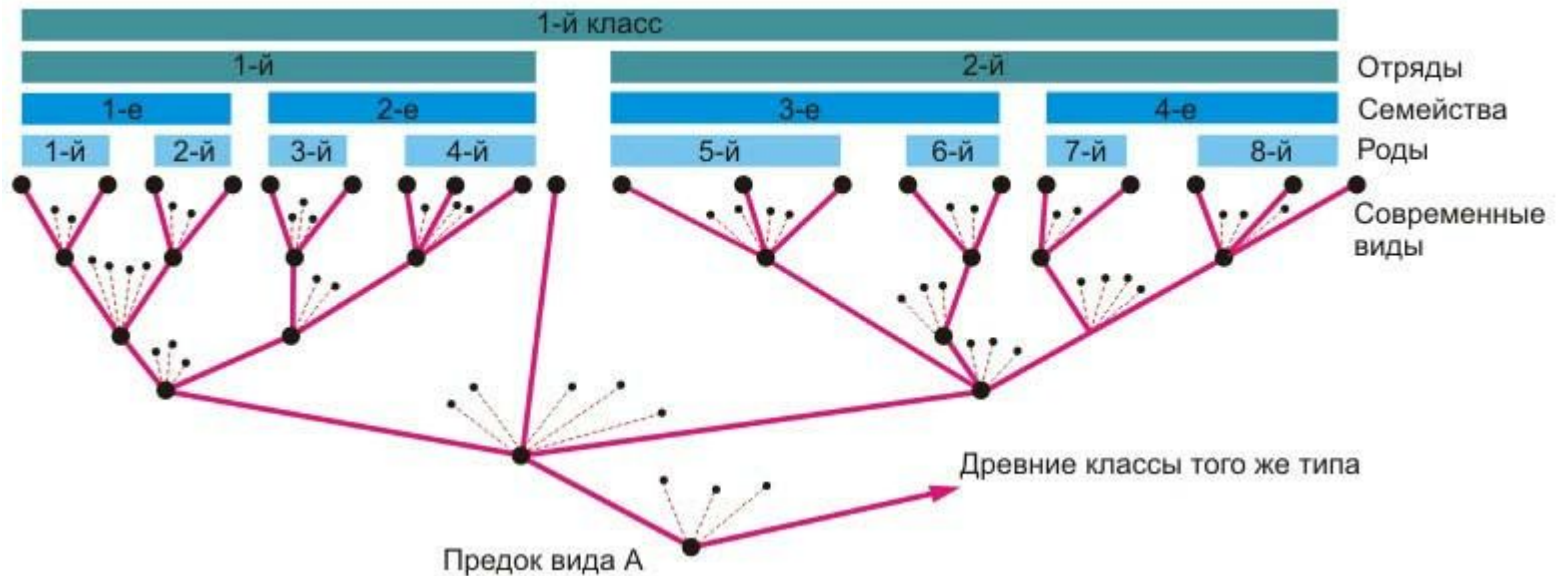


# Макроэволюция



Насколько она случайна?

# Макроэволюция: разметка участка

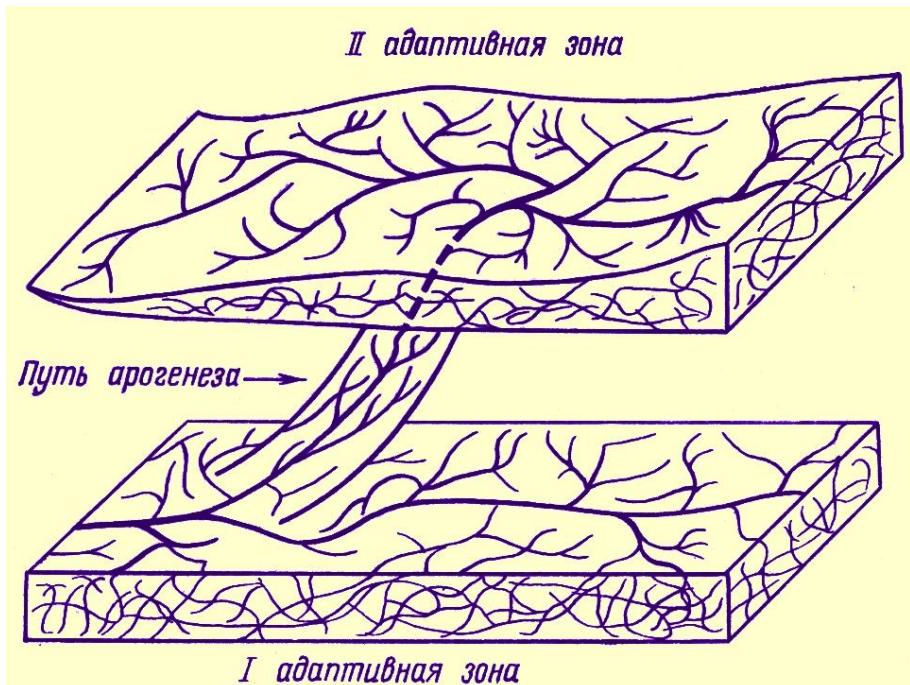
Крайние точки, оконтуривающие круг макроэволюционных процессов:

- Араморфоз - идиоадаптация
- Дивергенция – параллелизм - конвергенция
- Прогресс-регресс

...и огромное количество синонимичных или вставочных терминов, которые делают разметку более детальной, более описательной, но ничего не объясняют.

Араморфоз, параллелизм и далее – не причина, а констатация.  
А чего?

