

# Морфологические основы теории ЭВОЛЮЦИИ

Ю. В. Мамкаев  
Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург, 199034, Россия,  
*e-mail: [morphol@zin.ru](mailto:morphol@zin.ru)*

При разработке теории эволюции важен  
**морфологический подход.**

Морфология (конструктивная морфология!)  
– это хорошо разработанная теория  
(Беклемишев, 1925, 1964, 1970, 1994;  
Мамкаев, 1991, 1996, 1998).

Она служит **основой** для развития  
эволюционного учения.

Проведено морфологическое осмысливание  
концепции естественного отбора  
(Мамкаев, 2004, 2007, 2009).

Три проблемы требуют обсуждения:

- 1) Соотношение в эволюции случайных и закономерных процессов.
- 2) «Творческая роль» организмов в эволюции.
- 3) «Творческая роль» в эволюции морфогенетических механизмов (эволюционное значение «строительных технологий»).

- Принято считать, что дарвинизм – это эволюционная теория, согласно которой наследственная изменчивость не направлена, полезные приобретения появляются случайно, их значимость определяется факторами среды, внешними (случайными) по отношению к организмам. В соответствии с этим **дарвинизм** расценивается как **тихогенетическая концепция**.
- Вместе с тем морфология выявляет определенные эволюционные закономерности – номогенетические факторы эволюции. Они действуют в системах разного структурного уровня и разного строя (как организменного, так и социального), что позволяет переосмыслить идею естественного отбора.
- **При морфологическом осмысливании эволюционная теория перестает быть тихогенетической.**

Морфологические подходы к рассмотрению биологических систем выявляют следующие эволюционные закономерности (нотогенетические факторы эволюции).

1. Для сравнительного рассмотрения морфофункциональных *устройств* применяется **метод морфологических спектров** (Мамкаев, 1991, 2004). Он позволяет выявить все способы, которыми может решаться та или иная биологическая задача.

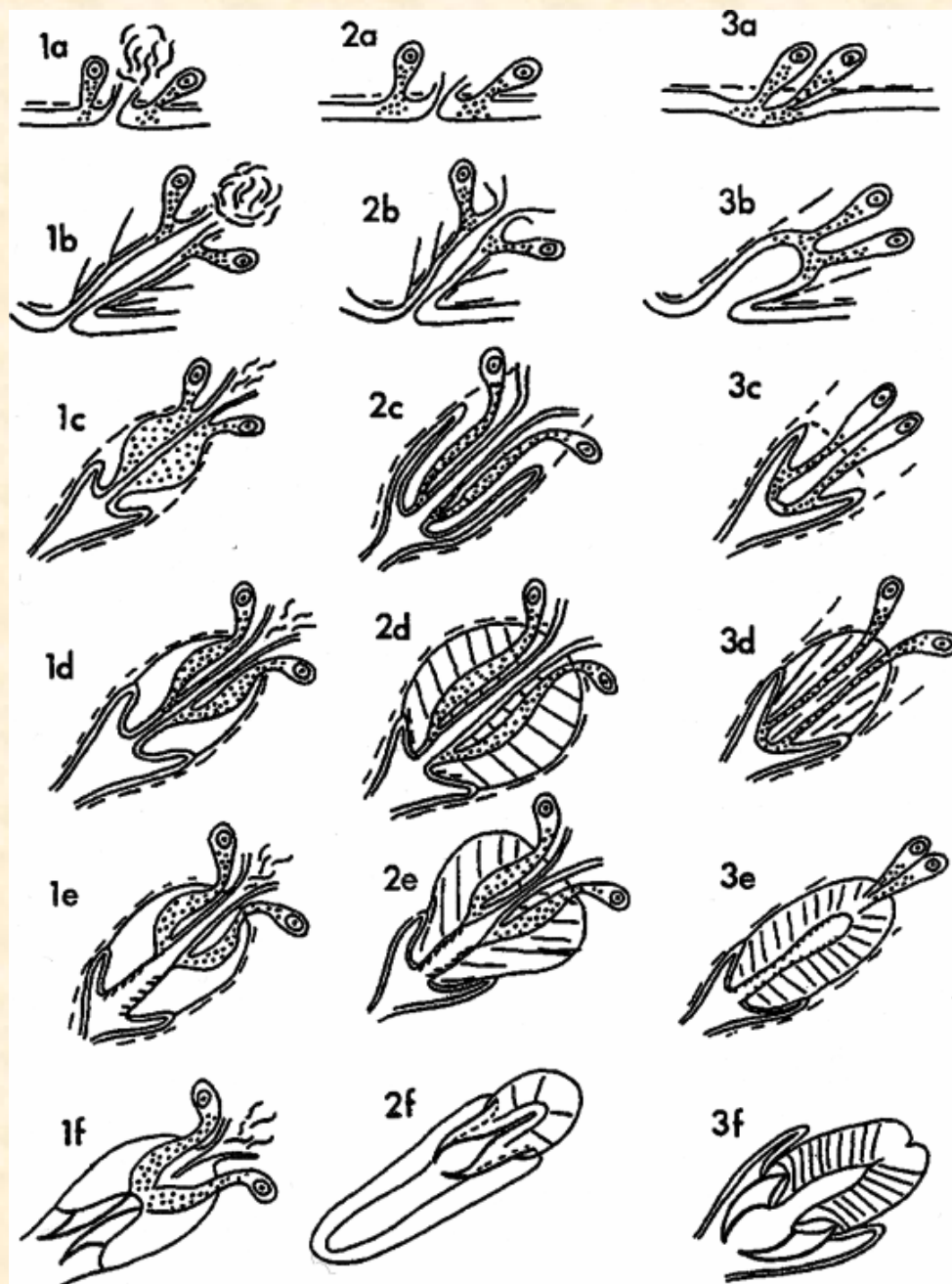
**Выясняется, что число решений ограничено.**

Поэтому велика вероятность совпадений.

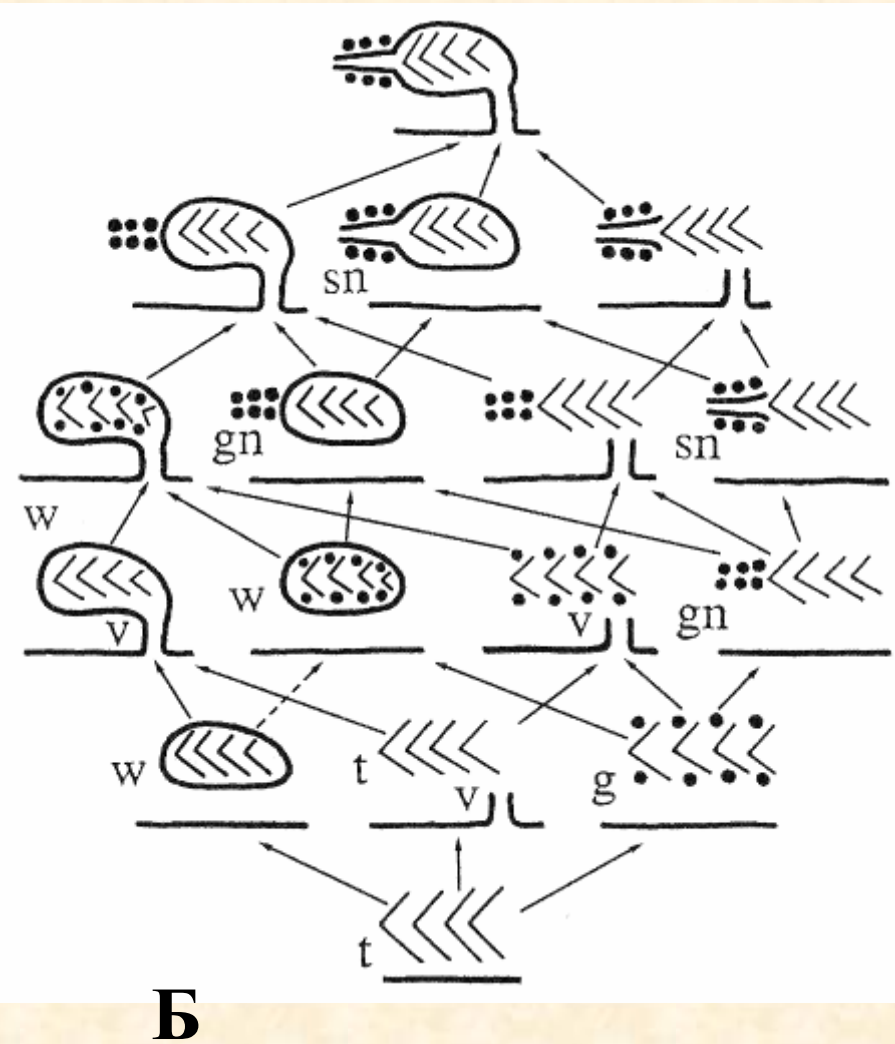
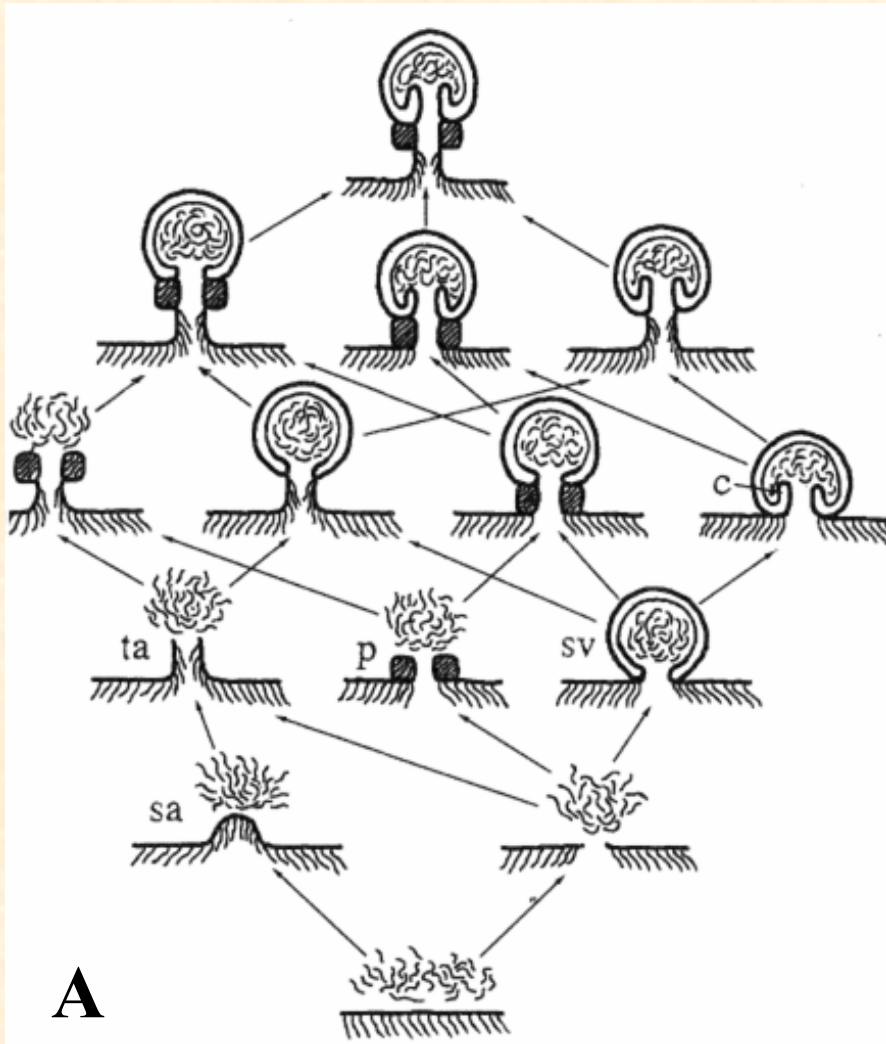
Способы решения определяются:

- 1) **физическими и химическими законами**, на которых основаны принципы работы,
- 2) **материалом и механизмами формообразования**, которые имеются в распоряжении организмов той или иной конструкции.

