Лекція 8

(для самостійного вивчення)

**Особливості здійснення філогенезу**

***Форми філогенезу різних груп***

Філогенез, або історичний розвиток певних груп організмів, може розвиватись у вигляді первинних та вторинних форм. До первинних відносять філетичну еволюцію та дивергенцію, які виступають основою для інших еволюційних перетворень, а серед вторинних розрізняють конвергенцію та паралелізм.

*Філетична еволюція* – це зміни одного виду на інший (в одному філогенетичному напрямку) без урахування можливих відгалужень. Подібні перетворення стають основою для всіх інших варіантів еволюції груп і тому можуть бути виділеними майже для кожного виду. В якості прикладів можна навести філогенези коня, слона і навіть антропогенез.

*Дивергенція* – розходження форм, що пов’язане з відмінностями в умовах існування спочатку єдиної групи. Одним з прикладів дивергенції можна вважати розвиток сучасних копитних та хижих форм, які на початкових стадіях еволюції між собою розрізнялися достатньо погано (обидві наближались до кондилартр). Вважається, що саме дивергенція надає необхідну базу для розвитку основних систематичних груп.

*Конвергенція* – набуття схожих рис організації систематично далекими формами, які потрапили в наближені умови існування (крила в метелика, птаха, летючої миші; обтічна форма тіла в риби, іхтіозавра, дельфіна тощо). Особливості конвергенції полягають в тому, що схожість торкається лише зовнішніх ознак і є вторинною, тоді як дивергенція базується на глибокій схожості організації і вторинних відмінностях, зумовлених специфікою середовища існування.

*Паралелізм* – явище паралельного набуття схожих структур у близько родинних видів тварин. Прикладами можуть бути паралельний перехід багатьох добре бігаючи ссавців до пальцеходіння, збільшення кількості крижових хребців у різних динозаврів, птерозаврів та птахів (зростає навантаження особливо при біпедії), початок яким дають псевдозухії; розвиток дихальної та кровоносної системи в амфібій та дводишних риб тощо. Розрізняють синхронний та асинхронний паралелізм.

***Напрямки філогенезу***

Зараз прийнято розрізняти два напрямки розвитку груп в певних умовах існування: **арогенез** як розвиток групи з розширенням адаптивної зони та виходом до інших природних зон завдяки надбанню значних нових пристосувань, та **алогенез** – розвиток групи в межах однієї адаптивної зони завдяки незначним ухиленням та розходженням в різні екологічні ніші.

Згідно з палеонтологічними даними, розвиток шляхом арогенезу не дуже поширений в природі – з однієї природної зони до іншої потрапляє порівняно невелика кількість груп. Подібний перехід, який і називають арогнезом, здійснюється відносно швидко через загибель більшості проміжних форм. Досягатись він може двома основними шляхами: за допомогою *ароморфозу* (великі, принципові пристосування, властиві достатньо великим систематичним групам) та через морфофізіологічну дегенерацію (регрес певних структур).

Прикладом досягнення групами арогенезу через ароморфні перетворення організації може бути формування більшості великих систематичних груп. Так, перехід від фільтраційного способу живлення безщелепних до хижацтва в риб та значне розширення останніми адаптивної зони пов’язане з формуванням щелеп, зменшенням зовнішнього скелету, зростанням розмірів організму та рухливої активності, що вимагало відповідних змін в будові нервової системи та поведінці. Вихід хребетних на суходіл та подальший розвиток суходільних рис являють цілу низку ароморфних перетворень. Загальна дегенерація, яка виводить групу до нової адаптивної зони, властива переважно паразитичним (в першу чергу – цестоди) або сидячим (личинкохордові) формам.

Алогенез здійснюється за рахунок ідіоадаптацій (пристосування одного рівня, які визначають спеціалізацію в певній адаптивній зоні або його частині) і відбувається, доки існує відповідна адаптивна зона. Він пов’язаний з певним ступенем спеціалізації кожної форми до певних умов існування в межах цієї адаптивної зони. Інколи ця спеціалізація заходить так далеко, що відбувається навіть звуження адаптивної зони і закриває можливості до подальшого прогресивного розвитку. Вважається, що спеціалізація лише окремих органів не впливає на здатність організмів до подальшої еволюції.

Прикладами алогенезу (адаптивної радіації) можуть бути добре відомі Дарвинові в’юрки, гавайські квіткарки та велика кількість інших форм. Головним є те, що пристосування організмів до різних екологічних ніш мають більш-менш близький рівень, а загальний рівень організації залишається майже незмінним. Так, редукція очей в крота майже не впливає на рівень його організації і може розглядатись як ідіоадаптація до підземного способу життя, де очі навіть заважають.

Слід зазначити, що одним зі звичайних процесів, які супроводжують філогенетичні перетворення живої природи, є вимирання – за уявленнями палеонтологів, сучасні види складають лише 2 – 5% з загальної кількості видів, які утворились на Землі. Вважається, що однією з причин цього може бути значна спеціалізація та неспроможність організмів змінюватись відповідно змінам умов їх мешкання. Вимирання вивільняє життєвий простір для виникнення та поширення нових груп. В той же час, існування великої кількості реліктових форм свідчить про необов’язковість цього процесу і потенційну велику тривалість будь-якої групи живих організмів.

***Правила еволюції груп***

*Правило незворотності Л. Долло* (1893) говорить, що еволюція є незворотним процесом і організм не може вернутися до минулого стану, властивого його предкам. Так, вторинноводні хребетні не перетворюються на риб, а набувають нових пристосувань до водного середовища на своєму рівні організації. Зворотні мутації можуть повернути предкову ознаку, але навіть на мікроеволюційному рівні повернути повністю весь генотип неможливо.

*Правило прогресуючої спеціалізації Ш. Депере* (1876) говорить, що група, яка стала на шлях спеціалізації, розвивається в подальшому лише з поглибленням цієї спеціалізації. Так, у птахів, спеціалізованих до польоту, подальша еволюція пов’язана з формуванням різних способів польоту (активний, ширяючий) завдяки подальшій спеціалізації в будові крила.

*Правило походження від неспеціалізованого предка* *Е. Копа* (1896) говорить, що нові великі групи походять від порівняно неспеціалізованих представників предкових груп. Саме вони мають вищу потентність до принципово нових пристосувань, що дозволяє стати на шлях арогенезу. Так, ссавці походять від найменш спеціалізованих представників рептилій, максимально наближених до котилозаврів.

*Правило адаптивної радіації Г.Ф. Осборна* (1902) говорить, що філогенез будь-якої групи супроводжується її розгалуженням на окремі гілки, які розходяться в різних адаптивних напрямках (різні екологічні ніші) від певного попереднього стану (приклади наводились раніше).

*Правило чергування головних напрямків еволюції І.І. Шмальгаузена* (1939) говорить, що арогенна еволюція чергується з періодами алогенної еволюції в усіх групах. Необхідність подібного чергування пояснюється тим, що вихід до нової адаптивної зони є досить складним процесом. Тому він відбувається лише в тому випадку, коли можливості засвоєної адаптивної зони вже достатньо вичерпані – подальший алогенез стає дуже утрудненим.

*Правило підсилення інтеграції біологічних систем І.І. Шмальгаузена* (1961) говорить, що біологічні системи внаслідок еволюції стають більш інтегрованими, відбувається ускладнення механізмів, які забезпечують цю інтеграцію (гомеостаз екосистем та механізми його підтримання).