтогенез не повторяет филогенез, а творит его!» (Гарстанг, 1922)

...можно сделать вывод, что эмбриологический метод, как особый метод реконструирования филогении, не обоснован ни теоретическими соображениями, ни эмпирическими данными.

Выдержки из монографии Н.Ю. Клюге:
Современная систематика насекомых.
СПб.: Лань, 2000. – 336с.

Современная систематика насекомых

- Для обоснования «биогенетического закона» используют специально подобранные примеры, в которых животные из разных таксонов на более ранних стадиях онтогенеза имеют большее сходство между собой, чем те же животные на более поздних стадиях онтогенеза.
- Многие исследователи неоднократно пытались использовать «биогенетический закон» для выявления полярности признаков (т.е. для установления того, в каком направлении происходила эволюция того или иного признака) и для реконструирования предка. Зачастую это приводило к явно ошибочным гипотезам.
- В энтомологии примерами безрезультатных попыток применить биогенетический закон являются существовавшая в XIX в. теория об исходном камподиевидном предке насекомых, основанная на сходстве *Camptodea* и некоторых личинок насекомых; попытки объяснить происхождение крыльев насекомых исходя из развития крыльев в онтогенезе, представление о гомологии вентральных придатков стрекоз с церками и др.
- Некоторые авторы считают, что чем раньше в онтогенезе проявляются различия между животными, тем раньше произошла дивергенция этих животных в филогенезе; На основании этого предполагают, в частности, полифилетическое происхождение членистоногих, мотивируя это тем, что у разных членистоногих различаются ранние этапы эмбриогенеза. Однако, если логически продолжить эту мысль, то мы приходим к абсурдному выводу, что разные группы членистоногих и даже разные представители такого явно голофилетического таксона, как *Collembola*, произошли от разных простейших, поскольку у них описаны разные типы дробления яйца – т.е. перехода от одноклеточного к многоклеточному состоянию.
- В целом, однако, «биогенетический закон» оказался малопопулярным среди энтомологов, т.к. глубокая специализация личинок у большинства насекомых наглядно демонстрирует несостоятельность этого закона

Применимость биогенетического закона к конкретному случаю:

«... работа, вызвавшая наибольший резонанс в прессе, касалась одного вида бабочек *Astrartes fulgerator* описанного в 1775 г. на основе морфологии взрослых особей. Двое из соавторов изучали личинок этой бабочки в течение 25 лет в одном из охраняемых районов Коста-Рики и обнаружили внутри вида несколько групп, различающихся по морфологии личинок и пищевым предпочтениям. Когда проанализировали последовательности фрагмента CO1 у 466 личинок, оказалось, что на филогенетическом древе они образовали более 10 кластеров, коррелирующих с различиями в названных выше морфологических и экологических признаках. Дивергенция последовательностей составила 0-8% (в среднем 2,8%), т.е. у многих особей выше, чем обычно бывает в популяциях, представляющих один вид. Был сделан вывод, что *Astrartes fulgerator* представляет собой комплекс, состоящий не менее, чем из 10 видов»

Шнеер В.С., 2009. ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия // Журн. общ. биол. Т. 70. № 4. С. 296-315.(стр. 299)

Приведённый пример – свидетельство конвергенции признаков имаго (в силу детерминированности их морфологии средой). Между тем для генетически близких форм типична обратная ситуация: если для имаго находятся надёжные морфологические различия (хотя бы по строению гениталий), то для личинок точное определение вида, как правило, невозможно (данный феномен противоречит и традиционно понимаемой трактовке биогенетического закона Геккеля-Мюллера).

2

... факты, служившие основанием для одной концепции, часто могут получать диаметрально противоположное толкование в другой. Так, классические исследования скрытого генетического полиморфизма природных популяций С.С. Четвериковым (накопление рецессивных мутаций), послужившие основой последнего «эволюционного синтеза», в рамках эпигенетической теории (ЭТЭ) указывают на эффект порождения совершенно разными генотипами единого фенотипа (Шишкин, 1981).

... Сходные эффекты указывал в своё время и С.С. Шварц (1980, с. 230): **«онтогенез способен формировать гармонично развитые организмы и в тех случаях, когда ведущий признак выходит за пределы фиксированной эволюцией нормы изменчивости»**, что говорит о существенной автономности регуляторных механизмов онтогенеза от генетического багажа.



Четвериков
Сергей Сергеевич
(18-19)



Шварц
Станислав Семёнович
(18-19)

История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза

Натурфилософский период: самозарождение - креационизм

Новое время: преформизм – эпигенез

Создание современных представлений: от «лестницы существ Аристотеля – Бонне - Ламарка» - к «теории типов Кювье – Бэра», «теории зародышевых листков» и разным вариантам понимания «закона зародышевого сходства»

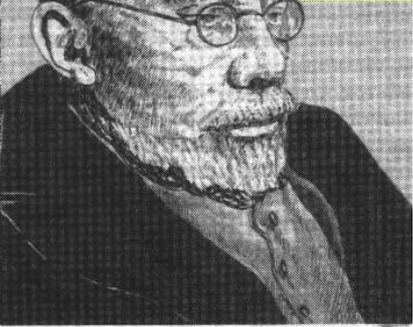
Биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля

● Теория филэмбриогенеза А.П. Северцова и модусы филэмбриогенеза

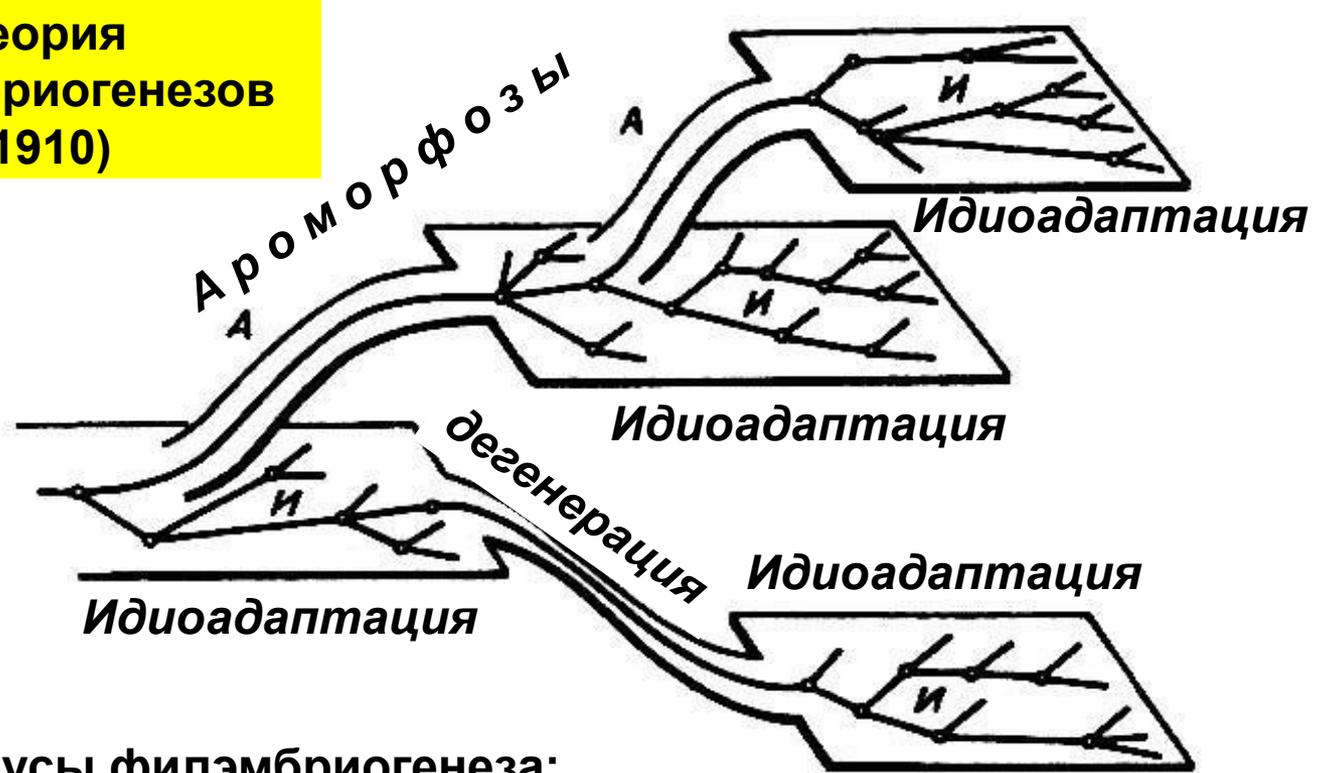
Гетеробатмия, гетерохронии, гетеротопии: их причинность, механизмы и эволюционные следствия

Современное состояние проблем эволюционной биологии развития: молекулярная биология, эпигенетическая теория эволюции и «evo-devo»

Теория филэмбриогенезов (1910)



Северцов
Александр
Николаевич
(1866-1936)



Модусы филэмбриогенеза:

- **Анаболия** (надставка) – животное проходит через все стадии, свойственные предкам, после чего испытывает дополнительные изменения, добавляя к онтогенезу предков новую стадию. Пример – пальмовый вор, перестающий прятать брюшко, в отличие от своих предков раков-отшельников
- **Девуация** (отклонение) – ход развития органа меняется на какой-либо средней стадии, после которой рекапитуляция предкового признака невозможна. Пример – различия в образовании покровных чешуй рыб и рептилий, сходное вначале: у первых доминирует мезодерма, у вторых - эпидермис
- **Архаллаксис** – изменение хода развития органа с момента его закладки, так что ни на одной стадии рекапитуляция невозможна. Пример – появление предков позвоночных

Таким образом, **биогенетический закон применим полностью лишь в случае анаболии**



Андрей Валентинович Макрушин
(род. 1934г.), российский гидробиолог,
д.б.н.
(г. Борок Ярославской обл.)

А. В. Макрушин, В. В. Худолей. Опухоль как атавистическая адаптивная реакция на условия среды. — Журн. общ. биол. Т. 52. № 5. — 1991. — С. 717-722.

