**Лекція 7**

(для самостійного вивчення)

**Еволюція онтогенезу**

***Особливості онтогенезу в різних систематичних групах***

Онтогенез (гр. он – сутнє + генезис) – індивідуальний розвиток організму від яйця до смерті, а у випадку розмноження поділом – від одного ділення до наступного. Термін уведено Е. Геккелем у 1866 році.

Розвиток у багатоклітинних організмів виконує дві основні функції – 1) під час розвитку створюється різноманіття клітин і визначається послідовність подій в межах кожного покоління; 2) забезпечується безперервність життя при переході від одного покоління до наступного. Перша функція полягає у створенні всіх типів клітин та їх організації і складається з диференціювання – виникнення клітинного розмаїття; морфогенезу – організації утворених клітин та росту – збільшення розмірів. Друга функція зводиться до розмноження.

Слід розуміти, що статевий процес та розмноження – це різні явища, які можуть існувати окремо одне від одного. Розмноження – це процес виникнення нових особин, а статевий процес – це створення нових комбінацій генів, що походить від двох особин. В організмів, що розмножуються простим поділом, статевий процес відсутній. Найпростіші та бактерії можуть здійснювати статевий процес без розмноження. У бактерій за допомогою статевих пилів, або фімбрій (статевих ворсинок) відбувається обмін генами між різними особинами; в парамецій статевий процес здійснюється шляхом кон’югації, а розмноження – простим поділом. У випадку об’єднання цих процесів говорять про статеве розмноження. При виникненні останнього з’являються дві прогресивні риси:

1) мейоз, за допомогою якого відбувається редукція диплоїдного набору хромосом до гаплоїдного;

2) механізм розпізнавання особин, що відрізняються за статтю (спеціалізовані ділянки на клітинних мембранах завдяки специфічним компонентам).

Тривалість життя обмежена, але основні відмінності одно- та багатоклітинних організмів полягають в тому, що в перших кожна клітина може дати початок новим особинам, зберігаючи свою речовину (біологічне безсмертя). У багатоклітинних відбувається уособлення клітин зародкового шляху, які дають початок статевим клітинам і забезпечують появу потомства. Соматичні клітини смертні й нездатні брати участь у статевому розмноженні. Таким чином, перехід до багатоклітинності супроводжувався ускладненням, збільшенням його тривалості та втратою безсмертя.

Існують суттєві відмінності й між рослинами та тваринами в здійсненні онтогенезу. Це стосується як співвідношення окремих етапів онтогенезу, чергування життєвих циклів, так і процесів диференціювання. У тварин, не дивлячись на надзвичайне різноманіття типів онтогенезу, у більшості випадків найважливішими стають чотири процеси. Дроблення – це ряд мітотичних поділів, що відбуваються надзвичайно швидко і призводять до розподілу обсягу цитоплазми зиготи між дрібними дочірніми клітинами (бластомери). Гаструляція полягає в клітинних пересуваннях, що призводять до утворення багатошарового зародка та диференціювання клітин на три зародкових листка. Ектодерма дає початок епідермісу та нервовій системі, ентодерма формує травну трубку та пов’язані з нею органи й дихальну систему, а мезодерма дає початок більшості органів. Органогенез полягає у взаємодії та переміщеннях окремих клітин, наслідком чого стає утворення органів. І останній процес – це гаметогенез, початок якому дають первинні статеві клітини (їх формування відбувається на перших етапах диференціювання).

Таким чином, у тварин основні етапи диференціювання припадають на період ембріонального розвитку. У рослин же морфогенез та ріст переважають над диференціюванням і здійснюється це в постембріональний період. Основною причиною подібних відмінностей можна вважати принципові відмінності в організації унітарних та модулярних організмів. Різна спрямованість в розвитку більшості унітарних організмів („створення” організму в ембріональний період та його функціонування в подальшому) протиставиться односпрямованому розвитку модулярних видів (як формування. Так і функціонування організму здійснюється циклічно водночас).

Серед тварин найбільших відмінностей набуває прямий розвиток та наявність в онтогенезі метаморфозу. Біологічний зміст наявності личинкової стадії полягає в тому, що відбувається розподіл функцій живлення, росту, розселення та розмноження між різними фазами розвитку. Якщо ж личинки та імаго живуть в різних умовах, це сприяє розширенню в певній мірі екологічної толерантності та більш повному засвоєнню ресурсів. Метаморфозом називають сукупність процесів, що веде від личинкової організації до дорослої форми. Під час цього процесу відбувається зникнення спеціальних пристосувань до личинкового способу життя і формування імагінальних органів. Відповідним чином змінюється й поведінка тварин. При чому, для здійснення метаморфозу необхідні специфічні умови.

