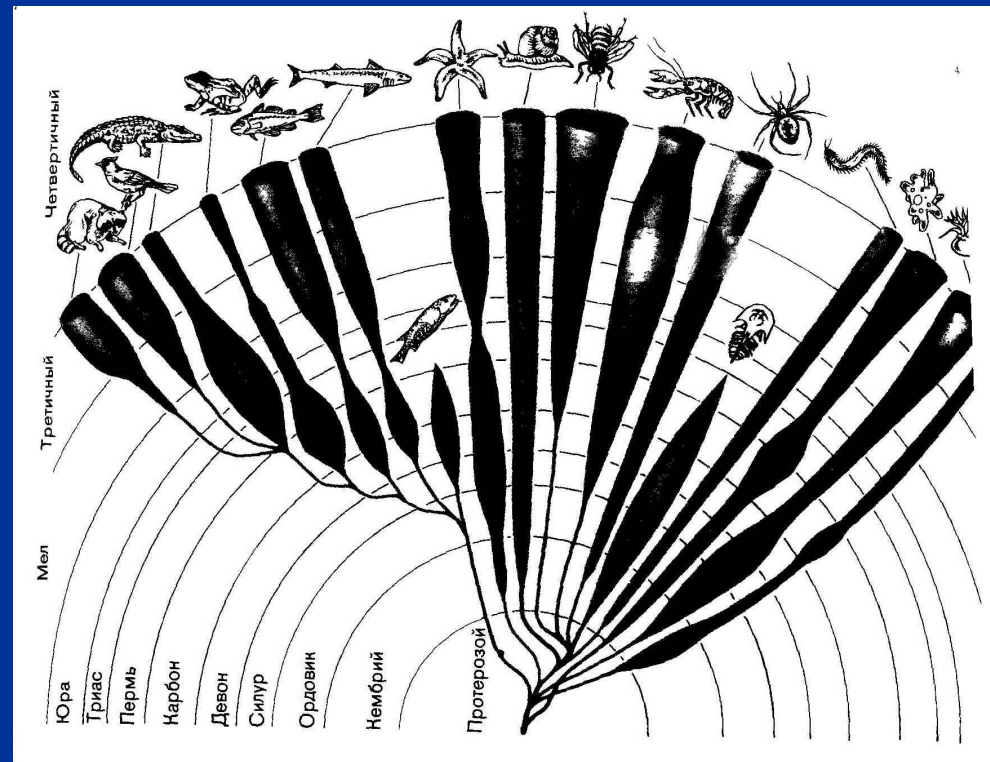


# ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Понятием **макроэволюция** обозначают происхождение надвидовых таксонов (рода, семейства, отряда, класса, типа).

В самом широком смысле макроэволюцией можно назвать развитие жизни на Земле в целом.



Единого стройного макроэволюционного учения, аналогичного учению о микроэволюции, пока нет.

Сформулированные закономерности являются эмпирическими обобщениями, отражающими отдельные грани этого грандиозного процесса.

*Эти закономерности касаются:*

- **эволюции групп организмов;**
- **эволюции онтогенеза;**
- **эволюции органов и функций;**
- **эволюционного прогресса.**

# I. Эволюция групп организмов.

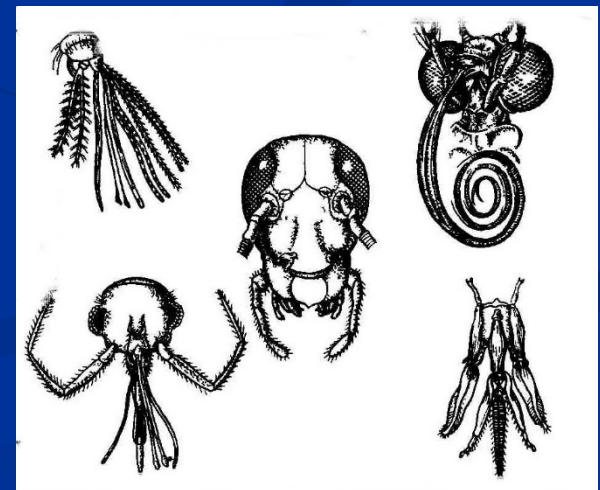
## Направления эволюции:

- аллогенез;
- ароморфоз.

