

## **ЛЕКЦИЯ 8. ПОНЯТИЕ И ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ, ЕЁ СООТНОШЕНИЕ С МИКРОЭВОЛЮЦИЕЙ**

- 1 Понятие макроэволюции
- 2 Общие представления об эволюции онтогенеза
- 3 Эмбрионизация, автономизация, канализация онтогенеза
- 4 Биогенетический закон. Учение о филэмбриогенезах

### **1 Понятие макроэволюции**

Во вторую половину XIX века, в эпоху развития классического дарвинизма построение эволюционной теории проводилось на основании результатов, полученных в самых разнообразных разделах биологии, исследователями, работавшими с применением описательных и сравнительных методов. Это позволило создать достаточно развернутую картину основных этапов и явлений эволюционного процесса, а также создать в первом приближении общую схему филогенеза живых организмов. Такое классическое направление в развитии эволюционных идей является изучением процесса макроэволюции. Макроэволюционный процесс, в отличие от микроэволюционного, охватывает большие отрезки времени, обширные территории и все (включая высшие) таксоны живых организмов, а также все основные общие и специальные явления эволюции.

Данные систематики, палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, молекулярной биологии и других биологических дисциплин дают возможность с большой точностью восстанавливать ход эволюционного процесса на любых уровнях выше вида. Совокупность этих данных составляет основу филогенетики – дисциплины, посвященной выяснению особенностей эволюции крупных групп органического мира. Сопоставление хода эволюционного процесса в разных группах, при неодинаковых условиях внешней среды, в разном биотическом и абиотическом окружении и т.д. позволяет выделить общие, характерные для большинства групп особенности исторического развития. На макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм без какого-либо перерыва продолжается процесс микроэволюции. Нарушается лишь характер отношений между вновь возникшими видами. Теперь они могут вступать в межвидовые отношения. Эти отношения способны повлиять на эволюционное событие, лишь изменяя давление и направление дей-

ствия элементарных эволюционных факторов, то есть через микроэволюционный уровень. Макроэволюционные явления, имея огромные масштабы времени, исключают возможность их непосредственного экспериментального исследования. Значит, их результаты оказываются понятными лишь с позиций механизма осуществления эволюции – с позиций микроэволюции. На микроэволюционном уровне при изучении эволюции оказалось возможным применить точные экспериментальные подходы, которые помогли выяснить роль отдельных эволюционных факторов, сформулировать представления об элементарной эволюционной единице, элементарном эволюционном материале и явлении.

В 30-е годы XX века в результате интенсивного развития популяционной генетики возникла объективная возможность более глубокого познания механизма возникновения новых признаков (адаптаций) и механизма возникновения видов, чем это было возможно ранее, лишь на основе наблюдений в природе. Существенным моментом при этом оказалась возможность прямого эксперимента при изучении механизма эволюции: благодаря использованию быстро размножающихся видов организмов стало возможным моделировать эволюционные ситуации и наблюдать протекание эволюционного процесса. За короткое время в изучаемых совокупностях стало возможным наблюдать значимые эволюционные изменения – вплоть до возникновения репродуктивной изоляции исходной формы.

## **2 Общие представления об эволюции онтогенеза**

*Онтогенез* (гр. *ontos* - сущее, *genesis* - происхождение) – это индивидуальное развитие организмов, в процессе которого из оплодотворенного яйца (при партеногенезе из неоплодотворенного) развивается взрослый организм. У простейших онтогенез осуществляется в пределах клеточной организации. Термин ввел Э. Геккель в 1866 г. Онтогенез представляет собой неотъемлемое свойство жизни, как эволюция, и её продукт. Процесс онтогенеза представляет собой реализацию генетической информации. Онтогенез – это предопределенный процесс, и, в отличие от эволюции, является развитием по программе (ею служит генотип данной особи), развитием, направленным к определенной конечной цели, которой является достижение половозрелости и размножения. В то же время, усложнение организации в ряду поколений – есть результат процесса эволюции. Чем сложнее организация взрослого организма,

