

ФИЛОГЕНЕЗ

- Термин «Филогения» (филогенез) был введен Э.Геккелем во 2 половине XIX века. В широком понимании – филогения – это эволюция в современном понимании, а в узком смысле – это последовательность ветвлений родословного древа.

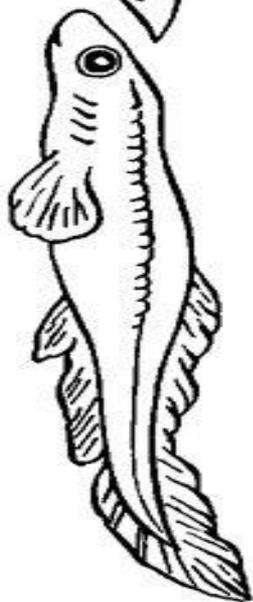
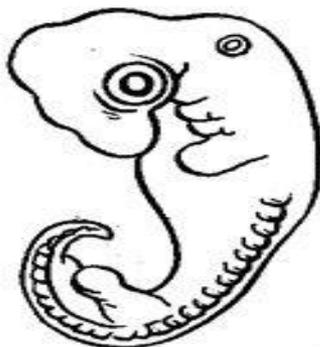
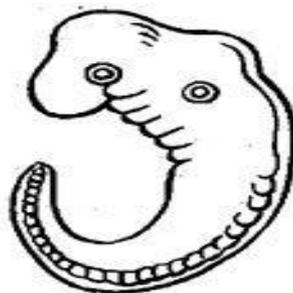
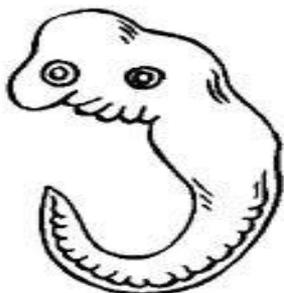
- **Эволюционные преобразования:**
 - - образование и вымирание видов
 - - преобразование онтогенеза.
 - Перестройки онтогенеза - предпосылка филогенетических преобразований.

- **«Геккелевская триада»** - основа научного подхода к реконструкции филогенеза, базируется на комплексном использовании методов:

-

- *-эмбриологических,*
- *-палеонтологических*
- *-сравнительно-анатомических*

- **Биогенетический закон Геккеля, Мюллера: «Онтогенез есть краткое повторение филогенеза».**
- Биогенетический закон был широко использован при создании современной классификации организмов (таксономии), построении схем филогенетического родства организмов.



a

б

в

г

- **Дарвин:** «Интерес эмбриологии значительно повысится, если мы будем видеть в зародыше более или менее затененный образ общего прародителя, во взрослом или личиночном его состоянии, всех членов одного и того же большого класса».
- **Мюллер:** «В короткий промежуток времени нескольких недель или месяцев меняющиеся формы зародышей и личинок дают нам более или менее верную картину тех изменений, благодаря которым в течение бесчисленных тысячелетий вид достиг своего настоящего состояния».
- **Геккель:** «В двухтомной монографии по известковым губкам (1872) Геккель ... формулирует «основной биогенетический закон». Поскольку в «Общей морфологии» Геккель уже пытался выделить с полдюжины законов, которые интересны сейчас лишь немногим историкам науки ..., то для того, чтобы этот закон не потерялся среди множества остальных, он был выделен им в качестве «основного». В 1874 г. в цикле лекций, вышедших под названием «Антропогенез», Геккель дает ту формулировку биогенетического закона, которая вошла в науку: «онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза», а «филогенез есть механическая причина онтогенеза». (Воронцов)

- При обосновании биогенетического закона в 1866
- Э. Геккель ввел термины «Палингенезы» и «Ценогенезы».
-
- **«Палингенезы»** по Геккелю - повторения (рекапитуляция) более или менее далёких этапов филогенеза в процессе зародышевого развития особи.
-
- **«Ценогенезы»** по Геккелю - признаки, которые, нарушают проявления палингенезов, не позволяют проследить в ходе онтогенеза современных форм последовательность этапов филогенеза их предков, т. е. **нарушают биогенетический закон.**

- А.Н. Северцов переосмыслил значение явлений, которые Геккель обозначил терминами «Палингенезы» и «Ценогенезы».
-
- **Термин «Ценогенезы»** А. Н. Северцов использовал при описании провизорных приспособлений - **эмбрио-адаптаций**. Т.е., это приспособительные признаки, возникающие у зародышей и личинок, адаптирующие их к особенностям среды обитания. У взрослых организмов ценогенезы не сохраняются.
-
- **Ценогенезы у амниот:**
- -зародышевые оболочки
- -желточный мешок
- -аллантоис
-
- **Эволюционное значение Ценогенезов** - они проявляются только на ранних стадиях онтогенеза, не изменяют типа организации взрослого организма, но обеспечивают более высокую вероятность выживания потомства.

- **Э. Геккель** рассматривал эволюцию взрослых организмов в отрыве от эволюции зародышей. В сравнительной эмбриологии Геккель делал главный акцент на [рекапитуляции](#) - «**Палингенезах**».
-
- **А.Н. Северцов**, вводя в 1922 году новый термин «**Филэмбриогенезы**», подчеркивал, что «**Филэмбриогенезы**», **напротив** - отклонения от онтогенеза, характерного для предков, проявляющиеся в эмбриогенезе, но имеющие адаптивное значение у взрослых форм.
-
- **А.Н. Северцов** указал, что отношения между онтогенезом и филогенезом гораздо сложнее, чем это описано в Биогенетическом законе, отмечая:
- **Во-первых**, различия в сроках появления новых признаков в онтогенезе, которые далеко не всегда «надставляют» (рекапитулируют) ряд последовательных стадий онтогенеза.
- **Во-вторых**, вся последовательность стадий онтогенеза может оказаться радикально преобразованной.

- Таким образом, согласно теории **А.Н. Северцова Филэмбриогенезы** – это:
-
- - изменения, возникающие в результате перестройки генотипа в ходе эмбрионального развития и имеющие филогенетическое значение.
-
- - перестройки генотипа, которые могут происходить на основе мутационного процесса и естественного отбора не только в конце развития органа, как считал Геккель, но и начальных, средних, и конечных этапах онтогенеза.
-
- - изменения, которые могут активно влиять на эволюцию данного вида.
-
- Процесс превращения «мутаций в адаптации» протекает под контролем естественного отбора и **затрагивает все стадии онтогенеза.**



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

архаллакис – изменение начальных стадий
морфогенеза

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

редукция органов

- **1. Анаболии** – изменения, возникающие к концу эмбриогенеза, когда формирование органов и систем почти завершено. К анаболиям относят такие явления, как приобретение специфической формы тела камбалой лишь после того, как из икринки вылупляется малек, неотличимый от других рыб, а также появление изгибов позвоночника, сращение швов в мозговом черепе, окончательное перераспределение кровеносных сосудов в организме млекопитающих и человека.
- **2. Девияция** – изменения, возникающие на средних стадиях эмбриогенеза. Пример - развитие сердца в онтогенезе млекопитающих, у которых оно recapитулирует стадию трубки, двухкамерное и трехкамерное строение, но стадия формирования неполной перегородки, характерной для пресмыкающихся, вытесняется развитием перегородки, построенной и расположенной иначе и характерной только для млекопитающих.
- **3. Архаллакис** – изменения, возникающие на ранних этапах эмбриогенеза. Например, классическим примером архаллакиса является развитие волос у млекопитающих, закладка которых наступает на очень ранних стадиях развития.