# Макроэволюция - разметка участка



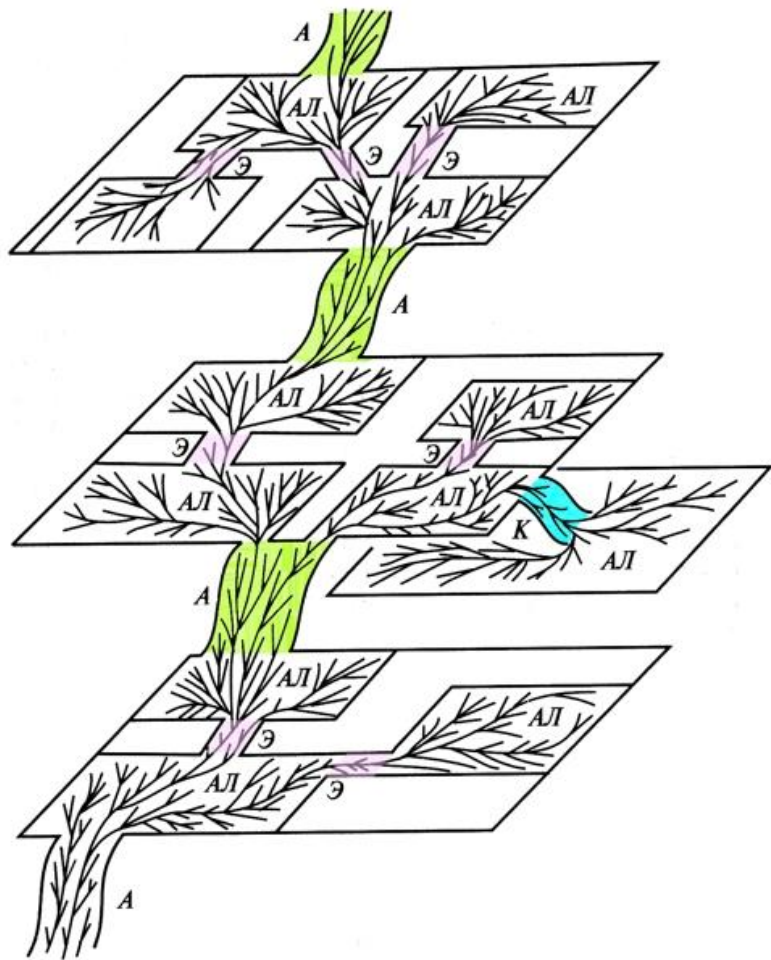
**Ароморфоз по А.Н. Северцову не имеет чёткого определения. Обычно он задаётся графически**

Изучение палеонтологических находок и современных форм позволяет в настоящее время считать достаточно твердо установленным существование двух главных типов эволюционного развития группы (Lamarck, 1809, Haeckel, 1866; и др.): возникновение большого числа близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба, и **развитие с выходом в другую адаптивную зону благодаря приобретению группой каких-то принципиально иных приспособлений, позволяющих выйти за границы прежней адаптивной зоны.**

Адаптивная радиация одного масштаба по-разному обозначается в современной эволюционной литературе (**идиоадаптация, алломорфоз, аллогенез, кладогенез** и т. п.). Для пользования однозначными терминами целесообразно остановиться на одном из этих терминов; одним из наиболее подходящих кажется термин «**аллогенез**» (Парамонов, 1966). Для описания развития группы по пути в иную адаптивную зону, приобретения эволюционных адаптации большего значения использовались термины «**ароморфоз**» и «**анагенез**». ...мы вслед за А. Л. Тахтаджяном (1966) используем для таких преобразований группы термин «**арогенез**».

(Из Тимофеева-Ресовского и др.)

# Макроэволюция - разметка участка



- Эволюционные преобразования, которые значительно увеличивают адаптивную возможность данной группы, (позволяя расширить старую или занять новую адаптивную зону), оказывают существенное влияние на организм в целом, но не изменяют общий уровень организации, были названы *эпектоморфозами*. ...Эпектоморфозы сохраняются длительное время в ходе последующей адаптивной радиации, становясь признаками крупных таксонов
- Шмальгаузен предложил называть регрессивные изменения *катаморфозами*, а термин «идеоадаптации» заменить на *алломорфозы*.
- были предложены ... новые названия трёх главных направлений эволюционного процесса: морфофизиологический прогресс стали именовать *арогенезом* (или анагенезом), морфофизиологический регресс – *катагенезом*, развитие частных приспособлений – *аллогенезом* или *кладогенезом*

Схема главных направлений эволюционного процесса:  
А – арогенез, АЛ – аллогенез, К – катагенез, Э – эпектогенез  
Плоскости представляют разные уровни организации

Из Иорданского

# Макроэволюция - разметка участка

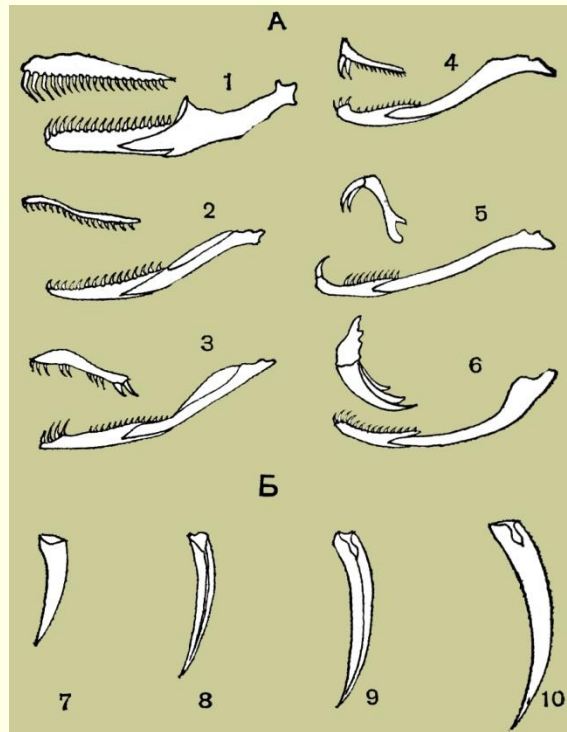
- А. Н. Северцов назвал эволюционные преобразования организации, ведущие к морфофизиологическому прогрессу, ароморфозами. Согласно А. Н. Северцову, *ароморфозы* — это такие изменения строения и функций органов, которые имеют общее значение для организма в целом и поднимают энергию его жизнедеятельности на новый качественный уровень.
- Так, несомненными ароморфозами в эволюции позвоночных животных были: *развитие механизма активной вентиляции жабер (жаберного насоса) у древнейших позвоночных посредством движений висцерального жаберного скелета, приобретение челюстного аппарата (с перестройкой передних жаберных дуг), интенсификация вентиляции жабер при развитии жаберной крышки у костных рыб, приобретение последними плавательного пузыря — гидростатического аппарата, позволяющего рыбам регулировать свою плавучесть; развитие у предков высших наземных позвоночных — амниот зародышевых оболочек (амниона, серозы, аллантоиса), обеспечивающих возможность откладки яиц на суше; развитие мощного всасывающего (разрезающего) дыхательного насоса грудной клетки у рептилий; формирование летательного аппарата у птиц; развитие живорождения и выкармливания детенышей молоком у млекопитающих; совершенствование головного мозга у птиц, млекопитающих и человека.*
- Ароморфозы имеют очень высокое общее приспособительное значение, *повышая независимость организма от внешней среды.*

