

Российская академия наук

Журнал биологии развития

ОНТОГЕНЕЗ

Том 50 № 6 2019 НОЯБРЬ–ДЕКАБРЬ

Журнал основан в 1970 году академиком Б.Л. Астауровым

Выходит 6 раз в год

ISSN: 0475-1450

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

Главный редактор

А.В. Васильев

Редакционная коллегия:

М.А. Александрова, В.Я. Бродский, А.В. Васильев,
В.А. Голиченков (*зам. гл. редактора*), О.Ф. Гордеева,
М.Б. Евгеньев, Т.А. Ежова, Ю.А. Краус (*отв. секретарь*),
А.Г. Зарайский, В.Б. Иванов, Б.В. Конюхов, Н.Д. Озернюк,
А.М. Оловников, В.Н. Смирский (*зам. гл. редактора*),
Ю.С. Ченцов, Н.А. Чуриков

Редакционный совет:

О.Т. Демкив, А.К. Дондуа, С.М. Закиян, В.Н. Калюнов,
Ю.К. Кярнер (Эстония), А.Т. Михайлов, О.Л. Серов,
Д.Х. Хамидов (Узбекистан), Ю.А. Чельшев, И. Вартиоваара
(Финляндия), Х. Грунц (Германия), З. Де Лаат (Голландия),
А.-М. Дюпра (Франция), Б.М. Карлсон (США),
А.К. Тарковский (Польша), Т. Окада (Япония)

Адрес редакции: 119334 Москва, ул. Вавилова, 26; тел. 8(499)135-01-28

E-mail: ontogenez@list.ru

Зав. редакцией Е.Д. Гасило

Москва

ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

Оригинал-макет подготовлен ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

© Российская академия наук, 2019

© Редакция журнала “Онтогенез”
(составитель), 2019

Свидетельство о регистрации средства массовой информации
ПИ № ФС77-66702 от 28 июля 2016 г., выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Подписано к печати 31.01.2019 г.
Тираж 24 экз.

Формат 60 × 88¹/₈
Зак. 2012

Усл. печ. л. 9.0
Бесплатно

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

Издатель: Российская академия наук, 119991 Москва, Ленинский пр., 14
Исполнитель по госконтракту № 4У-ЭА-197-18 ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»,
109028 Москва, Подкопаевский пер., 5, мезонин 1, к. 2
Отпечатано в типографии «Book Jet» (ИП Коныхин А.В.),
390005, г. Рязань, ул. Пушкина, 18, тел. (4912) 466-151

16+

СОДЕРЖАНИЕ

Том 50, номер 6, 2019

НОМЕР ЖУРНАЛА ПОСВЯЩЕН 160-ЛЕТНЕМУ ЮБИЛЕЮ ВЫХОДА В СВЕТ “ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ” Ч. ДАРВИНА И ЗАРОЖДЕНИЯ СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ



Уважаемые авторы и читатели журнала Онтогенез, коллеги!

А. В. Васильев

363

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

Наследие Дарвина: бесконечная эволюция концепции вида

И. Ю. Баклушинская

364

ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

От идеи к закону: формирование теорий, концепций и терминологии
в работах Эрнста Геккеля

К. Поргес, И. Г. Стюарт, У. Хоссфельд, Г. С. Левит

368

ОБЗОРЫ

Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок

В. В. Малахов, Е. В. Богомолова, Т. В. Кузьмина, Е. Н. Темерева

383

Выявление эволюционно первичных черт плана строения и филотипической
стадии развития Porifera

А. В. Ересковский

398

Шаг вверх, два шага вниз: порядок заложения органов цветка

М. В. Ремизова

407

История эволюционной биологии развития

Н. Д. Озернюк

424

Contents

Vol. 50, No. 6, 2019

**“THIS JOURNAL ISSUE IS DEDICATED TO THE 160TH ANNIVERSARY
OF PUBLISHING THE “ORIGIN OF SPECIES” BY CH. DARWIN
AND THE ORIGINATION OF MODERN EVOLUTIONAL BIOLOGY”**



Dear Authors and Readers of the Journal *Ontogenes*, Colleagues!

A. V. Vasilyev

363

BRIEF COMMUNICATIONS

Darwin's Heritage: Endless Evolution of a Species Concept

I. Yu. Bakloushinskaya

364

HISTORY OF BIOLOGY

From Idea to Law: Theory, Concept and Terminological Formation
in Ernst Haeckel's Works

Karl Porges, Ian G. Stewart, Uwe Hoffeld, and Georgy S. Levit

368

REVIEWS

Evolution of Metazoan Life Cycles and the Origin of Pelagic Larvae

V. V. Malakhov, E. V. Bogomolova, T. V. Kuzmina, and E. N. Temereva

383

In Search for the Ancestral Organization and Phylotypic Stage in Porifera

A. V. Ereskovsky

398

One Step Forward, Two Steps Back: Non-Acropetal Patterns
of Initiation of Floral Organs in Angiosperms

M. V. Remizowa

407

History of Evolutionary Developmental Biology

N. D. Ozernyuk

424

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ И ЧИТАТЕЛИ ЖУРНАЛА ОНТОГЕНЕЗ, КОЛЛЕГИ!

DOI: 10.1134/S0475145019060053

В 2020 году исполняется 50 лет со времени основания академиком Б.Л. Астауровым журнала “Онтогенез”. За прошедшие годы журнал стал авторитетным научным изданием в области биологии развития и смежных научных дисциплин, интегрирующим центром биологии развития в России. Журнал индексируется в Web of Science, РИНЦ и издается в англоязычной версии как Russian Journal of Developmental Biology. Особая заслуга в том, что журнал остается признанной публикационной площадкой, объединяющей российских и зарубежных биологов, принадлежит авторитетной редколлегии журнала, работавшей под бессменным руководством д.б.н. Сергея Григорьевича Васецкого. В редакционной коллегии журнала работали выдающиеся ученые-биологи, преданные науке люди, чьими усилиями сохранялся и развивался журнал. Время идет, и С.Г. Васецкий принял решение сложить с себя полномочия главного редактора.

Решением Президиума Российской академии наук от 29 мая 2019 г. главным редактором журнала “Онтогенез” сроком на пять лет утвержден член-корреспондент РАН, д.б.н. А.В. Васильев. Кроме того, решением Президиума Российской академии наук, ФГБУН Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН стал соучредителем журнала “Онтогенез”. Таким образом, появилась возможность целенаправленного развития журнала. Формируется новая редколлегия, в которую приглашены активные и авторитетные ученые со всего мира.

Редакционная коллегия и редакционный совет будут сочетать богатые традиции и бесценный опыт наших предшественников с современными подходами к изданию научных журналов. Мы продолжаем публиковать статьи, которые способствуют более полному пониманию процессов и механизмов развития. В наших ближайших планах создание сайта журнала “Онтогенез”, выпуск тематических номеров, повышение оперативности обработки рукописей, введение новых тематических рубрик и форматов статей. Так, уже появилась возможность публикации в журнале кратких сообщений, вышел первый тематический номер журнала, подготовленный членами обновленной редколлегии, заместителем главного редактора д.б.н. И.Ю. Баклушинской и ответственным секретарем журнала к.б.н. Ю.А. Краус. Показательно, что этот номер посвящен юбилею выхода основополагающего труда Ч. Дарвина “Происхождение видов”. Развитие эволюционной биологии – яркий пример интеграции нового в биологической науке с традиционными теориями и взглядами.

Наша цель – вместе с авторами и читателями сформировать современный облик журнала, сделать его еще более интересным и востребованным для широкой аудитории исследователей, работающих в разных областях биологии развития.

*Главный редактор журнала “Онтогенез”
член-корреспондент РАН,
д.б.н. Андрей Валентинович Васильев*

НАСЛЕДИЕ ДАРВИНА: БЕСКОНЕЧНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КОНЦЕПЦИИ ВИДА

© 2019 г. И. Ю. Баклушинская*

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

*e-mail: i.bakloushinskaya@idbras.ru

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.

После доработки 12.07.2019 г.

Принята к публикации 18.07.2019 г.

160 лет, прошедшие со дня выхода первого издания гениального труда Ч. Дарвина “Происхождение видов путем естественного отбора” были чрезвычайно плодотворны для биологии, в первую очередь для становления теории эволюции и развития концепции вида. Несмотря на это, практически все вопросы, сформулированные Ч. Дарвиным, по-прежнему актуальны, в том числе проблема вида и значение гибридизации в эволюции.

Ключевые слова: вид, гибридизация, филогенетические реконструкции

DOI: 10.1134/S0475145019060028

ВВЕДЕНИЕ

Современная биология, как и другие науки, и некоторые сферы современной обыденной жизни, оказалась под прессом больших массивов данных, “big data”. Геномика и протеомика проходят описательный этап, такой этап для морфологических исследований длится уже не первое столетие. Осмысление и сравнительный анализ полученных в новых областях данных возможны лишь при формировании соответствующих теоретических построений (Porper, 1959; Winkler, 2016), которые, вне всяких сомнений, на современном этапе будут основаны на эволюционном мировоззрении, начало формирования которого было положено трудами предшественников, в первую очередь, Ч. Дарвина. “Происхождение видов” (Darwin, 1859) имеет непреходящую ценность благодаря формулированию, как минимум, четырех основополагающих понятий: естественный отбор, популяционное мышление, оценка роли случайности и времени в эволюции, концепция общего предка. Зрелость осмысления идеи эволюции отражена в структуре “Происхождения видов”, логичной и тщательно выверенной, названия глав книги соответствуют направлениям эволюционной биологии, актуальным и по сей день. С этой точки зрения значение работ Ч. Дарвина невозможно переоценить.

КОНЦЕПЦИЯ ВИДА В СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

Спустя более полутора сотен лет после выхода свет первого издания великого труда Ч. Дарвина

(Darwin, 1859) не разработано общепринятое определение вида. Основа для такого отложенного старта была заложена, фактически, самим Ч. Дарвиным. Одной из предпосылок последовавших затруднений оказалась неопределенность терминологии. Главы I, II и V “Происхождения видов” посвящены анализу вариаций при доместикации, в природе и формулированию законов вариаций. Термин “variety” использовался Ч. Дарвиным в разных смыслах, в том числе для обозначения географических рас (подвидов) и для, как мы сейчас бы назвали, внутривидовой изменчивости. Одним из наиболее известных научных “прорывов” Ч. Дарвина был вывод о том, что разновидности могут изменяться постепенно, пока не достигнут статуса вида. С этим тезисом связано также положение о том, что природа не делает скачков. Постулат о постепенном характере эволюции превалировал долгие годы, пока не был обоснованно подвергнут сомнению в революционных концепциях “многообещающих монстров” Р. Гольдшмидта (1940) и “прерывистого равновесия” Н. Элдриджа и С. Гулда (Eldredge, Gould, 1972).

В современной биологии определение вида и теоретическое обоснование способов видообразования остаются в центре внимания (Mallet, 1995). По мнению И.Я. Павлинова трудности решения этих вопросов объективны, поскольку “основное содержание современной проблемы вида в биологии составляет противоречие между необходимостью общего понятия вида, наделенного единым смыслом в разных биологических

дисциплинах, и невозможностью достижения этого” (Павлинов, 2009, с. 250). Э. Майр, долго и плодотворно разрабатывавший биологическую концепцию вида (Biological Species Concept, BSC), подчеркивал, что, предлагая очередную концепцию вида, исследователи зачастую не отдают себе отчета в том, что при этом они должны решить две разные проблемы, поскольку двойственность природы вида ведет к необходимости различения вида как категории (“определение вида”) и вида как таксона (“определение границ вида”). Нередко суть концепции сводится именно к определению границ вида, т.е. разработке критериев вида (Mayr, 1987, 1996). Именно такой подход характерен для различных филогенетических концепций вида, “наследниц” генетической концепции Ф. Добржанского, определившего вид как защищенный генофонд (Dobzhansky, 1937). Положение усугубляется возрастанием массы противоречий между устаревающей теорией (классический дарвинизм, синтетическая теория эволюции) и фактами, полученными благодаря новым методам, таким как молекулярно-генетический и цитогенетический анализы. В итоге, в наиболее полной современной сводке, посвященной проблеме вида, описаны более 30 концепций вида (Zachos, 2016), и этот процесс представляется бесконечным. Подтверждение тому – новые концепции, появление которых связано с переосмыслением эволюции генома в целом (Campbell et al., 2018). Так, известно, что митохондриальные геномы эволюционируют быстрее ядерных вследствие того, что подвержены более высокой частоте мутаций и не рекомбинируют. В связи с этим логично предположить, что коадаптация ядерного и митохондриального геномов сохраняется лишь благодаря коэволюции генов ядерного и митохондриального геномов. Коэволюция приводит к расхождению в коадаптированных наборах митонуклеарных генов всякий раз, когда происходит нарушение потока генов между популяциями. В результате, пониженная приспособленность гибридов из-за митонуклеарной несовместимости прерывает обмен генами и эффективно изолирует популяции особей с общими коадаптированными генотипами. Понимание этой проблемы привело к возникновению концепций вида, резко отличных от всех существовавших ранее, таких как концепция митонуклеарной совместимости (mitonuclear compatibility species concept (MCSC) (Hill, 2019).

В эволюции понятия вида своего рода естественный отбор ведет к смещению акцента с анализа приспособленности фенотипа к анализу приспособленности генома. В концепции “конфликтного видообразования” в качестве основного объекта естественного отбора рассматривается геном, при этом формирование репродуктивной изоляции оказывается побочным продуктом

действия отбора (Shapiro, 2005; Maheshwari, Barbash, 2011; Crespi, Nosil, 2013; Presgraves, 2013).

ГИБРИДИЗАЦИЯ И ЕЕ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ

Одним из самых удивительных прозрений Ч. Дарвина были его предположения о наследовании признаков. Современным биологам трудно представить, как можно было рассуждать о гибридизации (hybridism), не обладая знанием об основах наследственности. Тем не менее, в “Происхождении видов” гибридизации посвящена отдельная глава (Глава VIII). На современном уровне знаний мы можем утверждать, что постепенность эволюционных изменений нарушается при гибридизации, но видообразование не прерывается, напротив, лишь в случае гибридизации возможно возникновение нового вида уже во втором поколении. Для растений гибридизация, несомненно, является одним из основных механизмов эволюции. Для высших позвоночных животных, таких как птицы и млекопитающие, подобных примеров известно немного, но характерно, что именно для галапагосских вьюрков, объекта, наблюдения за которым позволили Ч. Дарвину сделать обобщения, составившие основу “Происхождения видов”, было показано быстрое возникновение нового вида во втором поколении в результате гибридизации (Grant, Grant, 2017; Lamichhaney et al., 2018). Гибридизация может вести к реорганизации адаптивных систем (Anderson, Stebbins 1954; Rieseberg et al., 1995; Schumer et al., 2018), изменению хромосомных наборов и последующему их закреплению с помощью мейотического драйва (de Villena, 2001; Tambovtseva et al., 2019), т.е. формированию разобщенных геномов, что равнозначно образованию новых видов (Taylor, Larson, 2019). Д. Шапиро уже почти двадцать лет развивает концепцию интергеномного взаимодействия как важной составляющей адаптивного эволюционного изменения, по крайней мере для мира бактерий и архей (Shapiro, 2002, 2019). С увеличением данных для высших позвоночных обоснование возможности быстрого возникновения новых видов путем гибридизации становится все более весомым (Mallet, 2007; Abbott et al., 2013). Вместе с тем, в данном случае еще более актуальной становится разработка адекватной концепции вида. События отдаленной гибридизации осложняют реконструкцию филогенетических отношений, как при использовании морфологических признаков, так и при включении в анализ данных полных геномов (Li et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Парадоксально, но популярно мнение о том, что Ч. Дарвин во время своего 5-летнего путеше-

ствия лишь собирал всевозможные данные, которые затем, по двадцатилетнем осмыслении, оказались фундаментом для революционной концепции естественного отбора. Это представление, по свидетельству самого Ч. Дарвина, не соответствует действительности, гипотеза о постепенном изменении видов (т.е. эволюции) формировалась на протяжении многих лет, он описывает это в своей автобиографии: “Очевидно, что такие факты, как эти, равно как и многие другие, могут быть объяснены лишь если предположить, что виды изменяются постепенно; и этот вопрос преследовал меня” (Darwin, 1958, p. 119). “Происхождение видов”, великий труд Ч. Дарвина, претерпел собственную эволюцию, каждое последующее издание существенно корректировалось автором, особенно показательно изменение названия. Первое издание (Darwin, 1859) называлось: “К вопросу о происхождении видов...” [“On the Origin of Species...”], затем название становится немного короче “Происхождение видов” [“The Origin of Species...”] и существенно более акцентированным на основной рассматриваемой проблеме — как возникают виды. Несомненно, такое изменение названия свидетельствовало о возросшей уверенности автора в том, что его работа будет принята научным сообществом.

Юбилей Чарльза Дарвина — возможность отдать дань уважения выдающемуся мыслителю, чьи работы изменили мировоззрение и положили начало научному анализу естественной истории. Колоссальное количество статей и книг по проблемам вида, видообразования, естественного и искусственного отбора и другим сопряженным вопросам было опубликовано за 160 лет со времени выход в свет первого издания “Происхождения видов”. Но, несмотря на это, нет оснований утверждать, что механизмы эволюции расшифрованы, равно как далеко не на все вопросы, что были поставлены Ч. Дарвиным найдены ответы, более того, возникли новые проблемы. В этом, вероятно, и состоит непреходящая ценность гениального “Происхождения видов”, последняя фраза которого начинается словами: “В этом взгляде на жизнь есть величие...” [“There is grandeur in this view of life...” (Darwin, 1959, p. 490)].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии — еще один взгляд // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. 2009. С. 250–271.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. Hybridization and speciation // *J. evolutionary biology*. 2013. V. 26(2). P. 229–246.
- Anderson E., Stebbins G.L.J. Hybridization as an evolutionary stimulus // *Evolution* 1954. V. 8. P. 378–388.
- Barlow N., Ed. The autobiography of Charles Darwin 1809–1882. With the original omissions restored. Edited and with appendix and notes by his grand-daughter Nora Barlow. London: Collins, 1958. 253 p.
- Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism / In: *Models in Paleobiology*, ed. by Schopf T.J.M. San Francisco: Freeman, Cooper & Co. P. 82–115.
- Campbell C.R., Poelstra J.W., Yoder A.D. What is speciation genomics? The roles of ecology, gene flow, and genomic architecture in the formation of species // *Biological J. the Linnean Society*. 2018. V. 124(4). P. 561–583.
- Crespi B., Nosil P. Conflictual speciation: species formation via genomic conflict. *Trends in ecology & evolution*, 2013. V. 28(1). P. 48–57.
- Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: J. Murray, 1859. 502 p.
- de Villena F.P., Sapienza C. Female meiosis drives karyotypic evolution in mammals // *Genetics*. 2001. V. 159. P. 1179–1189.
- Dobzhansky Th. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Goldschmidt R. *The Material Basis of Evolution*. New Haven: Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
- Grant B.R., Grant P.R. Watching speciation in action // *Science*. 2017. V. 355(6328). P. 910–911.
- Hill G.E. *Mitochondrial ecology*. Oxford University Press, 2019.
- Lamichhaney S., Han F., Webster M.T. et al. Rapid hybrid speciation in Darwin’s finches // *Science*. 2018. V. 359(6372). P. 224–228.
- Li G., Figueiró H.V., Eizirik E., Murphy W.J. Recombination-aware phylogenomics reveals the structured genomic landscape of hybridizing cat species. *Molecular biology and evolution*. 2019. msz139. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz139>
- Mallet J. A species definition for the Modern Synthesis // *Trends Ecol. Evol.* 1995. V. 10. P. 294–299.
- Mallet J. Hybrid speciation // *Nature*. 2007. V. 446(7133). P. 279–283.
- Mayr E. 1987. The ontological status of species: scientific progress and philosophical; terminology // *Biology and Philosophy*. V. 2. P. 145–166.
- Mayr E. 1996. What is a Species, and What is Not? // *Philosophy of Science*. V. 63. P. 262–277.
- Popper K.R. 1959. *The Logic of Scientific Discovery*. Oxford, UK: Basic Books.
- Rieseberg L.H., Van Fossen C., Desrochers A.M. Hybrid speciation accompanied by genomic reorganization in wild sunflowers // *Nature*. 1995. 375: 313–316.
- Schumer M., Rosenthal G.G., Andolfatto P. What do we mean when we talk about hybrid speciation? // *Heredity*. 2018. V. 120. № 4. P. 379–382.
- Shapiro J.A. 2002. Genome organization and reorganization in evolution: formatting for computation and function // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 981. P. 111–134.
- Shapiro J.A. No genome is an island: toward a 21st century agenda for evolution // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2019. <https://doi.org/10.1111/nyas.14044>
- Tambovtseva V.G., Matveevsky S.N., Kashintsova A.A. et al. A meiotic mystery in experimental hybrids of the eastern

- mole vole (*Ellobius tancrei*, Mammalia, Rodentia) // Vavilov J. Genetics and Breeding. 2019. V. 23(2). P. 239–243.
- Taylor S.A., Larson E.L. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // Nature ecology & evolution. 2019. V. 3(2). P. 170–177.
- Winkler R. Popper and the Omics // Frontiers in Plant Science. 2016. V. 7. 195.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00195>
- Zachos F.E. Species concepts in biology. Historical Development, Theoretical Foundations and Practical Relevance. Cham, Switzerland: Springer. 2016. 227 p.

Darwin's Heritage: Endless Evolution of a Species Concept

I. Yu. Bakloushinskaya*

Koltzov Institute of Developmental Biology, RAS, Moscow, Russia

*e-mail: i.bakloushinskaya@idbras.ru

Received May 31, 2019; revised July 12, 2019; accepted July 18, 2019

160 years that have passed since the release of the first edition of the brilliant work of Charles Darwin “The Origin of Species through Natural Selection” were extremely fruitful for biology, primarily for the development of the theory of evolution and the development of the concept of the species. Despite this, almost all the questions formulated by C. Darwin are still relevant, including the problem of the species and input of hybridization in evolution.

Keywords: species, hybridization, phylogenetic reconstruction

ОТ ИДЕИ К ЗАКОНУ: ФОРМИРОВАНИЕ ТЕОРИЙ, КОНЦЕПЦИЙ
И ТЕРМИНОЛОГИИ В РАБОТАХ ЭРНСТА ГЕККЕЛЯ© 2019 г. К. Поргес^а, И. Г. Стюарт^{б, с}, У. Хоссфельд^а, Г. С. Левит^{д, *}^аИсследовательская группа по биологическому образованию, Йенский университет им. Фридриха Шиллера, Ам Штейгер, 3 (Vienpfnhaus), 07743 Йена, Германия^бИстория науки и техники, Университет Королевского колледжа, 6350 Кобург стрит, Галифакс, NS, В3Н 2А1 Канада^сФакультет классики, Университет Далхаузи, Дом искусств и социальных наук Мэрион Маккейн, Галифакс, NS, В3Н 4R2 Канада^дИнститут биологии, Университет Касселя, Генрих Плетт Штрассе 40, 34132 Кассель, Германия

*e-mail: georgelevit@gmx.net

Поступила в редакцию 29.05.2019 г.

После доработки 02.07.2019 г.

Принята к публикации 08.07.2019 г.

С тех пор как Чарльз Дарвин (1809–1882) и Эрнст Геккель (1834–1919) опубликовали свои идеи, навсегда изменившие науку, эмбриональное развитие стало обсуждаться научным сообществом в контексте эволюционной биологии. Восходящие к Геккелю концепции онтогенеза и филогенеза, актуальные и для современной биологии, вместе с ныне устаревшим биогенетическим законом и теорией гастрей, претерпели свою собственную эволюцию в работах самого Геккеля. Летопись этой эволюции позволяет понять, каким образом идеи Геккеля, прошедшие проверку временем (такие как онтогенез и филогенез), возникли в ходе сложного творческого процесса формирования концепций, теорий и терминов, многие из которых обрели свою собственную судьбу. В нашей статье процесс концептуальной и терминологической эволюции прослеживается на страницах “Общей морфологии организмов” (*Generelle Morphologie der Organismen*) Геккеля (Haeckel, 1866) – очень сложной для восприятия работы, оказавшей, тем не менее, большое влияние на развитие науки, а также в его более поздних работах. С помощью анализа текстов Геккеля, мы охарактеризовали частотный паттерн использования им терминов. Мы также постарались обозначить здесь некоторые проблемы, с которым столкнулся Геккель при разработке новых концепций и терминологии при написании “Общей морфологии организмов”, а также обратить внимание на его усилия расширить эту дидактическую работу в последующих трудах.

Ключевые слова: Эрнст Геккель, основной биогенетический закон, теория гастрей, онтогенез, филогенез, морфология, зоология

DOI: 10.1134/S0475145019060077

ВВЕДЕНИЕ

Эрнст Геккель был, возможно, наиболее влиятельным ученым, работавшим на переднем крае развития дарвинизма в континентальной Европе конца XIX и начала XX веков (Figure 1; Richards, 2008; Hofffeld, 2010; Rieppel, 2016; Joshi, 2018a; Watts et al., 2019; Kutschera et al., 2019; Hofffeld et al., 2019) (рис. 1). В своей первой большой работе, двухтомной “Общей морфологии организмов”, появившейся в 1866 году, Геккель впервые в истории биологии представил подробные филогенетические деревья (иначе называемые в современной литературе “генеалогическими деревьями”), которые включали и человека (Hofffeld, Levit, 2016; Hofffeld et al., 2017; Watts et al., 2019). Этот труд был посвящен “дорогим друзьям и колле-

гам”: том первый – анатому Карлу Гегенбауэру (1826–1903), том второй – “основателям теории общего предка” Чарльзу Дарвину, Иоганну Вольфгангу фон Гёте (1749–1832) и Жану-Баптисту де Ламарку (1744–1829). Гёте был для Геккеля особенно важной фигурой, он ценил Гёте, как представителя немецкоязычного мира, того, кто “наиболее усердно, в тихих глубинах занимался аналогиями и тайными отношениями между существами и глубже всех вникал в действительное бытие этих отношений” (Haeckel, 1866b, с. 157; Levit and Hofffeld, 2017).

“Общая морфология организмов” фактически дает ключ к последующим трудам Геккеля, устанавливая концептуальное содержание областей, получивших развитие в его более поздних работах, а также определяя границы этих областей



Рис. 1. Эрнст Геккель, примерно 1872 год, (из архива Уве Хоссфельда).

(Ulrich, 1967, с. 201). В этой монографии Геккель осознанно вышел далеко за пределы, установленные Дарвином, распространив Дарвиновскую теорию эволюции на всю биологию (Olsson et al., 2017). Уже в этой работе Геккель призвал эволюционную биологию взять на себя центральную, преобразующую роль для всех биологических наук. Более того, с его точки зрения эволюционная биология должна выступать в качестве основы современного мировоззрения, ориентированного и ориентирующего других на улучшение человечества в целом, на фундаментальные аспекты естественных наук. В течение всей жизни Геккель был облечен своего рода дидактической миссией (Porges et al., 2019; Dodel, 1906). Спустя два года после выхода “Общей морфологии организмов” он выразил свои натурфилософские идеи в более популярной форме сначала в “Естественной истории мироздания” (*Natürliche Schöpfungsgeschichte*) (Haeckel, 1868), которое выдержало 9 изданий и было переведено на 12 языков, включая английское издание 1876 года и русское издание 1908 года (Kolchinsky, Levit, 2019). Этот труд, а также его “Антропогенез или эволюционная ис-

тория человека” (*Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*) (Haeckel, 1874), в отличие от “Общей морфологии организмов”, были популярны и подготовили широкую, действительно международную читательскую аудиторию, для восприятия работ самого Дарвина (Nordenskiöld, 1935). Как подчеркивал Роберт Ричардс: “На рубеже веков больше людей узнали об эволюционной теории из его трудов, чем из любого другого источника, включая собственные труды Дарвина” (Richards, 2018, с. 35). Хотя после 1859 года доктрина Дарвина получили относительно широкое признание, а работы Геккеля распространились по всему миру, работы обоих авторов в разное время были запрещены в некоторых странах, включая Россию, (Kolchinsky, 2019; Kolchinsky, Levit, 2019). Ситуация только усугублялась тем, что постоянная вовлеченность Геккеля в научные исследования, его монистическое мировоззрение, тесная связь с религией и искусством придавала и придает трудам Геккеля своеобразный характер, оставляя место для противоречивых интерпретаций, критики и политико-идеологических комментариев самого разного рода. (Kleeberg, 2007; Stewart et al., 2019). “Запретный плод”, однако, скорее соблазнял и притягивал читателей как в обычных школах, так и в академической среде (Norwood, 2015, с. 189).

В рамках эволюционной биологии Геккель распространил идеи Дарвина на несколько направлений, в том числе на область эмбриологии. Хотя закономерности эмбрионального развития были известны многим исследователям до Геккеля, включая его друга Гегенбауэра, а также Фрица Мюллера (1921–1897), Геккель одним из первых сформулировал “фундаментальный закон биогенетики” (биогенетический закон) [*Biogenetisches Grundgesetz*] (Junker, Hofffeld, 2009; Hofffeld et al., 2016; Hofffeld et al., 2019). Теория гастреи, как и до сих пор актуальные концепции, такие как онтогенез и филогенез, восходят к Геккелю. Дарвин и Геккель взаимно вдохновляли друг на друга и влияли друг на друга; возможно, Дарвин быстро принял теорию рекапитуляции потому, что ее поддерживал именно Геккель (Richards, 2018).

На основе всего сказанного можно сделать следующий вывод: хотя далеко идущие обобщения Геккеля не были общепринятыми, его влияние сказалось, например, в том, что эмбриология вскоре стала считаться незаменимым инструментом для распознавания неочевидных гомологий между организмами. Далее, можно сказать, что научные дебаты о биогенетическом законе иллюстрируют плодотворное взаимодействие, которое сложилось между эмбриологией и сравнительной анатомией в конце XIX века (Hofffeld et al., 2003; Hofffeld, Olsson, 2003a, 2003b; Hofffeld et al., 2019). Когда понятий и терминов, введенных Геккелем, оказывалось недостаточно для ответа на появив-

шие вопросы, или когда они вступали в противоречие с результатами дальнейших анатомических исследований, предпринимались попытки дополнить или заменить биогенетический закон. Именно в контексте такой критической дискуссии были заложены важные вехи в истории эволюционной биологии развития. В конечном счете биогенетический закон послужил объектом для творческой критики; идеи, все еще актуальные для современной биологии, такие как онтогенез и филогенез, были сформулированы в связи с обоснованием биогенетического закона, как и сама идея причинной связи между онтогенезом и филогенезом, которая имплицитно заложена в этом законе (Levit et al., 2015; Joshi 2018b; Watts et al., 2019).

ОСНОВНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ МОРФОЛОГИИ: ТЕКТОЛОГИЯ, ПРОМОРФОЛОГИЯ, ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ

Геккель в своих работах следовал принципам дидактики; он вел рассуждения от общего к частному и формулировал конкретные вопросы, всегда стремясь завоевать читателей, заставить их принять свои рассуждения, концепции и теории (Ulrich, 1967, с. 205; Levit et al., 2004; Olsson et al., 2006; Levit et al., 2014). Говоря о “дидактических” усилиях Геккеля, следует пояснить, что сам Геккель и его ранние читатели признавали, что массивный двухтомник “Общей морфологии организмов”, его первый опыт по преобразованию языка и концепций биологии, не был его лучшим дидактическим трудом (Haesckel, 1906). Даже самые стойкие сторонники Геккеля высказывали это мнение, ища объяснения его риторическим недостаткам в личностном контексте, поскольку работа была написана в лихорадочном темпе в течение одного года (Schmidt, 1924, I: XXII; Ulrich, 1967). Тем не менее, как отмечали те же самые читатели, Геккель стремился к монументальному реформированию мышления во всех областях биологии. Как и в случае других трансформационных моментов в истории науки, решение Геккелем сложной задачи изменения формулировок неизбежно привело к огромной проблеме смешения старых и новых понятий и языка (Levit et al., 2014). Некоторые примеры мы приводим ниже.

Первый том “Общей морфологии организмов” (названный “Общая анатомия организмов”) Геккель начинает с хорошо структурированного обзора, где он обсуждает предмет морфологии, или “учение о формах в развивающемся организме” [*Formenlehre des werdenden Organismus*]. Знакома читателей со своей новой терминологией, Геккель использует старые термины, очевидно для того, чтобы сделать свои рассуждения как можно более понятными. Геккель разделит морфологию на две основные области: анатомию

и морфогенез (рис. 2). Морфология “в самом узком смысле” [*im engsten Sinne*] была названа анатомией в попытке соединить новые концепции Геккеля с прежней “доэволюционной” анатомией, которая оперировала с “постоянными во времени” формами организмов. Фундаментальным для Геккеля является то, что формы никогда не бывают статичными в старом до-Дарвиновском смысле, но могут *рассматриваться* как таковые с определенной точки зрения, а именно на уровне индивидуума, “который в данный момент рассматривается как неизменяемое существо” (Haesckel, 1866a, с. 265).

В рамках этого подхода анатомия была разделена на тектологию и проморфологию. Первая представляет собой анализ организмов на основе их структурных компонентов, вторая – изучение “неизменных” базовых стереометрических свойств форм, (*Grundformen*), которые объединяются друг с другом при формировании организма как целого (Haesckel, 1866a, с. 46–49; Rieppel, 2016, с. 22). Во втором основном разделе (морфогенез) вводятся новые термины: онтогенез и филогенез. Это делается для того, чтобы привнести динамический аспект – рассматривать эволюционирующие организмы как в рамках их индивидуального жизненного цикла или “становления” [*werdende*] (онтогенез), так и в рамках эволюционной истории филума или “ствола” [*Stamm*] (слово греческого происхождения, которое придумал Геккель), к которому они принадлежат (филогенез) (Haesckel, 1866a, с. 29–30). Как видно из сказанного выше, “онтогенез” четко отождествляется с “эмбриологией”, а “филогенез” – с “палеонтологией” (рис. 2).

КОНЦЕПЦИИ И СЛОВА, СТАРЫЕ И НОВЫЕ

Творческое использование Геккелем старого и нового словаря является осознанной попыткой решить проблему новых концепций, облеченных в старый язык, и нового языка, который требует объяснения, а значит неизбежного использования старого словаря. Потрясающей особенностью творческого гения Геккеля, проявившейся в “Общей морфологии организмов”, является то, что он не только создавал неологизмы, но и постоянно адаптировал терминологию, используемую в устоявшихся дисциплинах, для того, чтобы разъяснить глубокие связи между областями исследования. Например, вышеупомянутое определение морфологии с позиций эпистемической перспективы, а именно обращение с индивидуумами “как если бы” они были неизменными, то, что Оливье Риппель называет “временным срезом” (Rieppel, 2016, с. 42), имеет корни в онтологическом принципе, вытекающем из более фундаментальных представлений Геккеля о природе и о том, как она должна быть познаваема. На предшествующих страницах “Общей морфоло-

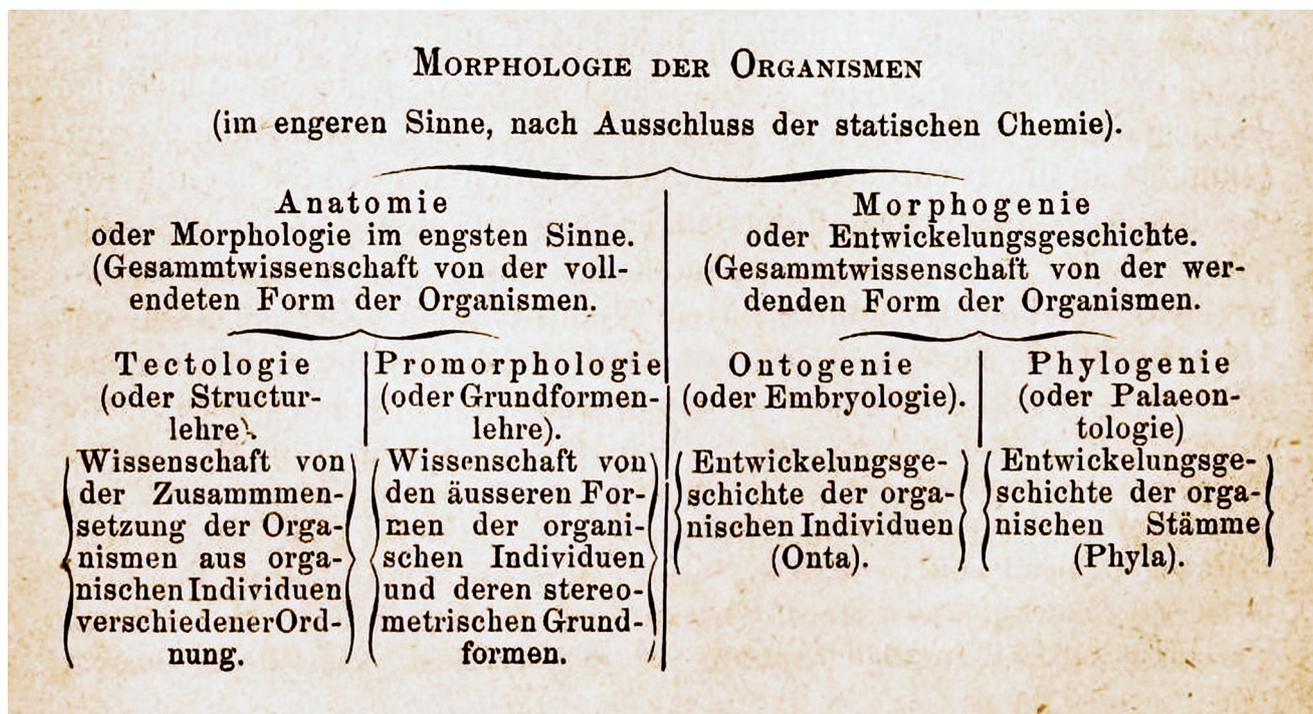


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая структуру морфологии организмов как области науки (по: Haeckel, 1866a, с. 30).

гии организмов” Геккель стремился связать морфологию, в частности, с той частью физики, которая понималась как наука о силах [*Kräfte*]. С наиболее универсальной точки зрения вся природа есть “не что иное, как система движущих сил, из чего следует, что нигде нет такого понятия, как действительный покой, так что там, где покой как бы существует в областях материи, это всего лишь результат уравнивающих сил...” (Haeckel, 1866a, с. 11). Поскольку морфология есть изучение формы, обнаруживаемой в организмах, каждая рассматриваемая таким образом форма есть “не что иное, как результат равновесия движущих сил в данный момент”. Наука о формах, или морфология естественных тел, является, таким образом, в самом широком смысле статикой материи (Haeckel, 1866a, с. 11) или, если использовать более современную формулировку, — изучением равновесных состояний (Watts et al., 2019). Другой пример — “эмбриология”. Этот термин, видимо, был введен для того, чтобы связать новый термин “онтогенез” с широко известным современникам Геккеля развитием индивидуума на определенной стадии его жизненного цикла (рис. 2). Но Геккель сразу же подчеркнул, что эмбриология — “слишком узкая область, применимая только к высшим классам животных” (Haeckel, 1866a, с. 30), и что терминология для описания эволюции как внутри, так и вне эмбриональной мембраны отсутствует. В дальнейшем Геккель определял онтогенез по-разному: как “эволюционную историю

индивидуумов”, как “эволюционную историю генеалогического индивидуума первого порядка” или “эволюционную историю продукта развития яйца” (Haeckel, 1866a, с. 55). Первая часть слова “онтогенез” — “onta”, использовалась Геккелем как термин для обозначения развивающегося организма, чтобы избежать, как он пишет далее, использования вялого и многосложного термина “физиологический индивидуум” (Haeckel, 1866a, с. 367). “Онтов” он также называл “бионтами” — “bionts” [*Bionten*] (Haeckel, 1866a, с. 266). Какой бы термин он ни использовал (а Геккель использовал термины онта и бионт взаимозаменяемо), он понимал под ними некие конкретные тела, отличающиеся от абстракций или концептуальных тел: конкретные индивидуумы (как пространственно ограниченные единицы формы), которые в данное время являются объектом рассмотрения и исследования. Как мы увидим ниже, само понятие “индивидуум” находилось в процессе эволюции в этот период, чему немало способствовал Геккель.

Точно так же “онта” или живые индивидуумы в этом смысле противостоят “phyla” (филуму) или генеалогии индивидуумов [*Individuen-Stämmen*], под которыми мы понимаем “абстрактную совокупность всех “онта”, родственных по крови” (Haeckel, 1866a, с. 55). Таким же образом, по-видимому, термин “палеонтология” был использован здесь (см. рис. 2) как наиболее приближенный к термину “филогенез”. Ранее этот термин использовался в тех случаях, когда речь шла об изучении

целостных коллекций родственных видов на обширных эволюционных временах, и именно такое его понимание оказывается центральным для новых терминов Геккеля: “филон” (*phylon*) (варианты *phylum* и *phyla* на латыни, *Stamm* (*ствол*) на немецком) и его изучение “филогенез”. Но Геккель вскоре пришел к выводу, что термин “палеонтология” перегружен тем, что для его новаторского изучения филогенеза было отвлекающими ассоциациями, связанными со “статическим” до-Дарвиновским периодом и с относительным отсутствием интереса к органической истории со стороны геологов (Haesckel, 1866a, с. 59–60). Тем не менее, как мы увидим, позднее это слово будет неоднократно использоваться в “Общей морфологии организмов” в качестве синонима термина “филогенез”. Его значение в тексте “Общей морфологии организмов” (и, в глазах Геккеля, действительно в науке в целом) будет трансформировано, поскольку новые термины и их определения регламентируют всю работу: “Филогенез и онтогенез должны, таким образом, служить взаимосогласованными ветвями морфогенеза. Филогенез представляет собой эволюционную историю абстрактного индивидуума, отягощенного некими генеалогическими отношениями; тогда как онтогенез – это эволюционная история конкретного морфологического индивидуума” (Haesckel, 1866a, с. 60).

В наиболее наглядной форме информация об использовании Геккелем различных терминов представлена в табл. 1. В ней обобщены результаты анализа отцифрованных текстов Геккеля, как научных так и популярных. Таблица позволяет получить представление сразу о трех терминологических аспектах работ Геккеля. Во-первых, о том, какие слова по отношению к какой концепции употреблялись в той или иной работе. Во-вторых, о том, как распространялись популяризованные Геккелем немецкие варианты терминов, образованные от латинских и греческих корней в “Общей морфологии”. И в-третьих, она позволяет взглянуть на эволюцию терминов, указывая, какие из них сохранились во всех работах Геккеля, а какие исчезли, говоря другими словами “вымерли”.

ПРОБЛЕМА ИНДИВИДУУМА

В каждом из четырех основных разделов книги Геккель рассматривает вопрос об индивидуации, который подвергался сомнению как морфологами, так и физиологами, в ботанике и зоологии на протяжении предшествующих десятилетий. (Rieppel, 2016, с. 41–43; Rieppel, 2019). “Проблема”, одновременно логическая и систематическая, стала еще более сложной в контексте эволюционного развития. Теперь не только индивидуум, понимаемый как зрелый, способный к

воспроизведению организм, состоял из частей (здесь введено новое измерение в классическое различие частей/целого), но и каждая из этих частей, в зависимости от того, о каком организме идет речь, должна была рассматриваться в различных временных масштабах в отношении друг к другу и в отношении к гомологичным частям в пределах видов и филумов (Rieppel, 2019). В главе 8 книги III первого тома Геккель описывает ошеломляющий набор предшествующих подходов к проблеме индивидуации (Haesckel, 1866a, с. 241–268). Он пытался найти свое решение в концепции “относительной индивидуальности” (Haesckel, 1866a, с. 264), которая подразумевала отказ от самого понятия абсолютной индивидуальности, остатки которого сохранились в дебатах предыдущих десятилетий. Геккель систематизировал эту относительность, предложив шесть “порядков” индивидуальности, которые были аналогичны для протист, растений и животных, применяя термины, использованные в ходе многочисленных дискуссий между ботаниками и зоологами в предыдущие десятилетия (Rieppel, 2019): *Plastiden* или клетки, как для одноклеточных, так и для многоклеточных организмов; *Werkstücke* или органы и системы органов, состоящие из клеток; антимеры (*Antimeren*) или морфологические структуры, расположенные поперек плоскости симметрии (это могут быть органы с правой и левой частями, или системы органов в двусторонне симметричных организмах); метамеры (*Metameren*), или соответствующие части, располагающиеся вдоль оси, такие как междоузлия вегетативных стеблей, сегменты у червей или сомитов у позвоночных; особи (*Personen*); шестой и последний “порядок” – это колонии или клубнелуковицы (*Cormen oder Tierstöcke*) (Haesckel, 1866a, с. 241–68).