# Прикрепительно-хватательные органы ресничных червей

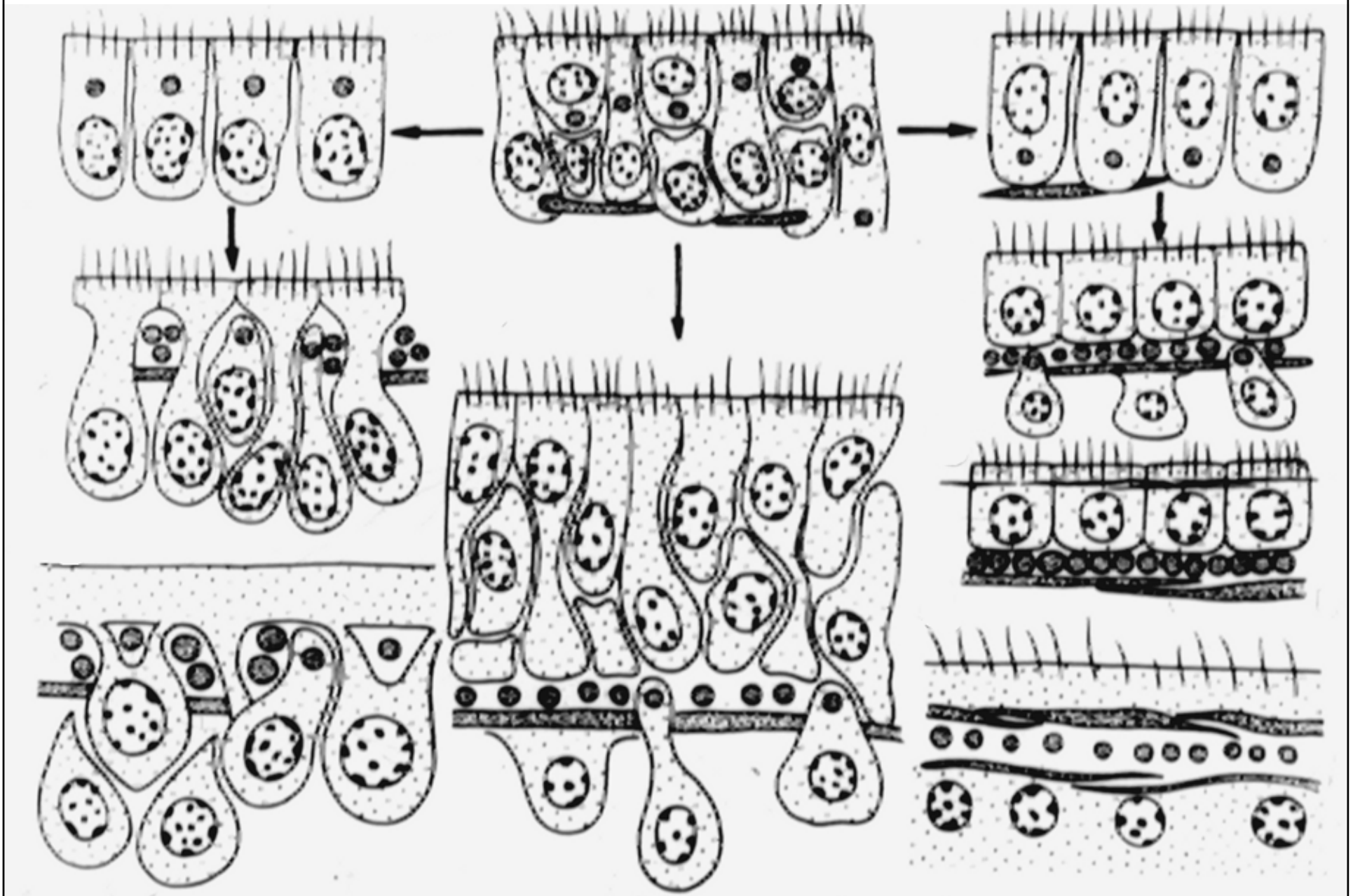


# Эволюция мужских (А) и женских (Б) копулятивных органов у бескишечных турбеллярий

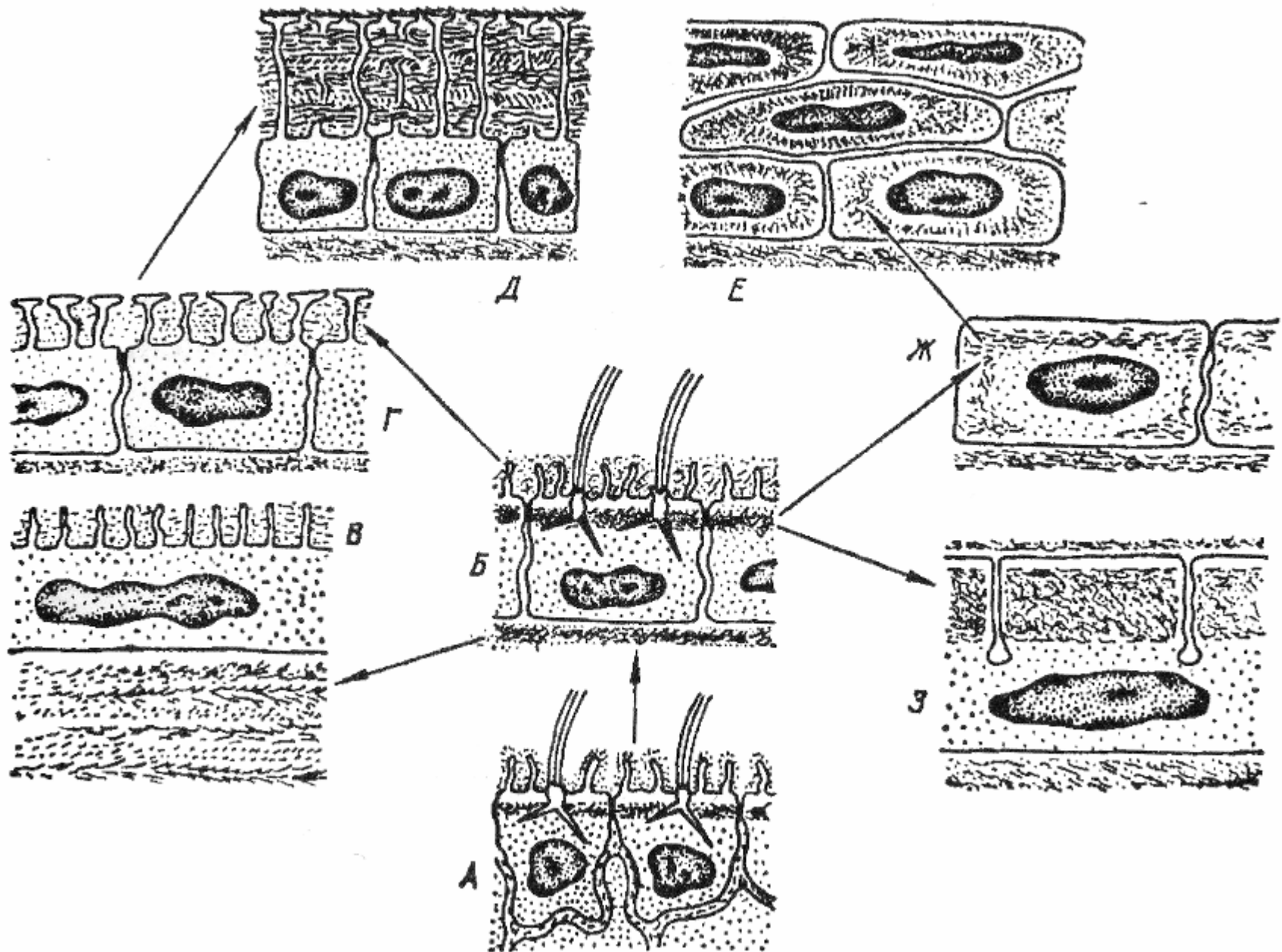




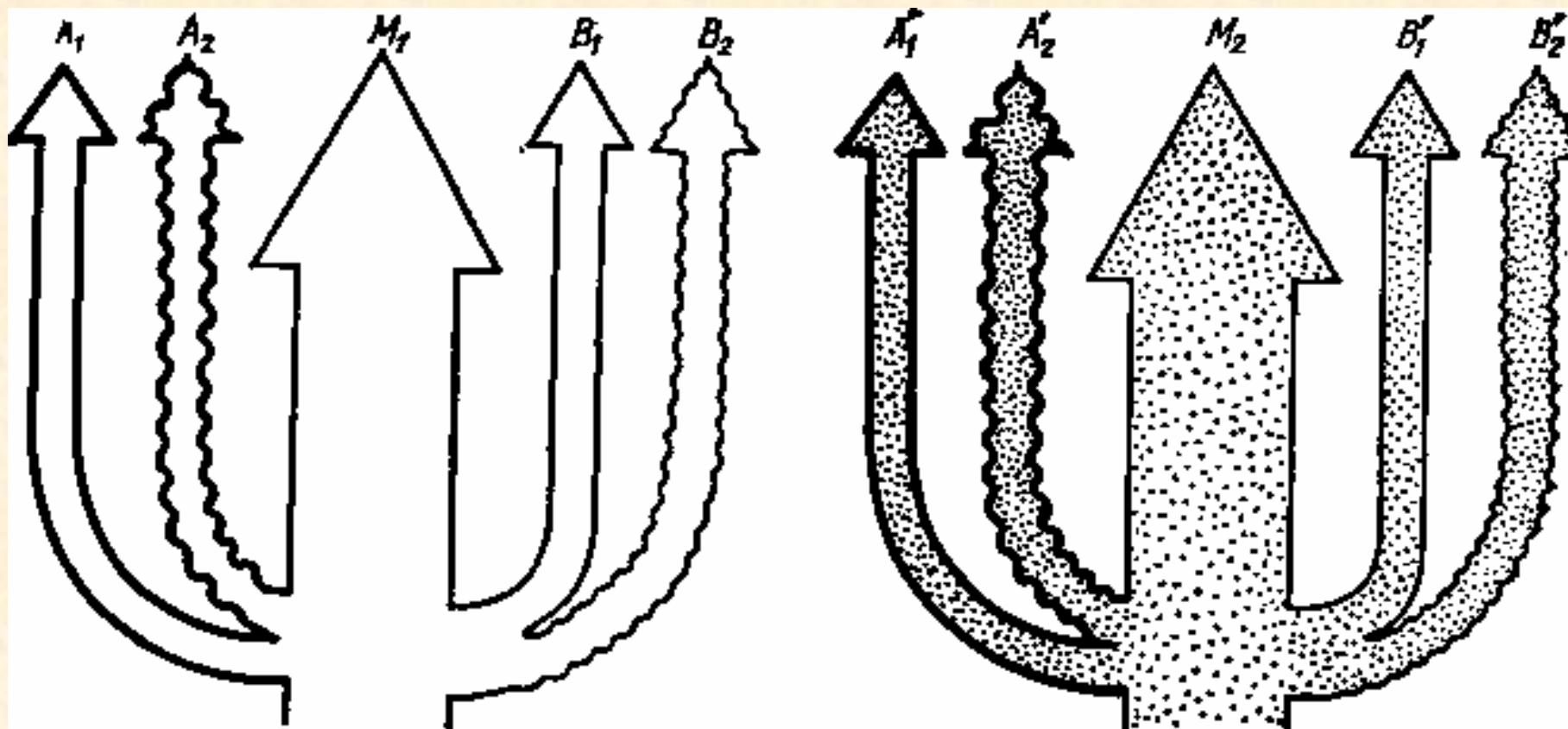
# Формирование эпидермиса и его типы



# Пути эволюции опорно-защитных образований



## Сравнение морфологических спектров



2. При сравнительном рассмотрении самых различных морфофункциональных *систем* выявляются:

1) **одни и те же ступени в их эволюции:**

- диффузная фаза,
- дисперсная фаза,
- коалиционная фаза,
- централизованная фаза;

2) **независимо формирующиеся однотипные конструкции** с определенными эволюционными возможностями и ограничениями;

3) **одни и те же способы решения биологических задач.**

## Матричный принцип классификации организмов по эволюционному состоянию их интеграционных систем

Интеграционные системы		Транспортные системы (Т)			
		(Т <sup>0</sup> )	(Т <sup>1</sup> )	(Т <sup>2</sup> )	(Т <sup>3</sup> )
Сигнальные информационные системы (S)	S <sup>0</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>3</sup>
	S <sup>1</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>3</sup>
	S <sup>2</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>3</sup>
	S <sup>3</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>3</sup>

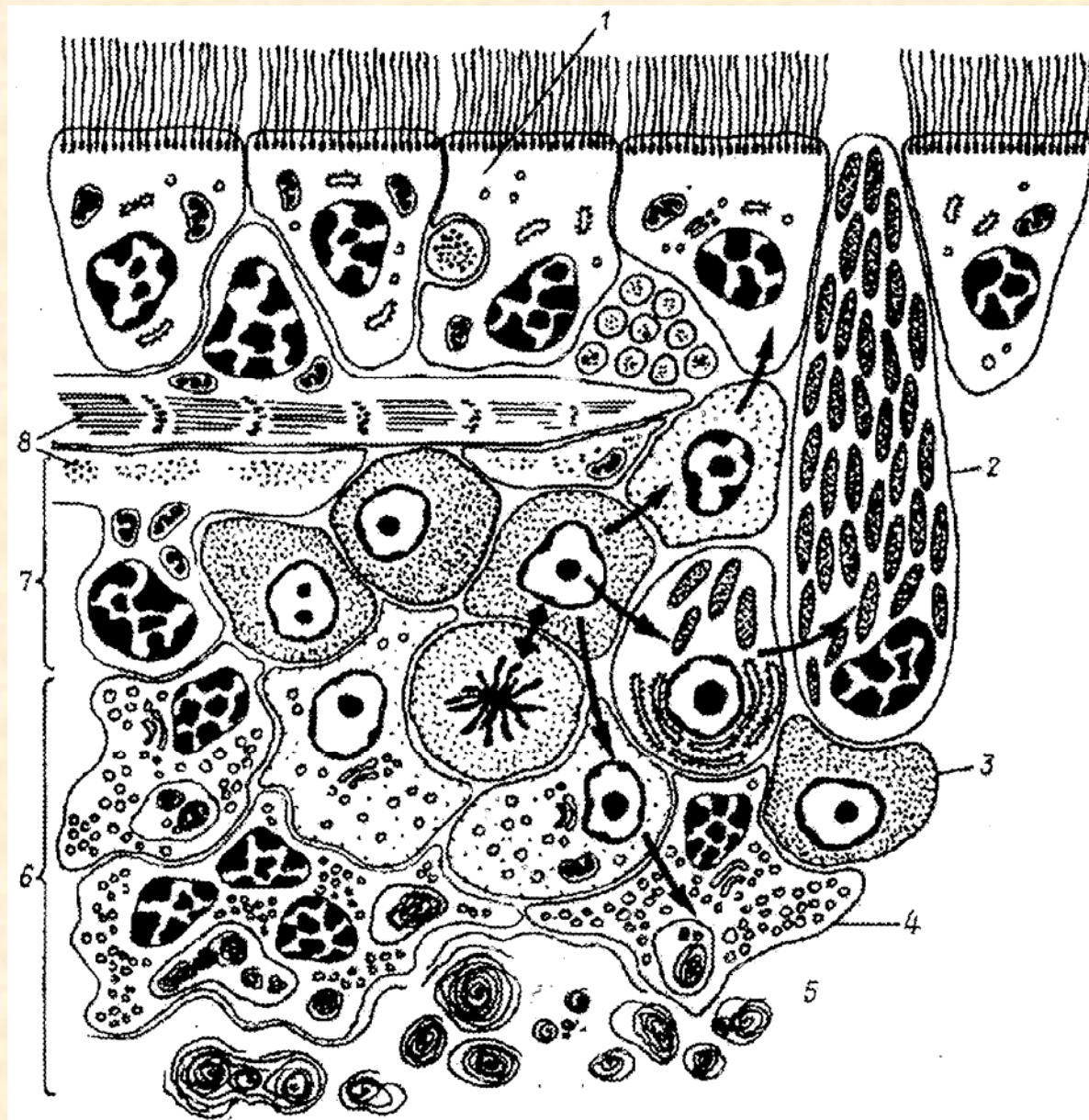
3. На молекулярном уровне обнаружены морфологические закономерности эволюции **генов**, развитие их систем, возникновение **блочной системы генома** (Инге-Вечтомов). На генетическом материале выявлены ступени эволюции полимеризации и олигомеризации (Догель, 1954).

Как показали многие (и на посвященной Дарвину юбилейной конференции 2009 г.), геном имеет свою структуру и архитектуру, сложные регуляторные механизмы.

4. При морфологическом рассмотрении целых *организмов* выявляются **конструктивные типы** – однотипные конструкции, независимо сформировавшиеся в разных группах и не обусловленные экологическими факторами (Мамкаев, 2004).

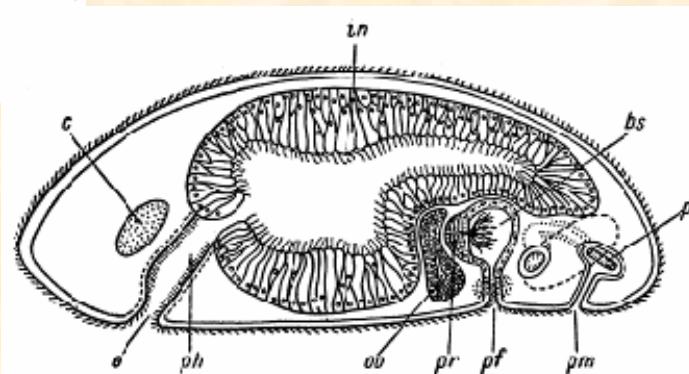
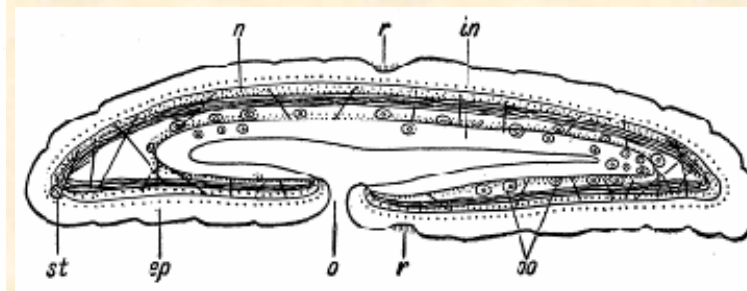
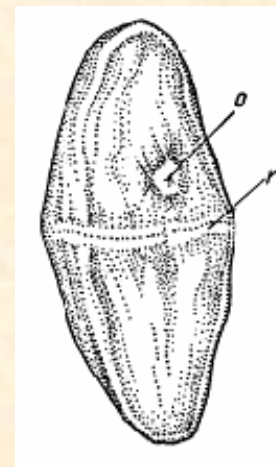
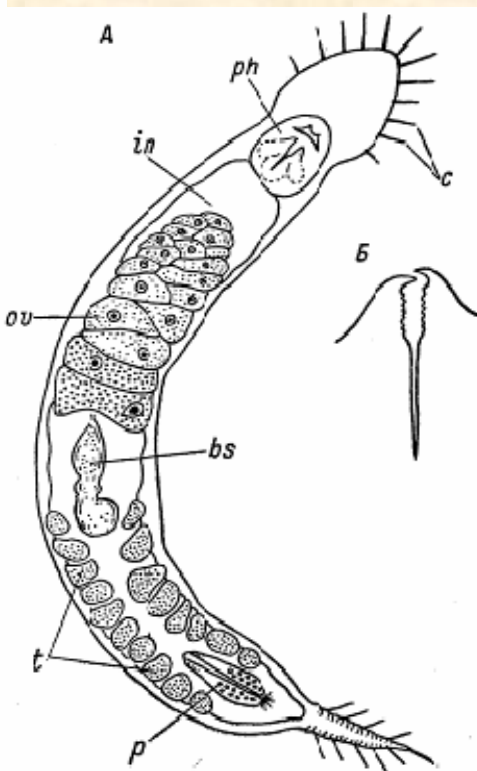
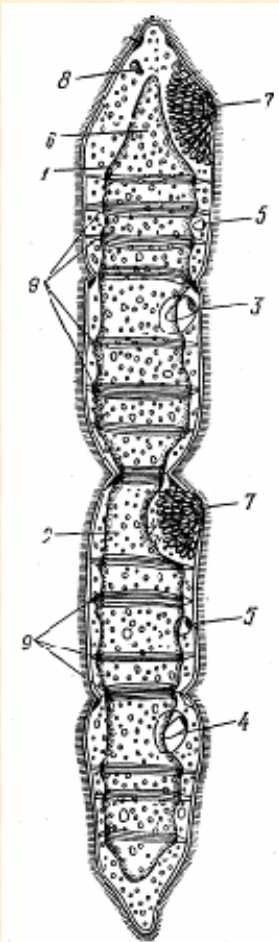
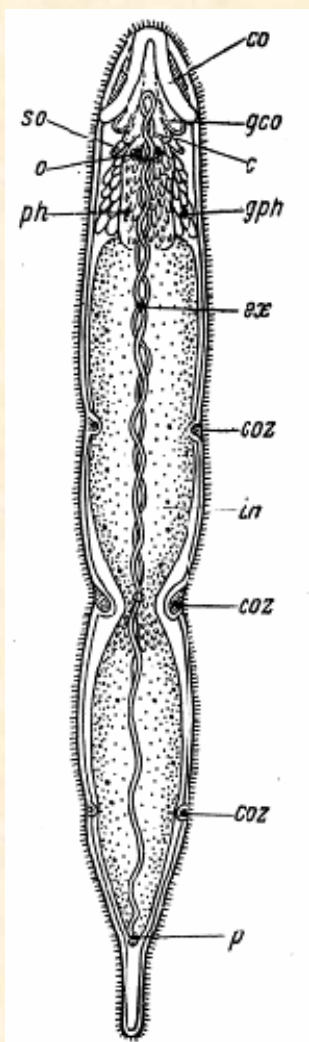
Этот подход к типизации позволил выявить определенные эволюционные возможности и ограничения разных конструкций организмов.

