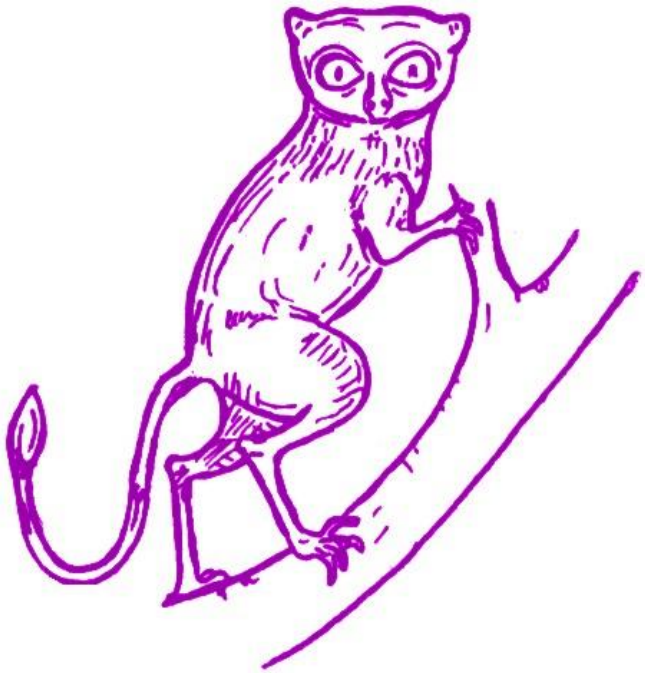
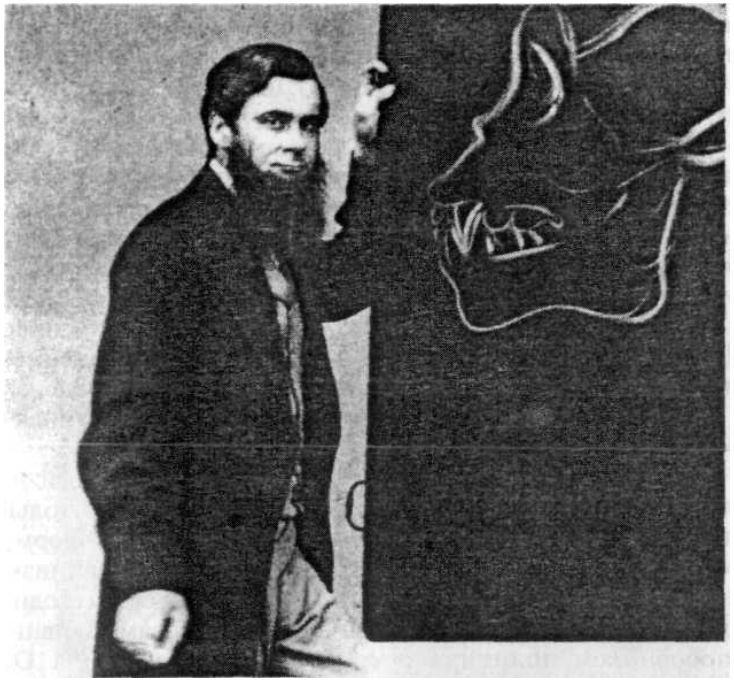


Развитие дарвинизма в XIXв – **становление филогенетики**

Ведущие биологи Англии поддержали Дарвина

Дарвин, Лайель, Гукер Гексли, Уоллес



Томас **Гексли** – «дарвинов бульдог» рисует череп гориллы во время лекции

Судьба собрала их в одно время и в одной стране. Подобно тому, как современный мир театра, философии, образования обязан своим возникновением Софоклу, Еврипиду, Сократу и Платону в Афинах, а переворот в живописи XVI в. – Микеланджело, Леонардо да Винчи, Лоренцо Медичи и Рафаэлю в Риме и Флоренции, так и зарождение интереса к истории Земли и её обитателей связано с деятельностью этих учёных в Лондоне.

Ч. Сноу

Филогенетика

ГЕККЕЛЬ (Haeckel) Эрнст (1834-1919)

Дарвин: «Лучше бы он любил меня поменьше…»

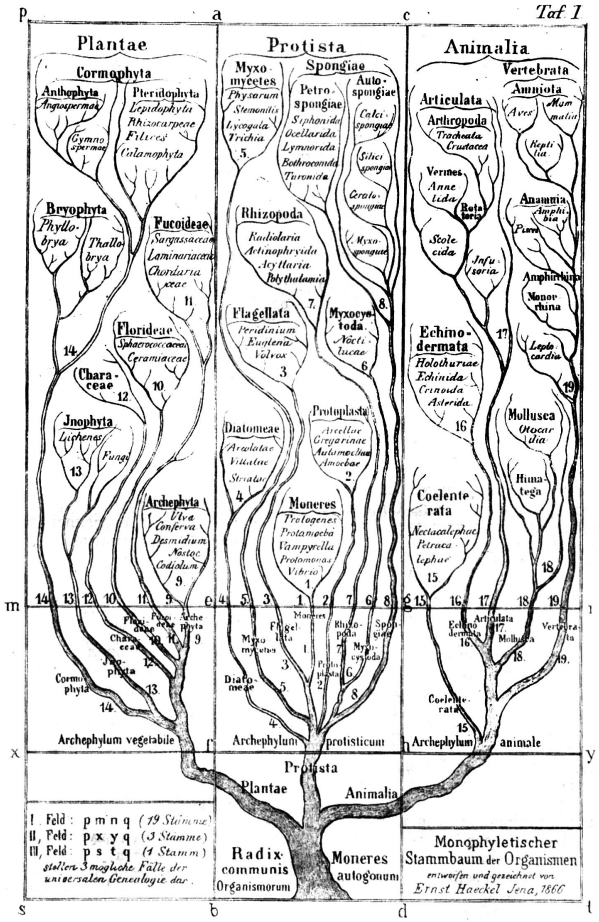
- Дарвин открыл механизм эволюции, но не ход реального эволюционного процесса
- Дарвин допускал возможность происхождения животных от многих предков – «Я полагаю, что животные происходят самое большее от четырех или пяти родоначальных форм, а растения — от такого же или еще меньшего числа».
- Дарвин принципиально отказывался рассматривать вопрос происхождения жизни

- Геккель попытался сделать очерк развития органического мира; науку о всеобщей эволюции он назвал «филогенетикой»
- По Геккелю, жизнь возникла из некоторой первичной слизи в форме «монеры»
- Геккель предложил трёхцарственную систему – простейшие («протисты»), растения, животные

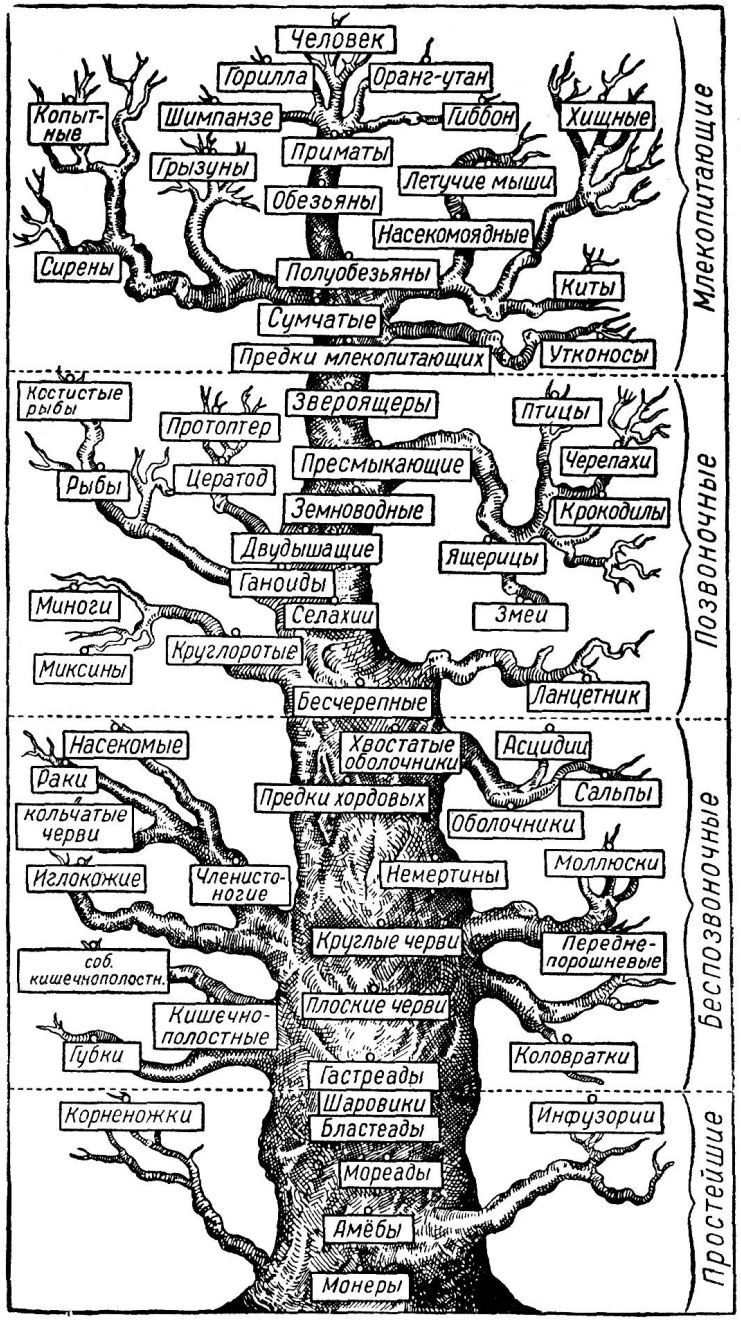
Филогенетика

…Эта родословная стоит не дороже родословных героев Гомера.

Э. Дюбуа-Реймон

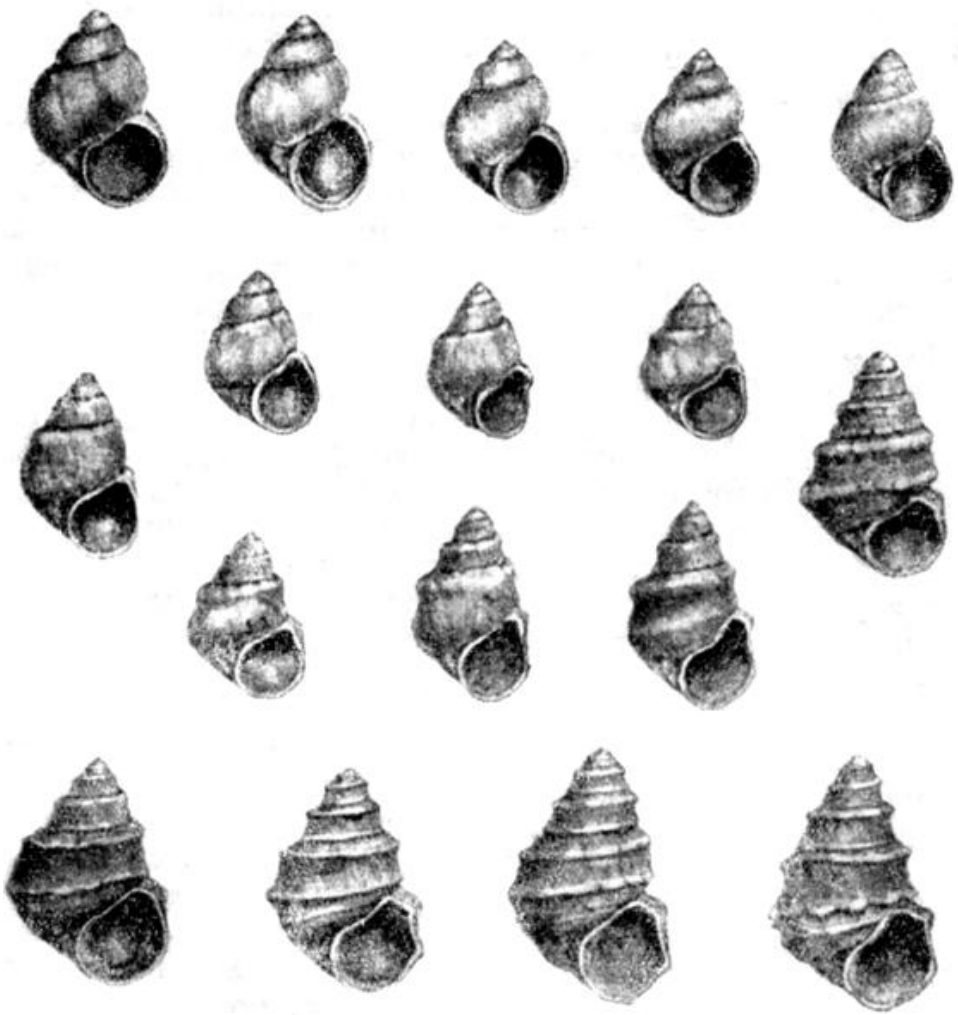


Филогенетическое дерево по Геккелю, 1866



Филогенетика: заполнение пустой оболочки

Эволюционная палеонтология



- Кювье отрицал наличие переходных форм в ископаемых фаунах
- Виднейшие палеонтологи – Оуэн и Агассиц – отвергали дарвинизм

