

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

# **ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ**

І. І. Дзевєрін

## **Лекція 8**

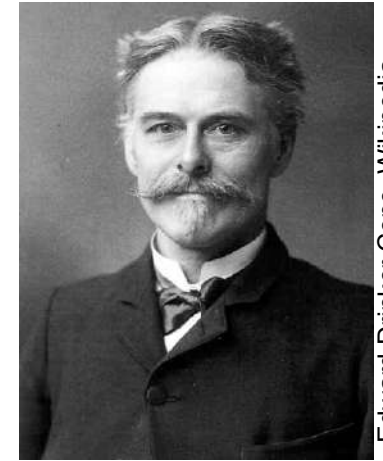
### **Еволюція філогенетичних ліній: спрямування еволюції**

# Телеологічний підхід до еволюції

Диспропорціональність, перерозвиток певних структур як результат цілеспрямованої еволюції



*Eobasileus*: <http://dino-art.blogspot.com/2014/06/eobasileus.html>

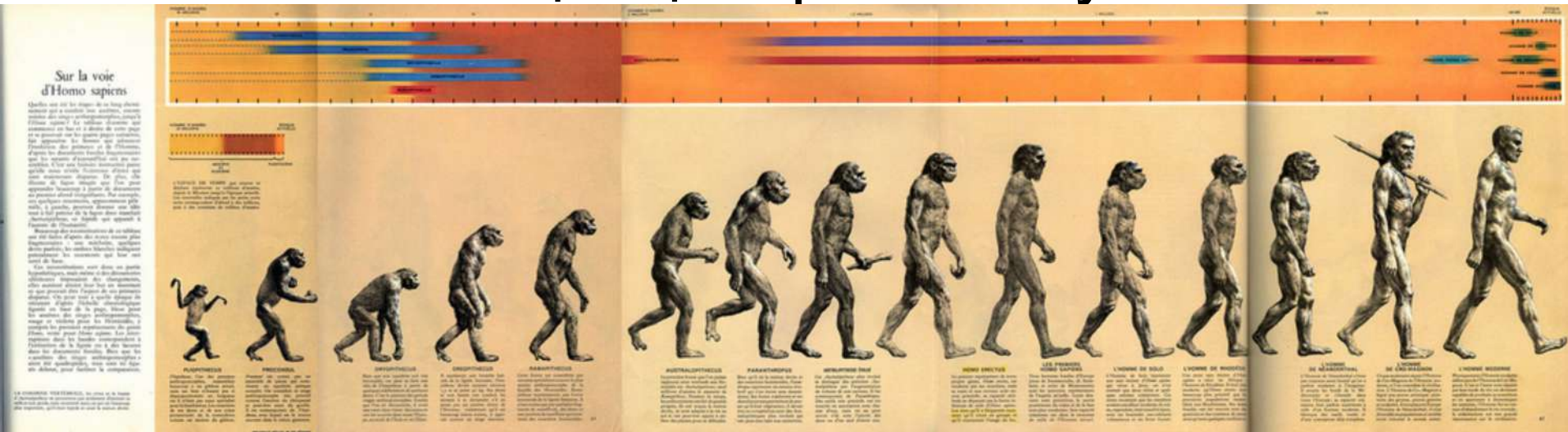


Edward Drinker Cope, Wikipedia

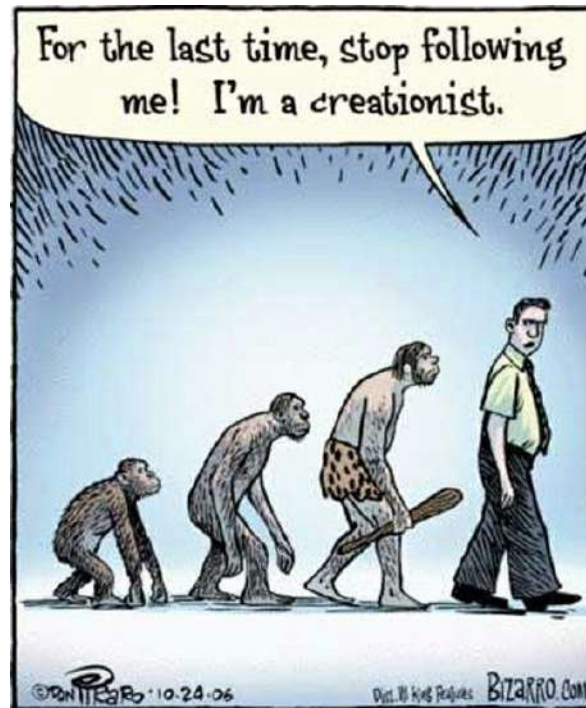


Отто Шиндевольф, Википедия

# Концепція ортогенезу



<http://darwin2009.blog.lemonde.fr/2009/12/15/metamorphoses-de-l%e2%80%99evolution-le-recit-d%e2%80%99une-image/>



# Еvolvability та біологічні обмеження еволюційного процесу

- Темпи еволюційних змін зазвичай досить низькі, і це виглядає парадоксальним з огляду на наявність значної спадкової мінливості та численні приклади швидких та масштабних адаптивних перетворень [Futuyma, 2010].
- Гіпотетичні причини стазису:
  - Генетичні обмеження [Hansen, Houle, 2004; Blows, Hoffmann, 2005; Walsh, Blows, 2009];
  - Конструктивні та онтогенетичні обмеження [Gould, Lewontin, 1979; Alberch, 1980];
  - Дія стабілізуючого добору [Charlesworth et al., 1982; Lynch, 1990; Estes, Arnold, 2007];
  - Математичний артефакт [Bookstein, 1987; Roopnarine, 2003];
  - Сумарний ефект численних змін у різних напрямках [Stanley, Yang, 1987; Gingerich, 1993, 2001];
  - Контрбаланс різноспрямованих векторів рушійного добору [Северцов, 1990];
  - Обмежені можливості еволюційних змін у збалансованих екосистемах [Красилов, 1986; Расницын, 1987; Жерихин, 2003];
  - та деякі інші (огляди див.: [Maynard Smith et al., 1985; Estes, Arnold, 2007; Futuyma, 2010]).



# “Живі копалини”

*Limulus polyphemus* та *Mesolimulus walchi*



[https://www.mindenpictures.com/search/preview/horseshoe-crab-limulus-polyphemus-and-extinct-horseshoe-crab-mesolimulus/0\\_00427224.html](https://www.mindenpictures.com/search/preview/horseshoe-crab-limulus-polyphemus-and-extinct-horseshoe-crab-mesolimulus/0_00427224.html)

# “Живі копалини”

Стабільність генотипу  
або стабільність  
умов існування?