Гипотеза эволюционного возникновения механизма старения и онкогенеза

- Позвоночные – **унитарные** организмы, неотенические потомки колониальных (**модульных**) предков
- Метастазы как рудименты точек пролиферации для закладки «зооидов» колонии

Бесполое размножение как пример автономизации подсистем



Козлов А.П. Наследуемые опухоли как фактор прогрессивной эволюции: роль опухолей в происхождении новых типов клеток, тканей и органов // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. - СПб., 2016. – С.61.
...опухоли в эволюции – источник избыточных клеточных масс, необходимых для экспрессии новых генов, появляющихся у Многоклеточных. После экспрессии этих генов клетки опухолей дифференцируются в новых направлениях, давая начало новым типам клеток, тканей и органов

Асцидии – модель ранних этапов эволюции наших предков

История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза

Натурфилософский период: самозарождение - креационизм

Новое время: преформизм – эпигенез

Создание современных представлений: от «лестницы существ Аристотеля – Бонне - Ламарка» - к «теории типов Кювье – Бэра», «теории зародышевых листков» и разным вариантам понимания «закона зародышевого сходства»

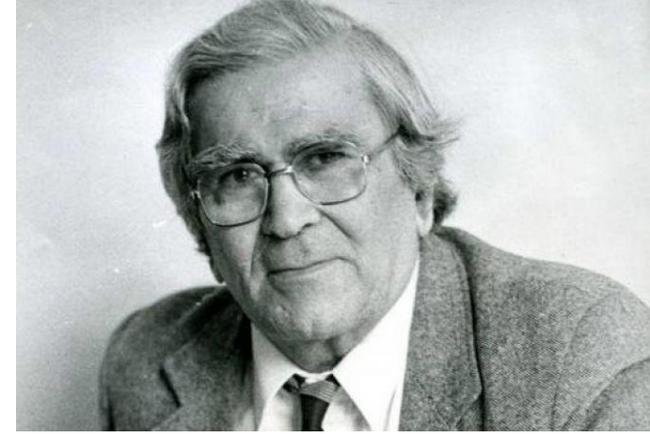
Биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля

Теория филэмбриогенеза А.П. Северцова и модусы филэмбриогенеза

● Гетеробатмия, гетерохронии, гетеротопии: их причинность, механизмы и эволюционные следствия

Современное состояние проблем эволюционной биологии развития: молекулярная биология, эпигенетическая теория эволюции и «evo-devo»

Гетеробатмия – неодинаковый уровень специализации различных частей одного целого, достигнутый в процессе биологической эволюции



**Тахтаджян Армен
Леонович
(1910-2009)**

Гетеробатмия (= разноступенчатость, **гетерохрония** признаков, мозаичная эволюция и др.)

– явление, когда таксон оказывается на разных уровнях организации по разными признакам

Этот термин ввёл отечественный ботаник и эволюционист Тахтаджян А. Л. в 1959 году.

Это явление чаще встречается у растений, как менее интегрированных (в сравнении с животными) существ, отличающихся большей мозаичностью развития. У животных больше выражены «синдромы» признаков – жёстко скоррелированные состояния значений жизненно важных признаков

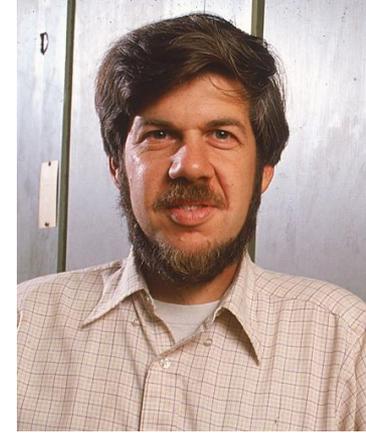
Наиболее широко известны три эволюционных способа изменения эмбрионального и личиночного развития:

1. **разобшение** (диссоциация) процессов развития во времени и пространстве,
2. **умножение** (дупликация) частей с последующей их **дивергенцией**
3. **замещение** функций той или иной структуры

1. К вариантам **разобшения** в эмбриогенезе относят **гетерохронии**, **гетеротопии** и изменения скорости роста частей тела (**аллометрия**)

Термин **гетерохрония** введён ещё Э. Геккелем и означает изменение сроков развития органа у данного вида относительно предковой формы. Гетерохронии обусловлены изменениями времени экспрессии регуляторных генов одного модуля относительно времени экспрессии другого модуля. Смещение времени закладки на более раннее время - **акселерация**, обратный процесс – **ретардация**.

Гетеротопия представляет собой изменение места закладки в эмбриогенезе, что приводит к формированию иного плана строения тела. Пример – смещение места закладки брюшных плавников вперёд при формировании присоски, что позволяло освоить прибрежную зону прибоя. Часто гетеротопия сопровождается **аллометрией**.



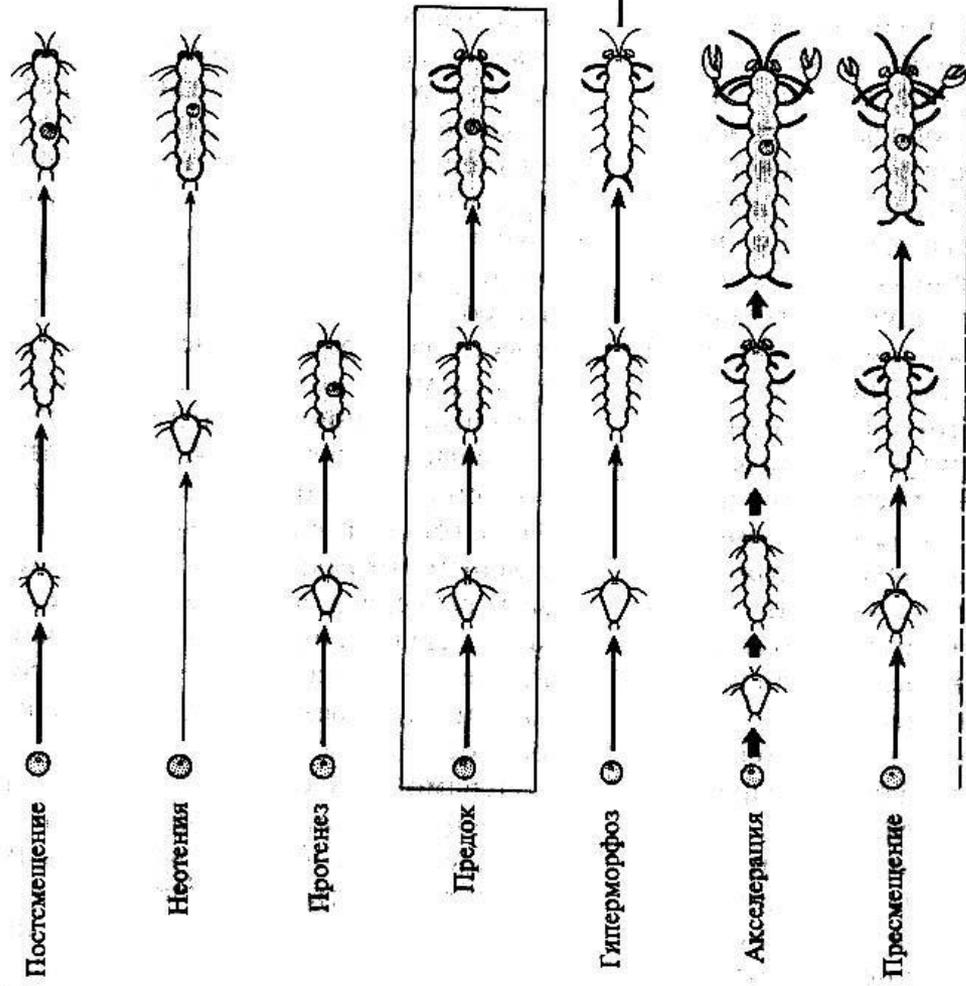
Возможности онтогенеза: типы гетерохронии (Gould, 1977; с небольшими изменениями)

Изменение сроков		Название по системе де Бэра	Морфологический результат
появления соматического признака	Созревания репродуктивных органов		
Ускорение	Без изменения	Акселерация	Рекапитуляция (путем ускорения)
Без изменения	Ускорение	Педоморфоз (прогенез)	Педоморфоз (путем урезывания)
Задержка	Без изменения	Неотения	Педоморфоз (путем задержки)
Без изменения	Задержка	Гиперморфоз	Рекапитуляция (путем продления)

Формы гетерохронии (Рупперт и др., 2008)

70

↑ Скорость развития предковой формы
 ↑ Увеличенная скорость развития
 ↑ Сниженная скорость развития



Растянутый период развития

Период развития предковой формы

Укороченный период развития

Прогенез – скорость развития не меняется, но раннее начало дифференцировки гонад препятствует дальнейшему развитию сомы

Неотения – продолжительность развития и скорость дифференцировки гонад не меняются, но развитие сомы задерживается

Постсмещение – продолжительность и скорость развития сомы, и скорость дифференцировки гонад не меняются, дифференцировка сомы задерживается

Гиперморфоз – скорость развития и начало дифференцировки сомы не меняются, задерживается дифференцировка гонад

Акселерация – рост скорости дифференцировки сомы

Пресмещение – продолжительность и скорость развития не меняются, наблюдается раннее начало дифференцировки

Параметры обеих классификаций:

1. Длительность развития сомы
2. Скорость развития сомы
3. Начало дифференциации и скорость развития гонад

Педоморфоз

(← Потомки →)

Пераморфоз

- **Аббревиация** (Б.С.Матвеев, 1930) – выпадение конечных стадий онтогенеза
- **Анаболия** (А.Н.Северцов, 1912) – надставка, добавление дополнительной стадии с удлинением онтогенеза
- **Архаллакис** (А.Н.Северцов, 1912) – резкое изменение органа на ранних стадиях онтогенеза с перестройкой всех последующих стадий
- **Девиация** (Мюллер, 1864) – отклонение в развитии средних стадий, при которых рекапитуляция возможна лишь для предшествующих стадий
- **Неотения** – задержка онтогенеза с приобретением способности к половому размножению на стадии, предшествующей взрослому состоянию
- **Педоморфоз** (У.Гарстанг, 1922) – способ эволюционных изменений организмов, характеризующийся полной утратой взрослой стадии и соответствующим укорочением онтогенеза, в котором последней становится стадия, бывшая прежде личинкой
- **Рекапитуляция** (И.Меккель, 1811) – повторение в онтогенезе современных организмов – признаков взрослых предков
- **Эмбрионизация** – возникновение в ходе эволюции способности к прохождению части стадий развития в защитных оболочках, например, под защитой материнского организма
- **Дезэмбрионизация** – обратный процесс. Оба процесса могут приводить к заметным эволюционным преимуществам

Значение изучения полиморфизма

Полиморфизм - важный критерий индикации условий обитания и состояния популяции. Различают изменчивость, связанную с различной нормой реакции и находящуюся в пределах нормы реакции генотипа. Последняя может быть разделена на средовую изменчивость и случайную изменчивость развития (которая не может быть прямо сведена ни к генотипическим, ни к средовым различиям).

Случаи **гомологий** с проявлениями **полиморфизма**
(Захаров, 1987):

Гомономия - органы, или части расположены по поперечной оси или радиально

Гомодинамия - органы, расположены вдоль продольной оси тела

Гомотипия (от гомо... и греч. *týpos* — отпечаток), сходство в строении органов, симметрично расположенных по бокам тела (билатерально).

Гомотипичные органы - **антимеры**

Гомотипия – наиболее удобный феномен для изучения **асимметрии**, как количественного показателя степени полиморфизма

2. **умножение** (дупликация) частей с последующей их **дивергенцией**

- Впервые на **полимеризацию**, как ведущий принцип эволюции обратил внимание В.А. Догель.
- Дупликация, создавая избыточность элементов, позволяет им функционально и морфологически дивергировать без утраты прежних функций.
- Одновременно множественные гомологичные структуры могут подвергаться **олигомеризации** (например, в условиях уменьшения размеров, что часто сопровождается изменением пропорций)
- Дупликации могут быть и на молекулярном уровне: формирование семейств генов (*Нох-гены*, и др. семейства).