**Аллогенез** – развитие группы в пределах одной адаптивной зоны и приобретение частных приспособлений – идиоадаптаций.

Адаптивная зона – совокупность экологических ниш, сходных по общему направлению действия основных средовых факторов на данную группу организмов и различающихся лишь в деталях.

Идиоадаптации ротовых органов у насекомых к питанию





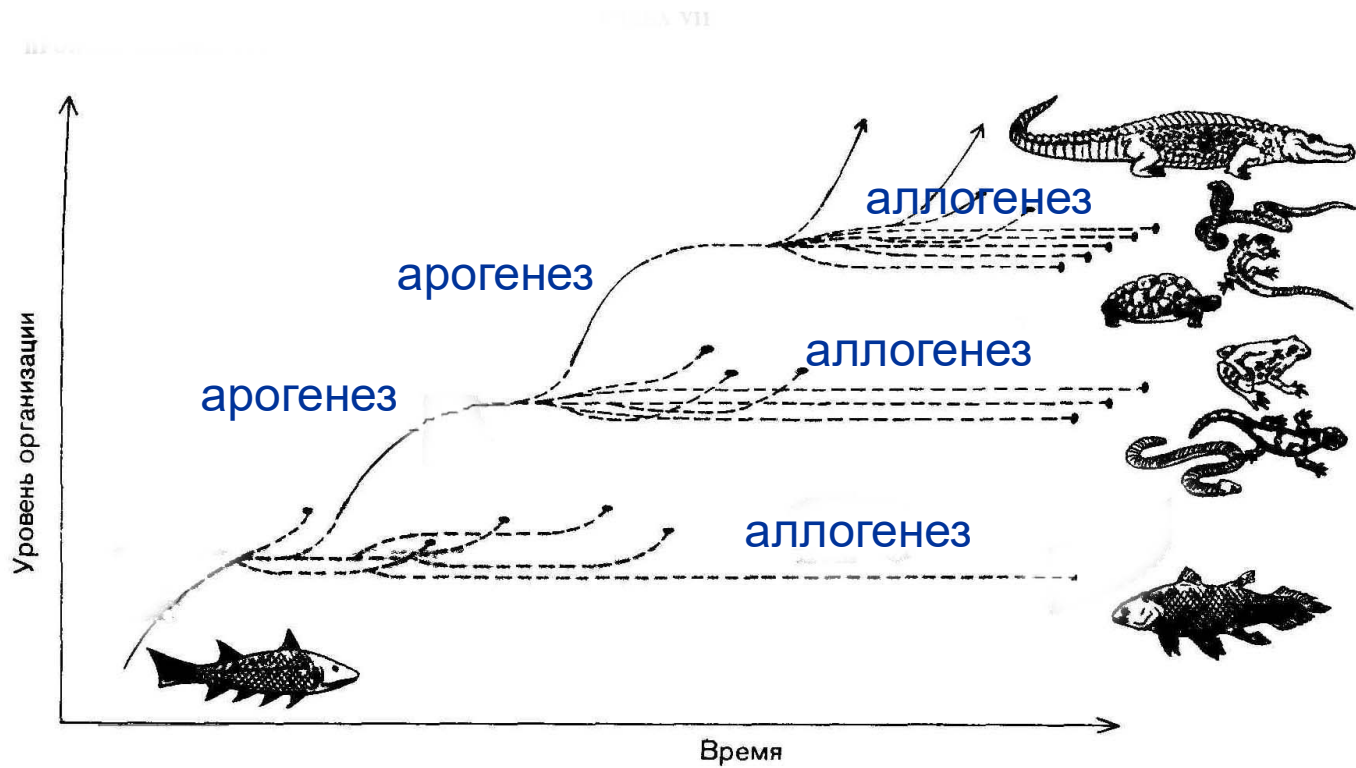
**АЛЛОГЕНЕЗ В ОТРЯДЕ  
НАСЕКОМОЯДНЫХ**

**Пример.** Приобретение **локальных морфофизиологических приспособлений к разнообразным условиям обитания в отряде насекомоядных млекопитающих: наземные формы – землеройка и еж; земноводные формы – выдровая землеройка и выхухоль; роющие формы – крот и златокрот.**  
Однако, общий план строения у всех сохранен.

**Арогенез** – развитие группы с выходом в другие адаптивные зоны и приобретение новых морфофизиологических особенностей, приводящих к повышению уровня их организации.