# СЛАБО ЭПИТЕЛИЗИРОВАННЫЙ ПАРЕНХИМНЫЙ ТИП

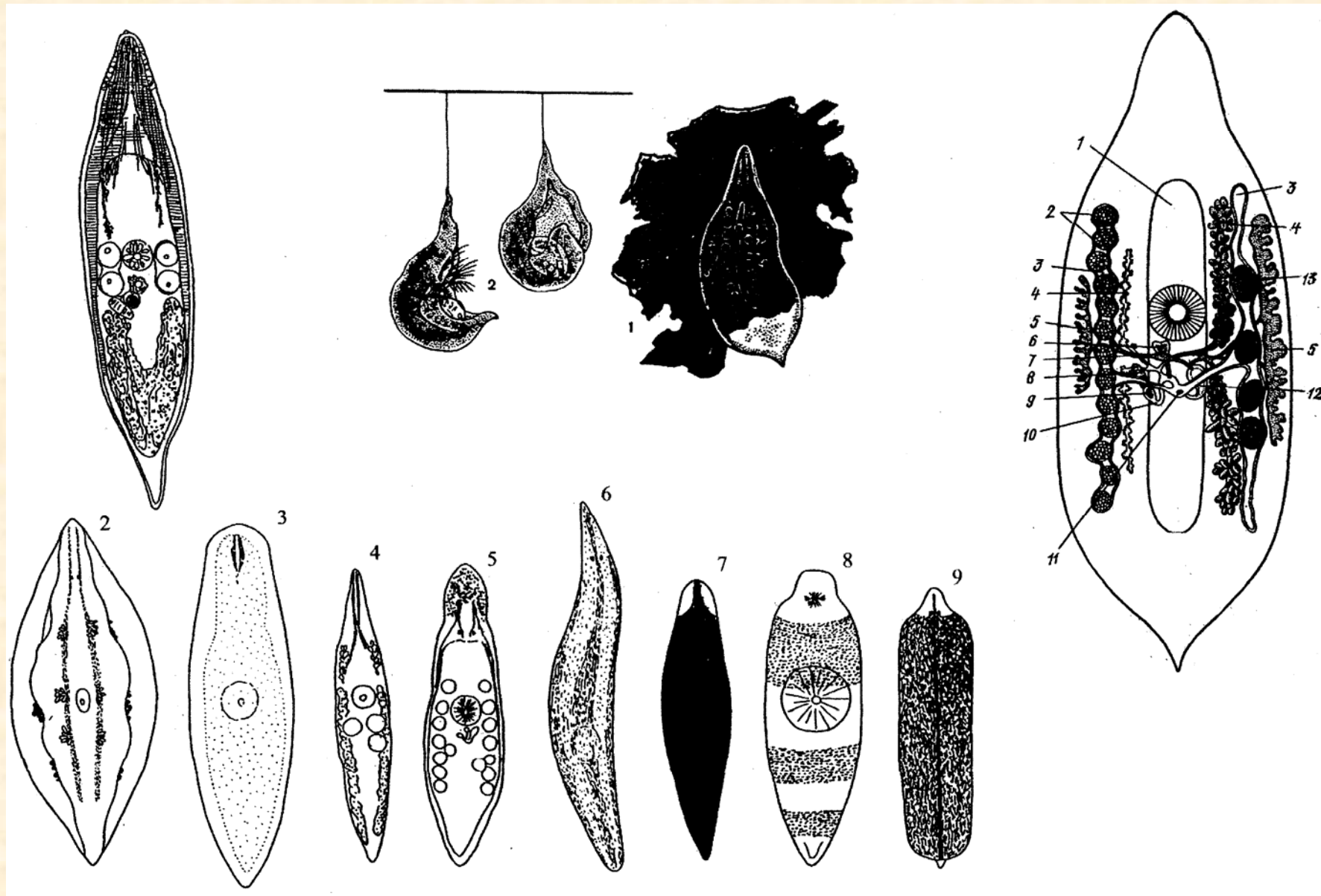




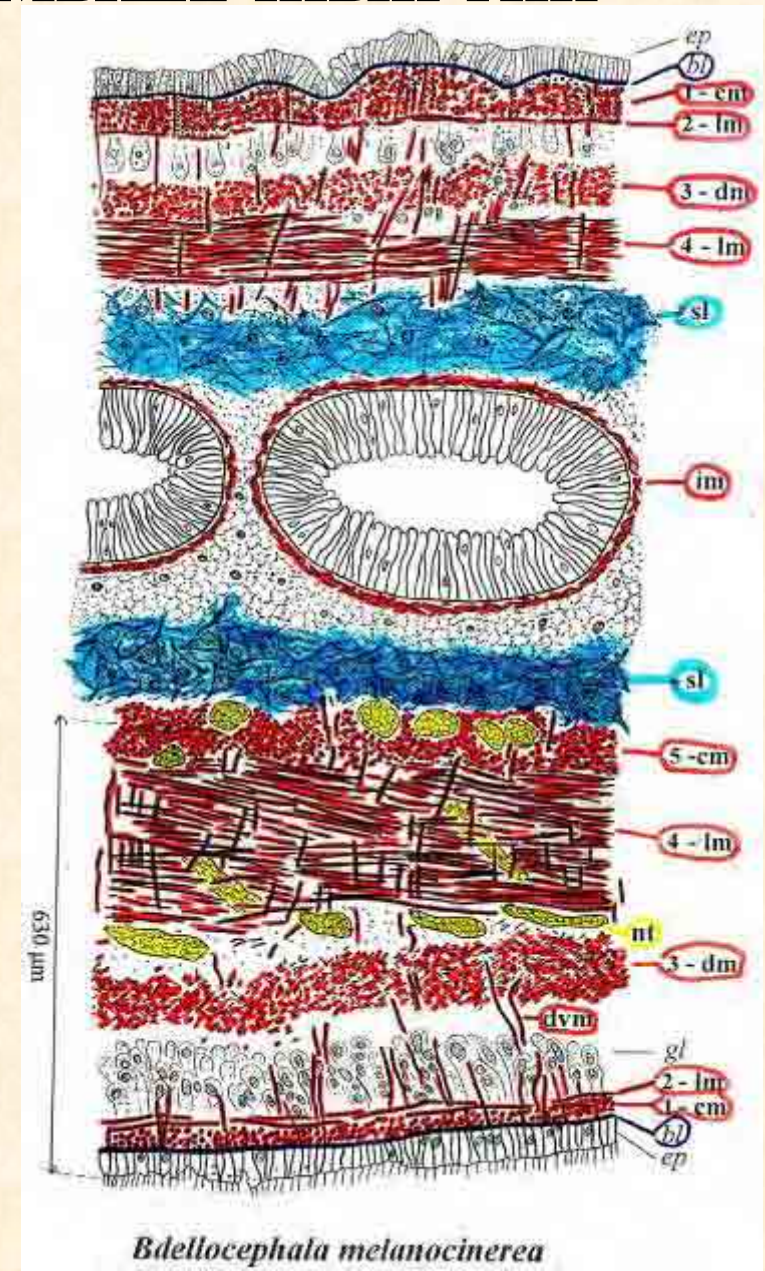
# ДВУХСЛОЙНЫЙ («ГАСТРЕАДНЫЙ») ТИП



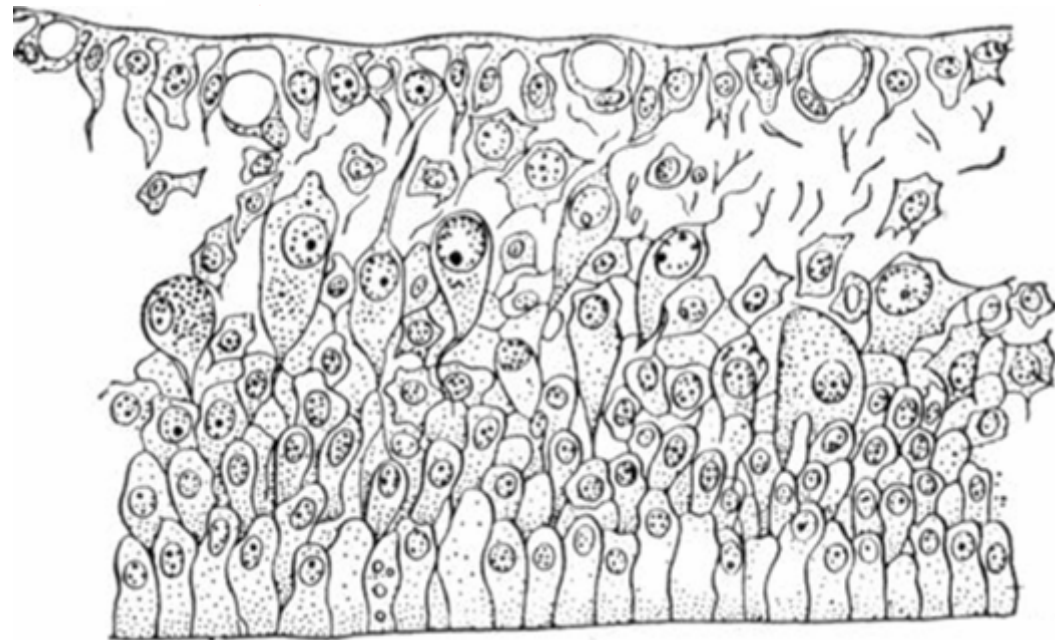
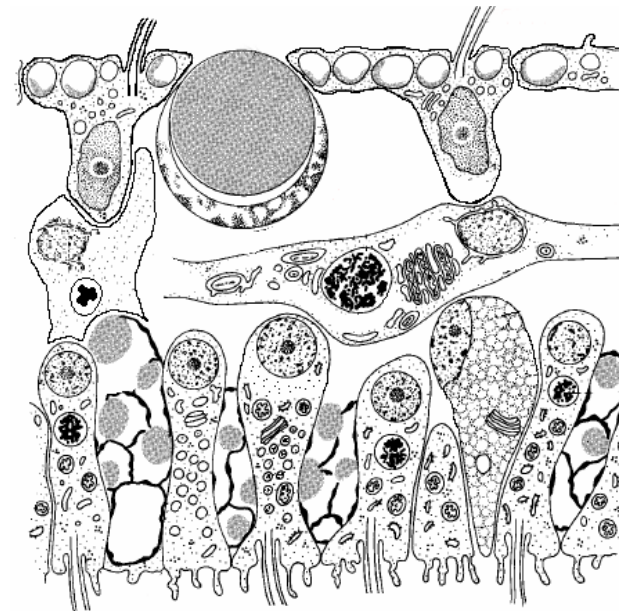
# ПАРЕНХИМНО-СХИЗОЦЕЛЬНЫЙ ТИП



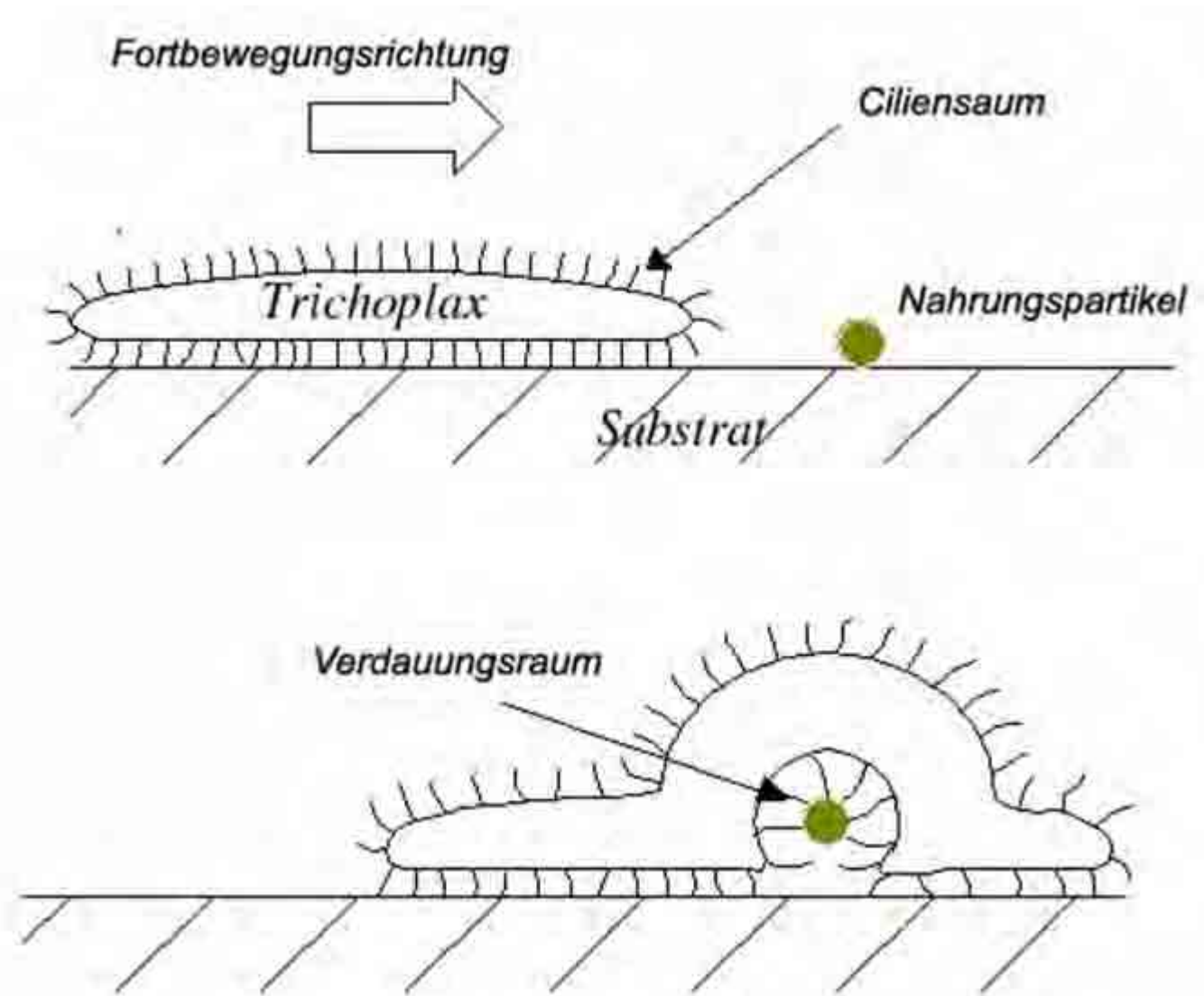
# СОЕДИНИТЕЛЬНОТКАННО-МЫШЕЧНЫЙ ТИП



# Placozoa: *Trichoplax adhaerens*

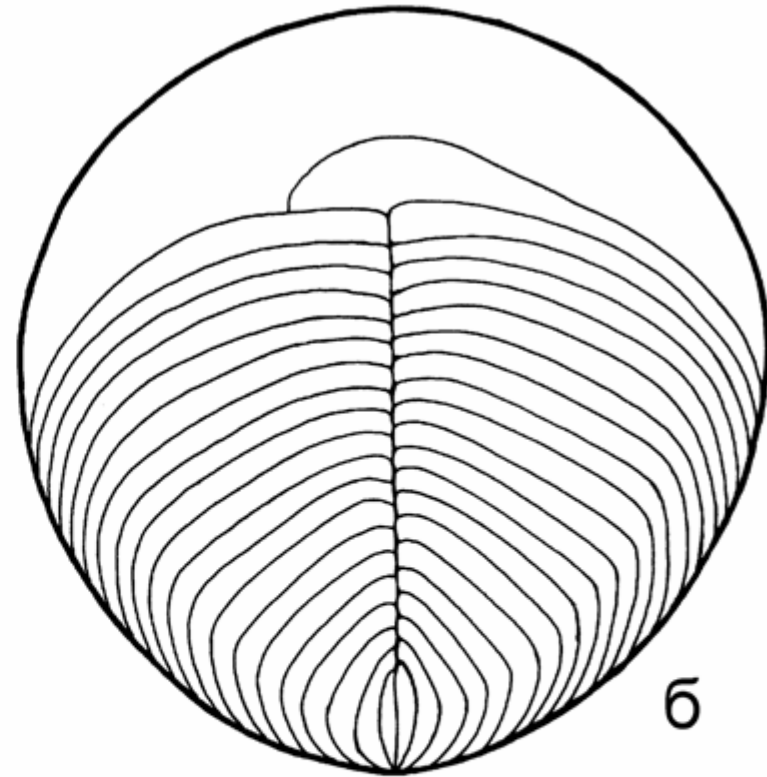
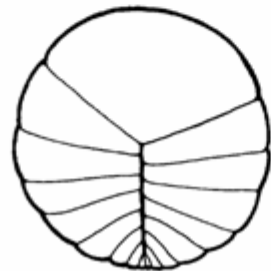
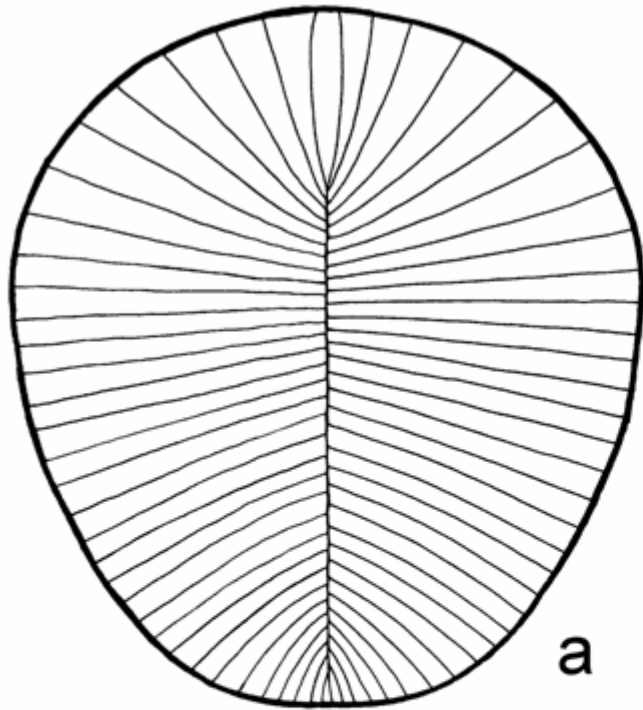