а это является отражением эволюции, тем сложнее и длительнее процесс его онтогенеза. Так оказываются тесно взаимосвязанными индивидуальное развитие и эволюция (рисунок 11). Онтогенез состоит из этапов (этапность – еще одна особенность онтогенеза): эмбриональный этап, постэмбриональное развитие и жизнь взрослого организма. Крупные этапы (периоды) развития можно подразделить на более дробные стадии, как в эмбриональном развитии позвоночных – бластулы, гастролы, нейрулы. Стадию дробления, в свою очередь, можно разделить на стадии двух, четырех, восьми и более бластомеров. В результате представление об этапности онтогенеза теряется и вырисовывается вполне плавный процесс индивидуального развития. Как видно, онтогенез представляет собой упорядоченную последовательность процессов (А.С. Северцов, 1987, 2005).

Эволюционные изменения связаны не только с образованием и вымиранием видов, преобразованием органов, но и с перестройкой онтогенетического развития. Без изменения отдельных стадий в онтогенезе немислим филогенез. Филогенез (гр. *phyle* – племя, род, вид, *genesis* – происхождение) – историческое развитие органического мира, различных систематических групп, отдельных органов и их систем. Различают филогенез групп животных, растений, филогенез органов.

В ходе эволюции наблюдается интеграция организма – установление все более тесных динамических связей между его структурами. Этот принцип отчасти отражается и в ходе эмбриогенеза. Эволюция жизни сопровождается постепенным усилением дифференциации и целостности онтогенеза, увеличением устойчивости онтогенеза в ходе эволюции жизни. Организм в онтогенезе ни на одной из стадий развития не является мозаикой частей, органов или признаков. Морфологическая и функциональная целостность организма в его жизненных проявлениях не вызывает никаких сомнений. Еще Аристотель при сравнении различных организмов установил единство их строения и обосновал учение о морфологическом сходстве, выражающимся в положении и строении органов у разных животных (современная гомология органов), развил представление о соотношении органов, о взаимозависимостях в их строении. Большое значение в истории вопроса о взаимозависимостях частей организма имели взгляды Ж. Кювье. По его представлениям, как было отмечено ранее, организм является целостной системой, строение которой определяется ее функцией; отдельные части и органы находятся во