Эти новые прогрессивные черты организации называются **ароморфозами**.

**Примеры ароморфозов:** возникновение пятипалой конечности наземного типа, легких, двух кругов кровообращения и трехкамерного сердца у земноводных; появление крыла, четырехкамерного сердца, теплокровности у птиц.



**В природе оба направления эволюции тесно связаны, переходят один в другой, постоянно чередуясь.**

# Формы эволюции групп:

## а) первичные

```
graph TD; A[а) первичные] --> B[филетическая эволюция]; A --> C[дивергентная эволюция]; D[б) вторичные] --> E[параллелизм]; D --> F[конвергенция];
```

филетическая эволюция

дивергентная эволюция

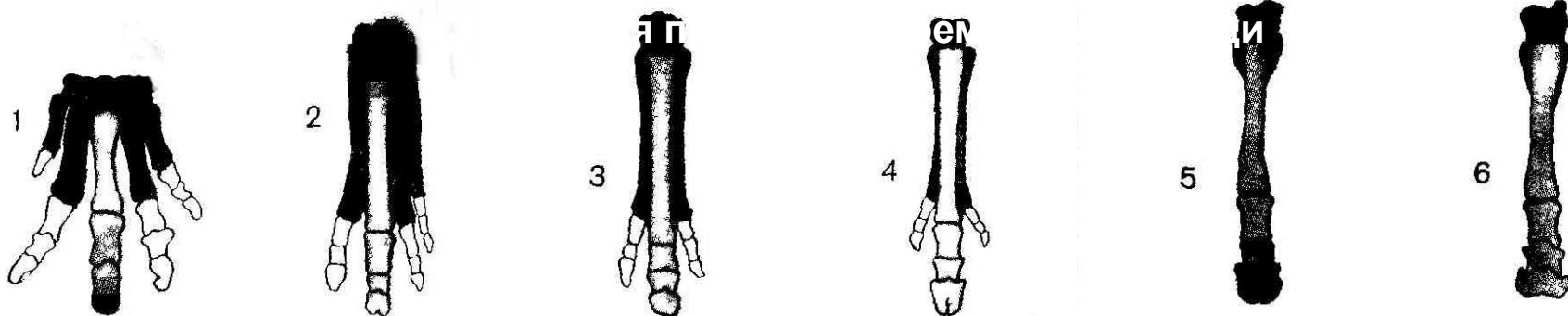
## б) вторичные

параллелизм

конвергенция

**Филетическая эволюция** – это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе, эволюционирующем во времени. Без таких изменений не может протекать никакой эволюционный процесс.

