

А.В. МАРТЫНОВ

**Онтогенетическая систематика и новая модель
эволюции Bilateria**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2011

УДК xxx

ББК xxx

М xxx

Мартынов А.В. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМАТИКА И НОВАЯ МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ BILATERIA. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2011. xxx с., xx цв. вкл.

На протяжении последних 10 лет в традиционной области систематики и эволюционной биологии происходит смена морфологической парадигмы на молекулярную. Огромный корпус практических методов и теоретических концепций “традиционной” биологии учитывается в минимальной степени, а предпочтение отдается специализированным вычислительным и статистическим методам. В связи с этим в работе предпринята попытка оценить текущее состояние проблемы фундаментальных оснований систематики и эволюции. Подчеркивается, что молекулярная филогенетика незаслуженно рассматривает традиционную систематику как “устаревшую” науку. Между тем, классическая систематическая иерархия до сих пор — путеводная нить для молекулярной систематики, а целый ряд “новых” гипотез представляют собой переформулированное наследие эволюционной морфологии. Основная проблема традиционной систематики — не искорененный “типологический” подход к анализу разнообразия организмов, преимущественно статический. Продемонстрировано, что в текущей парадигме изучения эволюции теория преобразования формы организмов как таковая отсутствует, даже несмотря на значительные успехи эволюционной биологии развития. Показана глубокая недооценка современной филогенетикой взаимосвязи между эволюцией, онтогенезом и систематикой. Вместо обычного для современных подходов рассмотрения их как отдельных разделов биологии автор предлагает синтетическую концепцию онтогенетической систематики, тесно увязывающую эти разделы в рамках единого процесса.

Практическая значимость предлагаемого здесь подхода онтогенетической систематики иллюстрируется проблемой происхождения и эволюции Bilateria — крупнейшей группы многоклеточных животных. Предполагается, что ключевым свойством онтогенетических циклов, до сих пор свойственным многим Bilateria, является бесполое размножение (в форме клональности). Это свойство практически полностью упущено в современных теориях происхождения и эволюции билатерально-симметричных животных.

Фактически переоткрытие того ключевого значения, которое играло бесполое размножение в онтогенетическом цикле ранних Metazoa, привело к формулированию принципиально новой модели ранней радиации и эволюции Bilateria.

Благодаря новым морфологическим данным, а также новому методологическому подходу онтогенетической систематики, удалось построить 1) принципиально новую модель происхождения отдельных типов, эволюционная история которых является одной из нерешенных проблем зоологии (моллюски), 2) модель базальной радиации большинства типов Bilateria. Построенная модель обладает значительными прогностическими свойствами и открыта для последующего тестирования молекулярными, палеонтологическими и другими группами данных.

Ответственный редактор xxx xxx xxx

Рецензенты:

доктор биологических наук xxx xxx xxx

доктор биологических наук xxx xxx xxx

© Мартынов А.В., текст,

иллюстрации, 2011

© Т-во научных изданий КМК,

издание, 2011

ISBN 978-5-87317-xxx-x

A.V. MARTYNOV

**Ontogenetic systematics and a new model of
Bilateria evolution**

KMK Scientific Press Ltd.

Moscow ❖ 2011

Martynov A.V. ONTOGENETIC SYSTEMATICS AND A NEW MODEL OF BILATERIA EVOLUTION. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2011. xxx p., xx color plates.

During the last decade traditional morphological paradigm of evolutionary biology has been challenged. Molecular systematics and phylogenetics were considered as an “advanced” fields compare to the “old-fashioned” traditional systematics. At the same time, enormous body of the practical and theoretical methods of “traditional” biology considered usually in a minimal degree. The preference in phylogenetic studies is clearly given to the mathematical and statistical approaches. It is therefore, urgently necessary to evaluate fundamentals of the systematics and evolution. Instead of being “outdated”, traditional systematic hierarchy is considered as a clue for the molecular phylogenetics. Many of the modern and progressive ideas in the phylogenetic field, like Ecdysozoa concept are deeply rooted within traditional systematics and evolutionary morphology.

It is specially highlighted, that traditional taxonomy is more *exact* science than molecular phylogenetics (even if it sounds somewhat paradoxically) because does not calculate *probabilities* of relationship, but instead unambiguously attributed an unknowing organism to particular taxa of the hierarchy — species, genus, family etc. In turn, the main problem of the traditional systematics is still attraction to the static, “typological” approach, even despite on advances of the cladistics. It is demonstrated therefore, that the current evolutionary paradigm lacking organism 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. ontogenetic and evolutionary studies from one side and traditional taxonomy from another, new conception of *ontogenetic systematics* is therefore suggested and illustrated by the examples from the nudibranch molluscs and echinoderm class Ophiuroidea.

Usefulness of the suggested here approach of the ontogenetic systematics is illustrated by the core problem of the entire fields of the zoology and evolutionary biology — origin and evolution of the major group of Metazoa — Bilateria. According to the key idea of the present book, one of the most important property of the metazoan and bilaterians ontogenetic cycles — asexual reproduction (in the form of clonality) has been completely omitted in the most of the past and in almost all modern evolutionary and phylogenetics studies. Thus, the re-discovery of the great importance of the clonal reproduction in the ontogenetic cycle of the basal Metazoa, have led to formulation of a fundamentally different from the current mainstream thinking model of early radiation and evolution of the Bilateria.

The new and reformulated old data on the bilaterian morphology and ontogeny have resulted in an amazing and somewhat unexpected discovery of the detailed similarity between soft body structure and fine features of the exoskeleton between otherwise dramatically different phyla such as the colonial coelomic Pterobranchia and highly individualized Mollusca with reduced coelomic cavity, which phylogeny is among the major enigmas of the evolutionary biology.

These and many other new data along with new approach of the *ontogenetic systematics* allow to construct a fundamentally new system of the Bilateria. Apart from the key importance of the suppression of the clonal reproduction for the major bilaterian phyla radiation, the new system is also based on the acceptance of a new pattern of homology between apparently very different secretory structures of the various Bilateria, e.g. cephalic shield of Pterobranchia, vesti-

mental wings of the Vestimentifera, thoracic membrane of some polychaet Annelida, and finally, mantle and foot of the Mollusca. To reflect the new homological pattern and new model of the bilaterian evolution, a new supraphylum Carmaphora is proposed to unite phyla which originally possessed the cephalic secretory shield, subsequently repeatedly reduced in various lineages. The Carmaphora supraphylum nov. thus encompassed both traditional protostomian and deuterostomian phyla as Petrobranchia, Enteropneusta, Echinodermata, Chordata, Sipuncula, Kamptozoa, Annelida and Mollusca. The new model is also suggests a solution for one of the major controversy in the field of zoology of the second part of the XX century — discussion whether Pogonophora and Vestimentifera are related to Deuterostomia or to Protostomia. The constructed new model of the Bilateria evolution has significant prognostic ability and is opened for further testing by molecular, paleontological or any other groups of data.

ISBN 978-5-87317-xxx-x

© Martynov A.V., text, illustrations,
2011

© KMK Scientific Press Ltd., 2011

Содержание

Вступление	
Парадигмы систематики	
Филогенія Bilateria: введение в проблему	
Глава 1. ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА: ОТ ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ К ФОРМАЛЬНЫМ КЛАДОГРАММАМ?	
Принцип иерархии в биологической систематике	
Объяснение иерархии	
От Дарвина до Хеннига	
Современная парадигма	
Молекулярная систематика	
Эволюция?	
Ренессанс морфологии	
Основной принцип систематики	
От структуры к процессам	
Глава 2. ОТ ОНТОГЕНЕЗА К ЭВОЛЮЦИИ	
Параллелизм индивидуального и исторического развития	
Биогенетический закон	
Реформулирование биогенетического закона	
Эрнст Геккель и современная биология	
Онтогенез и систематика	
Глава 3. НАБЛЮДАЕМАЯ ЭВОЛЮЦИЯ: ПЕДОМОРФОЗ КАК ПРОЦЕСС, СОЕДИНЯЮЩИЙ ИНДИВИДУАЛЬНОЕ И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ	
Доказательства эволюции: современная парадигма	
Незавершенный синтез	
Педоморфоз, систематика и эволюция	
Глава 4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЦИКЛ — ЕДИНИЦА СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ	
Попытка определения	
Организм как часть цикла	
Онтогенетическая систематика	
Единица систематики?	
Ex nihilo nihil	
Эффект семафоронта	
Цикл и эволюция	
Эволюция и систематика: мнимое противоречие	

Эпигенетическая vs. синтетическая теория эволюции	
Филогенетический клапан	
Мозаичность и целостность онтогенезов	

Глава 5. ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС — ДВЕ РАВНОПРАВНЫЕ СТОРОНЫ РАЗВИТИЯ. МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗОВ

Ароморфозы и идиоадаптации	
Становление новой организации: пример из типа иглокожих	
Модель эволюции онтогенезов	
Иерархия доминирования признаков	
Онтогенетическая систематика и гомология: практический инструментарий таксономиста	
Диагноз таксона как модель предкового онтогенетического цикла	
Необратимость эволюции. Филогенетический клапан	
На пути построения общей теории содержательной систематики	
Общие принципы онтогенетической систематики	
Рабочие принципы построения важного сегмента общей теории эволюции онтогенетических циклов	

Глава 6. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ И ТЕОРИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ПЕРЕХОДА МЕЖДУ ОСНОВНЫМИ ТИПАМИ BILATERIA

Постановка проблемы	
Свойства онтогенетических циклов и филогения Metazoa	
Бесполое (клональное) размножение и эволюция Metazoa	
Современное положение в области исследования филогении Bilateria	
Концепция Ecdysozoa и реконструкция предковых циклов Bilateria	
Дилемма родственных связей погонофор (Deuterostomia vs. Protostomia) — крупнейшее противоречие в зоологии XX века	
Онтогенетический механизм базальной радиации Bilateria	
Проблема происхождения типа Mollusca и общие проблемы филогении Bilateria	
Основная модель эволюции Bilateria	
Происхождение типа Mollusca	
Происхождение типа Annelida	
Новый надтип Caramphora supraphylum nov. — систематический итог новой модели эволюции Bilateria	
Происхождение и эволюция группы Ecdysozoa	
Оси симметрии в эволюции Bilateria	

Глава 7. СИСТЕМА НАДТИПОВЫХ ТАКСОНОВ, УЧИТЫВАЮЩАЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

Надтип Lophophorata Nyman, 1959	
Надтип Ecdysozoa Aguinaldo et al., 1997	
Надтип Caramphora, supraphylum nov	

Глава 8. ОНТОГЕНЕЗ vs. БИОСФЕРА	
Экоцентризм vs. Организмоцентризм	
Онтогенетические циклы как “доноры” организованности биосферы	
Новая модель эволюции Bilateria и возможный механизм “Кембрийского взрыва”	
Послесловие	
Общие замечания	
Прогностицизм в современной систематике	
Гены и гомология морфологических структур	
Заключительные замечания	
Благодарности	
Литература	

Contents

Introduction	
Paradigms of the systematics	
Phylogeny of Bilateria: introduction to the problem	
Chapter 1. EVOLUTION AND SYSTEMATICS: FROM TYPOLOGICAL HIERARCHY TO FORMAL CLADOGRAMMS?	
Hierarchical principle in the biological systematics	
Explanation of the hierarchy	
From Darwin to Hennig	
Modern paradigm	
Molecular systematics	
Evolution?	
Renaissance of the morphology	
Basic principle of the systematics	
From structure to the processes	
Chapter 2. FROM ONTOGENY TO EVOLUTION	
Parallelism of the individual and historical development	
Biogenetic law	
Re-formulation of the biogenetic law	
Ernst Haeckel and modern biology	
Ontogeny and systematics	
Chapter 3. A REAL-TIME EVOLUTION: PAEDOMORPHOSIS AS A PROCESS LINKED INDIVIDUAL AND HISTORICAL DEVELOPMENT	
Evidences for evolution: modern paradigm	
Uncompleted synthesis	
Paedomorphosis, systematics and evolution	
Chapter 4. ONTOGENETIC CYCLE — UNIT OF THE SYSTEMATICS AND EVOLUTION	
Approaching the definition	
Organism as a part of the cycle	
Ontogenetic systematics	
Unit of the systematics ?	
Ex nihilo nihil	
Semaphoront's effect	
Cycle and evolution	
Evolution and systematics: a non existing controversy	

Epigenetic vs. synthetic theory of the evolution	
Phylogenetic valve	
Mosaicity and integrity of the ontogeneses	

Chapter 5. PROGRESS AND REGRESS — TWO EQUAL PARTS OF THE HISTORICAL DEVELOPMENT. MODEL OF THE ONTOGENY EVOLUTION

EVOLUTION	
Aromorphosis and idioadaptations	
Formation of a new organization: an example from echinoderms	
Model of the ontogeny evolution	
Hierarchy of the character dominating	
Ontogenetic systematics and homology: practical instruments of taxonomists ...	
Diagnosis of a taxon as a model of the ancestral ontogenetic cycle	
Irreversibility of the evolution. Phylogenetic valve	
Towards a general theory of biologically well-founded systematics	
General principles of ontogenetic systematics	
Working principles of constructing of an important part of the general theory of ontogenetic cycles	

Chapter 6. ONTOGENETIC CYCLES AND THEORY OF THE MORPHOLOGICAL TRANSITION AMONG MAJOR PHYLA OF BILATERIA

BILATERIA	
Introduction to the problem	
Properties of the ontogenetic cycles and phylogeny of Metazoa	
Asexual (clonal) reproduction and metazoan evolution	
Phylogeny of Bilateria: current situation	
Ecdysozoa concept and reconstruction of the ancestral ontogenetic cycles of Bilateria	
Pogonophora relationship (Deuterostomia vs. Protostomia) — strongest controversy of the XX century zoology	
Ontogenetic mechanism of the basal radiation of Bilateria	
Problem of the origin of the phylum Mollusca and phylogeny of Bilateria	
Main model of the Bilateria evolution	
Origin of the phylum Mollusca	
Origin of the phylum Annelida	
Novel superphylum Carmaphora nov. — major systematic outcome of the new model	
Origin and evolution of the group Ecdysozoa	
Symmetry axis in the Bilateria evolution	

Chapter 7. THE SYSTEM OF THE SUPERPHYLA IMPLIES MECHANISM OF THE ONTOGENETIC CYCLES MODIFICATIONS

MECHANISM OF THE ONTOGENETIC CYCLES MODIFICATIONS	
Superphylum Lophophorata Hyman, 1959	
Superphylum Ecdysozoa Aguinaldo et al., 1997	
Superphylum Carmaphora, supraphylum nov.	

Chapter 8. ONTOGENY VS. BIOSPHERE	
Ecocentrism vs. organismocentrism	
Ontogenetic cycles as “donors” of the biosphere order	
New model of of the Bilateria evolution and a probable mechanism of the “Cambrian explosion”	
Afterword	
General conclusions	
Prognostic in the modern systematics	
Genes and morphological homology	
Final conclusions	
Acknowledgements	
References	

Глава 1. ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА: ОТ ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ ИЕРАРХИИ К ФОРМАЛЬНЫМ КЛАДОГРАММАМ?

Принцип иерархии в биологической систематике

Признание эволюции (прежде всего биологической) — краеугольный камень мировоззрения учёных, тот признак, который отличает их как интеллектуальную и социальную группу. Теория эволюции в её современном виде (Darwin, 1859, 1872; Fisher, 1930; *The New Systematics*, 1940; Huxley, 1942; Mayr, 1963; Маур, Provine, 1980; Freeman, Herron, 2004; Futuyma, 2005 и мн. др.) возникла после нескольких столетий постепенного накопления знаний о колоссальном разнообразии организмов и открытия того факта, что их признаки распределены не хаотично, а напротив, образуют определённый регулярный паттерн, позволяющий строить на его основе классификацию (Linnaeus, 1735, 1758). Данный паттерн в существенной степени может быть охарактеризован принципом иерархии (см. например, Беклемишев, 1928 [1994]; Simpson, 1961; Mayr, 1969; Расницын, 1988; Grande, Rieppel, 1994; Hall, 1994; McShea, 2001; Valentine, 2004, Павлинов, 2005 и мн. др.), что отражает последовательность категорий, используемых традиционной систематикой — от типа до вида. Система категорий и сложная иерархия таксонов не появилась в систематике сразу, а сложилось постепенно. Активный период дифференциации классической систематики как науки пришёлся на XIX столетие и первую половину XX века, в результате чего были предложены все основные «высшие» категории (семейства, отряды, классы и т.п.) для большинства организмов.

Основа систематики — заимствованный из схоластики иерархический принцип, в наиболее завершённом виде впервые применённый в систематике Линнеем в форме метода *биномиальной номенклатуры*. Каждый вид при таком подходе относится к определённому *роду*, но не может при этом входить в несколько родов одновременно, как в теоретически возможной комбинативной системе. Биномиальный принцип оказался очень мощным инструментом для описания разнообразия *любых* организмов и де-факто единственным основным методом и в наши дни, позволяющим объективно обозначать группы особей в природе (т.е. так, чтобы исходно обозначенную как вид группу особей по указанным в диагнозе признакам потенциально смог бы распознать любой другой исследователь/практик), заведомо типологически разделяя (как правило, не явно) их изменчивость на существенную и не-существенную для систематики. Несмотря на всю критику, которой данный принцип подвергался и подвергается, и активно пропагандируемые альтернативы (например, филокодекс, Phylocode, см. Cantino, de Queiroz, 2007), биномиальный принцип остаётся единственным рабочим инструментом систематики.

Иерархическое обобщение стало важнейшим и до сих пор не достаточно оценённым (или основательно забытым) современной филогенетикой теоретическим достижением классической систематики (см. также Buck, Hull, 1966; Wood, 1994; Rieppel, 2006 и мн. др.). Основная его суть заключалась в том, что бесконечное разнообразие можно «свернуть» к небольшому числу «высших» категорий, прежде всего типов (см. например Беклемишев, 1994 [1928], с. 30–31; Simpson, 1961; Rasnitsyn, 1996; Расницын, 2005). Какие бы дискуссии ни разгорались много позднее о том, как именно формировать надтиповые категории, сами типы остаются удивительно стабильными на протяжении значительных периодов истории систематики, хотя их дифференциация от четырёх «ветвей» Кювье (Cuvier, 1812a) до нынешнего числа признаваемых типов (около 35), разумеется, не была простым и однозначным процессом. Более того, имеющаяся существенная неопределённость в положении некоторых типов, прежде всего предложенных относительно недавно, таких как Pogonophora, Loricifera, Cephalorhyncha, оставляет некоторую надежду на то, что даже столь непреодолимо отличающуюся типовую морфологию можно будет в конечном счёте интерпретировать с эволюционной точки зрения.

Иначе говоря, классическая систематика *открыла* значительный консерватизм организации животных. Как сам иерархический принцип, так и консерватизм существования «типовой» организации требовал объяснения. Это привело к формированию разного рода концепций архетипа, нередко понимаемого как некоторая «идея», лежащая в основе организации той или иной группы (например, Owen, 1848, 1855). Объективно существующая цикличность в живой природе и существенная стабильность экосистем, определённый параллелизм между индивидуальным развитием особи и системой организмов, значительный консерватизм организации на уровне «высших» категорий не способствовали развитию эволюционной идеи. Концепция Кювье (Cuvier, 1812a, 1830) о несводимости основных типов организации животных к друг к другу в тот период успешно одержала победу над теорией Жоффруа Сент-Илера о взаимном превращении типов (Saint-Hilaire, 1830). Преддарвиновский мир был почти стабилен и неподвижен и мог лишь подвергнуться деградации («редукции») относительно «золотого века». Целый ряд попыток создать теорию исторического развития, — к числу наиболее известных относится «Философия зоологии» Ламарка (Lamarck, 1809), — не привели к революции в биологии. Между тем, постепенно наметилось противоречие между кажущейся стабильностью системы, получаемой в результате подобных классификационных процедур, и реальным разнообразием и вариабельностью биологического материала, с которым имели дело практики. Достаточно долго эту вариабельность удавалось рассматривать как несущественную, но накопленная критическая масса в конце концов привела к разрушению «чистой типологии».

Объяснение иерархии

Заново «открытый» и воплощенный систематикой иерархический принцип (в биологическом смысле; принцип иерархии *per se*, разумеется, был известен задолго до Линнея) получил объяснение только после выхода «Происхождения

видов...» Дарвина (Darwin, 1859, 1872). Единственная включённая в его работу иллюстрация демонстрировала механизм появления систематических категорий как последовательных актов разделения предковых видов на несколько «дочерних». Иерархия, таким образом, возникает *a posteriori* и является продуктом исторического изменения организмов.

Несомненно, что Дарвина прежде всего интересовал наиболее убедительный способ доказательства реальности эволюции. Возможно поэтому предложенный им механизм — избыточное производство особей в результате феномена размножения, порождающее конкуренцию между ними, а значит и последующее «выживание только наиболее приспособленных» — был очень прост, нагляден и, как показала вся дальнейшая история, необычайно убедителен. Тем не менее все остальные, значительно более сложные вопросы «внутренних механизмов эволюции» остались в основном за пределами его теории, отчасти из-за отсутствия тогда технологической базы для этого, отчасти, вероятно, из-за первоначальных установок автора, стремящегося избегать любых вопросов соотношения индивидуального и исторического развития за исключением собственно феномена репродукции организмов. Впоследствии, впрочем, Дарвином были предложены некоторые элементы подобных механизмов в ламаркианском духе наследования приобретённых признаков (Darwin, 1868). Труд Дарвина во многом был построен как окончательный уход от натурфилософского стиля в биологии, поэтому «внутренние причины», «стремление к совершенствованию», параллелизм между «лестницей природы» и индивидуальным развитием «не были допущены» в текст «Происхождения...».

Идеи Дарвина были необычайно продуктивны для того времени. Это прежде всего идея об исторических причинах иерархического принципа организмов, и кроме того — получившая дальнейшее мощное развитие идея отбора, во многом спорного в качестве доказательства эволюции. Тем более удивителен тот факт, что классическая систематика с таким трудом восприняла идеи преобразования типологической иерархии в последовательность эволюционных событий, даже несмотря на последовавшие затем усилия Геккеля (Haeckel, 1866, 1874), предложившего специальный термин «филогения» как раз для исторического развития организмов и недвусмысленно связавшего систематику с эволюционной идеей. В сущности, вплоть до настоящего времени способ описания и преподавания систематической зоологии остаётся глубоко типологичным — только сейчас вместо четырёх типов Кювье мы изучаем примерно 35 ныне признанных. *Эволюционные границы между ними как были, так и остаются почти незыблемыми: убедительной теории морфологического перехода между основными типами животных нет.*

От Дарвина до Хеннига

Потребовалось ещё почти столетие, чтобы теоретическая идея Дарвина и его единственная схема дивергенции, а также обширные, но во многом умозрительные филогенетические деревья Геккеля и его последователей были конвертированы в практический метод систематики. Так возникла «филогенетическая» систематика Хеннига (Hennig, 1950, 1966). Остаётся удивляться — почему

так поздно, поскольку все основные идеи Хеннига (классификация как генеалогия, сведение «высших» таксонов к предковым видам) являются практическим воплощением идей Дарвина и Геккеля. Разумеется, между трудами Дарвина и Геккеля и книгой Хеннига нет «пустоты». Сложный и противоречивый процесс осмысления идеи эволюции как классическими систематиками, так и «новыми» биологами, ориентированными на изучение физиологии и экологии, привёл к формированию сложного цикла исследования исторического развития, который с определённой осторожностью можно назвать «эволюционно-морфологическим». Он никогда не представлял собой цельного метода со строгой теорией, но зато предлагал значительный плюрализм мнений и, самое главное, основывался на содержательной стороне биологического разнообразия и на реальных процессах, объективно существующих в природе. Противоречивую историю становления и развития эволюционной морфологии см. например — Канаев, 1963, 1966; Эволюционная морфология..., 2004. При анализе эволюции той или иной группы нередко рассматривались конкретные механизмы морфологических трансформаций, их пути и направления. Значительная роль в реконструкции эволюционных событий отводилась исследованиям онтогенеза ныне существующих видов и выяснению морфологических основ адаптаций. Спектр разнообразных теоретических установок и методов варьировал от почти классической сравнительной морфологии (но с элементами эволюционизма), где главное значение придавалось скорее поиску структурных соответствий у различных организмов (например, Gegenbaur, 1870, 1874; Беклемишев, 1944, 1964; Remane, 1956; Starck, 1978-1982 и мн. др.) до широких эволюционных, палеонтологических и онтогенетических обобщений (например, Rensch, 1960; Татаринцов, 1976, 1987; Красилов, 1977; Морфологические аспекты эволюции, 1980; Современная палеонтология, 1988; Современная эволюционная морфология, 1991; Иванова-Казас, 1995 и мн. др.). Постепенно выделилось и особое направление эволюционной систематики, опирающееся как на синтетическую теорию эволюции, так и на теорию адаптаций и, в меньшей степени, на сравнительную морфологию (например, *The New Systematics*, 1940; Simpson, 1953, 1961; Mayr, 1963, 1969; Mayr, Provine, 1980; Ashlock, 1980; и мн. др.). Эволюционно-морфологический цикл, таким образом, впитал в себя как достижения классической сравнительной морфологии второй половины XIX века, так и последующую синтетическую теорию эволюции, сложившуюся в 1930–1940-е гг. Несколько произвольно определяя его границы, можно сказать, что он просуществовал в мало изменённом виде вплоть до 1990-х годов, после чего в большинстве стран мира, обладающих развитой научной инфраструктурой, резко пришёл в упадок. Причиной тому стало по существу его собственное детище, в настоящее время именуемое филогенетической систематикой, или кладистикой.

Современная парадигма

Публикацией английского издания книги Хеннига (Hennig, 1966) было положено начало обширной многолетней дискуссии (прежде всего в Северной Америке), первоначально развернувшейся главным образом на страницах журнала *Systematic Zoology* (сейчас *Systematic Biology*) (обзор и/или критическое



обсуждение см. например Wiley, 1981; Nelson, Platnick, 1981; Ridley, 1986; Шаталкин, 1987; Павлинов, 1989, 2005; Песенко, 1989; Rasnitsyn, 1996; Расницын, 2002, 2005; Williams, Ebach, 2008 и мн. др.). Итогом дискуссии стал фактический отказ от содержательной компоненты в эволюционных исследованиях, морфологических моделях и от адапционных объяснений, т.е. формирование современной парадигмы «филогенетической» или кладистической систематики (источники редукционизма в современной систематике приведены на схеме 1).

Идеал филогении был сведен к «реконструкции» последовательности ветвлений кладограммы, отражающих порядок появления новых групп в эволюции. Кладистика развивалась параллельно с эволюционно-морфологическим циклом в течение почти 20 лет. Беспрецедентный прорыв в массовой доступности компьютерных технологий 1990-х гг. привел к очень быстрой дальнейшей формализации уже и так достаточно формальных кладистических методов и лавинообразному росту компьютерных программ для «реконструкции» филогении.

Напротив, отсутствие единства методов и даже единой платформы в эволюционно-морфологических и систематических исследованиях, гораздо более сложные, содержательные механизмы эволюции, мало способствовали формализации их методов. Самой главной проблемой, на мой взгляд, всё же явилось отсутствие определённого метода для реконструкции филогении в эволюционной морфологии и систематике. В то же время, кладистика предлагала совершенно определённый метод анализа исходных и производных состояний (плезиоморфий и апоморфий), что в соединении с принципом экономности шагов эволюции (парсимонии), восходящему к «бритве Оккама», сделало её в глазах многих специалистов перспективным новым подходом, резко отличным от двусмысленностей старой сравнительной и эволюционной морфологии (см. также Песенко, 1989; Емельянов, Расницын, 1991; Расницын, 2002). С начала 1990-х гг. классическая систематика начинает заменяться кладистикой, быстро растёт число кладистических «деревьев» — дихотомических схем строгого геометрического вида. К рубежу тысячелетий кладистика стала уже де-факто стандартным методом, а тем учёным, которые предпринимали попытки публиковать эволюционные исследования конкретных групп вне рамок канонизированной к тому времени кладистической методологии, нередко отказывали в публикациях ещё на уровне рецензий. Очень быстро, в течение менее десяти лет, морфологическую кладистику, сохранявшую черты преемственности от сравнительной морфологии, сменила молекулярная филогенетика, где морфология в принципе начинает играть подчинённую роль, а то ей и вовсе отказывается во вкладе в эволюционные построения (!) (например, Scotland et al., 2003; Lartillot, Philippe, 2008).

В настоящее время фактически сформировалась новая парадигма познания и взаимосвязи эволюции и систематики — результат быстрой эволюции хеннинговой методологии в научной среде США, отчётливо «порвавшая» с предыдущим обширным и содержательно богатым морфолого-эволюционным циклом. Кладистический цикл исследования, в сравнении с классической или эволюционной систематикой, приобрёл очень строгие черты, включая стандартную методику составления матрицы (таблицы) признаков, подразделения их на исходное и продвинутое состояния и последующее использование потенциально большого, но на практике очень ограниченного числа основных компьютерных программ для построения результирующей кладограммы — т.е. собственно реконструкции последовательности эволюционных событий. Сложившийся за 40 лет развития кладистики её теоретический и практический аппарат благодаря своим ярко выраженным чертам «научности» (стандартизации методов и использованию формальных математических приёмов) получил самое широкое распространение в системе западной науки и фактически приобрёл статус единственного объективного метода для реконструкции филогении, а значит и для построения системы организмов.

Предполагалось, что, разрушив старую целостную типологию и иерархию и проанализировав *только* дискретные признаки, целенаправленно методологически лишив их какой-либо априорной содержательности представлений о направлении эволюции, филогенетический анализ затем заново «соберёт» полученные таксоны в новую, «достоверную» и «объективную» филогению и систему. Сейчас, в 2010 году, после 15 лет активного применения кладистики, когда построен-

ные с помощью её методов дерева затронули практически все группы организмов, можно констатировать, что этого не произошло. Напротив, довольно скоро собственно морфологическая кладистика была объявлена двусмысленной и непродуктивной (например, Scotland et al., 2003). Главным выводом в многочисленных опубликованных работах стала принципиальная неопределённость полученных результатов. Так, о филогении одного из крупнейших типов животных, Annelida, неоднократно говорилось, что её нельзя выстроить непротиворечиво (например, Bartolomaeus et al., 2005). Учитывая такую «принципиальную неразрешённость», весьма странной выглядит та настойчивость, с которой современные филогенетики, например, сводят целый тип Pogonophora (с его не менее удивительным по морфологии классом Vestimentifera) к терминальным (т.е. глубоко вторичным по отношению к предковым кольцецам), по их мнению, семействам класса многощетинковых червей Polychaeta (Rouse, Fauchald, 1995; Rouse, 2001; Schulze, 2003; и др.). Т.е. целый тип с двумя классами и многими семействами был сведён лишь к одному семейству полихет, но никаких хоть сколько-нибудь реалистичных морфологических объяснений для этого не было предложено.

Фактически же, по прошествии почти сорока лет развития кладистики (считая за отправную дату английский перевод основополагающего труда Хеннига (Hennig, 1966)), можно констатировать, что это скорее своеобразная надстройка над классической систематикой, над давно очевидным фактом иерархической соподчинённости признаков организмов, нежели самостоятельная дисциплина. Кладистика перерабатывает признаки, которые поставляет ей классическая систематика (которая во многом до сих пор существует независимо), согласно парсимонии (экономии) и/или ряда алгоритмов, заимствованных из статистики (см. например обзор Felsenstein, 2004). Здесь уместно привести высказывание отечественного палеоботаника и эволюциониста С.В. Мейена, сделанное им незадолго до того, как филогенетическая систематика стала стандартным и почти догматическим методом: «Иными словами, кладизм не указывает универсальных филогенетических методов получения таксонов всех рангов, а занимается филогенетической интерпретацией таксонов, полученных существенно не филогенетическими методами, и перестройкой системы уже имеющихся таксонов на основе некоторых филогенетических гипотез» (Мейен, 1988, с. 507). На первичность по отношению к собственно филогенетическому анализу традиционных процедур классифицирования указывал Расницын (1988, 2005).

Позднее было специально подчеркнуто, что филогенетическая систематика не обладает собственным аппаратом для подготовки признаков для кладистического анализа, а заимствует его из традиционной или эволюционной систематики (Павлинов и др., 1993; Павлинов, 2005). Очень точно охарактеризовал положение дел в современной филогенетической систематике Любарский (2007, с. 349): «Установление сходства структур (в дальнейшем приводящее к синапоморфиям) полагается в кладистике тривиальной операцией, производимой вне рамок аппарата кладистики: гомологии приходят в филогенетику почти «готовыми к употреблению». Интересно, что существенно сходную позицию занимал крупный немецкий сравнительный морфолог Ремане ещё в середине XX столетия, но не в отношении тогда почти не известной филогенетической систематики Хеннига, а геккелевского метода построения произвольных филоге-

нетических деревьев (Remane, 1955). Вполне созвучен этим двум отстоящим друг от друга на полвека высказываниям и почти отчаянный призыв В.Н. Беклемишева (1994 [1928]) вернуть морфологию на заслуживающее ей в биологии место. Чуть менее столетия, минувшего со времени написания «Методологии систематики» показывает, что устойчивость основных проблем в систематической биологии (в сущности, *основного раздела* биологии) вполне циклична (см. также Любарский, 2007, 2009; Nelson, 2008). И всё же это оставляет некоторую надежду, что подобные многократные указания на фактически сходные проблемы, но появившиеся в разные эпохи, т.е. на фоне принципиально различного научного и технологического окружения, создадут, в конце концов, основу для нового синтеза, в котором морфология и систематика не будут низведены до уровня «флажков», венчающих молекулярно-кладистические деревья. А *modus vivendi* легкомысленной музы истории Клио, которая «учит тому, что она ничему не учит» (см. Павлинов, 2009), будет казаться всё же чрезмерно пессимистичным.

Молекулярная систематика

Наиболее вероятно, что мощный всплеск молекулярно-филогенетических исследований последних 15 лет, имел в своей основе неудовлетворённость кладистическим анализом традиционных морфологических признаков. Это способствовало появлению в недавнее время концепций, на первый взгляд, революционизировавших классическую зоологию, таких как Ecdysozoa, «клада линияющих», парадоксальным для традиционного зоолога образом объединившая нематод и приапулид с членистоногими (Aguinaldo et al., 1997), или Lophotrochozoa, свидетельствующая в пользу родства лофофорат (форонид, мшанок, брахиопод) и трохофорных животных (кольчатых червей, моллюсков, сипункулид) (Halanych et al., 1995). Некоторое время зоологи пассивно наблюдали за происходящим, но после того, как текущее содержание ведущих эволюционных и систематических журналов окончательно отвернулось в сторону от зоологии в её исходном понимании (особенно показателен в этом отношении один из респектабельных журналов «*Zoologica Scripta*», название которого можно перевести как «Зоологические описания», превратившийся в подлинный оплот молекулярной филогенетики, где собственно «зоологическим описаниям» места не предусмотрено), многие поспешили так или иначе отмежеваться от «классической» зоологии, и именовать её отныне «неклассической». В результате, наиболее современным мнением, считается такое, что систематикам и эволюционным морфологам на данном этапе развития науки, не остается ничего другого, как прийти к пониманию того, что вся их предшествующая деятельность фактически была одним большим заблуждением (см. например, Scotland et al., 2003; Шаталкин, 2005; Малахов, 2009). А все те менее радикальные предложения, призывающие, на первый взгляд к разумному балансу между молекулами и морфологией (например, Wiens, 2004; Edwards, 2008 и др.), фактически, сводятся к предложению интегрировать морфологию в контексте *уже* полученного молекулярного дерева. Т.е. фактически *a priori* (или молчаливо) принимается, что молекулярная реконструкция эволюции имеет неизмеримо больший вес, чем любое морфологическое или онтогенетическое исследование.

Но является ли молекулярная филогенетика той долгожданной, почти объективной заменой, невероятно субъективной классической систематике? Ведь, как признают сами молекулярные филогенетики, «защиты от некорректного использования» («foolproof method») при выполнении молекулярно-филогенетических реконструкций до сих пор не существует (см. Lartillot, Philippe, 2008, p. 1469). Всё громадная и разветвлённая область молекулярной систематики построена на *вероятностных принципах*, что не скрывается, а напротив, пропагандируется (см. Felsenstein, 2004; Лукашов, 2009). Экспоненциальный рост новых работ в этой области, приводит к тому, что вновь получаемые деревья нередко противоречат предшествующим, но методы, которые позволили бы чётко указать, где в молекулярных реконструкциях эволюционных событий «правда», а где «статистика», едва намечены (см. например, Wägele J.W. et al., 2009; Kumar, 2010; и др.). На две основные проблемы молекулярных филогений — неполноту и отсутствие достоверного результата (т.е. способности к разрешению филогенетической истории) — уже указывали вскоре после начала широкого применения этого метода (например, Jenner, 2000).

Те специалисты, которые работают в области молекулярных филогений, как правило, отдают себе отчет в том, что без адекватной выборки таксонов, ни о какой серьезной филогении речь идти не может. Между тем так, называемая «выборка таксонов», напрямую относится к области традиционной систематики, которую, таким образом, стыдливо пытаются представить в роли служебной поставщицы «сырья», а не основополагающей, первичной дисциплиной для любого *последующего* эволюционного анализа. Так, в одной из современных молекулярных работ, использовавшей новейшие методы EST и глубокий геномный анализ (Holton, Pisani, 2010), критикуются предшествующие исследования, которые использовали сходные методы, и не нашли поддержки для знаменитой кланды Ecdysozoa. И критикуются они, прежде всего, из-за самого обыденного, давно известного эффекта, так называемого «long-branch attraction», и крайне недостаточной выборки таксонов, приведшей к некорректным, по мнению авторов нового исследования, результатам. Т.е. неверно была произведена чисто *систематическая* работа, которая повлияла, на «объективный», сверхсовременный метод реконструкции филогении, столь драматическим образом. И хотя авторы исследования претендуют на серьезную доказательную базу для Ecdysozoa, очевидно, что это не последняя работа в этой области, и будет, так или иначе, ответ, со стороны сторонников более традиционной группировки Coelomata/Articulata.

В определенной степени, противоположным примером, является новая работа по молекулярной филогенетике голожаберных моллюсков (Pola, Gosliner, 2010). Авторы — профессиональные систематики, и по этой причине, на первый взгляд, выборка таксонов достаточно большая — почти сто различных видов. И даже не смотря на это, никакой принципиальной новизны в сравнении с предшествующими классификациями, данное исследование не предлагает, а основным его выводом стало, то, что «our results do not resolve all the relationships within the Cladobranchia» (см. Pola, Gosliner, 2010, p. 931). Причина этого заключается в том, что недостаточно взять просто большую выборку таксонов, а необходима такая выборка, которая бы отражала некоторые узловые точки главных эволюционных событий той или иной группы. Очень грубо, можно ука-

зять, что эта новейшая филогения показала нам то, что некоторые таксоны группы Cladobranchia, некоторым образом распределились на филогенетическом дереве, но основные вопросы, такие как происхождение этой крупнейшей группы голожаберных моллюсков, и главные этапы её эволюции, остались без ответа. Понятно, что при такой постановке вопроса, молекулярные филогенетики заявят об априорных ожиданиях в ущерб объективности. Это в свою очередь, возвращает нас к необходимости напомнить, что вне определенной модели эволюции (прежде всего морфологической), любое молекулярное исследование превращается лишь в более или менее хаотический поиск. Выборочно указанные выше примеры (далеко не самых «плохих» филогений), прекрасно подчеркивают те колоссальные трудности, которые испытывает молекулярная филогенетика в отсутствии таких моделей. В этом отношении, очень показательна история с выделением группы Ecdysozoa (см. ниже). Чтобы что-то тестировать, необходимо знать, что именно ты хочешь подтвердить или опровергнуть. Несомненно, от молекулярной филогенетики ожидают существенной объективности, того, что машина выдаст объективные группировки, не зависящие от любых ментальных манипуляций прежних теоретиков, и сама найдет нужную внешнюю, т.е. предковую группу. Но, как показывают тысячи публикаций в этой переусложненной области, выдающийся результат достигается не только хорошей технологией и новейшим алгоритмом, но и совершенно нетривиальными усилиями при отборе материала. А профессионалов в этой области становится всё меньше, именно по той причине, что традиционная систематика сейчас — «служанка» молекулярной филогенетики, а не наоборот.

Не менее сложнейшей проблемой для молекулярных филогений остается отделение так называемого «шума» от так называемого филогенетического «сигнала». Существование очень серьезных трудностей в этой области, и появления все более и более усложненных программ для борьбы с упомянутыми эффектами, наглядно демонстрирует, насколько реальная практика молекулярного анализа далека от того очень поверхностного, и несколько восторженного взгляда на молекулярную систематику, как на новую мессию, которая решит если не все, то многие проблемы «старой» науки.

Следует также иметь в виду, что на «родине» молекулярной систематики — в системе западной науки, несмотря на активное развитие этой области, имеется самый широкий спектр мнений, вплоть до весьма критичных (см. например, Wheeler, 2005, 2008; Wdgele et al., 2009; Mooi, Gill, 2010 и др.), и опубликованы они отнюдь не в региональных, а напротив, в международных изданиях. Появляются работы с очень приметными, «говорящими» названиями, такими как «Смерть таксономиста, восход машиниста» (!) (см. De Carvalho, Ebach, 2009). В тоже время, когда новые идеи и методологии, проникают, например, в российскую биологию, построенную преимущественно на основе классической эволюционной морфологии и зоологии, но в эпоху, когда их позиции существенно ослаблены, т.е. в «экологическом вакууме» естественных критиков, детально осведомленных об этом круге проблем, формируется своеобразный феномен догматического прочтения молекулярной систематики, как некой новой парадигмы, в истинности которой предлагается не сомневаться. Подобное вторичное распространение молекулярной систематики за пределы его исходного «аре-

ала» нередко воспроизводят в формате учебника, школьной истины, обязательной к усвоению и применению: «Современная филогения подразделяет билатеральных животных на три основные группы; Deuterostomia (ветвь вторичноротых животных) и Ecdysozoa и Lophotrochozoa (две ветви первичноротых животных)» (Андреева, Кулакова, 2007, с. 10).

Данные молекулярной филогенетики в российской научной среде нередко преподносятся с известной долей сенсационности, за которой остается неясным вклад в построение «новой революционной системы» самого автора той или иной публикации. Хотелось бы в связи с этим подчеркнуть, что не следует думать, что подлинно серьезный подход пришел в область филогении только с появлением молекулярных методов. Разумеется, нет. Большинство систематиков и эволюционных морфологов прошлого, полагали свою область очень серьезной, и пытались отыскать наименее противоречивые свидетельства существования той или иной группы, того или иного сценария. Борьба идей подчас была полна драматизма, отчетливо указывающего, насколько *серьезной* полагали свою область эволюционные морфологи второй половины XIX–XX веков (см. например, работу «Карл Гегенбаур против Антона Дорна» — Гизелин, 2004). «Плохие» примеры из этой области, например многочисленные попытки Я.И. Старобогатова изменить системы, почти всего животного царства, двумя–тремя страницами текста, нередко опубликованного как тезисы тех или иных совещаний, лишь оттеняют, тот, по настоящему, серьезный эволюционно-морфологический подход, который можно найти в работах А.Н. Северцова (1939), В.Н. Беклемишева (1944, 1964а), А. Remane (1953), А.В. Иванова (1960), и многих других, пусть и не всегда последовательный, непротиворечивый, и полностью удовлетворительный. Так, серьезной проблемой эволюционно-морфологического подхода как такового, стала рассмотрение отдельных структур на соответствии эволюционной последовательности предковый–продвинутый в терминах простой–сложный, что могло значительно исказить реальный филогенез, где нередко преобладали редукции или сложный баланс редукций и новообразований. Другой трудноустранимой проблемой эволюционно-морфологического подхода, стало почти полное забвение теории систематики как таковой, в пользу примата общих универсальных теорий над сверхчастными упражнениями таксономистов. Все последующее, более чем бурное развитие, именно сверх-частных областей биологической науки (здесь надо вспомнить хотя бы знаменитую «Декларацию о биоразнообразии» 1992 года), в сущности, продемонстрировало, по меньшей мере, значительную неполноту «общетеоретического» подхода, хотя на этом пути возникли, разумеется, свои избыточные формализации и редукционизм. Не смотря на это, эпоха «великих эволюционно-морфологических открытий», несомненно, стала основой для многих современных молекулярных исследований, в которых они во многом черпали вдохновение, но факт чего, предпочитают указывать, в минимально возможной степени.

Так, наиболее знаменитая, новая «революционная» группа беспозвоночных животных — Ecdysozoa (Aguinaldo et al., 1997), «открытие» которой приписывают исключительно в заслугу молекулярной систематике, в том или ином виде, действительно была ранее предложена традиционными систематиками или эволюционными морфологами (Dujardin, 1851; Беклемишев, 1964а; Малахов,

1980; Barnes et al., 1993; Nielsen, 1995). Разумеется, не в виде той полной концепции, в которой она существует после 1997 г., а в виде отдельных, но, подчас, весьма существенных элементов, не позволяющих утверждать лишь о случайных совпадениях в области, где теоретически возможно отыскать любую группировку. Из числа подобных существенных элементов до-молекулярной истории Ecdysozoa, необходимо указать мнение о сходстве линяющей кутикулы киноринх, нематод и ракообразных (Беклемишев, 1964а, т. 2, с. 39), предложение объединить приапулид, киноринх и волосатиков в единый тип *Cephalogyncha* (Малахов, 1980), возможность считать киноринх прототипом ракообразных (Barnes et al., 1993), выделение новой группы *Introverta*, объединившую приапулид, киноринх и нематод (Nielsen, 1995) и др. Поэтому на фоне всей последующей истории, казалось бы столь наивное предположение зоолога середины XIX столетия Дюжардена (Dujardin, 1851), о том что, киноринхи являются группой, промежуточной между червями и ракообразными, приобретает совершенно особое, глубокое звучание, больше не оставляющее поводов для иронии. Вполне, впрочем, естественно, что в революционной публикации, где были выделены Ecdysozoa, упоминаний у Дюжардена нет, поскольку, они не выглядят респектабельными с точки зрения современной науки, но монография Нильсена, с морфологическими свидетельствами в пользу реалистичности «клады линяющих», была отмечена. Нет упоминаний и о выводе Беклемишева о сходстве линяющей кутикулы столь разных, на первый взгляд, типов Metazoa, и в ключевой работе Aguinaldo et al., 1997 года. Это вполне ожидаемо, но здесь следует специально отметить, что учебник Беклемишева был переведен на английский язык (см. Beklemishev, 1969), получил на Западе достаточно большую известность, и до сих пор упоминается в современных работах (см. например, Martindale et al., 2002; Schram, 2004). По этой причине, невозможно говорить о полной молекулярной объективности Ecdysozoa, поскольку очевидно, что молекулярные филогенетики начали свой поиск отнюдь не с «чистого листа», и вполне представляли себе, что, и где именно, следует искать. Но даже группе Ecdysozoa, этому символу коренной ломки традиционных представлений в зоологии, длительное время отказывали в праве на «молекулярное» существование (например, Wolf et al., 2004; Philip et al., 2005; Zheng et al., 2007; Rogozin et al., 2007 и другие многочисленные публикации, список см. в работе Holton, Pisani, 2010). Поставлена ли современными исследованиями «точка» в противоборстве Ecdysozoa vs. Coelomata (см. Telford et al., 2008; Holton, Pisani, 2010) вряд ли сейчас возможно утверждать однозначно.

Молекулярные филогенетики до сих пор используют в качестве «непрямого доказательства» соответствие большинства клад вновь полученного дерева традиционным «морфологическим группам» (Regier et al., 2010, p. 1079), и даже упоминают «морфологические предсказания» (Rota-Stabelli et al., 2010, p. 439). Очевидно, это было бы абсолютно избыточным, если бы молекулярная филогенетика была бы идеальной объективной наукой, совершенно не зависящей от личности исследователя, выступающим на первый взгляд, лишь посредником между прибором и материалом. Следуя объективности, здесь нужно отметить, что некоторые молекулярные биологи вполне отчетливо осознают этот факт (см. Лукашов, 2009, с. 7), что впрочем, почти не влияет на практику филогенетичес-

кого анализа. Безусловно, очень хорошо иметь этот мощный молекулярный инструментарий, для дополнительной проверки эволюционно-морфологических сценариев, но пока очень мало данных в пользу полной объективности такого инструментария, и они прикрыты мощной завесой малодоступных для традиционных систематиков исключительно математических методов, в которые, фактически, предлагается просто верить.

Примеров подобного этому — нет числа. Открыв практически любую современную работу, содержащую в том или ином виде филогенетический анализ той или иной группы организмов, читатель, скорее всего, узнает о том, что филогения этой группы остается «неразрешенной», т.е. допускает множество различных толкований. Что же, резонно возразят — так и должен выглядеть процесс настоящего научного познания — как постепенного движения от «полного незнания» к «более-менее удовлетворительному» знанию, через стадию «почти незнания». Т.е. если признать, что современная филогенетика находится на этой стадии «почти не знания», все как будто бы встает на свои места. Возможно, это было бы действительно так, если бы не одно очень важное в этом контексте «но»: традиционная систематика не занимается вычислением родства, а в определенном смысле точно указывает круг форм, к которому принадлежит не известный, только что обнаруженный в природе, организм — виду, роду, семейству и т.д. Другой эксперт может оспорить название того или иного таксона, тонкие детали систематической иерархии, но никогда не отнесет не только двустворчатых моллюсков к кольчатым червям, но и представителя семейства иксодовых клещей к краснотелковым, ландыш к семейству сложноцветных, амёбу к вольвоцидам и т.д.

Иначе говоря, традиционные систематики, за 300 лет развития своей науки превосходно научились структурно почти безошибочно относить тот или иной никогда ранее не известный экземпляр того или иного организма к совершенно определенному уже существующему таксону систематической иерархии. Это ли не идеал научного знания? Но тут конечно тоже кроется множество опасностей, и традиционные систематики прекрасно о них осведомлены. Известный авторитаризм систематики, возможность почти бесконечного дробления того или иного таксона на ряд субтаксонов, оставляют значительную возможность для своего рода злоупотреблений методами систематики, фактами которых пронизана вся история этой науки. По этой причине традиционные систематики, особенно в современный, очень сложный, период развития своей науки, должны осознавать своего рода большую ответственность, за принимаемые ими систематические решения, чтобы давать минимальные поводы для обвинений в адрес своей науки как «произвольной». Широко распространенное мнение о чем, является, в сущности, глубоко ошибочным.

Система знаний любого традиционного систематика, пусть методологически почти лишенная представлений о процессе эволюции, гораздо более приближается к этому, пока неосуществленному, идеалу биологически обоснованной, содержательной теории эволюционных преобразований организмов, чем любое современное формальное исследование, основанное на той или иной модели замен нуклеотидов, лишенное, на первый взгляд, каких бы то ни было «априорных» представлений об иерархии таксонов и признаков. Впрочем, мо-

лекулярные филогенетики, разумеется, вынуждены, так или иначе, «считаться» с данными систематики, хотя бы в том, как именно называть ту или иную, в их терминологии, «форму жизни», из которой следует получить информацию о нуклеотидном составе того или иного её гена — голотурией или офиурой, моллюском или иглокожим.

Таким образом, налицо очевидное, и до сих пор удовлетворительно нерешенное противоречие: традиционная систематика прекрасно справляется с распознаванием уникальных паттернов-таксонов, но почти не уделяет внимание эволюционным процессам, филогенетическая систематика (включая молекулярную), напротив, построена на почти исключительно эволюционных принципах, но забыла, что жизнь существует не только в виде эволюционных «линий» и «ветвей», но в виде совершенно определенных, отдельных организмов, образующих вполне замкнутые системы — виды, способные существовать в малоизмененном виде подчас миллионы лет.

Несмотря на эти, казалось бы, существенные успехи эволюционного подхода в зоологии, и стремление уйти от типологической жёсткости, новые молекулярные филогении не являются долгожданным прорывом в биологии и систематике. Происходит это потому, что молекулярная филогенетика — дальнейшее продолжение, идейная наследница филогенетической систематики в её кладистическом варианте. Этот ставший в наше время рутинным метод «реконструкции филогении» почти не интересуется ни морфология как таковая, ни раскрытие механизмов морфологической эволюции. Это достаточно явно следует из ряда известных руководств по вычислительной филогенетике (например, Felsenstein, 2004), в которых, например, ключевое для биологии и зоологии понятие онтогенеза не упоминается совсем.

По этой причине, традиционным систематикам-практикам, сравнительным и эволюционным морфологам, которых происходящий сейчас молекулярный бум убеждает в необходимости забыть корни собственной науки, следует отчетливо понимать, что молекулярная филогенетика возникла отнюдь не как наиболее «объективная» замена предшествующим «субъективным» методам, но является лишь одним из вариантов эволюционной систематики, созданной очень узким кругом теоретиков математического и логического толка, чрезвычайно мало осведомленных о реальной, профессиональной систематике, а эволюционную морфологию саму по себе, считающие нередко прибежищем самого дремучего идеализма. Вариантом свехредукционным, фактически почти полностью отринувшим *биологию* как таковую. В результате, после 15 лет самого активного развития и применения сложных программ для реконструкции филогении, профессиональные систематики (из тех немногих, кто осмеливается критиковать текущую парадигму), в 2010 году рекомендуют: «use biology, not algorithms to make homology decisions» (см. Mooi, Gill, 2010, p. 26).

Возможная апелляция к тому, что молекулярной филогенетике, в известном смысле, «не нужны» морфология и онтогенез, с точки зрения задач её исследовательской программы, не выглядит убедительной, поскольку задача всей биологии как науки заключается в познании закономерностей устройства и функционирования *живых* организмов, и частные вопросы филогенетики не выглядят принципиально отличными от этой общей программы. Только вместо ис-

следования организмов данного временного среза, нам необходима реконструкция структуры и функционирования *прошлых состояний организмов*. Что, едва ли возможно, без знания *биологически обоснованных* механизмов этого функционирования, и особенностей структуры современных организмов, причем на самой широкой основе, которую может предоставить только подход традиционной систематики. Знание всего спектра вариантов реальных биологических механизмов, например, таких ключевых как особенности того или иного онтогенетического цикла, а не только статистически сформулированных моделей замен нуклеотидов — это тот вполне реалистичный путь, который поможет филогенетике придти к пониманию о необходимости построения *содержательных моделей* изменения этих механизмов в течение времени.

По мере всё большего распространения филогеномики (самые недавние публикации которой подавляют читателя обилием используемых генов и числом результирующих дендрограмм, например, Dunn et al., 2008; Goloboff et al., 2009), пропасть между морфологией и «молекулами» вероятно, будет нарастать, и в какой-то момент, возможно, будут существовать две совершенно разные системы признаков — морфологическая и молекулярно-генетическая. Тем не менее, пропасть эта во многом кажущаяся, поскольку очевидно, что морфология — результат выполнения в онтогенезе молекулярных программ, детальная информация о которых пока отсутствует. И для того, чтобы их объединить, рано или поздно придется создать общую теорию, которая непротиворечивым образом, объединила бы морфологию и молекулярный уровень, точнее, скорее продемонстрировала бы, значительную искусственность подобного противопоставления.

Эволюция?

Между тем, пока современные филогенетики порой с излишней и неоправданной энергией отбрасывают наследие классической систематики и морфологии, во всём мире растёт и становится всё большей проблемой антиэволюционизм (см. например, Марков, 2009; Doolittle, 2009). Что, учитывая заявленный серьёзный прогресс в реконструкции филогении (а значит и понимании эволюции), выглядит очень противоречивым. Напротив, сомнения в реальности эволюции должны постепенно исчезать, поскольку современные дискуссии, которые ведут профессионалы в этой области — биологи, касаются уже *не самого факта эволюции*, а тонких деталей направления эволюции тех или иных групп. Несмотря на это, в наше время мы наблюдаем противоположный тренд к возрождению креационизма. Это скорее свидетельствует о том, что филогенетики прикрывают формальными деревьями, из которых почти выхолощена морфология, своё нежелание выяснять морфологические и онтогенетические механизмы эволюционных перестроек организации тех или иных групп. Задача, несомненно, значительно более сложная, чем статистический пересчёт уже добытых традиционной систематикой признаков или чисто технологическое секвенирование отдельных генов, также не предполагающее нетривиальных индивидуальных умений. Иначе говоря, современный прогресс не приблизил нас к ещё более широкому утверждению реальности эволюции, именно потому, что между систематикой (как основным «банком данных» итогов эволюции — раз-

нообразия организмов и их морфологии) и пониманием механизма эволюционного перехода всё ещё существует пропасть.

Видимо, является весьма распространенным мнение о том, что дальнейший прогресс в области систематики и филогенетики возможен только в рамках дальнейшего развития (или пересмотра) количественных методов, т.е. всё в тех же рамках строгой математической теории. В связи с этим необходимо обратить внимание на тот факт, что та ключевая работа, на которой основана не только собственно биологическая теория эволюции, но фактически весь комплекс эволюционных представлений в любой области науки, т.е. «Происхождение видов...» Дарвина (Darwin, 1859) и производная от неё «Филогенетическая систематика» Хеннига (Hennig, 1950, 1966), *не содержат ни одного количественного метода*. Весь корпус обеих работ составляет только содержательный критический анализ проблем, накопившихся на тот период развития биологии, и соответствующие пути их решения. Весь тот необозримый пласт математических методов, основанный на *содержательных высказываниях* двух этих работ, возник после, а не до, т.е. является глубоко вторичным и в сущности служебным. Нет никаких оснований поэтому полагать, что последующий синтез в области систематики и эволюции будет основываться только на количественных методах, а не предлагать в качестве основы и точки отсчёта новый критический анализ содержательной стороны биологии.

Ренессанс морфологии

Заслуживает внимания, что в самое недавнее время происходит некоторое движение в сторону «ренессанса морфологии» в филогенетических исследованиях (например, Assis, 2009). Появляются книги, в которых подробно обсуждается наследие классической морфологии и систематики (см. например Williams, Ebach, 2008). Этому способствует и технологический прогресс в изучении морфологии, например, становящееся всё более широким применение трёхмерных компьютерных реконструкций как целых небольших организмов, так и отдельных органов (см. например, Da Costa et al., 2007; Jörger et al., 2008; Neusser et al., 2009 и др.). Полученная новая детальная информация затем используется для построения филогений, обладающих значительно лучшей разрешающей силой, чем предшествующие (см. например, Schrödl, Neusser, 2010; Martynov, Schrödl, in press).

Такой ренессанс морфологии был вполне ожидаем, поскольку практически всё первое десятилетие XXI века было ознаменовано небывалым забвением морфологии и традиционных систематических знаний, что хорошо прослеживается по текущему содержанию не только специализированных молекулярно-филогенетических изданий, но и классических зоологических журналов, история основания которых нередко уходит в XIX век. Утверждалось, например, что традиционные морфологические признаки слишком двусмысленны и для филогенетического анализа фактически бесполезны, тогда как молекулярные филогении, напротив предлагают уникальную возможность использовать десятки тысяч объективных признаков — последовательностей нуклеотидов (например, Scotland et al., 2003).

Столь радикальные высказывания породили довольно широкую дискуссию (см. например, Pisani et al., 2007) и привели в том числе к констатации «продолжающейся» важности морфологии в филогенетических исследованиях (Wiens, 2004). Развивается так называемый био-онтологический подход (см. например, Vogt, 2009), в рамках которого предлагается, в частности, инкорпорировать морфологические изображения анализируемых структур непосредственно в матрицу признаков (например, Ramírez et al., 2007). Тем не менее, проблема всех этих перспективных исследований заключается в том, что они развивают уже сложившийся однажды паттерн «современной» систематики, принципиально базирующейся на кладистической и формальной методологии и во многом разрушившей предыдущий сложный цикл эволюционной морфологии и систематики, включая сложную систематическую иерархию и концепцию гомологий. После этого утверждается, например, что проблема морфологии имеет лингвистические корни (Vogt, 2008).

По этой причине ряд нетривиальных работ, критикующих выбор и полноту признаков (основу любого филогенетического анализа), например, для глобального кладистического анализа всех Metazoa, также двигаются в направлении всего лишь «косметического» улучшения кладистической методологии, но не ревизии основ её метода и концептуального аппарата (Jenner, Schram, 1999; Jenner, 2001, 2004). Для того чтобы раскрыть механизмы взаимодействия молекулярного и морфологического уровней, необходимо вести поиск реального общего механизма эволюции, который ответственен за морфологические изменения, но связан с уже известными и наблюдаемыми процессами, описанными для живых организмов.

Основной принцип систематики

Кладистика в любом её варианте — до сих пор очень влиятельная надстройка. В настоящее время считается, что только с её помощью можно научно изучать филогению. Дело заходит так далеко, что в некоторых областях, как например в систематике голожаберных моллюсков (Nudibranchia), утверждают о невозможности выделения новых родов без построения кладограммы, филогенетического дерева, забывая о том неопровержимом факте, что в Международном кодексе зоологической номенклатуры (ICZN, 1999), единственном официальном регуляторе действий таксономистов, нет ни слова не только о каких-либо подобных запретах, но и о филогенетическом дереве как таковом. Не говоря уже о том, что процедуры классической систематики (и вся уже открытая ранее иерархия) *предшествуют* выполнению «филогенетического» анализа, а не являются его *результатом*, как это пытаются представить адепты кладистического лагеря.

Важно подчеркнуть, что вся иерархия таксонов и признаков скорее *открыта* всей предыдущей классической и эволюционной систематикой, а не искусственно сконструирована. Она составляет то, что с известной долей осторожности, можно обозначить как основную *теорию* систематики. Она имеет очень много важных следствий, — например о том, что сходство между организмами очевидно убывает по мере возрастания ранга таксона (см. например, Hennig,

1966; Емельянов, Расницын, 1991). Это свойство, интерпретированное в терминах эволюции, широко используется в экспериментальной физиологии и медицине, например, для тестирования лекарств на видах в пределах одного класса млекопитающих, куда входит и человек.

Другое немаловажное, как теоретическое, так и практическое следствие — невозможность существования сходной сложной организации (включающий уникальный комплекс признаков) за пределами любой традиционной и хорошо обоснованной группы организмов. Это возможно очевидное и тривиальное, но основательно забытое, а возможно и никогда серьёзно не проанализированное следствие, по крайней мере в рамках современной филогенетической систематики. Иначе говоря, не существует видов моллюсков за пределами типа Mollusca, видов млекопитающих за пределами класса Mammalia, видов усоногих ракообразных за пределами отряда Cirripedia, и видов офиур «Голова горгоны» за пределами рода *Gorgonocephalus*. Назовём это *основным иерархическим принципом* систематики. Здесь следует специально оговориться, что в этой формулировке нет ни следа претензии на провозглашение некоего всеобъемлющего принципа систематики «сразу и навсегда». Скорее, провозглашая данный принцип, здесь делается попытка привлечь внимание к тому основному рутинному методу, с помощью которого до сих пор работают множество традиционных систематиков, получая в результате системы, которые, как показала вся последарвиновская история биологии, весьма легко могут быть затем конвертированы в последовательность эволюционных событий.

Некоторая возможная провокативность (и логическая очевидность) такой постановки вопроса, не исключено, поможет понять современному поколению исследователей, претендующих на построение более объективной эволюционной истории организмов, тот факт, что «достаточная» сложность и уникальность тех или иных структур может быть продемонстрирована не только на уровне комбинаций нуклеотидов, но и на уровне макроморфологии. Т.е. области, которую традиционные систематики разрабатывают в явном виде уже более трехсот лет и в которой достигли своих, весьма значительных «высот». Именно по этой причине для традиционных систематиков любой организм существует не просто как сочетание видового и родового эпитета, но понимается, прежде всего, сквозь призму всей иерархии таксонов. Иначе говоря, для традиционного систематика, например выражение *Chromodorididae gen. indet.* (или *gen. sp.*) вполне реально, имеет глубоко практический смысл, указывающий систематiku, что в данном случае он имеет дело с представителем отряда голожаберных моллюсков-дорид, обладающим признаками семейства хромодоридид, но пока не могущим быть отнесенным к определенному роду данного семейства. А название вышеупомянутого рода *Gorgonocephalus* может, конечно, употребляться отдельно, но настоящий смысл приобретает только в контексте того, что этот род относится к семейству горгоноцефалид отряда эвриалид, классу офиур и типу иглокожих.

В этом отношении система знаний любого традиционного систематика, пусть методологически почти лишенная представлений о процессе эволюции, гораздо более приближается к пока несуществующему идеалу биологически обоснованной, содержательной теории эволюционных преобразований организмов,

чем любое современное формальное исследование, основанное на той или иной модели замен нуклеотидов, лишенное каких-бы то ни было «априорных» представлений об иерархии таксонов и признаков. Впрочем, молекулярные филогенетики, разумеется, вынуждены, так или иначе, «считаться» с данными систематики, хотя бы в том, как именно называть ту или иную, в их терминологии, «форму жизни», из которой следует получить информацию о нуклеотидном составе того или иного её гена — голотурией или офиурой, моллюском или иглокожим. И здесь-то и скрывается тот самый «дьявол» традиционной систематической иерархии, которой профессиональные систематики пользуются осмысленно и целенаправленно, а молекулярные филогенетики — с некоторым «смущением», как некоторым, пока еще не выправленным, архаическим наследием первоначального периода осмысления биологией эволюционной идеи. И как уже было указано выше, ряд молекулярных биологов вполне осознают необходимость построения биологически, а не только статистически обоснованной филогенетики (см. Лукашов, 2009, с. 7). Но делают это, по видимому, скорее с целью отдать дань уважения той «традиционной» биологии, из которой они все, так или иначе вышли, а не с тем, чтобы использовать это затем в качестве практического руководства к действию.

Следует также специально указать, что подчеркнутые выше представления, основанные на том, что любой сформированный диагноз таксона должен предполагать наличие определённых признаков, при несоответствии которым тот или иной организм *автоматически* должен быть отнесен к другому таксону (известный логический принцип «тождества неразличимых»), не являются тавтологичными. Для целей настоящей работы нас больше интересует не логическая сторона этого принципа, а вполне реальные свойства таксонов, с которыми работают систематики-практики. Вполне естественно, что на ранних стадиях формирования систематиками того или иного таксона, когда его границы и пределы изменчивости и комбинативности входящих в него видов ещё очень плохо изучены, положение той или иной группы действительно могло регулярно подвергаться серьёзным изменениям. Хороший пример в этом отношении дают асцидии, которые первоначально относились к типу моллюсков, но после открытия Ковалевским свободноплавающей головастико-подобной личинки были отнесены определенно и «навсегда» к типу Chordata.

По этой причине, после почти 300 лет истории систематики, большинство таксономических групп являются вполне устоявшимися. Безусловно, до сих пор возможно разделить тот или иной таксон на несколько такого же ранга, исключительно с классификационными целями, а не для того, чтобы, например, подчеркнуть независимое происхождение различных субтаксонов на первый взгляд единой группы. Но подобное искусственное разделение несколько не сделает менее очевидным уникальное сходство разделенных групп по морфологическим, онтогенетическим и любым иным признакам. Так, несмотря на все усилия, как филогенетической систематики, так и молекулярных подходов, большинство традиционных таксономических групп, прошедших сквозь мощное историческое «сито», так и не были признаны парафилетическими, т.е. независимыми в своём происхождении. Это можно сказать, например, про большинство типов и классов многоклеточных животных.

Иными словами, на первый взгляд совершенно комбинативный, типологический способ формирования таксонов, позволяющий сконструировать любую группу по собственному желанию, в конечном счёте, привел к открытию существующих независимо от конкретного наблюдателя феноменов природы — реально существующих групп организмов, объединенных набором уникальных признаков. В любой стране мира студент-биолог, профессионал-эксперт или любитель природы недвусмысленно и независимо подтвердит существование подобных групп, будь то двустворчатые моллюски, многощетинковые черви или млекопитающие. Независимость подтверждения — одна из основ любого научного знания, и в этом отношении систематика, парадоксальным образом, вполне сопоставима с точными науками.

Данный принцип является одним из краеугольных камней теории систематики и, в конечном счёте, опирается на другую базовую аксиому биологии, в которой не сомневается ни один из ныне живущих биологов — *ab ovo*, всё живое из яйца. Т.е. любой из ныне живущих видов является продуктом своего собственного развития, возникшего *один раз* в достаточно отдалённый исторический период и сформировавшего его уникальную иерархию «вложенных» признаков, а не, предположим, постоянного *новообразования* в природе уникального комплекса признаков вида домового мыши из «неорганизованной материи» грязного белья. Недвусмысленно этот принцип сформулировал в форме основного закона «контролирующего появления новых видов» Уоллес: «Каждый вид появился одновременно во времени и пространстве от ранее существовавшего близкородственного вида» (Wallace, 1855, p. 196). Подобный подход вполне отчётливо можно проследить уже у Бэра (Baer, 1828, см. также русское издание, Бэр, 1924, с. 103–104).

