

Національна академія наук України  
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена  
Освітня програма для аспірантів

# **ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ**

І. І. Дзевєрін

## **Лекція 6**

### **Онтогенез та еволюція**

# Біогенетичний закон Ф. Мюллера та Е. Геккеля

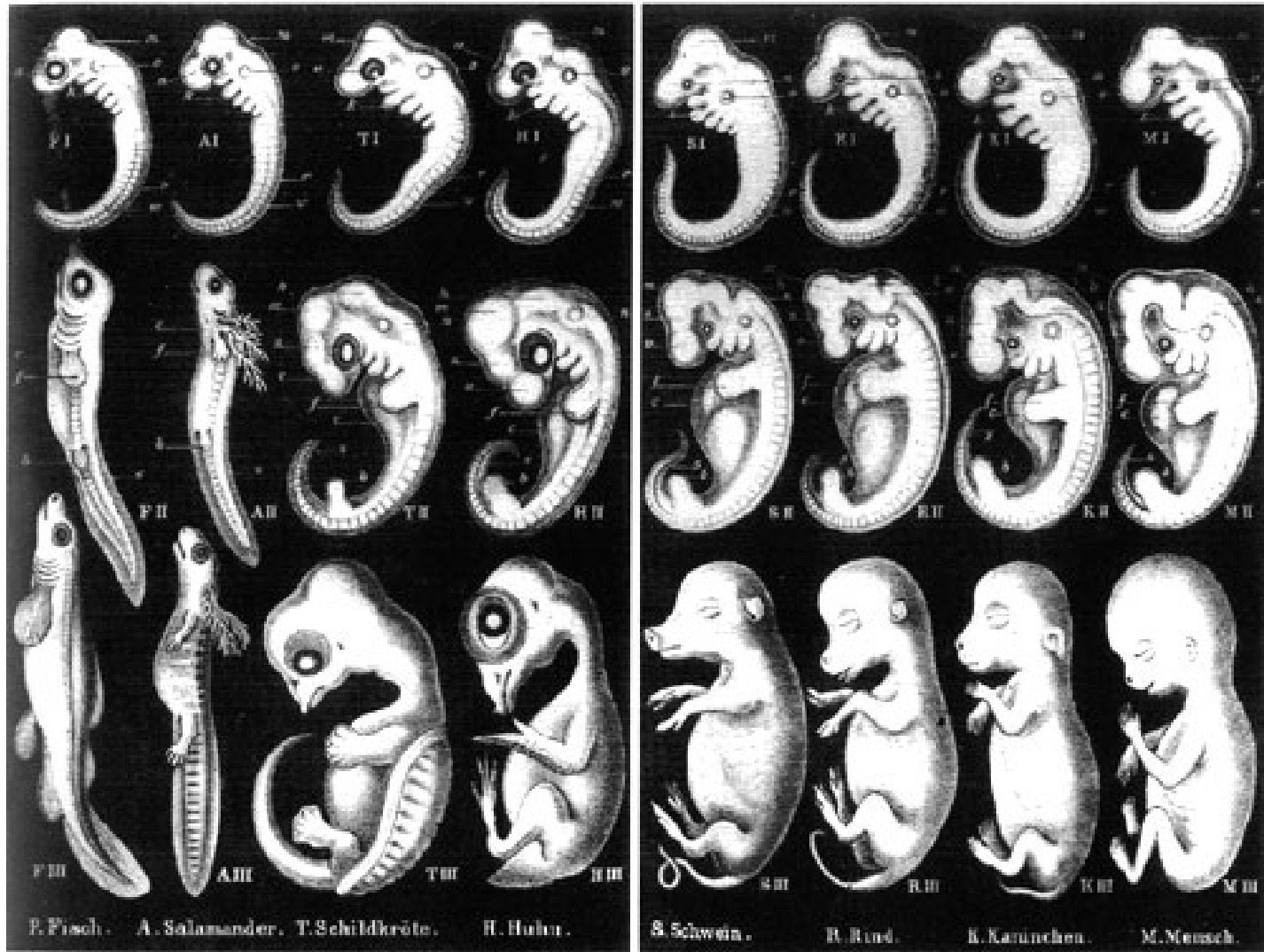


Рисунок Е. Геккеля (1874)