**Пример такой формы эволюции – развитие предков современной лошади:**

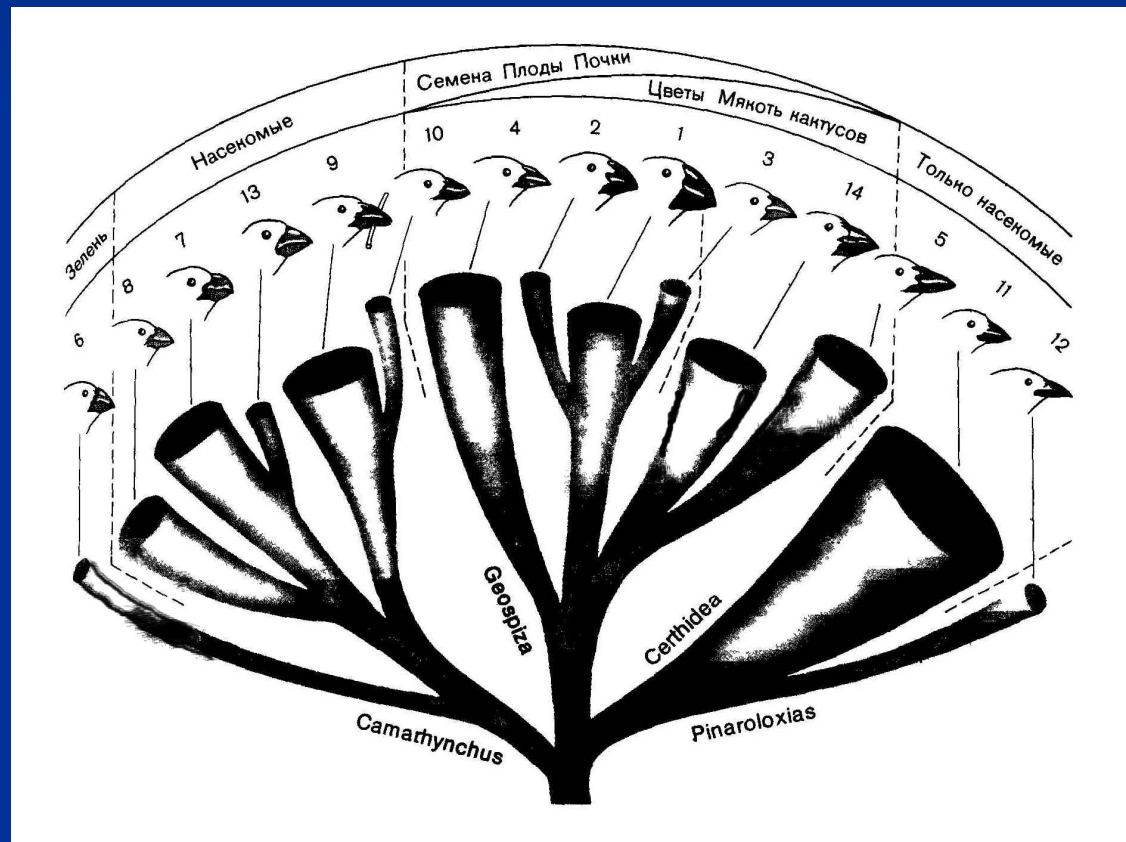


фенакодус → зогиппус → миогиппус → парагиппус → плиогиппус → современная лошадь



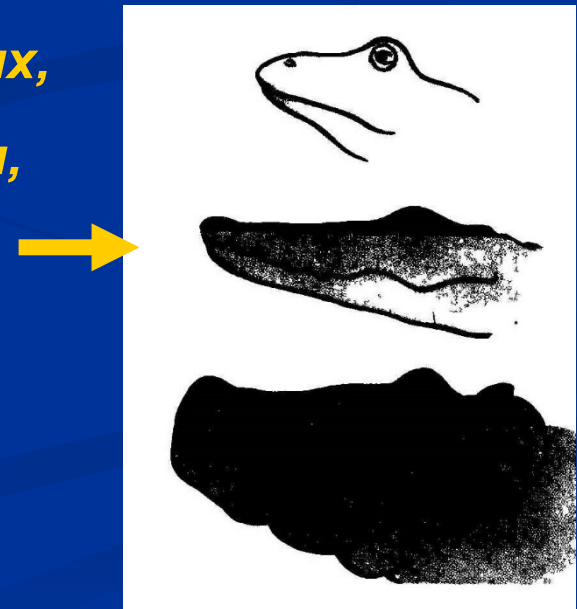
**Дивергентная эволюция – это образование из одной предковой группы двух и более других групп.**

Примером дивергенции может служить многообразие видов вьюрков на Галапагосских островах, различающихся строением клюва.

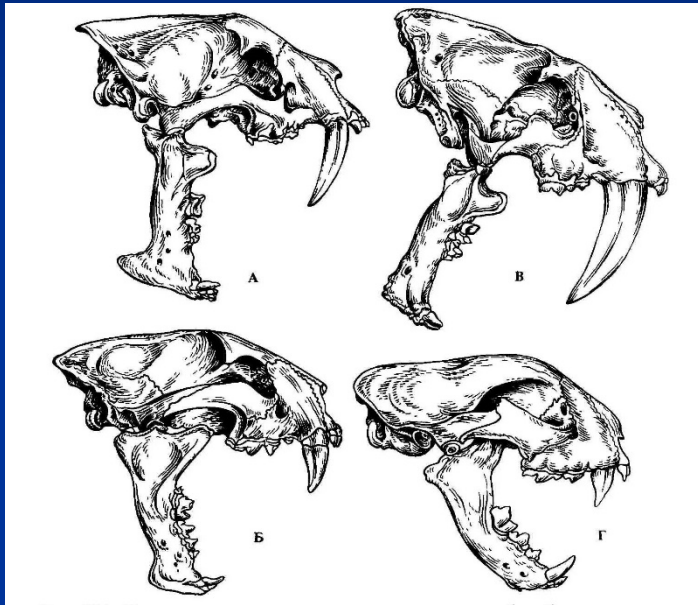


**Конвергенция** – процесс формирования сходного фенотипического облика у неродственных групп организмов. Она возникает тогда, когда какие-то группы организмов длительное время находятся в сходных экологических условиях и поэтому у них вырабатываются сходные приспособления.

