

УДК 575.850

СОВРЕМЕННАЯ ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ: МЕХАНИЧЕСКИЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ИЛИ ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ?¹

© 2010 г. Э. И. Воробьева

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

E-mail: admin@sevin.ru

Поступила в редакцию 17.03.10 г.

Окончательный вариант получен 21.03.10 г.

Возросший интерес к эволюционной проблематике биологии развития в 1980-х гг. связан с успехами молекулярной генетики и с разочарованием в синтетической теории эволюции, где эмбриология и биология развития оказались пропущенной главой. Современная evo-devo, сложившаяся как антипод методологии синтетической теории эволюции, пропагандирует в развитии эволюционной проблематики исключительно механический и молекулярно-генетический подход к эволюции онтогенеза, опираясь на клеточные и межклеточные взаимодействия. Противостоянием может служить фенотипический подход к оценке эволюционных событий в онтогенезе, который позволяет объединить генетический и эпигенетический уровни исследования, теорию естественного отбора, номогенетическую концепцию и проблему целостности организма в онто- и филогенезе. Фенотипический подход к онтогенезу представляется методологически наиболее перспективным для эволюционной биологии развития.

Ключевые слова: биология развития, эволюция онтогенеза, фенотипический подход, целостность организма, evo-devo.

Оценка эволюции как процесса трансформаций органического мира во времени и пространстве невозможна без исторического подхода. Многогранность эволюционного процесса на разных его ступенях и уровнях структурной организации биосферы, накопление фактологических данных в разных областях биологии и смена мировоззренческих парадигм породили широкий спектр эволюционных концепций и теорий. Центральное место среди них по-прежнему занимает теория естественного отбора как основа видообразования, созданная крупнейшим естествоиспытателем Ч. Дарвиным. Следует заметить, однако, что сам Дарвин отнюдь не считал естественный отбор единственным фактором эволюции (как его нередко в этом обвиняют) и признавал в качестве других факторов неопределенную изменчивость, наследственность и в особенности борьбу за существование, отмечая при этом, что природа организма (т.е. сложившийся фенотип) имеет явные преимущества перед влиянием внешней среды.

Теория естественного отбора получила дальнейшее развитие в трудах многих отечественных и зару-

бежных ученых, в результате чего были выделены и охарактеризованы разные формы его проявления как в природе, так и в условиях жизнедеятельности человека (Беляев, 1974; Парамонов, 1978; Северцов, 1987).

По мере развития науки на протяжении XIX–XX вв. спектр факторов эволюции расширился. К ним добавились мутирование, случайное изменение структуры популяций, изоляция, гибридизация, горизонтальный перенос генов, вторжение в новую экологическую нишу, педоморфоз и др.

Безусловно, не следует отождествлять дарвинизм с синтетической теорией эволюции (СТЭ), которая была создана в 30–40 гг. прошлого века на Западе (Mayr, Provine, 1980). СТЭ практически поглотила учение Дарвина, включив в него популяционную генетику и значительно сузив его (дарвинизм) до обслуживания нужд последней, усилив тем самым последующие нападки на сущность дарвинизма. Многие науки, в том числе молекулярная биология, биология развития, эволюционная морфология и физиология, оказались за бортом СТЭ.

Кладистика как основа современной филогенетики, положившая в основу построения кладограмм дарвиновский принцип филогенетических дивергенций, оказалась, по сути, несовместимой с дарвинизмом. Будучи формализованной наукой на Запа-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-04-00220а) и Программой Президента РФ “Ведущие научные школы” (проект НШ–7 522.2010.4).

де, она практически отказалась от функционального анализа и выяснения генезиса структурных сходств, что надлежит в будущем осуществить скорее всего эволюционной биологии развития.

Существующие на сегодня недопонимания между микробиологами и дарвинистами заключаются не в том, что прокариоты не подвержены филогенетическому анализу и действию естественного отбора, общаясь чисто физиологически на основе трофических связей (Заварзин, 2003), а в том, что они представляют собой низшие ступени эволюции, для которых в силу эволюционного стазиса не выявлены специфические закономерности, свойственные высшим таксонометрическим группам организмов.

Совершенно очевидно, что эволюция несводима к филогении, которая является лишь неполным и временным ее отражением, которое может значительно изменяться со временем. Новые данные палеонтологии вкупе со сведениями по биологии развития свидетельствуют, что эволюционный процесс отнюдь не всегда идет путем дивергенций и дихотомии (по Дарвину). В эволюции широко распространены параллелизмы и конвергенции, а также явления мозаичности, которые придают филогении ряда таксонов не древовидный, а газонеподобный облик (Татаринов, 1976; Тахтаджян, 1971).