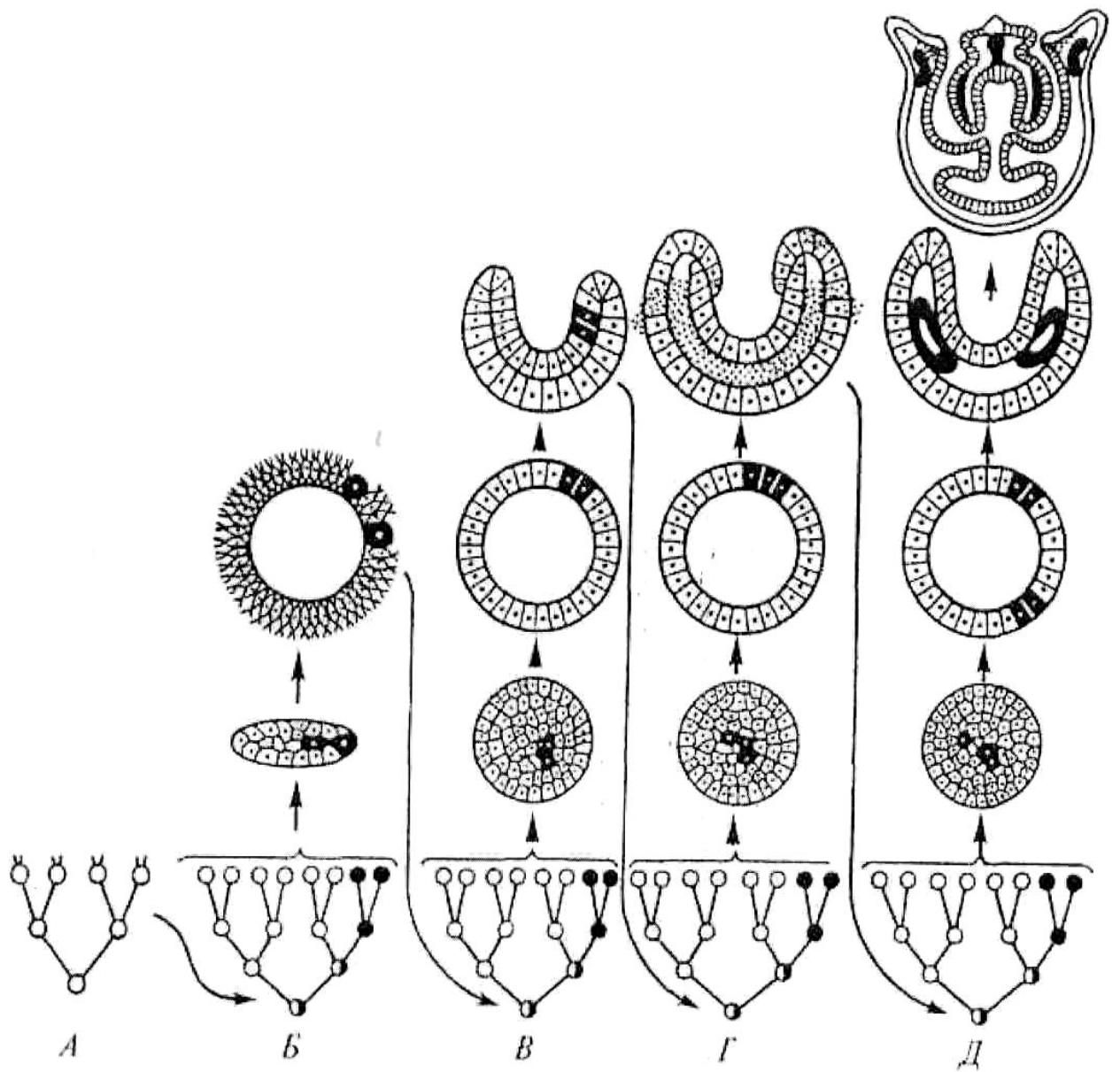


Рисунок 11 – Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в процессе эволюции. *А* – размножение свободно живущих одноклеточных; *Б* – онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox* [происходит дифференцировка клеток на половые (черным) и соматические]; *В* – онтогенез многоклеточного организма типа гидры (прибавляются стадии бластулы и гастролы); *Г* – онтогенез первичного двустороннесимметричного животного (прибавляется мезодерма); *Д* – онтогенез высшего двустороннесимметричного животного [34]

взаимной связи, их функции согласованы и приспособлены к известным условиям внешней среды (принцип корреляции и принцип условий существования). На приспособления организма к внешней среде и усложнение его строения как наиболее яркую характеристику эволюционного процесса указывал Ч. Дарвин. Он отмечал, что координация частей есть результат исторического процесса приспособления организма к условиям жизни. В дальнейшем многие ученые подчеркивали тот факт, что организм всегда развивается как целое. Имеется очень сложная система связей, объединяющих все части развивающегося организма в одно целое. Благодаря наличию этих связей, выступающих в роли основных, внутренних факторов индивидуального развития, из яйца образуется не случайный хаос органов и тканей, а планомерно построенный организм с согласованно функционирующими частями. Вся целесообразность реакций организма при нормальном контакте одной его развивающейся части с другой есть результат исторического развития данных соотношений, т.е. результат эволюции всего механизма индивидуального развития.

*Способы (пути) усовершенствования онтогенеза в процессе эволюции:* 1) возникновение новых стадий, вызванное формированием комплексов адаптаций, обеспечивающих выживание организма и достижение половозрелости, приводящих к усложнению онтогенеза; 2) исключение определенных стадий и прекращение идущей на них элиминации, сопровождающееся вторичным упрощением.

В процессе онтогенеза имеет место дифференциация организма (разделение целого на части) и его интеграция (объединение частей в единое целое). Это осуществляется одним и тем же механизмом – взаимодействием развивающихся зачатков. В онтогенезе последовательно накладываются друг на друга три волны коррелятивных зависимостей: корреляции геномные, морфогенетические, эргонтические. *Геномные корреляции* – корреляции, основанные на взаимодействии генов, выражающемся в явлениях сцепления генов и плейотропии (действие одного гена на формирование разных признаков). *Морфогенетические корреляции* – взаимодействия развивающихся зачатков, основанные на функционировании генов. Любой дифференцировке развивающихся зачатков предшествует генетическая, выражающаяся в дифференциальной репрессии и дерепрессии генов (рисунок 12). *Эргонтические* (от греч. *ergon* – работа корреляции) – коррелятивные изменения органов относи-

