

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](mailto:zeleewy@rambler.ru)

Казань - 2018

1. Введение: анонс, терминология.		
2. Варианты Биосистем и их взаимные трансформации	9.10	1,2. (13.11 )
<b>3. Фундаментальные законы как познавательный инструментарий</b>	<b>16.10</b>	3,4. (20.11)
<b>4. История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза</b>		
5. Варианты понимания терминов «гомология» и «аналогия» и их анализ	23.10	5,6. (27.11)
6. Анализ современных представлений о законах и механизмах ЭБР животных		
7. Основные эпизоды эволюции Биосистем в современных сценариях эволюции Биосферы	30.10	7,8. (4.12)
8. Продолжение ...		
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 ?

# Элементы и подсистемы

Элемент, как и подсистема – это часть системы, но в отличие от неё, он участвует в генезисе системы, хотя может существовать и независимо

## 4 **Диагностические возможности различения понятий «элемент» и**

### **«подсистема»**

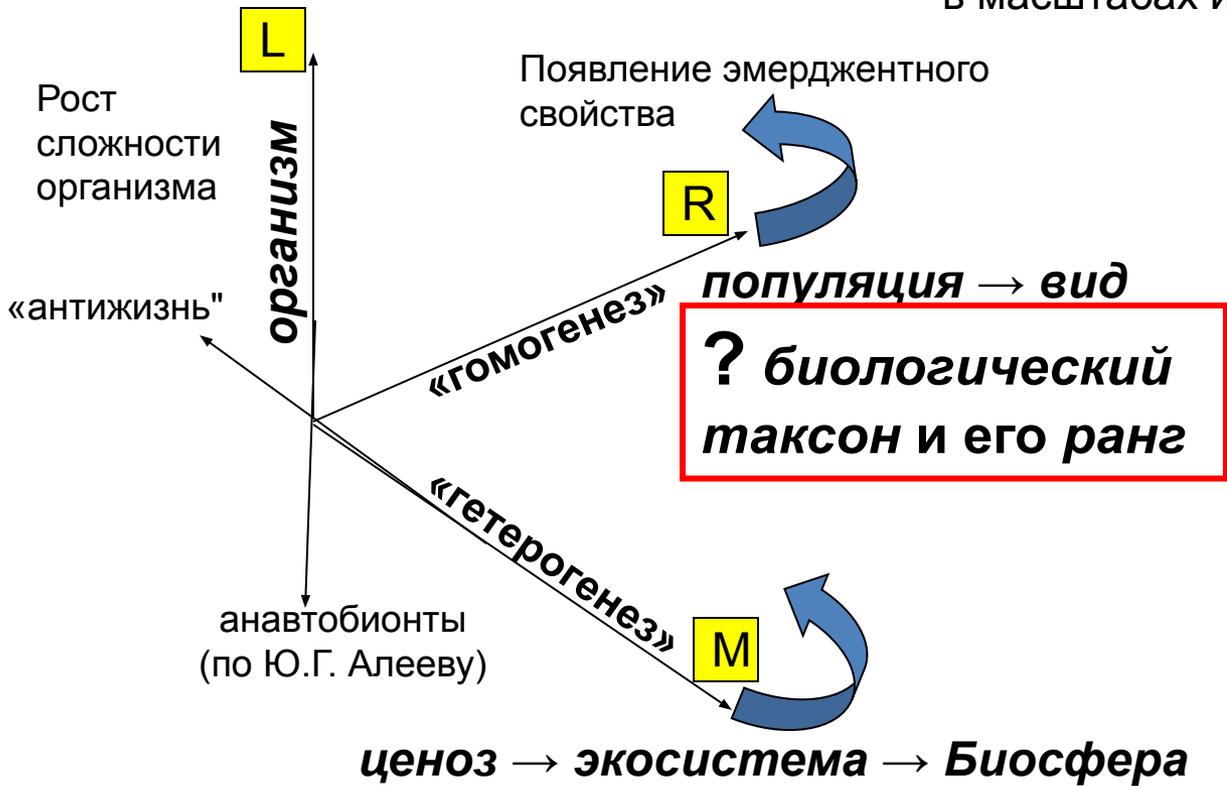
- Чем ниже структурно-размерный ранг биосистем, тем выше степень слияния элементов и выраженность подсистем:
- Организм как система - совокупность клеток (элементов), столь же заметны в нём органы и ткани (подсистемы). Морфо-функциональная специализация организма «размывает» элементы (формирование синцития).
- В популяции (система организмов) очевиднее индивиды (элементы), выделение подсистем не всегда однозначно. То же в экосистеме (в пределе – в Биосфере): легко выделяются элементы (популяции отдельных видов), а выделение подсистем требует более глубокого анализа.
- В строении отдельной клетки выделение отдельных элементов затруднено, а сама возможность (теория симбиогенеза) разделяется не всеми.
- Рост интеграции биосистемы сопровождается слиянием отдельных элементов и появлением подсистем. Чем меньше структурно-размерный ранг биосистемы, тем черты интеграции проявляются резче. Системы меньшего структурно-размерного ранга филогенетически древнее. Сравнивая разные по масштабам системы, можно мысленно «двигаться» по оси времени: ранние этапы существования «мелких» биосистем должны содержать черты современных систем более крупных рангов, что может помочь понять генезис биосистем.
- Сложные унитарные животные порождают системы следующего уровня, становясь их элементами (общественные насекомые, стадные позвоночные), образуют подсистемы, используя чаще поведенческие, а не морфологические адаптации.

# Связи вариантов биосистем и разных уровней их организации

«Митотический» и «мейотический» пути развития **биосистем**

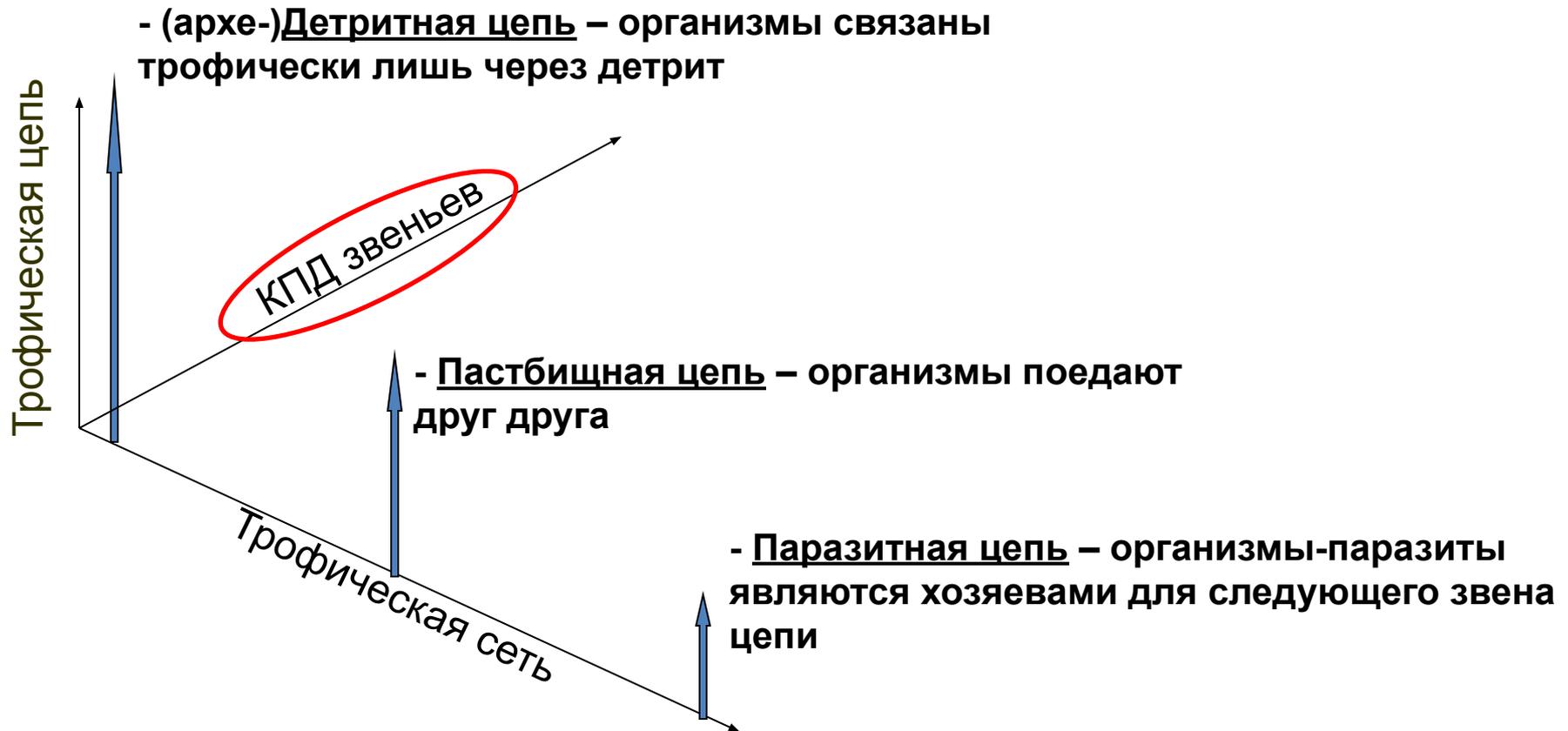
Переход по вертикали – с формированием общесистемного способа размножения

Различия между вариантами биосистем (организм – популяция - экосистема) – в масштабах и степени интеграции



в экосистеме из-за меньшей интегрированности, R- и L-модули представлены лишь в элементах – видах

# Направления эволюции экосистем



Включение паразитной цепи в функциональную структуру экосистемы - это появление нового (более устойчивого) типа трофической сети

- но она не последняя по пути роста трофической сети!