Наиболее перспективным на сегодня представляется детальное выяснение специфики эволюции каждого структурного уровня биосферы: от протиста до биогеоценоза с целью понимания иерархического соподчинения и компенсаторности этих уровней. Эволюционный принцип динамической устойчивости, согласно которому стабильность каждого уровня поддерживается пластичностью слагающих его элементов, остается ведущим в эволюционной биологии (Воробьева, 1987, 1988).

Возрождение *evo-devo* в конце 1980-х гг. связано как с успехами молекулярной генетики, так и с неудовлетворенностью СТЭ. Однако среди существующего множества парадигм *evo-devo* возникает вопрос о методологии современной эволюционной биологии развития.

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ: ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ

Термин “биология развития” закрепился в научной литературе и практике в России в 60–70-х гг. XX века, хотя некоторые ведущие специалисты, например Токин (1987), считали его неудачным из-за расплывчатости содержания. Обычно биология развития воспринимается как широкая, синтетическая область биологии, всесторонне изучающая процессы и движущие силы индивидуального развития растений и животных. Биология развития возникла на основе экспериментальной эмбриологии, на стыке ее с цитологией, генетикой и физиологией. Большая роль в интеграции этих исходно обособленных

областей знания принадлежит молекулярной биологии.

Главным предметом исследования биологии развития сегодня является комплексное изучение процессов онтогенеза на всех уровнях структурной организации (от молекулярного до популяционного). Это широкий спектр проблем, включающий изучение процессов дифференцировки, индукции, морфогенеза, органогенезов, роста и регенерации.

В 1980-е гг. проявилась тенденция ставить знак равенства между экспериментальной эмбриологией и биологией развития, что мало оправданно, поскольку предмет обоих наук не совпадает: у биологии развития он значительно шире.

Основы современной биологии развития заложены в первые десятилетия XX в. трудами выдающихся российских ученых — Н.К. Кольцова, И.И. Шмальгаузена, Д.П. Филатова и М.М. Заваловского. Их исследования были направлены на изучение механизмов индивидуального развития в их взаимодействии. Особое место в формировании биологии развития как науки принадлежит Н.К. Кольцову, пионеру экспериментальной эмбриологии. Именно Н.К. Кольцов первым понял продуктивность консолидации различных направлений исследований для понимания феномена развития практически на любом уровне организации живого.

В то же время вне поля зрения биологии развития долгое время оказывалось рассмотрение эмбриогенеза для целей филогенетики и систематики, а также анатомический анализ стадий развития с архитектурной точки зрения, выяснение природы гомологий, изучение ценогенезов и влияния внешних факторов на ход эмбриональной изменчивости, исследование гистогенезов организмов в эволюционном аспекте. Между тем, именно в области эволюционной проблематики уже в 1940-е гг. наметились контакты между сравнительными и экспериментальными методами в эмбриологии. Произошедшее за более чем 40 лет с момента возникновения изменений в методах молекулярной биологии создало предпосылку не только для прогресса в понимании индивидуального развития, но также и для проникновения в особенности биологии развития и генетики развития в эволюционную биологию.

Большое значение для развития эволюционного направления в эмбриологии в России имели исследования Филатова (1943), который применил сравнительно-исторический подход к изучению формообразовательных аппаратов, механизмов и способов формообразовательных процессов. В опытах с увеличением закладки конечностей у хвостатых амфибий он значительно опередил современников, показав, что у каждого индивидуума существует определенная константная величина закладки, при которой наступает дифференцировка, в частности, ускоренное увеличение объема закладки ведет к ускоренной дифференцировке скелета конечности

(Филатов, 1931). Это подтверждено более поздними исследованиями (Shubin, Alberch, 1986).

Впоследствии направление, разрабатываемое Филатовым, было дополнено Поповым (1960) внедрением функционального принципа в изучение органогенеза. Эволюционно-эмбриологические исследования онтогенеза с помощью сравнительных и экспериментальных методов успешно развивались Ивановым (1937), который сформировал теорию метамерного строения кишечнополостных на базе гистогенетического изучения их процессов регенерации.