Living fossil, Wikipedia  
Xiphosura, Wikipedia

Queensland lungfish, Wikipedia  
Brughagedissen, Wikipedia

# “Заборонені” конструкції

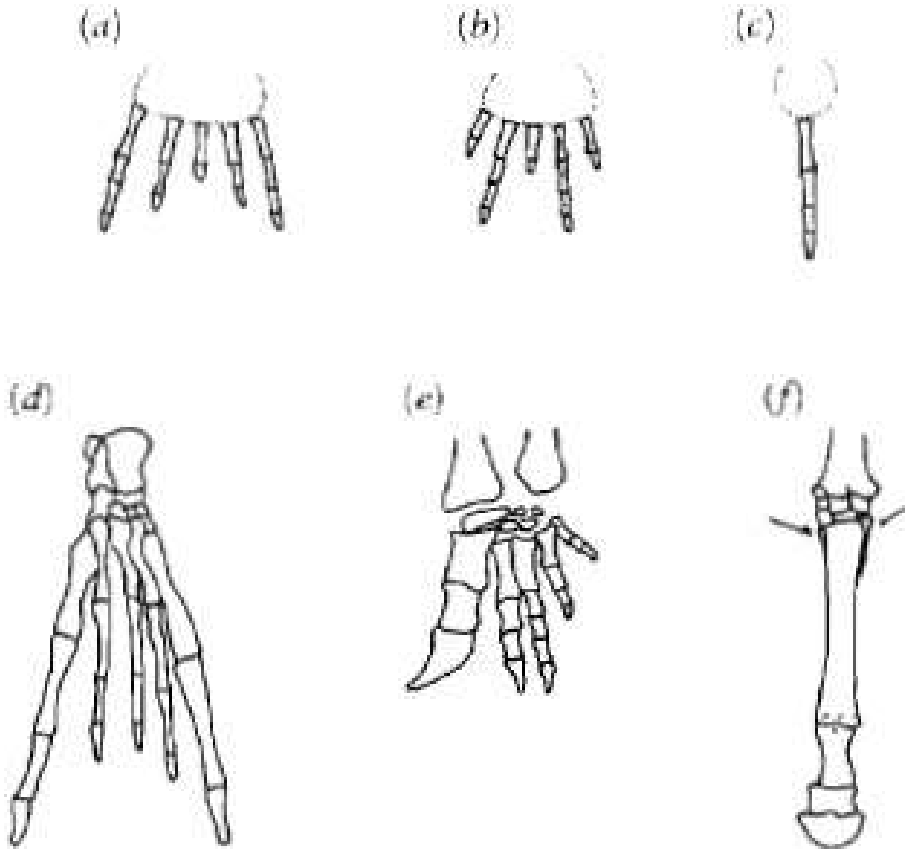


Figure 22-7. (a to c) Examples of digit patterns that are forbidden in terms of the Stock and Bryant version of the polar coordinate model for digit formation. Digit complexity is shown as phalangeal number for convenience. (d to f) Identified forbidden morphologies. (d) The fin of the elephant seal (*Macrorhinus leoninus*). Although the phalangeal formula is acceptable, the lateral and medial digits are clearly more complex than the three central digits. (e) The forelimb pattern of the reptile *Massospondylus*. Although the phalangeal formula is acceptable, the most complex digit in terms of phalangeal number (the central digit) is separated by one digit from the lateral digit, which is adjudged complex on structural grounds. (f) The single digit of the foot of the horse (*Equus caballus*). This clearly symmetrical digit is flanked proximally by two much reduced metatarsals (arrows). From Holder, 1983.



# Темпи та форми еволюції

Simpson, 1944



[https://people.ucsc.edu/~laporte/simpson/Photo\\_Album.html](https://people.ucsc.edu/~laporte/simpson/Photo_Album.html)

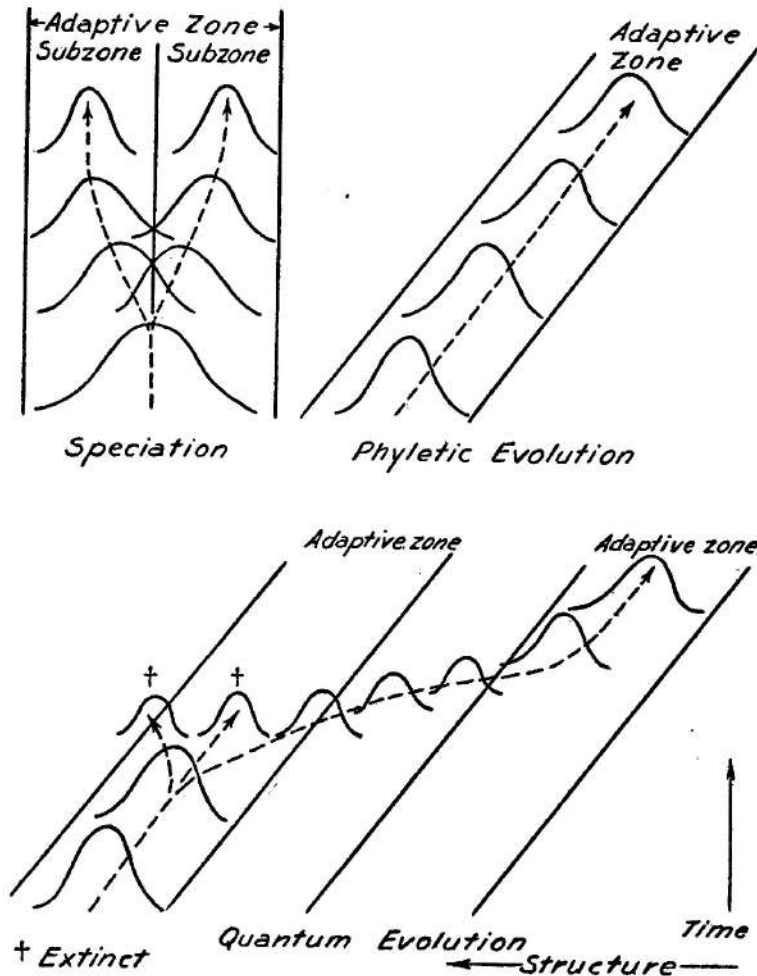


FIG. 31.—Diagrams of characteristic examples of the three major modes of evolution. In this and Figs. 32-33 the broken lines represent phylogeny and the frequency curves represent the populations in successive stages.

- Брадителія — низька швидкість
- Горотелія — середня швидкість
- Тахітелія — висока швидкість
  
- “Видоутворення”, або спеціація
- Філетична еволюція
- Квантова еволюція



# “Видоутворення”, або спеціація

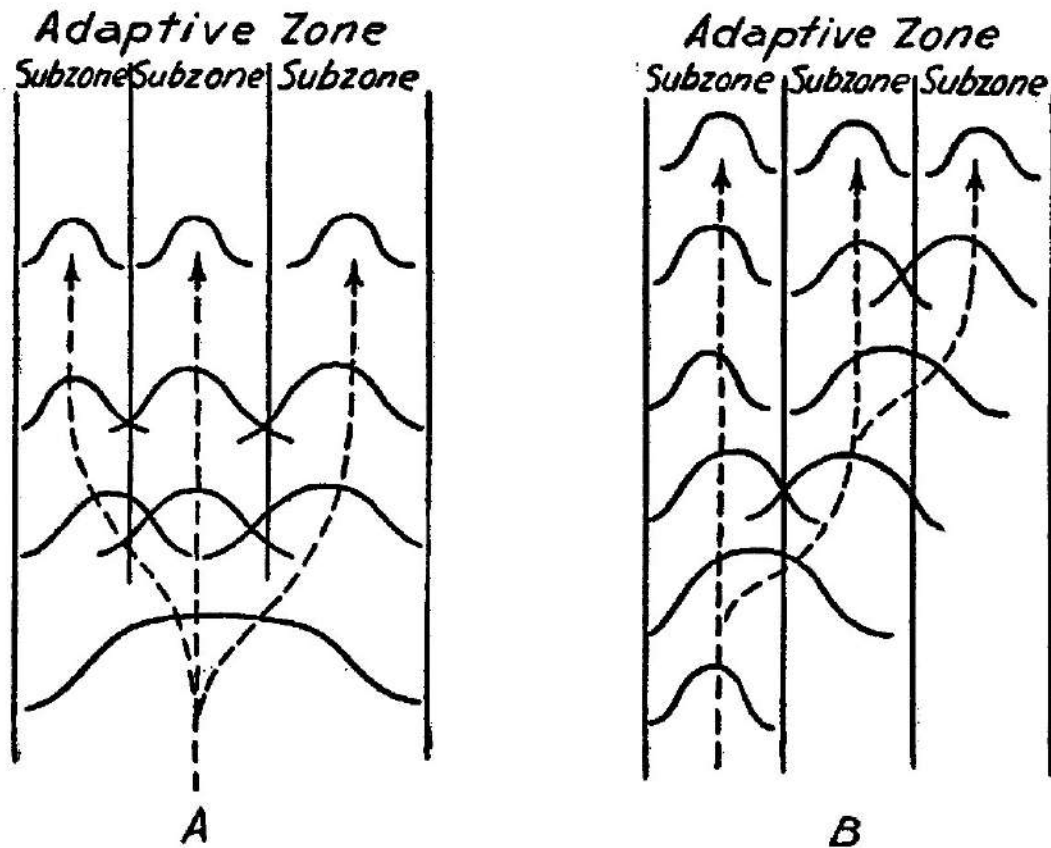


FIG. 32.—Two patterns of speciation: *A*, a single widespread population becoming differentiated into more specialized, locally adapted groups; *B*, a local population spreading into adjacent subzones, to each of which descendants become specially adapted.