7 Прimitives (вымершие) ландшафты образуют линию с малым углом наклона, большинство современных расположено в секторе линий, образующих более крутой угол, а наиболее совершенные из них и ландшафты будущего приближаются к вертикали



Перельман Александр Ильич (1916-1998)

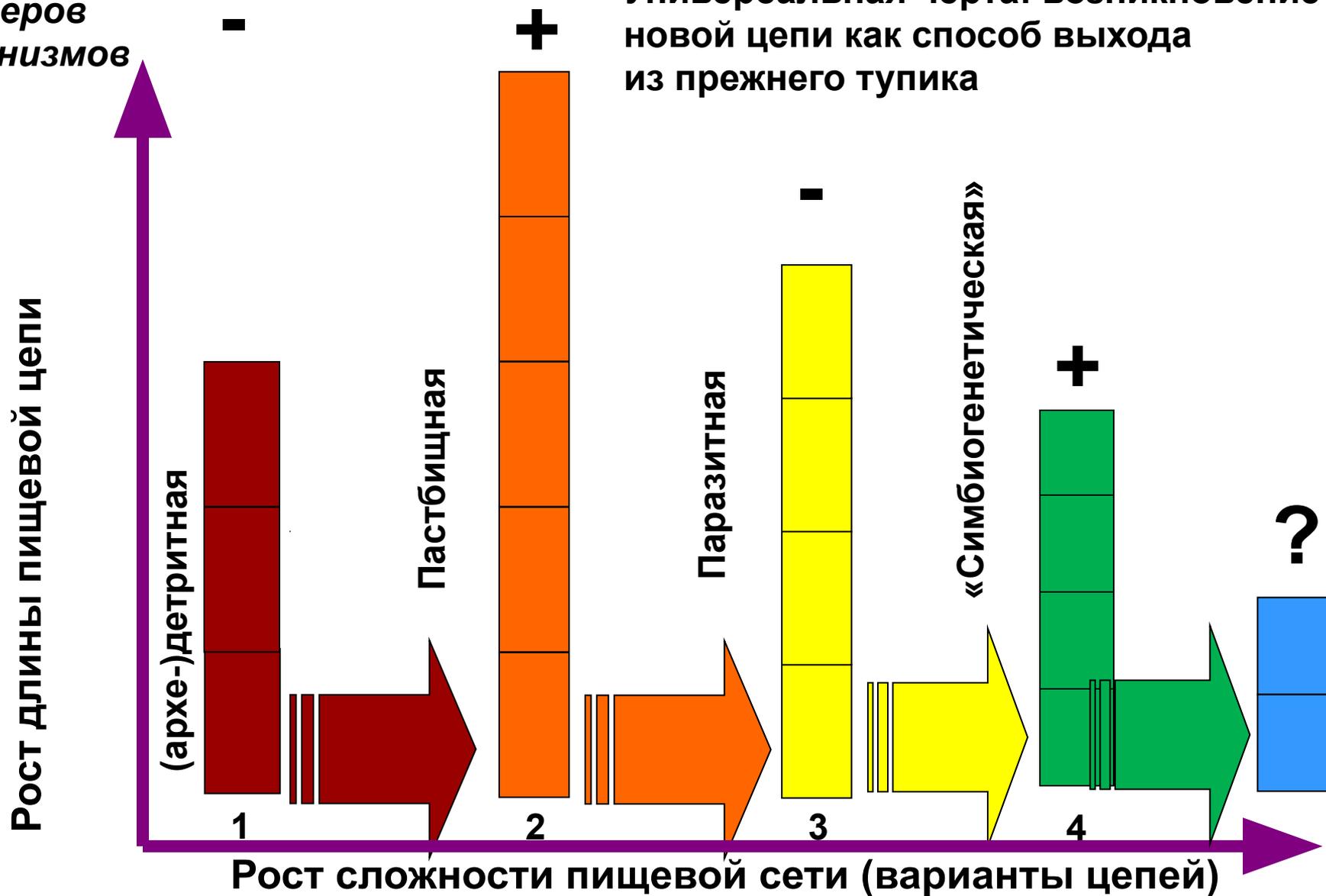


Геохимия ландшафта. – М., 1975. -392с.

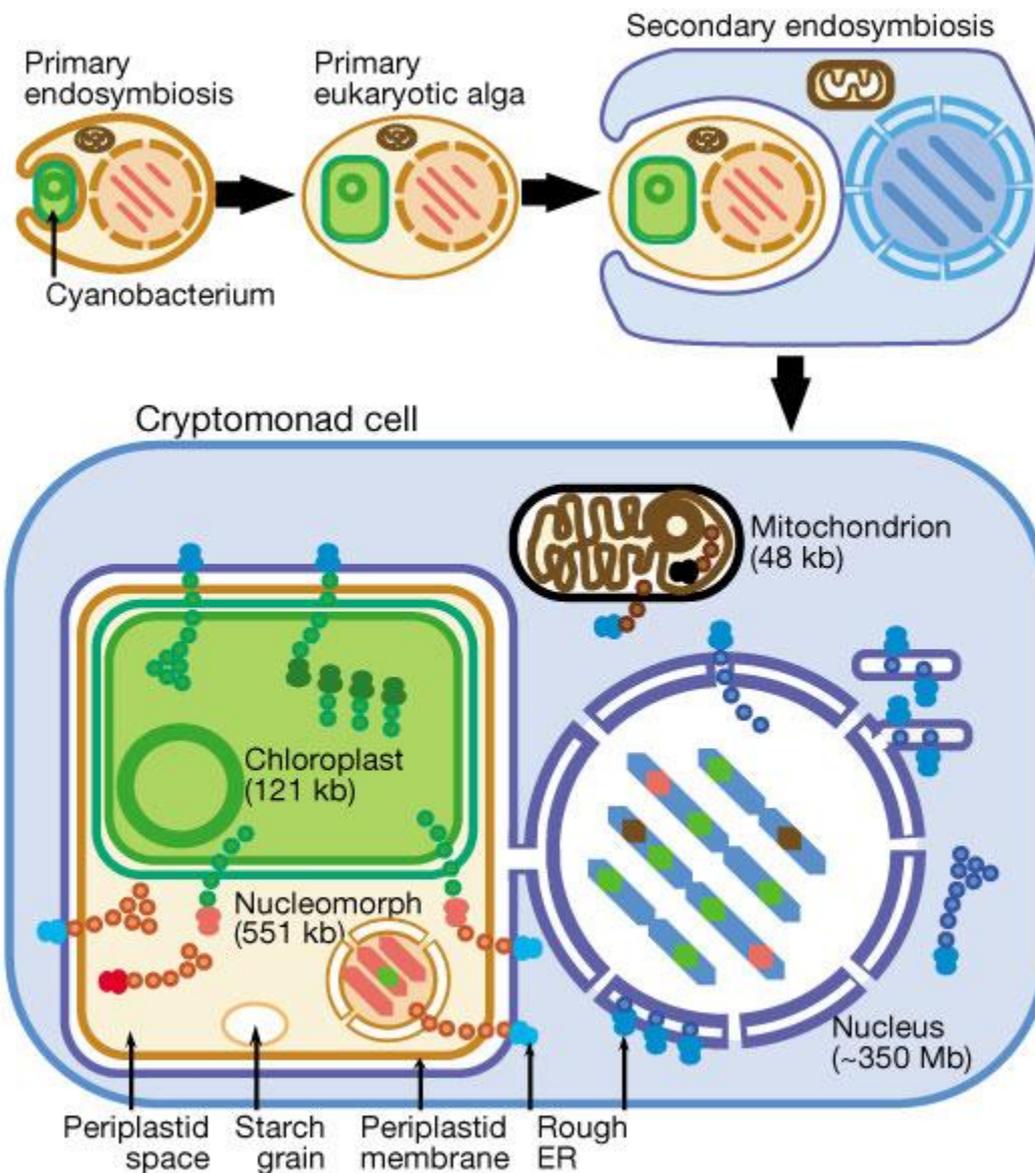
# Направления эволюции экосистем

изменение  
размеров  
организмов

Универсальная черта: возникновение  
новой цепи как способ выхода  
из прежнего тупика