# Макроэволюция - разметка участка

## Модификации черепа змей – пример эпектогенеза

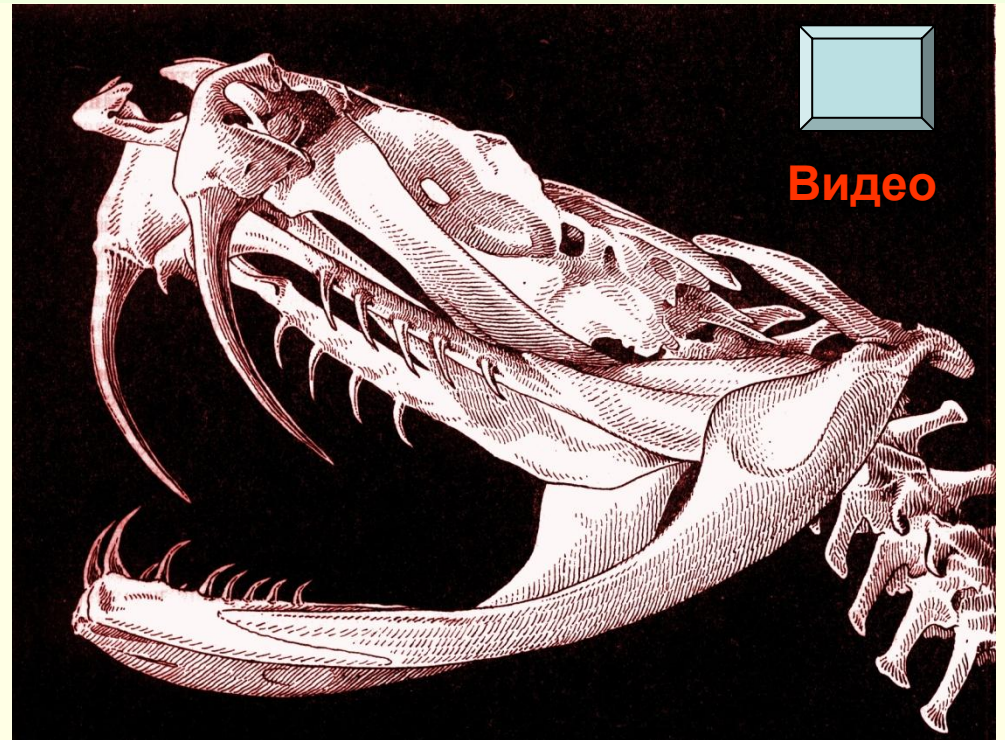
Свободная, подвижная, вращающаяся верхняя челюсть и свободная, сдвигающаяся вниз нижняя челюсть – эпектоморфоз, позволивший змеям

перейти от питания насекомыми (пищевой спектр безногих ящериц) к охоте на позвоночных. Общий уровень жизнедеятельности (энергообмен) остаётся прежним.



### Верхняя и нижняя челюсти и зубы различных змей

1 – питон, 2, 7 – гладкозубые ужеобразные, 3, 8 – заднеборозчатые ужеобразные, 4, 5, 9 – аспидовые, 6, 10 – гадюковые



Череп гадюки-носорога

# Макроэволюция - разметка участка

## Миксоспоридии – пример катагенеза

Генетический анализ показал, что миксоспоридии, всегда считавшиеся «хорошим» типом паразитических простейших, являются морфологически упрощившимися кишечнополостными, тело которых образует плазмодий. Миксоспоридии – тканевые паразиты рыб и беспозвоночных. Более полутысячи видов.

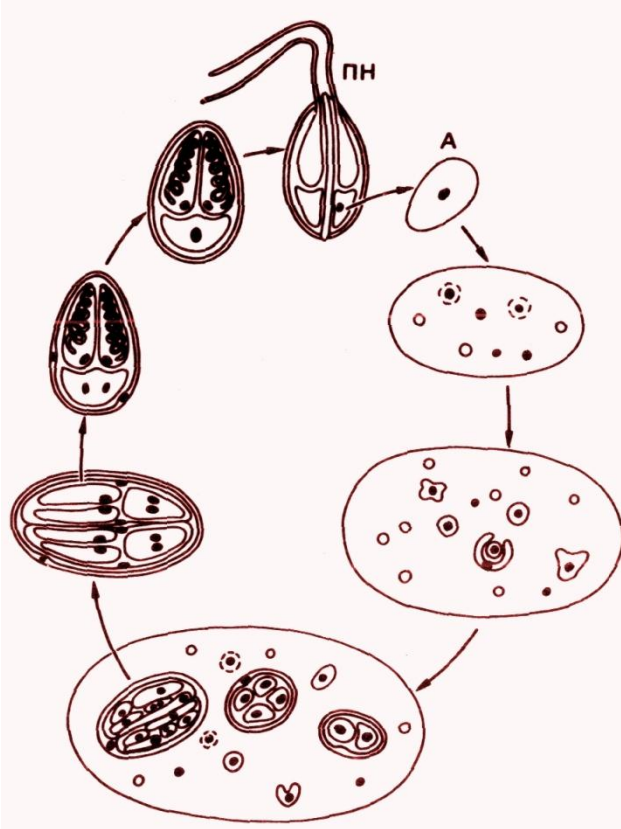
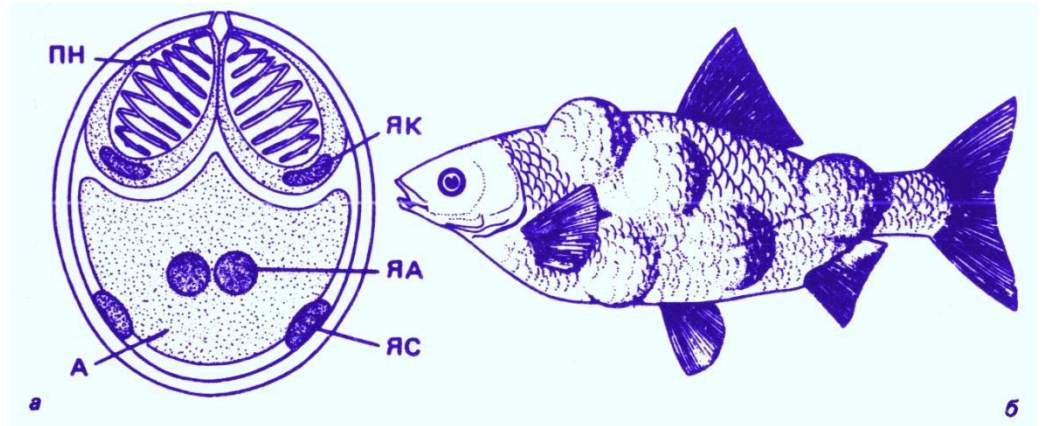