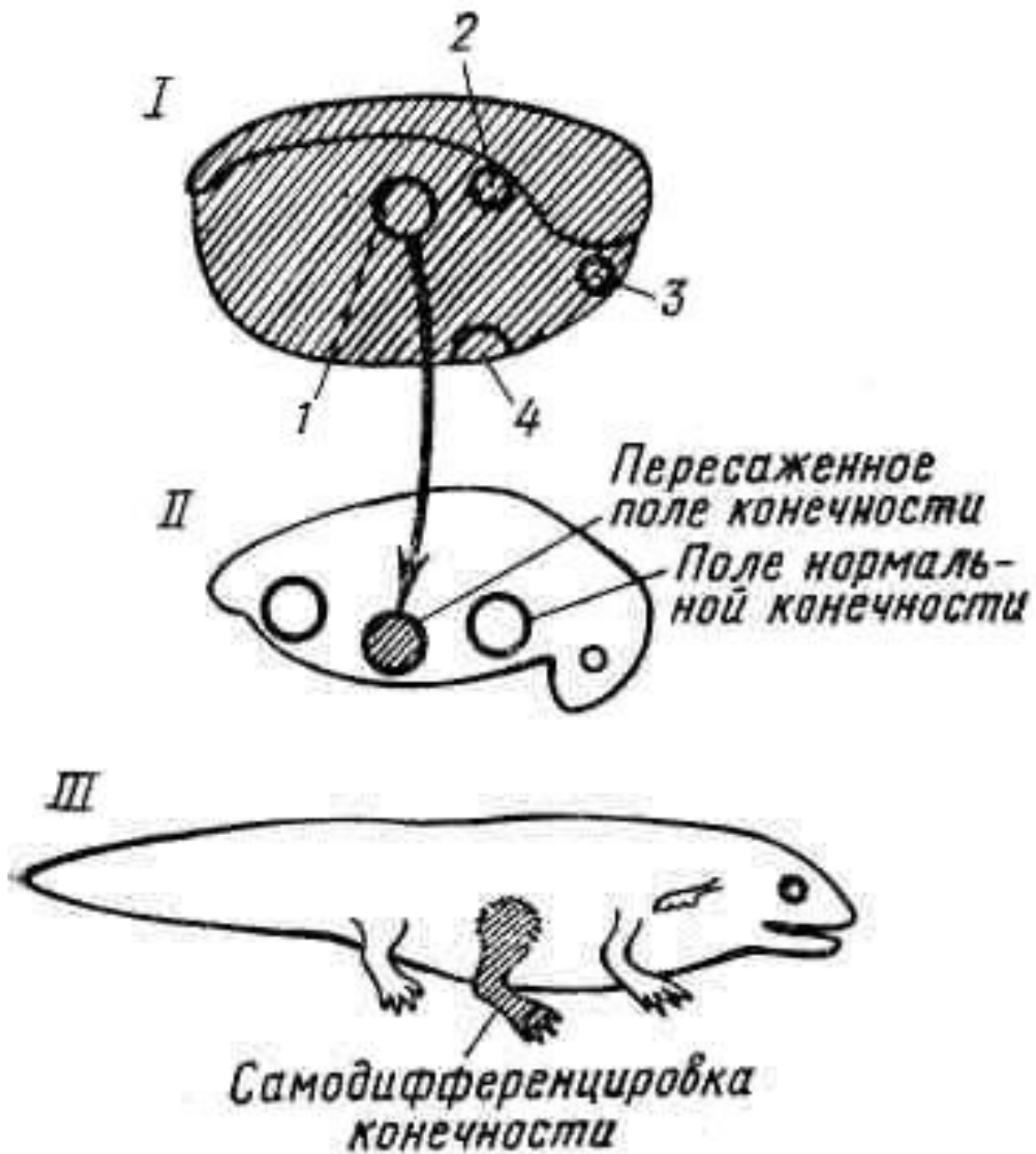


Рисунок 12 – Детерминация зачатков на стадии закладки центральной нервной системы у хвостатых амфибий: *I* – стадия нейрулы, *II* – стадия хвостовой почки, *III* – стадия личинки. 1 – будущая закладка конечности, 2 – уха, 3 – органа обоняния, 4 – сердца [4]

тельно друг друга. Примером может служить усиленное развитие костей, образование на них гребней в местах прикрепления мышц.