Каждый из этих шести “порядков” индивидуумов рассматривается с обеих “сторон” разделения “анатомия/морфогенез” на рис. 2. Так, в главе 9 книги III первого тома “Общей морфологии организмов” Геккель обсуждает “морфологическую индивидуальность организмов с точки зрения их тектологии, двигаясь вверх от клеток (1-й порядок) к колониям (6-й порядок), а затем снова рассматривает их как “физиологические индивидуумы” в главе 10 (Haesckel, 1866a, с. 269–363). Понятие “относительная индивидуальность” помогает структурировать обсуждение *Grundformen* (проморфологии) в IV книге (Haesckel, 1866a, с. 377–399, 528–539), в то время как в главе 18 книги V второго тома Геккель рассматривает “эволюционную историю морфологических индивидуумов” по тем же шести порядкам, в контексте обсуждения книги V “Общего онтогенеза”, который включал как эмбриологию, так и метаморфологию (Haesckel, 1866b, с. 110–147). Понятие индивидуума будет доработано Геккелем во II томе для

Таблица 1. Частота использования терминов в текстах Геккеля (за исключением оглавлений и индексов). В качестве цифровых источников текстов были использованы сайты <https://archive.org> или <http://caliban.mpipz.mpg.de>. В каждом случае для поиска слов использовалась поисковая система, встроенная в данные сайты; серым цветом отмечены наиболее популярные работы Геккеля; (a) – (k) – URL-адреса каждого текста

Название работы	Термины											
	Bion	Embryologie	Onta	Ontogenie	Keimesgeschichte	Paläontologie	Phylogenie	Stammesgeschichte	Gastraea	Gastraea-Theorie	Keimblätter-Theorie	Biogenetisches Grundgesetz
(a) Generelle Morphologie, Bd. 1 (1866)	109	23	5	33	0	21	23	0	0	0	0	0
(b) Generelle Morphologie, Bd. 2 (1866)	84	32	0	146	0	67	146	0	0	0	0	0
(c) Natürliche Schöpfungsgeschichte (1868)	0	17	0	61	0	21	34	5	0	0	0	0
(d) Kalkschwämme, Bd. 1 (1872)	22	4	0	53	3	2	49	4	12	0	4	17
(e) Kalkschwämme, Bd. 2 (1872)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
(f) Kalkschwämme, Bd. 3 (1872)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
(g) Anthropogenie (1874)	0	11	0	109	87	16	56	73	46	15	8	47
(h) Systematische Phylogenie, Bd. 1 (1894)	0	4	0	71	9	38	83	54	3	0	0	25
(i) Systematische Phylogenie, Bd. 2 (1896)	0	2	0	146	9	40	53	62	36	14	2	26
(j) Systematische Phylogenie, Bd. 3 (1895)	0	6	0	101	10	33	46	55	7	1	0	21
(k) Die Welträtsel (1899, Volksausgabe)	1	9	0	39	30	15	24	42	1	8	0	26

- ^(a) <https://archive.org/details/generellemorphol01haec>.
- ^(b) <https://archive.org/details/generellemorphol02haec>.
- ^(c) <http://caliban.mpipz.mpg.de/haeckel/natuerliche/natuerliche.html>.
- ^(d) <https://archive.org/details/diekalkschwimme01haec>.
- ^(e) <https://archive.org/details/diekalkschwimme02haec>.
- ^(f) <https://archive.org/details/diekalkschwimme03haec>.
- ^(g) <https://archive.org/details/anthropogenieod05haecgoog>.
- ^(h) <https://archive.org/details/systematischephy01haec>.
- ⁽ⁱ⁾ <https://archive.org/details/systematischephy02haec>.
- ^(j) <https://archive.org/details/systematischephy03haec>.
- ^(k) <http://caliban.mpipz.mpg.de/haeckel/weltraethsel/weltraethsel.html>.

того чтобы включить в него тройственную концепцию генеалогического индивидуума, также важную для его биогенетического закона, но этот момент не будет обсуждаться здесь (Haeckel, 1866b, с. 26–31; 421–422; Rinard 1981; Rieppel, 2019).

БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ “ЗАКОН” И ЕГО НАЧАЛА В “ОБЩЕЙ МОРФОЛОГИИ ОРГАНИЗМОВ”

Ключевым моментом здесь является то, что понятие “индивидуума” для Геккеля, на каком бы уровне оно ни находилось, необходимо рассматривать как с морфологических позиций, так и с физиологических, одновременно как статическое и динамическое (Olsson et al., 2010; Hoffeld et al., 2017). Первым вариантом был “форма-индивидуум” [*Formindividuum*], чья природа зависела от одновременных взаимоотношений его элементов или частей, которые не могли быть разделе-

ны. В последующем варианте описан “индивидуум-производитель” [*Leistungsindividuum*], который рассматривался в его скоротечной жизни от рождения до смерти (Haeckel, 1866a, с. 265–268). Но для Геккеля ключевым моментом было то, что оба проявления индивидуальности взаимосвязаны. Как писал Оливье Риппель: “... высшие животные без сложных жизненных циклов последовательно, через процесс размножения и дифференциации, реализуют низшие уровни индивидуальности форм в процессе своего развития, в то время как каждый из этих низших уровней индивидуальности форм представляет собой зрелую физиологическую индивидуальность на последовательных уровнях организации растений и животных” (Rieppel, 2016: 43). Эта формулировка, по сути, является основной концепцией того, что в последующих работах будет называться “биогенетическим законом”, ясно описанным позже в “Общей морфологии организмов” как “тезис” о рекапитуляции, связываю-

щей онтогенез и филогенез. Этот тезис мог стать более ясным только лишь после более полного обсуждения онтогенеза и филогенеза в томе II “Общей морфологии организмов”.

Таким образом, вступительные слова тома II определяют онтогенез более широко, чем в томе I: “Онтогенез, или эволюционная история органических индивидуумов, — это наиболее общая наука об изменениях формы, через которые проходят бионты, или физиологические индивидуумы, в течение своей жизни, от рождения до смерти.” Отношение онтогенеза к морфологии теперь уже более развито по сравнению с тем, что описано в томе I: “Задача онтогенеза, таким образом, состоит в восприятии и объяснении изменений у форм-индивидуумов, то есть, в определении естественных законов, которым следуют изменения форм морфологических индивидуумов и через которые бионты могут быть представлены” (Наескел, 1866b, с. 3). Филогенез также получает расширенную трактовку в книге VI, которая открывается следующим определением: “Филогенез, или эволюционная история органических филумов [*Stämme*] — это целостная наука об изменениях формы, через которые проходят филумы в течение всего их существования из-за изменений их видов или видов, включающих последовательные или сосуществующие близкородственные члены каждого филума” (Наескел, 1866b, с. 303).

Самая длинная глава во всех двух томах (Глава 19: “Теория происхождения и отбора”) знакомит читателя с краткой историей и расширенным объяснением центральных понятий наследования и адаптации, каждое из которых следует своим эмпирически выведенным законам [*Gesetze*] (Наескел, 1866b, с. 180–222). Только в главе 20 “Онтогенетические тезисы” содержится ключевая концепция того, что в более поздних работах будет называться “биогенетическим законом”. Она сформулирована среди в общей сложности 44 тезисов, которые являются своеобразной обзорной точкой на горной тропе, с которой хорошо видна пройденная территория и тот путь, который еще предстоит пройти в “Общей морфологии организмов”. Использование таких ревизионных “тезисов” в качестве дидактического метода, несомненно, оказало влияние на более поздние тексты по биологии, например, ученика Геккеля Ричарда Гертвига (Richard Hertwig, 1850–1937) (Ulrich 1967, с. 206).

Последние пять тезисов (40–44) касаются “причинной связи бионтической и филетической эволюции”, и “закон” лучше всего выражен словами самого Геккеля: “онтогенез ... косвенно обусловлен [*bedingt*] филогенезом... филума, к которому он принадлежит” (40); это “краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (раз-

множения) и приспособления (питания)” (41); и “органический индивидуум повторяет [*wiederholt*] в быстром и кратком ходе своего развития важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли его предки в ходе своей долгой и медленной палеонтологической эволюции, согласно законам наследования и приспособления” (42) (Наескел, 1866b, с. 300).

Из пяти рассматриваемых тезисов, формулировки первых трех (40–42) были принципиальным образом изменены благодаря последними, 43-му и 44-му тезисам, которые учитывают сложности, обнаруженные Геккелем в свидетельствах эволюционных изменений онтогенеза: “полная и точная рекапитуляция” “вычеркивается и сокращается” “[*verwischt und abgekürzt*], потому что “онтогенез всегда выбирает наиболее прямой путь” (43); и сама по себе рекапитуляция становится “фальсифицированной и измененной из-за вторичных адаптаций” [*gefälscht und abgeändert durch sekundäre Anpassung*]” и, таким образом, рекапитуляция “является тем более точной, чем более сходными были условия существования, при которых развивались бион и его предки” (44) (Наескел, 1866b, с. 300).

Геккель уже в “Общей морфологии организмов” проводил различие между своими “тезисами” и “законами” (*Gesetze*), термин, который он, как мы видели, с удовольствием использовал в отношении эмпирических закономерностей, наблюдаемых в наследовании и адаптации (Наескел, 1866b, с. 180–225), и который он рассматривал как применимый к законам в его более позднем обсуждении “филогенетической эволюции” в главе 26 тома II. Как и в случае расширенного обсуждения “морфологических тезисов” в томе I (Наескел, 1866a, с. 364), здесь использование слова “тезисы” было уместным, по мнению Геккеля, для описания самой науки в ее эволюционном становлении: “Такой науке, как морфология организмов, которая еще находится в колыбели [*in primis cunabilis*], надо еще пройти метаморфоз, прежде чем она сможет осмелиться декларировать для своих постулатов ранг абсолютных, безусловных законов природы... В отношении их дальнейшего “развития до уровня законов мы должны надеяться на наших последователей”” (Наескел, 1866b, с. 295). Геккель взял на себя это “дальнейшее развитие”.

РАЗВИТИЕ БИОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЗАКОНА И ТЕОРИИ ГАСТРЕИ В ПОЗДНИХ ТЕКСТАХ

Геккель заметно трансформирует собственную терминологию в последующих работах, предпринимая попытки сделать ключевые концепции, такие как тезис о рекапитуляции, одновременно более эпистемически надежными и более понятными для широкой аудитории (Olsson,

Hoßfeld 2007; Hoßfeld, Olsson 2008; Hoßfeld et al., 2011). В его “Естественной истории мироздания” (1868), популярность и широкое распространение которой мы уже отмечали, причинная связь между развитием бионта и филетической эволюцией рассматривалась как важнейшее и неопровержимое доказательство теории происхождения (рис. 3; Haeckel, 1868, с. 227–258). Именно в 1872 году в первом томе трехтомной монографии Геккеля об известковых губках впервые появляется термин “биоэнергетический закон” для отражения этой связи: губки выражают своим существованием “глубокий смысл этого биоэнергетического основного закона [*biogenetischen Grundgesetzes*]. Ибо вся организация этих животных становится для нас ясной только через их онтогенез, через который мы непосредственно приходим к их филогенезу” (Haeckel, 1872, т. I, с. 215). Как утверждает Геккель, то, что было “тезисом” в “Общей морфологии организмов”, теперь, в этом тексте, получило эмпирическое обоснование (Reynolds, Hülsmann, 2008; Reynolds, 2019). В той же работе он цитирует собственную книгу (“Общую морфологию”), проясняя свои концепции и сводя в одно центральное утверждение гипотезу о рекапитуляции, которую он разработал в “Общей морфологии организмов”. Как он пишет, “основополагающий закон органической эволюции” он поставил на вершину “теории причинной связи онтогенеза и филогенеза”, на которой основана вся эволюционная история (Haeckel, 1872, т. I, с. 471). В том же первом томе Геккель посвятил целую главу “филогенезу губок”, употребляя синонимичные термины “филогенез”, “история филума” (или история ствола) и “палеонтологическая эволюционная история” (Haeckel, 1872, I: 340). Отдельная глава, посвященная онтогенезу, вводит термин “история зародыша” [*Keimesgeschichte*] и “индивидуальная история развития” [*individuelle Entwicklungsgeschichte*] как синонимы (Haeckel, 1872, т. I, с. 328). В третьем томе монографии о известковых губках Геккель сделал свои результаты более доступными для широкого круга читателей с помощью изобразительных средств (рис. 4; Haeckel, 1872b).

В целом популярные работы Геккеля закрепили использование немецких терминов *Keimesgeschichte* и *Stammesgeschichte*, особенно в его более поздних работах: “Антропогенез или эволюционная история человека” (*Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*) и “Загадка Вселенной” (*Welträthsel*). Как видно из таблицы 1, в трех этих книгах гораздо меньше специальных терминов, а некоторые и вовсе не используются в ряде случаев (например, “бион” и “онта”). И наоборот, термин “биоэнергетический фундаментальный закон” [*biogenetisches Grundgesetz*] после 1872 года все чаще появляется в популярных книгах, что существенно способствовало стабильности термина в последующие десятилетия, несмотря на не-

однозначное восприятие работ Геккеля (Ulrich 1968; Joshi 2018b). Например, в “Антропогенезе” (1874), выдержавшем к 1910 году шесть изданий, Геккель стремился показать, до какой степени можно распознать в одном организме весь исторически связанный ряд его предков. В этой книге Геккель стремился в наиболее ясной форме показать эволюционную линию животных, ведущую к человеку, которую он реконструировал через историю развития отдельных органов с помощью биоэнергетического закона. Именно в этой работе он представил изображения эмбрионов, которые быстро стали (и до сих пор являются) знаковыми для Геккеля (Norwood, 2015). Он начал использовать изображения эмбрионов уже в 1868 году в “Естественной истории мироздания”, в главе, показательно названной “Эволюционные законы [*Entwicklungsgesetze*] органического филума [*Stämme*] и индивидуумов: филогенез и онтогенез” (рис. 3; Haeckel, 1868, с. 227–258). Примечательно, что пары иллюстраций эмбрионов для собак и людей, а также курицы и черепахи соответственно были постепенно доработаны в более поздних изданиях (1868–1909) (Norwood, 2015). И в той же работе повторяется биоэнергетический закон, разработанный во II томе “Общей морфологии организмов”, со ссылкой на ключевые главы “Общей морфологии организмов”, такие как “Эволюционная история морфологических индивидуумов” и “Онтогенетические тезисы” (Haeckel, 1868, с. 253).

Но наиболее полное применение биоэнергетического закона можно найти в работах Геккеля по теории гастреи. Согласно Геккелю, гастрея – это гипотетическая базовая форма (*Urform*), из которой эволюционировали все многоклеточные животные. Она не оставила следов в палеонтологической летописи, и поэтому может быть обнаружена только как стадия гастролы в развитии многих современных животных: “Основываясь на идентичности гастрол представителей самых разных филумов животных, от губок до позвоночных, я заключаю, согласно биоэнергетическому закону, что филумы животных имеют общее происхождение от одного единственного неизвестного предка, который по существу был идентичен гастролу: *Gastraeta*” (Haeckel, 1872, с. 467). Геккель считал, что своей теорией гастреи он доказал монофилетическое происхождение всех многоклеточных животных. Если два первичных зародышевых листка действительно гомологичны у всех Metazoa, как постулировал Геккель, то это стало бы объяснением раннего и очень важного события в эволюции эмбрионального развития – происхождения зародышевых листков (Haeckel, 1874a, 1875; Grell 1979).

Таким образом, первый том монографии по известковым губкам (1872) был важен не только тем, что содержал формулировку “биоэнергетиче-

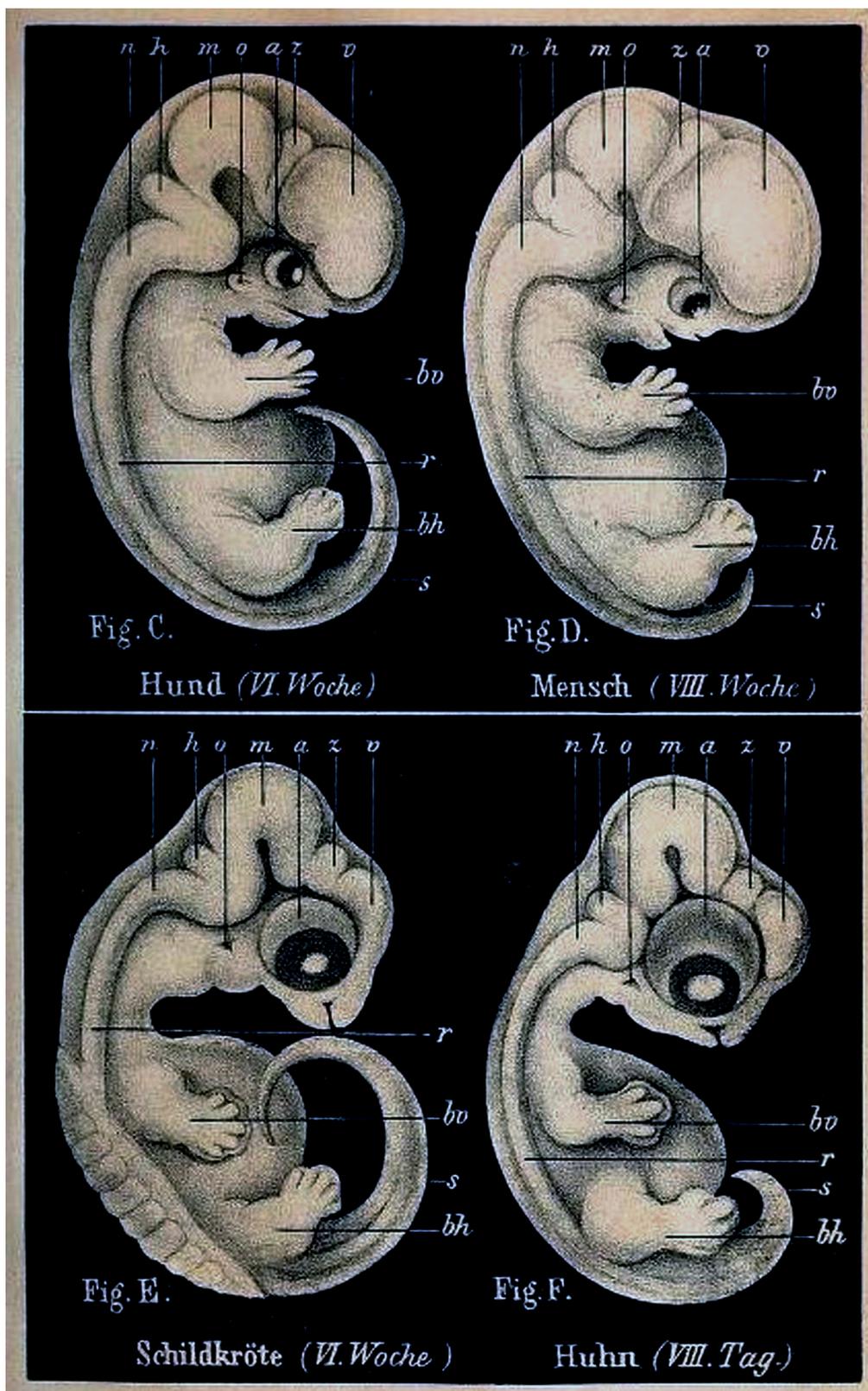


Рис. 3. Рисунки эмбрионов позвоночных животных (по: Haeckel, 1868, с. 240).

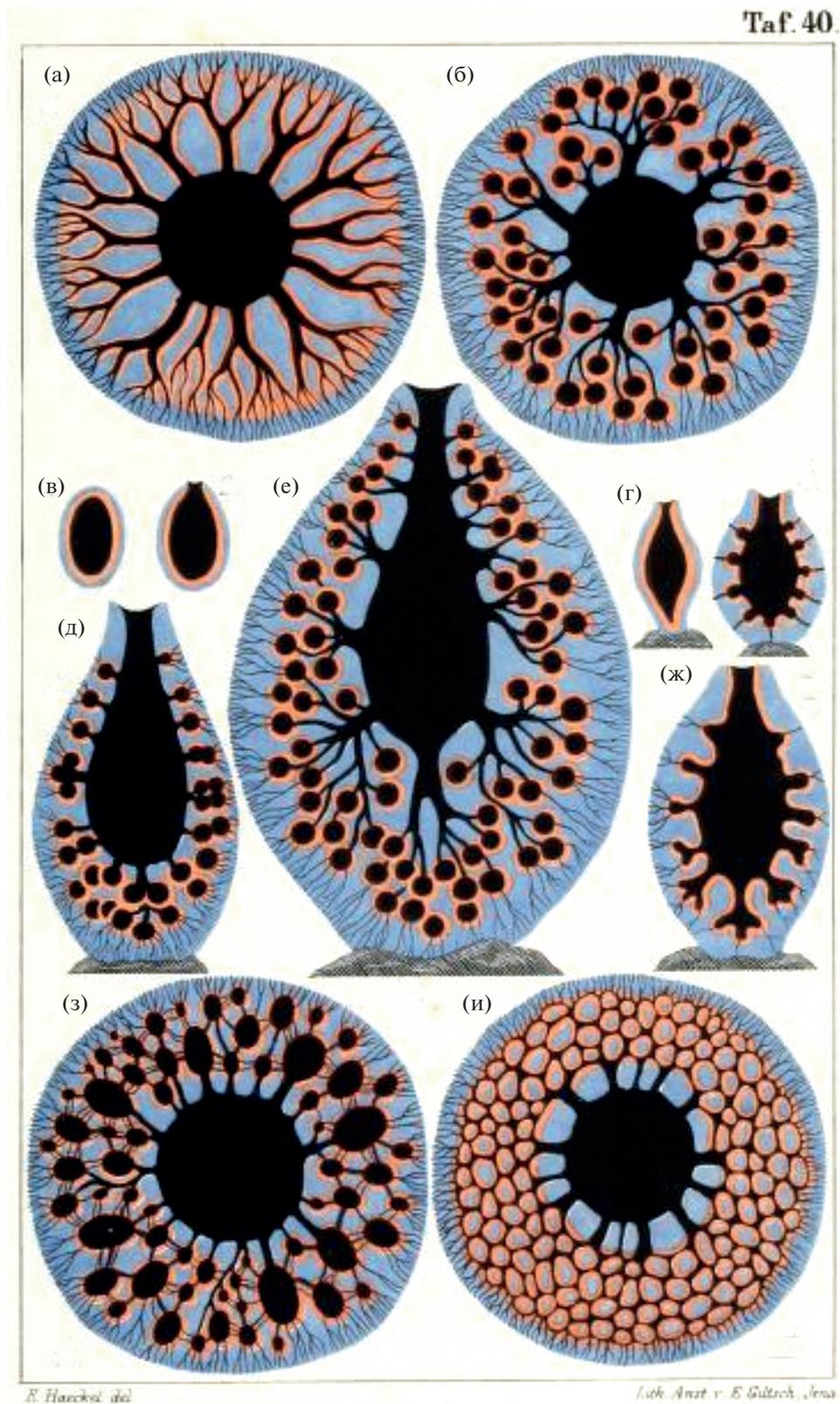


Рис. 4. Схематическое представление каналов водоносной системы губок у различных представителей Leucospongia: а, б, з, и – срезы, перпендикулярные апико-базальной оси губки; в–ж – срезы вдоль апико-базальной оси губок на разных стадиях развития (по: Haackel, 1872b, рис. 40).

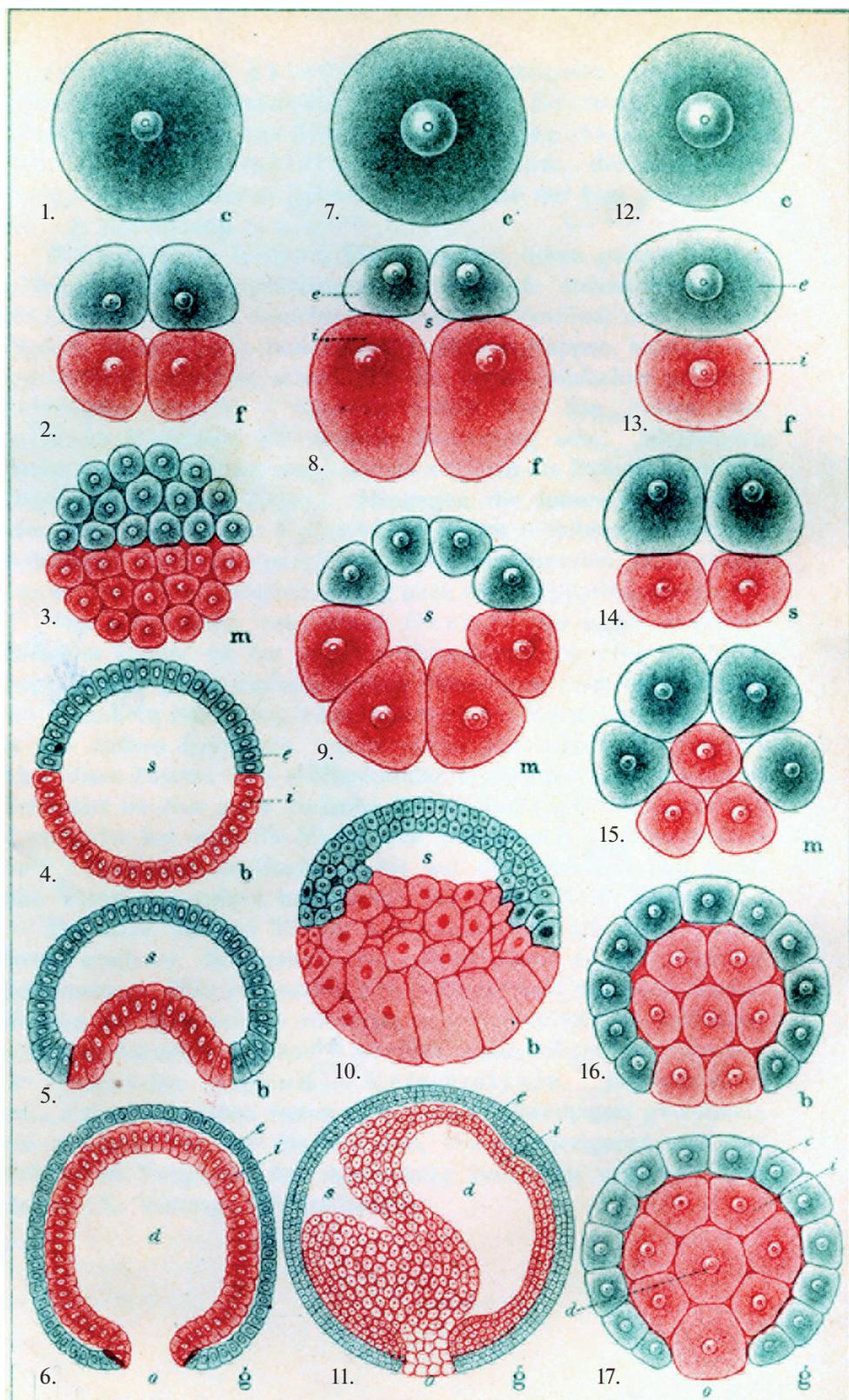


Рис. 5. Формирование гастролы у червя (1–6), лягушки (7–11), млекопитающего (12 – 17) (по: Haeckel 1910, Plate II).

ского закона”; в той же работе Геккель написал короткую (4 страницы) главу под названием “Теория зародышевых листков и филогенетическое древо животных” (Haeckel, 1872, с. 464–467). Здесь он впервые сформулировал тезис о гомологичности зародышевых листков у всех Metazoa. Уже во II томе “Общей морфологии организмов” Геккель выдвинул предположение об общем предке для всего царства животных [*Thierreich*] и его происхождении от одной филогенетической формы (Haeckel, 1866b, с. 408–417). Более того, позицию Геккеля подкреплял тот факт, что его филогенетические тезисы “Общей морфологии организмов” были впоследствии подтверждены работами Александра Онуфриевича Ковалевского (1840–1901) (Haeckel, 1872, с. 466). В последующих изданиях Геккель прояснил свою мнение о значении изучения эмбрионов, например, в третьем издании “Естественной истории мироздания” (Haeckel, 1872, рис. III, с. 499). В более поздних изданиях он использовал рисунки, чтобы визуализировать теорию гастреи (рис. 5). Он также приводил в своих работах изображения зародышевых листков различных организмов (рис. 6).

В более поздних работах Геккель развил теорию гастреи, например, в “Морфологии инфузорий” (*Zur Morphologie der Infusorien*) (Haeckel, 1883) и в “Исследованиях по теории гастреи” (*Studien zur Gastraea-Theorie*) (Haeckel, 1873, с. 77), а также в ряде других работ, например, в его статье 1874 г., опубликованной в Журнале естественных наук Йены (*Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*) (Haeckel, 1874b). В том же году он опубликовал весьма популярный “Антропогенез”, в котором использовал концепцию гастреи, сделав ее доступной для гораздо более широкого круга читателей (см. табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Геккель понимал и принимал необходимость введения в научный и общественный дискурс новых терминов и концепций, а также разработки для них четких определений. Именно это стало одним из основных достижений Геккеля, начало которому было положено в его удивительной “Общей морфологии организмов”. Оглядываясь назад, Геккель сам признавал несовершенства этой первой попытки (Ulrich, 1967). Он осознавал огромное количество и сложность вводимых им терминологических новшеств и изыскивал способы сократить использование “специализированных” терминов в последующих, более популярных работах. Терминология, созданная для концепций онтогенеза и филогенеза, все еще актуальна сегодня, и именно ее можно признать основной инновацией в “Общей морфологии организмов”. Вскоре Геккель начал использовать другие синонимы и немецкую терминологию,

особенно в своих более популярных работах. Элементы его концепций, оказавших наибольшее влияние, а именно биогенетический закон и теория гастреи, можно найти уже в его работах раннего и самого творческого периода, когда в течение одного года были написаны два массивные тома “Общей морфологии организмов”. Ни она, ни “Монография по губкам” так и не были переведены с немецкого языка и оказались доступны лишь для ограниченной немецкоязычной аудитории (Ulrich, 1967; Olsson et al., 2017). Несмотря на это, Геккель использовал и сделал более доступными свои новые концепции в более поздних работах, используя как лингвистические, так и изобразительные средства. Еще при жизни Геккеля его удивительная способность сочетать концепт, язык и изобразительное искусство была отмечена учениками и последователями (Porges et al., 2019; Godel 1906). Биогенетический закон и его применение в теории гастреи в качестве причинной связи между онтогенезом и филогенезом послужили для Геккеля лейтмотивом и в его просветительской миссии. Эта миссия, неотделимая от научных исследований, была центральной в его жизни.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Участие Ина Сьюарта в данной работе оказалось возможным благодаря поддержке проекта Эразмус Плюс (тревел-грант для исследователя, стажировка в Исследовательской группе по биологическому образованию, университет Йены им. Фридриха Шиллера (Германия)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Grell K.G.* Die Gastraea-Theorie // *Medizinhistorisches J.* 1979. V. 14. P. 275–291.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 1. Allgemeine Anatomie der Organismen. Berlin: Georg Reimer, 1866a. 574 p.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin: Georg Reimer, 1866b. 462 p.
- Haeckel E.* Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin: Georg Reimer, 1868. 568 p.
- Haeckel E.* Monographie der Kalkschwämme. Bd. 1. Genereller Theil. Biologie der Kalkschwämme. Berlin: Georg Reimer, 1872a. 485 p.
- Haeckel E.* Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammesgeschichte. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1874a. 30 p.
- Haeckel E.* Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter // *Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.* 1874b. Bd. VIII. P. 1–56.

- Haeckel E.* Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1875. Bd. 9. P. 402–508.
- Haeckel E.* Morphologie der Infusorien // Jena. Zeitschr. 1883. Bd. VII. P. 560.
- Haeckel E.* Natürliche Schöpfungsgeschichte. 8 Auflage. Berlin: Georg Reimer, 1889. 734 p.
- Haeckel E.* Prinzipien der Generellen Morphologie der Organismen. Berlin: Georg Reimer, 1906. 447 p.
- Hopwood N.* Haeckel's embryos: Images, Evolution, and Fraud. Chicago: The University of Chicago Press, 2015. 388 p.
- Hoßfeld U., Levit G.S.* 'Tree of life' took root 150 years ago // Nature. 2016. V. 540. № 7631. P. 38.
- Hoßfeld U., Olsson L.* The History of Comparative Anatomy in Jena - An Overview // Theory in Biosciences. 2003a. V. 122. № 2/3. P. 109–126.
- Hoßfeld U., Olsson L.* The road from Haeckel. The Jena tradition in evolutionary morphology and the origin of "Evo-Devo" // Biology & Philosophy. 2003b. V. 18. P. 285–307.
- Hoßfeld U., Olsson L.* Entwicklung und Evolution – ein zeitloses Thema, Praxis der Naturwissenschaften // Biologie in der Schule. 2008. V. 57. № 4. P. 4–8.
- Hoßfeld U., Watts E., Levit G.S.* The first phylogenetic tree of plants was defined 150 years ago // Trends in Plant Science. 2017. V. 22. № 2. P. 99–102.
- Hoßfeld U., Levit G.S., Olsson L.* Haeckel reloaded: 150 Jahre "Biogenetisches Grundgesetz" // Biologie in unserer Zeit. 2016. V. 46. P. 190–195.
- Hoßfeld U., Levit G.S., Kutschera U.* (eds.). Ernst Haeckel (1843–1919): The German Darwin and his impact on modern biology // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. № 1. P. 1–202.
- Hoßfeld U., Porges K., Levit G.S., Olsson L.* Ernst Haeckel's embryology in biology textbooks in the German Democratic Republic, 1951–1988 // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. № 1. P. 31–48.
- Hoßfeld U., Olsson L., Levit G.S.* Evolutionäre Entwicklungsbiologie (Evo-Devo): Evolutionsbiologie – Moderne Themen für den Unterricht, *Dreesmann D., Graf D., Witte K.*, Eds., Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. P. 151–179.
- Hoßfeld U., Olsson L., Levit G.S.* The 150th anniversary of Ernst Haeckel's "Biogenetic Law" // RSHU Proceedings. 2017. V. 47. P. 167–176.
- Hoßfeld U., Olsson L., Breidbach O.* (eds.). Carl Gegenbaur and Evolutionary Morphology // Theory in Biosciences. 2003. V. 122. № 2/3. 197 p.
- Hoßfeld U.* Ernst Haeckel. Biographienreihe absolute. Freiburg: Orange Press, 2010. 224 p.
- Joshi A.* Ernst Heinrich Philipp August Haeckel // Resonance. 2018a. V. 23. P. 1165–1176.
- Joshi A.* Vignettes of Haeckel's Contributions to Biology // Resonance. 2018b. V. 23. P. 1177–1204.
- Junker Th., Hoßfeld U.* Die Entdeckung der Evolution. Eine revolutionäre Theorie und ihre Geschichte. Darmstadt: WBG, 2009. 272 p.
- Kleeberg B.* God-Nature Progressing: Natural Theology in German Monism // Science in Context. 2007. V. 20. № 3. P. 537–569.
- Kolchinsky E.I.* Russian editions of E. Haeckel's works and the evolution of their perception // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 49–71.
- Kolchinsky E.I., Levit G.S.* The reception of Haeckel in pre-revolutionary Russia and his impact on evolutionary theory // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 73–88.
- Levit G.S., Hoßfeld U.* Major Research Traditions in Twentieth-Century Evolutionary Biology: The Relations of Germany's Darwinism with Them: The Darwinian Tradition in Context. Delisle R., Ed. Cham: Springer Nature, 2017. P. 169–193.
- Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L.* The Integration of Darwinism and Evolutionary Morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866–1936) and the Developmental Basis of Evolutionary Change // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). 2004. V. 302. № 4. P. 343–354.
- Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L.* The Darwinian Revolution in Germany: from evolutionary morphology to the modern synthesis // Endeavour. 2014. V. 38. № 3–4. P. 268–279.
- Levit G.S., Hoßfeld U., Olsson L.* Alexei Sewertzoff and Adolf Naef: Revising Haeckel's biogenetic law // Hist Philos Life Sci. 2015. V. 36. P. 357–370.
- Nordenskiöld E.* The History of Biology. A Survey. New York: Tudor, 1935. 629 p.
- Olsson L., Hoßfeld U.* Die Entwicklung: Die Zeit des Lebens. Ausgewählte Themen zur Geschichte der Entwicklungsbiologie: Lebenswissen. Eine Einführung in die Geschichte der Biologie, Höxtermann E., Hilger H.H., Eds. Rangsdorf: Natur & Text. 2007. P. 218–243.
- Olsson L., Levit G.S., Hoßfeld U.* Evolutionary Developmental Biology: Its Concepts and History with a Focus on Russian and German Contributions // Naturwissenschaften. 2010. Bd. 97. № 11. P. 951–969.
- Olsson L., Levit G.S., Hoßfeld U.* The "Biogenetic Law" in zoology: from Ernst Haeckel's formulation to current approaches // Theory in Biosciences. 2017. V. 136. P. 19–29.
- Olsson L., Hoßfeld U., Breidbach O.* (eds.). From Evolutionary Morphology to the Modern Synthesis and "Evo-Devo": Historical and Contemporary Perspectives // Theory in Biosciences. 2006. V. 124. № 3/4. P. 259–418.
- Porges K., Hoßfeld U., Hoppe Th.* (eds.). Arnold Dodel. Ernst Haeckel als Erzieher. Nachdruck mit Anmerkungen. Gera: Museum für Naturkunde, 2019. 100 p.
- Rensch B.* Biophilosophy. New York: Columbia University Press, 1971. 377 p.
- Reynolds A., Hülsmann N.* Ernst Haeckel's Discovery of *Margosphaera planula*: A Vestige of Metazoan Origins? // Hist. Phil. Sci. 2008. V. 30. P. 339–386.
- Reynolds A.* Ernst and the philosophy of sponges // Theory in Biosciences. 2019. V. 138. P. 133–146.
- Richards R.J.* The tragic sense of Life: Ernst Haeckel and the struggle over evolutionary thought. Chicago: University of Chicago Press. 2008. 576 p.
- Richards R.J.* Ernst Haeckel, a Dream Transformed: Dreamers, Visionaries, and Revolutionaries in the Life Sciences. *Harman O., Dietrich M.*, Eds. Chicago: University of Chicago Press, 2018. P. 35–50.
- Rieppel O.* Phylogenetic Systematics. Haeckel to Hennig. New York: CRC Press, 2016. 402 p.

- Rieppel O. 2019. The concept of the organic individual in Haeckel's writings // *Theory in Biosciences*. V. 138. P. 147–157.
- Rinard R. The problem of the organic individual: Ernst Haeckel and the development of the biogenetic law // *J. Hist. Bio.* 1981. V. 14. № 2. P. 249–275.
- Schmidt H. (ed.). Ernst Haeckel. *Gemeinverständliche Werke*. Bd. 1–6. Leipzig: Alfred Kröner, 1924.
- Stewart I.G., Hoßfeld U., Levit G.S. Evolutionary ethics and Haeckelian Monism: the case of Heinrich Schmidt's *Harmonie* (1931) // *Theory in Biosciences*. 2019. V. 138. P. 189–202.
- Ulrich K., Levit G.S., Hoßfeld U. Ernst Haeckel (1843–1919): The German Darwin and his impact on modern biology // *Theory in Biosciences*. 2019. V. 138. № 1. P. 1–7.
- Ulrich W. Ernst Haeckel: “Generelle Morphologie”, 1866 // *Zoologische Beiträge N F*. 1967. Bd. 13. P. 165–212.
- Ulrich W. Ernst Haeckel: *Generelle Morphologie*, 1866 (Fortsetzung und Schluß) // *Zoologische Beiträge N F*. 1968. Bd. 14. P. 213–311.
- Uschmann G. 100 Jahre *Generelle Morphologie* // *Biologische Rundschau*. 1966. P. 241–252.
- Watts E., Hoßfeld U., Levit G.S. Ecology and Evolution – Haeckel's Darwinian paradigm // *Trends in Ecology and Evolution*. 2019. (in press)
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.04.003>

From Idea to Law: Theory, Concept and Terminological Formation in Ernst Haeckel's Works

Karl Porges¹, Ian G. Stewart^{2,3}, Uwe Hoßfeld¹, and Georgy S. Levit⁴. *

¹Research Group for Biology Education, Friedrich Schiller University Jena, Am Steiger 3 (Bienenhaus), 07743 Jena, Germany

²History of Science and Technology, University of King's College, 6350 Coburg Road, Halifax, NS, B3H 2A1 Canada

³Department of Classics, Dalhousie University, Marion McCain Arts and Social Sciences Building, Halifax, NS, B3H 4R2 Canada

⁴Institute of Biology, University of Kassel, Heinrich-Plett-Straße 40, 34132 Kassel, Germany 2 Biology

*e-mail: georgelevit@gmx.net

Received May 29, 2019; revised July 2, 2019; accepted July 8, 2019

Since Charles Darwin (1809–1882) and Ernst Haeckel (1834–1919) published their trailblazing ideas, the scientific community's discussion of evolutionary biology has included the topic of embryological development. The concepts of ontogeny and phylogeny, still current in contemporary biology, together with the now obsolete biogenetic law and his Gastraea theory, which trace back to Haeckel, all underwent an evolution of their own in Haeckel's works. The record of this evolution makes clear how the features of his thinking that proved durable, such as ontogeny and phylogeny, were established as such through a difficult creative process of formation of concepts, theories, and terminology that themselves enjoyed varying fortunes. Beginning with Haeckel's *Generelle Morphologie der Organismen* [*General Morphology of Organisms*] (1866), this paper traces aspects of the conceptual and terminological evolution that takes place both *within* the pages of this highly complex but seminal work and then chronologically in later works. We include the use of text data mining of his works to establish and analyze word frequency patterns. We seek to indicate here some of the challenges Haeckel faced in establishing new concepts and terminology in the *General Morphology*, and we draw attention to his efforts in later works to extend this didactic work.

Keywords: Ernst Haeckel, Biogenetic Law, Gastraea Theory, Ontogeny, Phylogeny, Morphology, Zoology

УДК 591

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ METAZOA И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК

© 2019 г. В. В. Малахов^а, Е. В. Богомолова^а, Т. В. Кузьмина^а, Е. Н. Темерева^а, *^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
ул. Ленинские Горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: temereva@mail.ru

Поступила в редакцию 04.05.2019 г.

После доработки 31.05.2019 г.

Принята к публикации 07.06.2019 г.

На основе различных гипотез происхождения многоклеточных животных проанализирована проблема происхождения жизненного цикла Metazoa. В соответствии с гипотезами гастреи и фагоцителлы исходный жизненный цикл предков Metazoa – голопелагический. В рамках гипотез первичной седентарности предок Metazoa имел пелагобентический жизненный цикл с расселительными личинками – синзооспорами. В соответствии с этой гипотезой Eumetazoa происходят от прогенетических личинок седентарного предка. Исходный жизненный цикл Eumetazoa (многоклеточных животных, обладающих нервной системой, мускулатурой, ртом и кишечником) – это голопелагический жизненный цикл. Именно такой жизненный цикл свойствен Stenophora, которые являются наиболее рано обособившейся ветвью Eumetazoa. Cnidaria и Bilateria являются сестринскими группами. Их общий предок приобрел пелаго-бентический жизненный цикл *de novo*. Пелагическая часть жизненного цикла Cnidaria включает только бластулы и гастролы. У части Anthozoa сохраняются планктотрофные гастролы. Планулы Medusozoa – это лецитотрофные личинки с упрощенным строением, они утратили расселительную функцию в связи с появлением в жизненном цикле стадии медузы. У трехслойных Bilateria произошла пролонгация пелагической части жизненного цикла за счет появления ресничных билатерально-симметричных личинок, которые в действительности представляют собой ювенильные формы, поднятые в толщу воды. Этот филогенетический модус может быть обозначен специальным термином “ларвализация”. Таким образом, личинки всех трехслойных билатерий имеют общее происхождение от ювенильных стадий общего предка билатерий. Их ресничные шнуры произошли от видоизмененных ресничных щупалец ювенильных стадий общего предка Bilateria. Прослежены гомологичные элементы в ресничных шнурах личинок Trochozoa и Deuterostomia.