Схема жизненного цикла микроспоридий



а - спора *Mixobolus sp.*, б – плотва, поражённая *Mixobolus sp.*

# Макроэволюция - разметка участка

**Дивергенция** (от средневекового лат. *divergo* — отклоняюсь)



**Росомаха** питается преимущественно падалью. Широкие лапы с перепонками между пальцами помогают ей передвигаться по рыхлому снегу в северной тайге и лесотундре. Вес около 15 кг.



**Ласка** – самая мелкая из куньих. Она способна проникать в мышинные норки. Питается главным образом мышами.



**Барсук** всеяден, активен в тёплое время года, в северной части ареала зимой впадает в спячку. Строит очень сложные норы, в которых проводит большую часть времени. Вес около 15 кг.

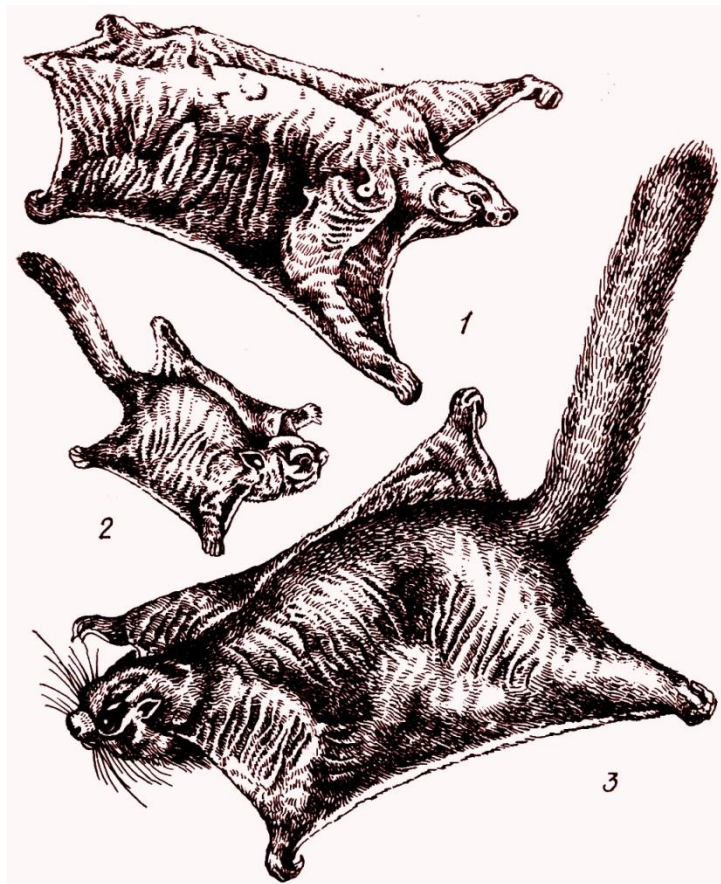
**Дивергенция внутри семейства куньих**



# Макроэволюция - разметка участка

**Конвергенция** (от лат. convergo — приближаюсь, схожусь)

Конвергенция не есть полная противоположность дивергенции. Дивергируют таксоны, а конвергенция – это характеристика эволюции органов (сходные функции у негомологичных органов) и (или) жизненных форм далёких таксонов с приобретением внешнего сходства.