**Примеры:** сходство зайцеобразных и грызунов, форма тела у акул и китообразных, расположение глаз и ноздрей у лягушки, крокодила и бегемота.



**Параллелизм** - процесс формирования сходного фенотипического облика у генетически близких, ранее дивергировавших, групп организмов.



**ПАРАЛЛЕЛИЗМ  
В СЕМЕЙСТВЕ КОШАЧЬИХ  
(саблезубость)**

Примеры: сходные приспособления у одногорбого и двугорбого верблюдов, развитие саблезубости (гипертрофия клыков верхней челюсти) в семействе кошачьих.

**Параллелизм обеспечивается реализацией закона гомологических рядов.**

## Правила эволюции групп:

- **правило необратимости эволюции;**
- **правило прогрессирующей специализации;**
- **правило происхождения от малоспециализированных предков.**

**Правило необратимости эволюции гласит, что эволюция – процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков.**

Так, если рептилии произошли от примитивных амфибий, то как бы ни шла в дальнейшем эволюция, рептилии никогда не могут дать начало амфибиям.

Вернувшись в просторы Мирового океана, млекопитающие (киты) никогда не станут рыбами.

**Существование обратных мутаций по отдельным генам не является доказательством необратимости эволюционного процесса в целом.**

**Правило прогрессирующей специализации гласит, что группа, вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.**

Примеры:

- преобразование конечностей в эволюционной ветви лошадей (уменьшение числа пальцев),
- птеродактили в свое время все более приспособлялись к жизни в воздушной среде.

**Правило происхождения от малоспециализированных предков гласит, что новые крупные группы берут начало от сравнительно неспециализированных представителей предковых групп.**

- Например, млекопитающие произошли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от пресмыкающихся с некоторыми чертами земноводных.
- Трудно ожидать появление среди гельминтов каких-то принципиально новых форм. В то же время у хищных, живущих в разнообразных условиях, имеются потенциальные возможности для развития в самых разных направлениях.

## II. Эволюция онтогенеза.

Основные тенденции, проявляющиеся в ходе эволюции онтогенеза:

- *целостность,*
- *эмбрионизация,*
- *автономизация.*



## Целостность онтогенеза.

Особь всегда развивается как единое целое. Структурная и функциональная целостность особи основана на взаимосвязи и взаимодействии онтогенетических дифференцировок. Эволюция жизни сопровождалась постепенным усилением дифференциации с одной стороны, и целостности онтогенеза – с другой.

**Наличие функциональной и структурной взаимозависимости между структурами развивающегося организма, при которой изменения в одних органах приводят к изменениям в других, называется корреляцией.**

Корреляции между органами проявляются в различных формах.

### **Виды корреляций:**

- **геномные,**
- **морфогенетические,**
- **эргонические.**

❖ Геномные корреляции обусловлены плейотропным действием генов, взаимодействием или сцеплением генов.

Примеры: развитие короткого клюва у голубей (турман) всегда сопровождается развитием оперения на ногах; удлиненный клюв, шея и задние конечности у болотных птиц; скороспелость и низкая урожайность у злаковых.

❖ Морфогенетические корреляции основаны на взаимодействии клеток или частей развивающегося зародыша в процессе эмбриогенеза.

Примером могут служить опыты Шпемана по пересадке верхней губы бластопора.

❖ Эргонтические (рабочие, функциональные) корреляции характеризуются установлением функциональной зависимости между уже сформированными структурами.

Например, развитие скелетных мышц неминуемо скажется на структуре костей скелета (появление бугристости на костях).

Целостность организма проявляется не только в онтогенезе, но и в филогенезе.

***Сопряженное изменение органов в филогенезе называется координациями.***

Координации делятся на

- **топографические,**
- **динамические,**
- **биологические.**

***Топографические координации*** – это сопряженные изменения органов в процессе филогенеза, связанных между собой пространственно, но не объединенных единой функцией.

К ним относится, например, соотношение размеров полостей и находящихся в них органов: размеры черепа и головного мозга, глазницы и глаза.