# Філетична еволюція

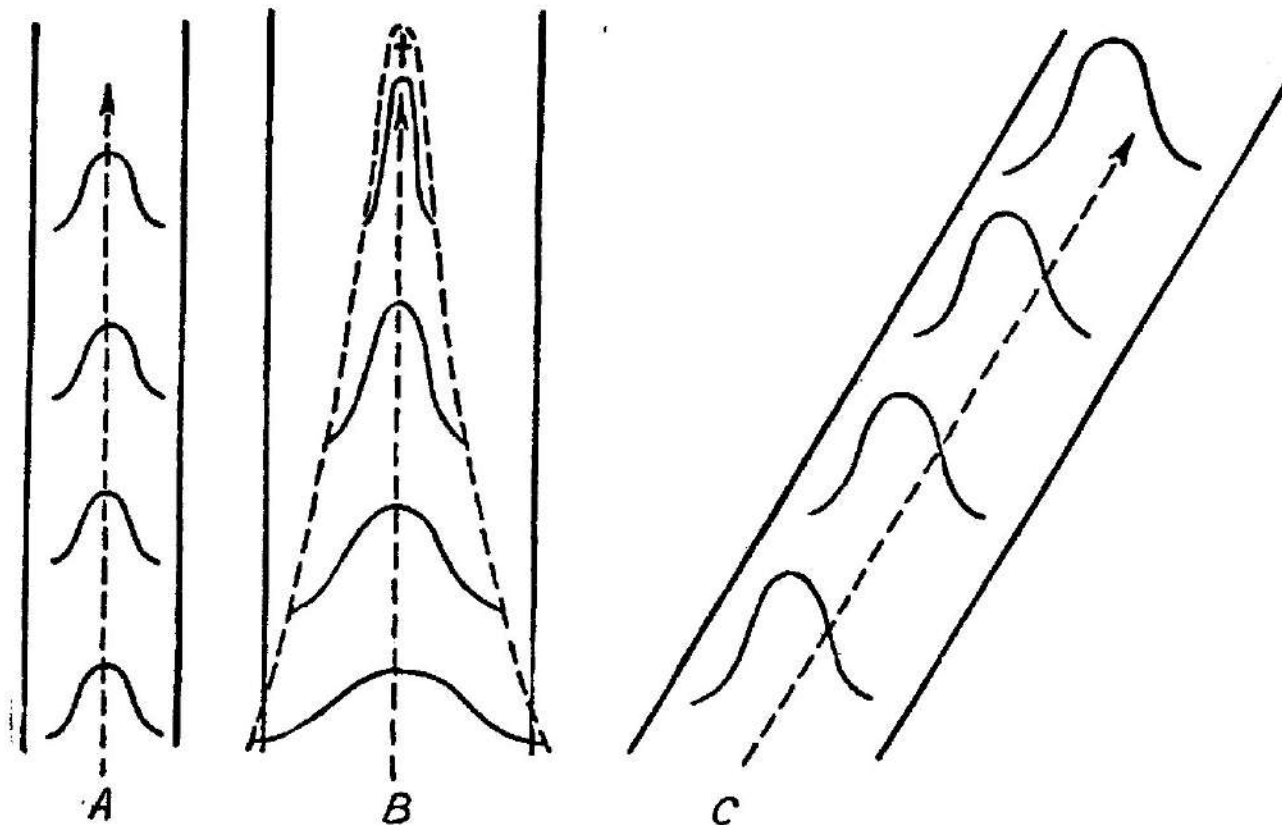
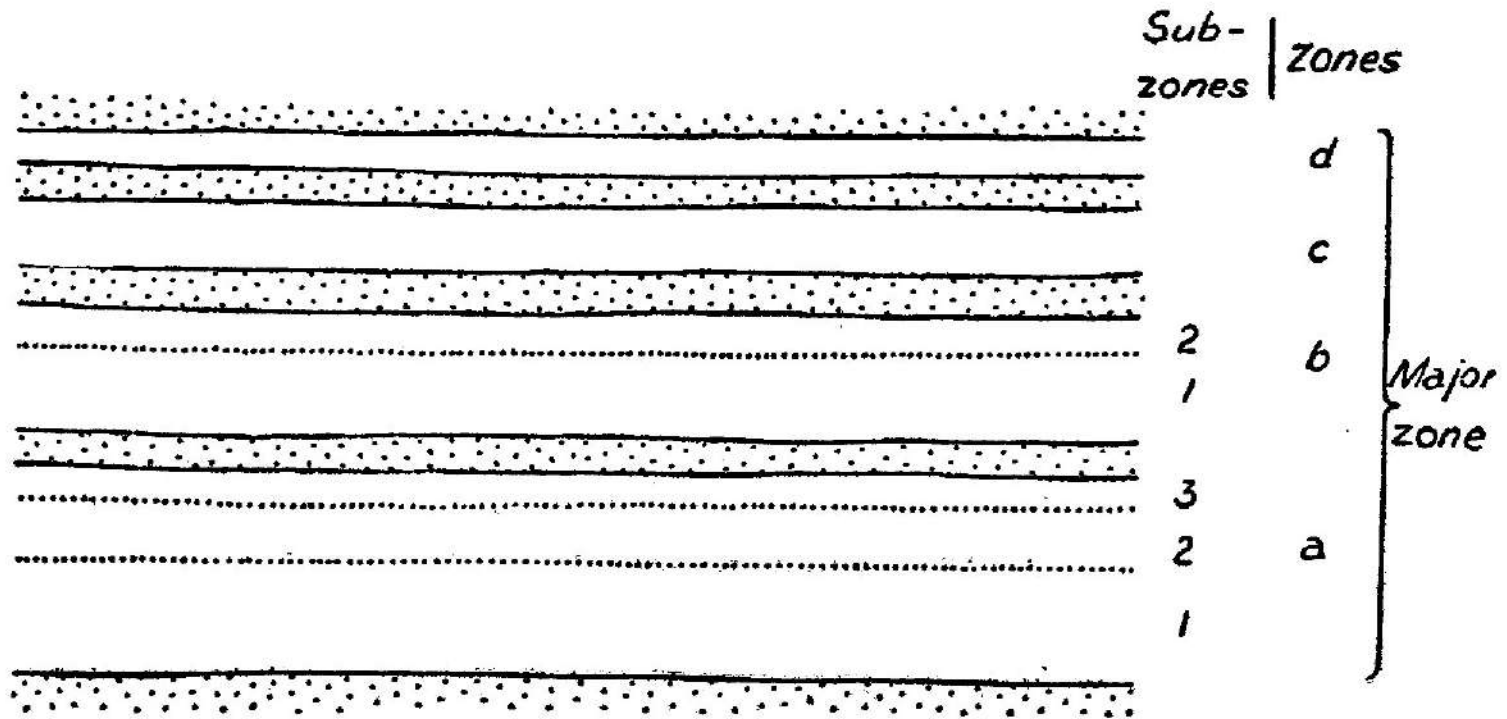


FIG. 33.—Three patterns of phyletic evolution: *A*, a population early well-adapted to a stable zone with little subsequent change; *B*, a population becoming narrower in adaptation, more highly specialized, and eventually extinct; *C*, a population slowly changing in response to a shifting adaptive zone.