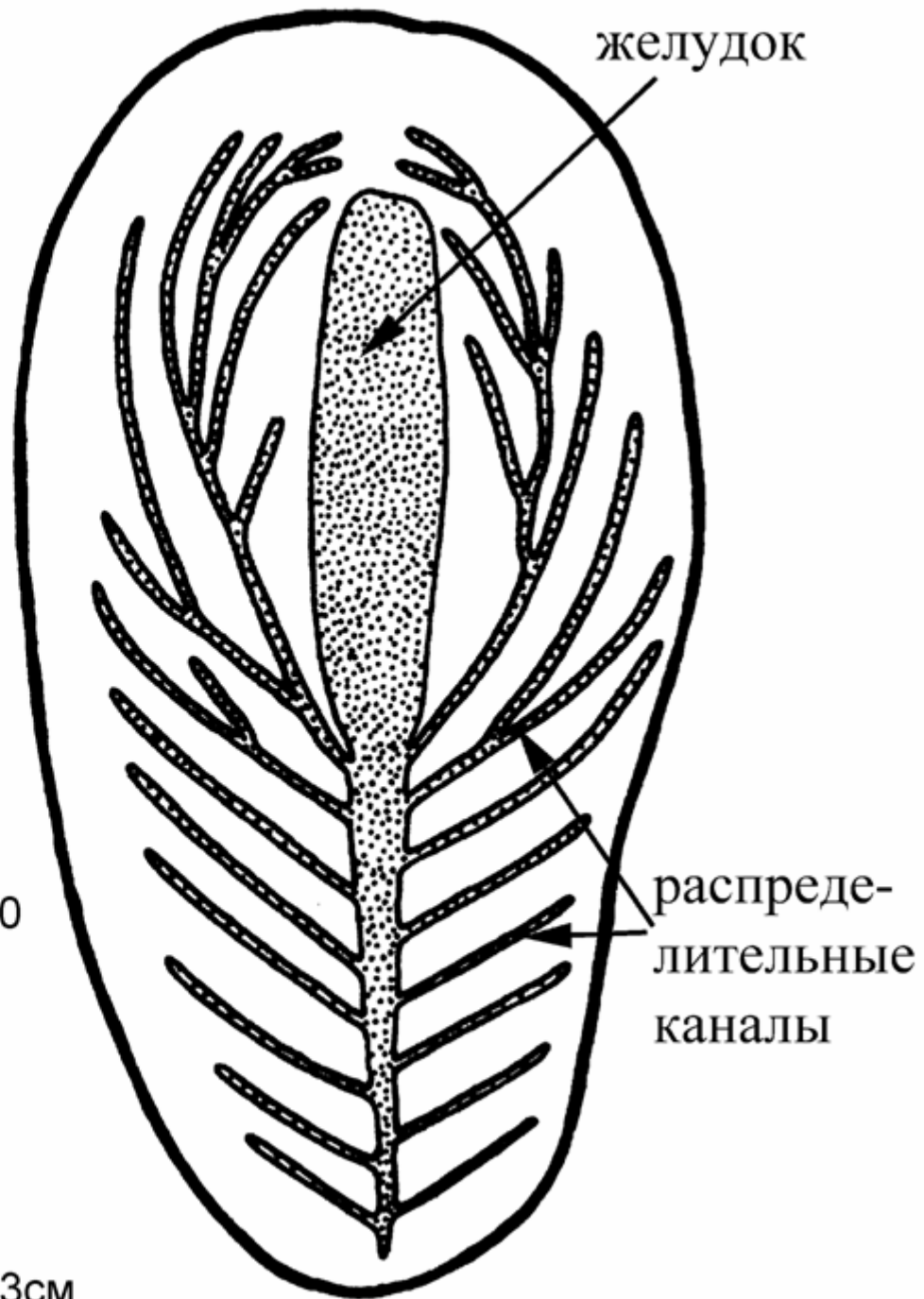
# Способ питания *Trichoplax adhaerens*

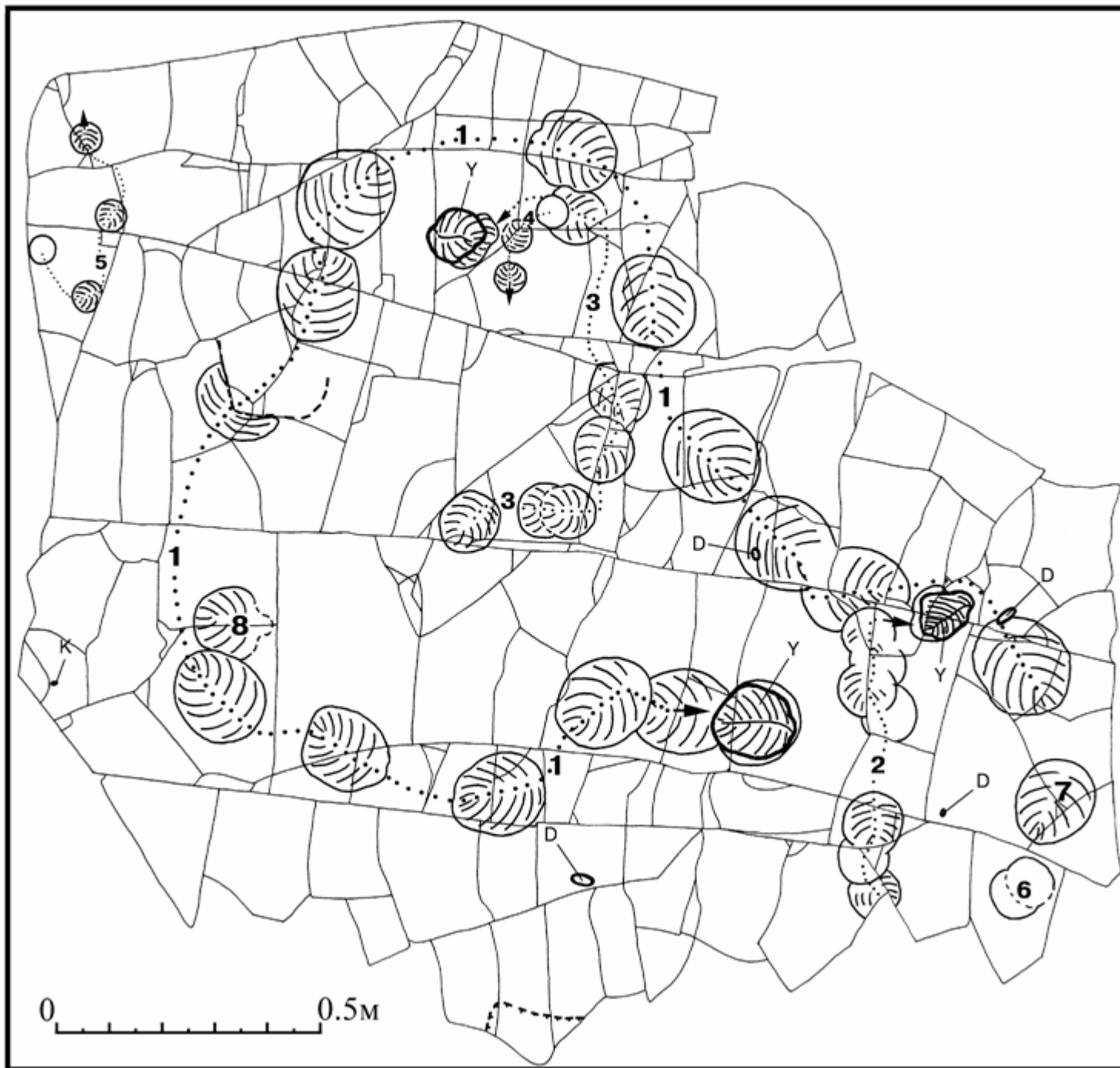


# Вендские Proarticulata

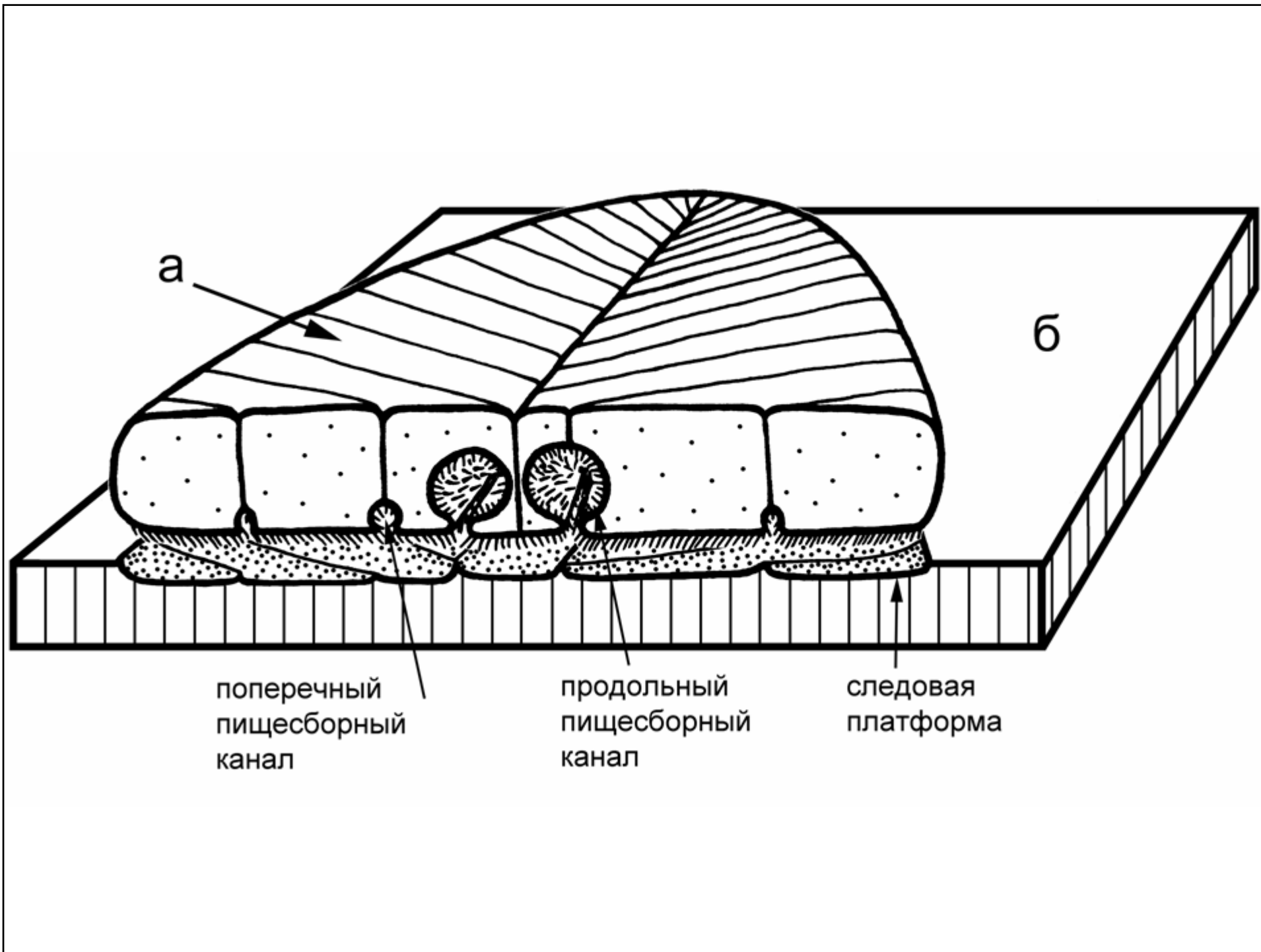
Симметрия с плоскостью скользящего отражения











**5. Выявлены принципы организации (и самоорганизации!) открытых неравновесных систем (И. Пригожин), к которым относятся не только биологические системы, но и некоторые неживые. Тем самым показаны общие черты в организованности и эволюции живых и неживых систем.**

Жизнь есть процесс существования открытых неравновесных систем, которые характеризуются **изначальной гетерогенностью молекулярного состава** с обязательным наличием полимеров – нуклеиновых кислот и белков. В.Н. Беклемишев рассматривал жизнь как морфопроеесс. Соответственно: жизнь – морфопроеесс, характеризующийся синтезом ДНК, РНК и белков, идущим по матричному принципу (репликация, транскрипции, трансляция); на основе этих механизмов происходят рост и умножение систем (их онтогенезы и филогенезы); сохранение системной организованности и морфогенезы осуществляются с помощью коммуникационных связей, действующих по сигнальному принципу

**6. Морфологические подходы к исследованию экосистем** обнаруживают определенные формы их организации и те же ступени эволюции, что и системы организменного строя.

7. Выявлены общие **принципы рационализации**  
**формообразовательных процессов.**

Строительные технологии определяют многие морфологические особенности органов и организмов. Наряду с адаптивно значимыми свойствами они дают и **нейтральные варианты** (это база для «эволюционных изобретений»).

# **Зависимость конструкций организмов от технологий строительства**

**А.** Сложившиеся в процессе эволюции формообразовательные циклы определяют симметричные формы организмов и их конструктивно сложных частей.

**Б.** Способы формообразования определяют типы органов, типы анатомических и гистологических систем.

# Основные способы формообразования

За исходные «строительные технологии» можно  
принять

**«клеточные» морфогенезы,**

поскольку в формообразовании большую роль играет индивидуальная и кооперативная деятельность клеток, соответственно – позиционная информация.

В.Н. Беклемишев (1925) выделил  
два способа усовершенствования  
процессов формообразования:

**путь эпителизации** и  
**телобластический путь**

(с ранней детерминацией).



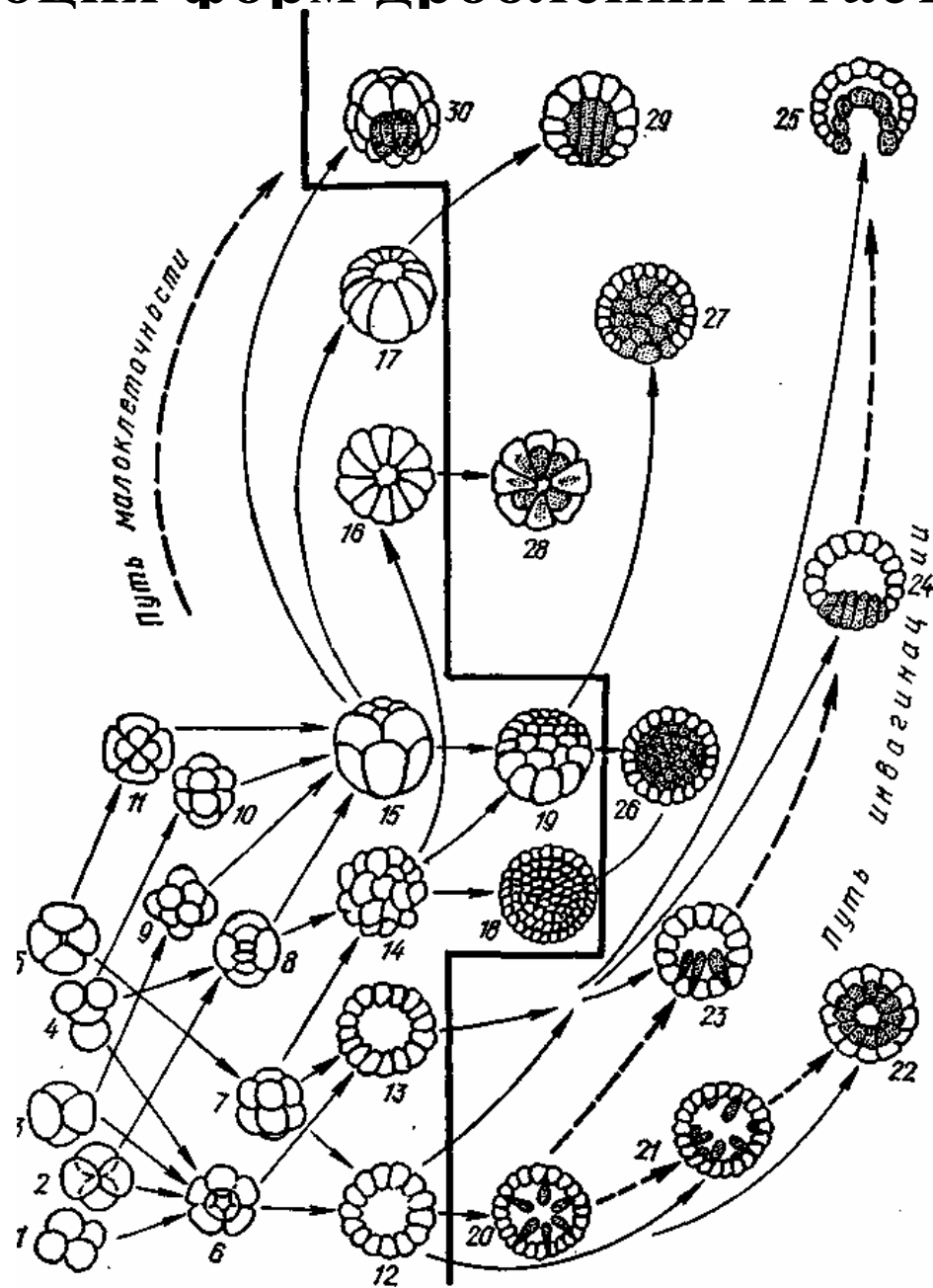
**Процессы эпителизации проследил  
В.Н. Беклемишев (1925, 1964),  
и он убедительно показал, что  
эпителизация - это весьма эффективный способ  
рационализации формообразовательных  
механизмов.**

**Есть и другой способ усовершенствования  
«строительных технологий» – путь  
малоклеточности, ранней детерминации.**

«Широкое распространение эпителизации на ранних стадиях у многих животных, которые на поздних столь высоко поляризованной структурой не обладают, - факт, послуживший основой для теории гастреи и тому подобных взглядов, - имеет свое объяснение. В данном случае перед нами в сущности функциональная структура, приспособление к выполнению определенного отправления, свойственного бластомерам и их ближайшим потомкам. Таким отправлением является морфогенез – осложнение формы. И поляризованная, эпителиальная структура, расположение правильными пластинками, в которых все клетки ориентированы одинаковым образом, представляет в данном случае ничто иное, как маневренное построение. **Эпителий легче проделывает все движения, ведущие к закладке органов, чем плотная паренхима, как военный отряд маневрирует легче толпы.** Чисто морфофизиологические преимущества этого способа развития особенно бросаются в глаза при сравнении развития Hydrozoa и, скажем, Urticina (по Аппеллефу) – гибель множества клеток и сложность процесса в первом случае, необыкновенная простота и изящность достижения той же конечной цели – во втором».

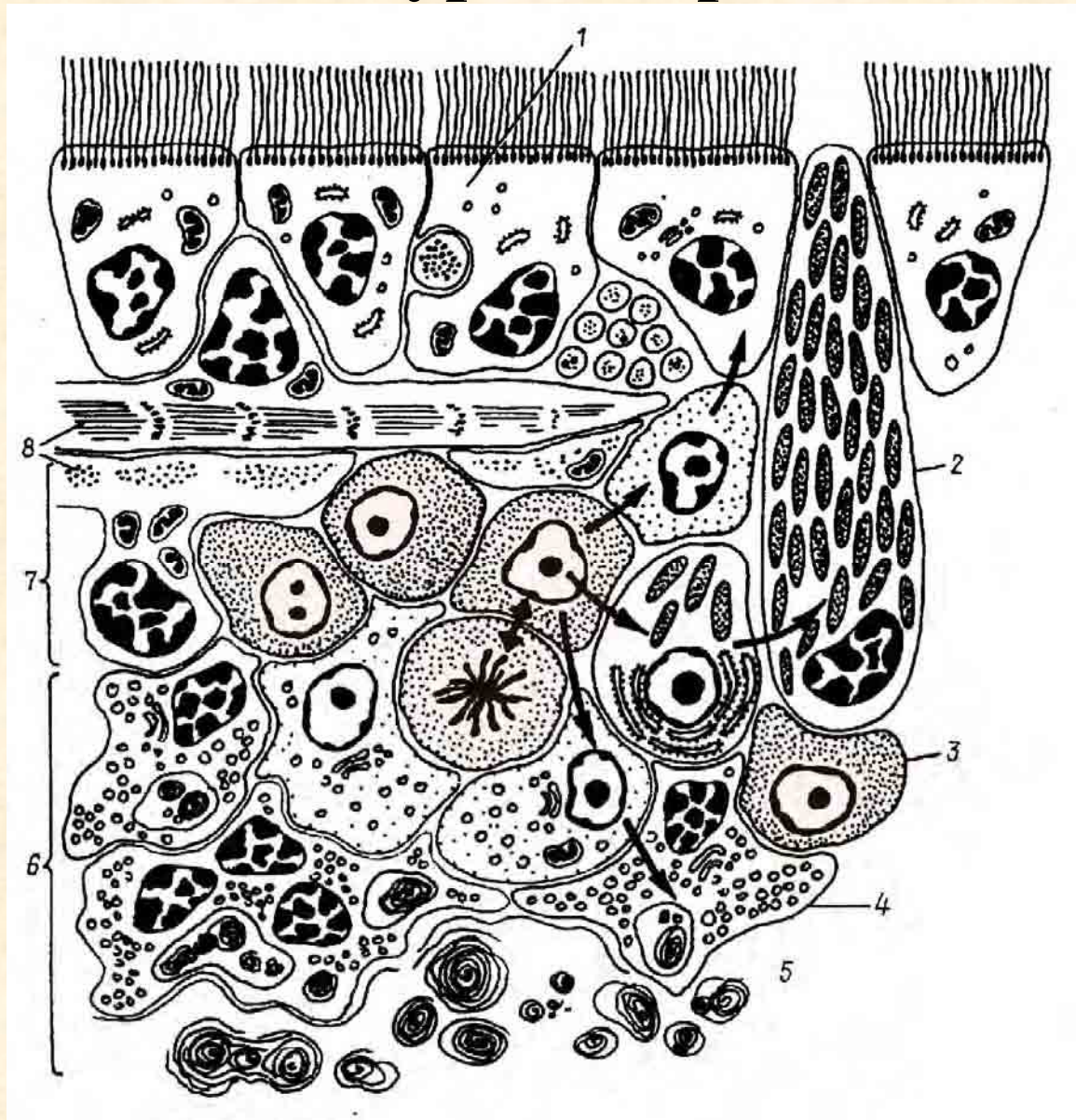
«Наоборот, у большинства животных со спиральным дроблением, а также у низших раков (Entomostraca), у нематод, между хордовыми – у оболочников и пр., мы находим **совершенно иное маневренное приспособление: не поляризацию расположения зародышевых клеток, а уменьшение их числа.** Этим способом достигается та же цель - облегчается перемещение и пространственное распределение зачатков, но внешняя картина – совершенно другая. Прекрасный пример близких животных, использовавших два различные типа маневрирования, представляют оболочники, с одной стороны, ланцетник – с другой».