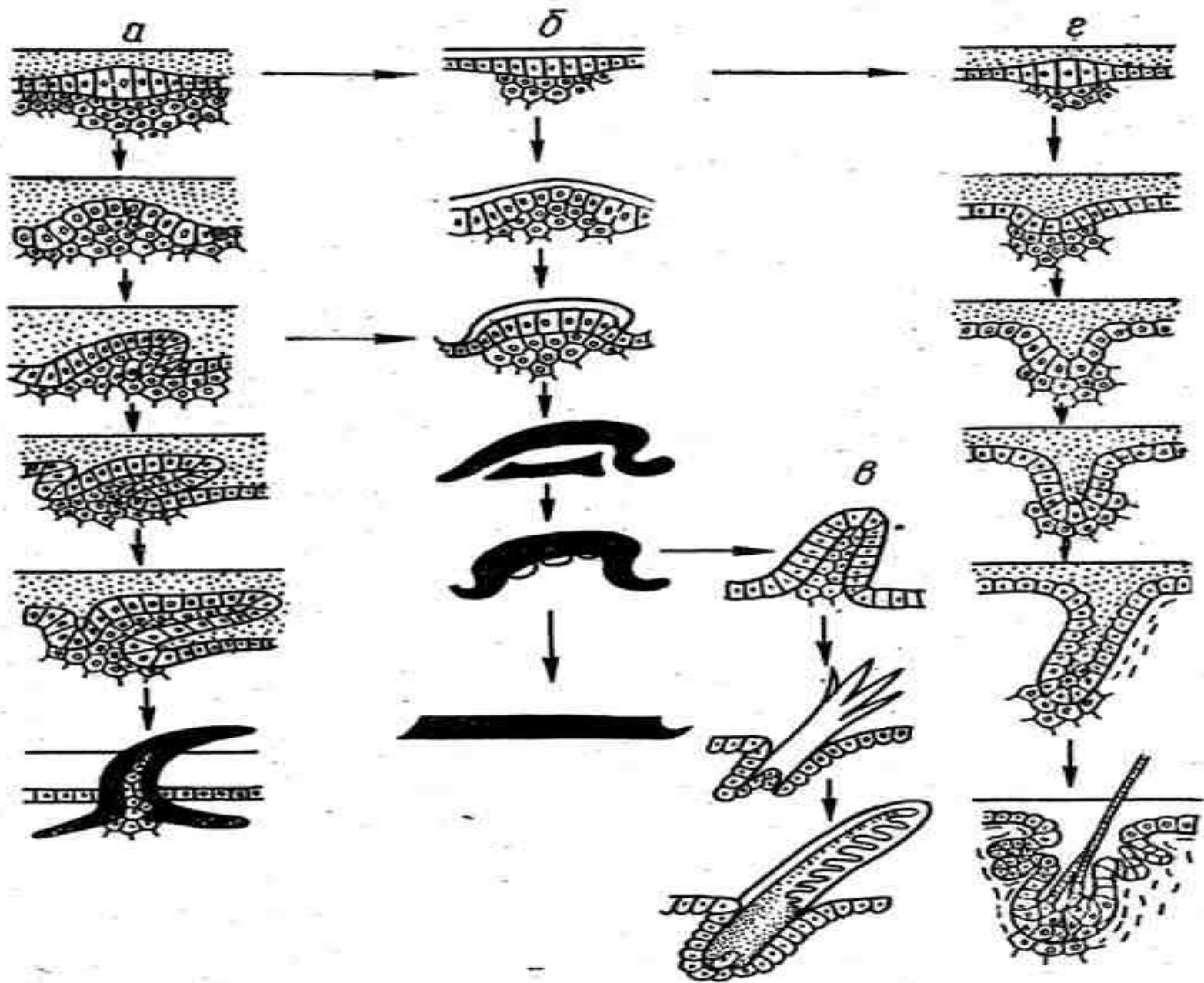


Рис. 101. Типы филэмбриогенеза. Филогенетическое развитие костной чешуи акулы (*a*), роговой чешуи рептилии (*δ*) — девиация; пера птиц (*ε*) — анаболия; волосы млекопитающих (*z*) — архаллаксис.

- В основе **Филэмбриогенезов** - те же механизмы, которые обуславливают врожденные пороки развития. От пороков развития их отличает адаптивная ценность, т.е. полезность и закреплённость естественным отбором в филогенезе.
- За счет **анаболии** в онтогенезах потомков **полностью реализуется основной биогенетический закон**, т.е. происходят рекапитуляции всех предковых стадий развития.
-
- При **девиациях** рекапитулируют только **ранние предковые стадии**
-
- **Архаллаксы** полностью **не допускают рекапитуляции**

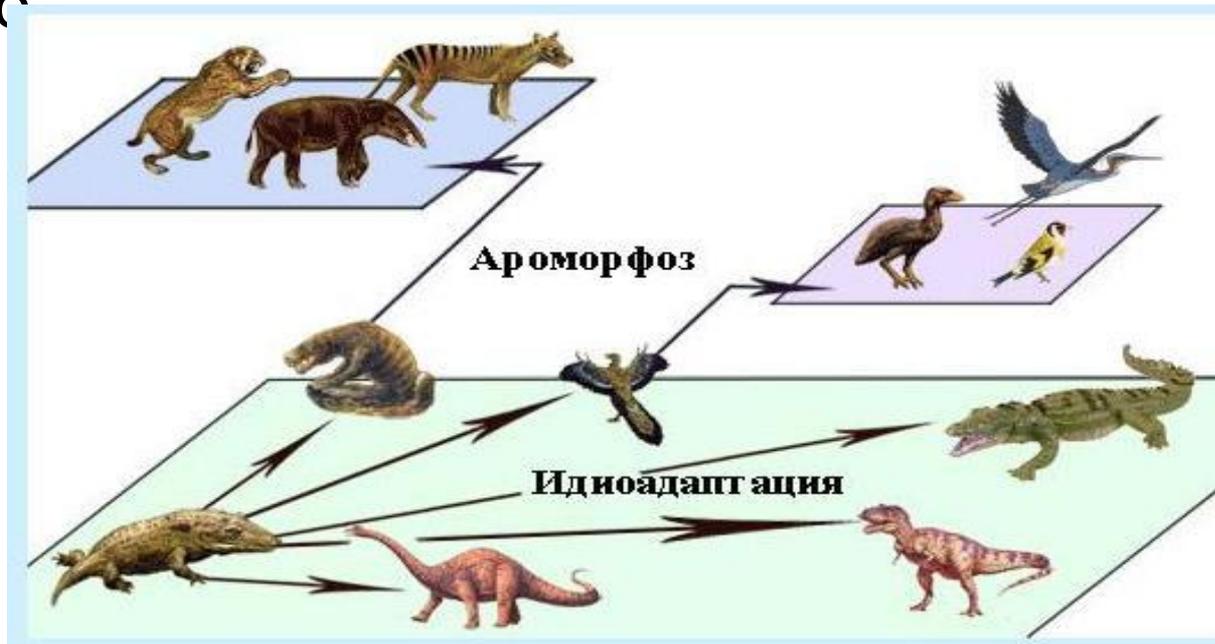
- Кроме ценогенезов и филэмбриогенезов в эволюции онтогенеза могут обнаруживаться отклонения:
- **-времени закладки органов — гетерохронии**
- **-места их развития — гетеротопии.**
- Гетерохронии и гетеротопии приводят к изменению взаимосоответствия развивающихся структур и проходят жёсткий контроль естественного отбора.
- **Гетерохронии** - сдвиги во времени закладок наиболее важных органов в группах, эволюционирующих по типу ароморфоза. Так, у млекопитающих, и в особенности у человека, дифференцировка переднего мозга существенно опережает развитие других его отделов.
- **Гетеротопии** - формирование новых пространственных и функциональных связей между органами, обеспечивая в дальнейшем их совместную эволюцию. Например, сердце, располагающееся у рыб под глоткой, обеспечивает эффективное поступление крови в жаберные артерии для газообмена. Перемещаясь в за груди́нную область у наземных позвоночных, оно развивается и функционирует уже в едином комплексе с новыми органами дыхания — лёгкими, выполняя и здесь, в частности, функцию доставки крови к дыхательной системе для газообмена.

В свою очередь, указанные выше **изменения**
хода онтогенеза могут реализоваться уже
на уровне филогенеза в виде:

- ароморфоза
- идиоадаптации
- дегенерации



- **Ароморфозы** - направление эволюции, при котором появляются качественно новые морфофизиологические особенности, приводящие к резкому повышению уровня их организации.
- Ароморфозы позволяют организмам заселять принципиально новые адаптивные зоны.
- Это путь морфофизиологического прогресса, ведущий к возникновению организмов все более сложных и менее зависимых от условий внешней среды.
- Благодаря появлению и накоплению ароморфозов возникают крупные таксоны, такие как класс, отдел, тип, царство.



