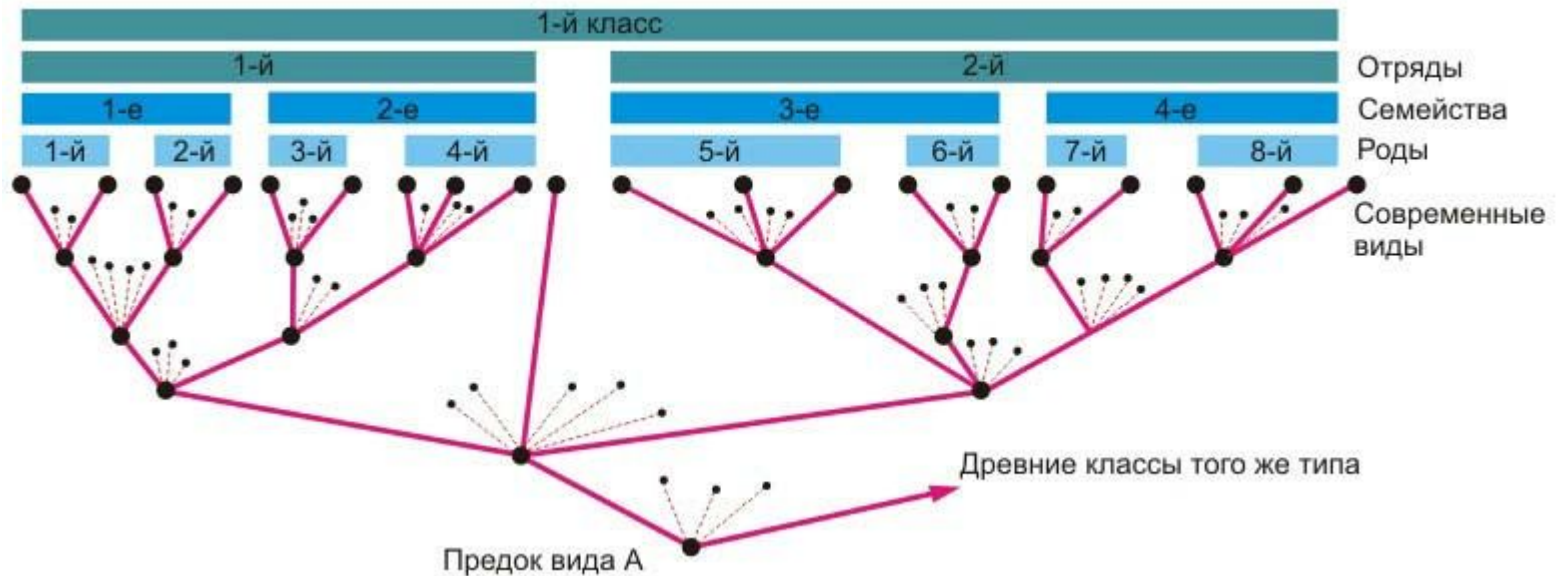


Макроэволюция



Насколько она случайна?

Макроэволюция: разметка участка

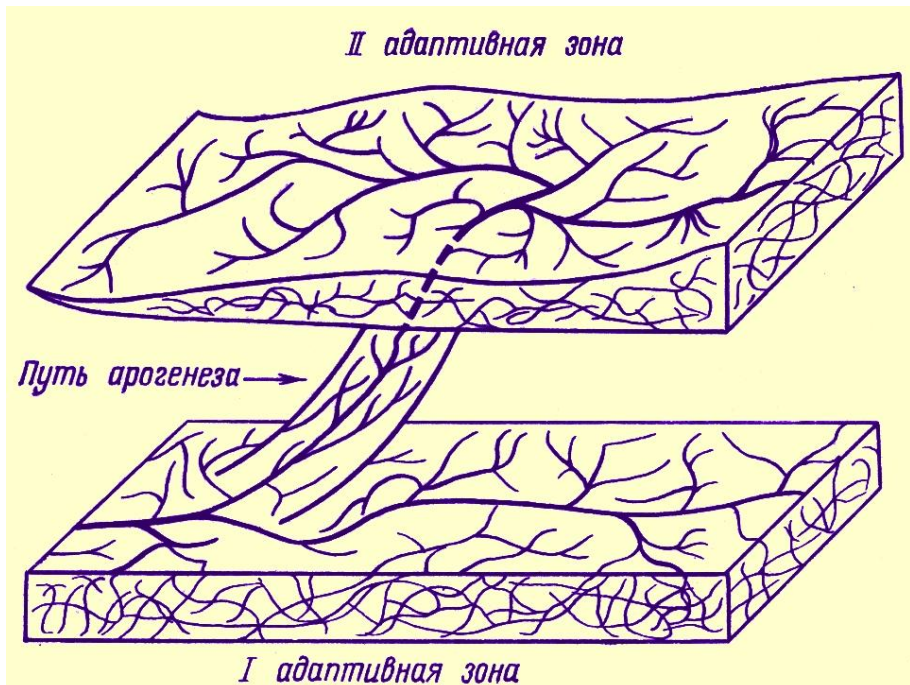
Крайние точки, оконтуривающие круг макроэволюционных процессов:

- 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



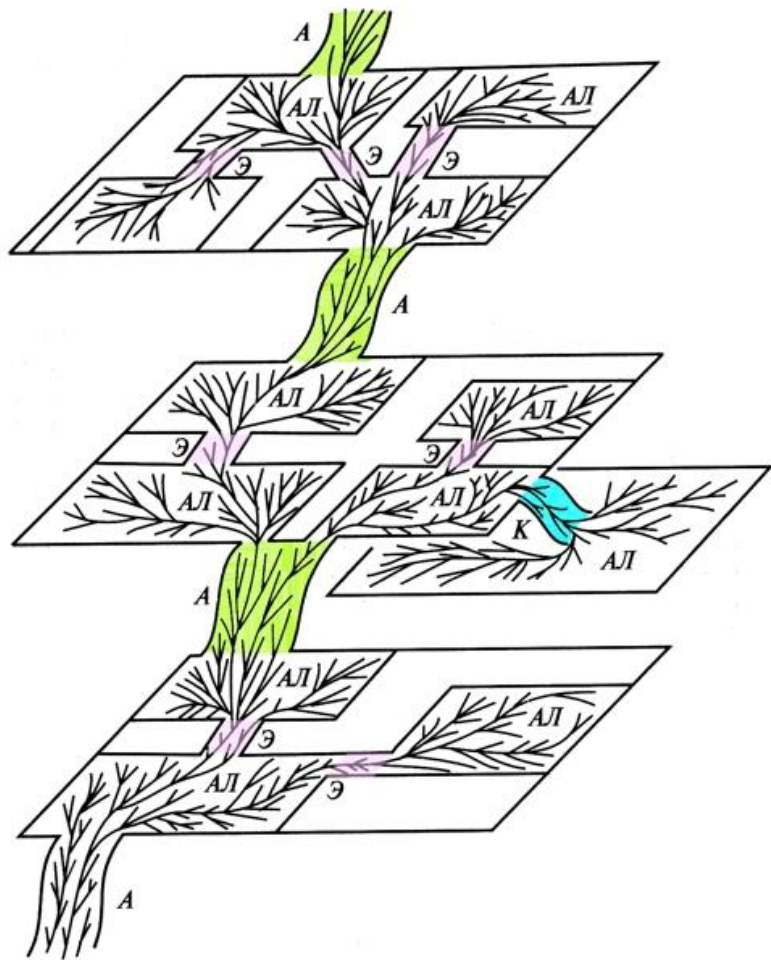
Ароморфоз по А.Н. Северцову не имеет чёткого определения. Обычно он задаётся графически

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 «идиоадаптации» 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

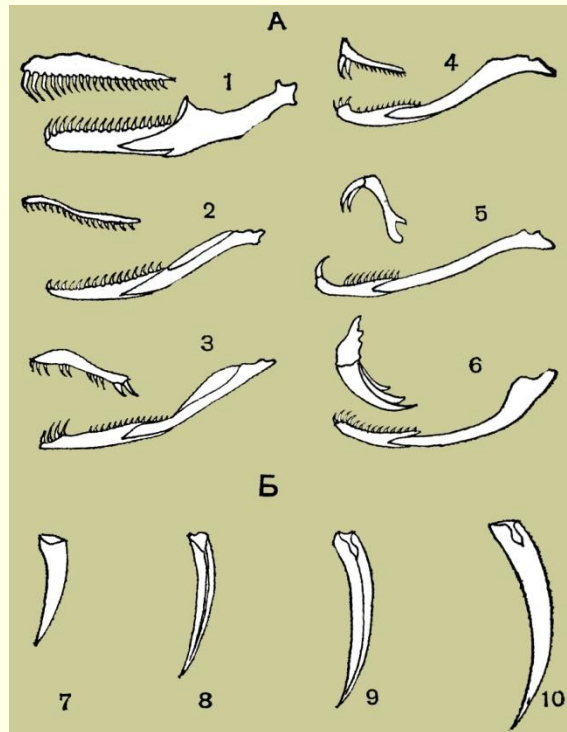
- А. Н. Северцов назвал эволюционные преобразования организации, ведущие к морфофизиологическому прогрессу, ароморфозами. Согласно А. Н. Северцову, *ароморфозы* — это такие изменения строения и функций органов, которые имеют общее значение для организма в целом и поднимают энергию его жизнедеятельности 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