*Координации* означают взаимозависимости в процессах филогенетических преобразований. Исторически они развиваются на базе наследственных изменений частей, связанных системой корреляций, т.е. неизбежным изменением последних, или на другой основе – наследственного изменения частей, непосредственно корреляциями не связанных. Если организм представляет собой согласованное целое, то и в изменениях своего строения в процессе эволюции он должен сохранять значение согласованного целого. Это предполагает координированное изменение частей и органов. Примеров координаций много. Это зависимости в изменениях величины, формы черепной коробки и величины и формы головного мозга – в процессе эволюции выработано очень точное соответствие формы и величины этих органов. Координацией является соотношение между относительной величиной глаз и формой черепа – увеличение размеров глаз связано с увеличением размеров глазниц. К координациям относятся зависимости между степенью развития органов чувств (обоняния, осязания и др.) и степенью развития соответствующих центров и областей головного мозга. Имеются координации между внутренними органами как зависимость между прогрессивным развитием грудной мышцы, сердца и легких у птиц. Очень простая биологическая координация проявляется между длиной передних и задних конечностей у копытных.

### **3 Эмбрионизация, автономизация, канализация онтогенеза**

Результатами эволюции онтогенеза являются: эмбрионизация, автономизация, а также рационализация. *Эмбрионизация* – это путь развития, когда онтогенез проходит под защитой яйцевых оболочек, дольше изолирован от внешней среды, имеет меньшую сложность организации эмбриональных стадий. Путем эмбрионизации шла эволюция от споровых растений к голосеменным и от них к покрытосеменным. Переход от личиночного развития (у беспозвоночных, рыб, земноводных) к откладке крупных, защищенных плотными оболочками яиц (у рептилий, птиц), к внутриутробному развитию, живорождению (у млекопитающих) – результат эмбрионизации. Эмбрионизация проявляется в заботе о потомстве – насиживание яиц, вынашивание детенышей, строительство гнезд, передача индивидуального опыта потомству, защита семени завязью,

плодом. Она проявляется в упрощении циклов развития – это переход от развития с метаморфозом к прямому развитию, к неотении. *Автономизация* проявляется в возрастании независимости онтогенеза от внешних и внутренних воздействий, этот путь эволюции создает преемственность форм в эволюционном процессе. Автономизация индивидуального развития обусловлена действием стабилизирующего отбора. *Рационализация* заключается в усовершенствовании процесса с помощью его упрощения. Одна из тенденций эволюции ведет к *канализации* онтогенеза (И.И. Шмальгаузен, К. Уоддингтон и др.). Главный действующий агент при этом – естественный отбор, выступающий в виде канализирующего отбора. Он определяет возникновение «стандартного» фенотипа в самых разнообразных, колеблющихся условиях внутренней и внешней среды (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

В общем, эволюция онтогенеза имеет некоторые особенности, идет определенными путями, приводит к важным результатам, находится во взаимосвязи с филогенезом, что отражено в биогенетическом законе.

#### **4 Биогенетический закон. Учение о филэмбриогенезах**

Впервые взаимосвязь онтогенеза и филогенеза раскрыл К. Бэр в ряде положений, которым Ч. Дарвин дал обобщенное название «Закон зародышевого сходства». В зародыше потомков, писал Ч. Дарвин, мы видим «смутный портрет» предков. Большое сходство разных видов в пределах типа выявляется уже на ранних стадиях эмбриогенеза. Следовательно, по индивидуальному развитию можно проследить историю данного вида. В 1864 г. Ф. Мюллер сформулировал положение о том, что филогенетические преобразования связаны с онтогенетическими изменениями и что эта связь проявляется двумя путями. В первом случае индивидуальное развитие потомков идет аналогично развитию предков лишь до появления в онтогенезе нового признака. Изменение процессов морфогенеза обуславливает повторение в эмбриональном развитии истории предков лишь в общих чертах. Во втором случае потомки повторяют все развитие предков, но к концу эмбриогенеза добавляются новые стадии. Повторение признаков взрослых предков в эмбриогенезе потомков Ф. Мюллер назвал рекапитуляцией. Работы Ф. Мюллера послужили основой для формулировки Э. Геккелем (1866 г.) биогенетического закона, согласно которому «онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза». Основа биогенетического закона, как и рекапитуляции, за-