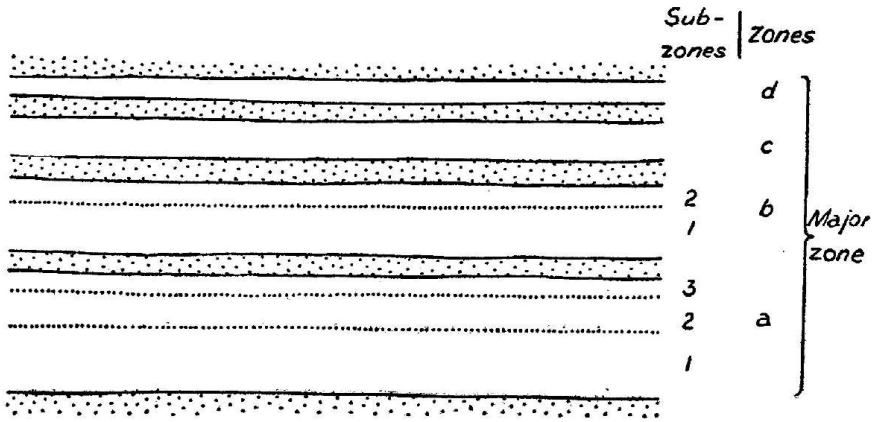
# Адаптивна зона



 *Discontinuities, or essentially instable ecological zones*

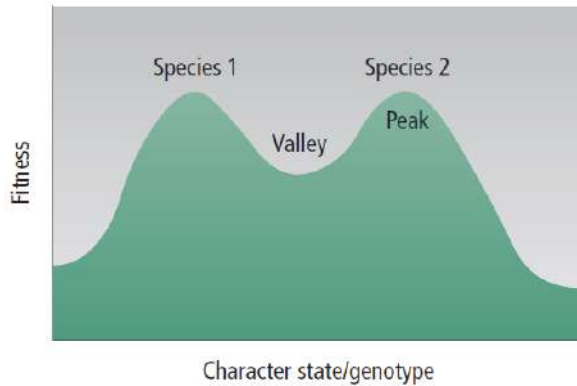
FIG. 26.—Diagram suggesting the complexity and nature of adaptive grid. The real grid is incomparably more complex than the diagram because it is not limited in number of dimensions or number and grades of subdivision.

# Адаптивна зона та адаптивний ландшафт

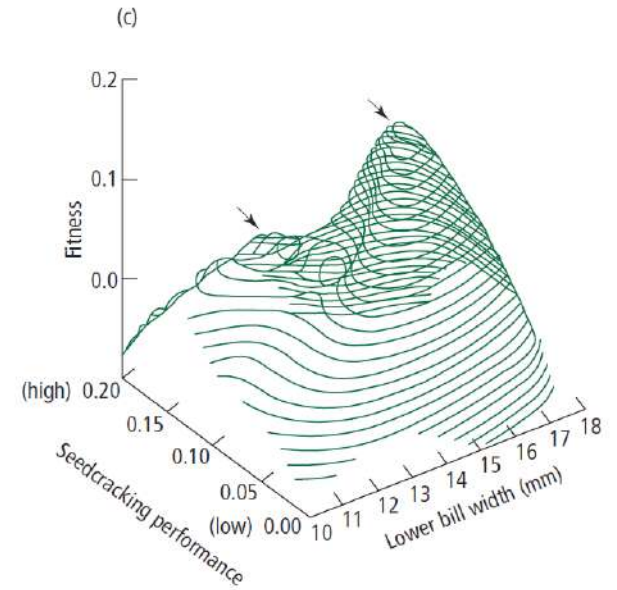
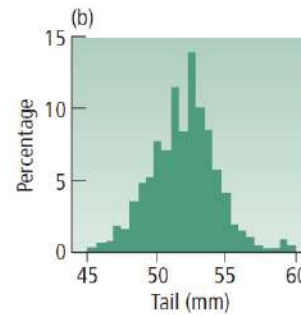
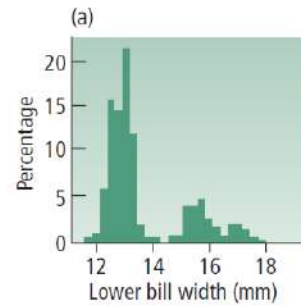


 *Discontinuities, or essentially unstable ecological zones*

Simpson, 1944



Ridley, 2004



Ridley, 2004



# Вселення у нову адаптивну зону

## Псевдоортогенетичний тренд

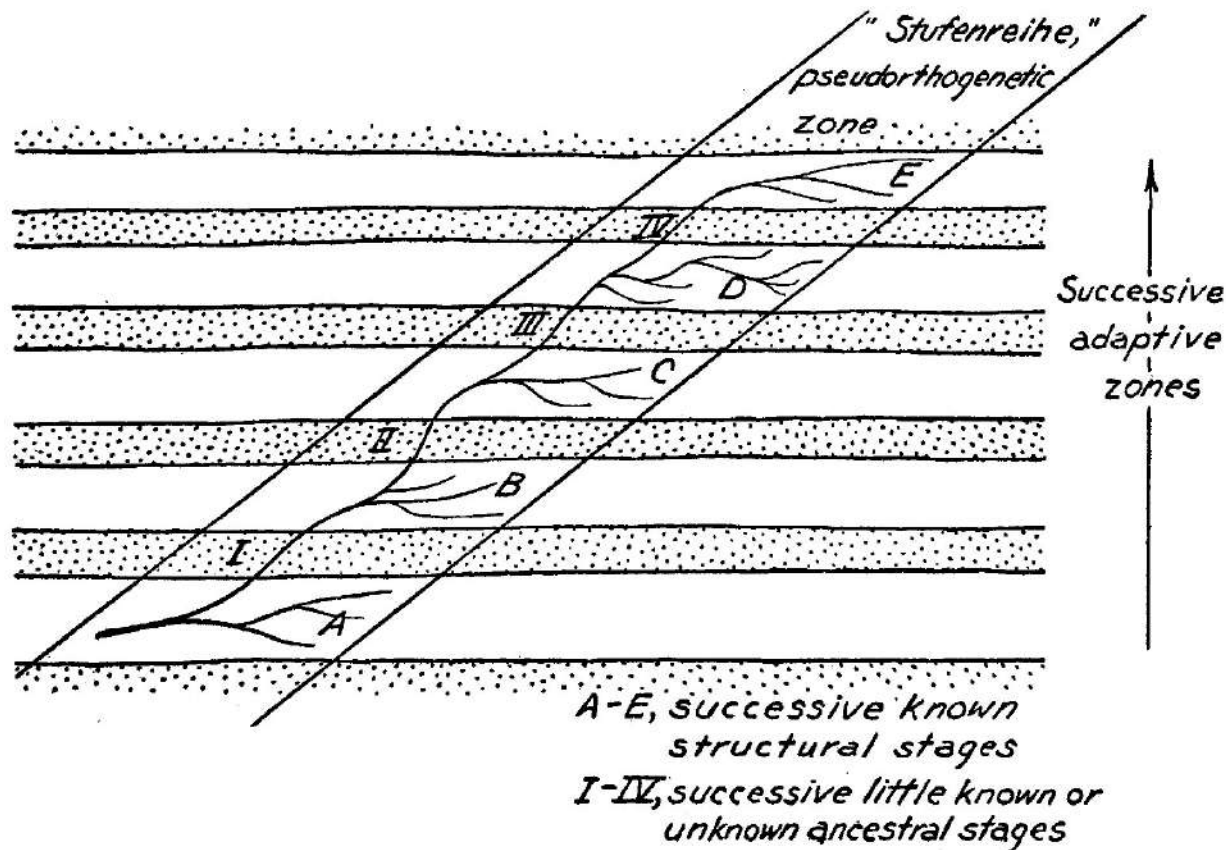


FIG. 29.—Diagrammatic representation on the adaptive grid of the step-like evolution of a group through successive occupation of different adaptive zones. The series A-E are *Stufenreihe* and may be taken as an orthogenetic series, although in fact the direction of evolution in each stage is not toward the next stage. This is, however, a reflection and to some extent an approximation of the undiscovered truly ancestral sequence, I-IV, the evolution of which is approximately rectilinear.