- **Идиоадаптации** - приспособление организмов к конкретным условиям среды, которое не ведет к существенным изменениям уровня организации. Благодаря **идиоадаптациям** возникают такие таксоны, как род, семейство.
- **Идиоадаптации** способствуют появлению у животных и растений не общих, а частных изменений
- **Идиоадаптации** могут затрагивать: 1).Изменение строения тела. 2).Изменен
передвижения.

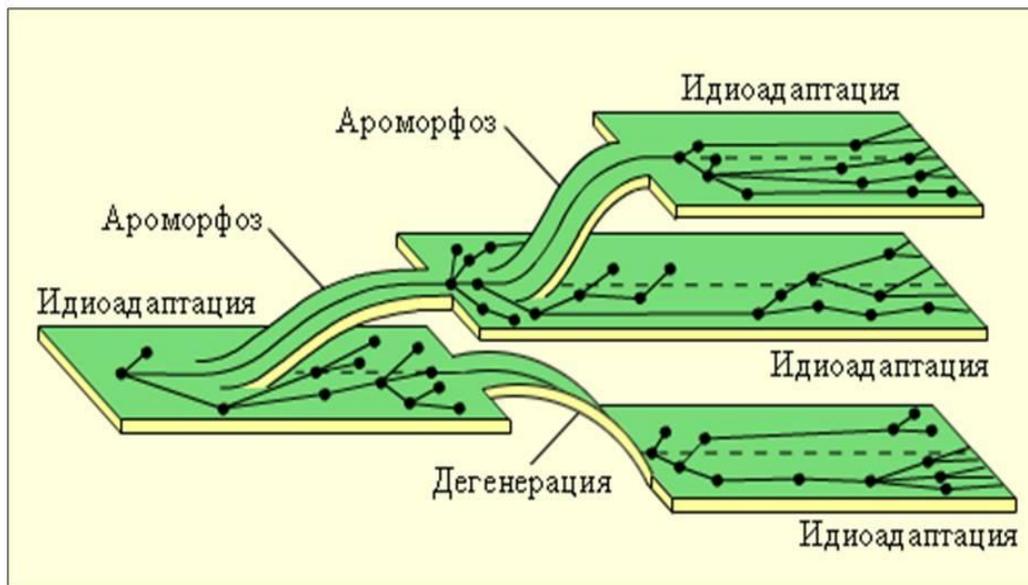


Еще один путь к достижению биологического прогресса – **Дегенерация**. Это морфофизиологический регресс, упрощение организации, утрата отдельных органов или систем (редукция) в связи с переходом организмов к сидячему образу жизни или паразитизму.

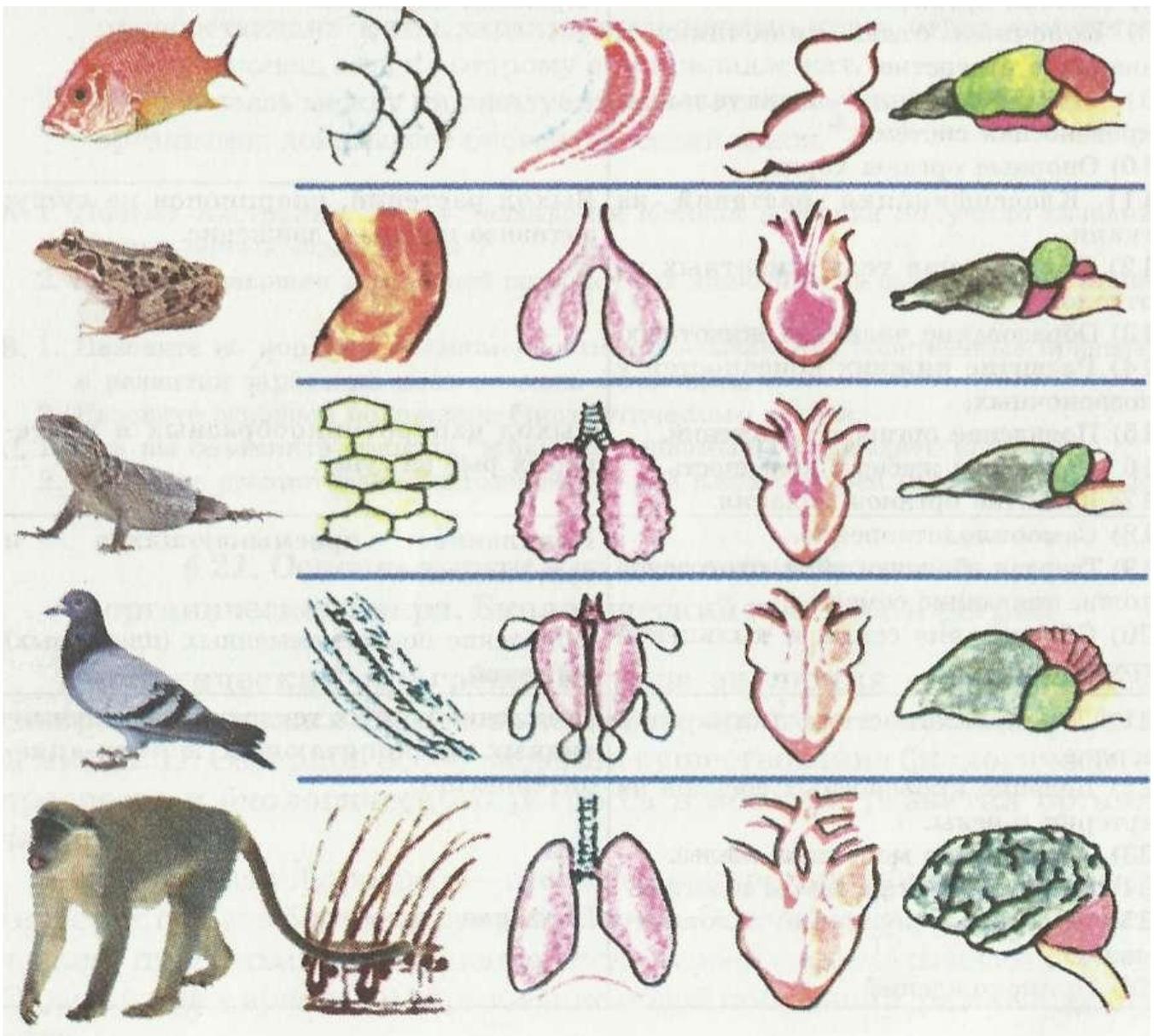
Например:

1). Паразитические ленточные черви утратили нервную, мышечную и даже пищеварительную системы. Питательные вещества поступают в их организм через покровы. У этих паразитов очень сильно развита способность к размножению.

2). Сидячие, прикрепленные формы могут испытывать редукцию (недоразвитие или полное исчезновение) нервной и опорно-двигательной систем. Например, двустворчатые моллюски, перешедшие к пассивной фильтрации, утратили не только мозг, но и голову как таковую. В то время, как и развитие головного мозга и глаз на:



ОБЩАЯ СХЕМА НАПРАВЛЕНИЙ ФИЛОГЕНЕЗА СИСТЕМ ОРГАНОВ ПОЗВОНОЧНЫХ



Эволюция органов дыхания.

