

УДК 575:57.017.6

IV СЪЕЗД ЕВРОПЕЙСКОГО ОБЩЕСТВА ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ: ОТ EVO-DEVO К НОВОМУ ЭВОЛЮЦИОННОМУ СИНТЕЗУ И ШИРОКОМАСШТАБНОМУ СРАВНИТЕЛЬНОМУ АНАЛИЗУ ПРОЦЕССОВ РАЗВИТИЯ

© 2013 г. В. В. Козин

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9
E-mail: vitaly.kozin@mail.ru

Поступила в редакцию 14.08.12 г.
Окончательный вариант получен 25.10.12 г.

DOI: 10.7868/S0475145013020067

Очередная конференция Европейского Общества Эволюционной Биологии Развития (<http://evodevo.eu/conferences/2012>) – самое авторитетное собрание биологов развития, проводимое один раз в два года, – состоялась в Лиссабоне, Португалия с 10 по 13 июля 2012 г. на базе Лиссабонского Университета. В конференции приняли участие ведущие европейские и американские биологи развития, эволюционисты, специалисты по системной биологии и биоинформатике, всего около 500 человек. На съезде обсуждались актуальные вопросы клеточных и молекулярных механизмов раннего эмбриогенеза, морфогенеза, регенерации, становления плана строения в развитии и эволюции животных и растений. В торжественной обстановке была вручена медаль А.О. Ковалевского, ежегодно присуждаемая Санкт-Петербургским Обществом Естествоиспытателей (см. Ereskovsky, 2012). Лауреатом 2011 г. стал Детлев Арендт (D. Arendt, European Molecular Biology Laboratory Heidelberg, Germany), которого поздравили глава международного комитета по награждению А.В. Ересковский, председатель секции Биологии Развития СПбОЕ Р.П. Костюченко и другие участники съезда.

Всего на прошедшей конференции в рамках более 20-ти секций было заслушано около 400 докладов, чуть более половины из которых – устные. Секция “Эволюция органов и клеточных типов” стала одной из центральных и привлекла внимание подавляющего большинства участников съезда. В ее рамках доклады были сгруппированы таким образом, чтобы отразить разнообразие и возможные пути эволюции программ развития как отдельных производных эктодермы, мезодермы и энтодермы, так и зародышевых листков в целом. Д. Арендт посвятил свой доклад механизмам развития и эволюционным связям нейроэктодермы и мезодермы у животных. Про-

демонстрированный консерватизм генетических основ регионализации нервной ткани и строения нейронных сетей ЦНС у первично- и вторичноротых позволил автору сделать вывод о гомологии и едином происхождении зачатка нервной системы всех Bilateria (Denes et al., 2007; Steinmetz et al., 2011). В свою очередь, сравнивая билатеральных животных с радиально-симметричными, докладчик рассказал о новых данных по экспрессии гомеобокс-содержащих генов и элементов Delta/ Notch сигналинга в развитии актиний и полихет. Эти данные говорят о поразительном сходстве молекулярного паттернирования радиальных каналов гастральной полости у полипов и мезодермальных полосок у трохефор, что можно считать современным подтверждением теории энтероцелии Седжвика. Основываясь на методически близкой аргументации (сравнении паттернов экспрессии консервативных регуляторных генов) Г. Балва (G. Balavoine, Institut Jacques Monod – CNRS, Paris, France) выдвинул гипотезу, согласно которой параподии полихет имеют общее эволюционное происхождение с нейральными валиками зародышей позвоночных.