Наибольшая заслуга в применении экспериментальных методов в эволюционном исследовании механизмов онтогенеза, принадлежит Шмальгаузену (1968а, б; 1969, 1982) и связана с разработкой им проблем эволюции онтогенеза, целостности организма в онто- и филогенезе и стабилизирующего отбора.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОБЛЕМЕ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

Вокруг проблемы эволюции онтогенеза в ходе ее развития ведутся постоянные дискуссии. Корни их связаны с XVIII–XIX вв. и с именем Карла фон Бэра. Будучи натурфилософом и телеологическим эволюционистом, он относился негативно к объяснению эволюции как с позиций дарвинизма, так и ламаркизма, полагая, что направление эмбрионального развития определяется исключительно таксономическим положением (типом). Установленный им закон зародышевого сходства на ранних стадиях и последовательная специализация на поздних не утратили своей актуальности. Учение Бэра оказало влияние на формирование взглядов многих эволюционистов-эмбриологов как на Западе, так и в России. Но, пожалуй, наиболее последовательным и прогрессивным продолжателем его учения в мировом масштабе следует признать Берга с его концепцией номогенеза, или эволюцией, определяемой собственными законами развития (Берг, 1977; Мамкаев, 2004). В наши дни ряд положений концепции номогенеза находит подтверждение в разных областях биологии. Это и широкое распространение параллелизмов, гетерохроний развития, локальной мозаичности, филогенетическое опережение и наличие структурно и функционально консервативных гомеобоксов, стоящих на вершине регуляторных каскадов программ развития, что ведет к сфере разработки молекулярных основ эволюции онтогенеза.

Многие ученые единодушны во мнении, что дальнейший прогресс в разработке теории эволюции связан с успехами в понимании общих закономерностей и механизмов эволюции индивидуально-развития. Тем не менее представления о путях разработки теории эволюции онтогенеза расходятся. И то, что одни исследователи воспринимают как общие закономерности эволюции онтогенеза, следуя

концепции филэмбриогенеза Северцова (Короткова, 1979), другие, приближаясь к представлениям Бэра, рассматривают как закономерности частного характера, отражающие проявления, свойственные отдельным группам организмов (Иванова-Казас, 1984). В целом к 1980-м гг. сложилось представление, что создание концептуальной базы для широких эмпирических обобщений в теоретической разработке проблемы эволюции онтогенеза не завершено (Дорфман, Северцов, 1984). По-прежнему остается открытым вопрос о самом понимании онтогенеза в применении его к разным таксономическим и филогенетическим группам организмов с учетом морфологического, физиологического и генетического разнообразия их онтогенезов. В частности, речь идет об одноклеточных и многоклеточных организмах. Неясно, есть ли онтогенез у простейших, в частности у микробов. Взгляды здесь расходятся, однако если есть деление оплодотворенной клетки, то онтогенез существует, поэтому отрицание его у микроорганизмов (Заварзин, 2003) представляется сомнительным.

Положение усугубляется также тем обстоятельством, что даже у хорошо изученных высших многоклеточных, таких как позвоночные, существуют разные интерпретации онтогенеза: воспринимать ли его как цикл от зиготы до зиготы, либо ограничивать половым созреванием, либо как жизненный цикл от зарождения до физической смерти (Паавер, 1985). В последнем случае онтогенез воспринимается как рассмотрение органической формы в качестве единого морфопротесса в совокупности всех ее стадий развития (Беклемишев, 1964) и как движущегося равновесия в потоке постоянного разрушения и самообновления структур (Уоддингтон, 1964). В последнем случае изучение формы должно восприниматься в связи с формообразовательными процессами онтогенеза и их динамикой (Шмальгаузен, 1982) в качестве “креода” – канализированного развития (Уоддингтон, 1970) с учетом возрастных изменений и взаимосвязанности всех основных составных процессов развития (дифференциация, органогенез, рост, физиологическая регенерация, старение и др.).

Одним из центральных вопросов исследования эволюции онтогенеза является выяснение соотношения скорости протекания и продолжительности различных составляющих онтогенеза, в частности эмбрионального и постэмбрионального морфогенеза, роста и полового созревания. Большую эволюционную значимость приобретали явления гетерохроний развития (неотения, педоморфоз, гиперморфоз) (Gould, 1977). Становится также очевидным, что явления филогенетического опережения, проявляющиеся в акселерации и ретардации формирования дефинитивных структур, играли важную роль в формировании таксонов разного ранга, в том числе крупных (Догель, 1938; Воробьева, Назаров, 1986; Воробьева, 2008). Эволюционные новшества, обра-

званные путем гетерохроний, могут проявляться на любом уровне структурной организации, в частности, в виде эволюционных изменений признаков костной ткани у видов и популяций млекопитающих в результате сдвигов в скорости тканевой перестройки (Паавер, 1973). Феномен филогенетических опережений свидетельствует, вероятно, о разных латентных потенциях и пластичности структурных трансформаций, осуществлявшихся путем мозаичной реализации в онтогенезе, которая могла базироваться на диссоциативности его отдельных процессов.

