

Эволюция филогенетических групп

1. Онтогенез – основа филогенеза. Теория филоэмбриогенеза.
2. Роль гомеозисных мутаций в эволюции онтогенеза.
3. Происхождение иерархии филогенетических групп. Метод параллелизма для установления филогении.
4. Дивергенция, конвергенция, параллелизм.

Онтогенез — основа филогенеза

- уже по той причине, что именно индивидуальные онтогенезы (особи) — объект действия естественного отбора. Эволюционные изменения, которые аккумулируют мелкие видовые адаптации и связанные с устойчивым изменением хода онтогенеза отдельных особей, принято называть *филэмбриогенезами*. Филэмбриогенез — эволюционные изменения хода онтогенеза (А.Н. Северцов).
- Эволюционные изменения в онтогенезе могут происходить на ранних, средних и поздних стадиях развития:
- архаллаксысы (от греч. arche — начало, allaxis — изменение),
- девиации (от позднелат. deviat-io — отклонение)
- и анаболии (от греч. anabole — подъем).

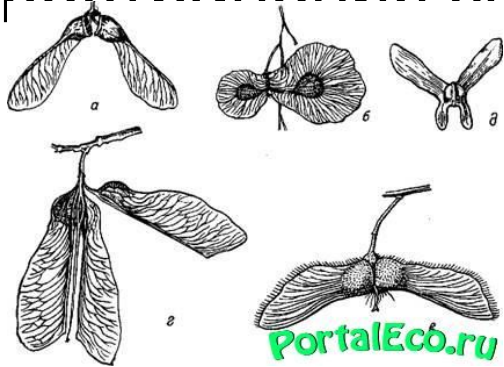
Анаболи

Я

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

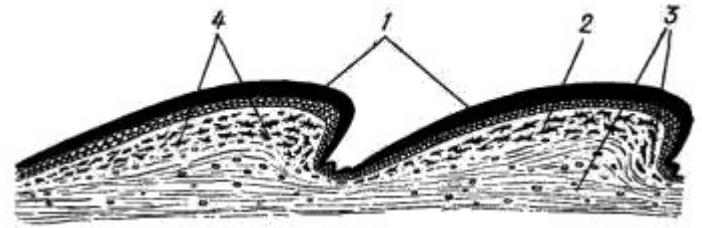


- Анаболии встречаются и у растений. Так, например, полагают, что крыловидные выросты у семян многих растений образовались как анаболии, связанные с возобновлением роста тканей завязи или чашелистиков на конечных стадиях формирования семян. Возможно, что плодовые тела у грибов появляются в эволюции,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

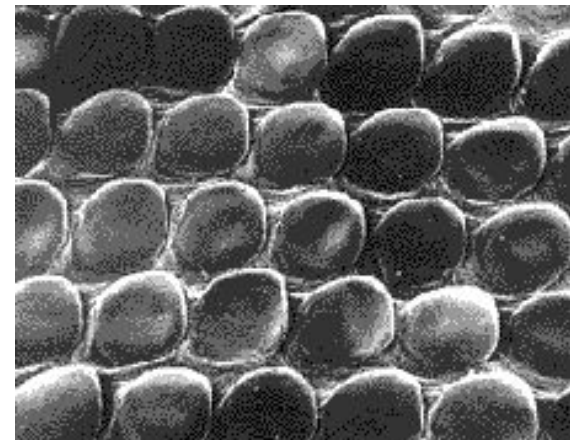


- Анаболия приводит к возникновению новых эволюционных дифференцировок конечных стадий онтогенеза.