Вопрос происхождения и эволюции мышечных клеток был поднят в сообщении У. Технау (U. Technau, University of Vienna, Austria). Путем широкомасштабного биоинформационного скрининга в секвенированных геномах ряда протистов, растений, грибов и многоклеточных животных были идентифицированы гены ключевых элементов сократительного аппарата мышечных клеток (Steinmetz et al., 2012; Hejnal, 2012). Оказалось, что среди этих генов общим для многоклеточных животных, грибов и некоторых протистов является набор из актина, тяжелой и легкой цепи миозина, тропомиозина и кальмодулина. На основе этого консервативного набора генов и началась эволюция мышечных клеток. Кроме того,

авторы установили, что дивергенция “мышечного” и “немышечного” типа тяжелой цепи миозина произошла еще до появления Metazoa. Наконец, было показано, что в разных линиях многоклеточных животных, несмотря на сходство поперечно-исчерченных мышц на ультраструктурном уровне, набор ключевых белков в составе саркомеров сильно варьирует, что, несомненно, указывает на независимую эволюцию этих мышечных элементов у Radiata, Protostomia и Deuterostomia. С интереснейшим докладом о последовательных генерациях кишечного эпителия в развитии дрозофилы и разнообразии механизмов обновления этой ткани у животных выступил Ф. Хартенштайн (V. Hartenstein, University of California Los Angeles, USA).

Большое внимание на конференции было уделено проблеме формирования паттерна вдоль передне-задней оси. На заседании секции “Гомеозисные трансформации” Л. Холланд (L. Holland, Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, USA) выступила с докладом о роли ретиноевой кислоты (RA) и секретируемых белков из суперсемейств Wnt и TGF- β в развитии переднего отдела тела ланцетника. Основываясь на комплексном анализе влияния активаторов и ингибиторов этих путей сигналинга (Yu et al., 2007; Koop et al., 2010; Onaia et al., 2010), был сделан вывод о существовании чрезвычайно сложно устроенной системы взаимодействия каскадов Wnt, BMP, Nodal, Vg1 и RA, разбалансировка которой ведет к гомеозисным трансформациям (развитии, например, головных структур на месте туловищных). Подобные нарушения могут быть обусловлены сдвигом молекулярных границ вдоль передне-задней оси. По всей вероятности, сигнальные сети Wnt, TGF- β и RA создают многоуровневую систему молекулярных координат, в подчинении у которой находятся, в том числе, и *Hox* гены. Передняя граница экспрессии этих кластерных генов, однако, не распространяется дальше задних отделов головы у хордовых (заднего мозга у позвоночных), указывая на то, что гомеозис в пределах головного отдела ланцетника происходит вследствие активности секретируемых лигандов, которые в данном случае являются регуляторами развития более высокого порядка, чем *Hox* гены. Таким образом, благодаря деятельности систем клеточного сигналинга и устанавливается идентичность разных частей и отделов тела по передне-задней оси, что, по-видимому, справедливо для весьма широкого круга объектов и процессов развития.

Об интересной и перспективной модели формирования паттерна при дупликации передне-задней оси в ходе поперечного деления у аннелид рассказал Р.П. Костюченко (Санкт-Петербургский государственный университет, Россия). При развитии зоны деления (паратомии) происходят

значительные клеточные и тканевые перестройки, посередине тела червя формируется новый головной и хвостовой отдел дочерних особей. Закладка зоны паратомии происходит не случайно, а подчиняется статистическим закономерностям, говоря о существовании некоей системы координат вдоль передне-задней оси (Kharin et al., 2006). Экспрессия ряда тканеспецифичных маркеров и генов региональных спецификаторов (*Hox*, *six3*, *otx*, *dpp/BMP*) существенно изменяется или появляется в зоне деления *de novo*. Паттерн экспрессии этих генов соответствует таковому во время эмбрионального и личиночного развития билатеральных животных, что является несомненным свидетельством эволюционного консерватизма регуляторных генных сетей развития при половом и бесполом размножении (Steinmetz et al., 2010). Поняв и научившись управлять подобными молекулярными системами, можно получать, к примеру, планарий, регенерировавший после ампутации вместо “хвоста” еще одну “голову”, о чем говорил Й. Ринк (J. Rink, Max Planck Institute of Molecular Cell Biology and Genetics, Dresden, Germany).