# Эволюция форм дробления и гаструляции

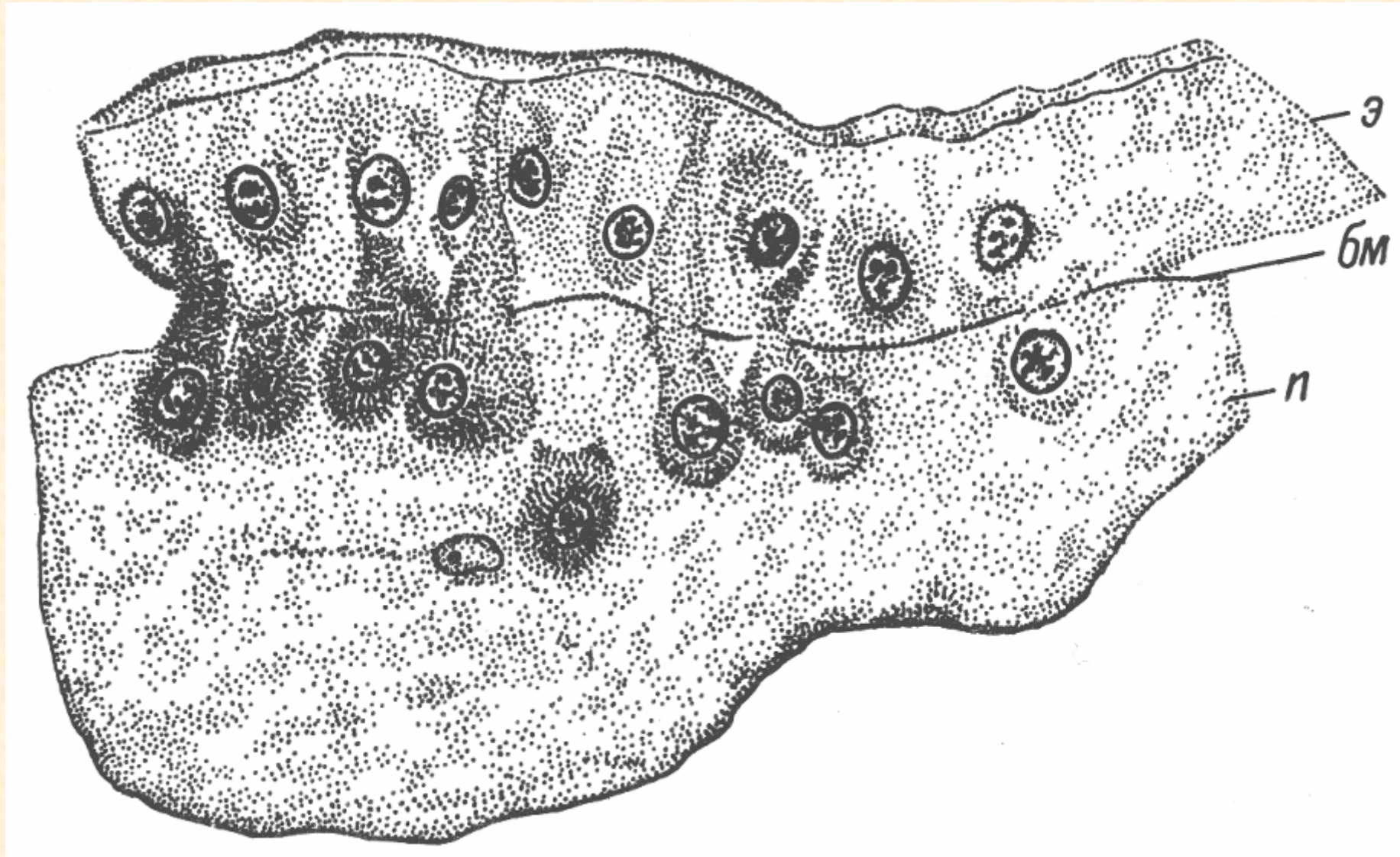


- Кроме того, следует учитывать **процессы эволюции камбиальности**. При этом выделяется **«путь необластов»**, характерный для плоских червей.
- У них формируются гистологические системы с **внешним камбием**.
- В таких системах камбиальные элементы вынесены за пределы функционирующего пласта.
- Эпидермис плоских червей лишен делящихся клеток,  
новые клетки поступают из паренхимы  
и берут начало от мультипотентных необластов.

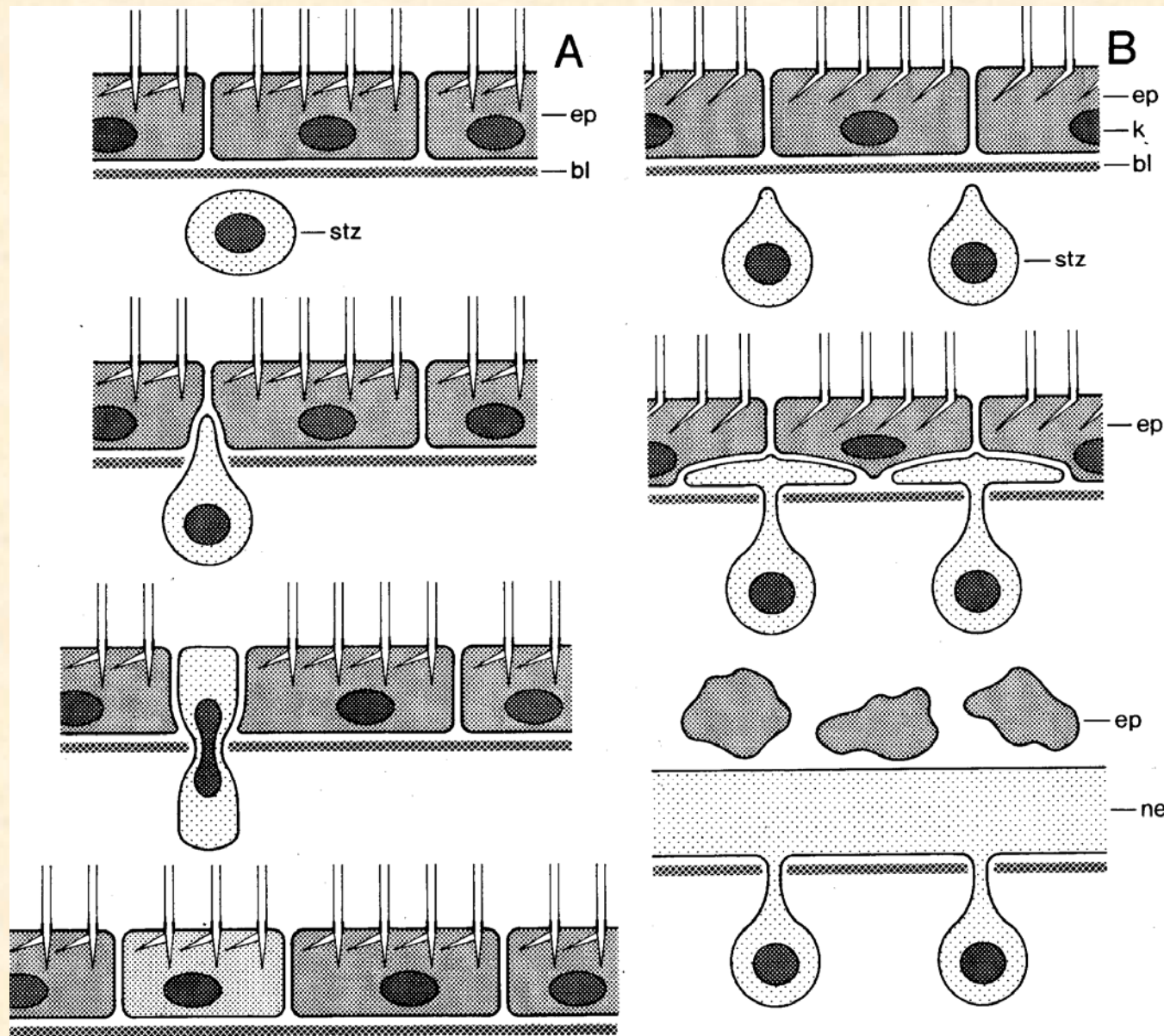
# Гистологическая организация бескишечных турбеллярий



# Обновление эпителия у турбеллярий



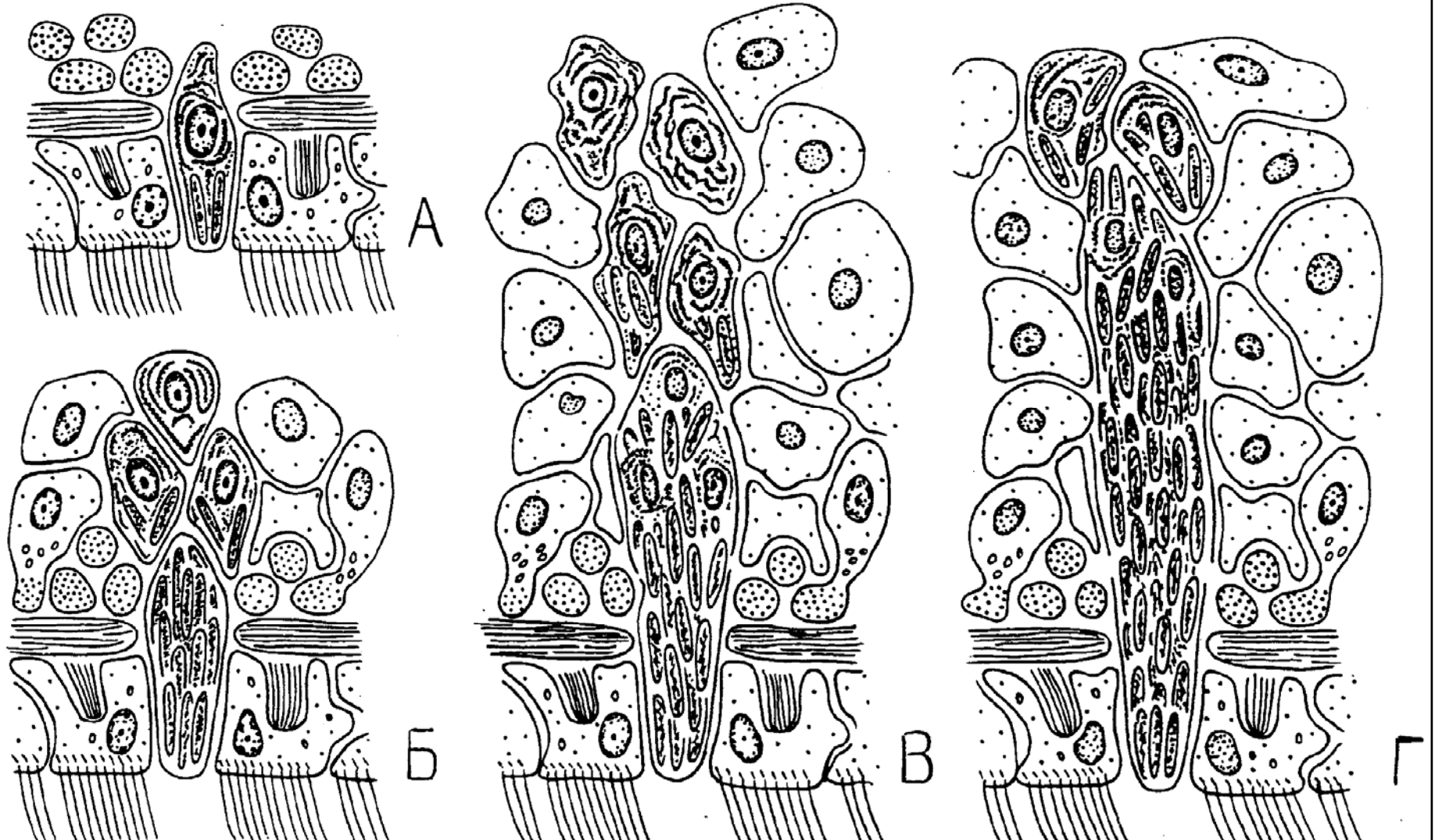
# Обновление эпидермиса у Turbellaria и Neodermata



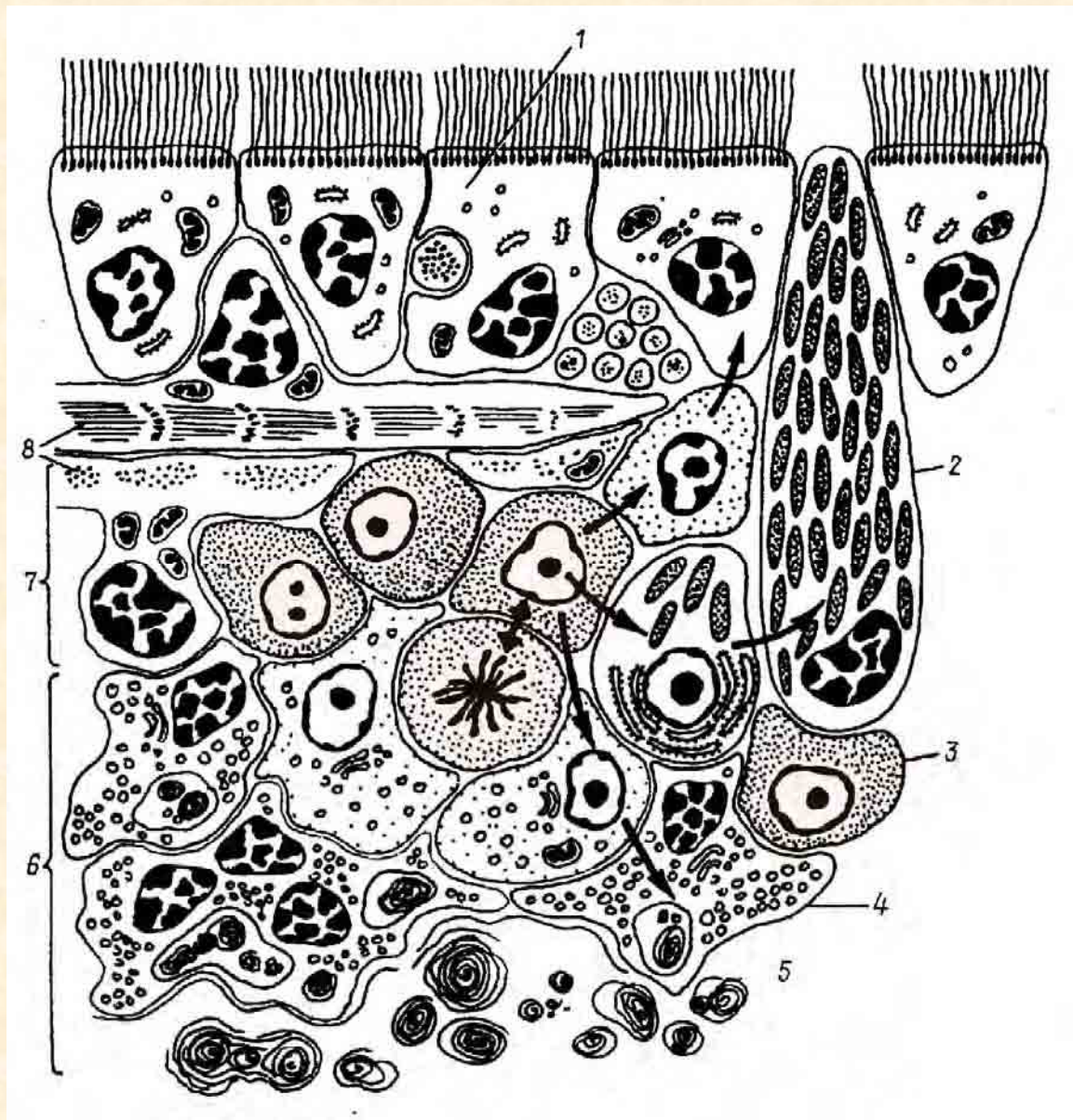


При клеточных морфогенезах некоторые  
своеобразные типы органов и систем  
формируются благодаря разрушению клеток