Девияция



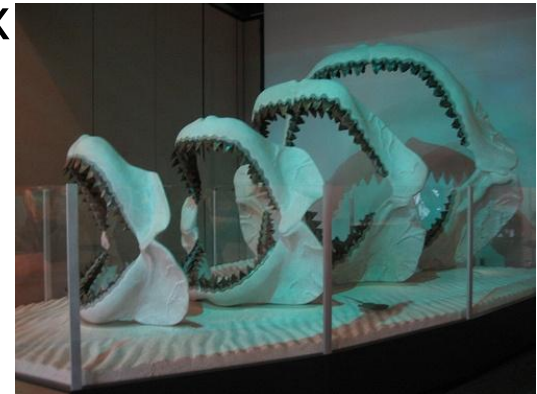
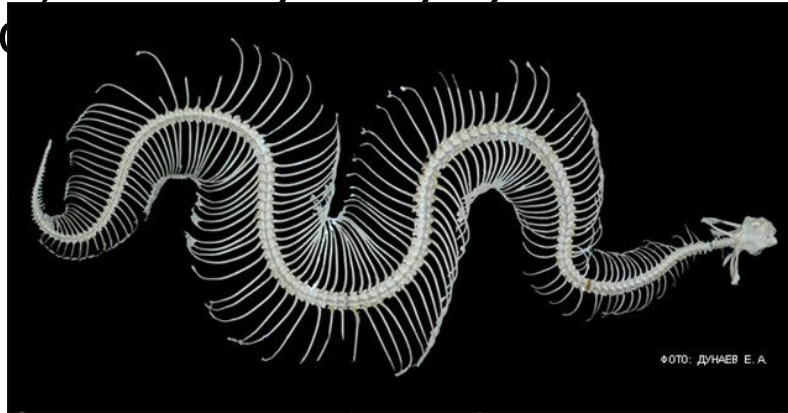
- — эволюционное отклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования (А.Н. Северцов). Примером девиации служит *развитие чешуи у акул и рептилий*. Закладка чешуи у тех и других начинается с местного уплотнения нижнего слоя эпидермиса и скопления под ним соединительной ткани в виде сосочка.
- У акул сосочки по мере роста на средних стадиях эмбриогенеза образуют зубец чешуи. В дальнейшем поверхность сосочка покрывается костным веществом, выделяемым сосочком. У рептилий же после скопления соединительной ткани под эпидермисом на средних стадиях эмбриогенеза происходит девиация — начинается процесс не окостеневания, а ороговения чешуи (приспособление к наземным условиям). Вероятно, клубни и луковицы у растений сформировались также путем девиации из первичной эмбриональной почки.



Архаллаксии

С

- эволюционное изменение начальных стадий формообразовательных процессов или изменения самих зачатков органов. При этом наблюдается коренная перестройка в развитии органа, отклонение в развитии предков и потомков с самого начала. Например, *увеличение числа позвонков у змей, лучей плавников у некоторых видов рыб, числа зубов у зубатых китов* — результат изменения чис



- У растений путем архаллаксий шло, например, *превращение двудольного зародыша в однодольный*. Архаллаксии вызывают заметную перестройку системы корреляций в онтогенезе. Вероятно, по этой причине они встречаются в филогенезе реже, чем другие способы эмбриональных изменений