Догель

Валентин
Александрович
(1935-2017)

3. **смена функции – коаптация**

часто происходит в результате дупликации, сопровождается также случаями **преадапций**

История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза

Натурфилософский период: самозарождение - креационизм

Новое время: преформизм – эпигенез

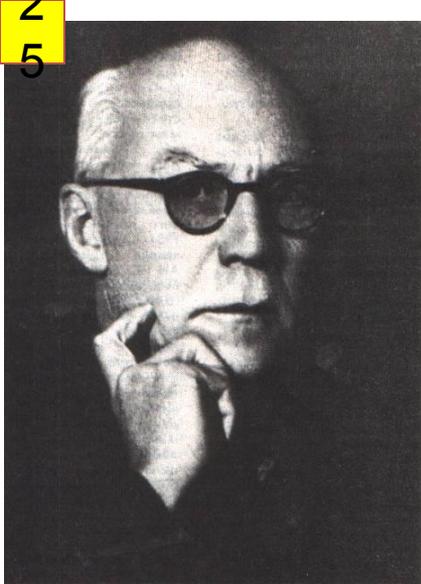
Создание современных представлений: от «лестницы существ Аристотеля – Бонне - Ламарка» - к «теории типов Кювье – Бэра», «теории зародышевых листков» и разным вариантам понимания «закона зародышевого сходства»

Биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля

Теория филэмбриогенеза А.П. Северцова и модусы филэмбриогенеза

Гетеробатмия, гетерохронии, гетеротопии: их причинность, механизмы и эволюционные следствия

● Современное состояние проблем эволюционной биологии развития: молекулярная биология, эпигенетическая теория эволюции и «evo-devo»



Шмальгаузен
Иван Иванович
(1884-1963)

Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948. 396с.

- Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. – Л.: Изд. АН СССР, 1938. – 144с.
- Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 224с.

В работе, посвящённой стабилизирующему отбору, он подчёркивал, что Дарвином указана лишь ведущая форма отбора, а **стабилизирующая – недооценена** с точки зрения творческой роли.

«...любая адаптивная модификация является выражением нормы реакции, прошедшей длинный путь исторического развития в меняющихся условиях существования. Она связана с выработкой «каналов», ко которым идёт развитие той или иной модификации ... при этом внешний фактор среды только вызывает **переключение развития** в один из существующих каналов»

... идея **прогрессирующей автономизации развития** ...

6 Основные постулаты ЭТЭ (Шишкин, 2003):

- Наследственность — не партнёр естественного отбора, а его продукт, выступающий как системное свойство онтогенеза.
- Эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются в направлении генотипа, а не наоборот.
- Предметом эволюции являются целостные системы развития, параметры которых не могут быть описаны в терминах их элементарных составляющих (локусных генов, типов клеток и т.д.).
- Мутации не инициируют эволюционного процесса, так как могут влиять лишь на выбор реализуемой траектории в данной системе развития, не меняя свойств самой системы (Гольдшмидт, Уоддингтон).
- Подлинный материал естественного отбора — неустойчиво воспроизводимые системные aberrации развития, а не «наследственные факторы», управляемые менделевскими законами.
- Область проявления менделевских соотношений в природе — это популяции, характеризующиеся адаптивным полиморфизмом, т. е. состоящие из альтернативно стабилизированных морф.
- Отбор всегда является стабилизирующим. «Движущий отбор» есть лишь суммарное описание актов стабилизации последовательных однонаправленных отклонений, каждое из которых вызывается лишь возмущениями в системе развития.

Эволюция как изменение онтогенезов

Вопрос о том, какой биологический или культурно-социальный признак стал определяющим в формировании человека пока не может быть решён однозначно. Ещё сложнее с прогнозами. Но ростки будущего появляются уже сегодня, хотя их трудно бывает разглядеть в нынешних отклонениях от нормы



ЧЕЛОВЕК БУДУЩЕГО: ЮРКИЙ И УСТОЙЧИВЫЙ

Подвижные уши с густым волосатым покровом, предохраняющим от повреждений и насекомых. Разворачиваются на источник звука.

Шея изогнута назад (это вынужденная мера, чтобы голова смотрела вперед). Усилена крупными позвонками.

Более толстые межпозвоночные диски с большим запасом прочности.

Массивный таз с повышенной мышечной массой. Снабжен запасами жира - источником энергии.

Шесть пальцев с тонкими последними фалангами.

Колени назад разгружают сустав.

Выпуклые и усиленные мышцы голени.

Рост не более 150 см. Центр тяжести расположен низко, что создает устойчивость.



Глаза с не мутнеющим хрусталиком на основе биополимеров.

Торс наклонен вперед, что ослабляет нагрузку на позвоночник.

Гениталии расположены под мышками.

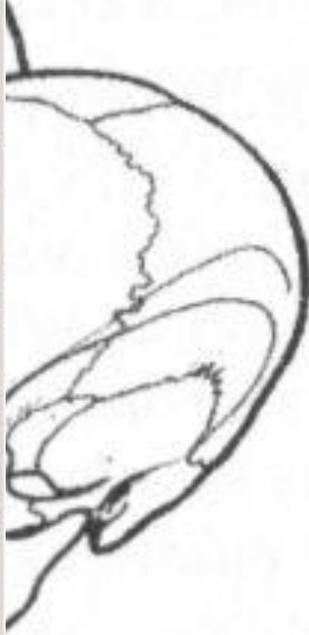
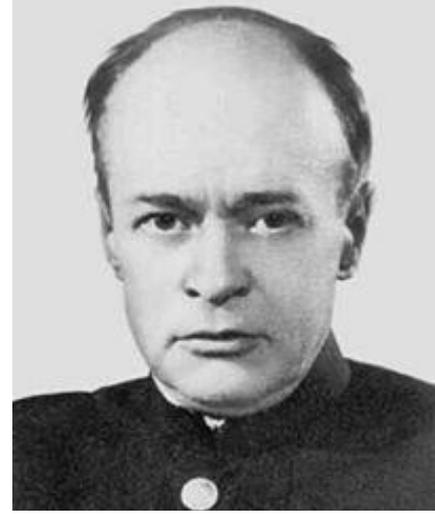
Прежде маловместительный реберный каркас стал шире, дополнен снизу двумя парами ребер, защищающими внутренние органы.

Вены на ногах оснащены дополнительными регулирующими клапанами, препятствующими варикозному расширению.

Кости толстые с повышенным содержанием кальция - не ломаются от старости.

Копыта (опция, не входящая в базовую комплектацию). Позволяют экономить на обуви. Но цокают и создают проблемы с равновесием. Чтобы сохранять его, придется все время притоптывать.

Алексей Петрович Быстров (1899-1959)

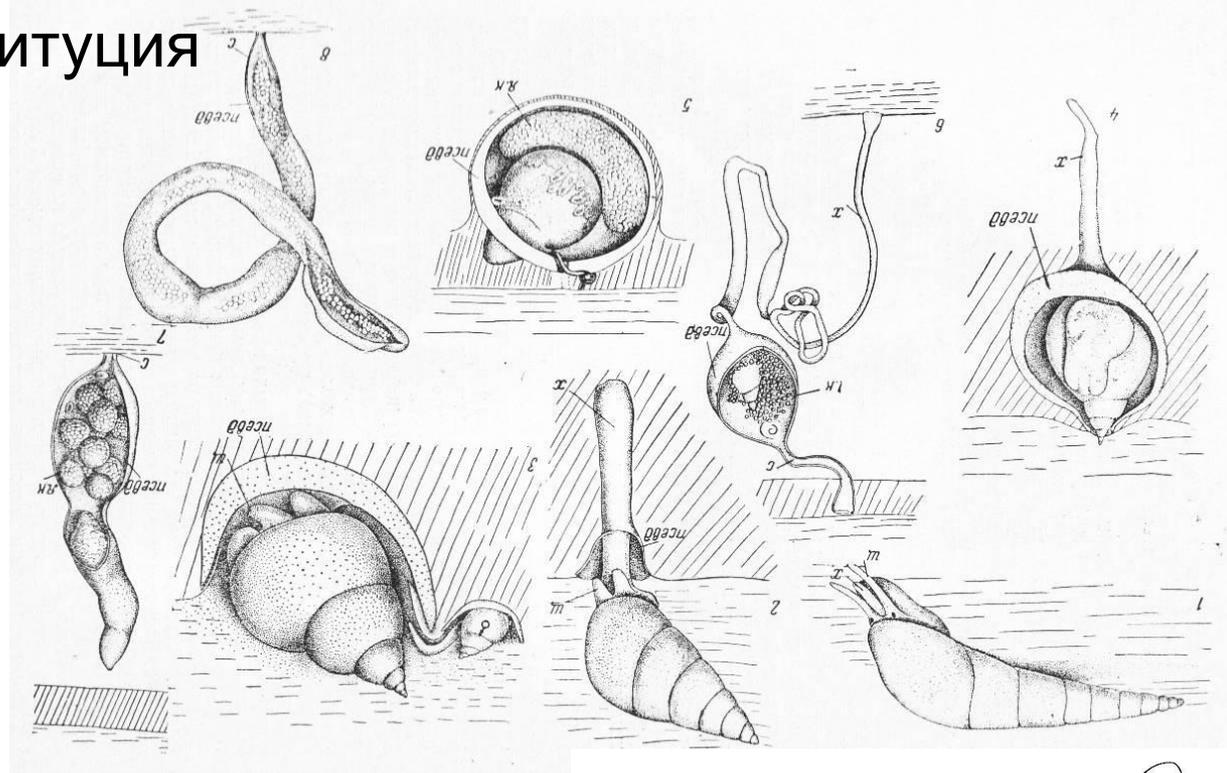


ающегося анатома и
рова «Прошлое,
ершено не согласен с те
разделяю взглядов
века и не думаю, что его
может принять такие
т они. Я вполне убежден,
остью предсказывают

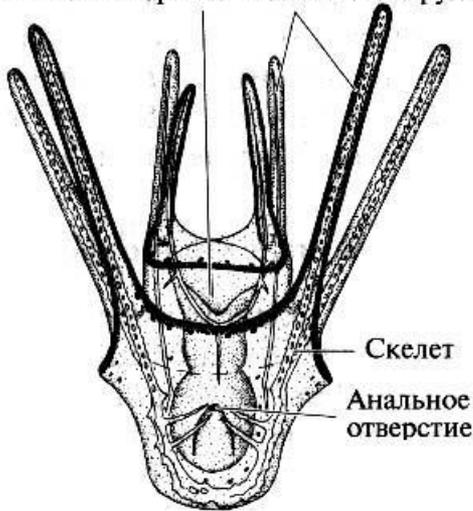


9 Соматическая субституция (Вагин, 1962)

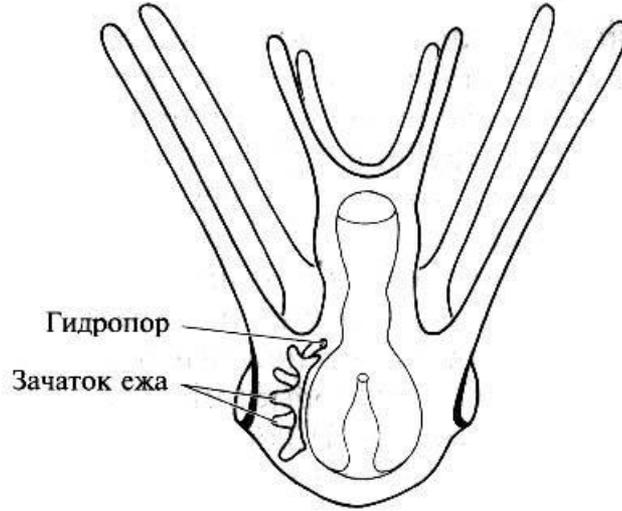
Ряд групп животных : черви (как свободноживущие, так и паразитические), паразитические моллюски (см. рис.), иглокожие, насекомые с полным превращением и др., в ходе метаморфоза практически строят новое тело для выполнения взрослых функций (обычно, в других средах)