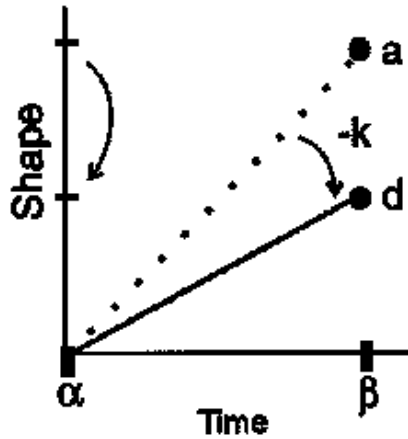
# Еволюційні перетворення онтогенезу



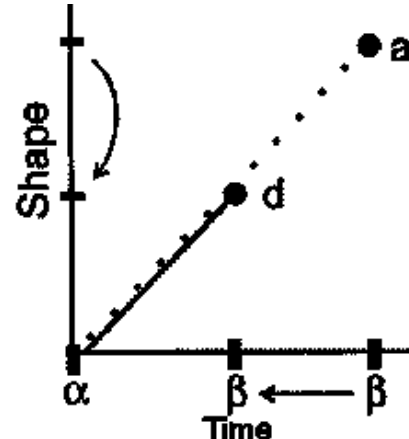
- Класифікація за етапом розвитку, що зазнає еволюційної зміни:
  - **Архалаксиси**
    - на ранніх стадіях розвитку
  - **Девіації**
    - на проміжних стадіях розвитку
  - **Анаболії**
    - на пізніх стадіях розвитку
- Рекапітуляції є наслідком існування складної системи кореляцій між структурами організму, що розвивається.
- У більш автономних частинах організму трансформація може відбуватися шляхом архалаксису, у більш залежних – шляхом анаболії.
- Поширення рекапітуляцій є наслідком того, що анаболії переважають серед перетворень онтогенезу.

# Гетерохронії

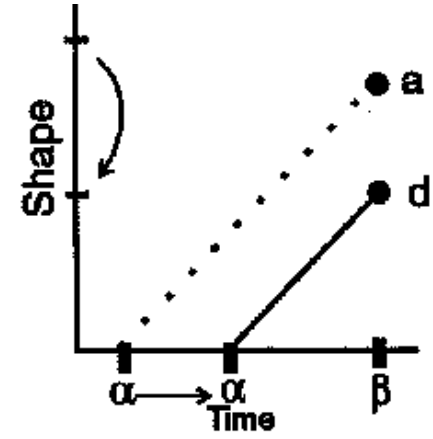
Development is truncated



**DECELERATION**  
(-k)

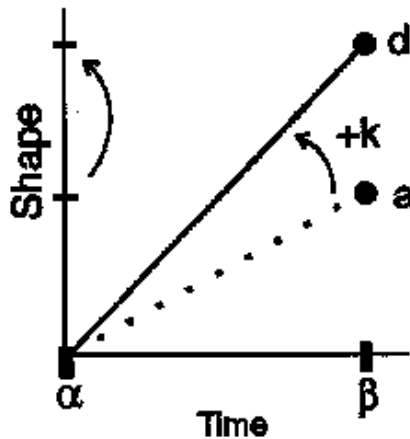


**HYPOMORPHOSIS**  
(negative offset)

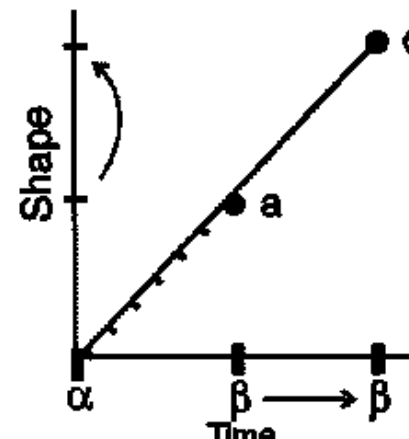


**POST-DISPLACEMENT**  
(positive onset)

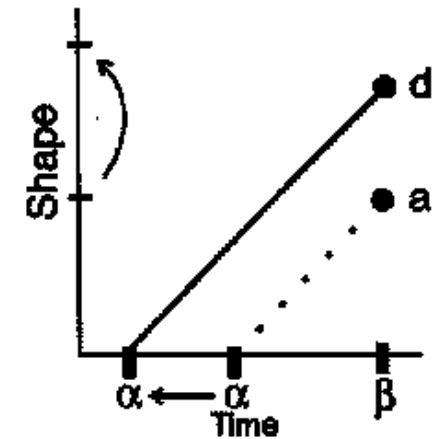
Development is extended



**ACCELERATION**  
(+k)



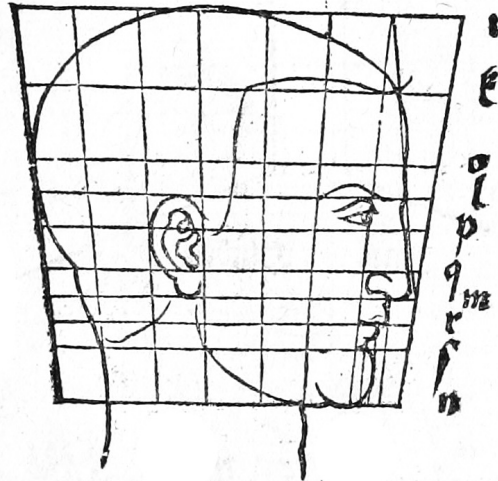
**HYPERMORPHOSIS**  
(positive offset)