Ключевые слова: происхождение многоклеточных, теория гастреи, теория фагоцителлы, теория первичной седентарности, жизненный цикл, общий предок билатерий, пелагические личинки, ларвализация, ресничные шнуры

DOI: 10.1134/S0475145019060041

ВВЕДЕНИЕ

Проблема эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение их пелагических личинок – это один из “вечных” вопросов сравнительной эмбриологии беспозвоночных. Как известно, существует две точки зрения на проблемы первичного жизненного цикла и происхождения пелагических личинок. Выдающийся российский эмбриолог П.П. Иванов считал, что прямое развитие первично и что “личинка появляется в развитии животного потому, что питательного материала, накапливающегося в ооците в период желткообразования, недостаточно для полного завершения зародышем своего развития, и он выходит из яйца на более или менее ранней эмбриональной

стадии” (Иванов, 1937, с. 95). Мнение о том, что прямое развитие или развитие с непитающимися лецитотрофными личинками первичны для многоклеточных, а планктотрофные личинки возникли независимо и несколько раз, широко распространено в литературе (см., например, Salvini-Plawen, 1980; Иванова-Казас, 1987, 1988, 1995; Willmer, 1990; Haszprunar et al., 1995; Jenner, 2000; Hadfield et al., 2001; Sly et al., 2003; Raff, 2008; Raff, 2009 и др.).

Прямо противоположная точка зрения в те годы была высказана И.И. Ёжиковым, который полагал, что если “развитие имеет примитивный характер, то каждая стадия ведет свободный образ жизни и самостоятельно поддерживает свое существование” (Ёжиков, 1939, с. 261). Многие ав-

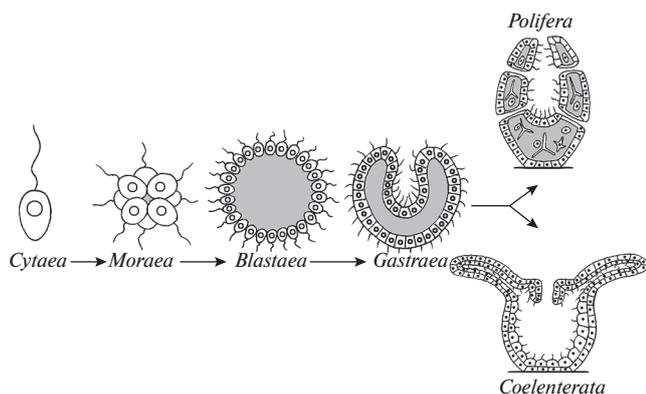


Рис. 1. Происхождение многоклеточных животных в соответствии с гипотезой гастреи.

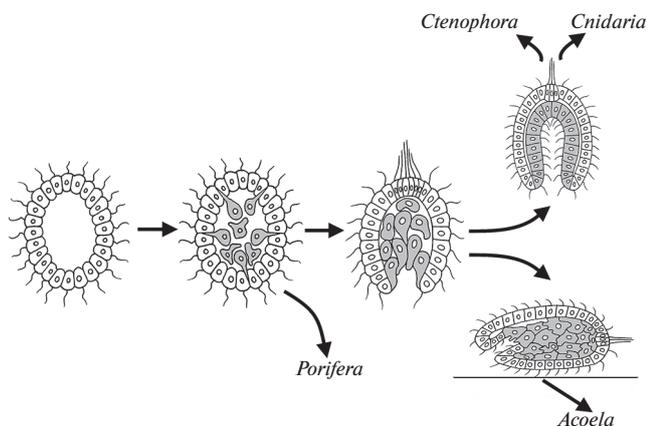


Рис. 2. Происхождение многоклеточных животных в соответствии с гипотезой фагоцителлы.

торы придерживались мнения, что жизненный цикл с планктотрофными личинками – это первичная черта многоклеточных животных и что переход к лецитотрофным личинкам и прямому развитию происходил в эволюции многократно в разных эволюционных ветвях Metazoa (Thorson, 1946; Jagersten, 1955, 1959, 1972; Strathmann, 1978, 1985, 1993; Nielsen, 1985, 1987, 1998, 2012, 2013; Nielsen, Norrevang, 1985; Davidson et al., 1995; Peterson et al., 1997; Peterson, Davidson, 2000; Erwin, Davidson, 2002).

Попытки разобраться в этом вопросе неизбежно заставляют нас обратиться к проблеме происхождения многоклеточных животных и их жизненных циклов.

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ИХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

Многочисленные гипотезы происхождения многоклеточных животных в свое время были рас-

смотрены А.В. Ивановым (1968), работа которого до сих пор остается самым подробным обзором на тему происхождения Metazoa. Мы не будем рассматривать гипотезы происхождения Metazoa от многоядерных инфузорий путем целлюляризации (см., например, Hadzi, 1944, 1953, 1963), поскольку в настоящее время они утратили научное значение и представляют интерес только в историческом плане. Среди гипотез происхождения Metazoa от колоний одноядерных протистов можно выделить две группы гипотез, которые целесообразно назвать гипотезами первичной мобильности и гипотезами первичной седентарности.

К гипотезам первичной мобильности относятся две до сих пор популярные гипотезы: гипотеза гастреи, разработанная Э. Геккелем (Haeckel, 1874), и гипотеза фагоцителлы, предложенная И.И. Мечниковым (Metschnikoff, 1886). Обе гипотезы в оригинале можно найти в первоисточниках (Haeckel, 1874; Мюллер, Геккель, 1940; Metschnikoff, 1886; Мечников, 1950), а подробный их пересказ – в книге А.В. Иванова (1968). Обе гипотезы имели и имеют многочисленных сторонников и противников, которые их развивали, модифицировали и критиковали, однако рамки настоящей статьи не позволяют углубляться в эти интересные вопросы. Ниже мы упоминаем только те аспекты гипотез, которые важны для обсуждаемой проблемы.

В обеих гипотезах предполагается, что предком многоклеточных животных была активно плавающая в толще воды колония гетеротрофных жгутиконосцев (рис. 1, 2). Колония с небольшим числом клеток в гипотезе гастреи получила название “Морея” (от стадии морулы в дроблении многоклеточных). Более поздняя филогенетическая стадия – шарообразная колония – “Бластæя” (от стадии бластулы). В дальнейшем на переднем полюсе такой колонии появилось впячивание – первичный кишечник, соединенный с внешней средой первичным ртом. Такой гипотетический двухслойный предок с двумя эпителиальными слоями, ртом и хорошо выраженной полостью кишечника был назван “Гастреей” (рис. 1).

В гипотезе гастреи предки Metazoa имели голопелагический жизненный цикл. В соответствии с пелагическим образом жизни бластæя и гастрæя обладали радиальной симметрией. Позднее, как надставка над голопелагическим жизненным циклом, появилась донная стадия. Геккель (Haeckel, 1874) рассматривал губок и кишечнотолостных как наиболее примитивных многоклеточных, сохранивших организацию гастреи во взрослом состоянии (рис. 1). Согласно авторам более поздних работ, от радиально-симметричной пелагической гастреи, перешедшей к донному существованию, произошли предки Bilateria, у которых, таким образом, сформировался пелаго-бентический жизненный

цикл (см., например, Nielsen, 1985, 1987, 1998, 2012, 2013).

В одной из широко известных модификаций гипотезы гастреи предполагалось, что переход к донному существованию произошел не на стадии гастреи, а на стадии бластем: так возникла билатеробластея, из которой впоследствии сформировалась билатерогастрея (Jagersten, 1955, 1959, 1972). В дальнейшем от билатерогастреи произошли как трехслойные Bilateria, так и двухслойные организмы (Cnidaria и Stenophora), а также губки. В гипотезе билатерогастреи предполагалось, что первичный жизненный цикл предков Metazoa — голопелагический, а пелаго-бентический цикл сформировался уже на стадии бластулообразных предков (Jagersten, 1955, 1959, 1972).

В гипотезе фагоцителлы (Metschnikoff, 1886; Мечников, 1950) предками многоклеточных считались шаровидные колонии жгутиконосцев, которые питались путем фагоцитоза, т.е. захвата пищевых частиц отдельными клетками — членами колонии (рис. 2). Наглотававшиеся пищевых частиц клетки теряли жгутики и погружались внутрь колонии, формируя внутреннюю массу амебоидных клеток. В дальнейшем такая временная дифференцировка стала постоянной: наружный жгутиковый слой (кинобласт) обеспечивал локомоцию, а клетки внутренней массы (фагоцитобласта) — переваривание пищевых частиц, которые они захватывали через поры между клетками кинобласта. Такой гипотетический предок с наружным жгутиковым эпителием и внутренней массой амебоидных клеток-фагоцитов был назван “фагоцителлой”. В дальнейшем на заднем полюсе фагоцителлы возник участок, где амебоидные клетки фагоцитобласта особенно активно захватывали пищевые частицы — прообраз первичного рта, однако этот рот вел не в кишечник, а к амебоидным клеткам фагоцитобласта (рис. 2).

Гипотеза фагоцителлы была разработана И.И. Мечниковым (1886) на основе его собственных исследований эмбриогенеза Hydrozoa. В эмбриональном развитии гидроидных не встречается такой способ формирования энтодермы, как впячивание стенки бластулы (инвагинация). И.И. Мечников (1886) считал, что Hydrozoa — самая примитивная группа стрекающих кишечнополостных, и потому рассматривал инвагинацию как вторичный способ формирования энтодермы, который возник как результат эволюции механизмов процесса гастрюляции. И.И. Мечников (1886) и его сторонники рассматривали лишённые рта и кишечника планулы гидроидных и паренхимулы губок как стадии, рекапитулирующие строение гипотетической фагоцителлы.

Заметим, что согласно современным взглядам, Medusozoa (в том числе Hydrozoa) — это апоморфная группа Cnidaria, в жизненном цикле ко-

торых появилась дополнительная пелагическая стадия медузы (Collins, 2002; Marques, Collins, 2004; Collins et al., 2006). Планулы Medusozoa — это короткоживущие лецитотрофные личинки, они лишены рта и функционирующего кишечника. Поэтому отсутствие инвагинации, которое характерно для эмбриогенеза Hydrozoa, есть следствие редукции рта и кишечника у лецитотрофной планулы.

Исходя из гипотезы фагоцителлы, предки Metazoa также имели голопелагический жизненный цикл. Пелаго-бентический жизненный цикл возникал несколько раз как надстройка над голопелагическим циклом (см. Иванов, 1968). Фагоцителлы без рта перешли к донному образу жизни и дали начало губкам, фагоцителлы с ротовым отверстием, но без кишечника перешли к ползанию по дну и дали начало бескишечным турбелляриям Acoela (от которых произошли все Bilateria), потомки пелагических фагоцителл, сформировавшие эпителизованный кишечник, прикрепились аборальным полюсом и дали начало предкам Cnidaria (рис. 2).

Гипотезы первичной седентарности также имеют давнюю историю. Большое влияние на развитие эволюционной морфологии имела гипотеза синзооспоры, подробно разработанная А.А. Захваткиным (1949). Согласно этой гипотезе предками Metazoa были колонии донных жгутиконосцев. Они размножались зооспорами, образующимися в результате палинтомического деления зиготы (рис. 3, 1). После периода плавания одиночная жгутиковая зооспора прикреплялась и сначала существовала в виде одиночного прикрепленного жгутиконосца. После оседания одиночной зооспоры за счет монотомического деления формировалась колония. На следующем эволюционном этапе жгутиковые зооспоры, образующиеся в результате палинтомического деления зиготы, не разъединялись, а оставались соединенными (рис. 3, 2). Такая расселительная пелагическая стадия была названа А.А. Захваткиным (1949) синзооспорой. Синзооспора прикреплялась и сразу давала начало не одиночной особи, а колонии жгутиконосцев.

По мнению А.А. Захваткина (1949), бластулообразные личинки, характерные для многих Metazoa, представляют собой не что иное, как синзооспоры. Таким образом, согласно гипотезе синзооспоры, первичный жизненный цикл Metazoa — это пелаго-бентический жизненный цикл. А.А. Захваткин (1949) считал, что гипотеза синзооспоры объясняет, почему низшие многоклеточные, например губки и книдарии, являются прикрепленными организмами. Гипотезу синзооспоры поддержал В.Н. Беклемишев (Beklemishev, 1963; Беклемишев, 1964), который предполагал, что низшие черви (Scolecida) происходят от неотенических планул гидроидных. Сторонни-

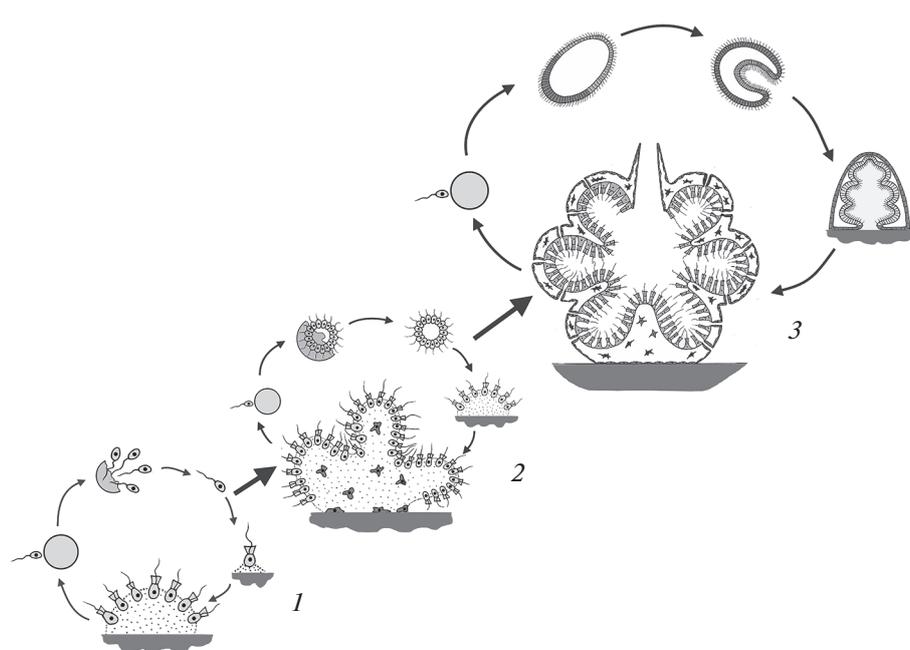


Рис. 3. Происхождение многоклеточных животных в соответствии с гипотезой первичной седентарности: 1 – колония жгутиконосцев, размножающаяся одиночными зооспорами, 2 – колония жгутиконосцев, размножающаяся синзооспорами, 3 – губки, размножающиеся расселительными личинками – жгутиковыми бластулами (=синзооспорами).

ком гипотез первичной седентарности был известный зоолог Рейнгардт Ригер (Rieger, 1994), который считал, что можно построить эволюционный ряд прикрепленных колониальных предков разного уровня организации – от низших Metazoa до трехслойных Bilateria, а одиночные подвижные формы представляют собой потомков прогенетических личинок таких колоний. В XXI веке гипотезы первичной седентарности получили новое развитие (Nielsen, 2008; Mikhailov et al., 2009).

В современной трактовке гипотеза первичной седентарности предполагает, что пелаго-бентический жизненный цикл был изначально присущ предкам многоклеточных животных. При этом бластулообразные личинки не рекапитулируют филогенетическую стадию бластем (как в гипотезах первичной мобильности), а являются чисто расселительными, первично лецитотрофными личинками.

Согласно гипотезе первичной седентарности, предками многоклеточных были донные колонии воротничковых жгутиконосцев, которые, постепенно усложняясь, дали начало современным губкам (рис. 3, 3). Среди губок бластулообразные личинки характерны, например, для *Nomoscleromorpha* и *Calcispongia* (подробнее см. Ересковский, 2005). При метаморфозе передняя половина личинки впячивается и дает начало хоанодерме, тогда как задняя половина становится зачатком пинакодермы и клеток мезохила. Если представить себе, что такая двухслойная стадия не прикрепилась,

а продолжала пелагическое существование, мы получим инвагинационную гастралу, плавающую ртом вперед.

В рамках гипотезы первичной седентарности предполагается, что Eumetazoa происходят от прогенетических личинок губкоподобных организмов (рис. 4). Такие прогенетические пелагические организмы захватывали пищу отверстием, образовавшимся в результате впячивания передней половины бластулы, и переваривали ее в полости, образованной впятившимся эпителием. Таким образом, гипотетический предок Eumetazoa имел организацию геккелевской гастреи, однако по своему происхождению эта гастрея представляла собой прогенетическую личинку губок (см. Nielsen, 2008).

Губки начинают питаться только после прикрепления. Типичным для губок способом питания является фильтрационная микрофагия – т.е. питание очень мелкими пищевыми частицами, которые всасываются через микроскопические поры и захватываются псевдоподиями отдельных клеток. Поскольку предки Eumetazoa были прогенетическими потомками личиночных стадий, первоначально они должны были иметь мелкие размеры. Это означало, что при питании даже мелкой добычей они, по существу, оказывались макрофагами. Возможно, овладение относительно крупной добычей способствовало развитию настоящей мускулатуры и нервной системы, т.е.

тех черт, которые наряду с наличием рта и кишечника отличают Eumetazoa от губок.

Исходя из современной версии гипотезы первичной седентарности, предок Eumetazoa должен был обладать следующими чертами:

- 1) это был двухслойный организм (т.е. имел два эпителизованных слоя: эктодерму и энтодерму – разделенных прослойкой мезоглеи, которая могла содержать клеточные элементы);
- 2) он вел пелагический образ жизни;
- 3) он обладал радиальной (осевой) симметрией, которая характерна для первично-пелагических организмов;
- 4) он имел ресничный способ локомоции;
- 5) он двигался оральным полюсом вперед.

Есть ли среди современных Eumetazoa хотя бы одна группа, которая обладает таким набором признаков? Такая группа есть, и эта группа – Ctenophora. Разумеется, современные гребневники далеко ушли от гипотетического прототипа, но они остаются двухслойными животными. Типичные представители Ctenophora – планктонные организмы, обитающие в толще воды. Гребневники обладают осевой симметрией, которая сочетается с радиальной симметрией в строении систем органов. Никаких признаков билатеральной симметрии у гребневников нет. Несмотря на крупные размеры, гребневники сохраняют чисто ресничный способ движения, хотя для локомоции служат не жгутики, как у личинок губок и у гипотетических предков Eumetazoa, а весьма специализированные ресничные клетки эпидермиса в составе гребных пластинок. Отметим, что среди Eumetazoa ресничная локомоция характерна для личинок или для очень мелких организмов (коловраток, гастротрих, мелких турбеллярий и других форм, в отношении которых можно предполагать прогенетическое происхождение, – см. Малахов, 2009, 2010). Сохранение у таких крупных организмов, как гребневники, чисто ресничной локомоции – это отголосок их прогенетического происхождения. При нормальной локомоции гребневники движутся оральным полюсом вперед.

Таким образом, Ctenophora оказываются самой базальной группой Eumetazoa (рис. 5), и этот вывод хорошо согласуется с современным представлением об очень раннем обособлении гребневников, которое поддерживается молекулярной филогенетикой и нейрофилогенетикой (Ryan et al., 2010, 2013; Moroz et al., 2014; Moroz, 2015; Moroz, Kohn, 2015; Jekely et al., 2015; Telford, 2016; Whelan et al., 2015; и др.).

Типичные представители Ctenophora имеют голупелагический жизненный цикл, который, таким образом, оказывается исходным для Eumetazoa. В пределах типа гребневников у Platyctenida происходит переход к донному образу жизни и, таким обра-

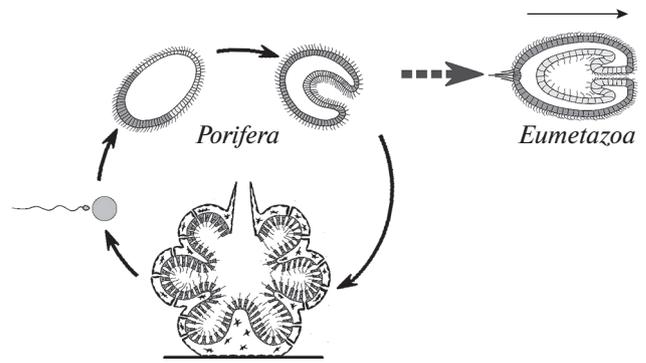


Рис. 4. Происхождение Eumetazoa от прогенетических личинок сидячих губкоподобных организмов.

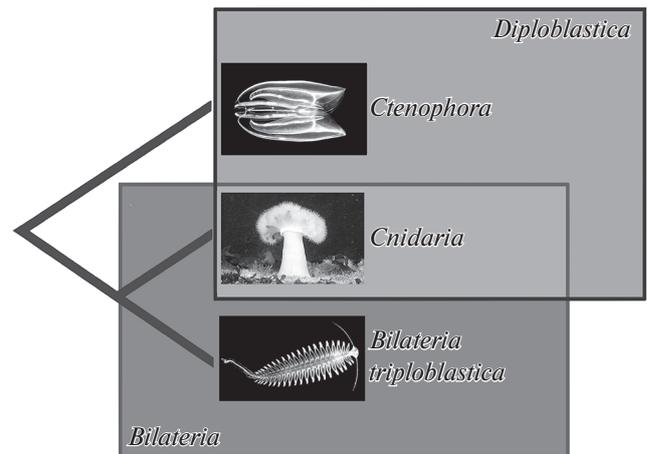


Рис. 5. Филогенетические отношения внутри Eumetazoa.

зом, формируется пелаго-бентический жизненный цикл. По-видимому, появление пелаго-бентического жизненного цикла у Platyctenida произошло независимо от остальных Eumetazoa. У бентосных гребневников Platyctenida не выражена передне-задняя полярность и сохраняется осевая симметрия, характерная для их ближайших пелагических предков.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЕЛАГО-БЕНТИЧЕСКОГО ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА CNIDARIA И ТРЕХСЛОЙНЫХ BILATERIA

По современным данным (Владыченская и др., 1995; Collins, 1998; Kim et al., 1999; Collins, Valentine, 2001; Halanych, Passamanek, 2001; Алешин, Петров, 2002; Hejnol et al., 2009; Whelan et al., 2015; Budd, Jensen, 2017 и др.), Cnidaria и трехслойные Bilateria – сестринские группы организмов (рис. 5). В учебниках и руководствах обычно отражены представления о радиальной симметрии Cnidaria. Тем не менее, анализ строения и развития стрекающих кишечнополостных позволяет заключить,

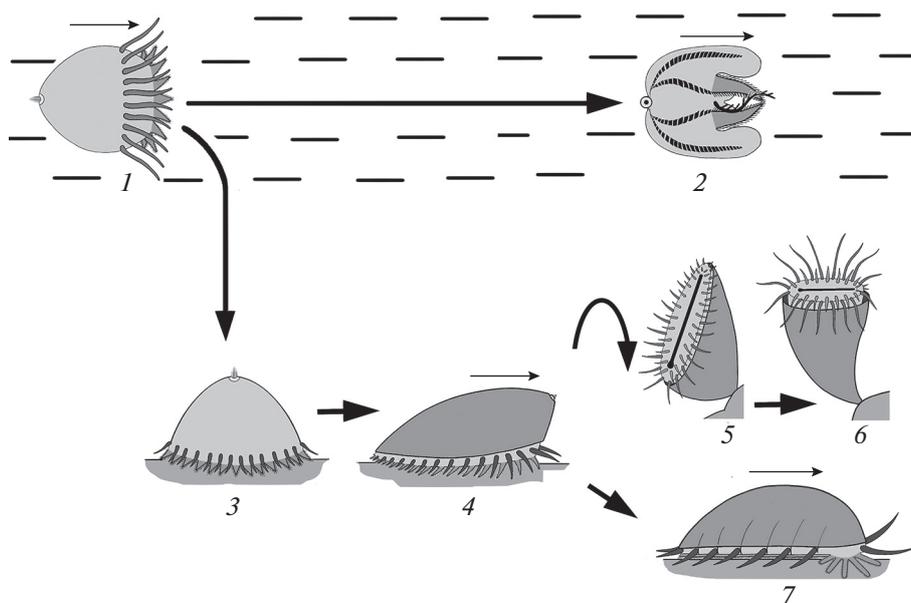


Рис. 6. Происхождение Cnidaria и трехслойных Bilateria: 1 – пелагический предок Eumetazoa, 2 – Ctenophora, 3 – переход к донному образу жизни, 4 – двухслойный билатерально-симметричный предок Cnidaria и трехслойных Bilateria, ползавший на оральной поверхности, 5, 6 – переход Cnidaria к прикрепленному образу жизни и формирование вторичной радиальной симметрии, 7 – предок трехслойных Bilateria. Толстые стрелки показывают филогенетические трансформации, тонкие стрелки – направление движения организмов.

что Cnidaria – исходно билатерально-симметричная группа.

Согласно современным данным, базальной группой Cnidaria являются представители подтипа Anthozoa (см. Collins, 2002; Marques, Collins, 2004; Collins et al., 2006). Многочисленные исследования выявили билатеральный характер экспрессии гомеобоксных генов и транскрипционных факторов в развитии Anthozoa (см. Finnerty, Martindale, 1997; Martinez et al., 1998; Finnerty, 2001, 2003; Martindale et al., 2002; Finnerty et al., 2003, 2004; Scholz, Technau, 2003; Martindale et al., 2004; Kusserow et al., 2005; Matus et al., 2006a, 2006b, 2007a, 2007b, 2008; Marlow et al., 2009; Saina et al., 2009; DuBuc et al., 2012; He et al., 2018 и др.). Анализ строения и развития кораллов различных систематических групп позволяет заключить, что все Anthozoa – билатерально-симметричные животные (Малахов, 2016). Этот вывод тем более парадоксален, что все Anthozoa – сидячие формы, а сидячий образ жизни, как известно, способствует развитию радиальной, а не билатеральной симметрии (Беклемишев, 1964).

Одним из возможных эволюционных сценариев (рис. 6), объясняющих филогенетическую близость трехслойных Bilateria и Cnidaria, а также билатеральную симметрию последних, является происхождение обеих групп от двухслойного бентосного предка, передвигавшегося на оральной поверхности (Малахов, 2004, 2010, 2013; Arendt et al.,

2015, 2016; Arendt, 2018). Впоследствии предки Cnidaria прикрепилась к субстрату аборальным полюсом и стали сидячими организмами, что способствовало развитию вторичной радиальной симметрии (рис. 6, 5, 6). Предположение об исходной билатеральности общего предка Cnidaria и трехслойных Bilateria объясняет, почему базальная группа стрекающих кишечнополостных, а именно Anthozoa, остаются билатерально-симметричными формами, несмотря на их сидячий образ жизни (см. Малахов, 2016). Предки трехслойных Bilateria сохранили подвижный образ жизни (рис. 6, 7). Их щелевидный рот сомкнулся и дал начало сквозному кишечнику, а обособившиеся карманы целентерона – метамерным целомическим полостям (Малахов, 2004, 2010, 2013).

Для современных Anthozoa характерен типичный пелаго-бентический жизненный цикл (рис. 7). У одиночных шестилучевых кораллов Actiniaria пелагический период включает непитающуюся жгутиковую бластулу и планктотрофную гастролу с хорошо развитой кишечной полостью, ртом и аборальным сенсорным органом. Гастролообразная личинка актиний оседает на оральную поверхность, некоторое время ползает по дну на оральной поверхности, а затем переворачивается и прикрепляется аборальным органом к субстрату (Gemmil, 1921, 1922). В таком характере метаморфоза личинок актиний трудно не увидеть ре-

капитуляцию того филогенетического пути, который прошли предки Cnidaria (см. выше).

Уже у плавающей личинки актиний появляется два мезентерия, придающих личинке билатеральную симметрию, а после оседания число мезентериев закономерно увеличивается, при этом их закладка характеризуется выраженной билатеральной симметрией (Wilson, 1888; Gemmil, 1920, 1921; Nyholm, 1943; Hyman, 1940; Chevalier, Beauvais, 1987; Малахов, 2016).

У одиночных кораллов *Seriantharia* в толще воды живут и питаются весьма поздние стадии с большим числом щупалец и мезентериев (Beneden, 1891, 1923; McMurrich, 1910; Carlgren, 1924; Leloup, 1964; Молодцова, Малахов, 1995а, б). В других группах кораллов стадии с таким числом щупалец и мезентериев — это бентосные ювенильные особи. Таким образом, у цериантарий исходно бентосные ювенильные стадии как бы “поднимаются” в толщу воды и превращаются в планктотрофных личинок, претерпевая соответствующие адаптации к планктонному образу жизни. Это филогенетическое явление, а именно пролонгация пелагической части жизненного цикла за счет адаптации исходно бентосных ювенильных стадий к планктонному существованию, может быть обозначено термином “ларвализация”. Как мы увидим, данное явление играет важную роль в происхождении личиночных стадий многоклеточных животных.

В других группах кораллов, например у *Octocorallia* и *Zoantharia*, личинки становятся лецитотрофными, утрачивают рот и функционирующий кишечник (Hyman, 1940). Упрощенные лецитотрофные личинки (планулы) характерны для всех *Medusozoa*. Планулы лишены рта, но это двухслойные личинки, состоящие из эктодермы и энтодермы. Таким образом, планулы — это лецитотрофные гастролы. Очевидно, что в случае *Medusozoa* упрощенное строение личинок связано с появлением в жизненном цикле новой расселительной стадии — медузы.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛИЧИНОК ТРЕХСЛОЙНЫХ BILATERIA

Учитывая, что Cnidaria и трехслойные *Bilateria* являются сестринскими группами, можно предполагать, что пелаго-бентический жизненный цикл предков трехслойных животных первоначально протекал так же, как у стрекающих кишечнополостных. Исходно его пелагическая часть включала, как у Cnidaria, только бластулу и гастролу (рис. 8). У всех *Bilateria* произошла пролонгация пелагической части жизненного цикла за счет появления билатерально-симметричных личинок с ресничными шнурами, обеспечивающими локомоцию и питание. При этом первые личиночные стадии (ресничные бластулы и гастролы)

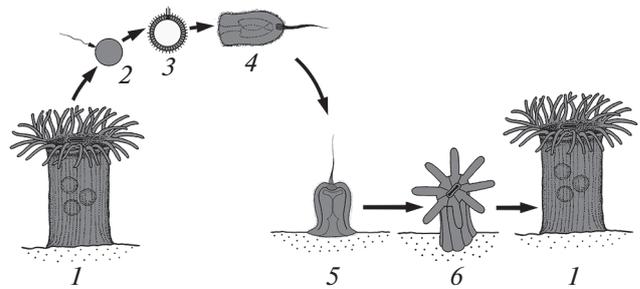


Рис. 7. Жизненный цикл шестилучевых кораллов *Aciniaria*: 1 — взрослая прикрепленная особь, 2 — оплодотворение, 3 — бластула, 4 — планктотрофная гастролу, 5 — оседание личинки на оральную поверхность, 6 — ювенильная особь, прикрепившаяся аборальным полюсом.

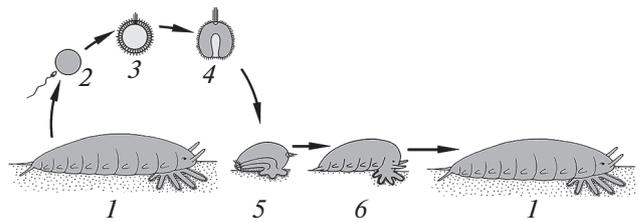


Рис. 8. Первоначальный жизненный цикл предков трехслойных *Bilateria*: 1 — взрослая особь, 2 — оплодотворение, 3 — бластула, 4 — гастролу, 5 — ранняя донная ювенильная особь, 6 — поздняя ювенильная особь.

обладают радиальной симметрией и отражают радиально-симметричный этап эволюционного развития. Последующие личиночные стадии (трохофоры, актинотрохи, торнарии, диплеврулы и др.) в своем строении подчиняются билатеральной симметрии. Несмотря на то, что эти личинки ведут пелагическое существование и приспособлены к жизни в толще воды, в их строении отражается организация билатерально-симметричных донных стадий развития предка, хотя и в измененной форме. По существу, билатерально-симметричные личинки *Bilateria* — это ювенильные формы, поднятые в толщу воды (рис. 9). Органы исходно донной ювенильной формы при этом изменились таким образом, чтобы обеспечить существование в толще воды. Таким образом, билатерально-симметричные личинки *Bilateria* возникли благодаря процессу “ларвализации” первоначально донных ювенильных стадий.

Большое разнообразие во внешнем облике, строении ресничных шнуров и анатомической организации ставит вопрос о том, возможно ли вообще говорить о едином происхождении личинок трехслойных *Bilateria*. Неудивительно, что многие авторы, рассматривая вопрос о происхождении личинок с весьма разных позиций, приходили к сходному выводу о независимом происхождении личинок в разных группах *Bilateria* (Hyman, 1951;

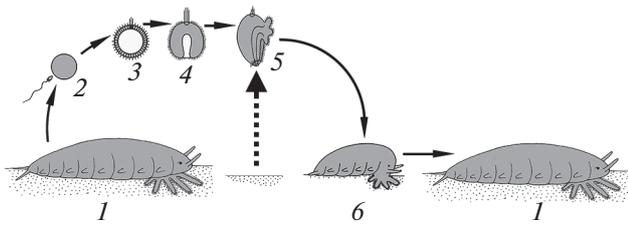


Рис. 9. Жизненный цикл предков трехслойных Bilateria с билатерально-симметричной планктотрофной личинкой: 1 – взрослая особь, 2 – оплодотворение, 3 – бластула, 4 – гастрюла, 5 – билатерально-симметричная планктотрофная личинка, 6 – поздняя ювенильная особь. Пунктирная стрелка показывает филогенетический переход билатерально-симметричной ювенильной стадии к пелагическому образу жизни.

Иванова-Казас, 1985, 1995; Strathmann, 1993; Haszprunar et al., 1995; Sly et al., 2003; Valentine, Collins, 2000; Raff, 2008). Другие авторы все же допускают, что билатерально-симметричная планктотрофная личинка могла сформироваться уже у предка билатерий (Davidson et al., 1995; Peterson et al., 2004; Marlow et al., 2014), однако облик такой личинки остается неясным. В настоящей работе мы попытаемся сформулировать оригинальную гипотезу происхождения личинок трехслойных Bilateria.

Если мы признаем, что трехслойные Bilateria имели общего предка, то в строении билатерально-симметричных пелагических личинок всех билатерий мы должны находить общие черты, унаследованные от такого предка. Анализ организации щупальцевого аппарата Cnidaria показывает, что вокруг первичного рта исходно располагается два круга щупалец (см. Малахов, 2016). Мы

предполагаем, что у общих предков Bilateria на основе двух кругов щупалец сформировались две системы органов (рис. 10). Наружный круг щупалец дал начало метамерным придаткам (конечностям). Внутренний круг дал начало ресничным щупальцам, образующим замкнутый контур вокруг щелевидного первичного рта. После смыкания последнего передняя часть этого контура дала ресничные щупальца, средняя часть вдоль линии замыкания бластопора – ресничную подошву (невротрох), а задняя часть – ресничное кольцо вокруг ануса – телотрох (рис. 10). При переходе ювенильных стадий к планктонному существованию эти составляющие дали начало ресничным шнурам личинок (рис. 11).

Высказанные выше соображения близки к построениям Нильсена (Nielsen, 1985; 2005, 2018) о происхождении ресничных образований трохофорных личинок Protostomia от ресничного кольца, окружавшего первичный рот у гипотетической гастреи. Однако на самом деле, ресничные контур вокруг щелевидного бластопора является прототипом ресничных шнуров не только Protostomia, но и Deuterostomia. Действительно, при сравнении развертки ресничных образований типичной трохофоры аннелид и торнарии кишечнодышащих нельзя не отметить удивительное сходство, позволяющее выделить гомологичные элементы ресничного вооружения.

Ресничное вооружение типичной личинки первичноротых животных – трохофоры – включает следующие элементы (рис. 12). Во-первых, это более или менее широкое адоральное ресничное поле, простирающееся по поверхности тела личинки справа и слева от рта на боковые сторо-

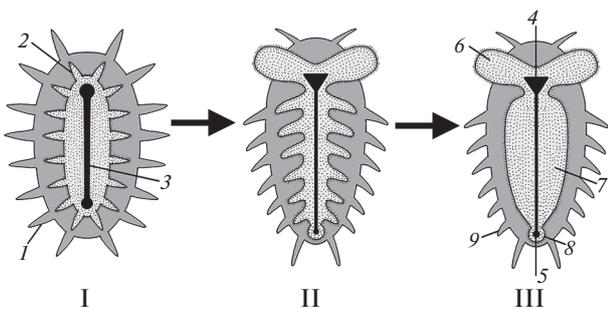


Рис. 10. Происхождение ресничных щупалец и метамерных конечностей трехслойных Bilateria: I – кишечноротовый предок с двумя кругами щупалец, II – замыкание щелевидного бластопора и дифференцировка щупалец, III – общий предок трехслойных Bilateria (на всех рисунках вид с оральной = вентральной стороны). Обозначения: 1 – щупальца наружного круга, 2 – щупальца внутреннего круга, 3 – щелевидный первичный рот, 4 – рот, 5 – анус, 6 – адоральные ресничные щупальца, 7 – ресничная ползательная подошва, 8 – ресничное кольцо вокруг ануса, 9 – метамерные конечности.

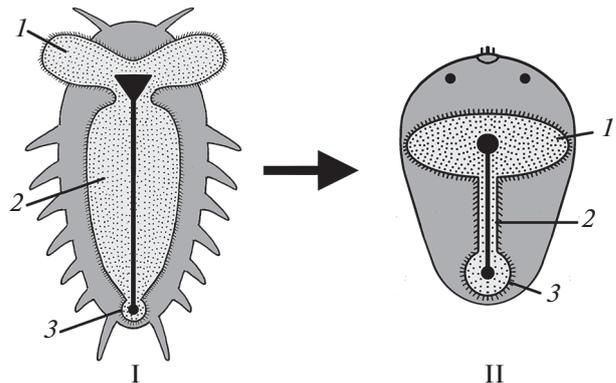


Рис. 11. Происхождение ресничных шнуров личинки Bilateria от ресничных органов ювенильной стадии: I – донная ювенильная стадия, II – пелагическая планктотрофная личинка. Обозначения: 1 – адоральные ресничные щупальца ювенили и адоральное ресничное поле личинки, 2 – ресничная ползательная подошва ювенили и невротрох личинки, 3 – ресничное кольцо вокруг ануса у ювенили и телотрох личинки.

ны и далее на спинную сторону. На спинной стороне имеется разрыв, хорошо известный из данных сравнительной эмбриологии разных групп трохофорных животных (Newby, 1940; Anderson, 1973; Иванова-Казас, 1974, 1977; Adrianov et al., 2008). Поэтому развертка ресничных образований типичной трохофоры напоминает букву “Т”, где адоральное ресничное поле соответствует горизонтальной перекладине (рис. 12). У планктотрофных личинок передний и задний края адорального ресничного поля окаймлены увеличенными ресничками, образующими ресничные шнуры — прототрох и метатрох, которые играют важную роль в питании. У непитающихся лецитотрофных личинок прототрох и метатрох, как правило, не выражены (т.е. реснички переднего и заднего краев адорального ресничного поля не отличаются от остальных ресничек). Вдоль линии замыкания blastopora по брюшной стороне проходит ресничная полоска — невротрох, которая обычно особенно широка у ползающих лецитотрофных личинок. Вокруг ануса имеется ресничное кольцо — телотрох. Таким образом, ресничные образования трохофоры образуют непрерывный контур вокруг линии смыкания blastopora.

Разумеется, трохофорные личинки даже в пределах аннелид, а тем более в пределах весьма обширной группы трохофорных животных (Trochozoa), весьма разнообразны, и их сравнение с “типичной” трохофорой — интересная и важная задача, которую надо рассматривать в отдельной работе.

Торнарии — личинки представителей типа Nemichordata, т.е. вторичноротых животных, которые как по классическим, так и по современным представлениям весьма далеки от трохофорных животных. Более того, анализ филогенетических деревьев, построенных на основе данных молекулярной филогеномики, говорит о базальном положении вторичноротых на филогенетическом древе трехслойных Bilateria (Peterson, Eernisse, 2001; Halanych, 2004; Philippe et al., 2005, 2009; Dunn et al., 2008, 2014; Giribet, 2015; Telford et al., 2015). В соответствии с этим планктонные личинки вторичноротых имеют ряд архаичных черт, например, таких как наличие в ресничных шнурах не ресничных, а жгутиковых клеток. Цилярное вооружение торнарии хорошо известно из классических и современных работ (Agassiz, 1872; Bateson, 1884; Morgan, 1891, 1894; Spengel, 1893; Heider, 1909; Stiasny-Wijnhoff, Stiasny, 1926, 1927; Dawydoff, 1948; Jagersten, 1972; Urata, Yamaguchi, 2004; Nielsen, Hay-Smidt, 2007) и состоит из следующих элементов: адоральное ресничное поле окаймлено преоральным и посторальным ресничными шнурами; на заднем конце личинки имеется кольцевая телотрох; по средней линии брюшной стороны проходит ресничная полоска невротроха (рис. 13). У планктотрофных торнарий

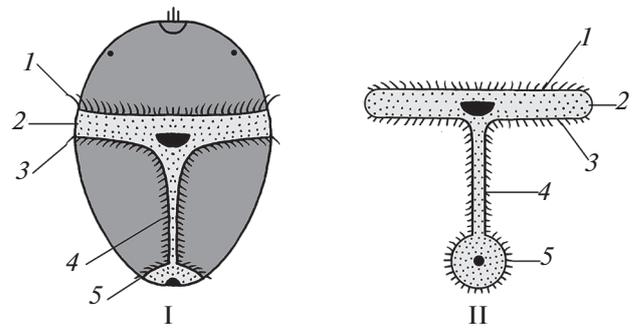


Рис. 12. Типичная трохофора с брюшной стороны (I) и развертка ее ресничных шнуров (II). Обозначения: 1 — прототрох, 2 — адоральное ресничное поле, 3 — метатрох, 4 — невротрох, 5 — телотрох.

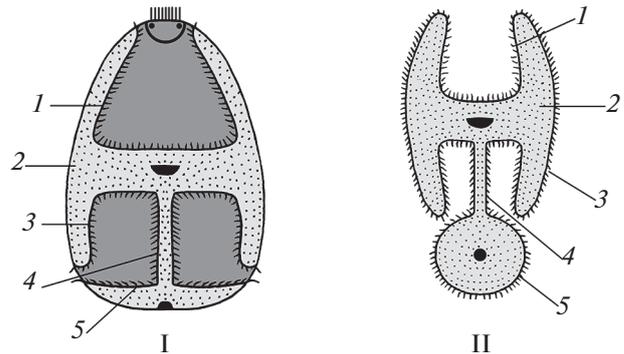


Рис. 13. Типичная личинка вторичноротых животных — торнария с брюшной стороны (I) и развертка ее ресничных шнуров (II). Обозначения: 1 — преоральный ресничный шнур, 2 — адоральное ресничное поле, 3 — посторальный ресничный шнур, 4 — невротрох, 5 — телотрох.

в связи с необходимостью обеспечить питание личинки в течение долгого периода пелагического существования конфигурация адорального ресничного поля и форма пре- и посторальных ресничных шнуров сильно усложняется (Morgan, 1891; Stiasny-Wijnhoff, Stiasny, 1927; Damas, Stiasny, 1961). Не менее сложная конфигурация адорального ресничного поля и ресничных шнуров свойственна планктотрофным личинкам иглокожих, у которых, однако, редуцированы невротрох и телотрох.