Кладистическая систематика, никогда серьёзно не осознававшая этот важнейший принцип, пытается непрямо оспаривать его, утверждая, что многие традиционные таксоны парафилетичны, т.е. происходили несколько раз от разных близких предков. Молекулярная филогенетика унаследовала это в корне неверное представление от классической систематики (см. например, Лукашов, 2009, с. 37–38, 136–139). В этом, тем не менее, нет никакого противоречия. Напротив, вся процедура и историческая миссия систематики состоят как раз в постепенной дифференциации исходно единых групп на всё более мелкие группы (до известного предела). Классическая систематика прекрасно знала и широко использовала концепцию «парафилии», более того, это один из её основных инструментов. Только называется он принципом *объединения и разъединения*. Но процесс этот отнюдь не бесконечен. Четыре ветви Кювье превратились в 35 современных типов. Выглядит очень маловероятным, что процесс дифференциации типов будет происходить в существенной степени и дальше. Напротив, существует очевидная тенденция (коренящаяся в потребности объяснить их происхождение) к объединению типов. Так, классические типы моллюсков, членистоногих и хордовых безусловно выдержали проверку временем. В то же время, выделенные в XX столетии такие типы, как *Rogonophora*, *Vestimentifera*, *Loricifera*, стали предметом самых широких дискуссий и в настоящее время включены в состав *уже* известных типов (*Annelida* и *Cephalorhyncha*, соответственно).

Это не исключает того, что при возникновении, например, млекопитающих (и по-видимому, большинства любых других групп организмов) существовало несколько близких, но независимых ветвей, у которых проходили сходные процессы, в случае млекопитающих обозначенные как «маммализация» (Татаринов, 1976, 1987). Это нестабильное разнообразие тех или иных структур и таксонов, которое затем довольно быстро по геологическим меркам сменяется одним определённым комплексом признаков (т.е. определённым таксоном), который затем может устойчиво сохраняться, подвергаясь лишь небольшим вторичным модификациям значительно более длительное время, было предложено называть архаическим разнообразием (Мамкаев, 1966, 1968; Расницын, 2002; Рожнов, 2005). В определённом смысле, подобные представления соответствуют некоторым предшествующим концепциям, сформулированным как постепенное «сужение» разнообразия признаков, которое наблюдается в эволюции от наиболее древних к современным формам (см., например, Fechner, 1873; Hennig, 1966). Иными словами, первоначальная широкая вариабельность (и потенциальная способность к образованию новых «планов строения») (т.е. типов, классов), постепенно сменяется всё более узкой дифференциацией признаков и таксонов в рамках более однородного комплекса признаков формирующихся отрядов, семейств, родов.

Таким образом, таксономическая иерархия — не застывшее знание, а напротив, динамично развивающаяся теория, по крайней мере, так было до самого недавнего времени. В этом и состоит основа собственно любого научного знания. Существующая значительная неопределённость в решениях об *объединении* или *разъединении* того или иного таксона в значительном количестве групп до сих пор составляет трудно решаемую проблему. В то же время можно утверждать, что основы теории систематики *уже построены*. Все более чем миллион описанных видов составляют *уникальные* образования. Каждый вид обладает *единственным* происхождением (пусть нередко до сих пор не раскрытым) и *уникальной* организацией. Каждый из этих уникальных видов во всех случаях может быть отнесён к *уникальному* семейству, в большинстве случаев — к *уникальным* отряду и классу, и во всех случаях — к *уникальному* типу. Некоторая неопределённость приведённых выше формулировок (не для всех групп имеются разработанные и общепризнанные концепции таксонов ранга отряда и класса), объясняется тем, что теория систематики для каждой конкретной группы находится, разумеется, до сих пор в стадии разработки.

Иными словами, уже существующую теорию систематики, факт иерархического соподчинения таксонов и признаков следует не разрушать, а напротив, развивать, вплоть до такого её состояния, когда она будет максимально уникальным и непротиворечивым образом описывать реально существующие уникальные комплексы признаков, присущих тем или иным организмам. Процесс дальнейшей дифференциации таксонов различного ранга является важнейшим для достижения этой цели, но он представляет собой *инструмент* для конструирования минимально противоречивых таксономических единиц, а не является *самоцелью* классификации. Это следует понимать не только кладистически ориентированным систематикам (которых, как правило, мало интересует проблема «предшествующей» ранговой системы), но прежде всего тем традиционным си-

стематикам, которые нередко избыточно дробят традиционные семейства, роды и виды, зачастую не для того чтобы продемонстрировать их независимое происхождение, а для исключительно классификационных, а нередко и конъюнктурных целей.

Потенциально широкая возможность гибридизации, даже на межродовом уровне, как это происходит, например, у целого ряда растений (см. например, Расницын, 2002) также не противоречит указанному выше принципу. Прежде всего, гибридизация может осуществляться лишь в пределах близкородственных форм, родство и сходство которых не выходит за уровень семейства. Т.е. даже в случае гибридного происхождения таксона мы можем очертить тот круг уникальных таксонов, результатом смешения которых является данный таксон. Например, если использовать пример со всей базовой для большинства живых организмов группой Eukaryota (также использованный Расницыным (2002)), и симбиотическим происхождением её митохондрий от совершенно другой группы — бактерий, существенная морфологическая разница между эукариотической и бактериальной клеткой позволяет определить эти два источника происхождения нового уникального таксона, в основе которого был цикл эукариотной клетки.

Систематика поэтому вполне сравнима с точными науками: в любой достаточно изученной группе организмов специалисты точно определяют *круг форм*, к которому принадлежит ещё неизвестный вид, род или даже семейство. Систематик, в отличие от филогенетика, оперирует не «*гипотезой о филогенезе*», а существенно *точным знанием*, позволяющим ему с минимальными ошибками причислить любой ранее не известный ему экземпляр к уже известным таксонам того или иного ранга. Т.е., «просеивая» группы через сито критерия уникальности, мы в конечном счёте получаем минимально противоречивые таксоны с уникальным набором/сочетанием признаков, с *очень высокой степенью вероятности обладающие единым происхождением*. Так, очень длительный процесс дифференциации систематики голожаберных моллюсков, занявший более 200 лет, привёл к тому, что на основе линнеевского рода *Doris* (Linnaeus, 1758) появился целый *отряд/подотряд* Doridacea (=Anthobranchia, Doridoidea), дорид, в монофилии которого не сомневаются ни традиционные систематики, ни «морфологические», ни молекулярные кладисты (Ferussac, 1822; Bergh, 1892; Odhner, 1934, 1939; Wägele, Willan, 2000; Wollscheid-Lengeling et al., 2001; Vonnemann et al., 2005), включающий не менее 2000 видов.

Дальнейшая *дифференциация* систематики дорид привела к появлению их деления в том числе на фанеробранхиальных и криптобранхиальных (Bergh, 1892). В свою очередь, среди фанеробранхиальных дорид выделяли две группы — Suctoria и Non-Suctoria (Bergh, 1892). Далее среди сукториальных дорид насчитывали два семейства, одно из которых — Onchidorididae (выделенное Греем ещё в первой половине XIX столетия на основании других признаков) вплоть до самого недавнего времени признавалось целостным и монофилетичным (Millen, Nybakken, 1991), пока не было продемонстрировано, что группа родов этого семейства существенно отличается *по ряду* признаков от всех *других родов* этого семейства (Мартынов, 1993, 1994б, 1999, 2009; Martynov, 1999, Martynov et al., 2009). В конечном счёте это привело к обоснованию этой груп-

пы родов как отдельного семейства Akiodorididae, возникшего независимо от *любых других* представителей семейства Onchidorididae. Это было обосновано вначале традиционными систематическими и эволюционно-морфологическими методами (Мартынов, 1993), а затем и кладистическими методами (Millen, Martynov, 2005).

Этим примером можно иллюстрировать, какую долгую, сложную и противоречивую историю проходит каждый таксон в рамках теории иерархии, прежде чем получит своё признанное место среди узлов-маркёров, объединяющих следующую группу таксонов (в данном случае родов, а затем и видов) наиболее *уникальным общим паттерном* признаков. При этом дальнейшая дифференциация уже значительно дифференцированных таксонов Onchidorididae и Akiodorididae чрезвычайно маловероятна — каждая из этих групп очень уверенно характеризует две уникальные линии фанеробранхиальных дорид, обладающих сосущим глоточным аппаратом (возникшим в каждой из этих групп независимо, чему имеются соответствующие морфологические доказательства и маркёры — см. Мартынов, 2009), таксоны внутри которых сходны с друг другом не по единственному признаку, а по целому комплексу. Надо ли говорить, что эта прописная истина едва ли принимается во внимание и даже осознаётся современными кладистическими систематиками. Они получили *теорию иерархии* в систематике в уже *готовом виде* и стали вовсе эксплуатировать её содержательную наполненность, конвертируя иерархическую соподчинённость признаков и таксонов в формальные кладограммы, но при этом утверждая, что создают «новую систематику».

С этим положением связан ещё один на первый взгляд очевидный факт, который также по большей части ускользает от внимания современных филогенетиков. Даже если будет доказано парафилетическое происхождение того или иного таксона (например, традиционного отряда голожаберных моллюсков, Nudibranchia, см. Мартынов, 2009), это совсем не будет означать, что часть голожаберных моллюсков происходит не от других Opisthobranchia, а например непосредственно от головоногих моллюсков, многощетинковых червей или раковинных амёб. Разумеется, нет. Происходить та или иная парафилетическая группа в любом случае от каких-то ближайших, возможно не напрямую, но в любом случае близкородственных групп. Именно по этой причине знание наборов уникальных морфологических и онтогенетических признаков, той или иной группы на определенном этапе значительно важнее, чем конкретная генеалогия, которая будет в свою очередь выявлена, когда среди и так уже достаточно детально известных признаков, будут обнаружены новые устойчивые маркеры, более «низкого» уровня, однозначно указывающие на происхождение той или иной группы от двух и более близких, но различных предковых таксонов.

От структуры к процессам

Когда-то очень влиятельный властитель дум, Эрнст Геккель, впоследствии преданный суровой критике и ставший объектом едкой иронии («Ужасающее...») озаглавил одну из своих последних работ о Геккеле главный западный пропагандист онтогенетического подхода (!) Стивен Гулд (Gould, 2000)), и наконец,

снова «восстановленный в правах» (см. например, Richards, 2009), в своей знаменитой «Общей морфологии» ещё делал различие между синтетической наукой *морфологией* и «низким искусством» *морфографии*, рассматривающий с его точки зрения, исключительно описательный аспект разнообразия организмов (Naeskel, 1866, S. 7). Позднее Геккель предложил целый веер на первый взгляд абсолютно новых терминов, пугающих современного рационального и экономного читателя своим обилием. Тем не менее, большинство из предложенных новых определений (среди которых можно отметить такие ныне почти забытые понятия как *биогеия* и *морфогения*) были, в сущности, очень сходны в своей основе и предназначении: все они указывали на необходимость эволюционного объяснения любой «статической» на первый взгляд структуры организма (см. например, Naeskel, 1874, 1897). Т.е. очевидно указывали на необходимость синтеза *формы* и *процесса*. Подобный подход был вполне очевиден во второй половине XIX века, вполне обычен он и в современной биологии, но скорее в её физиологической «ветви». Систематика же остаётся в современной биологической науке последним оплотом до-дарвиновской «неподвижности». Какие бы усилия не предпринимала *филогенетическая систематика* придать *эволюционную динамику* «неподвижным» таксонам, неформальный лозунг традиционных систематиков остаётся почти неизменным со времен Карла Линнея: мы выделяем виды и пишем диагнозы, *основу всего*, а филогенетики могут потом сколько угодно «играть» со своими «деревьями». Особенно (и парадоксально) подобный подход широко распространился в среде российской систематики, которая после разрушения мощного советского эволюционного цикла, восприняла типологию скорее как прогрессивное учение в сравнении с «надоевшими всем» эволюционными постулатами из «учебников 1970-х».

Совершенно справедливо критикуя многочисленные чрезмерно упрощенные и «узкие» черты филогенетической систематики, классические защитники морфологии как основы для эволюционных исследований (а не наоборот), были совсем не столь однозначны (например, Remane, 1955; Мейен, 1988), как некоторые современные теоретики, пытающиеся, так или иначе, избавиться от классического эволюционного наследия и «древесного» багажа (см. например Чайковский, 2006; Попов, 2008). Как нередко уже случалось в истории науки, вместе с водой при этом, был выплеснут не только ребенок, но и похоже, сама купель. Поэтому сейчас, спохватившись, мы проводим ультрасовременные конференции по *молекулярной систематике*, где эволюция, само собой, является основой всего, но в которой почти нет и следа того сложного, утонченного *эволюционно-морфологического* подхода, который был несомненным завоеванием советской и российской эволюционной биологии, хотя, в отличие от кладистики, в конечном итоге он и не был доведен там до «работающего» метода (см. например, сборник «Современная эволюционная морфология», 1991; Воробьева, 2005 и мн. др.).

Чем же являются *объективно* существующие таксоны таксономической иерархии? Классическими работами предложены две основных интерпретации иерархии, первая — организация основана на архетипе, фактически базовой «идее», лежащей в основе любых *последующих трансформаций*, берущая начало в трудах Аристотеля, Гёте, Бюффона (например, Owen, 1855; Naef, 1919).

Согласно второй, иерархия является продуктом *исторического развития исходного предкового вида*; в наиболее ясном виде предложенная Дарвином — Darwin, 1859. Как видно, между эти двумя точками зрения нет принципиального противоречия, и в том и в другом случае каждый из ныне живущих видов является продуктом преобразования множества полунезависимых признаков, в совокупности образующих *уникальную организацию* каждого вида. Но в случае рассмотрения организма как некоего набора архетипов мы теряем естественную связь между таксонами, которая может быть прослежена только с признанием исторического изменения этих «архетипов».

Т.е. любой из ныне живущих видов является продуктом длительного исторического развития, сформировавшего его уникальную иерархию «вложенных» признаков. Какой процесс может быть ответственен за это? Иначе говоря, каков универсальный механизм эволюции организмов, если в применении к биологии вообще можно говорить о какой-либо универсальности? Каноническим в настоящее время является признание естественного отбора как основного механизма эволюции, а также добавленные СТЭ: мутационный процесс, миграции и генетический дрейф (см., например, Freeman, Herron, 2004, с. 73). Тем не менее, эти механизмы доказывают нам всего лишь, что эволюция была. Но с их помощью мы не можем сказать, как и за счёт чего менялись *форма и организация* в течение эволюции. Только построив теорию о форме и организации, мы сможем объединить все до сих пор развивающиеся в достаточной степени независимо отдельные ветви биологии, такие как теория систематической иерархии, филогенетическая систематика, физиология, молекулярная биология и т.д. Т.е. в конечном счёте раскроем подлинный *биологический механизм* эволюции и объясним существование иерархической соподчинённости признаков и таксонов, известной уже не одно столетие.

Долгий путь, который проделала биология в понимании идеи развития от «лестницы существ» и «типологического универсума» до признания эволюции как повседневного факта, не может завершиться столь глубокой редукцией её основного содержания: морфологии и систематики как основных источников биологической информации. Одновременно произошедший на наших глазах технологический прорыв в молекулярных исследованиях привёл к появлению подходов, во многом отрицающих, хотя бы и не всегда в явной форме, морфологическую систематику и филогению. Содержательные морфолого-эволюционные модели были отвергнуты кладистической систематикой значительно ранее, практически в момент формирования её методологии. Всё это безусловно требует адекватного осмысления, за которым, несомненно, рано или поздно последует очередной этап синтеза.

Таким образом, налицо очевидное, и до сих пор удовлетворительно нерешенное противоречие: традиционная систематика прекрасно справляется с распознаванием уникальных паттернов-таксонов, но почти не уделяет внимание эволюционным процессам, филогенетическая систематика (включая молекулярную), напротив, построена на почти исключительно эволюционных принципах, но забыла, что жизнь существует не только в виде эволюционных «линий» и «ветвей», но в виде совершенно определенных, отдельных организмов, образующих вполне замкнутые системы — виды, способные существовать в мало-

измененном виде подчас миллионы лет. Наконец, вся организация живых организмов демонстрирует значительный консерватизм: так подавляющее большинство типов животных образовались уже в раннем Кембрии, т.е. морфологические (а значит физиологические, онтогенетические, молекулярные и т.д.) основы любого современного животного принципиально не изменились за последние полмиллиарда лет!

Возможно ли предложить некоторое хоть сколько-нибудь удовлетворительное решение этой очевидной проблемы? Ведь стремительно растущая в современной науке область «реконструкции филогении», почти не интересуется теми фундаментальными принципами, из которых она, в том числе, выросла. Между тем неприятные «детали» находятся именно там. Не исключено, что предложения о том, как, наименее противоречивым, и наиболее естественным, с точки зрения реальных биологических процессов, а не подсчета статистических вероятностей, соединить «неподвижную» систематику и идею об исторических преобразованиях её таксонов (т.е. эволюции), уже, так или иначе, возникали в истории науки, но не были доведены там до «работающего метода»? И требуется, таким образом, некоторое современное переформулирование, возможно ранее достаточно хорошо знакомых идей.

Если мы хотим по-настоящему реконструировать прошлые состояния тех или иных биологических объектов и структур, эволюционную историю (филогению), т.е. осуществить заявленную цель всей современной обширной области биологии — филогенетики, включающей многие тысячи уже опубликованных работ, нам необходимо исследовать *реальные процессы*, которые наблюдаются у ныне живущих организмов и приводят к существенным изменениям формы их тела, результаты чего являлись бы наблюдаемыми, а не теоретическими, пусть даже и очень доказательно, постулируемыми. Центральным процессом такого рода, безусловно, является онтогенез.

Глава 2. ОТ ОНТОГЕНЕЗА К ЭВОЛЮЦИИ

Параллелизм индивидуального и исторического развития

Преобразование слабодифференцированного зачатка в сложно устроенный взрослый организм и определённое сходство начальных стадий развития высокоорганизованных животных со взрослыми стадиями «простейших» организмов не могло не привлечь внимание естествоиспытателей. Задолго до выхода в свет основного труда Дарвина (Darwin, 1859), ставшего для современной биологии «ключевым признаком», во многом определившим её собственную эволюцию на протяжении последних 150 лет, существовала богатая научно-философская традиция, связывавшая историческое и индивидуальное развитие организмов, созданная главным образом трудами Окена (Oken, 1809–1811), Меккеля (Meckel, 1821) и Серра (Serres, 1824, 1830 и др.) (см. также Крыжановский, 1939; Канаев, 1963; Мирзоян, 1974; Gould, 1977). Большинство терминов и концепций того времени, прежде всего понятие о лестнице существ и параллелизме между её различными ступенями и индивидуальным развитием, в аппарат современной науки непосредственно не вошли, но оказали влияние на возникшие впоследствии теории соотношения онтогенеза и эволюции.

К середине XIX века идея параллелизма была, тем не менее, уже значительно дискредитирована, прежде всего работами Бэра (Baer, 1828, 1837), что нашло отражение в «Происхождении...» Дарвина. По сути, этот труд Дарвина, столь существенный для нашего научного мировоззрения, определяется во многом очень настороженным отношением к проблеме индивидуального и исторического развития. Отдавая должное эмбриологическим свидетельствам как «одним из наиболее важных отделов всей естественной истории», Дарвин, тем не менее, посвятил им всего несколько страниц в самом конце своей книги (Darwin, 1872, p. 386). Вопрос об онтогенетических механизмах изменения формы у организмов практически не поднимался в «Происхождении...», основной задачей которого было вернуть идею развития в тот почти неподвижный и стабильный мир современной Дарвину биологии, но вернуть так, чтобы далёкое от философии толерантности общество того времени не похоронило эту идею немедленно. Вероятно, поэтому любая связь с натурфилософским периодом, сомнительной «лестницей природы», а значит и с индивидуальным развитием, представлялась Дарвину опасной, т.к. могла дискредитировать его теорию. Небезынтересно отметить в связи с этим, что Дарвин с большим уважением упоминает работы современника, крупного сравнительного анатома Оуэна и использует его концепцию архетипа, придав ей историческую интерпретацию (как общего предка) (Darwin, 1872, p. xvii–xviii, 383). В тоже время, в работах Оуэна (см. например Owen, 1848) обзору различных представлений о морфологических гомологиях тех или иных структур, сформированных, как бы сейчас сказали, в натурфилософский период (например, позвоночная теория строения черепа

Окена, см. Oken, 1807–1811; Owen, 1848) отводится самое серьезное место. Этим лишним раз можно подчеркнуть, как постепенно формируется то или иное совершенно революционное направление в науке, и как в момент его формирования тонка граница, отделяющая его от ближайших предшественников.

Биогенетический закон

Вскоре после того, как идея исторического развития организмов трудами Ламарка, Уоллеса и Дарвина стала распространяться в научном сообществе, Геккель стал одним из первых, кого всерьёз заинтересовала проблема: как онтогенез и эволюция соотносятся друг с другом (Haesckel, 1866, 1874). Геккель ввёл в научный оборот специальные термины, описывающие взаимодействие эволюции и онтогенеза. Основу эволюции, по Геккелю, составляли взрослые особи. Новоприобретённый признак наследовался у взрослой особи, а затем надставлялся в онтогенезе к предыдущей стадии. Этот процесс Геккель назвал палингенезом и сделал его основой для своего биогенетического закона, который гласит что «онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза». Геккель считал, что онтогенез есть прямое следствие филогенеза. Этот закон базировался на принципиально неверном тезисе о наследовании приобретённых признаков (по крайней мере в его прямой формулировке). И хотя критика закона появилась вскоре после публикации «Общей морфологии» (например, Kleinenberg, 1886; Keibel, 1898 и др.), потребовалось почти 100 лет, чтобы знаменитое выражение Геккеля постепенно исчезло из мышления биологов. Впрочем, не полностью, и по крайней мере в России биогенетический закон до сих пор имеет определённое значение, а в одном из университетов Великобритании близкая к исходной геккелевской трактовка биогенетического закона преподавалась вплоть до начала 1970-х гг. (MacNamara, 1997).

Таким образом, если бы палингенезам ничего не мешало, в любом взятом онтогенезе мы бы имели полную запись всех предыдущих предковых состояний, через которые прошли взрослые особи данного вида, прежде чем достигли современной формы. Подобные идеальные условия, по Геккелю, постоянно нарушались ценогенезами — личиночными приспособлениями, а также гетерохрониями и гетеротопиями — изменениями во времени закладки того или иного органа. Именно поэтому невозможно наблюдать полную запись строения всех предков человека, просто наблюдая его онтогенез.

Во второй половине XIX века росла неудовлетворенность биогенетическим законом, как по причине обилия гетеротопий и гетерохроний в онтогенезе, так и благодаря успехам генетики, демонстрирующим несостоятельность наследования приобретённых признаков. Результатом этого стало полное переосмысление биогенетического закона: вместо геккелевского «филогенез причина онтогенеза» — «онтогенез создаёт филогению». Иными словами, эволюция — это не что иное, как последовательность модифицирующихся онтогенезов в исторической перспективе. Об этом высказывались ещё Мюллер (Müller, 1864) и Седжвик (Sedgwick, 1909), но в форме законченной теории этот взгляд впервые представил А.Н. Северцов в своих «Этюдах по теории эволюции» (1912).

Реформулирование биогенетического закона

В 1922 г. выходит работа Гарстанга (Garstang, 1922), специально посвящённая проблеме соотношения онтогенеза и филогенеза. Статья Гарстанга особенно примечательна тем, что в ней последовательно проводится идея о ключевой ошибке Геккеля и о том, что именно онтогенез создаёт эволюцию, а не наоборот. Эта статья сыграла для англоязычных систематиков и морфологов ту же роль, что работы Северцова для российских учёных. Но о приоритете Северцова не упоминается ни в монографии Гулда (Gould, 1977), ни в книге МакНамара (McNamara, 1997), хотя некоторые поздние работы (прежде всего Severtzov, 1931) изредка цитируются. Этот пробел в истории пострекапитуляционных исследований по версии Гулда представляется очень серьёзным, поскольку именно его работа (Gould, 1977) стала самым цитируемым «справочником» взаимодействий онтогенеза и эволюции. В результате история возникновения современного понимания соотношения онтогенеза и филогенеза значительно искажена, что нашло отражение в большинстве англоязычных работ на эту тему 1970–1990-х гг.

Процитируем исходную работу Гарстанга (Garstang, 1922, p. 81): «The late Dr. C. H. Hurst (1893), Adam Sedgwick (1894 & 1909 (a)), and Geoffrey Smith (1911), Oscar Hertwig (1898 & 1896), and Morgan (1908), among others, have criticised particular aspects of it [т.е. биогенетического закона], but no one has presented a complete theoretical scheme capable of replacing Haeckel's as an explanation of the relations between ontogeny and phylogeny.» Т.е. в 1922 г., ровно через 10 лет после выхода монографии Северцова, где как раз и была *представлена* искомая «теоретическая схема, призванная заменить классический биогенетический закон Геккеля», Гарстанг заявляет, что такой работы до сих пор нет. Между тем, о работах Северцова, несомненно было известно за пределами России, и за десять прошедших с момента публикации лет, даже несмотря на первую мировую войну, информация о них должна была, так или иначе, распространиться. Вполне естественно, возникает предположение о вполне целенаправленном замалчивании приоритета А.Н. Северцова. И если на уровне Гарстанга это нуждается в дополнительных доказательствах, то на уровне Гулда сомнений не вызывает, поскольку он был детально осведомлен о всем круге проблем, обладал исчерпывающим знанием литературы, и даже, в том или ином виде, владел русским языком.

Следует специально отметить — вопрос этот является значительно более важным, чем может представляться. У российской биологической науки не так уж много прошлых и нынешних общетеоретических достижений, и четкая формулировка того, что именно онтогенез определяет эволюцию, а не наоборот, несомненно, относится к таковым. К сожалению, уже в рамках самой школы, основанной Северцовым, факт его приоритета, видимо, оставался недостаточно очевидным. Это весьма отчетливо просматривается по двусмысленным формулировкам в большой работе Крыжановского (1939), посвященной рекапитуляциям. Возможно, это связано с очень сложной политической и психологической обстановкой в российской науке того времени. Через год, в 2012 году, будет столетний юбилей первой монографии А.Н. Северцова, в которой впер-

вые с исчерпывающей полнотой, был критически переосмыслен биогенетический закон Геккеля. Необходимо подойти к этому знаменательному юбилею, максимально четко понимая наши подлинные, а не вымышленные заслуги. Формулировка теории филэмбриогенезов, несомненно, относится к первым.

Не были упомянуты исследования Емельянова и сборник работ под его редакцией, специально посвященному темпу онтогенеза и эволюции (1966, 1968), более ранние работы Шмальгаузена (1942), Матвеева (1959) и других многочисленных учеников Северцова, хотя развитая там концепция гетерохроний во многом совпадает с современной их трактовкой и предвосхищает монографию Гулда. Впрочем, и после этих исследований соотношение онтогенеза и филогенеза оставалось далеко не таким очевидным. Потеря исторической преемственности даже внутри отечественной эволюционной школы стала особенно заметна к 90-м годам XX столетия, когда стали возможны высказывания такого рода: «Один из способов «омоложения» филогенетической ветви был открыт английскими эмбриологами У. Гарстангом [Garstang, 1922] и Р. де Биром [Beer, 1930] и описан под названием педоморфоза (это явление состоит в выпадении конечных стадий развития).» (см. Назаров, 1991). В связи с этим необходимо указать, что педоморфоз не был «открыт» Гарстангом, им лишь переформулированы предшествующие положения Геккеля и Северцова о взаимоотношении онтогенеза и эволюции. Небезынтересно также отметить, что недооценка важности четкого понимания причин и следствий в паре онтогенез-филогенез, вероятно, является весьма распространенной даже в современной российской научной среде. Только этим фактом, можно объяснить утверждения, появляющиеся в современных теоретических работах, о том, что «Индивидуальное развитие является продуктом развития исторического» (см. Раутиан, 2006). Т.е. в 2006 г. фактически была возрождена исходная геккелевская трактовка, причем со ссылками на работы Северцова и Шмальгаузена (!), как раз приложившими так много усилий для доказательства обратного — *развитие историческое является продуктом развития индивидуального*.

Отправной точкой современного переосмысления соотношения онтогенеза и эволюции стала монография «Ontogeny & phylogeny» Стивена Гулда (Gould, 1977). В ней была предложена часовая модель, описывающая фенотипические эффекты онтогенетических модификаций. В противоположность влиятельной в то время концепции целостности организма Гулд использовал предложенный ранее Нидэмом (Needham, 1933) принцип диссоциальности — относительной независимости развития различных признаков и скорости достижения половой зрелости. Комбинацией трёх основных параметров Гулд описывал такие процессы, как педоморфоз, прогенез, неотению, акселерацию и др. Этим была ещё более наглядно подчеркнута связь онтогенеза и эволюции — посредством гетерохроний в их новом, современном понимании, т.е. сдвигом во времени закладки того или иного органа или появления той или иной стадии. Т.е. явление, которое у Геккеля означало всего лишь досадную помеху правильной записи истории группы в последовательностях онтогенеза, превратилось в могущественный инструмент эволюционных преобразований онтогенеза.

Гетерохрония в этом смысле была принципиально сходна с филэмбриогенезами Северцова (некоторое удивление вызывает факт, что это достаточно оче-

видное сходство никак не обсуждалось Гулдом), но отличалась от них гораздо меньшей жёсткостью и отсутствием чёткой терминологической привязки к определённым стадиям, как это было в теории филэмбриогенезов Северцова (т.е. архаллакис, девиация, анаболия). Возможно, одной из причин, по которой концепция филэмбриогенеза Северцова не получила должного внимания, является как раз её изначальное достаточно жёсткое требование к изменениям на определённых стадиях. Реальный онтогенез, напротив, — динамическая система, и признаки подвержены изменениям на самых различных временных отрезках.

В 1970–1990-е гг. наступил «серебряный век» в исследованиях соотношения онтогенеза и эволюции. В статье Ольберча с соавторами (Alberch et al., 1979) несколько произвольная часовая модель уступила место более строгой модели, в обычных декартовых координатах. Последующие работы МакНамары (McNamara, 1986, 1989, 1997 и др.) и МакКинней (McKinney, ed. *Heterochrony in Evolution*, 1988, 1999) утвердили гетерохронии в качестве главной движущей силы эволюции. Трудом этих исследователей в конце концов стала очевидной ключевая или, по крайней мере, очень существенная роль онтогенеза в процессе эволюции.

Несмотря на то, что МакНамара в своей книге (1997) рассматривает гетерохронии как ответственные практически за любое изменение в эволюции организмов, этот смелый прорыв был весьма умеренно оценён современниками (например, Alberch, Blanco, 1996; Klingenberg, 1998; Zelditch, 2001; Webster, Zelditch, 2005), да и сам автор, как до, так и после, высказывался о всеобщем значении гетерохроний более осторожно (McKinney, McNamara, 1991; McNamara, McKinney, 2005).

Наконец, вся область исследований взаимодействия онтогенеза и эволюции уже на этом этапе была в значительной степени оторвана от источника, откуда она черпала доказательства или опровержения, — от систематики. За теорией соотношения онтогенеза и филогенеза пока почти не последовало практических следствий для группировки таксонов/реконструкции филогении, да и сама теория далека от завершения. В определённом смысле отдельно от теоретических дебатов каждый год появляются новые работы, посвящённые тем или иным аспектам гетерохроний, педоморфоза и эволюции, тесно связанные с конкретным филогенетическим паттерном, хотя число таких исследований неизмеримо меньше чем, например, работ в области молекулярной филогении.

Эрнст Геккель и современная биология

В этом отношении, несколько преувеличенной выглядит исходная идея Геккеля о том, что филогения реконструируется путём более-менее простого прочтения онтогенеза (даже с учётом гетерохроний и ценогенезов, которые маскируют исходный ряд стадий, какие например, по Геккелю, проходил мозг млекопитающих, через стадии «соответствующие мозгу амфибий, утконоса, сумчатых, полуобезьян, до той наиболее высоко организованной формы.....которая достигает наивысшего расцвета в строении человеческого мозга» (Haeckel, 1874, S. 16; Геккель, 1940, с. 185) того или иного организма, т.е. допускается возможность «рекапитуляции» всех предковых признаков. Тем не менее, эта мысль

сохраняет своё значение в теоретическом смысле: даже в самых видоизменённых «терминальных» группах мы можем найти те или иные *следы* онтогенеза их далекого предка, что собственно говоря, и позволяет нам отнести голожаберных к типу Mollusca, а корнеголовых — к типу Arthropoda. Когда количество этих следов начинает стремиться к нулю, и возникает возможность для типологического отнесения к самостоятельным типам/классам групп, возникших как модификации одного предкового цикла. В этом случае очень трудно обойтись без «переходных» онтогенезов, которые бы сочетали черты как предковой группы, так и глубоко видоизменённого аберрантного таксона.

Кроме того, выделенные Геккелем, пусть даже очень грубо, например «стадии развития» мозга млекопитающих, безусловно *реалистично* отражают направление той эволюционной последовательности дифференциации ЦНС человека, все сложные детали которой соответствующий раздел биологии изучает уже более 150 лет. Сколь бы примитивным и тривиальным современному биологу не казалось утверждение Геккеля, что «тот факт, что яйцо человека представляет собой простую клетку, говорит о том, что существовала исходная одноклеточная прародительская форма человеческого рода, подобная амёбе» (Haesckel, 1874, S. 8–9; Геккель, 1940, с. 176), оно удивительно точно отражает основную суть того, что многоклеточные произошли от одноклеточных предков, что не оспаривается любой их современных теорий происхождения Metazoa. Другое дело, что детальная теория формирования сложного онтогенеза многоклеточных до сих пор отсутствует. Наличие самой ранней *одноклеточной стадии* в онтогенезе *любых многоклеточных* животных, таким образом является не пустым тривиальным утверждением, а реальным доказательством того, что онтогенез *частично сохраняет историю формирования любого организма, включая даже самые древние её этапы*.

Небезынтересными поэтому являются попытки перевести нередко гипотетические ключевые эволюционные стадии тех или иных крупных таксономических групп, которые Мюллер и Геккель реконструировали на основе данных онтогенеза (например науплиус и гастрей), в более практическое современное русло. Так, была предложена концепция «филотипа» (Sander, 1983; Slack et al., 1993; и др.) как один из элементов синтеза онтогенеза и генетики развития. По мысли авторов, филотипом следует называть ту стадию онтогенетического развития каждого вида, в котором все основные морфологические паттерны организации уже сформировались, но еще не дифференцировались окончательно. На практические трудности приложения концепции филотипа, прежде всего из-за обилия гетерохроний, вскоре указал Ричардсон (Richardson, 1995), и предложил взамен более общий термин «филотипический период».

Многочисленные труды Геккеля, нередко пророческие и основополагающие для современной биологии, но подчас и намеренно упрощавшие реальную сложную картину, написанные нередко более эмоциональным и художественным языком, чем работы архитекторов «Большого эволюционного синтеза» 1930-1960-х гг., остаются существенно недооцененными современным циклом эволюционных исследований. Геккель нередко воспринимается как автор разнообразных «законов», ни один из которых не является таковым на самом деле, а центральный его постулат, биогенетический закон, как будто бы был неоднок-

ратно и окончательно опровергнут. На это например, недвусмысленно указал Майр в своей влиятельной книге «Зоологический вид и эволюция» (Mayr, 1963; см. также Mayr, 1969; Scholtz, 2005). Свой вклад в дискредитацию Геккеля внёс и Гулд, автор, который во многом определял интеллектуальное лицо популяризации эволюционного учения в США в 1970–1990-е гг. (Gould, 1989, 2000 и др.; см. также Richards, 2009). Этот факт выглядит особенно парадоксальным в свете того, что одна из наиболее известных монографий Гулда, *Ontogeny & phylogeny* (Gould, 1977) является фактически переформулированием того базиса, который заложили Геккель, Северцов, Франц и другие представители немецких и русских онтогенетико-филогенетических школ. Одна из работ Франца, например, носила идентичное название с монографией Гулда — *Ontogenie und Phylogenie*, но вышла пятьюдесятью годами ранее (Franz, 1927). Напротив, хотя А.Н. Северцов на протяжении всей своей монографии 1912 года осуществил фактически последовательное критическое переосмысление биогенетического закона, значение самого закона и других трудов Геккеля для понимания эволюционного учения сомнению не подвергалось. Эта традиция достойной оценки наследия Геккеля была достаточно распространена в отечественной биологии (см. предисловие к русскому изданию «Основного биогенетического закона», Мюллер–Геккель, 1940), и постепенно возрождается и в современной науке (см. например Richardson, Jeffery, 2002).

В этом отношении последарвиновский период осмысления эволюционной идеи в неявном виде включил впоследствии обе эти линии развития, вплоть до самого недавнего времени развивавшиеся во многом независимо. Основная, консервативная линия, превратившаяся затем в СТЭ (синтетическую теорию эволюции), продолжала уделять минимальное значение проблеме соотношения онтогенеза и эволюции. Примечательно, что подобный подход сохраняется вплоть до настоящего времени. Так, в широко распространенном *Evolutionary Analysis* (Freeman, Herron, 2004) термины гетерохрония и биогенетический закон отсутствуют вовсе, т.е. в полном согласии с «предковым» текстом Дарвина. В указанной выше обзорной работе Майра (издание на русском языке вышло в 1968 г.), ставшей одним из важных компонентов образовательного цикла в области эволюции в системе высшего образования СССР, соотношению онтогенезу и эволюции было уделено чуть более одной страницы, а педоморфоз (неотения), сведен к селективному преимуществу личиночной морфологии (см. Майр, 1968, с. 480–481). Похожую «оценку» получил педоморфоз и у Хеннига (Hennig, 1966, p. 228–229). Справедливо критикуя специфическую роль педоморфоза в формировании «типообразующих» признаков, Хенниг, в целом, существенно недооценил этот один из ключевых механизмов эволюции.

Как результат, подобная негативная оценка онтогенетических механизмов эволюции у Майра и Хеннига, одних из главных основателей современной версии эволюционного мышления, привела к широкому распространению подобного мнения и формированию новой догмы. По сути, основной план изложения эволюционного учения в современный период мало изменился со времени публикации труда Дарвина, отличия касаются лишь относительного размера глав и наличия развитого математического аппарата. Сейчас это краткие доказательства факта эволюции, основополагающий раздел по генетике популяций, а в

конце скромно, и не всегда в явной связи с предыдущими разделами — главы о макроэволюции и онтогенезе. Иными словами, содержательная филогенетика, основанная в том числе и на структуре сравнительной онтогении, до сих пор не рассматривается как *основа* теории эволюции, а в лучшем случае как одно из важных её приложений.

В тоже время работы Геккеля наметили вторую линию развития теории, когда онтогенез ставится на заслуженное им место центрального процесса в преобразовании формы организмов в историческом развитии. Многочисленные теоретические положения, схемы классификации биологических наук, предложенные Геккелем, настолько прочно вошли в современную биологию, что их источник, подобно большинству ключевых новшеств в истории человеческой культуры, прочно предан забвению. Между тем, двумя столь обычным терминам в современной биологии, *онтогении* и *филогении*, мы обязаны именно Геккелю. Несомненно, что представления как об индивидуальном, так и об историческом развитии, существовали задолго до Геккеля, но как уже было указано выше, подчас в столь мало дифференцированном виде, что эволюцию и онтогенез воспринимали как, в сущности, единый процесс. Неоспоримая же заслуга Геккеля состоит в чётком разделении этих понятий. Сыграв огромную методологическую роль в последующем взлёте биологических исследований второй половины XIX столетия и всего XX века, дихотомия «онтогенез – филогенез», в наши дни, напротив, почти исчерпала себя. Дальнейшее развитие эволюционной теории возможно только в рамках новой интеграции, ре-синтеза эволюции и онтогенеза.

Понимание необходимости этого можно обнаружить уже у Северцова («По-видимому уже приближается то время, когда эти три в прежнее время столь отдалённые друг от друга морфологические дисциплины [т.е. палеонтология, эмбриология и сравнительная анатомия] составят одну науку — филогенетическую морфологию» (Северцов А.Н., 1939, с. 79). Надежды Северцова, впрочем не вполне оправдались, и вплоть до настоящего времени новой обобщенной теории преобразования формы организмов мы не имеем. Но спустя несколько десятилетий после написания этих слов, всё большую популярность стала набирать новая, филогенетическая систематика, появление которой прочно связано с именем Хеннига, но удивительным остаётся и тот факт, что необходимость её создания отчётливо понимал и Северцов, вплоть до абсолютного терминологического совпадения («Результаты этого направления выразятся в появлении полной *филогенетической систематики* животного царства» (Северцов А.Н., 1939, с. 79, курсив мой).

С тех пор, важные элементы теории преобразования формы организмов получили дальнейшее развитие в форме филогенетической (кладистической) систематики и эволюционной биологии развития, но, как и во времена Геккеля, эти науки воспринимаются именно как большие ветви, но не целостный метод. Совершенно оправданными выглядят поэтому слова Ремане «Такая утрата понимания связи филогенетического исследования с морфологической методикой привела к упадку манеры работать. Началась эпоха дикой и наивной филогенетики, которая и до сих пор не изжита» (Remane, 1955, S. 182), направленные против геккелевского произвольного метода построения филогении, и в защиту тонких методов морфологических гомологий. Но глубоким заблужде-

нием является непонимание роли Геккеля в становлении современной биологии. Рекапитуляции Геккеля, прямое следствие его биогенетического закона (в новой редакции Северцова (1912) — повсеместно распространённый феномен, доказательно продемонстрированный как классическими исследованиями (см. например Крыжановский, 1949; Gould, 1977), так и современными работами (см. Мартынов, 2009 и данная работа). Поспешная фраза Гарстанга «старый основной биогенетический закон умер» (Garstang, 1922), последовавшая вскоре за смертью автора этого закона, слишком поверхностно истолкованная большинством из его последователей, которые развивали теорию гетерохроний, привела к фактическому выведению его из концептуального аппарата современной биологии в явном виде, но имплицитно он остался как один из основных методов в изучении онтогенеза и эволюции.

В недавнее время начались атаки и на непосредственный корпус фактов, который использовал Геккель в качестве доказательства существования рекапитуляций. Утверждалось например, что Геккель «подделал» его знаменитые ряды (Richardson, 1995; Richardson et al., 1997; Pennisi, 1997; Gould, 2000), в которых параллелизм в развитии зародышей различных млекопитающих, включая кролика, обезьяну, и человека, недвусмысленно демонстрировал наличие *общей* очень сходной *ранней стадии*, у которых *еще* имелись жаберные щели (см. Haesckel, 1874), признака, безоговорочно указывающего на то, что онтогенез *всех* Mammalia сохранил следы очень древних предковых онтогенетических текстов, присутствующих уже у червеобразных не-хордовых животных Enteropneusta. Исходя первоначально от профессионалов в области биологии, претензии к качеству фактического материала использованного Геккелем, были подхвачены креационистки-ориентированными авторами и представлены в предвзятой некритической манере.

В реальности, несомненно, никакой подделки не было. Любые современные исследования эмбриогенеза млекопитающих, доказательно демонстрируют *любому желающему*, что в раннем развитии кролика, обезьяны и человека имеется стадия по форме ближе к червеобразной, и с *обязательным наличием жаберных щелей*. Но знаменитые Tafeln Геккеля из первого издания его «Anthropogenie» (Haesckel, 1874), демонстрирующие это сходство, не избежали художественной стилизации и упрощения. В последующих изданиях «Антропогении» Геккеля (например, Haesckel, 1891) ряды зародышей были уже более приближены к реальной их форме в онтогенезе (см. Richards, 2009). Но совершенно определённым остаётся одно — какой бы не была степень схематизации гравюр Геккеля, основной морфологический паттерн зародышей позвоночных (т.е. близкую к червеобразной форму тела и наличие жаберных щелей) они передали совершенно недвусмысленно. Поэтому здесь нет предмета для спора, а утверждать о «подделке» Геккеля возможно только в рамках ангажированного и предвзятого «исследования». То что было «ужасающим» для Агассица, и поводом для некорректной остро-ироничной работы Гулда (см. Gould, 2000), после уточнения и корректировки, стало основополагающим фактом в своде «эмбриологических доказательств» эволюции.

Не будь Геккеля с его порой фанатичной защитой эволюционного учения, который соединил вполне абстрактный эволюционизм Дарвина с онтогенети-

ко-систематическими концепциями его предшественников-натурфилософов и фактически предложил первый набросок обобщенной содержательной систематической теории исторических преобразований организмов, судьба эволюционной теории вполне могла сложиться не столь благополучно. Об этом вполне красноречиво свидетельствует тот «провал» эволюционизма, как результат с одной стороны как разрушения первоначального блистательного цикла европейской науки, последовавший непосредственно за первой мировой войной, а с другой стороны, окончанием активной фазы экстраординарной эволюционной программы Геккеля. Последующее формирование нео-типологии Нэфа (и других представителей так называемой «идеалистической морфологии»), оказавшее достаточно сильное влияние на Беклемишева, оставило очень глубокий след в российской биологической науке, при первой же возможности, фактически сбросившей тонкий слой эволюционизма, и погрузившейся в поиск новой теории, простирающиеся черты которой, всё более и более напоминают стиль писания натурфилософов начала XIX века (см. например, Чайковский, 2006). Чем вполне напоминают основной механизм биологической эволюции, о котором подробно будет сказано ниже.

При этом, как в случае с преобразованиями структуры взрослого организма, государства или языка, имеет место сохранение следов предкового онтогенеза в даже казалось бы, очень сильно видоизменённых онтогенезах потомков. Именно поэтому, изображение прототипа млекопитающих у Нэфа (Naef, 1931; Канаев, 1966) больше напоминает реконструкцию предка у Геккеля, т.е. подразумевает эволюционную интерпретацию, от связи с которой Нэф тщательно дистанцировался. По этой же причине, у Чайковского, «начало идей эволюции — в религии», подобно тому как за 200 лет до этого у Окена «бог превращался в мир» (Окен, 1809–1811). Но в отличие от своего непрямого предка-натурфилософа, эволюционизму у Чайковского посвящено неизмеримо больше места, что вполне естественно — во времена Окена эволюционный цикл *еще не сложился*, а работа Чайковского, напротив, один из результатов его *частичного вторичного распада*. При этом, не следует мерить любые, в том числе и только что процитированные работы той или иной её идеологически правильной составляющей, а только адекватностью её языка (или отдельных его элементов) как средства описания окружающего объективно независимо существующего мира (в данном случае биологического), что в действительности не так уж и трудно определить. Какими бы причудливыми не были, например представления Линнея об устройстве мира, предложенный им биномиальный метод несомненно существенно отражал основной механизм эволюции — каждый из видов фактически обозначается как *вторичный* по отношению к роду, что легко может быть сопоставлено с основным паттерном эволюции — соотношению предковых (исходных) и производных (вторичных) онтогензов. Другое дело, что ряд высказываний современных теоретиков, в частности, о том что «Дарвинизм это — вера» (Чайковский, 2006, с. 14) могут быть превратно истолкованы ангажированными непрофессионалами с теми или иными, в том числе и конъюнктурными целями.

Онтогенез и систематика

Между тем, рассмотрение эволюции вне онтогенетического цикла, может приводить к очень серьёзным ошибкам при реконструкции филогении и построении системы организмов. Независимая эволюция, имеющая в своей основе гетерохронные (прежде всего пedomорфные) сдвиги, хорошо обоснована для группы хвостатых амфибий (Caudata) и привела к образованию нескольких безоговорочно независимых семейств, таких как сиреновые (Sirenidae), протей (Proteidae) и амбистомовые (Ambystomatidae) (например, de Beer, 1958; Смирнов С.В., 1991). В сущности, основа для независимого возникновения подобных форм достаточно очевидна — головастикоподобная личинка амфибий становится половозрелой, тогда как целый ряд личиночных признаков (прежде всего наружные жабры) при этом не исчезает. Подобное «личиночное размножение», накладывающееся на уже существовавшее разнообразие хвостатых амфибий и привело к появлению эффекта независимого, параллельного возникновения сходных пedomорфных таксонов Caudata. Несмотря на это, недавно появилось достаточно нетривиальное и сложное исследование (Wiens et al., 2005), в котором специально подчёркивается, что обычные современные кладистические подходы к филогении не смогли продемонстрировать давно известный факт независимого появления пedomорфных групп у амфибий: все эти семейства группировались на кладограммах как одна монофилетическая группа с пedomорфными признаками. То, что было очевидно ещё докладистическим морфологам, в этом исследовании удалось доказать только особой комбинацией кладистических и молекулярных методов (Wiens et al., 2005).

Яркий пример независимых гетерохронных сдвигов в родственных группах мы находим и в других таксонах позвоночных. На островах, в среде, где до появления человека и сопутствующей ему синантропной фауны пресс наземных хищников был значительно ослаблен, ещё в историческое время существовало, по-видимому, порядка 2000 видов нелетающих пастушковых птиц (Rallidae) с редуцированными крыльями (Steadman, 1995). Из сохранившихся к настоящему времени ~150 видов, 35 видов лишены способности к полёту (Taylor, 1998). В отличие от ряда других групп птиц, именно у пастушковых отмечено более позднее развитие грудины и других костных элементов крыльев в эмбриогенезе (т.е. явление гетерохронии), что, по-видимому, и создаёт основу для более лёгкого появления в этой группе нелетающих форм (Olson, 1973; Raff, Kaufman, 1983). Кроме того, редукция крыльев весьма выгодна с энергетической точки зрения, поскольку метаболическая плата за полёт у птиц очень высока (Olson, 1973; McNab, 1994a; Roff, 1994). Четыре вида пастушков из рода *Porzana*, отмеченные на островах Тихого океана, потеряли способность к полёту независимо и за относительно короткое время (Slikas et al., 2002).

Подобная связь гетерохроний и редукций известна и среди беспозвоночных животных. Так, у бабочек-чехлоносок, или мешочниц (сем. Psychidae), которых насчитывается почти тысяча видов, имеются два этапа недоразвития органов. У представителей рода *Fumea* в последнем личиночном возрасте имеет место задержка развития крыльев, в результате чего образуется вполне нормальное имаго, но с редуцированными крыльями. В то же время у *Canephora hirsuta*

(=*Pachytelia unicolor*) имагинальные диски крыльев сильно изменяются уже на ранних стадиях развития, в результате чего взрослые особи как по внешней, так и по внутренней морфологии очень сходны с гусеницей или куколкой (Ёжиков, 1941; Федотов, 1945; Rhainds et al., 2009).

Наконец, сам факт консерватизма морфологии 35 типов Metazoa указывает на то, что и молекулярно-генетические механизмы онтогенеза должны демонстрировать сходный консерватизм. Что в значительной мере подтверждается присутствием практически у всех представителей типов многоклеточных животных, от кишечнополостных до хордовых, комплекса гомеобоксных генов, хотя детали строения этих генов несомненно различаются в той или иной крупной группе (см. например, Finnerty, Martindale, 1997; Carroll et al., 2001, 2005; Шаталкин, 2003; Brown et al., 2008; и мн. др.).

После длительного этапа теоретического осмысления взаимодействия онтогенеза и филогенеза, в 1980-х гг. наметился следующий этап синтеза эволюции и биологии индивидуального развития. Разошедшиеся почти на век пути онтогенеза и генетики — со времени, когда Вильгельм Ру (Roux, 1895) провозгласил свою механику развития в противовес рекапитуляциям Геккеля, — вновь соединились лишь в 1970–1980-х гг. Происходил синтез исследований, прежде всего как программа технологического изучения онтогенетических механизмов с широким привлечением молекулярных методов. В это время выходит целый ряд сборников и монографий (*Evolution and Development*, 1982; *Development and Evolution*, 1983; *Development as evolutionary process*, 1987; Raff, Kaufman, 1983; и др.). В конечном счёте, этот подход превратился в новую активно развивающуюся дисциплину — эволюционную биологию развития, EDB или *Evo-Devo* (Hall, 1992, 1999; 2003; Gilbert et al., 1996; Raff, 1996; Gilbert, 2003a, b; и мн. др.), в рамках которой издаётся несколько журналов (например, *Evolution and Development*, издаётся с 1999 года, см. также *Development Genes and Evolution*, *Developmental Biology* и др.). Была сделана попытка объединить регуляторные гены, развитие и эволюцию и связать их с гетерохрониями, как одним из главных факторов морфогенетических перестроек (Raff, Kaufman, 1983; Raff, 1996; и др.). Но, в отличие от классического периода, нынешний этап в минимальной степени затронул систематику, разнообразие организмов, ядро всей биологии.

Так, известный сборник «Онтогенез и систематика» (*Ontogeny and Systematics*, 1988), казалось бы, специально направленный на глубокое осмысление этой проблемы, в своих выводах не шел дальше цитирования работ кладистического направления, в которых утверждалось, что «немного может быть получено от изучения эволюции онтогенеза, без [предварительной] разработки кладистической гипотезы...» (см. Mishler, 1988, p. 120, со ссылкой на работу Fink (1982), хотя во вступлении к указанному сборнику (см. p. viii), была специально подчеркнута важность онтогенеза для лучшего понимания эволюции и филогении. Тем не менее, вывод, в заключение работы Мишлера, еще более определен: «Я согласен с большим числом филогенетических систематиков, что фундаментом систематики являясь не онтогенез,..... а сравнение внешних групп, [принципы] конгруэнтности и парсимонии» (Mishler, 1988, p. 131). Между тем, в подобных утверждениях, фактически не учитываются, все те многочисленные пред-

шествующие достижения в этой области, кратко обрисованные выше: онтогенез *первичен* по отношению к эволюции, он её определяет, а не наоборот, поэтому невозможно говорить о какой-то отдельной «эволюции онтогенезов». Из этого положения также следует, что онтогенез первичен и по отношению к филогении, а значит и к филогенетическому дереву. Иными словами, не полученное, как правило, далеко не прозрачными методами, филогенетическое дерево, должно определять направления эволюционных изменений онтогенезов, а напротив, проработанная модель предкового онтогенеза той или иной группы *первична* по отношению к любому затем построенному дереву.

Создается поэтому впечатление, что проблематика биогенетического закона, была фактически заново переоткрыта филогенетическими систематиками в 1970–80-х гг. (списки публикаций см. в публикациях Kluge, 1985; De Queiroz, 1985; Mishler, 1988; Weston, 1988; Bryant, 1991 и др.), и та обширная дискуссия в работах Северцова, Гарстанга, Шмальгаузена, Де Бира и Гулда, поставившая определенную точку в переформулировании биогенетического закона (после чего закон, в известной степени, был действительно поставлен с «головы на ноги», см. Martynov et al., in press), практически полностью осталась за пределами обсуждения. Специально подчеркивался известный еще Геккелю факт, что явление гетерохронии может значительно осложнять реконструкцию филогении (Kluge, 1985, p. 13). Более редкие попытки филогенетически-ориентированных теоретиков привлечь внимание к онтогенезу как основе для филогении (см. например, Nelson, 1978), подвергались критике (см. Mishler, 1988). Понимание онтогенеза как некоего вспомогательного средства в филогенетической реконструкции доминирует и в более современных публикациях (см. например, Bryant, 2001; Павлинов, 2005; Wägele, 2005). И судя по тому, что термин «phylo-evo-devo» был представлен, совсем недавно, в одном из ведущих эволюционных журналов (см. Minelli, 2009a), с известной долей принципиальной новизны, выше перечисленные базовые положения теории соотношения онтогенеза и эволюции, фактически ускользают от понимания и всей обширнейшей современной области «Evo-Devo» (так называемой эволюционной биологии развития), в первую очередь, как раз и претендующей именно на построение подобной теории. Т.е. факт ведущего значения онтогенеза в определении эволюции, отчетливо ясный А.Н. Северцову, продолжают «переоткрывать» в современную эпоху.

Глава 3. НАБЛЮДАЕМАЯ ЭВОЛЮЦИЯ: ПЕДОМОРФОЗ КАК ПРОЦЕСС, СОЕДИНЯЮЩИЙ ИНДИВИДУАЛЬНОЕ И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Доказательства эволюции: современная парадигма

Широко распространённым в настоящее время способом доказательства *реальности* эволюции является указание, например, на появление новых *форм* тех или иных вирусов, либо на распространение в тех или иных популяциях человека редких ранее аллелей, которые кодируют те или иные вещества, способствующие защите организма от тех или иных заболеваний (например, Mead et al., 2009). Несомненно, в этих изменениях есть элементы эволюции, но скорее они напоминают регуляцию уже сложившихся защитных систем человека, а не появление новых признаков.

Другой линией демонстрации достоверного существования эволюции являются доказательства небольших, но статистически достоверных изменений морфологии на протяжении очень небольших по геологическим меркам периодов времени. Например, хорошо известен пример *доказанного* укорочения хоботка у представителя отряда полужесткокрылых *Jadera haematoloma* за последние несколько десятков лет (см. например, Freeman, Herron, 2004). Эти факты несомненно говорят о реальности эволюции, но затрагивают они столь незначительные относительно целого организма структуры, что оставляют в известной степени открытым вопрос, как же сложилась *остальная* сложнейшая организация животных. Неопределённость ответа на него (помимо изначальной предположки) и составляет одну из основных проблем современной биологии.

Несомненно, что одной из наиболее актуальных задач современной биологии является построение общей теории онтогенеза. Об этом говорят достаточно давно (например, Короткова, 1984, 1991; Иванова-Казас, 1984; Воробьёва, 1991, 2005 и мн. др.). Всё произошедшее на наших глазах мощное развитие эволюционной биологии развития («Evo-Devo»), также указывает на эту необходимость. Однако один из самых главных недостатков как предшествующих концепций, так и современной биологии развития — отсутствие интегрированности теории систематической иерархии и морфогенетических и молекулярных паттернов в индивидуальном развитии, т.е. фактическое отсутствие синтеза классической систематики и «Evo-Devo». Растущее понимание необходимости дальнейшей интеграции этой области в широком филогенетическом контексте привело к появлению в самое недавнее время нового термина «фило-эво-дево» («phylo-evo-devo») (Minelli, 2009a). Поэтому перспективными выглядят исследования, в которых, например, информация об экспрессии гомеобоксных генов в определённых морфологических структурах (например, в конечностях дрозофил) интегрируется в ранее реконструированную филогению данной группы (например, Randsholt, Santamaria, 2008).

Закономерно стремление к сопоставлению морфогенетических путей онтогенеза, построенных на немногих модельных организмах с тщательно реконструированными филогениями (например, Rudel, Sommer, 2003), но на практике оно остаётся нереализованным. Здесь, тем не менее, кроется опасность недооценки того факта, что возникновение каждой таксономической группы достаточно высокого таксономического ранга (например отряда) возможно обуславливалось появлением специфичных и уникальных наборов регуляторов (молекулярных механизмов), определяющих предковый план строения и вероятные последующие модификации всех входящих в данную группу видов. Корректно оценить и реконструировать предка конкретной группы, а значит лежащий в его основе морфогенез, возможно только на основе самых широких знаний о морфологии всех входящих в неё подгрупп и видов, а также ближайших к ней предковых групп того же ранга, т.е. преимущественно с помощью методов классической систематики. Это, тем не менее, не отвергает возможности о постулировании необходимых морфологических/тканевых перестроек в ходе выдвижения моделей предковой организации и ходе эволюции данной группы. Преимуществом подобного подхода является широкий таксономический охват и потенциально более тонкий морфологический анализ признаков, позволяющий распознать конвергенции общих по происхождению структур.

Современное положение таково, что классические теории соотношения онтогенеза и филогенеза, даже в модернизированном виде, во многом теряют свою привлекательность, тогда как новой объединяющей концепции мы пока не имеем. Данная работа не ставит задачей обзор молекулярных или клеточных механизмов онтогенеза. Скорее, она построена как концептуальная программа, объединяющая онтогенез, эволюцию и систематику, на основе чего возможно дальнейшее движение в направлении понимания молекулярных механизмов, лежащих в их основе. Исследованиям эмбрионального и постэмбрионального развития, основанных на таксономическом разнообразии, а не модельных группах, следует вернуть их ключевое значение для филогении и систематики и осуществлять их в «повседневном режиме» и не от случая к случаю, как это происходит сегодня. Игнорирование особенностей целого онтогенетического цикла и анализ почти исключительно его взрослых стадий приводило и приводит к многочисленным ошибкам в систематике и в филогенетическом анализе.

В настоящее время ещё сохраняется значительная часть исходного разнообразия животных в том виде, которое сложилось в результате «кембрийского взрыва», если не в количественном, то по меньшей мере, в качественном составе таксонов. Это означает, что зная онтогенез, в идеале большинства ныне живущих видов, мы сможем строить значительно более осмысленные гипотезы об их родстве и эволюции, чем используя только статистические выборки взрослых стадий признаков и таксонов.

Незавершенный синтез

Из «архаического разнообразия» бесчисленных статико-динамических геккелевских терминов, два не только успешно «выжили», но и стали «коллективным бессознательным» большинства современных биологов. Это — *онтогенез*

(онтогенез) и филогенез (филогения). До Геккеля, различия между индивидуальным и историческим развитием и между формой и процессом были совсем не такими резкими, как в современной эволюционной и систематической парадигме. И несмотря на всю современную терминологическую сверх-дифференциацию, мы постепенно забываем тот факт, что *систематика*, *филогенез* и *онтогенез* в реальном, а не теоретическом биологическом мире, являются лишь разными сторонами одного и того же естественного феномена. Любая добротнo выполненная систематическая работа *всегда* (и *прежде всего*) подразумевает исследование *изменчивости*, источника для *эволюции*. И наконец, единственный подлинный объект систематики — организм с любой из точек зрения никак не может быть рассмотрен как некий статический объект. Любой организм — это поток разнообразных процессов, и прежде всего, часть совершенно определенного *онтогенетического* (жизненного) *цикла*. Термин *эволюция* первоначально означал именно *онтогенез*, пусть и несколько в отличном от современного значении (как *разворачивание* исходных зачатков, что, тем не менее, в общем, не противоречит современной генетике) (см. Bowler, 1975; Gould, 1977). По этим причинам, совершенно контрпродуктивно противопоставлять не только систематику и филогенетику, но также систематику и онтогенез (онтогению). Несмотря на многократные указания на тесную взаимосвязь базового комплекса вышеперечисленных биологических наук, неоспоримая важность гетерохронных сдвигов *онтогенеза* (включая пedomорфоз) для протекания процесса *эволюции*, всё ещё чрезвычайно недооценена современной *систематикой* и *филогенетикой*.

Несмотря на эти многообещающие исследования, в целом эволюционная биология развития, классическая систематика (т.е. наука, в максимально возможной степени обладающая информацией о разнообразии и иерархии морфологических признаков организмов) и филогенетика развиваются отдельно друг от друга. Их новый синтез («ре-синтез») может стать одним из важнейших источников для понимания механизма изменения формы (морфологических признаков) организмов в эволюции. Профессиональные систематики могут предоставить обширные сведения о морфологическом устройстве организмов, но до сих пор ограничены применением типологического подхода к описанию таксонов (пусть подчас типология в неявной форме). Филогенетики (особенно молекулярные), в свою очередь, используют усложнённые статистические алгоритмы для реконструкции последовательности эволюционных событий, но нередко имеют ограниченные знания по морфологии и систематике изучаемой группы и слабо осведомлены о многообразии морфолого-эволюционных гипотез, выработанных зоологией за столетия своего развития. Объединенный морфологический и таксономический подход на онтогенетической основе открывает новые перспективы для исследования взаимоотношения морфологического и молекулярного уровней, одной из основных проблем современной биологии. Подобный подход я предлагаю именовать *онтогенетической систематикой* (Мартынов, 2009).

Какие доказательства реальности (т.е. наблюдаемости) крупных перестроек морфологии, т.е. эволюции в её подлинном понимании, можно представить с позиции подобного объединённого систематико-онтогенетического подхода? Хорошо известные примеры дают нам хвостатые амфибии, среди которых есть

таксоны, где в пределах одного вида существуют как пedomорфные особи с наружными жабрами (аксолотль), так и взрослые формы без таковых (амбистома) — факультативные неотеники (Смирнов С.В., 1991). В то же время, другие группы хвостатых амфибий полностью утратили способность превращаться в безжаберную форму, и их взрослой формой инвариантно стала аксолотлеподобная организация. Подобные облигатные неотеники возникали неоднократно и независимо в пределах хвостатых амфибий (de Beer, 1958; Wiens et al., 2005). При этом, хотя даже сверхдозы тироксина не вызывают в эксперименте превращение облигатных неотеников во «взрослую» безжаберную форму, изредка обнаруживают экземпляры (например, протей), у которых жабры частично демонстрируют первые этапы перестроек, наблюдаемых в норме при метаморфозе факультативных неотеников (Смирнов С.В., 1991). Подобная вариативность признаков, вносящих существенный вклад во взрослую морфологию организмов в пределах одного вида, очевидная связь со становлением признаков в других группах, т.е. наглядность реального *превращения (эволюции)* той или иной формы, недвусмысленным образом связывает историческое и индивидуальное развитие. Одновременно, многочисленные доказанные примеры гетерохроний у самых различных групп, как растений так и животных, в свою очередь, доказывают справедливость переформулированного биогенетического закона: *онтогенез создает эволюцию*. Более того, в целом ряде случаев, а потенциально у любого из существующих видов, можно определить, какой именно из стадий развития того или иного признака (признаки диссоциабельны, а значит пedomорфные и «прогрессивные» признаки могут комбинироваться в известных пределах) предкового онтогенеза соответствует тот или иной вид потомков. Так соединяются эволюция, онтогенез и систематика. Значит, одна из основных задач онтогенетической систематики — понять, какие из онтогенетических циклов когда-то составляли единый онтогенез, были одним видом.

Пedomорфоз, систематика и эволюция

Явление пedomорфоза не является экзотическим, исключительным или aberrантным примером. Пedomорфные группы отмечены, по-видимому, во всех типах Metazoa (de Beer, 1930, 1958; Сиренко, 1975; Gould, 1977; Смирнов С.В., 1991; Смирнов А.В., 2008; и мн. др.). При этом пedomорфоз связан с самыми различными экологическими условиями. Та или иная степень ювенилизации отдельных признаков в принципе характерна для практически любого вида (Емельянов, 1968; Gould, 1977; McKinney, ed. Heterochrony in Evolution, 1988, 1999; McNamara, 1997; и мн. др.). В самых различных группах, таких как позвоночные (рыбы) или кольчатые черви, отмечено образование карликовых самцов с чрезвычайно упрощённой организацией, являющихся продуктом процессов пedomорфоза (Ghiselin, 1974; Rouse et al., 2004; и мн. др.). Каждый год появляется некоторое количество исследований, где роль гетерохронии в эволюции успешно демонстрируется для самых различных групп организмов, таких, например, как брахиоподы (Jaacks, Carlson, 2001; Зезина, 2003), раковинные брюхоногие моллюски (Smirthwaite et al., 2007, 2009), млекопитающие (Sears, 2009) или орхидеи (Box et al., 2008).

Несмотря на это, детальные морфологические исследования гетерохронных сдвигов онтогенеза и педоморфоза, которые были бы связаны прежде всего с систематическим разнообразием, а не с теоретическим или семантическим исследованием гетерохроний, до сих пор большая редкость. Это создаёт некоторую двусмысленность для точного определения этого безусловно важнейшего для понимания эволюции феномена. С одной стороны, многочисленными исследованиями признано, что гетерохронии и педоморфоз — реальность. С другой стороны, гетерохронии и педоморфоз фактически находятся на обочине современной филогенетической систематики, если вообще учитываются в рамках этого направления. Изредка появляются отдельные работы, где делается попытка интегрировать явления гетерохронии в кладистическое исследование (Jaecks, Carlson, 2001; Wiens et al., 2005). Таким образом, актуальным является демонстрация реальности и широкой распространённости процессов гетерохронии и педоморфоза в широком систематическом контексте и не только на классических группах (например, хвостатых амфибиях), где эти процессы хорошо задокументированы, но и, например, среди многочисленных групп беспозвоночных животных, где эти процессы далеки от ясности.

Подобная недооценка независимых явлений гетерохронии и редукции очень характерна для голожаберных моллюсков-дорид. Дориды — большая группа голожаберных моллюсков (см. рис. 1–3), насчитывающая более полутора тысяч видов и обладающая весьма пластичной внешней морфологией, что позволяет рассматривать её как многообещающую эволюционную модель. Достаточно давно было известно семейство aberrantных дорид, *Corambidae*, у которых жабры и анус занимали вентральное положение. Подобное положение жабр делало их в чём-то сходными с предковым для всех дорид отрядом *Notaspidea*, обладающим латеро-вентральным положением жабр. В результате корамбиды обычно ставились в основание классификации и считались группой наиболее примитивных дорид (рис. 1–2). Заключение об архаичности корамбид серьёзно противоречили данные об их внутреннем строении, которое оказывалось практически идентичным строению одного из наиболее специализированных семейств дорид *Onchidorididae*. Причём глубокое сходство наблюдается не только по отдельным признакам, а напротив, по всему комплексу признаков радулы, буккальной помпы (глочного насоса) и репродуктивного аппарата (Millen, Nybakken, 1991; Мартынов 1994б, 2009).