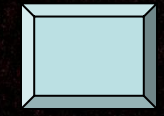
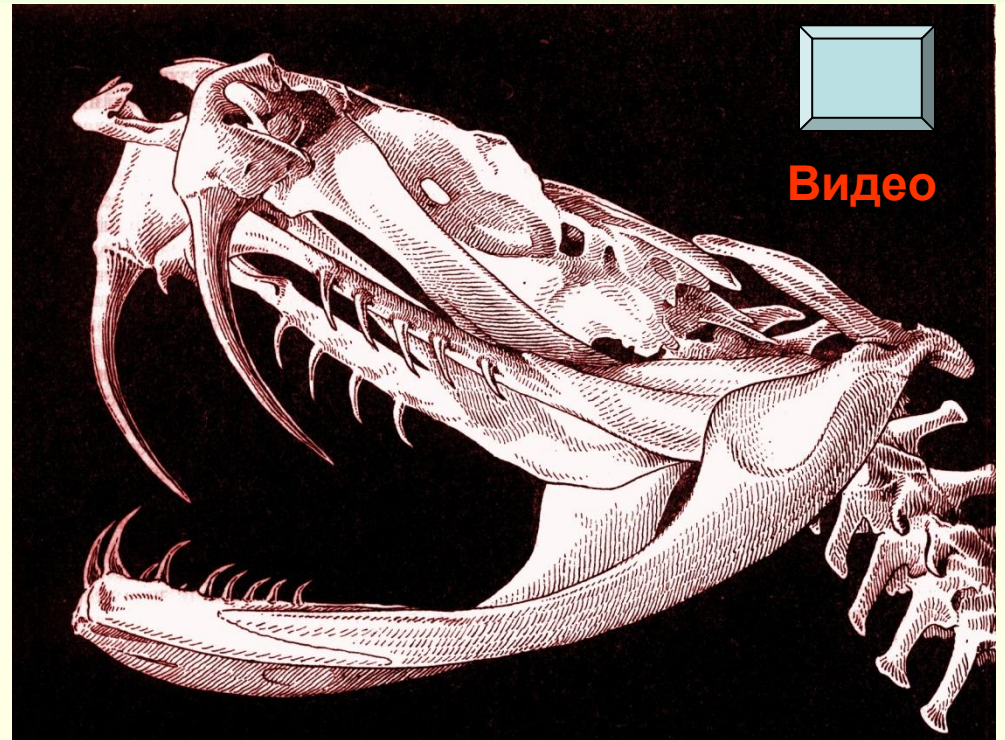
Свободная, подвижная, вращающаяся верхняя челюсть и свободная, сдвигающаяся вниз нижняя челюсть – эпектоморфоз, позволивший змеям

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



Видео

Череп гадюки-носорога

Макроэволюция - разметка участка

Миксоспоридии – пример катагенеза

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

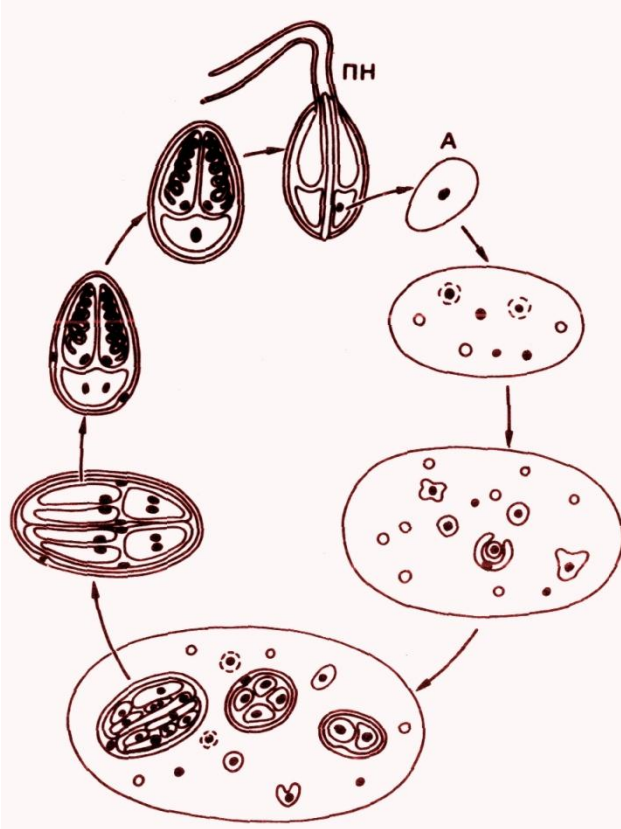
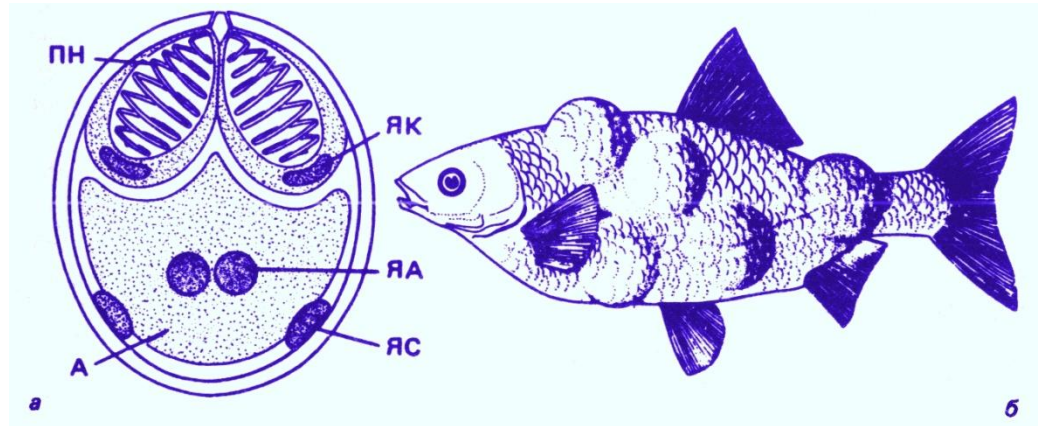