**Динамические координации** – сопряженные изменения в процессе филогенеза функционально связанных между собой органов и систем.

Например: степень развития нервного центра всегда зависит от интенсивности функционирования иннервируемых органов, развитие кровеносной системы тесно связано со строением дыхательной системы.

**Биологические координации** – согласованные изменения биологических структур, обусловленные адаптацией организма к определенным условиям обитания.

Примеры: у змей редукция конечностей сопровождалась удлинением тела (приспособление к передвижению), у китообразных редукция волосяного покрова привела к развитию подкожного слоя жира (приспособление к терморегуляции).

## Эмбрионизация онтогенеза.

**Эмбрионизация онтогенеза – это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению части стадий развития под защитой материнского организма или специальных (яйцевых) оболочек.**

Эмбриональное развитие является результатом эволюции. Эмбрионизация онтогенеза сопровождается многими изменениями в строении и поведении организмов:

- **формированием яйцевых оболочек,**
- **снабжением яиц запасами пищи,**
- **строительством гнезд, насиживание яиц,**
- **передачей индивидуального опыта потомству,**
- **возникновением плацентарности, живорождения у животных.**

Эмбрионизация приводит к усилению роли внутренней среды в развитии зародыша и независимости его от внешней среды. При усилении эмбрионизации отбор идет на уменьшение числа яиц и зародышей, повышение их выживаемости.

Высшим этапом эмбрионизации является живорождение и вскармливание детенышей молоком.

## Автономизация онтогенеза.

В процессе эволюции онтогенеза происходит возникновение разнообразных регуляторных механизмов и повышение устойчивости индивидуального развития в целом.

Наблюдается постепенное сокращение определяющей роли физико-химических факторов внешней среды в индивидуальном развитии. Организм становится все более автономным, внешние факторы его развития заменяются внутренними.

**Процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной устойчивости развития, называется автономизацией онтогенеза в ходе эволюции.**

Одним из проявлений автономизации является способность организма поддерживать гомеостаз.

В целом автономизация онтогенеза делает его независимым от разрушающих влияний факторов внешней среды.



## Соотношение онтогенеза и филогенеза.

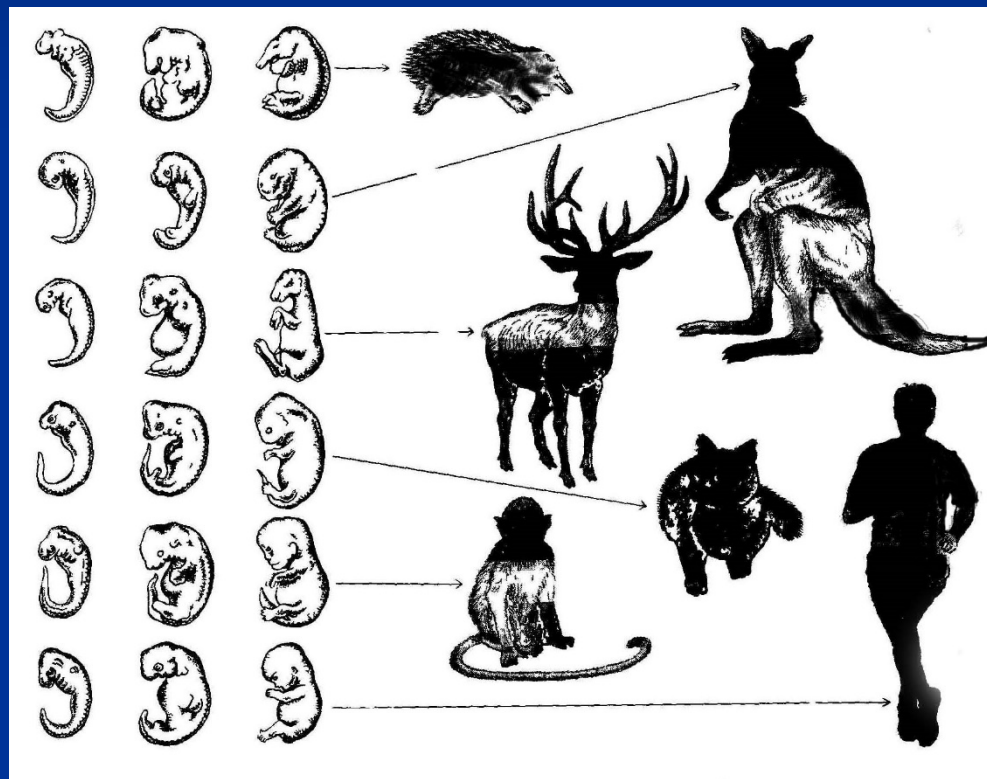
### Онтогенез – повторение филогенеза

Впервые взаимосвязь онтогенеза и филогенеза раскрыл К.Бэр в ряде положений, которым Ч.Дарвин дал обобщенное название «закона зародышевого сходства».