В то же время взрослые представители семейства *Corambidae* (рис. 1 В, D, F) сходны по внешним признакам (концентрическая форма тела и вентральный анус, отсутствие жаберной полости) с ранними постларвальными стадиями криптобранхиальных дорид (рис. 1 С). Взрослые криптобранхиальные дориды обладают удлинённой формой тела, дорсальным анусом и дорсальными жабрами, помещающимися среди хорошо развитой жаберной полости (рис. 1 А; 2 D; 3 E), т.е. морфологией, принципиально отличной от постларвальной. Итак, представители семейства *Corambidae* обладали, с одной стороны, наружной морфологией взрослых особей, сходной с постларвальными стадиями криптобранхиальных и фанеробранхиальных дорид, а с другой стороны, комплексом уникальных признаков внутреннего строения, практически идентичным таковому представителей фанеробранхиального семейства *Onchidorididae*. Разрешить это

противоречие стало возможным, только признав семейство Corambidae произошедшим от семейства Onchidorididae путём педоморфоза (см. Мартынов, 1994а,б; 2009; Martynov, Schrödl, in press) (рис. 1). Это также означало, что семейство Corambidae не является архаичным или предковым таксоном по отношению ко всем доридам, а напротив, его организация глубоко вторична по отношению ко всем остальным Doridacea, но с элементами возврата тех онтогенетических программ, которые были подавлены во взрослом состоянии у большинства дорид, и приводили к появлению вентрального ануса и вентральных жабр (рис. 1 D–G; 2). Вентральное положение ануса, которым обладают все дориды на ранних постларвальных стадиях (рис. 1 E–G), а корамбиды — во взрослом состоянии, сходное с латеро-вентральным положением ануса у предковой по отношению к доридам групп Notaspidea (рис. 2 A–B), можно рассматривать как рекапитуляцию состояния этого признака у непосредственного предка всех дорид (ныне не известного), у которого анус и жаберный аппарат переместился из латеро-вентрального в вентро-терминальное положение.

Вентро-терминальное положение ануса у постларвальных особей всех дорид, взрослых корамбид и предполагаемого предка всех дорид порождает, в свою очередь, вопрос о том, каково было первичное устройство жаберного аппарата — криптобранхиального или фанеробранхиального типа? Согласно распространённой сегодня точке зрения, первичными были дориды без жаберной полости (Phanerobranchia) (например, Wägele H., Willan, 2000; Valdés, 2002a,b). Этому противоречит наличие сходных полостей у некоторых других родов «фанеробранхий» (т.е., согласно диагнозу группы, Phanerobranchia должны быть лишены каких-либо полостей вокруг жабр: Мартынов 1994а, б, 2009; Martynov et al., 2009). Тем не менее, исходное отсутствие жаберной полости было принято как плезиоморфный, предковый признак для всех дорид. На этой основе уже были построены сотни деревьев и опубликованы десятки статей (например, Fahey, Gosliner, 2004; Fahey, Valdés, 2005, Pola et al., 2007; и мн. др). «Трудные» случаи с редуцированными полостями в них полностью проигнорированы.

В 1992 г. в Японском море был обнаружен новый род *Lou* Martynov, 1994, обладающий всеми признаками корамбид, но при этом имеющий дорсальные жабры (Мартынов, 1994а). То есть было обнаружено переходное звено между «типичными» доридами и аберрантными Corambidae (рис. 3). Более того, у ранних постларвальных особей видов рода *Onchidoris* была обнаружена небольшая каплевидная жаберная полость, сходная с таковой взрослых особей *Lou teyeni* (см. Мартынов, 2009) (рис. 3 С). Во взрослом состоянии все без исключения виды рода *Onchidoris* лишены каких бы то ни было полостей, даже рудиментарных. Стало очевидным, что накопился значительный корпус фактов, которые противоречили доминирующей сегодня парадигме эволюции дорид.

Ключевой для понимания направления эволюции дорид таксон *Onchimira cavifera* Martynov et al., 2009 был обнаружен во время экспедиции на Камчатку в августе 2008 г. (Martynov et al., 2009). Это одно из самых значимых открытий для систематики и филогении дорид. Онхимира, с одной стороны, обладает жаберной полостью криптобранхиального типа, а с другой стороны, по строению радулы, буккальной помпы и половой системы является типичной фанеробранхиальной доридой из семейства Onchidorididae, т.е. является ключевым

эволюционным звеном между двумя этими группами. Таким образом, лишь долгие исследования, с одной стороны, индивидуального развития различных дорид, с другой стороны, обнаружение новых таксонов, обладающих переходной морфологией между двумя этими группами, позволили построить наиболее реалистичную модель предкового онтогенетического цикла всех дорид (рис. 4, стадии А–Е). Подобный цикл включал несколько стадий, в результате которых у взрослой дориды появлялась полость, окружающая жабры (рис. 4). Напротив, у фанеробранхиальных дорид стадии, отвечающие за формирование кармана, выпали или редуцировались, в результате чего жаберная полость перестала развиваться, а жабры стали закладываться прямо на нотуме или вентрально (рис. 4, стадии DD, IV). Только первичным наличием жаберного кармана и его вторичной и независимой редуkcией в нескольких ветвях можно объяснить присутствие рудиментарного кармана у постларвальных стадий тех дорид, у которых во взрослом состоянии никаких следов кармана не остаётся. Только первичным наличием жаберной полости и её последующей редуkcией можно объяснить наличие рудиментарной полости во взрослом состоянии у фанеробранхиального рода *Lou* Martynov, 1994, по своему строению очень напоминающего соответствующую стадию онтогенеза криптобранхиальных дорид, и присутствие полностью развитой жаберной полости у взрослых экземпляров только что открытого переходного таксона *Onchimira cavifera* Martynov et al., 2009, по всем другим признакам (радула, буккальная помпа, репродуктивный аппарат) демонстрирующего уникальные специализации фанеробранхиального семейства Onchidorididae (Мартынов, 2009; Martynov et al., 2009).

В опубликованных за последнее десятилетие значительном числе работ по систематике и филогенетике дорид (например, Wägele H., Willan, 2000; Valdés, 2002a,b; Fahey, Gosliner, 2004; Fahey, Valdés, 2005; Pola et al., 2007; и мн. др.), где широко применялся кладистический анализ (но исключительно по признакам взрослых особей), причины и следствия в эволюции дорид, плезиоморфные и апоморфные состояния признаков были истолкованы вне всякой связи с онтогенезом. Это привело к значительным ошибкам в определении направления эволюции признаков, и фанеробранхиальные дориды (т.е. дориды без полости вокруг жабр) были интерпретированы как имеющие предковое состояние этого признака, т.е. предок всех дорид, соответственно, был также лишён жаберной полости. Это совершенно не учитывало данных онтогенеза и наличие переходных форм и лишало морфологию голожаберных моллюсков эволюционной преемственности с их предками, заднежаберными моллюсками из группы нотаспид (*Notaspidea*) (рис. 2). Жабра у них располагается латеро-вентрально и прикрыта сверху широкой складкой-нотумом (рис. 2 В). Хорошо развитый нотум имеется также как у всех криптобранхиальных, так и у многих фанероб-

ed). Abscissa: heterochronic modifications of the cryptobranchs ontogeny with phylogenetic effects, led to appearing of the variously juvenilized phanerobranch dorid families (dark shaded), up to strongly paedomorphic Corambidae group (light shaded). The prognostic features of this model imply presence of the cryptobranch postlarval stages (C–E) in the newly discovered *Onchimira cavifera*, despite that real ontogeny of this taxon is completely unknown yet. Letters to figure: L — average length of adult specimens of a given group; see also letters on the figure's inset. Drawing by T.A. Korshunova based on A.V. Martynov originals.

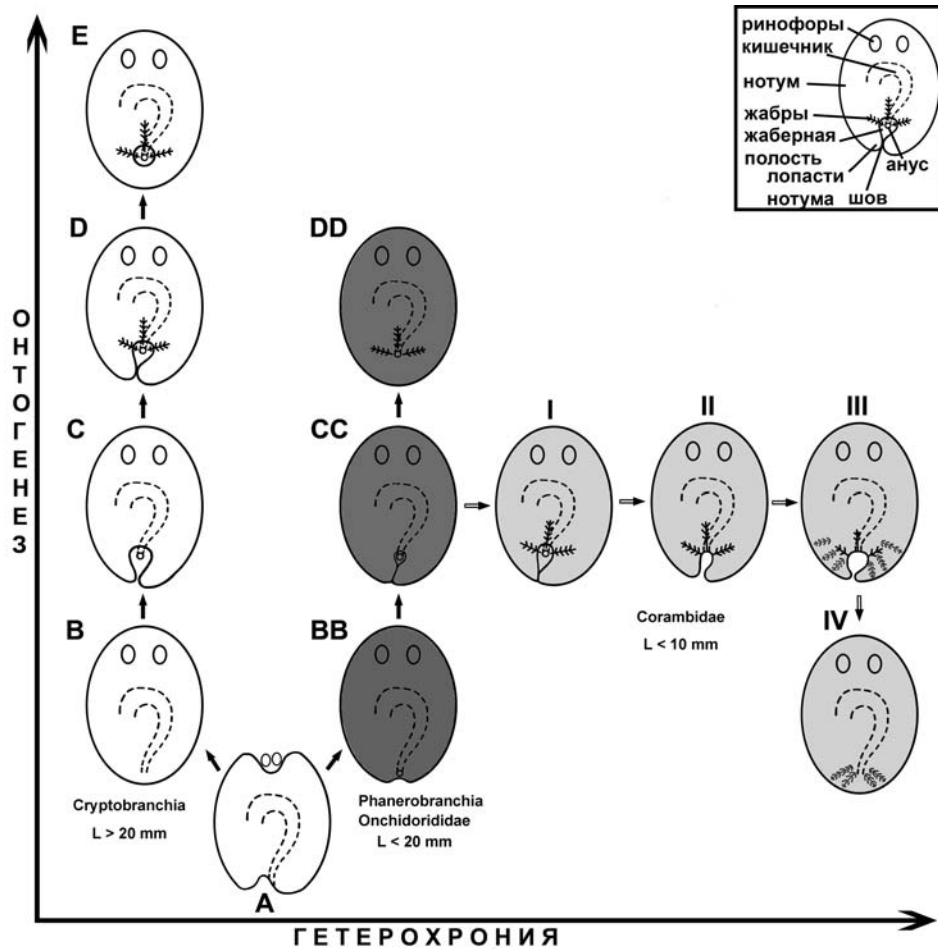


Рисунок 4. Модель предкового онтогенетического цикла дорид и его дальнейших гетерохронных преобразований, ведущих к появлению педоморфных таксонов. По оси ординат расположен исходный, предковый для всех дорид онтогенетический цикл, за который принимается таковой криптобранхиальных дорид (стадии В–Е постларвального онтогенеза, не зачернено), по оси абсцисс — гетерохронные преобразования онтогенеза с филогенетическим эффектом, следствием чего стало появление фанеробранхиальных семейств дорид, в той или иной степени ювенилизированных, вплоть до появления глубоко педоморфной группы Corambidae (все остальные стадии, зачернены в различной степени). Данная модель обладает прогностическими свойствами: так онтогенез недавно открытой *Onchimira cavifera* пока не известен, но благодаря наличию у неё функциональной жаберной полости, он должен в основных чертах соответствовать типичному онтогенезу криптобранхиальных дорид. Без масштаба. Обозначения: см. врезку. L — средняя длина взрослых экземпляров. Рисунок Т.А. Коршуновой на основе оригиналов А.В. Мартынова.

Figure 4. Model of the ancestral ontogenetic cycle of the nudibranchs order Doridacea and it further heterochronic shifts (“disruptions”) leading to appearing taxa with strong paedomorphic external and internal morphology. Ordinate: ancestral dorid ontogenetic cycle (not shaded).

ранхиальных дорид (рис. 1, 3). Единственный морфологически реалистичный способ перемещения жабры в дорсо-терминальное положение (как у большинства дорид) при одновременном сохранении развитого нотума — это, с одной стороны, перемещение жабры в вентро-терминальное положение, а с другой — оборачивание вокруг неё задних складок нотума с образованием вначале полузамкнутой, а потом и полностью замкнутой полости. Похожий процесс можно наблюдать непосредственно в онтогенезе криптобрахиальных дорид (рис. 4, стадии В–Е; 5 В). Ему предшествует перемещение ануса из бокового (как у нотаспид) в терминальное и дорсальное положение путём неравномерного роста правой лопасти личиночной мантии — предшественника нотума. В случае, когда процесс педоморфоза заходит достаточно далеко и не ограничивается только недоразвитием жаберной полости, личиночные асимметричные лопасти и/или вентральный анус сохраняются на взрослой стадии (рис. 1 В–Г; рис. 4, стадии I–III; рис. 5 В–С). Этот процесс, таким образом, является ещё одним источником независимого образования внешне сходных таксонов у дорид. К настоящему моменту твёрдо установлено, что виды с такими лопастями возникли независимо как минимум в двух семействах — *Akiodorididae* и *Onchidorididae* (Мартынов, 1993, 1999, 2009; Millen, Martynov, 2005).

Ювенилизация организма нередко затрагивает не только внешние, но и внутренние признаки. Так, радула большинства фанеробранхиальных дорид характеризуется, с одной стороны, значительной степенью редукции числа зубов в ряду (рис. 5 F) в сравнении с очень широкими радулами криптобранхиат, состоящими из значительного числа зубов (рис. 5 D, показана только часть радулы). С другой стороны, олигосериальные радулы фанеробранхиат более дифференцированы в сравнении с *Cryptobranchia*. Вполне естественным выглядит предположение, что узкие радулы *Phanerobranchia* возникли как редукция исходно широкой радулы криптобранхий, однако вплоть до настоящего времени радулы ювенилов *Cryptobranchia* не были изучены. В данной работе впервые была изучена радула ранних постларвальных особей криптобрахиальной дориды *Cadlina laevis* длиной ~600 µm (рис. 5 E). В отличие от взрослых *Cadlina laevis*, обладающих несколькими десятками зубов в каждом поперечном ряду (рис. 5 D), радула постларвальных особей состоит всего из двух зубов в каждом ряду (возможно также, что латерально формируются ещё два небольших зуба) (рис. 5 E). Форма зубов дефинитивной и постларвальной радулы также очень существенно отличается. Зубы радулы у взрослых *Cadlina laevis* короткие, массивные или крючковидные (рис. 5 D), тогда как зубы постларвальной радулы имеют очень характерную форму в виде удлиненных широких пластинок с заметным зубцом около центральной части радулы (рис. 5 E). Значительное сходство постларвальная радула *C. laevis* демонстрирует с дефинитивной радулой педоморфного вида из семейства *Akiodorididae*, *Doridunculus unicus* (рис. 5 F). При этом другие представители акидоридид, лишённые задних лопастей нотума во взрослом состоянии, имеют более массивные и короткие зубы радулы (Millen, Martynov, 2005). Подобный тип радулы, особенно у антарктического рода *Armodoris*, очень напоминает радулу у взрослых особей видов из криптобрахиального рода *Cadlina*. В этом отношении отчётливо просматривается эволюционный тренд в семействе *Akiodorididae*: исходный онтогенетический цикл крип-

тобранхиат, близких к современному роду *Cadlina*, постепенно подвергался последовательным редукциям — от исчезновения жаберной полости до постепенной ювенилизации радулы, сопряжённой с ювенилизацией наружной морфологии, что приводит в конце концов к фиксации постларвальных признаков в дефинитивной морфологии. Это проявляется как во внешних признаках — появлении задних лопастей нотума (рис. 5 В, С), так и внутренних — присутствии радулы, сохраняющей ряд черт её постларвальной морфологии (рис. 5 Е–F). Одновременно приобретались и новые признаки актиодоридов, в частности постепенно дифференцировалась буккальная помпа (см. Мартынов, 2009).

Среди иглокожих происхождение путём педоморфоза предполагалось для ряда групп, как вымерших, так и современных. Среди них можно назвать офиур, морских ежей, морских лилий, мезозойских гониастерид и голотурий (McNamara, 1989; David, 1993; Рожнов, 2005; Смирнов А.В., 2008). Яркие проявления процесса педоморфоза были ранее отмечены у различных глубоководных таксонов семейства *Ophiuridae* (например, Matsumoto, 1917; Беляев, Литвинова, 1972; Vadon, 1990). Однако до настоящего времени не было попыток подтвердить феномен педоморфоза у офиур современными методами и систематизировать накопленные данные. В рамках данного исследования были изучены как внутренние, так и внешние признаки (такие например, как строение зубной и генитальной пластинок) у более чем 20 видов из 8 родов глубоководных офиур (см. Мартынов, 2009). Ранее они рассматривались как педоморфные, но доказательства этому приведено не было. Для сравнения и для доказательства наличия процесса педоморфоза среди *Ophiuroidea* мною были исследованы соответствующие признаки у постларвальных и ювенильных особей офиур из различных семейств, где педоморфоз отмечен не был.

В результате было обнаружено значительное сходство между взрослыми педоморфными офиурами и ювенилами не педоморфных офиур не только во внешних, но и во внутренних признаках. Характерными признаками постларвальных и молодых особей большинства офиур являются наличие розетки первичных пластинок на дорсальной стороне диска, небольшое число других пластинок диска, удлинённые сегменты рук и слитные ротовые папиллы. Как у ювенилов не педоморфных офиур, так и у взрослых особей педоморфных *Ophiuroidea* были обнаружены удлинённые челюсти, которые легко распадаются на дистальные и проксимальные пластинки, очень короткая вогнутая зубная пластинка, несущая лишь один зуб, и значительно удлинённые частично слитые позвонки (рис. 6 С, D). Степень проявлений процесса педоморфоза варьировала у различных групп, и в ряде случаев даже взрослые экземпляры с дифференцированным скелетом демонстрировали наличие небольшого числа ювенильных признаков. Было также обнаружено, что процесс педоморфоза имел место в пределах различных неродственных друг другу семейств офиур, в том числе у *Ophiuridae* и *Ophiolepididae*. Результирующая взрослая внутренняя и внешняя морфология педоморфных офиур в ряде случаев стала причиной появления очень сходных и трудноразличимых таксонов из неродственных семейств. Практически единственным способом различить подобные таксоны остаётся изучение сочленовных гребней боковых пластинок, форма которых очень консервативна на уровне семейства (Martynov, 2010a; Мартынов, 2009).

Обширное электронно-микроскопическое исследование 178 видов из 105 родов из всех 16 семейств офиур современной фауны (Martynov, 2010b) впервые подтвердило таксономическую ценность этого признака. В частности, семейства *Ophiuridae* и *Ophiolepididae* хорошо отличаются по строению гребней — в первом случае они округлые, с разделёнными отверстиями мускула и нерва, а во втором — субпараллельные, с компактно расположенными отверстиями.

Особое значение этот признак приобретает в систематике пedomорфных офиур, когда внешняя морфология значительно ювенилизируется и в результате представители даже не родственных семейств становятся очень сходными. Гребни также подвергаются редукции, но в большинстве случаев они сохраняют характерные черты, которые были свойственны не пedomорфным представителям соответствующего семейства, благодаря чему появляется возможность определить систематическое положение пedomорфных таксонов. Так, у пedomорфных таксонов из семейства *Ophiuridae* отверстие нерва в сочленовном гребне становится практически не заметным. Однако гребни у ранних ювенильных экземпляров не пedomорфного представителя семейства офиурид *Ophiura sarsii* также демонстрируют очень слабое развитие этого отверстия. Этот факт можно использовать как модель для представления о модификации этого признака у пedomорфных таксонов. Напротив, в семействе *Ophiolepididae* отдельные отверстия мускула и нерва возможно различить даже у таксонов с глубоко ювенилизованной взрослой морфологией. Вполне ожидаемо, что поскольку во всех предшествующих классификациях подавляющее большинство пedomорфных таксонов офиур относились к одному семейству (Fell, 1960; Vadon, 1990), это в дальнейшем может привести к констатации их «монофилетического» статуса и в рамках кладистического анализа. Более того, в рамках одного рода *Ophiomastus* вплоть до настоящего времени объединяются виды из двух неродственных, далёких семейств только благодаря тому, что в их внешней морфологии преобладают пedomорфные черты, т.е. дорсальные пластинки диска представлены исключительно или преимущественно розеткой из шести первичных пластинок.

Сколько бы ни было впоследствии построено филогенетических схем и развито морфологических гипотез, которые бы объясняли происхождение и эволюцию Chordata, одна единственная «работа-основательница» (Kowalevsky, 1866), в которой было недвусмысленно продемонстрировано сходство между мешкообразными сидячими асцидиями и подвижными сложными позвоночными животными, послужила лучшим доказательством факта эволюции, чем тысячи слов написанных в её поддержку. Сходство это было найдено как раз при анализе онтогенетического цикла асцидий, и фактом открытия Ковалевским их подвижной личинки немедленно воспользовались как Геккель (Haeckel, 1868), так и Дарвин (Darwin, 1874), как одним из лучших свидетельств *реальности эволюции*. Анализ циклов онтогенеза - один из наиболее «естественных» методов, когда-либо предложенных для изучения эволюционной истории, и одно из лучших противоядий для всё возрастающего числа публикаций, в которых виртуозное владение философским наследием или математическим аппаратом ценится гораздо выше, чем реальным биологическим и систематическим материалом.

Глава 4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЦИКЛ — ЕДИНИЦА СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ

Попытка определения

Единственный процесс развития живых организмов, который мы можем наблюдать в реальном времени — онтогенез. Даже сам термин эволюция первоначально означал именно онтогенез (Bowler, 1975; Gould, 1977). Существование значительного числа педоморфных групп (т.е. способных размножаться на стадии, которая соответствует личинкам близкородственных групп) или групп с педоморфными признаками самым недвусмысленным образом связывают онтогенез и эволюцию.

Попробуем определить это важнейшее как для эволюции, так и для систематики понятие. *Онтогенетический цикл* — это непрерывная последовательность стадий *индивидуального* развития любого многоклеточного организма, от оплодотворённого яйца до половозрелой стадии, которая, в свою очередь, способна воспроизвести строение данного вида, приведя к появлению новых оплодотворённых яйцеклеток, замыкая, таким образом, жизненный цикл. В известном смысле онтогенетический цикл не совсем строго удовлетворяет определению понятия «цикла», поскольку отдельная особь не возвращается к исходной структуре яйца, напротив — в конечном счёте умирает, но, достигнув зрелости, способна воспроизвести новые половые клетки, которые и станут основой будущих поколений. Т.е. это скорее линейная последовательность с элементами цикличности, «околоцикл», «квази-цикл», или, если угодно, спираль, которая из прошлого направлена в будущее (одновременно, это будущее *создавая*). Но в биологии понятие «онтогенетического цикла» является очень традиционным и широко распространённым.

Парадоксальным образом, реальность феномена онтогенеза, онтогенетического цикла, была подвергнута сомнению. Утверждалось, например, что, последовательность онтогенетических стадий как таковая непосредственно не наблюдается, и «хотя мы уверены, что каждый из нас развился из оплодотворённой яйцеклетки, но ни для одного человека этот процесс не был прослежен от начала до конца» (см. Мейен, 1984, с. 15), и «вместо неё нам даны «временные срезы», которые мыинтерпретируем как последовательность событий одного процесса....» (см. Павлинов, 2005, с. 264). Отрицание естественного процесса, который, так или иначе, доступен для прямого наблюдения, причём не в виде «временных стадий», а как *непрерывный процесс* — вызывает недоумение. Возможно, что для музейного систематика онтогенез действительно представляется как набор неких абстрактных стадий, объединённых в единое целое исключительно сознанием наблюдателя. Однако для большинства биологов онтогенез любого организма является реальным, независимо существующим феноме-

ном, интегрированным прежде всего в силу своих внутренних причин, имеющий вполне реальные, наблюдаемые, начало и конец. Может быть, для отдельного человеческого индивида технологически сложно записать весь непрерывный процесс онтогенетического цикла. Но полная регистрация цикла не составляет большой технической проблемы для организмов, обладающих, например, ультра-коротким по длительности жизненным циклом, но от того не менее сложным, чем у долго живущих родственников (мухи-дрозофилы, ряд нематод и мн. др.).

Можно поэтому дать еще одно определение онтогенеза как сложной каскадной реакции, основанной на наследственности и приводящей к появлению совершенно определённой организации, относящейся к тому или иному, также совершенно определённому таксону. Любой биологический организм (от бактерий до хордовых) существует только в рамках весьма строго определённого цикла функционирования (в ряде случаев еще очень простого), который включает как определённый обмен веществами, энергией и информацией с окружающей средой, так и пластичность любого из этих параметров, также весьма ограниченную. Цикл функционирования не дан изначально, он возникает в онтогенезе и формируется как более или менее отдельный от других похожих объектов онтогенетического цикла. Новые существенно отличные онтогенетические циклы не возникают «внезапно» и также внезапно не исчезают, не оставляя *следов* в ближайшем производном цикле. Этим лишним раз можно подчеркнуть независимый от внешнего наблюдателя статус любого онтогенетического цикла. «Абстрактные» стадии онтогенетического цикла распределены отнюдь не комбинативно, позволяя наблюдателю формировать из них любой необходимый онтогенез. Напротив, предковые онтогенетические циклы накладывают достаточно существенные ограничения на последующую эволюцию циклов-потомков. Так, *невозможно* обнаружить личинку-велигера не только у вторично перешедших в морскую среду китообразных, но и у первично морских членистоногих. Сходным образом, ни один из известных представителей типа моллюсков не обладает личинкой-науплиусом, типичной для самых различных, подчас не родственных напрямую Arthropoda.

Организм как часть цикла

Несомненно, что традиция рассматривать взрослый организм не как отдельную стадию, а как *составную* часть сложного процесса индивидуального развития, возникла не в рамках современной науки, а прослеживается вплоть до самых ранних зафиксированных исторических источников. Так, Хенниг (Hennig, 1966) отмечает, что развитие скарабеев и мух из непохожих на них червеобразных личинок, а лягушек — из рыбоподобных головастика указано ещё в древнеегипетских папирусах. Различные теории цикличности эволюции, часто в русле антиселекционистских теорий, были, судя по всему, довольно обычны во второй половине XIX века и начале XX столетия (см. например Hyatt, 1894, 1897). Особенно примечательна в этом отношении книга Соболева (1924), в которой концепции цикличности эволюции придаётся особое место. Так, Завадский и Колчинский (1977) отмечали, что работа Соболева стала, по-видимому, основным текстом для многих позднее возникших теорий цикличности эволюции, в разных концептуальных аппаратах называемых также неокатастро-

физмом или теллурическими концепциями (например, Назаров, 2005). По-видимому, это не совсем так, поскольку идея важности циклов в эволюции имеет значительно более глубокие корни. Несомненно, циклическими в своей основе являются концепции Хайята (Hyatt, 1894, 1897), Депере (1915), Роза (Rosb, 1931), Шиндевольфа (Schindewolf, 1936, 1950) и др. о стадиях «юности», «зрелости» и «старости», которые как будто бы можно проследить в развитии любого таксона (см. также: Лукина, 1972; Раутиан, 1988; Gould, 2002). Как и многое в области онтогенеза и эволюции, подобные представления, также уходят корнями в «Общую морфологию» Геккеля, в которой он выделил в развитии таксонов стадии «первичного развития» (ерасме), «расцвета» (асме), и «увядания» (парасме) (см. Haeskel, 1866, Bd. 2, S. 320–322). Любопытным примером обсуждения идей цикличности истории таксона является переписка Хайята и Дарвина: тогда как первый утверждал, что эти стадии фактически запрограммированы в филогенезе, Дарвин интерпретировал финальную смерть таксона как простую неспособность его к адаптации к изменившимся условиям (см. Gould, 2002).

В этом отношении концепция организма как морфопроцесса, где все стадии индивидуального развития тесно взаимосвязаны, которую предложил крупный отечественный сравнительный морфолог В.Н. Беклемишев ещё в 1920-х гг., также не выглядит обособленной (Беклемишев, 1925, 1994). Напротив, своевременно не опубликованная рукопись Беклемишева 1928 г. (ставшая книгой лишь в 1994 г.), является закономерным продуктом «пост-биогенетической» эпохи, когда онтогенетический закон Геккеля перестал быть императивом для исследователей и начались активные поиски новой теории. Как уже указывалось выше, поиски подобной теории, с одной стороны, привели к появлению концепции филэмбриогенезов Северцова, ставшей вполне официальной доктриной русской и советской эволюционной морфологии, а с другой стороны, западной концепции гетерохроний, которая, в конечном счёте, также привела к появлению крупных обобщений.

Представляет значительный интерес тот факт, что основы теории гетерохронии присутствуют у Северцова уже в работе 1912 г., как закономерный итог обсуждения двух важных исследований Менерта (Mehnert, 1897, 1898), в которых было продемонстрировано, что филогенетически прогрессивные органы закладываются раньше, чем соответствующие органы у близких видов, и развиваются быстрее, тогда как филогенетически регрессивные органы закладываются позднее и запаздывают в развитии. На основании этих фактов Северцов делает вывод, что «...филогенетический прогресс и регресс органов взрослых животных отражается в виде ускорений и замедлений темпа (гетерохроний) в развитии соответствующих органов эмбрионов, т.е. зачатков органов взрослых» (Северцов А.Н., 1912, с. 46). В этом определении Северцова фактически содержатся основы всей той мощнейшей теории гетерохроний, появление которой обычно связывают со значительно более поздними работами де Бира (de Beer, 1930, 1958) и Гулда (Gould, 1977).

Онтогенетическая систематика

К сожалению, ни та, ни другая ветвь развития биогенетического закона не привела к появлению законченной теории преобразования формы организмов.

Это вполне объяснимо, поскольку клеточные и молекулярные механизмы онтогенеза технологически стало возможно изучать лишь недавно. Это привело к возникновению на первый взгляд крупного синтеза, который сейчас хорошо известен под названием эволюционной биологии развития. Она явилась бы вполне закономерным итогом как раз пострекапитуляционного осмысления онтогенеза и эволюции, если бы действительно интегрировала основные крупные ветви биологии как науки. Однако, «Evo-Devo» остаётся по преимуществу именно современной технологией исследования онтогенезов. Попытки интегрировать её непосредственно с филогенетической систематикой («phylo-evo-devo» — Minelli, 2009a) 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 осуществлённого синтеза до сих пор во многом отдельно развивающихся больших ветвей биологии — а именно эволюционных и онтогенетических исследований с классической систематикой, т.е. фактически их ре-синтеза (поскольку взаимосвязь их очевидна, но отражения в теории парадоксальным образом почти не находит), была предложена концепция *онтогенетической систематики* (Мартынов, 2009; Martynov, 2010c) (см. схему 2). Онтогенетическую систематику, таким образом, можно рассматривать как стартовую точку для построения общей теории эволюции онтогенезов, которая во многом протекала как эволюция небольшого набора основных онтогенетических циклов Metazoa, возникших ещё докембрии и раннем кембрии.

Как сам предложенный термин (являющийся на первый взгляд простым в образовании), так и в то значение, которое в него здесь вкладывается, не входит в обиход современной биологии. Тем не менее, словосочетание *ontogenetic systematics* упомянуто, по крайней мере, в одной работе, посвященный молекулярно-генетическим исследованиям в индивидуальном развитии растений (Albert et al., 1998), где под этим выражением понималась не столько собственно систематика, сколько возможные молекулярные пути формирования той или иной структуры в онтогенезе. Термин «онтогенетическая систематика» был предложен автором (Мартынов, 2009) независимо от публикации Альберта с сотр. (Albert et al., 1998).

При этом не следует понимать эволюцию онтогенезов как абсолютно циклический процесс, подразумевающий практически полный возврат к исходной форме, что вытекало из некоторых предыдущих концепций (например, Соболев, 1924). Напротив, признание того факта, что исторические изменения онтогенезов протекают именно в рамках вполне определённых циклов, *подразумевают*, а не отменяют их эволюцию. Пожалуй, наиболее близко подошёл к подобному пониманию эволюции крупный немецкий ботаник и теоретик филогенетики Циммерман (например, Zimmermann, 1959). Несомненно, при создании своей концепции он использовал весь огромный корпус сравнительной и эволюционной морфологии, а также то понимание взаимосвязи всех стадий онтогенеза, отчётливо проявившиеся уже у Геккеля и Гегенбаура. Таким образом, тот мощный импульс первоначального осмысления эволюционной теории, во многом угасший к началу XX века, к середине столетия обретает новую энер-



гию. Наиболее известным обобщением из этого «вторичного эволюционного осмысления» стала синтетическая теория эволюции, вполне редуccionная во многих своих чертах, тогда как поиск более тонких внутренних причин, приведший в том числе к формулированию представлений Беклемишева о морфопротессе и Циммермана о переходящих эволюционных циклах, остался во многом за пределами, как бы сейчас сказали, «основного русла» (мейнстрима) современного эволюционизма. Чрезвычайно примечательно, что принципиально сходная схема концептуального взаимодействия онтогенеза и эволюции, была представлена в относительно недавнее время, но без всяких ссылок на схему Циммермана (см. Roth, 1988).

В определённом смысле наиболее развитая теория эволюционной систематики, филогенетическая систематика Хеннига, также базировалась на существен-

ной редукции и упрощении реальных биологических процессов до потока отдельных особей-семафоронтов (т.е. несущих признак) вдоль филогенетических ветвей (Hennig, 1966), и в этом вполне хорошо совпадала с набирающей силу СТЭ с её анализом распределения дискретных генов. Не исключено поэтому, что подобное совпадение было основной причиной столь благосклонного к филогенетической систематике со стороны нового поколения биологов, именно по причине того, что в их образовательном цикле синтетическая теория уже занимала видное место. Определённая вина лежит здесь и на самих авторах более содержательно богатых теорий (которых во все последарвиновские времена столь легко было обвинить в идеализме), нередко не предлагающих практических следствий из своих теоретических изысканий, или заменяющих свои новые теретические построения при переходе к практической части более классическими — например, сравнительно-анатомическими системами, что хорошо прослеживается и по основному труду Беклемишева (1944, 1964). Процесс эволюции Циммерманн представлял как набор смещённых, переходящих друг в друга онтогенетических циклов. Получившаяся схема (см. Zimmermann, 1959) удивительно напоминает диалектическую спираль развития, не упоминание которой в современной российской науке, по-моему, стало уже вполне хорошим тоном (однако, см. Павлинов, 2004).

Как уже говорилось выше, состав каждой новой концепции определяется не идеологической наполненностью тех или иных её компонентов, а практичностью и прогностичностью итоговой теории, т.е. её функциональными свойствами. К недостаткам схемы Циммерманна следует отнести её безвыборочную прогрессивную направленность, соответствующую «прогрессу» лестницы природы Аристотеля и натурфилософов. Кроме того, непрерывный эволюционный поток онтогенезов Циммерманна, на каждом новом витке, приносящий новую, более усложнённую организацию (в приведенном примере — от силурийских рыб до современных птиц), не учитывает многочисленные редукции и является, таким образом, существенным упрощением. Как Беклемишев, так и Циммерманн не представили практической схемы, по которой могли бы быть описаны эволюционные модификации онтогенезов. Отношения осей симметрии в организме, строго говоря, интересовали Беклемишева гораздо больше построения эволюционной систематики. Наконец, эволюционная дифференциация онтогенезов не происходит в подобном непрерывном потоке, но как разрушение предыдущего, предкового общего «квазицелостного» цикла и формирования на его основе производных (см. также Мартынов, 2009). Производный цикл никогда не будет идентичен предковому (*филогенетический клапан*, см. ниже), но элементы возврата предковых онтогенетических программ возможны.

Огромный корпус фактов, свидетельствующий о значительной устойчивости реальных онтогенезов, а также их многочисленных «предковых морфологических текстов», организованных в виде иерархии вложенных признаков каждого организма, а также, напротив, неустраняемая на уровне чистой типологии вариабельность почти всех стадий онтогенезов, — указывают, что дилемма, являющаяся основной проблемой эволюционной биологии со времен Дарвина — т.е. дилемма устойчивости и развития, — может быть решена только в рамках признания эволюции в рамках относительно дискретных циклов.

Единица систематики?

Данзер (Danser, 1950, p. 142), недвусмысленно сформулировал, что «жизненный цикл, включающий все разнообразие форм [multiformity], является минимальной [smallest] единицей классификации». Беклемишев также специально подчёркивал, что именно жизненный цикл вида является единицей сравнительной морфологии (1964, т. 1, с. 9). Подобный подход затем можно проследить у целого ряда отечественных эмбриологов и эволюционных морфологов (обзор см. Короткова, 1991). Тем не менее, весь последующий текст двух томов «Основ сравнительной анатомии...» Беклемишева (1964) демонстрирует скорее классический сравнительно-морфологический метод, куда были добавлены элементы эволюционизма и онтогенетического подхода, чем последовательно проводимый метод сопоставления и реконструкции *именно жизненных циклов*. То же можно сказать и о работе 1928 года (Беклемишев, 1994). Концепция эволюции как цикла и организма как морфопротесса оказалась растворена как среди сравнительно-анатомических изысканий, уходящих корнями ещё в «Общую морфологию» Геккеля, так и среди модных в ту эпоху попыток создать общую теорию геологической и биологической эволюции («Биосфера», «Геомерида»). Иначе говоря, концепция цикличности эволюции и организма как морфопротесса осталась в основных чертах не разработанной, ограниченная в основном самыми общими положениями.

Оригинальная концепция происхождения онтогенеза многоклеточных животных А.А. Захваткина (1949) была построена именно как анализ целых онтогенетических циклов (см. также Ю.А. Захваткин, 2008; Mikhailov et al., 2009). Но последовательного систематического подхода мы не находим и в ней. Боннер (Bonner, 1965) рассматривал взрослый организм не как *обладающий* определённым жизненным циклом, но как *составную часть* цикла. Короткова (1979, 1991) также подчеркнула важность целостного понимания всех стадий онтогенеза, отметив, что подобный подход можно проследить ещё у Бэра (Baer, 1828, 1837). Она указала, что эволюция онтогенезов происходила именно путём преобразования структуры жизненного цикла и ошибочность противопоставления половозрелой стадии остальному эмбриогенезу. В недавнее время в обширной сводке «Эволюционная эмбриология животных» Иванова-Казас (1995) специально подчеркнула важность целостного понимания организма как морфопротесса, принадлежащего к жизненному циклу своего вида. Но, как и во многих предыдущих крупных работах такого рода (традиция, идущая по-видимому ещё с Гегенбаура), в предисловии констатируется важность целостного рассмотрения взрослого организма в тесной связи со всеми предшествующими онтогенетическими стадиями, а в основном тексте вместо такого рассмотрения предлагается скорее сравнительный (в данном случае сравнительно-эмбриологический) метод, а не последовательный анализ предковых и производных онтогенетических циклов Metazoa.

Строго говоря, концепция цикличности природных процессов является столь органичной частью как многих философских и религиозных учений прошлого, так и современной науки, что приходится удивляться не появлению тех или иных теорий цикличности эволюции в прошлом, а тому, что их крайне недооценивают текущие теории систематики. Так, Гулд, обсуждая одну из важных в исто-

рии систематики и эволюции работ «Метаморфозы растений» Гёте (Goethe, 1790), даёт удивительно ясное понимание роли циклов в истории Европейской науки: «...Западная метафора постижения любого [процесса] роста, или исторического усложнения систем включает [одновременно] направленность и циклы повторения» (Gould, 2002, с. 286). Например, задолго до Данзера Беклемишева сходное определение задач морфологии дал крупнейший немецкий сравнительный и эволюционный морфолог Карл Гегенбаур: «Морфология рассматривает организмы не только в их взрослом состоянии, но и во всех предшествующих состояниях развития.» (Gegenbaur, 1859, S. 1).

Между тем Беклемишев (1994 [1928]) впрямую не ссылается на эту цитату из первого издания «Основ...» Гегенбаура при обсуждении циклов морфо-процессов, ссылаясь на эту работу лишь общим списком в обзоре. Весьма примечательно, что это определение было сделано Гегенбауром в доэволюционный период его творчества и уже в наши дни охарактеризовано как «идеалистические симпатии» (см. Di Gregorio, 1995; Ди Грегорио, 2004). Не в этом ли кроется такая очевидная антипатия современной кладистической систематики к любым циклическим процессам в филогенезе? Как в своё время Дарвин демонстрировал явный уход от натурфилософского стиля в изучении эволюции, «прогрессивная филогенетическая систематика», тщательно подчеркивала отсутствие связи с «полумистическими» циклическими процессами в эволюции. Следует также специально отметить, что в отечественной научной и околонаучной среде, ситуация еще, к сожалению, усугубляется тем, что представления о важности циклических процессов, в некоторых случаях действительно, фактически оказались в псевдонаучном поле.

Ex nihilo nihil

Как уже было указано выше, особенности развития научного познания таковы, что те или иные идеи, зародившись в чуждой общетеоретической обстановке, потом могут обрести новое рождение в современных теориях. Это произошло с теорией эволюции, которую натурфилософы в скрытом виде разрабатывали задолго до Дарвина, что проявилось в почти неустранимом даже в наше время наследии «лестницы существ», переименованной в прогрессивное усложнение организации (см. например, Северцов А.Н, 1934; Franz, 1935; Закономерности прогрессивной эволюции, 1972 и мн. др.). Карл Бэр, казалось бы, казалось бы, твёрдо стоял на позициях неизменяемости типов («любой зародыш похож только на соответствующую стадию других животных, но никогда на их взрослые стадии»), но при внимательном прочтении его знаменитой «Истории развития животных...» становится очевидным, что Бэра занимали как проблемы индивидуальной изменчивости, так и перехода между основными типами организмов. Бэр, как и Кювье, установил четыре типа строения — но интерпретировал их с точки зрения онтогенеза (т.е. процесса!) (Baer, 1828) и даже отметил: «...если же [научное исследование] привлекает на помощь историю всех времен, то должно в конце концов признать, что и виды и ряды размножения тоже преходящи» (т.е. подвержены изменению!) (из доклада Бэра 1833 года, цит. по русскому изданию: Бэр, 1924, с. 113).

Это высказывание о *преходящих рядах размножения* удивительно созвучно эволюционному потоку модифицирующихся онтогенезов, представление о котором возникло значительно позже (см. Северцов, 1912; Garstang, 1922; Шмальгаузен, 1942), и стало основой современного понимания соотношения индивидуального и исторического развития организмов. Поразительно современным выглядит утверждение Бэра, что «чем более отличны друг от друга две животные формы, тем далее вглубь истории развития нужно погрузиться для того, чтобы найти между ними сходство» (цит. по: Бэр, 1924, с. 48). Всё вышесказанное не мешало Бэру выдвинуть свою теорию типов, в которой он фактически утверждал, что статическая морфология, онтогенез и историческое развитие организмов являются совершенно различными областями знания (Бэр 1924, с. 38). Анализ концепций некоторых «додарвиновских эволюционистов» можно найти также, например, в новой работе Любарского (2009).

В подобном переходе между, казалось бы, мало совместимыми на общем уровне концепций — нет никакого парадокса. Любое научное знание — язык описания природных процессов, и степень его соответствия реальности, приближения к ней, в конечном счёте будет определяться отнюдь не степенью «идеалистичности» или «эклектичности» той или иной теории, а возможностью практического приложения тех или иных её элементов, и прогностичностью выводимых из неё следствий. Так, другая важная составляющая учения о «лестнице природы» — о параллелизме между эмбриональными стадиями «высших» организмов и взрослыми стадиями «низших», — пережила глубоко редуцированную фазу почти полного отрицания у Бэра и осторожного замалчивания у Дарвина, чтобы вновь возродиться у Геккеля, но уже в совершенно новом (подлинно эволюционном) теоретическом окружении.

Значительно позднее Депере (1915) и Шиндевольф (Schindewolf, 1936, 1950) (уже в рамках новой эволюционной парадигмы) рассматривали историческое развитие по аналогии с индивидуальным и выделяли стадии «юности», «зрелости» и «старости» (Депере) или «типогенеза», «типостаза» и «типолиза» (Шиндевольф) таксонов, т.е. фактически восстановили параллелизм онтогенеза и лестницы существ натурфилософов первой половины XIX века на новом уровне. Отголоски циклического рассмотрения эволюции можно затем проследить вплоть до недавнего времени (см. например Шорников, 1989). Подобный подход снова возродился в самом конце XX столетия, когда Марков (например, 1996) представил целую количественную концепцию, основой которой как раз были фактически представления Хайята, Депере и Шиндевольфа о «стадиях развития таксона», но переведённые на более современный формальный язык.

В этом отношении, эволюция идей вполне конгруэнтна подлежащей биологической эволюции: «ex nihilo nihil», т.е. новые признаки не появляются из ниоткуда, но достигаются дифференцировкой. Утверждал это другой известный борец с идеей эволюции в морфологии и систематике, основатель идеалистической морфологии Нэф (см. например, Naef, 1919), некоторую симпатию идеям которого можно уловить в работе Беклемишева. Онтогенетические циклы несомненно представляли определённую ценность для Нэфа при построении концептуального языка его теории (например, Naef, 1913), и прямыми ссылками на это изобилует «Методология...» Беклемишева. Вполне идеалистическая типо-

логия, почти прямая наследница наиболее древнего предкового текста всей биологии — «Возникновения животных» Аристотеля, где была построена первая систематическая иерархия организмов, распределившая их по «лестнице природы», и основного культурного текста всей европейской цивилизации — Библии с её дискретностью творения каждого вида, стали существенным компонентом современного научного цикла систематики организмов, но в более общих рамках материалистической эволюционной теории.

Таким образом, определяющим моментом каждой последующей новой, «производной» теории является не столько весь её аппарат, но скорее несколько концептуальных ключевых новшеств. Для теории Дарвина это — последовательный эволюционизм, трактующей *любую* систематическую категорию как продукт исторического развития. Даже если предшествующие теории представляются создателю новой концепции значительно или глубоко с ней несовместимыми, последующее развитие этой теории, как правило, демонстрирует её успешную ассимиляцию в новых рамках. Так произошло с идеей параллелизма индивидуального и исторического развития Окена и Меккеля и с «чистыми типологиями» Кювье и Оуэна, которые в конечном счёте, так или иначе, были включены в современный эволюционизм. Надо поэтому чётко понимать, что это — взаимосвязанный цикл науки, и не следует извлекать из науки отдельные элементы, как это происходит иногда и в наше время (см. например, Platnick, 1980; Иванов Д.Л., 1996). И если в натурфилософский период ссылки на Библию или творца как на лежащий в основе всего текст выглядели вполне органично даже в научной работе (стиль, сохранявшийся вплоть до середины XIX века, т.е. непосредственно предшествовавший времени публикации «Происхождения...», см. например Owen, 1848; Agassiz, Gould, 1851), то уже Бэр за 25 лет до появления книги Дарвина очень осторожен в своих высказываниях и множество признаков, например в его опубликованном докладе 1833 г., указывают на его «умеренный» эволюционизм (цит. по русскому переводу Бэра (1924)).

Более того, элементы концептуального аппарата, развитого Бэром, прежде всего о географической изменчивости и устойчивости морфологических особенностей больших групп в той или иной взятой географической области (например, обезьян Старого и Нового света), несомненно были напрямую заимствованы и развиты Дарвином, и стали, строго говоря, одними из ключевых доказательств реальности эволюции. В этом отношении современные биологи, извлекающие процесс эволюции из концептуального языка своей науки, находятся в очень двусмысленном положении, поскольку эволюционная теория, а не труды Аристотеля или Библия — основной предковый текст (и цикл) современной биологии, все последующие разделы лишь нанизываются и выводятся из него. Несомненно также, что систематика не работает и без первичной типологической разбивки организмов, но становится выхолощенным «мёртвым» учением, если из неё извлечь идею эволюции. Возможно, лучшим противоядием от подобных попыток станет достаточно несложная мысль, что тот или иной исследователь, утверждающий примат типологии в систематике, сам является онтогенезом и морфопротессом, и в его создании принимала непосредственное участие не невидимая всепроникающая сила, а пара подобных ему онтогенезов и морфопротессов. Сходный призыв можно направить и в отношении кладистической филогенетической систе-

матики: признание цикличности исторических морфопроцессов не отменяет их эволюцию а, напротив, значительно углубляет всё учение об исторических преобразованиях формы. Извлекая цикл из концептуального арсенала современной теории систематики и эволюции, мы поступаем так же, как радикальные типологи, которые изымают из него и саму идею об исторических преобразованиях — извлекаем из *основного языка* описания биологической реальности *основной процесс*, благодаря которому эта реальность *возникала и возникает* — онтогенез, цикличность которого является непреложным фактом. Любой биолог прекрасно осведомлен о многочисленных вполне реальных, а не мистических биологических циклах — цикле репликации ДНК и клеточном цикле, сезонных циклах растений и животных, и наконец, онтогенетическом (жизненном) цикле любого организма, не имеет значение очень простого, как у бактерий, или очень сложного, как у паразитических плоских червей. Тем не менее, когда биологи переходят от вполне реальных организмов, циклический характер многих протекающих процессов которых не нуждается в особых пояснениях, к истории формирования этих организмов, филогении и эволюции, практически всякие упоминания о циклах тут же волшебным образом исчезают. Почему так происходит?

Эффект семафоронта

По-видимому, ключевую роль в крайней недооценке циклического характера онтогенеза современной филогенетикой сыграл «эффект основателя». Уже на первых страницах основополагающего труда Хеннига (Hennig, 1966) единый онтогенетический цикл был фактически расчленён на отдельные стадии «семафоронтов», «носителей признаков», причём была специально подчеркнута принципиальная невозможность констатации принадлежности тех или иных различных стадий цикла к одному виду, без прямого наблюдения. Подобный методологический прием, несомненно, был необходим Хеннигу для более строго обоснования своей теории, но будучи широко растиражирован, он, вероятно, открыл путь к дальнейшему рассмотрению не только систематики как таковой, но и онтогенетического цикла организмов как преимущественно комбинативной области, лишенной собственных закономерностей.

Среди многочисленных концепций цикличности эволюции — некоторые перечислены выше — несомненно, было много формализма, типологического упрощения. Так, например, попытки Депере и Шиндевольфа найти строгое соответствие трёхфазному развитию, т.е. фактически рождению, функционированию и гибели как в онтогенезе, так и у таксонов (которые являются целостными единицами лишь на уровне их предковых морфогенетических текстов), так и в социальной эволюции — несомненно красивы и общепонятны на уровне идеи, но встречаются значительные затруднения при попытках их практического применения. Более того, несмотря на то, что целый ряд таксонов высокого ранга (отряды, классы), полностью вымер, все основные типовые паттерны многоклеточных животных, возникших в раннем кембрии, *существуют до сих пор*. Это безусловно свидетельствует против подобного очень упрощённого подхода к истории таксонов, но не противоречит возможности эволюции в рамках этих уже сложившихся циклов, путём дифференциального, прогрессивного или рег-

рессивного смещения тех или иных стадий онтогенеза относительно взрослой половозрелой стадии. Эти сдвиги не соответствуют чётким стадиям исторического развития таксонов у Соболева и Шиндевольфа, а напротив, тот или иной цикл может изменяться сходным образом (например в сторону ювенилизации взрослых стадий) независимо много раз в разные геологические эпохи и у разных, напрямую неродственных представителей того или иного таксона.

Следует поэтому специально указать, что квазицикличность эволюции, которая развивается здесь, не является «полностью подобной» большинству выше перечисленных концепций «неокатастрофизма». Последние апеллируют к жёстким фазам, циклам в истории *таксона*, а не онтогенеза. И хотя эти понятия взаимосвязаны, они безусловно не являются идентичными. Когда говорят об истории таксона, например типа моллюсков, предполагают, что он обладает определённой целостностью не только на уровне его предковых онтогенетических текстов, но и как «целостные совокупности (системы), ведущие себя как реальные объекты (индивиды)...» (Марков, 1996, с. 214). С последним утверждением нельзя согласиться, поскольку индивидом в строгом смысле является только особь, тогда как таксон возникает как феномен исторического распада тех циклов, к которым та или иная особь принадлежит. Очень трудно себе представить, какую степень целостности и системности, кроме исторической преемственности и одинаковости предковых онтогенетических циклов, могут демонстрировать не только такие очень далёкие представители одного типа Mollusca, как головоногие и брюхоногие моллюски, но даже относящиеся к одному семейству, такие как долгоживущие обитатели каменистых субстратов представители голожаберных моллюсков-дорид из родов *Adalaria* и *Onchidoris* и короткоживущие виды рода *Corambe*, населяющие поверхность талломов водорослей-макрофитов.

Предлагаемый здесь подход пульсирующей эволюции в рамках определённых циклов в большей степени соответствует, поэтому той ветви исследования соотношения онтогенеза и эволюции, которую развивал А.Н. Северцов, хотя он и не формулировал свою теорию в подобных квазициклических терминах. Тем не менее, язык теории филэмбриогенезов недвусмысленным образом предполагает прогрессивные или регрессивные изменения гомологичных органов на тех или иных стадиях онтогенетического цикла, что является важнейшим компонентом и аппарата онтогенетической систематики. Т.е. в этом случае также идёт речь об истории таксона, как и в «неокатастрофизме», но она апеллирует к реальной модели предкового онтогенеза, включающей его возможные эволюционные сдвиги, а не к абстрактной жёсткой схеме «возникновения» «развития» и «старости» таксона.

Цикл и эволюция

Вся история исследований соотношения онтогенеза и эволюции, от первых формулировок биогенетического закона, до современного прогресса (пусть и во многом противоречивого) эволюционной биологии развития, подтверждает, таким образом, тот важнейший принцип, что онтогенез определяет и создает эволюцию, а не наоборот (Müller, 1864; Haeckel, 1866; Kowalevsky, 1866; Sedg-

wick, 1909; Северцов, 1910, 1912, 1939; Сушкин, 1915; Whitman, 1919; Garstang, 1922; de Beer, 1930, 1958; Шмальгаузен, 1938, 1942, 1946; 1969; Захваткин, 1949; Беклемишев, 1964а; Емельянов, 1966, 1968; Иванова-Казас, Иванов, 1967; Шишкин, 1968, 1988б; Gould, 1977; Короткова, 1979, 1991; Alberch et al., 1979; Raff, Kaufman, 1983; Воробьева, 1991; Смирнов С.В., 1991; Тихомирова, 1991; Hall, 1992, 1999, 2003; Ho, Saunders, 1993; Иванова-Казас, 1995; Gilbert et al., 1996; McNamara, 1997; Minelli, 2003; Carroll, 2008; Carlquist, 2009; Мартынов, 2009; и мн. др.). Тем не менее, несмотря на все очевидные, прошлые и нынешние достижения, тот факт, что сдвиги онтогенетического цикла, мягкие или жёсткие, являются одним из основных механизмов эволюции, едва ли принимается во внимание современной филогенетикой. Т.е. тот основополагающий принцип любого исследования исторических преобразований организмов, не входит в арсенал методов той науки, которая ответственна за них в наибольшей степени, и в лучшем случае, рассматривается в рамках специализированной области «Evo-Devo».

Между тем, по меньшей мере, вплоть до 60-х годов XX столетия теоретики эволюции, вполне отчётливо осознавали факт ключевого значения онтогенеза для понимания истории становления формы организмов. И не только в рамках специализированных онтогенетико-эволюционных научных школ, таких как обширный круг учеников А.Н. Северцова (см. например сборник памяти А.Н. Северцова (1939–1940), но в качестве вполне широко распространённого правила эволюционных перестроек (см. например, Rensch, 1960, p. 241). В рамках подобного концептуального аппарата, предалагались и вполне определённые методы, по сравнению, например *целых онтогенетических циклов* близкородственных видов (Haescker, 1918, 1926; Rensch, 1960). Широкого распространения подобный подход, впрочем не получил. Напротив, возможно благодаря многочисленным исследованиям российских и немецких научных школ, включённость онтогенеза в эволюцию по всей видимости стала постепенно столь очевидным фактом, что интересы в области теории эволюции постепенно сместились от содержательной компоненты на более формальное исследование частот генов в популяциях и генеалогических взаимосвязей таксонов (The new synthesis, 1940; Simpson, 1961; Hennig, 1950, 1966; Mayr, 1963, 1969; Freeman, Herron, 2004 и мн. др.).

Столь удачная на первых порах методологическая редукция казалось бы, очевидно взаимосвязанных аспектов функционирования организма — онтогенеза, морфологии и эволюции, — привела постепенно к тому, что взаимосвязь между ними была в конце концов потеряна. Поэтому сейчас, формулируя, например, вполне тривиальное для морфологов и систематиков середины XX столетия утверждение, что те или иные взрослые признаки определённого таксона обладают ювенильными чертами и вызваны гетерохронным недоразвитием соответствующих признаков у близкородственного вида, можно достаточно легко навлечь на себя гнев правоверных кладистов, которые немедленно заявят об «априорных суждениях до проведения филогенетического анализа». При этом, как было специально подчеркнуто (см. выше и Мартынов, 2009), большинство представлений о направлении морфологической эволюции, на которых построены тысячи «объективных» кладограмм, как раз и основаны на определённом, совершенно априорном выборе того или иного сценария. Содержательная сторона которого и осознанный выбор

среди альтернатив была так или иначе обсуждена задолго до появления количественных компьютерных методов, одним из классических эволюционных морфологов или систематиков, работавшим ранее в этой группе организмов.

Возродившись в конце XX столетия в форме нового цикла эволюционной биологии развития, исследования взаимодействия онтогенеза и эволюции, тем не менее, сохранили черты своей редуцированной фазы второй половины прошлого столетия. Сейчас редко появляются работы, в которых бы сравнивались *целые онтогенетические циклы* близкородственных таксонов с целью выяснить, какие именно стадии и признаки испытали то или иное относительное изменение/смещение. Скорее, таких работ почти нет. Единственным выходом из этой ситуации является построение общей теории онтогенетической систематики, о чём более подробно будет сказано ниже.

В то же время другая традиция — придания взрослой стадии ключевого значения — прослеживается уже у Геккеля (Haeckel, 1866, «филогенез, т.е. ламаркианское наследование приобретённых признаков на взрослых стадиях, создаёт онтогенез»), а вполне законченное выражение получило в современных концепциях эпигенетической эволюции, когда постулируется примат окончательной формы взрослой стадии над эмбриональными путями её осуществления, идея, уходящая корнями в концепцию эквивинальности онтогенеза Ру (Roux, 1896) (например, Шишкин, 1988а, 2006). Между тем, всё развитие той большой когда-то области эволюционной биологии, изучающей связь онтогенеза и эволюции, свидетельствует, что рост в течение онтогенеза (часто в форме аллометрического роста) *непосредственно влияет* на форму половозрелой стадии (Gould, 1966, 1977; Alberch et al., 1977; Мина, Клевезаль, 1976; Klingenberg, 1998 и мн. др.). Выше наглядно было продемонстрировано, как сдвиг в пользу той или иной личиночной стадии резко изменяет половозрелую, «финальную» стадию онтогенеза. Подобные изменения могут быть как незначительны (быстро- и медленно растущие формы в пределах одного вида организмов), так и очень существенны (резко пedomорфные самостоятельные таксоны с личиночной морфологией). Эти факты не отменяют наличия коррелятивных связей в течение онтогенеза: например, пedomорфное «разрушение» исходного цикла криптобранхиальных дорид (рис. 4) «растянулось» в пределах целой группы родов семейства Onchidorididae и постепенно привело к появлению сначала фанеробранхиальной организации (роды *Acanthodoris*, *Adalaria*, *Onchidoris*) (например, рис. 3 А–В), затем переходной морфологии рода *Lou* (рис. 3 С) и, наконец, пedomорфной организации рода *Corambe* (рис. 3 D; рис. 4, стадии III–IV) (см. Мартынов, 2009). Внешняя морфология рода *Corambe* практически идентична постларвальной морфологии криптобранхиальных дорид (ср. рис. 1 В и 1 С), морфология взрослых особей которых совершенно иная (рис. 1 А).

При этом параметры роста и созревания видов пedomорфного рода *Corambe* принципиально отличаются от таковых не только криптобранхиальных дорид, но и их ближайших предков из фанеробранхиального рода *Adalaria*. Жизненный цикл видов рода *Corambe*, от велигера до половозрелой взрослой формы, занимает лишь около месяца, тогда как все другие дориды (включая фанеробранхиальных) живут по меньшей мере 1,5–2 года (см. Perron, Turner, 1977; Yoshioka, 1986). Трудно привести лучший пример связи параметров роста и

созревания в течение онтогенеза. Хорош пример и филогенетическими эффектами, которые сказываются на взрослых половозрелых стадиях, которые, согласно концепции эквифинальности, должны тщательно «охраняться». Прогенетическое ускорение развития у предков корамбид привело к появлению, в конечном счёте, половозрелых *самостоятельных* таксонов с глубоко ювенилизированной *взрослой* морфологией. Безусловно, известная этапность в образовании педоморфных таксонов, равно как и в редукции органов, свидетельствует о силе исходных коррелятивных связей онтогенеза (основных паттернов предкового онтогенеза). Тем не менее, обилие примеров педоморфоза и редукций во всех группах животных и растений, мозаичная картина распределения признаков в родственных группах, свидетельствуют именно в пользу основного механизма эволюции — разрушения предкового и формирования производных онтогенетических циклов, какие бы «усилия» при этом не прилагал предковый онтогенез для сохранения своего консервативного паттерна.

Столь глубокое теоретическое понимание взаимосвязи всех стадий индивидуального развития в прошлом имеет удивительно мало следствий в текущей парадигме понимания систематики и эволюции. Онтогенез, эволюцию и систематику продолжают рассматривать как «большие ветви» в исследовании исторических преобразований организмов, и хотя их взаимосвязь не отрицается, сама постановка задач практически любых современных исследований, когда возможно отдельно изучать «систематику», «филогению» и «индивидуальное развитие», ясно демонстрирует, что единство этих трёх разделов биологии лежит во многом за пределами исследовательской программы современной биологической науки. Кладистическая («филогенетическая») систематика ассимилировала некоторые из базовых идей онтогенетического подхода Геккеля, выдвинув в том числе принцип важности предшествования признака в исторических реконструкциях (например, Nelson, 1978; Nelson, Platnick, 1981), но вслед за тем столь редуцировала всю содержательную компоненту эволюционно-морфологического цикла, что фактически превратилась в науку о формальном исследовании генеалогии организмов.

Другая крайность некоторых современных подходов возвращает нас фактически на доэволюционный уровень биологии, когда таксоны перестают рассматриваться как исторически взаимосвязанные образования, а как исключительно теоретические конструкторы, преобразования которых если и можно рассматривать, то исключительно в рамках такой же лишённой реальных биологических процессов абстрактной концепции преобразования архетипов (например, Иванов Д.Л., 1996). И хотя подобную концепцию, на первый взгляд можно рассматривать как методологическую редукцию для более ясного определения задач систематики, целый ряд утверждений этой работы (например, заключительная фраза «...таксоны не являются прямым следствием эволюции и имеют характер информационных систем, целостность которых без участия человека длительное время поддерживаться не в состоянии» (с. 163)) прямо противоречит основной парадигме всей эволюционной биологии — исторической преемственности групп организмов (т.е. таксонов в качестве единственного языка, который способен эти группы описать), впервые отчётливо продемонстрированной Дарвиным, и выдаёт вполне определённый антиисторизм данной работы.

Парадоксальным образом, некоторые крайние концепции филогенетической систематики вполне «конвергируют» с подобной «пан-типологией», например паттерн-кладистика (Ehrlich, 1964; Platnick, 1980; и мн. др.), утверждавшая, что концепция эволюции не должна использоваться при кладистических реконструкциях. И в том, и другом случае «извлечение» эволюционной идеи из систематики возвращает к жизни полузабытую программу идеалистической типологии, уходящей своими корнями в теории Аристотеля и Кювье (например, Owen, 1848, 1855; Naef, 1919; и др.). Вполне понятно поэтому недоумение эволюционистов, задающихся вопросом о том, какой же именно процесс порождает эти вложенные архетипы или паттерны, если это не процесс эволюции? (см. Ridley, 1986; Расницын, 2005, с. 163). И как уже отмечалось выше, либо биологи элиминируют свой собственный основной предковый паттерн (т.е. «Происхождение видов...») и будут ссылаться на еще более общий предковый текст — Библию (т.е. на творца) (что, хочется надеяться, остаётся пока уделом лишь непрофессионалов в научной области), либо им придётся признать, что архетипы могли образоваться только в результате эволюции и никак иначе.

Яркие примеры различных попыток совместить очевидный факт развития и превращения всего живого с жёстким типологическим языком науки того времени (предковый паттерн которого естественным образом доминировал над любым исследователем) мы находим в классической немецкой натурфилософии. Так у Окена имеются вполне созвучные эволюционным идеям представления о развитии от «низшей слизи» к человеку, при одновременной констатации на первых страницах его «Натурфилософии...» о «превращении творца в природу» (Окен, 1809–1811). В этом отношении многие доэволюционные исследователи находились в глубоко противоречивом положении. С одной стороны человек (как и Земля) располагались в центре мира, и все остальные организмы были лишь несовершенным приближением к идеальному прототипу всего сущего. С другой стороны, лестница природы, так же как и индивидуальное развитие человека, *начинались*, а не *заканчивались* простейшей одноклеточной стадией. Неустрашимое противоречие это стало возможным разрешить лишь в рамках последовательно эволюционной теории. Но ещё очень долго, вплоть до начала XX века, ведущий научный справочник всех зоологов, *Zoological Record*, располагал информацию о видах, начиная с млекопитающих и заканчивая книдариями и губками, *а не наоборот*. Словно отражая концентрические круги натурфилософской системы Каруса (Carus, 1834), в которой центральный круг занимал человек.

Любопытным примером своеобразной переходной концепции между статической типологией и эволюционизмом, возникшей уже в относительно позднее время, является идея «динамического архетипа» Кузина, впервые опубликованная лишь в 1987 г. (Кузин, 1987), спустя много лет после её формулирования (по-видимому, в 1930–50-е гг.). Оставшись практически неизвестной, эта концепция вполне может быть рассмотрена как «архаическое разнообразие» начального периода ассимиляции эволюционной теорией исходного корпуса обширных систематических типологий. Хо и Сандерс (Ho, Saunders, 1993), подводя некоторые итоги развития идеи структурного плана в биологии, указали, что Сент-Илер, следуя Гёте, осуществил динамический синтез дискретного и континуального,

т.е. структуры и процесса. Как дальнейшее развитие подхода Сент-Илера, Хо предложила концепцию рациональной таксономии, противопоставляя её — до известной степени — кладистике, и привлекая, в том числе, и онтогенетический подход (Ho, 1989, 1992; Ho, Saunders, 1993). К сожалению, связь «рациональной» таксономии с собственно практической систематикой осталась за пределами указанного подхода. Несколько конкретных примеров были ограничены лишь спектром логических возможностей преобразования сегментов у дрозофилы, а практические приёмы «рациональной» таксономии или определённые содержательные морфологические модели так и не были обоснованы.

Появление этих работ по времени непосредственно предшествовало «филогенетическому взрыву» практического применения кладистической методологии, и все сложные вопросы эволюционного морфогенеза и любые другие подобные альтернативы надолго остались за пределами «основного русла» теории систематики. Разнообразные примеры таких далёких от реальной практической систематики представлений дают нам целые научные школы, такие как конструктивная морфология (см. например Weber, 1958; Peters, Gutmann, 1973) или биологический структурализм (Sibatani, 1987; Webster, Goodwin, 1996). Эти и подобные подходы указывают на неудовлетворительное состояние теории преобразования формы организмов, но, к сожалению, до сих пор не смогли предложить хоть сколько-нибудь завершённого метода с развитым практическим приложением.

Превращение эволюционной идеи в рабочий инструмент систематика длилось очень долго и было очень непростым процессом (см. также Павлинов, 2009). Но это — *уже произошло*. «Возникновение животных» Аристотеля и обязательные ссылки на Библию *полностью исчезли* из нашего современного функционального научного «онтогенеза», оставшись лишь в виде предковой памяти, всегда так или иначе сохраняющей тексты-основатели. Надо поэтому чётко осознавать, что владение *эволюционным языком описания реальности* — огромное преимущество современных биологов не только перед средневековым схоластом, но даже перед основателем биологической систематики Линнеем, помимо своего блестящего биномиального метода оставившего нам в наследство трудно устранимую в рамках чисто типологической систематики концепцию ясно отграниченного от других вида. «Справиться» с чистой типологией удалось лишь в рамках концепции варибельности на всех стадиях индивидуального развития, которая является существенным компонентом современной эволюционной теории.

Но даже несмотря на это, предковые паттерны всё ещё очень сильны. Систематика, как уже было указано выше, до сих пор остаётся по преимуществу типологической наукой, ассимилировавшей эволюционную идею на уровне теории, но оставившей глубоко противоречивым её практическое приложение. Это основное противоречие заключается в том, что современная, на первый взгляд глубоко и последовательно филогенетическая систематика, занимается *эволюционной интерпретацией* типологий Кювье и последующих сравнительных морфологов, а не строит свою собственную последовательную теорию преобразования формы организмов, взяв в качестве основы, а не предмета для конечного объяснения (т.е. построения «Древа жизни» всех организмов) уже создан-

ную систематическую иерархию. В противном случае, большинство современных молекулярных исследований не занимались бы, как и их предшественники — эволюционные морфологи, попытками вывести тот или иной *тип* животных от того или иного другого *типа* животных. И современные утверждения молекулярных филогенетиков о родстве столь непохожих брахиопод и немертин выглядят не менее парадоксально, чем стародавняя теория, выводящая Chordata от Nemertea.