# Пример трофической цепи симбиотического организма



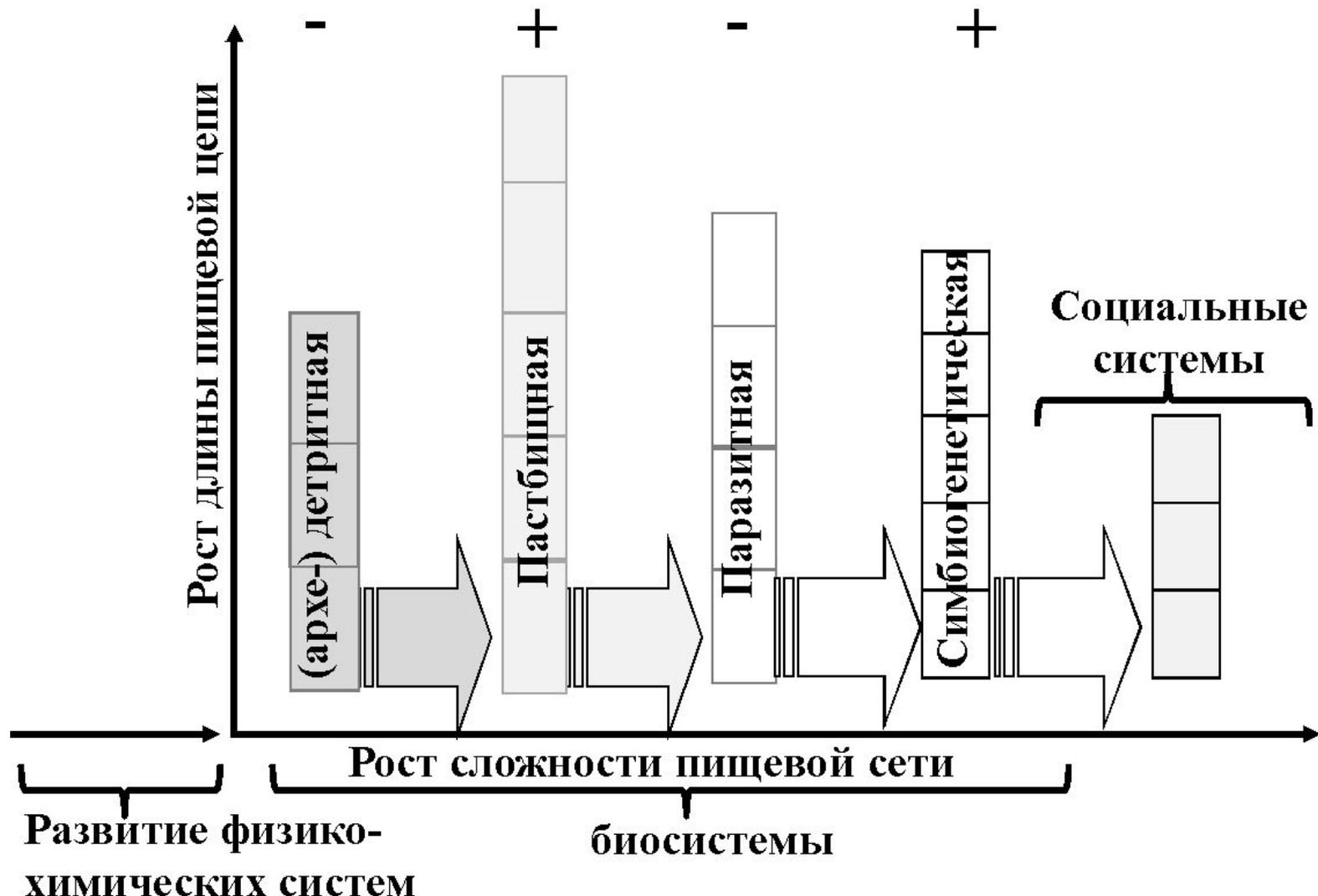
- Высокая сопряженность трофических связей между организмами-элементами приводит к «самодостаточности» всей симбиосистемы и ослаблению её метаболических связей со Средой, и в Средe в целом

- выход, найденный Природой – взаимодействие между симбиосистемами на принципиально ином уровне: приобретение возможности информационного обмена (первоначально – также для метаболических целей)

- канал коммуникации исходно – химический, а впоследствии – акустический и визуальный (невещественный)

Так, в недрах биологических процессов возникают предпосылки социального уровня

*изменение размеров организмов*



**Этапы развития экосистемы по оси метаболического модуля**

Знаками + и - обозначено соответственно преимущественное увеличение или уменьшение размеров организмов по мере роста длины пищевой цепи



**Медников  
Борис Михайлович  
(1932-2001)**

**Природа  
биологического таксона  
имеет волновую  
природу?**

О реальности высших систематических категорий позвоночных животных // ЖОБ, 1974. Т. 35, №5. С. 659-665.



С. 89: ... сама дискретность гомологичности геномов позвоночных – твёрдо установленный факт, который свидетельствует о том, что имеются вполне **реальные иерархические ранги таксонов** (класс, отряд, семейство, и род+вид), выделенные самим процессом эволюции и **не зависящие от произвола таксономистов**

ось абсцисс - % гомологий в ДНК,  
ось ординат – встречаемость:  
I - гибридизация между классами;  
II - отряды в рамках одного класса;  
III - межсемейственные различия в отрядах;  
IV - различия родов-видов в рамках семейств

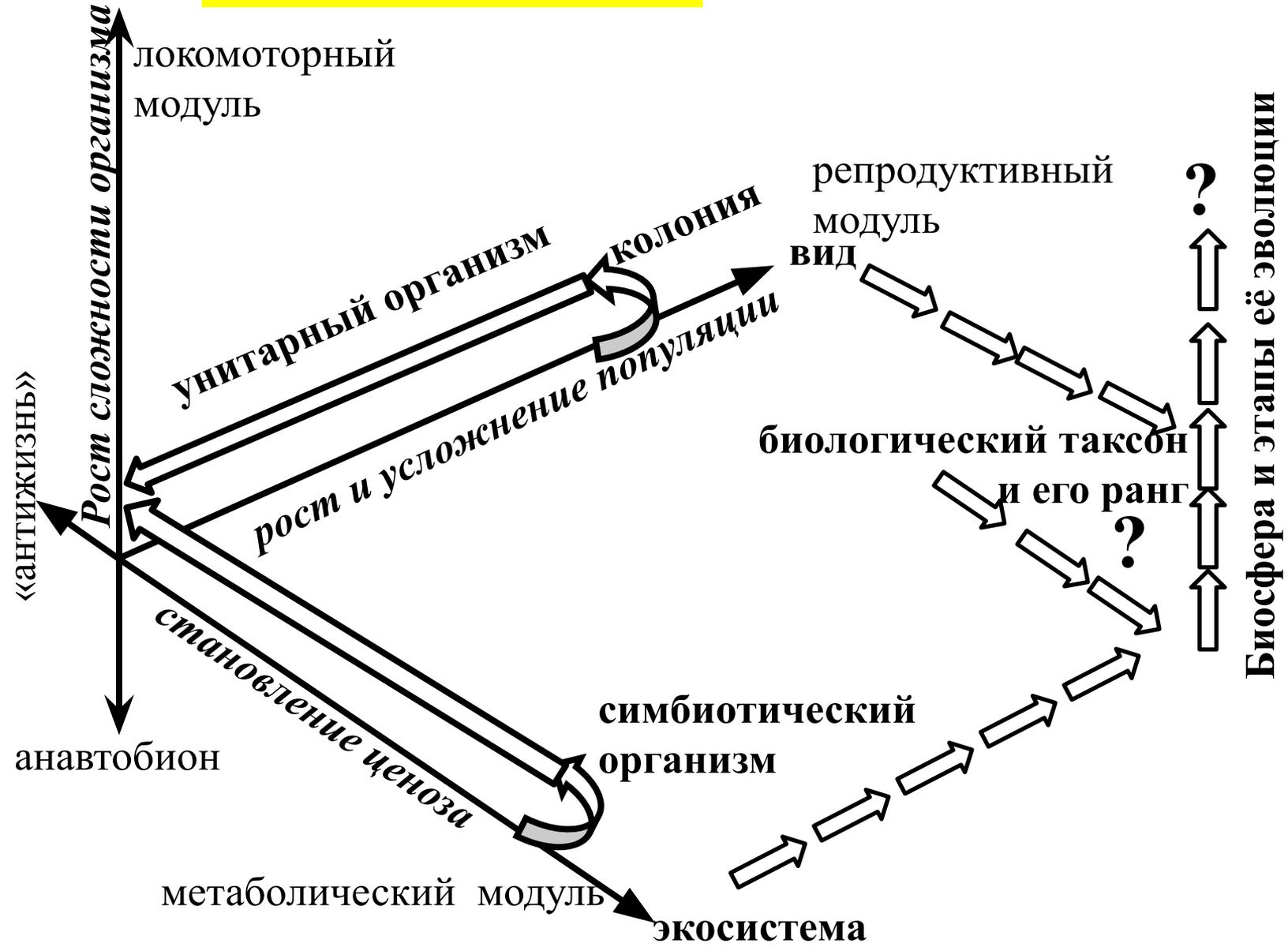
В. М. МЕДНИКОВ

## ИЗБРАННЫЕ ТРУДЫ

Организм. Генетика. Язык

# Обобщённая схема связей биосистем

 - эмерджентный скачок биосистемы при её интеграции в организм более высокого структурного уровня



# 3

## Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

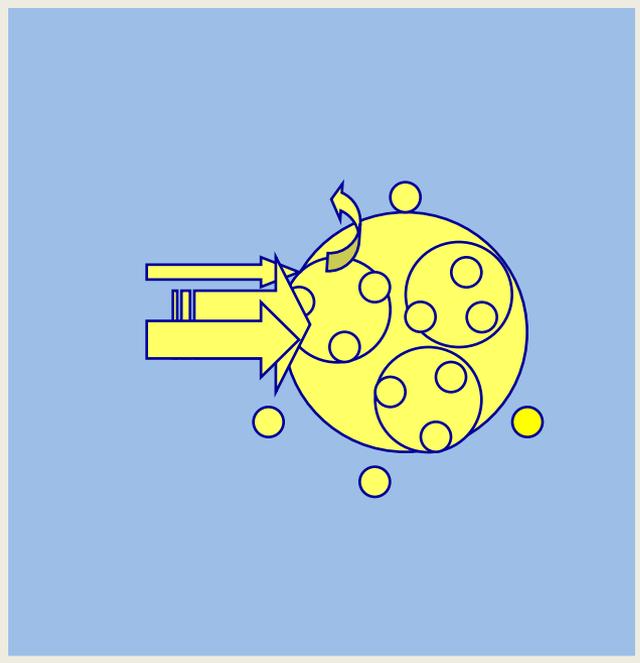
- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

### Общенаучные концепции:

- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
  - Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
  - Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
  - Принцип Пастера-Пригожина
  - 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
  - Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
  - Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)

4 Принцип Ле-Шателье – Брауна, как частный случай 2-го закона термодинамики (применительно к Среде)

Система состоит из элементов (систем низшего ранга), их интеграция порождает новые (эмерджентные) свойства



Малые порции энергии, в соответствии со 2-м законом термодинамики, вызывают релаксационные эффекты

Очень большие энергии вызывают разрушение систем (ими становятся прежние элементы)

Но для каждого типа систем есть «оптимальный» диапазон энергий, порождающий системы более высокого ранга, при этом энергия, поступившая извне, «консервируется» в структурах вновь возникающей системы.