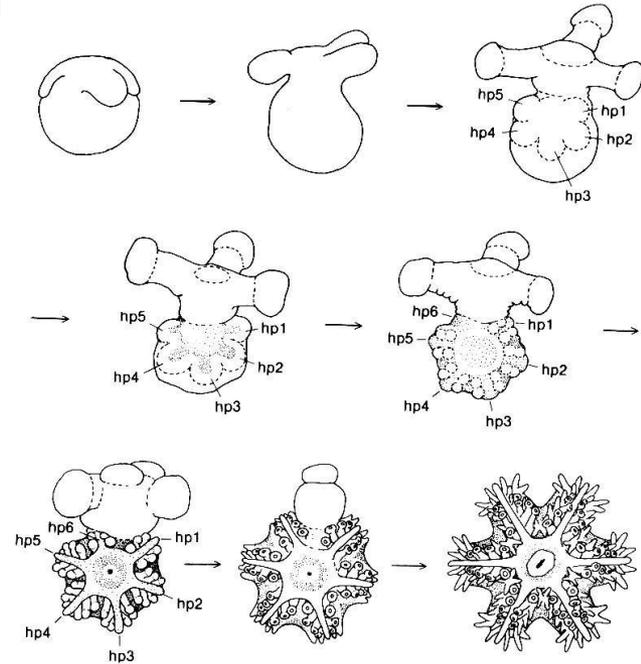
Ротовое отверстие Личиночные руки



А



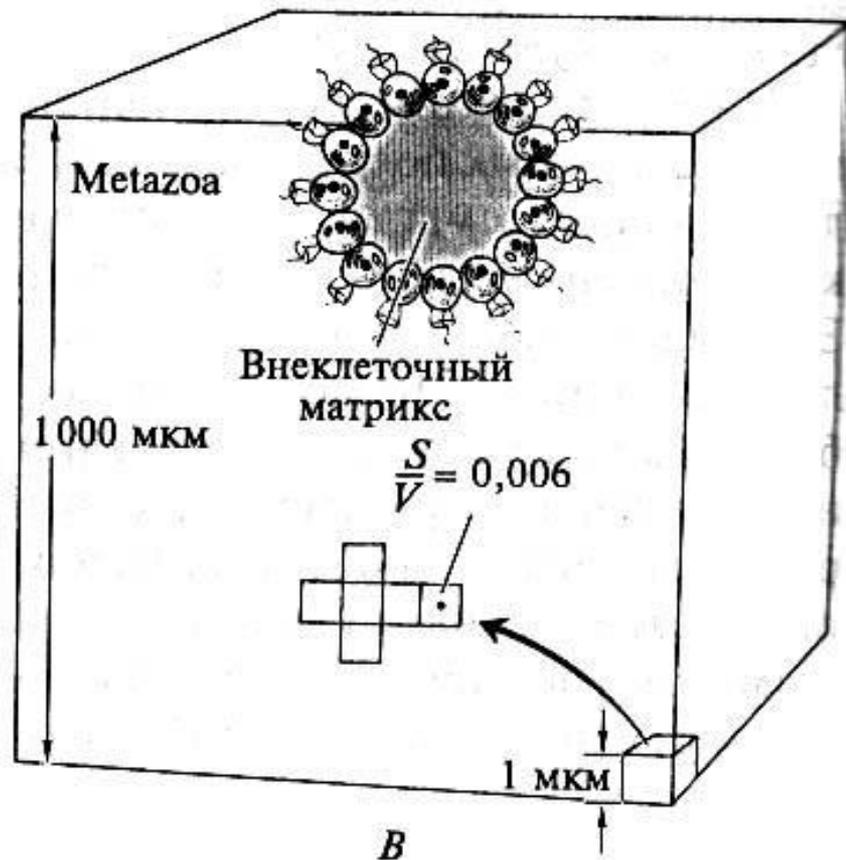
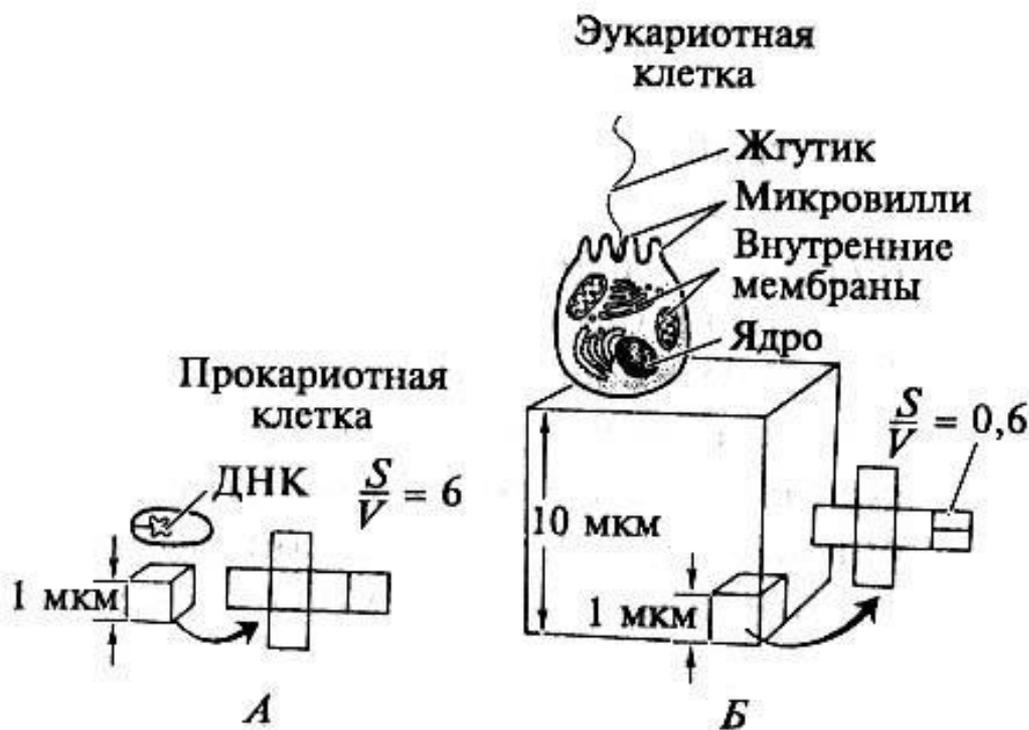
Б

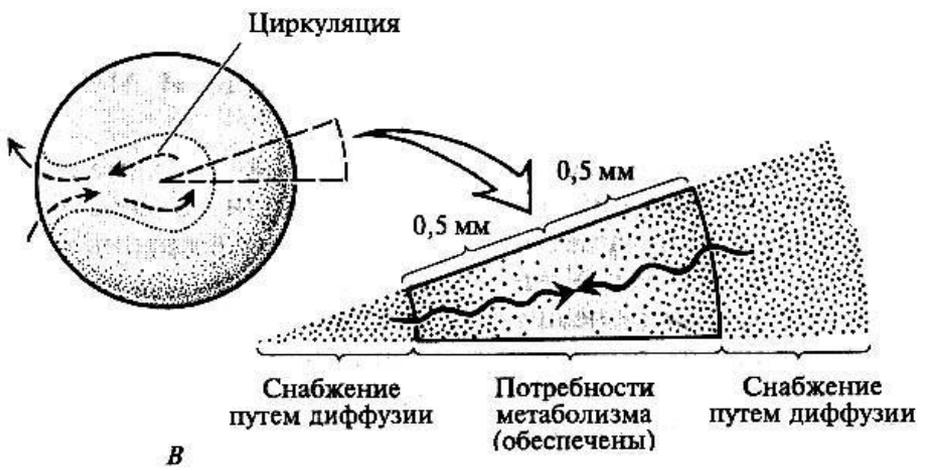
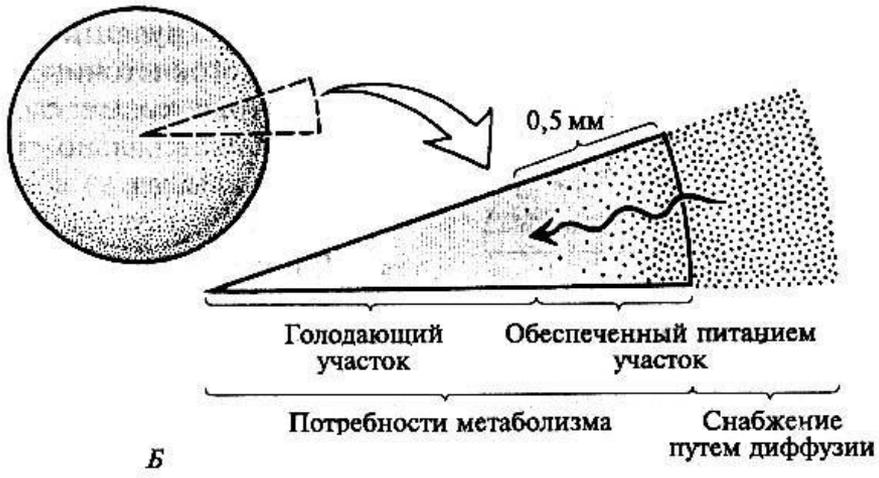
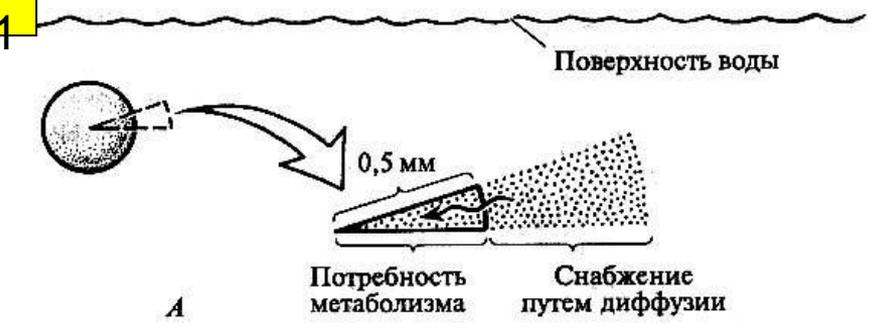


Рост размеров биосистем – одна из очевидных эволюционных тенденций

Этапы усложнения биосистем – это и переход в новые размерные классы, что сопровождается не только положительными, но и отрицательными последствиями, например, геометрическими: удельная площадь поверхности уменьшается, усложняя обмен со средой.