- Поиск переходных форм – становится целью и смыслом эволюционной палеонтологии
- Один из первых успехов – «палюдиновый ряд» Неймайра (1875)

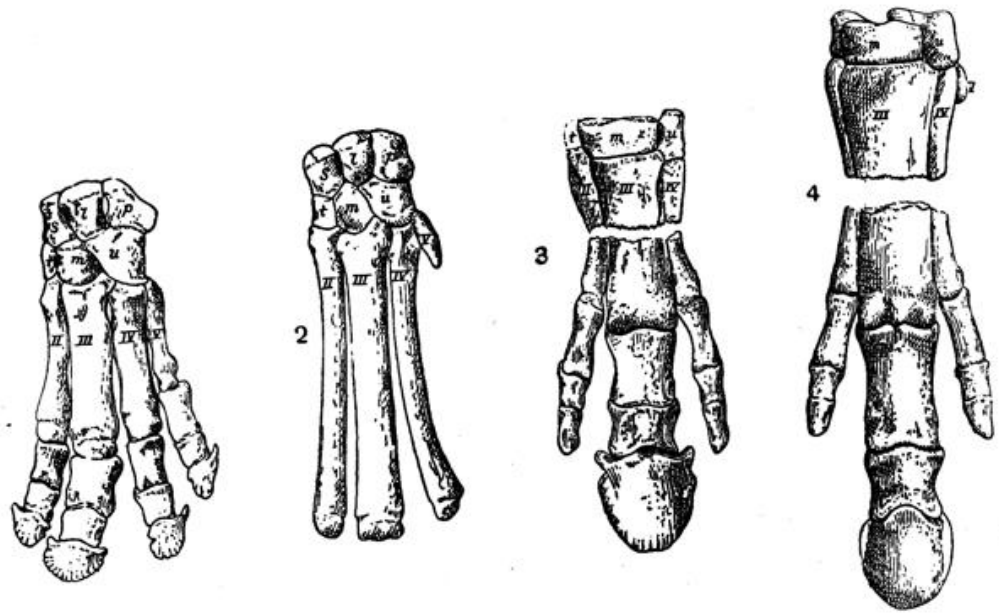
Филогенетика: заполнение пустой оболочки

Эволюционная палеонтология

КОВАЛЕВСКИЙ
Владимир Онуфриевич
(1842 - 1883)

- Первым исследовал филогенез крупной ветви позвоночных животных.
- Есть эволюция таксонов и эволюция признаков; В. О. Ковалевский изучил и то и другое, провёл блестящий синтез и связал эволюцию таксона и органа с изменением господствующих ландшафтов.

Эволюционная палеонтология:
«лошадиный ряд»

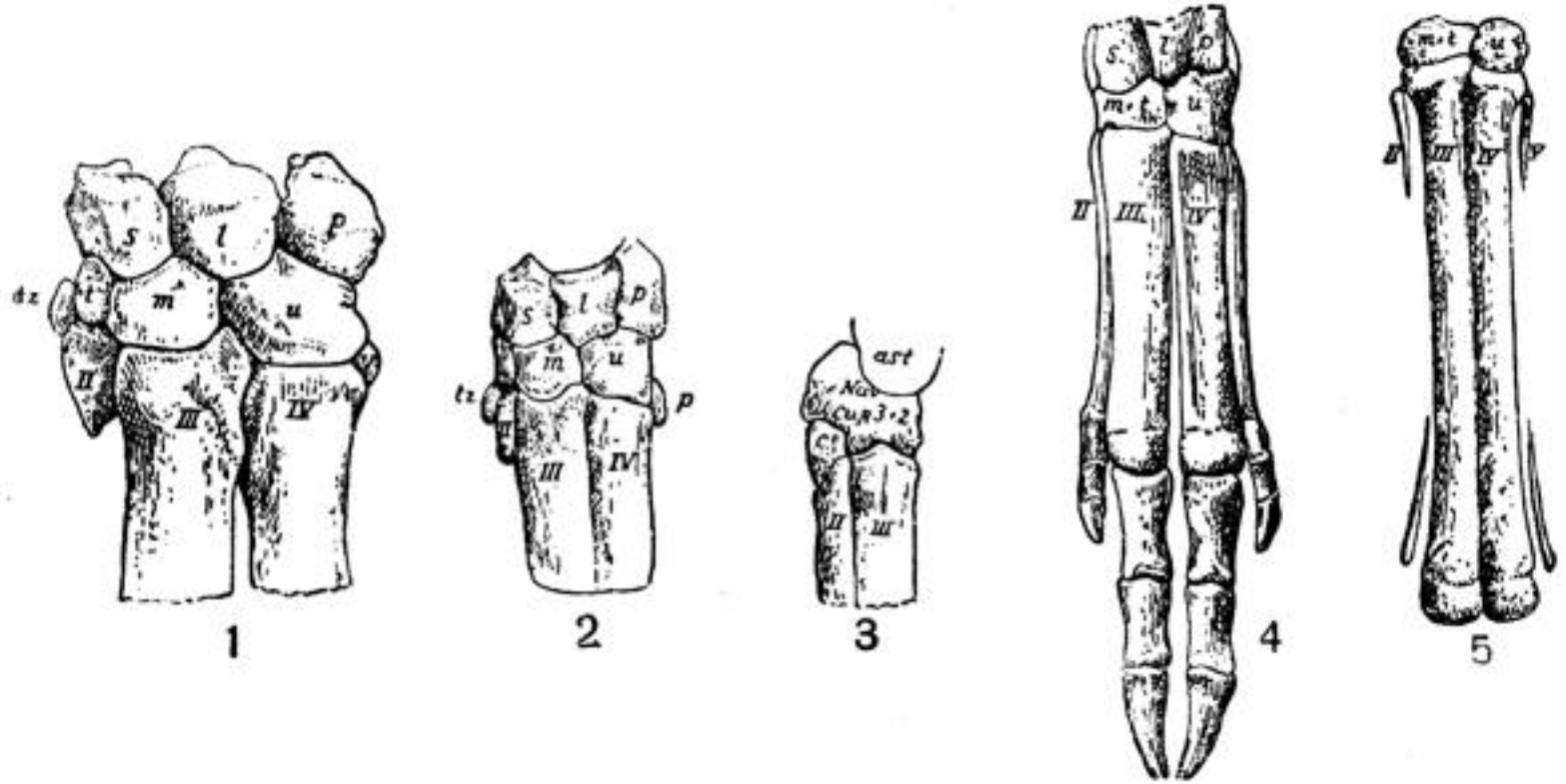


1 – тапир, 2 – палеотерий, 3 –анхитерий, 4 – гиппарион; II – V – кости пясти второго-пятого пальцев; s – u – кости запястья
Из Ковалевского, 1873

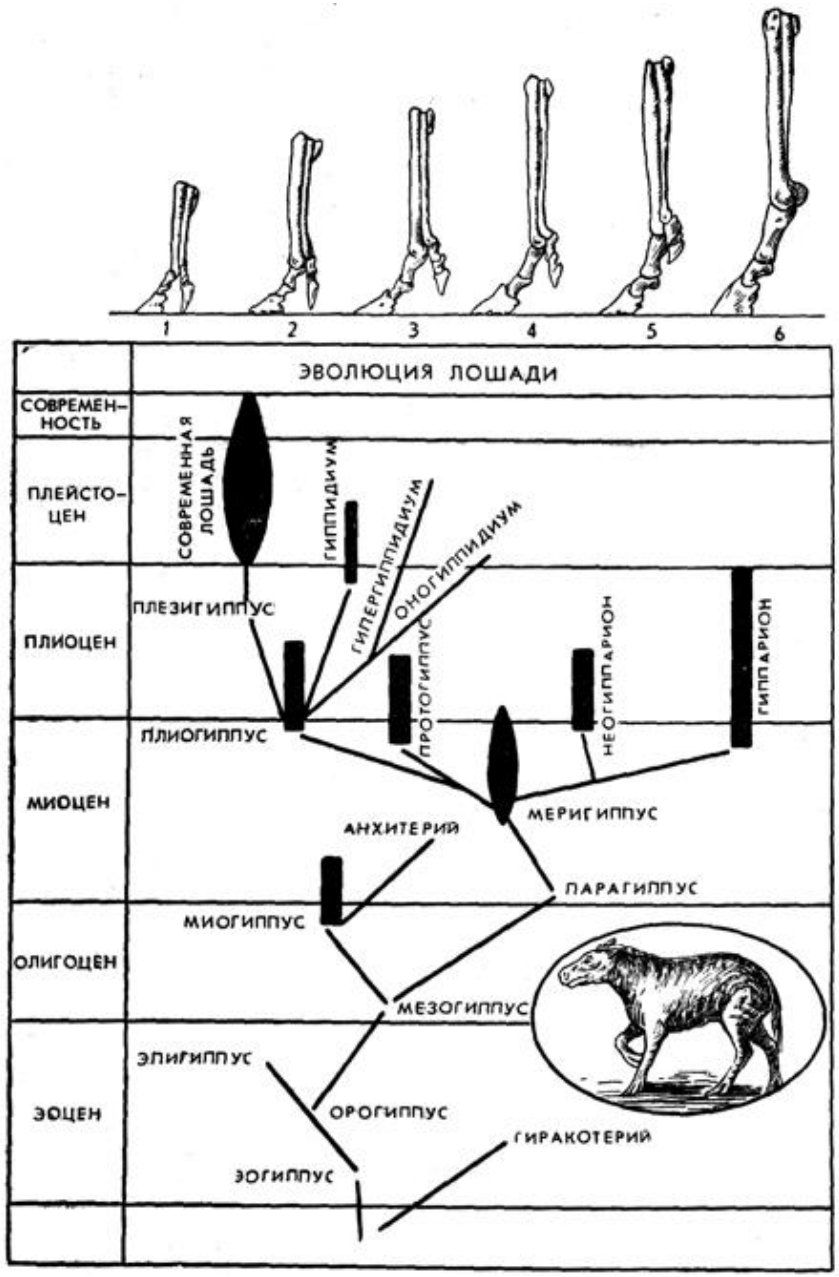
- **Эволюция органа: Увеличение третьего пальца, связанное с укреплением его суставного соединения, превращение сустава из блоковидного в седловидный. Редукция второго четвёртого пальцев, редукция костей запястья.**