Адоральное ресничное поле играет главную роль в питании трохофорных личинок и личинок вторичноротых животных. Биением ресничек пищевые частицы передвигаются по адоральному ресничному полю, но сам захват пищевых частиц происходит по-разному. У трохофорных личинок пищевые частицы захватываются посредством механизма “down-stream collecting” (рис. 14), когда реснички ресничных шнуров бьют навстречу друг другу (Strathmann et al., 1972; Henderson, Strathmann 2000; Riisgård et al., 2000; Rouse, 1999,

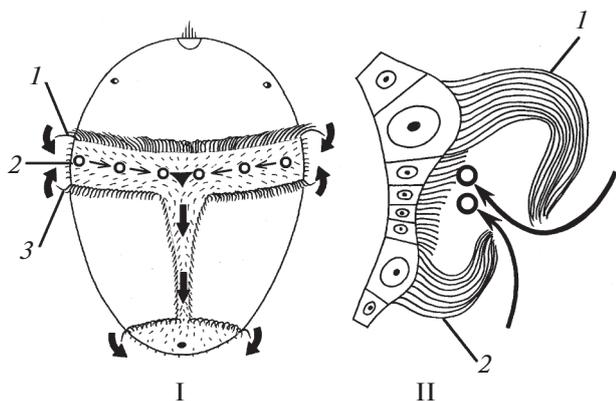


Рис. 14. Механизм работы ресничных шнуров трохофоры – “down-stream collecting”: I – трохофора с брюшной стороны, II – схема захвата пищевых частиц. Обозначения: 1 – прототрох, 2 – адоральное ресничное поле, 3 – метатрох, жирные стрелки показывают направление биения ресничек, тонкие стрелки показывают движение частиц по адоральному полю.

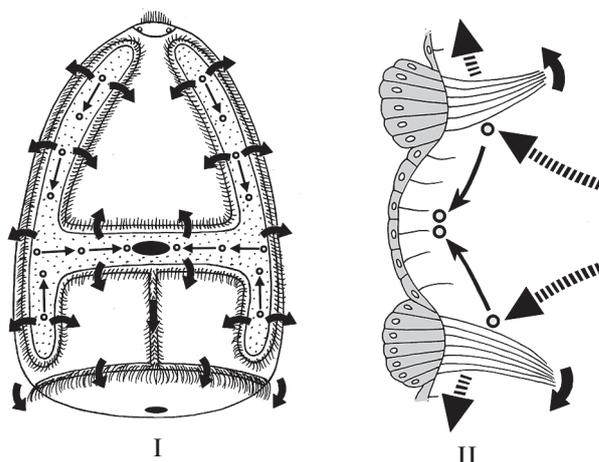


Рис. 15. Механизм работы ресничных шнуров торнарии – “up-stream collecting”: I – торнария с брюшной стороны, II – схема захвата пищевых частиц. Обозначения: жирные стрелки показывают направление биения ресничек, тонкие стрелки – движение частиц по адоральному полю, прерывистые толстые стрелки – направление токов воды.

2000; Pernet, Strathmann, 2011). У личинок вторичноротых животных пищевые частицы захватываются посредством механизма “up-stream collecting” (рис. 15), когда реснички ресничных шнуров бьют в противоположные стороны, при этом пищевые частицы отбрасываются на адоральное поле за счет реверсивного удара ресничек (Bullivant, 1968; Strathman, 1971, 1975; Strathmann,

Bonar, 1976; Gilmour, 1978, 1981, 1985, 1986, 1988; Hart, 1991; Lacalli, 1993; Riisgård, Manriquez, 1997; Riisgård, 2002; Riisgård et al., 2004; Strathmann, 2005; Riisgård, Larsen, 2010). Это важное различие, тем не менее, является чисто функциональным и не может препятствовать признанию гомологии адорального ресничного поля и других элементов ресничного вооружения личинок. Какой способ сбора пищевых частиц можно считать первичным?

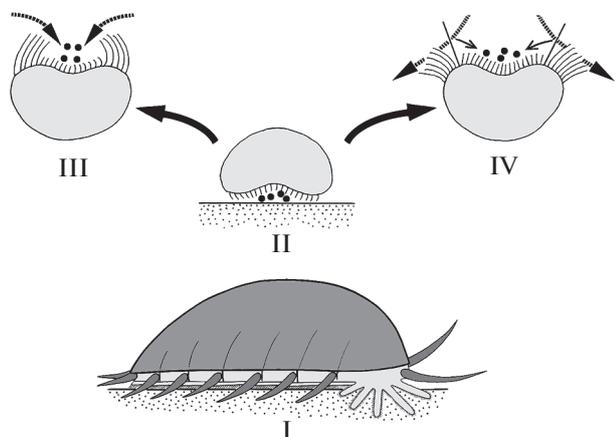


Рис. 16. Происхождение двух механизмов сбора пищевых частиц из толщи воды: I – гипотетический предок Bilateria, собиравший частицы с поверхности осадка, II – поперечный срез шупальца предка Bilateria, собирающего частицы с поверхности осадка, III – поперечный срез шупальца Trochozoa (“down-stream collecting”), IV – поперечный срез шупальца Deuterostomia (“up-stream collecting”). Обозначения: жирные стрелки показывают направления филогенетических трансформаций, прерывистые стрелки – направление токов воды, тонкие стрелки – движение пищевых частиц.

Планктотрофные личинки трехслойных Bilateria – это адаптированные к жизни в толще воды ювенильные, в прошлом бентосные, стадии. Мы не можем сказать, как питались гипотетические общие предки билатерий. Если они собирали частицы с поверхности осадка, то тогда реснички на обращенной к субстрату поверхности шупалец не имели дифференцировки (рис. 16). При адаптации к питанию из толщи воды произошла дифференцировка ресничного аппарата и появились ресничные шнуры, окаймляющие адоральное ресничное поле. При этом у трохофорных животных сформировался механизм “down-stream collecting”, тогда как у вторичноротых – “up-stream collecting” (рис. 16).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая статья представляет собой краткий конспект положений, которые нуждаются в дальнейшем развитии.

Независимо от того, какую из гипотез происхождения многоклеточных мы принимаем (гипотезу гастреи, фагоцителлы или гипотезу синзооспоры), исходный жизненный цикл Eumetazoa (многоклеточных животных, обладающих нерв-

ной системой, мускулатурой, ртом и кишечником) — это голопелагический жизненный цикл. Такой жизненный цикл сохранили Stenophora, которые могут рассматриваться как наиболее рано обособившаяся ветвь Eumetazoa.

У общих предков Cnidaria и трехслойных Bilateria сформировался пелагический-бентический жизненный цикл. Пелагическая часть жизненного цикла Cnidaria включает радиально-симметричные ресничные бластулы и гастролы. У части Anthozoa гастролы являются долго плавающими планктотрофными личинками и выполняют расселительную функцию. Личинки Medusozoa утратили расселительную функцию, которую взяли на себя медузы. В связи с этим планулы Medusozoa имеют упрощенное строение и лишены рта. Тем не менее, поскольку планулы — это двухслойные личинки, их можно рассматривать как лецитотрофные гастролы.

У трехслойных Bilateria произошла пролонгация пелагической части жизненного цикла за счет появления билатерально-симметричных личинок с ресничными шнурами, обеспечивающими локомоцию и питание. По существу, билатерально-симметричные личинки Bilateria — это ювенильные формы, поднятые в толщу воды. Этот филогенетический модуль может быть обозначен термином “ларвализация”. Органы исходно донной ювенильной формы при этом изменились таким образом, чтобы обеспечить существование в толще воды. Таким образом, билатерально-симметричные личинки Bilateria имеют общее происхождение.

Ресничные шнуры личинок представляют собой видоизменение ресничного щупальцевого аппарата ювенильных стадий общего предка Bilateria. В силу этого, ресничный аппарат личинок даже очень далеких в филогенетическом отношении групп построен по общему плану, и в нем можно выделить гомологичные элементы. Основные элементы ресничного аппарата личинок билатерий — адоральное ресничное поле, невротрох и телотрох.

Работа выполнена в рамках государственной темы № АААА-А16-116021660057-5 при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проекты №№ 19-04-00449; 17-04-00586), а также Российского Научного Фонда (проект № 18-04-00082 — работа с научной литературой).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алёшин В.В., Петров Н.Б. Молекулярные свидетельства регресса в эволюции многоклеточных животных // Журн. Общ. Биол. 2002. Т. 63. № 3. С. 195–208.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 1. 433 с.
- Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милютин И.А., Окштейн И.Л., Алёшин В.В., Петров Н.Б. Положение типа Placozoa в системе многоклеточных животных по результатам сравнения последовательностей гена 18S рРНК // Докл. РАН. 1995. Т. 344. № 1. С. 1–3.
- Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб: СПбГУ, 2005. 304 с.
- Ёжиков И.И. Соотношение онтогенеза и филогенеза // Успехи совр. биол. 1939. Т. 11. Вып. 2. С. 217–240.
- Иванов П.П. Общая и сравнительная эмбриология. М.-Л.: Биомедиз, 1937. 811 с.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных: Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванова-Казас О.М. К вопросу соотношения морфологических осей у Spiralia // Зоол. журн. 1974. № 53. С. 5–19.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: трохофорные, щупальцевые, шетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. 312 с.
- Иванова-Казас О.М. Происхождение и филогенетическое значение трохофорных личинок. // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 4. С. 485–497.
- Иванова-Казас О.М. Происхождение, эволюция и филогенетическое значение ресничных личинок // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 3. С. 325–338.
- Иванова-Казас О.М. Морфологическая полярность в онтогенезе и филогенезе Tunicata // Биол. моря. 1988. № 4. С. 3–17.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных. М.: Сов. наука, 1949. 396 с.
- Малахов В.В. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria) // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 5. С. 371–388.
- Малахов В.В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40–54.
- Малахов В.В. Новая система билатерий // Вестник РАН. 2010. Т. 80. № 1. С. 27–44.
- Малахов В.В. Революция в зоологии: новые представления о системе и филогении многоклеточных животных // Вестник РАН. 2013. Т. 83. № 3. С. 210–215.
- Малахов В.В. Симметрия и щупальцевый аппарат книдарий // Биология моря. 2016. Т. 42. № 4. С. 249–259.
- Мечников И.И. Избранные биологические произведения. М.: АН СССР, 1950. 796 с.
- Молодцова Т.Н., Малахов В.В. Cerianthus lloidi (Antozoa, Ceriantharia) из вулканической экосистемы бухты Кратерная. 1. Морфология и анатомия взрослых полипов, географическое распространение // Зоол. журн. 1995а. Т. 74. № 10. С. 5–17.
- Молодцова Т.Н., Малахов В.В. Cerianthus lloidi (Antozoa, Ceriantharia) из вулканической экосистемы бухты Кратерная. 2. Личиночное развитие // Зоол. журн. 1995б. Т. 74. № 11. С. 4–11.
- Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М.-Л.: изд-во АН СССР, 1940. 297 с.
- Adrianov A.V., Mayorova A.S., Malakhov V.V. Embryonic development of the peanut worm *Themiste pyroides* (sipuncula: Sipunculoidea) from the Sea of Japan // Invertebrate Reproduction and Development. 2008. V. 52. № 3. P. 143–151.
- Agassiz A. Tornaria, the young stage of *Balanoglossus* // Amer. Nat. V. 6. P. 636–637.

- Anderson D.T. Embryology and Phylogeny of Annelids and Arthropods (*International Series of Monographs in pure and applied Biology, Zoology 50*). 1973. Pergamon Press, Oxford. 495 p.
- Arendt D. Hox genes and body segmentation // *Science*. 2018. V. 361. P. 1310–1311.
- Arendt D., Benito-Gutierrez E., Brunet T. et al. Gastric pouches and the mucociliary sole: setting the stage for nervous system evolution // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 2015. V. 370. № 1684. P. 1–18.
- Arendt D., Tosches M.A., Marlow H. From nerve net to nerve ring, nerve cord and brain—evolution of the nervous system // *Nat. Rev. Neurosci.* 2016. V. 17. P. 61–72.
- Bateson W. The early stages in the development of *Balanoglossus* // *Quart. J. Micr. Sci.* 1884. V. 24. P. 208–236.
- Beklemishev V. On the relationship of the turbellaria to the other groups of the animal kingdom // *The Lower Metazoa* / Dougherty E.C. Berkeley, 1963. Los Angeles: Univ. Calif. Press. P. 324–244.
- Beneden E. van. Recherches sur le développement des Arachnactis. Contribution à la morphologie de Cerianthides // *Arch. Biol. Paris*. 1891. V. 11. P. 114–146.
- Beneden E. van. Travaux posthumes d'Édouard Van Beneden sur les Cérianthaires // *Archives de Biologie* Volume Hors Série. 1923. P. 1–242.
- Budd G.E., Jensen S. The origin of the animals and a 'Savannah' hypothesis for early bilaterian evolution // *Biol. Rev.* 2017. V. 92. № 1. P. 446–473.
- Bullivant J.S. The method of feeding of Lophophorates (Bryozoa, Phoronida, Brachiopoda) // *New Zealand J. Mar. Freshwat. Res.* 1968. V. 2. P. 135–146.
- Carlgrén O. Die Larven der Ceriantharien, Zoantharien und Aktinarien, mit einem Anhang zu den Zoantharien. *Wiss. Erg. Deut. Exp. "Valdivia"* 1898–1899. 1924. V. 19. P. 342–476.
- Chevalier J.P., Beauvais L. Classification en sous-ordres Scléractiniaries // *Traité de Zoologie* / Grassé P.P. 1987. V. 3. P. 679–764.
- Collins A.G. Evaluating multiple alternative hypotheses for the origin of Bilateria: an analysis of 18S rRNA molecular evidence // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. V. 95. P. 15458–15463.
- Collins A.G. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. № 3. P. 418–432.
- Collins A.G., Valentine J.W. Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan body plans // *Evol. Dev.* 2001. V. 3. P. 432–442.
- Collins A.G., Schuchert P., Marques A.C. et al. Medusozoan Phylogeny and Character Evolution Clarified by New Large and Small Subunit rDNA Data and an Assessment of the Utility of Phylogenetic Mixture Models // *Syst. Biol.* 2006. V. 55. № 1. P. 97–115.
- Damas D., Stiasny G. Les larves planctoniques d'entéropeustes (tornaria et planctosphaera). *Verh. K. vlaam. Acad. Wet. (Kl. Wetenschappen)*. 1961. V. 15. P. 1–68.
- Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A. Origin of bilaterian body plans: evolution of developmental regulatory mechanisms // *Science*. 1995. V. 270. P. 1319–1325.
- Dawydoff C. Classe des Entéropeustes + Classe des Pterobranches // *Traité de Zoologie*. 1948. V. II. P. 369–489. Masson, Paris.
- Dubuc T.Q., Ryan J.F., Shinzato C., Satoh N., Martindale M.Q. Coral Comparative Genomics Reveal Expanded Hox Cluster in the Cnidarian-Bilaterian Ancestor // *Integr. Compar. Biol.* 2012. V. 52. № 6. P. 835–841.
- Dunn C.W., Giribet G., Edgecombe G.D., Hejnol A. Animal Phylogeny and Its Evolutionary Implications // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2014. V. 45. P. 371–395.
- Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q., Pang K., Browne W.E., Smith S.A., Seaver E., Rouse G.W., Obst M., Edgecombe G.D., Sørensen M.V., Haddock S.H.D., Schmidt-Rhaesa A., Okusu A., Kristensen R.M., Wheeler W.C., Martindale M.Q., Giribet G. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // *Nature*. 2008. V. 452. P. 745–750.
- Erwin D.H., Davidson E.H. The last common bilaterian ancestor // *Development*. 2002. V. 129. № 13. P. 3021–3032.
- Gemmill J.F. The development of the sea anemones, *Metridium dianthus* (Ellis) and *Adamsia palliata* (Bohad) // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., ser. B*. 1920. V. 290. P. 351–375.
- Gemmill J.F. The development of the sea anemone *Bolocera tuediae* (Johnst.) // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1921. V. 65. P. 577–587.
- Gemmill J.F. Development of the sea anemone *Bolocera* // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1922. V. 65.
- Finnerty J.R. Cnidarians reveal intermediate stages in the evolution of hox clusters and axial complexity // *Amer. Zool.* 2001. V. 41. P. 608–620.
- Finnerty J.R. The origins of axial patterning in the metazoa: how old is bilateral symmetry? // *Int. J. Dev. Biol.* 2003. V. 47. P. 523–529.
- Finnerty J.R., Martindale M.Q. Homeoboxes in sea anemones (Cnidaria: Anthozoa): a PCR-based survey of *Nematostella vectensis* and *Metridium senile* // *Biol. Bull.* 1997. V. 193. P. 62–76.
- Finnerty J.R., Paulson D., Burton P. et al. Early evolution of a homeobox gene: The ParaHox gene *Gsx* in the Cnidaria and the Bilateria // *Evol. Dev.* 2003. V. 5. P. 331–345.
- Finnerty J.R., Pang K., Burton P. et al. Origins of bilateral symmetry: *Hox* and *Dpp* expression in a sea anemone // *Science*. 2004. V. 304. P. 1335–1337.
- Gilmour T.H.J. Ciliation and function of the food-collecting and waste-rejecting organs of lophophorates // *Can. J. Zool.* 1978. V. 56. P. 2142–2155.
- Gilmour T.H.J. Food-collecting and waste-rejecting mechanism in *Glottidia pyramidalis* and the persistence of linguulate inarticulate brachiopods in the fossil record // *Can. J. Zool.* 1981. V. 59. P. 1539–1547.
- Gilmour T.H.J. An analysis of videotape recording of larval feeding in the sea urchin *Lytechinus pictus* (Verrill) // *Can. J. Zool.* 1985. V. 63. P. 1354–1359.
- Gilmour T.H.J. Streamline and particles paths in the feeding mechanisms of larvae of the sea urchin *Lytechinus pictus* Verrill // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1986. V. 5. P. 27–36.
- Gilmour T.H.J. Feeding behavior of holothurians larvae // *Am. Zool.* 1988. V. 28. P. 67A.
- Giribet G. New animal phylogeny: future challenges for animal phylogeny in the age of phylogenomics // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2015. V. 45. P. 371–395.
- Haeckel E. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter // *Jen. Zeitschr. Naturw.* 1874. B. 8. P. 1–55.
- Hadfield M.G., Carpizo-Ituarte E.J., del Carmen K., Nedved B.T. Metamorphic competence, a major adaptive convergence in marine invertebrate larvae // *Amer. Zool.* 2001. V. 41. P. 1123–31.
- Hadži J. Turbellarijska teorija knidarijev (Turbellarijen-Theorie der Knidarijer) // *Slovenska akad. zn. in umet., Ljubljana*, 1944. P. 238.

- Hadži J. An attempt to reconstruct the system of animal classification // Syst. Zool. 1953. V. 2. P. 145–154.
- Hadži J. The evolution of the Metazoa. London: Pergamon Press. 1963. 499 p.
- Halanych K.M. The new view of animal phylogeny // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2004. V. 35. P. 229–256.
- Halanych K.M., Passamaneck Y. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in Hox research // Amer. Zool. 2001. V. 41. P. 629–639.
- Hart M.W. Particle Captures and the Method of Suspension Feeding by Echinoderm Larvae // Biol. Bull. 1991. V. 180. P. 12–27.
- Haszprunar G., Salvini-Plawent L., Rieger R.M. Larval Planktotrophy-A Primitive Trait in the Bilateria? // Acta Zool. 1995. V. 76. № 2. P. 141–154.
- He S., del Viso F., Chen C.-Y., Ikmi A., Kroesen A.E., Gibson M.C. An axial Hox code controls tissue segmentation and body patterning in *Nematostella vectensis* // Science. 2018. P. 1377–1380.
- Heider K. Zur Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. // Zool. Anz. 1909. V. 34. P. 695–904.
- Hejnol A., Obst M., Stamatakis A., Ott M., Rouse G.W., Edgecombe G.D., Martinez P., Baguña J., Bailly X., Jondelius U., Wiens M., Müller W.E.G., Seaver E., Wheeler W.C., Martindale M.Q., Giribet G., Dunn C.W. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods // Proc. Biol. Sci. 2009. V. 276. P. 4261–4270.
- Henderson S.Y., Strathmann R.R. Contrasting scaling of ciliary filters in swimming larvae and sessile adults of fan worms (Annelida: Polychaeta) // Invertebrate Biology. 2000. V. 119. P. 58–66.
- Hyman L.H. *The Invertebrates. Protozoa Through Ctenophora*. 1940. V. 1. McGraw-Hill, New York. 726 p.
- Hyman L.H. *The Invertebrates, v. 2. Platyhelminthes and Rhynchocoela. The Acoelomate Bilateria*. New York: McGraw-Hill, 1951.
- Jägersten G. On the early phylogeny of the Metazoa. The Bilaterogastraea-theory // Zool. Bidr. Uppsala. 1955. B. 30. P. 321–354.
- Jägersten G. Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa // Zool. Bidr. Uppsala. 1959. V. 33. P. 79–108.
- Jägersten G. Evolution of the Metazoan Life Cycle: A Comprehensive Theory. L, N.-Y.: Academic Press; 1972. 282 p.
- Jékely G., Paps J., Nielsen C. The phylogenetic position of ctenophores and the origin(s) of nervous systems // EvoDevo. 2015. V. 6. P. 1–9.
- Jenner R.A. Evolution of animal body plans: the role of metazoan phylogeny at the interface between pattern and process // Evol. Dev. 2000. V. 2. P. 208–221.
- Kim J.I., Li T., Ho I.C., Grusby M.J., Glimcher L.H. Requirement for the c-Maf transcription factor in crystallin gene regulation and lens development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 3781–3785.
- Kusserow A., Pang K., Sturm C., Hrouda M., Lentfer J., Schmidt H.A., Technau U., von Haeseler A., Hobmayer B., Martindale M.Q., Holstein Th.W. Unexpected complexity of the Wnt gene family in a sea anemone // Nature. 2005. V. 433. P. 156–160.
- Lacalli T.C. Ciliary Bands in Echinoderm Larvae: Evidence for Structural Homologies and a Common Plan // Acta Zool. (Stock). 1993. V. 74. P. 127–133.
- Leloup E. Larves de Cerianthaires // Discov. Rep. 1964. V. 33. P. 251–307.
- Marlow H.Q., Srivastava M., Matus D.Q., Rokhsar D., Martindale M.Q. Anatomy and Development of the Nervous System of *Nematostella vectensis*, an Anthozoan Cnidarian // Dev. Neurobiol. 2009. V. 69. P. 235–254.
- Marlow H., Tosches M.A., Tomer R., Steinmetz P.R., Lauri A., Larsson T., Arendt D. Larval body patterning and apical organs are conserved in animal evolution // BMC Biol. 2014. V. 12. № 7. P. 1–17.
- Marques A.C., Collins A.G. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution // Invertebr. Biol. 2004. V. 123. P. 32–42.
- Martindale M.Q., Finnerty J.R., Henry J.Q. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan // Mol. Phylog. Evol. 2002. V. 24. № 3. P. 358–365.
- Martindale M.Q., Pang K., Finnerty J.R. Investigating the origins of triploblasty: 'mesodermal' gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum, Cnidaria; class, Anthozoa) // Development. 2004. V. 131. P. 2463–2474.
- Martinez D.E., Bridge D., Masuda-Nakagawa L.M., Cartwright P. Cnidarian homeoboxes and the zootype [letter] // Nature. 1998. V. 393. P. 748–749.
- Matus D.Q., Pang K., Marlow H., Dunn C.W., Thomsen G.H., Martindale M.Q. Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006a. V. 103. P. 11195–11200.
- Matus D.Q., Thomsen G.H., Martindale M.Q. Dorso/ventral genes are asymmetrically expressed and involved in germlayer demarcation during cnidarian gastrulation // Curr. Biol. 2006b. V. 16. P. 499–505.
- Matus D.Q., Pang K., Daly M., Martindale M.Q. Expression of Pax gene family members in the anthozoan cnidarian, *Nematostella vectensis* // Evol. Dev. 2007a. V. 9. P. 25–38.
- Matus D.Q., Thomsen G.H., Martindale M.Q. FGF signaling in gastrulation and neural development in *Nematostella vectensis*, an anthozoan cnidarian // Dev. Genes Evol. 2007b. V. 217. P. 137–148.
- Matus D.Q., Magie C.R., Pang K., Martindale M.Q., Thomsen G.H. The Hedgehog gene family of the cnidarian, *Nematostella vectensis*, and implications for understanding metazoan Hedgehog pathway evolution // Dev. Biol. 2008. V. 313. P. 501–518.
- McMurrich J.P. The Actinaria of the Siboga Expedition. I. Ceriantharia // Siboga-Expeditie. 1910. V. 15a. P. 1–48.
- Metschnikoff E. Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Geniealogie der Primitiv-Organen. Wien. 1886. P. 1–159.
- Mikhailov K., Konstantinova A., Nikitin M. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // Bioessays. 2009. V. 31. P. 758–768.
- Morgan T.H. Growth and metamorphosis of tornaria // J. Morph. 1891. V. 5. P. 407–458.
- Morgan T.H. The development of *Balanoglossus* // J. Morph. 1894. V. 9. P. 1–86.
- Moroz L.L. Convergent evolution of neural systems in ctenophores // J. Experiment. Biol. 2015. V. 218(Pt 4). P. 598–611.
- Moroz L.L., Kocot K.M., Citarella M.R., Dosung S., Norekian T.P., Povolotskaya I.S., Grigorenko A.P., Dailey C., Berezikov E., Buckley K.M., Kohn A.B. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems // Nature. 2014. V. 510. P. 109–114.
- Moroz L.L., Kohn A.B. Unbiased view of synaptic and neuronal gene complement in ctenophores: Are there pan-

- neuronal and pansynaptic genes across Metazoa? // *Integr. Comp. Biol.* 2015. V. 55. № 6. P. 1028–1049.
- Newby W.W. The embryology of the echiuroid worm *Urechis caupo* // *Mem. Am. Philos. Soc.* 1940. V. 16. P. 1–219.
- Nielsen C. Animal phylogeny in the light of the trochochaeta theory // *Biol. J. Linn. Soc.* 1985. V. 25. P. 243–299.
- Nielsen C. Structure and function of metazoan ciliary bands and their phylogenetic significance // *Acta Zool. (Stockh.)* 1987. V. 68. P. 205–262.
- Nielsen C. Origin and evolution of animal life cycles // *Biol. Rev.* 1998. V. 73. P. 125–155.
- Nielsen C. Trochophora larvae: cell-lineages, ciliary bands and body regions. 2. Other groups and general discussion // *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. 2005. V. 304B. P. 401–447.
- Nielsen C. Six major steps in animal evolution: are we derived sponge larvae? // *Evol. Dev.* 2008. V. 10. № 2. P. 241–257.
- Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla. 3rd edition. Oxford: Oxford University Press; 2012. P. 1–421.
- Nielsen C. Life cycle evolution: was the eumetazoan ancestor a holopelagic, planktotrophic gastraea? // *BMC Evol. Biol.* 2013. V. 13. № 171. P. 1–24.
- Nielsen C. Origin of the trochophora larva // *Royal Society Open Science.* 2018. V. 5. № 180042. <https://doi.org/10.1098/rsos.180042>
- Nielsen C., Hay-Schmidt A. Development of the enteropneust *Ptychodera flava*: ciliary bands and nervous system // *J. Morphol.* 2007. V. 268. P. 551–570.
- Nielsen C., Norrevang A. The trochochaeta theory: an example of life cycle phylogeny. S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson and H.M. Platt: The Origins and Relationships of Lower Invertebrates. 1985. P. 28–41. Oxford University Press, Oxford.
- Nyholm K.G. Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantarien und Aktinien // *Zool. Bidrag Uppsala.* 1943. V. 22. P. 87–248.
- Pernet B., Strathmann R. Opposed Ciliary Bands in the Feeding Larvae of Sabellariid Annelids // *Biol. Bull.* 2011. V. 220. P. 186–198.
- Peterson K.J., Cameron R.A., Davidson E.H. Set-aside cells in maximal indirect development: evolutionary and developmental significance // *Bioessays.* 1997. V. 19. № 7. P. 623–631.
- Peterson K.J., Davidson E.H. Regulatory evolution and the origin of the bilaterians // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. № 9. P. 4430–4433.
- Peterson K.J., Eernisse D.J. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // *Evol. Dev.* 2001. V. 3. P. 170–205.
- Peterson K.J., Lyons J.B., Nowak K.S., Takacs C.M., Wargo M.J., McPeck M.A. Estimating metazoan divergence times with a molecular clock. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2004. V. 101. P. 6536–6541.
- Philippe H., Derelle R., Lopez P., Pick P., Borchellini C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Renard E., Houlston E., Queinnee E., Da Silva C., Wincker P., Le Guyader H., Leys S., Jackson D.J., Schreiber F., Erpenbeck D., Morgenstern B., Worheide G., Manuel M. Phylogenomics Revives Traditional Views on Deep Animal Relationships // *Curr. Biol.* 2009. V. 19. P. 706–712.
- Philippe H., Lartillot N., Brinkmann H. Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia // *Mol. Biol. Evol.* 2005. V. 22. P. 1246–1253.
- Raff R.A. Origins of the other metazoan body plans: the evolution of larval forms // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 2008. V. 363. P. 1473–1479.
- Raff R.A., Raff E.C. Evolution in the light of embryos: seeking the origins of novelties in ontogeny. In: Form and function in developmental evolution (eds. Laubichler M.D., Maienschen J). Cambridge. Cambridge University Press. 2009. P. 83–111.
- Reiger R. The Biphasic Life Cycle—A Central Theme of Metazoan Evolution // *Amer. Zool.* 1994. V. 34. P. 484–491.
- Riisgård H.U. Methods of ciliary filter feeding in adult *Phoronis muelleri* (phylum Phoronida) and in its free-swimming actinotroch larva // *Mar. Biol.* 2002. V. 141. P. 75–87.
- Riisgård H.U., Larsen P.S. Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2010. V. 418. P. 255–293.
- Riisgård H.U., Manríquez P. Filter-feeding in fifteen marine ectoprocts (Bryozoa): particle capture and water pumping // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1997. V. 154. P. 223–239.
- Riisgård H.U., Nielsen C., Fuchs J., Rasmussen B.F., Obst M., Funch P. Ciliary feeding structures and particle capture mechanism in the freshwater bryozoan *Plumatella repens* (Phylactolaemata) // *Invert. Biol.* 2004. V. 123. № 2. P. 156–167.
- Riisgård H.U., Nielsen C., Larsen P.S. Downstream collecting in ciliary suspension feeders: the catch-up principle // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. V. 207. P. 33–51.
- Rouse G.W. Trochophore concepts: ciliary bands and the evolution of larvae in spiralian Metazoa // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. V. 66. P. 411–464.
- Rouse G. Bias? What bias? The evolution of downstream larval-feeding in animals // *Zool. Scr.* 2000. V. 29. P. 213–236.
- Ryan J.F., Pang K., Mullikin J.C., Martindale M.Q., Baxevanis A.D. The homeodomain complement of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* suggests that Ctenophora and Porifera diverged prior to the ParaHoxozoa // *EvoDevo.* 2010. V. 1. № 9.
- Ryan J.F., Pang K., Schnitzler C.E., Nguyen A-D., Moreland R.T., Simmons D.K., Koch B.J., Francis W.R., Havlak P., NISC Comparative Sequencing Program, Smith S.A., Putnam N.H., Haddock S.H.D., Dunn C.W., Wolfsberg T.G., Mullikin J.C., Martindale M.Q., Baxevanis A.D. The Genome of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and Its Implications for Cell Type Evolution // *Science.* 2013. V. 342. № 1242592. P. 1–8.
- Saina M., Genikhovich G., Renfer E., Technau U. BMPs and chordin regulate patterning of the directive axis in a sea anemone // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2009. V. 106. P. 18592–18597.
- Salvini-Plawen L.V. Was ist eine Trochophora? Eine Analyse der Larventypen mariner Protostomier // *Zool. Jahrb. Anat.* 1980. V. 103. P. 389–423.
- Scholz C.B., Technau U. The ancestral role of Brachyury: expression of *NemBra1* in the basal cnidarian *Nematostella vectensis* (Anthozoa) // *Dev. Genes Evol.* 2003. V. 212. P. 563–570.
- Sly B.J., Snoke M.S., Raff R.A. Who came first—larvae or adults? Origins of metazoan bilaterian larvae // *Int. J. Dev. Biol.* 2003. V. 47. P. 623–632.
- Spengel J.W. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel // *Fauna Flora Golf. Neapel.* 1893. V. 18. P. 1–758.

- Stiasny-Wijnhoff G., Stiasny G.* Uber Tornarien-Typen und ihre Beziehung zur Systematik der Enteropneusten // Zool. Anz. 1926. V. 68. P. 159–165.
- Stiasny-Wijnhoff G., Stiasny G.* Die Tornarien. Kritik der Beschreibungen und Vergleich samlicher bekannter Enteropneustenlarren // *Ergebn. Fortschr. Zool.* 1927. V. 7. P. 38–208.
- Strathmann R.R.* The behavior of planktotrophic echinoderm larvae: mechanisms, regulation, and rates of suspension feeding // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1971. V. 6. P. 109–160.
- Strathmann R.R.* Larval feeding in echinoderms // *Amer. Zool.* 1975. V. 5. P. 717–730.
- Strathmann R.* Length of pelagic period in echinoderms with feeding larvae from the Northeast Pacific // *J. Experiment. Mar. Biol. Ecol.* 1978. V. 34. P. 23–27.
- Strathmann R.* Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1985. V. 16. P. 339–361.
- Strathmann R.* Hypotheses on the origin of marine larvae // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1993. V. 24. P. 89–117.
- Strathmann R.R.* Ciliary sieving and active ciliary response in capture of particles by suspension-feeding brachiopod larvae // *Acta Zool.* 2005. V. 86. P. 41–54.
- Strathmann R.R., Jahn T.L., Fonseca J.R.C.* Suspension feeding by marine invertebrate larvae: clearance of particles by ciliated bands of a rotifer, pluteus, and trochophore // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole.* 1972. V. 142. P. 505–519.
- Strathmann R., Bonar D.* Ciliary feeding of tornaria larvae of *Ptychodera flava* (Hemichordata: Enteropneusta) // *Mar. Biol. (Berl.)* 1976. V. 34. P. 317–324.
- Telford M.J.* Fighting over a comb // *Nature.* 2016. V. 529. P. 286–287.
- Telford M., Budd G., Philippe H.* Phylogenomic Insights into Animal Evolution // *Curr. Biol.* 2015. V. 25. P. 876–887.
- Thorson G.* Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Meddeleser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser, Serie Plankton. 1946. V. 4. P. 1–523.
- Urata M., Yamaguchi M.* The development of the enteropneust hemichordate *Balanoglossus misakiensis* Kuwano // *Zool. Sci. (Tokyo).* 2004. V. 21. P. 533–540.
- Valentine J.W., Collins A.G.* The significance of moulting in ecdysozoan evolution // *Evol. Dev.* 2000. V. 2. P. 152–156.
- Whelan N.V., Kocot K.M., Moroz L.L., Halanych K.M.* Error, signal, and the placement of Ctenophora sister to all other animals // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2015. V. 112. P. 5773–5778.
- Willmer P.* Invertebrate Relationships. *Patterns in Animal Evolution.* Cambridge University Press, Cambridge. 1990.
- Wilson H.V.* On the development of *Manicina areolata* // *J. Morph.* 1888. V. 2. P. 191–252.

Evolution of Metazoan Life Cycles and the Origin of Pelagic Larvae

V. V. Malakhov¹, E. V. Bogomolova¹, T. V. Kuzmina¹, and E. N. Temereva^{1, *}

¹*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Invertebrate Zoology, Leninskie Gory 1, build.12, Moscow, 119234 Russia*

*e-mail: temereva@mail.ru

Received May 4, 2019; revised May 31, 2019; accepted June 7, 2019

The problem of origin of the metazoan life cycle is analyzed based on various hypotheses of the origin of multicellular animals. Accordingly to Gastrea theory and Phagocytella theory, the ancestral metazoan life cycle was holopelagic. In the framework of the hypotheses of the primary sedentarity, the metazoan ancestor had benthopelagic life cycle with dispersal larvae, the synzoospores. In accordance with this hypothesis, Eumetazoa came from the progenetic larvae of the sedentary ancestor. The primary life cycle of Eumetazoa (i.e., metazoans with nervous system, musculature, mouth, and gut) was holopelagic. Exactly this life cycle is typical for recent Ctenophora, which is the earliest branched stem of the eumetazoans. Cnidaria and Bilateria are the sister groups. Their last common ancestor acquired the benthopelagic life cycle *de novo*. The pelagic part of cnidarians life cycle is comprised of blastula and gastrula stages only. Some anthozoans still maintain the planktotrophic gastrula larvae in their life cycles. Planulae of Medusozoa are simplified lecithotrophic larvae, which had lost the function of spread because of appearance of medusa stage in the life cycle. In Bilateria, the prolongation of the pelagic part of the life cycle occurred due to the appearance of the ciliated bilaterally symmetrical larvae which are actually the juveniles raised into the water column. This phylogenetic modus can be designed by the special term “larvalization”. Thus, the ciliated pelagic larvae of all bilaterians have the common origin from the juvenile stages of the last common bilaterian ancestor. Their ciliated bands came from the modified ciliated tentacular apparatus of juvenile stages of the last common bilaterian ancestor. Homologous elements in the ciliated bands of trochozoan and deuterostomian larvae are traced.

Keywords: Metazoa origin, Gastrea theory, Phagocytella theory, theory of the primary sedentarity, life cycle, last common bilaterian ancestor, pelagic larvae, larvalization, ciliated bands

УДК 575.86;611.013

ВЫЯВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННО ПЕРВИЧНЫХ ЧЕРТ ПЛАНА СТРОЕНИЯ И ФИЛОТИПИЧЕСКОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ PORIFERA

© 2019 г. А. В. Ересковский^{a, b, c, *}^aСанкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, Университетская набережная 7/9, Санкт Петербург, 199034 Россия^bИнститут Биоразнообразия Средиземноморья, Морской и Континентальной Экологии (IMBE), Экс-Марсель Университет, CNRS, IRD, Марсель, Франция^cИнститут биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ИБР РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

*e-mail: alexander.ereskovsky@imbe.fr

Поступила в редакцию 06.05.2019 г.

После доработки 28.06.2019 г.

Принята к публикации 06.07.2019 г.

Каждый тип многоклеточных животных имеет свой план строения, или “*bauplan*”. При этом фило-типической стадией считается та стадия онтогенеза, на которой появляются признаки, характеризующие *bauplan* данной группы. У разных животных филотипической стадии соответствуют совершенно разные стадии развития. Губки (Porifera) — одна из наиболее просто устроенных и, вероятно, древнейшая филогенетическая группа современных животных. На основе сравнительного анализа развития губок в процессе (1) полового и бесполого размножения, (2) регенерации из небольших фрагментов тела, (3) реагрегации диссоциированных клеток, мы предлагаем гипотетический вариант филотипической стадии развития губок, и вводим для нее термин “*спонготип*” [*spongotype*]. Это ювенильная губка с одним оскулюмом, находящаяся на стадии рагона. Основным признаком, который позволяет рассматривать рагон в качестве филотипической стадии Porifera — полное соответствие расположения всех клеточных и анатомических структур рагона и половозрелой губки. Можно сказать, что на стадии рагона формируется осевой комплекс зачатков структур взрослой губки, а за ней следуют только ростовые процессы.

Ключевые слова: Porifera, филотипическая стадия, *Bauplan*, рагон, метаморфоз, регенерация, почкование, прорастание геммулы, эволюция

DOI: 10.1134/S047514501906003X

ВВЕДЕНИЕ

Bauplan (план строения) — основное понятие биологии развития и эволюционной морфологии, применяемое при выделении новых крупных групп животных (например, в ранге типа) и при создании филогенетических построений высокого таксономического уровня. *Bauplan* — это тот самый “морфологический тип”, который, как считал Кювье (Cuvier, 1817), должен служить основой для разделения животных на четыре большие группы (позвоночные, моллюски, членистые, радиата). Сейчас под термином *bauplan* мы понимаем план строения организма, который сформировался в ходе эволюции крупного таксона и характеризуется оригинальной архитектурой.

Из концепций, связанных с термином *bauplan*, можно выделить две основные. Первая восходит к идеям Оуэна о существовании архетипа (Owen, 1848). *Bauplan* выявляется на основании сравнительного анализа строения взрослых животных, а

более ранним стадиям развития никакого внимания не уделяется. Однако хорошо известно, что сходные траектории развития могут приводить к формированию сильно отличающихся друг от друга взрослых животных, а заметно различающиеся стадии могут присутствовать в развитии похожих организмов (см., например, Иванова-Казас, 1995; Gilbert, Raunio, 1997). В рамках второй концепции *Bauplan* можно охарактеризовать в ходе сопоставления строения личинок, которые обладают значительной эволюционной консервативностью (Raff, 1996). Эмбриональное развитие при этом опять не рассматривается.

Одновременно с “морфологическим типом” Кювье, появилась концепция “плана развития”, которая была введена фон Бэр (von Baer, 1828). Бэр в основе каждого плана строения видел создавший его путь развития, специфически (для данного плана строения) организованный, то есть “тип развития”. Таким образом, план

развития по Бэру – это *bauplan* в процессе его онтогенетического формирования. Интересно, что наблюдения фон Бэра над процессами развития были в числе тех фактов, которые обеспечили подтверждение дарвиновской теории общности происхождения (Darwin, 1859).

Существуют, однако, группы типов (и классов) животных, траектории развития которых существенно отличаются друг от друга, но проходят через общие стадии. Хороший пример этого явления – развитие целомических *Spiralia*, в состав которых входят типы *Annelida*, *Mollusca*, и *Sipunculida*. Во взрослом состоянии представители этих типов сильно отличаются друг от друга, и то же самое можно сказать об их раннем развитии и характерных для него морфогенезах. Однако большинство этих животных проходит через общую стадию развития – личинку – трохофору. Именно на этой стадии становится наиболее очевиден общий для всех перечисленных групп *bauplan*. Первым, кто сфокусировал свои исследования на подобных стадиях, назвав их *Korpergrundgestalt*, был Зидель (Seidel, 1960). Позднее Сандер ввел для них термин “филотипическая стадия” [*phylogenic stage*] (Sander, 1983). Оба автора рассматривали подобные стадии как ключевые для развития всех представителей данной таксономической группы. Они не считали филогенетически значимыми такие стадии как дробление и гаструляция, не обращали внимания на особенности морфогенетических процессов, обеспечивающих развитие.

Филотипическая стадия снова стала одной из центральных тем биологии развития после публикации результатов исследований Слэка и его коллег (Slack et al., 1993), причем обсуждение этой темы стало строиться на данных молекулярной биологии. Эти авторы охарактеризовали филотипическую стадию как стадию, на которой завершаются основные морфогенетические движения, а все зачатки органов и структур оказываются на своих местах, то есть окончательно формируется осевой комплекс зачатков. Другими словами, филотипическая стадия – это такая стадия эмбрионального развития, на которой появляются признаки и структуры, характерные для типа. Филотипические стадии были выявлены для многих животных: стадия хвостовой почки (фарингула) для позвоночных; стадия зародышевой полоски для артропод; полностью сегментированный, завершивший эпиболию на вентральной стороне, зародыш пиявок и т.д. (Slack et al., 1993; Minelli, Schram, 1994; Hall, 1998; Gilbert, 2013).

Филотипические стадии – далеко не самые ранние в эмбриогенезе. Более того, в пределах одной и той же филогенетической группы они могут “перемещаться” по относительной временной

шкале онтогенеза. Относительное смещение стадий во времени может быть ассоциировано с адаптациями ранних стадий к условиям среды, с эволюционными изменениями репродуктивной стратегии и тактики, или же с особенностями снабжения эмбрионов питательными веществами. В то же время, сами филотипические стадии в очень малой степени изменяются в результате адаптивной эволюции (Slack et al., 1993). Консервативные филотипические стадии “заложены” между предыдущими и последующими стадиями развития, которые гораздо более эволюционно пластичны.