Как и у планарий, гены *Wnt* у губок играют немаловажную роль в паттернировании главной оси тела. В докладе М. Адамской (M. Adamska, Sars International Centre for Marine Molecular Biology, Bergen, Norway) этот вопрос рассматривался в сравнительном аспекте, с целью реконструировать трансформации плана строения и главной оси тела в ходе эволюции низших многоклеточных. Согласно высказанной гипотезе, предок Metazoa мог быть похож на губку с асконоидной организацией, единственная ось тела которого (как и у ныне живущих губок) паттернируется с помощью Wnt и TGF- β (*dpp/BMP*) путей сигналинга (Adamska et al., 2007, 2011). Производные этой предковой формы дали начало как современным асконоидным, сиконоидным и более сложно устроенным губкам, так и полипоидной форме кишечнополостных, уже использующих т.н. Wnt код (за неимением *Hox* кода) для регионализации тела вдоль орально-аборальной оси и белки *dpp/BMP* каскада для создания вторичной (поперечной) оси. Эти исследования тесно связаны с проблемой анимально-вегетативной поляриности и ее соответствия осям тела у губок, кишечнополостных и билатерально-симметричных животных. Хочется верить, что с применением современных подходов в скором времени удастся прояснить справедливость классических эмбриологических теорий происхождения многоклеточных животных и дивергенции их планов строения. Решение проблем именно такого масштаба ставят перед собой эволюционные биологи развития.

Появлению сложных, комплексных признаков, своего рода эволюционных инноваций были

посвящены все четыре пленарные лекции и многие приглашенные доклады прошедшей конференции. Как указывает А. Минелли (A. Minelli, University of Padova, Italy), закрепление в эволюции даже на первый взгляд неадаптивных и зачастую экстравагантных признаков может быть объяснено исключительно в контексте развития (см. Minelli, Fusco, 2008). Ярчайшим примером морфологической инновации, приобретшей исключительное функциональное значение, является возникновение рогов в некоторых семействах жуков (включая жуков-носорогов), о чем поведал А. Моцек (A. Moczek, Indiana University Bloomington, USA). Хотя природа рогов на голове у жесткокрылых до сих пор остается загадкой, интересные данные были получены относительно дорсальных грудных выростов у жуков сем. Scarabaeidae (Moczek et al., 2006; Kijimoto et al., 2012). Оказывается, развитие зачатка грудного рога начинается у поздней личинки и связано с необходимостью сбросить головную капсулу во время линьки на куколку. У многих видов жуков-скарабеев был обнаружен зачаток грудного рога, исчезающий после окукливания. Это объясняет изначальное появление рога как провизорной структуры, подобной яйцевому зубу рептилий. В нескольких докладах рассматривались изменения программы развития, которые привели к возникновению уникального плана строения тела черепах (см. Moustakas, 2008; Kuratani et al., 2011). К вопросу появления и эволюции цветка на пленарной лекции обратилась П. Радэл (P. Rudall, Kew Royal Botanic Gardens, UK).

Оживленная дискуссия о детерминантах половой плазмы — эволюционно новых генах *oskar* и *bucky ball* (см. Bontems et al., 2009; Ewen-Campen et al., 2010) — развернулась на заседании секции, посвященной клеткам полового пути. Г. Вессел (G. Wessel, Brown University, USA) рассказал об эволюционных связях мультитипотентных стволовых и первичных половых клеток. Было отмечено, что белок *Vasa* может индуцировать мультитипотентное состояние клеток в раннем развитии иглокожих. Этот механизм обеспечивает возможность повторной сегрегации ППК после их удаления (Voronina et al., 2008; Yajima, Wessel, 2011).

Г. Мюллер (G. Müller, University of Vienna, Austria) в своем докладе подвел некоторые итоги достижений Evo-Devo, которые принципиальным образом должны изменить синтетическую теорию эволюции (Pigliucci, Müller, 2010). В новом эволюционном синтезе следует рассматривать взаимодействие факторов среды не отдельно с фенотипом или генотипом, а с динамическими процессами развития, протекающими на молекулярном, клеточном и организменном уровне. Новый смысл приобретает и естественный отбор, материалом которого теперь служат не дефинитивные признаки, а элементы и механизмы раз-

вития. Эволюционные инновации в таком случае могут быть объяснены за счет уникальных свойств развивающихся систем, среди которых эмерджентность, способность к самоорганизации и нелинейным взаимодействиям. Все это расширит эволюционную теорию за пределы только лишь градуальных и адаптивных изменений.