Важно, что в Среде энергия как- бы исчезает, и Среда возвращается в исходное ненапряжённое состояние (в соответствии со 2-м законом термодинамики – это релаксация!).

**Это означает, что в открытых системах прогресс неизбежен!**

Ещё один ключевой аспект: в особенностях формируемой системы запечатлеваются особенности Среды в этот момент, следовательно, структура системы – ключ к расшифровке особенностей Среды в момент рождения этой системы

# 5

## Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

### Общенаучные концепции:

- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
- Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
- Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
- Принцип Пастера-Пригожина
- 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
- Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
- Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)

6 Австрийский методолог науки, один из основоположников «общей теории систем» (ОТС) и «теории открытых систем». В 20-30-х гг. создал концепцию «организмизма», основу которой составляет представление о том, что живой организм – не конгломерат отдельных элементов, а определенная *система*, обладающая *организованностью* и *целостностью*. Причем эта система находится в постоянном изменении – «организм напоминает, скорее пламя, чем кристалл или атом».

Основные задачи ОТС:

-формулирование общих принципов и законов систем независимо от их специального вида, природы составляющих их элементов и отношений между ними;

-Установление путем анализа биологических, социальных и бихевиоральных объектов как систем особого типа точных и строгих законов в нефизических областях знания;

-Создание основы для синтеза современного научного знания в результате выявления изоморфизма законов, относящихся к различным сферам реальности.

«четыре основных направления теории систем: кибернетика, теория игр, теория принятия решений и теория связи»  
(Уоддингтон, 1970: На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены)

Формальные свойства систем:

Целостность, суммативность, механизация, централизация, иерархическая организация системы

альтернативные концепции: *тектология* (Богданов А.А., 1913-1917), *праксеология* (Т.Котарбиньский, 1886-1981), *кибернетика* (Н.Винер), *синергетика*, *теории самоорганизации*, *катастроф и хаоса* (Хакен, Эйген, Колмогоров, Моисеев, Пригожин и др.), концепции Биосферы и Ноосферы (Вернадский В.И., Леруа, Т. де Шарден, Сукачев В.Н. и др.)



Людвиг фон Берталанфи  
(1901-1972)

Александр Александрович  
Богданов



Дата рождения: 10 (22) августа 1873<sup>[1]</sup>

Место рождения: Соколка, Гродненская губерния, Российская империя

Дата смерти: 7 апреля 1928<sup>[2][3]</sup> (54 года)

Место смерти: Москва, РСФСР, СССР

Страна:  Российская империя  
 СССР

Научная сфера: медицина, экономика, философия

Альма-матер: Харьковский университет (1899)

# 7

## Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

### Общенаучные концепции:

- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
- Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
- Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
- Принцип Пастера-Пригожина
- 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
- Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
- Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)

# Концепция Глобального Эволюционизма

Английский философ, социолог, психолог, основатель *органической школы* в социологии, один из родоначальников позитивизма.

Выдвинул концепцию, согласно которой сознание – процесс, развивающийся по общим законам биологической эволюции и

выполняющий функцию приспособления организма к среде. Эти идеи привели к формированию концепции Глобального Эволюционизма, которая рассматривает эволюцию атомов и молекул, через усложнение уровней систем – к социальной эволюции.

«Система синтетической философии»

«Глобальная эволюция» в его современном историческом понимании (в то время понимали индивидуальное развитие)

## Концепция структурных уровней в развитии материи

Уровни организации материи отличаются присущими каждому из них классами законов, а, следовательно, и определённой целостностью, качественной специфичностью



Герберт Чарлз Браун  
англ. *Herbert Charles Brown*



Уилфрид Селларс  
*Wilfrid Sellars*



Дата рождения: 20 мая 1912  
Место рождения: Анн-Арбор, Мичиган, США  
Дата смерти: 2 июля 1989 (77 лет)  
Место смерти: Питтсбург, Пенсильвания, США  
Страна: США  
Альма-матер: Мичиганский университет  
Школа/традиция: Аналитическая философия  
Направление: Западная философия  
Период: Философия XX века  
Основные интересы: эпистемология, философия сознания, метафизика  
Значительные идеи: Психологический номинализм <sup>русск.</sup>, «Миф о данных» <sup>(англ.)</sup>  
Оказавшие влияние: Р. В. Селларс, Р. Карнал  
Испытавшие влияние: Р. Рорти, П. Чёрчленд <sup>русск.</sup> <sup>(англ.)</sup>, Л. Бонжур <sup>русск.</sup> <sup>(англ.)</sup>

Имя при рождении: англ. *Herbert Charles Brown*

Дата рождения: 22 мая 1912  
Место рождения: Лондон, Великобритания  
Дата смерти: 19 декабря 2004 (92 года)  
Место смерти: Лафайетт, Индиана, США  
Страна: США  
Научная сфера: органическая химия  
Место работы: Чикагский университет  
Университет Пердью  
Альма-матер: Чикагский университет  
Научный руководитель: Герман Шлезингер  
Издательство: Иэйти Нэгиси  
Ученики: Акира Судзуки  
Награды и премии: Нобелевская премия по химии (1979)  
Медаль Пристли (1981)  
Медаль Перкина (1982)

# Уровни организации Материи (Кудрин Б.И., 2001)

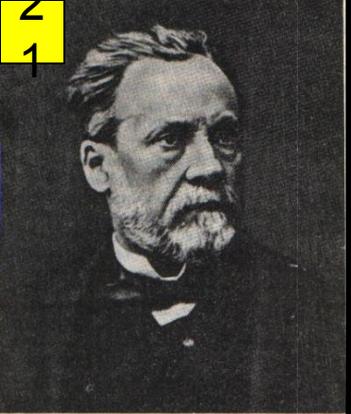
Носители	Параметры	Разнообразие	Примечания
Поля	Точка сингулярности	$10^0$	Пространство- время
Частицы	Число элементарных частиц	$10^1$	Вещество (структура)
Атомы	Число химических элементов	$10^2$	
Молекулы	Химическое разнообразие	$10^4$	
Организмы	Биоразнообразие	$10^8$ (100 млн.)	Круговороты (процессы)
Общество	Число технических продуктов	$10^{16}$	
Интеллект	Число сообщений в Интернете	$10^{32}$	

# Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

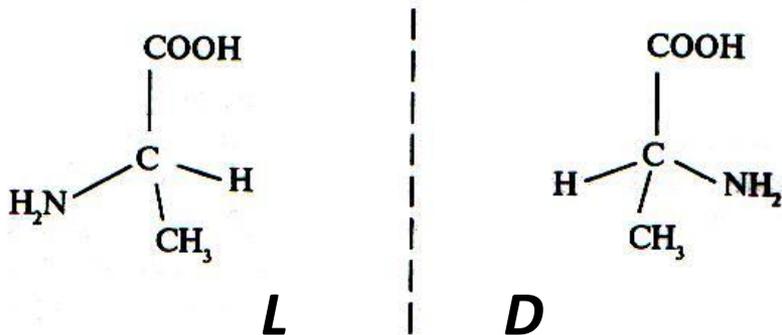
## Общенаучные концепции:

- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
- Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
- Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
- Принцип Пастера-Пригожина
- 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
- Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
- Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)



Луи Пастер  
(1822-1895)

Плоскость симметрии



## Принцип Пастера-Пригожина:

При возникновении структур более высокого ранга равновероятны две альтернативные зеркальные формы: «левая» и «правая» (вещество-антивещество, жизнь-антижизнь, вселенная-антивселенная, и т.д.)

Член Бельгийской Королевской академии наук, литературы и изящных искусств, профессор Брюссельского свободного университета, директор Сольвеевского Международного института физики и химии, директор Пригожинского центра статистической механики и термодинамики Техасского университета, вице-президент Европейской академии изящных искусств и литературы (Париж);  
Один из создателей современной неравновесной термодинамики и теоретической биофизики;  
Лауреат Нобелевской премии (1977);  
Доказал теорему термодинамики неравновесных процессов (1947),  
названную его именем:



Илья Пригожин  
(1917-2003)

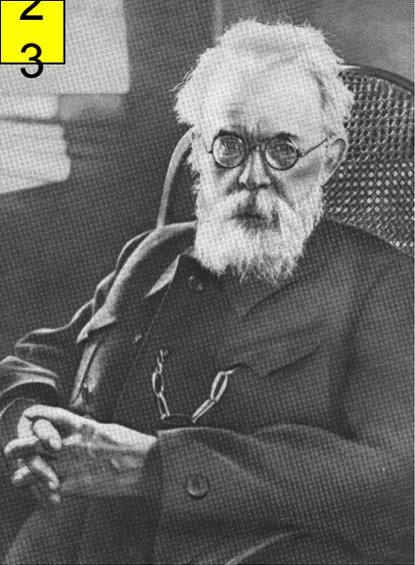
*«при внешних условиях, препятствующих достижению системой равновесного состояния, стационарное состояние системы соответствует минимальному производству энтропии»*

# Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

## Общенаучные концепции:

- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
- Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
- Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
- Принцип Пастера-Пригожина
- 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
- Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
- Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)



Вернадский  
Владимир Иванович  
(1863-1945)

# Биогеохимические принципы В.И. Вернадского:

1. биогенная миграция стремится к максимуму ;
2. ЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ...,  
приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, увеличивает проявление биогенной миграции атомов
3. в каждый период геологического времени «заселение планеты должно было быть максимально возможным для всего живого вещества, которое тогда существовало»



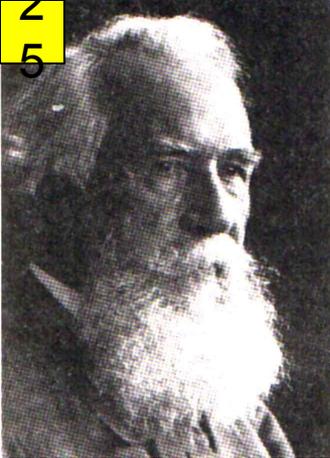
Чарльз Дарвин  
(1809-1882)

# Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

## Общенаучные концепции:

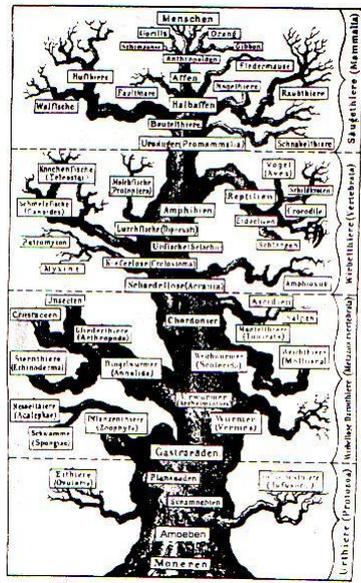
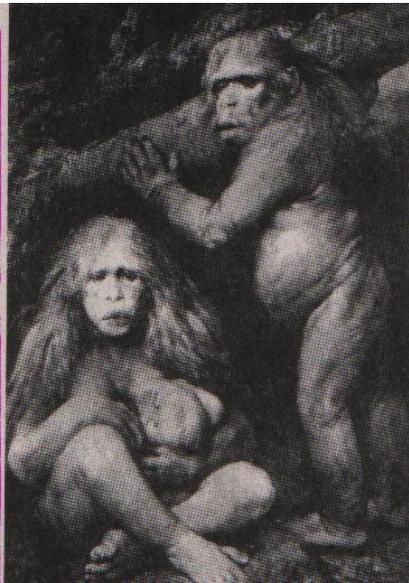
- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
- Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
- Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
- Принцип Пастера-Пригожина
- 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
- Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
- Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)



Эрнст Геккель  
(1834-1919)

Фриц Мюллер  
(1821-1897)

**Биогенетический  
(системогенетический) закон  
есть ещё геогенетический закон!**



# Элементы «фоторобота» единой эволюционной теории

- Теории биологической эволюции
- Эволюция Биогенного круговорота (Бик)
- Эволюционные представления из гуманитарных наук
- Эволюционные представления из точных наук:  
**неравновесная термодинамика, синергетика, представления о фракталах**

## Общенаучные концепции:

- 2-й закон термодинамики (Больцман) + Принцип Ле-Шателье-Брауна
- Теория систем (Л.Ф. Берталанфи)
- Глобальный эволюционизм (Г.Спенсер)
- Принцип Пастера-Пригожина
- 2-й закон Вернадского (принцип самоускорения)
- Системогенетический принцип (Геккель-Мюллер)
- Принцип Соразмерности (Кювье-Уоддингтон)

модель представляет собой «равнину», изрезанную рядом «долин», тянущихся сверху вниз.



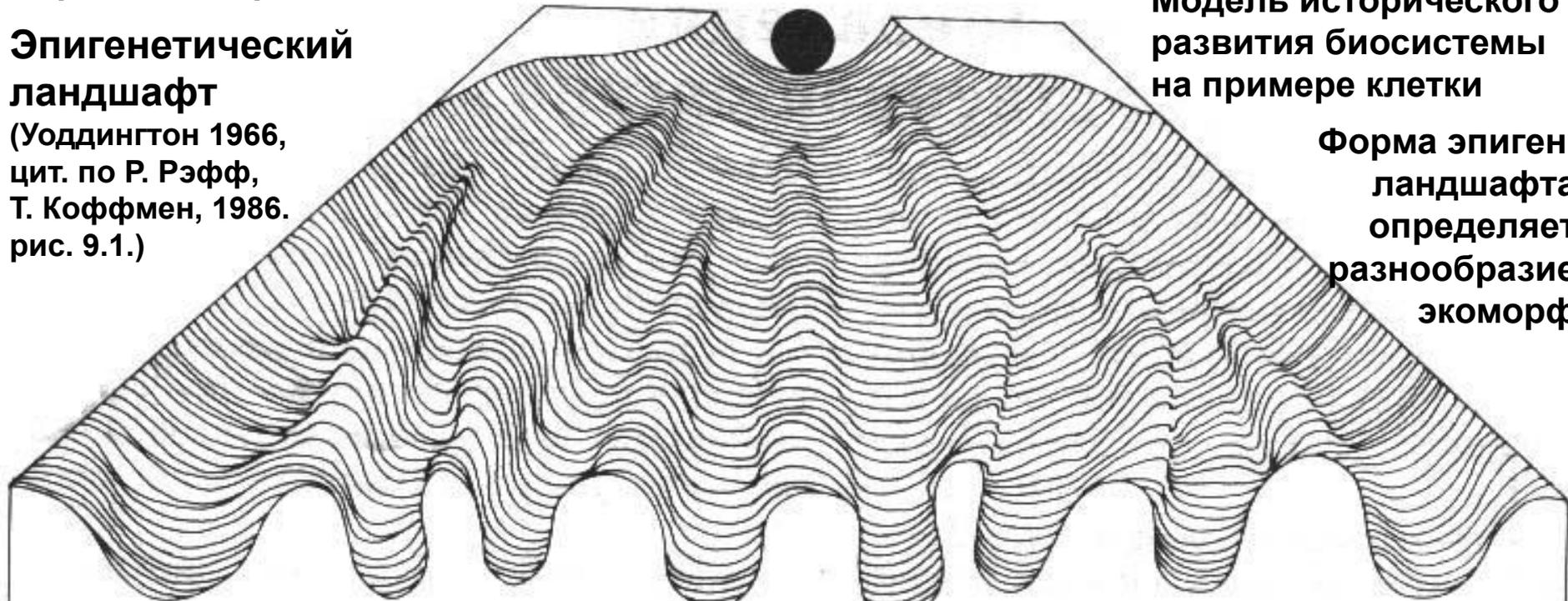
**Соразмерность (корреляции)**

Биосистема «скатывается» вниз, на развилках «долин», каждый раз, «делая выбор», после которого уменьшается вероятность попадания во все возможные конечные точки – происходит **КАНАЛИЗАЦИЯ** развития

Выбор определяется возможностями системы и ситуацией в среде. Исторически сам ландшафт может меняться, по иному канализуя процессы развития организмов

**Эпигенетический ландшафт**

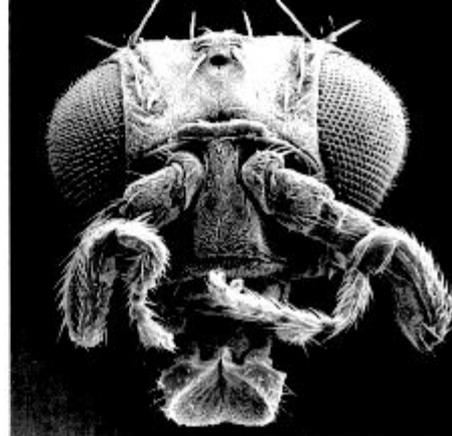
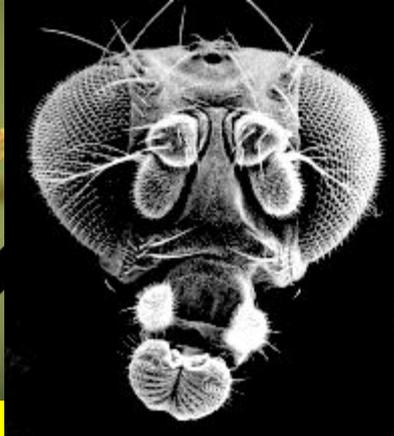
(Уоддингтон 1966, цит. по Р. Рэфф, Т. Коффмен, 1986. рис. 9.1.)



Модель исторического развития биосистемы на примере клетки

Форма эпиген. ландшафта определяет разнообразие экоморф

Т.о., реальная эволюция является комбинацией независимых процессов: 1) адаптации биосистемы к конкретным условиям (вертикальная ось), 2) случайного выбора траектории (горизонтальная ось) и 3) изменения формы самого эпиген. ландшафта.



Мутация *aristopedia*  
(конечности на месте усиков)



*Drosophila*: wildtype on left. Right is *antennapedia* mutant with fully developed legs in place of antennae. Photo by FR Turner, Indiana Univ.

**Гомеозисные мутации дрозофил – иллюстрация канализованности эволюции**

«дрозофильная» генетика Т.Г. Моргана



**Томас Хант Морган (1866-1945)**

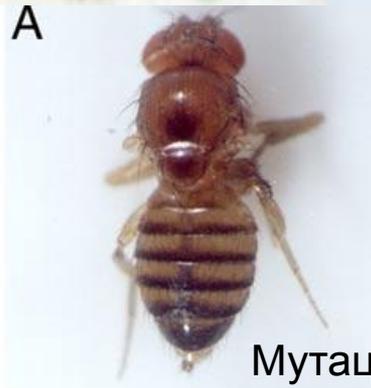


Мутация *bithorax*  
(наличие 2-х пар крыльев)

Мутации окраски и размера глаз



A



B



Мутации крыла





Криптозой



Палеозой



«ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ»

Мезозой



Кайнозой



# Биоэволюция гоминид



# Эволюция человека в Эпоху Преображения (1998-2012 года) от гетеротрофного к автотрофному питанию

Люди 5-ой вымирающей расы (неразумные)	Люди 6 расы Развивающиеся, пробуждающиеся		Богочеловек (7 раса)	
<p>Животные, разводимые для еды, производят 45 тонн отходов в секунду! Потребление / заказ мяса является причиной мировых войн, голода, отравления воды, воздуха, почвы.</p>	<p>Один вегетарианец, отказавшийся от животных продуктов (мяса, рыбы, молока, яиц и т.п.) ежегодно спасает 90 животных, пол гектара леса...</p>	<p>Питание только сырой растительной едой (проростками семян, бобов, овощами, орехами и т.д.) помогает пробудить Дух, осознанность, интуицию, Волю</p>	<p>Человек на жидком питании ежегодно спасает миллиарды жизней животных и растений</p>	<p>Колоссальная экономия ресурсов Планеты, жизнь с целью эволюции Сознания, Духа</p>
			 <p>питание через рот, желудок</p>	 <p>питание через шишковидную железу (3 глаз)</p>
<p>1 ступень (всеядная еда)</p>	<p>2 ступень (Вегетарианство)</p>	<p>3 ступень (Сыроедение)</p>	<p>4 ступень (Жидкое питание)</p>	<p>5 ступень (Пранопитание)</p>