Как уже обсуждалось выше, эта характерная двойственность онтогенезов — необходимость с одной стороны вполне замкнутого цикла функционирования, а с другой — имманентно присущая им способность к варибельности этого функционирования, порождает с одной стороны вполне очерченные таксоны, а с другой стороны является «потокм онтогенезов в исторической перспективе.» Принимая во внимание только чёткую отграниченность таксонов, мы можем забыть о возможности реконструировать их предков, поскольку моллюски всегда останутся *моллюсками*, а плеченогие — *плеченогими*. Напротив, признавая только непрерывную эволюцию, мы не будем учитывать важнейшее свойство онтогенезов — цикличность, и потеряем очерченный морфо-онтогенетический цикл среди абстрактных ветвей-клад филогенетического дерева. Для построения же реалистичного языка описания биологической реальности нам необходима теория, которая будет учитывать оба этих процесса.

Между тем, всё современное развитие физиологии и молекулярных исследований демонстрирует всё более и более растущее понимание значительного сходства основных процессов не только наследования, но и морфогенетических путей его реализации (например, присутствие гомеобоксных генов, т.е. генов, осуществляющих первичную «разбивку» организма на основные компартменты) у самых разных многоклеточных животных, включая столь сложных, как хордовые, и столь простых, как кишечнополостные (например, Slack et al., 1993; Finnerty, Martindale, 1997; Carroll et al., 2001, 2005; Шаталкин, 2003), что фактически противостоит любому возрождению идей об избыточности теории эволюции в систематической биологии. В сущности, ещё до Дарвина, Гегенбаура и Беклемишева, крупный французский биолог Мильн-Эдвардс указывал весьма недвусмысленно, что «В моих глазах физиология и анатомия являются неразделимыми частями одной и той же науки» (Milne-Edwards, 1857, p. 1). С этим наверно согласится любой из современных физиологов, для которого структура органа и его функция (т.е. процесс) являются *глубоко взаимосвязанными вещами*. Но физиолога вряд ли интересуют все бесчисленные перипетии варьирования функции структуры, которую он изучает, у бесчисленных близкородственных таксонов систематической иерархии. А традиционный систематик, напротив, вполне может поставить вопрос об избыточности представлений о процессах в систематике. В этом отношении хорош знаменитый призыв Добжанского «ничто в биологии не имеет смысла, если в основе не лежит теория эволюции» (Dobzhansky, 1973). К сожалению, Добжанский не успел ознакомиться с указанными выше «новейшими» теоретическими концепциями, но наверняка был хорошо знаком с их многочисленными предшественниками — от Аристотеля до Гетё и Кювье и от Оуэна до Нэфа.

Несмотря на это, большинство даже самых прогрессивных предложений молекулярной филогенетики не идут дальше интерпретаций уже разработанных

типологий, как, например, фактическая гибридизация двух классических групп — Lophophorata (форонид, мшанок, плеченогих) и Spiralia (или Trochozoa — животных с детерминированным спиральным развитием) в «революционной» группе Lophotrochozoa (Halanych et al., 1995). Фактически единственная *по-настоящему революционная* группа Ecdysozoa (приапулиды, нематоды, членистоногие и др.), во первых, также включает и чисто морфологическую интерпретацию (т.е. объединяет животных с кутикулой особого строения (см. например, Valentine, Collins, 2000; Малахов, 2009), способной к периодическим линькам), а кроме того получила столь противоречивый приём традиционных зоологов, что её реалистичность ставится под сомнение. В сущности, близость всех включенных ныне в Ecdysozoa таксонов (даже киноринх и ракообразных, см. ниже), была так или иначе коснотатирована и в рамках традиционных систем. Между тем, если использовать последовательный морфологический, систематический и онтогенетический подходы, кажущаяся парадоксальной молекулярная «клада линияющих» приобретает новое измерение и становится глубоко осмысленной (см. Мартынов, 2009). Эта группа, которая стала фактически «пробным камнем» в становлении новой теории взаимодействия старой типологии, классической систематики, эволюционного учения и новой молекулярной филогенетики, ясно указывает на то, что ре-синтез эволюции, онтогенеза и систематики остаётся одной из самых насущных задач современной биологии. В качестве важной основы подобного синтеза здесь предлагается концепция *онтогенетической систематики*.

Схема взаимодействия (и взаимоопределения) онтогенеза, эволюции, и систематики, как дифференциального роста (положительного или отрицательного — увеличения или уменьшения числа элементов) сложных органических молекулярных соединений, обладающих способностью к воспроизведению собственной структуры на основе наследственности, способностью к формированию новых полунезависимых блоков, ответственных за синтез новых веществ и структур (например, скелета) и с «открытым окончанием развития» — т.е. некоторой неопределенностью окончательной формы организма — была предложена в предшествующей работе (Мартынов, 2009). Здесь необходимо уточнить это базовое определение, основываясь на всём том круге проблем, очерченных выше. Любой биологический организм существует только в рамках весьма строго определённого цикла функционирования, который включает как определённый обмен веществами, энергией и информацией с окружающей средой, так и пластичность любого из этих параметров, также весьма ограниченную. Цикл функционирования не дан изначально, а возникает в онтогенезе и формируется в рамках более или менее отдельного от других похожих объектов, онтогенетического цикла. Новые существенно отличные онтогенетические циклы не возникают «внезапно» и также внезапно не исчезают, не оставляя следов в ближайшем производном цикле. Каждый онтогенетический цикл имеет *очень длительную историю*, точка отсчёта которой для большинства многоклеточных животных отстоит от нашего времени более чем на *полмиллиарда лет*. Т.е. каждый, на первый взгляд, заново возникающий онтогенез основан на очень древних онтогенетических текстах. Только этим можно объяснить возможность структурного отнесения организмов, обитавших уже в раннем кембрии, к совре-

менным типам, таким как брахиоподы, моллюски, приапиды или любые иные. Этим же объясняется и до сих пор недооцененный в рамках классических эволюционных теорий необычайный консерватизм онтогенезов. Это приводит к тому, что можно бесконечно долго приводить список небольших модификаций онтогенезов, которые вполне заслуженно трактуются как те или иные эволюционные сдвиги, но из яйца современного кишечнорастного никогда не появится приапиды, а колония вольвоцид *никогда* не разовьётся в позвоночное животное.

Таким образом, онтогенетический цикл подразумевает наличие достаточно жёстко определённых по времени стадий, которые в конечном счёте сформируют новый организм, который в свою очередь будет обладать достаточно жёстко определённым набором и числом признаков. Вид существует только как совокупность всех стадий, последовательно ведущих к появлению половозрелой формы. Одновременно с этим, любая стадия онтогенеза подвержена изменчивости. Та или иная модификация времени или места закладки того или иного органа у эмбриона или постларвальной стадии так или иначе влияет на степень её развития у взрослой формы. Похожим образом варьирует скорость достижения половой зрелости, которая, будучи до известной степени независимой от развития других признаков организма, может влиять на скорость их развития. Иначе говоря, сверхконсервативные онтогенезы, существующие в рамках вполне определённых циклов, никогда не являются чем-то окончательным и застывшим. Изменчивость пронизывает их от рождения до старости, но находится в рамках, заданных *уже существующим циклом*. Подобная *неустраняемая двойственность* онтогенезов является наиболее характерной их чертой и стала одним из фундаментов основной проблемы биологии со времён Аристотеля, Кювье и Дарвина — проблемы совмещения стабильного функционирования в рамках цикла и исторического развития.

Ясное определение «статико-динамической» двойственности онтогенезов находим у Шмальгаузена в связи с его теорией стабилизирующего отбора (1946, с. 299): «С одной стороны, организм непрерывно до известной степени модифицируется и, с другой стороны, те выражения индивидуальной и, в частности, функциональной адаптации, которые уже приобрели постоянное значение в данных условиях, непрерывно стабилизируются...». Эта двойственность порождает характерную картину, давно обнаруженную классической систематикой: существуют целые комплексы, кластеры трудно различимых близких форм, причём практически на любом уровне: видовом, родовом, семейственном, отрядном, а с другой стороны - чрезвычайно чёткая отграниченность основных онтогенетических текстов на типовом уровне, отграниченность, которая и стала причиной для выделения систематической категории «тип».

Процессы изменчивости и модификации, идущие непрерывно, протекающие в обратимом или полубратимом режиме, при тех или иных разнообразных условиях, становятся *необратимыми*. С этого момента начинается отсчёт формирования нового, производного онтогенетического цикла и распад исходного, предкового цикла. Цикл может модифицироваться мягко, так что производный цикл будет отличаться от исходного лишь незначительно. В этом случае вряд ли уместно говорить о «распаде» предкового цикла, но скорее о его модификации. В тоже время, если те или иные стадии предкового онтогенети-

ческого цикла становятся существенно диспропорциональны в производном онтогенетическом цикле, например, половозрелые стадии потомка сохраняют существенные и характерные черты ювенильных стадий предка, т.е. исходный целостный цикл существенно *искажается*, следует говорить о его *распаде*.

Подобный распад, существенное искажение исходного цикла, является основной причиной проблем в области систематики и филогенетики, причём на любом уровне. Как систематическое положение aberrantных голожаберных моллюсков корамбид, так и хвостатых амфибий с наружными жабрами, оставалось неопределённым или неверно истолкованным вплоть до той поры, пока не было показано, что их взрослые стадии сохраняют существенные черты личиной морфологии. При этом общий консервативный паттерн онтогенеза не позволил отнести амфибий с наружными жабрами к рыбам, а брюхоногих голожаберных моллюсков корамбид — к хитонам или турбелляриям, поскольку уже были известны общие реперные точки онтогенезов классов Pisces, Amphibia, Polyplacophora или Turbellaria, но позволил ошибочно констатировать мнимый архаичный, древний паттерн, как у педоморфных Caudata, так и у Corambidae. Но подобных опорных точек (которые, в том числе, позволяют недвусмысленно констатировать заведомую ошибочность того или иного направления эволюции, полярности признаков), мы, на первый взгляд, лишены в случае ранней истории формирования типов Metazoa и Bilateria. И те или иные существенные сдвиги онтогенетических циклов, ставшие причиной распада общих предковых циклов ранне-кембрийских Bilateria, который и привёл их к столь существенно отличной морфологии, могли остаться вне всей той обширной сферы классической эволюционной морфологии и современной филогенетики (включая молекулярную).

Таким образом, несмотря на целостность онтогенетического цикла, время и место появления признаков в онтогенезе обладает определённой мягкостью, диссоциабельностью (Needham, 1933; Емельянов, 1966, 1968; Gould, 1977), т.е. способностью к закладке в другое время или в другом месте, т.е. к гетерохрониям, или более сложным (хотя и спорным) процессам, принимаемым в настоящее время (например, Webster, Zelditch, 2005). И трансформируется онтогенез также относительно предыдущих стадий, уже имеющихся у ближайшего предка. Поэтому, во избежание парадокса, нельзя искусственно отделять взрослые и все предшествующие стадии онтогенеза данного вида для классификационных целей. Строго говоря, идея диссоциабельности — это новое прочтение очень старой идеи о вариабельности признаков на всех стадиях онтогенетического развития, которая отчётливо выражена уже у Бэра (Baer, 1828, 1837), прослеживается у Дарвина (Darwin, 1859) и которую детально рассмотрел Северцов (1912). Полиморфизм популяций стал, в свою очередь, одним из краеугольных камней СТЭ (см. Маур, 1963; Майр, 1968).

Внутривидовая изменчивость и различия между близкими видами по таким параметрам, как время наступления половой зрелости или небольшие различия во времени закладки той или иной структуры, хорошо документированы для представителей самых различных типов. В ихтиологии хорошо известным фактом является присутствие в *рамках изменчивости* одного и того же вида быстро- и медленно растущих («тугорослых») популяций. Дальнейшая дифферен-

циация подобных рас, например при классической изоляции, аллопатрическом видообразовании, может привести к образованию вполне самостоятельных близких видов, обладающих близкими, но уже заметно отличающимися параметрами роста. Так, близкие виды тихоокеанских лососей (горбуша, нерка, кижуч и др.) различаются по времени, необходимому для достижения половой зрелости, что привело к адаптивным преимуществам — более быстрому выходу горбуши из рек в море (Персов, 1968).

Подобные процессы происходят фактически на наших глазах, когда обособившаяся островная популяция медновского песка (которому систематики уже давно придают статус подвида) обладает достоверно отличными от материковой популяции параметрами роста (Нанова, 2009). При выведении пород животных селекционеры широко используют разную скорость развития признаков и полового созревания. Так, очевидный педоморфный тренд в увеличении размеров черепной коробки и, напротив, уменьшения челюстного отдела наблюдался при появлении некоторых карликовых пород собак, как например кинг-чарльз-спаниель (Gould, 1977). В этом отношении похожее возрастание размеров черепной коробки и уменьшение черепного отдела в предковых линиях гоминид не выглядит уникальным явлением. У всей линии приматов период беременности, взятый в отношении веса новорождённого, увеличен в сравнении с любым другим млекопитающим (Gould, 1977). Иными словами, имеет место замедление развитие относительно предкового состояния. Человек в этом отношении лишь незначительно отличается от человекообразных обезьян, у разных видов которых период беременности длится 34–39 недель. Т.е., как и во многих других уже упомянутых группах, виды с сильно выраженными педоморфными или пераморфными (=прогрессивными) признаками не возникают внезапно, а являются продуктом длительной последовательной модификации онтогенеза. Большинство онтогенетических признаков человека, таких как замедленное развитие, возникло задолго до появления *Homo sapiens* как вида.

Антропогенез, тем не менее, не исчерпывается только педоморфными процессами. Дальнейшая дифференциация предковых признаков, таких как мозг и руки, вышла «за пределы» исходных предковых структур (Жердев, 1972; McNamara, 1997). Однако общее педоморфное замедление, возникшее ещё при возникновении человекообразных обезьян, стало основой («триггером») для развития на его основе новых признаков. Продлённое детство позволило в конечном счете перейти к внешнему накоплению знаний, т.е. тому, что мы называем человеческой культурой. Таким образом, истоки и причины появления человека лежат за пределами *Homo sapiens* как вида, заключаются в особенностях онтогенетического цикла его предков.

Переход от организма к эволюционирующему виду, по-видимому, во многом определяется классическими популяционными закономерностями, но с той ключевой поправкой, что популяция в конечном счёте собирает организмы с похожими параметрами гетерохроний и гетеротопий, и при том или ином биотическом/абиотическом давлении среды приводит к появлению онтогенетического цикла *нового типа*, т.е. нового вида. Более точным будет даже определение, что виды — это, строго говоря, группы популяций с похожими гетерохрониями, но степень их проявления не ограничена жёстко как от предковой, так

и от ближайших соседних популяций. Понятие «вид», если подразумевать под ним процессы постепенной дифференциации, изоляции, обособления популяций, в конечном итоге приводящие к разрушению исходного предкового онтогенетического цикла, несомненно отражает реально существующие в природе процессы. Тем не менее, строгое определение вида, требующее чёткого типологического диагноза и явно или не явно трактующего часть изменчивости как *несущественную*, приносит лишь человек в форме современной систематической зоологии. Несмотря на все проблемы, связанные с подобным подходом, отражённые в до сих пор не прекращающихся дискуссиях об определении вида, он оказался очень продуктивным в практическом плане.

Эволюция и систематика: мнимое противоречие

Наличие, с одной стороны, единого функционального цикла онтогенеза, таким образом, предполагает его определённую стабильность, консерватизм и сохранение коррелятивных связей, что на первый взгляд противоречит самому понятию эволюции, которая, таким образом, предполагает сбой функционирования, его разрушение. В том числе и подобные факты привели к представлениям о необходимости чётко различать «динамический» и «статический» аспекты в эволюции и систематике, и более того, последующему выводу из подобного различения о «принципиальной невозможности» совмещения статического и динамического аспектов (Старобогатов, 1968; Скарлато, Старобогатов, 1974; Иванов Д.Л., 1996), и следовательно, утверждению, что «чем лучше мы знаем историю, тем сложнее определить систематические отношения [между таксонами]» (Старобогатов, 1968; Иванов Д.Л., 1996). В связи с этим необходимо отметить, что детальное знание истории формирования того или иного таксона — недостижимый идеал систематики. В случае, если бы мы действительно узнали всю последовательность онтогенезов, которые связывают две в современной фауне очень различные группы, имеющие ранги типов, например моллюсков и кольчатых червей, мы бы получили могущественный *ключ* к расшифровке их до сих пор существенно неопределённой истории и трансформации их формы. Нет сомнений, что информационная компонента (как называть цепочки последовательно переходящих друг в друга онтогенезов) имеет подчинённое значение и была бы так или иначе решена (например введением новой системы номенклатуры), если бы действительно стала очевидной основа, т.е. детальная история формирования (процессы). Признавая известное противоречие между функциональным организмом и его эволюционными перестройками, следует тем не менее указать, что любой вновь образованный онтогенетический цикл несколько отличается от такового его непосредственных предков. Эти небольшие отличия в функционировании, включая и гетерохронные сдвиги онтогенеза, и являются той основой, на которой возникает уже существенно иная функциональная организация заметно отличающихся по соотношению ювенильных/взрослых онтогенезов потомков (например, в случае педоморфоза).

Возможно, это может стать основой для появления принципиально новых методов в систематике и филогенетике, рассматривающих эволюцию признаков не вдоль полуабстрактных клад, а как прогрессивные или регрессивные

модификации конкретных признаков организмов относительно целых онтогенезов их предков, т.е. в рамках совершенно определённых онтогенетических циклов, соответствующих примерно 35 типам современных многоклеточных животных, основные морфогенетические механизмы которых сложились ещё в кембрии, а вероятно, частично ещё и в докембрии.

Прогресс и регресс в эволюции онтогенезов наиболее вероятно связан с потоками энергии через ту или иную экосистему, количества доступных пищевых ресурсов, пресса хищников, и т.п. В максимально благоприятных условиях складываются «длинные» циклы, связанные с большим числом элементов и/или стадий, тогда как в менее благоприятных условиях они модифицируются в более короткие циклы (см. также Мартынов, 2009). Многие подобные циклы сложились ещё в палеозое. Эта дилемма не строгая: короткие циклы могут сложиться и в хороших энергетических условиях, в случае если они будут благоприятствовать максимальному соответствию высокой скорости развития организма и освоения им ресурсов среды. Кроме того, если частично регрессивное развитие может снизить энергетические издержки организмов при сохранении прочих условий, модификации онтогенезов с большой вероятностью также пойдут по этому пути.

Эпигенетическая vs. синтетическая теория эволюции

После расцвета неотипологии 1920–1930-х гг., маятник «прогресс–регресс» качнулся затем и в другую сторону: как одна из непосредственных реакций на «идеалистическую морфологию» Нэфа возникла филогенетическая (т.е. строго эволюционная) систематика Хеннига, предложившая неизмеримо более строгий анализ признаков, чем Геккель, но ценой существенной редукции собственно морфологии и онтогенеза. Наконец, долго развивавшаяся, также нередко как дискурс с традиционными систематиками и морфологами (прекрасным примером которого является ранний спор такого рода между физиологом Людвигом и морфологом Лейкартом середины XIX века (см. Канаев, 1966, с. 15), физиологическая ветвь биологии, в соединении с классическим дарвинизмом привела к формированию нового эволюционного цикла, «Большого синтеза» синтетической теории эволюции, с присущими ей чертами анализа дискретных наследственных элементов, соотношение которых, как будто бы и определяет все исторические превращения организмов. Этот подход, включенность которого в образовательный цикл большинства современных биологов в любой стране мира позволило ему успешно развиваться почти полвека, но та или иная степень неудовлетворенности которым отчётливо стала проявляться к началу XXI столетия (см. например, Но, Saunders, 1979, 1984; Но, 1998; Alberch, 1980; Шишкин, 1981, 1984, 1987, 1988а; 2006; Webster, Goodwin, 1982; Raff, Kaufmann, 1983; Назаров, 1991, 2005; Гродницкий, 2001; Gould, 2002; Pigliucci, Murren, 2003; Pigliucci, Preston, 2004; Pigliucci et al., 2006; Pigliucci, 2005, 2007; Whitfield, 2008; Васильев, Васильева, 2009; Шаталкин, 2009 и мн. др.). Основу подобных идейных течений, направленных где-то на полное отрицание синтетической теории эволюции, где-то скорее в сторону её уточнения и расширения, заложили практически одновременно с оформлением СТЭ Шмальгаузен (1946; Schmalgause, 1949) и Уоддингтон (Waddington, 1942, 1953 и др.).

Основной лейтмотив поиска новой теории заключался в принципиальном отсутствии в СТЭ общей теории преобразования формы организмов и существенной недооценки регулятивной пластичности организмов, когда одному генотипу может соответствовать широкий спектр морфологических реакций (см. особенно новую обзорную работу по фенотипической пластичности у насекомых — Whitman, Agrawal, 2009, в которой, впрочем не упоминаются классические работы Шапошникова — например, 1961). Тогда как отечественная ветвь переосмысления «Большого эволюционного синтеза» 1930–1960-х гг., вполне определённо обозначает новую теорию как «эпигенетическая теория эволюции» (ЭТЭ, необходимо отметить также, что *экосистемная теория эволюции*, развиваемая Красиловым (например, 1977), также иногда обозначается как ЭТЭ — см. Назаров, 2005) и противопоставляет её СТЭ (например, Шишкин, 1988а, 2003, 2006; Гродницкий, 2001), другие теоретики, скорее склонны видеть их взаимную дополнительность, в рамках концепции нового «Расширенного [эволюционного] синтеза» (Pigliucci, 2007, 2009; см. также Поздняков, 2009). На некоторую искусственность противопоставления СТЭ и ЭТЭ указывает и тот важный факт, что, один из ключевых идеологов «Большого синтеза» Эрнст Майр, многократно упоминает об эпигенетическом характере наследственности и плейотропном действии генов (см. Мауг, 1963; Майр, 1968). Наконец, один из основателей ЭТЭ, ученик А.Н. Северцова, крупнейший отечественный эволюционист И.И. Шмальгаузен никогда не противопоставлял свою теорию стабилизирующего отбора дарвинизму как таковому (Шмальгаузен, 1946, 1969), но несомненно рассматривал как его интегральную часть. Совсем недавно очень сходные мысли об интегративном, а не оппозиционном характере взаимодействия СТЭ и ЭТЭ высказал В.В. Хлебович (2009).

Указывается также, что в отличие от СТЭ, эпигенетическая теория эволюции уделяет существенное внимание онтогенетическим перестройкам (см. Расницын, 2002). Это отчасти справедливо для отечественной ветви ЭТЭ (см. Шишкин, 1988а, 2006), но онтогенез практически не упоминается в «Расширенном синтезе» западной ветви (Pigliucci, 2007). Тем не менее, даже отечественный вариант ЭТЭ собственно механизм онтогенетических перестроек не интересует и её концептуальный аппарат не включает соответствующую терминологию. Роль онтогенеза в ЭТЭ ограничена в основном формированием новой целостной нормы, а не онтогенетическими перестройками существующих структур. Иначе говоря, общая теория преобразования формы отсутствует как в СТЭ, так и в ЭТЭ. Более, того, основные усилия ЭТЭ сконцентрированы на её противопоставлении СТЭ. Это приводит к тому, что история эволюционного учения, в определённом смысле, пишется заново. Фактически вся сложная, макроэволюционная по своей сути, теория соотношения онтогенеза и эволюции, развитая трудами Геккеля, А.Н. Северцова и Гулда, при этом нередко опускается, а в качестве основателей новой «онтогенетической эволюционной теории» указываются Шмальгаузен и Уоддингтон (см. например Васильев, Васильева, 2009). Т.е. та линия развития эволюционной мысли, которую популяционные процессы всегда интересовали больше чем глобальные перестройки морфологии в исторической перспективе (т.е. филогения как таковая).

Практически единственной точкой пересечения двух этих очень важных, но до сих пор развивающихся, в сущности, независимо компонент *онтогенетической систематики*, стало имя Ольберча, который одновременно принимал участие, как в современном переосмыслении геккелевской концепции гетерохроний (Alberch et al., 1979), так и в создании эпигенетической теории (Alberch, 1980) (см. Васильев, Васильева, 2009). Значительного внимания требует и тот факт, что обе ветви ЭТЭ также до сих пор развиваются в известной степени независимо, и особенно западные теоретики не упоминают современный российский пласт исследований в этой области. Возможно, это является следствием того, что «существует много различных теорий эпигенетической эволюции...» (Но, 1998), но скорее подобная манера случайного или неслучайного замалчивания российских теоретических работ возникла не в наше время, а является следствием потери тесных связей более-менее единого европейского научного мира после 1917 г. Между тем, ещё задолго до формирования современных критиков СТЭ — эпигенетической теории эволюции и эволюционной биологии развития («Evo-devo»), один из последних представителей классической онтогенетико-эволюционной школы Б.С. Матвеев совершенно недвусмысленно сформулировал положение, что «в синтетической теории эволюции не хватает важнейшего звена по изучению движущих сил эволюции — изучения закономерностей эволюции онтогенеза...» (Матвеев, 1970, с. 505). Похожим образом, весь тот обширный и методологически очень глубокий дискурс, касающийся оснований морфологии, эволюции и систематики, уже более 20 лет происходящий в позднем СССР и России (см. например сборники Современная палеонтология, 1988; Современная эволюционная морфология, 1991; Современная систематика, 1996; Эволюционные факторы..., 2005; Линнеевский сборник, 2007; Эволюция и систематика, 2009 и многие другие отдельные монографии и статьи) практически не известен западной науке. Благодаря очень сложной истории государства, приведшей в том числе, к частичной изоляции советских учёных на протяжении большей части XX века, российская биология сумела сохранить в *значительной степени малоизменённом виде* исходный содержательно богатый европейский научный цикл, сложившийся до 1914 г. Изоляция при этом не породила монстра, как иногда утверждается (см. краткое обсуждение в работе Павлинова, 1996), а смогла не только сохранить, но и значительно обогатить науку новыми теоретическими формами. Когда этот, однажды сложившийся, предковый паттерн «взаимного непонимания», выглядящий в современном мире удивительным анахронизмом, будет наконец разрушен, пока не ясно.

Следует также обратить внимание, на еще один важный факт. Под терминами «эпигенетика» и «эпигенетический» в настоящее время могут пониматься весьма различные, хотя и возможно сходные, в своей основе, понятия. По этой причине, термин «эпигенетическая теория эволюции» может, в известной степени, вводить в заблуждение. Исходно, аристотелевский термин «эпигенез», т.е. развитие с новообразованием, противопоставлялся термину «преформизм», т.е. развитие с полностью детерминированными исходными зачатками, в крайних вариантах, вплоть до представлений о миниатюрной копии взрослого организма внутри зародыша. Иначе говоря, исходное значение термина эпигенез, весь-

ма близко, если не идентично, понятию онтогенеза как такового. Небезинтересно, что имеются примеры относительно недавнего использования термина «эпигенез», именно в значении общей теории онтогенеза (см. работу Løvtrup, 1988 с примечательным заголовком «*Эпигенетика*»). Лёвtrup сделал попытку разграничить «эпигенетику» от онтогенеза как такового: под первым термином он понимал «изучение механизмов, ответственных за выполнение [программы] онтогенетического развития» (Løvtrup, 1988, p. 224). Нетрудно видеть, тем не менее, что «эпигенетика» Лёвtrupa по своему смыслу, практически совпадает именно с онтогенезом, поскольку в понятие «эпигенетических механизмов» им был включен процесс морфогенеза (см. Løvtrup, 1988, p. 197). В определенном смысле поэтому, эпигенетическая теория эволюции может действительно быть также названа и как «*онтогенетическая теория эволюции*» (см. выше), коль скоро её ядро составляют представления о выборе того или иного направления в ходе онтогенеза, и формирование новой, онтогенетической же нормы. Только обоснование теории эпигенеза, выходит, разумеется, далеко за рамки второй половины XX века, т.е. работ Шмальгаузена и Уоддингтона. В современной науке, напротив, под термином «эпигенетика», прежде всего подразумеваются, те сложные «надгенетические» механизмы (например, метилирование ДНК), которые могут регулировать работу генетического аппарата как такового, в рамках нормального функционирования того или иного организма, и с эволюционными событиями, напрямую не связанные (см. например, Epigenetics, 2007; Шаталкин, 2009 и мн. др.).

Поиски той или иной версии эволюционной теории, являются едва ли осмысленными без глубокой, интегративной включенности в неё всей систематической иерархии организмов, в качестве *полноценной теории*, а не *источника для примеров*. Уоддингтон, один из основателей современной эпигенетики, специально подчеркивал, что методологический приём абстрагирования от частных проблем биологии, а систематика в глазах большинства теоретиков биологии, почти всегда являлась одной бесконечной частной проблемой, «каждая из которых достаточно интересна, чтобы увлечь биолога на всю жизнь» необходим для построения теоретической биологии (Waddington, 1968). Между, тем, выше было достаточно отчётливо продемонстрировано, что именно систематика и является основным стержнем подобной теории, более того, в её теоретический инструментарий, который позволяет уйти от подхода пересчитывания песчинок, изначально включен (например, Linnaeus, 1758) специальный метод, сворачивающий бесконечное разнообразие в немногочисленные стоящие выше категории, являющиеся фактически предковыми онтогенетическими текстами, ставшие основополагающими для бесчисленных вторичных, производных онтогенезов-текстов.

Именно подобная преимущественная «выключенность» систематики из теоретической биологии и является основным недостатком любой из современных версий эволюционной теории — будь то СТЭ, ЭТЭ или «Расширенный синтез». Другое дело, что подобная систематическая теория далека от совершенства. Развиваемая здесь концепция основного механизма эволюции как распада предшествующего (предкового производного) онтогенетического цикла, тесно связана как со ставшей уже классической синтетической теорией эволю-

ции, так и с развивающейся в настоящее время эпигенетикой. Эта взаимосвязь проявляется в возможности частичного использования элементов концептуального аппарата как СТЭ, так и ЭТЭ. Синтетическая теория эволюции очень много сделала, как в обосновании существования дискретной наследственности, так и описании разнообразных механизмов разрушения предкового вида, и формирования на его основе новых (например, классическим способом изоляции). Что очень существенно при описании варибельности и диссоциабельности признаков на любых стадиях онтогенетического цикла. Но собственно механизмы онтогенетических перестроек и сравнение целых онтогенетических циклов близкородственных таксонов СТЭ почти не интересуют. ЭТЭ, по крайней мере в той её версии, которая разрабатывается отечественными теоретиками (см. Шмальгаузен, 1946, 1969; Schmalgausen, 1949; Шишкин, 1988а), напротив, основной упор делает на стабильную норму, возможное разрушение которой заканчивается формированием новой целостной нормы. Что существенно сходно с разрушением исходного квазицелостного онтогенетического цикла и формированием на его основе вторичных циклов, также квазицелостных, поскольку их «норма» всегда будет включать неустрашимую изменчивость на всех стадиях (т.е. основной постулат СТЭ), источником любых последующих устойчивых модификаций цикла. Причём чем позднее наступает та или иная стадия онтогенеза, тем легче она может быть модифицирована, и следовательно тем или иным образом видоизменена и взрослая стадия. Наконец, проблемы распада сложных систем интересуют и экосистемную теорию эволюции (см. например, Жерихин, 2003а; Любарский, 2007).

Необходимость подобного нового парадигмального сдвига в понимании эволюции и систематики определяется, прежде всего, процессами, которые обуславливают существование сложных биологических и социальных систем (как производных, вторичных по отношению к биологическим). Любая подобная система характеризуется прежде всего функционированием, вне которого, строго говоря, подобные системы не существуют. Функционирование предполагает наличие определённых (коррелятивных) функциональных связей между комплексами/элементами системы (организма, социальной системы), остающимся существенно сходным на протяжении довольно длительного времени, т.е. циклов функционирования. Этот аспект и определяет значительный консерватизм функциональных систем (онтогенезов, социальных систем), но не отменяет, а предполагает их перестройку в случае тех или иных накопленных внутренних «противоречий» или существенного изменения внешних условий функционирования. Анализ подобных перестроек и построение наименее противоречивой последовательности предковых и производных онтогенетических циклов составляет основной предмет *онтогенетической систематики*.

Филогенетический клапан

В сферу, к которой может быть применено ключевое для биологии понятие *эволюции*, может быть включена и индивидуальная *полуобратимая* изменчивость в рамках формирования нового онтогенеза, нового организма и морфопротесса, которая с той или иной скоростью, «мягко» или «жёстко» становится *необрати-*

мой, и формирует новый, производный онтогенетический цикл. Для популяционных исследований основным является этот первый, обратимый или полуобратимый компонент эволюционного процесса, тогда как основным объектом систематики и филогенетики является неоспоримый факт существования необратимых сдвигов составных компонентов цикла и его стадий в эволюции, выводимый из консерватизма онтогенезов. Подобная необратимость, взятая в контексте того, что каждый организм является составным элементом квазицелостного цикла, позволяет выдвинуть методологический приём, позволяющий (или облегчающий) определить *однозначное* направление преобразования одного сложного квазицелостного цикла в другой, т.е. определить отношение предок–потомок.

Принципиальным определением направления эволюции, т.е. отношения предок–потомок, стало в рамках развития обширной надстройки над классической систематикой — филогенетики. Приём определения направления эволюции, основанный на необратимости эволюции (*частичная обратимость* возможна, см. ниже), предлагается назвать *филогенетическим клапаном*. Клапан, таким образом, пропускает признаки и стадии в одном направлении (предок–потомок), и не пропускает их в обратном (потомок–предок). Например, филогенетический клапан для голожаберных моллюсков дорид будет выглядеть следующим образом: криптобранхиальные дориды → фанеробранхиальные дориды Onchidorididae → гипобранхиальные дориды Corambidae. Построенный клапан, в данном случае, *разрешает* направление эволюции от Cryptobranchia к Corambidae (через Onchidorididae), и *запрещает* от Corambidae в сторону Onchidorididae и Cryptobranchia. Надо отметить, что речь в данном случае идёт о природных эволюционных процессах. Возможные будущие попытки частичного восстановления предковых более сложных программ фанеробранхиальных и криптобранхиальных дорид у пedomорфных корамбид в рамках почти не существующего пока экспериментального модифицирования онтогенетических циклов — здесь не учитывается.

В этом отношении вся предшествующая практика систематиков представляется не просто формальной процедурой по упорядочиванию разнообразия организмов, но полуинтуитивным приближением к реконструкции исходных онтогенетических циклов, лежащих в основе любой группы того или иного ранга. На этом уровне проблемы изменчивости и нечёткой отграниченности видов постепенно уступают место обратной проблеме — различий в строении. И чем выше систематическая категория, тем менее явными становятся сходства, а различия в «планах строения», наоборот, приобретают ключевое значение. Знаменитый спор Кювье с Сент-Илером (Cuvier, 1830; Saint-Hilaire, 1830) в самой широкой исторической перспективе закончился победой первого — по всему миру преподавание зоологии основано на «элементарных кирпичиках» — 35 признаваемых в настоящее время типов многоклеточных животных. И несмотря на 150 лет эволюционных исследований и специальное развитие филогенетической систематики как основного метода исследования, удовлетворительных теорий морфологического (а значит и эволюционного) перехода между типами Metazoa, как не было во времена Сент-Илера и Дарвина, так нет и сейчас.

Иными словами, знание систематика — это во многом до сих пор застывшая конструкция, в которой процессу развития отводится минимальное место. Не-

смотря на широкое развитие идей Хеннига (Hennig, 1966) северо-американскими биологами, которое привело к, казалось бы, полной смене типологической парадигмы в таксономии на эволюционную, систематика до сих пор — прибежище типологии, в самом майровском значении этого слова. В настоящее время тенденция на всё большую «типологизацию» систематики стала даже более заметна (особенно в российской биологии), возможно как реакция, с одной стороны, на абсолютный произвол в появлении тысяч новых и новых деревьев, а с другой стороны, — на фактический запрет со стороны т.н. филогенетической систематики на выдвижение «нестрогих» эволюционно-морфологических моделей вне рамок канонизированной кладистической методологии. Недооценка теорией систематики процессов, которые привели к образованию всего разнообразия формы у организмов, тем более диссонирует с тем взлётом самых разнообразных физиологических и молекулярных исследований, который наблюдался всю вторую половину XX века и продолжается сейчас.

Более того, в целом ряде случаев, а потенциально у любого из существующих видов, можно определить, какой именно из стадий развития того или иного признака (признаки диссоциабильны, а значит пedomорфные и «пераморфные» признаки могут комбинироваться в известных пределах) предкового онтогенеза соответствует тот или иной вид потомков. Так соединяются эволюция, онтогенез и систематика. Подобный подход в рамках «ре-синтеза» эволюции, онтогенеза и систематики было предложено именовать *онтогенетической систематикой* (Мартынов, 2009), для того чтобы подчеркнуть разницу в подходе и акцентах в сравнении с эволюционной и филогенетической систематикой.

Одна из основных задач онтогенетической систематики — понять, какие из онтогенетических циклов когда-то составляли единый онтогенез, были одним видом. Имевший место при формировании любой группы постепенный процесс «разрушения» предкового цикла и формирования на его основе нового, часть элементов-признаков которого будет «регрессивными», «педоморфными» относительно предкового онтогенеза, часть — «прогрессивными», развивающимися «за пределы» предкового онтогенеза, часть — почти нейтральными, сдвиги которых относительно предкового онтогенеза будут почти не заметны. Используя подобный подход не для целого организма, а для различных комплексов его признаков, потенциально умеренно их формализовав, такой подход можно использовать для построения здания новой систематики и филогенетики. Так, взрослые «не педоморфные» офиуры, обладающие максимально сложным онтогенетическим циклом, имеют десятки и сотни отдельных небольших пластинок на диске, среди которых ларвальная пластинка либо слабо выделяется, либо вообще не заметна (рис. 7, стадия X). Зубная пластинка таких взрослых офиур несёт около десяти зубов, примерно столько же имеется ротовых папилл (см. Мартынов, 2009). Есть и целый ряд других признаков, которые несколько труднее формализовать, но качественно они превосходно демонстрируют эту дилемму между, с одной стороны, взрослой (короткие челюсти, короткие слитные проксимальные позвонки) (рис. 6 А; рис. 7, стадия X), а с другой стороны, ювенильной и педоморфной организацией офиур (удлинённые челюсти, удлинённые разделённые проксимальные позвонки) (рис. 6 С–D). Таким образом, если использовать указанные признаки (для целей данного исследова-

ния ситуация упрощена и признаков взято меньше) как *параметры*, можно построить модель основного морфогенетического процесса, с помощью которого менялась *базовая* форма любых офиур. На одном полюсе этой модели будет максимально сложная и дифференцированная из известных взрослая форма офиур с многочисленными пластинками диска, зубами и оральными папиллами (рис. 7, стадия X). На другом полюсе модели будет *максимально* пedomорфная организация (рис. 7, стадия А3), включающая только розетку из 6 первичных пластинок, отсутствие радиальных щитков, единственный зуб, только пару удлинённых оральных папилл, удлинённые челюсти, и удлинённые разделённые проксимальные позвонки. Максимально пedomорфная организация известна лишь у небольшого числа глубоководных офиур (*Perlophiura profundissima*, *Ophiotrypa simplex*) (рис. 7, стадия А3), тогда как «менее» пedomорфные таксоны, такие как *Ophiomastus secundus* (рис. 7, стадия С1–В2), демонстрируют известную переходность от сложной взрослой морфологии офиур до почти «стро-го» пedomорфных Ophiuroidea.

Предложенный выше важный элемент концептуального языка онтогенетической систематики, филогенетический клапан, играет ключевую роль при констатации того или иного направления эволюции. В онтогенетической систематике конкурируют не та или иная форма дерева (как в филогенетической систематике), которая в процессе её статистического формирования может принимать практически любую форму (направление), а тот или иной онтогенетический и морфологически обоснованный *филогенетический клапан*, двусмысленные толкования которого не допускаются после его построения. Кроме того, другим важнейшим свойством концептуального аппарата онтогенетической систематики (см. подробнее ниже) является целостность её анализа. Т.е. мы не изучаем «отдельные филогении» семейства Corambidae или типа Mollusca, а строим общую теорию эволюции онтогенетических циклов, из которой положение корамбид и моллюсков выводится, а не реконструируется. Опровергнуть положение того или иного глубоко производного цикла, например Corambidae, можно будет, таким образом, только опровергнув занчительно более общие теории эволюции циклов Cryptobranchia, Gastropoda или Mollusca, что не будет являться рутинной задачей по пересчёту статистических вероятностей, как в современном филогенетическом анализе. Также как не является рутинной задачей опровержение тех или иных общих теорий, известных как в биологических, так и в не-биологических науках.

Мозаичность и целостность онтогенезов

Открытие диссоциабельности между половым и соматическим развитием, между различными соматическими признаками представляется очень важным достижением второй половины XX века, поскольку до этого преобладали концепции целостности организма, затрудняющие понимание эволюционных преобразований онтогенеза. Одним из следствий такого подхода было появление представлений, что в онтогенезе изменяются не отдельные признаки, а происходит отбор новой целостной нормы, отличающейся от предковой (Шмальгаузен, 1938, 1939, 1942, 1946, 1969; Schmalgausen, 1949; Шишкин, 1988а, б, 2006;

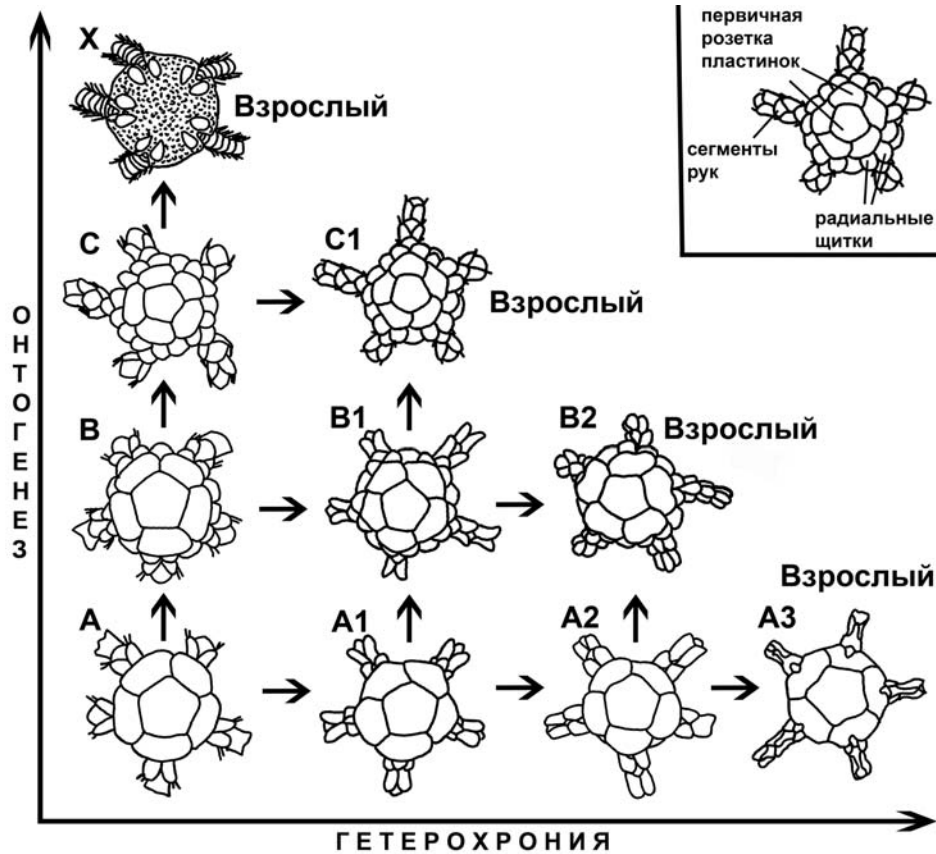


Рисунок 7. Модель предкового онтогенетического цикла офиур семейства Ophiuridae и его дальнейших гетерохронных преобразований, ведущих к появлению пedomорфных таксонов. По оси ординат расположен исходный, предковый для всех представителей семейства Ophiuridae онтогенетический цикл (стадии А–Х постларвального онтогенеза, не все стадии, предшествующие взрослой форме Х представлены в онтогенетическом ряду), по оси абсцисс — гетерохронные преобразования онтогенеза с филогенетическим эффектом, следствием чего стало появление упрощённых таксонов офиурид, в той или иной степени ювенилизированных (стадии С1– В2), вплоть до появления глубоко пedomорфных таксонов, таких как род *Perlophiura* (стадия А3). Обратите внимание на существенное сходство числа и расположения дорсальных скелетных элементов диска (обозначения на врезке) постларвальных и ювенильных стадий не пedomорфных таксонов (стадии А–С) таковому взрослым пedomорфных видов (стадии А3–С1). Без масштаба. Рисунок Т.А. Коршуновой на основе оригиналов А.В. Мартынова.

Figure 7. Model of the ancestral ontogenetic cycle of the family Ophiuridae (stages A–X) and it further heterochronic shifts (“disruptions”) leading to appearing taxa with strong pedomorphic external and internal morphology (stages A1–C1; A2–B2; A3). See text for explanation. No scale bars. Drawings by T.A. Korshunova based on A.V. Martynov originals.

Жерихин, 1994; Расницын, 2002). Декларация исключительной «нормоцентричности» онтогенеза может принимать при этом несколько преувеличенные формы (Шишкин, 2007). Нельзя не признать определённую степень целостности итога онтогенетических преобразований — взрослого функционального организма. Тем не менее, та мозаичная картина распределения признаков, которая характерна для большинства систематических групп, получает наилучшее объяснение именно с признанием концепции диссоциабельности. Это, в свою очередь, не отменяет известной степени скоррелированности эволюционных преобразований функционально связанных блоков и систем органов, например увеличения соответствующих ганглиев при увеличении размеров/функциональной нагрузки иннервируемого ими органа.

Огромный адаптивный путь, который проделал предковый вид данного типа/класса вплоть до современности, получил воплощение в сжатых, сконденсированных конкретных онтогенетических путях, которые также скоррелированы, и далеко не всегда подвержены лёгкой диссоциабельности. Всё это выражается в консерватизме и устойчивости морфо-онтогенетических программ. Таким образом, организм это, конечно, не «мешок с игральными костями», в котором возможна любая комбинация признаков, что следует, например, из буквального прочтения постулатов СТЭ, но и не абсолютно жёсткая, спаянная коррелятивными связями конструкция. Подобный подход можно проследить уже у Майра (Mayr, 1963), многократно упоминавшего плейотропное (множественное) действие генов и эпигенетический характер развития признаков. В качестве попытки объединить два этих столь, на первый взгляд, различных подхода, предлагается рассматривать целостный онтогенетический цикл, в рамках которого возможна известная степень «мягкости» времени и места появления тех или иных его стадий.

Неоспоримым фактом является и регулятивный характер индивидуального развития, его ограниченная зависимость от внешних условий, что также используется как довод в пользу эпигенетической теории эволюции (см. например, Шмальгаузен, 1939, 1946, 1969; Waddington, 1942, 1953; Шапошников, 1961; Gilbert, 2001, 2003a; Pigliucci, 2007; Whitman, Agrawal, 2009 и др.). Наличие обратных связей со средой делает подобный предполагаемый механизм биологической эволюции отчасти сходным с процессом разумного конструирования и творчества у человека. Тем не менее, на «кембрийский взрыв», который нередко приводится как пример «внезапного» появления (см., например, Chen, 2009) принципиально различных планов строения животных, онтогенезы «потратили» порядка 10–50 миллионов лет (!), тогда как «кембрийский взрыв» человечества, если принимать за него техническую и научную революцию Нового времени, занял всего порядка 200–300 лет (!). Подобные несоизмеримые масштабы ясно указывают на то, что механизм появления биологических и технических новшеств был существенно различным. Во втором случае его обусловило появление нового мощного комплекса структур, человеческого мозга, который по степени способности к образованию обратных связей и моделированию не может быть сопоставлен в функциональном (но не в историческом) плане ни с ничем другим, что ранее появлялось в течение биологической эволюции. В противном случае, мы бы не имели столь консервативных онтогенетических паттернов — примерно 35 известных типов животных, которые сложи-

лись более полумиллиарда лет назад, в кембрии, а возможно частично и в докембрии. На протяжении всех последующих геологических эпох признаки предкового онтогенеза каждого из типов дифференцировались или редуцировались, но их последующее развитие было в значительной степени канализовано первоначальным предковым паттерном.

На канализованность развития, вызванную сходной предковой базой признаков, чётко указывал ещё Симпсон (Simpson, 1961, p. 78), ссылаясь при этом на Дарвина. Поэтому приписывать устойчивость онтогенеза и преемственность признаков (против случайности мутаций и эволюции в СТЭ) как исключительно определяющую черту эпигенетической теории (Павлинов, 2004) не вполне корректно. Так, иглокожие из класса офиур (*Orphiuroidea*), вполне сопоставимые по многим признакам с современными, обитали уже в ордовике (см. например, рис. 8–9). Это свойство онтогенезов, порождающее широкое развитие параллельно возникающих структур на сходной базе, нередко используется в концептуальном аппарате эпигенетической теории эволюции (см. например Necht, 1976; Расницын, 1988). По-видимому, концепция транзитивного полиморфизма (т.е. определённого комплекта признаков — например, набора различных форм листа, — который целиком переходит от предкового таксона к производному), выдвинутая Мейеном (см. например, Воробьева, Мейен, 1988) также может быть сопоставлена с подобной общей наследственной базой онтогенезов.

Морфогенетические программы онтогенеза скорее напоминают язык, который описывает соответствие структур формирующегося организма — окружающей обстановке, в которой обитает данный организм. При этом регулятивная связь между получающейся морфологией организма и параметрами среды, в которой он обитает, не является однозначной. Подобный язык подразумевает некоторую пластичность, регулятивность, но она отнюдь не безгранична, а напротив, достаточно ограничена, и набор подобных языков (морфогенетических программ) каждого из типов животных сформировался очень рано и сохраняет существенное сходство с исходными предковыми их текстами вплоть до настоящего времени. И существеннейшим элементом подобного морфогенетического языка являются гетерохронные сдвиги.

Несомненно также, что детальное обсуждение регулятивных механизмов эволюции и онтогенеза выходит за рамки данной работы. Для их признания в качестве реального механизма эволюционных перестроек требуются новые большие исследования. Можно наметить общую канву изучения подобных языков взаимодействия организмов с окружающей средой: возрастание размаха реакции (т.е. пластичности), которую способны породить похожие генотипы, т.е. усложнения механизмов обратной связи, и возрастание роли «наднаследственности». Наиболее сложные формы подобный механизм приобретает на человеческом уровне, но не путём дальнейшего усложнения исходных молекулярных механизмов, а формированием особой внешней культуры, в основе чего лежит необычно развитая способность человеческого мозга к образованию обратных связей.

В определенном смысле, вся история эволюционной теории, за время её хоть сколько-нибудь «явного» периода, т.е. после публикации «Философии зоологии» (1809) Ламарком, была во многом направлена именно на поиск менее антропоцентричного объяснения механизма эволюции. При этом дискуссии, что

во второй половине XIX века, так и в первой четверти XXI, во многом оказались ограничены именно этими двумя ключевыми альтернативами — наследуются приобретенные признаки или нет. Одним метафорическим полюсом подобных дискуссий, таким образом можно назвать первое издание «Происхождения...» (Darwin, 1859), где любые ламаркианские объяснения были почти полностью элиминированы, а другим — «Общую морфологию» Геккеля (1866), с его онтогенезом, как кратким воплощением филогении, недвусмысленно подразумевающим наследование приобретенных признаков на взрослых стадиях и их последующий «трансфер» в онтогенез в виде надставки. С тех пор, как Дарвин в 1868 г. сделал шаг назад к Ламарку, и предположил существование особых частиц, передающих приобретенные свойства сомы половым клеткам в своей теории пангенеза, биологи, так или иначе, озабочены поиском реальных доказательств существования подобного механизма. Механизм не открыт до сих пор (в полном виде, а не в виде отдельных элементов, например метилирования ДНК и пр. — см. Шаталкин, 2009), но те или иные черты ламаркизма, так или иначе, характерны для любого варианта тех современных теорий эволюции, которые сейчас принято называть эпигенетическими. Даже если они с той или иной степенью тщательности дистанцируются от программы Ламарка как таковой. Число таких теорий с течением времени увеличивается (некоторые из них будут упомянуты в последующих разделах). С высокой степенью вероятности, механизм этот существует, но сильно ограничен общим консерватизмом онтогенезов, о чем было уже сказано выше.

Морфогенетическая программа, таким образом, достаточно устойчива, и чтобы та или иная стадия выпала или модифицировалась, обычно требуется несколько этапов. Так, модификации морфогенетических программ онтогенеза, приведших к появлению значительно изменённых корамбид, начались за пределами этой группы. Один из непрямых предков *Corambidae*, открытая в 2008 г. онхидоридида *Onchimira cavifera* (рис. 3 E), ещё обладает хорошо развитой жаберной полостью криптобранхиального типа (Martynov et al., 2009). Непосредственные предки корамбид, один из видов рода *Adalaria* (рис. 3 B), возник на основе гетерохронии, т.е. сокращения времени, которое затрачивалось при морфогенезе при перемещении ануса из субтерминального в дорсальное положение. Результатом этого стало резкое уменьшение размеров зачатка жаберной полости и полная остановка её образования на взрослой стадии (ср. рис. 4, стадии C–E и рис. 4, стадии CC–DD), т.е. превращение криптобранхиальной дориды (рис. 3 E–F) в фанеробранхиальную (рис. 3 A–B). Дальнейшая же остановка формирования дорсального ануса и дорсальных жабр и привела к образованию предка современных корамбид, очень близких по строению к *Loy meyeini* (рис. 3 C) (см. Мартынов, 2009). Картина независимых редукций крыльев в родственных группах у пастушковых птиц, имеющая в своей основе гетерохронные сдвиги онтогенеза, принципиально сходна с паттерном независимого возникновения фанеробранхиальных, лишённых жаберной полости форм у дорид. Другой важный урок, который дают нам пастушковые птицы, это причины, следствия и возможность морфолого-онтогенетическими методами оценить направление эволюции, т.е. построение определённого *филогенетического клапана*.

Все известные данные однозначно свидетельствуют, что нелетающие пас-

тушковые филогенетически вторичны в отношении редукции крыльев к летающим Rallidae и ко всем остальным птицам. Если это возможно показать указанными методами в одной группе животных, значит, потенциально возможно доказать и в любой другой. Примеров однозначно реконструированного направления эволюции гораздо больше, чем обычно представляют. Из наиболее известных можно указать на однозначное появление водных млекопитающих *после* возникновения их наземных предков, нелетающих современных птиц — после летающих, безраковинных заднежаберных моллюсков — после раковинных. Предполагается, что постепенное накапливание сведений об *однозначном*, а не альтернативном направлении эволюции в своего рода базе данных может постепенно привести к коренному пересмотру целей и задач в области реконструкции эволюционных последовательностей, филогении. Т.е. имея однозначно заданное направление (т.е. однозначно заданный *филогенетический клапан*) для большого числа групп, мы сможем предсказать эволюционное направление для менее ясных случаев, собирая, таким образом, своеобразную эволюционную «мозаику».

Ключевым механизмом эволюции, таким образом, является распад предыдущего онтогенетического цикла и формирование нового. В случае, если эволюционная модификация сохраняла большинство стадий исходного предкового цикла, происходила «мягко», новый цикл будет иметь явные черты преемственности с предшествующим. Напротив, если взрослая стадия производного цикла испытала резкую ювенилизацию (которая могла быть достигнута и постепенными процессами) по сравнению с предковым, или, напротив, гиперморфное развитие «за пределы» предковой организации, дальнейшее определение *систематического* положения новой формы может представлять собой серьёзную проблему. В случае, когда подобные процессы имели место в пределах родов, семейств, отрядов, сохраняющиеся в значительной степени различные комплексы признаков предкового цикла помогут правильно определить положение сильно видоизменённой формы. Напротив, как процессы ювенилизации, так и гиперморфные процессы, происходившие на заре формирования типовой организации Metazoa и Bilateria в венде и раннем кембрии, могут оставаться незамеченными для систематиков и эволюционистов, поскольку та предковая взрослая форма, относительно которой можно было бы «калибровать» морфологию её потомков, либо не сохранилась в современной фауне, либо *уже* столь отлична от любой производной морфологии потомков, что не поддаётся прямому сравнению классическими типологическими методами систематики. В этом отношении проработанные эволюционные модели, учитывающие реальные онтогенетические процессы и реальное систематическое (уже, как правило, открытое) разнообразие, — практически единственный способ наименее противоречиво соединить на первый взгляд столь отличную морфологию нынешних ~35 типов многоклеточных животных.

Глава 5. ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС — ДВЕ РАВНОПРАВНЫЕ СТОРОНЫ РАЗВИТИЯ. МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗОВ

Ароморфозы и идиоадаптации

Ключевым в объяснении эволюции является адекватная оценка причин и механизмов появления эволюционных новшеств — признаков и комплексов признаков, отсутствующих у ближайших предков. Гетерохронии и педоморфоз хорошо объясняют редукции на основе *уже имеющейся* организации, но могут ли они объяснить появление принципиально новых признаков?

Динамичное обсуждение идей Хеннига в 1970-е гг. привело в конце концов к отрицанию существования разграниченности высших таксонов: эволюция происходит «вдоль» клад, где множество различных признаков меняются в разных направлениях. Т.е. представление об эволюции вернулось к первоначальной идее Дарвина (Darwin, 1859) на новом уровне. На деле, систематические категории в том или ином виде сохранились в биологической систематике до сих пор: очевидных переходных звеньев между большинством крупных подразделений животных, т.е. типов и классов, как правило, нет.

Это во многом согласуется с той пёстрой картиной мозаичного распределения признаков у родственных групп, с которой имеет дело систематика, но серьёзно противоречит тому подходу, из которого исторически вышел любой отечественный морфолог или таксономист. В русской эволюционно-морфологической традиции, сложившейся трудами главным образом А.Н. Северцова (например, 1934, 1939) и И.И. Шмальгаузена (например, 1938, 1968), образование новых признаков относилось главным образом за счёт двух принципиально различных процессов — ароморфоза, ответственного за образование немногих принципиальных новшеств, «приспособительных изменений, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается» (Северцов А.Н., 1934: 60), и идиоадаптации, ответственной за более частные адаптации, «приспособительные изменения, при которых энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается» (Северцов А.Н., 1934, с. 60). Северцов различал также ценогенезы и «общую дегенерацию», когда «общая энергия жизнедеятельности понижается». Оставляя пока в стороне эти несколько архаически звучащие определения (которые А.С. Северцов (1981) предложил перевести на современный язык и сопоставить с увеличением или уменьшением метаболической активности организма), следует отметить, что подход разграничения базовых, исходных онтогенетических и морфогенетических текстов-программ (условно скажем, ароморфозов), сформировавшихся для многих типов еще в кембрии, и их последующих изменений, *но уже в рамках однажды сложившейся (в том числе и случайно) типовой организации* (условно — идио-

адаптаций), может быть плодотворным, но для этого необходимо выяснить, насколько их можно подтвердить, используя реальный материал из разных групп, а не ставшие каноническими примеры, в которых не обошлось без типологического упрощения и обобщения.

Знаменитая ступенчатая схема, иллюстрирующая соотношение ароморфозов и идиоадаптаций, хорошо знакома любому выпускнику биологических факультетов в СССР и в России, но практически не известна на Западе. Таким образом, наше морфологическое и эволюционное мышление во многом определено и до сих пор определяется чётким разделением крупных эволюционных преобразований (например появление хорды) и более частных адаптаций, следующих за эволюционной радиацией любой крупной группы. В российской эволюционной литературе понятие ароморфоза и идиоадаптации до сих пор имеют смысл и используются (например, Воробьёва, 2006; Гринин и др., 2008, 2009; и др.). Тем не менее проблемы, которые возникают при попытках разделения ароморфозов и идиоадаптаций, похожи на те, которые возникают при попытках различить микро- и макроэволюцию. Многие крупные теоретики эволюции, начиная с Дарвина (например, Simpson, 1953; Mayr, 1963), отказывались признавать существование особых макроэволюционных закономерностей.

В то же время, признание континуальности между «микро-» и «макроэволюцией» и возможности демонстрации постепенности формирования даже таких революционных типов организации, как морфология класса птиц в сравнении с пресмыкающимися, может соседствовать в пределах одного учебника (например, А.С. Северцов, 1981, с. 177–179) с каноническим различием ароморфозов и идиоадаптаций (там же, с. 262–267). В относительно недавнее время представления об отдельном особом статусе макроэволюции получили дальнейшее развитие (см. например Назаров, 1991, 2005). При этом педоморфные перестройки онтогенеза подчас представляют как некий особый механизм макроэволюции, который и ответственен за образование высших таксонов (Назаров, 1991) — идея, уходящая корнями в представления Гарстанга о происхождении типа хордовых от неотенических личинок асцидий (Garstang, 1928). Между тем, как было продемонстрировано уже А.Н. Северцовым и подчеркнуто в данной работе, онтогенетические перестройки пронизывают все стадии индивидуального развития и *любую* систематическую категорию. Искусственное отмежевание «видообразования» от «типообразования» фактически возвращает нас к статическим системам Кювье, не предлагая при этом реальных морфологических перестроек конкретных структур между глубоко различными типами, а только теоретически постулированный «педоморфный механизм типобразования».

Именно при подобном рассмотрении педоморфоз в глазах многих современных биологов является красивым, возможно не лишённым объяснительной ценности, но скорее глубоко маргинальным механизмом эволюции. Нередко можно услышать мнение, напротив, об отсутствии какой-либо объяснительной ценности педоморфных перестроек онтогенеза, поскольку с их помощью можно построить любой произвольный сценарий об эволюционном переходе между различными типами организации (см. например, Hennig, 1966). Выходом из этого может явиться только построение теоретической систематики, которая будет постулировать *возможность* или *невозможность* принадлежности того или

иною таксона к совершенно определённом предковому онтогенетическому циклу, существование которого измеряется сотнями миллионов лет.

Видимость резких преобразований предковой организации или «внезапного» появления принципиально новых структур и их комплексов определяется, прежде всего, до сих пор влиятельным подходом с позиции обобщения. Корнями он уходит отчасти в способ преподавания зоологии, когда за относительно короткий период времени необходимо изучить представителей всех типов животных. И если достоверную переходную организацию между типами указать действительно сложно, то даже в пределах уровня класса, отряда, а тем более на уровне семейств разнообразие вариантов одного плана строения значительно превышает знакомые со студенческой скамьи привычные схемы. Аромомфозы и идиоадаптации становится всё труднее различать, как только мы отходим от обобщённых диагнозов и схем и начинаем знакомиться с реальной систематикой во всём её бесконечном разнообразии.

Становление новой организации: пример из типа иглокожих

Попробуем рассмотреть эти проблемы на примере становления одного из крупных классов иглокожих — *Orhiuroidea*. Если взять «типичную» офиуру и морскую звезду, различия во внешней морфологии скелета будут столь существенны, что не возникает сомнений, что мы имеем дело с разными классами. В отличие от морских звёзд, офиуры характеризуются таким набором специфических элементов скелета, как позвонки в модифицированных лучах-руках, обеспечивающие их подвижность, зубные и генитальные пластинки и радиальные щитки. Однако, если принимать во внимание палеозойских вымерших офиур из подкласса *Oegophiurida*, различия перестают быть такими яркими. У эгофиурид отсутствует часть таких характерных элементов скелета современных офиур, как сопряжённая система радиальных щитков и генитальных пластинок, а другие ещё мало дифференцированы — например, позвонки представляют собой не слитые пластинки, прикрывающие их дорсальные и вентральные пластинки отсутствуют. Амбулакральная борозда *Oegophiurida* открытая, как и у морских звёзд (рис. 8 С, F). В то же время ряд других признаков позволяет утверждать, что это всё-таки *уже* офиуры: руки дифференцированы от центрального диска (рис. 8 А–С) и содержат пусть архаичные, но уже позвонки (рис. 8 F), а на челюстях имеются зубные пластинки (рис. 8 H, I). Наконец, анализ тонкой морфологии сочленовных гребней, к которым прикрепляются иглы у всех офиур, с использованием сканирующего электронного микроскопа, выявил большое число устойчивых паттернов, которые в большинстве случаев могут служить надёжным таксономическим критерием (Martynov, 2010a, b).

Из девонских отложений Северной Америки ранее были описаны массовые скопления палеозойских эгофиурид с удивительной степенью сохранности (Kesling, 1969, 1970, 1972; Kesling, Vasseur, 1971). Для данной работы были переисследованы типовые материалы ряда описанных Кеслингом эгофиурид. Проведённый анализ сочленовных гребней игл эгофиуриды *Eugasterella thorni* Kesling, 1969 (и сравнение с представителями всех семейств современных офиур) (рис. 8–9) показал их существенное сходство с сочленовными гребнями ныне

живущей арктической офиуры *Ophioscolex glacialis* (Martynov, 2010b) (ср. рис. 9 В, F и 9 С, E). Современный род *Ophioscolex* относится к семейству Ophiomuxidae, которые и помимо сочленовных гребней обладают рядом астероидных и эгофиуридных признаков, таких как мощно развитая кожа, покрывающая руки и диск (рис. 8 D, E) и плохо сформированные дорсальные пластинки рук. Ещё более развитая кожа имеется у всех без исключения представителей современной группы ветвисторуких офиур Euryalida, у которых также полностью отсутствуют дорсальные пластинки рук, отсутствует или плохо развит оральный щиток, позвонки, хотя и слиты и вторично преобразованы в стрептоспондиальный тип, в остальном гораздо менее дифференцированы, чем у других офиур. У некоторых современных офиур позвонки при обработке их отбеливателем для отделения мягких тканей достаточно легко распадаются на две симметричные половины, несомненно раскрывая тот способ, которым они возникли от неполностью слившихся позвонков эгофиуридов. А у большинства офиур, при помощи электронного микроскопа можно рассмотреть чётко выраженный дорсальный продольный шов — морфологический след и доказательство процесса слияния позвонков (рис. 6 А, В). Наконец, у ювенильных не педоморфных офиур и взрослых педоморфных офиур позвонки состоят из двух *отдельных*, слабо соединённых проксимально и дистально пластинок (ср. рис. 6 С и 6 D), наглядно демонстрируя как связь между онтогенезом и эволюцией, так и реальность процесса рекапитуляции исходного паттерна, который был свойственен предковому онтогенетическому циклу всех офиур. При этом несомненно, что реальная форма не слитых позвонков у эгофиуридов была иной, чем у современных ювенильных и педоморфных офиур, но раздельность позвонков ясно указывает на предковое состояние этого признака.

Такой характерный признак современных офиур, как амбулакральная чешуйка, оказывается, тоже имеет соответствия в морфологии вымерших эгофиуридов. Амбулакральные чешуйки некоторых современных офиомиксид по своему положению и форме очень походят на вентральные, «бороздовые» иглы эгофиуридов, и таким образом нет препятствий для их гомологизации (Martynov, 2010b) (рис. 9 G–I). Появление офиур современного типа, таким образом, сопровождалось не только дифференциацией и ростом одних скелетных элементов (т.е. прогрессивным аспектом гетерохроний, ведущих к появлению очевидных новшеств), но и редукцией других признаков — таких как толстый кожный покров и вентральные иглы. Результирующая морфология ныне живущих Ophiuroidea включает, таким образом, как прогрессивные признаки, развивающиеся «за пределы» предковой морфологии (дифференцированные радиальные щитки и генитальные пластинки, последние, возможно, являются усложнённой модификацией одних из проксимальных боковых пластинок рук или маргинальных пластинок, имеющихся у Asteroidea, но полностью исчезнувших у офиур), так и «педоморфные», редукционные (слабое развитие кожи на диске и руках, редукция или полное исчезновение вентральных игл — боковых чешуек). Офиуры же как класс являются далёкими потомками одной из ветвей первичного разнообразия морских звёзд.

Насколько при образовании современных офиур «повысилась их общая энергия жизнедеятельности» относительно эгофиуридов, оценить представляется достаточно сложным. Но если эта мысль А.Н. Северцова подразумевает и некото-

рое «увеличение» дифференциации предковых признаков (которое можно представить в виде появления совершенно конкретных новых морфологических признаков, т.е. оценить при необходимости и количественно), то с таким уточнением она отражает реально происходившие в природе процессы, включая и морфо-функциональные — неоспоримую большую подвижность офиур в сравнении с морскими звёздами. Это, несомненно, должно подразумевать некоторое изменение метаболизма, поскольку очевидно, что мышечная активность у *Orphiuroidea*, связанная с подвижными руками, в той или иной степени иная, чем у морских звёзд, у которых лучи неспособны к таким дифференцированным движениям. Можно указать конкретное число стадий/признаков предкового онтогенеза офиур, появившихся/редуцировавшихся относительно предкового онтогенеза морских звёзд, и дать им при необходимости количественную оценку, а также можно потенциально охарактеризовать количественно, проведя соответствующие исследования, некоторые изменения в метаболизме, связанные с гораздо большей подвижностью офиур. В более разработанных группах, где как систематические, так и экологические исследования имеют неизмеримо более широкую основу и традицию, уже была продемонстрирована количественная разница в метаболизме между птицей, находящейся в полёте и находящейся на земле. Метаболические траты на полёт в несколько раз превышают таковые при передвижении по земле (например, McNab, 1994a,b). Таким образом, потенциально можно количественно оценить новшества той или иной группы. Произвести это возможно только на коротких филогенетических дистанциях.