выход из этой ситуации – дальнейшее усложнение структуры биосистем





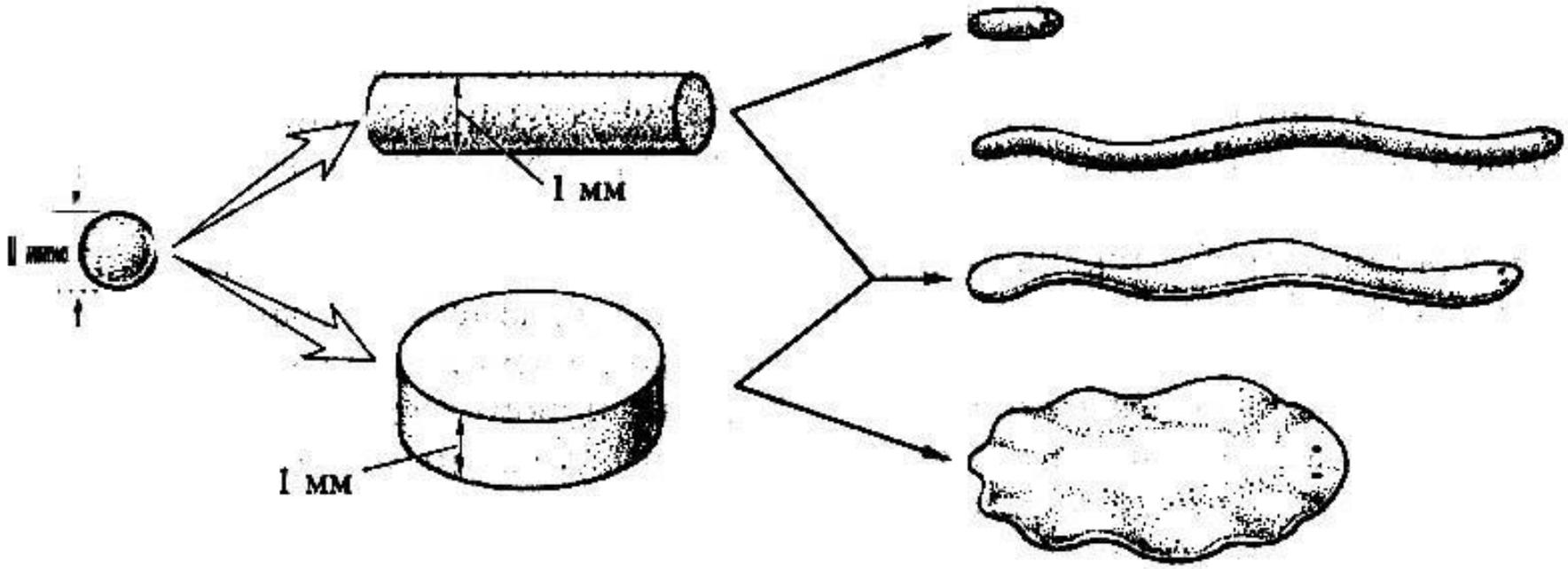
Совершенствование метаболического модуля при росте размеров

- Диффузия и циркуляция могут обеспечить оптимальный метаболизм (А) даже без существенных изменений формы организма (до критического порога - Б)
- Наиболее универсальный способ, используемый в онтогенезе большинства животных – гастрюляция (В) – рекапитулирует морфологические изменения у гипотетических *гастреи* и *фагоцителлы*
- Изменения формы являются альтернативной стратегией, ведущей к разнообразию адсотрофных форм

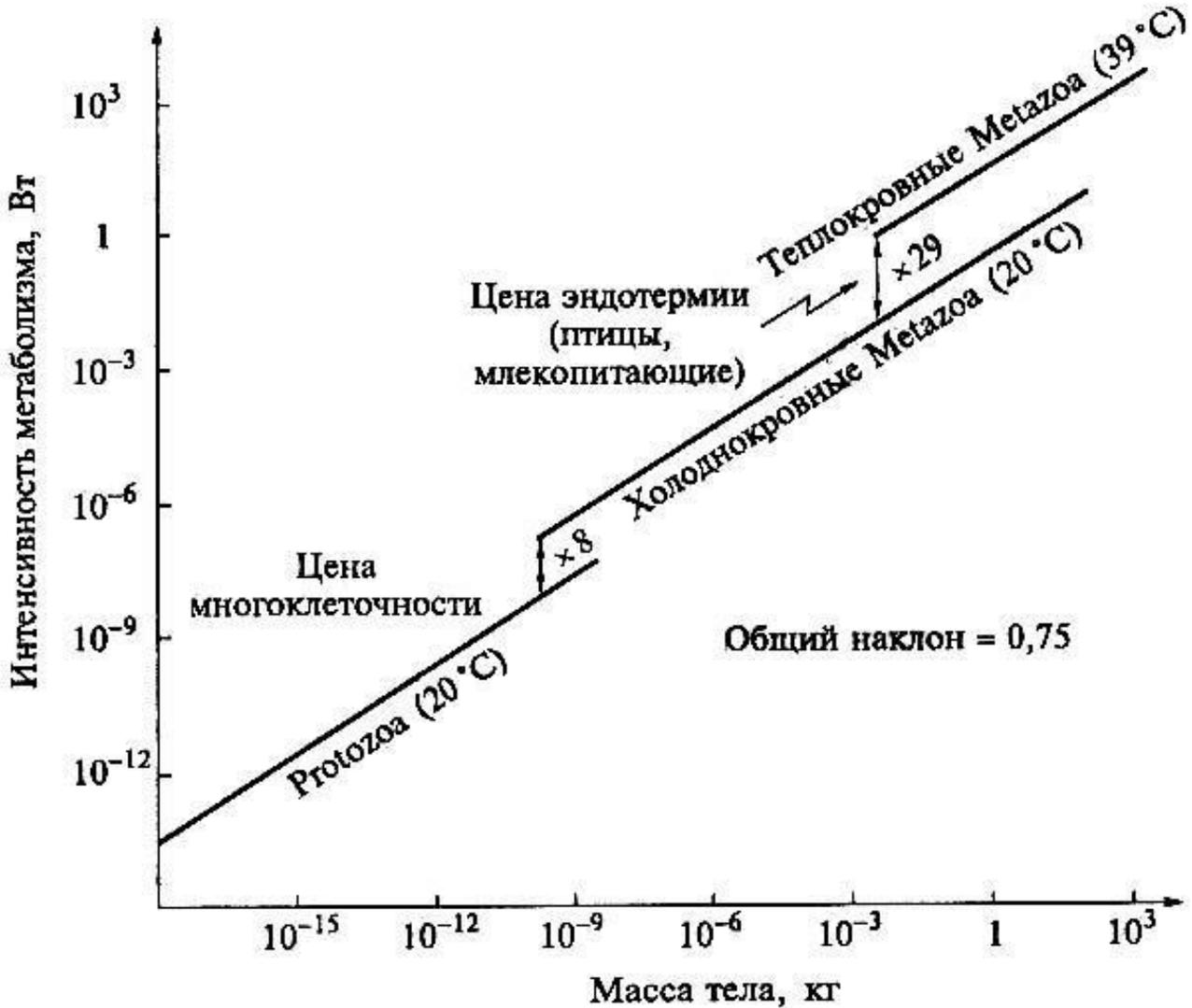
- Геометрически эти тенденции можно свести к небольшому перечню «операций» (удлинение, уплощение, ветвление) и к их комбинациям, что приводит к росту разнообразия способов освоения пространства
- В сходных условиях эти процессы происходят аналогично у разнообразных неродственных организмов: бактерий, грибов, растений и сидячих, или паразитических животных

Тенденции в развитии морфологии адсотрофов

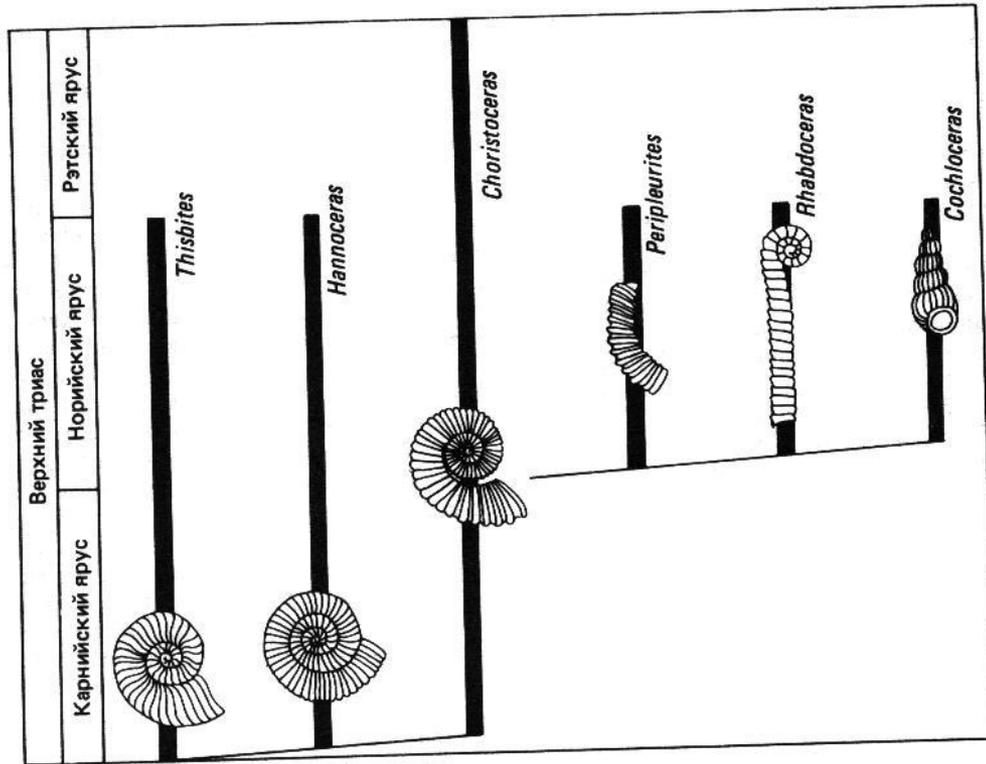
Отсюда – разнообразие неродственных организмов в пределах одной экоморфы



Связи уровня метаболизма и массы тела у организмов разных уровней сложности (Рупперт и др., 2008, т.1, рис. 4.8.)



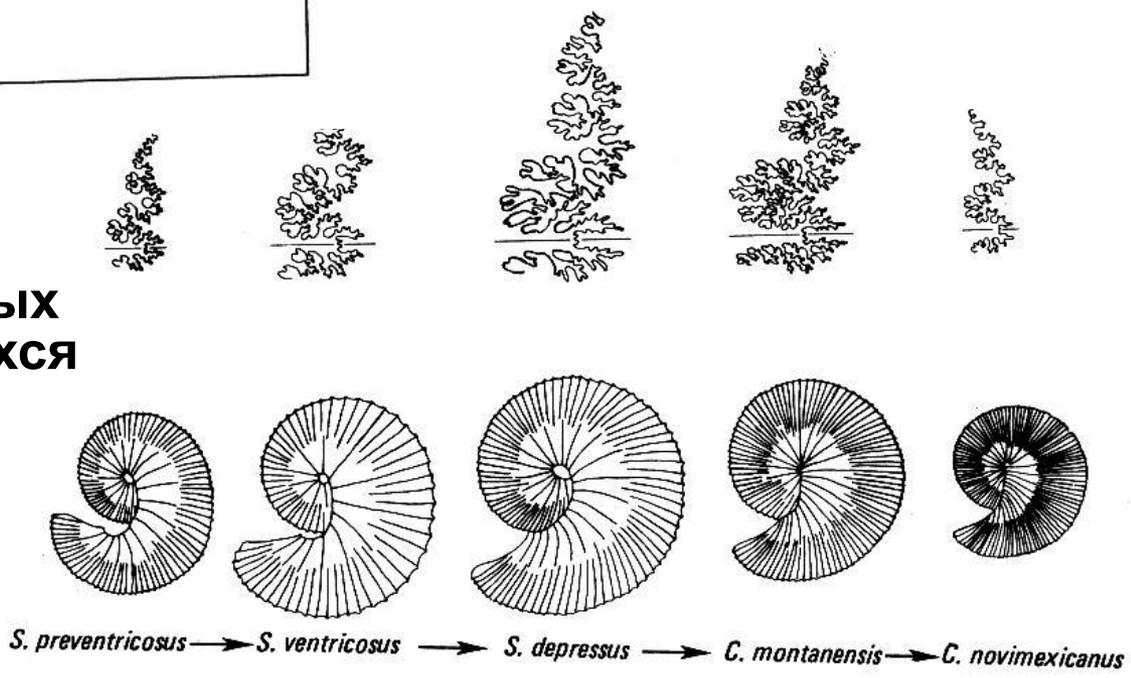
Более крупные животные потребляют больше энергии в единицу времени, но по мере увеличения тела каждая дополнительная единица массы требует менее одной единицы энергии (интенсивность обмена клетки простейшего превышает таковую любой из клеток многоклеточного) Разрывы на графике связаны с качественными скачками в уровне организации