Жабры Легкие

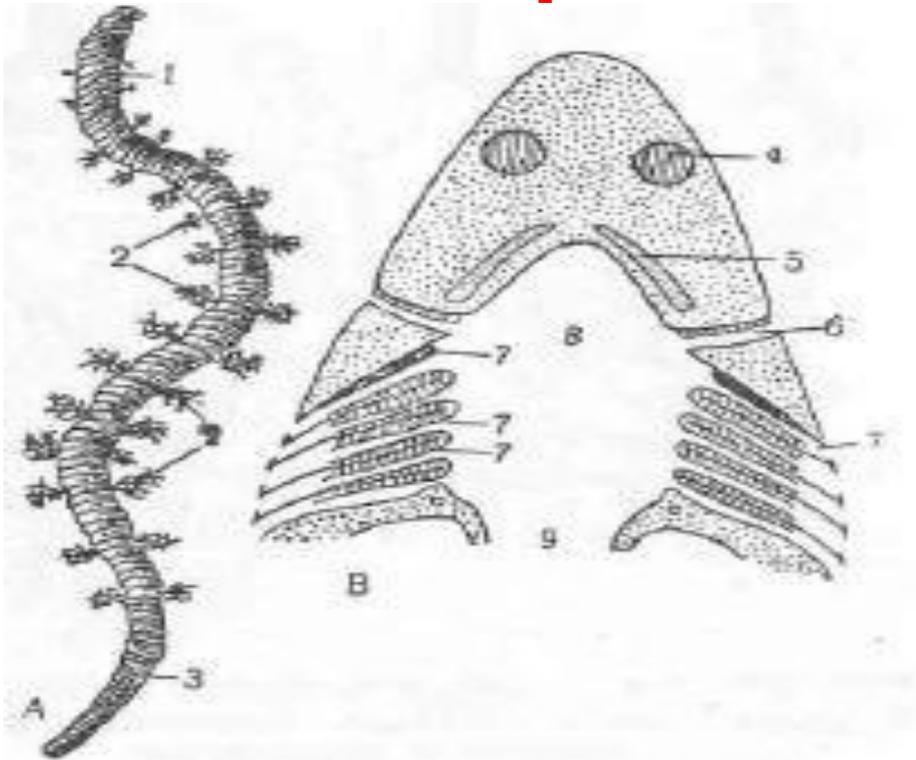


Рис. 332. Полусхема различных приспособлений для дыхания.

А—кольчатый червь: 1—передний участок; 2—выросты кожного покрова, увеличивающие дыхательную поверхность; 3—задний участок. В—жаберный аппарат (рыба): 4—органы обоняния; 5—восьмиугольный хрящ; 6—брахиальце; 7—жаберные щели; 8—глотка; 9—пищевод.

Плавательный пузырь рыб (А—костной; В—кистеперой) и развитие легких у человека (В—ранние стадии): 1—средняя кишка, 2—плавательный пузырь, 3—глотка, 4—развивающиеся легкие

ЛЕГКИЕ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

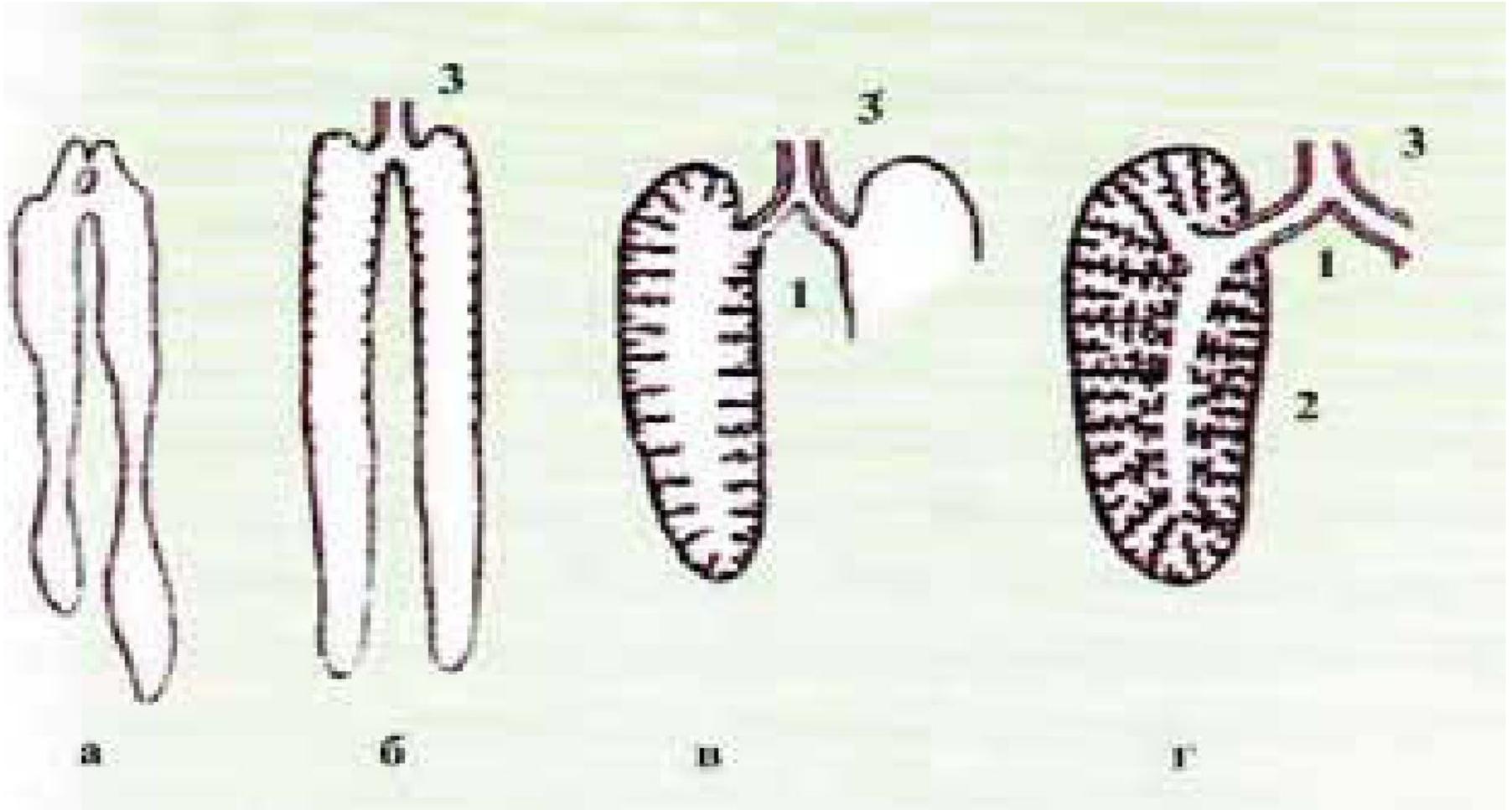
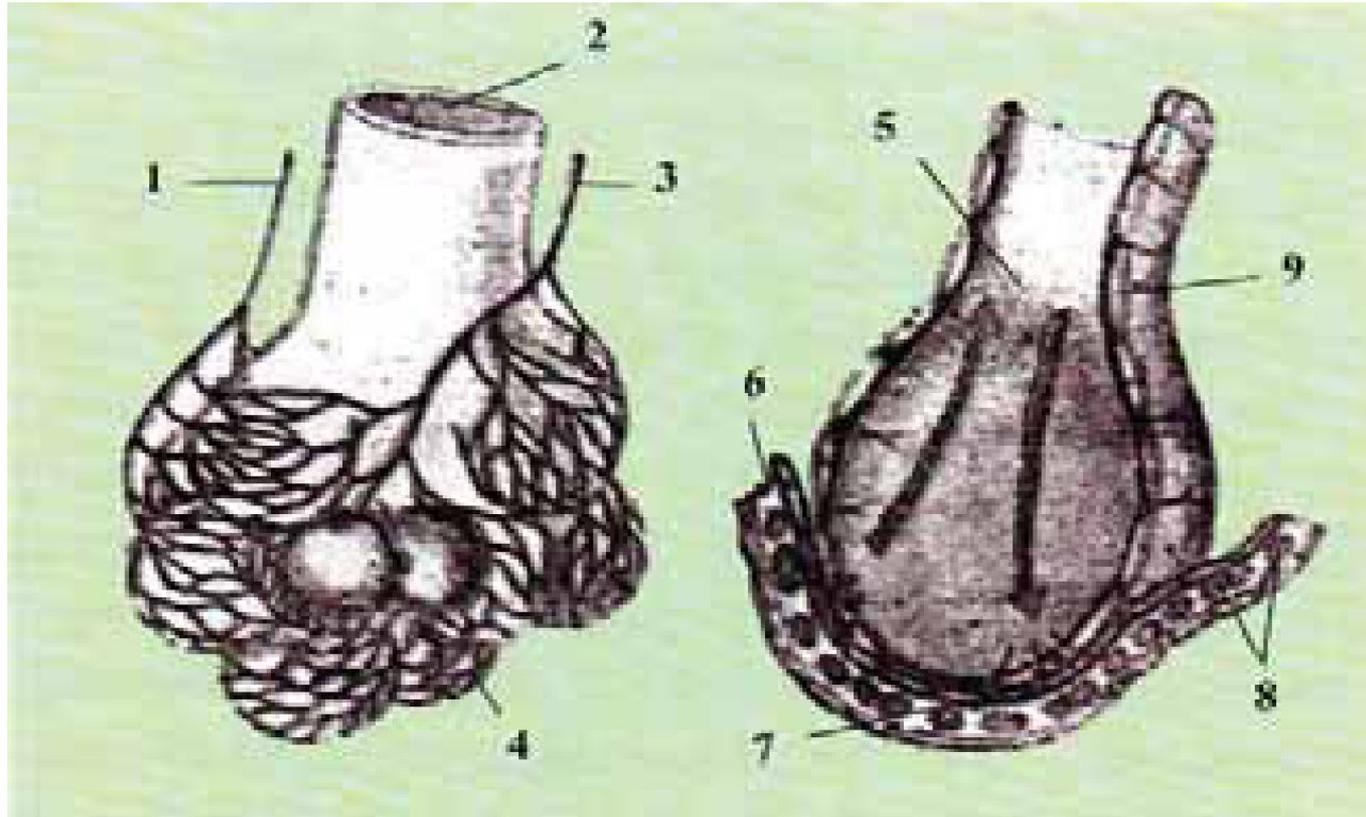