ключается в эмпирической закономерности, отраженной в законе зародышевого сходства К. Бэра. Суть его заключается в следующем: самая ранняя стадия сохраняет значительное сходство с соответствующими стадиями развития родственных форм. Таким образом, процесс онтогенеза представляет собой известное повторение (рекапитуляцию) многих черт строения предковых форм, на ранних стадиях развития – более отдаленных предков, а на более поздних – более родственных форм.

В настоящее время явление рекапитуляции трактуют более широко, как последовательность стадий эмбриогенеза, отражающую историческую последовательность эволюционных преобразований данного вида. Рекапитуляция объясняется сложностью корреляций, в особенности на ранних стадиях развития, и трудностью перестройки системы взаимозависимостей между формообразовательными процессами. Коренные нарушения эмбриогенеза сопровождаются летальными последствиями. Рекапитуляции оказываются наиболее полными у тех организмов и в тех системах органов, в которых морфогенетические зависимости достигают особо большой сложности. Поэтому, лучшие примеры рекапитуляции имеются в онтогенезе высших позвоночных.

*Филэмбриогенезы* – это изменения, возникающие в разные моменты онтогенеза, ведущие к филогенетическим преобразованиям (филэмбриогенезы – эволюционные преобразования организмов путем изменения хода эмбрионального развития их предков, приводящие к появлению новых признаков у взрослых организмов). Создателем теории филэмбриогенеза является А.Н. Северцов. Согласно его представлениям онтогенез весь перестраивается в процессе эволюции. Новые изменения нередко происходят на последних стадиях формообразования. Усложнения онтогенеза путем прибавления, или надставки стадий, называются анаболией (рисунок 13). Надставка добавляет новые черты строения органов, происходит дальнейшее их развитие. В этом случае имеются все предпосылки для повторения в онтогенезе исторических этапов развития данных частей у далеких предков. Поэтому именно при анаболии соблюдается основной биогенетический закон. На поздних стадиях развития происходят обычно изменения в строении скелета позвоночных, возникают изменения в дифференцировке мышц, в распределении кровеносных сосудов. Путем анаболии возникает четырехкамерное сердце у птиц и млекопитающих. Перегородка между желудочками представляет надставку, она формируется на последних стадиях развития сердца.