Схема жизненного цикла микроспоридий



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.



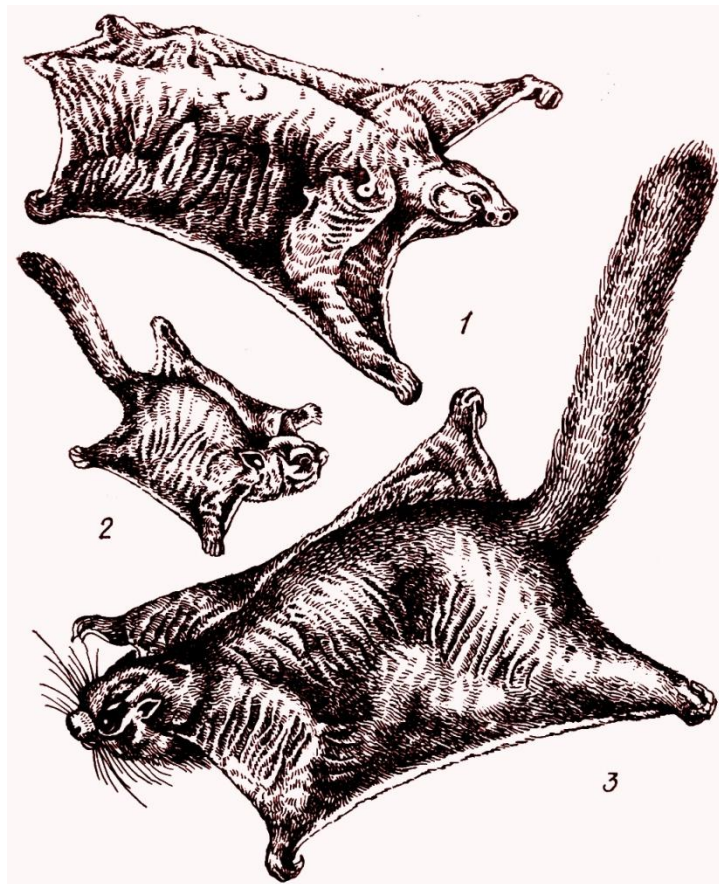
Барсук всеяден, активен в тёплое время года, в северной части ареала зимой впадает в спячку. Строит очень сложные норы, в которых проводит большую часть времени. Вес около 15 кг.

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.

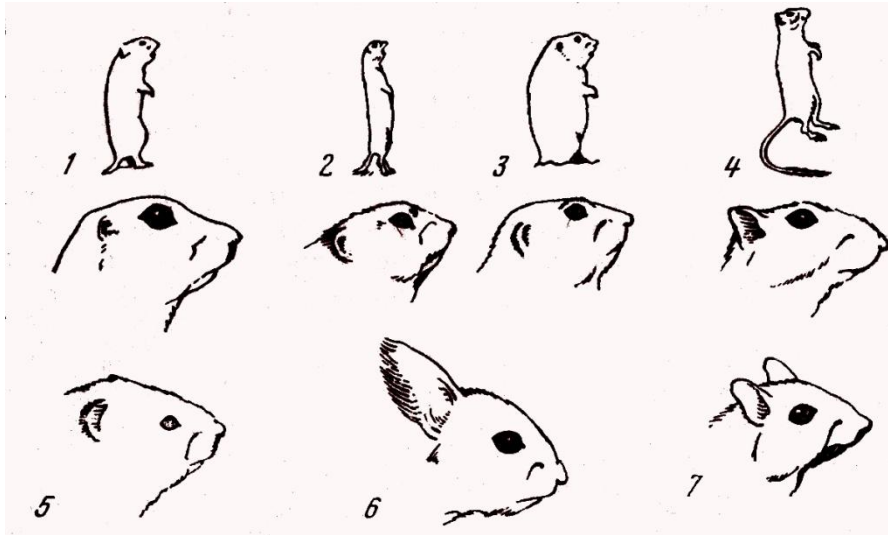


Млекопитающие, приспособившиеся к планирующим прыжкам: 1 – шерстокрыл, 2 – сумчатая белка, 3 – белка-летяга