Схема легких хвостатых амфибий и рептилий (а - *Necturus*;
б - саламандра и рептилия; в - ящерица; г 2 черепаха): 1 - бронхи; 2 - внутрилегочный бронх; 3 - трахея

СТРОЕНИЕ АЛЬВЕОЛ



- 1 - венозная кровь; 2 - воздух; 3 – артериальная кровь;
4 - легочные капилляры; 5 - воздух; 6 - венозная кровь легочных артерий;
7 - оксигенация крови;
8 - эритроциты; 9 - стенки альвеол.

ОСНОВНЫЕ ПАТРИВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

Строение кровеносной системы водных (А) и наземных (Б) позвоночных:

1—жаберные артерии, 2—сонная артерия—передняя кардинальная вена,
4— задняя кардинальная вена, 5—спинная аорта, 6—кювьеров проток, 7—подкишечная вена,
8—печеночная вена, 9—брюшная аорта, 10—задняя (нижняя) полая вена, 11—воротная вена печени,
12—легочная вена, 13—легочная артерия

ИЗМЕНЕНИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ПРИ ВЫХОДЕ НА СУШУ

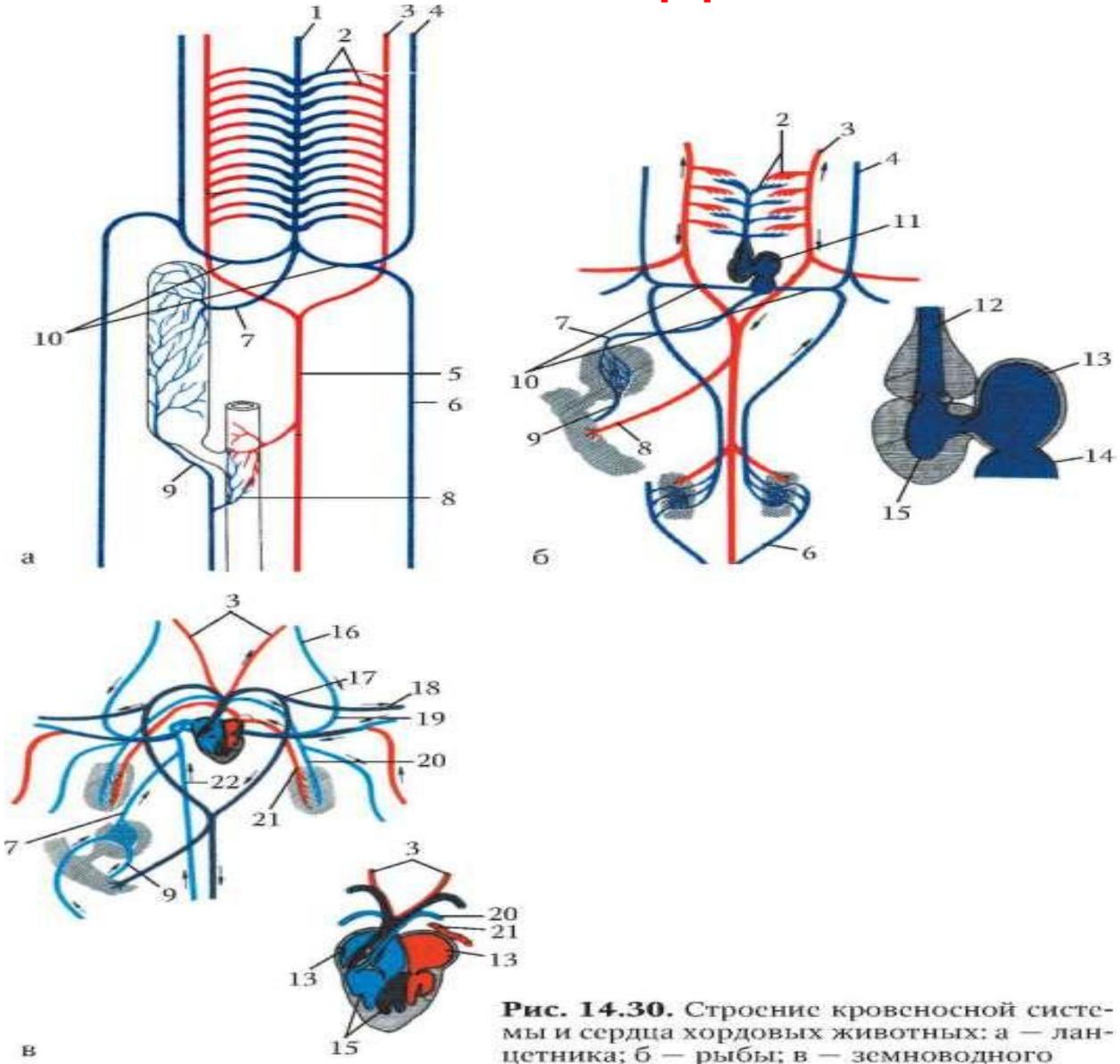
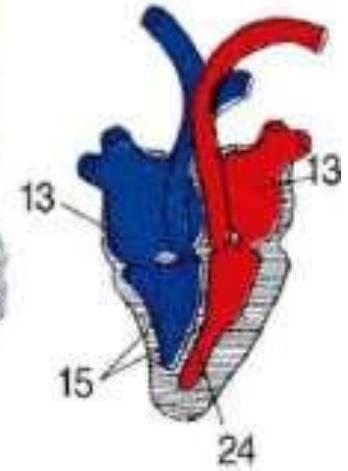
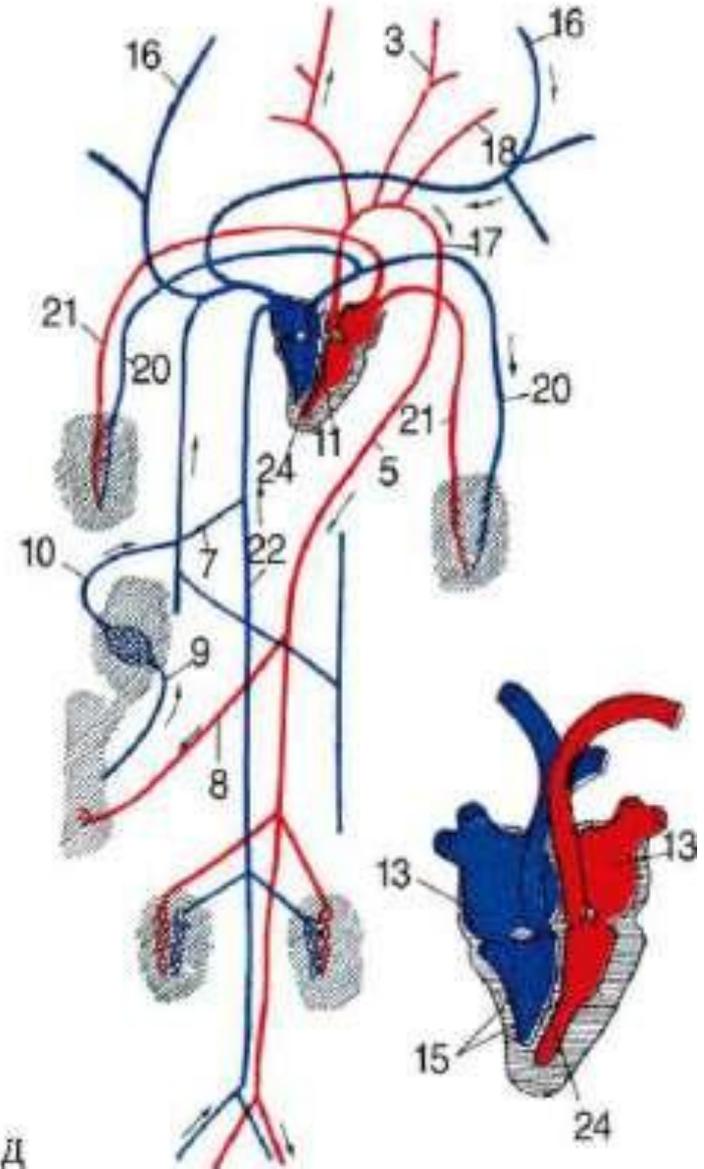
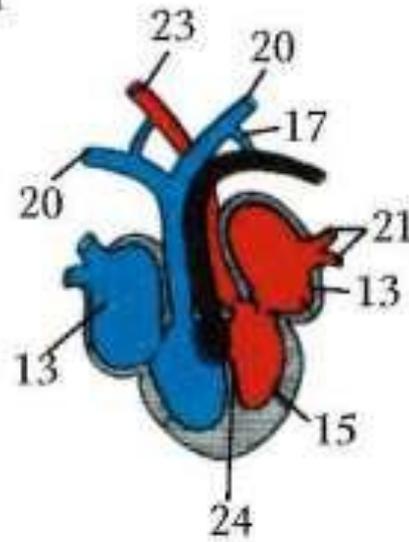
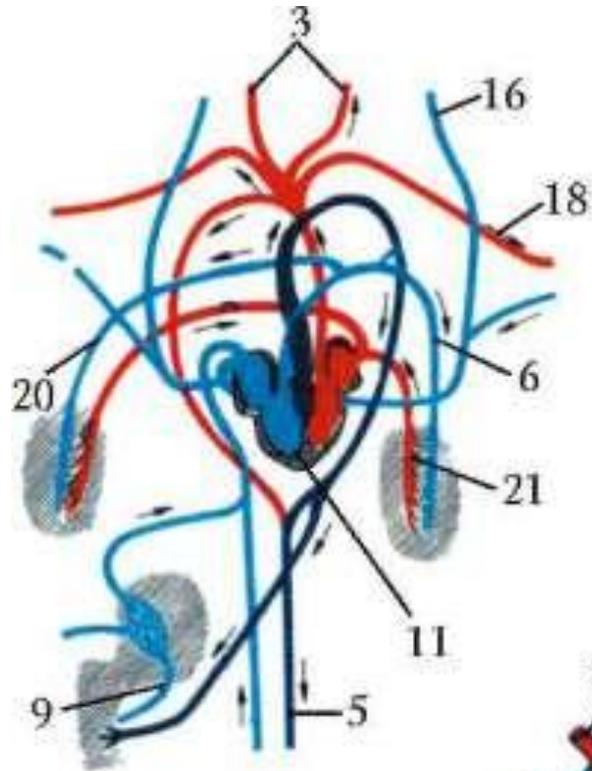