Суттєві відмінності стосуються також і тривалості як онтогенезу в цілому, так і його окремих етапів. Загальна тривалість життя настільки розкидана в різних групах організмів, що складно казати про будь-яку закономірність. Багатоклітинні організми представлені як ефемерними організмами, що існують кілька тижнів (пеніцилум тощо), так і дуже тривало існуючими видами (до кількох тисяч років – секвоя, тис тощо). У тварин певного значення набуває співвідношення тривалості різних періодів онтогенезу. При порівнянні виводкового та нагніздного типів онтогенезу в птахів та ссавців, виявляється, що тривалий період “безпорадності” організму в постнатальний період сприяє кращому розвитку інтелектуальних здібностей. Найяскравішим прикладом останнього може вважатись людина, в якої цей період триває найдовше серед тварин.

***12. 2 Цілісність та стійкість онтогенезу***

Згідно з сучасними уявленнями, диференційовані клітини дорослого організму за генетичним набором не мають принципових відмінностей від генетичного матеріалу, який містився в зиготі. Все ж розмаїття клітин та їх функціональна спеціалізація виникає внаслідок процесу диференціації, яка викликає експресію певної частини генів таким чином, що різні клітини синтезують різні білки. Але навіть у диференційованих клітинах гени, що не використовуються, зберігаються у такій формі, що за півні умови може відбутись їх експресія. В особливих випадках диференціювання супроводжується втратою частини генетичного матеріалу, що слід розглядати не причиною, а наслідком самого процесу диференціювання.

Зараз доведено наявність генів, які здатні переключати шляхи розвитку певних клітин, формуючи один із можливих варіантів. Сама ж робота подібних „генів-регуляторів” зумовлюється міжклітинними взаємодіями в організмі під час розвитку. Структурна та функціональна цілісність особини спирається на взаємозв’язок та взаємодію онтогенетичних диференціювань. Всі їх етапи є взаємопов’язаними, кожний наступний спирається на попередній та робить можливим майбутній – таким чином вони доповнюють один одного.

Великого значення в онтогенезі набувають *кореляції та координації*, уявлення про які активно розвивав І.І. Шмальгаузен. За його поглядами, кореляції – це взаємозалежність у розвитку певних частин організму, коли зміни в одному органі супроводжуютья відповідними змінами в іншому. Геномні кореляції є первинними в розвитку організму та спираються на явище зціплення та плейотропної дії генів (забарвлення квіток гороху зумовлює також забарвлення плоду тощо).

Морфогенетичні кореляції встановлюються під час розвитку певних органів шляхом їх взаємодії – зміни певної частини залежать не лише від процесів, що здійснюються в ній, але ще й від процесів, які здійснюються у сусідніх ділянках. Саме в цьому випадку розвиток набуває регуляторного характеру, коли доля певних клітин або інших структур визначається залученням певних регуляторних механізмів. Найбільшого значення подібні перебудови набувають при відхиленнях від нормального розвитку. Найбільш наочним прикладом подібних порушень можна вважати появу плямистого забарвлення у свійських тварин, що не спостерігається у їх диких родичів через його неадаптивність. Формування подібного забарвлення можливе лише у випадку руйнування кореляцій між життєво важливими для організму системами у природних умовах існування та формування нових корелятивних зв’язків, потрібних людині.

Ергонтичні кореляції здійснюються переважно на більш пізніх строках розвитку організму і полягають в узгоджених перебудовах функціонально пов’язаних частин. Встановлюються вони вже під час функціонування відповідних структур (розвиток м’язів та відповідних кісток, до яких вони прикріплюються, певних рецепторів та відповідних частин мозку тощо).

Під час еволюції організм як ціле пристосовується до змін довкілля і, як наслідок, в цілому перебудовується. Оскільки перебудовується вся організація, то відповідно змінюються й кореляції, які пов’язують всі частини організму в єдине ціле.