По всей видимости, процессы онтогенеза могут эволюционировать на всех стадиях. Так, характер дробления и скорость развития зародышей зависят от размеров яиц и запасов желтка, что прослеживается, в частности, среди хвостатых амфибий: у форм, обладающих крупными яйцами, например у *Onychodactylus*, развитие протекает вплоть до метаморфоза в яйце и молодь вылупляется с хорошо сформированными конечностями (Воробьева, Хинчлифф, 2001). В то же время у видов с мелкой икрой (сибирский углозуб, тритоны, аксолотли) личинки вылупляются рано с недоразвитыми конечностями, но уже через две-три недели начинают передвигаться по грунту с помощью двух передних пальцев или плавничка между ними, переходя на самостоятельное питание (Воробьева, 2009).

EVO-DEVO: СОДЕРЖАНИЕ И ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

Начиная с 1980-х гг. прошлого века на Западе особую популярность приобрела evo-devo — особая область знания, претендующая на раскрытие закономерностей и механизмов эволюционного процесса с позиций индивидуального развития. Эта область акцентировала внимание на разных уровнях структурной организации и выяснения их специфичности, компенсаторности и иерархических связей. Соответственно evo-devo интегрировала фактические данные разных биологических дисциплин, в частности палеонтологии, систематики, сравнительной и экспериментальной эмбриологии, физиологии, этологии, экологии, молекулярной биологии, биохимии и генетики. В результате намечается целый спектр направлений evo-devo, где на передний план выходят биология развития и ее молекулярно-генетические аспекты. Усиление эволюционного подхода в биологии развития требует разработки общих принципов оценки фактических данных, полученных в результате изучения разных уровней структурной организации и составления на их основе общей перспективной программы. В этой связи остается дискуссионным вопрос о том, насколько существующие определения evo-devo соответствуют объективному представлению об эволюционной биологии развития. Естественно, что такое представление должно было сложиться исторически.

В истории evo-devo различается несколько этапов. Первый — пре-evo-devo, который ведет начало от натурфилософа Карла фон Бэра. Развитие этого этапа протекало параллельно на Западе и в России (Levit, 2007).

В России его история связывается с именами таких ученых, как И.И. Мечников, А.О. Ковалевский, А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен. С их именами тесно связан и последующий этап evo-devo, который часто называют морфогенетическим или эпигенетическим. Основу его составила теория филэмбриогенеза Северцова, противопоставленная биогенетическому закону Геккеля, и эволюционные концепции Шмальгаузена — концепция целостности организма в онто- и филогенезе, которая рассматривается как исходная единица целостности живой природы (биосферы), вписываясь в цепь эволюционных событий: организм (фенотип) → популяция → вид → биоценоз, и концепции эволюции онтогенеза, который идет по пути последовательного усложнения за счет дифференцировки его частей и установления между ними новых соотношений (морфологических интеграций).

Среди основателей эпигенетического этапа evo-devo на Западе выделяются такие фигуры как Гулд, акцентировавший внимание на гетерохрониях развития и стыковке онто- и филогенеза (Gould, 1977), и Альберч, разработавший концепцию запретов развития и показавший двойственную значимость механизмов онтогенеза: как взаимодействие генетической и эпигенетической программ (генераторная роль развития) и как обеспечение приспособления организмов (регуляторная роль развития) (Alberch, 1982; Alberch, Blanco, 1996). При выделении в онтогенезе генераторной и регуляторной программ, адаптации расцениваются как результат онтогенетического развития, в том числе связанные с его нарушениями. Наконец, следует упомянуть Вейка (Shubin, Wake, 1996), изучавшего проблему фенотипической пластичности, морфологического стазиса, нормы реакции и морфологических трансформаций. В разработке всех этих проблем Вейк отдает приоритет Шмальгаузену (Wake, 1996).

Третий, современный, этап evo-devo связан с успехами молекулярной генетики и переносом внимания на низшие уровни структурной организации и физико-химические процессы, лежащие в основе становления онтогенезов. Основные положения современных представлений evo-devo изложены канадским экспериментальным эмбриологом Холлом (Hall, 1999). Они заключаются в следующем:

1. Evo-devo представляет самостоятельную область исследований и не должна рассматриваться как внедрение эволюционных подходов в теорию биологии развития.