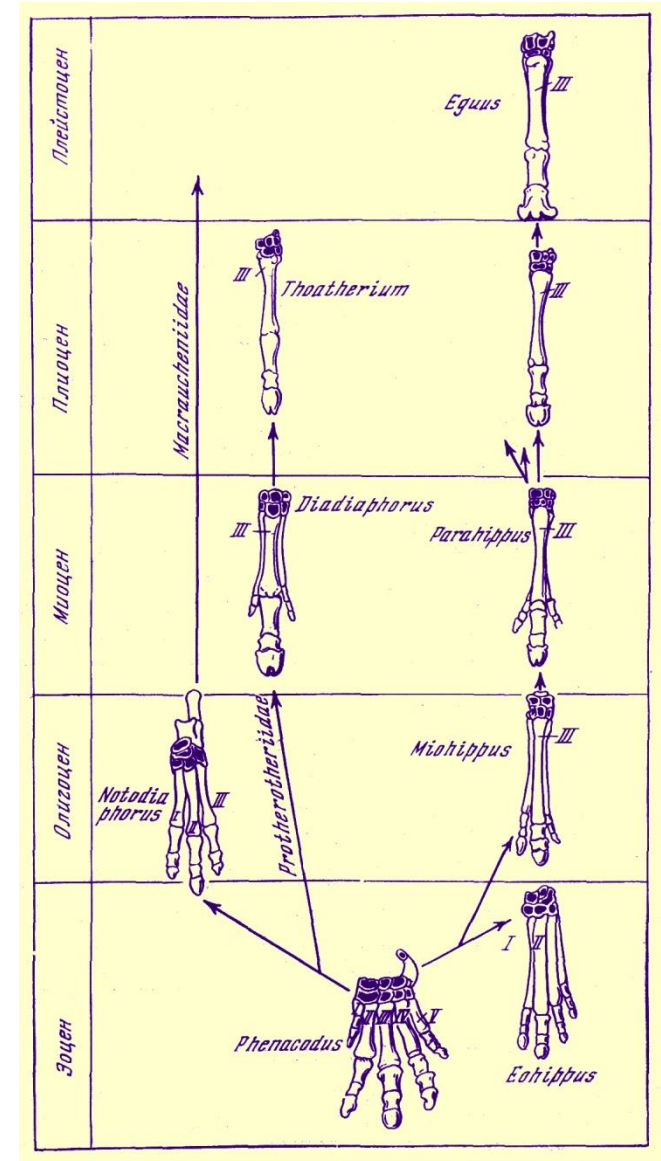
Макроэволюция - разметка участка

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.

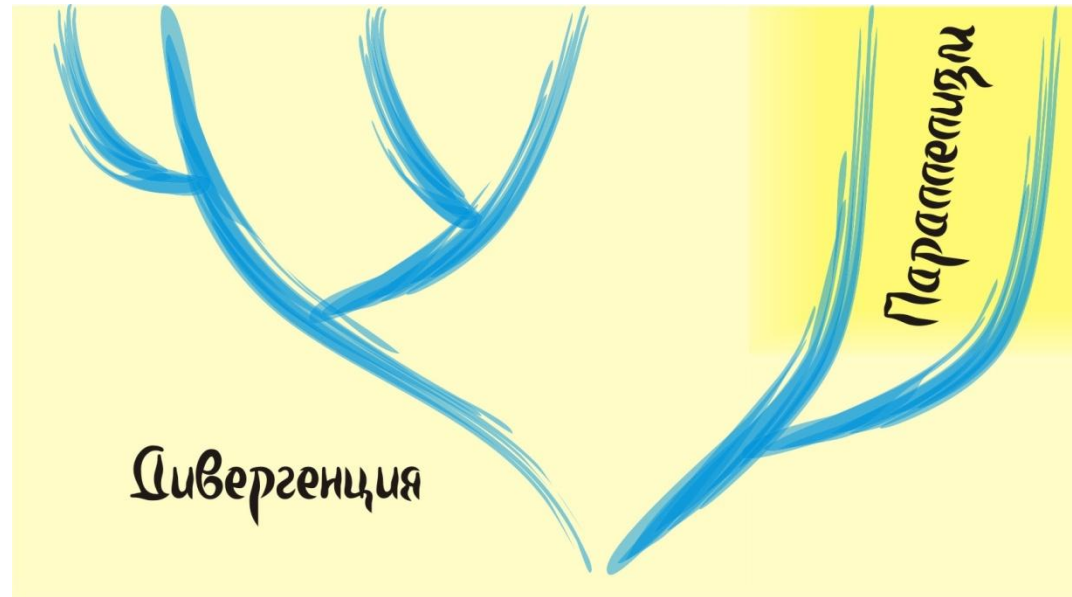
1 – малый суслик, 2 – полёвка Брандта, 3 – жёлтая пеструшка, 4 – большая песчанка, 5 – обыкновенная белка, 6 – восточная полёвка, 7 – полуденная песчанка.