Під координаціями І.І. Шмальгаузен розуміє взаємозалежний розвиток певних органів у філогенезі. Топографічними координаціями називають взаємні зміни певних органів, які топографічно пов’язані, але можуть не мати функціонального зв’язку (органи черевної порожнини тощо). Динамічні координації передбачають закономірні зміни органів, функціонально пов’язаних між собою (передбачають наявність ерготичних, або й морфогенетичних кореляцій). До біологічних координацій відносять закономірні зміни органів, які не мають безпосередніх корелятивних зв’язків у розвитку організму. Вони будуються на індивідуально незалежних змінах органів, координованість яких набуває загального адаптивного значення (довжина передніх та задніх кінцівок, шиї тварин повинні бути скоординованими, що носить загально біологічний характер для життєздатності відповідного організму).

Раніше кореляції та координації об’єднували, але за поглядами І.І. Шмальгаузена, механізми, що лежать в їх основі, принципово відмінні. Кореляції позначають фізіологічні взаємозалежності в процесах індивідуального формоутворення, ґрунтуючись на плейотропізмі. Координації історично розвиваються на основі спадкових змін складових організму, пов’язаних кореляційними системами або пристосувальними механізмами. Тому навіть при значній наближеності цих явищ, їх не можна ототожнювати – вони відрізняються за принципом відмінностей онтогенезу та філогенезу.

***Ембріонізація онтогенезу***

Під ембріонізацією онтогенезу розуміють перенесення частини стадій розвитку під захист материнського тіла або спеціальних захисних оболонок (яйця чи насінини). Слід зазначити, що ембріональний період розвитку організмів сформувався лише в ході еволюції, а не був обов’язковим етапом онтогенезу. Основним змістом цього явища можна вважати забезпечення розвитку більш складного (порівняно з предковими формами) ембріону в стабільніших та захищених умовах.

Для рослин процес ембріонізації полягав у формуванні насінини як способу розмноження, що має значно більший ефект порівняно зі спорами. Оскільки насіння має захисну оболонку, а в середині, крім зародка, містяться ще й поживні речовини, необхідні для розвитку останнього, подібне ароморфне набуття можна розглядати як головною передумовою сучасного розквіту насінних рослин на суходолі. Тобто, ембріонізація онтогенезу вищих рослин виявилася необхідною передумовою для прогресивного розвитку останніх.

Подібні ж перетворення індивідуального розвитку властиві й тваринному світові. Первинно-личинковий тип розвитку, властивий тваринам, що розвиваються з дрібними яйцями при невеликій кількості жовтка, супроводжується наявністю вільної личинки, яка здатна існувати самостійно. Але навіть в цих організмів спостерігається тенденція до зменшення кількості стадій, на яких личинка контактує з оточуючим середовищем – у паразитичних нематод з яйця може вилуплюватися личинка не першої, а другої чи навіть третьої вікової групи, в інших видів зараження хазяїна відбувається у фазі яйця або за допомогою переносника; в риб та амфібій зростає кількість запасних речовин, що дозволяє організму досягти певного рівня розвитку, перш ніж стикнутися з довкіллям тощо.

При переході до безличинкового розвитку (головоногі молюски, рептилії, птахи тощо) зародок тривалий час знаходиться під захистом яйцевих оболонок, споживаючи значну кількість запасних речовин яйця. Але найважливішим в цьому випадку слід вважати можливість прямого розвитку – метаморфоз стає непотрібним, а всі найважливіші перетворення переходять на ембріональний період. Для сухопутних тварин саме це явище можна вважати найважливішим ароморфозом, оскільки воно позбавляє онтогенез залежності від водного середовища.

Вторинно-личинковий тип розвитку формується у тому випадку, коли зародок розвивається під захистом тіла іншого організму, що може стосуватись паразитизму або ж живонародження. Це явище супроводжується подрібненням яєць, розвитком специфічних пристосувань, які забезпечують можливість розвитку ембріону за рахунок іншого організму (наприклад, плацента у плацентарних ссавців).

Найважливішим наслідком процесу ембріонізації можна вважати стабілізацію внутрішнього середовища, в якому відбувається розвиток зародка, та зменшення залежності останнього від довкілля. Посилюватись це явище може піклуванням про нащадків та формуванням К-стратегії, при якій репродуктивний потенціал витрачується на забезпечення максимального виживання невеликого за кількістю потомства, порівняно з витратами ресурсів у r-стратегів на максимальну кількість нащадків, з яких переважна більшість гине на початкових етапах онтогенезу. Таким чином, ембріонізація сприяє посиленню цілісності онтогенезу.