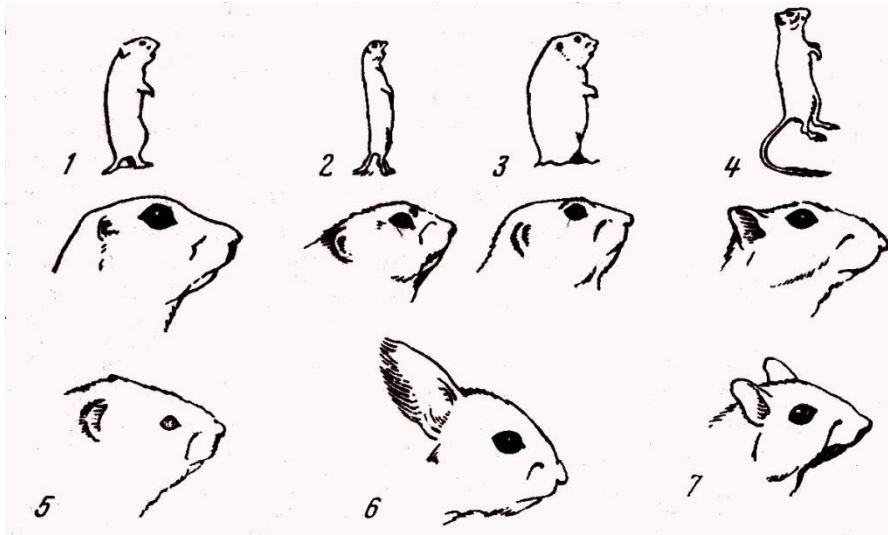


**Млекопитающие, приспособившиеся к планирующим прыжкам:** 1 – шерстокрыл, 2 – сумчатая белка, 3 – белка-летяга



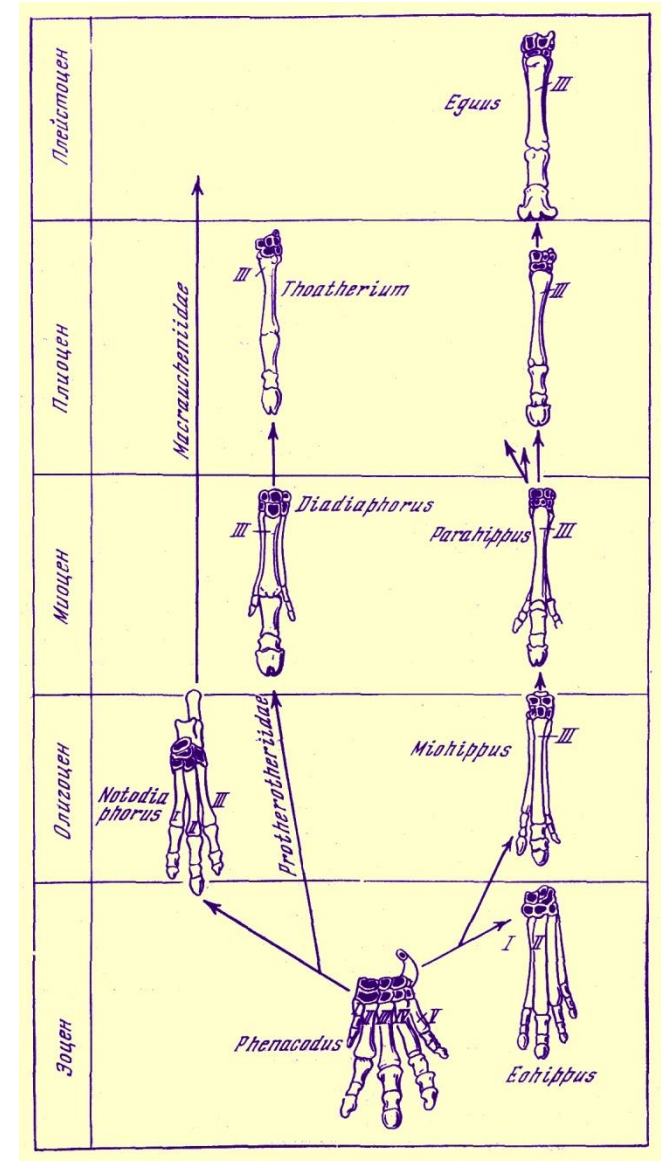
# Макроэволюция - разметка участка

Параллелизм – конвергенция гомологичных органов



Поза «стояния столбиком» и характерное для грызунов *открытых пространств* расположение глаз на голове. В нижнем ряду – родственные формы в других биотопах.

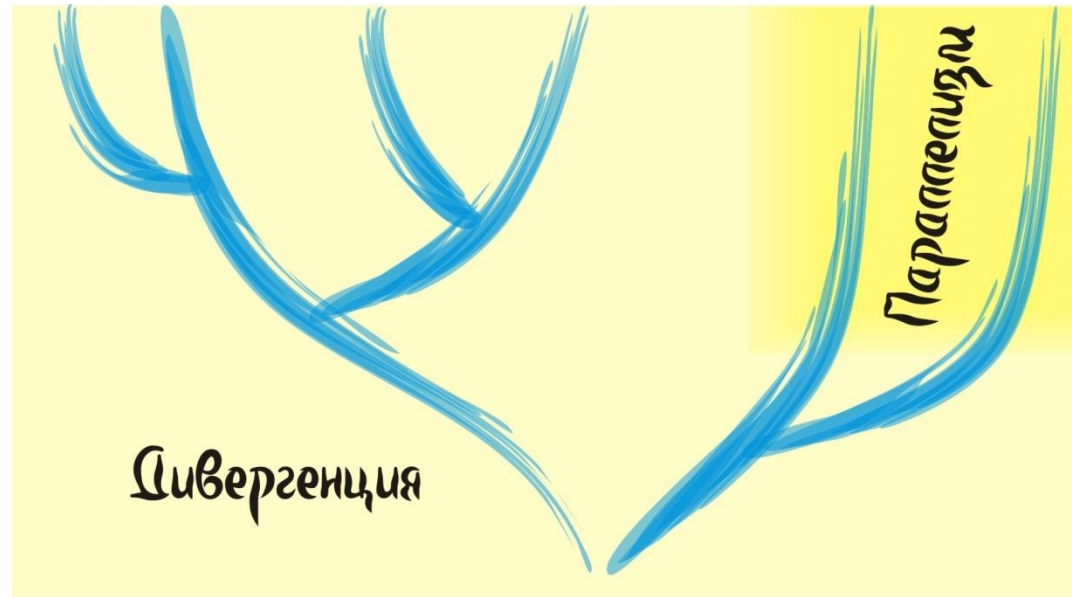
1 – малый суслик, 2 – полёвка Брандта, 3 – жёлтая пеструшка, 4 – большая песчанка, 5 – обыкновенная белка, 6 – восточная полёвка, 7 – полуденная песчанка.



Параллелизм в развитии конечностей лошадиных и липтотерн в Неотропике

# Макроэволюция - разметка участка

Термин *параллелизм* употребляется также не для характеристики изменения органов, а для указания направления эволюции **ТАКСОНОВ**



Примером параллельной эволюции может быть четвертичная история сигов: распространяясь из единого центра (западносибирское море-озеро) по всему северу Голарктики, они образовали ряд изолированных группировок ранга подвид-полувид-надвид. Внутри изолятов происходит независимая дифференцировка на малотычинковые формы, питающиеся бентосом, и многотычинковые, питающаяся планктоном, а также параллельное разделение по месту размножения на озёрные и речные формы.

# Макроэволюция - разметка участка

**Полифилия – объединение в один таксон разных по происхождению групп.** Поли- много, филум – ветвь.

Во второй половине XX века многие исследователи пытались доказать полифилетическое происхождение таких известных групп, как цветковые, амфибии, млекопитающие.

**Монофилия – происхождение таксона от одного предкового таксона.**

**Симпсон предложил считать монофилетическими таксоны, которые порождены таксоном, равным им по рангу (монофилия по Симпсону).**

Однако ранг высших таксонов субъективен.

**Эшлок предложил считать монофилетическими надвидовые таксоны, произошедшими от одного предкового вида (монофилия по Эшлоку)**

Довольно представительная школа кладистов принимает более строгий критерий монофилетичности – происхождение от одного вида, но как это доказать и как этим оперировать? Использовать лишённую возможности проверки монофилию по Эшлоку бессмысленно.