Пока рептилии и млекопитающие оставались известными главным образом на уровне современных форм, диагнозы и разграничительная линия между соответствующими классами казались очень определёнными. По мере обнаружения всё новых и новых ископаемых форм становилось понятно, что формирование облика «типичных» млекопитающих было куда более сложным процессом, а отдельные признаки, напоминающие таковые современных млекопитающих, появлялись в различных линиях териодонтов (зверозубых рептилий) независимо (Татаринов, 1976, 1987). Эта кажущаяся полная независимость, очевидно, была обусловлена сходной морфологической базой предковых групп териодонтов, на основе которой появлялись различные онтогенетические модификации уже имевшихся ранее признаков.

Всё это говорит в пользу того, что не ароморфоз «собирает» различные признаки, уже имеющиеся у предков каждой большой группы и формирует из них новую ароморфную организацию типов и классов, или нестабильный ненаследуемый вариант нормы постепенно заменяется стабильным и наследуемым (как в примере с «унаследованной» гладкой поверхностью зубов у дюгоня, приведённом Шишкиным, 1988a), а существование значительного числа близких предковых вариантов, различающихся в том числе и параметрами гетерохронии (развития или редукции тех или иных элементов скелета), определяет основной механизм эволюции. Только один вид или небольшое число из этих предковых форм оказывается устойчивее других. Впоследствии многочисленные их модифицированные потомки, всё дальше уходя от предковой переходной организации, и сформировали то, что мы *a posteriori* назовём «высшим» таксоном — типом или классом. При этом вымершие менее устойчивые варианты не являются «отдельными надтипами или клас-

сами», как например предполагает Рожнов (2005). Они, по существу, очень близкие вариации *единого предкового онтогенетического цикла*.

Эволюция, таким образом, в известной степени канализована, но это выражается не в преимущественной устойчивости половозрелой формы и превращении неустойчивых адаптивных реакций в наследуемую новую норму, а в комбинации степени развития предковых признаков, получивших выражение в наиболее устойчивом предковом онтогенезе, и в дальнейшей детализации и дифференциации имеющихся комплексов признаков. Апостериори любая крупная группа животных, например, класс офиур или млекопитающих, кажущаяся на первый взгляд «одним сплошным ароморфозом», при более внимательном рассмотрении оказывается сложной мозаикой дифференциации предковых признаков, одни из которых претерпели дальнейший рост и модификацию, другие, напротив, — редукцию. При таком подходе исчезает значительная часть очарования грандиозными новшествами, на первый взгляд стоящими за каждым из «высших» таксонов.

Всё сказанное не отменяет существования признаков, которые в дальнейшей эволюции той или иной группы играют роль своеобразных триггеров, спусковых крючков к потенциальному образованию дальнейшего разнообразия на их основе, за их пределами. У голожаберных моллюсков дорид таким триггером стало образование замкнутой жаберной полости. И модификация внутренних и внешних признаков, приведшая к появлению значительного современного разнообразия дорид, происходила уже *после* появления жаберной полости. Подобные факты могут свидетельствовать о реалистичности понятия «ключевого ароморфоза», введённого Иорданским (1977, 2001; см. также Павлинов, 1996, с. 37), с существенной поправкой, что это всё же скорее «ключевой филогенетический признак» (см. Павлинов, 2005), оптимизирующий конструкцию той или иной группы и открывающий новые широкие возможности для их дальнейшей эволюции (в том числе и регрессивной) в рамках этой же конструкции.

В классе офиур таким «инициатором» дальнейшего разнообразия стало, по-видимому, появление дифференцированных радиального щитка и генитальных пластинок и полностью слившихся позвонков. Во всём остальном современные офиомиксиды и евриалиды мало чем отличаются от палеозойских эгофиурид.

Какими бы бесконечно различными не выглядели личинки асцидий и современные млекопитающие, происхождение последних было обусловлено как раз появлением подобного триггера — подвижного хвоста, который поддерживался эластичным тяжом, хордой, и новым контролирующим центром этого органа активного передвижения — спинной нервной трубкой. Не исключено, что спинной нервной центр возник сопряженно и одновременно с хвостом (Nielsen, 1995). И хорда, и первоначальный хвост асцидий полностью исчезли или модифицировались у млекопитающих. Но очень удачный новый орган передвижения в сложной пелагической среде оказался таким ключевым новшеством в остальном все ещё очень простом организме.

Модель эволюции онтогенезов

Всё это позволяет переформулировать «последние классические способы преобразований онтогенеза» с филогенетическим эффектом, разрабатываемые

той линией развития теории соотношения онтогенеза и филогенеза, продолжателями которой во многом стали Гулд (Gould, 1977) и его последователи (Alberch et al., 1979; McNamara, 1986, 1997). Основаны они были на идее значительной диссоциальности как соматических признаков, так и созревания гонад в течение индивидуального развития (Needham, 1933). Развитие «за пределы предковой организации» Гулд первоначально обозначил геккелевским термином рекапитуляция. Очевидно, осознавая значительную историческую наполненность этого термина различными отрицательными коннотациями, уже спустя два года вместо него был предложен другой термин — «пераморфоз» (Alberch et al., 1979). Термин фактически не привился ни в англоязычной, не в отечественной литературе. Я не вижу большого противоречия в том, чтобы сопоставить пераморфоз с давно существующим понятием прогресса, а педоморфоз с регрессом (в расширенном понимании). Т.е. фактически перформулировать и одно из исходных определений взаимоотношения онтогенеза и эволюции, данное Северцовым (Северцов А.Н., 1912, с. 116): «прогрессивная филогенетическая эволюция многоклеточных животных, совершается посредством прогрессивного и регрессивного развития органов...». Регресс, несомненно, может быть глубоко прогрессивным явлением с точки зрения экологической истории той или иной группы животных (например, классический пример с небывалым биологическим прогрессом нематод). Но морфологически регресс является регрессом, и ничем иным. Нас же здесь интересует именно морфогенетический, морфологический, онтогенетический аспекты понятий прогресс и регресс, описанные выше, а не общебиологический (экологический).

Нематоды, несомненно, существенно упрощены относительно взрослой стадии их исходного онтогенетического цикла — приапулид. Это выражается, например, в *полной редукции* интроверта и развитой системы скалид у большинства представителей этого типа и полном исчезновении лорициферо-подобной личинки у всех таксонов Nematoda (см. Shrensen et al., 2008; Мартынов, 2009). Это не отменяет разнообразных прогрессивных новых морфологических дифференцировок сенсорного аппарата головы или репродуктивного аппарата, возникших именно как новшества у нематод. Они будут составлять прогрессивные новые признаки этой группы. То же можно указать на значительно более ясном примере голожаберных моллюсков-корамбид (см. рис. 1–4). Появление педоморфных корамбид первоначально было несомненно регрессивным явлением, поскольку были потеряны те онтогенетические стадии фанеробранхиальных дорид, в процессе которых жабры и анус становятся дорсальными, а задний край нотума становился цельным. Пластинки на ринофорах перестали развиваться, ринофоры стали гладкими — также несомненно регрессивный признак. В то же время, имеющие наиболее яркие признаки педоморфоза роды *Proloy* и *Psammodoris* дали начало онтогенетическому циклу корамбид, таких как роды *Quasicormabe* и *Corambe*, в составе которых на исходно регрессивной основе появились совершенно новые признаки — отслаивающаяся кутикула нотума, пластинчатые жабры, мускульные септы, соединяющие нотум и ногу и др. Все эти признаки должны трактоваться как прогрессивные.

Педоморфные офиуры несомненно значительно упрощены и, как уже указывалось выше, это упрощение можно описать в совершенно дискретных тер-

минах недоразвития конкретных элементов скелета взрослых не педоморфных офиур — радиальных щитков, генитальных пластинок, отличного от первичной розетки из 6 пластинок многочисленных пластинок диска, отличного от одного-двух числа зубов и оральных папилл, слитных коротких проксимальных позвонков и других признаках (см. рис. 6–7 и работу Мартынов, 2009). Т.е. возможность не только качественно, но и количественно оценить явления прогресса и регресса. *Прогресс*, таким образом, и как термин, и как слово повседневного языка (как русского, так и английского), означает «прогресс, развитие, движение вперёд, совершенствование» и т.д. Это совпадает с основным значением понятия «пераморфоз» — образование новшеств, развитие за пределы предковой организации. Обратный прогрессу термин *регресс* достаточно прозрачен и уже давно используется в эволюционных исследованиях.

Вполне очевидно, что при постепенном развитии практических приложений этого положения возникнет множество проблем, в том числе, возможно, и с не всегда чётким различием понятий прогресса и регресса. Но без постепенного разрешения подобных затруднений невозможно дальнейшее движение и развитие этой области, столь долго остававшейся в тени после блестящего старта второй половины XIX – начала XX веков, объединяющей все основные разделы биологии — учение о структуре (т.е. морфология и систематика) и учение о процессах (т.е. онтогенез и филогенез). Как последовательно было продемонстрировано предшествующими подходами (например, Gegenbaur, 1859; Беклемишев 1994 [1928]), так и самыми недавними концепциями (Мартынов, 2009), обе этих составляющие (т.е. учение о структуре и учение о процессах) должны рассматриваться в рамках одной теории, которую предлагается называть здесь *онтогенетической систематикой*.

В отличие от предыдущих теоретических обоснований, когда прогрессу (так называемой «анагенетической» компоненте филогении) отказывали в возможности измерения (например Hennig, 1966), данный подход позволяет хотя бы оценочно измерить состояние прогресса и регресса у того или иного организма. Оценка происходит не на огромных эволюционных дистанциях и без чрезмерных обобщений (классическая претензия к такому подходу — как можно оценить, кто имеет больший эволюционный успех, кто более прогрессивен — бактерии или птицы, нематоды или моллюски). Напротив, прогресс и регресс оцениваются относительно ближайших предков и потомков. Прогресс и регресс — это прежде всего морфологические, а не экологические понятия. Если у потомков уменьшилось число элементов той или иной структуры и/или стадий по сравнению с предковым онтогенезом — имеет место регресс, при появлении дополнительных структур и/или стадий — прогресс. Прогресс и регресс — относительные понятия. Нередко поэтому регресс и прогресс идут «рука об руку». Шишкин (19886) специально подчёркивал, но на основе другой теоретической позиции, что распад старой целостной адаптивной нормы и формирование новой сопровождаются одновременно как регрессивными явлениями, так и прогрессивными. Некоторую историческую преемственность (но, разумеется, далеко не полную) предлагаемой здесь дихотомии «прогрессивный-регрессивный» можно усмотреть в давней концепции Гегенбаура (Gegenbaur, 1876; Брайдбах, 2004) об определении градации примитивности-прогрессивности определён-

ной структуры, причем у близких видов. Но концепция Гегенбаура значительно больше напоминает ключевую дихотомию современной филогенетической систематики — разделение признаков на плезиоморфные (т.е. предковые) и апоморфные (т.е. продвинутые), введённую Хеннигом (Henning, 1966), чем предложенное в рамках онтогенетической систематики разделение признаков на прогрессивные и регрессивные.

Похожие закономерности можно обнаружить и в эволюции социальных систем. Так, в развитом, дифференцированном государстве, находящемся в благополучном и устойчивом состоянии, могут присутствовать различные комплексы социальной организации, формирующие единый цикл его функционирования, например, научные и религиозные институты. С наступлением регрессивной фазы, характеризующейся резким ухудшением экономических условий и потерей стабильности, соотношение степени выраженности того или иного социального института может резко изменяться. Иначе говоря, здесь прослеживается почти прямая аналогия, указывающая на более глубокое родство с имеющими место в биологической эволюции сдвигами онтогенетических циклов потомков относительно предкового онтогенеза, полного или частичного разрушения полного, сложного предкового цикла вплоть до формирования глубоко пedomорфной, редуцированной организации потомков по одним признакам, но в то же время прогрессивной — по другим. Один из наилучших примеров такого рода предоставляет история России. До 1917 г. соотношение религиозных и научных социальных институтов, несомненно, было в пользу первых, и с очень существенным разрывом. Напротив, после короткой неопределённости и нестабильности глубоко регрессивной фазы 1917 г. возникло новое устойчивое соотношение — в котором значение указанных институтов поменялось местами. Религиозные институты были существенно редуцированы, тогда как научные получили небывалое ранее развитие. Таким образом, этот мощный социальный сдвиг привёл к гетерохронии развития социальных институтов, прогрессивной для научной их части, и регрессивной для религиозной. Новый социальный цикл, сохраняя указанные существенные черты, просуществовал почти век, после чего снова разрушился и прошёл через новую регрессивную фазу. Итогом стабилизации после неё стало *частичное* восстановление социальных признаков, характерных для исходного пред-1917 социального цикла. Проявилось это в новом мощном развитии религиозных институтов и редукации научных. Но полный возврат после достаточно длительного существования предыдущего цикла оказался невозможным — религиозная жизнь не возвратилась на уровень, предшествующий 1917 г., а научная не была полностью редуцирована до исходного уровня. Т.е. после 1991 г. произошёл гетерохронный *частичный* возврат соотношения социальных «онтогенетических программ» предшествующего предкового цикла. При этом прогресс по одним социальным признакам сопровождался глубоким регрессом по другим.

В этом отношении горькой иронией звучат слова Лукиной, которая анализировала циклическую концепцию эволюции Шиндевольфа (в том числе и социальной), и пришла к заключению о том, что «Автор стоит на чуждых нам философских позициях. Он необоснованно заменяет понятие общественного прогресса «теорией цикличности», забывает о том, что человек сам является актив-

ным фактором эволюции и часто направляет её» (Лукина, 1972, с. 238). К сожалению, реальные факты, с которыми очень трудно спорить, свидетельствуют в пользу того, что даже очень древние, как онтогенетические, так и социальные тексты не теряют своей «жизнеспособности», даже после «смерти» того цикла, функционирование которого они обеспечивали, и при тех или иных условиях способны возродить его элементы в рамках совершенно «нового» на первый взгляд цикла. Подобные факты также указывают на чёткую обоснованность невозможности полного возврата любой сложной организации с «неполным сохранением путей реализации предковой информации» после того, как она прошла редуцированную фазу, в которой не только наследственная информация, но и пути её осуществления, многочисленные коррелятивные связи, были частично утеряны. Т.е. это дополнительно обосновывает методологический приём *филогенетического клапана* для определения направления эволюции (см. также ниже).

Сходные с описанными выше закономерности распада исходного цикла и формирования на его основе новых, с изменением соотношения тех или иных комплексов/элементов предкового цикла, хорошо прослеживаются в эволюции языков — фактически последовательной цепи формирования языковых единств, их последующих разрушений и формирований новых объединений. Таких, например, как предковый язык для всей индо-европейской группы языков, постепенное разрушение и модификация которого привела к формированию того бесконечного структурного богатства, свойственного многочисленным иранским, кельтским, славянским или германским языкам, или единый предковый язык ещё слабо подразделённой единой общности будущих славянских народов, и наконец вычленение из этих этнических и языковых общностей современных, более чётко определённых отдельных языков. Несомненно, что в формировании каждого из конкретных языков существенную роль играла гетерохрония и редукции по одним признакам, приводящие к появлению прогрессивных изменений по другим, что, например, чётко прослеживается по редукции системы спряжений от немецкого языка (более близкого к исходному предковому языковому циклу германских языков) к английскому. Это проявляется, например, в сохранении в немецком языке четырёхпадежной системы, реконструируемой для общегерманского предкового языка, тогда как в английском (и целом ряде других германских языков) сохраняется только два падежа (см. например, Топорова, 2000). Остатки развитой системы глагольных спряжений чётко прослеживаются как в древнеанглийском языке, так и по последним рудиментам в современном английском языке, таким как сохранение личных форм наиболее распространённых глаголов, окончанию -s, появляющемся в третьем лице у глаголов или архаического поэтического варианта местоимения «you» — «thou», ранее имевшего определённую функцию и употреблявшегося с глаголами, оканчивавшихся на -est (теперь также исчезнувшими). Мощные аналитические тенденции в эволюции английского языка, включающие и регрессивное изменение системы спряжений, позволили перейти к прогрессивному «сбросу» избыточной сложности предкового цикла и формированию всего того очень сложного по другим признакам современного английского языка. Весьма примечательно, что аналитизм современного английского языка не возник одномоментно и только в рамках ареала древнеанглийского языка. Напротив, аналити-

ческие тенденции были характерны уже для общего германского (прагерманского) предкового языка (см. например, Бархударов и др., 2000).

Иначе говоря, редукция падежной системы и системы спряжений происходила на протяжении длительного времени и состояла из нескольких этапов. Что очень сходно с постепенным формированием фанеробранхиальной организации семейства дорид Onchidorididae, включающий целый ряд помежучточных стадий, которые могут быть сопоставлены с «реликтовыми морфологическими языками», такими как *Onchimira cavifera*, ещё имеющую жаберную полость, или *Lou meyeri*, сохраняющей личиночную морфологию во взрослом состоянии. Как в случае с эволюцией германских языков, так и у голожаберных моллюсков Onchidorididae, «итоговые» терминальные группы утрачивают значительную часть существенных признаков их предковых циклов и становятся столь отличными морфологически, что если бы целый ряд переходных групп не сохранился в современной биосфере, история их развития была бы куда менее ясной. Языковая аналогия очень важна, поскольку недвусмысленно связывает две «большие» эволюции — биологическую и социальную. Язык, с одной стороны — несомненный продукт биологической эволюции, в сущности ключевой уникальный признак, появившийся в таком развитом виде *только* среди небольшой таксономической группы приматов семейства Hominidae. С другой стороны, язык стал той основой для появления бесчисленных *новых* культурных и технических языков, которые и определили социальную эволюцию человечества. По этой причине вполне оправдано, например, в случае тех или иных регрессивных перестроек исходного более сложного социального цикла, говорить о *социальном педоморфозе*.

Этими примерами как из биологической, так и из социальной эволюции следует подчеркнуть один из важнейших принципов онтогенетической систематики: её единицей является квазицелостный онтогенетический цикл, а не отдельная стадия-носитель признака (семафоронт, см. Hennig, 1966) или клада («ветвь филогенетического дерева»). Именно по этой причине «ступенчатое» представление эволюционного процесса, характерное для русской эволюционно-морфологической школы, несмотря на все проблемы, связанные с таким подходом (подробно разобранные выше), гораздо ближе к его описанию, чем дихотомические континуальные схемы, доминирующие в настоящее время. Но, безусловно, традиционное представление эволюционного процесса не является полностью удовлетворительным и практичным. Несомненна историческая преемственность онтогенетических циклов таксонов, их континуальный, постепенный характер, оставляющий мало места для жёсткого различения ароморфозов и идиоадаптаций. В тоже время, как каждый вновь образованный индивидуальный онтогенез (отдельный организм) является дискретным по отношению к родительскому, так и любой онтогенез *нового типа*, отчётливо изменившийся по отношению к предковому циклу (и таксону), также представляет собой *новую дискретную динамическую конструкцию*. Сохраняя существенную преемственность с родительской формой (т.е. континуальность), каждый новый онтогенетический цикл обладает отчётливой самостоятельностью (т.е. дискретностью). *Подобное тесное переплетение континуальности и дискретности является одной из наиболее характерной черт как онтогенетического цикла, так*

и процесса эволюции. Таксон, таким образом, соотносится с целым онтогенетическим циклом, как функциональным, ныне существующим, если речь идёт о виде (группе популяций), так и предковым, отражающим историю последовательной модификации всех предшествующих онтогенетических циклов, элементы которых, но в ином, чем в предковом онтогенезе, соотношении, можно проследить у многих его потомков, не сохранившихся, однако, в полном исходном виде в современных фаунах.

Иерархия доминирования признаков

На протяжении всей книги, последовательно проводилась мысль, о том, что эволюцию живых организмов предлагается понимать, прежде всего, как процесс формирования достаточно устойчивых циклов, которые затем, в мало изменённом виде, могут существовать миллионы и сотни миллионов лет, формируя то, что традиционный систематик назовет систематической иерархией признаков и таксонов, но также и то, что гораздо точнее можно назвать «беспрецедентным» консерватизмом онтогенезов. Но, как также было специально подчеркнуто в этой работе, «беспрецедентно консервативные» онтогенезы никогда не являются чем-то окончательным и застывшим. Каждый вновь образуемый онтогенез (если он не является результатом клонального размножения) всегда в небольшой степени отличается от родительского. Только благодаря этому для циклов сохраняются возможность их последующей модификации. Т.е. *эволюции*. «Разрушение» сложившихся циклов, формирования из их «осколков», новых, и даёт тот иерархический паттерн, хорошо известный систематикам. Но он также ответственен и за «древовидный рисунок», основу современного филогенетического мышления.

Любой вид, таким образом, одновременно существуют в двух ипостасях — как определённый, вполне «замкнутый», отграниченный цикл, и как эволюционная линия, начало которой теряется в далеком прошлом и бесчисленных предшествующих поколениях, а продолжение устремлено в «бесконечное» будущее. Любой организм и вид, таким образом, является сочетанием «циклических» и «линейных» процессов. Как в этом случае можно совершенно недвусмысленно отделить некий «новый» цикл от «старой» линии? Филогенетическая систематика Хеннига попыталась решить этот вопрос, обозначив возникновение каждой новой линии (*ветви дерева*) как процесса появления нового признака/признаков, *апоморфий*, в терминах этой школы систематики. Подобный подход продемонстрировал свою большую практическую значимость, хотя и не был лишен тех противоречий, которые постепенно привели к тому, что фактически сформировалась новая систематическая парадигма молекулярной филогенетики, которую было уже даже предложено называть «*систематикой без синапоморфий*» (см. Mooi, Gill, 2010). Другая линия развития эволюционной идеи в морфологии и систематике привела к формированию представлений о четком разделении истории организмов на «ключевые новообразования» — *ароморфозы* и частные «улучшения» — *идиоадаптации*. Плодотворность и одновременно трудно устранимые проблемы от подобного рассмотрения эволюционного процесса были подробно рассмотрены выше. Таким образом, поставленная здесь проблема одновременного существования вида как цикла, так и в виде

линии, ранее так или иначе уже была если и не сформулирована эксплицитно, то, по крайней мере, распознана, и те или иные способы её решения, пусть и не полностью удовлетворительные, были уже предложены.

Здесь предлагается на первый взгляд простое, и возможное даже очевидное, приближение к решению этой проблемы. Оно необходимо в чисто практическом смысле, поскольку, в противном случае, вся изложенная в книге концепция, может в какой-то момент лишиться своих оснований. Предлагается отталкиваться от следующих, более или менее неоспоримых исходных посылок. Любой организм — это *сложная мозаика морфологических и молекулярных сетей*, различные части которых могут выступать как главные и подчиненные. Все эти сети, взятые целиком, существуют в некотором единстве формы и функционирования. Цикл, таким образом, определяется той или иной сетью — генов, тех или иных производных молекул, и т.д., образующих, в свою очередь, сети и циклы *клеток и тканей*. За время своего формирования, в каждом новом организме сменяется несколько «поколений» таких сетей, каждая из которых ответственна за ту или иную, иногда весьма резко отличную стадию, в совокупности образующие единый онтогенетический или жизненный цикл. Несомненно, что, несмотря на сетевой принцип организации, в каждой из таких сетей, можно выделить своего рода «главные» и «подчиненные» сети. Так группа *Нох*-генов, образующих свою сеть, в первоначальный период развития организма, занимает, очевидно, своего рода доминирующее положение в иерархии приоритетов экспрессии. Что, формирует затем, основу для всего последующего формирования бесчисленных сетей организма. Сходным образом, на уровне макроморфологии, центральная нервная система, и тесно связанный с ней, в том или ином виде, головной отдел тела, очевидно, является более приоритетным в иерархии сетей большинства организмов, согласно тому простейшему принципу, что при потере конечности остается возможность для функционирования организма, а при потере головного отдела, во многих случаях — нет.

Отталкиваясь от этих утверждений как от основы, можно далее указать, что подобная «смена приоритетов» сетей, и обуславливаемых их существованием макроморфологических признаков организмов, имела место и в случае рассмотрения их в историческом измерении. Так, при ярко выраженных регрессивных перестройках того или иного жизненного цикла, педоморфозе, несомненно, часть тех сетей, которые были основными на ранних стадиях цикла, не полностью подавляются, и сохраняют, хотя бы в частичном виде свое приоритетное значение и у взрослого организма. Иначе говоря, итоговая взрослая морфология любого организма предстает как сложный баланс в приоритетном развитии тех или иных молекулярных сетей, обеспечивающих существование и функционирование тех или иных макроморфологических признаков. Определение того, какая из этих сетей, какой из этих признаков будет на, своего рода, вершине иерархии, а какой занимать подчиненное положение, в том или ином конкретном организме, таксоне, предстает одним из ключевых методов развиваемого здесь подхода. Такие морфологические признаки (и предполагаемые стоящие за ними молекулярные сети) предлагается обозначить парой *ведущий признак* и *ведомый признак*. Утверждая, что тот или иной признак является ведущим или ведомым, мы, т.к. образом *фиксируем* порядок их проявления, что может быть

очень важным и для определения однозначного направления эволюции, т.е. построения *филогенетического клапана*.

Так, ту сеть, и те признаки, в развитии которых она проявляется, и приводящую к образованию замкнутого жаберного кармана у всех криптобранхиальных дорид несомненно можно обозначить как *ведущую*, основную, а сам признак замкнутой жаберной полости — *ведущим признаком*, тогда как ту сеть (или возможно *часть* той же сети), которая ответственна за появление вентрального ануса — *ведомой*, поскольку она является лишь глубоко служебным, подчиненным механизмом, для последующего формирования *нового*, в эволюции дорид, признака замкнутой жаберной полости. В тоже время, у нотаспид сеть, которая формирует вентральный анус, является *ведущей*, поскольку новая сеть, ответственная за возникновение жаберного кармана, попросту еще не возникла. У криптобранхиальных дорид, таким образом, онтогенетический цикл включает обе эти сети — одну более древнюю, в том или ином виде существовавшую видимо у большинства заднежаберных, и одну новую, обеспечивающую формирование дорсального ануса и жаберной полости, «уникальную апоморфию» в кладистических терминах. Т.е. у криптобранхий сосуществуют две эти сети — старая и новая, причем старая, бывшая у нотаспид *ведущей*, у дорид стала *ведомой*.

Существование обоих этих сетей в едином онтогенетическом цикле криптобранхий, оставляет возможность для последующей новой перестройки их соотношения и ролей. Это, таким образом, реализовалось у семейств онхидоридид (их подгруппы корамбид) и у семейств акидоридид (рода *Ecninocorambe*). В обоих случаях признак доминирования той или иной сети в морфогенезе снова поменялся — образование вентрального ануса стало *ведущим признаком*, а *предшествующий* ведущий признак, образование жаберной полости, либо стало *ведомым* (рудиментарная жаберная полость только на ранних стадиях цикла большинства онхидоридид), либо полностью исчез из онтогенетического цикла (по крайней мере на уровне внешнего проявления), как у рода *Corambe* s.str., на всех стадиях цикла, сохраняющий вентральное положение ануса и отсутствие лопстей нотума. Поскольку между старой и новой сетями возникает своего рода «конкуренция» за приоритет, в случае регрессивных перестроек цикла могут возникать любопытные промежуточные эффекты, когда доминирование той или иной сети не так очевидно. Так, у *Lou teyeni* на взрослой стадии, сохраняется ювенильный признак каплевидной, не до конца сросшейся жаберной полости. У ряда видов рода *Corambe*, имеется как вентральный анус, так и лопасти нотума — элементы как предшествующей ведущей, так и новой ведущей сети. Иными словами, «старая новая» и «новая старая» сети образования замкнутой жаберной полости сосуществуют у ряда корамбид, хотя «нормальные свойства» предшествующей сети у них уже серьезно нарушены. Что, в конечном счёте, привело её к полной элиминации из онтогенетического цикла. Сохранение, в том или ином виде, элементов старой сети в новом цикле, где приоритет уже отдан новой сети — это ничто иное, как *рекапитуляция*. Сохранение элементов старой сети, возможно в том числе, и по причине того, что она все еще необходима, для окончательного формирования новой сети.

Разграничение цикла и линии, таким образом — вполне возможная вещь. Несомненно, что все без исключения нотаспиды *еще полностью лишены* ключе-

вого приобретения дорид — морфогенетической сети образования замкнутого жаберного кармана, а также замкнутых карманов ринофор. По этой причине, хотя они и принадлежат той линии, которая впоследствии привела к появлению голожаберных моллюсков-дорид, их ключевая новая морфогенетическая сеть еще *не сформировалась*. В тоже время, сосуществование в пределах криптоб-ранхиальных дорид, как старой сети (ставшей дополнительной, скоротечной промежуточной фазой, которая, тем не менее, все равно остается очень важным морфогенетическим этапом для образования окончательной, теперь приоритетной сети — жаберного кармана), так и новой, оставило возможность для последующей редуцированной перестройки жизненного цикла и своеобразного «реванша» старой сети, вновь получившей приоритет.

Принимая во внимание все сказанное, следует отметить, что в филогенетику, как бы она не понималась ныне, несомненно также стоит вновь вернуть такое ныне там «полузапрещенное» понятие как *ключевой филогенетический признак* (см. например Павлинов, 2005) отчасти сопоставимый, и являющийся переформулированием классического понятия, широко распространенного когда-то в российской эволюционно-мофрологической школе — *ароморфоza*. Вполне созвучным понятиям ароморфоza и ключевого филогенетического признака (хотя и отличным от них) является и редко используемый термин «основное звено развития» (см. Руженцев, 1953, 1960; Раутиан, 2006). Причем вернуть не как «экзотическое дополнение», а как вполне рабочий инструмент, позволяющий различать цикл и линию, по крайней мере, после того, как тот или иной цикл, определяющий тот или иной совершенно определенный таксон, миновал быструю переходную фазу («архаическое разнообразие» нестабильных, относительно короткоживущих циклов), и приобрел вполне определенные, консервативные черты. Очевидно, можно перечислять разные признаки, по которым нотаспиды отличаются от дорид, но несомненно, что тех основных, подлинно *ключевых* признаков, ответственных за формирование принципиально иной внешней формы дорид в сравнении с нотаспидами, совсем не много, и это прежде всего — дорсальные жабры, расположенные внутри жаберного кармана и замкнутые, отделенные друг от друга, карманы ринофор. Т.е. сформировалась совершенно новая, *ранее никогда не существовавшая* морфогенетическая сеть, ответственная за образование жаберного кармана и карманов замкнутых ринофор. Эта новая сеть стала у дорид *ведущим признаком*, получившим приоритет, а предшествующая сеть — *ведомой*, оставшейся лишь как своего рода важный технический элемент, без которого не может образоваться новая сеть.

Таким образом, делинеацию, разграничение того или иного цикла в контексте континуума-линии предлагается осуществлять путем фиксации *ведущих* и *ведомых* сетей, которые сопоставляются с ведущими и ведомыми признаками, т.е. отношения доминирования. Совокупность новых ведущих признаков, определяющих «лицо» нового таксона, предлагается обозначать ранее предложенным термином *ключевой филогенетический признак*. Возможно, что этот принцип может иметь глубокую практическую ценность и получит в дальнейшем новое обсуждение и развитие.

После того как новая сеть окончательно сформировалась, наступает «точка невозврата» эволюционных событий, после которого *полного возврата* к кон-

сервативному существованию предшествующего цикла невозможно. Наступление подобного необратимого события предлагается обозначить как *филогенетический клапан* (более подробно обсужденного выше). Предложенные здесь новые термины, такие как *ведущий* и *ведомый* признаки, *филогенетический клапан*, а также перформулированное понятие *ключевого филогенетического признака* составляет основу инструментария *онтогенетической систематики*. Используя их, предлагается постепенно создавать содержательную теорию изменения формы у организмов, важнейшей частью которой будет являться анализ и выявление *предшествующих* и *новых, ведущих* и *ведомых морфогенетических сетей*, приводящих к формированию соответствующих признаков на той или иной стадии онтогенетического цикла, и максимально однозначное, таким образом, определение последовательности модификации подобных сетей, т.е. определении максимально однозначного направления эволюции. Очевидно, что указанных терминов и принципов будет не достаточно для построения подобной теории, но следует помнить, что это — лишь начало.

Система наследования любого организма, таким образом обладает *ограниченной памятью* своих пошлых преобразований. Отдельные ее элементы могут сохраняться в онтогенетическом цикле на огромных филогенетических дистанциях — таких как сохранение рудиментарных жаберных щелей на ранних стадиях эмбриогенеза млекопитающих. В тоже времени, как отдельные признаки, так и целые их комплексы, могут *навсегда* исчезать из онтогенеза той или иной группы, никогда не восстанавливаясь (по крайней мере, на уровне внешних проявлений), даже на самых ранних стадиях индивидуального развития. Так, все попытки обнаружить рудименты радулы у ранних ювенильных экземпляров двустворчатых моллюсков, не увенчались успехом: этот признак полностью, и вероятно *необратимо* (по крайней мере, на уровне *естественных* процессов), исчез из всего онтогенетического цикла *Bivalvia*. Сходным образом, любой из известных голожаберных моллюсков отряда *Nudibranchia s.str.* (т.е. без группы дорид), полностью лишен настоящей жабры (ктенидия), на любой из стадий онтогенеза. В любой взятой группе организмов, можно найти бесчисленные примеры, как ограниченной памяти онтогенеза, так и полного забвения той или иной структуры. Это дополнительно обосновывает высокую практическую ценность понятия филогенетического клапана, введенного выше.

Так любая находка представителя настоящих голожаберных моллюсков отряда *Nudibranchia*, обладающего настоящим ктенидием, станет подлинной сенсацией, поскольку, наиболее вероятно, будет представлять собой одного из потомков наиболее древней их переходной к нотаспидам группы, еще сохранявшую настоящий ктенидий, и в силу максимальной близости к предковому таксону, *еще* сохраняющую механизмы формирования настоящего ктенидия. При всех, самых немыслимых вариациях формы, тех более чем тысячи видов современных *Nudibranchia s.str.* (= *Cladobranchia*), не для одного из них, базального ли или терминального, настоящий ктенидий не известен. Вероятность нахождения этой структуры у большинства таксонов этой группы, согласно принципу филогенетического клапана, таким образом, стремится к нулю. Сходным образом, стремится к нулю вероятность нахождения радулы у любого из современных двустворчатых моллюсков. В качестве более сложного примера можно при-

вести голожаберных моллюсков из отряда Dorigidacea, дорид. У них на стадии велигера еще сохраняется древний признак наружной раковины, несомненная рекапитуляция взрослого состояния целого ряда заднежаберных моллюсков, но на взрослой стадии, наружная раковина у дорид *необратимо* исчезает. По меньшей мере, среди полутора тысяч известных видов этой группы, нет *ни одного*, у которого бы имелась наружная или внутренняя раковина. Таким образом, возможность нахождения *взрослой* современной дориды с наружной раковиной также стремится к нулю. Специалисты по каждой конкретной группе организмов, несомненно, смогут представить множество других примеров возможности оценить вероятность *восстановления* того или иного утраченного признака, в той или иной группе. Возможность подобной оценки также должна войти в арсенал методов онтогенетической систематики — путем составления таблиц, в которых будет констатирована возможность или невозможность восстановления того или иного признака после утраты, в той или иной группе.

Онтогенетическая систематика и гомология: практический инструментарий таксономиста

Понятие гомологии является одним из сложнейших в биологии, и без констатации, что та или иная структура является гомологичной, никакое подлинно систематическое и эволюционное исследование невозможно в принципе. Широко используемые в систематике и сравнительной морфологии наборы так или иначе связанных признаков, структур организма (или сетей, о которых говорилось в предыдущем разделе) — это прямое выражение до сих пор в деталях не открытого молекулярного языка макроморфологических программ. Не владея им целиком на молекулярном уровне, мы можем успешно оперировать макроморфологическими гомологиями, вполне отчётливо понимая, в каком смысле рука человека, крыло птицы и летучей мыши с одной стороны гомологичны, а с другой стороны, чем отличаются детали этой гомологии. Поэтому, парадоксальным образом, на уровне традиционной систематики, нет ничего более практического и однозначного, сверхочевидного, чем представление об обязательной гомологии большинства структур, с которым имеет дело систематик, *но* в пределах той или иной, строго ограниченной, группы организмов. Происходит это конечно, вовсе не по некой мистической причине, а как раз потому, что никак не хочет признать филогенетика: традиционная систематика обладает сверхдифференцированной теорией систематической иерархии (см. выше), которая без понятия гомологии — ничто, а филогенетическая систематика — нет. Но не потому, что это невозможно для филогенетики, а по причине того, она в определенной степени, сама наложила целый ряд запретов на использование иерархии гомологичных признаков в своем аналитическом аппарате. Например, не вызывает сомнений, гомологичность жабры в пределах отряда дорид и подкласса заднежаберных, но уже между традиционными группами заднежаберных и переднежаберных гастропод, гомологичность жаберного аппарата, иногда ставится под сомнение.

Постоянный процесс детализации и уточнения строения морфологических структур, приводит к открытиям все более и более тонких и дифференцирован-

ных гомологий, позволяя, таким образом, делать гораздо более точные систематические и эволюционные выводы (см. примеры для тонкой гомологии буккальных помп у голожаберных моллюсков-дорид — Мартынов, 2009, и артикуляционных гребней у офиур — Martynov, 2010b). И в том, и другом случаях, уточненные гомологии, учитывающие онтогенетические паттерны развития той или иной структуры, позволили предложить принципиально новые систематические решения и постулировать ранее не известные направления эволюции. Весьма точно, сложившееся в настоящий момент положение, вокруг понятия гомологии, описывается следующим утверждением: «Даже если теоретические концепции типологической гомологии эксплицитно больше не являются частью современной биологии, то она все еще остается интуитивным основанием для практического использования этой концепции в биологической систематике» (см. Юрченко, Захаров, 2007, с. 541). С той важнейшей поправкой, что речь, разумеется, не идет об *интуиции*, а, напротив, о сложнейшей системе иерархии гомологических признаков, определяющих таксоны, которую любой профессиональный систематик сможет описать объективным образом.

«Очевидное» гомологическое сходство на уровне результата, как оказалось, имеет очень сложные соответствия на уровне порождающего процесса. Как следствие этого, в течение второй половины XX века классическое понятие гомологии, базирующееся в основном на сравнительно-морфологическом методе, оказалось во многом разрушенным (см. например, Roth, 1991; Шаталкин, 2003; Brigandt, 2003; Scholtz, 2005; Любарский, 2007 и мн. др.). Проблема заключается в том, что «способ записи» морфологических признаков в молекулярных структурах и пути их формирования в онтогенезе, оказались не простыми и тривиальными, а сложными и неоднозначными. Именно благодаря этому, один и тот же ген может участвовать в образовании «негомологичных» на уровне макроморфологии структур, и наоборот. Подчеркнем в связи с этим, что разрушение привычного сравнительно-морфологического понятия гомологии не означает, что не существует уникальных морфологических паттернов, сложившихся в том или ином онтогенетическом цикле, и которые явно даны нам в виде уникальных комплексов макроморфологических структур. По этой причине, мы «имеем право» на сравнительно-морфологический, в своей основе, анализ уникальных комплексов признаков, без (пока) детального знания как именно информация о них распределена в молекулярных структурах и морфогенетических процессах. Что и будет использовано, с той или иной степенью непротиворечивости, для последующего анализа.

Сверхдоминирование слишком поверхностно понятого филогенетического мышления во второй половине XX столетия, и превратившееся сейчас, в некоторую, почти рефлекторную аксиому, привело к тому, что целый ряд достаточно очевидных достижений традиционной систематики, был превратно истолкован, и в настоящее время, почти предан забвению. В известном смысле, сейчас время, для их нового переоткрытия. Кратко, уникальный инструментарий традиционной систематики заключается в том, что фактически вне каких бы то ни было эволюционных, онтогенетических, молекулярных или любых иных моделей их исторических преобразований, имеется возможность совершенно недвусмысленного отнесения (атрибутирования) любого не известного, только

что обнаруженного экземпляра к совершенно определенному, уже известному таксону систематической иерархии. При этом, строго говоря, для систематика не имеет значения, какое именно положение, относительно других таксонов систематической иерархии, занимает та или иная группа. Т.е., безусловно, это имеет ключевое значение, но лишь, до определенной степени. Обычно в рамках той группы, в которой тот или иной систематик является профессионалом, т.е. в пределах некоторой более или менее крупной систематической группы — отряда, класса, и обычно, не более чем, типа. Здесь следует сделать замечание особого рода. Именно иерархические взаимоотношения между типами многоклеточных животных, их предполагаемые родственные связи, до сих пор являются крупнейшей проблемой биологии как науки. И тот «типологический хаос», который позволяет современной филогенетике, с видимым удовольствием, констатировать «принципиальную несостоятельность» традиционной систематики, во многом относится именно к проблеме гомологического соответствия и эволюционного «взаимопревращения» типов Metazoa. Несомненно, несколько отдельных монографий, можно посвятить только тому, как именно объединялись те или иные типы многоклеточных животных, и какие именно названия этим группировкам предлагались на протяжении всей истории зоологии. Например, после распространения эволюционной идеи, типы Metazoa в систематической иерархии располагают более-менее от «простого» к «сложному», т.е. простейшие (s.l.) и губки, всегда будут в начале, а хордовые — в конце иерархии. До этого, напротив, доминировала система, уходящая корнями в работы натурфилософского периода, при которой более сложные позвоночные, как правило, предшествовали, губкам и простейшим, причем такая система, консервативно сохранялась и почти 50 лет спустя, после первой публикации «Происхождения видов...» (!) (см., например, *Zoological Record for 1905*). Нередко, для объединения типов использовались лишь поверхностно истолкованные, и легко независимо возникающие структуры, такие, как вооруженные хоботки у *Acanthoscephala* и *Kinorhyncha* (обсуждение см. например, Малахов, 1980). Все это способствовало формированию «плохой» репутации вокруг традиционных систематики и эволюционной морфологии, как исключительно субъективных областей. Несмотря на это, профессиональным систематикам, в известном смысле, этот факт не причиняет значительных неудобств в практической работе. Один и тот же набор видов, например, фауны России, можно представить в нескольких самых различных системах высших таксонов — сами виды и другие более устойчивые таксоны, от этого никак не изменятся. Можно расставить все известные типы многоклеточных животных исключительно в алфавитном порядке, и диагностическая способность подобной таблицы отнюдь не исчезнет, а возможно, станет даже более наглядной.

Подобный факт значительной независимости, собственно систематики, от моделей исторического преобразования таксонов, отнюдь не означает, что такой дуализм является идеалом биологии, не смотря на всю его эвристическую ценность. Напротив, именно по рубежу типология/эволюция, сформировалась во второй половине XX века филогенетическая систематика, но несмотря на все претензии которой на построение именно такой строгой теории эволюционной систематики, к исходу первого десятилетия XXI века, была почти полно-

стью замещена парадигмой молекулярной филогенетики, которую содержательная теория преобразования формы организмов, строго говоря, не интересует вовсе (см. например, Nei, Kumar, 2000; Felsenstein, 2004; Лукашов, 2009 и мн. др.). «Финальная» стадия почти полувекового последовательного применения идеи эволюции к исходно типологической систематике, привела не к искомой строгой теории исторических преобразований организмов, а напротив, к новому «молекулярному» хаосу, в котором устойчивые единицы просматриваются не более, чем они имелись и в любой эволюционно-морфологической системе. Вопреки распространенному мнению о ценности такого подхода, с точки зрения биологии как таковой, он может быть рассмотрен скорее, как *неустранимый недостаток*. Подлинная теория эволюции, должна включать однозначно, а не статистически сформулированные, причины, способы, и порядок формирования той или иной ключевой (типовой) организации в исторической перспективе. Одной из сверх задач данной книги, является как раз, необходимость демонстрации того, что традиционная систематика является ключевой в решении этой задачи, а не подсобной дисциплиной. Но для того, чтобы ввести систематику в круг эволюционно-интерпретируемых наук (в который уже раз), предлагается не ломать весь её уже существующий инструментарий, и все строить заново, как последовательно предлагала *фенетика* (Sokal, Sneath, 1963), *филогенетическая систематика* (Hennig, 1966), *компьютерная кладистика* (являющаяся, в определенном смысле, гибридом между фенетикой и филогенетической систематикой, см. например Wiley et al., 1991; Расницын, 2002), и, наконец, *молекулярная филогенетика*, а напротив, ре-интерпретировать его, уже имеющееся, чрезвычайно богатое содержание, в историческом, т.е. во многом, онтогенетическом, измерении.

Прежде всего, тот факт определенного дуализма, в котором традиционная систематика существует до сих пор, факт отсутствия не только ее реальной смерти, но, и напротив, определенного расцвета, даже в современную эпоху (см. необычайный подъем специализированного систематического журнала *Zootaxa* именно в первое десятилетие XXI века), несомненно свидетельствует в пользу того, что структурный подход сам по себе, оказался неустранимо практическим, необычайно рабочим инструментом. Упомянутый дуализм, тем не менее, заключается в том, что после того, как традиционный систематик завершает атрибутирование того или иного экземпляра, к совершенно определенному таксону, он также должен найти (или по крайней мере, принять), определенное место для этого таксона в теории исторических преобразований формы организмов, условно скажем, филогении. Здесь не предлагается полностью отказаться от указанного дуализма систематики, но напротив, предложить такую концептуальную основу, которая бы позволила сделать «зазор» между типологией и эволюцией минимальным. На протяжении всей книги, была продемонстрирована значительная продуктивность, реалистичность и практичность рассмотрения эволюции, а значит и филогении, как производной от модификаций онтогенеза. По этой причине, в качестве приближения к подобной теории, которая бы минимально противоречивым образом, объединила бы «неподвижную» систематику современных структур организмов и процессы их исторического преобразования, предлагается рассматривать любой устойчивый, дифференци-

рованный таксон выше вида, как модель предкового онтогенетического цикла.

Таким образом, любой «хороший», устойчивый, независимо подтвержденный таксон, характеризуется набором совершенно определенных гомологий, неизменных в пределах данного таксона. Так, любой вид, относящийся к классу офиур, обладает совершенно специфическим набором скелетных элементов (см. Martynov, 2010b), остающихся *неизменными*, при всем многообразии их формы, пропорций, и степени выраженности. Атрибутируя (относя), ранее никогда не известный (только что обнаруженный) экземпляр, например к классу *Orphiuroidea* (офиур), мы таким образом, предполагаем, что он будет обладать совершенно определенным набором элементов скелета/органов. И в том случае, если мы находим не полный набор таких элементов, или какие-либо из этих элементов *существенно* модифицированы в сравнении с большинством таксонов данной группы (любой систематик подтвердит, что такое возможное существенно отличие — реально существующий феномен), ставится, таким образом вопрос о соответствии данного таксона модели его предкового онтогенетического цикла, подразумевающий наличие/появление совершенно определенных стадий и признаков. Вывод об эволюционной вторичности или предшествовании данного взятого таксона, данной взятой модели онтогенетического цикла, возможен только в случае, если мы уже будем иметь общие модели предковых циклов потенциальных предшественников анализируемого таксона. Анализ других таксонов позволит протестировать, те или иные, общие и частные модели предковых онтогенетических циклов. Прекрасным примером корректного атрибутирования аберрантных таксонов, которые лишены целого ряда свойств, характерных для большинства таксонов данной группы, является выше подробно разобранные педоморфные офиуры и голожаберные моллюски-дорида. При всех их, на первый взгляд, первичных («архаических») признаках, указывающих на первый взгляд, на необходимость рассматривать указанные таксоны как *первичные*, по отношению к *остальным* офиурам и голожаберным моллюскам-доридам (*базальные* в терминах филогенетической систематики), хорошо разработанная модель предкового онтогенетического цикла, четко указала на их вторичное, по отношению к подлинным предковым офиурам и доридам, происхождение, обусловленное гетерохронными регрессивными сдвигами онтогенетических циклов.

На первых этапах формирования таких общих моделей для понимания «меж-типового» взаимодействия, одна из сверх-задач онтогенетической систематики, таким образом, будет заключаться в том, чтобы преодолеть казалось бы, непреодолимую границу в попытках гомологизации, тех или иных, на первый взгляд, морфологически очень различных структур, между различными типами многоклеточных животных. Продемонстрировав, таким образом, их некогда бывшее единство на уровне, тех или иных, предковых онтогенетических циклов. Онтогенетической систематике, таким образом, прежде всего, требуется еще более тщательно разработанная теория морфологических гомологий. Подобная теория в настоящее время в полном виде отсутствует, но имеются ее отдельные элементы, как в виде крупных блоков (так называемая сравнительная морфология или анатомия), так и в виде диагнозов и определений признаков конкретных таксонов. Представляется, что будучи специально разработанной, по

степени точности такая теория гомологий не будет уступать аппарату традиционных точных наук.

За разработкой подобной теории — будущее систематики. В том числе, и по той причине, что любая, достаточно дифференцированная гомология обычно ответственна за определение совершенно конкретного таксона. Что, в свою очередь, должно подразумевать, её соответствие определенному дискретному блоку молекулярной макроморфологической программы, своего рода «супергену», не имеет значение, как именно в реальности, осуществлено «техническое» распределение информации о записи этой структуры в молекулярной системе наследования, и путей ее реализации в онтогенезе. Подобная методологическая редукция вполне сопоставима с до-молекулярной классической генетикой. Не имея даже представлений о реальном носителе наследственных свойств, классическая генетика, делала, с той или иной, степенью приближения, успешные экстраполяции о распределении дискретных признаков. Развивая теорию онтогенетической систематики, мы предлагаем двигаться дальше, и ввести допущение, что уникальный набор признаков *любого* устойчивого таксона, может быть вполне успешно сопоставим с внешней манифестацией молекулярной макроморфологической программы. Таким образом, описывая наборы признаков систематической иерархии, мы вовсе не занимаемся лишь некоторой информационной, обслуживающей детальностью, но, фактически строим приближение к описанию языка молекулярных макроморфологических программ любого организма.

Это также подразумевает, что любая по настоящему новая, революционная надтиповая группировка, будет подразумевать и совершенно революционные изменения наших представлений о морфологических гомологиях. Гомологиях совершенно определенных, а не только общих указаний, например, что у приапюлид возникли конечности, а у онихофор, они, напротив, исчезли, и образовались, таким образом, нематоды (см. Малахов, 2009), или часть аннелид, утратила сегментацию, и превратилась, таким образом, в сипункулид и эхиурид (см. Nalaynuch et al., 2002). Без детальных и последовательных рядов трансформаций (обосновать реалистичность которых невозможно без модели предкового онтогенеза), сопровождающихся структурными диагнозами (областью традиционной систематики), и указывающими, какая именно структура, и на каком именно этапе, входила в нее как подчиненная (или попросту недифференцированная часть), в другую структуру, более общего порядка, двигаться, далее, в направлении построения общей теории содержательной систематики (идеалу подлинно *эволюционной* систематики), невозможно.

Диагноз таксона как модель предкового онтогенетического цикла

Любой организм, и что важнее любой признак потомка относительно онтогенеза предка, таким образом, предстаёт как баланс между регрессом (=педоморфозом) (уменьшение числа элементов/стадий в сравнении с предком) и прогрессом (увеличением числа элементов/стадий в сравнении с предком). В случае, если число явных личиночных черт доминирует у взрослого организма, как у целого ряда глубоководных офиур и некоторых голожаберных моллюс-

ков, следует говорить о педоморфозе в узком значении этого термина. Иными словами, любая структура может иметь прогрессивное (увеличенное) или регрессивное (уменьшенное) выражение относительно таковой предковой структуры. Многие факты указывают, что подобный паттерн и является основой любого *морфогенетического языка* онтогенезов, с помощью которого в конечном итоге ткётся сложное морфологическое полотно конкретного таксона.

Диагноз любого таксона выше вида таким образом является моделью, приближающейся к описанию структуры онтогенетического цикла когда-то реально существовавшего единственного предкового вида. Т.е. его дефиниция предполагает, что все включённые в данный таксон группы должны обладать определённым онтогенетическим циклом. Кроме того, за определённым циклом стоят конкретные молекулярные механизмы, его определяющие, которые со временем будут раскрыты. Так, постларвальные онтогенетические стадии криптобраниальных дорид хоть с какой-то степенью детализации известны всего для 2–3 видов, в то время как всего известно более полутора тысяч видов *Cryptobranchia*. Согласно же предлагаемому диагнозу и модели исходного предкового онтогенеза, у всех без исключения современных видов криптобраниат в онтогенезе должна быть стадия с незамкнутыми задними лопастями нотума, затем соединяющимися с образованием удлинённого асимметричного жаберного кармана, постепенно выравнивающегося и переходящего в округлый дефинитивный. Т.е. адекватный и проработанный диагноз и модель предкового цикла должны обязательно обладать таким элементом прогностичности, включающим обязательное появление в онтогенезе целого ряда определённых признаков. В противном случае, должны быть предоставлены твёрдые и недвусмысленные доказательства, что те или иные элементы онтогенеза редуцировались/выпали. Далее, при наличии значительного числа противоречащих признаков, принимается решение о гетерогенности данного таксона. Таким образом утверждается, что это независимый онтогенетический цикл, происходящий от других предков.

Например, сейчас очевидно, что первоначально включённый в семейство корамбид — вероятно, исключительно по внешнему сходству - недавно описанный (Valdes, Bouchet, 1998) глубоководный род *Echinocorambe*, принадлежит, напротив, к семейству *Akiodorididae* (Мартынов, 2009; Millen, Martynov, 2005), а возможно даже является ювенильной стадией одного из родов этого семейства — *Doridunculus* (рис. 5 С). Переводя это на язык того подхода, который последовательно проводится в настоящей работе — принадлежит к близкому, но другому предковому онтогенетическому циклу. Как *Onchidorididae* (с входящими в их состав педоморфными корамбидами), так и *Akiodorididae* возникли как редуциционные модификации исходного онтогенетического цикла криптобраниальных дорид (рис. 4). Т.е. и в том, и в другом случаях жаберная полость перестала развиваться и возникли очень похожие обусловленные гетерохронией типы организации с задними лопастями нотума. Но онтогенетическим циклом криптобраниального типа обладает множество различных родов и семейств *Cryptobranchia*. В случае, если явления гетерохронии, регулирующие образование жаберного кармана, возникнут у криптобраниат, например, с различной радулой, это приведёт к появлению *различных фанеробраниат*, т.е. в нашем случае *Onchidorididae* и *Akiodorididae*.

Онтогенетическая систематика стремится таким образом к более точному определению причин и следствий. Например, фанеробранхиальная организация у дорид могла возникнуть только *после* криптобранхиальной. Подобная возможность строгой констатации *только определённого направления* эволюции в рамках формирующегося языка теории онтогенетической систематики получила название *филогенетического клапана*. Это противоположно кладистическому подходу, где почти «всё возможно», а любое противоречие можно объяснить недостаточной выборкой признаков и таксонов. Основным в онтогенетической систематике, является, таким образом, построение модели, объединяющей основные онтогенетические параметры исходных (предковых) и производных (вторичных) циклов. В качестве параметров этой модели могут быть затем описаны *любые* процессы дифференцировки в любом из производных таксонов данного взятого предкового онтогенетического цикла. Приближения к подобным моделям построены для комплекса внешних признаков головоногих моллюсков отряда Doridacea (рис. 4) и офиур семейства Ophiuridae (рис. 7). Для каждого комплекса признаков могут быть построены свои отдельные модели. Детальная история генеалогии конкретных таксонов может быть затем построена с использованием как таксономической иерархии, так и формальных филогенетических деревьев.

В заключении этого раздела необходимо подчеркнуть, что совершенно непродуктивно сравнивать некую степень биологического прогресса между, например, птицами и нематодами (хотя ряд определённых выводов вполне возможен и на таких огромных дистанциях). Подобные свехобобщения ведут к отрицанию как возможности измерить прогресс, так и «анагенетическую», содержательную компоненту филогении, ставшую основной парадигмой всей современной систематики (Hennig, 1966). Напротив, сравнение дихотомической вилки прогресс-регресс относительно ближайших предков и по конкретным признакам, а не некоторой «общей организации», обладая при этом общей теорией онтогенетической систематики, задающей определённое направление эволюции, исходя из реально существующих у живых организмов процессов - может стать основой и для развития количественных методов онтогенетической систематики, *измеряющих* как структурные, так и метаболические изменения, возникшие при происхождении тех или иных групп. Это может стать также и дополнительной проверкой корректности уже постулированного направления эволюции, поскольку очевидно, что для целого ряда как структурных, так и метаболических изменений можно задать только определённый порядок дифференциации и констатировать невозможность обратного перехода, по крайней мере, с идентичными параметрами. Назовём это *филогенетическим клапаном*.

Необратимость эволюции. Филогенетический клапан

Филогенетический клапан — ключевое понятие при определении направления эволюции. Он «пропускает» признаки в одном направлении и не пропускает в обратном. Построение и констатация филогенетического клапана для тех или иных признаков/групп признаков является важнейшим *итогом* реконструкции направления эволюции. Концепция филогенетического клапана базируется

на известном законе Долло (Dollo, 1893) о необратимости эволюции (в той или иной форме предложенным ранее Уоллесом (Wallace, 1855) и Дарвином (Darwin, 1859), см. также Красилов, 1977), с той существенной поправкой, что *частичный* возврат предковых онтогенетических программ потенциально возможен и в реальности осуществлён в целом ряде групп. На возможность частичного возврата предковой морфологии указал П.П. Сушкин в своей блестящей, но малоизвестной работе (Сушкин, 1915; см. также работы: Соболев, 1924 и Шишкин, 1968). В недавнее время правомерность формулирования закона Долло была поставлена под сомнение (см. например Brandley et al., 2008; Collin, Miglietta, 2008), но по вполне очевидным причинам так и не была «окончательно» опровергнута (см. Goldberg, Igi, 2008). Систематическая эволюционная биология в XIX веке стала как раз той наукой, в которой понятие полной или частичной необратимости преобразований были краеугольным, а не маргинальным элементом. Напротив, в этот же период в физике всё ещё доминировала классическая термодинамика, один из основных постулатов которой являлся как раз тезис о *полном возврате* системы к исходным условиям с одновременно полным забвением истории преобразований этой системы (см. например Prigogine, Stengers, 1984). И основное развитие нелинейной термодинамики, где та или иная степень необратимости процессов играет ключевую роль, произошло уже в в первой трети XX века, т.е. много позже формулирования (пусть пока ещё очень робкого) понятия необратимости в эволюционной биологии.

Яркий пример подобного частичного возврата находим у представителей двух совершенно различных классов моллюсков — архаичных хитонов (класс Polyplacophora) и представителей одной из терминальных групп брюхоногих моллюсков (класс Gastropoda) — семейства Corambidae (рис. 10). Консерватизм исходных предковых морфогенетических параметров онтогенеза хорошо иллюстрируется данным примером, когда элементы исходной программы могут быть в некоторых случаях частично восстановлены, такие как вентро-терминальное расположение ануса и паттерн расположения жабр у двух безоговорочно далёких и напрямую неродственных представителей различных классов моллюсков, как голожаберные брюхоногие моллюски (рис. 10 В, D) и хитоны (рис. 10 А, С). По любым другим признакам между доридами семейства Corambidae и хитонами сходства нет. Это также свидетельствует о том, что регрессивный по фенотипическим проявлениям организм может сохранять на уровне генетической информации элементы полного онтогенетического цикла по крайней мере его ближайших предков. Часть неотенических хвостатых амфибий факультативна, т.е. изменения внешних условий либо инъекция гормона роста тироксина способны вызвать фенотипическое превращение пedomорфного аксолотля во взрослую амбистому. В то же время, у хвостатых амфибий из других семейств, например протеев и сиренов, метаморфоз невозможно вызвать даже сверхдозами тироксина (Смирнов, 1991). Это, возможно, свидетельствует либо в пользу утраты определённых генов, либо молекулярных путей их проявления.

Данный пример хорошо иллюстрирует один из важнейших принципов онтогенетической систематики, который заключается в теории эволюционной последовательности форм организации (включающей сложную иерархию различных признаков), каждая следующая из которых могла возникнуть только как

модификация предыдущей, но не наоборот. Тогда как *частичный* возврат очень древних морфогенетических программ оказался возможным, например, в глубоко «терминальном» семействе Sorambyidae, все остальные комплексы признаков не позволяют рассматривать ни организацию корамбид как *непосредственно* предковую для хитонов, ни наоборот. Таким образом, для того чтобы *минимально противоречиво* соединить морфологию хитонов и корамбид, нам понадобится констатация наличия целого ряда других переходных форм организации, некоторые из которых могут оказаться не известными в современной фауне. Подобный подход, безусловно, невозможен без детального знания всей таксономической и признаковой иерархии, которая *уже* была построена традиционной систематикой для всего типа моллюсков. Своеобразной оценкой правдоподобности моделей переходной организации (в случае, если отсутствуют известные переходные формы) может послужить другой обычный принцип традиционной систематики — а именно, возможность отнесения того или иного *отдельного организма* к совершенно определённым виду, роду, семейству, и т.п. Таким образом, реконструкция будет тем реалистичней, чем более существенное сходство общей конструкции организма (т.е. существенное сходство целого ряда *комплекса* признаков) позволяет рассматривать, — например, реконструированные морфологии предковой организации (не известные в современной фауне) двух совершенно различных типов в рамках одного семейства или даже рода.

На пути построения общей теории содержательной систематики

Определение направления филогенетического клапана осложнено основным паттерном механизма эволюции — потенциальной возможностью появления похожих как прогрессивных, так и редуцированных изменений одного и того же признака, группы признаков — явления, специально подчёркнутого в этой работе и данном разделе. Именно поэтому так важно рассматривать их модификацию/эволюцию в рамках уже целостных континуальных онтогенетических циклов, признание чего также составляет важную компоненту теории онтогенетической систематики. Иначе говоря, исходя из реальных особенностей биологических процессов, мы должны *сначала* установить базовые для всех крупных групп онтогенетические циклы, а потом уже *выводить* на их основе *производные циклы* всех последующих групп уже открытой систематикой таксономической иерархии, т.е. по сути построить *общую теорию систематики*.

Между тем, подобная теория базовых онтогенетических циклов классов, типов, надтипов в настоящее время отсутствует. Имеются отдельные её элементы, но целостной картины мы безусловно не имеем. В противном случае мы бесконечно будем вращаться среди дилеммы: первичный — производный, продвинутый — редуцировавшийся («деградировавшийся») и никогда не придём к определённому решению, - например, являются турбеллярии основой организации всех билатерий или сильно упрощённой личинкоподобной взрослой формой более высокоорганизованных организмов. Поэтому конкурировать в будущем за наиболее реалистичный порядок выявления новшеств в эволюции той или иной группы будут не те или иные отдельные данные в пользу того или иного сценария, а их соответствие общей теории систематики (и онтогенеза)

данной группы таксонов. Не исключено, например, что многие ключевые типы билатерий, например, моллюски или хордовые, сформировали свою прогрессивную организацию, пройдя через регрессивную фазу, в течении которой были разрушены многие элементы предкового онтогенетического цикла.

Несомненно, подобная теория невозможна без первоначального индуктивного в своей основе исследования бесчисленных таксонов систематической иерархии. Но это уже было сделано всей предшествующей практикой, в явной (постлиннеевской) форме, уже в течении почти 250 лет — значительным числом систематиков, морфологов, эволюционистов и, в известной степени, физиологов. Мы уже имеем теорию систематической иерархии, имеем элементы теории подлежащего процесса — наследуемого онтогенетического роста, но самой теории онтогенетической систематики, т.е. теории становления и распадов онтогенетических циклов — у нас нет. Между тем отсутствие подобной теории — основной недостаток всей современной биологии. Это позволяло выдвигать возражения против теории эволюции, указывая на принципиальную неточность филогенетических реконструкций и недоказуемость определённого направления эволюции, обоснование чего нередко приписывается Попперу (см. например, Расницын, 1988; Rieppel, 2003; обсуждение см. Kluge, 2009). Между тем, именно построением теории базовых онтогенетических циклов, например для основных типов билатерий, мы создадим основу для построения общей теории исторических преобразований онтогенезов, т.е. общую теорию онтогенетической систематики. Из которой в свою очередь будут *выводиться* теории преобразований групп меньшего таксономического ранга в качестве следствий. Только в рамках построения, обсуждения и развития подобной общей теории возможно дальнейшее движение в этой уже сверхусложнённой (нередко неоправданно) области, где, казалось бы «всё сказано».

Примечательно, что о необходимости общей теории эволюции формы организмов снова заговорили в самое недавнее время (например, Pigliucci, 2007). При этом, продолжая общетеоретический подход к редукции «частных вопросов биологии», который хорошо прослеживается у Уоддингтона, объектом такой теории должна стать не вся сложнейшая иерархия организмов, а ряд таких же вполне общих концепций, но которым почти не уделялось внимания в СТЭ: пластичность фенотипов, эпигенетическая наследственность, сложные адаптивные ландшафты и т.п. (см. например, Pigliucci, 2007; Whitfield, 2008). Упоминается даже «eco-evo-devo», но не систематика. Т.е. систематика до сих пор воспринимается преимущественно как некая статическая база данных, откуда при необходимости можно черпать любые примеры и доказательства для неких общих «надтеорий» эволюции.

Между тем, теория эволюции первоначально *была создана* именно для объяснения открытого систематиками и морфологами неслучайного, преимущественно иерархического паттерна структуры организмов. И будущая общая теория может быть только такой теорией, которая минимально противоречиво объяснит подобную структуру разнообразия и ключевые моменты его *морфологического формирования*. Объяснения требуют не абстрактные преобразования таких же абстрактных геометрических фигур или фрактальных структур (пусть даже подразумевая, что заняты поиском общих принципов эволюции, которые

затем могут быть приложены к развитию любого организма, см. например Богатых (2006) или происхождению таксономического разнообразия (Гелашвили и др., 2010), а вполне определённая историческая последовательность преобразования формы живых организмов, которая *уже произошла*, и стала итогом почти 4 миллиардов лет геологического и биологического развития совершенно определённого дискретного тела, отдельного от других подобных космических образований — планеты Земля. Только подобный подход может привести к общей теории изменения форм у организмов. С развитием подобной теории постепенно отойдёт в прошлое тот упрощённый формальный анализ, в рамках которого все признаки воспринимаются как дискретные и легко комбинируемые, а модель для филогении можно строить на основе отношений трёх гипотетических таксонов. Т.е. постепенно элиминируется та основа, которая позволяет говорить о принципиальной неточности и недоказуемости филогении. Интегрировав в эту теорию информацию о молекулярных механизмах морфогенеза, мы фактически построим общую теорию изменения формы организмов. Т.е. теорию эволюции в её исходном значении. Это, разумеется, не означает, что все без исключения разделы подобной теории могут быть удовлетворительно разрешены в ближайшее время. Но по крайней мере общую картину эволюции онтогенезов после оформления подобной теории мы будем представлять себе *однозначно* и, например, последовательность образования (общее направление преобразований) небольшого числа основных предковых циклов Metazoa и Bilateria мы будем понимать также чётко и однозначно, как и то, что ткацкий станок с перфокартами *предшествовал* появлению микрокомпьютера, а не наоборот.

Общие принципы онтогенетической систематики

Сформулируем несколько основных положений, которые лежат в основе подхода, который предлагается называть *онтогенетической систематикой*:

1. Единица эволюции, филогении и систематики — не клада, а онтогенетический цикл.
2. Онтогенез определяет эволюцию, а не наоборот. Отсюда — онтогенез основа для филогении, а не наоборот.
3. Первичная процедура классифицирования сама по себе не связана с порядком исторического или индивидуального возникновения объектов классифицирования, т.е. эволюцией и онтогенезом. Систематик атрибутирует тот или иной не известный организм на основе комплексов уникальных признаков, *достаточно гомологичных* в пределах данной взятой группы организмов. Классификационная схема, благодаря которой любой *еще не известный* экземпляр, может быть включен в нее, на основании соответствия уже известным наборам уникальных признаков, может быть также обозначена, как основной иерархический принцип систематики.
4. Эволюционная последовательность преобразования форм организации — это последовательность формирования и распада тех или иных онтогенетических циклов. Она формирует свою теорию, в известном смысле, независимую от процедуры атрибутирования, описанной выше.

5. Биологически-обоснованная объединенная теория исторических преобразований организмов должна наименее противоречивым образом интегрировать данные, получаемые от этих двух основных систематических процедур: атрибутирования экземпляров на степень соответствия уже известным уникальным комплексам признаков (таксонам) и теории преобразования этих комплексов (филогении в узком смысле). Такую общую теорию предлагается здесь обозначить как *онтогенетическая систематика*.

6. Онтогенез — единственный реальный хранитель *памяти* о предшествующих исторических преобразованиях. Т.е. онтогенез — единственный реально данный нам процесс, позволяющий максимально объективным, максимально *биологическим* способом, соединить две выше очерченные ключевые компоненты теории онтогенетической систематики: исторически независимую признаковую атрибуцию, и теорию филогении как таковую.