2. Evo-devo ассимилирует фактические данные и подходы многих дисциплин, изучающих современные и ископаемые организмы, что ведет к выделе-

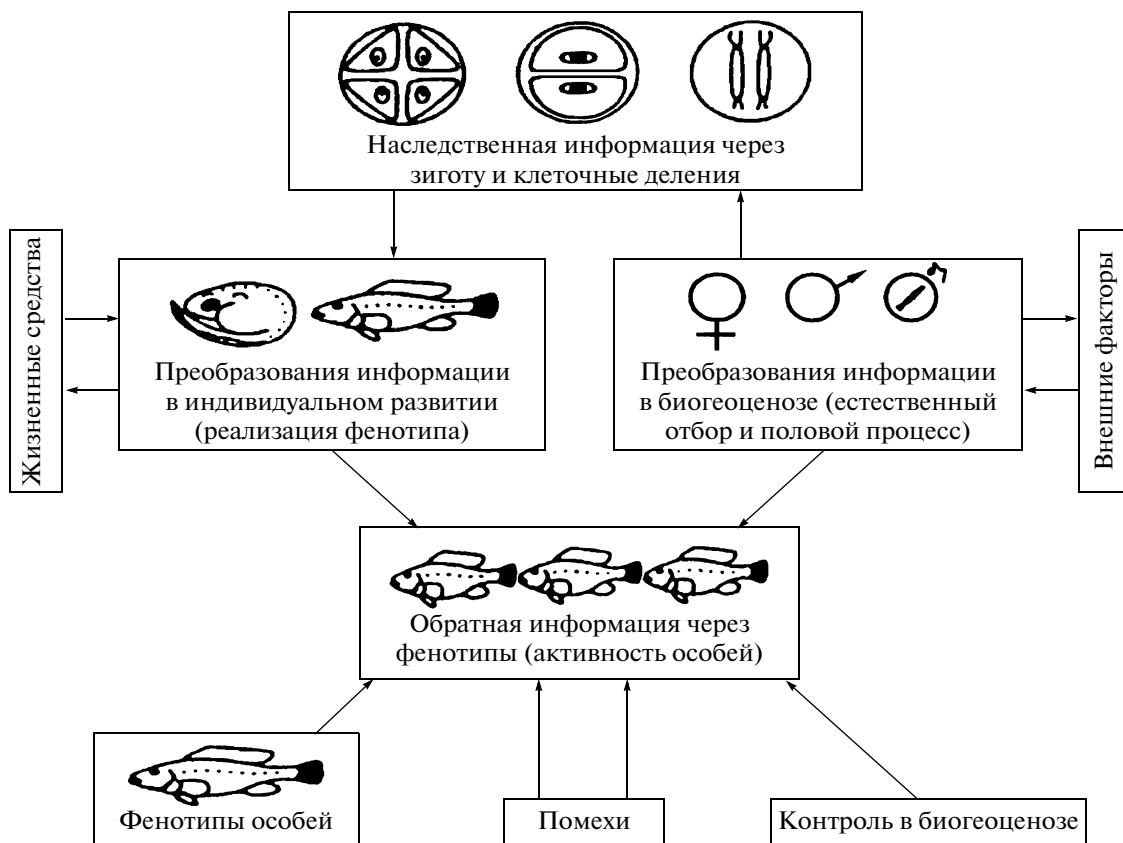


Схема фенотипического подхода к теории эволюции (по: Шмальгаузен, 1968а).

нию в этой области ряда направлений исследований эволюции онтогенезов.

3. Фундаментальной единицей evo-devo рассматривается клетка, а предметом исследования служат внутриклеточные и межклеточные взаимодействия.

4. Вместо открытой системы прямого воздействия генов на параметры развития предлагается замкнутая система, где генами определяются только клеточные возможности согласно физико-химическим законам, которые выражаются в формировании тканевой геометрии и новых экспозиций клеточных типов.

5. В качестве методологического подхода предлагается исключительно механический, связанный с поиском инноваций на базе возможных модуляций.

6. Новые экспозиции клеточных типов индуцируют новые взаимодействия и способы морфогенетической регуляции (модуль преобразований эндоскелетных элементов по схеме: Shubin, Alberch, 1986): мезенхимное сгущение, достигающее определенных размеров, которые индуцируют последующую бифуркацию, сегментацию и дихотомическое ветвление скелетных элементов в области лапки хвостатых амфибий.

7. В эволюции выделяются три уровня: а) изменения генных экспрессий, б) появление новых признаков, в) адаптация и радиация новых видов. Общим знаменателем взаимодействия всех этих уровней являются генетические изменения во времени. В качестве посредника этих взаимодействий выступает онтогенез. Общим результатом являются эпигенетическая и иерархическая интеграции.