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.

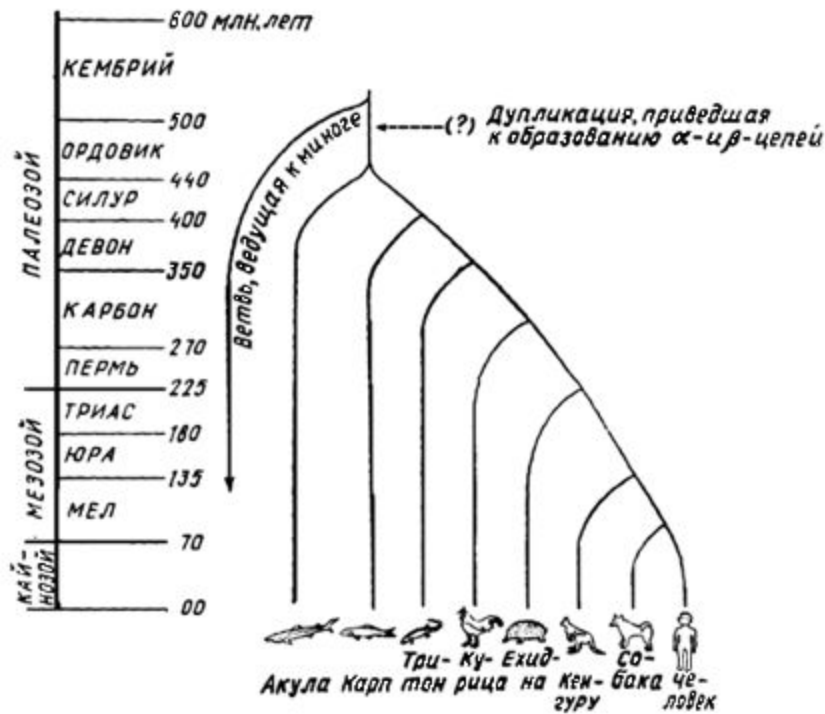
Инновационная новость: эволюция двуглава, как орёл на рубле.

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.

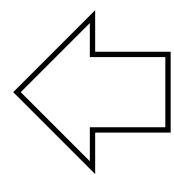
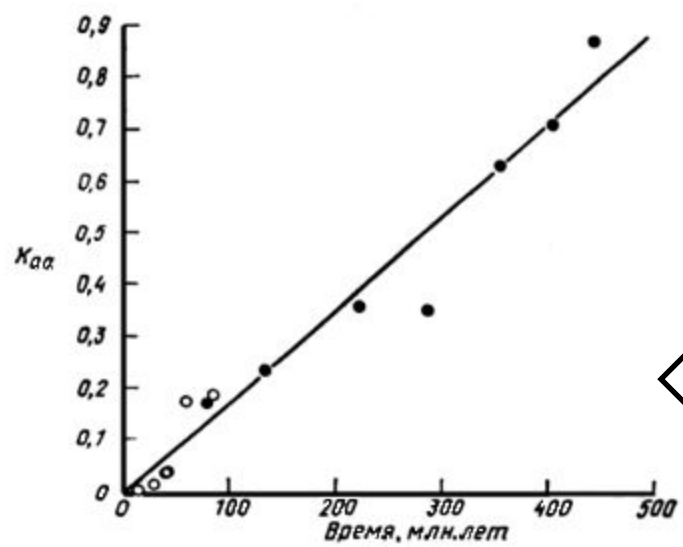
Нейтральная эволюция – ключ к филогении



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



Аддитивное дерево, построенное по различиям в транспортных РНК.