# Образование резервуаров кожных желез у бескишечных турбеллярий

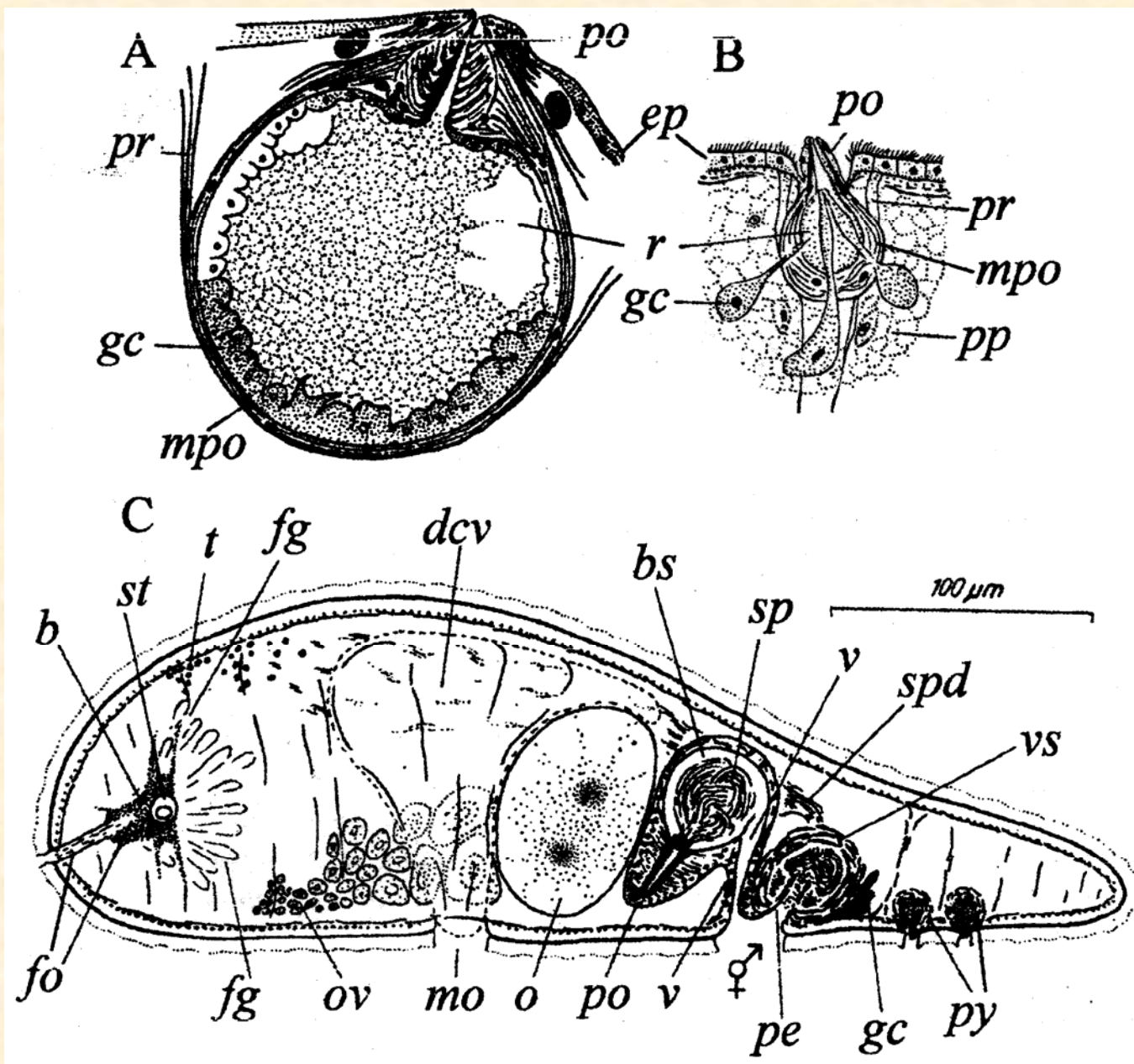


# Пищеварительные полости у бескишечных турбеллярий

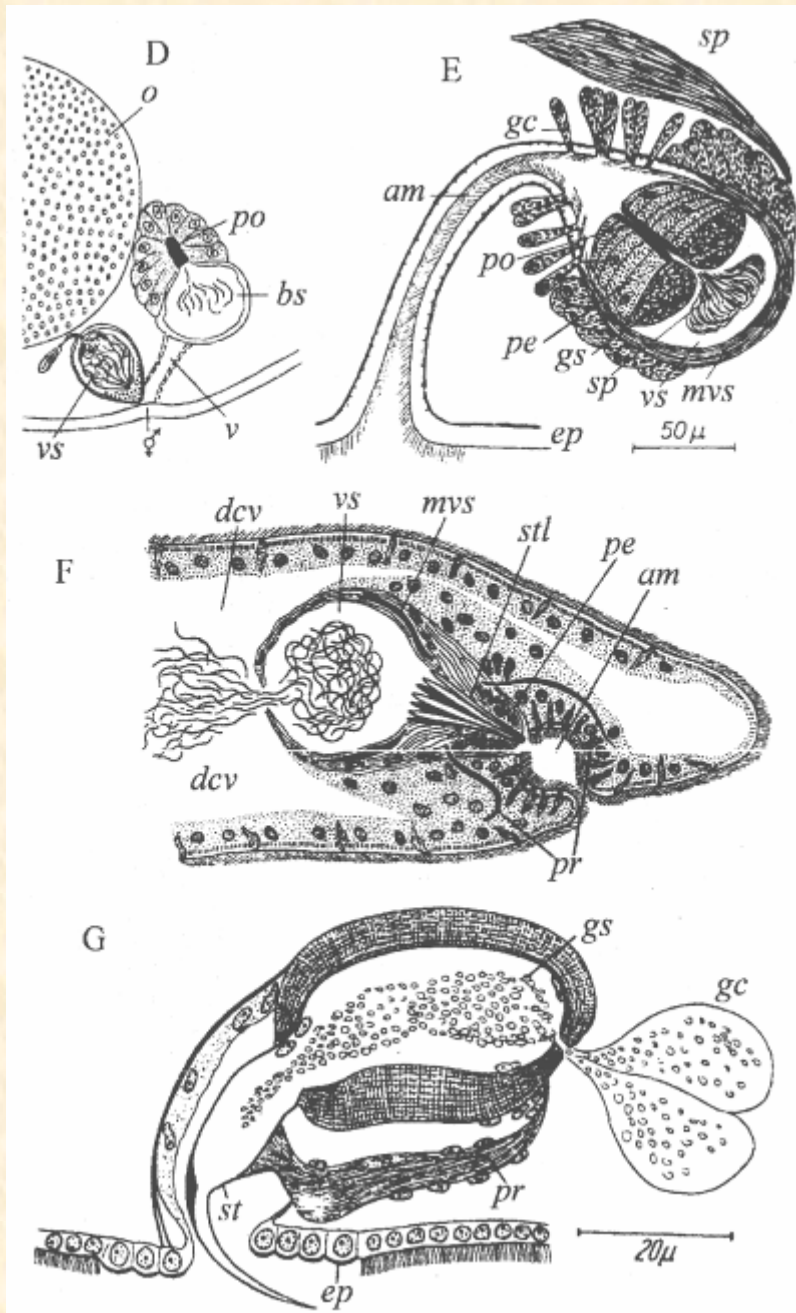


Некоторые типы органов формируются на основе  
очагов пролиферации с образованием скоплений  
клеток  
(путем «сборки»).

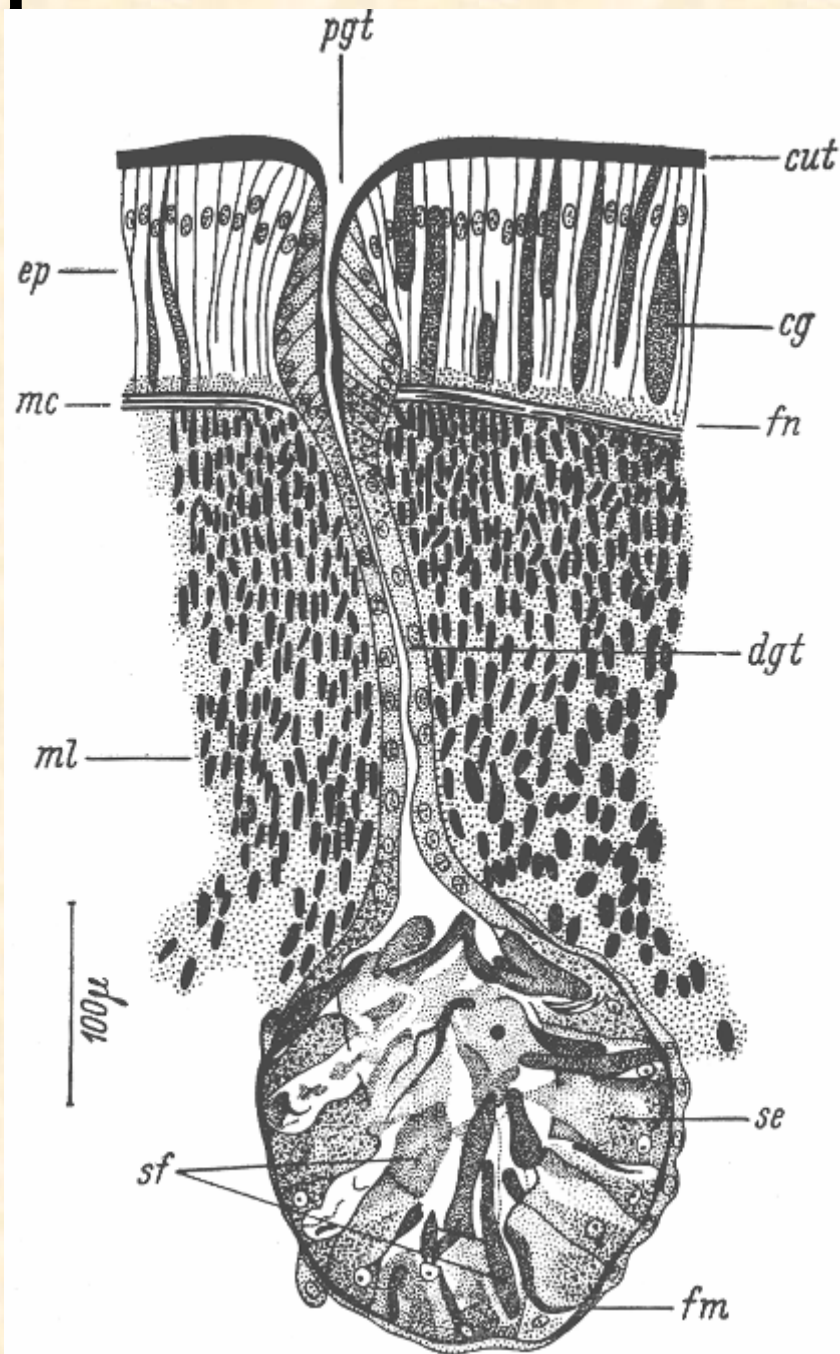
# Грушевидные органы турбеллярий



# Копулятивные органы турбеллярий



# Эпидермальные железы погонофор

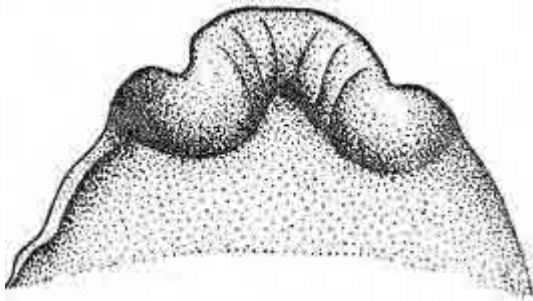


Формообразование у планарий  
в Байкале, Каспии, Охриде  
и в биотопах Кавказа  
демонстрирует параллельные  
**морфологические ряды в эволюции:**

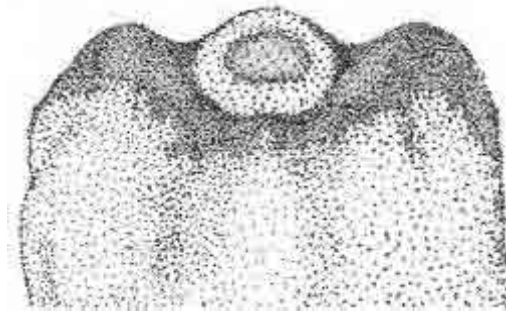
**прикрепительных и  
копулятивных органов,  
глоток,  
фоторецепторов.**



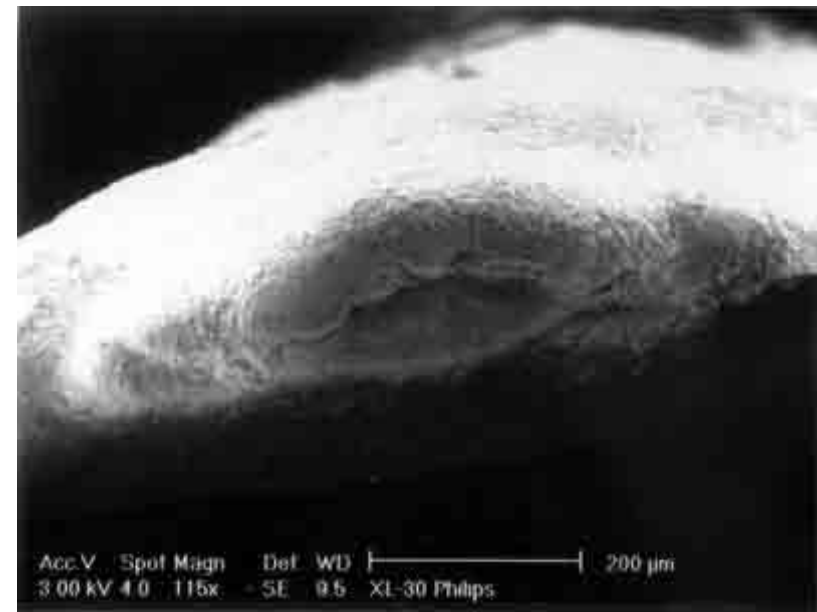
## Развитие присоски на основе валика на переднем конце тела (у дендроцелид)



*Dendrocoelum lacteum* (по: Иванов и др., 1958)



*Bdellocephala baicalensis* (по: Наумова, 2003)

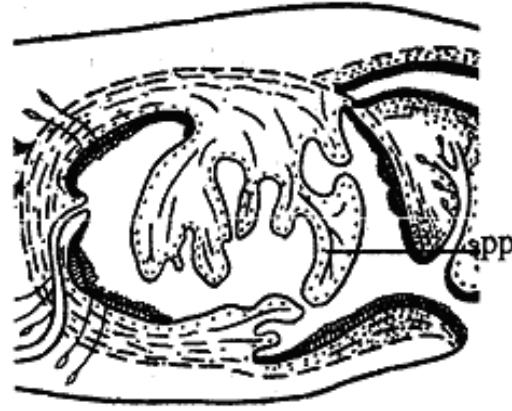


*Dendrocoelum* sp. (Б. Фанагорийская пещера); ориг.

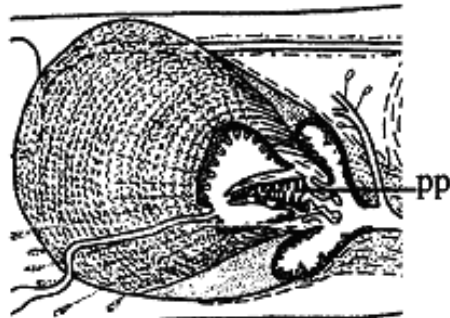
Сагиттальные схемы  
копулятивных органов  
пресноводных планарий:



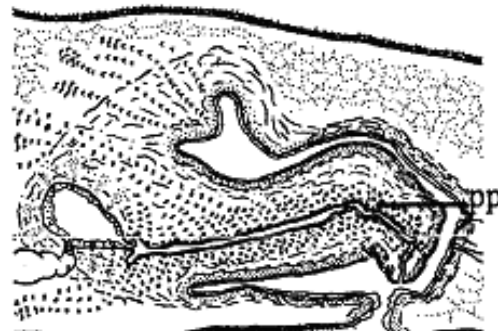
A



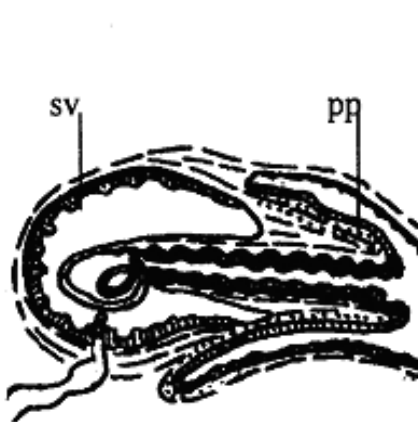
B



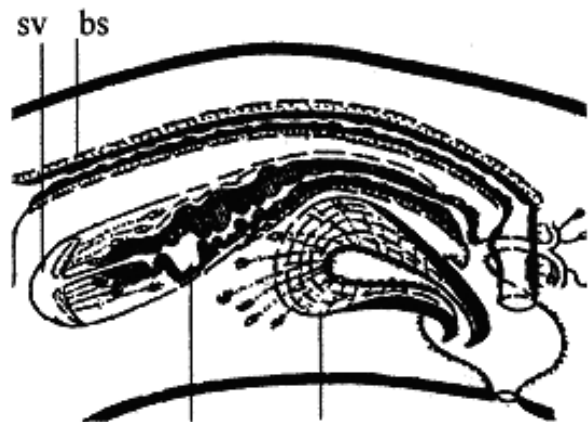
C



D



E



F

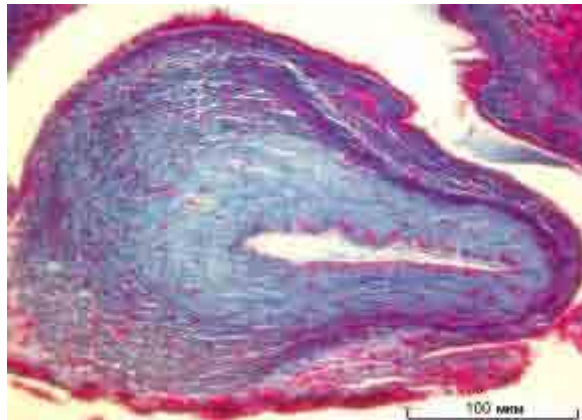
A – *Archicotilus parvipunctatus*,  
B – *Sorocelis nigrofasciata*,  
C – *Protocotilus fungiformis*,  
D – *Dugesia taurocaucasica*,  
E – *Dendrocoelum causicum*, F – *Dendrocoelum superficiale* (A, B, C – по:

Порфирьева, 1977; D – ориг.; E, F – Порфирьева, Дыганова, 1987).