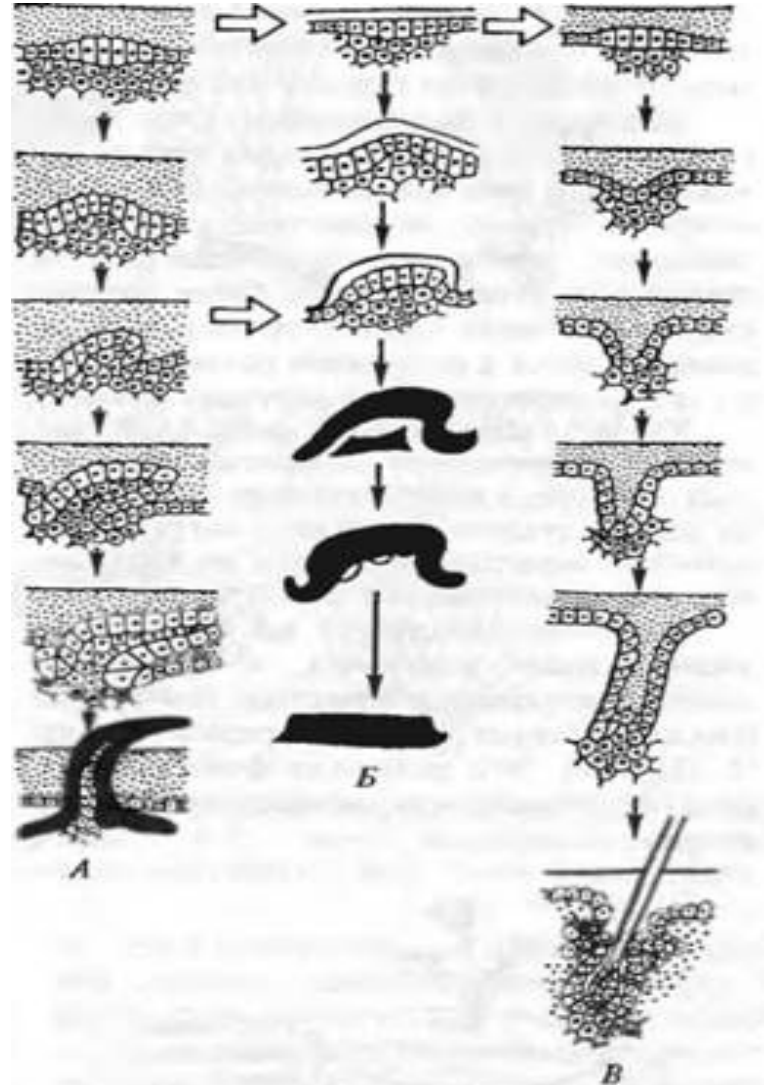


Рис. 14.7. Пример девнации и архаллаксиса. Развитие костных чешуй и волос: *А* — костная чешуя рыб; *Б* — роговая чешуя рептилий; *В* — волос млекопитающего. Одинарные стрелки — анаболия, от *А* к *Б* — девнация, от *Б* к *В* — архаллаксис. При возникновении волоса группа исходных эпидермальных клеток не выпячивается, а опускается в кожу, в дальнейшем все развитие зачатка не повторяет филогенетического развития чешуи (по А.Н. Северцову, 1939)

- Филетическая эволюция — это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учета всегда возможных дивергентных ответвлений). Без таких изменений не может протекать никакой эволюционный процесс, и поэтому филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции.
- Подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции. Развитие предков лошадей по прямой линии фенакодус — эогиппус — миогиппус — парагиппус — плиогиппус — современная лошадь — пример филетической эволюции

Дивергенци я

- первичная форма эволюции таксона. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит дивергенция (расхождение) ветвей древа жизни от единого ствола предков.
- Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом (микроэволюционном) уровне, на примере возникновения различий по каким-либо признакам в отдельных частях видового населения. Так, дивергенция популяций может приводить к видообразованию.
- Прекрасный пример дивергенции форм — возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям выюров от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах и многих видов бокоплавов (Gammaridae) в Байкале.

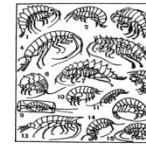
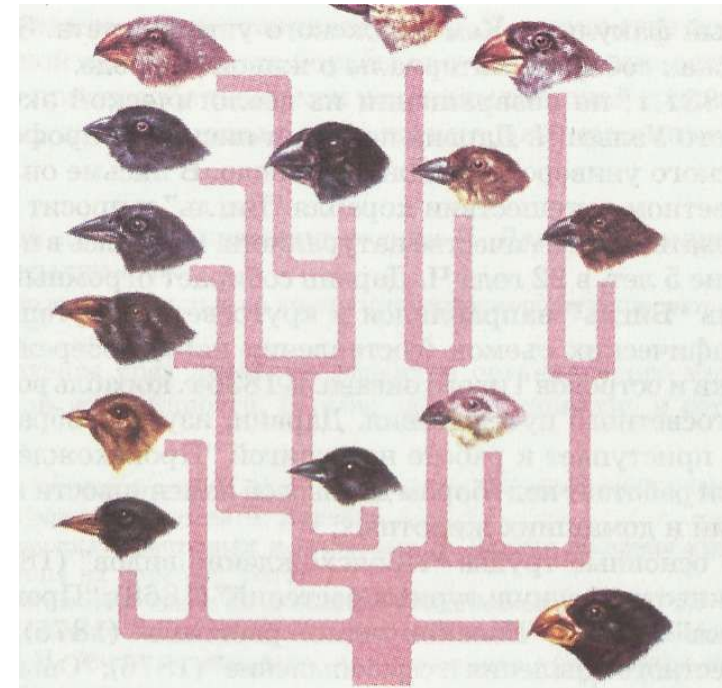
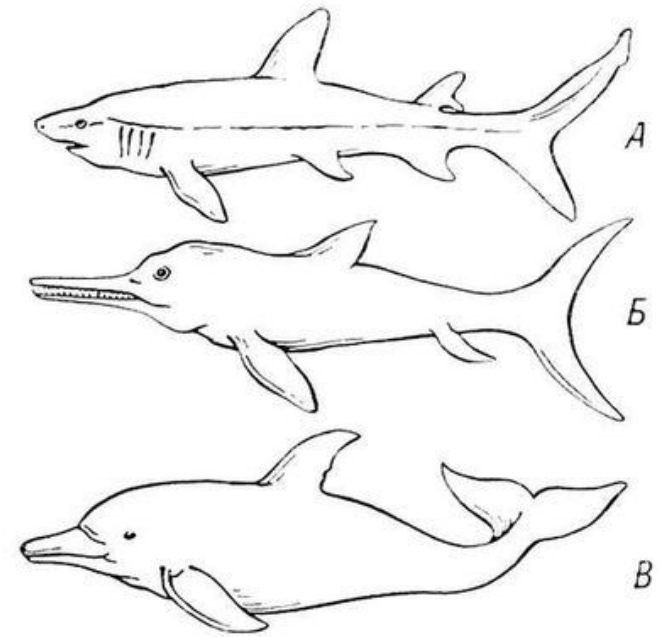