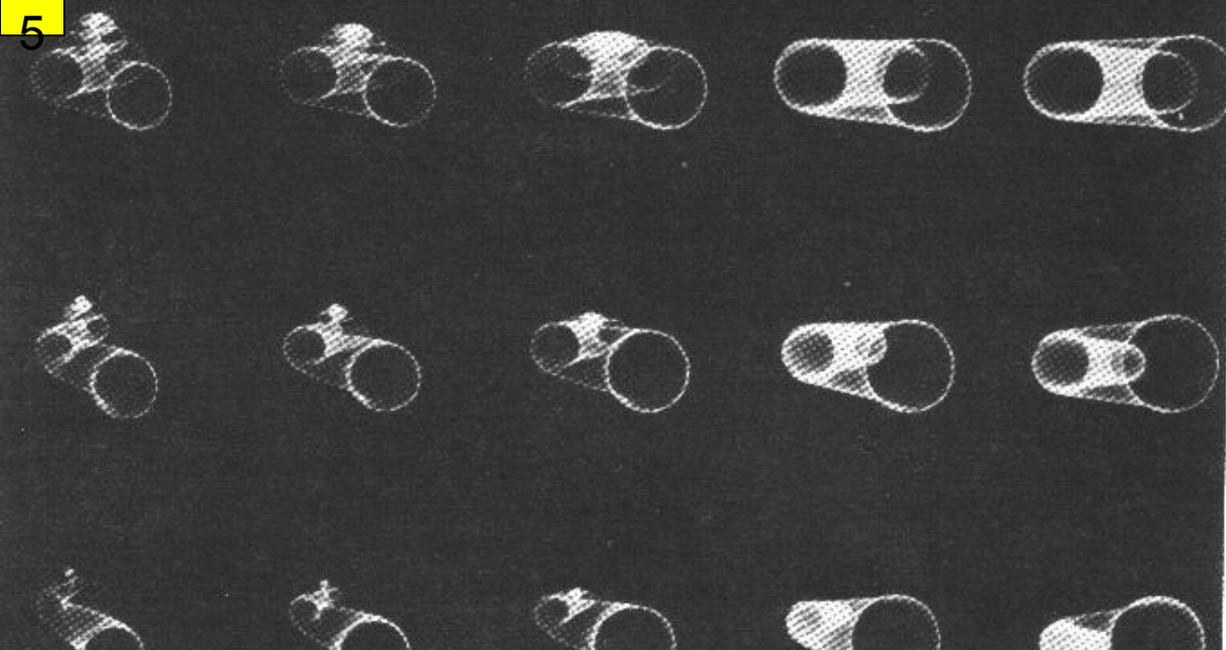


Исторические трансформации онтогенезов (на примере аммонитов)

Трансформации шва аммонитов

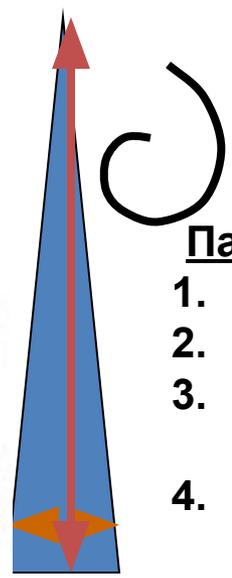
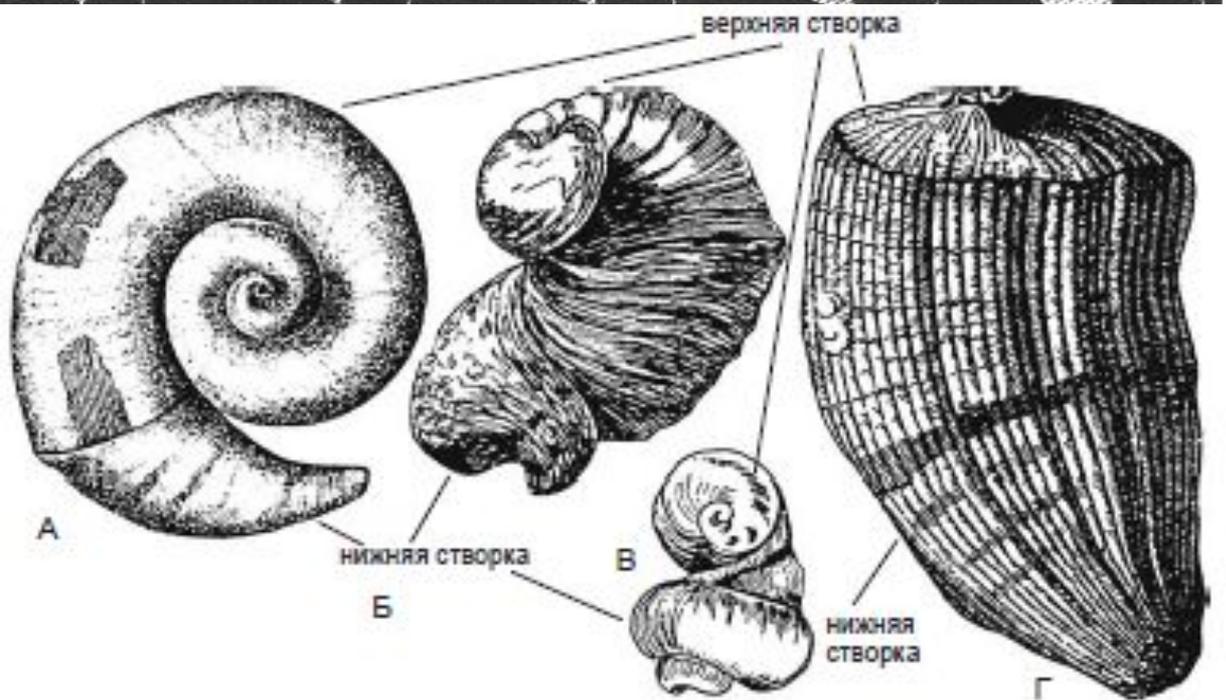
Появление гетероморфных аммонитов, принимавшихся ранее за грубые формы мутаций, приведшие к вымиранию группы в целом





Вариации пропорций раковин брюхоногих как рефрен

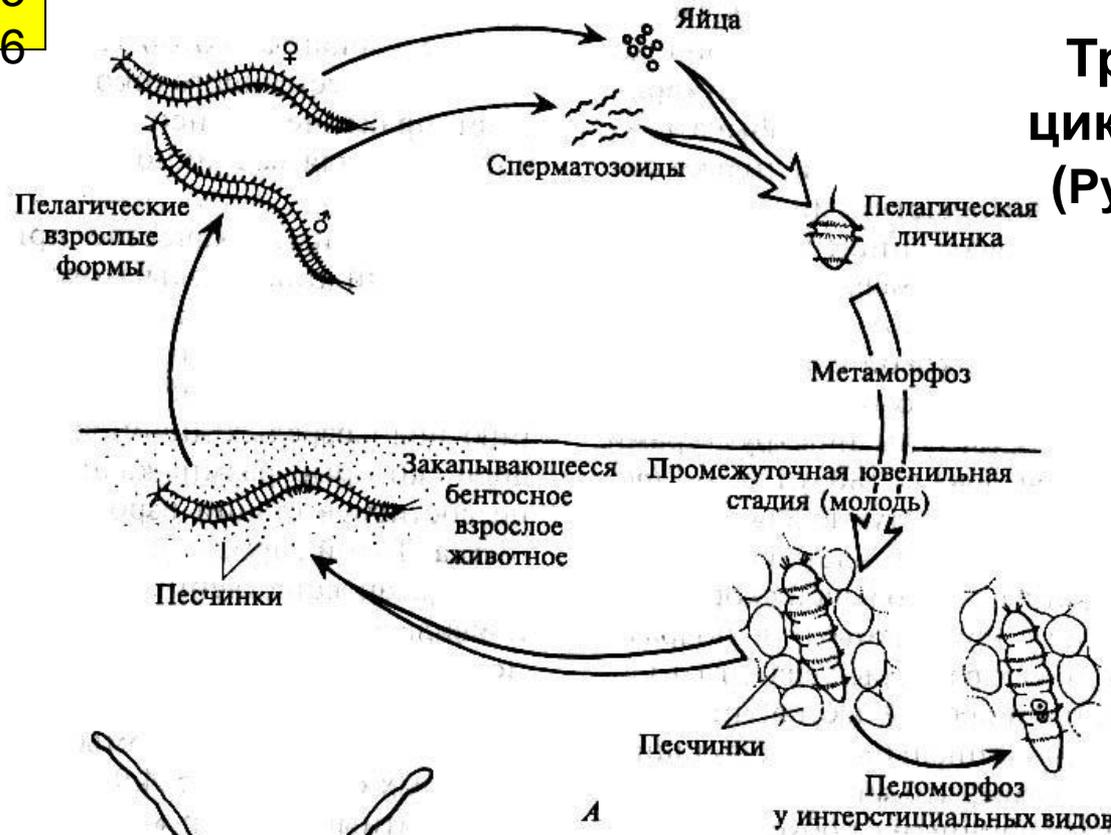
- Множество неродственных форм брюхоногих, как ныне живущих, так и вымерших, проявляют тенденции приобретать близкие пропорции формы раковин
- Правильность переходов позволяет геометрически выявить все пространство потенциальных форм, реализуемое для разных групп по-разному



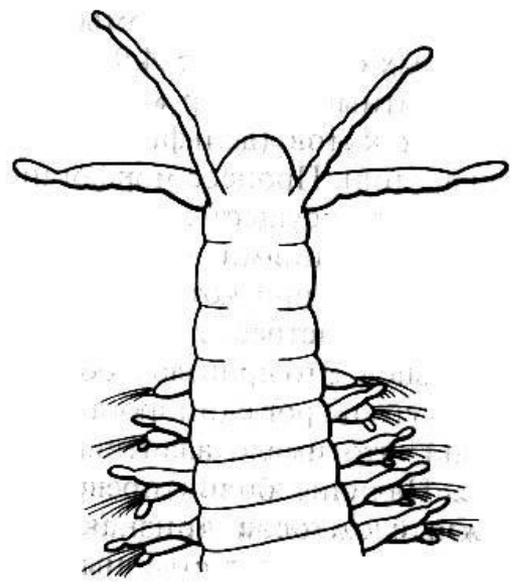
- Параметры:
1. Угол конуса трубки
 2. Длина конуса
 3. Крутизна угла нарастания спирали
 4. Высота столбика раковины (L, D)

Рис. 3.67. Рудисты.

