

УДК 573

НА ПУТИ К СИНТЕЗУ ТАКСОНОМИИ, ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕТИКИ: НОВАЯ КОНЦЕПЦИЯ *ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ*

А.В. Мартынов*(Зоологический музей МГУ, г. Москва; e-mail: martynov@zm.msu.ru)*

На протяжении последних 10 лет в традиционной области систематики и эволюционной биологии происходит фактически смена морфологической парадигмы на молекулярную. В работе предпринята попытка оценить текущее состояние проблемы фундаментальных оснований систематики и эволюции. Показана глубокая недооценка современными подходами взаимосвязи между эволюцией, онтогенезом, систематикой и филогенетикой. Вместо обычного для современных исследований рассмотрения их как отдельных разделов биологии предлагается синтетическая концепция *онтогенетической систематики*, увязывающая эти разделы в рамках единого процесса.

Ключевые слова: *онтогенез, эволюция, филогенетика, онтогенетическая систематика, синтез, онтогенетические циклы, гетерохронии, пedomорфоз, эволюционные модели.*

Произошедший на наших глазах прорыв в молекулярных исследованиях привел к появлению подходов, во многом отрицающих, хотя и не всегда в явной форме, морфологическую систематику и филогению (см., например, [1, 2]). Содержательные морфолого-эволюционные модели были отвергнуты кладистической систематикой значительно ранее, практически в момент формирования ее методологии (см., например, [3]). Если целью является реконструкция эволюционной истории тех или иных биологических объектов и структур, то необходимо исследовать *реальные процессы* преобразования формы, наблюдаемые у ныне живущих организмов. Центральным процессом такого рода, безусловно, является онтогенез [4, 5 и др.].

Поиски той или иной версии эволюционной теории являются едва ли осмысленными и без интеграции в нее систематической иерархии организмов в качестве *полноценной теории*, а не *источника для примеров*. Именно систематика является основным стержнем эволюционной теории, более того, в ее теоретический инструментарий изначально включен [6] специальный метод, свертывающий все разнообразие организмов в немногочисленные категории, являющиеся фактически предковыми онтогенетическими текстами, основополагающими для вторичных, производных онтогенезов. Преимущественная “выключенность” систематики является основным недостатком современных версий эволюционной теории.