7. Преемственность признаков позволяет обнаруживать те или иные следы предкового онтогенеза (ограниченную память системы наследования), в даже значительно модифицированных признаках вторичных онтогенезов, т.е. сохраняется возможность (в большинстве случаев) для реконструкции филогенетических событий. Преемственность признаков также предполагает как их «тривиальную», «систематическую» гомологию в пределах той или иной конкретной группы, так и их глубинную гомологию между, на первый взгляд, очень различными таксонами.

8. Память онтогенеза максимально точна у ближайших видов, и максимальна неточна у самых далеких. Эти факты, позволяют придать эволюционно-независимой традиционной систематике подлинное, а не гипотетическое историческое измерение. Из этого также вытекает, бессмысленность поиска некоторой последовательности *всех* предков в *любом* онтогенезе. Такая последовательность может быть найдена только на ограниченных дистанциях, между совершенно определенными таксонами. Только последовательно конвертируя основной иерархический принцип систематики, в последовательность онтогенетических трансформаций, от таксона к таксону, можно построить общую теорию онтогенетической систематики, т.е. общую теорию преобразования формы организмов.

9. Поскольку является доказанным, что, те или иные, «подчиненные» признаки (например, ювенильные) одного онтогенеза, могут становиться «доминирующими» признаками другого онтогенеза (например, дефинитивными), и *наоборот*, это свидетельствует в пользу того, что эволюция происходит не в форме бесконечно и свободно варьирующих признаков вдоль «ветвей» филогенетического «дерева», а во многом в рамках целостных континуальных онтогенетических циклов.

10. Рассмотрение эволюции, во многом ограниченной совершенно определенными «технологическими» свойствами, того или иного онтогенетического цикла, дает, в свою очередь, возможность рассматривать диагноз любой систематической группы (таксона) выше вида как минимально противоречивую модель предкового онтогенеза, продуктами модификации которого являются все входящие в данную группу таксоны (потомки исходного предкового онтогенеза).

11. Исторические преобразования онтогенетических циклов (эволюция) могут сопровождаться, таким образом, регрессом (частным случаем которого яв-

ляется педоморфоз, редуцированное развитие того или иного признака относительно предкового состояния), так и прогрессом (=пераморфоз, прогрессивное развитие относительно предка), Оба этих процесса являются повсеместными у живых организмов. Любой вид, в определенном смысле является сочетанием как регрессивных (=педоморфных), так и прогрессивных черт. У целого ряда групп, личиночные признаки, доминируют в морфологии взрослых стадий явно, демонстрируя педоморфоз в узком значении этого термина.

12. Итоговая модель исторических преобразований онтогенетических циклов, может включать в себя иерархически заданный порядок появления таксонов, с указанием их основных структурных преемственных новообразований (*ключевых филогенетических признаков*; так достигается разграничение новых циклов в рамках уже существовавшей филогенетической линии), графическую модель морфологических трансформаций, а также древовидную схему образования новых онтогенетических циклов — таксонов систематической иерархии.

Рабочие принципы построения важного сегмента общей теории эволюции онтогенетических циклов

В идеале, построение общей теории онтогенетических циклов должно начинаться с анализа возникновения жизни как таковой. На практике, построение такой теории может идти крупными отдельными блоками, в зависимости от того, в какой большой группе систематик может максимально продемонстрировать свои профессиональные знания. Только при таком подходе, онтогенетическая систематика может претендовать на роль подлинной теории, а не только лишь еще одного «мертвого» термина, которыми полна история эволюционного учения. Одной из важных задач данной книги, является, таким образом, построение теории предковых онтогенетических циклов современных билатерально-симметричных животных (*Bilateria*). Поскольку к ним относится большая часть всего разнообразия типов многоклеточных животных, *Metazoa*, подобная задача вполне сопоставима с таким крупным блоком общей теории онтогенетической систематики, являясь. Сразу следует оговориться, что здесь не будет решаться задача происхождения *Bilateria* как таковых, а напротив, анализ того, какие онтогенетические и эволюционные механизмы ответственны за базальную радиацию этой группы. С решением этого вопроса будут найдены и подходы к происхождению *Bilateria*, что рассматривается как следующая задача. Иначе говоря, общие, проанализированные и продекларированные выше принципы должны быть воплощены в совершенно практическую плоскость, которая предполагает и получение *принципиально нового знания* об эволюции, той или иной, ключевой группы организмов, к которым, безусловно, относится *Bilateria*. Хотя бы потому, что наш вид, *Homo sapiens*, является интегральной частью билатерально-симметричных организмов.

Ниже, таким образом, приведены некоторые из частных рабочих принципов/задач, которыми мы руководствовались при дальнейшей работе:

1. Анализ степени непротиворечивости текущих представлений о базальной эволюции *Bilateria* и предковых онтогенетических циклов билатерий.

2. Анализ возможности гомологизации тех или иных структур не внутри отдельных типов Bilateria, но *между* ними.

3. Сравнение и реконструкция, насколько это возможно, целых жизненных циклов основных групп Bilateria, а не только тех или иных отдельных их признаков.

4. Итоговая реконструкция предковых онтогенетических циклов включает наименее противоречивое, с точки зрения текущего уровня знаний, синтетическое представление о гомологии тех или иных ключевых структур, интегрированных с точки зрения их онтогенеза.

5. В качестве итога анализа, представлена именно реконструированная *система предковых жизненных циклов* основных групп Bilateria. Т.е. заявленная в первой части книги теоретическая задача получит практическое исполнение.

Глава 6. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ И ТЕОРИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ПЕРЕХОДА МЕЖДУ ОСНОВНЫМИ ТИПАМИ *VELATERIA*

Постановка проблемы

Происхождение большинства типов *Metazoa* — одна из крупнейших проблем зоологии и эволюционной морфологии, и несмотря на обилие гипотез, удовлетворительное её решение вплоть до настоящего времени не было выработано. При попытках выяснить происхождение или филогению того или иного типа многие проблемы происходят от сравнения, с одной стороны, почти исключительно взрослых форм, а с другой стороны, — некой «усреднённой» типовой морфологии, именуемой планом строения, а иногда в духе доэволюционной типологии — архетипом. Вполне естественно поэтому, что все типовые диагнозы достаточно чётко определены и границы между 35 типами современных *Metazoa* представляются достаточно незыблемыми. Различия между моллюсками, аннелидами, иглокожими и т.д. столь велики, что, кажется, переходные звенья между ними никогда не будут найдены. Понятным является в то же время и стремление выработать те или иные концепции перехода между главными группами животных — типами. Одной из таких достаточно популярных сегодня концепций перехода является трохофорная теория. Согласно представлениям её сторонников, основная диверсификация типов метазоа (и билатерий) происходила на уровне микроскопических планктонных личинок (например, Nielsen, 1979, 1995; Nielsen, Nørrevang, 1985; Degnan, Degnan, 2006; Raff, 2008; и мн. др.). Вся последующая эволюция планов строения взрослых форм происходила после разделения этих основных планктонных ресничных личинок.

Таким образом, нельзя сказать, что онтогенез не учитывается при построении систем многоклеточных животных. Напротив, два главнейших подразделения *Metazoa* — первично- и вторичноротые, которые (с целым рядом оговорок) не потеряли своего значения и сегодня, — отличаются прежде всего онтогенетическими признаками: судьбой первичного рта, типом дробления (спиральным, радиальным) и др. Эти признаки уже привели к пониманию того, что, например, моллюски и аннелиды более близко родственны друг другу (поскольку имеют очень сходное спиральное дробление, вплоть до судьбы отдельных blastomeres), чем с иглокожими и хордовыми (и те и другие имеют радиальное дробление). Развитие молекулярных методов, с одной стороны, подтвердило обособленность по крайней мере группы вторичноротых, а с другой стороны, были предложены несколько других групп, значительно противоречащих традиционным зоологическим воззрениям, таких как *Lophotrochozoa*, объединяющие мшанок, форонид, брахиопод с моллюсками и аннелидами, и наиболее противоречивой группе *Ecdysozoa*, «клады линяющих», объединившей такие

разнородные группы как приапулиды, нематоды и членистоногие.

Несмотря на несомненный технологический прорыв последних десятилетий и появление новых филогенетических концепций в филогенетике Metazoa, настоящее понимание морфологической преемственности, прежде всего взрослых и дифференцированных стадий билатеральных животных, в настоящее время отсутствует. Мы не можем объяснить явное родство аннелид и моллюсков, их сходство на уровне онтогенеза и принципиальную разницу в строении взрослых форм. Также трудно укладывается в стройное морфологическое понимание тот факт, что форонид в ряде систем относят к вторичноротым, тогда как по другим представлениям, а также по молекулярным данным, они группируются вместе с мшанками, брахиоподами, моллюсками и аннелидами. Целая эволюционная школа сформировалась под влиянием идей А.В. Иванова о близком родстве Pogonophora с вторичноротыми животными, тогда как подавляющее большинство современных исследований практически не рассматривают эту точку зрения, а погонофор сводят лишь к одному семейству в составе полихет, причём группируя их с далеко продвинутыми, а отнюдь не примитивными группами (Rouse, Fauchald, 1995; Rouse, 2001; Schulze, 2003 и др.). Т.е. целый тип, с достаточно своеобразной и далеко неоднозначной морфологией по современным представлениям оказался лишь одним из семейств другого типа, и этот факт получил минимальное морфологическое обсуждение, зато был построен целый ряд кладистических филогений.

В то же время сходство Vestimentifera и Pogonophora с вторичноротыми, например, по наличию похожих вестиментальных крыльев у вестиментифер и генитальных крыльев у кишечнодышащих, обсуждали еще в сравнительно недавнее время (Малахов, Галкин, 1998). Картина в целом выглядит достаточно парадоксальной — у вестиментифер и погонофор имеются хорошо выраженные два или три целомических отдела, что делает их похожими скорее на вторичноротых Pterobranchia и Enteropneusta, тогда как другие признаки сближают их с так называемыми высшими полихетами. Более того, по строению трубок погонофоры чрезвычайно похожи на конкретное семейство полихет — Chaetopteridae. Эти факты также не получили ни должного объяснения, ни адекватного обоснования. Возможно, это указывает на большую реалистичность предложенной ранее концепции архицеломат, Archicoelomata (Ulrich, 1950; Remane, 1950; Siewing, 1974 и мн. др.), основная идея которой заключается в наличии достаточно дифференцированной и сложной взрослой морфологии уже у предка всех билатерий. Последующая же эволюция привела к редукции целома у предков целого ряда типов. Основная проблема концепции архицеломат, равно как и многих других классических теорий, заключается в их избыточной схематичности, умозрительности и оторванности от фактов реальной морфологии. Теория архицеломат не указывает конкретных предков и конкретные переходные звенья между типами Metazoa, а лишь анализирует схематическую последовательность, постулированную теорией. Её реальная доказательная морфологическая база во многом отсутствует.

Означает ли это, что все как морфологические, так и онтогенетические критерии в применении к эволюции и филогении Metazoa исчерпаны? Остаются только молекулярные подходы, предлагающие на первый взгляд практическую методологию, основанную на реальных и независимых от любой содержатель-

ной теории генах-маркёрах? (См., например, Halanych et al., 1995; Aguinaldo et al., 1997, Dunn et al., 2008; Lartillot, Philippe, 2008; Goloboff, 2009, и мн. другие публикации, составляющие основу нового раздела биологии — филогеномики). — На мой взгляд, нет. Любая морфология — очевидный результат выполнении морфогенетических программ в онтогенезе, и построив наиболее реалистичную теорию для объяснения морфологического перехода между теми или иными типами многоклеточных, мы тем самым приблизимся к пониманию, как это происходило и на молекулярном уровне. Открытие же конкретных механизмов молекулярного морфогенеза при становлении данного типа, произойдёт, возможно, много позднее.

Какие критерии необходимы, чтобы можно было назвать альтернативную теорию происхождения и радиации билатерий или моллюсков «более реалистичной», чем любая из предложенных ранее теорий или концепций? Прежде всего, необходимо уйти от подхода по обобщению любого типа (класса и т.д.) до «плана строения». Любая группа, и типы тут не исключение, — это поток модифицирующихся онтогенезов в исторической перспективе, эволюционная линия. Это, впрочем, не полный континуум, а дискретные онтогенезы — индивидуальные и видовые. Каждая из этих линий прошла свой путь адаптации к тем или иным конкретным биотопам, и степень модификации исходного предкового онтогенеза, таким образом, также будет различной. Чем дальше от предполагаемого предка будет отстоять тот или иной вид-онтогенез, чем в более сложные средовые условия он попадал в сравнении с предковым онтогенезом, приобретая отсутствующие у предка адаптации, тем менее сходным он будет с исходной организацией. Почему, например, наиболее популярным гипотетическим предком моллюсков стало изображение некоего гибрида между моноплакофорой и гастроподой (см. например, Haszprunar, 1992), но уже имеющего все типовые признаки моллюсков? Очевидно, по причине того, что при таком подходе проблема конструирования сложной концепции морфологического перехода между типами снимается. Предок моллюсков предстаёт как некая турбеллярия, которая почти в одночасье приобрела все типовые признаки: ногу, мантию, раковину, мантийную полость, жабры и т.п. (см. например, Salvini-Plaven, 1972). Вряд ли такая концепция способна ответить на вопрос: какие эволюционно-морфологические механизмы привели к появлению моллюсков?

Следует, таким образом, более тщательно и менее предвзято исследовать признаки самых разных групп моллюсков, уделяя самое большое внимание тем таксонам, которые с наибольшей вероятностью близки к предковым. Далее эти признаки следует сравнить с таковыми у других типов билатерий — есть ли хоть какие-то возможные морфологические гомологии, пусть для этого и придётся изменить представления о направлении эволюции признаков и порядок появления групп. Итогом должна стать картина предкового онтогенеза данного типа как наименее противоречивая, с точки зрения всех доступных морфологических, онтогенетических, а также и молекулярных данных — т.е., в нашем случае, картина происхождения моллюсков, т.е. стадий, из которых состоял их онтогенез. Следует выяснить, модификация какого предкового онтогенеза уже по отношению к предку моллюсков была ответственна за появление исходного жизненного цикла типа Mollusca. Очевидно, что это нетривиальная задача. Также

очевидно, что для приближения к её решению требуются такие же нетривиальные подходы. На первый взгляд, большинство онтогенетических механизмов, ответственных за появление типа моллюсков, аннелид или группы вторичноротых и доступных для наблюдения морфологов уже были исследованы и обсуждены. Что же было упущено или чему не было придано надлежащего значения?

Свойства онтогенетических циклов и филогения Metazoa

Один из наиболее распространённых онтогенетических циклов среди самых различных Metazoa включает микроскопическую планктонную личинку (как правило, покрытую ресничками или более сложными ресничными шнурами) и макроскопическую взрослую стадию, в целом ряде случаев способную к бесполому размножению (Jegersten, 1972; Rieger, 1994b). Таким образом, бесполое размножение (в форме клональности) — исходный атрибут индивидуального развития очень многих групп органического мира, возникшее, очевидно, до появления билатерий и моллюсков. Бесполое размножение свойственно подавляющему большинству книдарий (тип Cnidaria), а у губок (тип Porifera) граница между собственно бесполом размножением и ростом часто не так очевидна. Т.е. у групп, которые очевидно предшествуют появлению билатерий, бесполое размножение, а также тесно связанная с ним способность к образованию колоний, являются повсеместной нормой, определяющей их эволюцию и жизненные стратегии (см. например, Иванова-Казас, 1977; Короткова, 1979). Напротив, бесполое размножение и колониальность у большинства билатерий играют значительно менее важную роль, а целый ряд групп, таких как моллюски, членистоногие и позвоночные, полностью лишены как первого, так и второго. В то же время, у целого ряда типов настоящих Bilateria, например у птеробранхий (Pterobranchia) или мшанок (Bryozoa) колониальность и бесполое размножение выражены не меньше, чем у книдарий. У большой группы полихет бесполое размножение довольно хорошо развито, но колонии, как правило, не образуются. Во всех этих случаях колониальность и бесполое размножение рассматриваются как возникшие вторично (см. например, Малахов, 1977), после того как, согласно трохофорной теории, планктонные ресничные личинки осели на дно и дали начало макроскопическим взрослым дифференцированным стадиям (Nielsen, 1979; Nielsen, Nørrevang, 1985 и мн. др.). Несмотря на подобные утверждения, остаётся не вполне ясным, каким образом можно рассматривать бесполое размножение и колониальность как некие вторичные явления, если и логически, и биологически не связанное с полом размножение, очевидно, предшествует половому?

Вопрос, как следует рассматривать колониальность и бесполое размножение, очевидно, нужно начинать с вопроса, какой жизненный цикл следует считать исходным как для всех Metazoa, так и для билатерий. Уже у губок имеется планктонная микроскопическая ресничная личинка и макроскопическая взрослая стадия — у которой рост и бесполое размножение ещё практически не отделены друг от друга. У книдарий имеется планктонная личинка, донный полип и медуза — пелагическая модификация полипа. Сложнейшая мозаика соотношения в жизненном цикле книдарий этих трёх компонентов определяет таксономическое

разнообразие этой группы. В некоторых группах полностью подавлена полипоидная стадия, в некоторых медузоидная, во многих и та и другая чередуются. У остальных билатерий, независимо от того, имеется у них бесполое размножение или нет, имеется только планктонная микроскопическая личинка, нередко ресничная и донная (или реже пелагическая) взрослая стадия. Споры о том, какая из форм жизненного цикла книдарий первична — полипоидная или медузоидная — до сих пор продолжаются (см. например Наумов, 1953; Collins, 2002 и др.).

Возникает довольно противоречивая и в чём-то парадоксальная картина. С одной стороны имеются губки и книдарии, где бесполое размножение в форме клональности — повсеместный феномен. С другой стороны, многие типы билатерий представлены явственно индивидуализированными особями, с частично или полностью подавленным бесполом размножением. Максимум подобная индивидуация достигает у позвоночных. В то же время, бесполое размножение в наиболее ярко выраженной форме клональности (т.е. способности к почкованию), практически как у книдарий, только без образования медуз, характерно для очень небольших по видовому составу и явно реликтовых в современной фауне типов, таких как *Pterobranchia* и *Kamptozoa* (=Entoprocta) (см. Иванова-Казас, 1977). У аннелид бесполое размножение в форме паратомии и т.д. выглядит как рудимент по отношению к группам, где оно развито хорошо. Строго говоря, с точки зрения филогенетики, выбирающего между плезиоморфным и апоморфным состоянием данного признака, судя по такому распределению, бесполое размножение — это предковый признак по отношению ко всем остальным билатериям. Индивидуация у книдарий даёт нам массу примеров в пользу именно такого направления эволюции: активно плавающая медуза, у которой бесполое размножение полностью или частично подавлено, значительно более индивидуализирована по сравнению с дочерней донной колонией, где границы между полипами слабо выражены. Иными словами, дальнейшая эволюция исходного жизненного цикла Metazoa во многом шла как подавление бесполого размножения, уход от колониальности, образование всё более и более сложных индивидуализированных особей, способных к активному передвижению и с хорошо развитым нервным аппаратом.

Признание подобного факта имеет важное следствие: сидячие полипообразные организмы с бесполом размножением и колониальностью предшествовали активно передвигающимся. Соотнося этот факт с филогенией Metazoa и Bilateria, классической или современной, можно заключить, что он в ней практически не учитывался. Полипообразные донные формы (семейства Sabellidae, Serpulidae, Spirorbidae, Terebellidae и др.) мозаично разбросаны среди аннелид, причём большинство из них рассматривается как высшие, а не предковые формы (Rouse, Fauchald, 1997; Rouse, Pleijel, 2001; Purschke, 2002; Almeida et al., 2003; и др.). Полипообразные маленькие типы, такие как *Pterobranchia* и *Phoronida* а ярко выраженным бесполом размножением, появляются на филогенетических схемах после турбеллярий. Очевидно, что как в классических, так и в современных классификациях и филогениях метазоа и билатерий особенности исходного жизненного цикла и его последующие возможные модификации практически не учитываются. В недавнее время получены и молекулярные свидетельства о неоднозначности взаимоотношения полихет с другими типами Spiralia (Colgan et al., 2006; и др.) и соответственно реконструкции их предковой организации.

Таким образом, представляется, что тем ключевым онтогенетическим признаком, который практически выпал из рассмотрения в большинстве современных и прошлых теорий эволюции Metazoa и происхождения моллюсков, является колониальность и бесполое размножение. Наличие подобного цикла, который включает ярко выраженное бесполое размножение, уже губок и кишечнополостных свидетельствует в пользу его предкового состояния по отношению ко всем другим Metazoa. Следствием из признания подобного цикла предковым является возможность его дальнейшей модификации в различных типах многоклеточных животных. Сдвиг в сторону планктонной стадии будет приводить к резкому и значительному упрощению организации. Преобладание в цикле макроскопической стадии с бесполом размножением — путь к появлению сложных колоний. Наконец индивидуация взрослой донной стадии, включая частичное или полное подавление бесполого размножения, — один из основных эволюционных путей билатерий, благодаря которому появились наиболее заметные морфологические типы организации билатерий — моллюски, членистоногие, хордовые. Во многих случаях микроскопическая планктонная стадия не исчезает из жизненного цикла полностью, сохраняясь как расселительная в воде с океанической солёностью.

Бесполое (клональное) размножение и эволюция Metazoa

Нельзя сказать, что концепции, указывающие на важность бесполого размножения и/или первичной седентарности в эволюции многоклеточных животных, не появлялись в истории систематической зоологии. Можно отметить большую работу Перье (Perrier, 1881), в которой сериальная полимеризация органов (например, сегменты полихет) трактовалась как неоконченное бесполое размножение. На важность бесполого размножения указывал Ламэр (Lameere, 1908). А.А. Захваткин в своем известном руководстве (1949) рассматривал сложный жизненный цикл колониальных кишечнополостных как унаследованный от сложного жизненного цикла одноклеточных предков Metazoa. В 1963 г. Ларсон (Larsson, 1963) опубликовал большую работу, в которой основой возникновения (прежде всего Deuterostomia) была именно предковая колониальная организация седентарных организмов. В последующей своей работе Ларсон сравнивал процесс образования новых зооидов колонии Pterobranchia с процессом бесполого размножения путём поперечного деления (с образованием цепочек особей) у турбеллярий (Larsson, 1965). Ромер (Romer, 1967) выдвинул гипотезу о происхождении хордовых от колониальных, сходных с Pterobranchia организмами. Старобогатов (1983, 2000), не цитируя Ларссона и другие работы, указывающие на колониальное происхождение Bilateria, подчеркнул, что целом впервые возник как гидравлический аппарат щупальцевой кроны у седентарных организмов. В конце 1980-х – начале 1990-х гг. Ригер выступил с несколькими работами (например, Rieger, 1986, 1988, 1994a, b), где отстаивалась точка зрения исходности бесполого размножения (в форме клональности (т.е. почкования) и колониальности (т.е. образования настоящих колоний)). Тем не менее, в обширном современном руководстве по зоологии беспозвоночных с участием этого же автора (Westheide, Rieger, 2006) постулируемая ранее исходность клональной/колони-

альной организации не нашла практически никакого отражения в филогенетических реконструкциях эволюции Metazoa. Роль клональности, тех или иных форм бесполого размножения в эволюции признаётся скорее как некоторый экстремальный способ, в целом ведущий скорее к деградации аллельного разнообразия популяций (см. Гребельный, 2008). Лакалли (Lacalli, 1997) и особенно Дьюэл (Dewel, 2000) выступили с концепцией колониального происхождения Bilateria, но под очень необычным углом зрения. Согласно их предположению, взрослое тело современных вторичноротых является композиционным и состоит либо из двух слившихся полипов (согласно Lacalli, 1997), либо является объединением многочисленных полипов (Dewel, 2000). Во втором случае постулируется, что различные системы органов билатерий произошли от исходно разных полипов, обладающих различной функцией (например трофической, репродуктивной, защитной и т.п.). Как справедливо отметили Блэкстоун и Джаскер (Blackstone, Jasker, 2003), а также Малахов (2004), в развитии любых билатерий какие-либо следы их формирования путём слияния из нескольких фактически отдельных организмов — полипов — отсутствуют. Поэтому подобные теории вряд ли могут претендовать на сколько-нибудь реалистичное описание процессов морфологической эволюции Metazoa.

Отвлеченный, чрезмерно «теоретический» подход подобных концепций, как правило не основывающийся на реальном систематическом разнообразии и данных онтогенеза, не способствует дальнейшему развитию проблемы реконструкции исходных онтогенетических циклов билатерий. В сущности, подобные предложения, появившиеся в относительно недавнее время, являются возвратом, по-видимому, к достаточно широко распространённому во второй половине XIX века взгляду на многоклеточный организм как на колонию более простых организмов. Так, иногда предполагалось, что органы многоклеточных животных когда-то были самостоятельными организмами (см. Марфенин, 1993). Базировались они на появлении клеточной теории и концепции уровней индивидуальности (см. Haesckel, 1866; Марфенин, 1993). Очевидно, что важным источником таких поверхностных интерпретаций была на первый взгляд напрашивающаяся прямая аналогия между морфологическим и функциональным разделением зооидов в некоторых сложных колониях, прежде всего сифонофор и органами тела более высокорганизованных Metazoa. Следует также признать, что тема соотношения уровней организации очень важна для всей биологической науки, и во времена Геккеля ей уделялось куда больше внимания, чем сейчас. Преобладающие сейчас концепции модулярности (см. например, Dassow, Munro, 1999; Нотов, 1999, 2008; Volker, 2000; Марфенин, 2008 и мн. др.), призванные заменить этот архаичный взгляд на многоклеточный организм как колонию, в сущности, не решили эту сложнейшую проблему.

Современное положение в области исследования филогении Bilateria

Таким образом, концепции первичной седентарности и важности бесполого размножения занимают чрезвычайно малый сегмент в современных эволюционных и филогенетических исследованиях и несомненно стоят далеко в сторо-

не от преобладающего сейчас стиля мышления (см. также Jenner, 2006). Он, как уже говорилось, фактически является развитием концепции гастреи Геккеля в форме теории трохофоры — согласно ему основная эволюция и механизм базальной радиации билатерий был связан с планктоном и микроскопическими ресничными личинками. В настоящее время подобный подход является преобладающим (см. например Nielsen, Nshrevang, 1985; Degnan, Degnan, 2006; Raff, 2008; и мн. др.; см. также обзор различных концепций предковой организации Bilateria («Urbilateria») в работе Minelli (2009b, p. 58).

Как было показано выше, нет согласия и в надтиповых группировках билатерий («клад»). Если многие молекулярные исследования более или менее согласны с выделением группы Ecdysozoa, то уже в целостности и монофилетичности Lophotrochozoa нет единства мнений. Ставится под сомнение даже состав и монофилетическое происхождение такой, на первый взгляд, хорошо определённой группы, как вторичноротые Deuterostomia (Philippe et al., 2007; Lartillot, Philippe, 2008). Лофофораты (форониды, мшанки, плеченогие), в свою очередь, классическими морфологами объединялись в единый надтип или тип Lophophorata (Human, 1959; Emig, 1977) или чаще признавались в качестве трёх самостоятельных типов — Phoronida, Bryozoa, Brachiopoda; нередко так или иначе признавалось их родство с вторичноротыми (например, Hennig, 1979; Schram, 1991; Ax, 1995; Lüter, Bartolomaeus, 1997; Sørensen et al., 2000 и др.). В относительно недавнее время Нильсен подверг сомнению морфологическую близость этих типов и объединил форонид и брахиопод с вторичноротыми, тогда как мшанки были отнесены к традиционным Protostomia (Nielsen, 1995, 2001). Эта концепция затем была подчёркнута введением новой надтиповой группы Lophodeuterostomia (Ruppert et al., 2004), недвусмысленным образом связывающих лофофорат и вторичноротых в единую группу (при этом мшанок снова «вернули» к остальным Lophophorata). Эта, казалась бы, революционная идея не нашла поддержки со стороны молекулярных филогенетиков, которые, напротив, выделили группу Lophotrochozoa, объединившую все три типа лофофорат с традиционными первичноротыми животными из группы Spiralia (Halanuch et al., 1995). Существование этой молекулярной группы было вслед за тем подвергнуто сомнению (например, Peterson, Eernisse, 2001), а затем вновь подтверждено (Dunn et al., 2008; Helmkampf et al., 2008; Lartillot, Philippe, 2008).

Обычно не ставится под сомнение тесное родство типов, входящих в группу Spiralia (Annelida, Mollusca, Sipuncula), но в самое недавнее время были получены молекулярные данные о сестринских взаимоотношениях Annelida и плоских червей Platyhelminthes, при этом моллюски не группировались с кольчатыми червями (Lartillot, Philippe, 2008). Симптоматично, что вышедшая в тот же год молекулярная филогения, выполненная другой группой исследователей (Dunn et al., 2008), подтвердила традиционный взгляд на близкое родство Mollusca и Annelida. В самое недавнее время приводятся молекулярные свидетельства в пользу родства плеченогих и немертин (Bourlat et al., 2008; Dunn et al., 2008), внешние и внутренние различия которых столь существенны, что ни о каких возможных моделях морфологического перехода тут на первый взгляд не может идти и речи.

Все эти радикальные преобразования традиционных систем, несомненно, можно обозначить как революцию в зоологии (Halanuch, 2004; Шаталкин, 2005;

Малахов, 2009), но скорее к ним подойдёт несколько жёсткое определение: состояния хаоса. Даже беглый обзор (выше) показал, что возможна практически любая комбинация типов — первичноротых и вторичноротых, как вместе, так и по отдельности. Работы, где указывается на родство необычайно различных групп, позиционируют это как прорыв в нашем понимании эволюции Metazoa. Хоть сколько-нибудь устойчивые надтиповые группировки, «открытые» молекулярными филогенетиками — вторичноротых Deuterostomia, трохофорных животных Spiralia, были уже ранее хорошо установлены классическими морфологами.

Можно ли назвать причины, лежащие в основе очевидного факта существенной (и выглядящей пока неустраимой) неопределённости молекулярного филогенетического анализа, которые, возможно, могли бы её устранить? Молекулярные филогенетики традиционно называют недостаточное число используемых генов, эффект «long-branch attraction», преобладание «шума» над «филогенетическим сигналом» и схожие причины. Можно также указать на возможность принципиальной неразрешённости филогений, поскольку, судя по всё возрастающему корпусу данных, молекулярные основы всех Metazoa и их базовые морфогенетические механизмы сформировались очень рано. Так, уже у кишечнополостных имеются подобные гомеобоксным гены (хотя и в значительно меньшем числе, чем у билатерий), ответственные за разделение тела на отделы. Т.е. похожая молекулярная база при попытке расшифровать её историю будет выдавать именно такой комбинативный, принципиально неопределённый паттерн.

Существенным заблуждением подобного подхода (фактически генетического редукционизма в крайней форме) является недооценка возможного существования молекулярных программ «следующего уровня», ответственных за формирование всего уникального паттерна любого из ныне существующих типов Metazoa. Всё многообразие примерно около 35 типов многоклеточных животных возникло в раннем кембрии, а возможно — частично в докембрии, и до сих пор, судя по неоспоримым морфологическим свидетельствам, сохраняет значительный консерватизм макроморфологических признаков, а значит и молекулярных и морфогенетических путей их осуществления. Как было подчёркнуто выше, единственным процессом, который реально связывает эволюцию и морфологию, является онтогенез. Неоспоримым (хотя и основательно подзабытым в наши дни) фактом является и то, что любой вид *реально* существует не просто в виде набора признаков или генов, а в виде совершенно определённого *онтогенетического цикла*, который является непрерывным континуумом — от оплодотворённой зиготы при половом (или отделённой почки при бесполом) размножении до взрослого половозрелого организма. Особенность и важность именно целостного онтогенетического цикла особенно хорошо заметна у паразитических организмов. Но любой организм существует только в рамках цикла — пусть подчас гораздо более простого. Искусственное отделение этих стадий для систематических или филогенетических целей возможно как методологический приём, но только в том случае, если общий подход направлен именно на реконструкцию целых циклов. В противном случае, исходное целостное образование неизбежно превратится в набор комбинируемых в любом порядке признаков.

Таким образом, проблема неопределённости современной систематики и филогенетики находится гораздо «ниже» уровня конкретной методологии по-

строения молекулярных филогений. Настоящая работа не случайно включает в себя элементы методологического анализа самых общих положений биологии (систематики и эволюции), а также всех тех проблем, которые привнесли в эти области современные подходы. Любая молекулярная филогения принципиально базируется на кладистической методологии и даёт только вероятностную оценку, что не скрывается. Между тем, как было показано выше, кладистика не является *самостоятельной* систематической дисциплиной. Филогенетическая систематика основана на иерархическом паттерне расположения признаков и таксонов, открытым классической систематикой и отражённым в *теории систематической иерархии*, её главного руководящего принципа, парадоксальным образом редко осознаваемого, особенно в настоящее время. Ранее уже было чётко продемонстрировано, что кладистика не имеет собственного аппарата подготовки признаков для анализа (например, Павлинов и др., 1993).

Иными словами, дело не в том, что технологии или математический аппарат филогенетических реконструкций недостаточно развиты. Дело в *принципиально не устранимом* общетеоретическом подходе кладистической (и молекулярной) систематики, заключающемся в ре-анализе дискретных признаков, экстрадируемых из классической систематики, или отдельных генов (пусть даже и большого их числа) из до сих пор не открытого механизма перевода информации нуклеотидов ДНК в макроморфологические структуры взрослого организма, и не направленном на реконструкцию исходного онтогенетического цикла, т.е. единственного реального процесса, ответственного за эволюцию тех или иных групп. Вместо этого предлагается подход, называемый «реконструкцией филогении». Итогом его может явиться лишь формальное дерево, отражающее формальные связи между таксонами, которые, как показала вся практика последних нескольких десятилетий, могут предполагать любую комбинацию и любое направление изменения признаков, и редко предлагают определённый ответ. Биологии же нужна, напротив, реконструкция и указание на реальные процессы преобразования формы организмов, как современных, так и существовавших в геологическом прошлом. Возможно ли, тем не менее, указать направление необходимого синтеза систематики, онтогенетических исследований и молекулярных подходов? Имеется ли пример хоть сколько-нибудь по-настоящему успешного соединения этих дисциплин?

Концепция Ecdysozoa и реконструкция предковых циклов Bilateria

Одной из немногих «новых» надтиповых группировок Bilateria, хорошо обоснованных, как морфологическими, так и молекулярными данными, является Ecdysozoa. Хотя ряд молекулярных филогений отказывают ей в праве на существование, целый ряд данных свидетельствуют в пользу того, что эта концепция заслуживает серьёзного отношения. При этом, в обосновании группы Ecdysozoa имеется очень важная предыстория, которая, как правило, вольно или невольно не принимается во внимание. Ещё классические сравнительные морфологи отмечали сходство личинок приапулид, взрослых киноринхов и личинок волосатиков (например, Беклемишев, 1964а). Позднее, была предложена

морфологическая концепция, которая воплотила эту мысль Беклемишева в определенном таксономическом решении, объединившем такие группы, как Priapulida, Kinorhyncha и Nematomorpha, в отдельный тип Cephalorhyncha (Малахов, 1980). Подобное решение можно рассматривать также как один из вариантов реформы старого сборного типа Aschelminthes (см. Human, 1951). Вскоре, Кристенсен (Kristensen, 1983) описал микроскопические интерстициальные формы, которые отнёс к самостоятельному типу Loricifera, филогенетические связи которого были неясными. Однако их, на первый взгляд резко отличная от всех известных билатерий морфология, вполне укладывалась в строение Cephalorhyncha с тем важным пояснением, что лорициферы обладают значительным сходством с личинками приапулид, волосатиков и взрослых киноринх (Адрианов и др., 1989), высказанное, правда, в крайне лапидарной форме.

Позднее Кристенсен (Kristensen, 2002) подверг сомнению педоморфное происхождение лорицифер, подчёркнутое Варвиком (Warwick, 2000), но и несомненную принадлежность этой группы к Cephalorhyncha не отверг. Что представляется значительно более важным, поскольку большее значение имеет даже не столько определено педоморфное происхождение лорицифер (хотя очевидные черты сходства с личинками приапулид указывают на это), а их принципиальную принадлежность к общему предковому онтогенетическому циклу Cephalorhyncha, а не какому-либо иному, совершенно независимому циклу, который предполагал бы их самостоятельный типовой статус. Таким образом, с добавлением в филогению онтогенетического измерения, значительно повышается биологическая осмысленность выделяемых систематических подразделений.

Интересно, что морфологически более обоснованная концепция типа Cephalorhyncha, в целом, получила значительно меньше обсуждения, чем более проблемная группа Ecdysozoa. Ведь в определённом смысле, идея объединить приапулид, киноринх и волосатиков является предтечей выделения «клады линияющих», куда были добавлены также нематоды и ракообразные. Основываясь на молекулярно-генетических данных, ряд исследователей высказывается в пользу существования Ecdysozoa (например, Copley et al., 2004; Roy, Gilbert, 2005), в то время как другие свидетельствуют против (Rogozin et al., 2007). В то же время, практически с первых дней своего существования «клада линияющих» (Aguinaldo et al., 1997), получила самую противоречивую оценку традиционных зоологов и филогенетиков (Wägele J.W. et al., 1999; Wägele J.W., Misof, 2001; Valentine, Collins, 2000 и др.).

Еще до выделения группы Ecdysozoa, уже были предложены морфологические концепции, объединявшие Cephalorhyncha и Nematoda, например в группу Introverta (Nielsen, 1995, 2001). Нильсен при этом использовал в качестве «переходного таксона» между этими группами уникальную нематоду из рода *Kinonchulus* Riemann, 1972, ещё обладающую интровертоподобным вворачивающимся передним концом тела, т.е. его гипотеза была морфологически наполненной (хотя не все современные зоологи согласны с подобной интерпретацией). Кроме того, уже имелись молекулярные свидетельства в пользу близости волосатиков и нематод (Mallatt et al., 2004; Mallatt, Giribet, 2006). Наконец, имеется ещё более широкая концепция, объединяющая гастротрих, нематод, приапулид, киноринх и лорицифер в группу Cycloneuralia, благодаря наличию особым образом

устроенного мозга, напоминающего воротник, — черта, трактуемая как уникальная (Nielsen, 1995, 2001). Небезинтересно, что в свете концепций *Cyclo-neuralia* и *Introverta*, на первый взгляд, выглядящая рудиментом прошлого, концепция единого типа *Aschelminthes* (Human, 1951), представляется вполне современной, поскольку объединает большинство типов, включенных в *Cyclo-neuralia*. В этой связи способность классической зоологии производить новые неординарные идеи или возрождать давно забытые, но выглядящие удивительно современными гипотезы, значительно недооценена молекулярной филогенетикой. Предложенная ровно век назад совершенно, на первый взгляд сборная концепция типа *Aschelminthes*, нашла свое подтверждение как в более поздних морфологических филогениях (Nielsen, 1995), так и в современных молекулярных исследованиях, так или иначе трактующих близость большинства групп циклоневралий. В свою очередь, все первоначально включённые в тип *Serphalorhyncha* группы, как выяснилось позднее, входят в «молекулярную» группу *Ecdysozoa*, выделенную лишь в 1997 г., после чего началось её триумфальное шествие в современных публикациях.

Проблема эволюционно-морфологического сопряжения, столь различных внешне групп *Ecdysozoa*, в последнее время, снова стала привлекать к себе внимание. Это, в том числе свидетельствует, о нарастающем понимании недостаточности исключительно формального подхода к реконструкции филогении. Подобные сценарии и модели в принципе невозможны без привлечения онтогенетических данных. Совсем недавно, были представлены молекулярные свидетельства родства лорицифер и волосатиков (*Nematomorpha*) (Sørensen et al., 2008), и выдвинута онтогенетическая гипотеза о том, что исходный (предковый) жизненный цикл, клады «*Loricifera – Nematomorpha – Nematoda*», включал червеобразных взрослых животных, сходных с приапулидами (с интровертом и скалидами), и их похожих на лорицифер личинок. После распада этого исходного цикла, в одной линии возникли нематоды, у которых исчезла подобная личинка, а взрослая форма испытала значительную редукцию, а в другой, напротив, онтогенетический цикл сместился в пользу личиночной морфологии — возникли, таким образом, лорициферы. Волосатики в известном смысле — «переходный таксон» между нематодами, лорициферами и приапулидами, поскольку, с одной стороны, строение взрослых волосатиков вполне напоминает нематод, а с другой стороны, личинка нематоморф напоминает взрослых лорицифер и личинок приапулид.

Как «скрытая», так и «явная» история группы *Ecdysozoa*, ставшей фактически «пробным камнем» в становлении новой теории взаимодействия старой типологии, классической систематики, эволюционного учения, и новой молекулярной филогенетики, ясно указывает на то, что, ре-синтез эволюции, онтогенеза и систематики остаётся одной из самых насущных задач современной биологии. В качестве важной основы подобного синтеза, здесь предлагается концепция *онтогенетической систематики*. Кроме того, как концепция *Serphalorhyncha*, так и *Ecdysozoa* демонстрируют нам известный консерватизм основных онтогенетических циклов, когда на первый взгляд очень крупные группы, ранее обладавшие типовым рангом, могут быть рассмотрены как модификации некоторого общего, исходного предкового цикла, нередко сохранившегося и до

наших дней в виде небольших реликтовых групп (например, Priapulida). Подобная возможность сведения кажущегося морфологического и онтогенетического разнообразия к небольшому числу исходных паттернов является важнейшим элементом онтогенетической систематики.

Таким образом, нашей задачей является реконструкция небольшого числа исходных предковых онтогенетических циклов Bilateria. Становится очевидным, что основным препятствием, которое вот уже более 200 лет не позволяет продемонстрировать механизм базальной эволюции Bilateria (или перехода одного типа организации в другой, как сказали бы во времена Кювье и Сент-Илера), является именно этот «дискретный» подход к анализу признаков, преимущественно взрослой организации, почти не учитывающий необходимость анализа переходных онтогенезов. Революционная попытка Геккеля привлечь онтогенетический механизм эволюции многоклеточных животных на уровне пелагических личинок была существенно умозрительна, и не предполагала анализ конкретной морфологии, поиска переходных звеньев, у неё не было элемента прогностичности. Тем более интересно, что подобная теория фактически лежит в основе современной трохофорной теории происхождения билатерий (Jegersten, 1972; Nielsen, Nørrevang, 1985 и мн. др.), являющейся доминирующим мнением и фактически руководящей концепцией и в наше время (см. например, Degnan, Degnan, 2006; Raff, 2008). Очевидно также, что без привлечения механизма преобразования взрослой формы и её определенных и уникальных признаков, а не только очень упрощенных планктонных личинок, невозможно какое-либо дальнейшее развитие теории механизма базальной эволюции Bilateria.

Выше достаточно ясно были показаны основные элементы одного из таких базовых циклов — Ecdysozoa. Основной предковый онтогенез, практически неизменившийся за почти пол миллиарда лет (Priapulida известны уже из нижнего кембрия, где они были обычным компонентом бентоса, см. Chen, 2009), — это онтогенетический цикл приапулид. Priapulida таким образом — настоящая реликтовая группа, демонстрирующая нам сохранившийся почти в неизменном виде исходный предковый цикл, разрушение которого, смещение *взрослых* стадий потомков тех или иных *личиночных* стадий предка (приапулид), дало в конечном счёте в том числе и одни из самых разнообразных типов Metazoa — нематод и членистоногих. Механизм возникновения самостоятельных циклов киноринх («полупедоморфная», комбинирующая как элементы лорициферной личинки, так и взрослой организации приапулид), лорицифер (педоморфная личиночная морфология), волосатиков (*ещё* имеется лорициферная личинка, а взрослая стадия *уже* напоминает нематод), и наконец, нематод (сильно редуцированный вариант взрослой морфологии приапулид, лорициферная личинка исчезает), заключался таким образом в тех или иных онтогенетических сдвигах исходного предкового цикла приапулид. В то же время, вся «революционная» суть концепции Ecdysozoa заключалась в основном в том, что к ним были добавлены членистоногие. Тип Cephalorhyncha, таким образом, — центральный в *надтипе* Ecdysozoa, давший начало всем вторично модифицированным группам, потерявшим отчётливую связь с предковым циклом (какую еще сохраняют, либо в виде морфологии взрослых стадий, либо в виде морфологии личинок).

нок, все входящие, помимо приапулид, непосредственно в цефалоринхов группы — киноринхи, лорициферы, волосатики). Таких проблематичных групп в сущности две — нематоды и членистоногие. Взрослую морфологию нематод, используя до определённой степени переходный онтогенез рода *Kinonchulus* Riemann, 1972 (ещё обладающий интравертоподобной передней частью), а также молекулярные данные о родстве лорицифер, волосатиков и нематод (Sørensen et al., 2008), таким образом, можно достаточно уверенно сопоставить с сильно регрессировавшей взрослой морфологией приапулид.

Итак, онтогенетический подход для реконструкции механизма существенного изменения плана строения в течение эволюции, может быть плодотворным. Выше были представлены элементы реконструкции предкового, базового для Ecdysozoa цикла Priapulida и продемонстрированы его модифицированные вторичные онтогенезы. Каким образом теперь можно двигаться дальше, и собрать максимально не противоречивый исходный цикл билатерий? Ведь цикл Ecdysozoa, на первый взгляд, едва ли может быть сравним с циклами любых других билатерий. Столь существенные на первый взгляд различия между первичноротыми и вторичноротыми группами Metazoa, в значительной степени размываются неопределённым положением части лофофорат, прежде всего форонид и брахиопод, которые классические эволюционные морфологи относят к Deuterostomia (Nielsen, 1995, 2001), а молекулярные филогенетики, напротив, нередко группируют в особый таксон Lophotrochozoa, недвусмысленно сближая их с трохофорными первичноротыми со спиральным дроблением. Наконец, в самое недавнее время, по крайней мере, два независимых анализа, показали парадоксальную группировку брахиопод с немертинами (Bourlat et al., 2008; Dunn et al., 2008). О чём могут свидетельствовать все эти факты? Только ли о почти хаотическом, комбинативном характере современной молекулярной филогенетики? Или они отражают определённое глубинное родство как первичноротых, так и вторичноротых, но в силу отсутствия в настоящее время реалистичной модели их базальной эволюции и радиации, а значит прежде всего реалистичной модели их предкового онтогенетического цикла, полученные, весьма возможно достоверные данные просто «некуда укладывать». Поскольку отсутствует общая теория эволюции билатерий, тот каркас, способный непротиворечиво объединить и объяснить, как уже совершенно очевидно, небывалые ранее накопившиеся противоречия между морфологией и молекулярными данными.

Дилемма родственных связей погонофор (*Deuterostomia* vs. *Protostomia*) — крупнейшее противоречие в зоологии XX века

Одна из самых примечательных историй эволюционной морфологии Metazoa, тесно связанная с неоднозначным родством между группами первичноротых и вторичноротых, — история выделения и изучения типа Pogonophora, а также обнаруженных впоследствии близкородственных им Vestimentifera. Началась она с описания первого представителя погонофор — как отдельного семейства Siboglinidae в составе класса Polychaeta и типа кольчатых червей (Caullery, 1914), т.е. группы трохофорных первичноротых животных со спиральным дроблением. Его явная история началась несколько позднее, с описания Ушаковым

Lamellisabella zachsi (Uschakov, 1933), и последующая затем стремительная «самоорганизация» новой концепции, сначала в виде самостоятельного класса *Rogonophora*, но в составе типа кольчатых червей (Johansson, 1939), а затем и выделения *нового типа* *Rogonophora*, но уже как самостоятельной единицы *Bilateria*, родственные связи которого предполагались именно с *Deutersotomia*, вторичноротными, а не трохофорными *Spiralia* (Беклемишев, 1944; Иванов, 1960). Спустя почти век, тип погонофор вернулся туда, откуда он в своё время начал своё шествие по страницам большинства учебников зоологии — все 12 семейств погонофор и вестиментфер в одночасье стали синонимами того единственного, первоначального семейства *Siboglinidae*, и снова были возвращены в состав многощетинковых червей (Plejfel et al., 2009).

Идея родства погонофор с *Deuterostomia*, которая стала базовой не только для российских эволюционных морфологов (в рамках этой школы погонофоры еще сравнительно недавно рассматривались как самостоятельный тип — см. Ivanov A.V., 1994; Малахов, Галкин, 1998; и др.), но и послужила основой формирования целой школы немецких зоологов, разработавших концепцию *Archicoelomata* (Ulrich, 1950, 1951; Remane, 1950), почти непосредственно в качестве реакции на первые работы по морфологии и систематическому положению погонофор. Концепция *Archicoelomata* стала одной из влиятельных европейских зоологических концепций новейшего времени, в которой была сделана попытка свести всё разнообразие современных билатерий к исходному достаточно сложному организму, *уже* обладавшему развитой целомической полостью, подразделённой на три отдела — протоцель, мезоцель и метацель. Корпус архичеломатной теории составляет значительное число работ (см. Ulrich, 1950, 1951, 1972; Remane, 1950; Ax, 1960; Siewing, 1967, 1969, 1972, 1974, 1980; Иванов, 1976, 1991; Pross, 1980; и мн. др.). И хотя в наше время всеобщего кладистического формализма места для подобных концепций почти не осталось, её отголоски, «последние рудименты» можно проследить в небольшом числе относительно недавних публикаций (например, Малахов, Галкин, 1998; Старобогатов, 2000; Темерева, Малахов, 2006; Иванова-Казас, 2007). Интересно отметить, что в некоторых случаях был фактически развит свой значительно более поздний по отношению к предшественникам вариант архичеломатной теории (Старобогатов, 1983, 2000). При этом сама теория *Archicoelomata* была либо вскользь представлена под глубоко критическим углом зрения, что, например, проявилось в утверждении о том, что «большинство западных морфологов находятся в плену подкупающе простой архичеломатной концепции» (Старобогатов, 1983, с. 116), либо ссылки на концепцию *Archicoelomata* отсутствовали вовсе (Старобогатов, в работе 2000 г.). Тот факт, что как раз в «подкупающе простой» теории именно седентарные *Rogonophora* изначально сравнивались с базовым планом строения архичеломат (Ulrich, 1950, 1972), напротив, свидетельствует в пользу того, что концепция Старобогатова об исходности седентарного образа жизни напрямую вытекает из теории *Archicoelomata* и, возможно, также из её более своеобразного варианта, развитого Ларссоном (Larsson, 1963). Но адекватной связи между этими концепциями Старобогатов не представил.

В целом, резкое неприятие ведущими советскими эволюционными морфологами (прежде всего А.В. Ивановым, см. например его работы 1976, 1983, 1991

гг.) архицеломатной теории выглядит достаточно парадоксально. Возможно, это связано с доминировавшей в то время общетеоретической концепцией прогрессивной эволюции, в которой регрессу отводилось подчинённое место, но уж никак не магистральное, что предполагала концепция Archicoelomata. Ведь согласно её постулатам, всё разнообразие билатерий возникло, в том числе, как редукция исходной сложной целомической организации, которая сохранилась в относительно небольшом числе групп. В их числе были Pterobranchia, Enteropeusta и Pogonophora. Именно погонофоры с их седентарным образом жизни принимались одним из вариантов архицеломатной теории в качестве основного плана строения первичных целомических животных (Ulrich, 1950, 1972). Открытие погонофор было не единственным идейным источником концепции Archicoelomata. Корни теории архицеломат уходят в так называемую цикломерную теорию происхождения Bilateria и целома Седжвика (Sedgwick, 1884) и концепцию первичности архаичных целомических животных (т.е. архицеломатных) Мастермана, основанной на обнаружении тримерности целома у личинки фороид (Masterman, 1898). Согласно теории Седжвика, седентарный коралловый полип перешёл к ползанию на ротовой (адоральной) стороне тела. Ротовое отверстие затем вытянулось вдоль новой оси тела и замкнулось, образовав новое ротовое отверстие и анус. Боковые карманы исходно единой гастральной полости обособились и замкнулись, образовав целомические мешки (т.е. описан энтероцельный способ образования целома).

Подобный организм был непосредственным предком кольчатых червей, остальные типы произошли как модификация этой исходной конструкции. Следует отметить и почти напрямую связанную со сценариями Седжвика и Мастермана концепцию происхождения моллюсков непосредственно от кидарий (Lemche, 1966). Несмотря на всю очевидную эволюционно-морфологическую красоту подобных идей, объясняющих, как могла возникнуть столь отличная морфология у различных Metazoa, эта теория обладала очевидными недостатками, неустранимыми в рамках её концептуального аппарата. Основные затруднения как цикломерной гипотезы, так и её идейной наследницы — концепции Archicoelomata, были проанализированы многими авторами (например, Ливанов, 1955; Hyman, 1959; Hartman, 1963; Salvini-Plaven, 1972; и др.) и ясно сформулированы А.В. Ивановым (1976, 1983, 1991). Среди основных возражений необходимо выделить исходную умозрительность данной концепции, отсутствие реальных переходных звеньев, отсутствие значительного искривления исходной оси тела в индивидуальном развитии полихет (плагиаксонии), как того требует главное следствие из цикломерной теории — вытягивание тела исходного радиально-симметричного полипа, формирование кишечника, нового рта и ануса. Вполне очевидно, что подобные морфологические сценарии, объясняющие переход различной типовой организации, легко могут быть названы «спекуляциями» или «избыточными фантазиями» как классическими сравнительными морфологами, так и современными кладистами, поставившими объективность филогении во главу угла своей методологии. Всё это не отменяет настоятельную необходимость реалистичных концепций базальной морфологической эволюции и радиации Bilateria, но развитый аппарат для подобных реконструкций в настоящее время отсутствует. Можно ли предложить более

совершенный концептуальный и практический аппарат для подобных реконструкций и противопоставить его предыдущим нестрогим методам, в которых, как и в современном кладистическом анализе, практически всё «было возможно»?

Онтогенетический механизм базальной радиации *Bilateria*

Как уже было указано выше, ключевым процессом, который был упущен во всех без исключения современных теориях базальной радиации *Bilateria*, обладающих «общеподтверждённым», а не маргинальным статусом, с точки зрения развиваемой в данной работе концепции, является бесполое размножение (в форме клональности, т.е. почкования) и колониальность. Глубокая древность бесполого размножения у бактерий и простейших не требует особых доказательств, очевидно, что у них бесполое размножение эволюционно *предшествует* половому (например, Иванова-Казас, 1977). Но у многоклеточных мы вполне ожидаемо находим гораздо более сложную и во многом противоречивую картину. В частности, до сих пор широко распространено мнение о тесной связи бесполого размножения и колониальности со специализацией в связи с переходом к сидячему или малоподвижному образу жизни (см. например, Иванов, 1968; Иванова-Казас, 1977; Малахов, 1977).

Например, в советской эволюционно-морфологической школе те немногие теории происхождения многоклеточных, так или иначе связанные с констатацией исходности седентарного образа жизни, фактически находились на глубокой периферии общепризнанных взглядов (например, Lameere, 1908; Захваткин, 1949; Larsson, 1963) и подвергались достаточно жёсткой критике (см. например, Иванов, 1968). В то же время, это не противоречило признанию колониального происхождения многоклеточных в русле общепризнанных взглядов, берущих начало в концепциях гастреи Геккеля и фагоцителлы Мечникова (Иванов, 1968), прямым следствием которого является возможность унаследования *Metazoa* от протозойных предков как полового процесса, так и бесполого размножения в форме деления (Иванова-Казас, 1977). С точки зрения систематической зоологии прямое свидетельство этому можно найти, анализируя группы многоклеточных животных, у которых отмечено бесполое размножение и/или колониальность в той или иной форме. Бесполое размножение в форме почкования или фрагментации характерно для всех без исключения крупных подразделений таких типов, как губки (*Porifera*) и стрекающие (*Cnidaria*), типов, которые по уровню организации (отсутствие или слабая дифференциация нервной системы, отсутствие центральной нервной системы, отсутствие кишечника или его эквивалентность полости тела, отсутствие ануса, отсутствие дифференцированного репродуктивного аппарата и т.п.) несомненно *предшествуют* сложным билатериям. В то же время, самые сложные формы, с отчётливо формирующимися *отдельными* медузоидными и полипоидными поколениями, бесполое размножение приобретает именно среди самых простых по многим другим признакам (в сравнении с *Bilateria*) представителей типа *Cnidaria* (Беклемишев, 1950, 1964; Dunn, 2005; и мн. др.).

Между тем, во всём почти необозримом по видовому составу типе моллюсков, нет ни одного (!) примера настоящего бесполого размножения в форме кло-

нальности, и тем более образования колоний. Особенно примечательно, что сидячие, полностью неподвижные формы, внешне очень похожие на колонии — достаточно широко распространены среди типа Mollusca. Они особенно часто встречаются среди двустворчатых моллюсков, у целого ряда семейств, таких, например, как Spondylidae (спондилиды) и Ostreidae (устрицы). Даже среди активно-подвижных брюхоногих моллюсков (класс Gastropoda) имеется достаточно большое по объёму специализированное семейство верметид (Vermetidae), состоящее из почти исключительно сидячих, полностью прикреплённых во взрослом состоянии форм. Все эти факты вступают в явное противоречие с широко распространённым объяснением колониальности и бесполого размножения как вторичных явлений, своеобразной специализации при переходе от активного к сидячему образу жизни. Напротив, все имеющиеся факты свидетельствуют об обратном. Среди двух других типов, включающих наиболее активно передвигающиеся организмы, таких как членистоногие и хордовые, бесполое размножение или не известно вовсе (как у членистоногих, если не принимать во внимание несущественные в данном контексте случаи полиэмбрионии у ракообразных, насекомых и млекопитающих — см. Иванова-Казас, 1977; Исаева, 2010), либо ограничено только наиболее архаичными, базальными формами, такими как оболочники среди хордовых.

В то же время группы, которые согласно любым — как классическим, так и молекулярным данным, — предшествуют появлению хордовых, но обладают с ними явным родством, — типы Pterobranchia и Enteropneusta обладают или настоящим бесполом размножением в форме почкования, или ещё и способностью к образованию сложных колоний. Согласно недавним исследованиям, оболочники, у которых бесполое размножение не просто развито, а приводит к образованию сложных колоний, как у асцидий и бочоночников, ещё ближе к предкам позвоночных, чем это предполагалось ранее (например, Delsuc et al., 2006). Все эти факты свидетельствуют о том, что мы можем задать определённое направление эволюции, исключив при этом другое, т.е. построить филогенетический клапан. В данном случае направление эволюции будет от полуколониальных и колониальных организмов, обладающих бесполом размножением, к высоко индивидуализированным формам, у которых способность к бесполому размножению в форме почкования и образованию колоний *полностью подавлена* и в дальнейшем *никогда* вторично не восстанавливается, даже в самых специализированных, «терминальных» группах, в том числе вторично перешедших полностью к сидячему образу жизни (сидячие гастроподы-верметиды или усонogie ракообразные). Таких основных типов/подтипов, у которых бесполое размножение в форме клональности и колониальность *полностью* подавлены, среди многоклеточных животных немного — моллюски, членистоногие (и вся группа Ecdysozoa) и хордовые. Все остальные типы Metazoa с той или иной степенью выраженности демонстрируют способность к бесполому размножению (иногда почти затухающему, как у кишечнодышащих) и образованию колоний (Иванова-Казас, 1977).

Это позволяет построить очень хорошо обоснованный филогенетический клапан, который *разрешает* эволюцию у многоклеточных животных от полуколониальности в сторону индивидуации, но *запрещает* обратный процесс. Ра-

нее было подчеркнута, что у простейших процесс перехода от агамного к агамно-гаметическому онтогенетическому циклу происходил многократно, подчас в рамках изменчивости одного и того же цикла (Короткова, 1979, 1991), и в обоих направлениях. По-видимому, на ранних этапах «разрушения» цикла, включающего как бесполое, так и половое размножение, и перехода к индивидуализированным организмам, подобные взаимные переходы были возможны и у многоклеточных организмов. Например, вся группа оболочников, с одной стороны, неоспоримо стоит в основании высокоиндивидуализированных хордовых, а с другой стороны — демонстрирует почти все возможные комбинации бесполого и полового размножения, от доминирования в жизненном цикле полипообразной седентарной стадии с развитым бесполом размножением (у асцидий) до личинкоподобной взрослой стадии аппендикулярий, у которых седентарная стадия полностью подавлена (см. Иванова-Казас, 1972, 1977). Иными словами, значительную неопределённость филогенетического клапана в отношении бесполого-полового размножения на ранних этапах их взаимной дифференциации затем сменяет совершенно строгое его направление: начиная с *Cephalochordata*, а затем у всех без исключения позвоночных животных не известно ни одного случая настоящего бесполого размножения и образования колоний. Последние остатки бесполого размножения у позвоночных сохраняются лишь в форме полиэмбрионии у некоторых групп (Иванова-Казас, 1977). Т.е. при формировании цефалохордат, а затем и позвоночных, сформировался мощный механизм подавления бесполого размножения в форме клональности.

Этот механизм подавления бесполого размножения настолько мощный, что весь подтип *Vertebrata* можно охарактеризовать полным, без исключений, отсутствием бесполого размножения. Этот факт, а также факты полного отсутствия бесполого размножения и колониальности у членистоногих и моллюсков, указывают на наиболее вероятную причину его подавления. Высокая индивидуализированность перечисленных групп *Metazoa* тесно связана с их высокой активностью, прежде всего двигательной. Очевидно, что почти непрерывное образование почек, а затем и новых особей, на теле материнского организма, как это происходит, например, у птеробранхий, не способствует формированию гидродинамически оптимальной формы тела, одной из ключевых адаптаций для активного передвижения как у моллюсков, так и у позвоночных. Напротив, постоянное образование новых особей на теле будет несомненно вести к изменению его формы, и следовательно, значительным затруднением для его оптимальной локомоции. Единственный возможный способ формирования хоть в какой-то степени индивидуализированных особей при сохранении бесполого размножения и колониальности — это формирование сверхколоний, колоний следующего уровня, в которых отдельные зооиды начинают напоминать отдельные органы индивидуализированного организма. Наиболее известный пример такого рода — плавающие колонии сифонофор (Беклемишев, 1950, 1964) (рис. 19 С). По всей вероятности, сходным путём появилась большая группа плавающих граптолитов, судя по всему весьма обычных в кембрии (Bulman, 1970; Maletz et al., 2009 и др.). Необходимо подчеркнуть при этом, что граптолиты и птеробранхии в настоящее время рассматриваются как единая группа (например, Armstrong et al., 1984; Urbanek, 1986; Urbanek, Dilly, 2000; Sato et al., 2008; и

др.). Одна из групп, филогенетически (пусть и не напрямую) связанных с Pterobranchia, современные Tunicata, точнее одна из их подгрупп — бочоночники (Doliolida) — сохраняют вплоть до нашего времени этот архаический способ формирования подвижных колоний. Во всех этих случаях колониальная природа получающегося «сверхорганизма» недвусмысленно следует из его строения и развития. Внешнее сходство разделения функций у полипов такой колонии с органами индивидуализированного организма Metazoa и привело к ошибочной констатации колониальной природы всех современных Bilateria (Dewel, 2000).

Вся последующая эволюция Metazoa, напротив, продемонстрировала, что наиболее оптимальным способом формирования активно передвигающегося организма является индивидуация отдельного зооида, полипа, и формирование на его основе нового сложного организма. Это положение является важнейшим условием всей последующей теории морфологического перехода между основными типами Bilateria. Оно предполагает эволюцию от полуколониальных организмов с той или иной степенью развития бесполого размножения к группам с индивидуализированной взрослой стадией. Достаточно отчётливо этот переход маркируется активным освоением более сложной среды — водной толщи, что отчётливо прослеживается по формированию основного «плана строения» Chordata — рыбообразной формы тела. Подобная конструкция оказалась столь удачной, что затем послужила основой для освоения суши и последующего доминирования и в наземных экосистемах. На важность индивидуации в процессе эволюции Metazoa так или иначе указывали Беклемишев (1964), Короткова (1979), Buss (1987), Michod (1999). В недавнее время первичность бесполого размножения путём почкования (клональности) в эволюции Metazoa подчеркнул Блэкстоун и Джаскер (Blackstone, Jasker, 2003).

Иначе говоря, формирование индивидуализированных взрослых стадий, которые устроены сложнее, чем полуколониальные организмы, является фундаментальным свойством эволюции многоклеточных животных и возникало в их пределах неоднократно. Достаточно упомянуть гораздо более сложно устроенное медузоидное поколение у целого ряда представителей типа стрекающих (Cnidaria), обладающих развитыми органами чувств, например светочувствительными глазками. При этом не обязательно, чтобы исходный предковый цикл книдарий уже включал чётко отделённое медузоидное и полипоидное поколения. Исходный цикл книдарий — до сих пор предмет дебатов (см. например Наумов, 1953; Collins, 2002 и др.). Но для целей настоящей работы самым важным является тот факт, что предковый цикл книдарий несомненно должен был включать полиплоидную сидячую взрослую стадию, обладающую способностью к бесполому размножению.

Проблема происхождения типа Mollusca и общие проблемы филогении Bilateria

Для того чтобы соотнести онтогенетические циклы исходных билатерий и попытаться доказать то или иное направление эволюции с конкретными признаками и совершенно определёнными группами, а не теоретическими моделями, т.е. для решения проблемы морфологического перехода между типами, не-

обходимо постулировать морфологическую преемственность между конкретными комплексами признаков тех или иных типов. Имеются ли какие-либо признаки в пределах типа моллюсков, гомология которых между различными классами вызывает серьёзные противоречия? У моллюсков нет отчётливого предкового таксона, поэтому их «архетип» всегда конструируется гипотетически. Существуют две основные концепции вероятного предка моллюсков. Согласно одной прообраз Mollusca представляется как червеобразное существо, снабжённое основными типовыми признаками — мантией, жабрами и ногой. Споры идут лишь о том, какие именно черви — кольчатые, плоские или иные дали нынешних моллюсков (Миничев, Старобогатов, 1975; Gotting, 1980; Salvini-Plaven, 1991; Scheltema, 1993 и др.). При этом остаются совершенно неясными экологические и функциональные основания возникновения подобной организации у бентосных малоподвижных (а все «низшие» моллюски таковы) организмов. Особенно большие трудности возникают, когда в качестве исходной группы Mollusca берут Conchifera (обзоры Rojeta, 1980; Haszprunar, 1992), что составляет другую концепцию гипотетического предка. В этом случае моллюски действительно в филогенетическом смысле словно бы повисают в воздухе. Очевидно, что в морфологии этого типа есть что-то, что является ключом к их предку и их неординарной эволюционной истории. И ключ искать этот надо прежде всего в главных новообразованиях моллюсков — ползательной подошве, ноге и мантии.

Ещё Кювье (Cuvier, 1798) предложил делить моллюсков на Cephalopodes, Gasteropodes и Acephales, принимая строение цефалоподиума моллюсков в качестве основания классификации. Для всех последующих классификаций этот подход стал «архетипом». Особенно наглядно значение цефалоподиума для классификации и филогении демонстрируют и по сей день не вполне утихнувшие споры о гомологии ручного аппарата Cephalopoda (рис. 11 А). Существует по крайней мере три основных взгляда на природу этих двух отделов у головоногих. 1) Ручной аппарат Cephalopoda и воронка целиком соответствуют ноге остальных моллюсков, только разным её частям; 2) ручной аппарат соответствует только головному отделу, а воронка целиком соответствует ноге и 3) воронка и ручной аппарат — новообразования головоногих, которым нет соответствия у других моллюсков. Обзор всего спектра взглядов по данному вопросу можно найти у Вайлли (Willey, 1902) и Шигено и др. (Shigeno et al., 2008). Современный этап размышлений о филогении и системе моллюсков принёс немало неожиданного для проблемы соответствия цефалоподиума у разных моллюсков. Ещё Лемхе и Вингстранд (Lemche, 1959; Lemche, Wingstrand, 1959) при описании и обсуждении *Neopilina galatheaе* гомологизировали посторальные щупальца моноплакофор с ручным аппаратом цефалопод и каптакулой скафопод. Это, правда, не привлекло тогда внимание исследователей, и новое развитие эта идея получила с выходом заметки Старобогатова (1976). Правда, и там приоритет Лемхе в этом вопросе никак не упоминается. Иной подход развивает с конца 1960-х гг. Сальвини-Плавен (Salvini-Plaven, 1972, 1981, 1985, 1990). Согласно его системе у моллюсков первичной была единая вентральная поверхность с двойной иннервацией — передней — церебральной, и задней — педальной. Соответственно Caudofoveata сохранили только переднюю её часть в виде головного щитка (подтип Scutoroda), а у всех остальных моллюсков передняя

часть превратилась в голову, а задняя — в собственно ногу (подтип Adenopoda). Д.Л. Иванов (1991), развивая подход Старобогатова (1976) и критикуя Сальвини-Плавена, предложил считать посторальные щупальца (вместе с соответствующим выделенным им отделом центральной нервной системы) первично независимым отделом цефалоподиума. Наконец Шелтема (Scheltema, 1993) гомологизирует ногу моллюсков с головной лопастью личинок Sipunculida. Вопрос о гомологии рук и воронки Cephalopoda цефалоподиуму других моллюсков, таким образом, остаётся одним из самых противоречивых.