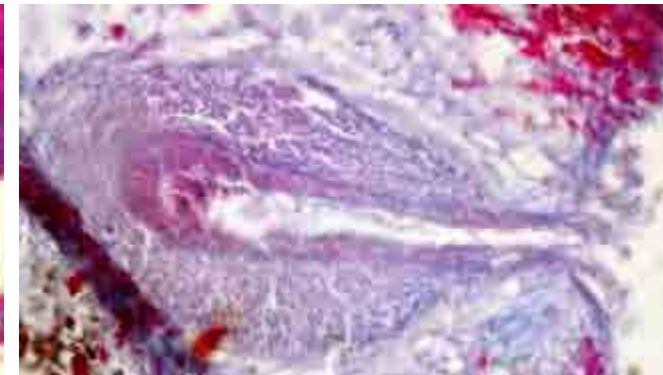
# Аденодактили пресноводных планарий

Два основных типа (Мамкаев, Porfiriev, Shumeev, 2005):

трубчатый



*Dendrocoelum sureni*  
(Кавказ)



*Baikalobia guttata*  
(Байкал)

массивный

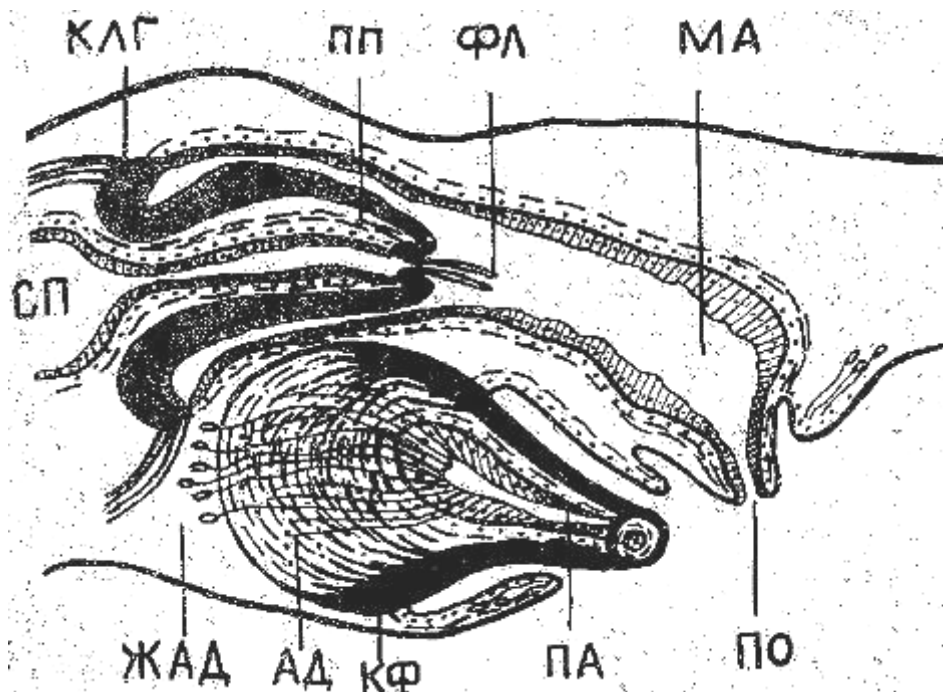


*Dugesia taurocaucasica* «B»  
(Кавказ)

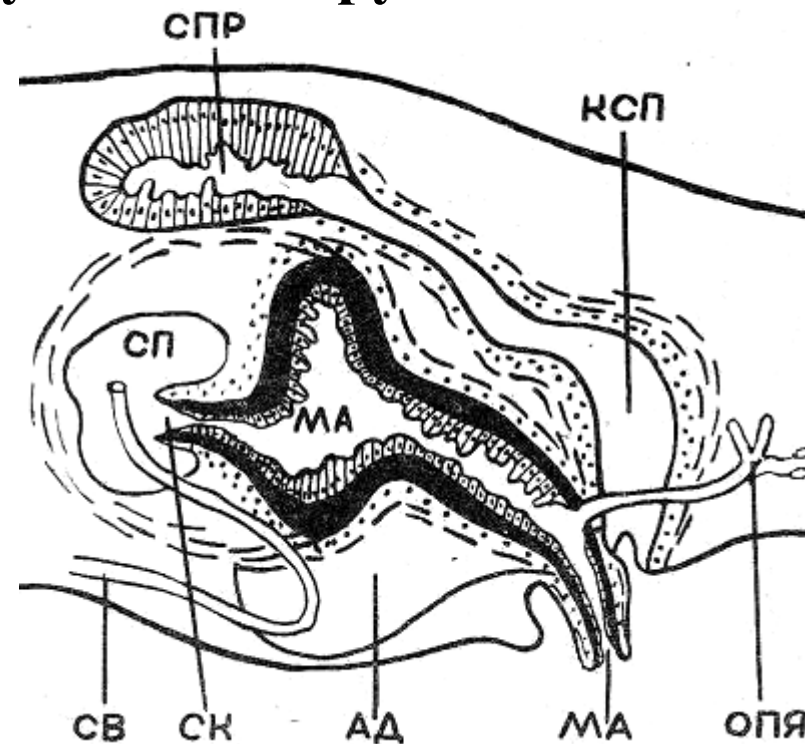


*Polycelis tenuis*  
(равнинные водоемы Европы)

## Коллагеновый футляр: в пенисе, аденодактиле, мужском антруме



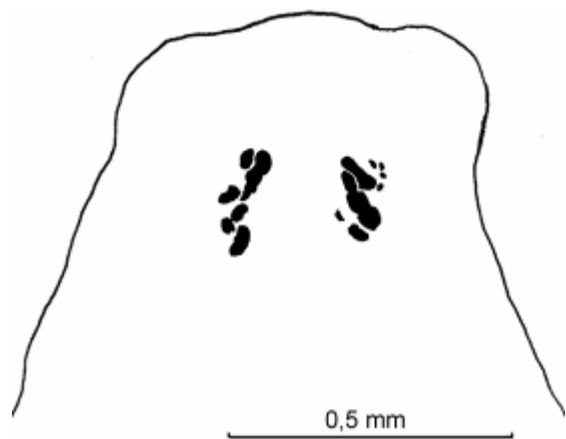
*(Dendrocoelum caspicum)*



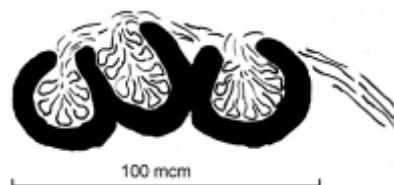
*(Dendrocoelum apodendrocoeloideum)*

(По: Дыганова, 1983)

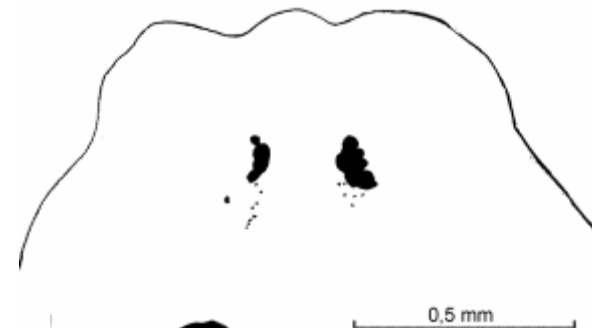
# Полимеризация глаз, их расположение



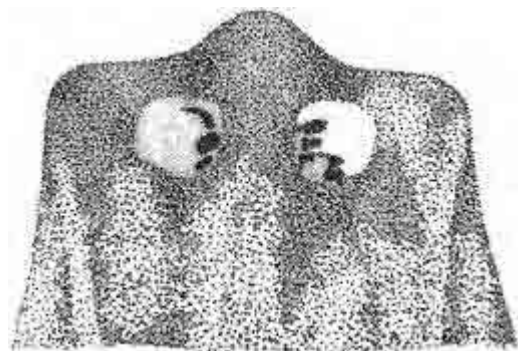
*Dendrocoelopsis lagonakii* (Кавказ)



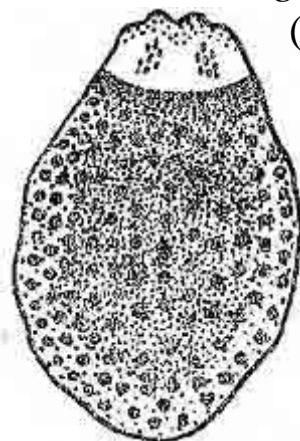
*Dendrocoelum gefoense*  
(Кавказ)



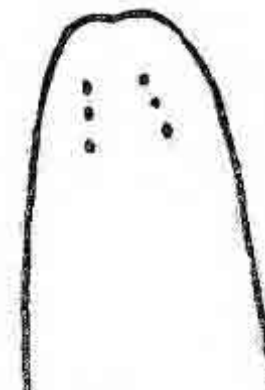
*Dendrocoelum mamkaevi*  
(Кавказ)



*Bdellocephala baicalensis*  
(Байкал); по: Наумова, 2003



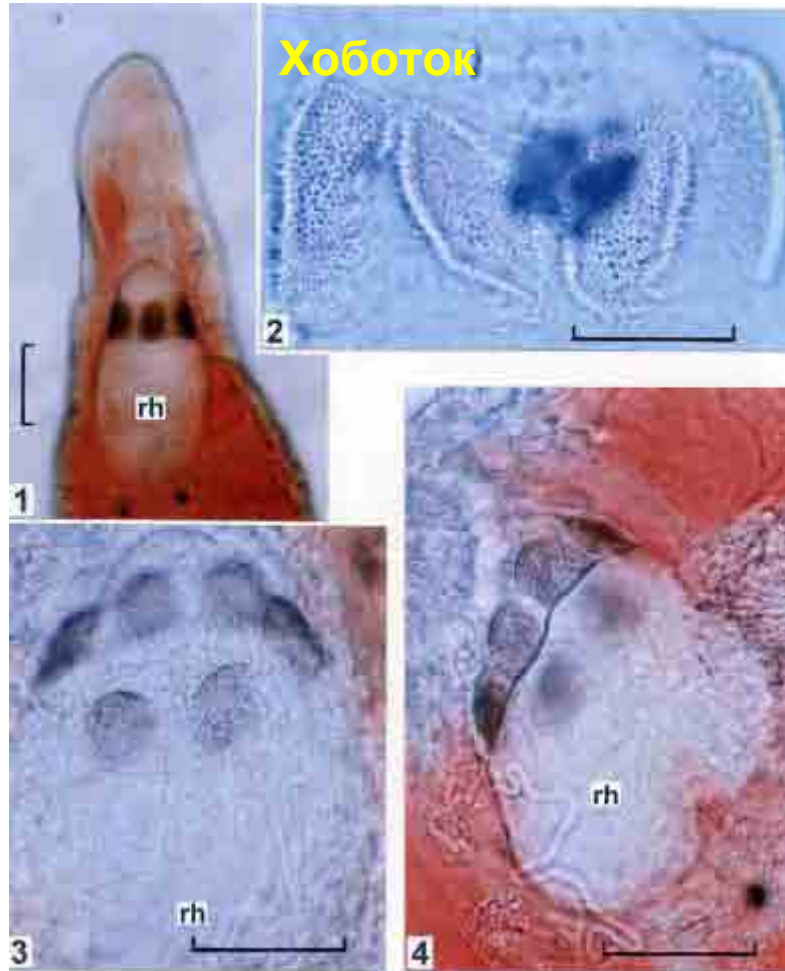
*Papilloplana leucoccephala*  
(Байкал); по Порфирьева, 1977



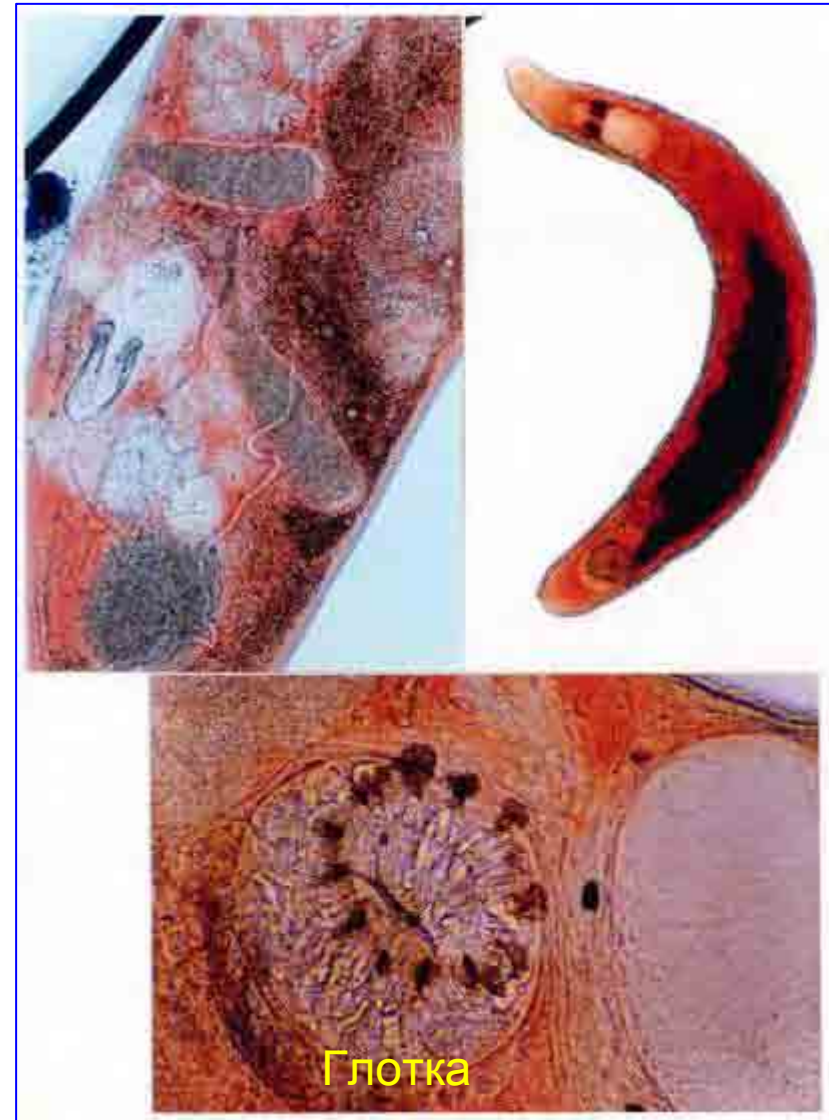
*Archicotilus elongatus*  
(Байкал); по Порфирьева, 1977

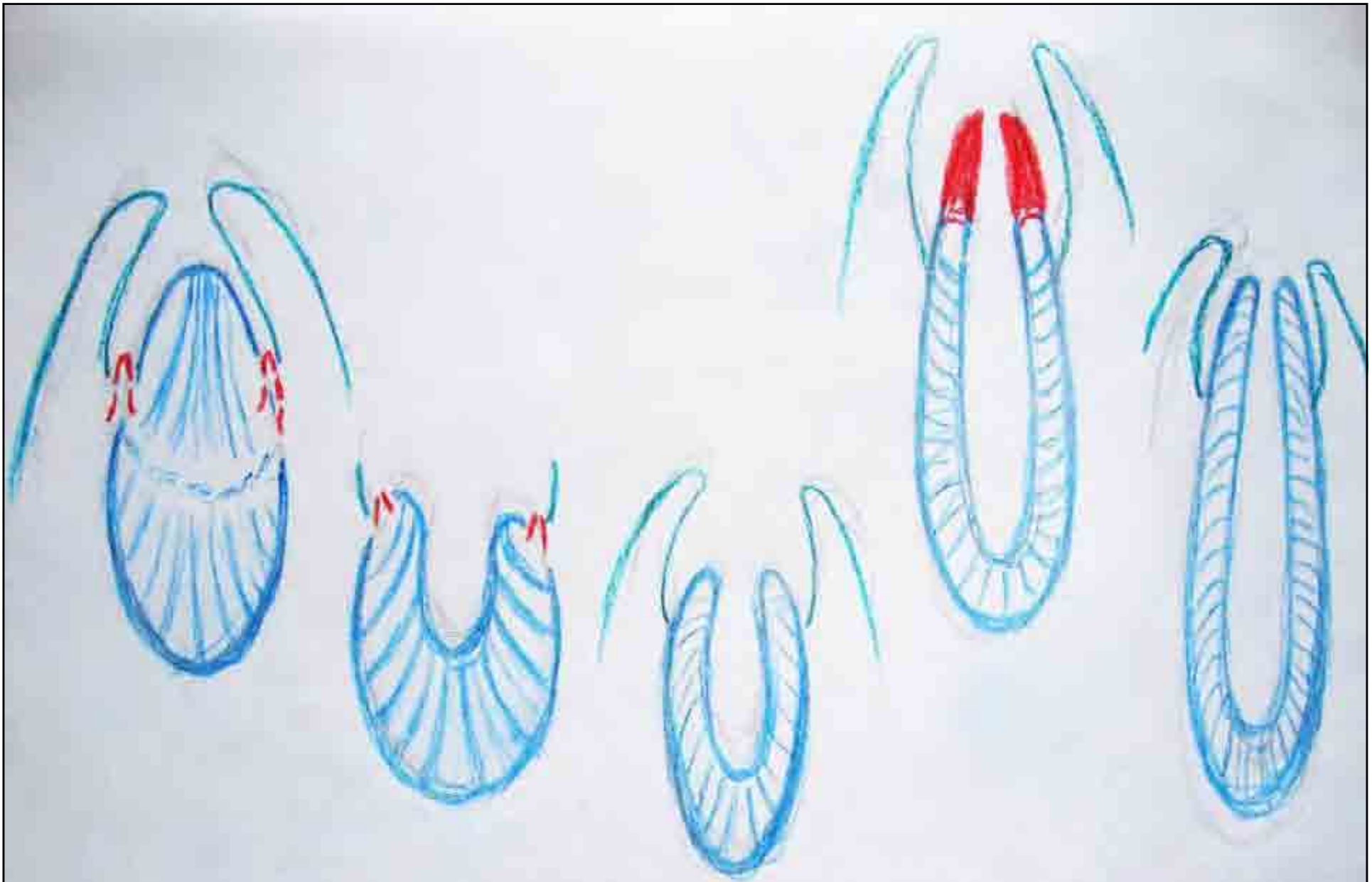
Морфогенезы дают определенные наборы «нейтральных» вариантов. Яркий пример такого формообразования демонстрирует многообразие **крючьев в хоботках** и **крючьев в копулятивном аппарате** байкальских турбеллярий-калипторинхий.