*Неотенія* – здатність до розмноження на ранніх (личинкових) стадіях розвитку. Це явище є достатньо поширеним у природі і розрізняють факультативну (необов’язкову) та облігатну неотенію. Прикладом факультативної неотенії може бути аксолотль (Ambystoma mexicanum), який ще не втратив здатності до метаморфозу й може перетворюватись на дорослу особину – амбістому. Інші ж форми, такі як великий сирен (Siren lacertina) втратив здатність до метаморфозу (облігатну неотенія).

Еволюційне значення неотенії може полягати в можливості зняття вузької спеціалізації, притаманної дорослому організмові, збільшенні еволюційної пластичності групи. Також відбувається певне скорочення тривалості онтогенезу і, відповідно, збільшення кількості поколінь. Все це впливає на загальний хід еволюціонування відповідних груп організмів – існують думки, що саме таким шляхом сформувались трав’янисті рослини, комахи та навіть хребетні.

*Феталізація* – збереження в дорослому стані ознак, властивих ембріональним етапам розвитку, через гальмування темпів онтогенезу певних органів або структур. Також достатньо поширений спосіб еволюційного перетворення організмів, прикладами якого можуть бути переважання хрящових елементів у скелеті сучасних амфібій тощо. Саме ця форма змін відіграла велике значення в еволюції людини (незначний розвиток волосяного покриву на тілі, співвідношення лицьової та мозкової частин черепу).

*Адультизація* – прискорений розвиток певних органів або систем органів організму, через що дефінітивні риси з’являються на ранніх стадіях онтогенезу. Прикладами подібних перетворень можуть бети формування слухової системи в ластоногих і навіть сама неотенія (прискорене формування статевої системи).

***Автономізація онтогенезу***

Під час історичних перетворень, співвідношення між організмом та середовищем постійно змінювались, що пов’язане як зі змінами середовища, так і з еволюцією самого організму. Зростання індивідуальної стійкості процесів розвитку до зовнішніх впливів робить онтогенез менш залежним від рушійних впливів середовища. Процес зменшення вирішального значення фізико-хімічних умов довкілля, що сприяє зростанню стійкості процесів індивідуального розвитку, прийнято розуміти як процес автономізації онтогенезу.

Еволюційний зміст означеного процесу полягає в тому, що організм поступово звільняється від впливів незначних короткочасних впливів середовища, стабілізуючи хід свого розвитку. Якщо розглянути приклади, то можемо побачити надзвичайну залежність розвитку нижчих безхребетних від умов довкілля. Це стосується як водних організмів (при відсутності води – утворення цист, „зимуючих яєць” тощо), так і наземних – у вугриці кишкової при нестачі певних поживних речовин личинка рабдитовидна перетворюється на філяриєвидну і переходить до паразитичного способу життя.

У комах онтогенез певним чином стабілізується, але ж залежність швидкості їх розвитку від температурних умов навіть отримала назву фізіологічного часу – остаточний розвиток можливий лише при комбінуванні часу та певної надпорогової (необхідної для розвитку) температури. Лише у вищих тварин ми спостерігаємо справжнє зменшення залежності розвитку від впливів довкілля, що найбільш наочно простежується у птахів (навіть під куркою з качиних яєць виводяться каченята) та ссавців (внутрішньоутробний розвиток). Одним з найважливіших наслідків автономізації можна вважати здатність організму до підтримання свого гомеостазу.

Під час еволюції спостерігається зміна та вдосконалення регуляторних механізмів індивідуального розвитку. Здійснюється воно на основі прямих та зворотних зв’язків. За І.І. Шмальгаузеном, увесь зміст індивідуального розвитку полягає у перетворенні спадкової інформації в систему життєвих зв’язків організму з середовищем. Зворотна інформація отримується через ознаки фенотипу, які дозволяють контролювати цю організацію з боку екосистем них факторів. В еволюції організму як цілого вирішальну роль в його стійкості відіграє стабілізуюча форма добору. Через усунення з біологічної арени всіх випадкових порушень фенотипу формуються більш надійні механізми передавання, перетворення та реалізації спадкової інформації.

Таким чином, ми підійшли до проблеми каналізації онтогенезу – процесу посилення урегульованості індивідуального розвитку організмів. Якщо уявити розвиток організму від яйця до дорослого стану у вигляді певної траєкторії (креод), то ми можемо позначити, що на цю траєкторію впливає надзвичайно велика кількість різних чинників. Подібний вплив як внутрішньої, так і зовнішньої природи може викликати значні відхилення від узагальненого креоду і навіть перескочити на інший.