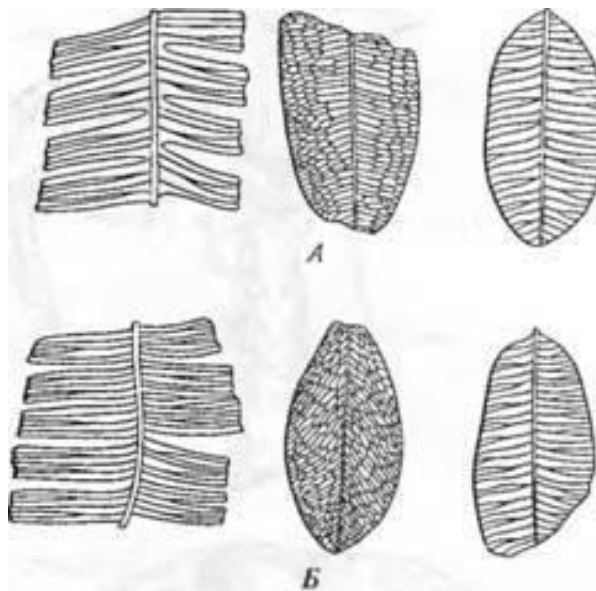
Таблица 26. Разнообразие гаммаридов, или бокоплавов.
1 — Gammarus pulex; 2 — Gammarus subtypicus; 3 — Gammarus subtypicus; 4 — Gammarus subtypicus; 5 — Gammarus subtypicus; 6 — Gammarus subtypicus; 7 — Gammarus subtypicus; 8 — Gammarus subtypicus; 9 — Gammarus subtypicus; 10 — Gammarus subtypicus; 11 — Gammarus subtypicus; 12 — Gammarus subtypicus; 13 — Gammarus subtypicus; 14 — Gammarus subtypicus; 15 — Gammarus subtypicus.



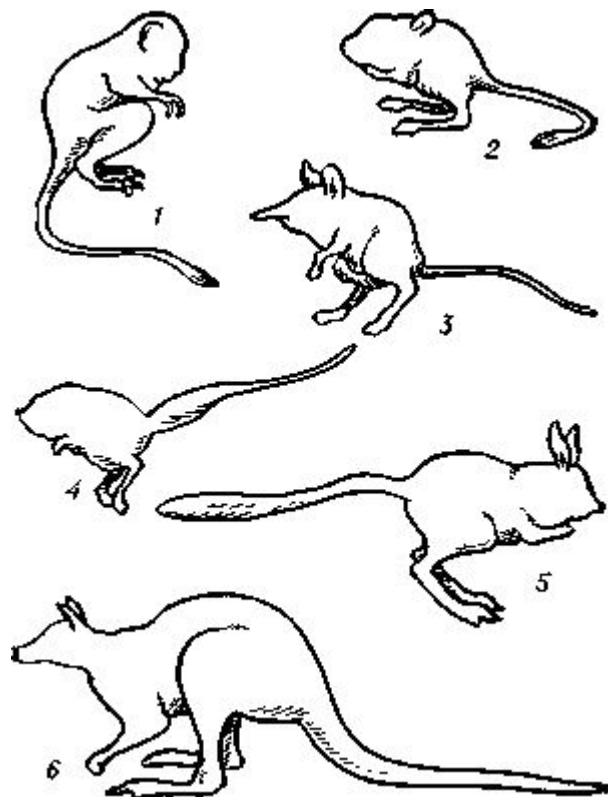
Конвергенция

- это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп. Конвергенция (конвергентное развитие) — один из ярких феноменов в развитии жизни на Земле.
- Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возникновение сходных форм тела у акул (первичноводные рыбы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные рептилии и млекопитающие).
- Не всегда просто отличить конвергентное сходство от сходства на основе общего происхождения. Так, например, до середины XX в. считали, что сходство зайцеобразных (Lagomorpha) с настоящими грызунами (Rodentia) основано на дивергенции групп от общих предков. Лишь специальные комплексные исследования позволили уверенностью отнести зайцев, кроликов, пищух в особый отряд, близкий по происхождению к копытным, а не к настоящим грызунам
- Сейчас ясно, что сходство зайцеобразных с грызунами конвергентное, а не дивергентное.