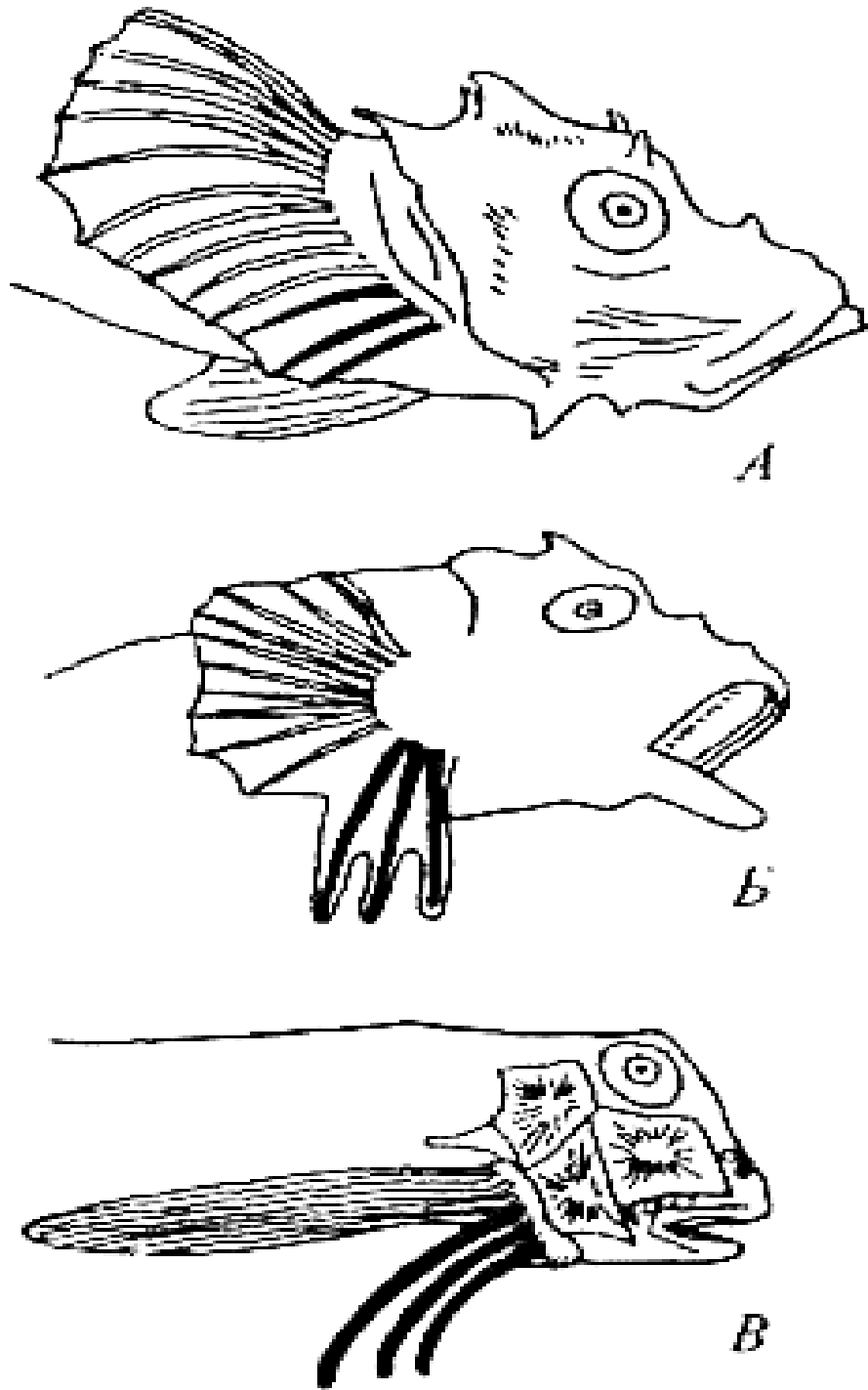


Рисунок 13 – Пример анаболии. Развитие грудных плавников морского петуха (*Trigla lucerna*); *A* – крупный малек с плавниками типичного для бычков строения (все лучи соединены перепонкой); *Б* – более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых лучей; *В* – взрослая рыба с тремя пальцеобразными придатками в передней части плавника (по А.Н. Северцову, 1939) [34]