- **Тапир – житель тропического леса, передвигающийся по сравнительно рыхлому влажному грунту. Копыто появляется у бегунов по твёрдой сухой почве**

Эволюционная палеонтология:
«лошадиный ряд» и парнокопытные



Скелет ноги ископаемых парнокопытных: 1 – аноплотерий, 2 – ксифодон, 3 – задняя нога гиемосха, 4 – передняя нога гиемосха, 5 – передняя нога гелока. Тенденции те же. Из Ковалевского, 1873



Эволюционная палеонтология: «лошадиный ряд»

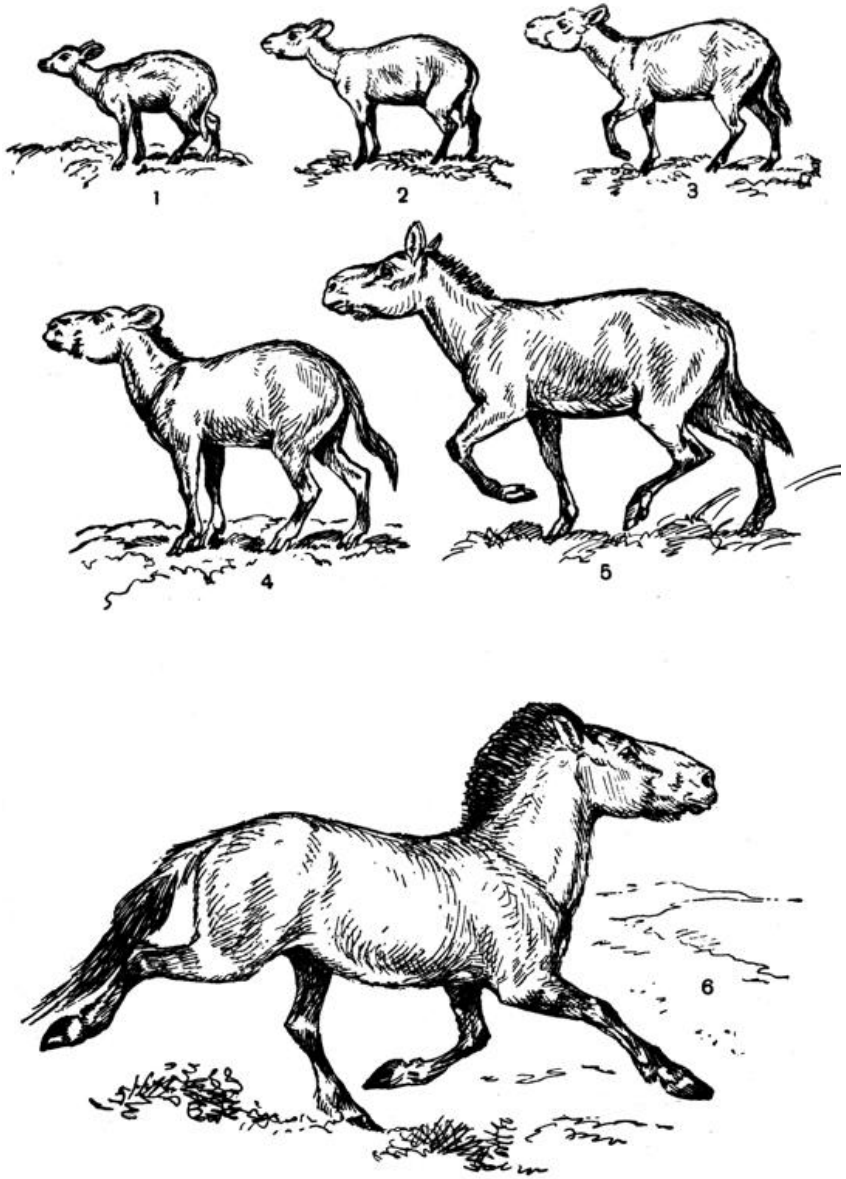
Схема эволюции лошадиного ряда.

Над схемой изображены конечности:
1 – мезогиппуса,
2 – миогиппуса,
3 – парагиппуса,
4 – меригиппуса,
5 – другого вида меригиппуса,
6 – плиогиппуса.

Внизу в овале – орогиппус.

Из Веселова, 1960.

Эволюционная палеонтология: «лошадиный ряд»



Эволюция лошадей:

1 – эогиппус,

2 – протерогиппус,

3 – меригиппус,

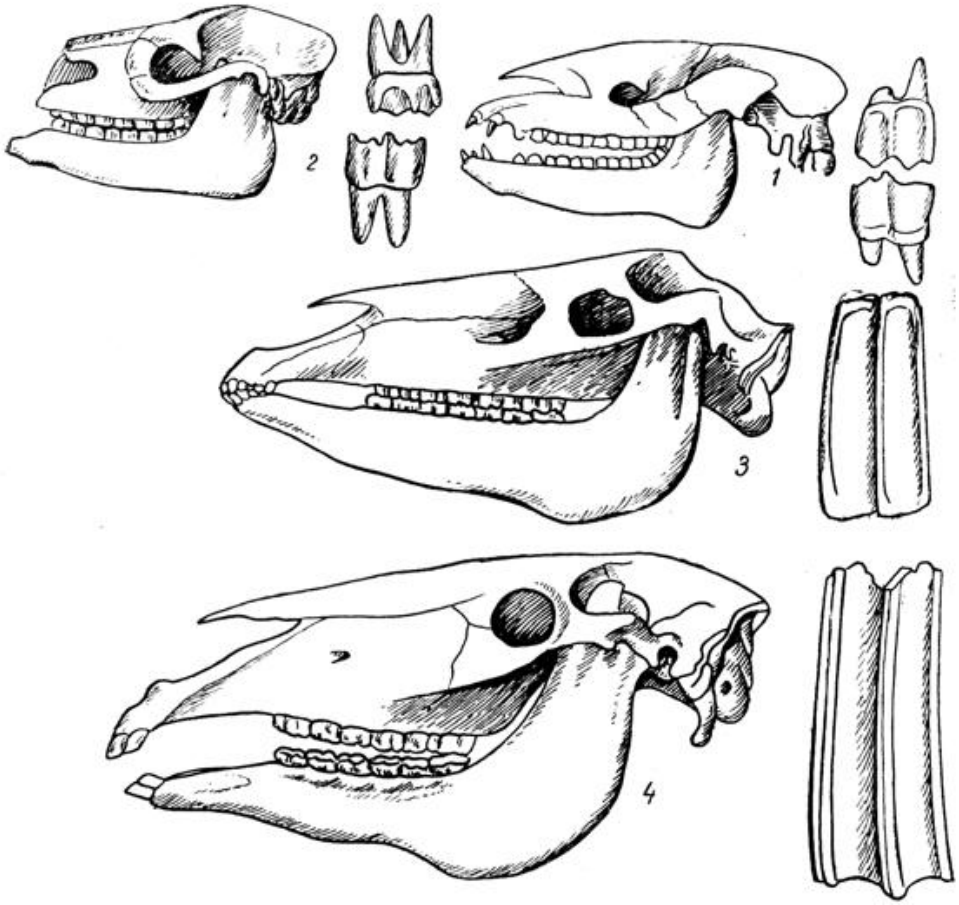
4 – гипогиппус,

5 – гиппарион,

6 – дикая лошадь Пржевальского

Из Веселова, 1960

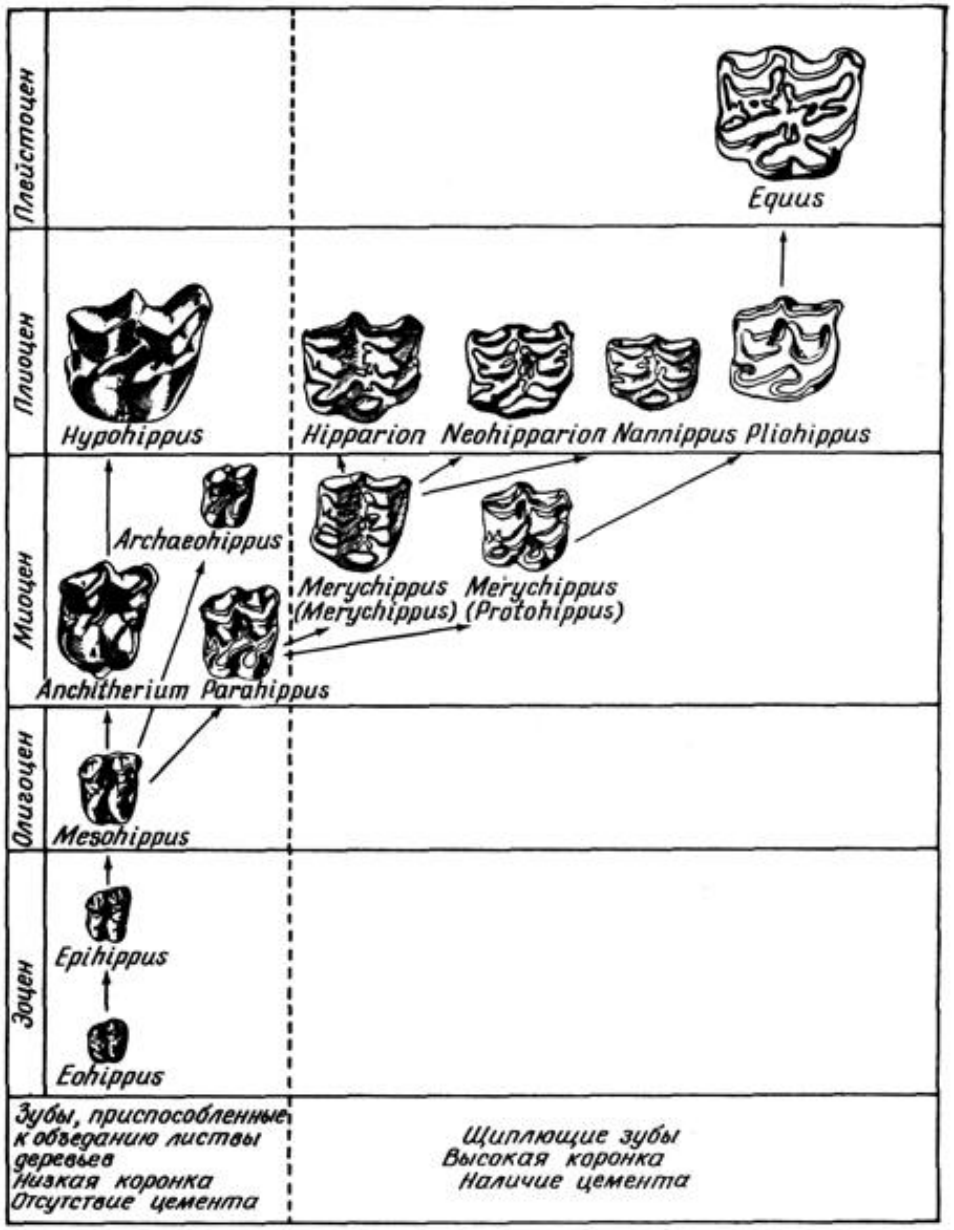
Эволюционная палеонтология:
«лошадиный ряд»



Переход от питания сочными листьями лесных растений к жёсткой траве сухих степей сопровождалось появлением постоянно растущей зубной коронки. Причина - наличие в пище песка и других мелких абразивных частиц.