# Макроэволюция – современные сложности

**Нейтралистукая теория эволюции – нейтральные признаки только дивергируют. Парафилия и полифилия на этом уровне исключена.**

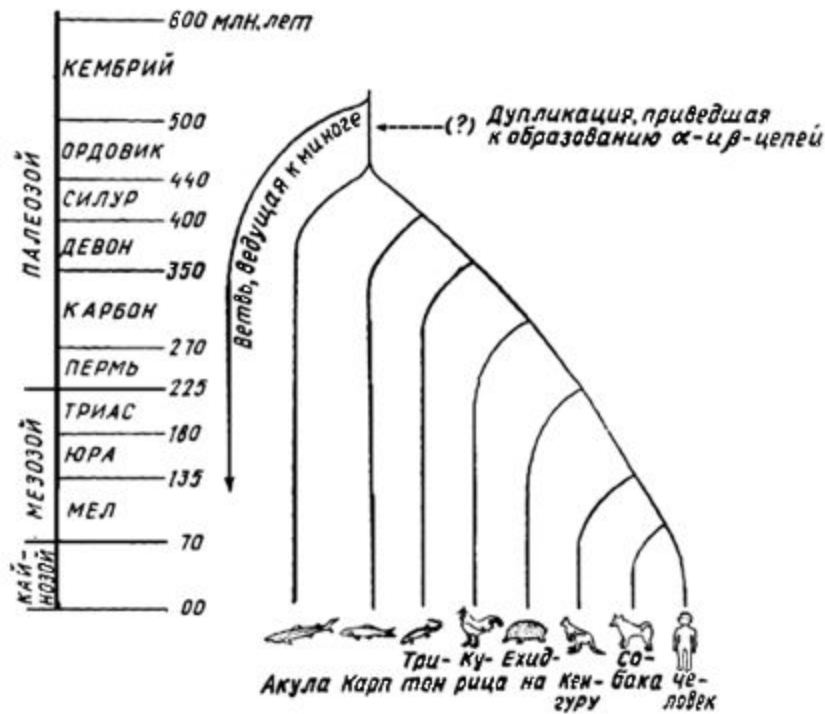
**Инновационная новость: эволюция двуглава, как орёл на рубле.**

**Голова № 1. Адаптивная эволюция, дарвиновская эволюция – эволюция приспособлений, направляемых отбором. Она может быть конвергентной, дивергентной, прогрессивной-регрессивной и т.д.**

**Голова № 2. Нейтралистукая эволюция, недарвиновская эволюция – эволюция признаков, безразличных для отбора (различие в толщине губ у негров и индейцев). Если признак не подвержен стабилизирующему или движущему отбору, он всегда «расплывается».**

Аналогия – расхождение языков при культурной изоляции их носителей. Расхождение языков тем большее, чем дольше изоляция: человек – чоловік, мен – Mensch. Их не привязать ни к рельефу местности, ни к климату.

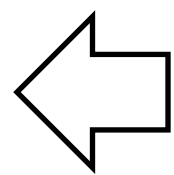
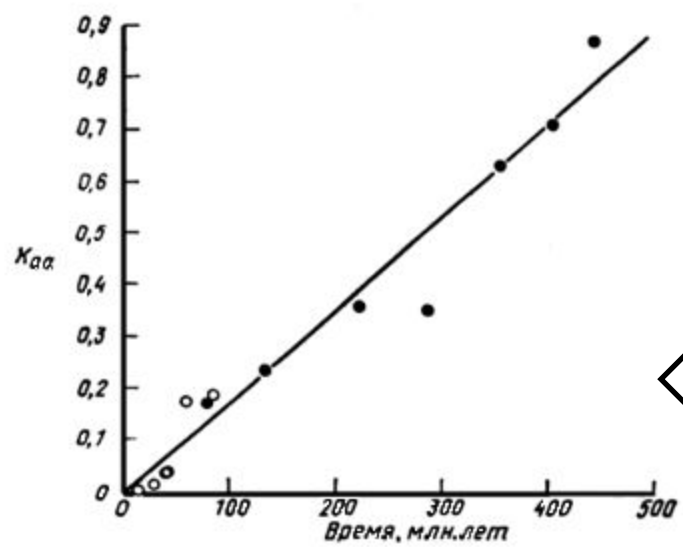
# Нейтральная эволюция – ключ к филогении



Это нельзя сделать иначе.  
Филогения таких крупных групп создаётся только анализом эволюции макромолекул.



Аддитивное дерево, построенное по различиям в транспортных РНК.