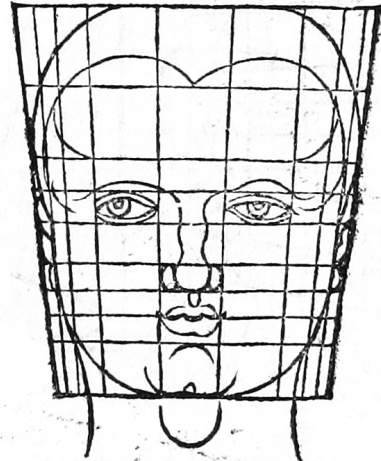
**PRE-DISPLACEMENT**  
(negative onset)

# Трансформації форми

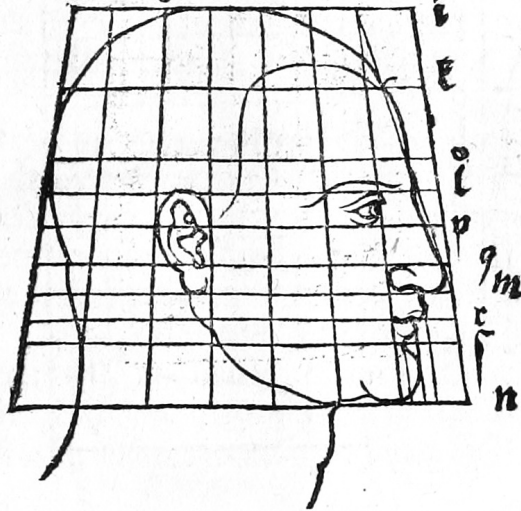
б в г д е ж з а



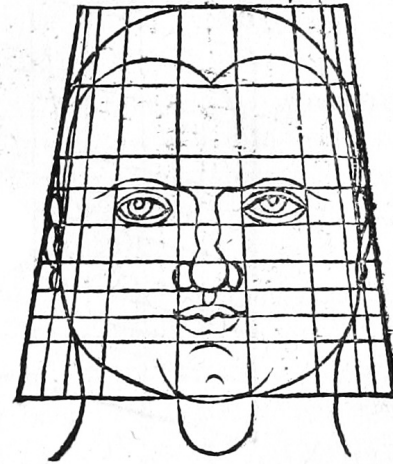
а в г д е ж з а



б в г д е ж з а



а в г д е ж з а



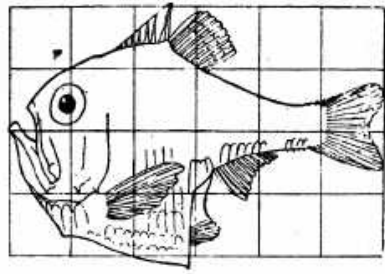


Fig. 517. *Argyropelecus Olfersi*.

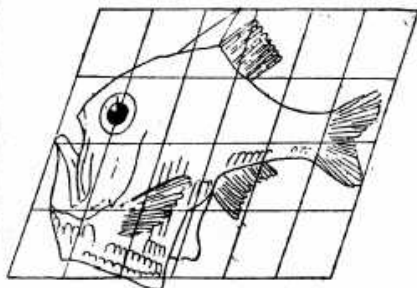


Fig. 518. *Sternopyx diaphana*.

## Еволюційні зміни форми тіла

- Відмінності між близькоспорідненими організмами часто можуть бути формально описані в термінах зміни пропорцій тіла [Thompson, 1942]. Цей підхід став основою сучасної геометричної морфометрії.
- Такі еволюційні зміни форми тіла або окремих структур легко можуть бути описані як комбінації декількох елементарних гетерохроній.
- Органи можна вважати гомологічними, якщо можливо одержати з одного органа другий перетвореннями Томпсона.
- Можна припускати, що в основі перетворень форми лежать зміни в системах генної регуляції росту та розвитку. Зміни пропорцій могли бути забезпечені зміною порівняно незначного числа генів.