# Продолжение следует:

Будем говорить об истории становления наших представлений в области онтогенеза и филогенеза животных

# 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»



Эмпедокл  
(-490 - -430)

Организмы (в том числе - человек) изначально рождаются из земли отдельными органами, комбинируясь в самых невероятных сочетаниях

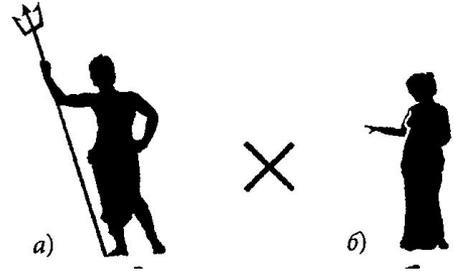
# Античность



Основной вопрос, касающийся закономерностей становления и развития сводился к возможности материи возникать и развиваться «без посторонней помощи», т.е. актуализировалась антитеза: **самозарождение - креационизм**

# Пример мифологической родословной (по Ивановой-Казас, 2004)

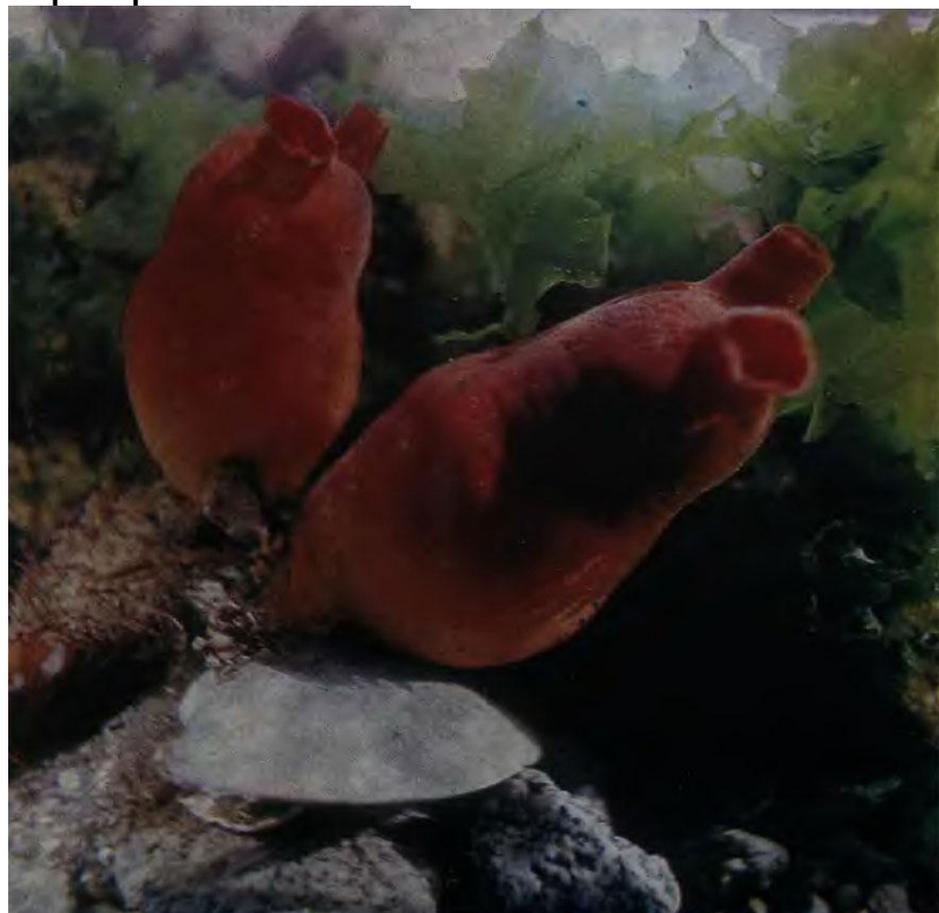
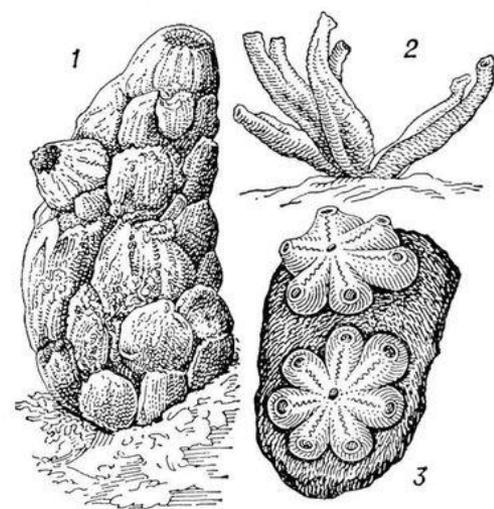
- а – Посейдон;
- б – Медуза до её превращения в чудовище;
- в – Каллироя;
- г – Хрисаор;
- д – Пегас;
- е – Герион;
- ж – Тифон;
- з – Ехидна;
- и – Геракл;
- к – Орфр;
- л – Цербер;
- м – Немейский лев;
- н – Скиф;
- о – Лернейская гидра;
- п – Химера;
- р - Сфинкс



# Гекатонхейры (сторукие)



- три брата, перве-  
Урана: **Бриарей**,  
пятидесятиголове  
Они помогли **Бог**  
битве с **Титанам**  
камней, затмивши  
решило исход би  
Титаны низвергну  
Гекатонхейры ост  
Бриарею была пс

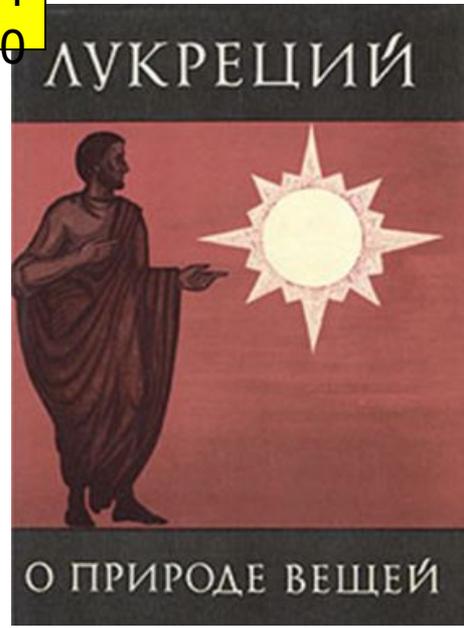


# Водяной – персонаж славянского фольклора



Рис. 14. Постэмбриональное развитие водяного  
(худ. Н. Н. Кондаков; из: Иванова, 2001)





## Идеи: конкуренции, естественного отбора

Земля сотворила и человеческий род, а устав рожать, с годами стала порождать всяких чудищ, кентавров, уродов, но они были отмечены отбором: «...природа запрет на развитие их наложила».

«... много животных тогда поколений должно было сгинуть, Коль размноженьем приплод не смогли они выковать НОВЫЙ...»

(Книга 5 стих 125)

## Первая теория наследственности:

*Если в смешеньи семян случится, что женская сила  
Верх над мужскою возьмёт и её одолеет внезапно,  
С матерью схожих детей породит материнское семя,  
Семя отцово – с отцом. А те, что походят, как видно,  
И на отца и на мать и черты проявляют обоих,  
Эти от плоти отца и от матери крови рождаются,  
Если Венеры стрелой семена возбуждённые в теле  
Вместе столкнутся, одним обоюдным гонимые пылом,  
И ни одно победить не сможет, ни быть побеждённым.  
Может случиться и так, что дети порою бывают  
С дедами схожи лицом и на прадедов часто походят.  
Ибо нередко отцы в своём собственном теле скрывают  
Множество первоначал в смешении многообразном,  
Из роду в род от отцов к отцам по наследству идущих;*

*Так производит детей жеребьёвкой Венера, и предков  
Волосы, голос, лицо возрождает она у потомков.  
Ибо ведь это всегда из семян возникает известных,  
Так же, как лица у нас и тела, да и все наши члены.  
Дальше: как женицин рождасть способно отцовское семя,  
Так материнская плоть – произвесть и мужское  
потомство.  
Ибо завясят всегда от двоякого семени дети,  
И на того из двоих родителей больше походит  
Всё, что рождается, кому обязано больше; и видно,  
Отпрыск ли это мужской или женское то порожденье.*

# 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»

## Антитеза Нового Времени: Преформизм – Эпигенез

- Анималькулизм (Левенгук) и овизм (Бонне) – *теория вложений*.