Уже на ранних стадиях эмбриогенеза разных видов в пределах типа выявляется большое сходство. Следовательно, по индивидуальному развитию можно проследить историю данного вида.

Именно эта мысль и была положена в основу биогенетического закона, сформулированного Ф.Мюллером и Э.Геккелем в 1866 году, согласно которому **онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза.**

Процесс повторения многих черт строения предковых форм в эмбриогенезе потомков был назван *рекапитуляцией*.



Зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыш рыб и амфибий, на более поздних стадиях – на зародышей других млекопитающих, на самых поздних стадиях – на плод человекообразных обезьян.

В онтогенезе не всегда наблюдается строгая последовательность повторения этапов филогенеза.

Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, амфибий и рептилий, а сходен только с их зародышами.

***Ранние стадии эмбриогенеза характеризуются большей консервативностью, поэтому рекапитулируют более полно, чем поздние.***

Впоследствии рядом ученых в формулировку биогенетического закона было внесено уточнение: ***в процессе онтогенеза могут и не повторяться особенности соответствующих стадий развития предковых форм.***

Генетической основой биогенетического закона служит общность генов регуляции онтогенеза, которые передаются по наследству от предковых форм.

## Онтогенез – основа филогенеза

Онтогенез является не только кратким повторением филогенеза, но и его основой, поскольку все филогенетические изменения должны возникнуть сначала в ходе индивидуального развития отдельных особей.

**Все отклонения онтогенезов от пути, проложенного предковыми формами, подразделяются на две группы: ценогенезы и филэмбриогенезы.**

**Ценогенезы** - отклонения, возникающие у зародышей или личинок, и направлены на их приспособления к особенностям среды обитания.

У взрослых организмов ценогенезы не сохраняются.

- Примерами ценогенезов могут служить провизорные органы у позвоночных животных: желточный мешок, амнион, аллантоис, плацента.

**Филэмбриогенезы** – изменения в онтогенезе, которые переходят во взрослое состояние и обеспечивают приспособление взрослых форм к условиям внешней среды.

В зависимости от того, на каких стадиях эмбриогенеза происходят эти изменения, выделяют три типа филэмбриогенезов:

- **архаллаксисы,**
- **девиации,**
- **анаболии.**

**Архаллакисы** – изменения на ранних стадиях эмбриогенеза.

Они выражаются в изменении начальных процессов дифференцировки зачатков, в изменении начальной массы зачатков, в сдвигах места и времени закладки органов. Примеры: у двудольных растений – закладка сразу двудольного зародыша; развитие волоса у млекопитающих, гомолога эмбриональной чешуи у рыб.

Изменения на ранних стадиях эмбриогенеза приводят к крупным преобразованиям онтогенеза и являются основным источником прогрессивной эволюции взрослых форм.



## ***Девииации* – изменения в развитии органа на средних стадиях его формирования.**

Примером может служить развитие сердца в онтогенезе млекопитающих. Вначале идет повторение стадий трубки, двухкамерного и трехкамерного образования, но стадия неполной перегородки между желудочками, характерной для пресмыкающихся, вытесняется развитием сразу полной перегородки, характерной только для млекопитающих.

***Анаболии*** – изменения на поздних стадиях развития органа. *Их называют еще надставками.*

Примерами анаболий являются изменения в строении скелета позвоночных (изгибы позвоночника, сращение швов в мозговом черепе), в дифференцировке мышц и в распределении кровеносных сосудов в организме человека и млекопитающих.