# Філогенетичний ріст як порушення онтогенетичного росту

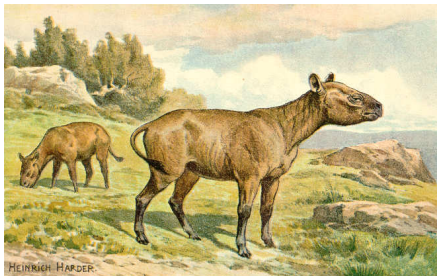
Wikipedia



## *Paraceratherium*

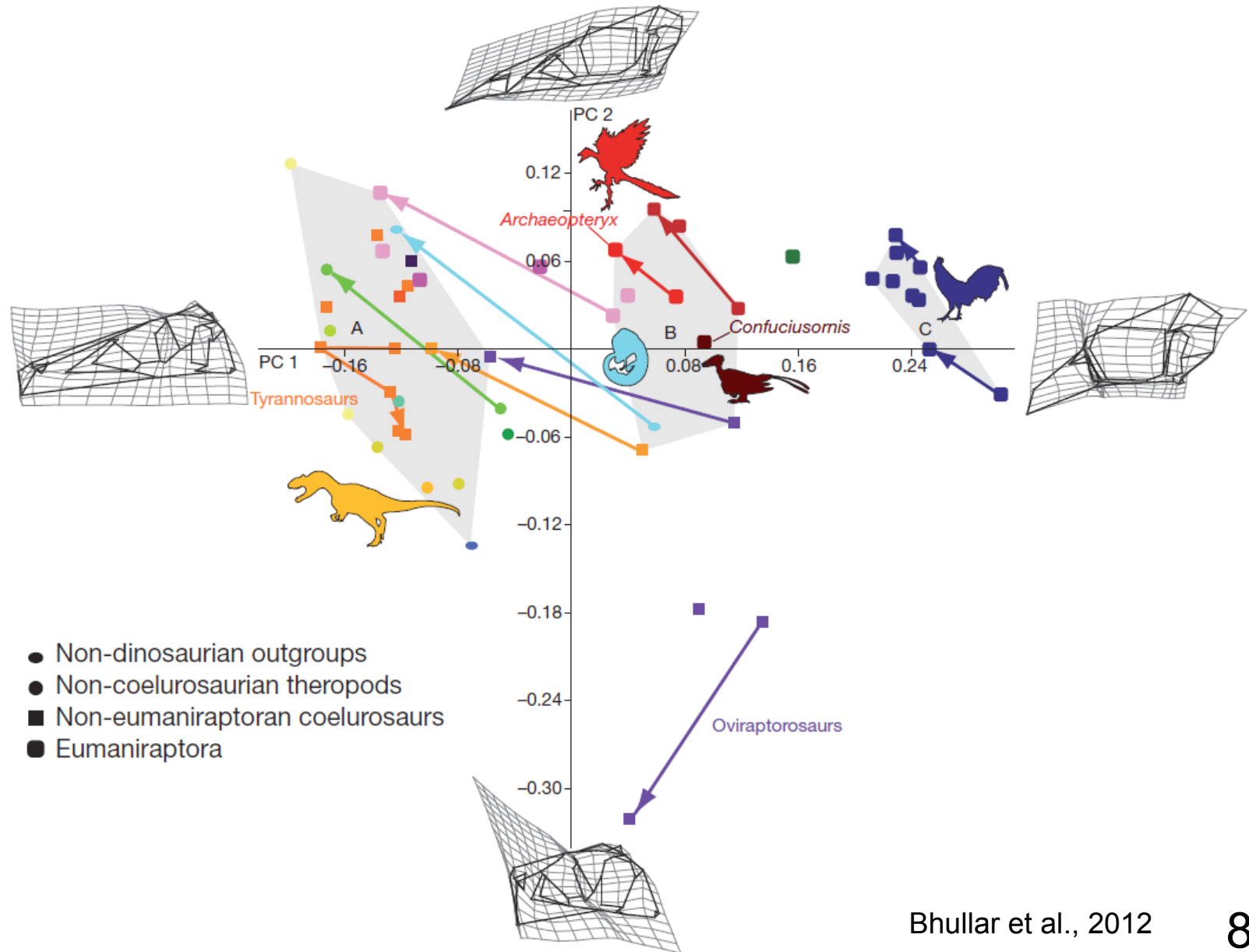


## *Hyracodon*



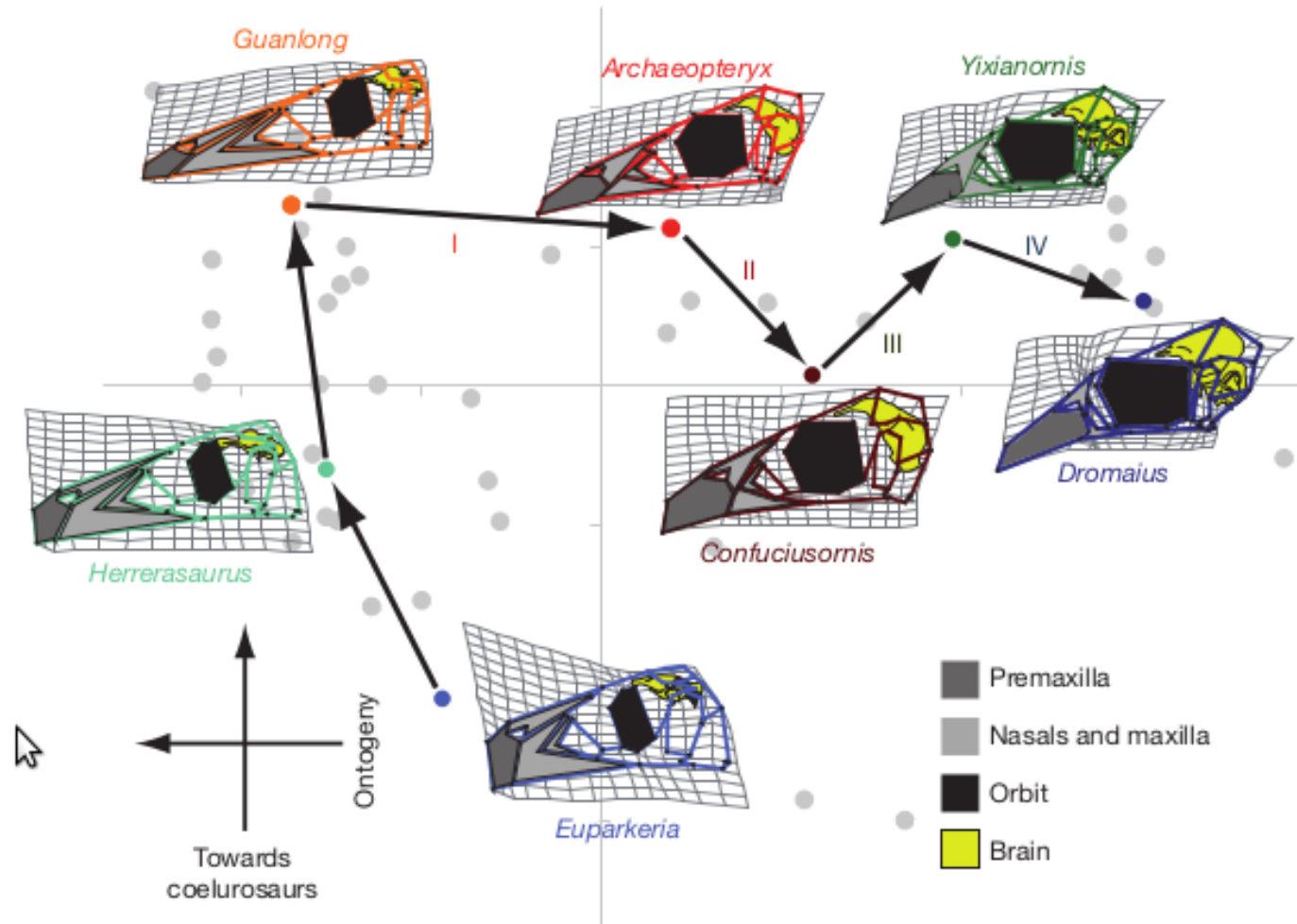
Wikipedia

# Педоморфоз у процесі походження птахів





# Педоморфоз у процесі походження птахів



Bhullar et al., 2012

# Неотенія в еволюції (педогенез, феталізація)

## Гіпотетичні приклади:

- Дерев'янисті рослини → трав'янисті рослини
- Личинки багатоніжок → предки комах
- Личинки асцидій → предки апендикулярій та хребетних
- Личинки безщелепних → ланцетники
- Личинки щиткових → круглороті
- Личинки примітивних кісткових риб → осетрові
- Панцирні риби → хрящові риби
- Стегоцефали → сучасні групи земноводних
- Примітивні ящеротазові динозаври → птахи
- Гомініди

Деякі з цих гіпотез досить сумнівні

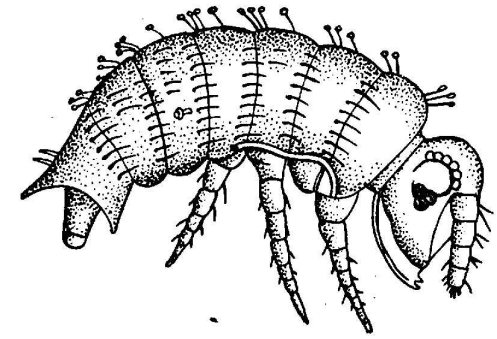


Рис. 170. Личинка многоножки *Polydesmus* с тремя парами конечностей.