Наиболее общие черты паттерна морфологического разнообразия развития хорошо описываются моделью песочных часов. Эта модель предполагает, что ограничения, накладывающиеся на процессы развития (*developmental constraints*), максимальны в “среднем” эмбриогенезе (Duboule, 1994; Raff, 1996), что приводит к морфологической консервативности этой фазы. Один из часто цитируемых примеров эволюционной консервативности “среднего” эмбриогенеза – консервативность паттерна экспрессии генов *HOX*-кластера вдоль передне-задней оси различных представителей *Bilateria* (Duboule, 1994; Raff, 1996; Slack et al., 1993). В настоящее время активно изучаются как сами консервативные стадии эмбриогенеза, так и их роль в создании ограничений, обеспечивающих эволюционную консервативность планов строения животных (Kalinka, Tomancak, 2012; Drost et al., 2017; Yanai, 2018).

Однако необходимо отметить, что существование филотипических стадий развития постоянно ставится под сомнение. С одной стороны, некоторые сравнительные исследования показали отсутствие единообразия предполагаемых филотипических стадий, а с другой стороны, само это понятие вызывает ассоциации с устаревшими типологическими концепциями (см., например, Richardson et al., 1997, 1998; Félix, 1999; Scholtz, 2004, 2005).

Далеко не для всех типов животных филотипические стадии были выделены и охарактеризованы. Например, наличие или отсутствие филотипической стадии в онтогенезе представителей такой большой и разнообразной группы как *Porifera* до сих пор никогда не обсуждалось. Данный обзор – первая попытка поиска филотипической стадии в развитии губок.

ВЫЯВЛЕНИЕ ФИЛОТИПИЧЕСКОЙ СТАДИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ PORIFERA

Формирование плана строения многоклеточных животных контролируется в ходе онтогенеза многоуровневыми каскадами взаимодействий продуктов регуляторных генов, экспрессия которых упорядочена в пространстве и во времени

(Peter, Davidson, 2011). Исследования роли регуляторных генов в эмбриональном развитии Porifera очень немногочисленны. Однако уже было показано, что морфологически различающиеся регионы, расположенные вдоль оси тела личинки и взрослой губки, специфицируются за счет генетических механизмов (Degnan et al., 2015). Действительно, для всех однооскулюмных губок, а также для всех радиально симметричных губок с вторичным оскулюмом, характерна четко выраженная радиальная симметрия относительно апико-базальной оси тела (рис. 1). У большинства губок тело регионализировано: в нем выделяются эктосома и эндосома, различающиеся структурой скелета и водоносной системы (Ereskovsky, Lavrov, 2019).

К сожалению, проблему наличия или отсутствия у губок филотипической стадии невозможно обсуждать на молекулярном уровне из-за отсутствия сравнительных данных. Однако к решению этой проблемы можно привлечь данные сравнительной эмбриологии и рассмотреть ее с морфологической точки зрения.

РАЗВИТИЕ ГУБОК ПРИ ПОЛОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ

Как уже отмечалось, для разных групп животных в качестве филотипических могут быть охарактеризованы очень разные стадии эмбрионального развития. Раннее развитие губок крайне разнообразно (Ereskovsky, 2010). Поэтому с точки зрения морфологии невозможно выделить какую-либо стадию развития, общую для всех филогенетических групп губок. Один и тот же паттерн дробления и одинаковая морфология на стадии бластулы могут в ходе дальнейшего развития привести к формированию сильно различающихся личинок. И наоборот, развитие морфологически сходных личинок может начинаться с разных паттернов дробления и быть основано на очень разных морфогенезах (рис. 2).

В качестве иллюстрации этого положения можно привести следующие данные. Для губок известно четыре типа дробления: инкурвационное (подкласс Calcareonea: Calcareae), полиаксиальное (подкласс Calcinea: Calcareae и сем. Halisarcidae: Demospongiae), псевдорadiaльное (Chondrosidae, Spirophorida, Polymastiida: Demospongiae и Hexactinellida) или хаотическое (все Homoscleromorpha и большинство Demospongiae) (рис. 2: 1–4). В ходе дробления формируются бластулы трех типов: стомобластула, целобластула и морула (рис. 2: 5–9). Интересно, что последние два типа бластул формируются при использовании разных паттернов дробления (рис. 2). В ходе эмбрионального развития у губок формируется девять

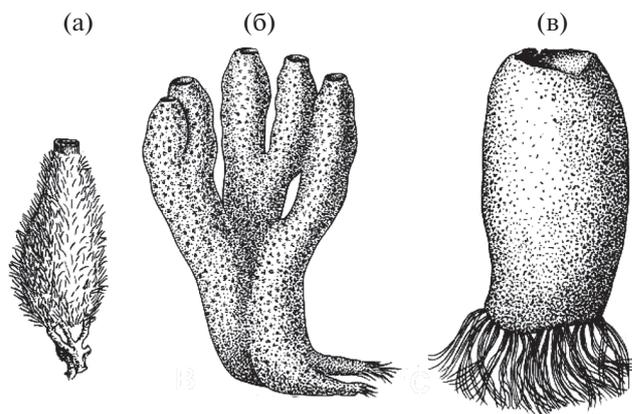


Рис. 1. Губки, обладающие хорошо выраженной апико-базальной осью тела и радиальной симметрией. а – монооскулюмная губка *Sycon* sp.; б – *Haliclona* sp. с радиально симметричными “ветвями”; в – *Rossella* sp., формирующая вторичный оскулюм.

типов личинок, и морфогенезы, обеспечивающие формирование личинки, очень разнообразны (Ereskovsky, Dondua, 2006; Ereskovsky, 2010).

У всех личинок хорошо выражена переднезадняя полярность, которая проявляется в структуре наружного слоя клеток, в организации массы внутренних клеток (если она имеется), а также в распределении спикул (если они имеются). Допуская некоторую схематизацию, можно выделить у губок два основных типа строения личинок: полая однослойная личинка (целобластула, кальцибластула, цинктобластула, амфибластула) и двухслойная личинка, не имеющая полости (перенхимелла, хоплитомелла, трихимелла) (рис. 3) (Ereskovsky, 2010).

Основное событие метаморфоза личинок – приобретение ими элементов плана строения (*bauplan*) взрослых губок, в первую очередь – водоносной системы. Первая структура взрослого организма, формирующаяся *de novo*, это экзопинокодерма, которая изолирует молодую губку от водной среды. На более поздних этапах метаморфоза формируются хоаноцитные камеры и каналы водоносной системы, прорываются отверстия оскулюма и остий, а также синтезируются элементы скелета, характерные для взрослых губок.

Набор морфогенетических процессов, за счет которых происходит метаморфоз, сильно зависит от типа личинки (то есть от ее строения). В результате метаморфоза из личинки развивается монооскулюмная губка, водоносная система которой часто отличается от водоносной системы взрослой губки. У *Calcareae* молодая особь, только что завершившая метаморфоз, имеет водоносную систему асконоидного типа и называется *олинтус* (Minchin, 1900); у *Demospongiae* и *Homoscleromorpha*

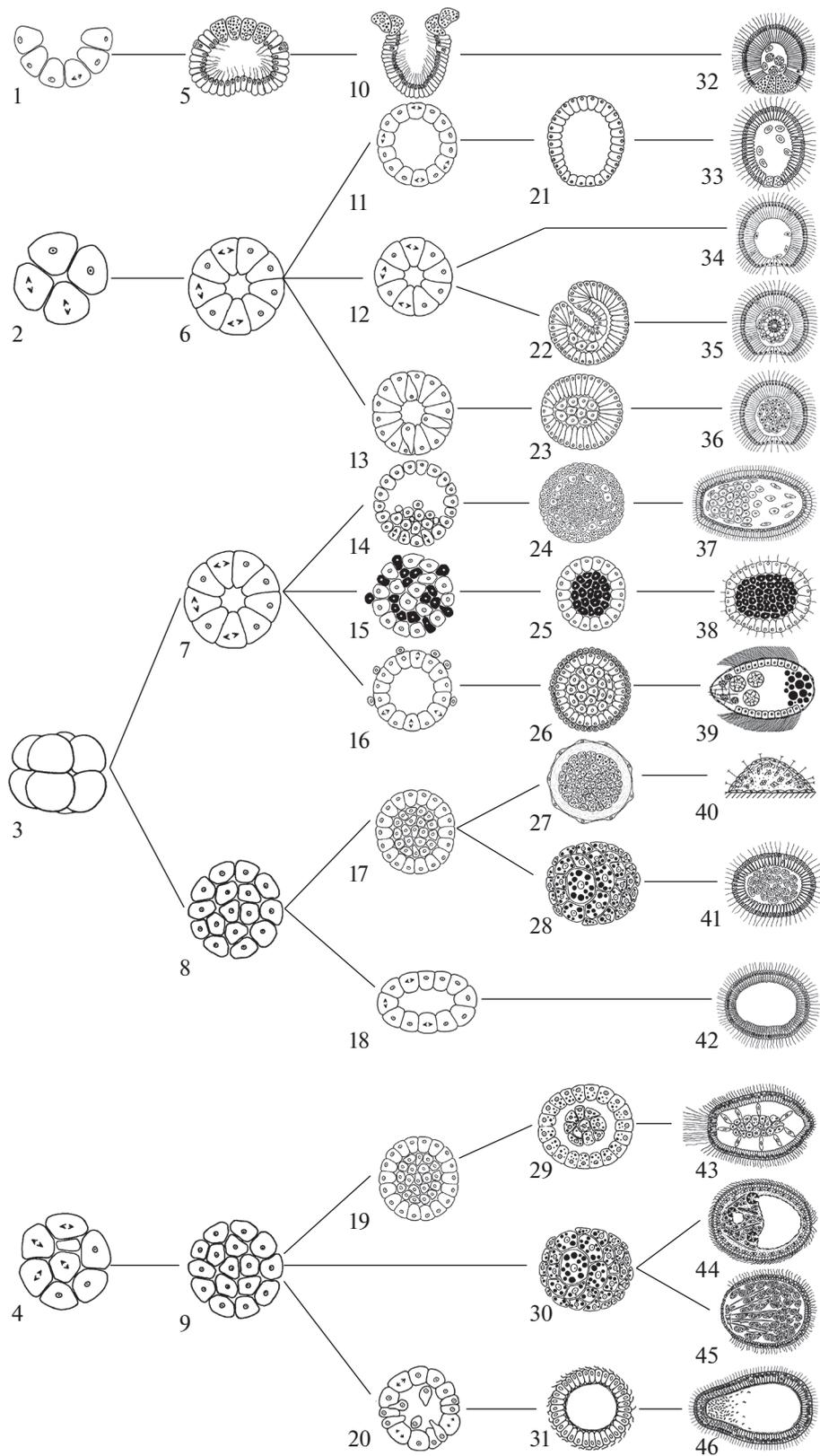


Рис. 2. Схематическое изображение процессов дробления и последующих морфогенезов, ведущих к формированию личинок губок. 1–4 – паттерны дробления, характерные для губок: инкувационное (1), полиаксиальное (2), радиальное (3), хаотическое (4). 5–9 – три основных варианта строения бластулы губок: стомобластула (5), целобластула (6, 7), морула (8, 9). 10–31 – морфогенетические процессы и формирование предличинок. 32–46 – личинки. 10 – инкувация; 11, 12 – строение целобластулы сохраняется до личиночной стадии; 13 – мультиполярная ингрессия; 14 – униполярная пролиферация; 15, 25 – ингрессия материнских клеток (показаны черным цветом) внутрь морулы; 16 – клеточная деламинация; 17 – морульная деламинация; 18 – уплощение морулы; 19 – морульная деламинация; 20 – мультиполярная эмиграция; 21 – целобластула *Calcinea*, не имеющая базальной мембраны; 22 – инвагинация; 23 – пре-паренхимелла; 24, 27, 28, 29, 30 – морулы; 25 – пре-псевдобластула; 26 – двухслойная морула; 31 – целобластула *Homoscleromorpha*, имеющая базальную мембрану; 32 – амфибластула *Calcaronea*; 33 – кальцибластула *Calcinea*; 34 – целобластула *Halisarcidae*; 35 – дисферула *Halisarcidae*; 36 – паренхимелла *Halisarcidae*; 37 – паренхимелла *Verticillitidae*; 38 – псевдобластула *Chondrosida*; 39 – трихимелла *Hexactinellida*; 40 – молодая губка рода *Tetilla* с прямым развитием; 41 – паренхимелла *Tethyida*; 42 – целобластула *Polymastia* и *Chondrilla*; 43–45 – паренхимелла *Dendroceratida* (43), *Haplosclerida* (44), *Poecilosclerida* (45); 46 – цинктобластула *Homoscleromorpha* (по: Ereskovsky, 2010, с изменениями).

ра молодая губка имеет водоносную систему лейконоидного или сиконоидного типа и называется рагоном (рис. 4, 5а, б) (Sollas, 1888). Однако принципиальных различий между строением рагоном и олитнусом не существует.

У губок с прямым развитием, которые либо выходят из материнского организма (в случае живорождения), либо развиваются в водной среде (в случае яйцерождения), развитие проходит через

стадию ювенильной особи, также имеющей структуру рагона (Sara et al., 2002; Watanabe, 1978).

РАЗВИТИЕ ГУБОК ПРИ РАЗНЫХ ВАРИАНТАХ БЕСПОЛОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

При почковании у всех губок, исключая род *Oscarella* (*Homoscleromorpha*) (Ereskovsky, Tokina, 2007), почка на ранних стадиях развития представляет собой конгломерат, состоящий из диф-

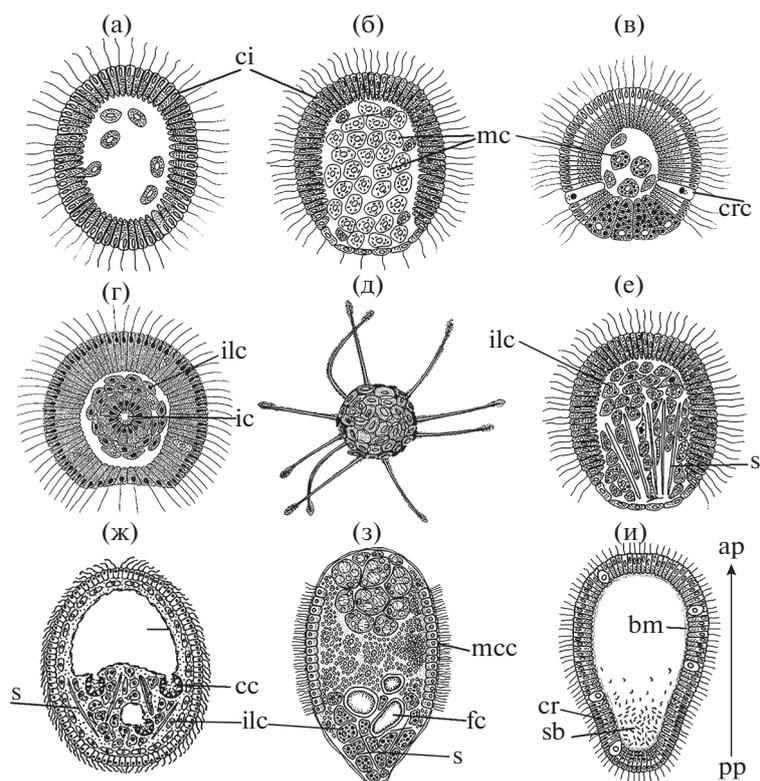


Рис. 3. Основные типы строения личинок губок: а – кальцибластула; б – псевдобластула; в – амфибластула; г – дисферула; д – хоплитомелла; е – паренхимелла (личинка представителя *Poecilosclerida*); ж – трихимелла; з – цинктобластула (ap – передний полюс; bm – базальная мембрана, cc – личиночная хоаноцитная камера, ci – клетки, несущие жгутики, cr – клетки с внутриядерными кристаллоидами; cre – клетки креста, fc – жгутиковая камера, mc – материнские клетки, ic – внутренняя камера; ilc – внутренние клетки личинки, mcc – полицилиарные клетки, pi – личиночная пинакодерма, pp – задний полюс, s – личиночные спикулы, sb – симбиотические бактерии) (по: Ereskovsky, 2010, с изменениями).

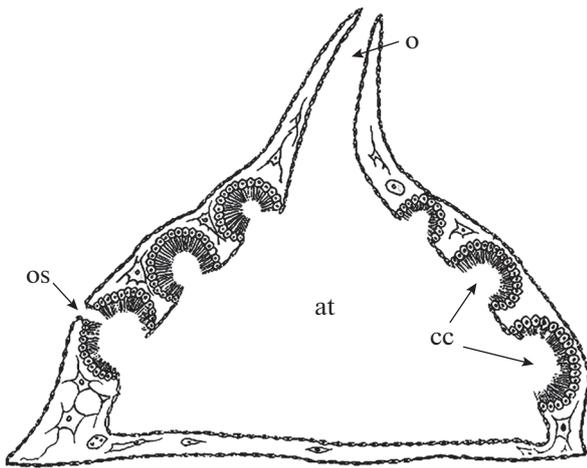


Рис. 4. Строение ювенильной губки на стадии рагона (*at* – атриум, *cc* – хоаноцитные камеры, *o* – оскулюм, *os* – остия) (по: Sollas, 1888, с изменениями).

ференцированных клеток разных типов, и находящийся на поверхности тела взрослой особи. У подобных почек нет ни каналов, ни оскулюма, и только иногда они имеют хоаноцитные камеры (см. обзоры: Fell, 1993; Ereskovsky et al., 2017). Отсоединившись от взрослого организма, почки оседают на субстрат и прикрепляются к нему, после чего начинают расти и формировать водоносную систему. Таким образом, почки практически всех губок напоминают стадии, которые личинка проходит во время метаморфоза – сначала стадию куколки, а потом рагона (рис. 5в).

Почкование губок группы *Nomoscleromorpha* в значительной степени отличается от этого процесса у других губок, причем эти различия касаются и морфогенетических процессов, и структуры почки. Почка представляет собой вырост стенки тела родительской особи и развивается за счет эпителиального морфогенеза – эвагинации. Клетки в области почкования не мигрируют, не образуют сгущений, не пролиферируют. В состав почки входят все типы клеток, которые можно обнаружить у формирующейся из нее взрослой губки (Ereskovsky, Tokina, 2007). Перед оседанием на субстрат почка приобретает структуру рагона с сиконоидной водоносной системой.

Многие пресноводные и некоторые эстуарные/морские губки из класса *Demospongiae* формируют покоящуюся структуру, которая называется геммула (Simpson, 1984; Fell, 1993). Геммула представляет собой компактную однородную массу клеток, окруженную коллагеновой капсулой, часто включающей спикулы. Прорастание геммулы сопровождается митозами тезоцитов (внутренних тотипотентных клеток), активной клеточной миграцией и клеточной дифференцировкой. В результате

всех этих процессов получается маленькая, но полностью функциональная ювенильная губка, имеющая структуру рагона с лейконоидной водоносной системой (рис. 5г) (Brien, 1932; Höhr, 1977).

Таким образом, ювенильные губки, формирующиеся за счет бесполого размножения как в случае почкования, так и при прорастании геммул, имеют строение рагона.

РАЗВИТИЕ ГУБОК В ХОДЕ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

На губках выполнено большое количество экспериментов по диссоциации и последующей реагрегации клеток. Было показано, что клетки многих губок на последних стадиях реагрегации организованы в компактное сферическое тело, совсем не похожее на рыхлые структуры с немногочисленными межклеточными контактами, наблюдающиеся на начальных этапах реагрегации (Lavrov, Kosevich, 2014, 2016). На следующем этапе у агрегатов формируется пинакодерма. Эта стадия называется “примморф” (Custodio et al., 1998), и ее достижение означает завершение агрегации клеток и отделение внутренней среды агрегата от окружающей среды с помощью сплошного слоя пинакодермы. После прикрепления к твердому субстрату структура примморфа полностью преобразуется за счет разнообразных морфогенетических процессов, и в результате формируется маленькая, но полностью функциональная и хорошо структурированная губка (Lavrov, Kosevich, 2014, 2016). Эта губка имеет строение рагона (рис. 5е).

Молодая губка, которая формируется из небольшого фрагмента тела взрослой особи, тоже развивается через стадию рагона, хотя родительские особи могут иметь самое разнообразное строение (рис. 5д). В случае, если родительская особь является асконоидной губкой, регенерация не связана с масштабными перестройками трехслойной структуры фрагмента ее тела, состоящего из эпителиальной пинакодермы, мезохила и эпителиальной хоанодермы. Трехслойный фрагмент просто сворачивается хоанодермой внутрь, образуя при этом замкнутую внутреннюю полость (Jones, 1957). Небольшой фрагмент тела сиконоидной губки подвергается в начале регенерации серьезным деструктивным изменениям, в особенности затрагивающим ту часть системы каналов водоносной системы, которая расположена вблизи раневой поверхности (Короткова и др., 1965). Развитие регенерата лейконоидной губки также связано с существенной реорганизацией исходного строения родительской губки (Connes, 1966; Короткова, Никитин, 1968).

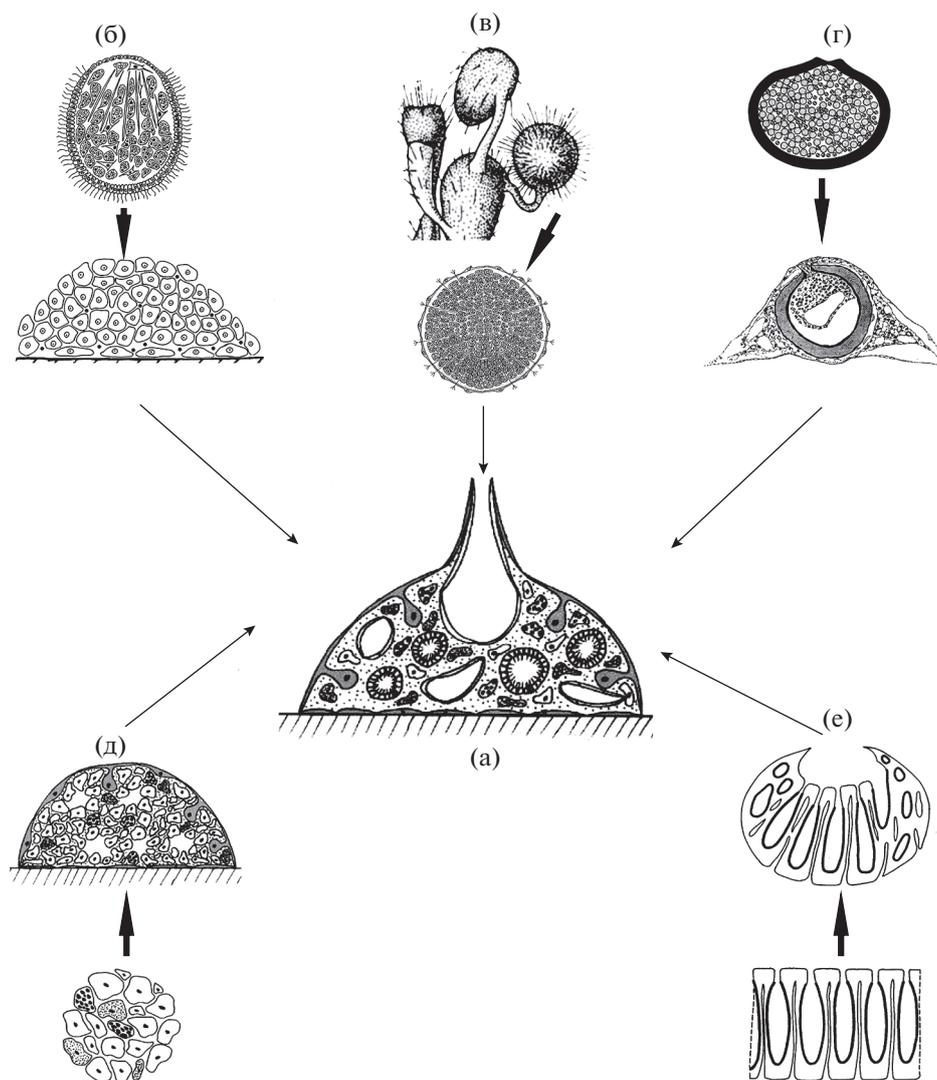


Рис. 5. Разнообразные онтогенетические и регенерационные процессы, ведущие к формированию филотипической стадии губок – стадии спонготипа: а – спонготип; б – метаморфоз личинки; в – развитие губки из почки; г – развитие губки из геммулы; д – реагрегация клеток; е – регенерация губки из небольшого фрагмента тела.

СТАДИЯ РАГОНА – ФИЛОТИПИЧЕСКАЯ СТАДИЯ РАЗВИТИЯ ГУБОК

В обзоре был проведен сравнительный анализ развития представителей типа Porifera в ходе: 1) полового и бесполого размножения; 2) реагрегации диссоциированных клеток; 3) регенерации из небольшого фрагмента тела. Результаты этого анализа позволяют утверждать, что у губок имеется филотипическая стадия развития, которой можно дать название “*спонготип*” (*spongotype*). Этой филотипической стадии соответствует стадия монооскулюмной ювенильной губки – рагона. Стадия рагона типична для Demospongiae, ей же соответствует олинтус, характерный для Calcareia (рис. 4, 5a). Рагон имеет хорошо выраженную апико-базальную ось, его тело радиально симметрично. Для него ха-

рактерны небольшие размеры порядка 1–2 мм. Поверхность рагона покрыта уплощенными эпителиальными клетками – пинакосоитами. Основная причина, позволяющая рассматривать рагон как филотипическую стадию Porifera – полное соответствие расположения всех его клеточных и анатомических структур и половозрелой губки. Можно сказать, что на стадии рагона формируется осевой комплекс зачатков структур взрослой губки, а за ней следуют только ростовые процессы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть, что развитие практически любого представителя типа Porifera в любой ситуации (половое размножение, бесполое размножение, регенера-

ционные процессы) и при использовании любых морфогенетических процессов проходит через общую для всех губок стадию рагона. Эта стадия морфологически единообразна для всех филогенетических групп типа Porifera. Мы предлагаем рассматривать эту стадию не только как филологическую стадию Porifera, но и как модель гипотетической предковой губки — спонготип. Для того, чтобы подтвердить или опровергнуть корректность сделанных выводов, необходимо провести детальное исследование молекулярно-генетических механизмов, регулирующих формирование рагона у представителей разных филогенетических групп губок. Такое исследование будет способствовать лучшему пониманию механизмов, вовлеченных в эволюцию планов строения как губок, так и других многоклеточных животных.

Работа была выполнена при поддержке гранта РФФИ 17-14-01089.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Короткова Г.П., Ефремова С.М., Каданцева А.Г. Особенности морфогенезов при развитии *Sycon lingua* из небольших кусочков тела // Вестник ЛГУ. 1965. Т. 4. № 21. С. 14–20.
- Короткова Г.П., Никитин Н.С. Особенности морфогенеза при развитии кремнегубовой губки *Halichondria panicea* из небольшого фрагмента тела // Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та. Вып. 16 (20). Л.: Наука, 1969. С. 17–26.
- Brien P. Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les Spongillidae *Spongilla lacustris* (L.), *Ephydatia fluviatilis* (L.) // Archives de Zoologie expérimentale et générale. 1932. V. 74. P. 461–506.
- Connes R. Contribution à l'étude histologique des premiers stades d'embryogenèse somatique chez *Tethya lyncurium* Lamarck. Bull Soc Zool France // 1966. V. 91. P. 639–645.
- Custodio M.R., Prokic I., Steffen R., Koziol C., Borojevic R., Brummer F., Nickel M., Müller W.E.G. Primmorphs generated from dissociated cells of the sponge *Suberites domuncula*: a model system for studies of cell proliferation and cell death // Mech Ageing Dev. 1998. V. 105. P. 45–59.
- Cuvier G. Le règne animal distribué d'après son organisation. T. 1. Paris. 1817. 625 p.
- Darwin C. On the Origin of Species. London: Murray, 1859. 502 p.
- Degnan B.M., Adamska M., Richards G.R., Larroux C., Leininger S., Bergum B., Calcino A., Maritz K., Nakaniishi N., Degnan S.M. Porifera: Evolutionary developmental biology of invertebrates. V. 1. Wanninger A., Ed. Wein: Springer, 2015. P. 65–106.
- Drost H-G., Janitzka P., Grosse I., Quint M. Cross-kingdom comparison of the developmental hourglass // Curr Opin. Gen. Dev. 2017. V. 45. P. 69–75.
- Duboule D. Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony // Dev. Suppl. 1994. P. 135–142.
- Ereskovsky A.V. The Comparative Embryology of Sponges. Springer-Verlag, Dordrecht Heidelberg London New York, 2010. 410 p.
- Ereskovsky A.V., Dondua A.K. The problem of germ layers in sponges (Porifera) and some issues concerning early metazoan evolution // Zool. Anz. 2006. V. 245. P. 65–76.
- Ereskovsky A.V., Tokina D.B. Asexual reproduction in homoscleromorph sponges (Porifera; Homoscleromorpha) // Mar. Biol. 2007. V. 151. P. 425–434.
- Ereskovsky A., Lavrov A. Porifera: Invertebrate Histology, Elise E.B., LaDouceur E.E.B., Eds., Chichester: John Wiley & Sons, Inc., 2019 (In press).
- Ereskovsky A.V., Geronimo A., Pérez T. Asexual and puzzling sexual reproduction of the Mediterranean sponge *Haliclona fulva* (Demospongiae): life cycle and cytological structures // Invert. Biol. 2017. V. 136. P. 403–421.
- Fell P.E. Porifera: Reproductive biology of Invertebrates. V. 6. Asexual Propagation and reproductive strategies. Adiyodi, K.G., Adiyodi, R.G., Eds. Chichester: John Wiley and Sons, Ltd., 1993. P. 1–44.
- Gilbert S.F. Developmental Biology, 10th Edition. Sunderland: Sinauer Associates, 2013.
- Gilbert S.F., Raunio A.M. Eds. Embryology. Constructing the Organism. Sunderland: Sinauer Associates, 1997. 537 p.
- Hall B.K. Evolutionary developmental biology. Second ed. Amsterdam: Kluwer Acad Publ, 1998. 401 p.
- Höhr D. Differenzierungsvorgänge in der keimenden Gemmula von *Ephydatia fluviatilis*. Wilhelm Roux's Arch // 1977. V. 182. P. 329–346.
- Jones W.C. The contractility and healing behaviour of pieces of *Leucosotenia complicata* // Quart. J. Microsc. Sci. 1957. V. 98. P. 203–217.
- Kalinka A.T., Tomancak P. The evolution of early animal embryos: conservation or divergence? // Trends Ecol. Evol. 2012. V. 27. P. 385–393.
- Lavrov A.I., Kosevich I.A. Sponge cell reaggregation: mechanisms and dynamics of the process // Russ. J. Dev. Biol. 2014. V. 45. P. 205–223.
- Lavrov A.I., Kosevich I.A. Sponge cell reaggregation: cellular structure and morphogenetic potencies of multicellular aggregates // J. Exp. Zool. A Ecol. Genet. Physiol. 2016. V. 325. P. 158–177.
- Minchin E.A. Sponges – phylum Porifera: Treatise on Zoology. V. 2. The Porifera and Coelenterata. Ray Lankaster, E., Ed. London: Adam and Charles Black, 1900. 421 p.
- Minelli A., Schram F.R. Owen revisited: a reappraisal of morphology in evolutionary biology // Bijdr Dierkunde. 1994. V. 64. P. 65–74.
- Owen R. On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton. Paternoster Row: John van Voorst, 1848.
- Peter I.S., Davidson E.H. Evolution of gene regulatory networks controlling body plan development // Cell. 2011. V. 144. P. 970–985.
- Raff R.A. The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form. Chicago. University of Chicago Press, 1996. 544 p.
- Richardson M.K., Hanken J., Gooneratne M.L., Pieau C., Raynaud A., Selwood L., Wright G.M. There is no highly

- conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anat. Embryol* // 1997. V. 196. P. 91–106.
- Richardson M.K., Allen S.P., Wright G.M., Raynaud A., Hanken J.* Somite number and vertebrate evolution // *Development*. 1998. V. 125. P. 151–160.
- Sander K.* Specification of the basic body plan in insect embryogenesis // *Adv. Insect Physiol.* 1976. V. 12. P. 125–238.
- Sarà A., Cerrano C., Sarà M.* Viviparous development in the Antarctic sponge *Stylocordyla borealis* Loven, 1868 // *Polar Biol.* 2002. V. 25. P. 425–431.
- Scholtz G.* Baupläne versus ground patterns, phyla versus monophyla: aspects of patterns and processes in evolutionary developmental biology. In: *Evolutionary Developmental Biology of Crustacea*. Balkema. Scholtz G., Ed., Lisse, 2004. P. 3–16.
- Scholtz G.* Homology and ontogeny: Pattern and process in comparative developmental biology // *Theory Biosci.* 2005. V. 124. P. 121–143.
- Seidel F.* Körpergrundgestalt und Keimstruktur: eine Erörterung über die Grundlagen der vergleichenden und experimentellen Embryologie und deren Gültigkeit bei phylogenetischen Überlegungen // *Zool. Anz.* 1960. V. 164. P. 245–305.
- Simpson T.L.* The cell biology of Sponges. Springer-Verlag. New York, 1984. 582 p.
- Slack J.M.W., Holland P.M.H., Graham C.F.* The zootype and the phylotypic stage // *Nature*. 1993. V. 361. P. 490–492.
- Sollas W.J.* Report on the Tetractinellida collected by H.S.M. Challenger during the years 1873–1876 // *Rep. Sci. Res. Voyage Challenger Zool.* 1888. V. 25. P. 1–458.
- von Baer K.E.* Über Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflektion. Königsberg, 1828. 310 p.
- Watanabe Y.* The development of two species of *Tetilla* (Demosponge) // *Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ.* 1978. V. 29. P. 71–106.
- Yanai I.* Development and Evolution through the Lens of Global Gene Regulation // *Trends Genet.* 2018. V. 34. P. 11–20.

In Search for the Ancestral Organization and Phylotypic Stage in Porifera

A. V. Ereskovsky^{1, 2, 3, *}

¹*St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia*

²*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Marseille, France*

³*Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*e-mail: alexander.ereskovsky@imbe.fr

Received May 6, 2019; revised June 28, 2019; accepted July 6, 2019

Each animal phylum has its own *bauplan*. The phylotypic stage is the ontogenetic stage during which the phylum level characteristics appear. This stage refers to different stages of development in different animals. Sponges are one of the simplest, and probably the oldest multicellular lineage of extant animals. On the basis of the analysis of sponge development during i) sexual and asexual reproduction, ii) regeneration from small body fragments, and iii) cell reaggregation, we suggest a hypothetical variant of their phylotypic stage (*spongotype*): the mono-ocular juvenile – the rhagon. The major feature which permits to consider the rhagon as the phylotypic stage of Porifera is the final, definitive position of all the cellular and anatomical elements of the future adult sponge. At the rhagon stage the pattern of the axial complex of anlagen is already formed, and only growth processes occur at the later stages.

Keywords: Porifera, phylotypic stage, *Bauplan*, rhagon, metamorphosis, regeneration, budding, gemmule hatching, evolution

УДК 581.462

ШАГ ВВЕРХ, ДВА ШАГА ВНИЗ: ПОРЯДОК ЗАЛОЖЕНИЯ ОРГАНОВ ЦВЕТКА

© 2019 г. М. В. Ремизова*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
ул. Ленинские Горы, 1 (12), Москва, 119234 Россия

*e-mail: margarita.remizowa@gmail.com

Поступила в редакцию 13.05.2019 г.

После доработки 01.06.2019 г.

Принята к публикации 08.06.2019 г.

У большинства покрытосеменных органы в цветке закладываются акропетально — от околоцветника к гинецею. В статье приведен обзор отклонений от типичного для цветков акропетального паттерна развития, которые можно встретить как в олигомерных, так и в полимерных циклических цветках. Растения, у которых обнаруживается один и тот же нетипичный для покрытосеменных паттерн развития цветка, не обязательно связаны близким родством, сходство в структуре и развитии их цветков скорее объясняется конвергентными особенностями организации и функционирования репродуктивной сферы. И наоборот, у представителей одного семейства наряду с обычным паттерном развития цветка зачастую можно обнаружить и отклоняющиеся варианты. Цветки родственных или неродственных растений, имеющие одинаковый план строения, могут демонстрировать как базовый характер морфогенеза, так и развиваться по несвойственному большинству цветковых пути. Иными словами, эволюция паттернов развития цветка весьма гомопластична. Неоднократный переход к нестандартным паттернам развития (и обратно) случался в эволюции покрытосеменных, по-видимому, очень легко и носил сальтационный характер.

Ключевые слова: морфогенез, цветок, акропетальный паттерн, базипетальный паттерн, филлотаксис, олигомерия, полимерия, полиандрия, общие примордии

DOI: 10.1134/S0475145019060089

ВВЕДЕНИЕ

Рассуждая об эволюции чего-либо, обычно имеют в виду, что эволюция изучаемой структуры, органа, процесса и т.п. движется от некоего исходного предкового состояния к приобретенному, продвинутому состоянию. Высшим растениям в этом смысле не повезло. Чарльз Дарвин уже давно высказался, что происхождение высших растений — «отвратительная тайна». Отвратительность, по мнению автора теории происхождения видов путем естественного отбора, заключалась в том, что цветковые появились «внезапно» и за короткий промежуток времени дали большое разнообразие форм (Friedman, 2009). Появившись в меловом периоде как бы из ниоткуда, они радиировали с потрясающей скоростью (Herendeen et al., 2017), что противоречило учению Дарвина о постепенном и плавном характере эволюции. С тех пор мнение о скорости и самих механизмах эволюции подверглось значительному пересмотру. Однако, несмотря на весь прогресс современной ботанической науки «отвратительность» никуда не исчезла. Главным образом, до сих пор неясно, как и когда в эволюции семенных растений отделилась линия цвет-

ковых растений, как и каким образом произошло становление покрытосемянности, как и каким образом возникли цветки (Мейен, 1964; Красилов, 1989; Endress, 2006, 2019; Friis et al., 2006). Морфологов главным образом интересуют гомологии цветка и его частей с теми репродуктивными структурами, которые имеются у голосеменных. Второй вопрос — как именно выглядели цветки древнейших покрытосеменных и были ли они у них вообще, поскольку приобретение плодолостика с его замкнутой отграниченной от внешней среды завязью в эволюции группы могло произойти и до формирования цветков. Третий вопрос — являются ли покрытосеменные монофилетической группой или же становление покрытосемянности и цветка произошло независимо в разных группах растений. Обычно все эти вопросы рассматриваются в комплексе.

На данный момент устоялось мнение, что покрытосеменные представляют собой монофилетическую группу (например, Wickett et al., 2014; Magallón et al., 2015; Gitzendanner et al., 2018). Таким образом, можно предполагать наличие цветка предкового, исходного для всех покрытосе-

менных типа. Изучать эволюцию цветка только и можно, отталкиваясь от этого предкового состояния. Так сложилось, что строение цветка предкового типа нам, в сущности, неизвестно. Получаемые реконструкции “примитивного” цветка являются в какой-то степени следствием “научной моды” — в свое время в качестве предков покрытосеменных последовательно перебрали почти все имеющиеся современные и ископаемые группы голосеменных (Friis et al., 2011), соответственно с выбором голосеменного предка менялись и представления об исходном для покрытосеменного строения цветка: можно сравнить, например, взгляды Веттштейна (Wettstein, 1924) и Тахтаджяна (1964). Данные молекулярной филогенетики также не позволяют прояснить вопрос о предках цветковых растений поскольку они выявляются как сестринская группа по отношению ко всем современным голосеменным (например, Hansen et al., 1999; Donoghue, Doyle, 2000; Graham, Iles, 2009; Doyle, 2012). Сейчас ближайшим ископаемым родственником покрытосеменных полагают *Caytonia* (Doyle 2008, 2012; Taylor E.L., Taylor T.N., 2009; Endress, 2019), репродуктивные структуры которой совсем не похожи на цветки, но есть много общего в строении ее семенных капсул и семянчиков цветковых. Раз голосеменные нам не помощники, то остается выявлять исходное для покрытосеменного строение цветка, сравнивая современные (и ископаемые) цветки друг с другом. До наступления “эры” молекулярной филогенетики этим занимались, разрабатывая кодексы примитивности и продвинутой признаков (Имс, 1964; Тахтаджян, 1966, 1970; Базилевская и др., 1968; Endress, 2011a,b). Сейчас эволюцию признаков строения цветка пытаются изучать, используя методы компьютерного анализа, основанные на топологии молекулярно-филогенетических деревьев. У этих методов также есть ограничения — топологии получаемых деревьев в целом сходны между собой, но могут несколько различаться в зависимости от алгоритма построения и участков ДНК, выбранных для анализа, на маленьких выборках на результат сильно влияет набор таксонов, в молекулярное дерево по понятным причинам невозможно напрямую вставить ископаемые. Немаловажно, что для анализа морфологической эволюции целостность цветка искусственно разбивают на отдельные признаки, так как планами строения цветка (т.е. их диаграммами) компьютеры оперировать пока не научились.

Самые последние достижения в реконструкции цветка предкового типа таковы — исходный для покрытосеменных цветков был обоеполым, актиноморфным, со свободными органами, околоцветник был простой, т.е. из одинаковых элементов, без дифференциации на чашечку и венчик (Endress, Doyle, 2009, 2015; Sauquet et al., 2017). Возможно, все органы располагались кругами (Sauquet et al., 2018; Sokoloff et al., 2018). Это

последнее утверждение “потрясает основы” нескольких последних десятилетий: длительное время считали, что для исходного цветка был характерен спиральный филлотаксис¹.

Представления об исходном для цветка спиральном типе филлотаксиса (напр., Тахтаджян 1966; Cronquist, 1988; Endress, 1990) базировались на наблюдении, что такие цветки полимерные, т.е. имеют нефиксированное и обычно большое число органов (это сочетание признаков почти весь XX век считали примитивным, противопоставляя полимерные спиральные и олигомерные циклические цветки с относительно небольшим и фиксированным числом органов). Интересно отметить, что все цветки почти нацело делятся на спиральные и циклические, цветков со смешанным филлотаксисом очень мало (Endress, 2006; Sauquet et al., 2018; Sokoloff et al., 2018). Здесь явно есть некая пространственная закономерность. Большое число органов легче разместить по спирали, меньшее — чередующимися кругами (Хохряков, 1974; Endress, Doyle, 2007; Endress, 2006, 2011a). Растений со спиральными цветками относительно мало, они встречаются у базальных покрытосеменных, магнолиид и ранункулид (Endress, Doyle, 2009, 2015; Sauquet et al., 2017). Переход из одного состояния в другое осуществляется у растений, по-видимому, достаточно легко (Endress, 1987, 1990, 2006; Endress, Doyle, 2015), иногда это можно наблюдать даже в пределах одного цветка, например, у *Magnoliaceae* (Zagórska-Marek, 1994; Leins, Erbar, 2010). Упорядоченное расположение органов может сменяться на нерегулярное при очень маленьком размере органа относительно размера цветка (Endress, 2006, 2011a), особенно часто это происходит в цветках с многочисленными тычинками и плодолистиками. Таким образом, феномен “переключения” типа филлотаксиса можно объяснить отношением размера флоральной меристемы к размеру продуцируемых ей примордиев — чем больше это отношение, тем выше вероятность того, что органы будут располагаться по спирали. По-видимому, полимерные крупные цветки не следует считать примитивными, так как их появление не связано с проявлениями законов эволюции, а является следствием пространственной закономерности (Хохряков, 1974). Оба типа филлотаксиса обеспечивают наиболее оптимальную, компактную для разного числа органов упаковку бутона (Endress, 1987).

¹ Слово “филлотаксис” подразумевает расположение листьев. Гомология органов цветка и листьев — вопрос до сих пор дискуссионный, поэтому в цветках правильнее было бы говорить об “органотаксисе”. Тем не менее в литературе для описания расположения органов в цветках обычно пользуются термином “филлотаксис”.