Рис. 14.30. Строение кровеносной системы и сердца хордовых животных: а — ланцетника; б — рыбы; в — земноводного

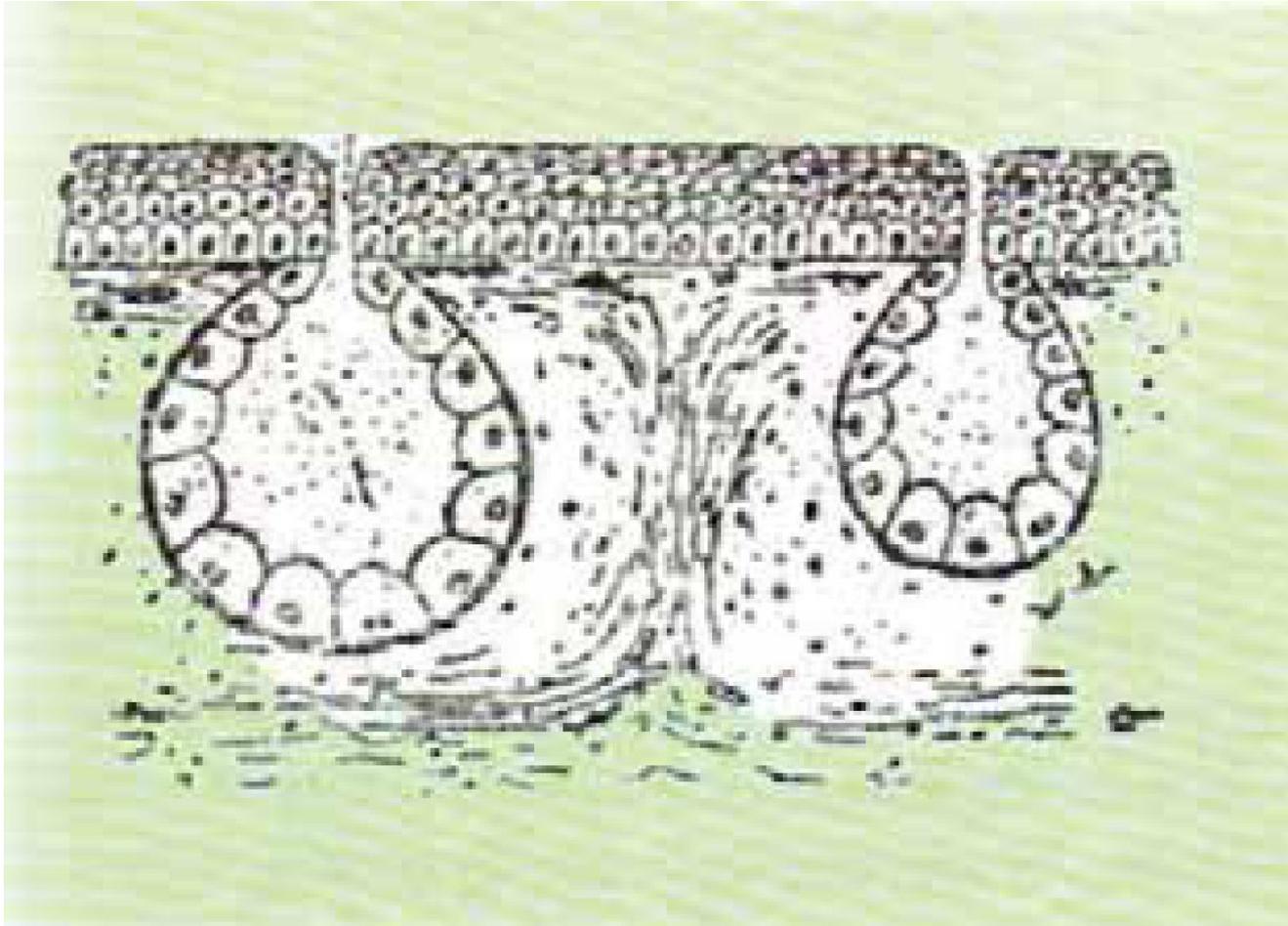
ИЗМЕНЕНИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ПРИ ПОЯВЛЕНИИ ТЕПЛОКРОВНЫХ ЖИВОТНЫХ