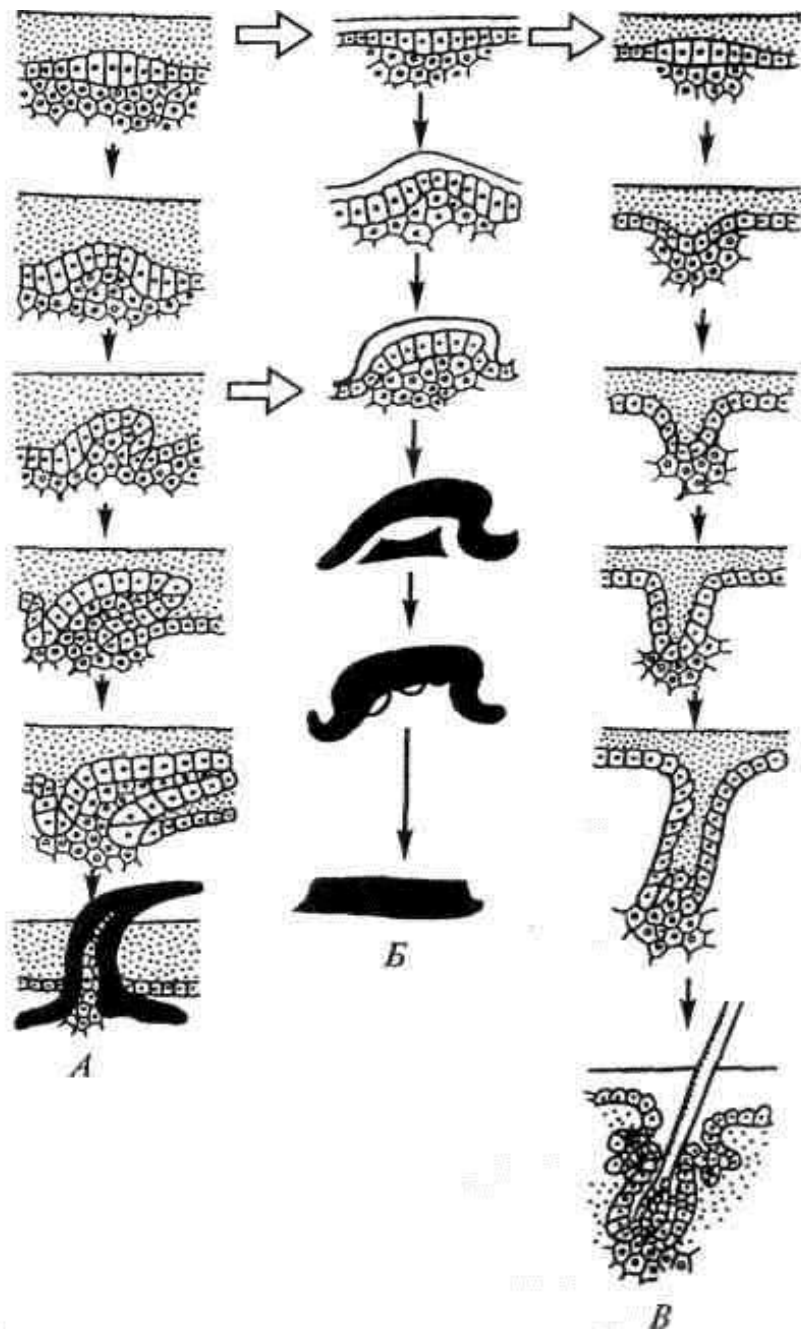


Рисунок 14 – Пример девиации и архаллаксиса. Развитие костных чешуй и волос:  
*A* – костная чешуя рыб; *B* – роговая чешуя рептилий;  
*B* – волос млекопитающего. Одинарные стрелки – анаболия,  
от *A* к *B* – девиация, от *B* к *B* – архаллаксис. При возникновении волоса группа исходных эпидермальных клеток не выпячивается, а опускается в кожу, в дальнейшем все развитие зачатка не повторяет филогенетического развития чешуи (по А.Н. Северцову, 1939) [34]

Как анаболии появились рассеченные листья у растений. Онтогенез может, однако, изменяться и на средних стадиях развития, отклоняя при этом все позднейшие стадии от прежнего пути. Такой путь изменения онтогенеза называется девиация (рисунок 14). Девиация ведет к перестройке органов, существовавших у предков. Примером девиации является формирование роговых чешуй рептилий, которые первоначально формируются, как плакоидные чешуи акул. Затем у акул начинают интенсивно развиваться соединительнотканые образования в сосочке, а у рептилий – эпидермальная часть. Путем девиации формируются колючки, происходит преобразование побегов в клубень или луковицу. Кроме отмеченных путей (способов) изменения онтогенеза, возможно также изменение самих зачатков органов или их частей – этот путь называется архаллаксис. Хорошим примером его является развитие волоса у млекопитающих. Путем архаллаксисов изменяется число позвонков, число зубов у животных и др. Архаллаксис имел место при удвоении числа тычинок, происхождении однодольности у растений. Рассмотренные эволюционные изменения в онтогенезе отражены на рисунках 13, 14.

Основное значение теории филэмбриогенезов заключается в том, что она объясняет механизм эволюции онтогенеза, механизм эволюционных преобразований органов, возникновение новых признаков в онтогенезе, объясняет факт рекапитуляции. Филэмбриогенез представляет собой результат наследственной перестройки формообразовательных аппаратов, комплекс наследственно обусловленных адаптивных преобразований онтогенеза.