БАЗОВЫЕ ПАТТЕРНЫ МОРФОГЕНЕЗА ЦВЕТКА

Морфогенез цветка как специализированного репродуктивного побега с закрытым ростом — это последовательность заложения его органов, другое определение для растений как модульных организмов представить невозможно. Морфогенез цветка служит, в конечном счете, для получения дефинитивной структуры. Исходя из вышеозначенных неоспоримых признаков предкового цветка (обоеполюе со свободными органами) и особенностей функционирования апикальных меристем логично предположить, что порядок заложения органов такой — сначала закладываются элементы околоцветника, затем андроцея и в последнюю очередь — гинецея. Таким образом, на флоральной меристеме в акропетальной последовательности появятся примордии элементов околоцветника, затем тычинок и плодолистиков (Endress, 2006, 2011b; Rudall, 2011). Отклонения от этого базового паттерна и будут проявлениями эволюции морфогенеза. Здесь имеется в виду именно порядок заложения, а не скорость формирования дефинитивной структуры, так как иногда органы, заложившись в “правильное” время, задерживаются в своем развитии, например, лепестки у многих высших двудольных. Отметим, что в недавних обзорах, посвященных базипетальным паттернам развития, приведены примеры обоих типов (Rudall, 2010, 2011).

Флоральная меристема закладывает органы несколько иначе, чем продуцирующая листовые примордии апикальная меристема побега (Classen-Bokhoff, 2016). Листья появляются поочередно по мере того, как апикальная меристема побега достигла некоего критического размера, чтобы стать способной отделить новый примордий, после этого размер апикальной меристемы восстанавливается и т.д. (Kwiatkowska, 2008; Barton, 2010). Таким образом, листья закладываются акропетально и никак иначе. Флоральная меристема перед началом заложения органов относительно крупная, терминация роста происходит еще до того, как появятся все примордии (Kwiatkowska, 2008; Landau et al, 2015; Classen-Bokhoff, 2016; Depau, 2017), у *Arabidopsis*, например, после заложения чашелистиков. После терминации роста по мере появления примордиев размер флоральной меристемы не увеличивается или увеличивается незначительно — она вся расходуется на заложение органов. Закрытый рост и заложение органов уже после того, как флоральная меристема достигла своего окончательного размера, предоставляют в конечном счете возможность отойти от строго акропетального заложения органов (Classen-Bokhoff, 2016).

В спиральных цветках отклонения от акропетального заложения органов, по-видимому, невозможны в силу геометрических закономерностей.

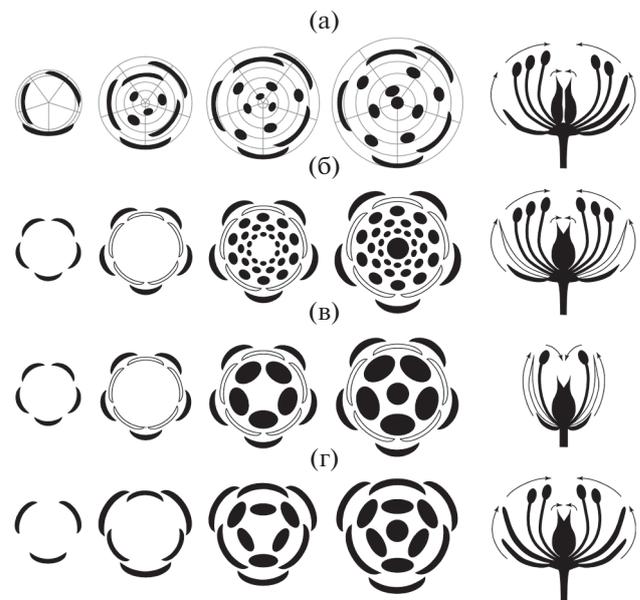


Рис. 1. Строго акропетальные паттерны развития цветков. а — спиральный цветок с простым околоцветником, координатная сетка помогает установить, что все органы находятся на разном удалении от центра цветка и на разных радиусах. б — циклический цветок высшего двудольного с простой полиандрией. в — олигомерный цветок высших двудольных. г — типичный цветок однодольного растения. На всех рисунках для каждого варианта представлены диаграммы четырех последовательных стадий развития и схема продольного разреза сформированного цветка, на которой стрелками показано направление заложения органов. Черные плоские дуги — элементы простого околоцветника, черные выпуклые дуги — чашелистики. Белые дуги — лепестки. Овалы — тычинки. Круг — гинецей (вне зависимости от его строения). На диаграммах не показано срастание органов.

В каждом узле прикрепляется единственный орган (рис. 1а), зачатки органов появляются постепенно через равные промежутки времени и равные угловые расстояния: в спиральных цветках угол между двумя последовательно заложившимися органами примерно равен 137.5° или реже 99.5° (Endress, 1987; 1990, 2011a; Endress, Doyle 2007; Leins, Erbar, 2010). Важным свойством спиральных цветков является также относительно большой объем флоральной меристемы, который значительно превышает размер продуцируемых ею примордиев, причем с самого начала развития цветка. Терминация флоральной меристемы, по-видимому, происходит здесь поздно, особенно в крупных цветках (Sokoloff et al., 2018). Собственно этим и объясняется как полимерность спиральных цветков, так и неопределенное число органов в них. Таким образом, в спиральных цветках все органы разновозрастные, расположенные на разных уровнях и разных радиусах (рис. 1а). Из-за этого они остаются свободными, срастаться им “неудобно” (Endress, 1987, 1990, 2011a). Мож-

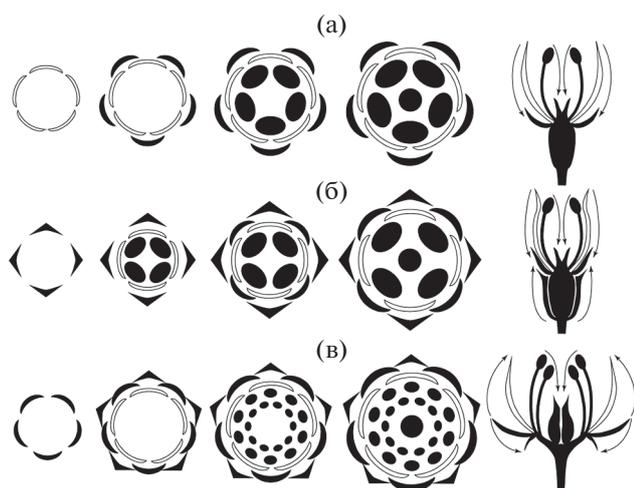


Рис. 2. Цветки с базипетальным развитием околоцветника. а — цветок астерид с заложением чашечки после венчика, также возможны варианты (не показаны), в которых чашелистики закладываются одновременно с андроцеом или гинецеом. б — цветок с подчашием Dipsacaceae s.str., также возможны варианты (не показаны), в которых чашелистики закладываются перед или после заложением тычинок. в — цветок с подчашием Rosaceae. Листочки подчашия показаны угловатыми дугами.

но сказать, что в спиральных цветках есть морфогенетический запрет на срастание органов.

Интересно, что у однодольных спиральные цветки отсутствуют (Endress, 1995; Remizowa et al., 2010). В этой монофилетической группе растений циклический цветок был унаследован от общего предка. У подавляющего большинства однодольных цветки тримерные пентациклические с двукруговым околоцветником. Потеря одного из кругов или реже околоцветника целиком у однодольных случается, но увеличение числа кругов околоцветника у однодольных не реализуется. Циклическое расположение элементов околоцветника диктует расположение кругами и остальных органов, даже если они в большом и неопределенном числе.

Циклические цветки более разнообразны в паттернах строения и развития (Endress, 1987, 1990, 2011a; Leins, Erbar, 2010). Органы в пределах круга располагаются на одном уровне, причем обычно из-за чередования кругов органы n и $n + 2$ кругов расположены на одинаковых радиусах (рис. 1б–1г). Это дает возможность для срастания органов. С геометрической точки зрения циклические цветки характеризуют еще два понятия — число кругов (полнота цветка) и число органов в круге (меризм). Число кругов редко превышает 5, а число органов в круге — 6–7 (обычно 3 у однодольных и 5 у высших двудольных). Можно добавить, что околоцветник в циклических цветках обычно двукруговой (рис. 1б–1г). Таким обра-

зом, циклические цветки принципиально олигомерные. Полимерные циклические цветки (меризм и полнота варьируют относительно независимо!) встречаются реже (Endress, 2011a; Ronse De Craene, 2016).

У многих групп растений с циклическими цветками можно наблюдать эквифинальность морфогенеза — один и тот же план строения цветка (по полноте и меризму) обеспечивается несколькими разным морфогенезом (например, Ajani et al., 2016; Erbar, Leins, 1997; Erbar, 2010). Обычно вариации связаны с одновременным или неодновременным заложением органов в пределах одного круга. Хорошим примером могут служить однодольные с тримерным пентациклическим цветком, у которых в зависимости от строения соцветия элементы околоцветника и иногда андроцея закладываются в пределах одного круга одновременно или поочередно (Remizowa et al., 2013). Интересно отметить, что одновременность или неодновременность заложения элементов околоцветника (и других органов) почти никак не влияет на возможность их срастания друг с другом. Одновременность заложения до какой-то степени важна только при постгенитальном срастании органов одного круга. При постгенитальном срастании органы закладываются по отдельности и затем слипаются эпидермами, здесь важно, чтобы срастающиеся участки соседних органов соответствовали друг другу (см. Endress, 2006 — явление синорганизации). Если такого соответствия нет, то срастание откладывается на более поздние стадии развития цветка, когда участвующие в срастании органы выравниваются в размерах.

ОТКЛОНЕНИЯ ОТ АКРОПЕТАЛЬНОГО ПАТТЕРНА ЗАЛОЖЕНИЯ ОРГАНОВ

Околоцветник. Астериды

В соцветиях-корзинках Asteraceae (Asterales), многоцветковых соцветиях Valerianaceae s.str. (Dipsacales), у некоторых Apiaceae (Apiales) и Acanthaceae (Lamiales) отклонения от акропетального паттерна заложения органов можно наблюдать в околоцветнике (рис. 2а); чашелистики закладываются после лепестков, обычно одновременно с тычинками (Sattler, 1973; Harris, 1995; Erbar, Leins, 1997; Schönenberger, Endress, 1998; Schönenberger, 1999; Erbar, 2010; Ajania et al., 2016). У астерид, к которым относятся все четыре семейства, этот феномен объясняется общей тенденцией к редукции чашечки. У Apiaceae и Acanthaceae степень развития чашелистиков разная, они меньше лепестков и даже иногда отсутствуют. У Apiaceae функцию защиты бутона выполняют лепестки (в отличие от большей части высших двудольных они здесь не задерживаются в развитии), дополнительную защиту обеспечивают листья внутри

соцветия и непосредственно под ним. Время заложения чашечки варьирует у разных представителей, пять чашелистиков закладываются перед лепестками, одновременно с ними или после них (Erbar, Leins, 1997; Erbar, 2010; Ajanía et al., 2016). При плоде чашечка у зонтичных не сохраняется. Для Acanthaceae характерны те же тенденции, но функцию защиты бутона на ранних стадиях берут на себя сросшиеся прицветнички (Schönenberger, Endress, 1998; Schönenberger, 1999), число сросшихся чашелистиков не всегда стабильно, чашечка может состоять из большего, чем пять, числа узких чашелистиков, иногда их число невозможно установить, так как свободные верхушки у них не выражены. У сложноцветных чашечка преобразуется в структуры так называемого паппуса (волоски, щетинки, пленки), способствующие распространению плодов-семянков, или исчезает совсем. Плотность соцветий у сложноцветных такова, что цветкам чашечка как защита бутона, в сущности, не нужна (Sattler, 1973; Harris, 1995). У сложноцветных эту роль по отношению ко всему соцветию выполняют листочки обертки корзинок. У Valerianaceae s.str. чашечка разрастается только ко времени формирования плода, обычно она выглядит, как кольцо с щетинками, т.е. очень похожа на паппус сложноцветных. При эволюционных преобразованиях чашечки чашелистики некоторых акантовых, многих сложноцветных и валериановых полностью утратили свою индивидуальность, предполагаемое число чашелистиков (их 5) можно установить только при обращении к родственным формам (Cronquist, 1955; Schönenberger, Endress, 1998; Schönenberger, 1999; Semple, 2006; Endress, 2008, 2011b; Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2017).

Околоцветник. Цветки с подчашием

Подчашие, которое представляет собой листочки, расположенные снаружи от чашелистиков, отмечено у нескольких неродственных групп высших двудольных — в порядке Dipsacales, семействах Malvaceae (Malvales), Rosaceae и Dirachmaceae (Rosales), Lythraceae (Myrtales) и т.д., среди однодольных подчашие имеется у Tofieldiaceae (Alismatales). Природа этого образования не во всех случаях до конца ясна, вероятнее всего подчашие возникало независимо в вышеперечисленных группах. Обычно листочки подчашия закладываются перед чашелистиками, что соответствует базовому акропетальному паттерну формирования околоцветника — например, у Malvaceae (Bello et al., 2016), Dirachmaceae (Ronse De Craene, Miller, 2004) и Tofieldiaceae (Remizowa et al., 2006). У Dipsacaceae s.str. в плотных головчатых соцветиях развитие цветка с базипетальными паттернами формирования околоцветника начинается с листочков подчашия (рис. 2б), затем закладываются лепестки. Время появления чашечки запаздывает по-

разному у изученных родов (Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2017). Таким образом, чашечка развивается базипетально по отношению к венчику, как у и многих астерид без подчашия. У не образующих плотных соцветий Rosaceae, если листочки подчашия в числе чашелистиков, то они закладываются немного позже чашечки (рис. 2в), обычно почти одновременно с лепестками, если последние имеются (Innes et al., 1989; Ronse De Craene, 2003; Hollender et al., 2012). Паттерн заложения элементов подчашия у таких розоцветных с трудом поддается описанию и является, скорее, предметом договора. Обычно в развитии видно, что закладывающиеся чашелистики уже соединены некими меристематическими валиками, если принять эти валики за элементы подчашия, то следует говорить об одновременном заложении чашечки и подчашия. У *Lythrum* (Lythraceae) листочки подчашия (их число равно числу чашелистиков) также закладываются после чашечки базипетально (Cheung, Sattler, 1967; Sattler, 1973). Базипетальное заложение многочисленных элементов подчашия, появляющихся значительно позже чашелистиков (когда уже имеются почти все остальные органы цветка), можно наблюдать у *Neuradaceae: Malvales* и *Agrimonia: Rosaceae* (Decraene, Smets, 1995).

Если интерпретировать подчашие как часть цветка, то имеет место нарушение акропетального паттерна в пределах околоцветника, но общий порядок заложения органов — околоцветник, андроцей, гинецей — остается неизменным.

Андроцей. Полиандрия

Большая часть отклонений от акропетального порядка заложения органов встречается в циклических цветках с полимерным андроцеем (Rudall, 2010, 2011; Leins, Erbar, 2010; Endress, 2006, 2011a; Ronse Decraene, Smets, 1992, 1993a). Такие цветки имеют некоторое сходство со спиральными цветками — они крупные и число тычинок (но не остальных органов) в них неопределенно большое.

Полиандрию (рис. 3) вне зависимости от типа филлотаксиса цветка принято разделять на простую и комплексную (Ronse Decraene, Smets, 1992, 1993a; Leins, Erbar, 2010). При простой полиандрии все многочисленные тычинки закладываются индивидуальными примордиями. При комплексной полиандрии сначала появляются один кольцевой или несколько (обычно 5) первичных примордиев, на которых затем уже закладываются индивидуальные тычинки, в последнем случае тычинки расположены пучками. Кольцевые первичные примордии (иногда говорят о кольцевой меристеме) образуются исключительно на выпуклом или плоском к моменту их появления цветоложе. Тычинки в таких цветках при малом размере их примордиев неупорядоченно заполняют все доступное пространство, при относи-

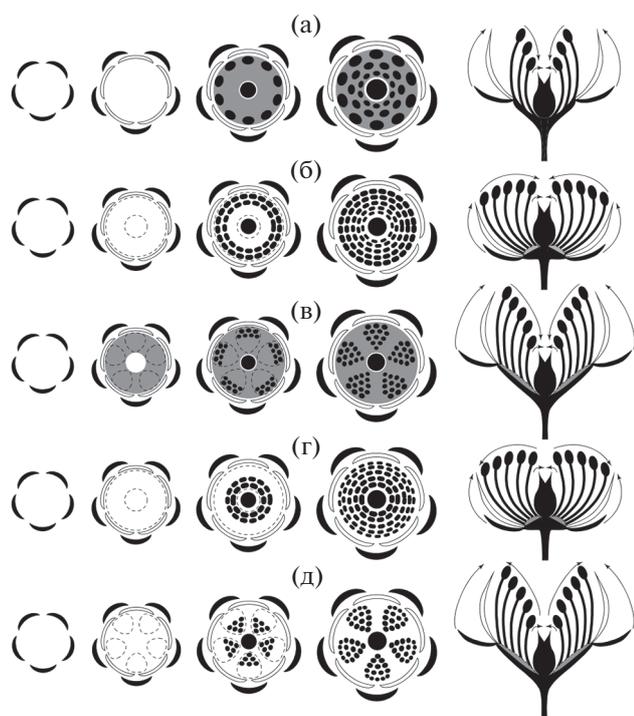


Рис. 3. Развитие цветков с полиандрией. а – простая полиандрия на гипантии/вогнутом цветоложе. б – комплексная полиандрия с акропетальным заложением тычинок на кольцевом первичном примордии. в – комплексная полиандрия с акропетальным заложением тычинок на нескольких первичных примордиях. г – комплексная полиандрия с базипетальным заложением тычинок на кольцевом первичном примордии. д – комплексная полиандрия с базипетальным заложением тычинок на нескольких первичных примордиях. Серым показаны склоны гипантия/вогнутого цветоложа. Пунктирные линии – границы первичных примордиев.

тельно крупных примордиях закладываются чередующимися кругами или группами. При заложении пучками индивидуальные примордии тычинок располагаются в шахматном порядке или радиальными рядами (Leins, Erbar, 2010; Endress, 2006, 2011a; Ronse Decraene, Smets, 1992, 1993a). Комплексная полиандрия отмечена только у высших двудольных, в не связанных близким родством группах (Endress 2006, 2011a,b; Leins, Erbar, 2010),

При комплексной полиандрии индивидуальные примордии тычинок (все или частично) появляются после заложения гинецея. При простой полиандрии всегда только часть тычинок могут закладываться после гинецея. Практически во всех отклоняющихся от типичного паттерна случаях акропетальный порядок появления околоцветника, андроцея и гинецея как совокупностей соответствующих органов сохраняется (Endress, 2006). Эти отклонения в полиандричных цветках можно разделить на два типа – с сохранением ак-

ропетальной последовательности заложения тычинок и с базипетальным заложением тычинок.

Простая полиандрия и задержка заложения внутренних тычинок. Эта ситуация возможна только в цветках с гипантием (рис. 3а). Гипантий представляет собой вогнутое чашевидное, блюдцевидное или бокальчатое образование, на котором по внешнему его краю и склонам прикрепляются околоцветник и андроцей, а на дне – гинецей. В ходе морфогенеза цветка с простой полиандрией склоны гипантия начинают формироваться в основном уже после того, как заложены элементы околоцветника, внешние тычинки и гинецей, сами примордии плодолистиков еще могут быть не видны, но граница будущего гинецея видна четко. В процессе формирования гипантия цветоложе начинает разрастаться, в результате чего андроцей как бы отодвигается от гинецея. Рост гипантия продолжается достаточно долго так, что свободное пространство между гинецеем и уже заложеными тычинками становится достаточным для размещения новых примордиев, и на нем появляются примордии тычинок. В случае простой полиандрии все тычинки закладываются кругами, у самых внутренних тычинок расположение может становиться нерегулярным, если примордии тычинок маленькие относительно диаметра гипантия (Endress, 2006, 2011a). Чем дольше продолжается рост гипантия, тем больше можно разместить на нем “дополнительных” тычинок (Ronse Decraene, Smets, 1991, 1992). Таким образом, в цветках с гипантием часть тычинок закладываются позже плодолистиков (рис. 3а). При этом в самом андроцее, если рассматривать его отдельно, акропетальный порядок заложения органов сохраняется – дополнительные тычинки появляются внутри от уже имеющихся. В качестве примеров можно привести *Geum* и *Rosa*: Rosaceae: Rosales (Ronse Decraene, Smets, 1992; Maas et al., 1995), *Acca* и *Rhodomyrtus*: Myrtaceae: Myrtales (Ronse Decraene, Smets, 1991, 1992), *Punica*: Lythraceae: Myrtales (Ronse Decraene, Smets, 1991) и *Deinantho*: Hydrangeaceae: Cornales (Hafford, 1998).

Отдельного внимания заслуживает то, что при увеличении размеров гипантия на нем закладываются дополнительно именно тычинки, а не элементы околоцветника или плодолистики. Рост гипантия в данном случае организован так, что увеличение его размеров происходит между андроцеем и гинецеем – это не дает возможности увеличить число органов околоцветника. С плодолистиками сложнее. В случаях с ценокарпным гинецеем “нежелательность” появления дополнительных плодолистиков еще как-то объяснима – к целостной конструкции, приспособленной к определенному типу опыления, роста пильцевых трубок, вскрыванию плода нерационально пристраивать снаружи что-то дополнительное. Но и в апокарпном гинецее дополнительные плодолистики снаружи от уже имеющихся

не появляются. Здесь это можно объяснить тем, что новые объемы меристематической ткани постепенно появляются со стороны андроцея, и новые примордии размещаются, ориентируясь на ближайшие к ним примордии тычинок, а не на плодолистки. В таких условиях расположение плодолистиков не было бы однородным. Другое объяснение состоит в том, что плодолистки, если они расположены более чем в один круг, “умеют” закладываться только акропетально ко внутри от уже имеющихся плодолистиков, “обратный” базипетальный ход по каким-то причинам в гинецее невозможен. Вероятно, базипетальный паттерн можно было бы организовать и в гинецее, если бы прирост гипантия шел в направлении от гинецея, а не наоборот.

Цветки с гипантием не обязательно имеют много кругов тычинок. У многих бобовых андроцей двукруговой, но примордии внутренних тычинок появляются после (иногда значительно) заложения гинецея, как только гипантий подрастет настолько, чтобы предоставить им место (например, Prenner, 2003; Tucker, 2000, 2003a).

Комплексная полиандрия с сохранением акропетального заложения тычинок. При комплексной полиандрии (рис. 3б–3д) сначала появляется, как было сказано выше, первичный кольцевой или несколько отдельных первичных примордиев андроцея (Ronse Decraene, Smets, 1991, 1992; Leins, Erbar, 2010). Ко времени формирования индивидуальных тычинок андроцей хорошо отграничен от гинецея, даже если индивидуальные плодолистки еще плохо заметны — у подавляющего большинства растений с комплексной полиандрией гинецей ценокарпный с конгенитально сросшимися плодолистками, формироваться такой гинецей начинает как единое целое. При формировании кольцевого примордия на выпуклом или плоском цветоложе многочисленные индивидуальные тычинки на нем закладываются чередующимися кругами, мерность которых значительно превышает мерность околоцветника, или без видимого порядка заполняют все отведенное им пространство. Кольцевые примордии с акропетальным заложением тычинок (рис. 3б) можно наблюдать, например, у *Papaver*, *Eschscholzia*: Papaveraceae: Ranunculales (Ronse Decraene, Smets, 1990, 1992, 1993a; Ronse De Craene, 2003), *Nelumbo*: Nelumbonaceae: Proteales (Hayes et al., 2000), *Acacia*: Leguminosae: Fabales (Ronse Decraene, Smets, 1992; Prenner, 2011), *Caloncoba*, *Camptostylus*: Achariaceae: Malpighiales (Bernhard, Endress, 1999). В цветках с гипантием (т.е. на вогнутом цветоложе) образуются отдельные первичные примордии пучков тычинок (рис. 3в). Характерно, что пучки тычинок расположены напротив лепестков и даже конгенитально срастаются с ними — на основании молодого лепестка с внутренней, обращенной к гинецею его стороне появляется первичный примордий андроцея. По мере роста

гипантия первичные примордии подрастают по направлению к гинецею, и уже на них в акропетальном направлении закладываются индивидуальные тычинки. Этот редкий паттерн развития цветка найден, например, у *Melaleuca*, *Callistemon* и *Chamaelaucium* из семейства Myrtaceae (Ronse Decraene, Smets, 1991; Orlovich et al., 1998; Leins, Erbar, 2010).

Комплексная полиандрия с базипетальным заложением тычинок. У большей части растений с комплексной полиандрией индивидуальные тычинки на первичных примордиях закладываются базипетально — от гинецея к околоцветнику, многочисленные примеры приведены в обобщающих работах (например, Corner, 1946; Ronse Decraene, Smets, 1992; Endress, 2006, 2011a; Leins, Erbar, 2010). Таким образом, при комплексной базипетальной полиандрии не только тычинки закладываются после плодолистиков (но не андроцей целиком!), но и нарушен базовый акропетальный паттерн их появления.

Базипетальный паттерн может реализовываться на первичном кольцевом примордии (рис. 3г): тычинки закладываются чередующимися кругами или без определенного порядка, равномерно заполняя отведенное им пространство — например, у Dilleniaceae: Dilleniales (Endress, 1997), Salicaceae: Malpighiales (Bernhard, Endress, 1999), Capparaceae: Brassicales (Ronse Decraene, Smets, 1997), Lecythidaceae: Ericales (Tsou, Mori, 2007) и даже очень редко у Leguminosae: *Swartzia* (Tucker, 2003b). Второй вариант — заложение тычинок группами (рис. 3д), например, у Malvaceae: Malvales и Loasaceae: Cornales (Ronse Decraene, Smets, 1992; Leins, Erbar, 2010). Особенность кольцевого базипетального варианта (рис. 3г) в том, что при основании кольцевого примордия может начаться зональный рост — цветоложе вместе с первичным кольцевым примордием подрастет в направлении заложения тычинок, что позволяет получить большее их число. В случаях, когда зональный рост сосредоточен исключительно под андроцеем, формируется тычиночная трубка, как у Malvaceae.

При формировании пучков тычинок (рис. 3д) они чаще чередуются с лепестками — Hypericaceae: Malpighiales (Ronse Decraene, Smets, 1992; Leins, Erbar, 2010), Paeoniaceae: Saxifragales (Leins, Erbar, 2010), *Philadelphus*, *Carpenteria*: Hydrangeaceae: Cornales (Roels et al., 1997; Hufford, 1998), а если и расположены напротив них, то не образуют с ними комплекса — лепесток и противолежащий ему пучок тычинок закладываются отдельно — Theaceae: Ericales (Leins, Erbar, 2010), *Lagerstroemia*: Lythraceae: Myrtales (Ronse Decraene, Smets, 1991). Первичные примордии пучков тычинок появляются на выпуклом или вогнутом цветоложе. При вогнутом цветоложе происходит формирование гипантия, который удлиняется вместе с первичными примордиями андроцея по направлению к

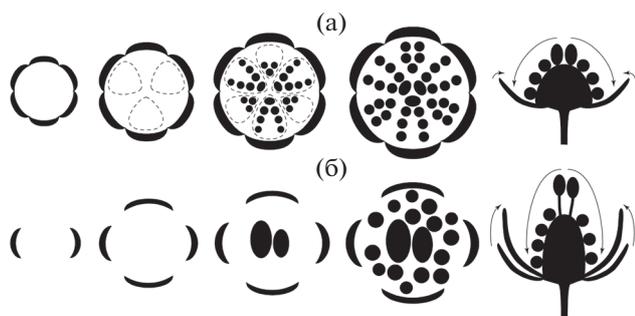


Рис. 4. Развитие инвертированных цветков. а – *Lacandonia*. б – *Trithuria*. Пунктирные линии – границы первичных/общих примордиев.

околоцветнику. На выпуклом цветоложе (у *Nyctaginia*) дополнительного роста цветоложа, насколько можно судить, нет – первичные примордии сразу формируются “нужного” размера.

Инвертированные цветки. Инвертированные цветки (рис. 4), несомненно, – самый интересный случай как отклонения от типичного для покрытосеменных плана строения цветка, так и от акропетального заложения органов. В инвертированных цветках андроцей занимает место гинецея в центре цветка, гинецей же расположен ближе к околоцветнику, на месте тычинок. Инвертировано и число соответствующих органов – тычинки в небольшом числе, в то время как плодололистиков много. Цветки такого строения найдены только у однодольной *Lacandonia* (*Triuridaceae*, *Pandanales*, рис. 4а) и у базального покрытосеменного *Trithuria* (*Hydatellaceae*, *Nymphaeales*, рис. 4б). Интерпретация репродуктивных структур *Lacandonia* как цветков общепринята (Ambrose et al., 2006; Rudall, 2008; Álvarez-Buylla, 2010). Относительно *Trithuria* существуют 2 точки зрения: ее репродуктивные единицы некоторые авторы считают псевдантиями – конденсированными соцветиями из редуцированных мужских и женских цветков (Endress, Doyle, 2009; Endress, 2010а), другие же придерживаются эвантовой интерпретации (Rudall et al., 2009; Sokoloff et al., 2010). В обоих родах околоцветник циклический, плодолостики свободны. Примечательно, что типичный порядок заложения околоцветник-андроцей-гинецей не нарушен (Ambrose et al., 2006; Rudall et al., 2007, 2009; Sokoloff et al., 2010). Сначала закладывается околоцветник, затем в центре цветка появляются тычинки, после них базипетально появляются примордии плодололистиков, самые молодые плодолостики находятся возле околоцветника. В обычных цветках при базовом акропетальном характере заложения органов определены позиции новых органов определяется уже имеющимися, в циклических цветках это приводит к четкому чередованию кругов органов. В инвертированных цветках этому требованию отве-

чает только околоцветник. Начиная с андроцея, у *Trithuria* (рис. 4б) расположение органов становится неупорядоченным (Rudall et al., 2007, 2009; Sokoloff et al., 2010). У *Lacandonia* (рис. 4а) после заложения околоцветника в центре цветка появляются три крупных округлых первичных примордия, они удлиняются с ростом цветоложа, затем на первичных примордиях появляется крупный зачаток тычинки и два ряда расположенных ниже него зачатков плодололистиков (Ambrose et al., 2006; Álvarez-Buylla, 2010). Одновременно с заложением тычинок появляются первичные примордии второй очереди (предназначенные только для заложения плодололистиков), они занимают три свободных сектора флоральной меристемы, первый плодолостик здесь закладывается ближе к тычинкам, остальные появляются ниже двумя рядами. На всех шести первичных примордиях по мере удлинения цветоложа в базипетальном направлении закладываются новые плодолостики. Сравнивая с комплексной базипетальной полиандрией можно сказать, что именно наличие общих примордиев является некоторой гарантией упорядоченного расположения органов, находящихся между околоцветником и центром цветка. Базипетальное развитие гинецея и андроцея можно наблюдать не только в обоеполюх, но и в однополюх цветках *Hydatellaceae* (Rudall et al., 2007), в то время как у *Triuridaceae* с однополюми цветками базипетальный характер заложения плодололистиков наблюдается только у *Triuris* (Ambrose et al., 2006), у остальных изученных родов все плодолостики закладываются одновременно на общем складчатом примордии или кругами в акропетальной последовательности (Rudall, 2008).

Инверсия “гинецей-андроцей” произошла, вероятно, из-за того, что представителям *Hydatellaceae* и *Triuridaceae* изначально были свойственны однополюе цветки и при переходе к обоеполюму цветку андроцей и гинецей поменялись местами. Большая часть *Triuridaceae* – действительно, двудомные растения. Положением *Lacandonia*, единственного представителя семейства с обоеполюм цветком, на молекулярно-филогенетических деревьях (например, Mennes et al., 2013) не оставляет сомнений во вторичном приобретении этим родом обоеполюго цветка. С *Trithuria* такой красивой картины не получается. Примерно половина видов *Trithuria* – двудомные или однодомные растения с однополюми цветками, вторая половина – имеют обоеполюе цветки (Sokoloff et al., 2008). Результаты анализа эволюции половой принадлежности цветков на молекулярно-филогенетических деревьях не дают однозначного результата (Anger et al., 2017, Graham et al., 2019).

Цветки с общими примордиями элементов околоцветника и тычинок. У некоторых высших двудольных с однокруговым или двукруговым андроцеем лепестки и противолежащие им тычинки закладываются общим примордием (Ronse

Decraene et al., 1993). Часто такие цветки приводят как пример нарушения акропетального порядка заложения органов — лепестки после тычинок (см. Sattler, 1973; Rudall, 2009, 2011). Уже само наличие общего примордия является свидетельством того, что лепестки закладываются одновременно с противолежащими им тычинками. У растений с однокруговым андроцеом развитие цветка начинается с заложения чашелистиков, затем, чередуясь с чашелистиками, появляются общие примордии лепестков и тычинок, последним закладывается гинецей, т.е. акропетальный порядок заложения околоцветника, андроцея и гинецея не нарушен (рис. 5а). У каждого из общих примордиев с самого начала присутствует “перетяжка” или углубление, разделяющая примордий на две части — из внешней, как правило, меньшей части развивается лепесток, а из крупной внутренней — тычинка. Тычинки в таких цветках не чередуются с лепестками. Подобный паттерн развития встречается у неродственных групп, например у представителей Primulaceae: Ericales (Ronse Decraene, Smets, 1995) и Plumbaginaceae: Caryophyllales (De Laet et al., 1995).

У высших двудольных в пентамерных или тетрамерных цветках с двукруговым андроцеом также возможны общие примордии лепестков и противолежащих им тычинок (рис. 5б–5в), при этом тычинки, лежащие напротив чашелистиков, закладываются “самостоятельно”. Последовательность развития цветка в большинстве подобных изученных случаев выглядит так — сначала на флоральной меристеме появляются примордии чашелистиков, затем одновременно примордии “свободных” тычинок и общие примордии лепестков и противолежащих им тычинок, последним закладывается гинецей (см. также Endress, 2010b). Интересным свойством этого паттерна развития, является то, что положение лежащих напротив чашелистиков тычинок может быть как снаружи, так и внутри от тычинок, расположенных на радиусе лепестков. Более того, изначальный характер их расположения может измениться в ходе развития цветка (Endress, 2010b, Leins, Erbar, 2010). Цветки такого устройства можно обнаружить, например, у Caryophyllaceae: Caryophyllales и Geraniaceae: Geraniales (Ronse Decraene, Smets, 1995; Ronse Decraene et al., 1998, Endress, 2010b).

В литературе часто можно встретить указания, что время появления общих примордиев лепестков и тычинок может быть различным. Для некоторых таксонов считают, что они появляются следующими за примордиями чашелистиков, опережая заложение “свободных” тычинок, для других — что сначала закладываются тычинки напротив чашелистиков и только после них появляются общие примордии (см. например Ronse Decraene, Smets, 1993b, 1995). Оба этих варианта при внимательном рассмотрении являются ошибкой

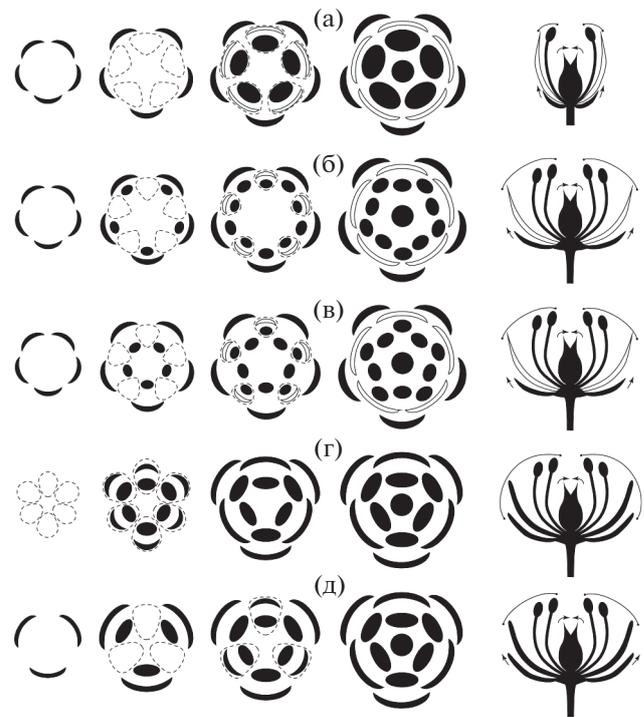


Рис. 5. Развитие цветков с общими примордиями элемент околоцветника + тычинка. а — цветок высшего двудольного с однокруговым андроцеом. б — цветок высшего двудольного с двукруговым андроцеом, тычинки напротив чашелистиков в наружном круге. в — цветок высшего двудольного с двукруговым андроцеом, тычинки напротив чашелистиков во внутреннем круге. г — цветок однодольного с шестью общими примордиями. д — цветок однодольного с тремя общими примордиями. Пунктирные линии — границы общих примордиев. На схемах продольных разрезов линиями без стрелок показаны органы, заложившиеся одновременно.

интерпретации данных. Во-первых, расположенные напротив лепестков тычинки (в данном случае в комплексе с лепестками) никогда не закладываются раньше тычинок, расположенных напротив чашелистиков (Endress, 2010b). Во-вторых, относительное время заложения органов устанавливаются исходя из размера примордиев (более крупные свидетельствуют о более раннем их появлении), но у двудольных с двукруговым андроцеом примордии лепестков и примордии расположенных напротив них тычинок обычно более мелкие, чем примордии тычинок напротив чашелистиков (Endress, 2010b). И в-третьих, изображений развивающихся цветков, на которых имеются только общие примордии или только примордии “свободных” тычинок и отсутствуют примордии другого типа обнаружить не удастся.

У растений с тримерными цветками также встречаются общие примордии элементов околоцветника и тычинок. Среди высших двудольных можно отметить *Caulophyllum*: Berberidaceae: Ra-

nunculales (Brett, Posluszny, 1982). У *Caulophyllum* два круга чашелистиков и два круга лепестков. И лепестки, и противолежащие им тычинки закладываются общими примордиями — сначала внешние, затем внутренние общие пары. Из-за наличия общих примордиев можно было бы сказать, что внутренние лепестки (но не весь околоцветник целиком) закладываются позднее внешних тычинок. Тем не менее в данном случае правильнее говорить об одновременном заложении венчика и андроеца, так как разделение всех общих примордиев на соответствующие части начинается одновременно.

В примерных цветках однодольных два круга элементов околоцветника и два круга тычинок. У *Allium*: Amaryllidaceae: Asparagales (Sattler, 1973), *Tofieldia*: Tofieldiaceae: Alismatales (Remizowa et al., 2006a) и *Scheuchzeria*: Scheuchzeriaceae: Alismatales (Posluszny, 1983; Volkova et al., 2016) и внешние, и внутренние листочки простого околоцветника закладываются общими примордиями с тычинками (рис. 5г). Все шесть общих примордиев появляются практически одновременно (наружные лишь немного ранее внутренних, лучше это заметно у *Allium*) и одновременно же разделяются на индивидуальные примордии листочков околоцветника и тычинок. Последним закладывается гинецей. Таким образом, заложение околоцветника и андроеца происходит одновременно.

У большей части однодольных, где обнаружены общие примордии (см. Endress, 1995; Hardy, Stevenson, 2000; Narita, Takahashi, 2008; Remizowa et al., 2012), они формируются только для внутренних элементов околоцветника и тычинок, причем околоцветник может быть как простой, так и двойной, с сильной дифференциацией наружных и внутренних элементов (рис. 5д). Как правило, после заложения внешних элементов околоцветника одновременно появляются примордии наружных тычинок и общие примордии внутренних элементов околоцветника и тычинок. Таким образом, внутренние элементы околоцветника и андроеца закладываются одновременно. Для некоторых Commelinaceae в литературе имеются сообщения о базипетальном развитии андроеца — наружные тычинки закладываются позднее появления общих примордиев (Hardy, Stevenson, 2000). Эту точку зрения можно опровергнуть, так как после заложения внешних тычинок на них сильно давят развивающиеся чашелистики, из-за этого наружные тычинки несколько задерживаются в развитии, их примордии меньше по размеру, что создает видимость позднего их заложения (см. также Endress, 2010b).

Итак, в олигомерных цветках с однокруговым или двукруговым андроецем наличие общих примордиев околоцветника и тычинок приводит к одновременному заложению по крайней мере внутренних элементов околоцветника и всего андроеца. С чем связано наличие общих приморди-

ев с эволюционной точки зрения — не совсем понятно. У двудольных общие примордии лепестков и тычинок отмечены только у растений с верхней завязью. У однодольных наличие общих примордиев не коррелирует, как кажется, ни с чем — они отмечены при любом положении завязи и любом типе околоцветника. Адаптивный смысл наличия общих примордиев также неясен. Архитектура цветков с общими примордиями весьма разнообразна и может быть достигнута и без их наличия. Синдромы опыления также самые разные. Можно было бы предположить, что в силу одновременного заложения большого числа органов сокращается абсолютное время развития цветка, но и это предположение не находит подтверждения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из приведенных выше примеров, случаи отклонения от строго акропетального заложения органов в цветках не редки. С уверенностью можно сказать, что этот феномен не встречается в спиральных цветках. У однодольных базипетальные паттерны отмечены только у некоторых Triuridaceae (Ambrose et al., 2006; Rudall, 2008; Alvarez-Buylla, 2010). Другие приведенные Рудалл (Rudall, 2011) примеры базипетального заложения органов у однодольных, строго говоря, таковыми не являются. Например, одновременное заложение тычинок и внутренних элементов околоцветника не свидетельствует о базипетальном заложении последних. В цветках с многочисленными тычинками при строго акропетальном порядке их заложения иногда внешние тычинки задерживаются в развитии, что связано, вероятно, с давлением на них околоцветника. Более сложный случай представляют пальмы (Arecaceae: Arecales) с полимерным андроецем. В оригинальных исследованиях (Uhl, Moore, 1977, 1980; Uhl, Dransfield, 1984; Uhl, 1988) показано, что у полиандричных пальм тычинки закладываются акропетально кругами или группами в виде дуг и секторов. При заложении тычинок группами сначала появляются группы напротив внешних элементов околоцветника, затем — напротив внутренних. Если тычинки закладываются секторами, то внутри сектора они появляются акропетально, располагаясь без видимого порядка. В самых многотычинковых цветках, все многочисленные неупорядоченно расположенные тычинки закладываются одновременно, но примордии крупнее ближе к центру цветка и тычинки, расположенные по периферии цветка, закладываются в развитии.

В циклических олигомерных цветках высших двудольных базипетальные паттерны связаны как правило с околоцветником, а в полимерных — с андроецем. Рудалл (Rudall, 2009, 2011), систематизируя разнообразие случаев базипетального заложения органов, предлагает выделять интразональные

и интерзональные базипетальные паттерны. Под зоной она понимает совокупность органов одного типа — зона чашелистиков, лепестков, тычинок или плодolistиков. Для однодольных деление околоцветника на зоны не уточняется. Большинство выявленных случаев базипетального заложения органов относятся к интразональным паттернам — органы закладываются базипетально в пределах одной зоны, как правило, это цветки с полимерным андроцеом. Из них необходимо удалить случаи задержки развития органов после их заложения, например, у *Aquilegia* (Ranunculaceae) многочисленные тычинки закладываются акропетально, но их созревание происходит базипетально (Feng et al., 1995; Toker, Hodges, 2005; Ren et al., 2011). Интерзональные варианты, встречающиеся в олигомерных цветках, более редки, здесь вся зона закладывается позже расположенной выше нее зоны, например, лепестки после тычинок. Надо сказать, что интерзональные варианты еще более редки, чем предлагает Рудалл (Rudall, 2009, 2011). Так, при заложении элементов околоцветника и противолежащих им тычинок общими примордиями нарушения акропетального порядка заложения органов, строго говоря, не происходит. Некоторые из приведенных примеров являются результатом спорной интерпретации исходных данных. Например, развитие цветка *Valeriana* в исходной работе Саттлер (Sattler, 1973) описывает так: сначала тычинки, затем лепестки, чашечка и гинецей. Приведенные иллюстрации, однако, свидетельствуют, что венчик закладывается по крайней мере одновременно с тычинками (на общем кольцевом меристематическом валике), такую последовательность заложения органов наблюдали и у *Centranthus* из того же семейства (Erbar, Leins, 1996). То же самое можно сказать и про *Stylidium* (Stylidiaceae, Asterales) — согласно Саттлеру (Sattler, 1973) развитие цветка этого растения также начинается с тычинок, затем появляются чашелистики и венчик. На иллюстрациях же видно, что венчик появляется одновременно с тычинками, а до этого — чашечка, именно такую картину описала Эрбар (Erbar, 1992). Оба растения имеют спайнолепестный венчик, закладывающийся кольцевым валиком. Интерпретация Саттлера связана с тем, что за появление органа в развитии цветка он принимает появление его свободной верхушки (Sattler, 1973). Также Саттлер не принимает концепции общих примордиев лепесток/тычинка у высших двудольных (при этом он не против общих примордиев листочек околоцветника/тычинка у однодольных с простым околоцветником), поэтому во всех случаях заложения лепестка и тычинки общим примордием последовательность развития интерпретирована как “тычинки перед венчиком”. Согласно представлениям Саттлера на крупном примордии тычинки или ниже него появляется примордий лепестка. Взгляды Саттлера не явля-

ются общепринятыми (Ronse De Craene et al., 1993; Leins, Erbar, 2010).