Трансформации жизненного цикла с освоением новых сред (Рупперт и др., 2008. т.1. рис.4.9.)



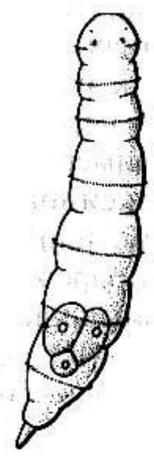
- Происхождение мелких интерстициальных видов путем педоморфоза (А)
- Предок лишнего пароподий представителя *Dorvelliidae* с трохусами мог выглядеть как крупный *Schistomeringos* (Б)
- Аналогичные особенности строения – у педоморфного *Dinophilus* (Г), сходного с трохофорой (В)



Б *Schistomeringos*

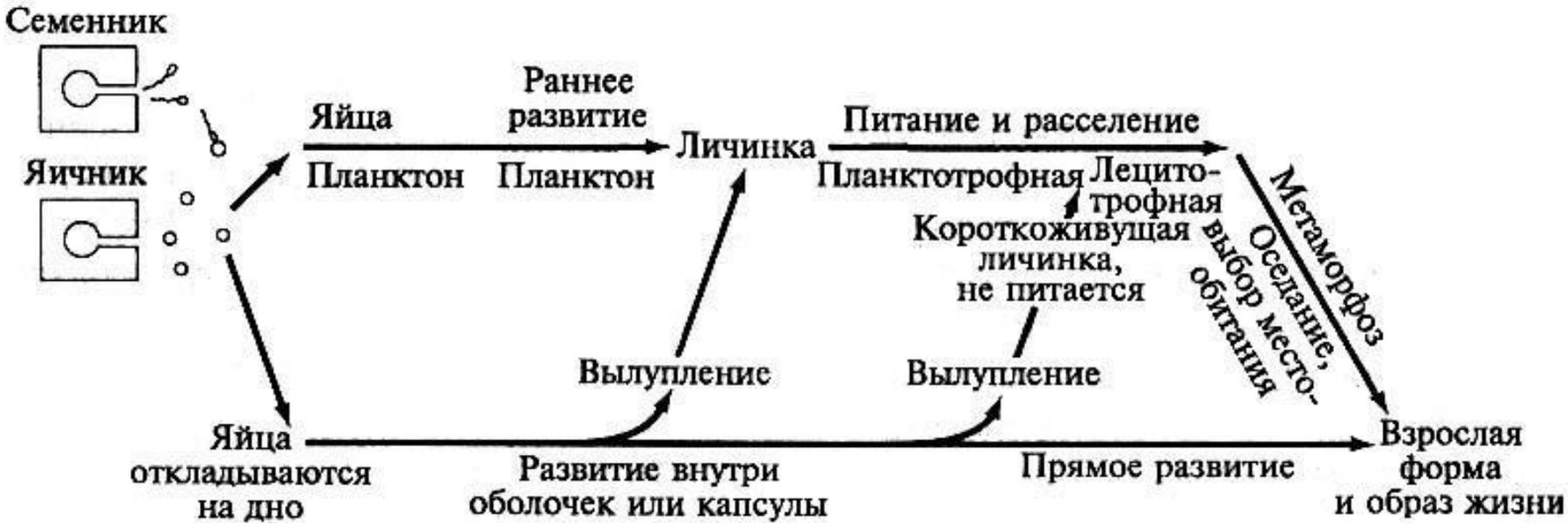


В



Г *Dinophilus*

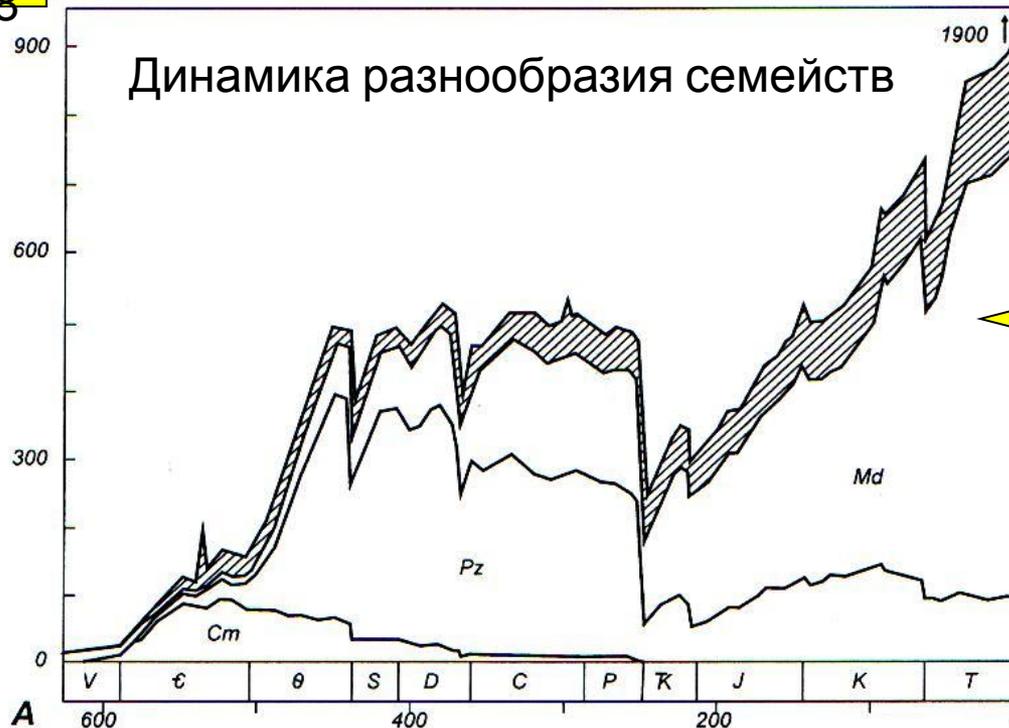
Схема жизненного цикла многоклеточных животных (Рупперт и др., 2008. т.1., рис. 4.3.)



Разнообразие возможностей трансформации онтогенезов исходя из конкретных условий среды обитания (биотических и абиотических).

Многие из онтогенетических выборов обратимы благодаря неотении, способной вывести вид из филогенетического тупика

Динамика разнообразия семейств

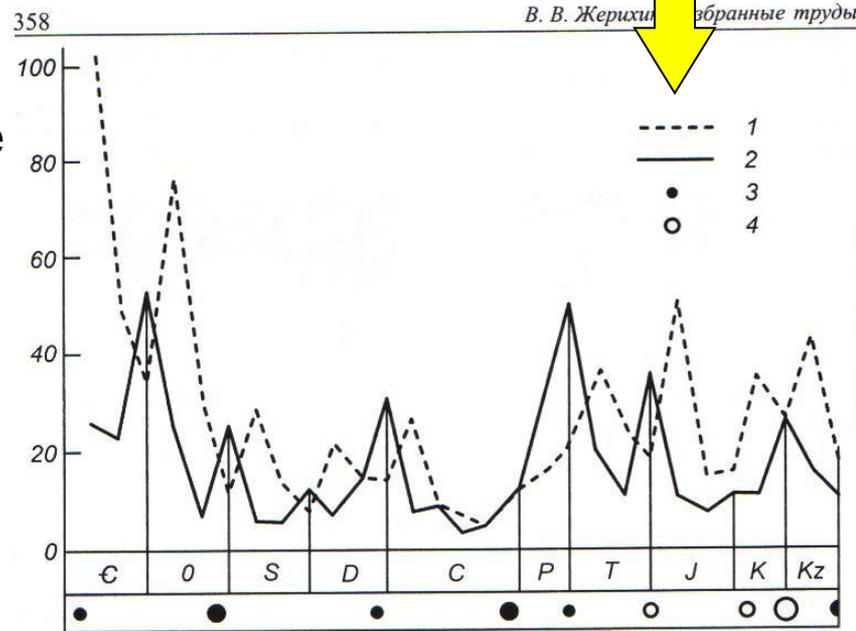
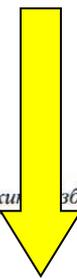


Временной (эволюционный) аспект биоразнообразия – применимо к идеям расширения Земли и отсутствия карбонового периода

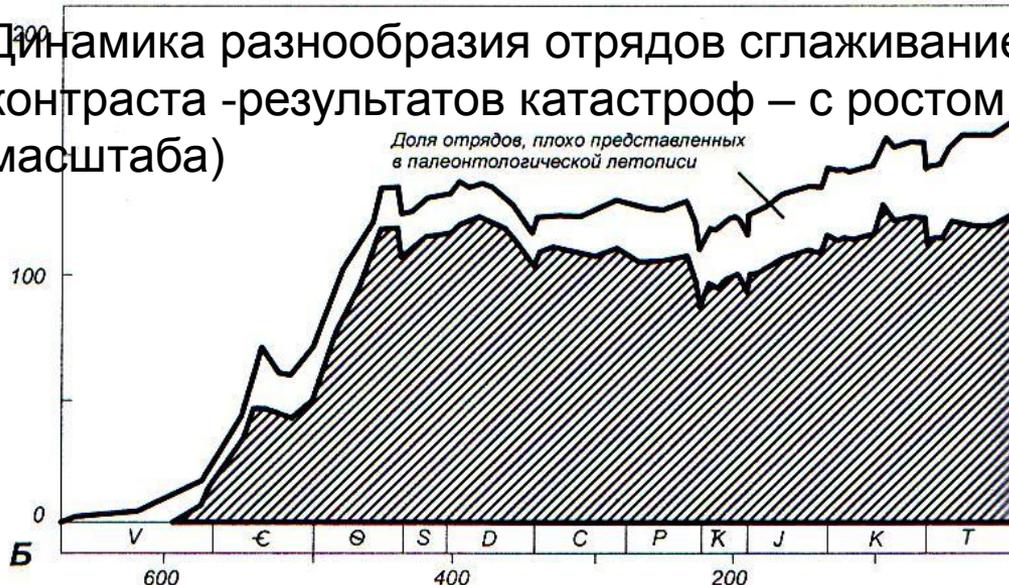
Волны Жизни в Биоте океана

Динамика вымираний морских животных

- 1 – вымирание;
- 2 – первое появление;
- 3 – оледенения;
- 4 – биотические волны



Динамика разнообразия отрядов (сглаживание контраста -результатов катастроф – с ростом масштаба)

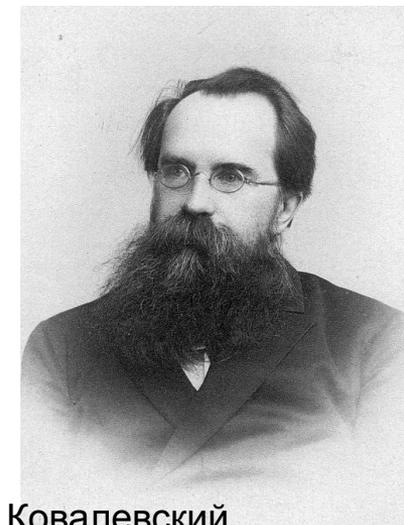


Ведущие принципы для объяснения причин развития (Белоусов, 1987)