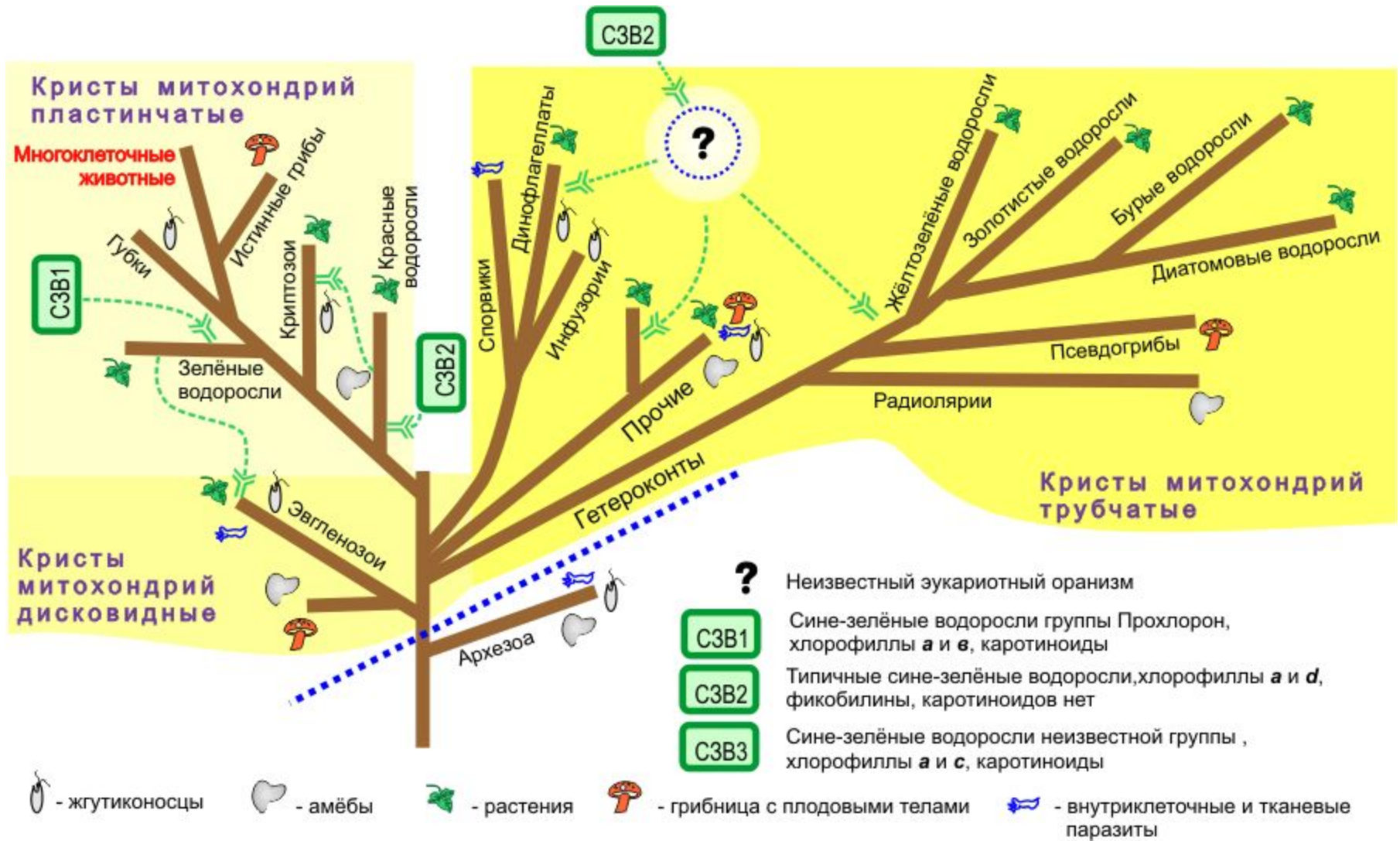


Филогенетические связи между 8 группами позвоночных животных (верхняя схема) и различия по числу аминокислотных замен ( $K_{aa}$ ) у тех же видов (нижний график) по  $\alpha$ -цепям гемоглобинов (черные точки) и  $\beta$ -цепям (светлые точки). Из Кимура, 1985)

# Макроэволюция – современные сложности

- К настоящему времени возможности морфологического, эмбриологического и палеонтологического методов анализа филогении практически исчерпаны. С их помощью удалось создать картину эволюции позвоночных животных и сосудистых растений сравнительно полно, беспозвоночных - частично.
- Низшие растения и прокариоты не поддаются традиционному анализу.
- Начиная с 80-х годов наблюдается стремительный прогресс. В общих чертах намечены контуры филогенетических связей всего живого. Общая конструкция оказалась совершенно неожиданной.
- В основе нового знания лежит новый метод – исследование эволюции молекул, сначала – нейтральной, потом, уже в нынешнем веке, адаптивной.
- На начальном этапе эволюции наблюдается активный *«горизонтальный» перенос генов* – их обмен между представителями очень далёких систематических групп. Это основной фактор эволюции архейской и в меньшей степени протерозойской биот.
- У эукариот он сопровождается слиянием клеток или поглощением клетки клеткой с самой разной степенью автономии отдельных компонентов общего суперорганизма (симбиогенетическая теория).
- Филогенетическая схема на этом уровне – не дерево, а сеть.

# Макроэволюция – современные сложности

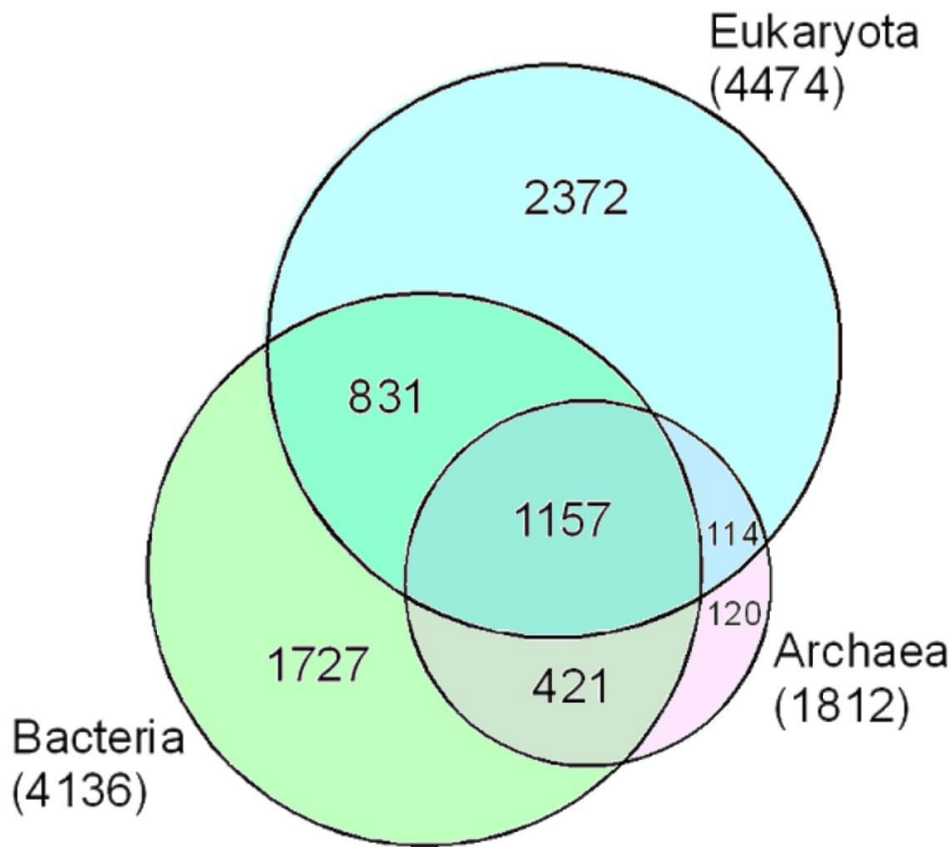


## Эволюционное дерево эукариот.

Точки отщвления от основного ствола выше эвгленозоев проставлены произвольно.



# Горизонтальный перенос генов – к чему это приводит



Количественное соотношение общих и уникальных белковых доменов у архей, бактерий и эвкариот. Площади фигур примерно пропорциональны числу доменов (из А.В.Марков, А.М.Куликов, 2004).