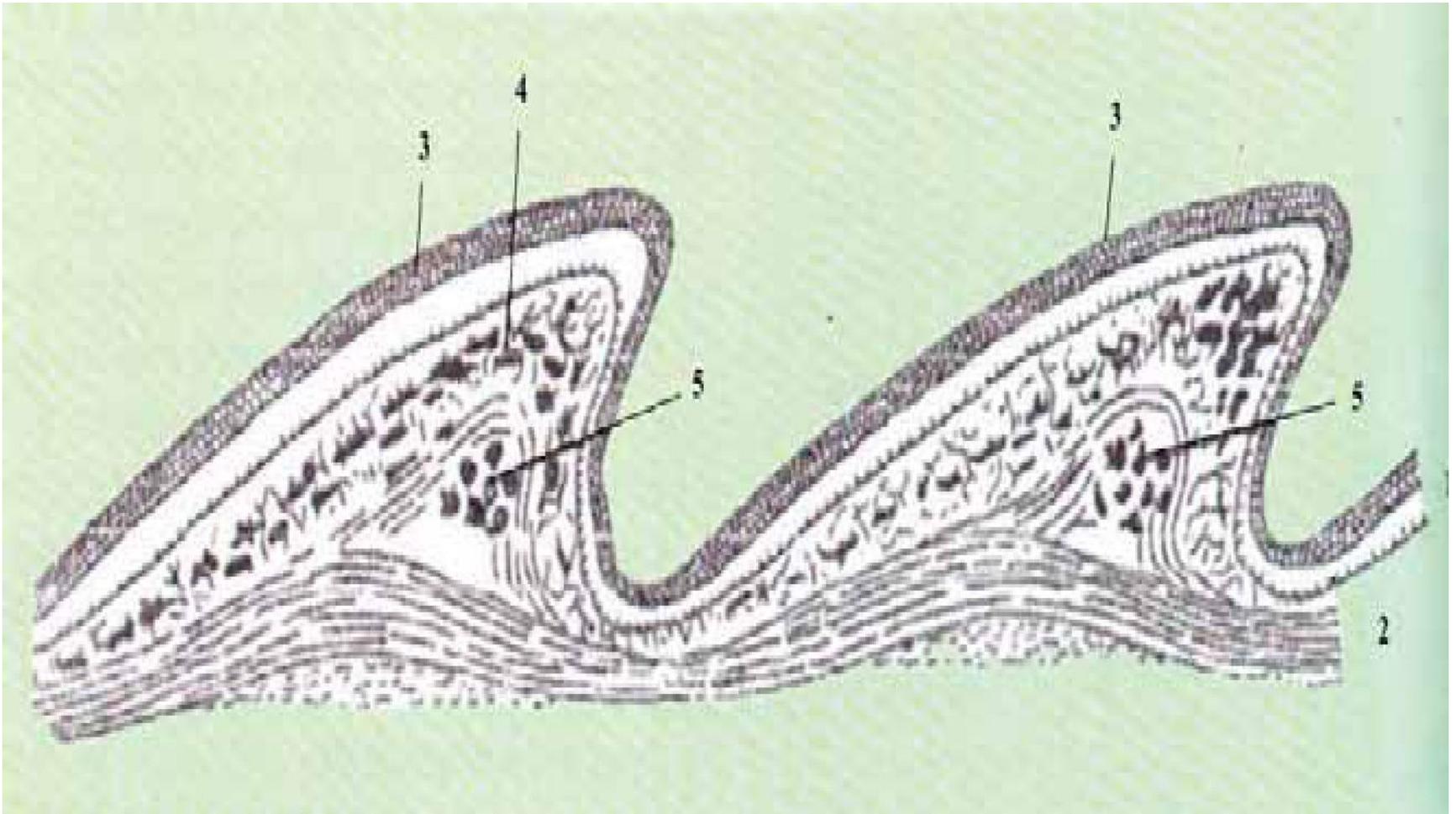
Г

Д

КОЖА АМФИБИИ



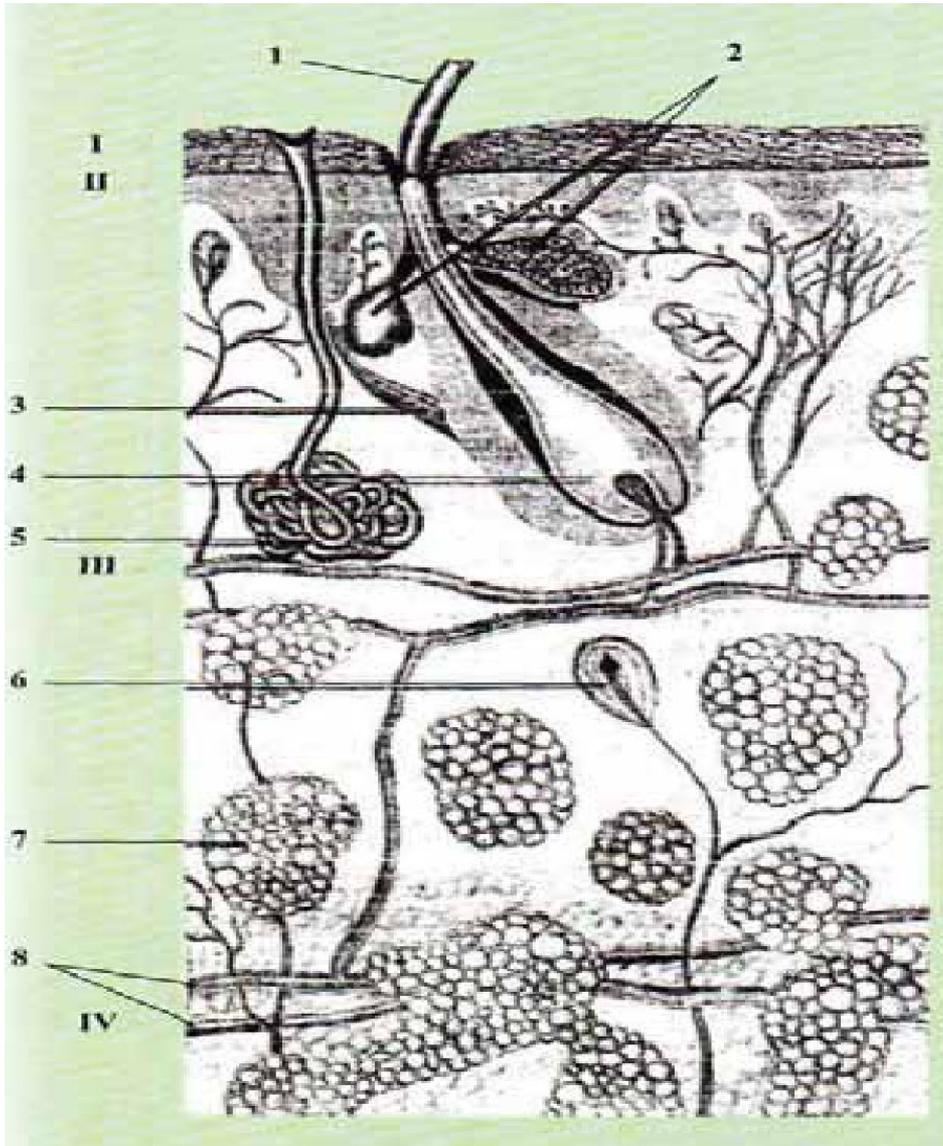
КОЖА РЕПТИЛИИ



Поперечный разрез кожи рептилии:

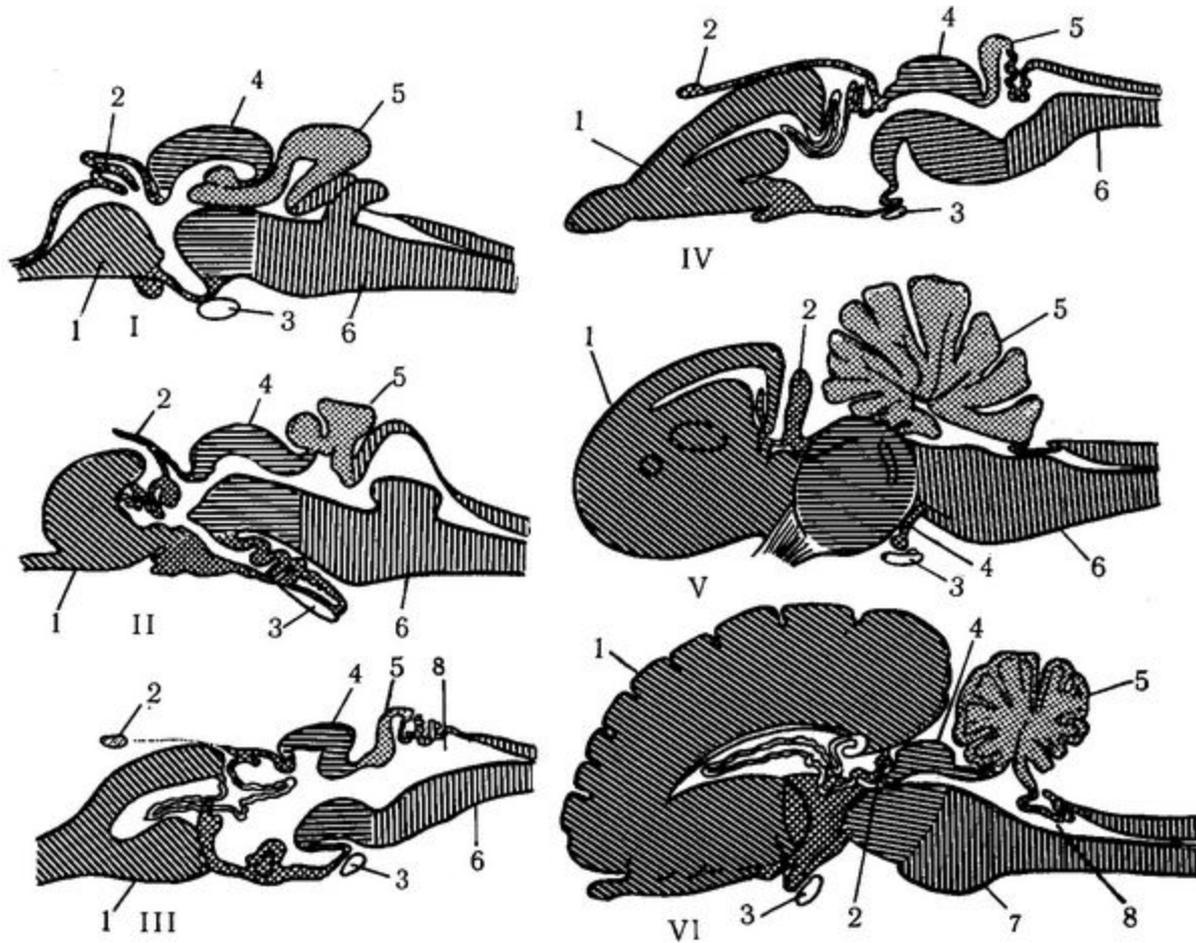
1 - эпидермис; 2 - кориум; 3 - роговой слой; 4 - пигментные клетки; 5 - кожные окостенения.

КОЖА МЛЕКОПИТАЮЩИХ:



- I ороговевший эпителий; II эпидермис; III кориум; IV подкожная клетчатка;
- 1 - волос; 2 - сальные железы; 3 - мышцы волоса; 4 - волосяная сумка;
- 5 - потовая железа; 6 - рецепторы кожи; 7 - жировая ткань; 8 - кровеносные сосуды.

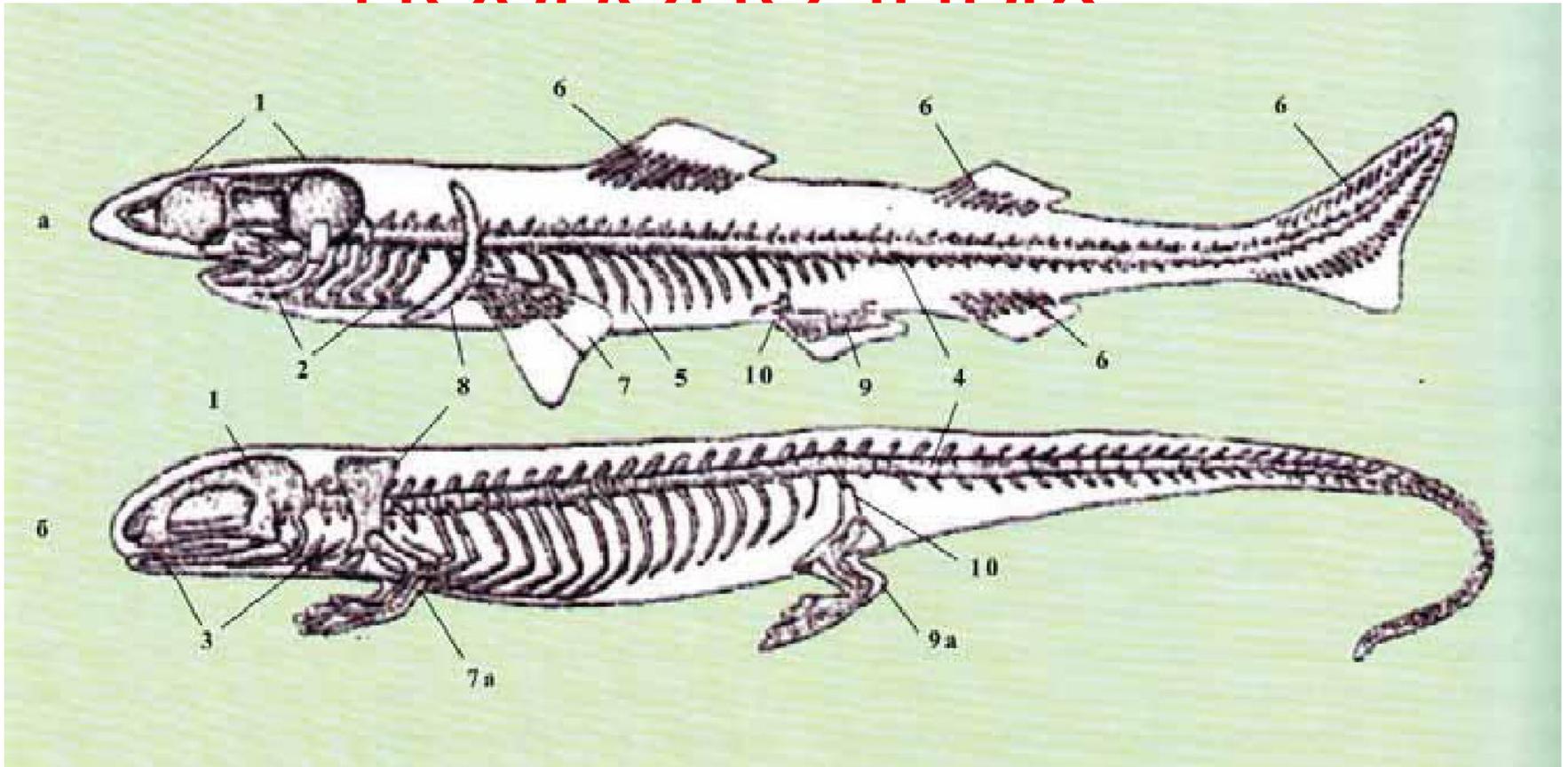
ЭВОЛЮЦИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПОЗВОНОЧНЫХ



- I - костистая рыба; II - электрический скат; III - лягушка; IV - рептилии;
- V - птицы; VI – млекопитающие
- 1 - передний мозг; 2 - эпифиз; 3 - гипофиз; 4 - средний мозг; 5 - мозжечок; 6 - продолговатый мозг; 7 - промежуточный мозг; 8 – мантия

Передний	Промежуточ-	Средний	Задний	Мозжечок
				
М О З Г	Н Ы Й М О З Г	М О З Г	М О З Г	

ЭВОЛЮЦИЯ СКЕЛЕТА ПОЗВОНОЧНЫХ



Сравнительная характеристика скелета позвоночных (а 2 скелет рыбы; б 2 скелет наземного животного):

- 1 - черепная коробка;
- 2 - висцеральные дуги; 3 - висцеральная часть черепа; 4 - позвончик;
- 5 - ребра; 6 - скелет непарных плавников; 7 - грудные плавники;
- 7а - передние конечности; 8 - плечевой пояс; 9 - брюшные плавники;
- 9а - задние конечности; 10 - тазовый пояс.

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!