# Вселення у нову адаптивну зону

Від квантової до філетичної еволюції

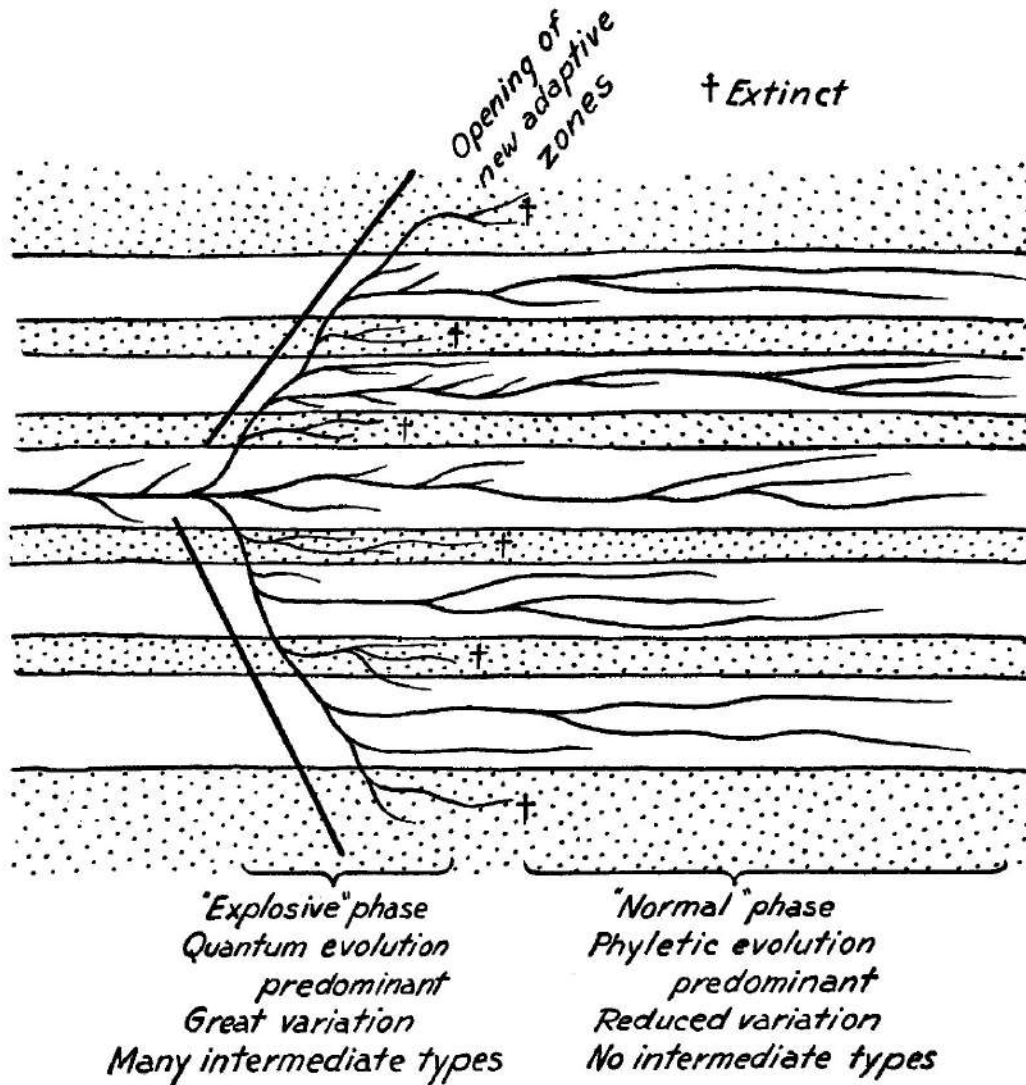


FIG. 35.—Diagram of "explosive" evolution by multiple quantum steps into varied adaptive zones, followed by extinction of unstable intermediate types and phyletic evolution in each zone. The pattern is like that of South American ungulates, although the diagram does not attempt to show their actual phylogeny in detail.

# Співвідношення між формами еволюції

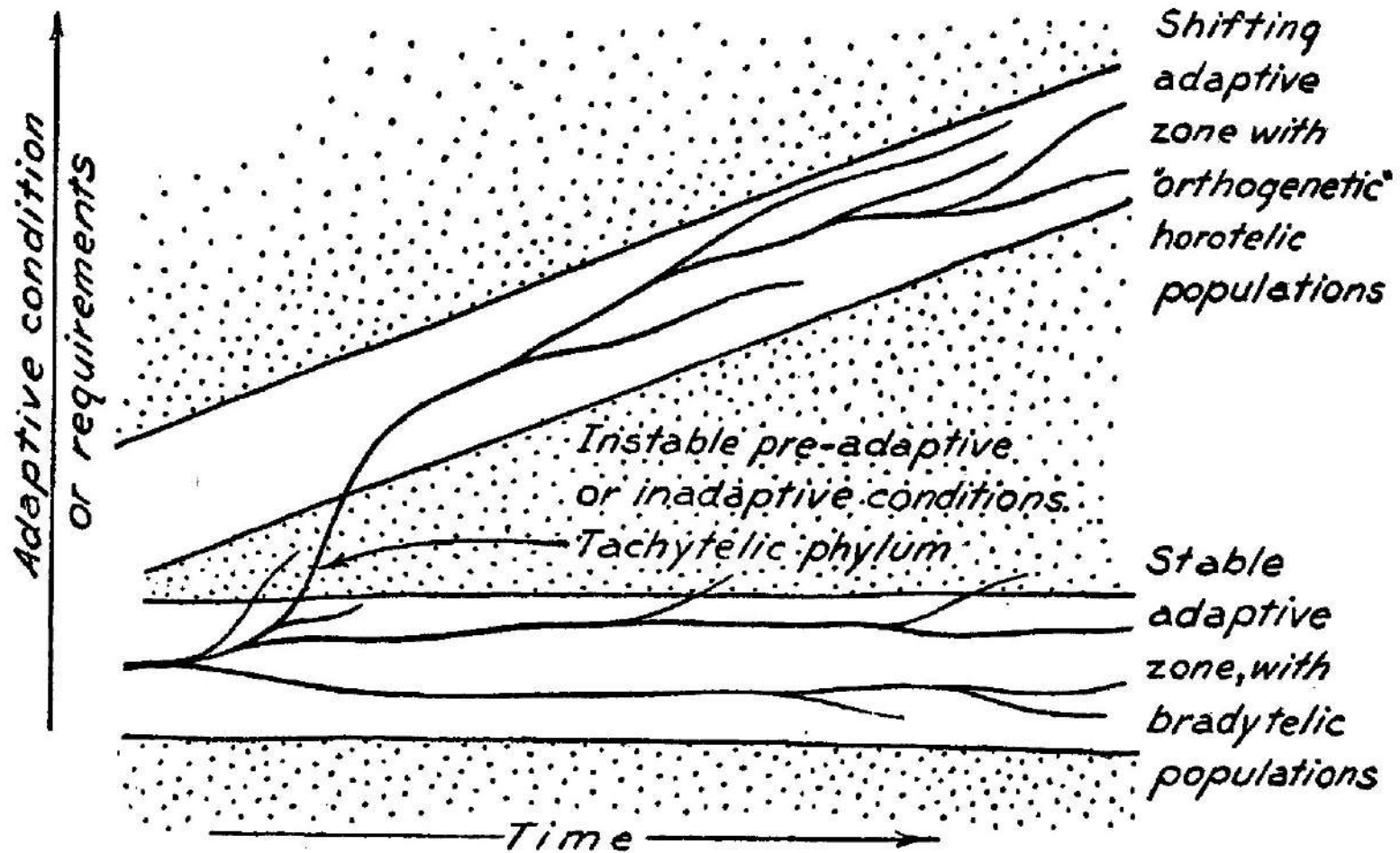


FIG. 28.—Diagrammatic representation on the adaptive grid of a bradytelic group, a tachytelic line arising from it, and the subsequent deployment and further evolution of this line as a horotelic group.