Предполагается, что насекомые могли произойти от многоножек путем педоморфоза.

Шмальгаузен, 1969

# Інші типи перетворень організму

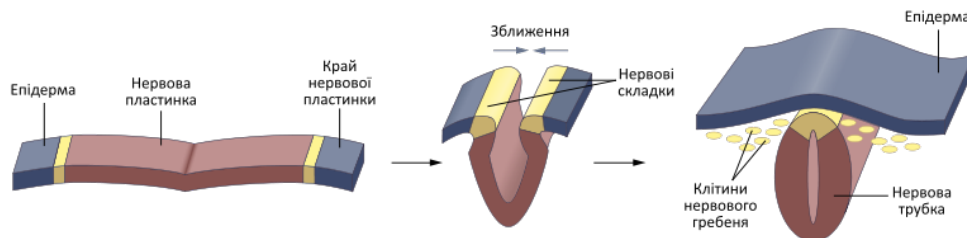
- Редукційні зміни (*формально можна вважати гетерохроніями, що ведуть до недорозвитку*)
- Гетеротопії: менш поширені, ніж гетерохронії через значний консерватизм систем регуляції плану будови тіла (система Нох-генів тощо).
- Утворення нових структур шляхом злиття структур-попередників або шляхом зміни характеру сполучення між ними (*формально можна вважати своєрідними гетеротопіями*).
- Поява структур “на рівному місці”, без очевидних попередників.

# Новації в еволюції

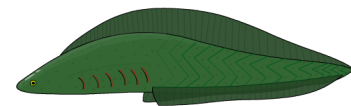
- Походження еволюційних новацій:
  - об'єднання старих генів до нових систем регуляції.
- Поява нових генів:
  - Поступова зміна старих генів
  - Дуплікації з подальшою диференціацією [Haldane, 1932](#)
    - спорідненість досить несхожих генів:
      - серинова протеаза, фактор росту нервів, фактор росту епідермісу
      - тромбін, трипсин
  - Гібридизація, горизонтальне перенесення тощо.

[Wagner, Lynch, 2010](#)