### III. Эволюция органов и функций.

Существует две предпосылки для эволюционного преобразования органов:

- **полифункциональность органа;**
- **способность к количественным изменениям функций.**

## Способы преобразования органов и функций:

- *усиление главной функции;*
- *ослабление главной функции;*
- *полимеризация органов;*
- *олигомеризация органов;*
- *уменьшение числа функций;*
- *увеличение числа функций;*
- *разделение функций и органов;*
- *смена функций;*
- *замещение органов и функций (субституция).*

• **Усиление главной функции** – достигается двумя путями:

**а) изменением строения органа**

Пример. Усиление функции мышечного сокращения в результате замены гладкой мускулатуры поперечнополосатой.

**б) увеличением числа однородных элементов внутри органа.**

Например, увеличение дыхательной поверхности легких у млекопитающих было достигнуто в результате увеличения числа отдельных альвеол.

- **Ослабление главной функции.**

Примером может служить ослабление терморегуляторной функции волосяного покрова при переходе китообразных к водному образу жизни.

- **Полимеризация органов – увеличение числа однородных органов или структур.**

*Примеры: увеличение числа хвостовых позвонков у змей и длиннохвостых млекопитающих.*

- **Олигомеризация органов** – уменьшение числа многочисленных однородных органов или структур.

*Примеры: слияние у многих позвоночных крестцовых позвонков с тазовыми костями, уменьшение числа жаберных артериальных дуг у позвоночных .*

- **Уменьшение числа функций** наблюдается в процессе специализации какого-либо органа.

*Например, конечности предков китообразных несли, по-видимому, много функций (опора, рытье, защита от врагов и т.д.), однако с превращением их в ласты большинство прежних функций исчезло.*

• Увеличение числа функций является результатом добавления к первичной функции **НОВЫХ.**

*Например, плавники летучих рыб приобрели функцию планирования.*

• Разделение функций и органов можно проиллюстрировать на примере распада единого непарного плавника, характерного для предков рыб, на ряд самостоятельных плавников, обладающих частными функциями.



• Смена функций – один из наиболее общих способов эволюции. Примеры: превращение яйцеклада у насекомых в жало, дифференцировка конечностей у десятиногих раков, преобразование первой хрящевой жаберной дуги у рыб в первичные челюсти.

• Замещение органов и функций происходит в том случае, когда один орган исчезает, а его функцию у потомков начинает выполнять другой орган.

*Например, замена хорды на позвоночный столб у позвоночных животных.*

## IV. Эволюционный прогресс.

Прогресс – это не просто новое, а лучшее. Проблема эволюционного прогресса – одна из наиболее сложных в эволюционной теории.

Ч.Дарвин, установив общие причины эволюции, не сумел с достаточной четкостью решить проблему прогрессивного развития. Он писал, что и простые, и сложноорганизованные формы одинаково хорошо приспособлены к своей среде, поэтому нет возможности сравнивать их по уровню прогрессивного совершенства, хотя различия в сложности строения не вызывают сомнения.

Только в 20-х годах XX века четко оформилось представление об эволюционном прогрессе благодаря работам **А.Н.Северцова** и его учеников.

**А.Н.Северцов выделил два вида эволюционного прогресса: *морфофизиологический* и *биологический*.**

**Морфофизиологический прогресс –  
заключается в усложнении и  
совершенствовании организации.**

В настоящее время предложено более 40 критериев морфофизиологического прогресса. Они подразделяются на три группы:

- **системные** (степень сложности и интеграции структур),
- **энергетические** (степень экономичности и эффективности функционирования организма),
- **информационности** (уровень накопления информации).

Наряду с морфофизиологическим  
прогрессом выделяют

**морфофизиологический регресс (общая дегенерация) – упрощение организации ведущее к сужению одних функций и активации, расширения и интенсификации других.**

## **Биологический прогресс характеризуется процветанием вида и группы в целом.**

Выделяют три критерия биологического прогресса:

- *нарастающее увеличение численности особей в популяциях;*
- *увеличение числа популяций;*
- *расширение ареала.*

***Явление, противоположное биологическому прогрессу, называется биологическим регрессом.***

Биологический прогресс в природе может быть достигнут как на основе морфофизиологического прогресса, так и благодаря упрощению морфофизиологической организации (регресса).

*Пример: паразитические ленточные черви не имеют пищеварительной системы.*

# Ссылка для прохождения тестирования

После изучения лекции пройти тестирование при помощи сервиса [Гугл-формы](#). Пожалуйста, корректно заполняйте поля ФИО, факультет и номер группы.

## Спасибо за внимание!