# Заселення нової адаптивної зони в еволюції пінгвінів



Penguin, Wikipedia

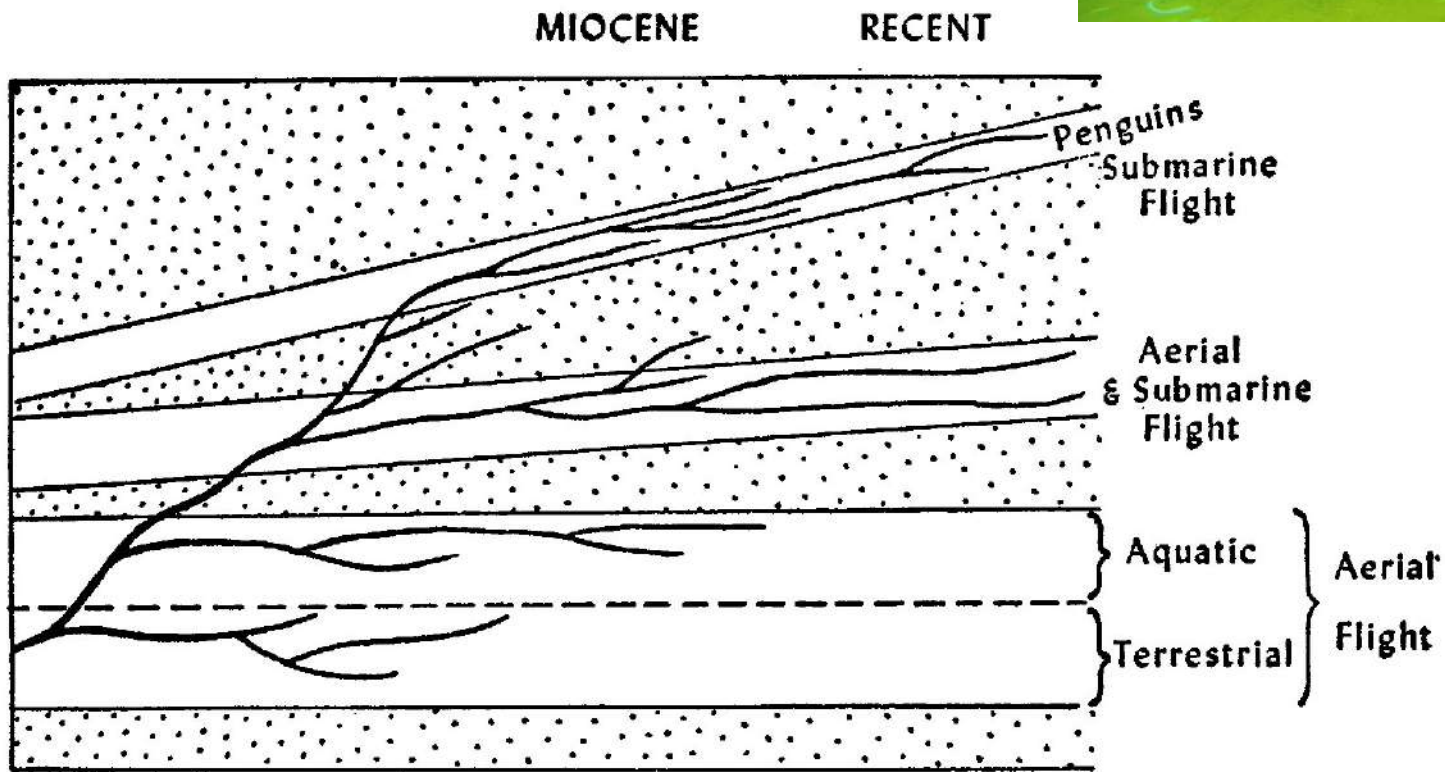


FIGURE 23. GRID DIAGRAM OF PENGUIN EVOLUTION. (From Simpson, 1946.)

Simpson, 1953





# Прогрес в еволюції

- **Біологічний прогрес**
  - критерії: збільшення чисельності; розширення ареалу; диференціація на підгрупи
- **Морфофізіологічний прогрес**  
(за О. М. Северцовим)
- Морфофізіологічний прогрес — досить рідкісне явище. Зазвичай рівень організації залишається сталим чи знижується.

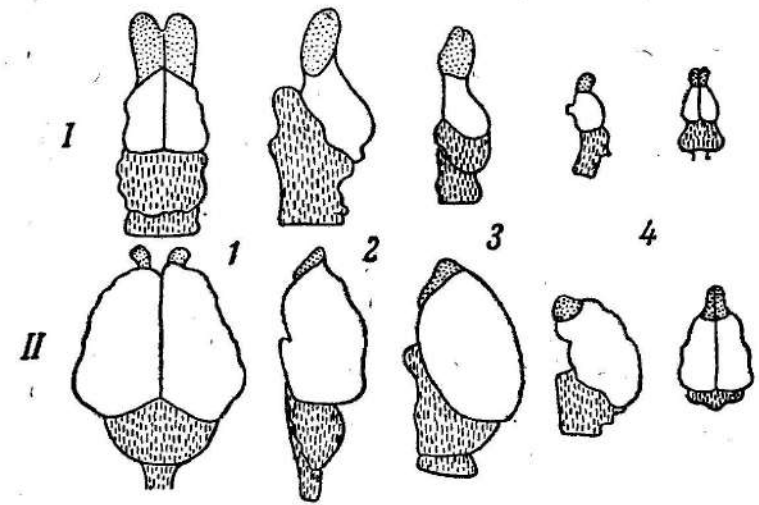


Рис. 183. Головной мозг ископаемых (I) и современных (II) представителей млекопитающих одного и того же отряда, сходных по величине тела. (По Осборну).

Точками обозначены обонятельные доли мозга; полушария переднего мозга оставлены белыми. 1 — мозг креодонта (*Arctocyon*) и собаки (*Canis*), вид со спинной стороны; 2 — мозг первичного копытного (*Phenacodus*) и свиньи (*Sus*), вид сбоку; 3 — мозг непарнокопытного амблипода (*Coryphodon*) и носорога (*Rhinoceros*), вид сбоку; 4 — мозг амблипода (*Uintatherium*) и гиппопотама (*Hippopotamus*), вид сбоку и со спинной стороны.