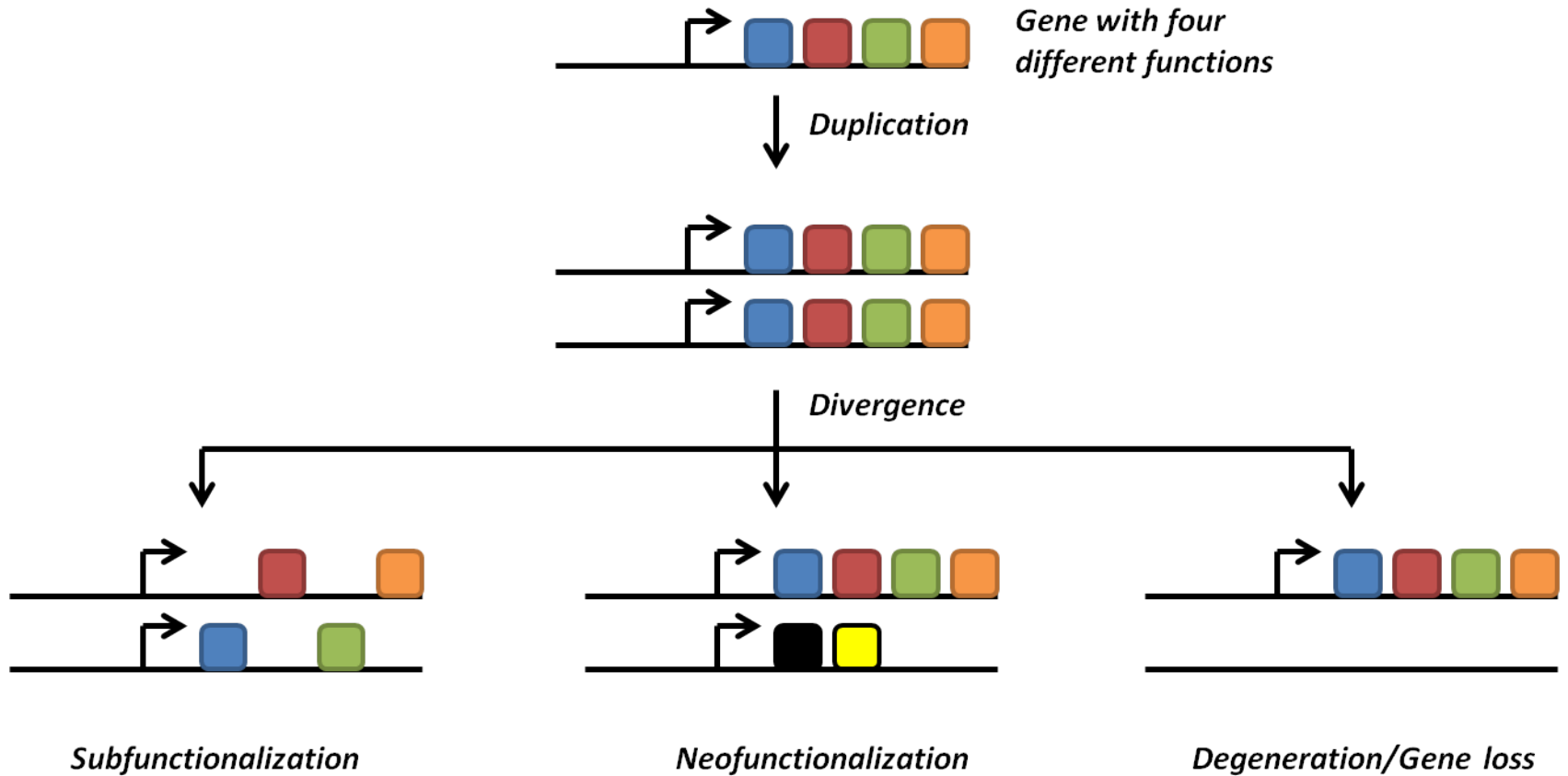
*Branchiostoma*



*Myllokunmingia*

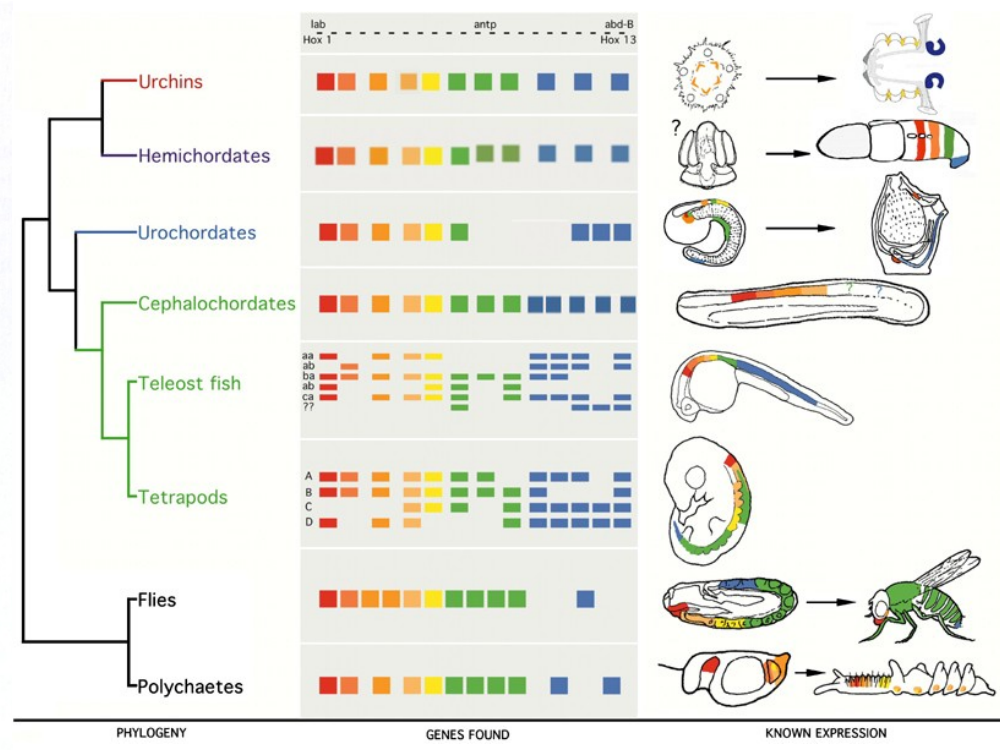
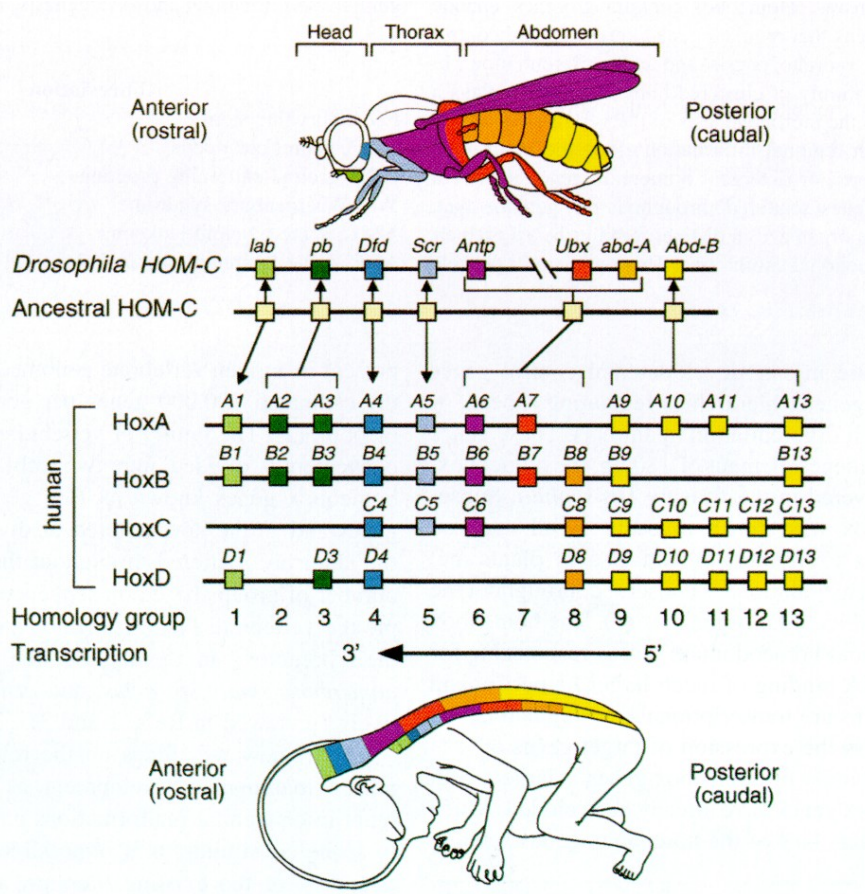