- Прокариоты представлены двумя царствами – **архебактерии** и **эубактерии**
- **Домен** – консервативная последовательность аминокислот, присутствующая в нескольких (обычно во многих) белковых молекулах у разных организмов. Большинство доменов характеризуются строго определенной функцией и представляют собой функциональные блоки белковых молекул.
- В геноме эукариот белки, ответственные за операции с геномом (репликация, транскрипция, трансляция) и белки, осуществляющие операции с мембранами – от архей, белки, белки основного обмена – от эубактерий.
- существует гипотеза, что первичный прокариотический безъядерный организм, образован путем слияния архебактерии с эубактерией, причем базовый энергетический метаболизм этого организма имел эубактериальную природу (гликолиз, брожение)

# Биологический прогресс: противоречие между сложностью и успехом

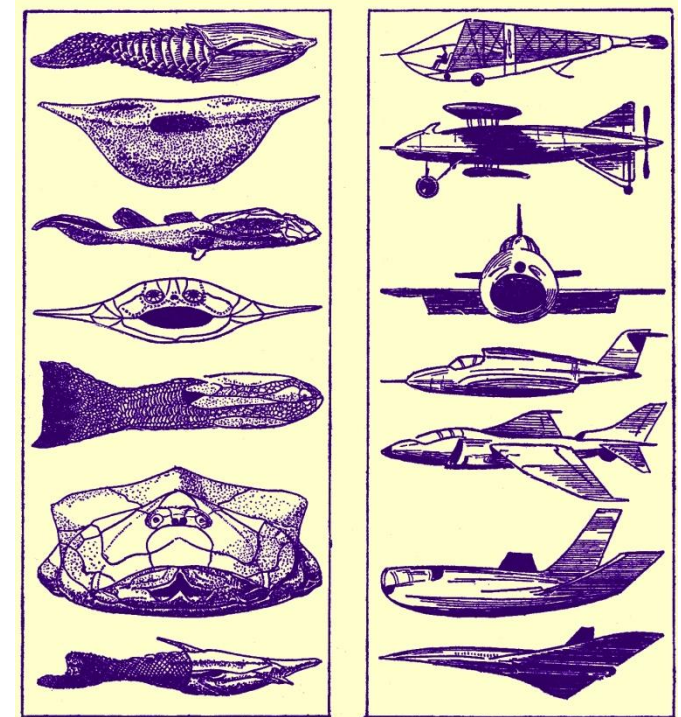
А.Н. Северцов снимает его, разделяя биологический и морфо-физиологический прогресс

## Биологический прогресс:

- увеличение количества особей
- прогрессивное расселение и захват новых ареалов
- распадение таксона на соподчинённые систематические единицы

## Морфо-физиологический прогресс:

- дифференциация организма
- интенсификация функций
- последователи Северцова добавляют усовершенствование интеграции, рационализация устройства организма, повышение уровня гомеостаза и пр.



**Морфо-физиологический прогресс – один из способов достижения биологического прогресса.  
Как и морфо-физиологический регресс.**

# Основная философская проблема макроэволюции - **направленность**

Ранние эволюционисты объясняли развитие природы через конечные причины, стремлением к прогрессу, творческой силой и тому подобными агентами.

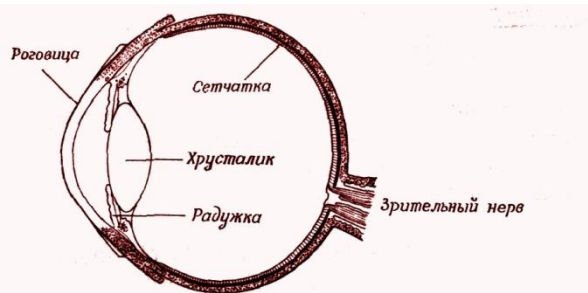
Дарвин убрал predeterminedность хода эволюции, но не всем это понравилось.

Периодически как за рубежом, так и в нашей стране возникали ереси, направленные на поиск иных причин эволюции, кроме естественного отбора.

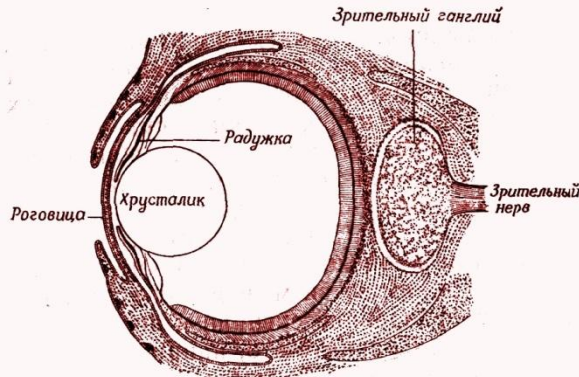
Дарвинизм – теория, которая позволяет объяснить всё «назад», но не оставляет возможности для предсказаний – чем она отличается от теорий иных общественных и социальных наук. **Дарвиновская эволюция случайна и непредсказуема.**

В СССР отказ от дарвинизма шёл под флагом **номогенеза** – попытки построить эволюцию на основании «законов» (nomos греч. – закон). Они закончились ничем, но номогенетики – Л.С. Берг, А.А. Любищев - были настолько яркими и самобытными личностями, что номогенез стал важной страницей истории отечественной биологии.

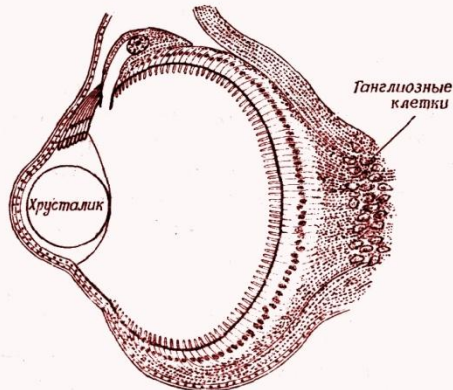
# Основная философская проблема макроэволюции - **направленность**



Глаз человека



Глаз осьминога



Глаз кольчатого червя

Для органов и тканей обычно удаётся ретроспективно определить направления эволюции (например, редукцию пищеварительных органов у полостных паразитов). Органогенез и гистогенез подчиняется чётким эволюционным закономерностям.

Эволюция таксонов непредсказуема.

Достаточно ли для объяснения эволюции механизмы дарвиновского приспособления к окружающей среде, или в теорию должны быть добавлены новые сущности и новые законы? Есть ли свои законы у макроэволюции? Полторы сотни лет поисков много не принесли ничего...