Меняется также форма черепа и расположение зубов.

Стрение черепа и зубов ископаемых непарнокопытных и лошади:
1 – палеотерий, 2 – анхитерий, 3 – гиппарион, 4 – современная лошадь.
Из Ковалевского.



Эволюция зубов у лошадей.
Из Симпсона, 1951

Эволюционная палеонтология: «лошадиный ряд»

Эволюция зубов у лошадей

«Зубы Equus обладают следующими прогрессивными признаками:

1) дифференцировка режущих передних зубов для откусывания и коренных зубов для пережёвывания;

2) большие размеры коренных зубов, 3) высокая коронка у коренных зубов;

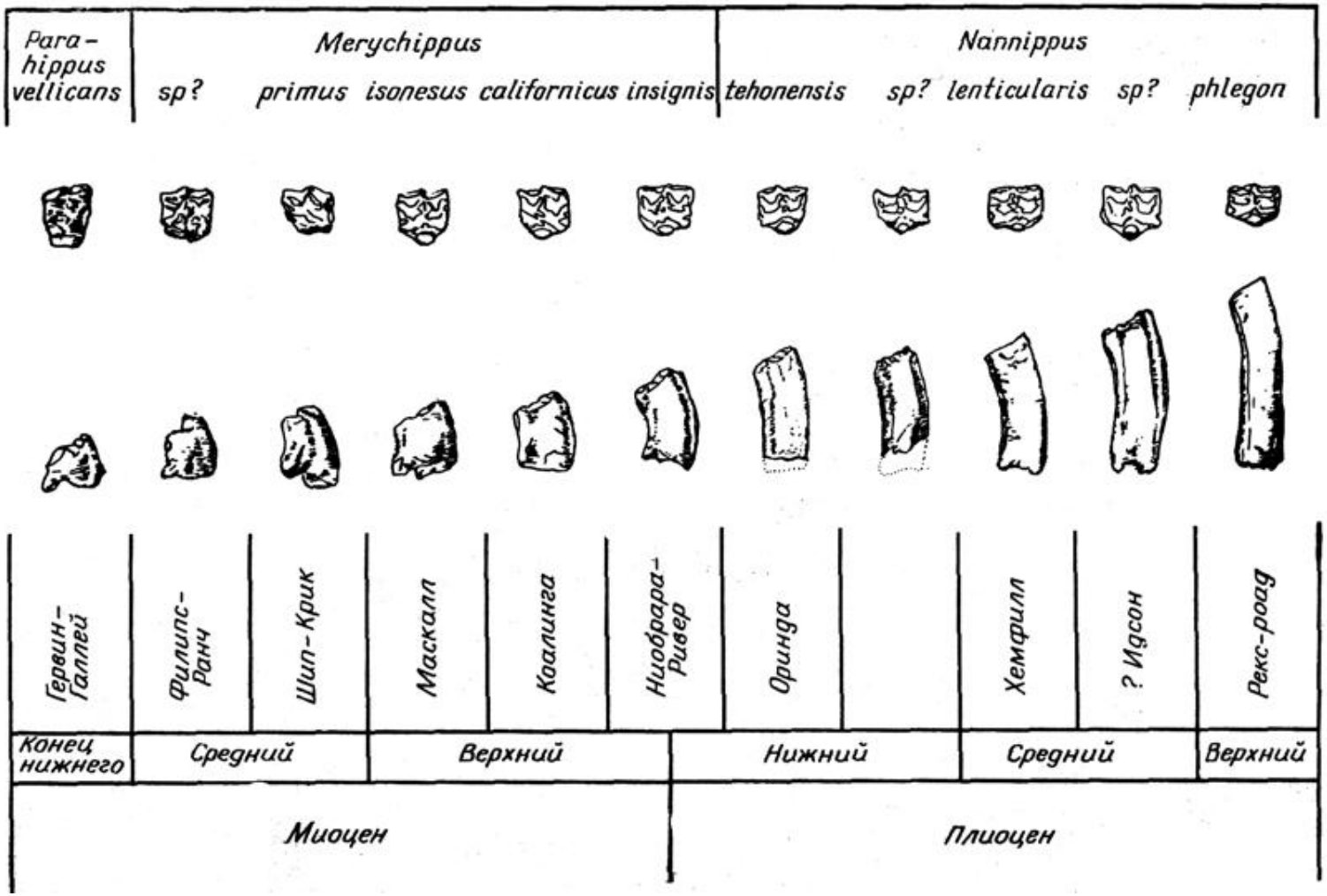
4) увеличение числа функциональных (жевательных) коренных зубов – по шести на каждой стороне каждой челюсти;

5) сильное развитие жевательной поверхности складок (лофодонтность), состоящих из эмали;

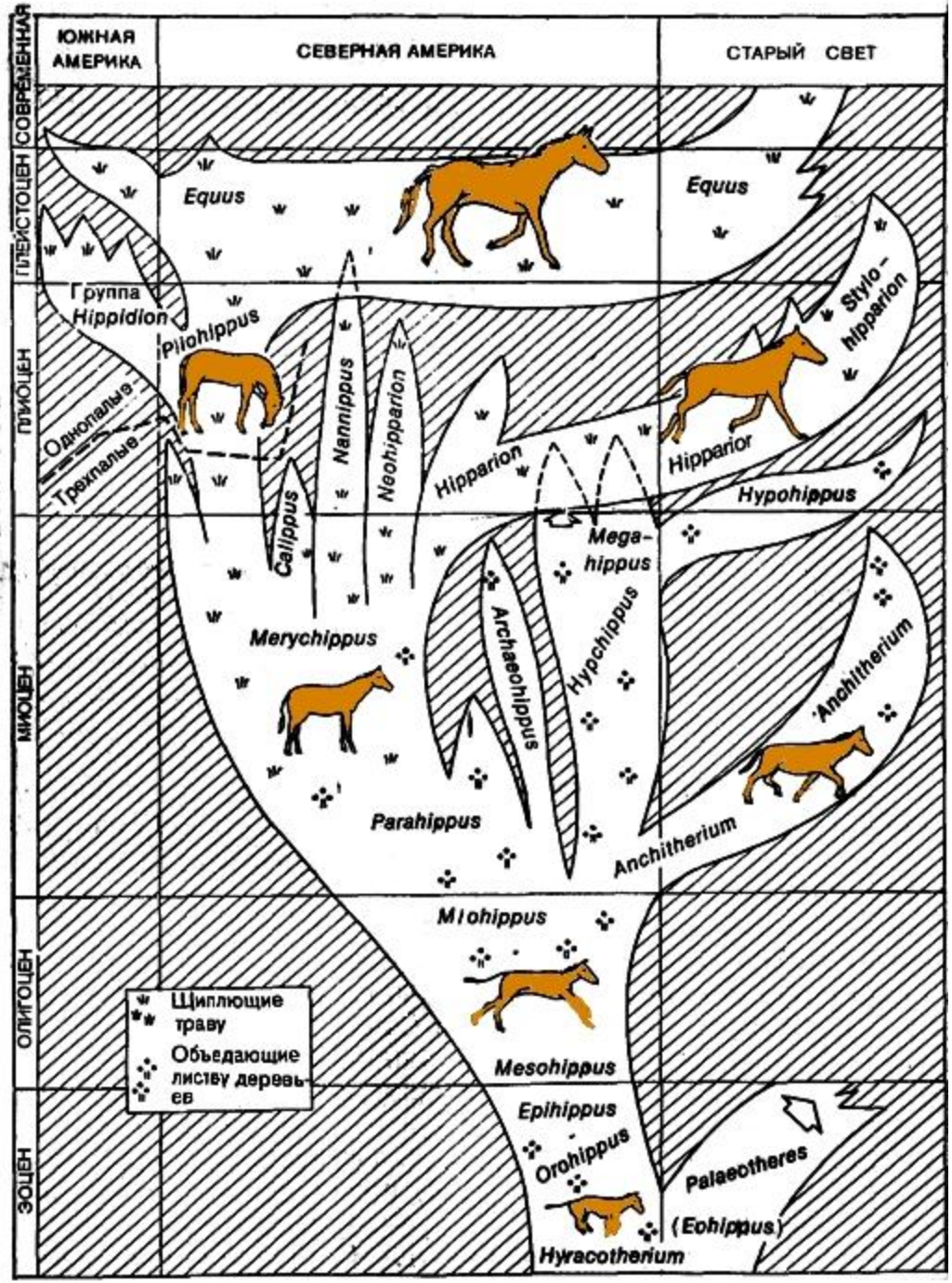
6) развитие между складками твёрдого цемента.»

Грант, 1980

Эволюционная палеонтология:
«лошадиный ряд»



Изменение высоты коронки коренных зубов в миоцене и плиоцене.
Из Стёртона, 1947



Эволюционная палеонтология: «лошадиный ряд»

Эволюционное дерево лошадей.

Все предки лошади изображены в одинаковом масштабе.

Из О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982

Филогенетика:
«основной биогенетический закон»

- **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 «Антропогения», Геккель дает ту формулировку биогенетического закона, которая вошла в науку: «онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза», а «филогенез есть механическая причина онтогенеза». (Воронцов)

Филогенетика:
«основной биогенетический закон»

МЮЛЛЕР (Müller) Фриц
(1821-97)

- Мюллер исходил из положения Дарвина об изменяемости в процессе эволюции ***любой стадии*** индивидуального развития.
- новые признаки формируются или путем видоизменения какого-либо отрезка онтогенеза, или путем прибавления (надставки) новой стадии к прежнему, неизменному онтогенезу.
- Представления Мюллера о механизме рекапитуляции не сводились к надставкам стадий.
- Важным новым моментом, внесенным Мюллером в понимание соотношения онтогенеза и филогенеза, явился его вывод о многообразии типов эмбриональной дивергенции.
- На основании закономерностей эмбрионального развития Ф. Мюллер предпринял попытку воссоздать филогению класса ракообразных .

Филогенетика:
«основной биогенетический закон»

Эрнст **Геккель**

- «…ведущее значение для выяснения родственных отношений между организ-мами имеют эмбриологические данные, ибо развитие особи есть воспроизведение истории вида.»
- Биогенетический закон …стал ядром геккелевской теории рекапитуляции. Согласно этой теории, онтогенез включает два типа признаков: палингенезы — признаки филогенетически далеких предков и ценогенезы — вторичные признаки, возникшие в результате приспособления к определенным условиям эмбриональной или личиночной жизни.
- Геккель ошибочно полагал, что филогенез является механической причиной онтогенеза и что существует полный параллелизм этих двух процессов.

Филогенетика: заполнение пустой оболочки «основной биогенетический закон»

- «Подобно тому, как на современном этапе развития биологии наиболее передовыми дисциплинами считаются генетика, биохимия и биофизика, от которых ожидают разгадку тайн жизни, с такой же надеждой 100 лет назад смотрели на эмбриологию, искали в эмбриологии ключ к познанию проблем, волнующих биологов того времени. Основной проблемой той эпохи являлось эволюционное учение, усилия ученых были направлены на поиски новых доказательств эволюции, выяснение родственных отношений между группами животных и растений, построение филогенетических схем. И при решении всех этих задач широко привлекались данные эмбриологии.»