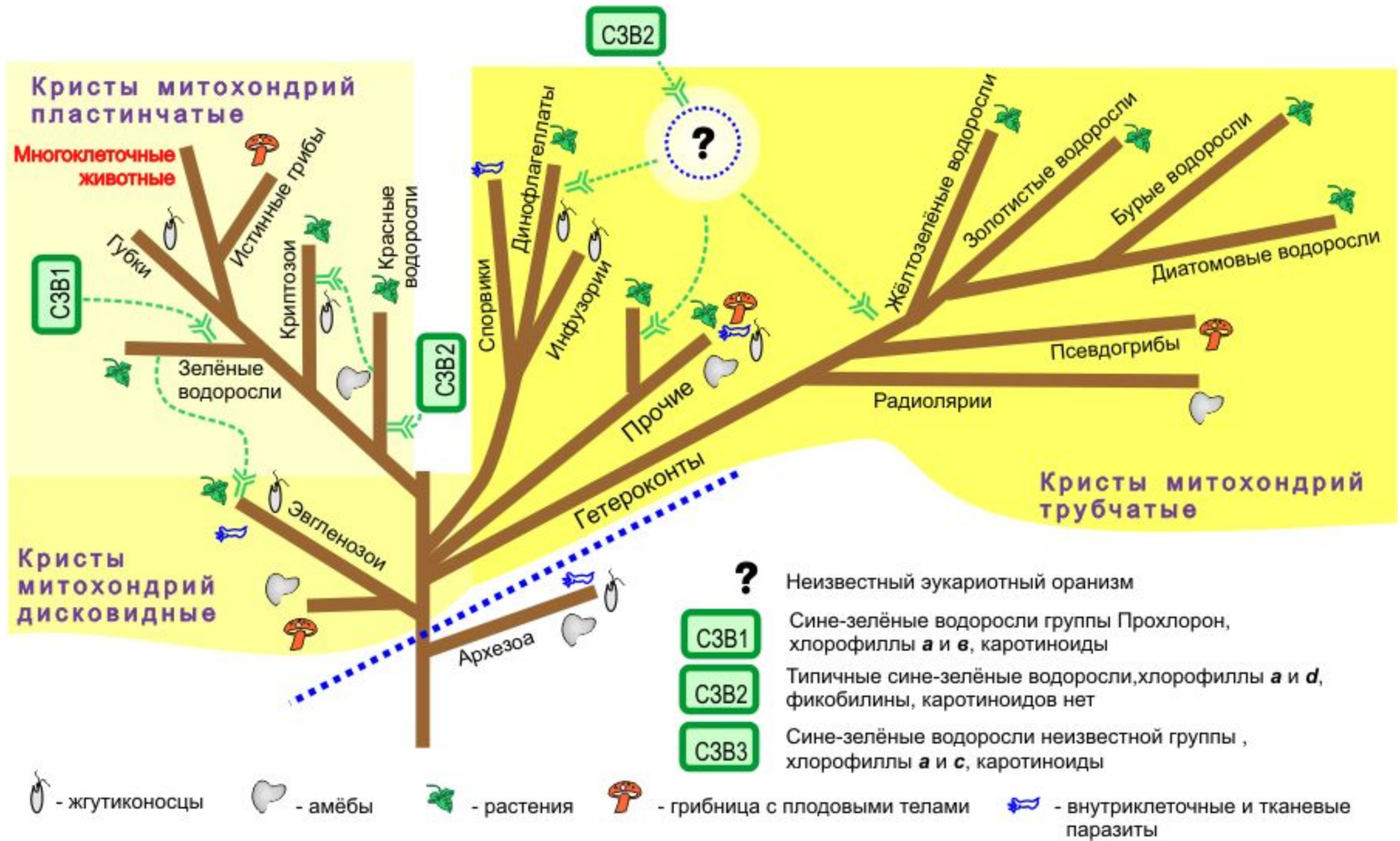


Филогенетические связи между 8 группами позвоночных животных (верхняя схема) и различия по числу аминокислотных замен (K_{aa}) у тех же видов (нижний график) по α-цепям гемоглобинов (черные точки) и β-цепям (светлые точки). Из Кимура, 1985)

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.