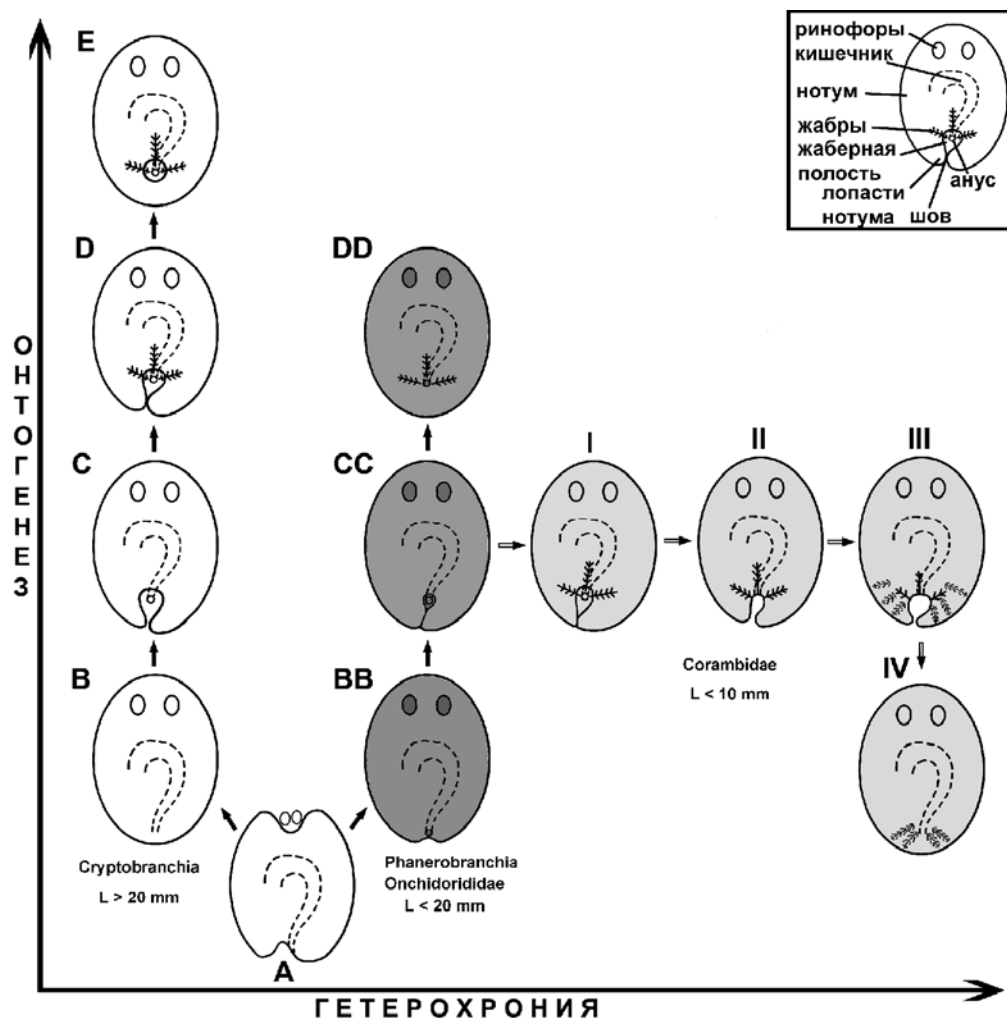
Попытки интегрировать эволюционную биологию развития непосредственно с филогенетической систематикой (“phylo-evo-devo” [7]) также основываются на дальнейшем развитии формального кладистического подхода, но указывают, что теоретики, работающие в этой области, осознают значительную

несовершенство современной теории преобразования онтогенезов. Именно как возможность столь необходимого, но пока не осуществленного синтеза до сих пор во многом отдельно развивающихся больших ветвей биологии — т.е. эволюционных и онтогенетических исследований с классической систематикой, автором была предложена концепция *онтогенетической систематики* [8]. Ранее под этим выражением понималась не столько собственно систематика, сколько возможные молекулярные пути формирования той или иной структуры в онтогенезе [9]. Термин *онтогенетическая систематика* был предложен автором [8] независимо от публикации Альберта с сотр. [9].

Онтогенетическую систематику можно рассматривать как стартовую точку для построения общей теории эволюции онтогенезов, которая во многом протекала как эволюция небольшого набора основных онтогенетических циклов Metazoa, возникших еще в докембрии и раннем кембрии, т.е. типов классической систематики. Диагноз любого таксона выше вида с точки зрения онтогенетической систематики является моделью, приближающейся к описанию структуры онтогенетического цикла когда-то реально существовавшего предкового вида. Это во многом перекликается с ранее предложенными концепциями “филотипа” или “филотипического периода” [10], но в отличие от них делается основной акцент именно на анализе и сравнении *целых циклов*, а не их отдельных стадий или периодов. За определенным циклом стоят конкретные молекулярные механизмы, его определяющие. Так, постларвальные онтогенетические стадии голожаберных моллюсков из группы криптобранхиальных дорид хоть с какой-то степенью детализации известны всего для 2–3 видов, в то время как всего известно более полутора тысяч видов Cryptobranchia (см. также [8]).