- **Финалистический принцип** (целевая причина по Аристотелю) – процесс определяется целью (финалом): зачаток органа закладывается потому, что данный орган обязательно должен быть у взрослой особи. Этот принцип изгнан из небиологического естествознания в 17 веке (Фрэнсис Бэкон, 1561-1626), но в эмбриологии пока сохраняется
- **Типологический принцип** (Бэр) объясняет направление развития индивида в соответствии со спецификой типа, к которому он относится. Так, у всех позвоночных обязательна закладка жаберных щелей, у тетрапод впоследствии исчезающих.
- **Исторический принцип** (Дарвин, Геккель, Мюллер) : последовательность стадий онтогенеза определяется историей вида. А.О. Ковалевский показал наличие хорды у личинок асцидий, связав их с хордовыми животными. Для Э. Геккеля филогенез – «механическая причина» (по Аристотелю) онтогенеза, что отвергает каузальный анализ реальных механизмов онтогенеза. Гетерохронии (ретердация, акселерация) и гетеротопии, «затемняющие» биогенетический закон, составляют значительную долю эволюционных преобразований в филогении животных.
- **Каузально-аналитический принцип** – поиск причин, носителей и конкретных механизмов онтогенетических процессов



Белоусов
Лев Владимирович
1935-2017)



Ковалевский
Александр
Онуфриевич (1840-1901)

Исторический (эволюционный) принцип в эмбриологии

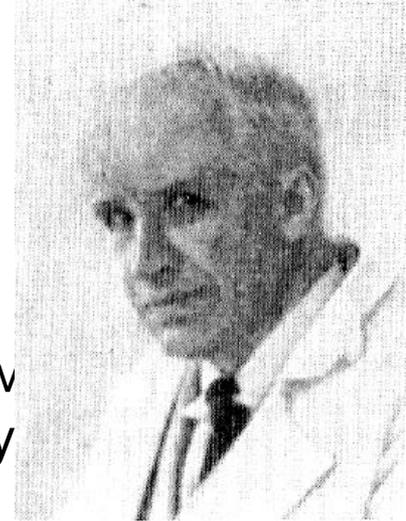


Иванов Петр
Павлович
(1878-1942)

- Во 2-й половине 19 века идеи эволюционизм (исторический принцип) дали мощный стимул развития описательной эмбриологии, продолжавшийся почти столетие. Раскрыто поразительное разнообразие форм эмбрионального развития, что позволило перейти к сравнительно-аналитическим этапам и формированию ряда эмпирических правил и законов. Работы А.О. Ковалевского по асцидиям, И.И. Мечникова по морским ежам и низшим беспозвоночным, анализ онтогенезов в работах П.П. Иванова, А.В. Иванова, О.М. Ивановой-Казас, изучение биомеханических закономерностей онтогенезов П.Г. Светловым и мн. др.



Ольга Михайловна
Иванова-Казас
(1913-2015)

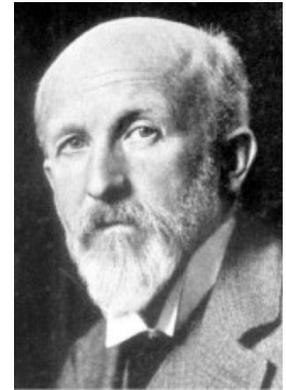


Светлов Павел
Григорьевич
(1892-1976)



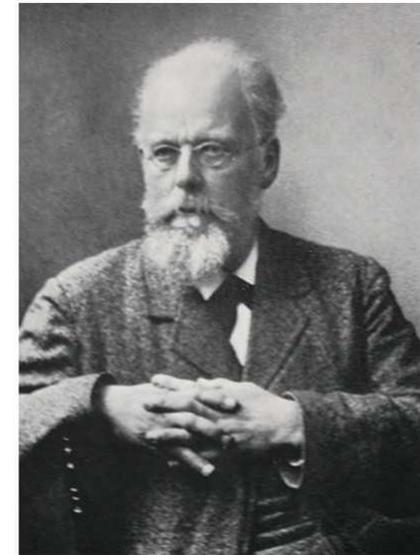
Иванов Артемий
Васильевич
(1906-1992)

Каузально-аналитический принцип



Гертвиг Оскар
(1849-1922)

- При всей сложности и плодотворности исторического принципа нельзя не заметить, что при таком подходе поиск движущих сил эмбриогенеза в лучшем случае выносится за пределы развивающегося индивидуума, в филогенез внутренние причины и реальные механизмы контроля над клеточной репродукцией, дифференциацией и морфогенезом остаются вне внимания исследователей.
- Уязвимость этого подхода и в том, что исследователи, сосредотачиваясь на анализе морфологии, пытаются найти ключ к пониманию развития структур без учёта истории становления и преобразования молекулярных и генетических механизмов этого развития.
- В настоящее время этот недостаток преодолевается, но основы каузального подхода были положены ещё в 19 веке а в полной мере развились с созданием экспериментальных подходов механики развития.
- Первое описание кариокинеза - Антон Шнейдер (1873г.); описание веретена деления нематод и моллюсков Отто Бючли (1874г.); полное описание клеточного деления – Вальтер Флемминг (1882г.); установление сущности оплодотворения как слияния спермия и яйцеклетки – Оскар Гертвиг (1875г.).
- **«Теория зародышевой плазмы»** Августа Вейсмана (1883г.)



Weismann

Вейсман Август
(1834-1914)

Каузально-аналитический принцип

Концептуальное обоснование механики развития благодаря изучению непосредственных причин развития, осмыслению роли физических и химических факторов в процессах дифференциации. Использование вариантов трансплантации и гетеротрансплантаций, выявление презумптивных зачатков с помощью различных приёмов мечения бластомеров и зародышевых пластов

Уверенность в возможностях механики развития была существенно поколеблена опытами Дриша, показавшего с помощью процедур разделения бластомеров – их тотипотентности и способности порождать самостоятельные организмы

Открытие явления эмбриональной индукции Шпеманом и его школой: взаимозависимость отдельных зачатков



Вильгельм Ру
(1850-1924)



Дриш Ганс
(1867-1941)

Шпеман Ханс
(1869-1941)



Продолжение следует:

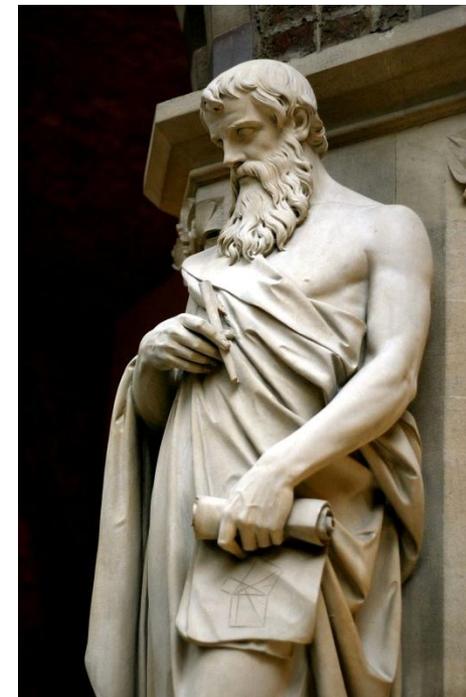
Будем говорить о гомологиях ...

Первые представления о гомологии

- В биологии понятие гомологии старше, чем аналогии



Клавдий Гален
(129 - 200)



Евклид
(-325 - -265)

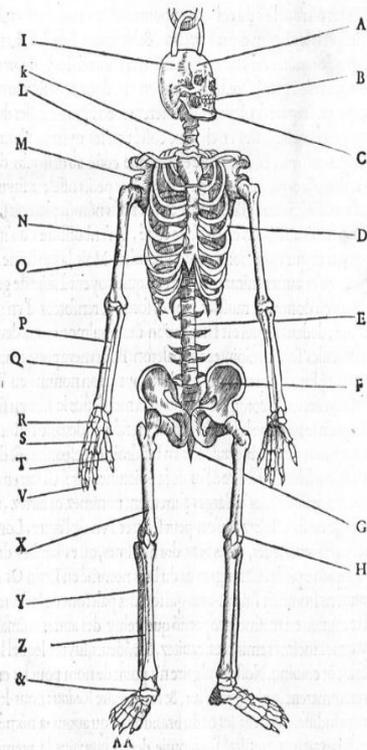


Леонардо-да-Винчи
(1452-1512)



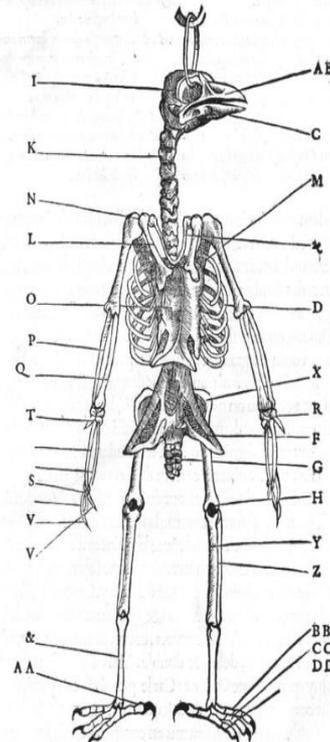
Белон Пьер
(1517-1564)

Portraict de l'amas des os humains, mis en comparaison de l'anatomie de ceux des oyseaux, faisant que les lettres d'icelle le rapporteront à celle cy, pour faire apparoiſtre combien l'affinité est grande des vns aux autres.



La comparaison du susdit portraict des os humains monſtre combien ceſtuy cy qui est d'un oyseau, en est prochain.

Portraict des os de l'oyseau.



AB Les Oyseaux n'ont dents ne loeves, mais ont le bec tranchant fort ou foible, plus ou moins selon l'affaire qu'ils ont eu à mettre en pieces ce dont ils vivent.
M Deux pellerons longs & estroicts, in en chascun costé.
N Les os qu'on nomme la Lunette ou Tourebette n'est trouue en aucun autre animal, hors mis en l'oyseau.
D Six costes, attachees au coffre de l'estomach par deuiés, & aux six vertebres du dos par derriere.
F Les deux os des hanches sont longs, car il n'y a aucunes vertebres au desſous des costes.
G Six osiets au crepion.
H Larouelle du genoul.
I Les fures du test n'apparoiſſent gueres sinon qu'il soit bouilly.
k Douze vertebres au col, & six au dos.



Антони ван Левенгук
(1632-1723)



Марко Аурелио
Северино
(1580-1656)



Ричард Оуэн
(1804-1892)



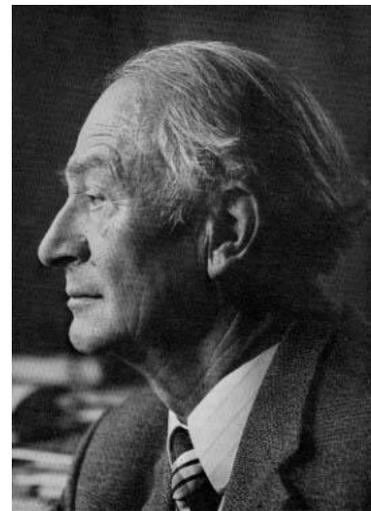
Фрэнсис Бэкон
(1561-1626)



Рэй
Ланкастер
(1847-1949)



Карл Гегенбаур
(1826-1903)



Ремане Адольф
(1898-1976)