  О.М. Иванова-Казас

- «В истории науки редки такие случаи, когда работа двух ученых охватывает почти все содержание науки, все ее разделы. Между тем именно так обстоит дело в отношении эмбриологии беспозвоночных. Онтогенез почти всех основных групп беспозвоночных, а также низших хордовых (до ланцетника включительно) был изучен А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым»

  Ю. И. Полянский

Филогенетика: заполнение пустой оболочки

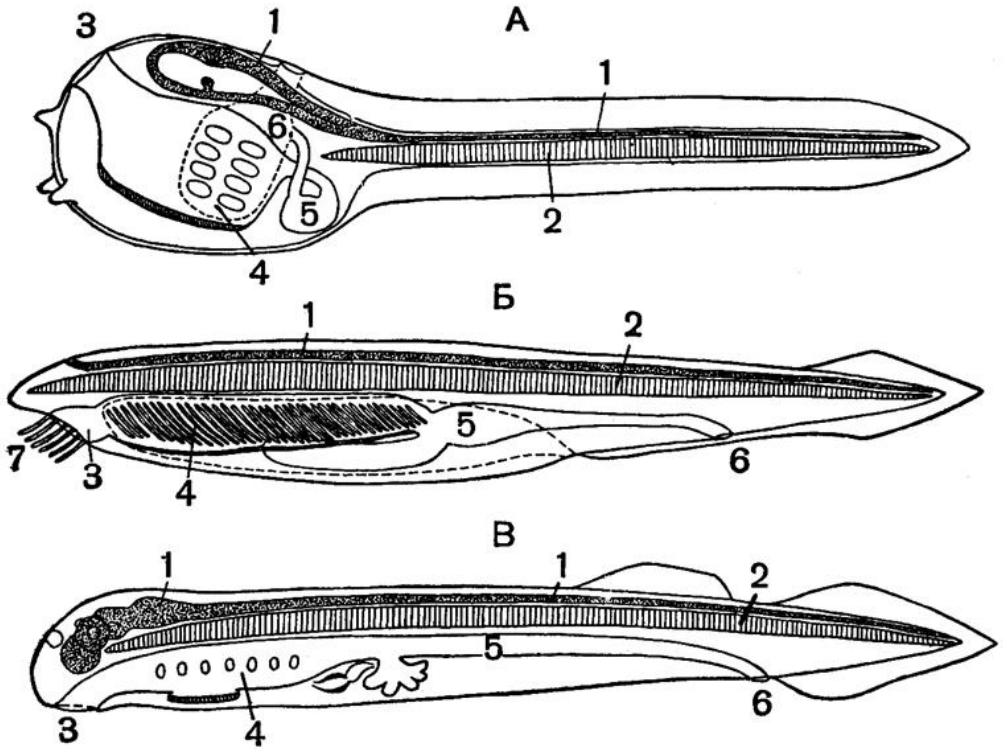
«основной биогенетический закон»

КОВАЛЕВСКИЙ
Александр Онуфриевич
(1840 -1901)

- Изучил эмбриогенез многих беспозвоночных
- Обнаружил гомологи зародышевых листков у беспозвоночных, в частности, у членистоногих
- Создал теорию зародышевых листков
- Определил место ланцетников в системе хордовых
- Определил систематическое положение оболочников по сходству личинки ланцетника и асцидии
- Отделил плеченогих от моллюсков по различию личиночных стадий

Филогенетика: заполнение пустой оболочки

«основной биогенетический закон»



Ланцетник – ключ к филогении позвоночных

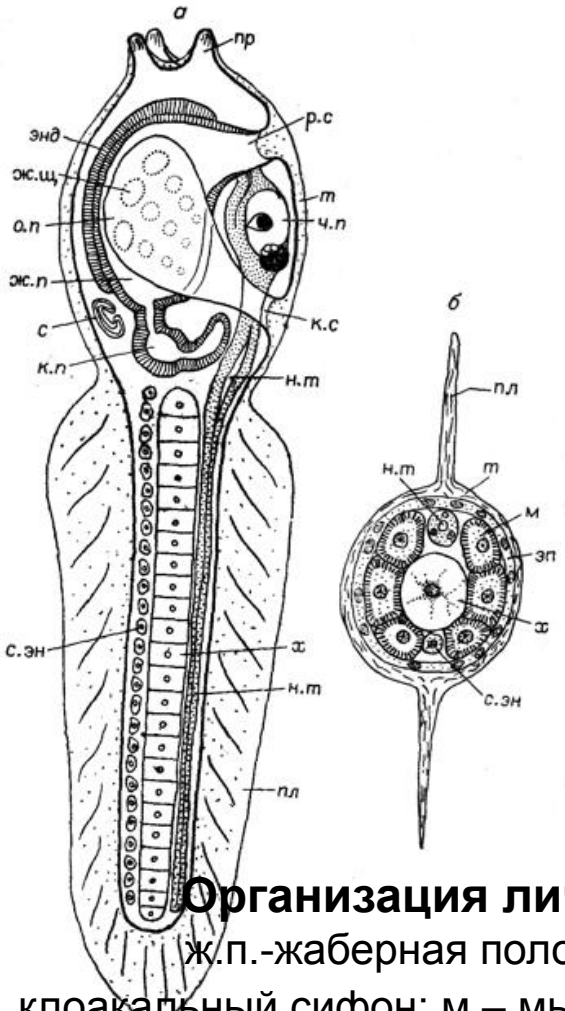
Схемы строения личинки асцидии (А), ланцетника (Б), миноги (В)

1 – спинной мозг, 2 – хорда, 3 – рот, 4 – жаберные щели, 5 – кишечник, 6 – заднепроходное отверстие, 7 - щупальца

- ✔ Магистерская диссертация (1865) Ковалевского по ланцетнику – ланцетник не деградировавшее позвоночное, ланцетник совсем не позвоночное
- ✔ Развитие ланцетника напоминает развитие беспозвоночных
- ✔ гаструляция путём инвагинации

Филогенетика: заполнение пустой оболочки

«основной биогенетический закон»



Только строение личинки позволяет определить систематическое положение асцидий

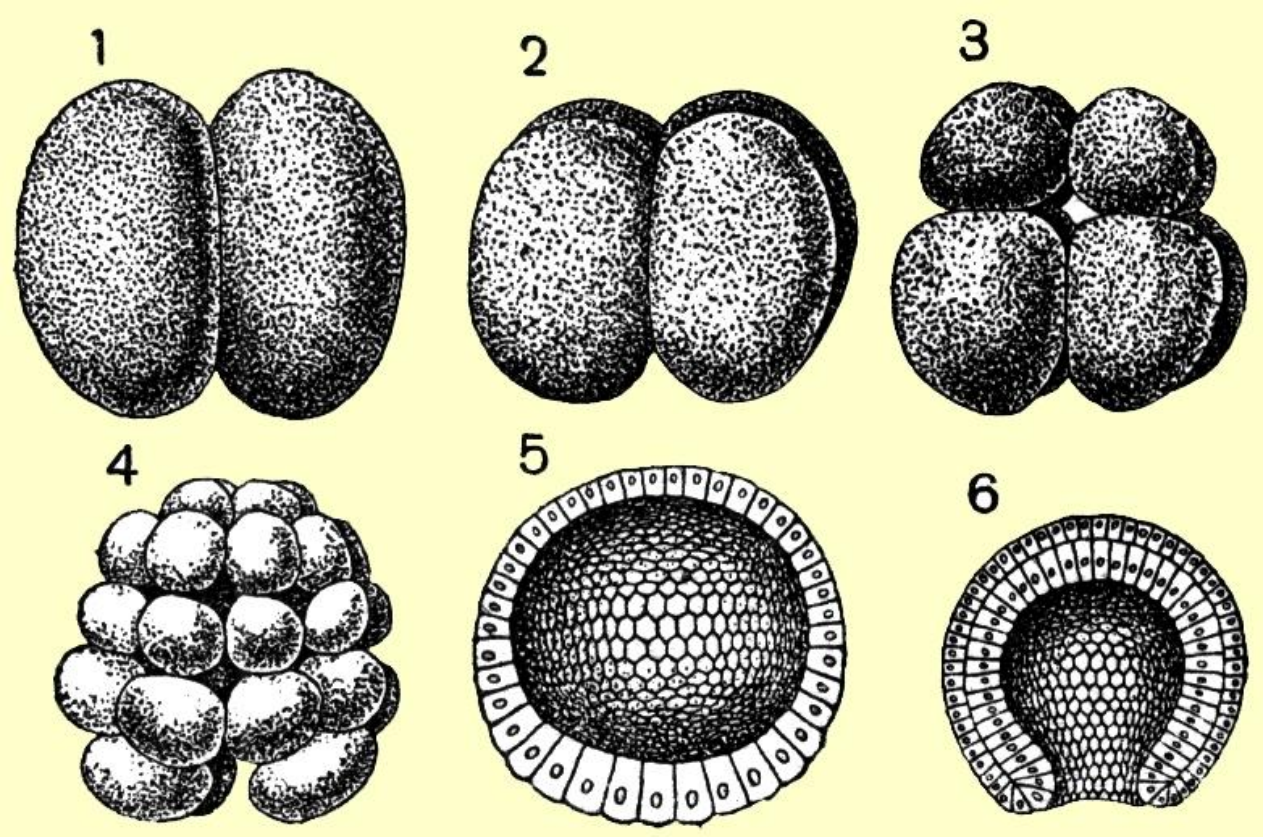
(а также сальп и аппендикулярий)

Организация личинки асцидии (а) и поперечное сечение хвоста (б).

ж.п.-жаберная полость; ж.щ. – жаберные щели; к.п. – кишечная петля; к.с. – клоакальный сифон; м – мышцы; н.т. – нервная трубка; о.п. – околожаберная полость; пл. – хвостовой плавник; пр – прикрепительный аппарат; р.с. – ротовой сифон; с – сердце, с. эн. – субхондральная энтодерма, т – туника, х. – хорда; ч.п. – чувствительный пузырёк; энд – эндостиль, эп. - эпидермис

Филогенетика: заполнение пустой оболочки
«основной биогенетический закон»

Дробление яйца ланцетника

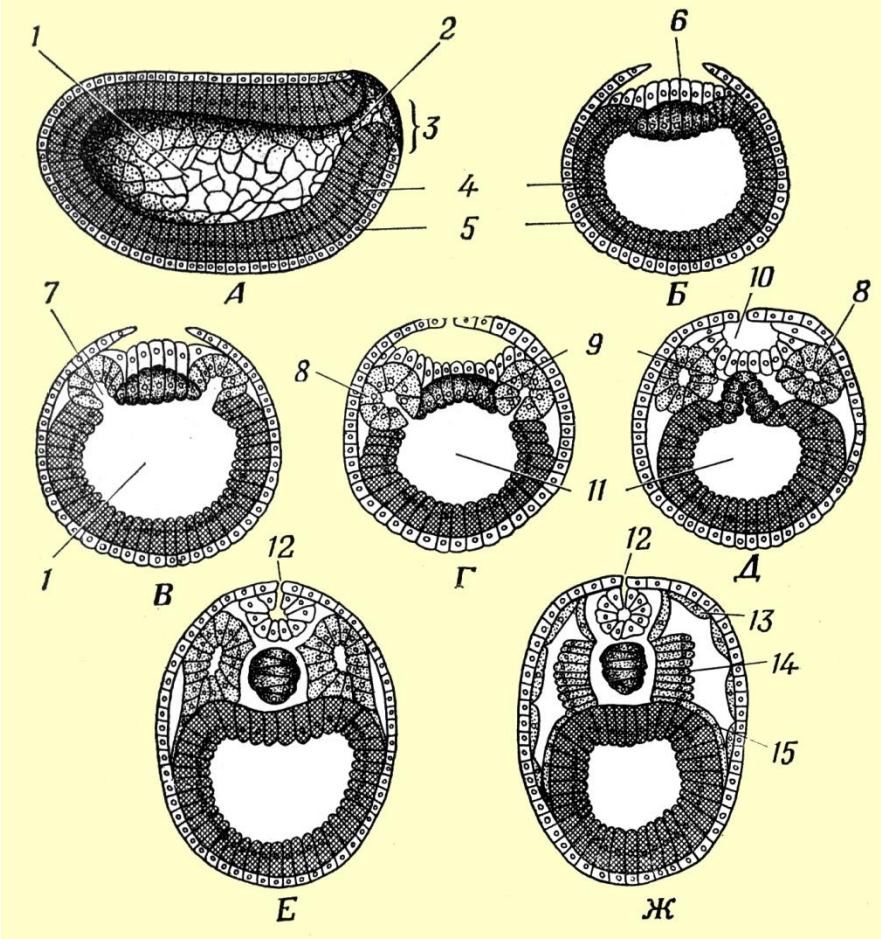


У ланцетника радиальное дробление яйца, которое приводит к образованию полого шарика – *бластулы*, из которого путём впячивания (*инвагинации*) образуется двуслойная *гаструла*. Точно так же происходит дробление яйца у всех беспозвоночных, относимых к разделу вторичноротые