Це полягає не лише в остаточних розмірах, інтенсивності розвитку, плодючості організму тощо – у деяких видів справді спостерігається кілька варіантів розвитку фенотипу з одного й того ж яйця. Так, у суспільних комах з одного й того ж яйця може утворитись як плодюча каста, так і робоча особина певної функціональної спеціалізації. У найпростішому випадку (примітивні еусоціальні комахи) кастовий поліморфізм спрацьовує лише на фазі імаго – безплідність робочих визначається лише наявністю сильнішої самиці, яка й виступає у ролі цариці. При такому розкладі можливим стає зміна власті в гнізді, що супроводжується зростанням агресивності тощо.

В подальшому відбувається значна стабілізація онтогенезу – в медоносної бджоли доля майбутньої личинки визначається вже у 3-денному віці і в подальшому будь-які впливи вже не здатні звернути цього розвитку (утворюються інтеркастові форми). У деяких мурах (феідолє) спостерігається навіть ембріональна детермінація каст – тобто вже на стадії яйця визначається майбутня доля конкретної особини.

Подібний процес стабілізації онтогенезу і є результатом каналізуючого добору (стабілізуюча форма, яка стосується онтогенезу). Найбільш наочно подібний процес можна прослідкувати на розвитку кастової детермінації у термітів. Феромони царської пари протидіють появі замісників і сприяють перетворенню личинок на солдат. Останні виділяють свої Феромони, які попереджують появу надлишкових солдат і звертають розвиток личинок на шлях робочих особин. Таким чином підтримується необхідне співвідношення особин різних каст, при чому в примітивних форм перехід особин в різні касти може здійснюватись на пізніх стадіях онтогенезу. Але у вищих форм термітів спостерігається значна стабілізація онтогенезу – вже з другої вікової групи личинки остаточно диференціюються за майбутніми кастами і розвиваються лише за одним єдиним шляхом.

***Співвідношення онтогенезу та філогенезу***

Згідно з біогенетичним законом Е. Геккеля, онтогенез представляє собою короткий та швидкий повтор (рекапітуляцію) філогенезу, зумовлений фізіологічними функціями спадковості та пристосованості. Підтвердженням цьому закону є проходження ембріонами вищих тварин в своєму розвитку стадій, властивих предковим формам. У той же час, далеко не всі стадії проходяться, зокрема зародок ніколи не набуває вигляду дорослих предкових форм, а лише схожий на їх ембріони. Також до проблем цього закону слід віднести його односпрямованість – простежується лише залежність онтогенезу від філогенезу, та деякі інші.

О.М. Сєверов запропонував теорію філембріогенезу – еволюційні зміни онтогенезу, які призводять до подальших змін філогенетичного розвитку відповідної групи. Автор виділяє три шляхи подібного перетворення онтогенезу, які можуть викликати відповідні філогенетичні зміни – анаболія, девіація та архалаксис.

*Анаболія* – це еволюційні зміни розвитку організму на пізніх стадіях (інколи її розглядають як своєрідну надбудову). Часто вони супроводжуються певним подовженням онтогенезу, оскільки орган спочатку розвивається нормальним шляхом, а лише після його формування відбувається додаткове перетворення. Цей тип еволюції органів вважається дуже поширеним, а найбільш наочними є приклади розвитку щелеп у саргана, плавців у морського півня та морського чорта тощо.

*Девіація* – може розглядатись як процес перетворення певних органів на середніх етапах їх формування. Орган, зазвичай, закладається як і раніше, але на середніх етапах відбувається відхилення його розвитку від предкових форм. В якості прикладів можна навести специфіку розвитку луски в акулових риб та у рептилій (закладка здійснюється схоже, а в подальшому спостерігаються суттєві зміни).

*Архалаксис* – вважається процесом зміни розвитку органу на самих ранніх етапах або навіть його закладання. Цей процес також вважається достатньо поширеним – формування видовженого тіла в змій, закладення лише трьох пальців у сучасного коня (два з них перетворюються на грифельні кістки), зміна кількості зубів тощо.

За поглядами О.М. Сєвєрцова, повторення в онтогенезі предкових форм можливе лише у випадку анаболії – в інших варіантах перетворення онтогенезу повернення до попереднього стану неможливий. Також він пропонує виділяти позитивні та негативні анаболію, девіацію та архалаксис, що не набуло загального визнання.