Спустя 10 лет после публикации Холла (Hall, 1999) вышла в свет коллективная монография европейских ученых, посвященная обсуждению ключевых проблем evo-devo (Minelli, Fusco, 2009). В этой книге, как и на конференции 2008 г., посвященной 10-летию со дня смерти Пьера Альберча, дискутируется вопрос о статусе evo-devo, которую рекомендуется признать самостоятельной дисциплиной, обладающей специфическими подходами и ставящей главной целью введение процессов онтогенеза в теорию эволюции, поскольку они оказались «пропущенной и недостающей главой в СТЭ» (Hamburger, 1980). Выдвинув на передний план онтогенез и его механизмы в процессе эволюции, evo-devo тем самым взяла на себя миссию связующего звена между теорией эволюции и процессами развития, таким образом, не может рассматриваться ни как часть эволюционной биологии, ни как часть биологии

развития. В этой же книге известный эволюционист-эмбриолог Мюллер (Müller, 2009) совершенно справедливо выделяет в *evo-devo* две взаимосвязанные компоненты, а именно: как эволюция действует на развитие и как возможные системы развития действуют на ход эволюции.

Будучи выдающимся экспериментальным эмбриологом и активным противником редуccionизма, Альберч (Alberch, 1982) справедливо придавал особое значение эпигеномным взаимодействиям. В своих теоретических работах он выступал как последователь учения Шмальгаузена о целостности организма в онто- и филогенезе и негативно относился к проблеме сведения эволюции онтогенеза и его механизмов исключительно к молекулярно-генетическому уровню (Шишкин, 2006). Признается (Wake, 1986, 1996), что Шмальгаузен на основе экспериментальных и сравнительных исследований наиболее близко подошел к разработке двух главных и взаимосвязанных проблем *evo-devo*, упомянутых выше: как эволюция действует на онтогенез и как развивающиеся системы влияют на ход эволюции.

В настоящее время акцент в *evo-devo* переносится на происхождение новшеств, модулярность развития, на генетику развития и связанную с этим разработку молекулярно-генетического базиса исследований (Müller, 2008). Как уже отмечалось, *evo-devo* предлагает для создания этого базиса механический подход, т.е. подход, основанный на выяснении главных, пусковых маркеров развития и связанных с этим физико-химических процессов, клеточных и межклеточных взаимодействий. Однако следует понимать, что эти пусковые механизмы имеют отношение в основном к низшим иерархическим уровням структурной организации.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА И.И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

В настоящее время, когда в *evo-devo* акцент переносится на экспериментальные и молекулярно-генетические направления исследований, отказ от дальнейшей разработки проблемы ген-морфогенез-морфология и проблемы целостности организма по Шмальгаузену может привести к расцвету редуccionизма в эволюционной биологии развития и к невозможности осуществления дальнейшего синтеза в эволюционных исследованиях структурной организации биосферы.

В этой связи мы сочли необходимым изложить основные положения концепции Шмальгаузена по эволюции онтогенеза.

Основу этой концепции составляет учение о целостности организма в онто- и филогенезе и определение филогенеза как исторического ряда прошедших отбор онтогенезов (Шмальгаузен, 1982).

Согласно этой концепции эволюция идет по фенотипам (включая наследственную основу) и целостным онтогенезам, а не по органам, стадиям развития и отбору мутаций. Таким образом, Шмальгаузен (1969) совершил шаг вперед по сравнению с Северцовым (1939) и Бэрром, которые рассматривали онтогенез как причину филогенеза и вместо эволюции фенотипа признавали эволюцию органов.

Целостность организма (фенотипов) обеспечивается по Шмальгаузену сложностью системы морфогенетических связей и единством процессов и механизмов дифференциации и интеграции в онтогенезе, которые эволюционируют по пути аккумуляции корреляций общего значения.

Закономерности соотношений онто- и филогенеза могут быть поняты только при учете зависимостей между разными морфогенетическими процессами и учете элементарных изменений в наследственной основе.

Среди корреляций по ходу онтогенеза Шмальгаузен различал три типа: геномные с комплексом сцепления генов, обеспечивающие считываемую информацию и целостность организма на начальных этапах онтогенеза; на них накладываются морфогенетические, вызывающие изменение метаболизма организма, и далее — эргонетические, или функциональные, осуществляющие “подгонку” органов.

Эволюция онтогенеза складывается из двух начал — стабилизации и изменчивости, что придает ей характер устойчивого движения. Стабилизация осуществляется действием стабилизирующего отбора (термин Шмальгаузена), действующего за счет усиления внутренних регуляторных процессов и их механизмов (Шмальгаузен, 1968б).

Совершенствование внутренних факторов развития ведет онтогенез к авторегуляции (автономизации), когда действие внешней среды на развитие ослабевает и сводится лишь к пуску-толчку, необходимому для детерминированного процесса развития.