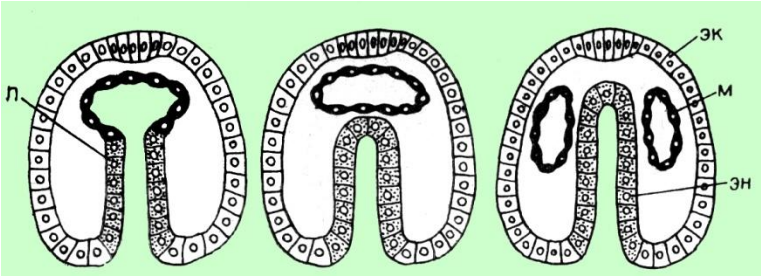
Филогенетика: заполнение пустой оболочки

«основной биогенетический закон»

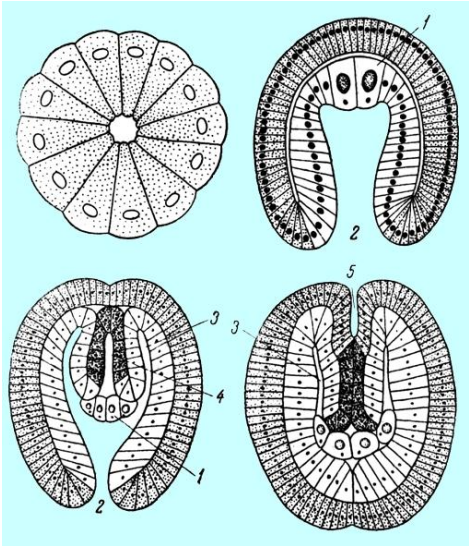
Образование мезодермальных целомических мешочков у ланцетника



Образование мезодермальных целомических мешочков у иглокожих

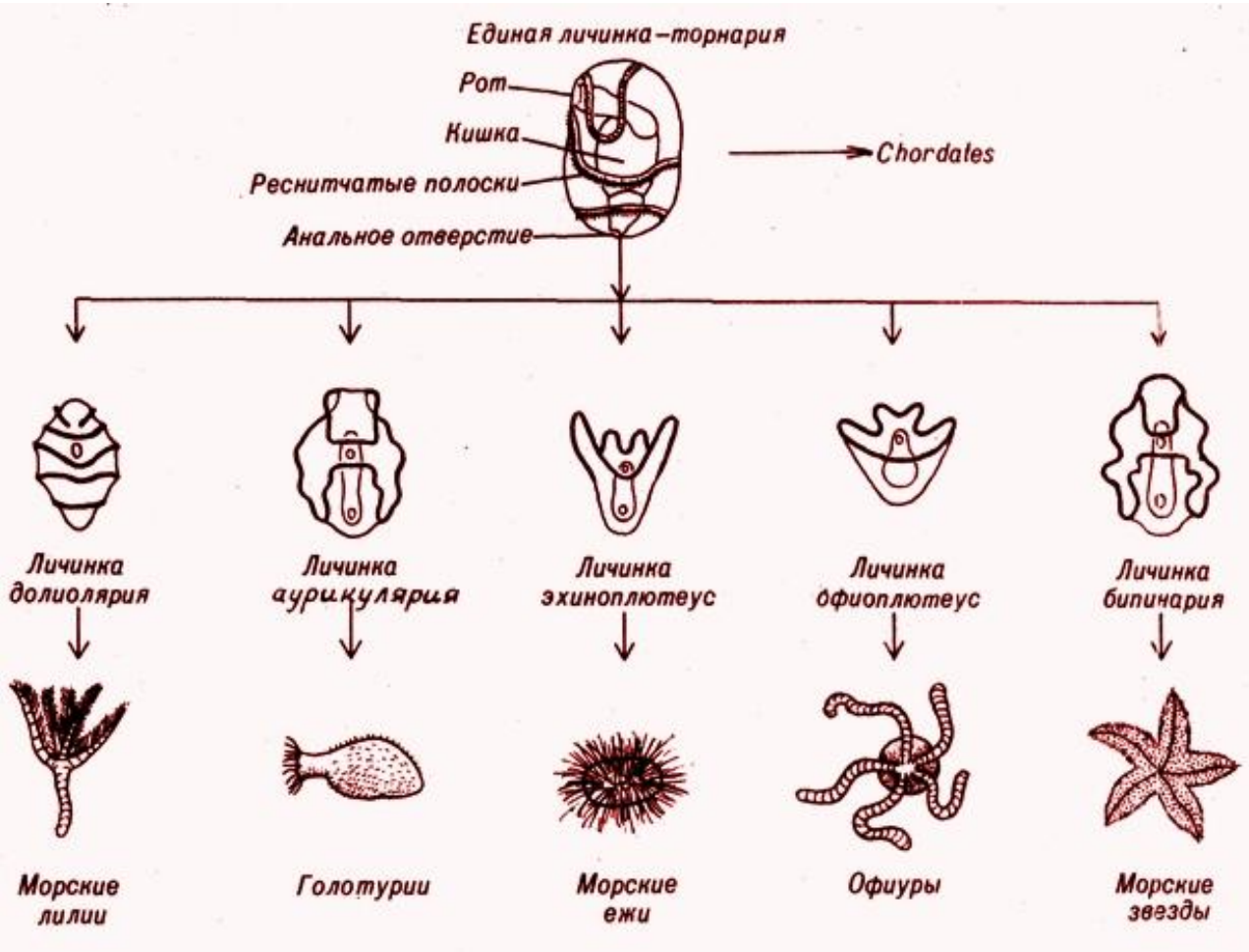


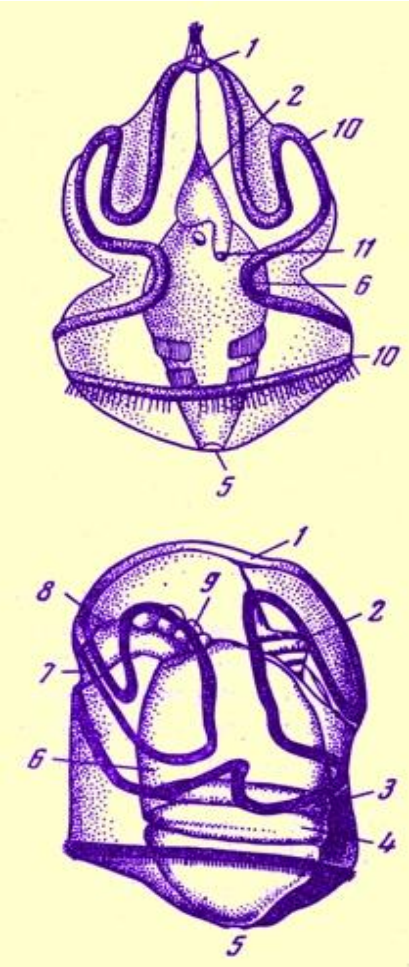
Дробление яйца сагитты, образование мезодермы



Филогенетика: заполнение пустой оболочки
«основной биогенетический закон»

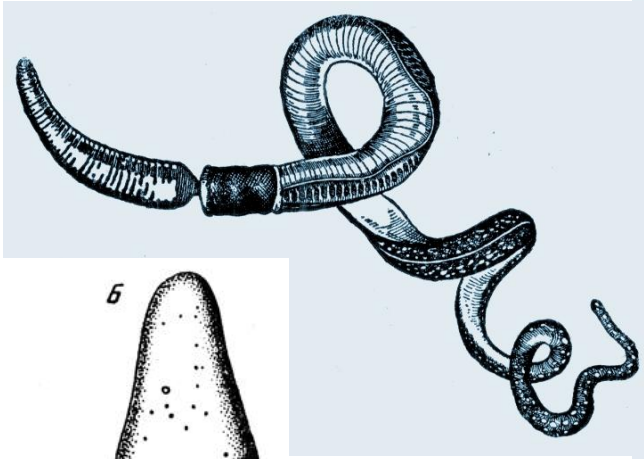
Мечников доказал, что *торнария* – личинка баланоглоса
Торнария – «архетип» личинок иглокожих