Одной из отличительных черт съезда следует назвать необычайное разнообразие объектов исследований. Широкомасштабный сравнительный анализ процессов развития охватил большое число представителей каждого из известных типов животных (см. Martin-Duran, Egger, 2012). Стремительное развитие технологий секвенирования, 3D микроскопии и обработки данных *in silico* сделало возможным проводить такой анализ на молекулярно-генетическом и клеточном уровне в режиме реального времени. Концепции сравнительной эмбриологии теперь могут быть подкреплены или опровергнуты сведениями о динамике экспрессии целых семейств гомологичных генов, найденных в секвенированных геномах и транскриптомах широкого ряда близко- и дальнеродственных организмов (см. Martindale, Hejnal, 2009; Hejnal, 2010). Необходимость и далее расширять число объектов и вести тщательный отбор видов-кандидатов подчеркнул А. Хайноль (A. Hejnal, Sars International Centre for Marine Molecular Biology, Bergen, Norway), в лаборатории которого уже ведутся сравнительные исследования на гребневиках, бескишечных турбелляриях (Acoela), приапюлидах, коловратках, мшанках и брахиоподах. Такой широкий подход не всегда подтверждает весьма смелые ранние Evo-Devo гипотезы касательно эволюции клеточных типов, органов и планов строения тела, но ведет к истинному пониманию причин биоразнообразия и обосновывает самоценность изучения процессов развития.

Участие в конференции было поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 12-04-09366).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adamska M., Degnan S.M., Green K.M., Adamski M., Craigie A., Larroux C., Degnan B.M. Wnt and TGF- β expression in the sponge *Amphimedon queenslandica* and the origin of metazoan embryonic patterning // PLoS ONE. 2007. V. 2. № 10. P. e1031.
- Adamska M., Degnan B.M., Green K., Zwafink C. What sponges can tell us about the evolution of developmental processes // Zoology. 2011. V. 114. № 1. P. 1–10.
- Bontems F., Stein A., Marlow F., Lyautey J., Gupta T., Mullins M.C., Dosch R. Bucky ball organizes germ plasm assembly in zebrafish // Curr. Biol. 2009. V. 19. № 5. P. 414–422.
- Denes A.S., Jekely G., Steinmetz P.R.H., Raible F., Snyman H., Prudhomme B., Ferrier D.E.K., Balavoine G., Arendt D. Molecular architecture of annelid nerve