Все перестройки целостного организма осуществляются в тесном взаимодействии с факторами внешней среды и борьбой за существование в условиях действия естественного отбора как главного фактора эволюции (рисунки).

Фенотип есть конкретное проявление свойств организмов, определяемое как унаследованным материалом, так и условиями развития на всех стадиях онтогенеза.

Наследственная основа не ограничивается одними хромосомами, охватывая всю клетку (зиготу) с ее плазмой.

Биогеоценоз выступает и как арена в цепи эволюционных событий (фенотип—популяция—вид) и как механизм и контроль за ними.

Устойчивость развития обеспечивается преобладанием нормы над большинством мутаций: вред, приносимый одними мутациями, должен перекры-

ваться другими — положительными и нейтральными, обеспечивающими выживаемость.

Особое значение имеет “мобилизационный резерв изменчивости” — результат накопления наследственных изменений в скрытом виде. Иммобилизация ведет к сокращению этого резерва, к утрате пластичности и к усилению специализации, что происходит в условиях действия стабилизирующей формы отбора, которое наиболее отчетливо проявляется в условиях колебаний внешней среды.

ПЕРСПЕКТИВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

В связи с вышеизложенными взглядами на современную эволюционную биологию развития наиболее перспективными представляется следующая программа работ.

1. Разработка общей концепции эволюции онтогенеза, основанная на представлении о целостности организмов в онто- и филогенезе (по: Шмальгаузен, 1982).

2. Выяснение общих и частных (таксономических) закономерностей и механизмов эволюции онтогенезов и их разнообразия среди разных групп организмов.

3. Выяснение процессов, контролирующих развитие в эволюции и включение этой контрольной системы в программу развития целостного организма.

4. Выяснение факторов, связующих стадии индивидуального развития в целостный онтогенез, в том числе обеспечивающих переход от молекулярно-генетического к эпигенетическим уровням (генераторная роль онтогенеза) (по: Alberch, 1982).

5. Выявление факторов корреляций и координаций частей развивающихся организмов при их филогенетических преобразованиях.

6. Выяснение исторического происхождения механизмов, связующих онто- и филогенез.

7. Выявление принципиальных отличий в эволюции онтогенезов прокариот и эукариот.

8. Дальнейшая разработка представлений о модулах филэмбриогенеза, гетерохрониях и мозаичности развития, морфологическом стазисе, разных темпах и масштабах эволюционных перестроек в онто- и филогенезе, факторах ограничения морфологического разнообразия в разных системах, эволюционном возникновении инноваций и оценка эволюционной роли модулярности.

9. Выяснение приспособительного значения онтогенезов (регуляторные факторы).

10. Разработка методологических основ эволюционной биологии развития на базе фенотипического подхода с привлечением и оценкой разных методов, в том числе и механического подхода *evo-devo*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Беляев Д.К.* О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюция учения. Вып. 2. Л.: ИНеиТ АН СССР, 1974. С. 76–84.
- Берг Л.С.* Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Воробьева Э.И.* Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и динамическая устойчивость // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 4. С. 444–460.
- Воробьева Э.И.* Морфологические основы динамической устойчивости // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука, 1988. С. 4–28.
- Воробьева Э.И.* Процессуальный подход к проблеме тетраподизации // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 1–14.
- Воробьева Э.И.* Морфогенетический подход к формированию парных конечностей в процессе тетраподизации // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 2. С. 179–188.
- Воробьева Э.И., Назаров В.И.* Принцип опережения в макроэволюции // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 49. № 1. С. 10–17.
- Воробьева Э.И., Хинчлифф Дж.Р.* Личиночная адаптация в конечностях *Otychodactylus fisheri* (Hynobiidae, Caudata) // Докл. АН. 2007. Т. 371. № 5. С. 714–717.
- Догель В.А.* Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. Л.: Учпедгиз, 1938. 495 с.
- Дорфман А.Г., Северцов А.С.* Система эквивинальных путей онтогенеза и ее применение в ходе эволюции // Эволюционные идеи в биологии. Т. 85. Вып. 1. Л.: Изд-во АГУ ЛОИП, 1984. С. 71–86.
- Заварзин Г.А.* Становление системы биохимических циклов // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 16–24.
- Иванов П.П.* Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 809 с.
- Иванова-Казас О.М.* О некоторых спорных вопросах эволюционной эмбриологии // Эволюционные идеи в биологии. Т. 85. Вып. 1. Л.: Изд-во АГУ ЛОИП, 1984. С. 44–56.
- Короткова Г.П.* Происхождение и эволюция оттогенеза. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. 296 с.
- Мамкаев Ю.В.* Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования. М.: Изд-во: КМК, 2004. С. 114–143.
- Паавер К.Л.* Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Таллин: Валгус, 1973. 246 с.
- Паавер К.Л.* К теории и методологии современной эволюционной морфологии // Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1985. С. 144–154.
- Парамонов А.А.* Дарвинизм. М.: Просвещение, 1978. 335 с.
- Попов В.В.* К эволюции и рекапитуляции формативных связей // Журн. общ. биологии. 1960. Т. 21. № 6. С. 203.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А.С.* Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1987. 319 с.