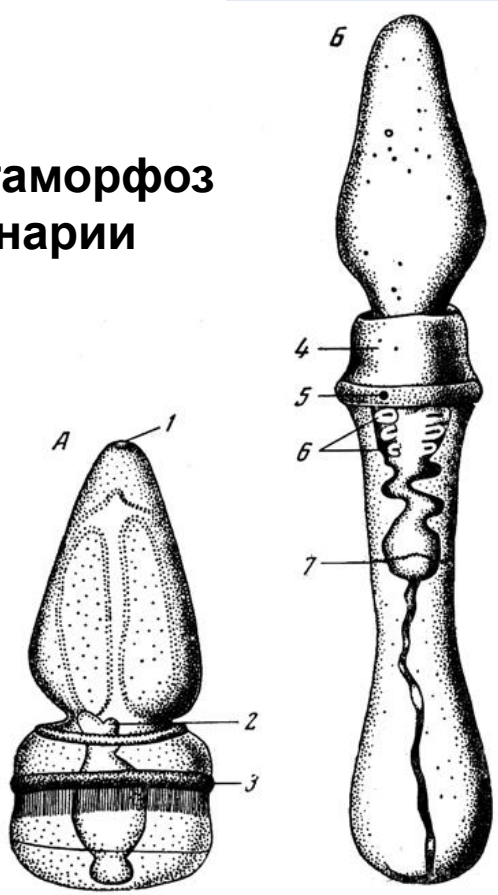


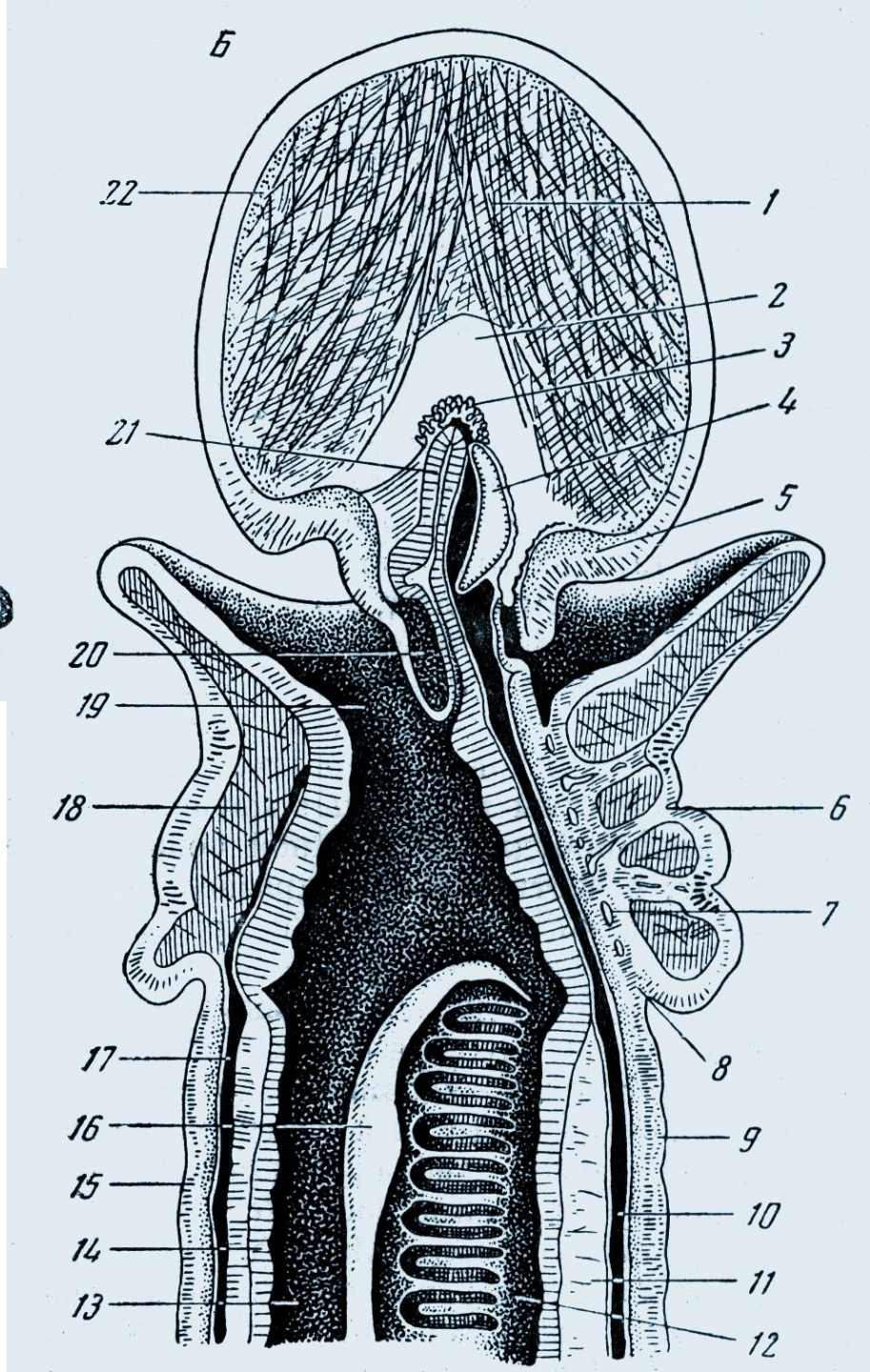
Торнария – спереди и сбоку

Баланоглосс – личинка как у иглокожих, взрослая стадия как у хордовых



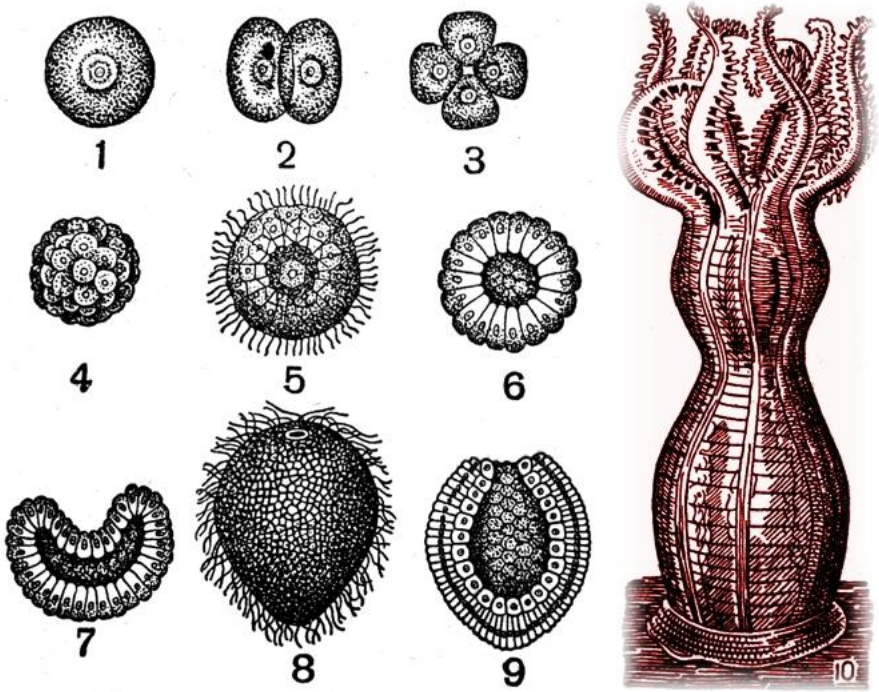
Метаморфоз торнарии





Филогенетика: заполнение пустой оболочки

«основной биогенетический закон»



- ✔ Геккель считал открытые Ковалевским стадии развития зародышей вторичноротых рекапитуляцией исходных предковых форм многоклеточных животных, названных им соответственно, *мореадами*, *бластеадами* и *гастреадами*.
- ✔ Гастреады близки к современным кишечнополостным, точнее, полипам.
- ✔ В основании дерева всего живого находятся безъядерные амебоидные *монеры*

Филогенетика: заполнение пустой оболочки

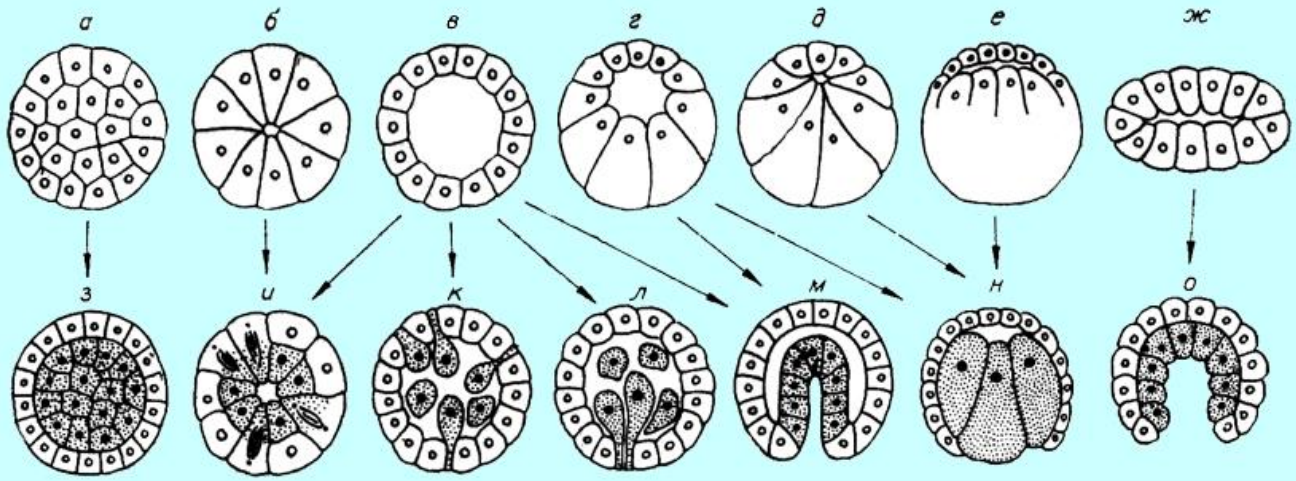
«основной биогенетический закон»

МЕЧНИКОВ Илья Ильич

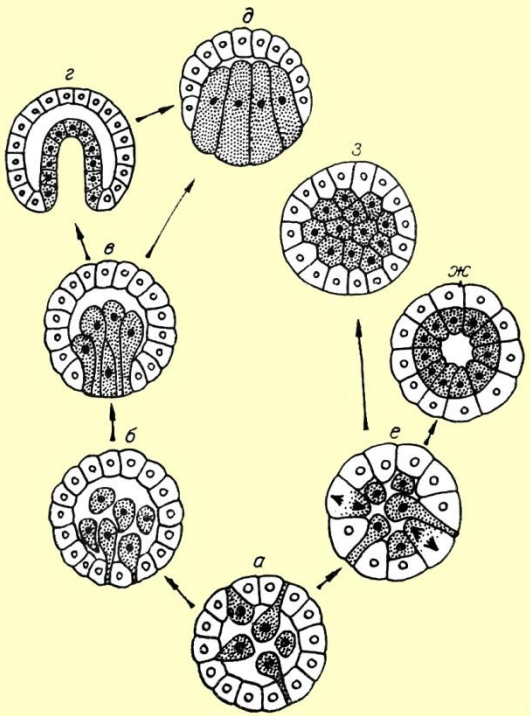
(1845-1916)

- Научная жизнь Мечникова делится на русский, сравнительно-эмбриологический период и французский, иммунологический.
- Работая совместно с А.О. Ковалевским он изучил эмбриогенез многих водных беспозвоночных.
- На основании собственных данных по эмбриологии низших беспозвоночных, Мечников опроверг «теорию гастреи» и предложил свою модель возникновения многоклеточных (1878 г.) – гипотезу фагоцителлы.
- До настоящего времени эта гипотеза является ведущей. В XX веке её развили Беклемишев, Иванов, Шульман.

Филогенетика: заполнение пустой оболочки
«основной биогенетический закон»



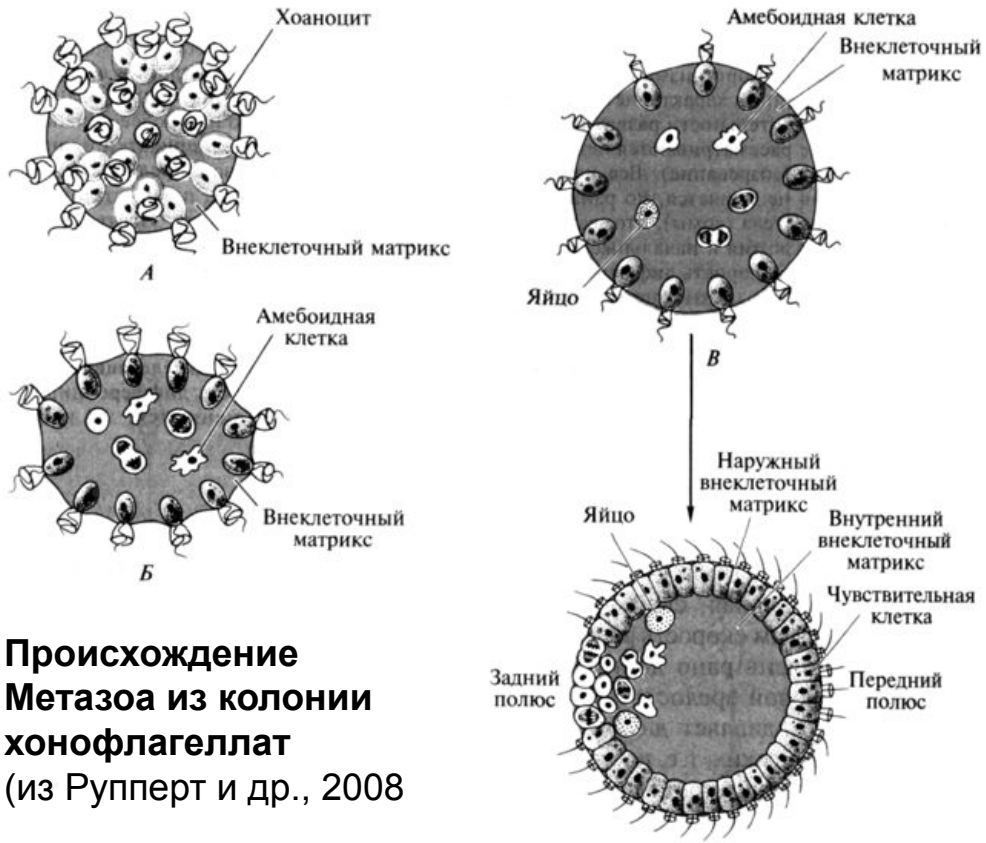
Типы бластул и связанные с ними типы гаструляции
а – равномерная морула; стерробластула, в – равномерная целобластула, г – неравномерная целобластула, д – неравномерная стерробластула; е – дискобластула; ж – плакула; з – морульная деламинация; и – клеточная деламинация; к –мультиполярная иммиграция; л –униполярная иммиграция; м – инвагинация; н – эпиболия, о – изгибание плакулы. Энтодерма отмечена пунктиром. (Из Ивановой-Казас).