Р и с. 15.2. Конвергентное сходство строения листьев у растений: А — палеозойские глоссоптериды Индии и Южной Африки; Б — триасовые цикадовые Гренландии (из С.В. Мейена, 1972)



Конвергенция по форме тела у прыгающих млекопитающих: 1 — полуобезьяна долгопят (род *Tarsius*, отр. приматы); 2 — песчаный тушканчик (род *Jaculus*, отр. грызуны); 3 — короткоухий прыгунчик (род *Macroscelides*, отр. насекомоядные); 4 — трёхпалый тушканчик (род *Salpingotus*, отр. грызуны); 5 — долгоног (род *Pedetes*, отр. грызуны); 6 — кенгуру (род *Macropus*, отр. сумчатые).

Параллелизм

М

- по Дж. Г. Симисону (1961), независимое развитие сходных признаков в двух или более линиях, происходящих от общих предков, основанное на характеристиках этих предков или направленное этими характеристиками эволюционный параллелизм — эволюционный процесс, при котором у ранее дивергировавших групп, попавших в сходные условия, могут независимо, параллельно формироваться сходные адаптивные признаки. Так, у различных глубоководных рыб возникли органы свечения. Независимое развитие сходных признаков у одновременно существующих родственных групп называют синхронным эволюционным параллелизмом. Таким путем преобразовалась пятипалая конечность у липтотерн Южной Америки и у лошадей Северной Америки и Азии. При асинхронном эволюционном параллелизме наблюдается независимое приобретение сходных черт близкими группами, живущими в разное время, что установлено палеонтологией. Доказано, например, что саблезубость в семействе кошачьих возникала четырежды в двух независимых стволах.

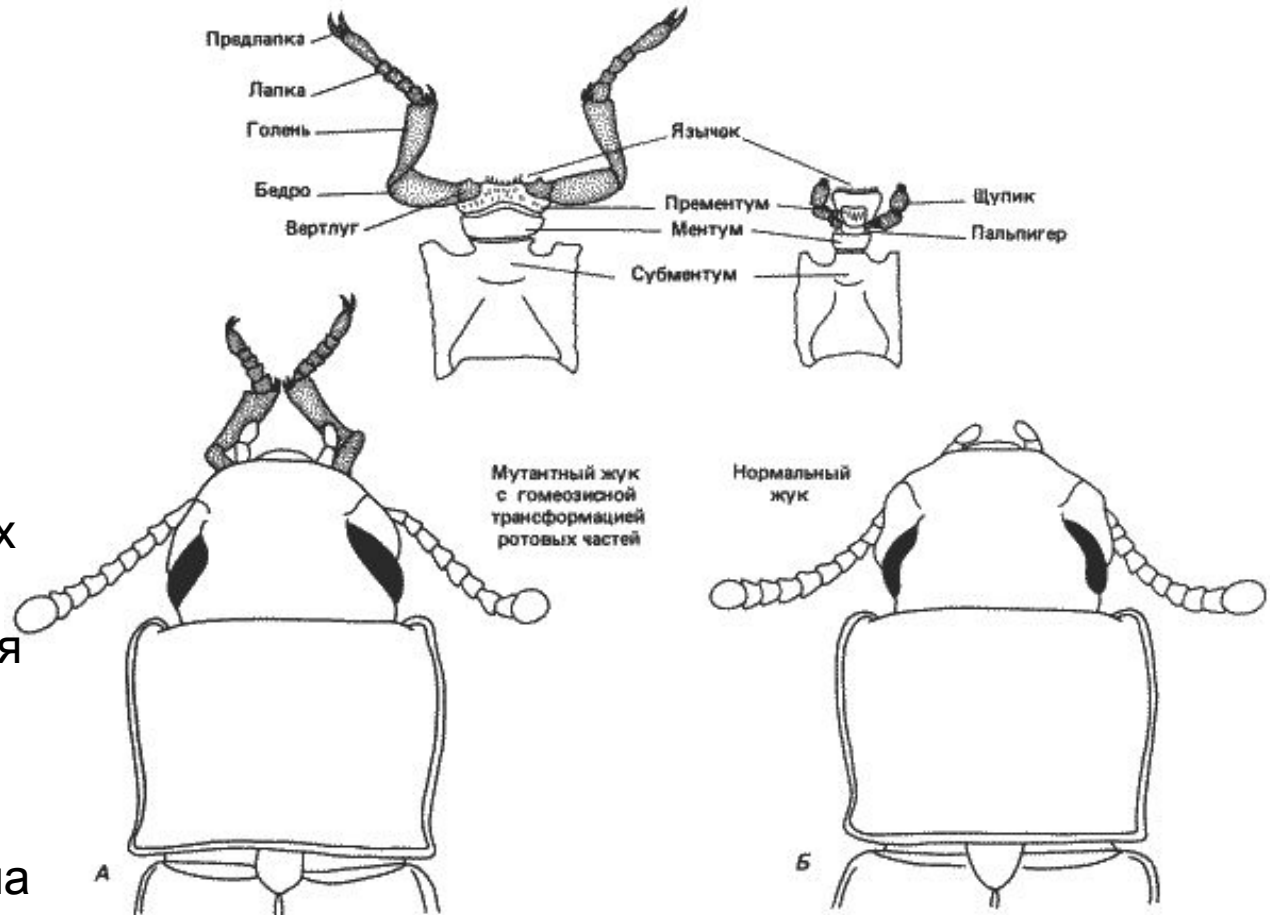
Роль гомеозисных мутаций в эволюции онтогенеза