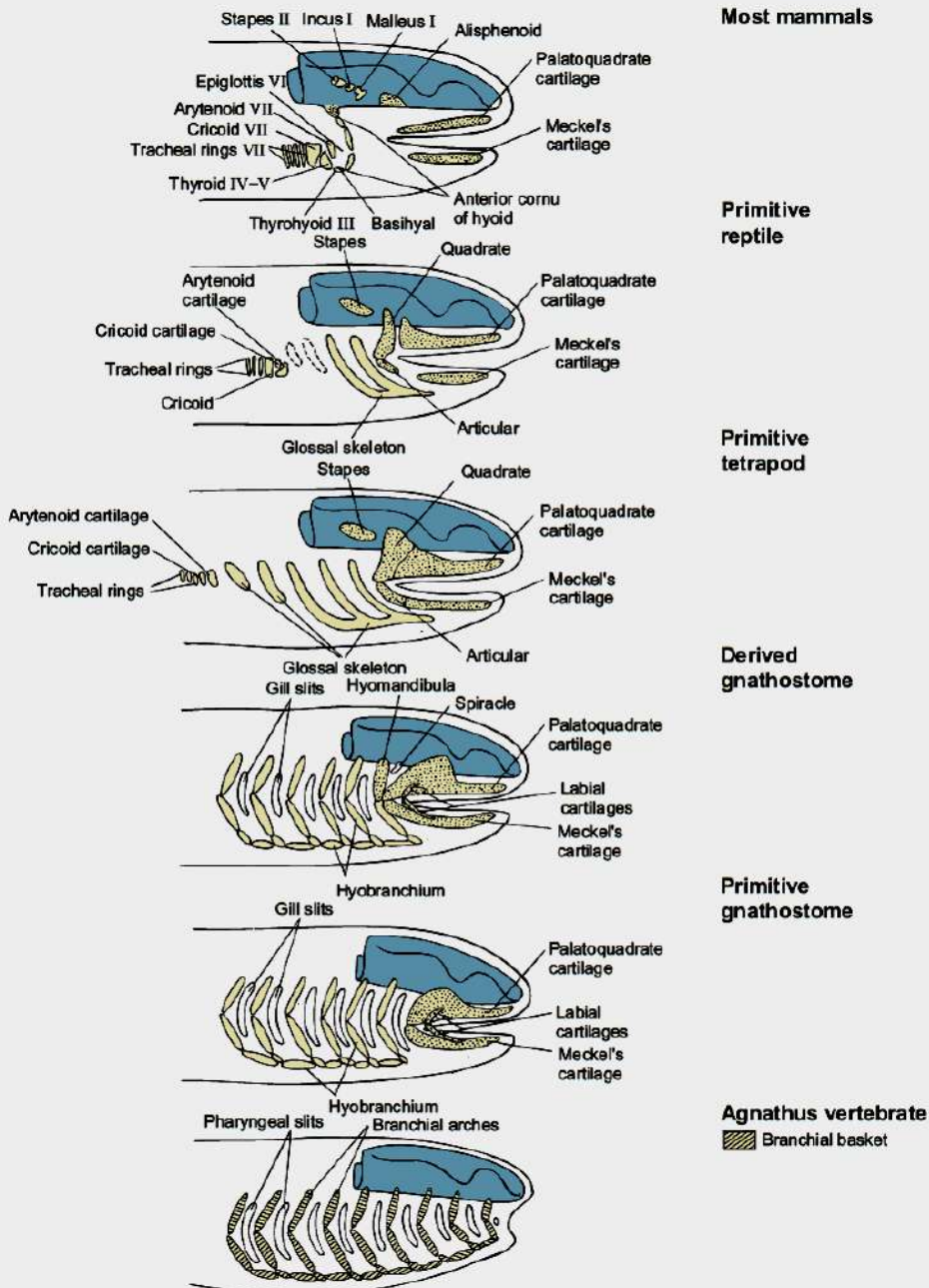
Полушария переднего мозга у всех современных форм значительно крупнее, чем у ископаемых представителей той же группы. Примеры направленных процессов в эволюции.

Шмальгаузен, 1969

# Прогрес в еволюції

Характерні риси морфофізіологічного прогресу:

- Основний критерій: диференціація частин і зростання інтеграції організму як цілого.
- Підвищення “енергії життєдіяльності” (Северцов), тобто зниження ентропії; зростання автономії організму та його здатності до індивідуальної адаптації (Шмальгаузен).



Kardong, 2012

**FIGURE 7.66** Phylogeny of the splanchnocranium. Notice how the branchial arches are remodeled to serve various functions within each succeeding group. Parts of the branchial basket become the jaws, tracheal cartilages, tongue supports, components of the neurocranium, and ear ossicles. Roman numerals indicate branchial arch number.



# Напрями еволюції (за О. М. Сєверцовим)

- Ароморфози — пристосувальні зміни, внаслідок котрих енергія життєдіяльності дорослих нащадків підвищується.
- Ідіоадаптації — пристосувальні зміни, внаслідок котрих енергія життєдіяльності дорослих нащадків не знижується і не підвищується.
- Загальні дегенерації — пристосувальні зміни, внаслідок котрих енергія життєдіяльності дорослих нащадків знижується.
- Ценогенези — пристосувальні зміни, внаслідок котрих енергія життєдіяльності та будова дорослих нащадків не змінюється, але збільшується кількість нащадків.



Черепahi: літографія Е. Геккеля (1904)

# Напрями еволюції (за І. І. Шмальгаузенем)

| Пути еволюції<br>(адаптацій-<br>морфоз) | Изменение внешней<br>среды                           | Изменение организма  | Последствия                                      |
|---|--|--|--|
| 1                                       | 2  | 3  | 4  |
| 1. Алломорфоз                           | Смена одной среды на другую, равноценную             | Замена одних приспособлений другими  | Биологическое процветание                        |
| 2. Теломорфоз                           | Смена среды на более узкую                           | Специализация, т. е. детализация приспособлений и их одностороннее развитие  | Биологическая стабилизация и утрата пластичности |
| 3. Гиперморфоз                          | Быстрое изменение среды                              | Переразвитие (инадаптивные изменения — непропорциональное увеличение размеров)   | Вымирание  |
| 4. Катаморфоз<br>(Гипоморфоз)           | Упрощение среды<br>Задержка в среде обитания личинки | Деспециализация, т. е. утрата приспособлений<br>(Недоразвитие)   | Возможность новых путей эволюции                 |
| 5. Ароморфоз                            | Быстрая смена среды на более широкую                 | Поднятие организма на высшую ступень и повышение жизнедеятельности.<br>Развитие новых приспособлений широкого значения | Биологический расцвет и расселение               |
| 6. Эпиморфоз                            | Максимальное расширение среды                        | Высшее развитие головного мозга и активность органи-   | Биологический расцвет и расселение               |