Все же случаи несомненных интерзональных паттернов существуют. В первую очередь, это олигомерные цветки некоторых астерид, особенно с плотными соцветиями, например, все Asteraceae, часть Dipsacaceae s.str. и Valerianaceae s.str. Несвоевременное (позже венчика) заложение чашечки можно объяснить с одной стороны редуцированными тенденциями, с другой — гетерохрония в развитии околоцветника позволяет сократить время развития (Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2017) и обеспечить более экономное расходование ресурсов. Так как чашечка для защиты бутона уже не нужна, то основная ее функция у перечисленных выше семейств — участие в распространении плодов. Разрастаться чашечка начинает именно ко времени образования плодов. Тем не менее, несмотря на позднее заложение чашечки развитие цветка начинается с околоцветника — венчик закладывается перед или, как у Valerianaceae s.str., одновременно с тычинками. Еще один интерзональный случай — заложение лепестков после тычинок у *Lythrum* (Cheung, Sattler, 1967; Sattler, 1973; Rudall, 2009) и *Trapa* (Sinjushin, 2018) из семейства Lythaceae (Myrtales). Цветки *Lythrum* сочетают два интразональных и один интерзональный паттерн — сначала закладывается чашечка, после нее подчашие, затем наружные тычинки, гинецей, внутренние тычинки и наконец — лепестки. У *Trapa* подчашие и тычинки напротив лепестков отсутствуют, развитие цветка начинается с заложения чашечки, затем напротив чашелистиков одновременно с началом формирования гипантия закладываются тычинки, следующими на гипантии, чередуясь с чашелистиками закладываются лепестки, последним появляется гинецей (Sinjushin, 2018). Из многочисленных представителей Lythaceae развитие цветка кроме *Lythrum* и *Trapa* изучено только у *Lagerstroemia*, для которой характерна комплексная базипетальная полиандрия на гипантии, при этом весь достаточно сложно организованный андроцей закладывается одновременно (Ronse De Craene, Smets, 1991). Единственное, что объединяет *Lagerstroemia*, *Lythrum* и *Trapa*, — наличие гипантия и очень маленькие размеры примордиев лепестков. После заложения лепестки долго не увеличиваются в размерах, вплоть до самых поздних стадий развития бутона. Похожий случай представляет *Dirachma*: Dirachmaceae: Rosales (Ronse De Craene, Miller, 2004), у *Dirachma* тычинки расположены в один круг напротив лепестков. Лепестки закладываются на гипантии позже тычинок, почти одновременно с плодolistиками. Заложение лепестков после тычинок характерно также для *Astrantia*: Apiaceae (Erbar, Leins, 1997; Erbar, 2010). У этого представителя зонтичных сначала общими примордиями закладываются чашелистики и тычинки (это, вероятно, единственный случай общих при-

мордиев такого типа), одновременно с разделением общих примордиев закладываются лепестки. По дефинитивной структуре цветка *Astrantia* ничем не отличается от других зонтичных. В целом в олигомерных цветках высших двудольных развитие начинается с околоцветника. При заложении чашечки после венчика мы имеем дело с базипетальным развитием околоцветника, при позднем заложении лепестков акропетальный паттерн в пределах околоцветника сохраняется.

Более драматические случаи интерзонального паттерна наблюдаются при заложении всех тычинок после гинецея. Здесь уже явное нарушение базовой последовательности – околоцветник-андроцей-гинецей. Заложение гинецея перед андроцеем установлено для некоторых видов *Senna*: Leguminosae: Fabales (Tucker, 1996; Marazzi, Endress, 2008), *Platycrater*: Hydrangeaceae: Cornales (Ge et al., 2007); *Napoleonaea*: Lecythidaceae: Ericales (Ronse De Craene, 2011) и *Conostegia*: Melastomataceae: Myrtales (Wanntorp et al., 2011). Характерно, что ближайшие родственники всех этих трех неродственных друг другу растений уже имеют склонность к позднему заложению тычинок. У бобовых при расположении тычинок более чем в один круг внутренние тычинки закладываются позже гинецея. Для Lecythidaceae, Melastomataceae и Hydrangeaceae в целом характерна комплексная полиандрия или заложение тычинок на гипантии. Таким образом, уже характерные для представителей названных семейств особенности доведены у “экстремалов” до предела. Было бы интересно изучить гистологические особенности флоральной меристемы и паттерн экспрессии “тычиночных” генов В-класса у этих растений, чтобы установить, является ли видимый порядок заложения органов точным отражением внутренних, не видимых с поверхности, процессов.

Большинство растений с проявлениями базипетальных паттернов – это растения с комплексной базипетальной полиандрией, т.е. околоцветник, андроцей и гинецей как совокупности соответствующих органов закладываются акропетально, тычинки на первичных примордиях закладываются базипетально. Остальные варианты комплексной полиандрии более редки. В чем привлекательность этого паттерна? Крупные цветки с многочисленными тычинками в качестве награды опылителю предоставляют пыльцу. В теории, чем больше тычинок, тем лучше. При строго акропетальном заложении органов гинецей вынужден “ждать”, пока не появятся примордии всех тычинок. Такой цветок развивается относительно долго, растениям приходится искать компромисс между увеличением числа тычинок и сокращением времени развития цветка. Переход к комплексной базипетальной полиандрии изящно снимает вопрос времени – индивидуальные тычинки формируются параллельно с гинецеем, а благодаря зональному росту в основании андроцея число тычинок мож-

но еще увеличить (Endress, 2006). Особенно многочисленными получаются тычинки на кольцевых первичных примордиях. Наличие зонального роста в основании андроцея выгодно отличает базипетальную от акропетальной комплексной полиандрии и простой полиандрии на гипантии с заложением части тычинок после гинецея. При акропетальной комплексной полиандрии нет возможности увеличить число тычинок после заложения гинецея – первичные примордии сразу демонстрируют свой конечный размер, число тычинок в этом случае можно увеличивать только уменьшением размера индивидуальных примордиев тычинок относительно размера первичного примордия. Акропетальное заложение тычинок на удлиняющемся гипантии, по-видимому, трудно контролировать с генетической точки зрения – чаще при увеличении размеров гипантия дополнительные тычинки появляются не ко внутри от уже имеющихся и частично после заложения гинецея, а между ними и перед заложением плодолистиков, т.е. увеличивается не число кругов тычинок, а их число в уже имеющихся кругах (см. Ronse De Craene, Smets, 1991, 1992; Hufford, 1998). И хотя простая полиандрия на гипантии – второй по распространенности паттерн развития полимерного андроцея у высших двудольных с циклическими цветками, число тычинок в таких цветках редко достигает такого в цветках со вторичной полиандрией.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, для большинства покрытосеменных характерен строго акропетальный порядок заложения органов цветка. Отклонения от этого порядка можно встретить только в циклических цветках. Для того, чтобы лучше понять разнообразие отклонений от строго акропетального порядка заложения органов в цветках можно построить пространство логических возможностей по двум параметрам – акропетальное/базипетальное заложение совокупностей органов, т.е. околоцветник-андроцей-гинецей и акропетальное/базипетальное заложение органов в пределах одной категории (табл. 1). В целом, цветковые растения очень неохотно нарушают базовую акропетальную последовательность заложения категорий органов “околоцветник-андроцей-гинецей”. Отклонения от этой последовательности проявляются в основном в том, что 1) часть органов одной категории закладывается одновременно или после расположенной выше органов другой категории (внутренние элементы околоцветника одновременно с тычинками, часть тычинок после гинецея), 2) часть или все органы определенной категории закладываются позже расположенной выше категории органов, но в этом случае они закладываются на “своевременно” появившихся первичных примордиях (часть или все индивиду-

Таблица 1. Возможное пространство логических возможностей паттернов развития цветка

	Органы внутри каждой категории акропетально	Околоцветник базипетально	Андроцей базипетально	Гинецей базипетально
Околоцветник-андроцей-гинецей акропетально	Базовый вариант	Цветки с подчашием (листочки подчашия после чашелистиков и обычно одновременно с лепестками); олигомерные цветки (чашечка после лепестков)	Цветки с полимерным андроцеом и комплексной полиандрией	
Частичное отклонение от строго акропетального порядка “околоцветник-андроцей-гинецей”	Внутренние элементы околоцветника одновременно с андроцеом (цветки с общими примордиями); <i>Lythrum, Trapa, Dirachma, Astrantia</i> – лепестки после андроцея; часть тычинок после гинецея в цветках с полимерным андроцеом и простой полиандрией на гипантии или комплексной полиандрией	Олигомерные цветки (чашечка после лепестков и одновременно с андроцеом или после него)	Часть тычинок после гинецея в цветках с полимерным андроцеом и комплексной полиандрией	
Полное отклонение от строго акропетального порядка “околоцветник-андроцей-гинецей”	Околоцветник одновременно с андроцеом (цветки с общими примордиями); <i>Senna, Conostegia</i> – андроцей после гинецея		<i>Platycrater, Napoleonaea</i> – андроцей после гинецея	Инвертированные цветки

альные тычинки после гинецея при комплексной полиандрии), 3) одновременное заложение двух категорий органов (околоцветник одновременно с андроцеом у некоторых однодольных) и 4) все органы определенной категории после вышерасположенных органов другой категории (гинецей после андроцея в инвертированных цветках, редкие случаи заложения всех тычинок после гинецея у высших двудольных). Заложение органов цветка всегда начинается с околоцветника и почти всегда заканчивается гинецеом (кроме случаев простой полиандрии на гипантии, где часть тычинок закладываются позже гинецея и кроме специально оговариваемых случаев у высших двудольных). В пределах каждой категории заложение органов также обычно акропетальное. Базипетальное заложение элементов околоцветника можно наблюдать в олигомерных цветках выс-

ших двудольных (чашелистики после лепестков у астерид, листочки подчашия после чашелистиков в цветках с подчашием). Базипетальное развитие андроцея характерно для нескольких несвязанных близким родством групп двудольных с комплексной полиандрией. Базипетальное развитие гинецея можно обнаружить только в инвертированных цветках.

Все эти разнообразные паттерны возникают с одной стороны независимо в неродственных друг другу семействах и даже порядках покрытосеменных, а с другой стороны роды, принадлежащие одному семейству (а иногда и виды одного рода) могут демонстрировать разные паттерны развития цветка. Например, у *Hydrangeaceae* зафиксированы типичный паттерн, простая полиандрия на гипантии, комплексная полиандрия и заложение всего андроцея после гинецея (Roels et al.,

1997; Hufford, 1998, Ge et al., 2007). С уверенностью можно сказать, что отклонения от типичного варианта развития цветка сосредоточены в основном в группе высших двудольных (eudicots), но это далеко не единственная группа растений с циклическим цветком. Причины возникновения того или иного паттерна, его адаптивный смысл также не всегда ясны.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (базальные группы покрытосеменных, проект 18-04-00797а) и РНФ (однодольные, пространство логических возможностей, проект 19-14-00055).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевская Н.А., Белоконь И.П., Щербакова А.А. Краткая история ботаники. М., 1968. 307 с.
- Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
- Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Хохряков А.П. О некоторых закономерностях эволюции цветка // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 163—172.
- Ajania Y., Bull-Hereñu K., Classen-Bockhoff R. Patterns of flower development in Apiaceae—Apioidae // *Flora*. 2016. V. 221. P. 38—45.
- Álvarez-Buylla E.R., Ambrose B.A., Flores-Sandoval E., Englund M., Garay-Arroyo A., García-Ponce B., de la Torre-Bárcena E., Espinosa-Matías S., Martínez E., Piñeyro-Nelson A., Engström P., Meyerowitz E.M. B-Function Expression in the Flower Center Underlies the Homeotic Phenotype of *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae) // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 3543—3559.
- Ambrose B.A., Espinosa-Matías S., Vázquez-Santana S., Vergara-Silva F., Martínez E., Márquez Guzmán J., Álvarez-Buylla E.R. Comparative developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual reproductive axes of *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae) // *Amer. J. Bot.* 2006. V. 93. P. 15—35.
- Anger N., Fogliani B., Scutt C.P., Gâteblé G. Dioecy in *Amborella trichopoda*: evidence for genetically based sex determination and its consequences for inferences of the breeding system in early angiosperms // *Ann. Bot.* 2017. V. 119. P. 591—597.
- Barton M.K. Twenty years on: The inner workings of the shoot apical meristem, a developmental dynamo // *Dev. Biol.* 2010. V. 341. P. 95—113.
- Bello M.A., Martínez-Asperilla A., Fuertes-Aguilar J. Floral development of *Lavatera trimestris* and *Malva hispanica* reveals the nature of the epicalyx in the *Malva* generic alliance // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. V. 181. P. 84—98.
- Bernhard A., Endress P.K. Androecial development and systematics in Flacourtiaceae s.l. // *Plant Syst. Evol.* 1999. V. 215. P. 141—155.
- Brett J.F., Posluszny U. Floral development in Caulophyllum thalictroides (Berberidaceae) // *Can. J. Bot.* 1982. V. 60. P. 2133—2141.
- Cheung M., Sattler R. Early floral development of *Lythrum salicaria* // *Can. J. Bot.* 1967. V. 45. P. 1609—1618.
- Classen-Bockhoff R. The shoot concept of the flower: Still up to date? // *Flora*. 2016. V. 221. P. 46—53.
- Corner E.J.H. Centrifugal stamens. // *J. Arnold. Arbor.* 1946. V. 27. P. 423—437.
- Cronquist A. Phylogeny and Taxonomy of the Compositae // *Am. Midl. Nat.* 1955. V. 53. P. 478—511.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Bronx: The New York Botanic Garden, 1988. 555 p.
- De Laet J., Clickemallie D., Jansen S., Smets E. Floral ontogeny in the Plumbaginaceae // *J. Plant Res.* 1995. V. 108. P. 289—304.
- Decraene L.P., Smets E.F. Complex polyandry in the Magnoliatae: definition, distribution and systematic value // *Nord. J. Bot.* 1992. V. 12. P. 621—649.
- Decraene L.P., Smets E.F. The floral development of *Neurada procumbens* L. (Neuradaceae) // *Acta. Bot. Neerl.* 1995. V. 45. P. 229—241.
- Denay G., Chahtane H., Tichtinsky G., Percy F. A flower is born: an update on Arabidopsis floral meristem formation // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2017. V. 35. P. 15—22.
- Donoghue M.J., Doyle J.A. Seed plant phylogeny: Demise of the anthophyte hypothesis? // *Curr. Biol.* 2000. V. 10. P. R106—R109.
- Doyle J.A. Integrating Molecular Phylogenetic and Paleobotanical Evidence on Origin of the Flower // *Int. J. Plant Sci.* 2008. V. 169. P. 816—843.
- Doyle J.A. Molecular and Fossil Evidence on the Origin of Angiosperms // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2012. V. 40. P. 301—326.
- Endress P.K. Floral phyllotaxis and floral evolution // *Bot. Jahrb. Syst.* 1987. V. 108. P. 417—438.
- Endress P.K. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny // *Bot. J. Linn. Soc.* 1990. V. 39. P. 153—175.
- Endress P.K. Major traits of monocot flowers // *Monocotyledons: Systematics and Evolution: In 2 vol.* Wristable, Kent: Wristable Litho Printers Ltd., 1995. V. 1. P. 43—79.
- Endress P.K. Relationships between floral organization, architecture, and pollination mode in *Dillenia* (Dilleniaceae) // *Plant Syst. Evol.* 1997. V. 206. P. 99—118.
- Endress P.K. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // *Adv. Bot. Res.* 2006. V. 44. P. 1—61.
- Endress P.K., Doyle J.A. Floral phyllotaxis in basal angiosperms: development and evolution // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007. V. 10. P. 52—57.
- Endress P.K. The Whole and the Parts: Relationships Between Floral Architecture and Floral Organ Shape, and Their Repercussions on the Interpretation of Fragmentary Floral Fossils // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 2008. V. 95. P. 101—120.
- Endress P.K., Doyle J.A. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations // *Amer. J. Bot.* 2009. V. 96. P. 22—66.
- Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // *J. Syst. Evol.* 2010a. V. 48. P. 225—239.
- Endress P.K. Synorganisation without organ fusion in the flowers of *Geranium robertianum* (Geraniaceae) and its not so trivial obdiplostemony // *Ann. Bot.* 2010b. V. 106. P. 687—695.

- Endress P.K.* Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // *Amer. J. Bot.* 2011a. V. 98. P. 370–396.
- Endress P.K.* Changing views of flower evolution and new questions // *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special volume. Series 80.* Cambridge: Cambridge University Press, 2011b. P. 120–141.
- Endress P.K., Doyle J.A.* Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms // *Taxon.* 2015. V. 64. P. 1093–1116.
- Endress P.K.* The morphological relationship between carpels and ovules in angiosperms: pitfalls of morphological interpretation // *Bot. J. Linn. Soc.* 2019. V. 189. P. 201–227.
- Erbar C.* Floral development of two species of *Stylidium* (Stylidiaceae) and some remarks on the systematic position of the family Stylidiaceae // *Can. J. Bot.* 1992. V. 70. P. 258–271.
- Erbar C.* Floral organ determination and ontogenetical patterns during Angiosperm evolution // *Int. J. Plant Dev. Biol.* 2010. V. 4. P. 1–6.
- Erbar C., Leins P.* Distribution of the character states “early” and “late sympetaly” within the “Sympetalae Tetracyclae” and presumably related groups // *Botanica Acta.* 1996. V. 109. P. 427–440.
- Erbar C., Leins P.* Different Patterns of Floral Development in Whorled Flowers, Exemplified by Apiaceae and Brassicaceae // *Int. J. Plant Sci.* 1997. V. 158. P. S49–S64.
- Feng M., Fu D.-Z., Liang H.-X., Lu A.-M.* Floral morphogenesis of *Aquilegia L.* (Ranunculaceae) // *Acta Bot. Sin.* 1995. V. 37. P. 791–794.
- Friedman W.E.* The meaning of Darwin’s “abominable mystery” // *Amer. J. Bot.* 2009. V. 96. P. 5–21.
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R.* The Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 600 p.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R.* Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2006. V. 232. P. 251–293.
- Ge L.P., Lu A.M., Gong C.E.* Ontogeny of the fertile flower in *Platycrater arguta* // *Int. J. Plant Sci.* 2007. V. 168. P. 835–844.
- Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Wong G.K.-S., Ruhfel B.R., Soltis D.E.* Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history // *Amer. J. Bot.* 2018. V. 105. P. 291–301.
- Graham S.W., Iles W.J.* Different gymnosperm outgroups have (mostly) congruent signal regarding the root of flowering plant phylogeny // *Amer. J. Bot.* 2009. V. 96. P. 216–227.
- Graham S., Gerelle W., Jost M., Logacheva M., Sauquet H., Moore M., Les D., Macfarlane T., Remizowa M., Conran J., Wanke S., Rudall P.J., Sokoloff D., Marques I.* Connecting phylogenetic and microevolutionary views on dioecy evolution: insights from an ancient angiosperm lineage (Hydatellaceae, Nymphaeales) // *Botany* 2019. Abstracts. Abstract 1033. <https://2019.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=1033>
- Hansen A., Hansmann S., Samigullin T., Antonov A., Martin W.* Gnetum and the Angiosperms: Molecular Evidence that Their Shared Morphological Characters Are Convergent, Rather than Homologous // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 1006–1009.
- Hardy C.R., Stevenson D.W.* Floral Organogenesis in Some Species of *Tradescantia* and *Callisia* (Commelinaceae) // *Int. J. Plant Sci.* 2000. V. 161. P. 551–562.
- Harris E.M.* Inflorescence and floral ontogeny in asteraceae: A synthesis of historical and current concepts // *Bot. Rev.* 1995. V. 61. P. 93–278.
- Hayes V., Schneider E.L., Carlquist S.* Floral Development of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) // *Int. J. Plant Sci.* 2000. V. 161. P. S183–S191.
- Herendeen P.S., Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R.* Palaeobotanical Redux: How Old are the Angiosperms? // *Nature Plants.* 2017. V. 3. P. 1–8.
- Hollender C.A., Geretz A.C., Slovin J.P., Liu Z.* Flower and early fruit development in a diploid strawberry, *Fragaria vesca* // *Planta.* 2012. V. 235. P. 1123–1139.
- Hufford L.* Early development of androecia in polystemonous Hydrangeaceae // *Amer. J. Bot.* 1998. V. 85. P. 1057–1067.
- Innes R.L., Remphrey W.R., Lenz L.M.* An analysis of the development of single and double flowers in *Potentilla fruticosa* // *Can. J. Bot.* 1989. V. 67. P. 1071–1079.
- Kwiatkowska D.* Flowering and apical meristem growth dynamics // *J. Exp. Bot.* V. 59. P. 187–201.
- Landau U., Asis L., Eshed Williams L.* The ERECTA, CLAVATA and class III HD-ZIP Pathways Display Synergistic Interactions in Regulating Floral Meristem Activities // *PLOS ONE.* 2015. V. 10. e0125408.
- Leins P., Erbar C.* Flower and Fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart science publishers, 2010. 439 p.
- Maas F.M., Hofman-Eijer L.B., Hulsteyn K.* Flower Morphogenesis in *Rosa hybrida* “Mercedes” as Studied by Cryo-scanning Electron and Light Microscopy. Effects on Light and Shoot Position on a Branch // *Ann. Bot.* 1995. V. 75. P. 199–205.
- Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L., Hernández-Hernández T.* A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity // *New Phytol.* 2015. V. 207. P. 437–453.
- Marazzi B., Endress P.K.* Patterns and development of floral asymmetry in *Senna* (Leguminosae, Cassiinae) // *Amer. J. Bot.* 2008. V. 95. P. 22–40.
- Mennes C.B., Smets E.F., Moses S.N., Merckx V.S.F.T.* New insights in the long-debated evolutionary history of Triuridaceae (Pandanales) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2013. V. 69. P. 994–1004.
- Naghiloo S., Classen-Bockhoff R.* Developmental Changes in Time and Space Promote Evolutionary Diversification of Flowers: A Case Study in Dipsacoideae // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. article 1665.
- Narita M., Takahashi H.* A comparative study of shoot and floral development in *Paris tetraphylla* and *P. verticillata* (Trilliaceae) // *Pl. Syst. Evol.* 2008. V. 272. P. 67–78.
- Orlovich D.A., Drinnan A.N., Ladiges P.Y.* Floral development in *Melaleuca* and *Callistemon* (Myrtaceae) // *Aust. Syst. Bot.* 1998. V. 11. P. 689–710.
- Posluszny U.* Re-evaluation of certain critical relationships in the Alismatidae: floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae) // *Amer. J. Bot.* 1983. V. 70. P. 925–533.
- Prenner G.* Floral ontogeny in *Lathyrus latifolius* (Fabaceae-Vicieae) // *Phyton.* 2003. V. 43. P. 392–400.
- Prenner G.* Floral ontogeny of *Acacia celastrifolia*: an enigmatic mimosoid legume with pronounced polyandry and multiple carpels // *Flowers on the Tree of Life. Sys-*

- tematics Association Special volume. Series 80. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 256–278.
- Remizowa M.V., Rudall P.J., Choob V.V., Sokoloff D.D.* Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level // *Ann. Bot.* 2013. V. 112. P. 1553–1566.
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* Patterns of floral structure and orientation in Japonolirion, Narthecium, and Tofieldia // *Aliso*. 2006. V. 22. P. 159–171.
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* Evolutionary history of the monocot flower // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 2010. V. 97. P. 617–645.
- Ren Y., Gu T., Chang H.* Floral development of Dichocarpum, Thalicttrum, and Aquilegia (Thalictroideae, Ranunculaceae) // *Plant Syst. Evol.* 2011. V. 292. P. 203–213.
- Roels P., Decraene L.P., Smets E.F.* A floral ontogenetic investigation of the Hydrangeaceae // *Nord. J. Bot.* 1997. V. 17. P. 235–254.
- Ronse De Craene L.* The Evolutionary Significance of Homeosis in Flowers: A Morphological Perspective // *Int. J. Plant Sci.* 2003. V. 164. P. S225–S235.
- Ronse De Craene L.P.* Floral development of Napoleonaea (Lecythidaceae), a deceptively complex flower // *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special volume. Series 80.* Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 279–265.
- Ronse De Craene L.* Meristic changes in flowering plants: How flowers play with numbers // *Flora*. 2016. V. 221. P. 22–37.
- Ronse De Craene, L.P., Miller A.G.* Floral development and anatomy of Dirachma socotrana, (Dirachmaceae): a controversial member of the Rosales // *Plant Syst. Evol.* 2004. V. 249. P. 111–127.
- Ronse Decraene L.P., Clinckemaillie D., Smets E.* Stamen-Petal Complexes in Magnoliata // *Bull. Jard. Bot. Belg.* 1993. V. 62. P. 97–112.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.* The Systematic Relationship between Begoniaceae and Papaveraceae: A Comparative Study of Their Floral Development // *Bull. Jard. Bot. Belg.* 1990. V. 60. P. 229–273.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.* The impact of receptacular growth on polyandry in the Myrtales // *Bot. J. Linn. Soc.* 1991. V. 105. P. 257–269.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.* The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery // *Bot. J. Linn. Soc.* 1993a. V. 113. P. 285–350.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.* Dédoublément revisité: towards a renewed interpretation of the androecium of the Magnoliophytina // *Bot. J. Linn. Soc.* 1993b. V. 113. P. 103–124.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.* The distribution and systematic relevance of the androecial character oligomery // *Bot. J. Linn. Soc.* 1995. V. 118. P. 193–247.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.* A floral ontogenetic study of some species of Capparis and Boscia, with special emphasis on the androecium // *Bot. Jahrb. Syst.* 1997. V. 119. P. 231–255.
- Ronse Decraene L.P., Smets E.F., Vanvinckenroye P.* Pseudodiplostemony, and its implications for the evolution of the androecium in the Caryophyllaceae // *J. Plant Res.* 1998. V. 111. P. 25.
- Rudall P.J.* Fascicles and Filamentous Structures: Comparative Ontogeny of Morphological Novelities in Triuridaceae // *Int. J. Plant Sci.* 2008. V. 169. P. 1023–1037.
- Rudall P.J.* All in a spin: centrifugal organ formation and floral patterning // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2010. V. 13. P. 108–114.
- Rudall P.J.* Centrifugal stamens in a modern phylogenetic context: Was Corner right? // *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special volume. Series 80.* Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 142–155.
- Rudall P.J., Remizowa M.V., Prenner G., Prychid C.J., Tuckett R.E., Sokoloff D.D.* Nonflowers near the base of extant angiosperms? Spatiotemporal arrangement of organs in reproductive units of Hydatellaceae and its bearing on the origin of the flower // *Amer. J. Bot.* 2009. V. 96. P. 67–82.
- Rudall P.J., Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Conran J.G., Davis J.I., Macfarlane T.D., Stevenson D.W.* Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage // *Amer. J. Bot.* 2007. V. 94. P. 1073–1092.
- Sattler R.* Organogenesis of flowers : a photographic text-atlas. Toronto: University of Toronto Press, 1973. 207 p.
- Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J.A., Endress P.K., Bailes E.J., Barroso de Moraes E., Bull-Hereñu K., Carrive L., Chartier M., Chomicki G., Coiro M., Cornette R., El Ottra J.H.L., Epicoco C., Foster C.S.P., Jabbour F., Haevermans A., Haevermans T., Hernández R., Little S.A., Löfstrand S., Luna J.A., Massoni J., Nadot S., Pamperl S., Prieu C., Reyes E., Dos Santos P., Schoonderwoerd K.M., Sontag S., Soulebeau A., Yannick Staedler, Tschan G.F., Leung A.W., Schönenberger J.* The ancestral flower of angiosperms and its early diversification // *Nature Comm.* 2017. V. 8. article 16047.
- Sauquet H., von Balthazar M., Doyle J.A., Endress P.K., Magallón S., Staedler Y., Schönenberger J.* Challenges and questions in reconstructing the ancestral flower of angiosperms: A reply to Sokoloff et al. // *Amer. J. Bot.* 2018. V. 105. P. 127–135.
- Semple J.C.* Quadruple, triple, double, and simple pappi in the goldenasters, subtribe Chrysopsidinae (Asteraceae: Astereae) // *SIDA, Contributions to Botany.* V. 22. P. 503–531.
- Schönenberger J.* Floral structure, development and diversity in Thunbergia (Acanthaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1999. V. 130. P. 1–36.
- Schönenberger J., Endress P.K.* Structure and Development of the Flowers in Mendoncia, Pseudocalyx, and Thunbergia (Acanthaceae) and Their Systematic Implications // *Int. J. Plant Sci.* 1998. V. 159. P. 446–465.
- Sinjushin A.A.* Revisiting the floral structure and ontogeny of Trapa natans L. (Lythraceae) // *Wulfenia*. 2018. V. 25. P. 57–70.
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Macfarlane T.D., Rudall P.J.* Classification of the early-divergent angiosperm family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa // *Taxon.* 2008. V. 57. P. 179–200.
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Yadav S.R., Rudall P.J.* Development of reproductive structures in the sole Indian species of Hydatellaceae, Trithuria konkanensis, and its morphological differences from Australian taxa // *Aust. Syst. Bot.* 2010. V. 23. P. 217–228.
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Bateman R.M., Rudall P.J.* Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? // *Amer. J. Bot.* 2018. V. 105. P. 5–15.
- Taylor E.L., Taylor T.N.* Seed ferns from the late Paleozoic and Mesozoic: Any angiosperm ancestors lurking there? // *Amer. J. Bot.* 2009. V. 96. P. 237–251.

- Tsou C. Mori S.A.* Floral organogenesis and floral evolution of the Lecythidoideae (Lecythidaceae) // *Amer. J. Bot.* 2007. V. 94. P. 716–736.
- Tucker S.C.* Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia* sensu stricto, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae); a study in convergence. // *Amer. J. Bot.* 1996. V. 83. P. 687–711.
- Tucker S.C.* Floral development in Tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus* // *Amer. J. Bot.* 2000. V. 87. P. 1385–1407.
- Tucker S.C.* Floral Development in Legumes // *Plant Physiol.* 2003a. V. 131. P. 911–926.
- Tucker S.C.* Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): distribution and role of the ring meristem // *Amer. J. Bot.* 2003b. V. 90. P. 1271–1292.
- Tucker S.C., Hodges S.A.* Floral Ontogeny of *Aquilegia*, *Semiaquilegia*, and *Enemion* (Ranunculaceae) // *Int. J. Plant Sci.* 2005. V. 166. P. 557–574.
- Uhl N.W.* Floral organogenesis in palms // In: *Aspects of floral development*. Berlin: J. Cramer, 1988. P. 25–44.
- Uhl N.W., Dransfield J.* Development of the inflorescence, androecium and gynoecium with reference to palms // In: *Contemporary problems in plant anatomy*. New York: Academic Press, New York, 1984. P. 397–449.
- Uhl N.W., Moore H.E.* Centrifugal stamen initiation in phytotelephantoid palms // *Amer. J. Bot.* 1977. V. 64. P. 1152–1161.
- Uhl N.W., Moore H.E.* Androecial development in six polyandrous genera representing five major groups of palms // *Ann. Bot.* 1980. V. 45. P. 57–75.
- Volkova O.A., Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Severova E.E.* A developmental study of pollen dyads and notes on floral development in *Scheuchzeria* (Alismatales: Scheuchzeriaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. V. 182. P. 791–810.
- Wanntorp L., Puglisi C., Penneys D., Ronse De Craene L.P.* Multiplication of floral organs in flowers – a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales) // *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special volume. Series 80*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 218–235.
- Wettstein R.* 1924. *Handbuch der Systematischen Botanik*. Franz Deuticke: Leipzig und Wien. 994 p.
- Wickett N.J., Mirarab S., Nguyen N., Warnow T., Carpenter E., Matasci N., Ayyampalayam S., Barker M.S., Burleigh J.G., Gitzendanner M.A., Ruhfel B.R., Wafula E., Der J.P., Graham S.W., Mathews S., Melkonian M., Soltis D.E., Soltis P.S., Miles N.W., Rothfels C.J., Pokorny L., Shaw A.J., DeGironimo L., Stevenson D.W., Surek B., Villarreal J.C., Roure B., Philippe H., dePamphilis C.W., Chen T., Deyholos M.K., Baucom R.S., Kutschan T.M., Augustin M.M., Wang J., Zhang Y., Tian Z., Yan Z., Wu X., Sun X., Wong G.K., Leebens-Mack J.* Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants // *PNAS*. 2014. V. 111. P. E4859–E4868.
- Zagórska-Marek B.* Phyllotaxic diversity in *Magnolia* flowers. *Acta Soc. Bot. Polon.* 1994. V. 63. P. 117–137.

One Step Forward, Two Steps Back: Non-Acropetal Patterns of Initiation of Floral Organs in Angiosperms

M. V. Remizowa*

Department of Higher Plants, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, 1 (12), Moscow, 119234 Russia

**e-mail: margarita.remizowa@gmail.com*

Received May 13, 2019; revised June 1, 2019; accepted June 8, 2019

In the majority of angiosperms, the floral organs are initiated acropetally – the first organs to be initiated are the perianth members and the last organs are the carpels. The relatively rare examples of non-acropetal patterns of organ initiation can be found in oligomeric as well as in polymeric flowers. Taxa sharing the same non-acropetal developmental patterns are not necessarily closely related to each other and thus similarities in their floral structure and development should be regarded as convergences. And vice versa, representatives of the same family often show different patterns of initiation of floral organs. Flowers with the same groundplan can demonstrate either typical acropetal or non-acropetal developmental pattern. In other words, the floral developmental patterns are rather homoplastic. Non-acropetal patterns (and reversals to the acropetal condition) appeared many times in angiosperm evolution. Such labile and apparently saltational transitions are probably due to special features of floral meristems and modular organisation of angiosperm flowers.

Keywords: morphogenesis, flower, floral development, acropetal pattern, basipetal pattern, phyllotaxis, oligomery, polymery, common primordia

ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

© 2019 г. Н. Д. Озернюк*

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия***e-mail: ozernyuk@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.05.2019 г.

После доработки 02.07.2019 г.

Принята к публикации 08.07.2019 г.

Основы современной эволюционной биологии развития (evo-devo) были заложены К. Бэрром, автором закона зародышевого сходства. Последующее развитие evo-devo связано с доказательством эволюционного родства беспозвоночных и позвоночных (А.О. Ковалевский). Следующий этап развития данного направления — создание теории филэмбриогенеза (А.Н. Северцов), а также концепции целостности организма в онто- и филогенезе (И.И. Шмальгаузен). Новое направление evo-devo — идея надгеномного (эпигенетического) уровня регуляции онто- и эволюционных процессов (К. Уоддингтон). На современном этапе развития концепции evo-devo, связанной с именами С. Гулда, П. Альберча, К. МакНамары и др., основное внимание уделяется анализу роли гетерохроний в эволюционных преобразованиях, а также молекулярным механизмам этих процессов: “генам гетерохроний”, микро РНК.

Ключевые слова: evo-devo, закон зародышевого сходства, теория филэмбриогенеза, эпигенетическая регуляция, макро- и микроэволюционные процессы, гетерохронии, гены гетерохроний

DOI: 10.1134/S0475145019060065

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших достижений современной эволюционной биологии стало рождение эволюционной биологии развития. Идеи взаимосвязи онтогенетических и филогенетических процессов высказывались еще на заре эволюционной биологии. Взаимосвязь этих процессов уже в то время для многих исследователей казалась естественной. К. Бэр, Э. Геккель, Ф. Мюллер, А.О. Ковалевский, В. Гарстанг, Г. де Бир, А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен внесли решающий вклад в понимание роли индивидуального развития в эволюционных превращениях организмов. Если для Геккеля эта взаимосвязь была в значительной мере механической (филогенез — “механическая” причина онтогенеза), то впоследствии эта проблема анализировалась более основательно. В частности, А.Н. Северцов (1939) предложил концепцию, согласно которой изменения на ранних этапах онтогенеза (архаллакисы) приводят к радикальным перестройкам развития, тогда как изменения поздних этапов (анаболии) не связаны с коренными изменениями плана строения. Во второй половине прошлого столетия интерес к изучению взаимодействия онто- и филогенеза значительно возрос в связи с привлечением к решению данной проблемы достижений молекулярной биологии, молекулярной генетики и сравнительной геномики.

В этот период удалось установить новые механизмы (прежде всего, генетические) взаимодействия индивидуального и исторического развития. Однако участие генетических механизмов в регуляции эволюционных и онтогенетических процессов было постулировано значительно раньше. В 1932 г. Т. Морган (Morgan, 1932a, b), а в 1937 г. его ученик Ф. Добржанский (Dobzhansky, 1937) предложили генетический подход к объяснению эволюционных, а позднее и онтогенетических процессов. В частности, Ф. Добржанский определил эволюцию как изменение частот генов. Следующий шаг в этом новом направлении был сделан Э. Льюисом (Levis, 1978, 1985), который предложил гипотезу о связи мутаций с эволюционными процессами. Данная гипотеза базировалась на представлениях С. Оно (Ohno, 1970) об эволюции путем дубликации генов и их последующей дивергенции за счет мутаций паралогичных генов. По Э. Льюису, дублицированные гены в разных частях тела (на примере дрозофилы) в результате дивергенции формировали новые структуры за счет различий мутационных процессов.

Однако в 1970-е годы возобновился интерес к гетерохрониям как ведущему механизму эволюционных трансформаций в онто- и филогенезе. Усилиями С. Гулда, П. Алберча, МакНамары и других исследователей была показана роль гетерохроний. Конечно, evo-devo не сводится только

к анализу гетерохроний. В 1977 г. направление, связанное с анализом взаимодействия онто- и филогенеза, стало самостоятельным разделом эволюционной биологии и получило название эволюционной биологии развития (evo-devo). Таким образом, эволюционная биология развития изучает изменения онтогенеза, имеющие филогенетические последствия. Речь идет, прежде всего, об эволюции программ развития, основанной на изменении генных регуляторных сетей и эпигенетическом контроле онтогенетических процессов.

НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП СТАНОВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

История эволюционной биологии развития ведет свое начало с середины XIX столетия и связана с именем Карла фон Бэра, который в 1827 г. высказал идею об определенном сходстве особенностей развития зародышей и последующей специализации на более поздних этапах онтогенеза. Он сформулировал концепцию, названную позднее законом зародышевого сходства. К. Бэр отмечал, что более общие признаки, характерные, как мы теперь говорим, для крупного таксона (например, в ранге класса), выявляются у зародышей раньше, чем более специальные признаки (в современном понимании, признаки, характерные для вида). Из самых общих форм развиваются менее общие, и так до тех пор, пока наконец не возникнет наиболее специализированная форма. Несмотря на то, что обобщения К. Бэра носили в определенной мере эмпирический характер, они оказали значительное влияние на формирование мировоззрения эволюционистов и эмбриологов как в России, так и на Западе.

Впоследствии эволюционисты (прежде всего Э. Геккель и Ф. Мюллер) оценили важность этой концепции для анализа взаимодействия онто- и филогенетических процессов. Р. Рэфф и Т. Кофмен в книге “Эмбрионы, гены и эволюция” (1986) отмечают, что эти эмпирические законы сохраняют свое значение до сих пор. Э. Геккель в книге “Эволюция человека” в 1879 году писал, что онтогенез (развитие зародыша) и филогенез (развитие данной трибы) – связаны самым тесным образом, и ни один из них не может быть понят без другого. Несмотря на то, что “Биогенетический закон” Геккеля–Мюллера подвергается обоснованной критике, приведенная выше оценка соотношения онто- и филогенеза представляется актуальной и в настоящее время.

Одним из основателей эволюционной биологии развития по праву считают А.О. Ковалевского (Kowalevsky, 1866), который, исследуя онтогенетический цикл асцидий, относящихся к беспозвоночным (подтип Оболочники), впервые обнаружил и дал детальное описание строения их личинок и показал наличие у них хорды. Обнаружение у

личинок асцидий хорды объясняло, по существу, происхождение и эволюционные преобразования, которые привели к формированию позвоночных животных. Данная работа имела большой резонанс среди известных эволюционистов, в частности, Ч. Дарвина, Э. Геккеля и др. Дарвин (Darwin, 1874) писал, что исследование А.О. Ковалевского – лучшее свидетельство реальности эволюции. Работы выдающегося отечественного эмбриолога стали не только первым свидетельством реальности эволюции, но и доказательством взаимосвязи онто- и филогенетических процессов.

Исследования взаимосвязи онто- и филогенетических процессов развивались параллельно на Западе и в России. В нашей стране изучение этих проблем, помимо основополагающего труда А.О. Ковалевского, связано с именами И.И. Мечникова, А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена, Д.П. Филатова (Levit, 2007; Воробьева, 2010а, б). Данный период часто называют морфогенетическим или эпигенетическим. Он связан, прежде всего, с теорией филэмбриогенеза А.Н. Северцова (1939), а также концепцией целостности организма в онто- и филогенезе И.И. Шмальгаузена (1938, 1983). Новой ступенью в изучении эволюционных проблем онтогенеза стала теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова (1939), в которой обоснована первичность онтогенетических изменений по отношению к эволюционным. Теория филэмбриогенеза объясняла также главные механизмы эволюционных превращений, разделяя их на ароморфозы – масштабные изменения, приводящие к усложнению строения и повышению энергии жизнедеятельности, и идиоадаптации – частные приспособления, не меняющие уровень организации животного или группы. Выделенные Северцовым модусы филэмбриогенеза (архалакسيس, девиации, анаболии) послужили И.И. Шмальгаузену (1938, 1968) ориентирами в разработке концепции, включающей различные формы адаптивных преобразований: алломорфоз, теломорфоз, гиперморфоз (переразвитие) катаморфоз, ароморфоз, эпиморфоз. Впоследствии обсуждение различных форм эволюционных изменений будет активно анализироваться при изучении механизмов гетерохроний (Gould 1977, 2002; Рэфф, Кофмен, 1986; McNamara, 1986, 1997; McKinney, McNamara, 1991; Смирнов, 1991, 2005; Иванова-Казас, 1995; Raff, Raff, 2009; Озернюк, 2010, 2014; Minelli, 2015а, б; Озернюк, Исаева, 2016). Однако основным вкладом Шмальгаузена в эволюционную биологию развития была концепция целостности организма в индивидуальном и историческом развитии. В этом контексте филогенез определяется как исторический ряд онтогенезов, прошедших отбор, который идет по фенотипам и целостным онтогенезам (Шмальгаузен, 1938, 1968).

Для развития эволюционного направления в эмбриологии важное значение имели идеи и ис-

следования Д.П. Филатова (1931, 1943), который первым применил экспериментальный подход для сравнительного анализа морфогенетических процессов (“формообразовательных аппаратов”) на примере скелета конечностей амфибий. При экспериментальном изменении (увеличении) размеров закладки конечностей происходит ускорение дифференцировки скелета этих органов. Полученные Д.П. Филатовым данные в настоящее время можно интерпретировать как экспериментальное доказательство гетерохроний. Результаты этих исследований были подтверждены впоследствии (Shubin, Alberch, 1986) при изучении эволюционного происхождения конечностей тетрапод с участием гетерохронных процессов.