Эволюция форм гаструляции
(из Ивановой-Казас)

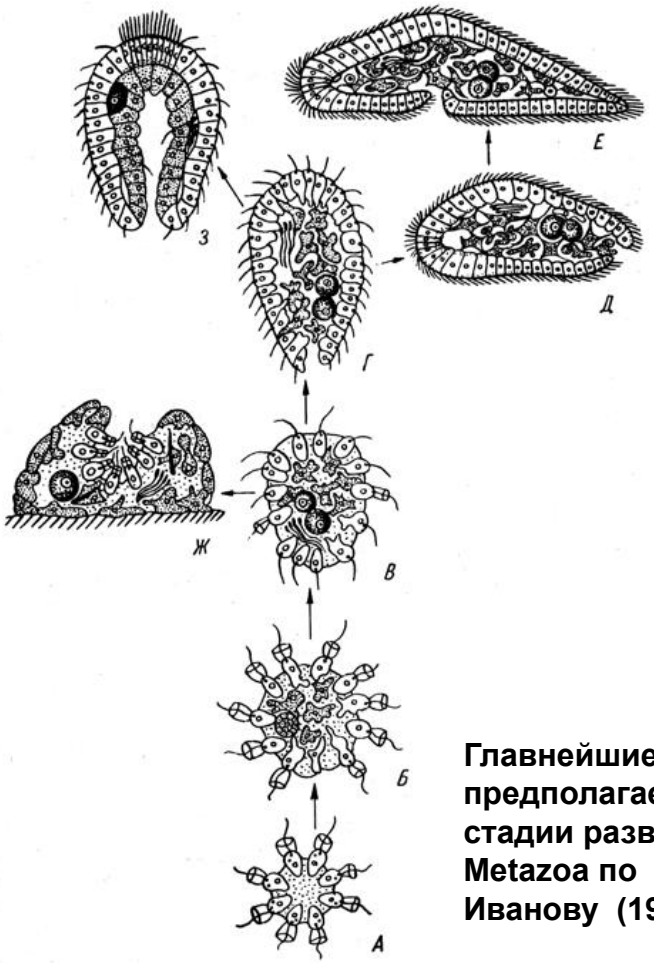
Филогенетика: заполнение пустой оболочки

«основной биогенетический закон»



Происхождение Метазоа из колонии хонофлагеллат
(из Рупперт и др., 2008

А,Б –общий вид и срез колонии воротничковых *Proterospongia haeckelli*; В – гипотетический преметазойный организм; Г – то же с поляризацией клеток вдоль переднезадней оси.

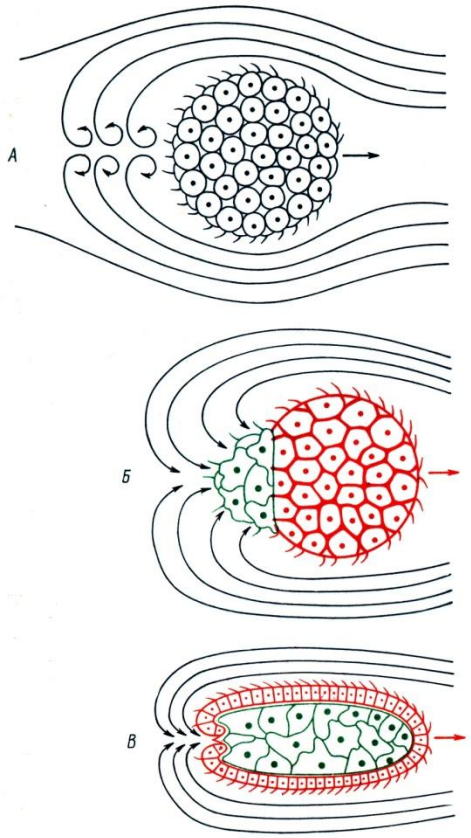


Главнейшие предполагаемые стадии развития Metazoa по Иванову (1968)

А.Б – разные колонии *Craspedomonadina;*
В – ранняя фагоцителла;
Г – поздняя фагоцителла (появление рта);
Д – первичная турбеллярия (появление билатеральной симметрии
Е – бескишечная турбеллярия
Ж – примитивная губка
З – примитивное кишечнополостное

Филогенетика: заполнение пустой оболочки

«основной биогенетический закон»



Предполагаемый процесс возникновения *кинетобласта* и *фагоцитобласта* по Шульману, 1974

А –исходная форма – поляризованная колония,
Б – особь, дифференцированная на фагоцитобласт и кинетобласт в переднезаднем направлении,
В – фагоцителла с бластопором, возникшем в результате униполярной иммиграции

…эти зародышевые пласты остаются гомологичными друг другу у всех Metazoa, повсюду, кроме взрослых губок, сохраняя одни и те же основные наборы характерных признаков взаимного положения и проспективного значения. В силу этого мы можем говорить о единстве плана строения всех Enterozoa и личинок губок не только в отношении проморфологическом (гомология первичных полюсов и первичной оси тела), но и в смысле органологическом (гомология первичных органов и зародышевых пластов). В этом установлении единства плана строения Metazoa, еще неведомого во времена знаменитого спора Кювье и Жоффруа Сент-Илера, заключается одно из главных достижений эмбриологии последарвиновского периода, связанное с именами А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, О. и Р. Гертвигов, Э. Рэй Ленкстера, Б. Гатчека и ряда других крупных морфологов второй половины XIX в. В литературе существует множество возражений против теории зародышевых листков (пластов). Возражения эти основаны на слишком узком и буквальном толковании теории или на чисто формальном понимании критериев гомологии зародышевых пластов и поколебать основы теории не могут.

Филогенетика: заполнение пустой оболочки
«основной биогенетический закон»

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

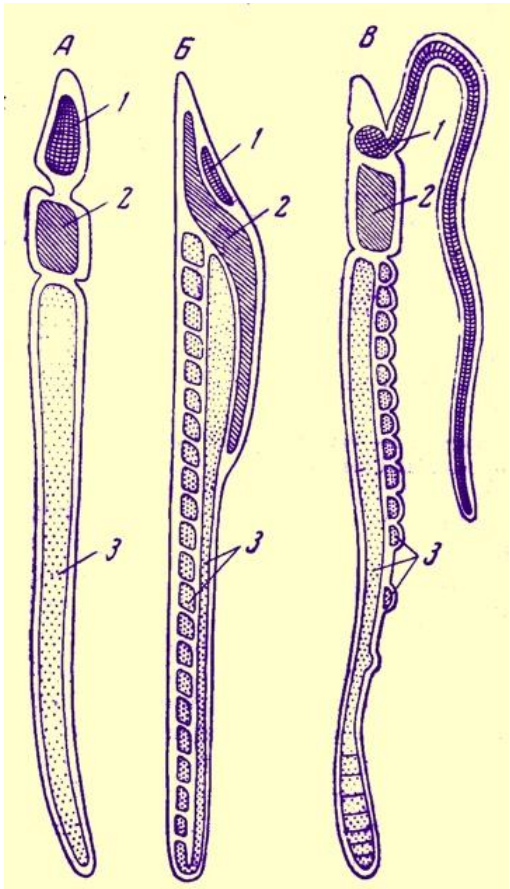
анаболия - от греч. anabole — подъем – надставка конечных стадий

архаллаксис – изменение начальных стадий морфогенеза

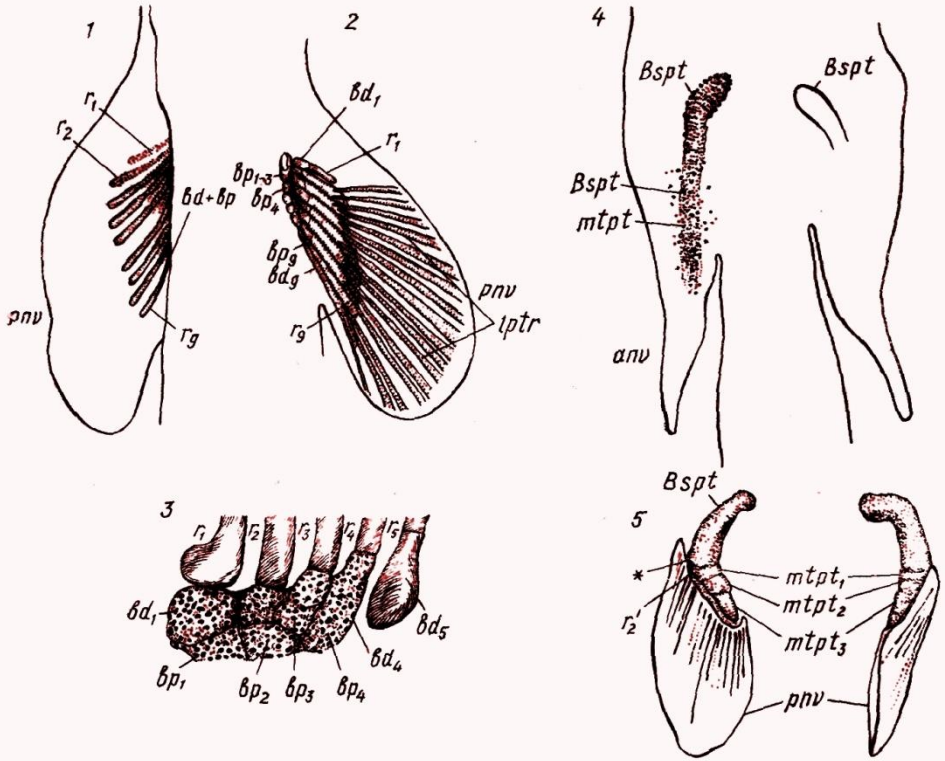
девиация – отклонение на средних стадиях развития, отклонение без повышения финального качества

редукция органов

Филогенетика: заполнение пустой оболочки
«основной биогенетический закон»



А – баланоглосс
Б – ланцетник
В – погонофора
1-3 – первый - третий целомы

Полимеризация целомов как пример архаллаксиса

…филэмбриогенезы постоянно усложняют морфогенез и удлиняют его. Следовательно, оборотной стороной возникновения новых адаптации неизбежно должна быть ***рационализация*** — вторичное упрощение процессов онтогенеза.