У самых разных представителей типа моллюсков имеются особого рода дополнительные щупальца и складки, располагающиеся между ртом и передним краем ноги или окружающие его — оральный парус, оральные, посторальные щупальца и другие придатки (рис. 11). Посторальные щупальца — наиболее характерная черта безоговорочно архаичного класса моноплакофор, до середины XX века известных исключительно из кембрийских отложений, открытие живых представителей которых на больших глубинах океана стало в своё время зоологической сенсацией (Lemche, 1957, 1959). Сложная гомология посторальных щупалец уже была изложена выше. Ещё в пределах Monoplacophora посторальные щупальца обладают одной характерной и довольно необычной чертой. Их форма, число и степень развития чрезвычайно вариабельны в пределах даже того небольшого круга известных семейств моноплакофор, число ныне живущих видов которых едва ли составляет больше 30 (Schwabe, 2008). В некоторых случаях, посторальные щупальца хорошо выражены и состоят из двух подставок, располагающихся ниже рта, латерально переходя в кластер разветвлённых папилл, например, у *Vema ewingi* (Clarke et Menzies, 1959), рис. 11 В. В то же время у некоторых таксонов других моноплакофор посторальные щупальца значительно редуцированы, латеральные разветвлённые отростки полностью исчезают, а подставки редуцируются до весьма узкой складки, имеющей вид двойного валика с выемкой в центре, располагающимися между ртом и передним краем ноги. Очень похожее строение имеет так называемый «лабиум» у целого ряда заднежаберных и особенно голожаберных моллюсков, которые относятся к отличному от моноплакофор классу брюхоногих моллюсков, Gastropoda. Так называемый «лабиум» схож с посторальными щупальцами ряда моноплакофор как по своей морфологии, так и по положению (между ртом и передним краем ноги) (рис. 11). Особенно хорошо развит «лабиум» у криптобраниальных дорид и различных голожаберных моллюсков-эолид (рис. 11 I–J). Иннервация «лабиума» у голожаберных моллюсков (последний церебральный нерв на границе с плевральным ганглием, собственные данные) не противоречит тому, что известно для моноплакофор, а именно смешанной церебро-плевральной иннервации (Lemche, Wingstrand, 1959). Кстати, именно этот факт был одной из основных причин для выделения в типе моллюсков особого тентакулярного отдела, отличного от церебрального (Иванов Д.Л., 1991). Как мы увидим дальше, нет больших оснований строго разграничивать у моллюсков не только церебральный и тентакулярный отделы, но даже плевральный. По причине морфологического и позиционного сходства, а также сходства в иннервации, нет причин для того, чтобы не рассматривать «лабиум» голожаберных моллюсков и различные структуры, ассоциированные с передним краем ноги у дру-

гих гастропод (проподиум) в качестве гомологов посторальных щупалец моноплакофор. Подобное соотнесение было уже сделано нами ранее для различных голожаберных моллюсков, например эолид из семейства *Tergipedidae* (Martynov, 2006). Ранее, как уже говорилось, Лемхе (Lemche, 1958) гомологизировал посторальные щупальца моноплакофор с ручным аппаратом цефалопод и каптакулой лопатоногих моллюсков.

Итак, наиболее примечательной чертой строения посторальных щупалец является как неустойчивость их морфологии даже в пределах моноплакофор, так и их отчётливый тренд редукции в направлении высших групп, особенно явно выраженный у гастропод. Ещё одна трудно объяснимая особенность посторальных щупалец, впервые отмеченная Д.Л. Ивановым (1991) (как часть тентакулярного аппарата) — их тенденция к слиянию не с передним краем ноги, а с головным отделом. Смешанная церебро-плевральная (но не педальная) иннервация посторальных щупалец у моноплакофор или церебральная (но поблизости от плевральных ганглиев) у голожаберных моллюсков также свидетельствуют о том, что с точки зрения эволюционной преемственности посторальные щупальца — производные головного отдела. Однако насколько реалистично жёсткое традиционное членение центральной нервной системы моллюсков на церебральный и плевральный отделы? Как и в случае с посторальными щупальцами, моноплакофоры дают нам тут очень интересный материал. Рассматривая внешнее членение тела моноплакофоры в передне-заднем направлении, мы последовательно находим: 1) оральный парус; 2) рот; 3) посторальные щупальца; 4) ряд разветвленных жабр; 5) анус. Сопоставляя эти наружные органы с нервной системой, мы находим: традиционный церебральный отдел, иннервирующий оральный парус, зону вокруг рта, включая парные подставки посторальных щупалец и традиционный плевральный отдел, самые первые нервы которого иннервируют разветвлённую часть посторальных щупалец, а последующие многочисленные плевральные нервы иннервируют ряд жабр, и так вплоть до ануса. Иными словами, самые первые плевральные нервы иннервируют разветвлённую часть посторальных щупалец (остальная часть которых получает церебральную иннервацию), которые предшествуют первому пучку настоящих жабр, иннервирующихся от последующих плевральных нервов.

Почему при наличии подобных фактов мы должны продолжать следовать традиционному расчленению нервной системы моллюсков на головной (cereбральный) и туловищный (плевральный) отделы? Несомненно, если брать «высшие» группы, такие как брюхоногие моллюски, то у многих их представителей членение на церебральный и плевральный отделы выражено более отчётливо. Но едва ли можно говорить о подобной отчётливости у моноплакофор или хитонов. Судя по приведённым данным, предок моноплакофор обладал слабодифференцированной на церебральную и плевральную иннервационные зоны вентральной поверхностью, а если говорить о наружных органах, то разница между жабрами и разветвлённой частью посторальных щупалец отсутствовала: это была единая зона разветвлённых структур, служащих, по-видимому, как для дыхания, так и для питания. Педальный отдел, напротив, по-видимому уже был достаточно обособлен от церебро-плеврального. Подчеркнём, что это больше чем предположение: разница между церебральным и плевральным отделом невелика и

у современных моноплакофор. Но даже у ряда высших групп, слабое расчленение на церебральный и плевральный отделы сохраняется: таковым являются слитые цереброплевральные ганглии у многих голожаберных моллюсков.

Рассмотрим теперь головоногих моллюсков, а именно наутилоидей: их представители обитали ещё в кембрии, а значит, наряду с моноплакофорами наиболее близки с общему предку всех моллюсков. Кроме того, именно вопрос о гомологиях воронки и ручного (щупальцевого) аппарата цефалопод, как уже указывалось, был предметом наиболее острых дебатов и до сих пор не решён удовлетворительно (Shigeno et al., 2008). Согласно широко распространённому взгляду, наутилоидеи и все остальные головоногие моллюски возникли от бентосных моноплакофоро-подобных организмов с достаточно высокой экзогастрической раковиной, путём сворачивания ноги по продольной оси и образования таким образом воронки (Yochelson et al., 1973; Holland, 1987). Ручной аппарат — либо модификация головного аппарата, либо эпиподимальных щупалец, развитых у архаичных ветигастропод. В самое недавнее время было вновь предложено считать, что щупальцевый аппарат головоногих — производное ноги, а воронка возникла *de novo* (Shigeno et al., 2008). В подобных дебатах, на мой взгляд, обычно не учитываются два важнейших фактора, характерных для эволюции любых живых организмов, а особенно многоклеточных животных: достаточная устойчивость онтогенеза и отдельных его признаков. Как целые онтогенетические циклы, так и отдельные признаки не появляются из ниоткуда и не исчезают в никуда, по крайней мере внезапно. Как правило, любое новшество основано на той или иной модификации предшествующей ей структуры: в новую структуру может войти только часть структуры-предшественника или в её состав могут войти соседние структуры и т.д. Полной редукции того или иного органа предшествует тот или иной ряд реальных таксонов (предковых онтогенезов), у которых данная структура или сопутствующие ей органы постепенно уменьшались в размерах или меняли степени выраженности. Реалистичность подобных процессов продемонстрирована выше при обсуждении концепций гетерохроний и педоморфоза. Наконец, пытаюсь решить проблему со сложной гомологией того или иного рода, неплототворно использовать лишь несколько «жестких» планов строения, как-то: некие усреднённые планы строения головоногих, брюхоногих, двустворчатых моллюсков и т.д. (как, например, в работе Shigeno et al., 2008). Как уже отмечалось, поток модифицирующихся онтогенезов очень часто оставляет остатки первичного разнообразия тех или иных структур и таксонов (Мамкаев, 1966, 1968; Рожнов, 2005, первоначально гипотеза архаического разнообразия была предложена вне явной связи с перестройками онтогенетических циклов). Обнаружить, выделить и обосновать гомологии с использованием как онтогенетических данных, так и промежуточных, как правило реликтовых таксонов — задача скорее систематическая, чем чисто морфологическая. Именно традиционные систематики в силу специфики своей профессии занимаются поиском гомологического сходства тех или иных структур в обширных таксономических массивах, далёких от какой бы то ни было схематичности планов строения.

Как было указано, современные моноплакофоры всё ещё обладают слабо дифференцированным церебральным и плевральным отделом. Это заставляет

предполагать, что наутилоидеи, с их сложным членением на различные щупальца и, очевидно, значительно более сложным в сравнении с донными моноплакофорами поведением, должны были приобрести усиленные нервные центры для манипуляции соответствующими наружными органами. Подобная ганглионизация, разделение на относительно независимые отделы центральной нервной системы, намечается уже у моноплакофор, а своей вершины достигает у брюхоногих моллюсков: например, у высших голожаберных моллюсков мозг, с одной стороны, компактен, а с другой — чётко поделён на почти независимые ганглии (насколько это возможно в ЦНС, где все нервные пути так или иначе пересекаются). Очевидно, у сложных наутилоидей можно ожидать чего-то подобного. Однако в реальности мозг наутилуса практически лишён каких бы то ни было ганглиев и ганглиозных утолщений (Young, 1965; Sasaki et al., 2010). Наиболее явным является только пара ганглиозных утолщений, связанных с хорошо развитыми органами зрения, которые, несомненно, развились вторично (относительно предполагаемых бентосных предков). Тем не менее, ЦНС наутилуса в целом очень трудно соотнести с мозгом любых представителей других классов моллюсков — это фактически единое кольцо без обособленных ганглиев, разные части которого посылают нервы к головному отделу, к щупальцам, жабрам, воронке и внутренним органам. Эти различные отделы обозначены Янгом преимущественно как массы или доли, но не как ганглии (исключая буккальные) (Young, 1965). Наконец, у головоногих моллюсков действительно имеется тренд на ганглионизацию: высшие внутри- и безраковинные цефалоподы обладают дифференцированным мозгом. Имеется, таким образом, не вполне объяснённая картина: предки головоногих, моноплакофоро-подобные организмы, обладали дифференцированными продольными нервными стволами и некими зачаточными головными ганглиями, тогда как у их потомков — наутилоидей — ганглии и стволы по некоторой, не вполне ясной причине, полностью редуцируются, вместо того чтобы, наоборот, усиливаться, в соответствии с общим подъёмом активности животного. Тренд на ганглионизацию возникает уже внутри группы цефалопод. Например, отчётливая ганглионизация проявляется в эволюции голожаберных моллюсков, многие «терминальные» группы которых обладают более сложным поведением, чем их предки, соответственно чему ганглии у них становятся отчётливо более дифференцированными.

Принимая во внимание также, что морфология таких основных типобразующих признаков моллюсков, как щупальцевый аппарат и нога, не имеют прямых и недвусмысленно доказанных гомологий у наутилоидей, можно поставить вопрос, а является ли организация *Nautiloidea* прямой (но лишь модифицированной для плавающего образа жизни) наследницей их моноплакофоро-подобных предков? Или же в морфологии современного наутилуса сохранились черты общего предка всех моллюсков, исчезнувшие у моноплакофор и других классов? Этим можно было бы объяснить, с одной стороны, неоспоримую древность цефалопод, а с другой стороны, слишком большое число несоответствий в их организации другим классам моллюсков.

Возможно ли найти какие-либо сходные и, таким образом, открытые для тестирования на гомологичность структуры, образующие комплекс, с одной стороны, наиболее типовых для моллюсков признаков и одновременно имею-

щихся у организмов за пределами типа Mollusca? К таким наиболее характерным признакам моллюсков безусловно относится нога, мантия и околоротовые структуры (парус, ручной аппарат, посторальные щупальца и т.д.). Мантия у подавляющего большинства моллюсков синтезирует твёрдый экзоскелет — раковину. Определённой секреторной активностью обладает и нога — у большинства представителей брюхоногих моллюсков она синтезирует крышечку. С точки зрения перестройки предковых онтогенетических циклов, бесперспективно рассматривать все подобные как секреторные, так и цефалические структуры у моллюсков как возникшие *de novo*. При помощи такого «моделирования» можно просто «добавить» все недостающие структуры практически к любой группе, например, к уже упоминавшимся турбелляриям: получится одна из наиболее популярных концепций «гипотетического предка моллюсков (англоязычное НАМ)» (например, Salvini-Plaven, 1972). С точки зрения эволюционной преемственности онтогенетических циклов, более плодотворен поиск структур с похожей функцией и хотя бы частично сходным строением и положением (т.е. есть хотя бы потенциальная возможность для их гомологизации) у реально существующих групп, но не относящихся к типу моллюсков.

Разнообразные крыловидные, щитоподобные структуры, ответственные за синтез трубки, в которой живёт организм, оказываются довольно широко распространёнными за пределами типа моллюсков — они имеются у вторичноротых типов Pterobranchia (рис. 12 А, Н, I–J) и Enteropneusta (рис. 12 М), первичноротых Vestimentifera (рис. 12 F, G, К), их рудименты прослеживаются у Pogonophora и целого ряда полихет (рис. 12 В, D–E, I; 13 J), где они уже не несут основной секреторной функции. Особенно большое сходство ноги ряда брюхоногих моллюсков и воронки наutilusоидей обнаруживается с ползательной подошвой птеробранхий, с её помощью последние строят свою трубку (ср. рис. 11 А и 13 А–С). Но Pterobranchia очень сильно отличаются как по внешнему, так и особенно по внутреннему строению от большинства моллюсков (рис. 12 А; 13 А). Прежде всего, крыложаберные относятся к вторичноротым, у них имеется хорошо развитая целомическая система по типу архимерии — т.е. имеется протосома (ползательная подошва), мезосома (воротник и щупальцевый аппарат) и туловище-метасома (см., например, Schepotieff, 1907). Наконец, имеется ещё и четвёртый отдел тела — стебелёк или стolon, при помощи которого эти колониальные животные с ярко выраженным бесполом размножением соединяются и продуцируют новых членов колонии (рис. 12 А; 14 А, В). Кроме того, у птеробранхий имеется аксиальный орган, некоторые представители имеют пару жаберных пор, а их развитие протекает по радиальному типу (Nielsen, 1995). Таким образом, прямое сопоставление крыложаберных и моллюсков на уровне целостной организации невозможно. Это, тем не менее, не означает, что на одном из этапов эволюционной истории они не могли иметь общих предков.

Специально для настоящей работы были исследованы с использованием сканирующего электронного микроскопа и метода высушивания в критической точке два различных представителя типа Pterobranchia. Особое внимание было уделено структурам, которые окружают ротовое отверстие, щупальцам и ползательной подошве (рис. 13 А–Е). В направлении от рта к анусу у птеробранхий можно выделить следующие подразделения протосомы и мезосомы: 1) ротовая

ламелла — широкая кожная лопасть, имеющая в центре отчётливую выемку, располагающаяся перед ртом и продолжающая после него; 2) рот; 3) развитый щупальцевый аппарат (причём в районе рта щупальцевый аппарат смыкается с ротовой ламеллой (см. рис. 13 C–D); 4) ползательная подошва (протосома); 5) анус. Несмотря на очевидную значительную эволюционную дистанцию между моллюсками (класс моноплакофор) и крыложаберными, прото- и мезосомальный отделы последних значительно сходны с подразделением тела у *Monoplacophora*. Ротовая ламелла, окружающая рот, по положению точно соответствует оральному парусу моноплакофор, тогда как послеротовые части ротовой ламеллы соответствуют подставкам посторальных щупалец (ср. рис. 13 B–E и 13 F). Щупальцевый аппарат птеробранхий по положению и функции соответствует жабрам моноплакофор, а паттерн его соединения с постротовыми частями ротовой ламеллы существенно напоминает паттерн ряда от разветвлённой части посторальных щупалец к жабрам (ср. рис. 13 C–D и 13 F). Оставляя пока в стороне серьёзные внутренние и онтогенетические различия птеробранхий и моллюсков, укажем на самое существенное внешнее отличие: полипообразная внешняя форма тела птеробранхий с развитым стебельком-столоном мало согласуется с вполне специфически моллюсковой формой моноплакофор. Неясно, могут ли в этом отношении нам что-либо дать наutilusоидеи, тем более что нами специально был сформулирован вопрос о возможных несоответствиях их строения остальным классам моллюсков.

У большинства *Mollusca* структуры, ответственные за синтез твёрдого внешнего скелета — мантия (синтезирует раковину) и нога (синтезирует крышечку у гастропод), вполне отчётливо гомологичны у различных классов моллюсков. Только у одного из наиболее древних с точки зрения палеонтологической летописи классов, появившихся ещё в кембрии, головоногих, а более точно — наutilusоидей, гомология ноги издавна была предметом дискуссии и удовлетворительно не решена до сих пор. Воронка наutilusа морфологически тесно связана с мантийной складкой (рис. 11 A; 18 A). Между воронкой и ртом располагаются жабры и значительное число щупалец. В отличие от всех известных моллюсков, только у наutilusа имеется особый задний отдел — сифон, который имеет внутри полость и связан с полостью тела наutilusа (рис. 18 A, B). Таким образом, общий план строения тела наutilusа, даже если принимать во внимание его модификации в связи с пелагическим образом жизни, не соответствует таковому остальных моллюсков, у которых деление на ногу и мантию, т.е. на цефалоподиум и внутренностный мешок, покрытый сверху мантией, выражено совершенно определённно. Неоконченная дифференциация мантии и воронки (рис. 11 A; 18 A), а также паттерн околоротовых щупалец позволяет сравнивать наutilusа не с моллюсками, а с другими типами билатерий, которых традиционно называют червями (рис. 12–14). Секреторный щит птеробранхий имеет сходную функцию с вестиментальными крыльями *Vestimentifera* (синтез экзоскелета) и сходное положение (на границе головного и туловищного отделов) с наutilusом (рис. 11 A; 18 A). При сравнении с наutilusом, представленным не как гастропода со сложившейся пополам ногой, а как модифицированный червеобразный организм, выявляется ещё одна очень многообещающая потенциальная гомология: положение и форма сифона очень сходны со столоном-сте-

большом птеробранхий (ср. рис. 18 А, В и 18 С). При этом, естественно, не утверждается, что моллюски непосредственно родственны Pterobranchia. Pterobranchia успели пройти собственный путь эволюции и стали в основании формирования одной из наиболее успешных в смысле морфологического прогресса групп — в основании типа хордовых. Но выявляется общее направление эволюции, обратное тому, которое постулируется сегодняшними концепциями происхождения основных типов билатерий.

Основная модель эволюции Bilateria

Возможно ли заполнить этот несомненный разрыв между в чём-то очевидно сходными по общему расчленению тела наутилоидеями и птеробранхиями и огромной разнице в их внутреннем строении? Вестиментиферы, погонофоры, их неоднозначное и запутанное родство, с одной стороны, с Deuterostomia (Беклемишев, 1944; Иванов, 1955, 1960, 1976, 1983; Jones, 1985a, b; Малахов, Галкин, 1998; Иванова-Казас, 2007), а с другой стороны, несомненные связи с первичноротыми, и более того — с классом полихет (по современным представлениям и вестиментиферы, и погонофоры — не более чем одно из «высших» семейств Polychaeta) (Rouse, Fauchald, 1995; Rouse, 2001 и др.), возможно, одни из наиболее реалистичных претендентов на промежуточное звено между птеробранхиями и моллюсками.

Прежде всего, следует указать на неоспоримые факты, свидетельствующие о близком родстве вестиментифер и погонофор с так называемыми терминальными группами полихет Sabellidae, Spirobridae, Serpulidae. Среди признаков, объединяющих все эти группы, прежде всего следует отметить уникальную форму щетинок, необычайно сходную как у погонофор и вестиментифер, так и у перечисленных семейств полихет (Bartolomaeus, 1995). Во многом из-за того, что концевой отдел тела погонофор, несущий щетинки (опистосома), — маленький относительно очень длинного тела, — легко отрывался при сборе, он был обнаружен гораздо позднее (Webb, 1964) выделения самостоятельного типа Pogonophora. Это (в том числе) дало повод утверждать, что при отнесении их к вторичноротым не были известны существенные детали их морфологии, ясно указывающие на родство с полихетами. Последовавшие затем морфологические (Rouse, Fauchald, 1995; Rouse, 2001; Schulze, 2003; и др.) и молекулярные (Kojima et al., 1993; Black et al., 1997; McHugh, 1997; Rousset et al., 2004) кладистические исследования безоговорочно определили и погонофор s.str., и вестиментифер как единственное семейство Siboglinidae среди терминальных групп полихет. В настоящее время подобная классификация стала общепризнанной (Pleijel et al., 2009), положение погонофор и вестиментифер среди седентарных полихет совершенно определено. Среди редких авторов, которые не соглашались с этим, необходимо назвать Малахова и Галкина (1998), Сальвини-Плавена (Salvini-Plaven, 2000) и Иванову-Казас (2007). Хотя указанные факты не могут быть подвергнуты сомнению, проблема в целом имеет гораздо более широкие приложения и картина в целом очень противоречива. Так, филогения (а значит, и классификация) как типа Annelida в целом, так и класса полихет в частности, далека от разрешения (например, Rouse, Fauchald, 1997; Rouse, Pleijel,

2001; Purschke, 2002; Almeida et al., 2003; Colgan et al., 2006; и др.). Утверждается также, что филогения кольчатых червей является «одной из крупнейших нерешённых проблем среди Metazoa» (Bartolomaeus et al., 2005, с. 341).

Таким образом, близкое родство вестиментифер, погонофор и полихет — неоспоримый факт. В то же время, целый ряд признаков в строении вестиментифер существенно отличен от такового их ближайших родственных групп полихет — семейств Sabellidae и Serpulidae. Так, у вестиментифер большая часть тела *несегментирована* (рис. 12 F–G). Сегментация ограничена в основном самым задним отделом тела — опистосомой. Строго говоря, подобное расчленение отделов тела у вестиментифер и погонофор и стало причиной достаточно однозначного рассмотрения этих групп как близких именно вторичноротым животным (Иванов А.В., 1960, 1991; Ivanov A.V., 1963, 1994; Jones, 1985a, b). Ряд семейств седентарных полихет, таких как Serpulidae и Sabellidae, являются, таким образом, близкородственными к Vestimentifera группами (т.е. все вестиментиферы являются при таком подходе лишь семейством). Несомненно, что подобное ближайшее родство предполагает глубокую преемственность и гомологию всех морфологических структур. При этом торакальная мембрана серпулид хорошо сопоставима с вестиментальными крыльями вестиментифер (особенно у видов рода *Filograna*) как по положению, так и по форме (ср. рис. 12 D–E и 12 F), и эти структуры несомненно являются гомологичными. В то же время торакальная мембрана Serpulidae отчётливо сегментирована и несёт равномерно расположенные группы щетинок. Кроме того, торакальная мембрана хорошо дифференцирована от ротового аппарата и окружающих его лопастей (рис. 12 Г).

Ничего подобного мы не находим у вестиментифер. Вестиментальные крылья не несут никаких признаков сегментации и представляют собой единый недифференцированный воротник (рис. 12 G, K). Определяя далее возможное направление эволюции, необходимо отметить, что дифференцированное сегментированное тело и торакальная мембрана Serpulidae выглядят как значительно более специализированная черта (а значит, филогенетически вторичная) по сравнению со слабо дифференцированным телом и вестиментумом Vestimentifera. Если рассматривать, согласно доминирующему сейчас взгляду, вестиментифер как сильно специализированных полихет, вторично упростившихся и потерявших кишечник в связи с переходом к обитанию в глубоководных гидротермальных источниках, это серьёзно противоречит наличию у них неспециализированной формы тела. В случае, если бы сегментация у вестиментифер почти полностью исчезла вторично, её следы так или иначе *ещё* сохранялись бы как на теле, так и на торакальной мембране, поскольку полихеты Serpulidae и Sabellidae не родственны им отдалённо, а являются ближайшими к ним семействами. Примечательно также, что именно для семейства Serpulidae характерен короткий несегментированный участок между тораком и задней частью тела (рис. 12 B, D, E). Строго говоря, в передней части отчётливая сегментация затрагивает только саму торакальную мембрану на вентральной стороне (рис. 12 I), тогда как значительный участок на дорсальной стороне тела, между крыльями торакальной мембраны, по крайней мере внешне, не несёт никаких следов сегментации (рис. 12 D, E), т.е. в значительной степени напоминает внешнее строение тела вестиментифер.

Иначе говоря, вся почти вековая история описания и изучения погонофор, а затем вестиментифер свидетельствует в пользу того, что основное направление эволюции как полихет и кольчатых червей в целом, так и погонофор и вестиментифер было определено *принципиально неверно*. Происходило это прежде всего по причине отсутствия разработанной теории, которая корректно переводила бы уже открытую таксономическую иерархию (как основную теорию традиционной систематики) в эволюционную историческую последовательность преобразований типов организации, используя при этом реально существующие процессы. Как было показано выше, основным упущенным процессом такого рода является первичность бесполого размножения и колониальности в эволюции и вторичность, производность высоко индивидуализированных типов Bilateria (моллюски, членистоногие, хордовые).

Все вышеприведённые факты заставляют предложить принципиально иную теорию морфологического механизма базальной радиации билатерий. Ключевым здесь является признание сидячего или малоподвижного образа жизни с развитым бесполом размножением и полуколониальностью/колониальностью как существенной черты *исходного*, а не *производного* онтогенетического цикла Bilateria. Предков всех сложных индивидуализированных организмов следует, таким образом, искать среди полуколониальных/колониальных форм с бесполом размножением. Обширная фауна многоклеточных организмов (род *Cloudina*), обитающих в известковых трубках и, судя по их морфологии, несомненно обладавших способностью к бесполому размножению, известна уже из позднего докембрия (Germis, 1972; Grant, 1990; Hua et al., 2003; Журавлев, 2006; Cortijo et al., 2010). Лофофорато-подобные организмы с полипоидной морфологией, включающей хорошо развитую щупальцевую крону и стебелёк, известны уже из раннего кембрия (см. Chen, 2009, род *Phlogetes*). Все типы, которые включают формы с подобной организацией, по большинству признаков заведомо проще, чем моллюски, членистоногие или хордовые. В то же время, некоторые другие системы органов у сидячих полипообразных билатерий устроены на первый взгляд сложнее, чем у индивидуализированных организмов. Прежде всего это относится к целомической системе. Подавляющее большинство типов Bilateria, которые включают сидячие или малоподвижные организмы, характеризуются также и развитыми целомическими полостями (см. например, Беклемишев, 1964, Ruppert et al., 2004; Westhede, Rieger, 2006; и мн. др.).

Так, Sipuncula, с одной стороны, несомненно относится к Spiralia, а с другой стороны — обладают обширной туловищной целомической полостью и отделённым от неё щупальцевым целомом. Лофофораты (форониды, мшанки и брахиоподы) также характеризуются двураздельным целомом, подразделённым септой на туловищный и щупальцевый отделы, и элементами третьего целомического компартмента в виде полости надротовой складки — эпистома. Похожей организацией обладают вестиментиферы и погонофоры. У полихет целом также заходит в щупальцевый аппарат, и возникает его вторичная подразделённость на многочисленные сегменты. Наконец, Pterobranchia демонстрируют отчётливую архимерию (т.е. три целомических компартмента) — целом подразделён на протосому (головной щит), мезосому, несущую щупальцевый аппарат, и метасому, к которой относится большая часть полости тела. Целом ме-

тасомы входит у птеробранхий и в стебельк, который либо соединяет всех членов колонии, либо является точкой развития новых почек — бесполого размножения (рис. 14 А–В). Существенно похожими чертами в развитии почек на концевом отделе тела обладают представители совершенно отличного от Pterobranchia типа кольчатых червей — полихет из семейства Serpulidae (рис. 12 D; 14 С–Е). Сами развивающиеся почки у Pterobranchia и Serpulidae (род *Filograna*) также демонстрируют значительное сходство (ср. рис. 14 А–В и 14 С–Е). Здесь мы опять сталкиваемся с парадоксом, необъяснимым в рамках современных концепций эволюции Bilateria. На первый взгляд глубоко специализированные, вторично перешедшие к седентарному образу жизни группы полихет, такие как упомянутые Serpulidae, по характеристикам бесполого размножения и форме почек гораздо больше напоминают таковые, совершенно, на первый взгляд, отличной группы — несегментированных вторичноротых Pterobranchia. В то же время у более «примитивных» подвижных групп полихет бесполое размножение протекает по-другому, чем у седентарных: новые особи образуются как цепочки особей, а не как почки, или в форме паратомии (деление материнской особи), или бесполое размножение вовсе затухает.

В то же время, у представителей всех высоко индивидуализированных типов Bilateria — моллюсков, ракообразных и хордовых — целомические полости подвержены значительной редукции. Два этих противоположных эволюционных тренда: с одной стороны, на значительное усложнение органов чувств и локомоции, а с другой стороны, — на значительную редукцию и модификацию целомов, заставляют рассматривать мощное развитие целомических полостей именно как исходную черту онтогенетического цикла полуколонияльных предков Bilateria. В этом отношении концепция Archicoelomata, с определёнными поправками, лучше отражает реконструкцию исходного состояния целома у предков билатерий. С тем важнейшим дополнением, что его функция была функцией гидроскелета, позволяющая хорошо «держать форму» у ещё мягких бесскелетных сидячих или малоподвижных донных организмов. Т.е. сценарий, предполагающий первичность функции целома в качестве гидроскелета у предковых Bilateria, в той или иной форме предложенный Ливановым (1945, 1963), Кларком (Clark, 1964), А.В. Ивановым (1976), Старобогатовым (1983, 2000) — является наиболее реалистичным, но, в свою очередь, с важной поправкой: целом возник не особым «брахиоцельным» способом, связанным с формированием только щупальцевого аппарата (Ливанов, 1963; Старобогатов, 1983) и вне исходной связи с роющим образом жизни (Clark, 1964; Иванов, 1976), но как единая, слабоподразделённая вторичная полость тела, переходящая в полости щупалец и стебелька и выполняющая в первую очередь опорную функцию. Именно поэтому многие впоследствии сильно дифференцированные системы органов, такие как половая и выделительная системы, первоначально были тесно связаны с целомом. Целом сообщался с наружной средой посредством небольшого числа пар целомических протоков, расположенных непосредственно за щупальцевой кроной.

В свою очередь, наличие энтероцельного способа закладки целома или тех или иных его модификаций у определённо неблизкородственных типов, такие как Phoronida и Pterobranchia, а также тот факт, что целомическая мезодерма у

тех групп, у которых энтероцельный способ неизвестен, формируется за счёт клеток того же квартета (4-го), за счёт которого формируется кишечник у аннелид и моллюсков (Беклемишев, 1964), заставляет признать наибольшую правдоподобность именно энтероцельного образования целома. Т.е. целом является одной из модификаций когда-то единой гастральной полости книдариеподобных предковых Metazoa, ещё не приобретших аппарат стрекательных клеток. У них, как и у большинства современных Cnidaria, единая гастральная полость заходила и в щупальца, и в стебелёк.

Другим важнейшим следствием постулированного здесь направления эволюции, т.е. определённого направления преобразования морфологических комплексов основных типов Bilateria, является признание первичности положения анального отверстия поблизости от щупальцевой кроны. Для сидячего организма, каудальная часть которого переходит в стебелёк и/или стolon колонии, подобное расположение является почти единственно возможным. Распространение вариантов переднего (точнее — адорального, поскольку, строго говоря, передне-заднее и дорсо-вентральное разделение тела, в привычном понимании, возникло только у высоко индивидуализированных групп Bilateria; выяснение его соответствия у седентарных организмов составляет серьёзную проблему; (см. ниже)) или задне-терминального (аборального) положения ануса среди различных типов Bilateria, также весьма примечательно. Так, наиболее архаичные представители Deuterostomia, Pterobranchia с развитой колониальностью и бесполом размножением обладают передним (адоральным) положением ануса, тогда как индивидуализированные Enteropneusta и Chordata обладают задне-терминальным или задним его положением. Все без исключения типы лофофорат (форониды, мшанки, плеченогие) обладают адоральным положением ануса. Существенно, что все они обладают в целом полипообразной морфологией. Сидячие колониальные Kamptozoa и малоподвижные Sipuncula, у которых сохраняется способность к бесполому размножению, обладают адоральным положением ануса. При этом, весьма показательно, что если использовать классическую аргументацию о вторичном возникновении седентарной организации и, соответственно, вторичности U-образного кишечника и адорального положения анального отверстия (см. например Малахов, 2009; Темерева, Малахов, 2009), то переднее положения ануса у значительно индивидуализированных сипункулид, которые хотя и сохраняют способность к бесполому размножению, но никогда не образуют колоний и не являются седентарными организмами в строгом смысле, оказывается малообъяснимым, и свидетельствует в пользу того, что явно вторичные черты организации Sipuncula, такие как появление интроверта, сочетаются с элементами, оставшимися от предкового онтогенетического цикла седентарных организмов.

Сравнительные морфологи и эмбриологи (см. Малахов, 1991; Nielsen, 1995; и др.) уже продемонстрировали значительную условность строгого разграничения способов образования рта и ануса по определённой модели первично- и вторичноротых животных. Так, среди класса полихет встречается как классическое появление ануса после появления первичного рта, т.е. по модели первичноротости, так и новообразование рта, т.е. свойство вторичноротых (Nielsen, 1995). Вторичноротость свойственна классу приапулид, во всём остальном мало

похожим на настоящих Deuterostomia. Все эти факты несомненно, с одной стороны, свидетельствуют о возможном отсутствии «пропасти» между Proto- и Deuterostomia. С другой стороны, как морфологические, так и молекулярные признаки, как правило, подчёркивают близость Pterobranchia, Enteropneusta, Echinodermata и Chordata и их отделённость от других типов, традиционно относимых к первичноротым. Имеется ли какой-либо комплекс признаков, который, учитывая также предложенные здесь модели развития индивидуализированных групп от полуколониальных, сможет минимально противоречиво соединить два этих крупнейших ствола Bilateria — Protostomia и Deuterostomia?

Все последовательно разбираемые в данной работе факты свидетельствуют в пользу того, что базальная радиация Bilateria произошла на уровне полуколониальных седентарных и/или малоподвижных организмов с хорошо развитым бесполом размножением в форме почкования. Одним из важнейших признаков организации седентарных организмов является построение внешней защитной оболочки, которая очень часто имеет вид трубки той или иной степени сложности. Способностью к образованию трубкообразных защитных оболочек обладают многие кишечнодышащие, в той или иной степени способность к формированию трубок и/или защитных чехлов имеется у форонид, кишечнодышащих, многих полихет. У других Lophophorata, таких как мшанки и брахиоподы, способность секретировать защитные оболочки развилась ещё дальше, с включением кальция, и формированием сложных колоний или двустворчатой раковины. При этом используется фактически вся поверхность тела исходного полипа, уже у форонид обладающая секреторной активностью, но ещё не имеющая специальных дифференцированных органов для подобной секреции. Вполне согласуясь с этим, форониды не производят сложных трубок или колоний. Напротив, у брахиопод дифференцируются дорсальный и вентральный листки мантии, которые и ответственны за формирование более сложной по устройству раковины.

Pterobranchia — группа, стоящая в основании всех Deuterostomia, пошла по другому пути. В адоральной части полипа отдифференцировался особый эпидермальный щит, обладающий значительной секреторной активностью. С помощью этого щита птеробранхии получили возможность строить значительно более сложные трубки и колонии (рис. 18 C–D), чем группы, обладающие только малодифференцированной общей секреторной активностью всей поверхности тела. То разнообразие колоний, свойственное как вымершим граптолитам (рис. 18 E–F), которые включали плавающие группы с очень сложными колониями, так и их современным потомкам Pterobranchia (Bulman, 1970; Maletz et al., 2009 и др.), стало возможным только после появления дифференцированного органа — головного щита, ответственного за секрецию защитной внешней оболочки. В рамках последовательно развиваемой теории происхождения Bilateria признак наличия подобного секреторного щита является, таким образом, базовым свойством онтогенетического цикла очень древней группы Metazoa, происхождение которой уходит в кембрийский период — Pterobranchia (вместе с граптолитами). Эта группа стоит в основе всех хордовых (и позвоночных), у которых этот признак, напротив, почти бесследно исчез. Последние остатки его в явном виде сохраняются только у Enteropneusta (кишечнодышащих), преобразуясь в хоботок, и по-видимому, переднюю часть генитальных крыльев.

Гомология протосомы (головного щита) птеробранхий и протосомы кишечнодышащих имеет, таким образом, более сложную природу, чем предполагалось ранее. Хоботок и передняя часть генитальных крыльев являются продуктом, с одной стороны, дальнейшей дифференциации адоральной части птеробранхий (включая головной щит), а с другой стороны, результатом редукции исходной щупальцевой кроны. У *Enteropneusta* уже появляется важнейший базовый признак последующего онтогенетического цикла хордовых — наличие хорошо развитых жаберных щелей, но, с другой стороны, хорда как таковая ещё отсутствует. В то же время у *Pterobranchia* имеется либо одна пара плохо дифференцированных жаберных щелей (у *Cephalodiscidae*), либо жаберные щели полностью отсутствуют (*Rhabdopleuridae*). Таким образом, *Pterobranchia*, уже обладая ключевым признаком — секреторным головным щитом, ещё сохраняют общий малодифференцированный план строения с несомненно существовавшим, но в современной фауне неизвестным, общим предковым онтогенетическим циклом с *Lophophorata*, у которых секреторный щит в таком виде ещё отсутствует. В то же время, отчётливая дифференциация целома на три отдела, жаберная щель, явно выраженное радиальное дробление и молекулярные данные недвусмысленно указывают на то, что *Pterobranchia* уже приобрели более специализированные черты базового онтогенетического цикла *Deuterostomia*, общего с *Echinodermata* и *Chordata*.

Таким образом, дифференциация традиционных Proto- и *Deuterostomia* произошла ниже уровня птеробранхий. Подобный онтогенетический цикл необходимо должен был включать взрослую полипообразную стадию, характеризующуюся бесполом размножением в форме почкования и полукOLONиальностью, наличием щупальцевой кроны, цельного или двураздельного целома (с одной или несколькими парами целомодуктов, сообщающихся с внешней средой), еще не отчётливо дифференцированным на спиральное и радиальное типом дробления и, с большой вероятностью, планктонной (или полупланктонной) ресничной личинкой. Вопрос об эволюционном соединении первично- и вторичноротых, о построении теории сначала морфологического и онтогенетического, а затем и молекулярного перехода между двумя этими, на первый взгляд, столь различными группами, состоит, таким образом, в том, когда был приобретён ключевой комплекс последующего онтогенетического цикла *Pterobranchia* — секреторный головной щит — до или после формирования онтогенетического цикла, сходного с современными *Pterobranchia*.

Весь вышеприведённый анализ типов *Spiralia*, включая *Annelida* (*Polychaeta*) и *Mollusca*, свидетельствует о том, что дифференцированные секреторные щиты характерны как для различных групп *Polychaeta*, которые при этом полагаются, как правило, эволюционно «терминальными» (*Vestimentifera*, *Pogonophora*), а не базовыми, предковыми, и практически для всех без исключения групп типа *Mollusca*. При этом строение вестиментальных крыльев *Vestimentifera* (рис. 12 К) идентично головному щиту *Pterobranchia* (особенно ювенильным особям *Pterobranchia* — ср. рис. 12 К и 12 J, L; рис. 12 F и 12 J) как по положению около щупальцевой кроны, так и по выполняемой функции — секреции трубки (наряду с опистосомой, см. Gaill et al., 1997, Ravaux et al., 2000; и др.). Примечательно, что молодые особи вестиментиферы *Riftia pachyptila* обладают значительно

более коротким и в то же время более широким щитом-вестиментумом (см. рис. 4.5–6а в работе Малахова и Галкина, 1998), который имеет большое сходство с головным щитом ювенильных особей современного представителя птеробранхий — *Cephalodiscus* (рис. 12 J, L). Далее, вестиментальные крылья *Vestimentifera* гомологичны хорошо развитой торакальной мембране *Serpulidae* (ср. рис. 12 E и 12 F), которая затем в различных семействах седентарных полихет, например *Terebellidae*, подвергается отчётливой редукции (рис. 13 J). При этом как у *Serpulidae*, так и у других семейств седентарных полихет торакальная мембрана не обладает развитой секреторной активностью, но ею обладают прилегающие окологротовые участки. Получается неоднократно подчёркнутая в данной работе парадоксальная картина. С одной стороны, вестиментиферы и *Serpulidae* близкородственны, что не подлежит сомнению, и согласно современным филогенетическим схемам, предполагается глубокая вторичность вестиментифер и погонофор, у которых полностью редуцировался кишечник в связи с переходом к обитанию в высокоспециализированных сообществах холодных высачиваний и гидротермали. С другой стороны, весь «план строения» вестиментифер — длинного несегментированного тела и развитого окологротового секреторного щита (вестиментума) — несомненно сближает их с *Pterobranchia*, а не остальными полихетами и аннелидами. При этом у всех групп *Polychaeta* секреторный щит в таком развитом виде, в котором он имеется у *Vestimentifera*, по неясным причинам отсутствует. Единственное максимально похожее образование — хорошо дифференцированная торакальная мембрана, которой обладает и филогенетически максимально близкое к вестиментиферам семейство полихет — *Serpulidae*. При этом торакальная мембрана серпулид является достаточно специализированным образованием, обладающим сегментацией и во основном лишённым секреторной активности.

Таким образом, ошибочность в определении основного направления эволюции билатерий из-за недооценки важности одного из базовых свойств онтогенетического цикла — бесполого размножения, продемонстрированная выше, находит хорошее соответствие в анализе комплекса секреторного головного щита. Седентарная, полипообразная форма тела вестиментифер, наличие несегментированного туловища и только небольшой терминальной сегментированной опистосомы, наличие хорошо развитого секреторного щита, расположенного около щупальцевой кроны (т.е. располагавшегося бы адорально, если бы рот у вестиментифер присутствовал), должна быть сопоставлена с планом строения *Pterobranchia*, а не большинства кольчатых червей. При этом, несомненно, имеется ряд существенных отличий крыложаберных и вестиментифер. Так, *Vestimentifera* характеризуются близким к спиральному типу дробления (например, Young et al., 1996), отсутствием целомической полости (протоцеля) в секреторном щите-вестиментуме, задне-терминальным положением ануса (у личинок) и наличием сегментированной опистосомы, несущей щетинки.

Таким образом, для реконструкции предкового онтогенетического цикла, который смог бы минимально непротиворечиво объединить организацию *Pterobranchia* и *Vestimentifera*, необходимо построить модель их морфологического перехода, поскольку отсутствует прямой морфологический переход в виде сохранившихся в современной фауне реликтовых групп (который можно было

рассматривать таксономически как внутрисемейственную или даже внутривидовую вариацию). Важнейшим свойством подобной модели является вывод о наличии развитого секреторного щита у седентарных взрослых организмов с развитой щупальцевой кроной, т.е. *до того*, как возник более специализированный онтогенетический цикл Pterobranchia.

Этот вывод также предполагает отсутствие, по крайней мере в развитом виде, целомической полости (протоцеля) в исходном головном секреторном щите у носителей предкового онтогенетического цикла, *предшествующего* его дифференциации на Spiraloblastica и Radialoblastica, и наличие единой или двураздельной целомической полости, единой с полостью щупальцевой кроны и стебелька, а не трёх целомических отделов современных Pterobranchia. Здесь необходимо отметить, что, весьма вероятно, предтечей, морфологическим предшественником головного щита является маленькая окологротовая лопасть — эпистом, уже имеющаяся у всех лофофорат. Она ещё очень сильно отличается по форме от головного щита и не несёт его основной секреторной функции наружного экзоскелета — трубки. Эпистом занимает очень сходное с головным щитом положение — внутри щупальцевой кроны между ртом и анусом, т.е. практически идентичное, например головному щиту Pterobranchia. Признание этой гомологии хорошо объясняет достаточно малообъяснимое с функциональной точки зрения положение головного щита между ртом и анусом, в результате чего рот значительно смещён на «вентральную» сторону и фактически прикрыт секреторным щитом (см. рис. 12 А). Т.е. дифференциация головного щита именно в оральной области значительно видоизменила (и нарушила) исходную архитектуру пищедобывающей щупальцевой кроны. Поэтому выглядит очень правдоподобно, что все последующие трансформации этого исходного аппарата (щупальцевая корона + головной щит), направленные на его дальнейшую оптимизацию, — с одной стороны, функции питания, а с другой стороны, функций локомоции и секреторной активности (т.е. построение защитной оболочки), — и были причиной базальной радиации большинства типов Bilateria.

Эпистом также имеет маленькую полость, гомология которой с целомической полостью является предметом дебатов. Самые недавние исследования демонстрируют, что полость эпистома форонид не является целомической (Bartolomaeus, 2001; Gruhl et al., 2005), тогда как эпистом мшанок Phylactoleamata, напротив, содержит целом (Gruhl et al., 2009). В то же время, после работ Бартоламеуса и Груля вышло исследование Темеревой и Малахова (2006), в которой присутствие целомической полости в эпистоме форонид было подтверждено. Вполне возможно поэтому, что исходный головной секреторный щит общего предкового онтогенетического цикла, до разделения на Pterobranchia и Spiralia, обладал небольшой целомической полостью, которая затем значительно увеличилась у Pterobranchia, а у Mollusca и Annelida, напротив, полностью редуцировалась, заместившись мышечной тканью, в связи с изменением характера локомоции в этих двух типах. Поэтому не исключена редукция этой полости и среди самих Lophophorata, что, возможно, и демонстрируют приведенные выше несколько противоречивые данные.

Реконструированная взрослая стадия предкового онтогенетического цикла, объединяющего Proto- и Deuterostomia, обладающая вышеуказанными призна-

ками, приведена на рисунке 15 А. Этот седентарный или малоподвижный организм обладал бесполом размножением и полуколониальностью, головным секреторным щитом со слабо развитой полостью, цельным или двураздельным целомом, компактным несегментированным телом, хорошо развитым задним стебельком и адоральным положением ануса (рис. 15 А). Все последующие модификации этой исходной взрослой стадии, направленные на подавление бесполого размножения и колониальности и формирования активно передвигающегося организма, и привели к постепенному формированию основных типов *Bilateria* (рис. 15 В–J), разница в строении которых со времён Кювье остаётся основной проблемой исторического подхода в биологии. Уже птеробранхии обладают способностью к ползанию на головном секреторном щите, т.е. признаком, сильно напоминающим основной способ локомоции современных моллюсков. При этом ползают они щупальцевой кроной вперёд, а ротовое отверстие при этом остаётся позади (Lester, 1985), т.е. детали этого процесса отличны от такового у моллюсков. В то же время, комплекс околотротоновых структур птеробранхий практически идентичен комплексу околотротоновых структур моллюсков, в наиболее полном виде сохранившемся у несомненно реликтового класса *Monoplacophora* (рис. 11 В; 13 F), но практически все элементы комплекса околотротоновых структур могут быть прослежены у самых различных терминальных групп моллюсков, даже таких, как голожаберные (*Nudibranchia*) (рис. 11). При этом весьма характерно, что околотротоновые ламеллы птеробранхий переходят в щупальцевый аппарат (рис. 13 С–D). Это хорошо согласуется с тем, что известно для моноплакофор — так называемый посторальный отдел их тела обладает, с одной стороны, разветвлённой древовидной структурой (рис. 11 В; 13 F), а с другой стороны, смешанной церебрально-плевральной иннервацией (Lemche, Wingstrand, 1959; Иванов Д.Л., 1991). При этом, чисто плевральной иннервацией обладают разветвлённые респираторные структуры моноплакофор — жабры. Подобный паттерн хорошо согласуется с паттерном перехода околотротоновых ламелл в щупальцевую крону птеробранхий (рис. 13 С–D). Строение щупалец птеробранхий, состоящих из центрального стержня и отходящих от них пиннул, хорошо соответствует таковому жабр большинства моллюсков, включая *Nautiloidea* (ср. рис. 11 А и 13 А). У последних центральная нервная система, как уже было указано выше, почти лишена ганглиозных утолщений, характерных для многих других, гораздо проще устроенных исключительно бентосных групп моллюсков. ЦНС наутилуса — это кольцевая компактная структура, передняя часть которой иннервирует щупальца, а задняя — висцеральный мешок и жабры (Young, 1965). В то же время, простая центральная нервная система *Pterobranchia* уже обладает кольцевой структурой, разные части которой имеют нервы, растущие к щупальцевому аппарату, ротовым ламеллам и головному секреторному щиту. Уже у птеробранхий имеется, пока ещё в очень простом виде, короткий спинной нервный тяж, который может быть назван предтечей подобного тяжа у *Chordata*. Подобный тяж отсутствует по крайней мере у современных наутилоидей.

Таким образом, исходя из уже заданного направления эволюции и приведённого анализа признаков, устанавливаются следующие гомологии: оральная сторона моллюсков гомологична оральной стороне *Pterobranchia*, околотротоновые

ламеллы птеробранхий, гомологичны оральному парусу моллюсков, а нижние края ламелл, переходящие в щупальцевый аппарат, — посторальным щупальцам (лопастям) моллюсков. Щупальцевая крона Pterobranchia гомологична, в модифицированном виде, как околотротовым щупальцам (адоральная её часть), так и жаберному аппарату моллюсков (аборальная её часть). Данная модель подразумевает также исходность адорального положения ануса у моллюсков. Нога моллюсков, обладающая определённой секреторной активностью, частично гомологична секреторному головному щиту Pterobranchia (его надротовой, «нижней», треугольной части, рис. 13 A–D), тогда как его аборальная, «верхняя», более обширная часть должна соответствовать мантии моллюсков, но в сильно модифицированном виде. Характерно при этом, что основная секреторная активность головного щита Pterobranchia приходится именно на его аборальную, широкую часть (см., например, Westheide, Rieger, 2006), что соответствует основной секреторной активности мантии моллюсков. При этом «нижняя», надротовая часть головного щита птеробранхий морфологически несколько отделена от его остальной части. У живых особей *Cephalodiscus* эту границу маркирует характерная красная продольная полоска, у фиксированных — складка (рис. 13 A–D).

На основе анализа, приведённого в данной работе, построена следующая морфологическая и онтогенетическая модель перехода между организацией Proto- и Deuterostomia. Проведённая выше гомологизация предполагает, что предковый онтогенетический цикл моллюсков, общий с предковым онтогенетическим циклом Proto- и Deuterostomia, включал взрослую стадию, которая сохраняла существенные черты полипоидной организации, но могла передвигаться на секреторном головном щите, причём ротовым отверстием, а значит и всем остальным телом и стебельком, вперёд. Подобная реконструированная стадия представлена на рисунке 15 В. Мантия была ещё не отдифференцирована от передней части головного щита (будущей ноги), сохранялось бесполое размножение путём почкования, т.е. данный организм был ещё слабо индивидуализированным (рис. 15 В, почки не показаны).

Следующим важнейшим этапом «ухода» от полипоидной организации стало разворачивание (путём дифференциального роста) основной части тела относительно щупальцевого аппарата и оральной стороны. Подобный организм также мог частично ползать на головном щите, а мантия ещё также не была отдифференцирована. Индивидуация была выражена сильнее, но бесполое размножение сохранялось. Реконструированная взрослая стадия (рис. 15 С), с вентральным положением модифицированного головного щита и относительно коротким полипообразным телом, ориентированным почти вертикально, не сохранилась полностью в таком виде (по крайней мере не известна) среди современной фауны.

Тем не менее, ближайшие потомки этой группы, которые претерпели существенное изменение формы тела, сохранились. Эти группы — Sipuncula и Kamptozoa (= Entoprocta), — два небольших реликтовых типа современной фауны. И тот и другой являются последними «осколками» распада предкового онтогенетического цикла, непосредственно предшествующего появлению моллюсков. Тогда как вентральная поверхность сипункулид обнаруживает значительное сходство с таковой настоящих моллюсков (ср. рис. 13 Н и 13 F), весь

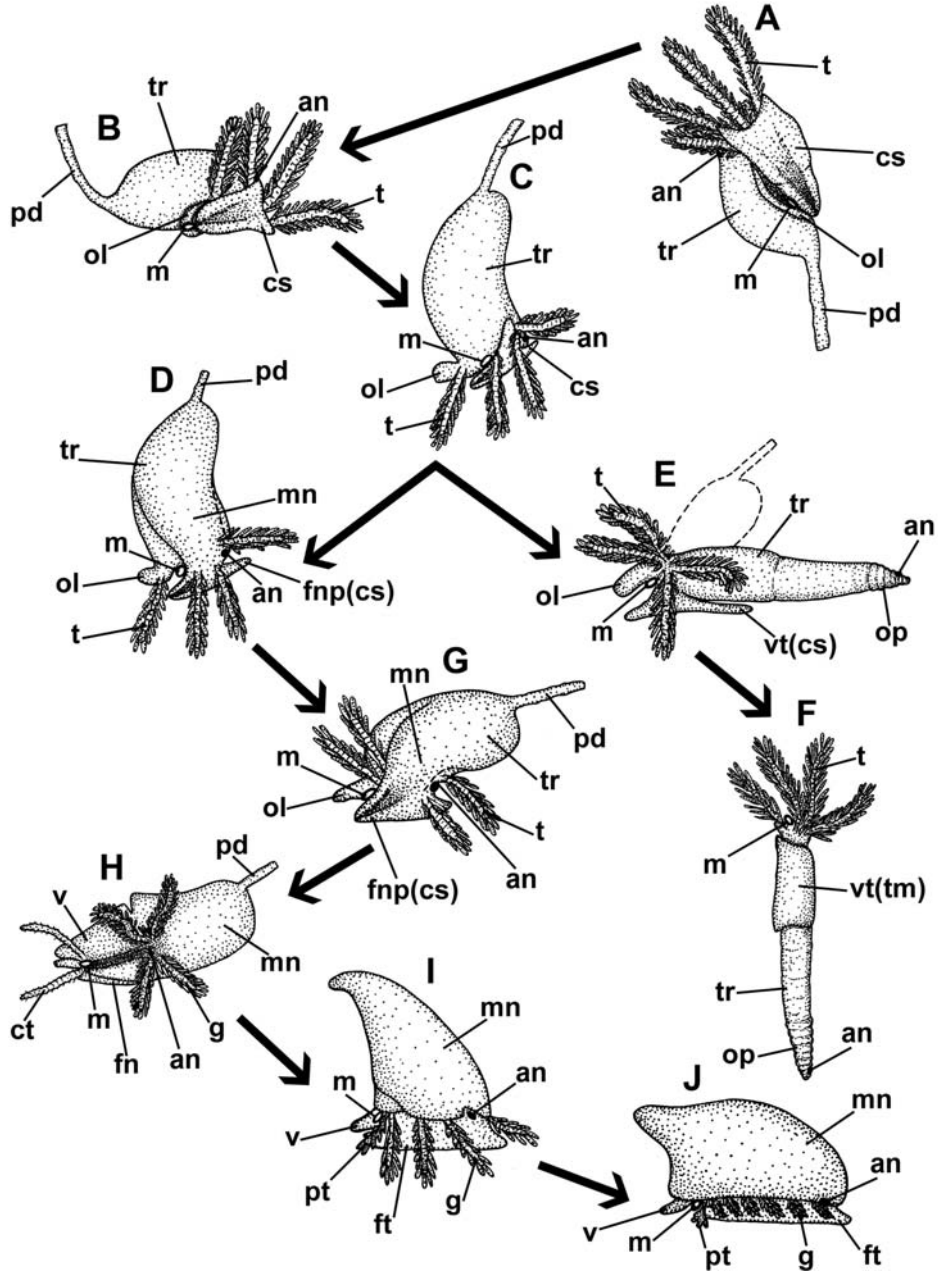


Рисунок 15. Модель морфологического перехода взрослой организации между различными группами надтипа *Ctenophora*, *supraphylum* nov., т.е. типами, общий предковый онтогенетический цикл которых на взрослой стадии обладал ключевым новшеством — головным секреторным щитом (cs). Стадия А — реконструированный седентарный, полуклонональный организм, обладающий щупальцевой короной, головным секреторным щитом (с помощью которого строился экзоскелет трубки) и двумя целомическими отде-

лами (целом туловища и целом щупальцевого аппарата), возможно, третий, мало дифференцированный целомический отдел располагался в головном щите, без дифференцированного аксиального комплекса. Подобная форма наиболее близка ко взрослой стадии исходного предкового онтогенетического цикла всех *Camarophora*. Уже на этой стадии появляется другая ключевая черта предкового онтогенетического цикла *Camarophora* — способность строить сложную оболочку колонии (ценоциум), включая склеротизированный центральный столон, проникающий в чашевидную внутреннюю оболочку каждого зооида. Современные *Pterobranchia* являются почти прямыми потомками этой реконструированной здесь взрослой стадии предкового онтогенетического цикла *Camarophora*. В предковом онтогенетическом цикле *Pterobranchia* затем появилась чёткая дифференциация на три целомических полости (архимерия), развитый аксиальный комплекс, радиальное дробление и возможно пара небольших жаберных щелей.

Стадия В — реконструированная переходная стадия онтогенетического цикла, непосредственно предшествующего появлению общего предкового онтогенетического цикла *Spiralia* (т.е. группы типов, обладающих детерминированным спиральным дроблением). Взрослая стадия была способна к локомоции на головном щите, вероятно, в обоих направлениях, но преимущественно в заднем (т.е. в направлении стебелька). Полуколониальность и бесполое размножение с образованием новых почек на стебельке были хорошо развиты, что существенно ограничивало подвижность этой взрослой стадии. На этой стадии возникают принципиально новые оси тела (в сравнении с мало дифференцированной седентарной предковой стадией) — ротовая сторона стала *вентральной стороной*, сторона, несущая стебелёк, стала *передней стороной*, а околоанальная область стала *задней стороной*. Подобная дифференциация тела стала базовой для тех или иных последующих (вторичных) модификаций, имевших место при формировании производных онтогенетических циклов *Spiralia*, включая *Mollusca* и *Annelida*.

Стадия С — реконструированная взрослая стадия исходного предкового цикла, общего для современных *Sipuncula*, *Kamptozoa*, *Mollusca* и *Annelida*, полуколониальный организм с хорошо развитым бесполом размножением. Головной секреторный щит ещё не дифференцирован на воронку (ногу) и мантию. Щупальцевая крона ещё не дифференцирована на жабры и щупальца. Уже имелся предшественник радулы — эктодермальные кутикулярные элементы, состоящие из белкового матрикса, не содержащего хитин. Среди этой, по-видимому, целиком вымершей группы, имела место широкая вариабельность по признакам колониальности/индивидуации и занимаемых экологических ниш — включая как бентосные, так и бенто-пелагические группы. Два небольших современных реликтовых типа — *Sipuncula* и *Kamptozoa* (= *Entoprocta*), представляются прямыми потомками этого предкового онтогенетического цикла, упрощённых и/или специализированных по тем или иным признакам. Эта стадия является также ключевой для дальнейшей дифференциации производных онтогенетических циклов типов *Annelida* и *Mollusca*.

Стадии D–G. Две реконструированных переходных стадии предкового онтогенетического цикла, непосредственно предшествующего современным *Mollusca*, демонстрирующие постепенную дифференцировку головного секреторного щита на мантию и предшественник воронки и ноги. Щупальцевая крона также испытывает постепенную дифференцировку на передние головные щупальца и задние жабры. Кутикулярные элементы переднего конца тела, служащие первоначально для лучшего закрепления зооида внутри трубки, инкорпорируются среди ротовой полости, формируя таким образом буккальный (глочный) аппарат и радулу. Эти организмы были бенто-пелагическими и полуколониальными. См. рис. 19 А, где реконструирована целиком полуколония/колония, в которой подобные взрослые организмы были лишь самым крупным *терминальным зооидом* среди усложнённой, уже напоминающей раковину общей защитной капсулы.

Стадия H. На этой стадии большинство «типообразующих» признаков *Mollusca* были уже сформированы. Эта взрослая стадия ближе всего стояла к онтогенетическому циклу современных и вымерших *Nautiloidea* (см. рис. 18 В и 19), но ещё не включала многочисленные дифференцированные головные щупальца и мощный капюшон. Органы зрения также были менее дифференцированы, чем у современного *Nautilus*. Клональное бесполое размножение

было уже полностью подавлено, последние следы бывшей колониальной организации демонстрирует внутренняя структура раковины наутилоидей, включая твёрдую кальцинированную оболочку сифона (= модифицированный склеротизированный столон, окружающий мягкий стебелёк), проникающего в чашевидные септы (= модифицированная внутренняя оболочка трубки Pterobranchia Rhabdopleuridae и граптолитов). Ключевая инновация большинства моллюсков — нога (ползательная подошва) ещё не появилась, оставаясь лишь в форме воронки (= дифференцированная передняя часть головного секреторного щита).

Стадии I–J. Две взрослые стадии предкового онтогенетического цикла, общие для большинства Mollusca за исключением Cephalopoda. Формирование данных взрослых стадий — результат распада более сложного предкового цикла всех моллюсков (стадия H). См. также рис. 19. Помимо явлений редукции, ключевое новшество — ползательная подошва (нога), появившаяся как результат дальнейшей дифференциации воронки. Часть головных щупалец и нижней части паруса (ротовых ламелл) стали посторальными щупальцами. Жабры либо уменьшились в числе до одной пары, либо испытали вторичную полимеризацию. Раковина сохранилась в большинстве классов Mollusca, т.е. Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda и Bivalvia, вторично модифицировалась на несколько отдельных частей (хитоны, Polyplacophora) или распалась как морфологически цельный орган (как у Aplousophora и некоторых Gastropoda).

Стадия E. Взрослая стадия предкового онтогенетического цикла, непосредственно предшествующего появлению Annelida. Ключевым здесь была трансформация первоначально полипообразного компактного тела (показано пунктиром) путём дифференциального роста околанальной области, результатом чего стало значительное удлинение тела в переднем направлении (т.е. направлении щупальцевой кроны полипа). Головной секреторный щит и щупальцевая крона оставались в основном не дифференцированными.

Стадия F. Взрослая стадия исходного предкового онтогенетического цикла, общего для всех современных Annelida (включая группу Vestimentifera). Эта стадия включала хорошо развитую щупальцевую крону с неслитыми ветвями и имела пищеварительную систему (как у современной *Filograna*), но в основном несегментированное тело с хорошо развитым, также несегментированным модифицированным головным секреторным щитом — вестиментумом (как у современных Vestimentifera). Сегментация была ограничена только небольшой задней специализированной частью — щетинконосной опистосомой. Условные обозначения: a — анус; cs — головной секреторный щит; fn — воронка; fnr — предшественник воронки; ft — нога; g — жабры; m — рот; mn — мантия; ol — ротовые ламеллы; op — опистосома; pd — стебелек; pt — посторальные щупальца; t — щупальцевая крона; tm — торакальная мембрана; tr — туловище; v — оральный парус; vt — вестиментум. Обозначения, указанные в скобках, подразумевают гомологии, которые вытекают из предлагаемой здесь модели. Без масштаба. Рисунки Т.А. Коршуновой на основе оригиналов А.В. Мартынова.

Figure 15. Model demonstrated morphological mechanisms of the transition of the adult body constructions of the phyla of supraphylum **Carmaphora**, nov., i.e. groups which shared same ancestral ontogenetic cycle, where the key character — secretory cephalic shield was acquired. Stage A — reconstructed sessile, semi-colonial organism, with tentacles crown, already differentiated secretory cephalic shield builded tubes, with two coelom compartments (body coelom and tentacle coelom, possible third incomplete coelomic compartment of the cephalic shield might be presented) and not differentiated axial complex, most closely resembled adult stage of ancetsral ontogenetic cycle of all Carmaphora. Already at this stage another key feature of the ancetsral ontogenetic Carmaphora cycle have appeared — the ability to construct complicated common sheath of colony, coenocium, including sclerotized axial stolon penterating cup-shaped internal sheath of each zooid. Recent Pterobranchia are almost direct descendants of such reconstructed here ancetsral Carmaphora ontogenetic cycle. Pterobranchia ancetsral cycle then acquired strict archimeric three coelom compartments, well-defined axial complex, radial cleavage and possible already at this stage a single pair of the small pore-shaped gill slits.

Stage B — reconstructed transitional stage toward forming of the recent Spiralia group. The adult stage most likely crawling on the cephalic shield in posterior direction, i.e. forward to

peduncle. The principally new body orientation (compare with not clearly differentiated sessile predecessor) has been emerged — oral side became *ventral side*, peduncle-bearing part became *anterior side*, and anal side became *posterior side*. This body differentiation then has been essentially preserved in all individuated descendants of this ancestral ontogenetic cycle, i.e. including Mollusca and Annelida.

Stage C — reconstructed adult stage of the ontogenetic cycle common for recent Sipuncula, Kamptozoa, Mollusca and Annelida, semi-colonial organism with well-defined clonal asexual reproduction. Cephalic shield not yet differentiated to funnel (foot) and mantle. The tentacles crown was not yet differentiated. There was a precursor of the radula structure — ectodermal cuticular elements comprised from non-chitinous proteins. Among this now apparently completely extinct group was a wide variability in respect of coloniality/individuation and modes of life (including both benthic and benthopelagic groups). Two small recent relict groups — Sipuncula and Kamptozoa (= Entoprocta) appear as direct descendants of this ancestral ontogenetic cycle, simplified and/or specialized by other characters. It is also a key stage for further differentiation of the Annelida and Mollusca.

Stages D–G. Two intermediate adult stages of the ancestral ontogenetic cycle preceding to the modern Mollusca showing gradual differentiation of the secretory cephalic shield into mantle and funnel precursor. Tentacle crown started to differentiate into the anterior head tentacles and posterior gills. Anterior cuticular elements, served initially for better attaching zooid within its tube, became to incorporate within oral cavity and formed thus buccal apparatus and radula. These organisms were semi-colonial with benthopelagic mode of life. See Fig. 19 A for reconstruction of the entire semicolony/colony where this organism was still merely a *terminal zooid* within a complicated shell-like common capsule.

Stage H. Most of the phylum-specific characters of the Mollusca have been formed. This adult stage thus is most closely similar to the recent and extinct Nautiloidea ontogenetic cycle (see Figs. 19 B and 20) but without numerous differentiated head tentacles and well developed hood. Organs of vision were also lesser differentiated than in recent *Nautilus*. Clonality is completely suppressed and last remnant of the colonial structure is morphology of the shell including calcified channel (= modified sclerotized stolon) around the siphon (= modified peduncle) penetrated the cup-shaped septa (= modified cone, internal sheath of the pterobranch and graptolite colonies). The key innovation of the most other molluscs — foot (crawling sole) was not yet appeared being still funnel (= differentiated anterior part of the secretory cephalic shield).

Stages I–J. Two adult stages of the ancestral ontogenetic cycle which are common for all molluscs except Cephalopoda. Their structure is result of the disruption of the more complicated ancestral Mollusca ontogenetic cycle (Stage H). See also Fig. 19. Besides reducing events, one key novelty — crawling foot has been emerged as further differentiation of the funnel and was therefore progressive. Head tentacles and lower parts of the velum (hood precursor) became postoral tentacles. Gills were either further reducing or secondary polymirized. Shell preserved entire in many molluscan classes, e.g. Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda and Bivalvia or secondary modified into several plates (as in Polyplacophora), or finally, completely morphologically disrupted (as in Aplousobranchia and in some Gastropoda).

Stage E. Adult stage of the ancestral ontogenetic cycle preceding to Annelida. The significant transformation of the initial polype-shaped compact body into greatly elongated in posterior direction (by differential growth of the adanal body compartments) is showed by the dotted line. The secretory cephalic shield remained largely non-differentiated, as well as tentacle crown.

Stage F. Adult stage of the ancestral ontogenetic cycle for all Annelida. This stage included well-defined tentacle crown with separate branches and normally developed digestive system (as in recent *Filograna*) and long largely unsegmented body similar to modern Vestimentifera. The uncini-bears short posterior part — opisthosome already has been formed.

No scale bars. Letters to figure: an — anus; cs — cephalic secretory shield; fn — funnel; fnp — funnel precursor; ft — foot; g — gills; m — mouth; mn — mantle; ol — oral lamellae; pd — peduncle; pt — postoral tentacles; t — tentacle crown; tm — thoracic membrane; tr — trunk; vt — vestimentum. In the parentheses mentioned homological structures. Drawings by T.A. Korshunova based on A.V. Martynov originals.