# Співвідношення напрямів еволюції

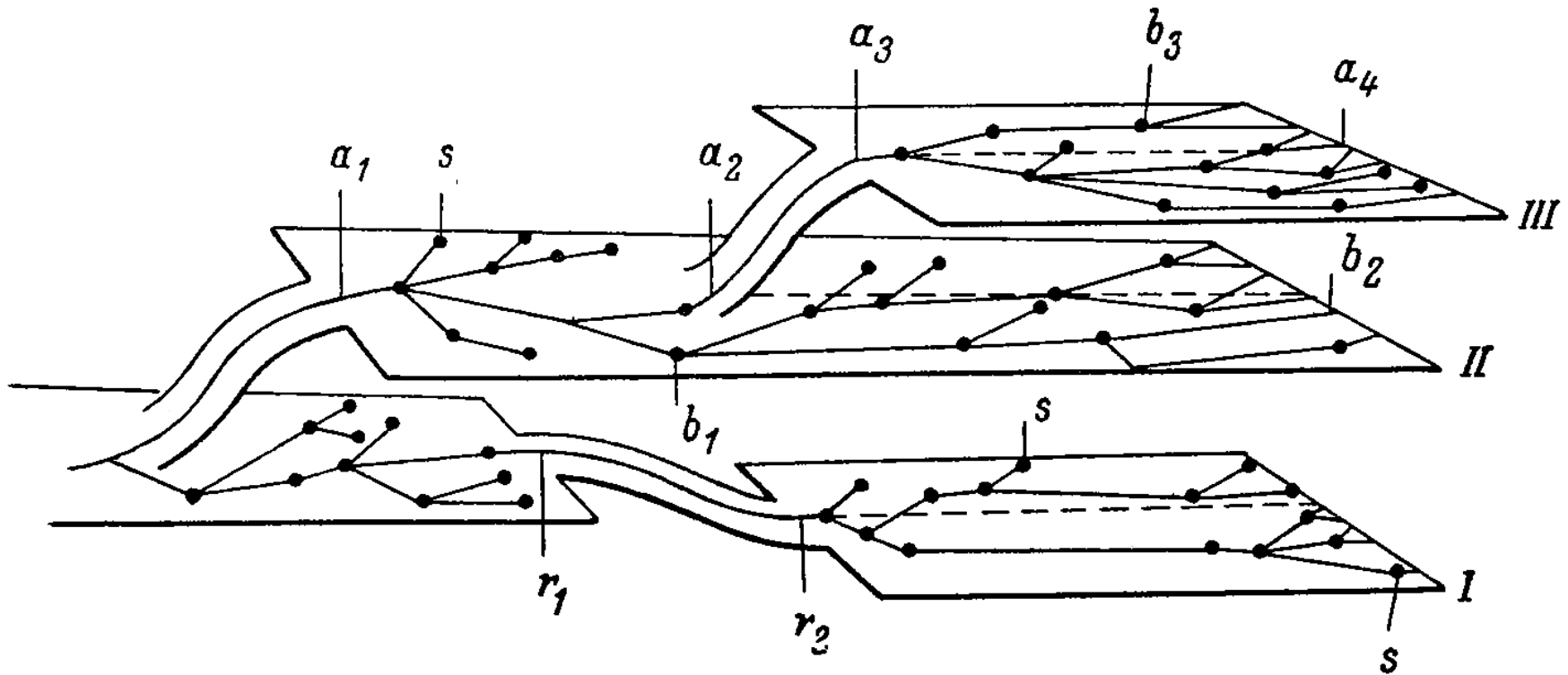
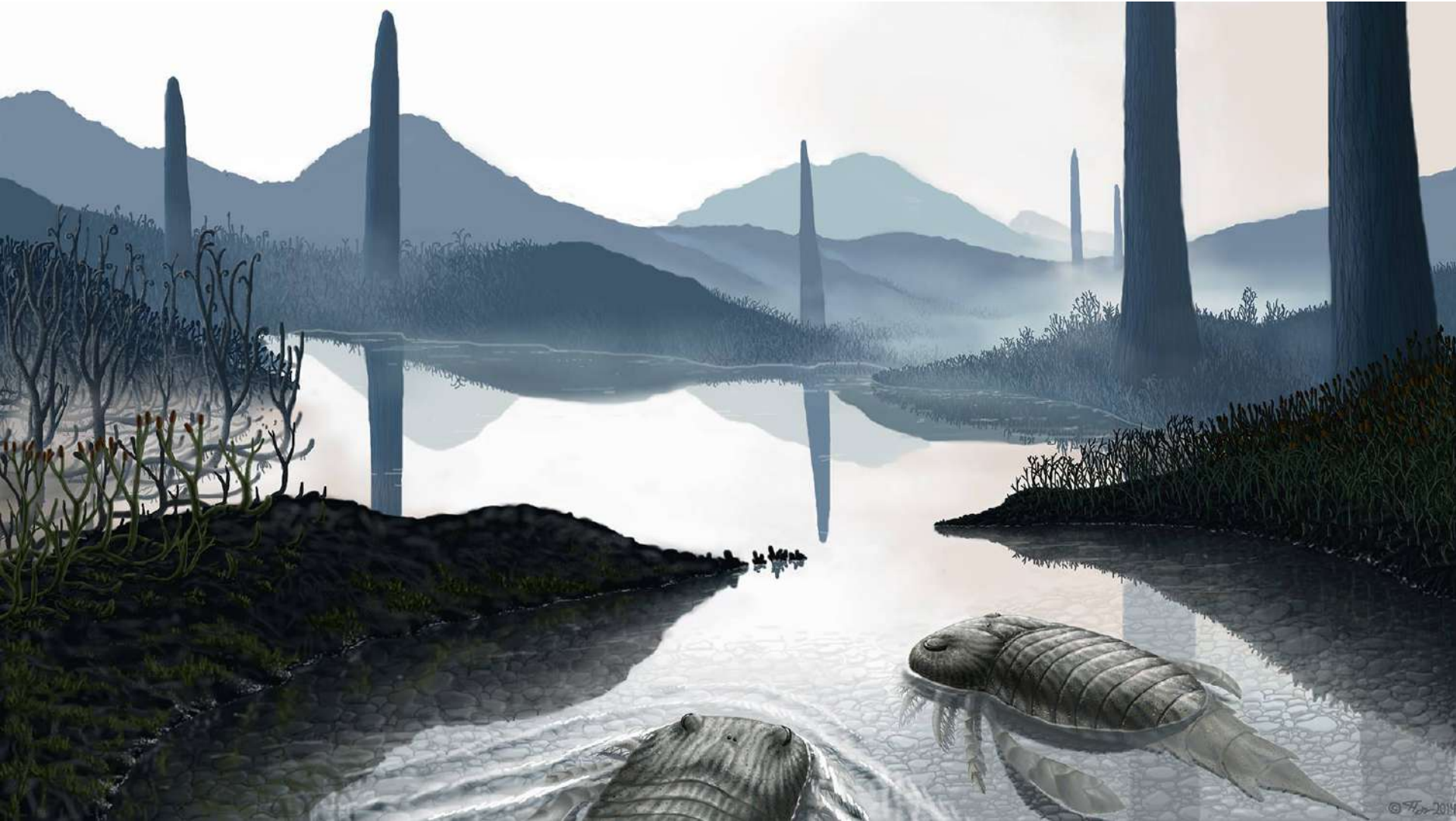


Рис. 163. Схема еволюційних перетворень. (По А. Н. Северцову).

Ароморфозы (а) показаны в виде подъема на более высокий уровень (плоскости II и III); идиоадаптации (алломорфозы) — в виде отклонений в пределах данной плоскости (b); специализации (теломорфозы) — s; регресс (катаморфоз) отмечен буквами r как спуск на ниже лежащую плоскость (I).

# Заселення нових адаптивних зон — шлях формування нових вищих таксонів





# Акумуляція ароморфозів загального значення (на прикладі вищих рослин)

- Диференціація тканин, багатоклітинні вегетативні і статеві органи (усі вищі рослини, починаючи від мохоподібних)
- Провідні системи (судинні рослини)
- Перехід від спорового розмноження до розмноження насінинами (насінні рослини)
- Вдосконалення насінини, подвійне запліднення, квітки, плоди (покритонасінні рослини)

Зменшення залежності від водного середовища

Редукція гаплоїдного покоління



Мохи: літографія Е. Геккеля (1904) 23

# Еволюція механізмів еволюції

- Прискорення еволюційних змін у крупних високоорганізованих організмів унаслідок зростання ролі добору та зменшення ролі невибіркової елімінації
- Зміна форм боротьби за існування та природного добору залежно від рівня організації та активності організмів
- Кращі перспективи прогресивної еволюції (передусім, досягнення багатоклітинної організації) у еукаріотів
- Кращі перспективи прогресивної еволюції у організмів, здатних до амфіміксису (через появу інтегрованих генофондів, диплоїдності, можливості перерозподілу генів між особинами)
- Забезпечення біосфери вільною енергією завдяки появі фотосинтезу