Согласно же предлагаемому диагнозу и модели исходного предкового онтогенеза, у большинства современных видов криптобранхиат в онтогенезе должна быть стадия с незамкнутыми задними лопастями нотума и вентральным анусом (рисунок, С), ведущая через ряд промежуточных стадий (рисунок, D) к образованию жаберной полости (рисунок, E). Адекватный и проработанный диагноз и модель предкового цикла должны обязательно обладать подобным элементом прогностичности. В противном случае должны быть предоставлены твердые доказательства, что те или иные элементы онтогенеза редуцировались/выпали (и сформировались таким образом, фанеробранхиальные дориды — т.е. дориды без жаберной полости) (рисунок DD). При наличии значительного числа противоречащих признаков принимается решение о гетерогенности данного таксона

и утверждается, что он представляет собой независимый онтогенетический цикл, происходящий от других предков. Например, сейчас очевидно, что первоначально включенный в семейство корамбид (Corambidae), вероятно, исключительно по внешнему сходству недавно описанный [11] глубоководный род *Echinocorambe*, принадлежит к семейству Akiodorididae [12], т.е. на языке развиваемого подхода — к близкому, но другому предковому онтогенетическому циклу (что совпадает с процедурой *разъединения* таксонов в традиционной систематике и концепцией парафилии в кладистике). Как Onchidorididae без жаберной полости (с входящими в их состав пedomорфными корамбидами), так и Akiodorididae, возникли как редуционные модификации (рисунок, BB—DD) исходного онтогенетического цикла криптобранхиальных дорид (рисунок, A—E). То есть и в том и в дру-



Модель предкового онтогенетического цикла дорид и его дальнейших гетерохронных преобразований, ведущих к появлению пedomорфных таксонов. Модель построена преимущественно на основе комплекса внешних признаков. По оси ординат расположен исходный, предковый для всех дорид онтогенетический цикл, за который принимается таковой криптобранхиальных дорид (стадии В—Е постларвального онтогенеза, не зачернено), по оси абсцисс — гетерохронные преобразования онтогенеза с филогенетическим эффектом, следствием чего стало появление фанеробранхиальных семейств дорид (стадии BB—DD), в той или иной степени ювенилизированных, вплоть до появления глубоко пedomорфной группы Corambidae, стадии I—IV (зачернены в различной степени). Без масштаба. L — средняя длина взрослых экземпляров. Рисунок Т.А. Коршуновой на основе оригиналов А.В. Мартынова

гом случаях жаберная полость перестала развиваться и возникли очень похожие, обусловленные гетерохронией типы организации с задними лопастями нотума. Но онтогенетическим циклом криптобранхиального типа обладает множество различных родов и семейств Cryptobranchia. В случае, если явления гетерохронии, регулирующие образование жаберного кармана возникнут у криптобранхиат, например с различной радулой, это приведет к появлению *различных фанеробранхиат*, т.е. в рассматриваемом случае Onchidorididae и Akiodorididae. Возможность задать определенное направление эволюции, исключив при этом альтернативное (в данном примере от криптобранхиальных дорид к фанеробранхиальным, но не *наоборот*), предлагается называть *филогенетическим клапаном*.

Только содержательный подход может привести к построению общей теории изменения формы у организмов. Интеграция в эту теорию информации о молекулярных механизмах морфогенеза приведет к построению общей теории изменения формы организмов, т.е. теории эволюции в ее исходном значении. Все разделы подобной теории не могут быть

удовлетворительно разрешены в ближайшее время. Но по крайней мере общую картину эволюции онтогенезов можно будет представить *однозначно*. Ограниченный объем данной работы не позволяет подробно обсудить многочисленные вопросы, вытекающие из подобной постановки проблемы. Они будут рассмотрены в последующих публикациях.

Автор глубоко признателен Т.А. Коршуновой (ИВНД и НФ РАН, Москва) за постоянную помощь в работе. Заведующий межкафедральной лабораторией электронной микроскопии биологического факультета МГУ Г.Н. Давидович, ведущий инженер А.Г. Богданов и сотрудники указанной лаборатории Ю.В. Голубцова и А.М. Кузнецова создали условия для исследования морфологических структур. Особую признательность выражаю Michael Schrödl (Zoologische Staatssammlung, München) за многолетнее сотрудничество.