- Татаринов Л.П.* Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Техтаджян А.Л.* Тектология: история и проблемы / Под ред. Блауберга И.В. и др. М.: Наука, 1971. С. 200–277.
- Токин Б.П.* Общая эмбриология. М.: Высш. шк., 1987. 480 с.
- Филатов Д.П.* Значение фактора объема в ускорении некоторых морфогенезов // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7. С. 137–162.
- Филатов Д.П.* Механика развития как метод изучения некоторых вопросов эволюции // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 7. С. 137–162.
- Уоддингтон К.Х.* Морфология и генетика. М.: Мир, 1964. 278 с.
- Уоддингтон К.Х.* Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. Т. 13. Прологомены. М.: Мир, 1970. 130 с.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968а. 451 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968б. 487 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Alberch P.* The generative and regulatory role of development in evolution // Environmental adaptation and evolution. Stuttgart; N.Y.: Fischer, 1982. P. 19–26.
- Alberch P., Blanco M.J.* Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from lows to regulation // Int. J. Devel. Biol. 1996. V. 40. P. 845–859.
- Gould S.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Harvard. Univ. Press, 1977. 501 p.
- Hall B.* Evolutionary development biology. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. Press, 1999. 491 p.
- Hamburger N.* Embryology and modern synthesis in evolutionary theory // Evolutionary synthesis / Eds. Mayr E., Provine W. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1980. P. 96–112.
- Levit D.S.* The roots of evo-devo in Russia: Is there a characteristic “Russian tradition”? // Theor. Biosci. 2007. V. 126. P. 131–140.
- Mayr E., Provine W.B.* Evolutionary synthesis. Cambridge et al.: Harvard Univ. Press, 1980. 487 p.
- Minelli A., Fusco G.* Elving pathways: key themes in evolutionary developmental biology / Ed. Minelli A., Fusco G. Cambridge: Univ. Press, 2009. P. 1–10.
- Müller G.B.* Origin and diversification of evo-devo / Ed. Müller G.B. Altenberg, Austria: Konrad Lorenz Inst., 2008. 12 p.
- Müller G.B.* Evo-devo as a discipline // Evolving pathways: Key themes in evolutionary development biology / Eds Minelli A., Fusco G. Cambridge: Univ. Press, 2009. 15 p.
- Shubin N., Alberch P.* A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb // Evol. Biol. 1986. V. 20. P. 319–387.
- Shubin N., Wake D.B.* Phylogeny, variation and morphological integration // Am. Zool. 1996. V. 36. P. 51–60.
- Wake D.B.* Foreword // Schmalhausen I.I. Factors of evolution. Chicago: Unites Chicago Press, 1986. 327 p.
- Wake D.B.* Schmalhausen evolutionary morphology and its value in formulating research strategies // Systematic biology as a historical sciences. Memjr. della. Soc. Ital. di. Sci. Natur. e del Musco Civico di Storia Naturale di Milano. 1996. V. 271. P. 129–132.

Modern Evolutional Developmental Biology: Mechanical and Molecular Genetic or Phenotypic Approaches?

E. I. Vorob'eva

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071 Russia
e-mail: admin@sevin.ru

Abstract—Heightened interest in the evolutionary problems of developmental biology in the 1980s was due to the success of molecular genetics and disappointment in the synthetic theory of evolution, where the chapters of embryology and developmental biology seem to have been left out. Modern evo-devo, which turned out to be antipodean to the methodology of the synthetic theory of evolution, propagandized in the development of evolutionary problems only the mechanical and molecular genetic approach to the evolution of ontogenesis, based on cellular and intercellular interactions. The phenotypical approach to the evaluation of evolutionary occurrences in ontogenesis, which aids in the joining of the genetic and epigenetic levels of research, the theory of natural selection, the nomogenetic conception, and the problem of the wholeness of the organism in onto- and phylogenesis may be against this. The phenotypic approach to ontogenesis is methodologically the most perspective for evolutionary developmental biology.

Key words: developmental biology, evolution of ontogenesis, phenotypic approach, wholeness of the organism, evo-devo