- Действие генов теснейшим образом связано с онтогенезом, и эта их связь выявляется при возникновении мутаций, которые резко прерывают развитие организма. Существуют, однако, мутации другого класса, которые изменяют процесс онтогенеза, но не прерывают его. Это гомеозисные мутации. На важную роль и теоретическое значение этого рода изменения развития впервые указал Уильям Бэтсон в 1894 году.
- *Превращение антенны насекомого в ногу, глаза ракообразного - в антенну, лепестка - в тычинку*

- Сцепленная с полом рецессивная мутация *labiopedia* описана у хрущака *Tribolium confusum*. У особей, гомо- или гемизиготных по этой мутации, лабиальные щупики превращаются в грудные ноги. Такое превращение наблюдается как на личиночной, так и на взрослой стадии. При этом происходит полная перестройка, вплоть до развития мускулатуры, обычно имеющейся у ног. Однако эти мышцы, очевидно, лишены иннервации, так как лабиальные ноги неподвижны.

Головы нормальной (Б) и мутантной - labiopedia, (А) особей хрущака *Tribolium confusum* со спинной стороны.

Показаны элементы ротовых частей, превращающиеся у мутантных особей в конечность. Дистальные части нормальных губных элементов (щупик и пальпигер) превращаются в обычную ногу с вертлугом на проксимальном конце и тарзальными коготками на дистальных концах



Происхождение иерархии филогенетических групп. Метод параллелизма для установления филогении

- Из одного исходного вида могут возникнуть несколько, составляющих тесный пучок форм (род), которые в свою очередь могут быть объединены в более общий и более сложный ствол — семейство; отдельные стволы семейств — в еще более крупные (отряды, классы, типы) конгломераты видов, связанных общностью происхождения и сходными чертами строения. Так возникает иерархическая система таксонов, отражающая взаимоотношения видов в процессе эволюции.
- Учет принципа иерархичности позволяет построить филогенетическое древо (Э. Геккель, 1866), отражающее реальные пути протекания эволюционного процесса.

- Чем более сходны (гомологичны) последовательности ДНК, тем более близкое родство связывает организмы. В молекулярной биологии разработаны методы количественной оценки процента гомологии в ДНК — метод «молекулярной гибридизации». Так, если наличие гомологии в ДНК среди людей принять за 100%, то в ДНК человека и шимпанзе будет около 92% гомологии.
- Одной из главных причин возникновения иерархической системы таксонов оказывается разная скорость протекания процесса эволюции групп (см. ниже). В одних условиях и в одних группах возникло множество видов, которые быстро дифференцировались, дивергировали и давали начало пучкам новых форм. Другие группы развивались медленно, сохраняя архаические черты (гаттерия — единственный вид, представляющий ныне целый подкласс рептилий, и гинкго — представитель целого порядка в царстве растений).

Спасибо за внимание.