* * *

Работа частично поддержана грантом DFG, SCHR 667/6-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Scotland R.W., Olmstead R.G., Bennett J.R. Phylogeny reconstruction: The role of morphology // Syst. Biol. 2003. Vol. 52. P. 539–548.
2. Lartillot N., Philippe H. Improvement of molecular phylogenetic inference and the phylogeny of Bilateria // Phil. Trans. R. Soc. London. 2008. Ser. B. Vol. 363. P. 1463–1472.
3. Павлинов И.Я. Слово о современной систематике. Современная систематика, методологические аспекты / Под ред. И.Я. Павлинова // Сб. Тр. Зоол. муз. МГУ. 1996. Т. 34. С. 7–54.
4. Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Киев: Типогр. Имп. ун-та Св. Владимира, 1912. 300 с.
5. Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
6. Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Holmiae: Salvius, 1758. 824 p.
7. Minelli A. Phylo-evo-devo: combining phylogenetics with evolutionary developmental biology // BMC Biology. 2009. Vol. 7: P. 36.
8. Мартынов А.В. От онтогенеза к эволюции: систематика в ожидании смены парадигмы. Эволюция и систе-

матика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях / Под ред. А.В. Свиридова, А.И. Шаталкина // Сб. Тр. Зоол. Муз. МГУ. 2009. Т. 50. С. 145–229.

9. Albert V.A., Gustafsson M.H.G., Di Laurenzio L. Ontogenetic systematics, molecular developmental genetics, and the angiosperm petal // Molecular systematics of plants II / Eds. P.S. Soltis, D.E. Soltis, J.J. Doyle. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1998. P. 349–374.

10. Sander K. The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis // Development and evolution / Eds. B.C. Goodwin, N. Holder, C.C. Wylie // The Sixth Symposium of the British Society for Developmental Biology. Cambridge: Univ. Press, 1983. P. 137–158.

11. Valdés Á., Bouchet P. A blind abyssal Corambidae (Mollusca, Nudibranchia) from the Norwegian Sea, with a re-evaluation of the systematics of the family // Sarsia. 1998. Vol. 83. N 1. P. 15–20.

12. Millen S.V., Martynov A.V. Redescriptions of the nudibranch genera *Akiodoris* Bergh, 1879 and *Armodoris* Minichev, 1972 with description of a new species of *Akiodoris* and description of the new family Akiodorididae // Proc. Calif. Acad. Sci. 2005. Vol. 56. N 1. P. 1–22.

Поступила в редакцию
15.04.10

A NEW CONCEPT OF ONTOGENETIC SYSTEMATICS: TOWARD TO SYNTHESIS OF TAXONOMY, ONTOGENY AND PHYLOGENETICS

A.V. Martynov

During last decade traditional morphological paradigm of evolutionary biology has been challenged. Despite on technological advancements the current evolutionary paradigm still lacking or-

ganism shape changing theory. The links between evolution, ontogeny, systematics and phylogenetics are *prima facie* obvious, but similarly greatly underestimated currently, though the field of the “Evo-devo” is continuously growing. As a synthesis (or more exactly, re-synthesis) of still in considerable degree developed independently major biological fields, i.e. ontogeny, evolution and taxonomy, new conception of *ontogenetic systematics* is therefore suggested and illustrated by the examples from the nudibranch molluscs.

Key words: *ontogeny, evolution, phylogenetics, synthesis, ontogenetic systematics, ontogenetic cycles, heterochrony, paedomorphosis, evolutionary models, nudibranch molluscs.*

Сведения об авторе

Мартынов Александр Владимирович — канд. биол. наук, науч. сотр. Зоологического музея МГУ. Тел. (495)203-27-17; (495)203-31-34; e-mail: martynov@zm.msu.ru