Накопление фактов, не укладывающихся в рамки преформизма:

- экспериментальная тератология: при определённых воздействиях на зародыш, структура развивающихся органов существенно отличается от «предначертанных»;
- практика селекции: промежуточные формы гибридов, где признаки разных родителей порождают варианты, необъяснимые с позиций наивного преформизма
- эмбриология свидетельствует о разной скорости развития различных систем органов или об изменении положения органов в ходе индивидуального развития

Всё это делало **эпигенез** (термин введён У. Гарвеем) более привлекательным объяснением: структуры не предобразованы, а возникают заново



Рене Декарт (Картезий)  
(1596-1650)

# ЭПИГЕНЕЗ

В основополагающем труде о развитии куриного эмбриона **Каспар Вольф** доказал, что кишечная и нервная трубки возникают в ходе сворачивания или выпячивания клеточных пластов с их последующим обособлением, что однозначно указывает на иллюзорность идей преформизма: в индивидуальном развитии происходит реальное формообразование, направляемое некоей **«существенной силой»**, аналогичной аристотелевской энтелехии



**Каспар Фридрих  
Вольф**  
(1734-1794)

Современник и соотечественник Вольфа, **Иоганн Блюменбах** (1742-1840) объяснял морфогенетические процессы при регенерации гидры действием **«формообразующего импульса»**. По его мнению эпигенез направляется преформированной в половых клетках «силой развития», рассматриваемой как некая инструкция, предопределяющая морфогенез зародыша, так что ключ к пониманию феноменов развития – в раскрытии природы этих «инструкций»



**Иоганн Блюменбах**  
(1742-1840)

# 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»

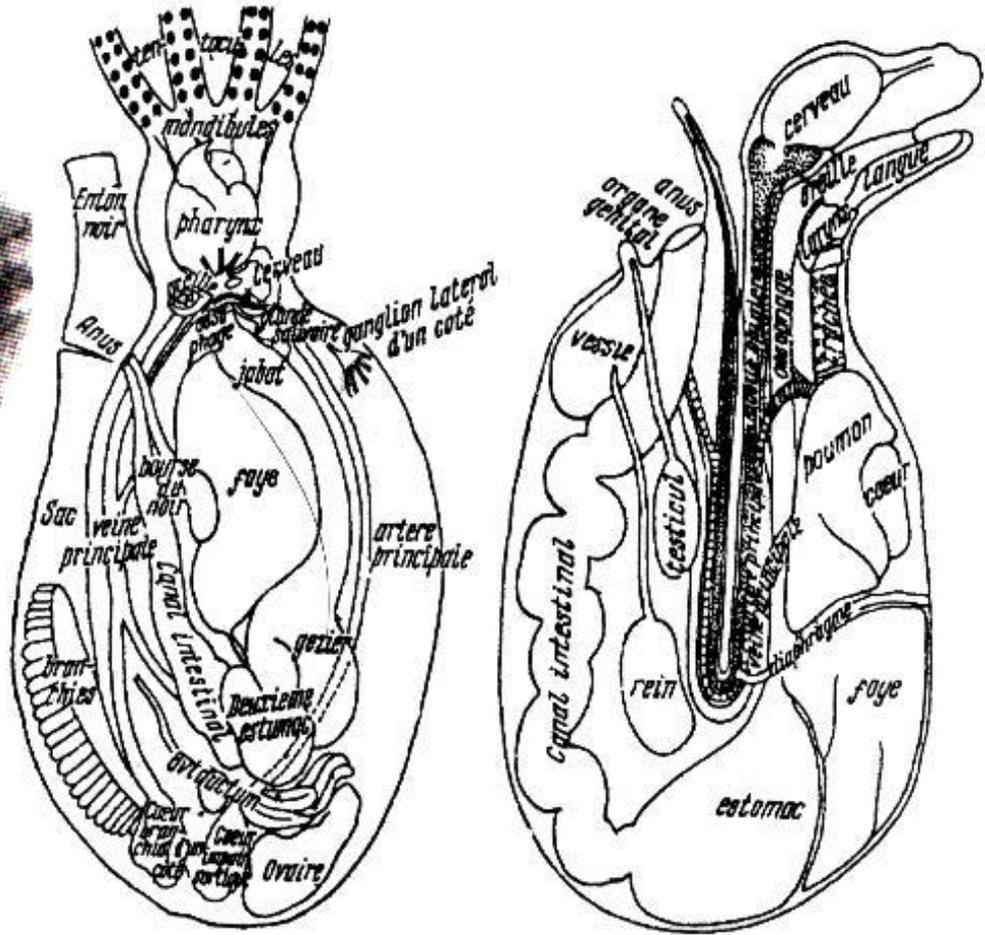
# Исторический спор:



Жорж Кювье  
(1769-1832)

Теория типов

Креационизм



Строение моллюска (слева)  
и позвоночного (справа)



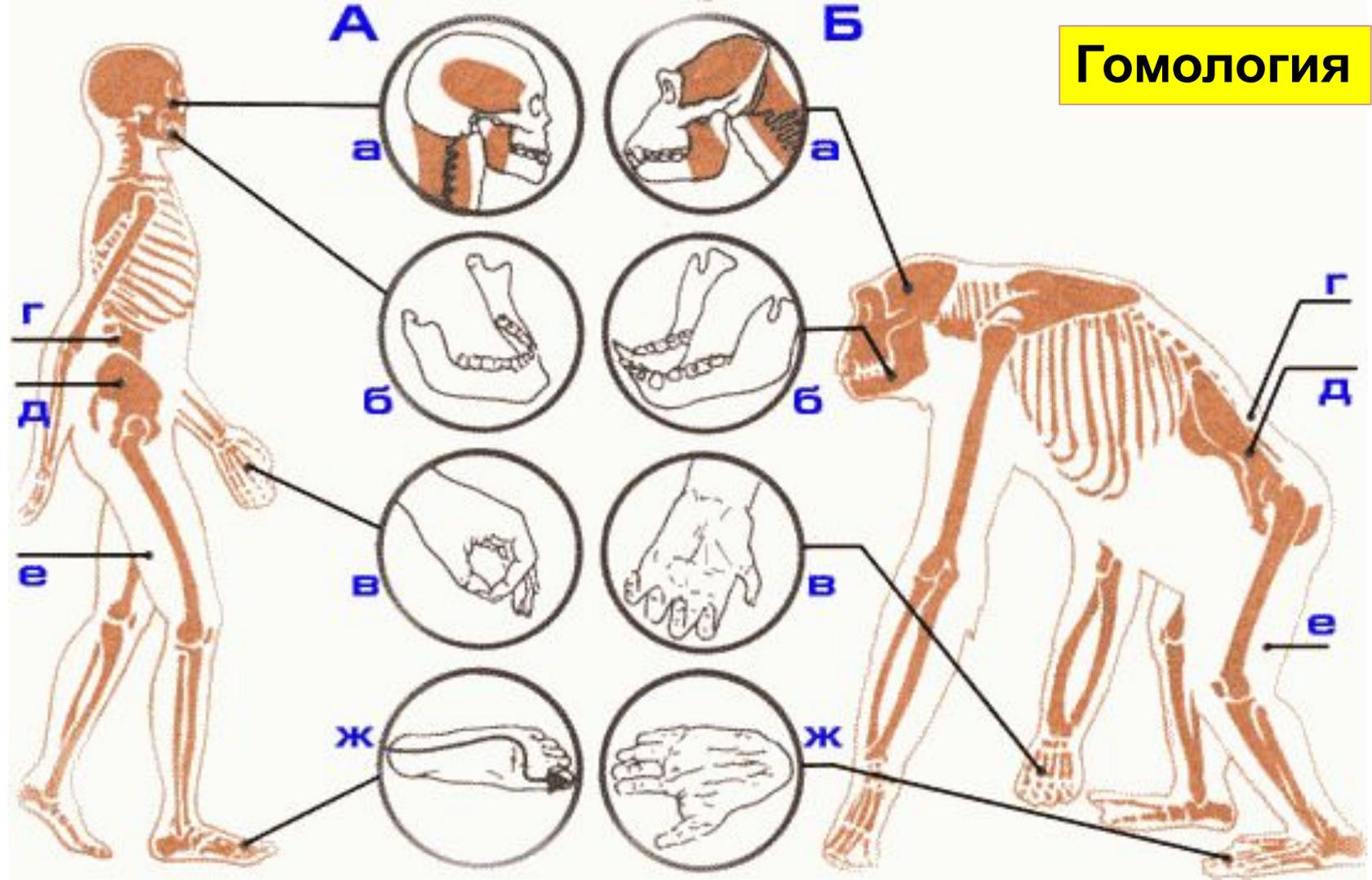
Этьен  
Жоффруа  
Сент-Илер  
(1772-1844)

Единый план  
строения всех  
организмов

Эволюционизм

Использование понятий «гомология» и «аналогия»

# Гомология



«Лекции сравнительной анатомии» Кювье – первый труд, в котором эта задача приведена в исполнение. Здесь каждый орган, взятый отдельно, в первый раз является строго прослеженным во всех изменениях, которым он подвергается в цепи видов, составляющих животный мир

# 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

(К. Бэр, 1950, с. 320-321)

# Формирование органов



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

**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**

# 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»

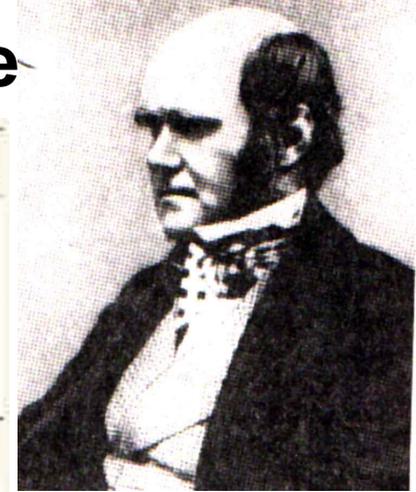
● Биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля

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

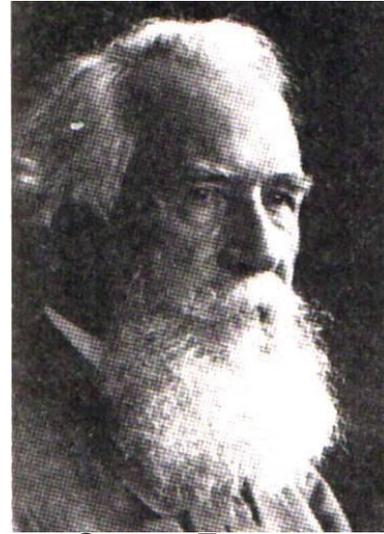
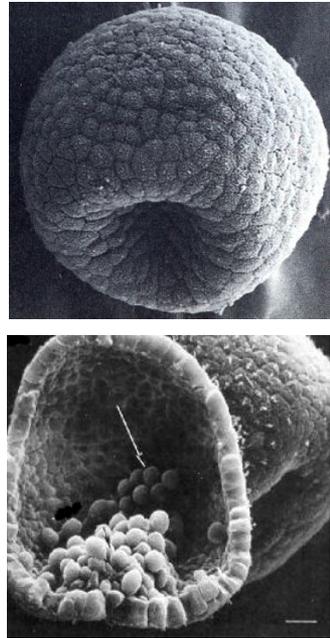
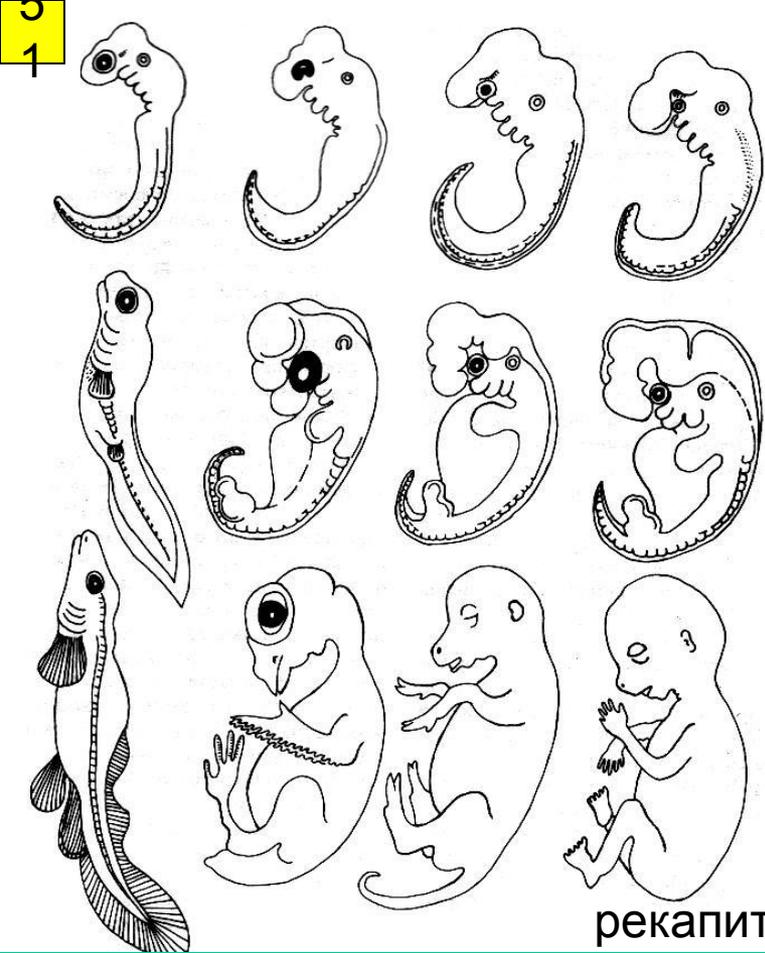


Чарльз Дарвин  
(1809-1882)

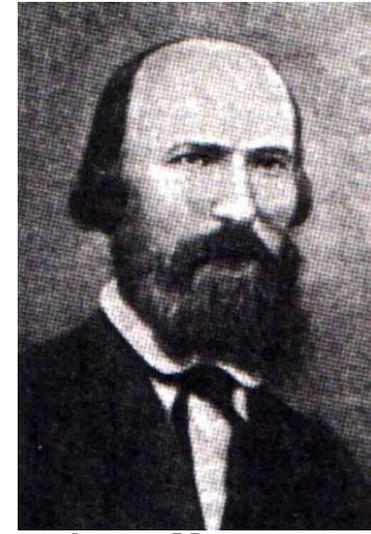
Рыба	Курица	Свинья	Человек	Бесчелюстные	Хрящевые рыбы	Костные рыбы
				Сумчатые млекопитающие		Плацентарные млекопитающие

«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



Эрнст Геккель  
(1834-1919)



Фриц Мюллер  
(1821-1897)

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

Онтогенез – краткое повторение филогенеза

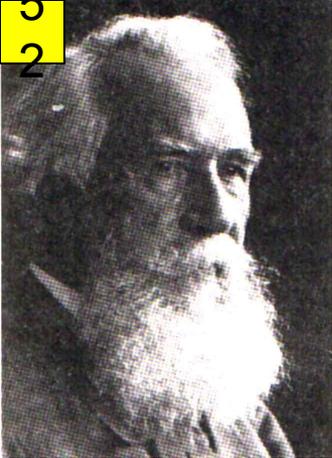
рекапитуляция

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

Мейен С.В., 1987

## Биогенетический закон

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



# 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

# История представлений об эволюционных аспектах эмбриогенеза и онтогенеза

Натурфилософский период: самозарождение - креационизм

Новое время: преформизм – эпигенез

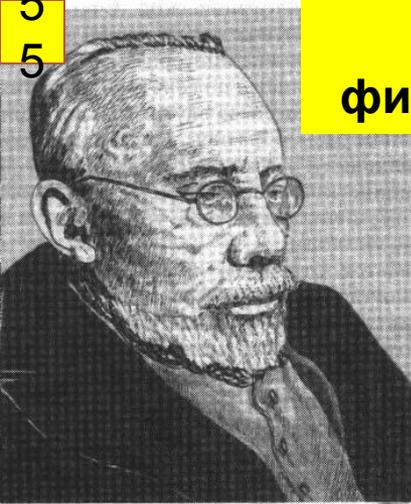
Создание современных представлений: от «лестницы существ Аристотеля – Бонне - Ламарка» - к «теории типов Кювье – Бэра», «теории зародышевых листков» и разным вариантам понимания «закона зародышевого сходства»

Биогенетический закон Дарвина – Мюллера – Геккеля

● Теория филэмбриогенеза А.П. Северцова и модусы филэмбриогенеза

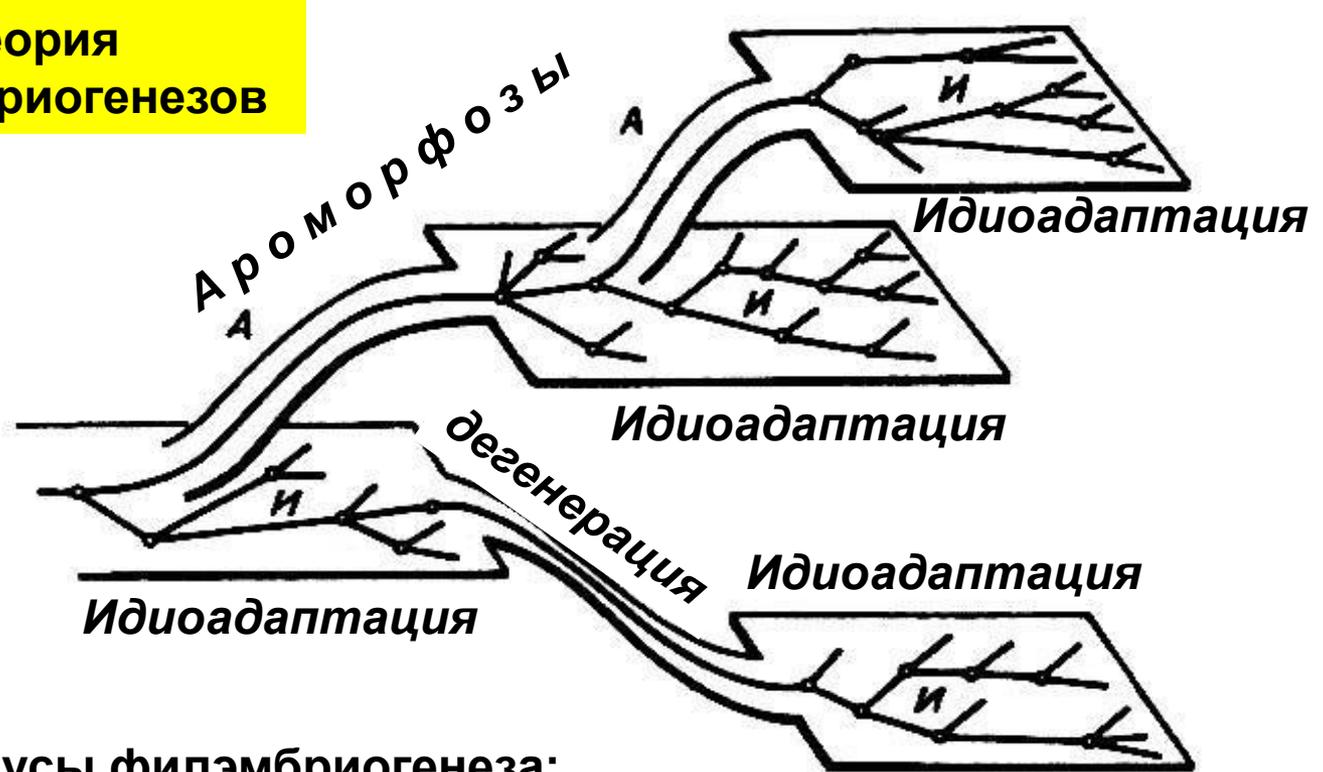
Гетеробатмия, гетерохронии, гетеротопии: их причинность, механизмы и эволюционные следствия

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



## Теория филэмбриогенезов

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
- **Архаллакис** – изменение хода развития органа с момента его закладки, так что ни на одной стадии рекапитуляция невозможна.
- Таким образом, биогенетический закон применим полностью лишь в случае анаболии

# 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»

# 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»

# 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** делает упор на понимание механизмов онтогенетических процессов