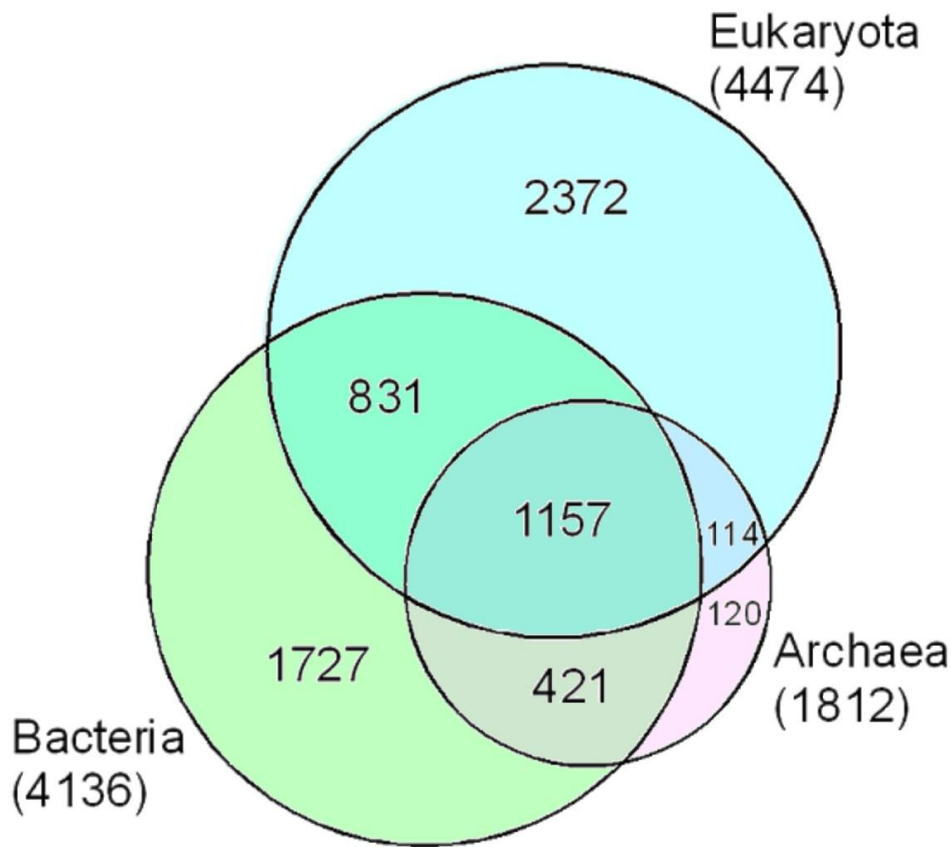
Макроэволюция – современные сложности



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

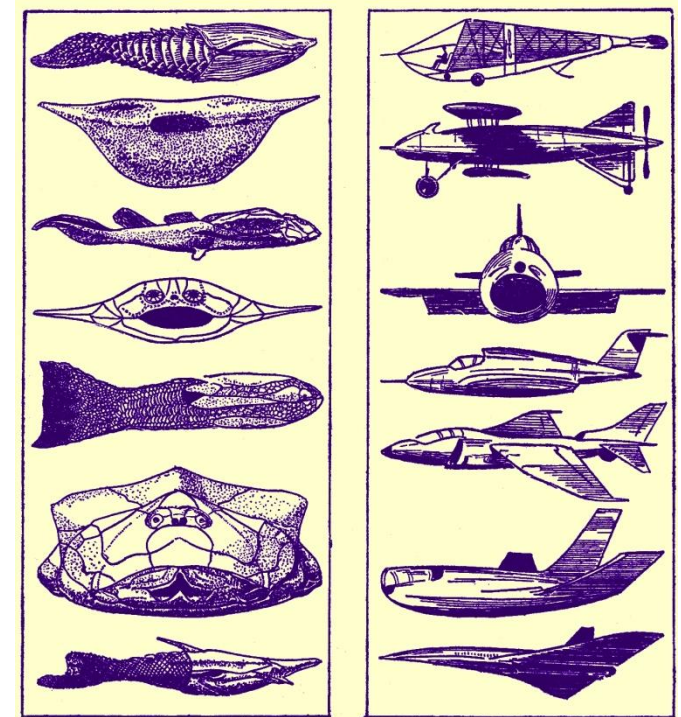
А.Н. Северцов снимает его, разделяя биологический и морфо-физиологический прогресс

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.

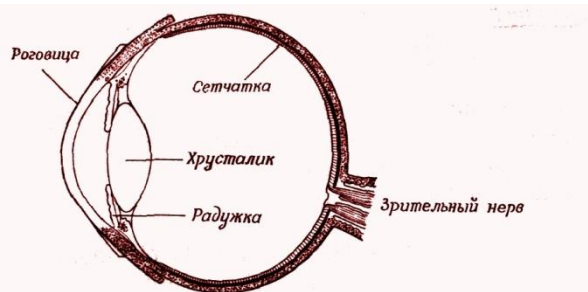
Дарвин убрал predeterminedность хода эволюции, но не всем это понравилось.

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

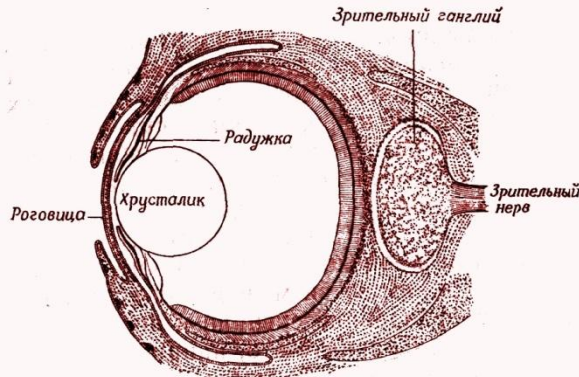
Дарвинизм – теория, которая позволяет объяснить всё «назад», но не оставляет возможности для предсказаний – чем она отличается от теорий иных общественных и социальных наук. **Дарвиновская эволюция случайна и непредсказуема.**

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.

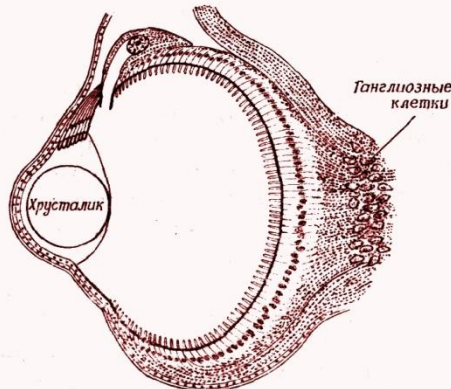
Основная философская проблема макроэволюции - **направленность**



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...