Современные исследования механизмов взаимодействия онто- и филогенетических процессов, анализ регуляции темпов роста тех или иных структур сместились с тканевого уровня на молекулярно-генетический. Дж. Хаксли (Huxley, 1932) в книге “Problems of Relative Growth”, анализируя механизмы роста организмов, предложил понятие уровня активности генов для объяснения ростовых процессов (“rate genes”). Идея Дж. Хаксли послужила основой для развития концепции, постулирующей существование генов, контролирующей скорость развития и как следствие, характер онтогенеза (Goldschmidt, 1938). Впоследствии были обнаружены “гены гетерохроний”, при помощи которых регулируется скорость развития тех или иных структур на определенных стадиях онтогенеза (Slack, Ruvkun, 1998; Reinhart et al., 2000; Kato, Slack, 2008; Hertel, Stadler, 2015).

МАСШТАБЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ: СООТНОШЕНИЕ МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Вопрос о масштабах эволюционных преобразований был и остается одним из важнейших в эволюционной биологии развития, поскольку эти преобразования происходят в онтогенезе. Примерами ароморфозов служат такие события как возникновение многоклеточности, появление третьего зародышевого листка (мезодермы), формирование билатеральной симметрии, метамерии, тканей внутренней среды, внутреннего скелета, цефализации (Иванова–Казас, 1995; Holland, 1998; Kirschner, Gerhart, 2005; Дондуа, 2005; Гилберт, 2010; Minelli, 2015a, b; Озернюк, Исаева, 2016). Такие преобразования приводят к существенным изменениям строения тела животных, связанные с появлением новых структур и органов: конечностей тетрапод, крыльев птиц, яиц амниот, формированием гомойотермности у высших позвоночных и др. Эти изменения приводят к завоеванию животными нового жизненного пространства, эксплуатации новых ресурсов, новых типов

питания, появлению новых функций (Kirschner, Gerhart, 2005; Minelli, 2015a, b). Следствием идиоадаптаций является морфологическая детализация и специализация отдельных тканей и органов. Изменения данного типа приводят к формированию таксонов низшего ранга: видов и родов.

Вопрос о механизмах этих эволюционных изменений имеет важное значение для понимания взаимодействия онто- и филогенетических процессов. Закономерным представляется вывод о сходстве механизмов, определяющих микро- и макроэволюционные процессы. Однако в середине прошлого века, когда этот вопрос был в центре внимания эволюционистов, Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1952) предложил идею макромутаций, которые могли бы вызывать крупные филогенетические трансформации. Данная идея не нашла подтверждения: макромутации не были обнаружены. Последующие достижения в области регуляции процессов онтогенеза, эволюционной биологии развития и сравнительной геномики показали общность механизмов микро- и макроэволюционных процессов (см. Гилберт и др., 1997).

Следует отметить, что особый взгляд на вопрос о том, можно ли макроэволюционные изменения вывести из микроэволюционных, обсуждался палеонтологами. В частности, Н. Эддридж и С. Гулд, авторы теории прерывистого равновесия, заявили о несостоятельности аллельных замещений как способа эволюции (Eldredge, Gould, 1972). На определенном этапе развития эволюционной биологии были сформулированы и противопоставлялись две альтернативные концепции: идея прерывистого равновесия – пунктуализма, объясняющая макроэволюционные изменения, и идея градуализма – накопления небольших наследуемых изменений, как единого механизма для микро- и макроэволюции. В результате этой дискуссии была сформулирована концепция двух уровней эволюции – молекулярного и морфологического. Результатом длительного обсуждения этой проблемы палеонтологами и эволюционными биологами (Stanley, 1979; Gould, 1992) стала компромиссная концепция, согласно которой макроэволюционные процессы основаны на микроэволюционных, однако макроэволюцию нельзя объяснить только микроэволюционными изменениями. Для анализа механизмов микро- и макроэволюционных преобразований необходим комплексный подход, основанный на данных эволюционной биологии, биологии развития, сравнительной геномики, палеонтологии.

Поиски новых взаимосвязей между онтогенетическими и эволюционными процессами, принимаемые в течение длительного времени Г. де Биром, впоследствии развивал С. Гулд (Gould, 1977), который сумел привлечь к анализу данной проблемы известных биологов-эволюционистов.

В частности, в 1998 г. канадский эмбриолог Б. Холл (Hall, 1998) в книге “Evolutionary Developmental Biology” предложил выделить направление *evo-devo* в самостоятельную область эволюционной биологии. Особенность *evo-devo* заключается в интеграции подходов биологии развития, палеонтологии, зоологии, экологии на уровне организма и популяций для анализа эволюционных процессов.

Следует также отметить, что продолжавшиеся в течение многих лет дискуссии вокруг синтетической теории эволюции (синтеза генетики и эволюции, получивший в название “новый синтез”) сменились обсуждением новой парадигмы, названной “Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития”. Основу этого синтеза должны обеспечивать открытия генетики развития, а также новая интерпретация палеонтологических данных, позволяющих датировать важнейшие макроэволюционные события в палеонтологической шкале времени (Гилберт и др., 1997).

Заслуживает внимания еще один аспект новейшей истории эволюционной биологии развития. На определенном этапе развития неodarвинизма стала видна его недостаточность для объяснения эволюции фенотипа. Объяснить формирование фенотипических особенностей отдельных видов в ходе эволюционных преобразований на концептуальном уровне смогла зарождающаяся эволюционная биология развития, использующая для этого концепцию эпигенетического контроля (Гилберт и др., 1997).

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ

При анализе взаимосвязей онтогенетических и эволюционных процессов на этапе перехода от молекулярного уровня на клеточный и тканевой трудно или невозможно объяснить регуляцию формирования морфологических структур одними генетическими механизмами. В первую очередь это касается формирования фенотипа, в частности становления плана строения, который меняется в онто- и филогенезе. Для объяснения особенностей контроля морфогенетических процессов К. Уоддингтоном была предложена идея эпигенетической (надгеномной) регуляции (Waddington, 1942, 1957). Участие эпигенетических механизмов в регуляции формообразовательных процессов постулировалось и анализировалось ранее (Waddington, 1942, 1957; Шмальгаузен, 1964, 1983; Майр, 1968; Гилберт и др., 1997).

Несомненно, важнейший вклад в данную проблему внесли идеи К. Уоддингтона, который ввел понятие “эпигенетика” и применил его для описания особенностей надгеномного уровня регуляции формирования фенотипа (Waddington, 1942,

1957; Уоддингтон, 1964, 1970). Им была сформулирована концепция “эпигенетического ландшафта” – набора эпигенетических траекторий онтогенеза – креодов, метафорически изображенных автором в виде желоба, по дну которого движется организм, выбирая оптимальную траекторию. Согласно К. Уоддингтону (1970), “Фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси”. Таким образом, идея “эпигенетического ландшафта” К. Уоддингтона стала концептуальной основой эпигенетики. С. Гилберт и др. (1991) оценили эту концепцию как основу для интеграции генетики, эмбриологии и теории эволюции.

Для анализа эволюционных преобразований, в частности роли эпигенетической регуляции, важное значение имеет иерархия механизмов, обеспечивающих эти изменения. Б. Холл (Hall, 2003) предложил классификацию основных механизмов *evo-devo*, лежащих в основе данных преобразований. Основу этой иерархии составляет генотип, а механизмы на этом уровне представлены регуляцией экспрессии генов, их дубликациями и последующей дивергенцией за счет мутаций. Следующий уровень – генетические модули, состоящие из генных сетей и генных каскадов. Последующую ступень иерархии занимают эпигенетические процессы, включающие, в частности, эмбриональную индукцию и другие виды тканевых взаимоотношений, а также функциональная интеграция, включающая нейро-эндокринную регуляцию. Наконец на уровне фенотипа механизмами *evo-devo* выступают внутривидовые и межвидовые взаимодействия, а также взаимодействия со средой (Hall, 2003).

В настоящее время онтогенетические траектории, которые демонстрируются обычно динамикой набора признаков, меняющихся в ходе развития, дают возможность анализировать особенности этой системной характеристики онтогенеза. Такой подход был применен, в частности, при изучении динамики признаков строения черепа крокодиловых в период раннего онтогенеза на основе морфометрического анализа (Bhullar et al., 2015; Gignac, Erikson, 2016; Morris et al., 2019). Для этих признаков характерна существенная вариабельность. Небольшие гетерохронные изменения постоянно флуктуируют, не влияя на общий характер развития формы черепа, однако если эти изменения имеют противоположную направленность, они приводят к дрейфу траектории развития (Morris et al., 2019). Кроме того, небольшие модификации строения могут генерировать полный набор вариантов его структуры. Эти особенности определяются экологическими условиями, прежде всего, особенностями питания.

Последующий этап анализа механизмов эпигенетической регуляции связан с выяснением молекулярной природы этого явления. В настоящее время установлены многие важные механизмы эпигенетического контроля онтогенетических процессов (Monk et al., 1987; Heby, 1995; Ванюшин, 2006; Ngu et al., 2008; Ikegami et al., 2009; Кэри, 2012; Monk, 2015). В частности, была установлена роль метилирования ДНК, постсинтетических модификаций белков, прежде всего, гистонов, а также РНК-интерференции и микроРНК. Эти механизмы можно рассматривать как переход на новый эпигенетический уровень, включающий в итоге межтканевую и нейроэндокринную регуляцию. Эпигенетические механизмы функционируют в основном как селекторы (переключатели) функций определенных генов. Например, ДНК-метилирование приводит к изменениям ее свойств: метилирование ДНК за счет ферментативного связывания с цитозином с помощью метилтрансфераз ингибирует транскрипцию, а деметилирование — активирует данный процесс (см. Ванюшин, 2006; Гилберт, 2010; Кэри, 2012; Monk, 2015). Регуляторный эффект метилирования/деметилирования ДНК связан с компактизацией/декомпактизацией хроматина.

Для понимания механизмов действия метилирования ДНК на онто- и филогенетические процессы необходим, прежде всего, анализ динамики этого вида модификации в ходе индивидуального развития. Установлено, что уровень метилирования ДНК претерпевает существенные изменения в процессе онтогенеза: сперматогенеза и оогенеза (Monk et al., 1987; Monk, 2015), а также на разных стадиях индивидуального развития млекопитающих (оплодотворение, стадия бластоцисты, имплантация, ткане- и стадияспецифическая дифференцировка в ходе органогенезов) (Monk et al., 1987; Heby, 1995; Ikegami et al., 2009). Процесс метилирования/деметилирования ДНК регулирует, в частности, экспрессию ряда генов (*Sox-2*, *Cdx-2*, *Eomes*, *Elf-5*), которые кодируют транскрипционные факторы, функционирующие в ходе раннего онтогенеза млекопитающих (Ngu et al., 2008; Ikegami et al., 2009). Это означает, что деметилирование ДНК на тех или иных стадиях онтогенеза открывает возможность экспрессии генов, заингибированных метилированием ДНК.

При анализе механизмов модификации белков особое место занимают гистоны — ядерные белки, формирующие гистоновые коры, на которые наматывается ДНК, образуя нуклеосомы. Модификации гистонов — важнейший механизм эпигенетического контроля многих биологических процессов, регуляция которых сопровождается изменением уровня и характера экспрессии генов (Kouzarides, 2007; Ikegami et al., 2009). Модификации гистонов принимают участие в регуляции многих процессов: от регуляции развития,

в частности, клеточной дифференцировки до механизмов обучения и формирования памяти, старения, канцерогенеза и других патологий.

Модификации гистонов (ацетилирование, метилирование, фосфорилирование, убиквитинирование, АТР-рибозилирование, дезаминирование, изомеризация пролинов), осуществляются различными способами, прежде всего с помощью соответствующих ферментов (Ikegami et al., 2009). Модификации гистонов приводят обычно к разрыхлению/уплотнению нуклеосом, что увеличивает/уменьшает доступность к ДНК РНК-полимераз и транскрипционных факторов в зоне контакта ДНК и гистонов в нуклеосоме и влияет на экспрессию генов. Основным звеном эпигенетического контроля с участием модификации гистонов является узнавание модифицированных аминокислотных остатков белками, содержащими специфические домены — регуляторы транскрипции. Речь идет о бромодоменах, распознающих ацетилированные остатки лизина, и хромодоменах, узнающих метилированные остатки. Эти данные послужили основой концепции “гистонового кода” (Margueron et al., 2005), которая включает разные типы модификации гистонов, взаимодействующих на разных иерархических уровнях регуляции. Следует также отметить, что метилирование гистонов сопряжено с метилированием ДНК: метилированные участки ДНК служат меткой для взаимодействия с белками, которые связываются с гистоновыми ацетилазами, регулируя таким образом локализацию транскрипционной активности хроматина (Kouzarides, 2007; Ikegami et al., 2009).

Модификации ДНК и гистонов влияют на такие процессы как транскрипция, трансляция, рекомбинация, защита генома от чужеродных элементов (транспозонов и вирусов), сборка нуклеосом, динамика теломер, инактивация X-хромосомы, клеточный цикл и другие события, с участием которых регулируются онтогенетические процессы (см. Озернюк, Исаева, 2016). В частности, эпигенетические механизмы принимают участие в контроле таких морфогенетических событий как формирование осей полярности, межклеточные и индукционные взаимодействия, дифференцировка и трансдифференцировка, репрограммирование соматических клеток. Эпигенетический контроль этих процессов отражается на особенностях изменения онтогенеза, которые могут иметь эволюционную перспективу.

ГЕТЕРОХРОНИИ: “ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕОБРАЗУЕТ УЖЕ СУЩЕСТВУЮЩИЙ МАТЕРИАЛ”

Термин “гетерохронии” был предложен Э. Геккелем, однако планомерное изучение роли гетерохроний в филогенетических трансформациях свя-

зано в первую очередь с именем Г. де Бира (de Beer, 1930, 1958), который поставил задачу объединить биологию развития, эволюционную биологию и генетику. Основное внимание он уделил детальному анализу различных аспектов гетерохроний, прежде всего их классификации и влиянию на создание новых форм организмов. На многих примерах Г. де Бир демонстрировал изменение темпов формирования тех или иных признаков в онтогенезе, а также скорость этих изменений, которые могут в итоге приводить к появлению различий между организмами.

Последующие исследования С. Гулда и П. Альберча (Gould, 1977, 2002; Alberch et al., 1979; Alberch, 1982; Alberch, Blanko, 1996) предопределили направления развития концепции гетерохроний на ближайшие 20 лет (Smith, 2003). Важным этапом в развитии исследований взаимосвязи эволюционных и онтогенетических процессов стала конференция в Далеме (Берлин) в 1981 г., посвященная становлению концепции *evo-devo* (Conceptual Change in Biology, 2015). Выход в 1977 г. книги С. Гулда “*Ontogeny and Phylogeny*” рассматривается как дата рождения концепции *evo-devo*. С. Гилберт подчеркивает, что в этом же году вышла статья Ф. Жакоба (Jacob, 1977). Следует отметить, что рождение этой области эволюционной биологии формально относится к 1999 году, когда при Международном совете по интегративной и сравнительной биологии была создана секция по эволюционной биологии развития (Goodman, Coughlin, 2000). В 2000 году появились два новых журнала, в которых стали публиковать работы по эволюционной биологии развития.

Таким образом, в 80-е годы прошлого столетия анализ регуляции онто- и филогенетических процессов ассоциируется прежде всего с повышенным интересом к исследованиям гетерохроний (Gould, 1977; Рэфф, Кофмен, 1986; Смирнов, 1991, 2005; Иванова–Казас, 1995; Alberch, Blanko, 1996; McNamara, 1997, 2002; Воробьева, 2010а, б; Озернюк, Исаева, 2016). В этот период Ф. Жакобом (Jacob, 1977) и С. Гулдом (Gould, 1977) были приведены аргументы, согласно которым для эволюционных преобразований используется уже существующие закладки, структуры и органы: примером такого типа трансформаций служат гетерохронии.

Развивая идеи взаимосвязи эволюционных и онтогенетических процессов, в частности, анализируя гетерохронии как эволюционный механизм, С. Гулд попытался количественно описать гетерохронии (Gould, 1977). Он предложил “часовую модель” (“clock model”) изменения гетерохронных процессов в зависимости от возраста, формы и размера животного. Существенным вкладом в проблему *evo-devo* стала сформулированная П. Альберчем концепция ограничений онто- и фи-

логенетических процессов (Alberch, 1982; Alberch, Blanko, 1996), а также идея о сочетании в онтогенезе генетической и эпигенетической программ, а также программы приспособления организмов к условиям среды.

Гетерохронии широко распространены в природе: выделяют глобальные гетерохронии, затрагивающие весь организм, и локальные, влияющие на отдельные его структуры. С. Гулд (Gould, 1977) классифицируя гетерохронии, выделял акселерации, обусловленные ускорением соматической дифференцировки, и пedomорфоз (прогенез), связанный с ускоренным развитием репродуктивной системы, а также гиперморфоз (задержка развития репродуктивной системы) и неотения (задержка соматической дифференцировки). В настоящее время наиболее активно анализируются самые распространенные виды гетерохроний, такие как неотения и прогенез (McKinney, McNamara, 1991; McNamara, 2002; Смирнов, 2005; Raff, Raff, 2009; Minelli, 2015a, b). Эти два типа гетерохроний выявлены у большого количества видов животных в период индивидуального и исторического развития на основе многочисленных данных.

На основе анализа ранних этапов развития было предложено выделять гетерохронии онтогенетических и клеточных процессов (McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991). Гетерохронии клеточных процессов связаны с межклеточными взаимодействиями, которые могут приводить к ранней гистологической дифференцировке. Этот тип процессов, названный гетерохронией дифференцировки, был разделен на дифференцировку, связанную с размерами, и дифференцировку, которая приводит к появлению эволюционных новшеств (McKinney, McNamara, 1991). Значительная роль гетерохроний выявлена при изучении развития скелетных структур, в частности конечностей амфибий (Shubin, Alberch, 1986; Воробьева, 2010а, б), а также скелета черепа (Smith, 2003; Abzhanov et al., 2006; Takita et al., 2016; Morris et al., 2019). Гетерохронии формируются на разных стадиях индивидуального развития, а также иллюстрируются многочисленными палеонтологическими свидетельствами. Примеры гетерохроний в раннем онтогенезе многочисленны. В частности, значительный спектр путей гастрюляции и вариантов морфологии у представителей Cnidaria интерпретируется как результат гетерохроний и гетеротопий (Краус, Родимов, 2007). У хордовых животных показан различный уровень экспрессии маркера вентральной мезодермы — гена *vent* у ланцетника *Amphioxus* и у позвоночных (см. Smith, 2003). Экспрессия этого маркера, как и дифференцировка вентральной мезодермы, у позвоночных начинается раньше, чем у ланцетника. Ускоренная дифференцировка вентральной мезодермы относится к важным эволюционным приобретениям

позвоночных, сыгравшим существенную роль в прогрессивных преобразованиях этих животных. При сравнительном изучении развития лицевой части черепа и формирования мозга у сумчатых и плацентарных млекопитающих были выявлены различия темпов роста этих структур (Smith, 2003). У сумчатых выявлено ускорение развития костей и мышц ротовой и лицевой части черепа, тогда как дифференцировка центральной нервной системы, в частности переднего мозга у них значительно замедляется. При изучении формирования этих различий на ранних стадиях было отмечено, что дифференцировка нервного гребня из нейральной пластинки ускорена по сравнению с другими плацентарными млекопитающими.

Гетерохронные процессы играют существенную роль в развитии конечностей. На примере конечностей амфибий было показано, что формирование этих органов начинается с образования мезенхимных сгущений с их последующим ветвлением, за которым следует сегментация этих зачатков (Shubin, Alberch, 1986; Воробьева, 2010а, б). Эти начальные этапы становления общего плана строения скелета конечностей служат основой для формирования разных вариантов их последующего морфогенеза у хвостатых и бесхвостых амфибий, а также других тетрапод. Участие гетерохроний в эволюционных преобразованиях проявляется также на относительно поздних стадиях индивидуального развития животных. На примере карповых рыб, относящихся к роду *Labeobarbus*, была показана роль гетерохронных механизмов в формировании близкородственных форм этих рыб в озере Тана в Эфиопии (Шкиль, Смирнов, 2014). Авторы, меняя экспериментально уровень тиреоидных гормонов в тканях, показали участие гетерохроний в формировании черепа рыб и амфибий.

Новым этапом в исследовании гетерохроний стал анализ молекулярно-генетических механизмов (Abzhanov et al., 2004а, б; 2006; Bhullar et al., 2015; Ahi, 2016; Takita et al., 2016; Morris et al., 2019). Один из примеров – сравнительный анализ морфологии галапагосских вьюрков (дарвиновых вьюрков) и экспрессии некоторых сигнальных путей (Abzhanov et al., 2004а, б, 2006). Вариации морфометрических параметров клюва этих птиц коррелируют с изменением уровня экспрессии генов *ВМР4* и кальмодулина, участвующего в сигнализации, опосредованной ионами кальция. Впоследствии эти подходы были применены для анализа гетерохроний в развитии черепа позвоночных: рыб, рептилий, птиц и млекопитающих (Bhullar et al., 2015; Ahi, 2016; Takita et al., 2016; Morris et al., 2019). В частности, при изучении развития формы лобно-носовой области черепа у крокодилов были выявлены гетерохронии, ограничения развития и дрейф траекторий онтогенеза этих признаков (Morris et al., 2019). В регуляции

гетерохроний в лобно-носовой области черепа, появляющихся на поздних стадиях эмбриогенеза, участвует, вероятно, ген *bmp4*, как это было показано ранее на других объектах (Abzhanov et al., 2004а, б; Abzhanov et al., 2006). Изменение уровня экспрессии этого гена может быть вовлечено в паттернирование лобно-носовой области черепа у разных видов крокодилов. Дополнительным элементом регуляции разметки лобно-носовой области черепа позвоночных служит Shh-сигналинг, который опосредует активность TGF- β сигнального пути (Hu, Marcucio, 2009; Morris et al., 2019). В регуляции паттернирования этих структур черепа принимает участие сигнальный путь с участием кальмодулина, который вовлечен в контроль пролиферации и дифференцировки хрящевых структур в раннем эмбриогенезе (Mallarino et al., 2011; Ahi, 2016). Показано, что увеличение уровня экспрессии гена кальмодулина приводит к удлинению челюстей у саргановых рыб (Gunter et al., 2014). Авторы делают вывод о том, что уровень экспрессии этого гена обуславливает гетерохронный рост и лежит в основе морфологических инноваций.

Для анализа механизмов гетерохроний проводились также исследования воздействия различных соединений на морфогенез конечностей. В частности, при воздействии ингибитора клеточного деления колхицина на морфогенез конечностей амфибий были получены четырех- и двупалые конечности (Blanco, Alberch, 1992). Авторы интерпретируют эти результаты как последовательные стадии развития гетерохронных процессов в ходе эволюции.

Палеонтологические свидетельства эволюционных преобразований получены на ископаемых организмах, для которых найдены хорошо сохранившиеся образцы, в том числе, с разными стадиями онтогенеза (Bengston, Zhao, 1997; Gould, 2002; Vrba, 2003; Love, 2007; Рожнов, 2009, 2014; Исаева и др., 2013). В частности, при изучении двусторчатых моллюсков рода *Gryphaea* юрского периода Гулд (Gould, 2002) показал, что гетерохронное увеличение размеров раковины и уменьшение степени ее закручивания, а также ее уплощение в филогенетической последовательности от *G. arcuata* и *G. gigantean* следует рассматривать как прогрессивную ювенилизацию взрослого организма. С.В. Рожнов отмечает важную роль гетерохроний в онто- и филогенезе иглокожих (Рожнов, 2009, 2014). У некоторых иглокожих, например, у морских лилий, морфогенетические процессы (в частности, элевация – перемещение зачатков рта и гидроцеля вместе с развивающимися амбулакральными каналами с переднего конца на задний) протекает разными темпами, что рассматривается как гетерохрония. Палеонтологические исследования крупномасштабных сообществ организмов, населяющих определенный тип природной среды, выявили проявления

педоморфоза (Афанасьева, Невеская, 1994). Педоморфные признаки были обнаружены у морских донных беспозвоночных (губок, моллюсков, сипункулид, приапулид, морских пауков) в периоды глобальных природных катаклизмов накануне вымирания глубоководных фаун.

Каковы механизмы изменения темпов развития тех или иных признаков или структур, которые приводят к гетерохрониям, изменяющим характер эволюционных преобразований? Гетерохронии могут быть следствием глобальных изменений окружающей среды. Предполагается, что крупномасштабные колебания климата (например, значительные и длительные изменения температуры обитания) могут влиять на уровень экспрессии генов, которые регулируют темпы роста определенных тканей и органов (Афанасьева, Невеская, 1994).

РОЛЬ “ГЕНОВ ГЕТЕРОХРОНИЙ” И микроРНК

В настоящее время не вызывает сомнения, что гетерохронии как важный эволюционный механизм, контролируются геномом. Идея существования генов, регулирующих темпы развития, была предложена Дж. Хаксли (Huxley, 1932) и развита Р. Гольдшмидтом Goldschmidt, 1938, 1952). Очевидно, что смещение времени экспрессии генов может вызвать значительные изменения морфогенетических процессов и, как следствие, приводить к изменениям генотипа. На темпы развития отдельных структур в онтогенезе влияют различные регуляторные факторы: гормоны, изменения экспрессии *Hox*-генов и других транскрипционных факторов, а также гены компонентов сигнальных путей (см. Smith, 2003).

Существенным вкладом в анализ регуляторных механизмов гетерохроний было открытие “генов гетерохроний”. Эти гены впервые были описаны у нематоды *Caenorhabditis elegans* (Ambros, Horvitz, 1984; Slack, Ruvkun, 1998; Reihart et al., 2000; Kato, Slack, 2008; Hertel, Stadler, 2015), а впоследствии у дрозофилы (Caygill, Johnston, 2008). Это гены *lin-4*, *lin-7*, *lin-14*, *lin-28*, *lin-29*. Например, у нематоды *lin-14* и *lin-28* кодируют транскрипционные факторы LIN-14 и LIN-28, которые необходимы для формирования личиночных органов и регуляции прохождения первой и второй личиночной стадий соответственно (Slack, Ruvkun, 1998; Kato, Slack, 2008; Hertel, Stadler, 2015).

Инактивация этих эволюционно консервативных генов *lin-4* и *lin-7* вызывает нарушение темпов развития. У нематоды *lin-4* и *lin-7* кодируют микроРНК, которые контролируют длительность и чередование фаз онтогенеза (Slack, Ruvkun, 1998; Kato, Slack, 2008; Sperling, Peterson, 2009). *lin-4* регулирует переход от первой личиночной

стадии ко второй, а *lin-7* — от последней четвертой стадии к взрослому организму. Мутации *lin-4* нарушают расписание продолжительности определенных стадий развития личинки, а также влияют на продолжительность жизни нематоды.

Следует отметить, что микроРНК как регулятор темпов развития животных был обнаружен впервые на *C. elegans*, а в настоящее время идентифицировано более 2000 разнообразных микроРНК у разных представителей Metazoa (Slack, Ruvkun, 1998; Kato, Slack, 2008; Hertel, Stadler, 2015). МикроРНК, комплементарно связываясь с мРНК, блокируют процесс трансляции: при этом может происходить деградация мРНК. МикроРНК играют важную роль в функционировании генных регуляторных сетей, принимая участие в эволюционной регуляции онтогенетических процессов (Kittellmann, McGregor, 2019).

МикроРНК входят в состав большой группы некодирующих РНК, которые регулируют многие внутриклеточные процессы у эукариотических организмов. Некодирующие РНК и микроРНК, в частности, считываются с межгенных последовательностей, интронов, а также *Hox*-генов. Несколько сотен этих РНК считывается с интронных последовательностей *Hox*-генов генома человека (Sperling, Peterson, 2009). МикроРНК участвуют в регуляции эмбрионального развития и дифференцировки, в частности нейрогенеза и гемопоэза, а также дифференцировки стволовых клеток.

Важнейшая особенность микроРНК — корреляция между увеличением числа и разнообразия этих РНК и морфологической сложностью Metazoa (см. Hertel, Stadler, 2015). Репертуар регуляторных микроРНК существенно расширяется перед дивергенцией Bilateria, поскольку последовательности, кодирующие эти РНК, не выявлены в геномах Placozoa и малочисленны у губок и книдарий (см. Hertel, Stadler, 2015). Формирование новых семейств микроРНК в процессе эволюции взаимосвязано с усложнением организации многоклеточных животных, в частности с инновационными преобразованиями морфогенезов, что может свидетельствовать об усилении регуляторной роли этих РНК. По-видимому, список регуляторных возможностей этих РНК далеко не исчерпан.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История эволюционной биологии развития свидетельствует о формировании в прошлом столетии нового научного направления в рамках эволюционной биологии, описывающего взаимодействие онто- и филогенетических процессов (evo-devo). Вехи почти 200-летней истории evo-devo включают такие события, как закон зароды-

шевого сходства К. Бэра, теория филэмбриогенеза А.Н. Северцова, эволюционная концепция целостности организма на онто- и филогенезе И.И. Шмальгаузена. Современный этап развития evo-devo характеризуется описанием взаимодействия между онто- и филогенезом на молекулярно-генетическом уровне, а также доказательством важной роли гетерохроний в индивидуальном и историческом развитии в работах С. Гулда, П. Альберча, К. МакНамары и других известных исследователей. Действительно, преобразования онто- и филогенетических процессов посредством гетерохроний определяется в значительной мере генетическими механизмами. Однако важная роль в регуляции онто- и филогенетических процессов принадлежит эпигенетическим механизмам.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00346).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А., Невеская Л.А.* Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // Системные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 101–108.
- Ванюшин Б.Ф.* Метилирование ДНК и эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1186–1199.
- Воробьева Э.И.* Современная эволюционная биология развития: механический и молекулярно-генетический или фенотипический подходы // Онтогенез. 2010а. Т. 41. № 5. С. 332–339.
- Воробьева Э.И.* Evo-devo и концепция эволюции онтогенеза И.И. Шмальгаузена // Известия РАН. Серия биол. 2010б. № 2. С. 141–148.
- Гилберт С.Ф.* Биология развития. Изд-во “Информ-Планета”, “Политехника”. 2010. 828 с.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэфф Р.А.* Новый синтез эволюционной биологии развития // Онтогенез. 1997. № 5. С. 325–343.
- Дондуа А.К.* Биология развития. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ. Т. 1. 2005. 277 с. Т. 2. 2005. 221 с.
- Иванова-Казас О.М.* Эволюционная эмбриология животных. Санкт-Петербург: Наука, 1995. 566 с.
- Исаева В.В., Озернюк Н.Д., Рожнов С.В.* Свидетельства эволюционных изменений онтогенеза: палеонтологические, сравнительно-морфологические и молекулярные аспекты // Известия РАН. Серия биол. 2013. № 3. С. 273–283.
- Корочкин Л.И.* Введение в генетику развития М.: Наука, 1999. 253 с.
- Краус Ю.А., Родимов А.А.* Гетерохронии и гетеротопии морфогенетических процессов клеточного уровня — источник разнообразия и изменчивости гастрულიи книдарий / Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 97–99.
- Кэри Н.* Эпигенетика. Ростов-на-Дону. 2012. 250 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Озернюк Н.Д.* Соотношение онтогенетических и эволюционных процессов в свете достижений современной генетики: роль дупликации генов // Известия РАН. Сер. биол. 2010. № 2. С. 134–140.
- Озернюк Н.Д.* Гетерохронии и эволюционные новшества — модулярность, морфогенетические поля действия генов, молекулярные механизмы / Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. М.: ПИН РАН, 2014. С. 49–60.
- Озернюк Н.Д., Мюге Н.С.* Эволюционные закономерности гомологии регуляторных генов миогенеза // Известия РАН. Серия биол. 2012. № 4. С. 383–390.
- Озернюк Н.Д., Мюге Н.С.* Крупномасштабные дупликации генов и дивергенция паралогичных генов на примере рыб // Генетика. 2013. Т. 49. № 1. С. 73–80.
- Озернюк Н.Д., Исаева В.В.* Эволюция онтогенеза. М.: Товарищество научных изданий КМК, 407 с.
- Рожнов С.В.* Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов иглокожих // Известия РАН. Серия биол. 2009. № 2. С. 155–166.
- Рожнов С.В.* Роль модулярности и гетерохроний в становлении высших таксонов Metazoa по палеонтологическим данным / Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. М.: ПИН РАН, 2014. С. 61–82.
- Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 402 с.
- Северцов Н.А.* Морфологические закономерности эволюции М.—Л.: 1939. 609 с.
- Смирнов С.В.* Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов / Современная эволюционная морфология. Киев: Наукова думка, 1991. С. 88–103.
- Смирнов С.В.* Метаморфоз хвостатых амфибий и эволюция механизмов его регуляции / Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 124–134.
- Уоддингтон К.Х.* Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 278 с.
- Уоддингтон К.Х.* Основные биологические концепции / На пути к теоретической биологии. Ред. Астауров Б.Л. М.: Мир, 1970. С. 11–36.
- Филатов Д.П.* Значение фактора объема в ускорении некоторых морфогенезов // Журн. exper. 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.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном развитии. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 487 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Abzhanov A., Protas M., Grant B.R. et al.* Bmp4 and morphological variation of beaks in Darwin’s finches // Science. 2004a. V. 305. P. 1462–1465.

- Abzhanov A., Tabin C.J.* Shh and Fgf8 act synergetically to drive cartilage outgrowth during cranial development // *Dev. Biol.* 2004b. V. 273. P. 134–148.
- Abzhanov A., Kuo W.P., Hartmann C. et al.* The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches // *Nature.* 2006. V. 442. P. 563–567.
- Ahi E.P.* Signalling pathways in trophic skeletal development and morphogenesis: insights from studies on teleost fish // *Dev. Biol.* 2016. V. 420. P. 11–31.
- 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 // *Int. J. Dev. Biol.* 1996. V. 40. P. 845–859.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B.* Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleontology.* 1979. V. 5. P. 296–317.
- Ambros V., Horvitz H.R.* Heterochronic mytants of nematode *Caenorhabditis elegans* // *Science* 1984. V. 226. P. 409–416.
- Bhullar B.-A.S., Morris Z.S., Sefton E.M. et al.* A molecular mechanism for the origin of a key evolutionary innovation, the bird beak and palate, revealed by an integrative approach to major transitions in vertebrate history // *Evolution.* 2015. V. 69. P. 1665–1677.
- Blanco M., Alberch P.* Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from lows to regulation // *Int. J. Dev. Biol.* 1996. V. 40. P. 845–858.
- Bengston S., Zhao Y.* Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian // *Science.* 1997. V. 277. P. 1645–1648.
- Caugill E.E., Johnston L.A.* Temporal regulation of metamorphic processes in *Drosophila* by the *let-7* and miR-125 heterochronic microRNAs // *Curr. Biol.* 2008. V. CB 18. P. 943–950.
- Darwin C.* The descent of man and selection in relation to sex. 2nd ed. London: John Murray. 1874. 688 p.
- De Beer G.R.* Embryology and Evolution. Oxford: Clarendon Press, 1930. 231 p.
- De Beer G.R.* Embryos and Ancestors. Oxford: Clarendon Press, 1958. 197 p.
- Dobzhansky T.G.* Genetics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1937. 237 p.
- Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism / *Models in Paleontology* (T.J.M. Schopf). San Francisco. Freeman, Cooper and Company. 1972. P. 82–115.
- Gignac P.M., Erickson G.M.* Ontogenetic biteforce modeling of *Alligator mississippiensis*: implications for dietary transitions in large-bodied vertebrate and the evolution of crocodylian feeding // *J. Zool.* 2016. V. 299. P. 229–238.
- Goldschmidt R.B.* Physiological Genetics. N.Y.: McGraw-Hill, 1938. 338 p.
- Goldschmidt R.B.* Evolution as viewed by one geneticist // *Amer. Scientist.* 1952. V. 40. P. 84–94.
- Goodman C.S., Coughlin B.C.* The evolution of evo-devo biology // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97(9). P. 4424–4425.
- Gould S.J.* Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1977. 501 p.
- Gould S.J.* Punctuated equilibrium in fact and theory // *Skeptic.* V. 1. № 3. P. 48–65.
- Gould S.J.* The structure of Evolutionary Theory. Cambridge. USA: Harvard Univ. Press, 2002. 1433 p.
- Hall B.K.* Evolutionary Developmental Biology. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. 237 p.
- Hall B.K.* Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms // *Int. J. Dev. Biol.* 2003. V. 47. P. 491–495.
- Hertel J., Stadler P.F.* The expansion of animal microRNA families revisited // *Life.* 2015. V. 5. P. 905–920.
- Hu D., Marcucio R.S.* Unique organization of the functional ectodermal zone in birds and mammals // *Dev. Biol.* 2009. V. 325. P. 200–210.
- Huxley J.S.* Problems of Relative Growth. London: Methuen and Company. 1932. 342 p.
- Ikegami K., Ohgane J., Tanaka S. et al.* Interplay between DNA methylation, histone modification and chromatin remodeling in stem cells and during development // *Int. J. Dev. Biol.* 2009. V. 53. P. 77–96.
- Jacob F.* Evolution and tinkering // *Science.* 1977. V. 196. P. 1161–1166.
- Kato M., Slack F.J.* MicroRNAs: small molecules with big roles – *C. elegans* to human cancer // *Biol. Cell.* 2008. V. 100. P. 71–81.
- Kirschner M.W., Gerhart J.C.* The Plausibility of Life. New Haven, London. Yale Univ. Press, 2005. 314 p.
- Kittlmann S., McGregor P.* Modulation and evolution of animal development through microRNA regulation of gene expression // *Genes.* 2019. V 10(4). 321. <https://doi.org/10.3390/genes10040321>
- Kouzarides T.* Chromatin modifications and their function // *Cell.* 2007. V. 15. P. 175–191.
- Kowalevsky A.* Entwicklungesycichte der einfachen Ascidien // *Mem. l'Acad. St. Petersburg.* Ser. 7. Bd. 10. P. 1–19.
- Levit G.S.* The roots of evo-devo in Russia: It there a characteristic “Russian tradition”? // *Theor. Biosci.* 2007. V. 126. P. 131–140.
- Love A.C.* Morphological and paleontological perspectives for a history of Evo-Devo / *From embryology to Evo-Devo.* Eds. Laubichler M.D., Maienschtein J. Cambridge, London: The MIT Press, 2007. P. 267–307.
- Lewis E.B.* A gene complex controlling segmentation in *Drosophila* // *Nature.* 1978. V. 276. P. 565–570.
- Lewis E.B.* Regulation of the genes of the *bithorax* complex in *Drosophila* // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1985. V. 50. P. 155–164.
- Margueron R., Trojer P., Reinberg D.* The key to development^ interpreting the histone code? // *Curr. Opin. Gen. Dev.* 2005. V. 15. P. 163–176.
- McKinney L.M., McNamara K.J.* Heterochrony: Evolution of Ontogeny. N.Y.: Plenum, 1991. 437 p.
- McNamara K.J.* A guide to the nomenclature of heterogeneity // *J. Paleontol.* 1986. V. 60. P. 4–13.
- McNamara K.J.* Shapes of Time: The Evolution of Growth and Development. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 1997. 261 p.
- McNamara K.J.* Changing times, changing places: heterochrony and heterotopy // *Paleobiology.* 2002. V. 28. P. 551–558.

- Minelli A.* EvoDevo and its significance for animal evolution and phylogeny // *Evol. Dev. Biol. Inverteb.* Ed. Wanninger A. V. 1. Wien: Springer. 2015a. P. 1–24.
- Minelli A.* Morphological misfits and the architecture of development / *Macroevolution: Explanation, Interpretation and Evidence.* Eds. Serrelli E., Gontier N. Hidelberg: Springer, 2015b. P. 329–343.
- Monk M., Baubelink M., Lehnert S.* Temporal and regional changes in DNA methylation in the embryonic, extra-embryonic and germ cell lineage mouse embryo development // *Development.* 1987. V. 99. P. 371–382.
- Monk M.* Germine-derived DNA methylation and early embryo epigenetic reprogramming: The selected survival of imprints // *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 2015. V. 41. P. 128–138.
- Morgan T.H.* The rise of genetics // *Science.* 1932a. V. 76. P. 261–288.
- Morgan T.H.* Genetics and physiology of development // *Amer. Natur.* 1932b. V. 60. P. 489–515.
- Morris Z.S., Vliet K.A., Abzhanov A. et al.* Heterochronic shifts and conserved embryonic shape underlie crocodylian craniofacial disparity and convergence // *Proc. R. Soc. B.* 2019. V. 286. 20182389.
- Ngu R.K., Dean W., Dawson C. et al.* Epigenetic restriction of embryonic cell lineage fate by methylation of *Elf5* // *Nature Cell Biol.* 2008. V. 10. № 11. P. 1280–1290.
- Ohno S.* Evolution by gene duplication. Berlin: Springer Verlag. 1970.
- Ozernyuk N.D.* Evolutionary mechanisms: modularity, morphogenetic fields, gene regulation // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. P. 1524–1529.
- Pasquinelli A.E.* MicroRNAs and their targets: recognition and emerging reciprocal relationship // *Nat. Rev. Genet.* 2012. V. 13. P. 271–283.
- Raff R.A., Raff E.C.* Evolution in the light of embryos: seeking the origins of novelties in ontogeny / *Form and Function in Developmental Evolution.* Eds. Laubichler M.D., Maienschein J. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009. P. 83–111.
- Reinhart B.J., Slack F.J., Basson M.* The 21-nucleotide *let-7* RNA regulates developmental timing in *Caenorhabditis elegans* // *Nature.* 2000. V. 408. P. 86–89.
- Stanley S.M.* Macroevolution: pattern and process. San Francisco: W.H. Freeman and company, 1979. 332 p.
- Shubin N., Alberch P.* A morphogenetic approach to the origin and basic organization of tetrapod limb // *Evol. Biol.* 1986. V. 20. P. 319–387.
- Slack F.J., Ruvkun G.* Heterochronic genes in development and evolution // *Biol. Bull.* 1998. V. 195. P. 375–376.
- Smith K.K.* Thime's arrow: heterochrony and evolution of development // *Int. J. Dev. Biol.* 2003. V. 47. P. 613–621.
- Sperling E.A., Peterson K.J.* microRNAs and metazoan phylogeny / *Animal Evolution – Genomes, Trees and Fossils.* Eds. Telford M.J., Littwood D.T.J. Oxford: Oxford Univ. Press. 2009. P. 157–170.
- Takita M., Yano W., James H.F. et al.* Cranial shape evolution in adaptive radiations of birds: comparative morphometrics of Darwin's finches and Hawaiian honeycreepers // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2016. V. 372. 20150481.
- Vrba E.S.* Ecology, development and evolution: perspectives from the fossil record / *Environment, Development and Evolution.* Eds. Hall B.K., Pearson B.J., Muller G.B. Cambridge. MIT Press. 2003.
- Waddington C.* Canalization of development and the inheritance of acquired character // *Nature.* 1942. V. 50. P. 563–565.
- Waddington C.* The Strategy of the Genes / *A Discussion of some Aspects of Theoretical Biology.* London: Georg Allen and Unwin, 1957. 262 p.

History of Evolutionary Developmental Biology

N. D. Ozernyuk*

*Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences,
Vavilova st. 26, Moscow, 119334 Russia*

*e-mail: ozernyuk@mail.ru

Received May 10, 2019; revised July 2, 2019; accepted July 8, 2019

Foundations of evolutionary developmental biology (evo-devo) were laid by K. von Baer's, the author of the law of embryonic similarity in various animal species. Subsequent exploration of this problem was related to proof of the relationship of the invertebrate and vertebrate animals (A.O. Kowalevsky). Next phase of evo-devo progress was the creation of theory of phylembryogenesis (A.N. Severtsov), and the concept of integrity of the organism in onto- and phylogenesis (I.I. Schmalhausen). In context of evo-devo the idea of epigenetic regulation in ontogenesis is of great importance (C. Waddington). At the present stage of evo-devo development, the importance of heterochrony are explored, in particular, the molecular mechanisms of heterochrony formation: "heterochronic genes" and microRNAs.

Keywords: evo-devo, biogenetic law, theory of phylembryogenesis, epigenetic regulation, macroevolution, microevolution, heterochrony, heterochronic genes