# Можливі еволюційні наслідки генних дуплікацій



<https://misciwriters.com/2017/03/28/of-sporks-and-scorpions-where-do-genes-come-from/>

# Дуплікація Нох-генів в еволюції хребетних як результат повногеномної дуплікації



[http://www.pinsdaddy.com/crustaceon-hox-gene\\_8cab\\*phuvykXsBEuD6qQT6g5bNqDzqiFiXFVaJOTyy0/](http://www.pinsdaddy.com/crustaceon-hox-gene_8cab*phuvykXsBEuD6qQT6g5bNqDzqiFiXFVaJOTyy0/)

# Гіпотеза про системні мутації

*Р. Гольдшмідт;*

*С. Дж. Гулд, Н. Елдрідж та С. Стенлі*

- Макроеволюцію не можна зрозуміти на основі гіпотез про нагромадження мікромутацій та добір; вона відбувається через реорганізацію геному внаслідок макромутацій з системним ефектом.
- Такі макромутації (хромосомні перебудови, гомеозисні мутації, перебудови систем генної регуляції тощо) впливають на перебіг онтогенезу й призводять до появи “перспективних монстрів”, що значно відрізняються від своїх батьків, але можуть бути преадаптовані до нових умов середовища і дати початок новим таксонам.
- Виходячи з цієї гіпотези, можна припускати:
  - Стрибкоподібне утворення нових таксонів; відсутність перехідних форм;
  - Вирішальну роль змін систем генної регуляції, а не змін структурних генів.



# Гіпотетичний приклад фіксації макромутації в еволюції ссавців (за: Воронцов, 1988)



Фенотипний вияв мутації у гені FOXP1

Wikipedia



# Гіпотетичний приклад фіксації макромутації в еволюції ссавців (за: Воронцов, 1988)



<https://www.facebook.com/chienleephography/photos/a.749727785071983.1073741829.738982946146467/884994828211944/?type=1&theater>

# Формування крила в кажанів



- Видовження передніх кінцівок: підвищено експресію генів, що кодують регуляторні білки:
  - *Vmp2* (Sears et al. 2006);
  - *Prx1* (Cretokos et al 2008);
  - *HoxD13* та *GCR* (Ray & Capecchi 2008).
- Блокування апоптозу клітин міжпальцевої мезенхіми і формування крилової перетинки дією специфічних факторів:
  - *Fgf8* та *Gremlin* (Weatherbee et al. 2008).



## Еволюція здатності до ехолокації в кажанів

- Найімовірніше, відбувалася вже після набуття здатності до силового польоту.
- Багато незрозумілого: час появи здатності до ехолокації; скільки еволюційних ліній одержали цю здатність тощо.

Виявлено конвергентну еволюцію первинної структури гена

*Prestin*:

- У різних еволюційних лініях ехолокуючих кажанів (Li et al. 2008);
- У ехолокуючих рукокрилих та китоподібних (Li et al. 2010; Liu et al. 2010).