- cord supports common origin of nervous system centralization in bilateria // *Cell*. 2007. V. 129. P. 277–288.
- Ereskovsky A.* Introduction to the Kowalevsky medal issue // *Evol. Dev.* 2012. V. 14. № 1. P. 1–2.
- Ewen-Campen B., Schwager E.E., Extavour C.G.M.* The molecular machinery of germ line specification // *Mol. Reprod. Dev.* 2010. V. 77. P. 3–18.
- Hejnal A.* A twist in time – the evolution of spiral cleavage in the light of animal phylogeny // *Integ. Comp. Biol.* 2010. V. 5. P. 695–706.
- Hejnal A.* Evolutionary biology: Muscle's dual origins // *Nature*. 2012. V. 487. P. 181–182.
- Kharin A.V., Zagainova I.V., Kostyuchenko R.P.* Formation of the paratomic fission zone in freshwater oligochaetes // *Russ. J. Dev. Biol.* 2006. V. 37. № 6. P. 354–365.
- Kijimoto T., Pespenti M., Beckers O., Moczek A.P.* Beetle horns and horned beetles: emerging models in developmental evolution and ecology // *WIREs Dev. Biol.* 2012. (in press).
- Koop D., Holland N.D., Semon M., Alvarez S., Rodriguez de Lera A., Laudet V., Holland L.Z., Schubert M.* Retinoic acid signaling targets *Hox* genes during the amphioxus gastrula stage: Insights into early anterior–posterior patterning of the chordate body plan // *Dev. Biol.* 2010. V. 338. № 1. P. 98–106.
- Kuratani S., Kuraku S., Nagashima H.* Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: The folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge // *Evol. Dev.* 2011. V. 13. № 1. P. 1–14.
- Martindale M.Q., Hejnal A.* A developmental perspective: changes in the position of the blastopore during bilaterian evolution // *Dev. Cell.* 2009. V. 17. P. 162–174.
- Martin-Duran J.M., Egger B.* Developmental diversity in free-living flatworms // *EvoDevo*. 2012. V. 3:7.
- Minneli A., Fusco G. (Eds.)* Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology. Cambridge: Univ. Press, 2008. 444 p.
- Moczek A.P., Cruickshank T.E., Shelby J.A.* When ontogeny reveals what phylogeny hides: gain and loss of horns during development and evolution of horned beetles // *Evolution*. 2006. V. 60. P. 2329–2341.
- Moustakas J.E.* Development of the carapacial ridge: Implications for the evolution of genetic networks in turtle shell development // *Evol. Dev.* 2008. V. 10. № 1. P. 29–36.
- Onai T., Yu J.-K., Blitz I.L., Cho K.W.Y., Holland L.Z.* Opposing Nodal/Vg1 and BMP signals mediate axial patterning in embryos of the basal chordate amphioxus // *Dev. Biol.* 2010. V. 344. № 1. P. 377–389.
- Pigliucci M., Müller G.B. (Eds.)* Evolution: The extended synthesis. Cambridge: MIT Press, 2010. 504 p.
- Steinmetz P.R.H., Kostyuchenko R.P., Fischer A., Arendt D.* The segmental pattern of *otx*, *gbx*, and *Hox* genes in the annelid *Platynereis dumerilii* // *Evol. Dev.* 2012. V. 13. № 1. P. 72–79.
- Steinmetz P.R.H., Kraus J.E.M., Larroux C., Hammel J.U., Amon-Hassenzahl A., Houliston E., Worheide G., Nickel M., Degnan B.M., Technau U.* Independent evolution of striated muscles in cnidarians and bilaterians // *Nature*. 2012. V. 487. P. 231–234.
- Steinmetz P.R.H., Urbach R., Posnien N., Eriksson J., Kostyuchenko R.P., Brena C., Guy K., Akam M., Bucher G., Arendt D.* *Six3* demarcates the anterior-most developing brain region in bilaterian animals // *EvoDevo*. 2010. V. 1:14.
- Voronina E., Lopez M., Juliano C.E., Gustafson E., Song J.L., Extavour C., George S., Oliveri P., McClay D., Wessel G.* Vasa protein expression is restricted to the small micromeres of the sea urchin, but is inducible in other lineages early in development // *Dev. Biol.* 2008. V. 314. № 2. P. 276–286.
- Yajima M., Wessel G.M.* The multiple hats of Vasa: Its functions in the germline and in cell cycle progression // *Mol. Reprod. Dev.* 2011. V. 78. P. 861–867.
- Yu J.-K., Satou Y., Holland N.D., Shin-I T., Kohara Y., Satoh N., Bronner-Fraser M., Holland L.Z.* Axial patterning in cephalochordates and the evolution of the organizer // *Nature*. 2007. V. 445. P. 613–617.

Сдано в набор @.@.@.2012 г.

Цифровая печать

Усл. печ. л. 10.0

Тираж 116 экз.

Подписано к печати @.@.2012 г.

Усл. кр.-отт. 1.2 тыс.

Зак. 237

Формат бумаги 60 × 88¹/₈

Уч.-изд. л. 10.0

Бум. л. 5.0

Учредитель: Российская академия наук,
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”
Отпечатано в ППП “Типография “Наука”, 121099 Москва, Шубинский пер., 6