Кутикулярные образования в хоботках байкальских эндемичных *Kalyptrorhynchia*  
(по: Timoshkin, 2004)



*Riedelella terentyevi*



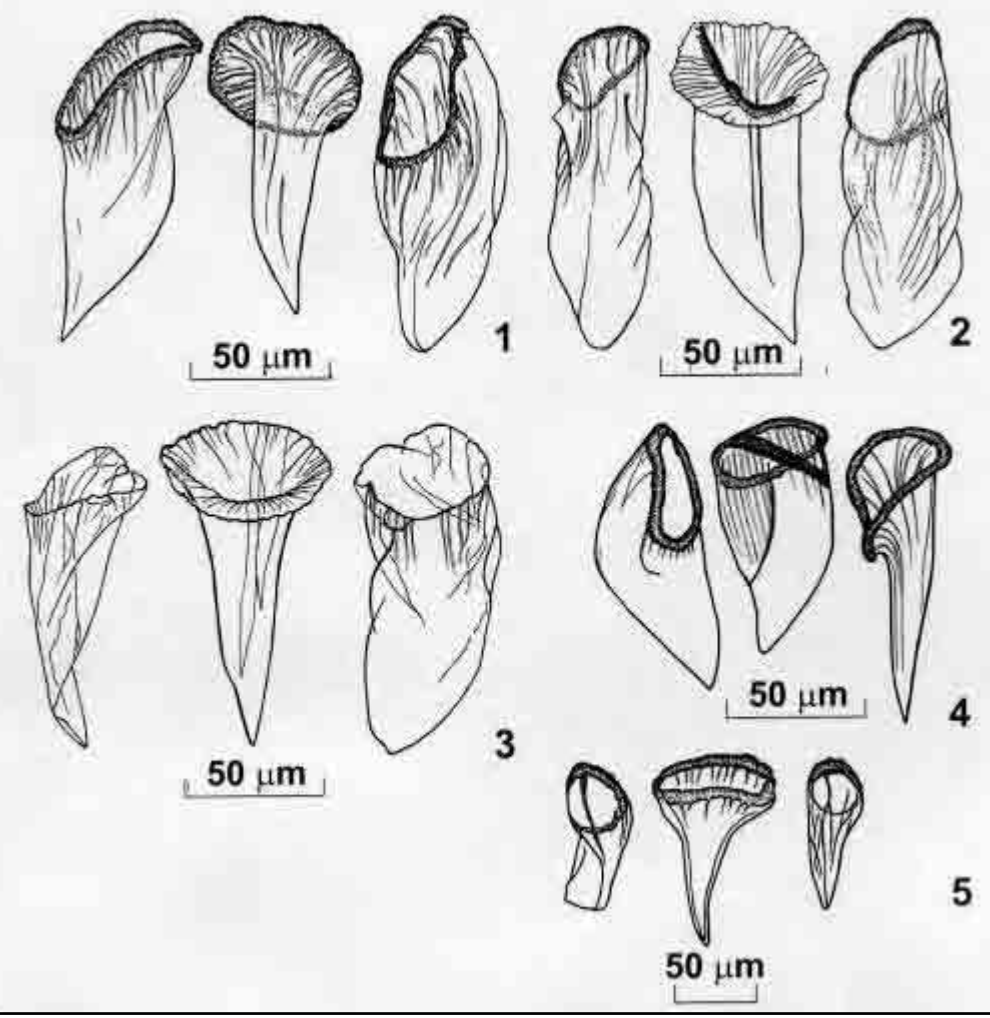
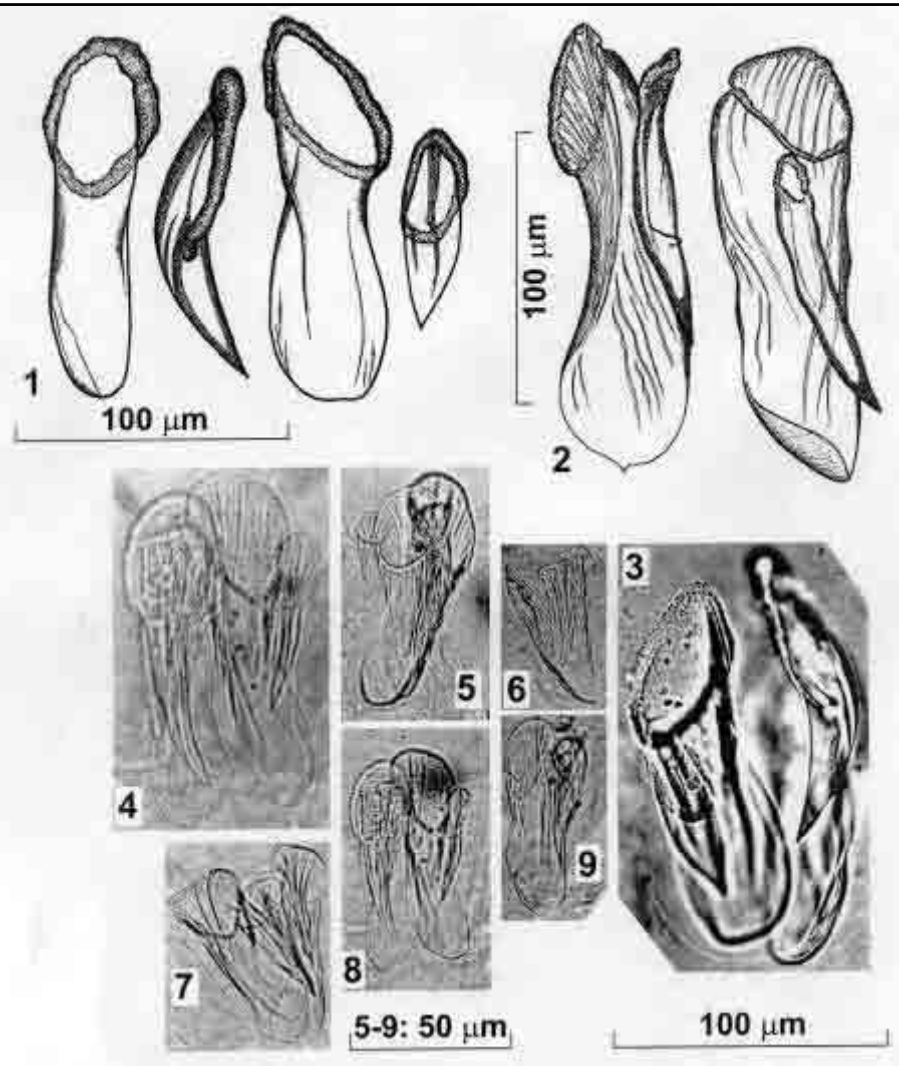


Путь происхождения расщепленного хоботка *Turbellaria Kalyptorhynchia* (из: Евдонини, 1977)



Крючья копулятивного аппарата  
эндемичных байкальских  
калипторинхий (по: Timoshkin, 2004)

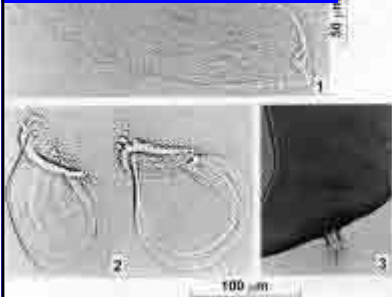
Род *Mityuscha*  
(3 крючка)



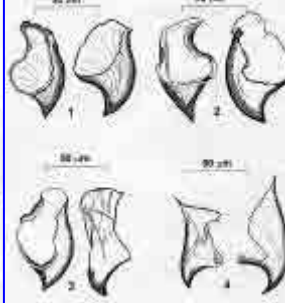
Род *Rhynchokarlingia*  
(4 крючка)

# Разнообразие копулятивных крючьев Rhynchokarlingiidae

*Coulterella vainolai*



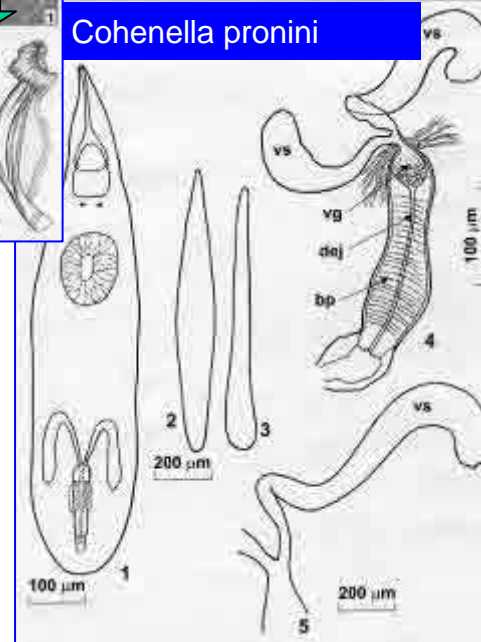
*Cohenella semernoyi*



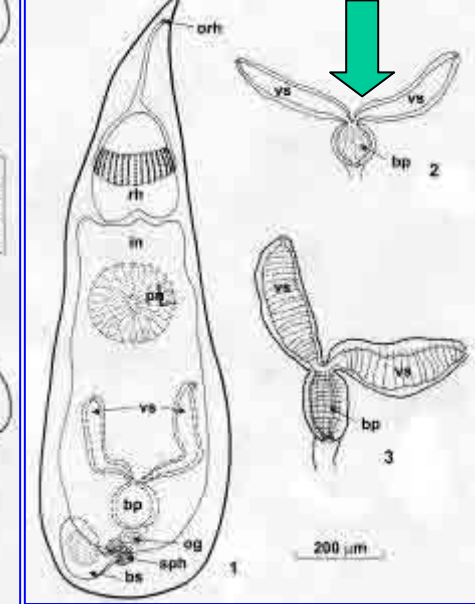
*Riedelella linevichae*



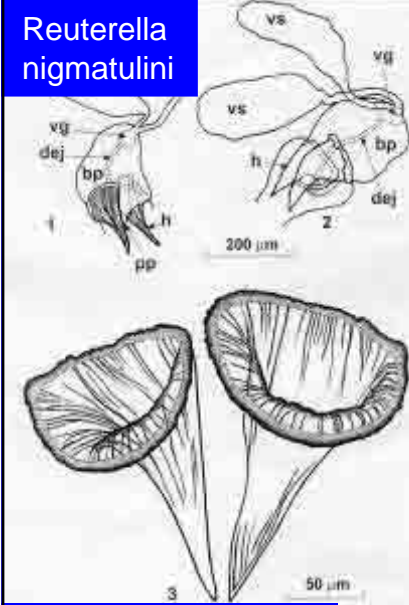
*Cohenella pronini*



*Kawanabella afanasyevae*

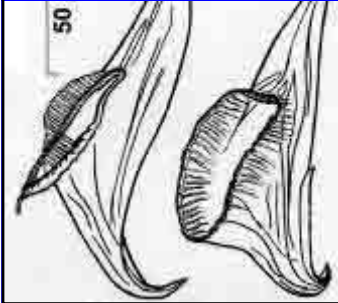


*Reuterella nigmatulini*

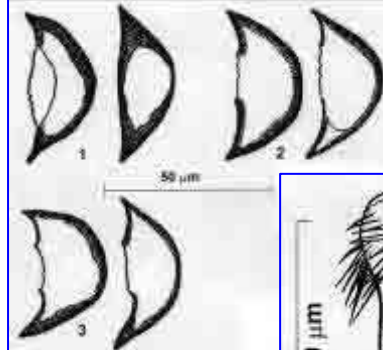


*Coulterella kawakatsui*

*Sitnikovaella shevelevae*

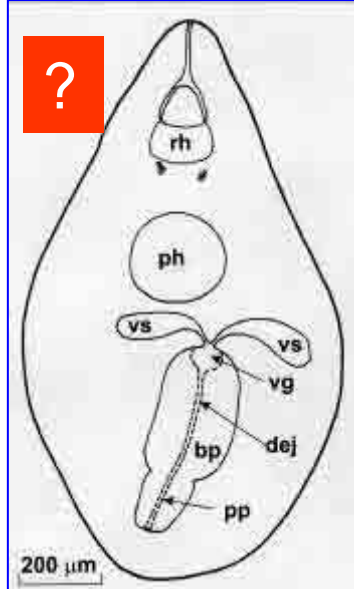
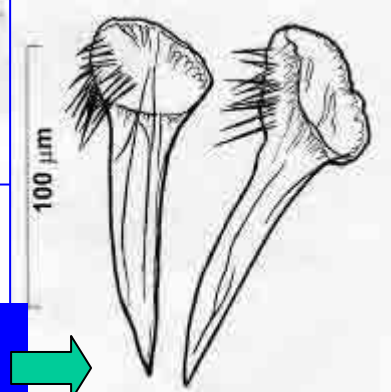


*Obolkinaella genkali*



*Wadaella podkorytovae*

*Reuterella saetosuncinata*

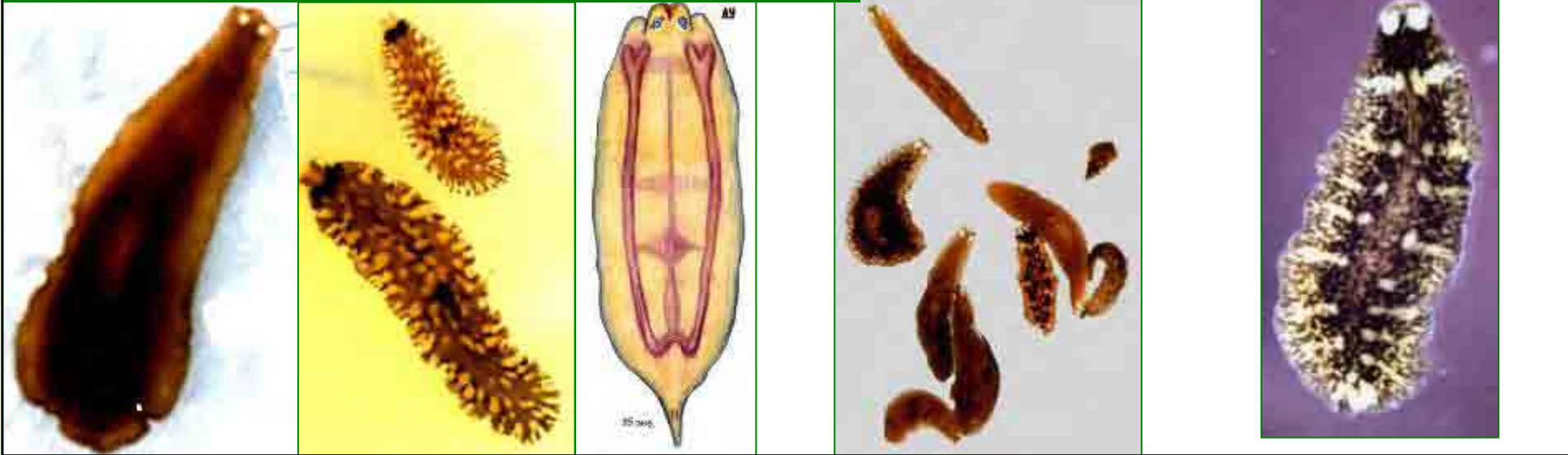




BAIKAL TURBELLARIANS ARE  
 ? VERY NICE AND COLOURFUL.  
 WHY? (TIMOSHKIN, 2006)

2) TO PROTECT  
 THEMSELVES FROM  
 HUNTERS?  
 2) YES / NO ?

MOST PROBABLY – ADAPTATION ?  
 TO WHAT CIRCUMSTANCES?



Вероятность адаптивно значимых изменений  
возрастает с увеличением размеров  
эволюционных полигонов и числа  
эволюционирующих единиц  
(что и видно на примере Байкала).

В условиях заселения новой среды обитания  
естественный отбор (скорее – подбор!)  
**не обусловлен конкуренцией.**

Так, байкальские вселенцы демонстрируют  
широкие дивергенции, связанные с освоением  
**свободных** экологических ниш.

8. Стал работать

**закон большого числа эволюционирующих  
единиц**

(Л.С. Берг 1922, В.А. Догель 1937, 1952)

«Для образования новых форм необходимо,  
чтобы новые признаки появились **на  
обширных территориях и сразу у  
громадной массы особей**»

В эволюции морфогенезов происходит также  
**выработка ритмики процессов,**  
которая дает разные симметричные формы.

Эти формы сами по себе обычно адаптивного значения не имеют.

Вместе с тем они демонстрируют  
**отработанность** морфогенетических механизмов,  
**слаженность** процессов,  
их **эффективность.**

Рассмотренные принципы организации и закономерности эволюции дают основание для морфологической трактовки принципа отбора.

**Отбор** (как естественный, так и искусственный)  
– это взаимодействие между социальными системами (популяциями, экосистемами, биогеоценозами) и составляющими их организмами.

- **Экосистемы**, в соответствии со своей организацией, предъявляют организмам **определенные требования**.

Но, в свою очередь, **организмы**, в соответствии со своими морфофункциональными особенностями и благодаря формообразовательным «изобретениям», также **воздействуют на экосистемы**.

- **Экосистема** не только элиминирует организмы, но и, в соответствии со своей организацией, **подбирает их на определенные «должности»**.

**Селекция не только «отбор», но и «подбор».**



- Благодаря морфогенезам организмы и, соответственно, популяции приобретают некие «**профессии**» (потенциально возможные – «**фундаментальные**» экологические ниши популяций), экосистемы предоставляют им «**лицензии**» (Я.И.Старобогатов, В.Ф.Левченко).
- Согласно лицензии популяция занимает в экосистеме определенную должность (это «**реализованная**» экологическая ниша популяции).

Сходные регуляторные механизмы имеются и в подсистемах организма

(такие как «физиологический отбор» В.А.Догеля).

Они также базируются на «социальной» (колониальной) природе многоклеточных организмов.

**Морфологическая концепция естественного отбора  
не противоречит теории селектогенеза  
– не заменяет, а дополняет ее.**

Предлагаемая расширенная формулировка  
принципа естественного отбора,  
рассматривает  
конкуренцию, борьбу за существование  
лишь как **вариант** в механизме  
естественного отбора.

Морфологическая концепция естественного  
отбора  
не противоречит теории селектогенеза –  
не заменяет, а дополняет ее.

**Дальнейшее развитие теории эволюции  
– в синтезе дарвинизма  
(теории селектогенеза) и морфологии.**

**БЛАГОДАРЮ ЗА ВНИМАНИЕ!**