основной комплекс признаков, характеризующий моллюсков как тип (обособленная мантия и мантийная полость с дифференцированными жабрами, радула) у них ещё не появился. На возможную гомологию нижней губы личинки-пелагосферы сипункулид и ноги личинки-велигера моллюсков впервые острожно указал Райс (Rice, 1985), а затем эту концепцию детально развила Шелтема (Sheltema, 1993), проведя гомологию между нижней губой личинок сипункулид и ногой моллюсков, а личиночный буккальный орган рассматривался как предтеча глоточного аппарата моллюсков. Недавно была указана (см. Adrianov et al., 2006) смена типа питания в индивидуальном развитии сипункулид, от детритофагии с использованием соскабливающих движений постларвального буккального органа к фильтрационному питанию взрослых животных с помощью щупальцевой кроны. В связи с этим весьма примечательно, что те седентарные группы полихет (*Serpulidae*, *Sabellidae*, *Terebellidae* и др.), которые имеют очень простую глотку, в постларвальном онтогенезе демонстрируют наличие хорошо развитой выворачивающейся глотки, мускулатура которой сходна с таковой радулярного одонтофора моллюсков (например, представители седентарного семейства *Terebellidae*) (Цетлин, 1987; Иванов Д.Л., 1990). Всё это может говорить в пользу того, что подобные глоточные аппараты, приспособленные для активного, а не фильтрационного питания, возникли уже в общем онтогенетическом цикле всех *Spiralia* (рис. 15 С), т.е. до разделения на *Mollusca* и *Annelida*.

Очень показательно, что в отличие от моллюсков, как *Kamptozoa*, так и *Sipuncula* сохраняют способность к бесполому размножению в форме почкования и формированию колоний. Многие камптозои при этом — настоящие колониальные животные. Сипункулиды сохраняют способность к затухающему бесполому размножению, но колоний не образуют. Предковый онтогенетический цикл, общий с предками моллюсков и сипункулидами, должен был, таким образом, включать уже значительно индивидуализированные взрослые организмы, ведущие бентосный образ жизни. Среди них должна была присутствовать довольно широкая вариабельность по признаку способности к бесполому размножению и образованию небольших колоний. Они секретировали трубковидный экзоскелет, по-видимому, ещё лишённый хитина. Отсутствие хитина — черта, характерная именно для *Deuterstomia*, а не для первичноротых *Spiralia*. В то же время, сипункулиды уже обладают целым рядом признаков, делающих их родство с *Polychaeta* и *Mollusca* практически не оспариваемым в современной литературе. К таким признакам следует отнести прежде всего дифференцированное спиральное дробление, включая специфический крест, образуемый blastomeres (например, Rice, 1985; Sheltema, 1993). Подобный крест имеется также у моллюсков и полихет. Причём апикальное, а не радиальное положение креста (Rice, 1985), делает сходство сипункулид с моллюсками ещё более полным, чем с полихетами. Хотя некоторые более современные работы поставили под сомнение значимость противопоставления креста *Mollusca* и *Annelida* (см. Guralnick, Lindberg, 2001), несомненным остаётся тесное родство аннелид, сипункулид и моллюсков. Молекулярные данные свидетельствуют по меньшей мере о близком родстве *Sipuncula* и *Annelida* (см. например Shen et al., 2009), но интерпретируются затем в классическом ключе «потери сегментации у *Sipuncula*», что отвергается представленной здесь моделью.

Камптозоа — нетривиальный маленький тип, демонстрирующий, с одной стороны, несомненное родство со Spiralia, поскольку характеризуется хорошо выраженным спиральным дроблением, а с другой стороны, обладает столь отличной от спиральных животных полипообразной морфологией с хорошо выраженным бесполом размножением и способностью формировать колонии. Эти его особенности стали причиной традиционного положения его поблизости от типа мшанок. Тем не менее, уже были высказаны предположения о родстве Kamptozoa и Mollusca (Haszprunar, 1992; Haszprunar et al., 2008), поскольку личинка одной из групп камптозой — семейства Loxosomatidae — обладает структурой, напоминающей ногу моллюсков. Тем не менее, даже подобные предположения выглядели достаточно парадоксальными, поскольку, с одной стороны, объединяли внешне столь отличные группы, но при этом не предлагали реалистичный морфологический сценарий их происхождения. С другой стороны, происхождение всех основных «типовых» признаков моллюсков также оставалось малообъяснённым, поскольку, кроме спирального развития и некоторого сходства губы личинок с ногой моллюсков у Kamptozoa, все основные признаки типа моллюсков (мантийная полость с жаберным аппаратом, радулярный аппарат) у камптозоа *ещё* отсутствуют.

В то же время, реконструированное в данной работе направление эволюции и последовательности возникавшей морфологической организации, хорошо объясняет сходство Kamptozoa, с одной стороны, со Spiralia, а с другой стороны, с лофофорато-подобными организмами. Kamptozoa наряду с Sipuncula — производные предкового онтогенетического цикла, взрослая стадия которого (без учёта бесполого размножения и колониальности) реконструирована на рис. 15 С. В таком полном виде данный предковый цикл не сохранился в современной фауне, но один из его специализированных производных циклов, а именно, инфаунных Sipuncula, приобрел выворачивающийся головной конец на взрослой стадии, тогда как исходное бесполое размножение и способность к образованию колоний у них было почти полностью подавлено. Напротив, Kamptozoa сохранили черты исходного предкового цикла в виде развитого бесполого размножения и колониальности, но сильно упростились и уменьшились в размерах на взрослой стадии в связи со специализированным биотопом, в котором они преимущественно обитают — микрообрастания различных поверхностей, в том числе наружной поверхностей других организмов, например, раковин моллюсков. Иначе говоря, онтогенетический цикл Kamptozoa сместился в сторону, которая стоит ближе к личиночной морфологии, сохраняя при этом исходные элементы предкового цикла, обладавшего полипообразной взрослой стадией.

Исходный секреторный щит, таким образом, у современных сипункулид претерпел очень сильную редукцию — остатками его является по меньшей мере нижняя губа личинок, а у Kamptozoa практически исчез, оставаясь только на одной из стадий личиночного развития некоторых групп в виде похожей на ногу нижней губы.

Таким образом, сипункулиды *ещё* обладают некоторыми чертами, свойственными общему предковому циклу Deutero- и Protostomia (отсутствие хитина, адоральное положение ануса, обширная неподразделённая целомическая полость, заходящая в щупальца), но *уже* приобрели ряд черт производного онтогенети-

ческого цикла животных, обладающих спиральным дроблением. В отличие от *Kamptozoa*, сипункулиды сохранили в строении целый ряд черт, весьма близких к реконструированной взрослой стадии (рис. 15 С). Важным, тем не менее, остаётся вопрос о структурах-предшественниках тех важнейших комплексов признаков, которые характеризуют, например, тип *Mollusca* — прежде всего мантийной полости и радулы. Как уже было указано выше, жаберный аппарат моллюсков является преемником, продуктом дифференциации жаберной кроны, которой обладала взрослая стадия предкового онтогенетического цикла, общая с будущими *Spiralia* и *Pterobranhica* (т.е. всеми *Deuterostomia*), реконструированная на рисунке 15 А. Имеются ли у сипункулид какие-либо черты, которые можно было бы с большой степенью вероятности трактовать как предшественников других важнейших систем органов моллюсков? Т.е. унаследовали ли сильно специализированные по другим признакам сипункулиды другие общие черты со взрослой стадией исходного онтогенетического цикла (рис. 15 С). Целый ряд таксонов сипункулид обладает весьма специфическим кутикулярным вооружением выворачивающегося головного участка, строению и гомологиям которого с другими типами *Bilateria* придавали очень мало значения. Это вооружение, состоит из своеобразных крючков, расположенных concentрическими кругами (рис. 13 Н; 16 А–В).

Детальное исследование этих структур с использованием сканирующего электронного микроскопа, специально проведённое в рамках данного исследования, продемонстрировало, что кутикулярное вооружение *Sipuncula* обладает весьма специфическим паттерном расположения, который на первый взгляд едва ли может быть сопоставлен с таковым представителей каких-либо других типов. Так, срединная часть, которая располагается по средней линии в продольном от рта и щупальцевой кроны направлении, обладает характерным медиальным швом (рис. 16 А–F), при этом соседние с каждой стороны кутикулярные элементы заметно меньше в размерах, чем последующие (рис. 16 D–F). Ближайший к голове, самый первый круг этих кутикулярных структур несомненно демонстрирует наличие зоны роста. Самый первый (самый передний) круг является наименее сформированным (рис. 16 С). Подобный паттерн не находит соответствий кутикулярным образованиям представителей типа *Annelida* (рис. 16 N–O) и *Priapulida* (рис. 14 J–M), строение кутикулярных образований которых совершенно отлично, включая особые пазухи-углубления, в которых располагаются щетинки. Ничего этого у сипункулид нет.

Напротив, единственной сложной кутикулярной структурой, с которой «крючки» *Sipuncula* обнаруживают значительно морфологическое свойство, является радула *Mollusca*. Радула моллюсков, так же как и кутикулярные образования сипункулид, расположена в рядах, смыкающихся по средней линии с образованием шва (рис. 16 H–I). Самые ближайшие ко шву зубы по размерам меньше последующих (рис. 16 J). Крючковидная форма зубов с минимальным количеством зубчиков (т.е. почти гладкая) широко распространена в типе моллюсков и характерна для самых различных классов, таких как *Cephalopoda*, *Aplousophora*, *Caudofoveata*, *Scaphopoda* и *Gastropoda* (в пределах класса гастропод она свойственна различным неродственным группам). Это заставляет предполагать, что подобный паттерн является у моллюсков не только экологически, но и морфо-

генетически обусловленным, т.е. имеет соответствия в структуре радулы с предковым онтогенетическим циклом типа Mollusca. Специфическая форма кутикулярных элементов сипункулид, характеризующаяся дополнительным небольшим внутренним зубчиком под большим зубцом (рис. 16 К), очень похожа на радулярный паттерн различных брюхоногих моллюсков, например, голожаберных моллюсков-дорид (рис. 16 J). Таким образом, общее, давно постулированное морфологически, близкое родство сипункулид и моллюсков (Rice, 1985; Scheltema, 1993), которое нашло подтверждение и в молекулярных работах (Peterson, Eernisse, 2001; но см. Shen et al., 2009), позволяет гомологизировать данные топологически различные образования — кутикулярные кольца Sipuncula и радулу Mollusca. Это, в свою очередь, предполагает, что структуры, подобные кутикулярным кольцам сипункулид, присутствовали на взрослой стадии в предковом онтогенетическом цикле, общем для сипункулид и моллюсков, реконструированном на рисунке 15 С. Подобные кутикулярные образования наиболее вероятно использовались для лучшего закрепления в трубке, а затем, возможно, и в грунте.

Радула моллюсков возникла на основе похожих на описанные выше кутикулярных образований сипункулид, путём редукции кутикулярного кольца до полукольца и последующей гетеротопии в его закладке — смещению с предротового к околоротовому участку и дальнейшего постепенного погружения секреторного эпителия вглубь ротового отверстия, с постепенным формированием глоточного аппарата с радулой, в котором к исходно белковому матриксу крючьев сипункулид был добавлен также хитин. Ранее уже предпринимались попытки для определения предшественников радулярного аппарата моллюсков, в частности указывалось кутикулярное вооружение глоток ряда полихет (см. Иванов Д.Л., 1990). Затруднением, препятствующим прямой гомологизации подобных структур с радулами моллюсков, является тот факт, что вооружённые глотки характерны для подвижных, хищных полихет, заведомо вторичных по отношению к базальным полу-седентарным формам, у которых, напротив, подобное развитое вооружение отсутствует. В то же время несомненно, что радула и челюсти моллюсков — продукты дальнейшей дифференциации эктодермального кутикулярного вооружения, которое уже имелось в общем предковом онтогенетическом цикле всех Spiralia. Так, челюстные элементы некоторых раковинных заднежаберных моллюсков, демонстрируют определённое сходство с щетинками некоторых седентарных полихет, таких как представители семейства Oweniidae (ср. рис. 16 P и 16 O). Учитывая, что подобные щетинки располагаются в парных полях на брюшной стороне, сдвиг закладки пары щетинконосных полей с околоротовой области к передним отделам глотки (т.е. к положению, которое занимают парные челюстные поля Opisthobranchia) не представляется сложным морфогенетическим процессом. Глоточный аппарат моллюсков, обладая сходством с таковым как Sipuncula, так и Polychaeta, выработал на этой общей, ещё мало дифференцированной основе, тот более сложный уникальный орган, который несомненно является одним из ключевых для возникновения предкового онтогенетического цикла всех Mollusca.

Таким образом, все важнейшие структуры-предшественники всего того комплекса признаков, который присущ представителям типа Mollusca, не появились из «ниоткуда» и в «одночасье», а стали продуктом постепенных перестро-

ек нескольких последовательно возникших (и разрушившихся) предковых онтогенетических циклов. Так, секреторный щит (будущая воронка, нога и мантия моллюсков) возник у самых ранних представителей общего с Pterobranchia (и Deuterostomia) предкового цикла, и во многом ещё сохранял преемственность с предшествующим циклом, общим с современными Lophophorata. Именно этим можно наименее противоречиво объяснить, с одной стороны, несомненное морфологическое и онтогенетическое родство лофофорат с вторичноротыми (например, Nielsen, 1995), а с другой стороны, неоднократно указанное молекулярное сходство Lophophorata и Spiralia, приведшее к выделению группы Lophotrochozoa (Halanych et al., 1995). Щупальцевая крона, присутствующая в этом исходном предковом цикле, общем с Lophophorata, Spiralia и Deuterostomia, таким образом, гомологична у всех Bilateria. В различных последующих модификациях этого исходного цикла щупальцевая крона приобрела свои специфические черты, приведшие к появлению «типичного» лофофора, свойственного Lophophorata, щупальцевого аппарата Pterobranchia, щупальцевой кроны седентарных Polychaeta и Vestimentifera, а его дальнейшая дифференциация привела к формированию, с одной стороны, жаберного, а с другой стороны, щупальцевого аппарата моллюсков. Особенно парадоксальным в связи с этим является факт значительного структурного и функционального сходства (направление токов воды в жаберной кроне, обусловленное работой ресничного эпителия) между щупальцевыми кронами лофофорат и птеробранхий, которое было использовано для доказательства как гомологичности этих структур (Halanych, 1993), так и их конвергентного происхождения (Halanych, 1996), после того как молекулярные данные показали значительную дистанцию между Lophophorata и Pterobranchia. Упомянутое значительное морфологическое сходство между щупальцевыми кронами не может быть отвергнуто только на основе данных молекулярного анализа отдельных генов. Напротив, это свидетельствует, что лофофоро-подобная щупальцевая крона — очень древнее образование, существовавшее уже в исходном предковом онтогенетическом цикле, общем для современных Lophophorata, Spiralia, и Pterobranchia. Наконец, кутикулярный эпителий, предшественник радулярного, сходный с радулой не только лишь по самой общей характеристике принадлежности к кутикулярным эпителиям, но по деталям сходства, продемонстрированным выше.

Таким образом, практически все из ключевых новшеств моллюсков уже имели своих предшественников в предыдущих предковых онтогенетических циклах. В этом отношении, исходный предковый жизненный цикл, общий у типов Mollusca, Sipuncula и Annelida, несомненно включал значительную вариативность по признакам строения трубок, колониальности/индивидуальности и наличия/отсутствия бесполого размножения, которую, соотнося с принципами систематики, можно было бы рассматривать как внутрисемейственную, внутривидовую, или даже внутривидовую. Ранне-кембрийские сипункулиды, например, ещё имели узкий хвостовой отдел тела (Huang et al., 2004) — последний остаток столона, на котором располагались почки. Несомненно, что часть этих форм во взрослом состоянии были строго бентосными, тогда как другие могли быть пелаго-бентосными или бентосно-пелагическими организмами, в зависимости от того, какой акцент придавался каждому из этих компонентов. Харак-

терно, что современные Pterobranchia демонстрируют известную вариабельность в отношении колониальности и связанного с ним образа жизни. Так, представители семейства Rhabdopleuridae образуют настоящие колонии в виде регулярно расположенных трубок, все члены которой соединены склеротизированным столоном. Напротив, виды семейства Cephalodiscidae строят очень своеобразную, часто неправильную общую оболочку колонии (ценоций), внутри которой отдельные зооиды способны передвигаться, хотя и их передвижения существенно ограничивают многочисленные почки, прикрепленные к стебельку зооида. Более того, при наступлении неблагоприятных условий отдельные зооиды способны покинуть колонию, используя для локомоции головной щит, и затем образовать новую колонию (см. Lester, 1985). Т.е., уже у Pterobranchia, настоящая колониальность может комбинироваться с полуколониальностью и способностью к индивидуализированному поведению.

При последующем разрушении этого исходного, ещё не полностью стабилизировавшегося жизненного цикла и возникновении на его основе современных сипункулид, моллюсков и аннелид та или иная исходно вариабельная черта/жизненная стратегия получила более строгую дифференциацию, что в конечном счёте сформировало строгое направление эволюции, которым и следовали представители этих трёх основных групп Spiralia, что позволяет построить филогенетический клапан в направлении от этого цикла в сторону типов Sipuncula, Mollusca и Annelida. Более строгое подавление бесполого размножения и колониальности было несомненно определяющей чертой той дифференциации исходного цикла, которая привела к формированию знакомой нам организации моллюсков и аннелид. Среди первых бесполое размножение в форме клональности и тем более колониальности не известны совсем, тогда как среди вторых бесполое размножение довольно широко распространено, но настоящие колонии практически не известны. Элементы формирования колоний имеются только у некоторых седентарных полихет, например у видов рода *Filograna* из семейства Serpulidae (рис. 17 С). Спостки вестиментифер (рис. 17 В), очень сходные с настоящими колониями Pterobranchia (рис. 17 А), также могут быть рассмотрены как остатки колониальности. Таким образом, и моллюски, и аннелиды, возникли как высоко индивидуализированные организмы, обладающие значительной степенью индивидуальной подвижности.

Происхождение типа Mollusca

Какая же группа из этого «большого» вариабельного предкового цикла работала такую комбинацию дифференцированных и редуцированных черт исходного предкового паттерна щупальцевой кроны, головного секреторного щита, кутикулярного эпителия, которая, оказавшись гораздо оптимальней любой из существовавших в нижнем кембрии подобных конструкций у родственных групп, стала основой для того поистине могучего предкового цикла, который и дал всё то на первый взгляд бесконечное разнообразие таксонов типа Mollusca, включая около 100000 только современных видов?

Ключевым здесь является один малозначительный на первый взгляд признак, которому вплоть до настоящего времени не придавалось никакого фило-

генетического значения. Достаточно давно было известно, что по меньшей мере одна из групп современных Pterobranchia — Rhabdopleuridae (известные уже из нижнего Кембрия), обладает весьма сложной внутренней организацией колоний, которая включает так называемый чёрный столон, проходящий внутри всей колонии и объединяющий отдельные зооиды. Примечательно, что этот столон является склеротизированным (рис. 18 D). Подобное строение уже было отмечено как «не имеющее аналогов в других типах беспозвоночных животных» (Urbanek, Dilly, 2000). Тем не менее, это утверждение не является справедливым. Очень похожую структуру имеет внутренняя часть раковины наутилоидей, которая несёт перегородки (рис. 18 B). Эти перегородки соединены кальцинированным, твёрдым каналом, внутри которого проходит мягкий сифон. Тогда как в передних камерах кальцинированная оболочка сифона прерывистая, к задним камерам она превращается почти в сплошную трубку (рис. 18 B). Подобный паттерн обладает удивительным сходством с тем паттерном внутреннего устройства колоний Rhabdopleuridae, детальное описание которого было опубликовано сравнительно недавно (Urbanek, Dilly, 2000), тогда как очень сходное строение у вымерших граптолитов было известно достаточно давно (например, Kozłowski, 1949). Каждый зооид колоний видов рода *Rhabdopleura* не просто располагается внутри кольчатой трубки, но эта трубка имеет особую внутреннюю капсулу, примыкающую к внешней стенке трубки, но являющуюся отдельным от неё образованием (рис. 18 D) (Urbanek, Dilly, 2000). Склеротизированный столон, таким образом, проходит как бы сквозь внутреннюю капсулу каждого зооида, формируя муфту-трубку, в местах вхождения в каждую из капсул (рис. 18 D). Ещё более сходное строение с системой септ наутилоидей имеет система колоний у вымерших граптолитов (Kozłowski, 1949; Urbanek, Dilly, 2000), у которых имелась сложная система тек, объединяемая общим склеротизированным столоном. Весь этот паттерн, взятый целиком, обладает необычайным сходством с паттерном внутреннего устройства раковин наутилоидей (ср. рис. 18 B и 18 D), когда кальцинированная трубка, окружающая сифон, проходит сквозь отдельные оболочки-септы, каждая из которых имеет форму чаши, наружные стенки которой примыкают к отдельной от них внешней общей оболочке-раковины. Это сходство не просто «случайное» или обусловлено «общим конструктивным устройством», а оно действительно уникально. Учитывая цитированное выше мнение про уникальность подобной системы у Pterobranchia, можно таким образом констатировать, что этот *уникальный* признак объединяет два на первый взгляд столь различных типа Metazoa как Pterobranchia и Mollusca, учитывая всё сказанное выше о гомологиях другого сложного комплекса признаков секреторного щита — у этих таксонов. Какие следствия наличие подобного уникального признака, очевидно связывающего Pterobranchia и Mollusca, может иметь для последовательно развиваемой здесь теории онтогенетического и морфологического перехода, в которой ключевое значение имеет подавление бесполого размножения (клональности) и колониальности (полуколониальности) в процессе образования основных индивидуализированных типов организации многоклеточных животных — моллюсков, хордовых и членистоногих?

Практически идентичное (если не принимать во внимание мощное, несомненно вторичное развитие защитной оболочки нового типа — раковины у

Nautiloidea) внутреннее строение раковины у наутилуса и колоний *Rhabdopleura* позволяет реконструировать минимально противоречивый морфологический переход между предковым полуколониальным жизненным циклом, взрослые стадии которого реконструированы на рисунке 15 D и G (без учёта особенностей его бесполого размножения и колониальности). Этот организм, хотя и обладал уже значительной индивидуализированностью и подвижностью, обладал ещё не полностью подавленным бесполом размножением. Это также подразумевает, что у некоторых таксонов этой, ныне, вероятно, полностью вымершей группы, фактически существовали подвижные полуколонии, объединённые общей наружной оболочкой (рис. 19 A). Подобная полуколония с большой вероятностью обладала полуспиральной формой, паттерном, обычным у различных граптолитов — вымершей группы, теперь однозначно причисляемой к Pterobranchia (Armstrong et al., 1984; Urbanek, 1986; Urbanek, Dilly, 2000; Sato et al., 2008) (рис. 18 E–F). Самую первую камеру занимал взрослый организм, у которого уже началась дифференциация головного секреторного щита на мантию и воронку, а щупальцевой кроны — на передние щупальца и задние жабры (рис. 15 D–H). Задняя же часть тела, переходила в склеротизированный стolon, с помощью которого сообщались камеры, в которых ещё присутствовали вновь образуемые зооиды и почки, поскольку бесполое размножение на этой стадии ещё не было полностью подавлено. Иначе говоря, подобная морфология очень напоминала взрослый организм со столоном-хвостом в задней части, на котором образуются новые почки, что например является обычным, реальным процессом у столь различных современных бочоночников (Tunicata: Doliolida), относящихся к типу хордовых, и сифонофор, относящихся к типу кишечнополостных) (рис. 19 C). С той важной поправкой, что вновь образующиеся зооиды были объединены общей оболочкой этой «полуколонии» — трансформированной трубкой-раковинной.

Очень похожий процесс образования дочерних почек позади «основного» зооида колонии, называемом терминальным, документирован у современных птеробранхий Rhabdopleuridae (Urbanek, Dilly, 2000). У граптолитов разделение зооидов (и соответствующих им оболочек-тек) на мужские и женские, на половозрелые и ювенильные также было весьма характерно (Kozłowski, 1949; Urbanek, Dilly, 2000). Таким образом, на уровне процессов этот реконструированный полуколониальный предшественник современных моллюсков ещё во многом сохранял черты исходного предкового цикла, близкого к современным Rhabdopleuridae. Этот вывод является очень важным и для разрешения одной из самых существенных проблем филогении Bilateria — разделения Deuterostomia, Lophophorata и Spiralia. Как было показано здесь, модификация исходного, общего для всех этих групп цикла шла достаточно постепенно и целый ряд элементов морфогенетических программ сохранялся долгое время и после разрушения их общего предкового цикла. Так, несомненно относящиеся к Spiralia моллюски на самых первых этапах своего формирования ещё сохраняли практически идентичный способ формирования своей раковины по модели образования колоний граптолитов и Pterobranchia Rhabdopleuridae. Подобный способ образования раковины до сих пор сохраняют виды современного рода *Nautilus*. Другим важным следствием устойчивого сохранения предковой модели обра-

зования колоний у наутилоидей может стать вывод о возможной гетерогенности всей группы граптолитов. Если несомненное родство группы граптолитов с Pterobranchia определяется только уникальным паттерном формирования колоний (например, Urbanek, Dilly, 2000; Sato et al., 2008) — признаком, как показано здесь, свойственным во многом также и наутилоидеям, то, вполне возможно, палеозойская группа Graptolithina включала как настоящих Deuterostomia, родственных современным Pterobranchia, так и группы, которые впоследствии дали Spiralia и моллюсков, т.е. без выраженной архимерии целомов, жаберной щели, с не вполне установившимся дроблением. Этим особенно необходимо подчеркнуть, что та кажущаяся резкая граница между современными Deuterostomia и Spiralia, в палеозое, скорее всего, не существовала совсем. Всё это были разные, подчас близкородственные варианты исходного предкового цикла организмов, несущих головной щит.

Начальные этапы формирования предкового цикла типа Mollusca были опосредованы, таким образом, гиперморфозом (или сходным с ним процессом) в увеличении размеров самого первого, терминального зооида (рис. 19 А) и педоморфным замедлением в развитии последующих зооидов. Тогда как несколько зооидов, следовавших непосредственно за первой крупной особью, ещё сохраняли отдельный выход наружу и некоторые черты сходства (рудиментарные щупальцевая крона и секреторный головной щит) с терминальным зооидом (рис. 19 А), последующие зооиды, скорее всего, были лишь внутренними почками, не имеющими выхода наружу в оболочке колонии (рис. 19 А). Такое строение, по-видимому, было особенно характерно для задних частей полузавитка. Характерно, что уже у граптолитов имеется разделение на автотеки, несущие незрелые зооиды, и столотеки, в которых располагались половозрелые полипы (Urbanek, Dilly, 2000). Последующая углубляющаяся педоморфная задержка в развитии всех зооидов, за исключением самого первого, сопровождающаяся также замыканием наружных отверстий зооидов, и привела постепенно к формированию предкового онтогенетического цикла всех современных моллюсков, который был, вероятно, существенно сходен с современными наутилоидеями, но его взрослая стадия не обладала ещё столь дифференцированными и хорошо выраженными органами зрения и щупальцевым аппаратом. Этот процесс индивидуации терминального зооида и редукции последующих обусловил и реорганизацию оболочки колонии и сложной системы тек, которая имела у этих форм. С исчезновением разделения на зооиды, парно расположенные теки слились в единую септу, каждая из которых теперь располагалась поочередно, но трансформированный склеротизированный столон сохранился в виде оболочки сифона. Таким образом, конструкция, исходно призванная формировать сложную колонию и соединять различные её части, превратилась у моллюсков в новый орган, который стал регулировать удельный вес животного, т.е. плавучесть. Реконструированная стадия подобного организма (без учета оболочки-раковины) приведена на рисунке 15 Н. Данный организм обладал бенто-пелагическим стилем жизни. В пределах морфологического перехода между полукOLONиальной взрослой организацией (рис. 19 А), непосредственно предшествующей формированию онтогенетического цикла настоящих моллюсков (рис. 19 В; 20 А–С), происходила окончательная дифференцировка секреторно-

го щита на воронку (сначала в форме пред-воронки и мантии) (рис. 15 G–H), и формирование радулярного аппарата на основе механизма преобразования окологоротовых кутикулярных структур, описанных выше.

Исходный предковый онтогенез всего типа Mollusca включал также раннюю постларвальную стадию, обладающую только простой колпачковидной раковинкой (рис. 20 B), у которой затем последовательно развивались септы и формировалась взрослая наутилоидная морфология. Существенно близкий онтогенетический цикл, предковый для всех моллюсков, сохранился, таким образом, только у современного *Nautilus*, для постларвального развития которого характерна простая колпачковидная раковинка без септ (см. Arnold, 1987; Arnold et al., 1987; Shigeno et al., 2008). Подобный сложный онтогенетический цикл, судя по всему, сложился уже в нижнем кембрии и стал основой для всей последующей эволюции внутри типа Mollusca, давшей колоссальное разнообразие форм, но удивительным образом сохраняющий этот исходный сложный паттерн, включающий мантийный комплекс органов, ногу и радулу, даже в самых видоизменённых и «терминальных» группах. Дифференциация мантии как особого секреторного органа, свойственного в таком виде только моллюскам, привела к появлению защитной оболочки нового типа, имеющей гораздо более сложное строение, чем исходные трубки Pterobranchia (см. например De Paula, Silveira, 2009). Показательно при этом, что протеиновый матрикс трубок вестиментифер сохраняет сходство с протеиновым матриксом раковины моллюсков (см. Gaill, Hunt, 1986), указывая таким образом, на общность происхождения этой группы, в исходном онтогенетическом цикле которой присутствовал развитый головной секреторный щит. Дифференциация исходного секреторного головного щита (ещё единого вплоть до взрослой стадии предкового цикла, рис. 15 C) на мантию и предшественника воронки и ноги (рис. 15 D–G), которую предполагает развиваемая здесь модель, находит хорошее соответствие в реальных механизмах онтогенетических дифференцировок в постларвальном эмбриогенезе современного *Nautilus pompilius*. Так, было ясно показано, что воронка дифференцируется из задней части воротника, который в свою очередь является модификацией боковых краёв мантии (см. Shigeno et al., 2008). Напротив, отвергнутая Шигено с соавторами гомология ноги остальных моллюсков с воронкой наутилоидей и выдвинутая вместо этого концепция происхождения ноги из щупальцевого аппарата, обусловлена как раз тем фактом, что не воронка — дериват ноги, а нога — производное воронки. Соответствующие последующие значительные морфологические и онтогенетические перестройки и привели к формированию той картины дифференциации на мантию, ногу и, в ряде случаев, на эпиподальные щупальца, которая наблюдается у всех моллюсков (прежде всего Monoplacophora и Gastropoda), но ещё отсутствует у наутилоидей. Именно тот факт, что воронка имеет фактически двойную иннервацию — от pedalных и паллио-висцеральных частей ЦНС наутилуса (см. Young, 1965), факт, который был трактован Шигено с соавторами против pedalного происхождения воронки, как раз и свидетельствует, что у наутилоидей как общая морфология, так и иннервация ещё ясно указывают на связь воронки и мантии (иннервируемую как раз от паллио-висцеральных частей ЦНС), обусловленную их общим происхождением от дифференцированного головного секреторного щита.

Эта связь ещё прослеживается у наутилоидей, но исчезает у других моллюсков, поскольку воронка окончательно отдифференцируется от мантии, что проявляется в возникновении новых онтогенетических путей её формирования и частично в изменении иннервации.

Непосредственным продолжением исходного сложного онтогенетического цикла Nautiloidea-подобных организмов стала вся группа головоногих моллюсков Cephalopoda. Её наиболее сложная морфологическая организация, особенно у «терминальной» группы Coleoidea (куда относятся современные кальмары и осьминоги), таким образом, является производной *изначально* достаточно сложного цикла, являющегося непосредственным продолжением исходного сложного жизненного цикла типа Mollusca в сторону ещё большего усложнения взрослой стадии, с одной стороны, а с другой стороны, прогрессирующей редукции раковины. Постларвальная стадия с простой колпачковидной раковиной полностью выпадает из онтогенетического цикла большинства современных Cephalopoda, т.е. исходный цикл отчётливо смещается в сторону усложнения взрослой стадии. Напротив, вся последующая радиация большинства других классов моллюсков, которая собственно и была ответственна за всё разнообразие его как вымерших, так и современных представителей, имела в своей основе гетерохронный сдвиг в сторону постларвальной стадии с колпачковидной раковиной исходного онтогенетического цикла и, таким образом, образования пedomорфных взрослых стадий (рис. 15 I–J; 20), у которых перестал развиваться сложный аппарат септ — наследие полуколонияльных предков всех моллюсков, сохраняющееся у Nautiloidea. Группа раннекембрийских моллюсков Helcionelloidea (см. например, современные обзоры Пархаев, 2006, Parkhaev, 2008; и др.) и другие вымершие моноплакофоро- или гастроподоподобные группы (см. также, например, Atkins, Peel, 2008) являются ближайшими претендентами на близость к переходным звеньям между исходным полным онтогенетическим циклом типа Mollusca (т.е. цикла, близкого к таковому наутилоидей) и фактически пedomорфным, ювенилизированным циклом, в котором осталась лишь постларвальная простая колпачковидная раковина (рис. 20) и который стал основой для всех последующих многочисленных вторичных модификаций, включая возникновения всех других ныне признаваемых классов моллюсков.

Направление в сторону редукции раковины очень хорошо прослеживается во всех классах моллюсков, особенно в классе Gastropoda, где это направление эволюции (т.е. филогенетический клапан) задан совершенно определённо — от форм, обладающих развитой раковиной, до её полного отсутствия у всех голожаберных моллюсков Dolidacea и Nudibranchia. Характерно также, что одной из наиболее обычных форм, независимо возникающей как у разных классов моллюсков (например, Monoplacophora и Gastropoda), так и параллельно появляющейся у самых различных неродственных напрямую групп внутри класса

sole (foot, ft) has been appeared for the first time as modification and further differentiation of the funnel (fn). Ciliary planctic larvae (A), which is absent in the ontogenetic cycle of the recent *Nautilus* presumably was presented in the ancestral molluscan cycle. No scale bars. Letters to figure: ash — adult shell; jsh — juvenile shell; ct — cephalic tentacles; fn — funnel; fnp — funnel precursor; ft — foot; pt — postoral tentacles; v — oral veil (hood). Drawings by T.A. Korshunova based on A.V. Martynov originals.

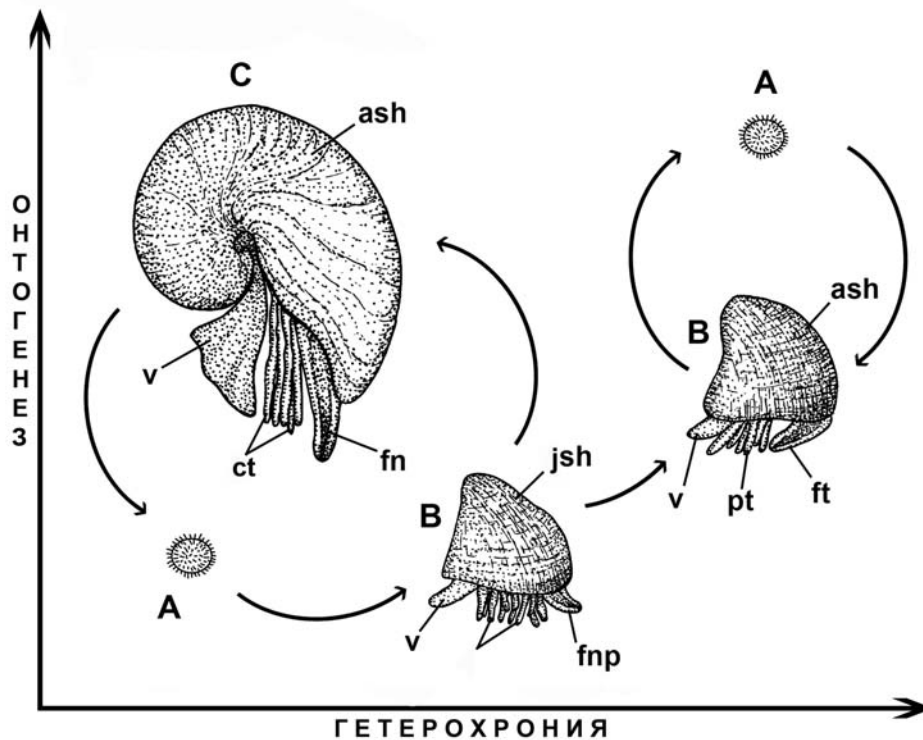


Рисунок 20. Модель исходного бенто-пелагического предкового онтогенетического цикла типа Mollusca, существенно сходного с современными Nautiloidea, включая усложнённую взрослую стадию со спиральнозавитой раковиной, обладающей внутренними септами (C) и сифоном, и простую постларвальную стадию с колпачковидной раковиной без септ и сифона (B), и дальнейшая эволюция этого цикла в направлении его дезинтеграции, раннего созревания постларвальной стадии с колпачковидной раковиной и подавления развития сложной взрослой спиральнозавитой раковины, привело к появлению нового предкового онтогенетического цикла, дальнейшие модификации которого привели к возникновению всего разнообразия современных Mollusca. Ключевое новшество — ползательная подошва (нога, ft) — появилось на этой стадии впервые как модификация и дальнейшая дифференциация воронки (fn). Ресничная планктонная личинка (A), которая отсутствует в онтогенетическом цикле современного *Nautilus* с большой вероятностью присутствовала в предковом цикле всех моллюсков. Без масштаба. Условные обозначения: ash — взрослая раковина; jsh — ювенильная раковина; ct — головные щупальца; fn — воронка; fnp — предшественник воронки; ft — нога; pt — посторальные щупальца; v — оральный парус (капюшон). Рисунки Т.А. Коршуновой на основе оригиналов А.В. Мартынова.

Figure 20. Model of the ancestral ontogenetic cycle of the phylum Mollusca (benthopelagic), significantly similar to the recent Nautiloidea including complicated adult stage with coiled shell containing septa (C) and siphon and more simple postlarval stage with limpet-shaped shell and without septae and siphon (B) and further evolution of this cycle toward to its disintegration in form of maturation of the postlarval stage with limpet-shaped shell and suppression of the development of complicated coiled adult shell led to appearing of the most diversity of the recent Mollusca (thus, only stages A–B remained). At this stage key novelty — crawling

Gastropoda, является именно колпачковидная раковина. Это кажущееся независимое появление новой формы раковины в различных неродственных группах гастропод, сложная мозаика из соотношения в онтогенетическом цикле колпачковидной и спиральнозавитой раковин (что было даже ошибочно трактовано как важный аргумент против закона Долло, см. Collin, Cipriani, 2003; Pagel, 2004; Collin, Miglietta, 2008), имеет под собой в реальности один и тот же предковый морфогенетический механизм, т.е. взрослую педоморфную стадию исходного онтогенетического цикла, который лежал в основе образования по-видимому всех классов моллюсков, за исключением Cephalopoda. Таким образом, последующее частичное восстановление исходной предковой программы, при которой колпачковидная раковина превращалась в спиральнозавитую, потенциально могло приводить к «независимому» появлению, как спиральной раковины, в тех линиях гастропод, где она казалось бы навсегда была утеряна, так и параллельному возникновению колпачковидной раковины.

Еще одной характерной тенденцией регрессивного преобразования раковины у представителей самых различных классов моллюсков является её «распад» на отдельные спикулы, разбросанные в мантии. Подобный тип «раковины» независимо сформировался у заднежаберных отряда Acochliidae и голожаберных моллюсков Doridae. Сходный процесс, несомненно, происходил и в большинстве других классов моллюсков, и привёл, например, к образованию глубоко редуцированных Aplousophora. Эта группа уже достаточно давно рассматривалась, по меньшей мере, как вторично упрощенная по отношению к полиплакофорам (см. Иванов Д.Л., 1991; Ivanov D.L., 1996), а также как педоморфная (Sheltema, 1993). Внешний облик аплакофор, особенно Caudofoveata начинает отчасти напоминать сипункулид, что, возможно, было предтечей констатации сестринского статуса Sipuncula по отношению к типу Mollusca (Sheltema, 1993). Сипункулиды, конечно, не родственны моллюскам напрямую, а только посредством тех предковых онтогенезов, которые постулированы в том числе и выдвинутой здесь онтогенетической и морфологической моделью. Тем не менее, некоторое поверхностное внешнее сходство Caudofoveata и Sipuncula, как и в разобранный выше примере сходства архаичных хитонов и глубоко «терминальных» голожаберных моллюсков Corambidae (см. рис. 10), обусловлено частичным восстановлением древних онтогенетических программ, свойственных общему предковому циклу Mollusca и Sipuncula. Чрезвычайно показательным примером в этом отношении являются несколько парадоксальные выводы одного современного молекулярного анализа (Giribet et al., 2006), поместившие Monoplousophora и Polyplousophora (хитонов) как близкородственные группы. Подобный результат действительно является парадоксальным, с точки зрения всей современной общераспространённой концепции происхождения моллюсков, и немедленно вызвал критику более традиционно ориентированных зоологов (см., например Nielsen et al., 2007), поскольку традиционно направление эволюции *всегда* (при любых тех или иных вариациях концепций) направлено от червеобразных аплакофор к сложным головоногим, или, в лучшем случае, не вполне понятно откуда возникшая сложная организация Conchifera приводит затем к появлению головоногих моллюсков. Не менее показательным, что уже в этом году появился реанализ положения моноплакофор, где в том числе

было указано, что исходный материал был загрязнён ДНК хитонов (!) (Wilson et al., 2010). И даже несмотря на это, после нового анализа, исключившего подобное загрязнение, моноплакофоры и хитоны были представлены как единая монофилетическая клада (Wilson et al., 2010).

В то же время, развиваемая здесь модель происхождения моллюсков, которая основана на *более общей* теории онтогенетического и морфологического перехода между основными типами Bilateria, хорошо объясняет подобную группировку. «Многостворчатая» раковина хитонов — продукт распада и видоизменения исходной цельной раковины, которой обладала взрослая стадия онтогенетического цикла, общего с Gastropoda и Monoplacophora. В этом отношении некоторые кембрийские проблематичные группы, такие как *Halkieria* (и возможно, *Wiwaxia*), несомненно, являются одним из вариантов распада предкового цикла моноплакофор и формирования такового хитонов. Поэтому выглядит вполне справедливым помещение *Halkieria* в тип Mollusca (Vinther, Nielsen, 2007), но вряд ли они при этом заслуживают выделения в самостоятельный класс. Скорее всего, в ту геологическую эпоху варибельность, охватывающая моноплакофоро- и хитоно-подобных моллюсков, поместила бы их на уровень внутрисемейственной или даже внутривидовой изменчивости. Появление как сохраняющих исходный сложный онтогенетический цикл наутилоидей, так и их ювенилизированных вариантов, уже в кембрии свидетельствует об очень быстрой по масштабам геологического времени базальной радиации типа Mollusca, т.е. быстрого распада исходного сложного предкового цикла. Новая модель эволюции моллюсков предполагает также существенное изменение наших взглядов на раннюю эволюцию и происхождение класса Gastropoda, а также возникновения механизма торсии. Подробный обзор этих следствий будет дан в последующих публикациях.

Происхождение типа Annelida

Взрослая стадия исходного онтогенетического цикла, реконструированная на рисунке 15 С, является общей не только для типов Mollusca и Sipuncula, но и для Annelida. При этом преобразование взрослой стадии этого предкового цикла, которое привело к появлению онтогенетического цикла Annelida, было обусловлено принципиально иным морфогенетическим механизмом, чем в случае с типом Mollusca. Annelida возникли первоначально именно как достаточно индивидуализированные организмы, не образующие настоящих колоний, но сохраняющие значительную способность к бесполому размножению в форме клональности. Подобная индивидуация заключалась в том, что исходная полипообразная форма сильно трансформировалась путём дифференциального роста околоанальной области в направлении почти перпендикулярном, а точнее будет сказать - под некоторым углом к исходной передне-задней оси «полипа». Как результат, исходная компактная полипообразная форма (показана на рис. 15 Е пунктиром) модифицировалась в сильно вытянутую, червеобразную. Столь существенная морфологическая перестройка исходной компактной полипообразной формы тела привела, судя по всему, к ранней редукции стебелька и столона в предковом цикле Annelida. Свидетельствами в пользу реалистичности подоб-

ного онтогенетического механизма, ответственного за возникновение исходной взрослой формы Annelida, является плагиаксония (т.е. изменение дефинитивной оси тела по сравнению с личинками) у погонофор (см. например Малахов, Галкин, 1998) и особенность роста так называемых постларвальных сегментов, растущих нередко под некоторым углом к оси личинки (иногда достигающим до 90°, как у видов рода *Lopadorhynchus*) (см. например, Беклемишев, 1964).

Первые взрослые представители подобного нового онтогенетического цикла, по-видимому, могли осуществлять локомоцию, ползая на модифицированном головном щите-вестиментуме (рис. 15 E), как внутри секретируемой им трубки, так и по поверхности субстрата. Очень быстро произошёл частичный возврат к седентарному образу жизни, сформировав организм, который был очень близок по строению к современным Vestimentifera, но обладал пищеварительной системой, а щупальцевая крона ещё не была вторично трансформированной и состояла из свободных ветвей, как у современных Serpulidae (рис. 15 F). Сегментация, по-видимому, первоначально возникла только на самых задних сегментах, сформировав щетинконосную сегментированную опистосому, служащую для лучшего закрепления в трубке или в грунте.

Эта модель предполагает, таким образом, существенный пересмотр современных представлений об эволюции взрослых форм внутри типа Annelida, поскольку формами, максимально близко стоящими к исходному предковому циклу всех кольчатых червей, признаются такие «глубоко терминальные» по современным представлениям группы, как Vestimentifera и седентарные семейства полихет Serpulidae, Sabellidae, Oweniidae и др. Но представленная здесь модель хорошо объясняет на первый взгляд глубоко противоречивую морфологию Vestimentifera и Pogonophora, — сходную, с одной стороны, с вторичноротыми Pterobranchia и Enteropneusta, а с другой — обладающую несомненно уникальными общими признаками, такими, как форма щетинок, с «терминальными» семействами седентарных полихет, прежде всего с Serpulidae. Т.е. эта модель разрешает то основное противоречие, обсуждению которого систематическая и теоретическая зоология посвятила во второй половине XX века столь значительные усилия в форме обширной дискуссии, рассматривать ли погонофор и вестиментифер как вторичноротых или, напротив, как близких родственников «первичноротых» Polychaeta. И тем фактом, что итогом этой дискуссии было помещение всего типа погонофор и класса вестиментифер среди «терминальных» семейств полихет, дискуссия эта отнюдь не пришла к блистательному современному её разрешению, а напротив, загнала всю проблему в угол, фактически лишив её дальнейшего предмета для обсуждения.

Таким образом, одним из главных выводов создаваемой здесь общей теории онтогенетических перестроек Metazoa является констатация, что вся проблема взаимоотношения Vestimentifera и Pogonophora в виде дилеммы о родстве либо с Deuterostomia, либо с Annelida, проистекала из-за первоначально неверно опеределённого направления эволюции и онтогенетического механизма, ответственного за базальную радиацию Bilateria. Этот механизм заключался в подавлении бесполого размножения, уходе от колониальной организации и образовании высоко индивидуализированных, подвижных взрослых стадий. Строение взрослых стадий Vestimentifera, таким образом, максимально близко к исходно-

му предковому онтогенетическому циклу всех Annelida и общему предковому циклу для типов Sipuncula и Mollusca, но Vestimentifera приобрели целый ряд вторичных специализированных черт, связанных с обитанием в гидротермальных сообществах, а именно: отсутствие пищеварительного тракта и вторичную модификацию щупальцевого аппарата. Семейство настоящих полихет Serpulidae и его род *Filograna*, судя по всему, стоят максимально близко к организации Vestimentifera, а значит и к исходному онтогенетическому циклу всех кольчатых червей. Организация взрослых стадий, близкая к *Filograna*, стала результатом гетерохронного уменьшения размеров среднего отдела, и развития сегментации на вестиментуме, т.е. превращения его в торакальную мембрану. Что, собственно, хорошо демонстрирует нам последующая радиация внутри типа Annelida, в рамках предложенной выше модели, когда высшими, «терминальными» группами следует признать не седентарных полипообразных Serpulidae, Sabellidae и Oweniidae, ещё сохраняющих элементы полукOLONиальности, а высоко мобильных, нередко хищных представителей семейств, такие как Nereididae. При этом отчётливо прослеживается тренд на усиление роли сегментации и гидравлического способа локомоции от седентарных Serpulidae к мобильным Nereididae.

Новый надтип *Carmaphora supraphylum nov.* — систематический итог новой модели эволюции Bilateria

Все приведённые выше факты и заключения свидетельствуют о том, что для таких традиционных надтиповых групп как Lophophorata, Spiralia и Deuterostomia возможно предложить минимально противоречивую онтогенетическую и морфологическую модель эволюции, базальной радиации всех тех очень разнообразных типов, которые входят в эти группы. Одним из важных результатов данного анализа является констатация существования общего предкового цикла, который объединял нынешних Spiralia и Deuterostomia. Ключевым признаком, который появился в этом общем предковом онтогенетическом цикле и который выделил его из предшествующего цикла, общего с Lophophorata, стало появление головного секреторного щита. Весь приведённый здесь обширный корпус фактов свидетельствует в пользу того, что таксономическая группа, соответствующая общему предковому онтогенетическому циклу, объединяющему современных Pterobranchia (и таким образом всех Deuterostomia) и типы, входящие в Spiralia, является реалистичной. Но название, которое бы соответствовало этой группе, в современной зоологии отсутствует. Здесь, следовательно, предлагается новое название для таксона, который характеризуется уникальным признаком (уникальной апоморфией в кладистических терминах) — исходным наличием головного секреторного щита. Этот таксон в ранге надтипа предлагается назвать ***Carmaphora supraphylum nov.***, от *carma* (санскрит, щит, кожа) и *phoros* (др.-греч., нести). Краткая характеристика и состав приведен ниже (см. Главу 7).

Происхождение и эволюция группы Ecdysozoa

Помимо вновь выделенного надтипа, предлагается различать по меньшей мере ещё два надтипа среди Bilateria: один достаточно традиционный —

Lophophorata, тогда как другой надтип Ecdysozoa соответствует группе типов, первоначально выделенной почти преимущественно по молекулярным признакам (Aguinaldo et al., 1997). Выше было показано, что онтогенетический подход может помочь успешно соединить даже столь различную морфологию типов, как у Ecdysozoa. Тем не менее, остаётся целый ряд проблем, из которых можно выделить две основные: проблема происхождения членистоногих и проблема онтогенетического и морфологического сопряжения предкового цикла Ecdysozoa с таковыми Lophophorata и Ctenophora.

В свете одного из основных постулатов последовательно проводимой здесь концепции ключевого значения подавления бесполого размножения и колониальности при появлении многих типов Bilateria, наиболее противоречивым выглядит положение группы Ecdysozoa. Все Ecdysozoa, даже наиболее близкие к исходному предковому циклу Priapulida, парадоксально лишены и колониальности, и каких либо следов бесполого размножения путём почкования. Это может подразумевать, что при возникновении Ecdysozoa изначально сформировался механизм более совершенного подавления клональности. Этот вывод несколько противоречив, поскольку обычно малоподвижные организмы, каковыми являются Priapulida, в большинстве других групп ещё сохраняют те или иные следы бесполого размножения, тогда как полное его отсутствие обычно характеризует высоко мобильные организмы, такие как головоногие моллюски или позвоночные. Возможно, что формирование мощной кутикулы, сменяемой во время периодических линек, стало тем препятствием, которое привело к полному исчезновению клонального бесполого размножения в этой группе (см. также, Blackstone, Jasker, 2003). Тем не менее, имеется ряд фактов, которым вплоть до настоящего времени не придавалось должного значения и которые весьма определённо свидетельствуют, что следы бесполого размножения можно обнаружить и у Ecdysozoa.

Общеизвестно, что многие взрослые приапулиды обладают весьма характерным хвостовым отделом, состоящим из срединного стебелька (ствола) и отходящих от него удлинённых отростков, называемых везикулами (например, Адрианов, Малахов, 1996). Проведённое в рамках данного исследования изучение этой структуры как под световым, так и под сканирующим электронным микроскопом, выявило ряд морфологических особенностей (рис. 14 Н–N), которые позволяют пересмотреть традиционные взгляды на этот отдел тела приапулид. Прежде всего, бросается в глаза значительное сходство везикул хвоста с почками, которые образуются при бесполом размножении, например у книдарий из группы сифонофор (ср. рис. 14 Н, I, N и 14 О). У приапулид можно различить выросты-везикулы разного размера, отходящие от единого стебля (рис. 14 I, N). Примечательно, что хвостовые везикулы приапулид фактически представляют собой модель взрослой приапулиды в миниатюре (ср. рис. 14 I, J и 14 К), сохраняя, до определённой степени, общий план строения со остальным телом приапулид. Так, «скалиды» везикул концентрируются в передней части, их число значительно убывает к задней части, в передней части положение «скалид» отчасти напоминает их субконцентрическое расположение (рис. 14 I, J, N). При этом кутикулярные структуры везикул хвоста («скалиды») принципиально сходны по строению с таковыми на основной части тела приапулид (ср.

рис. 14 L и 14 M). Особенно значительное сходство нужно отметить между везикулами хвоста *Priaupulus caudatus* и внешней морфологией ювенильных экземпляров некоторых специализированных приапулид, например *Halicryptus spinulosus*, обладающих редуцированными чертами (ср. рис. 3.20, А–В в работе Адрианова и Малахова (1996) и рис. 14 I–J в настоящем исследовании). В целом, внешняя морфология везикул хвоста (за исключением, естественно, отсутствия рта и ануса) напоминает общий сверхупрощённый план строения нематод.

Все эти факты заставляют пересмотреть взгляды на происхождение хвостового отдела Priapulida и его «отростков». Согласно предлагаемой здесь интерпретации хвост приапулид является остатком столона предков приапулид, у которых еще существовало развитое бесполое размножение и способность к образованию колоний, тогда как хвостовые везикулы — рудименты почек, дальнейшего развитие которых остановлено, т.е. из них никогда не образуются полноценные взрослые приапулиды. Вопреки ранее высказанному мнению об отсутствии хвостовых придатков у палеозойских приапулид (например, Адрианов, Малахов, 1996), самые недавние исследования продемонстрировали их присутствие уже у раннекембрийской приапулиды *Xiaoheiqingella peculiaris* (см. Chen, 2009). Подобная интерпретация позволяет онтогенетически и морфологически соединить два больших надтипа Bilateria — Lophophorata и Ecdysozoa. Согласно предлагаемой здесь реконструкции исходного предкового цикла, общего с Lophophorata и Ecdysozoa, он ещё обладал щупальцевой кроной и способностью к бесполому размножению с помощью хвостового отдела — столона. Дальнейшая дифференциация онтогенетического цикла Ecdysozoa была обусловлена переходом к инфаунному существованию, редукации щупальцевой кроны, формированию интроверта и скалид, а также формированию мощной кутикулы, способной к периодическим отслаиваниям — линькам. Вся последующая эволюция после формирования цикла приапулид, напротив, была во многом связана с сильной модификацией этого исходного предкового паттерна.

В исходном виде предковый цикл Ecdysozoa сохранился лишь в виде крошечного реликтового класса Priapulida, насчитывающего в современной фауне лишь 16 видов (Адрианов, Малахов, 1996). Тогда как морфология большинства Cephalorhyncha и нематод достаточно уверенно может быть рассмотрена как продукт разрушения исходного предкового цикла приапулид (см. выше), самая большая и разнообразная группа Ecdysozoa — членистоногие — на первый взгляд не имеет никаких отчётливых соответствий в исходном предковом цикле Cephalorhyncha. Включение в «кладу линияющих» Arthropoda — самый парадоксальный и противоречивый вывод этой концепции, почти в одночасье разрушивший все классические теории происхождения членистоногих от аннелид, включая влиятельную концепцию Articulata, т.е. членистых животных (Annelida + Arthropoda), выделенную еще Кювье (например, Naeskel, 1896; Беклемишев, 1964; Шаров, 1965).

Между тем, типологически констатируя принадлежность Arthropoda к Ecdysozoa, молекулярная филогенетика, вполне ожидаемо, до сих пор не предложила морфологического механизма эволюции, который бы недвусмысленно демонстрировал возможность подобной нетривиальной группировки. Между тем, мы уже фактически собрали большинство элементов как предкового цикла

Ecdysozoa, так и его важнейших *вторичных* онтогенезов — основных типов Ecdysozoa (отдавая предпочтение сценарию Shrensen et al., 2008). Необходимо, таким образом, найти место в этом цикле для членистоногих. Широкое распространение в онтогенетическом цикле ракообразных (исходной группы Arthropoda) весьма характерной стадии науплиуса, причём подобная стадия имеется в очень далёких, напрямую неродственных группах ракообразных (см. например, Dahms, 2000), позволяет предположить, что она представляет собой те следы, которые оставил в производных онтогенезах ракообразных исходный предковый онтогенез Arthropoda.

Учитывая неоднократно подчёркнутую как морфологическую, так и молекулярную реалистичность «группы линяющих», подобный цикл несомненно должен быть производным одного из компонентов исходного цикла всех Ecdysozoa. Последний, как было показано выше, совпадает во всех существенных деталях с таковым современных Priapulida. Единственной стадией в цикле Priapulida, которая демонстрирует определённое сходство с науплиусом ракообразных, является стадия заключённой в лорику личинки, похожей на взрослых Loricifera. Сопоставив морфологию лорицифер, личинки-науплиуса и ряда малоспециализированных групп ракообразных, можно констатировать известное сходство, которое доходит даже до наличия уже у лорицифер особого рода каудальных придатков-ножек, которые могут быть сопоставлены с хвостовыми придатками ракообразных. Следует отметить, что подобная трактовка не является совершенно новой. Дюжарден, впервые описавший наиболее близкую к лорициферам группу головохоботных червей Kinorhyncha, предполагал, что они являются промежуточной формой между червями и ракообразными (Dujardin, 1851), а спустя чуть менее 150 лет, во втором издании учебника по зоологии беспозвоночных Барнса (Barnes et al., 1993) киноринхо-подобный организм был предложен в качестве предка всех Arthropoda. Тогда как в целом эта мысль почти не получила дальнейшего развития, современные морфологи, специалисты по Loricifera и Kinorhyncha отмечали ряд признаков сходства в тонком строении тихоходок и членистоногих с лорициферами и киноринхами (Kristensen, 1983; Kristensen, Higgins, 1991; см. также Schmidt-Rhaesa et al., 1998), и не исключено, что подобные выводы морфологов стимулировали на дальнейшие поиски в этом направлении, приведшие к формулированию концепции Ecdysozoa. Но в первоначальной публикации, где была предложена эта клада (Aguinaldo et al., 1997), предшествующая «до-молекулярная» история этой группы была изложена крайне лапидарно, и не указывала, в частности, уже предполагавшееся ранее сходство киноринх и ракообразных.

Несмотря на это, определённое заключение о соответствии предкового онтогенетического цикла всех Arthropoda ларвальным и постларвальным стадиям онтогенеза Priapulida (т.е. близких к взрослым Loricifera и Kinorhyncha) до сих пор в явной форме сделаны не были. Согласно предложенной в данной работе онтогенетической модели, в основании Annelida стоят не многосегментные полихеты, а Vestimentifera и Pogonophora, обладающие длинным преимущественно несегментированным телом, сегментация которого ограничена лишь небольшой концевой опистосомой. Т.е. сегментация кольчатых червей возникает вторично внутри этого типа, тогда как тело Arthropoda исходно подразделено на

сегменты. Сегментация Annelida и Arthropoda обусловлена, таким образом, двумя различными процессами. Это хорошо совпадает с преобладающим сейчас мнением о реалистичности молекулярной группы Ecdysozoa (см. например Telford et al., 2008; Dunn et al., 2008; Малахов, 2009), и противоречит более традиционной группировке Articulata (т.е. Annelida + Arthropoda) (см. например, Беклемишев, 1964).

Таким образом, если за основу образования типа Arthropoda взять лорициферо-подобную морфологию (но не обязательно современных Loricifera), уходящую своими корнями в морфологию личинки приапулид, последнее, наиболее проблематичное звено этой, на первый взгляд очень противоречивой, но как показано в данной работе — «пророческой» группы Ecdysozoa (и её предтечи — Cephalorhyncha) находит своё закономерное место, как одного из «продуктов распада» мощного предкового цикла Priapulida. Следы этого предкового цикла имеются в целом ряде на первый взгляд несходных групп и, таким образом, возможность его «обратной сборки» неоднократно отмечали как классические зоологи (Малахов, 1980; Nielsen, 1995), так и молекулярные филогенетики (Aguinaldo et al., 1997; Sørensen et al., 2008; и мн. др.).

Оси симметрии в эволюции Bilateria

Одним из важных приложений предлагаемой здесь новой модели эволюции Bilateria является возможность обосновать более ясные принципы для определения передне-задней и дорсо-вентральной осей тела животных и, что является значительно более важным, гомологизации сторон тела между глубоко различными по морфологии типами Metazoa. Проблема чёткой гомологизации между передне-задней и вентральной и дорсальной осями тела является значительно более сложной, чем может представляться. Строго говоря, ключевая для многоклеточных животных группа Bilateria, выделенная Гатчеком (Hatschek, 1878, 1888–1891), механизмам базальной эволюции которой посвящена данная работа, выделяется именно по принципам чёткого проведения передне-задней оси тела, и формирования билатеральной симметрии. Значительный раздел классической сравнительной морфологии, начиная с «Общей морфологии...» Геккеля (Haeckel, 1866) (см. также Беклемишев, 1944, 1964), посвящён почти геометрическому определению осей тела у Metazoa и типов их симметрии.

Между тем, реальное разнообразие форм, входящих в Bilateria, согласно определению билатерально-симметричных животных, не укладывается в жёсткие рамки только «билатеральной» или только «радиальной» симметрии. Так, Pterobranchia несомненно билатерально симметричны по положению рта и ануса, парных протоков целома, но скорее тяготеют к радиальной симметрии по положению многочисленных элементов щупальцевой кроны, окружающей головной щит почти кольцеобразно. То же можно сказать и об общей морфологии тела лофофорат. Щупальцевая крона ряда полихет близка к радиальной симметрии. Несомненно родственной Pterobranchia тип Echinodermata приобретает уже совершенную (и неоспариваемую) радиальную симметрию. Также связанный общим происхождением с Pterobranchia тип хордовых, напротив, приобретает строгую билатеральную симметрию, но в основании Chordata нахо-

дятся оболочники, хотя формально и билатерально-симметричные, но их форма тела скорее мешкообразная и далека от регулярного паттерна. Среди других типов «Bilateria», которые совмещают элементы билатеральной и радиальной симметрии, можно назвать всех Cephalorhyncha и Nematoda. Происходящее сейчас постепенное переосмысление классических взглядов на эволюцию симметрии среди Metazoa, привело, в частности, к предложению выделять особый тип симметрии — цилиндрический и рассматривать его в качестве исходного предкового паттерна, в том числе, и для всех Bilateria (Manuel, 2009).

Ещё больше проблем возникает в вопросе о соответствии передне-задней и дорсо-вентральной оси тела между различными типами Bilateria (см. например, Minelli, 2003). Пожалуй, пика противоречий достигли попытки гомологизировать «дорсальную» и «вентральную» стороны хордовых животных с таковыми других Bilateria. Проблема эта уходит своими корнями в спор Сент-Илера и Кювье — фактически центральную тему всей биологии, выливающуюся в сих пор время от времени возобновляющуюся дискуссию по этому поводу между сторонниками *статических архетипов* и *динамических эволюционирующих систем*. Следуя эволюционному подходу, Сент-Илер (St. Hilaire, 1830) отстаивал точку зрения, согласно которой *дорсальная* сторона позвоночных животных соответствует *вентральной* стороне кольчатых червей. Эту мысль развил Малахов (1977), предположив, что Chordata являются «перевернутыми» животными, т.е. их общий предок, близкий к Enteropneusta, перевернулся на спинную сторону, а исходно дорсальные края генитальных крыльев стали впоследствии вентральными метаплевральными складками у Cephalochordata.

Т.е. начиная с ланцетника и далее у всех позвоночных исходная спинная сторона стала вентральной. Долгое время этой концепции не придавали значения. Например, Нильсен (Nielsen, 1995) полагал вентральную сторону Enteropneusta и Chordata гомологичной. Между тем, относительно недавно выяснилось, что предполагаемая «перевернутость» хордовых находит и молекулярные подтверждения (см. например, Ruppert et al., 2004). Так, ряд молекулярных соединений, которые экспрессируются на дорсальной стороне у членистоногих, у хордовых экспрессируются вентрально (см. Gerhard, Kirschner, 1997; Шаталкин, 2003; Brown et al., 2008). Таким образом, на первый взгляд было получено неоспоримое свидетельство, что хордовые действительно являются перевернутыми животными. Это, возможно, было бы действительно так, если бы мы с исчерпывающей ясностью представляли себе исходную дорсо-вентральную и передне-заднюю ориентацию общих предков Ecdysozoa (к которым относятся Arthropoda) и Chordata. Вне рамок вполне определённой модели морфологических переходов между основными надтипами Bilateria не имеет смысла обсуждать и ориентацию морфологических осей организма.

Так, судя по всем имеющимся к настоящему времени морфологическим и молекулярным данным, членистоногие тесно связаны с исходным предковым онтогенетическим циклом всех Ecdysozoa, который в своих существенных чертах напоминал таковой современных Priapulida. А провести чёткое подразделение на «вентральную» и «дорсальную» сторону у приапкулитов очень сложно. Тогда как вся архитектура тела приапкулитов, особенно интроверт, демонстрирует почти радиальную симметрию, положение непарного нервного ствола, отходя-

шего от кольцевого мозга, как будто бы маркирует брюшную сторону тела и образует «билатеральную симметрию». В реальности, Priapulida и все Cephalothypcha демонстрируют смешанную, радиальную и билатеральную симметрию. Деление их тела на «околоротовую» и «околоанальную» области будет значительно лучше отражать реально существующий паттерн. Как мы в таком случае можем быть уверены, что «вентральная» сторона ракообразных, как потомков общего цикла Ecdysozoa, соответствующая «дорсальной» стороне Chordata, не соответствует «дорсальной» стороне других Bilateria? Возможно, наоборот, никакого противоречия в этом нет, и разрешается оно признанием того, что различия в регионах экспрессии данных макромолекул возникли *до того* как возникло *строгое* разделение на дорсальную и вентральную сторону. Появившиеся в самое недавнее время уточнённые данные о паттерне дорсо-вентральной экспрессии сигнального лиганда *Vmp/chordin* у позвоночных и кишечнодышащих Enteropneusta также свидетельствуют о более сложном характере возможной гипотезы инверсии (Lowe, 2008). Вопрос о том, как именно соотносятся дорсальная и вентральная сторона Cephalochordata (ланцетника), Vertebrata и остальных Bilateria требует специального исследования, которое будет представлено в отдельной публикации.

Все указанные выше проблемы в существенной своей части коренятся в исходной некорректной модели базальной эволюции Bilateria, когда взрослым сложным стадиям, обычных у всех базальных Bilateria, не придавалось практически никакого эволюционного значения. Напротив, модель, которая развита в данной работе, предполагает, что эволюция шла от радиально-симметричных седентарных или полуседентарных организмов с хорошо развитым бесполом размножением в форме клональности (почкования) к билатерально-симметричным индивидуализированным животным. Следствием этого является значительная пластичность в изменениях как дорсо-вентральной, так и передне-задней осей тела.

Т.е. исходно существовало разделение только на «околоротовую (околощупальцевую)» область и противоположную ей каудальную область стебелька и столона (или прикрепительного диска). Важнейшим следствием из этого является признание того, что дорсо-вентральная и передне-задняя оси тела сформировались уже в течение эволюции Bilateria, что это *новшество* Bilateria. Это, в целом, совпадает с современными исследованиями Нох-генов (см., например, Chiogì et al., 2009). Другим важным следствием признания этого является возможность независимого возникновения дорсо-вентральной и передне-задней осей в разных типах Bilateria. В таком случае непротиворечиво вывести *новые* морфологические оси тела, которые функционально будут одинаковыми (т.е., например, передними или дорсальными), но различными по происхождению, можно будет только от максимально близкой к радиально-симметричной форме полипообразной организации.

Так, модель образования основных форм организации Spiralia (Sipuncula, Mollusca, Annelida и др.) предполагает, что у моллюсков исходной вентральной стороной следует считать оральную сторону Pterobranchia, тогда как исходной передней стороной моллюсков является исходно каудальная (т.е. фактически «задняя») сторона птеробранхий, в направлении стебелька и столона. «Дорсальная» же сторона моллюсков, скорее, соответствует каудальной и даже каудо-

вентральной стороне Pterobranchia (см. рис. 15). «Итоговая» дорсальная сторона моноплакофор и гастропод включает таким образом элементы и дорсальной, и вентральной сторон Pterobranchia. Подобная ориентация затем была в значительной степени замаскирована вторичным переходом к полуседентарному образу жизни и фильтрационному питанию у современных Sipuncula. У кольчатых червей исходно общее строение соответствовало таковому моллюсков, но затем произошла мощная перестройка всей организации путём дифференциального роста околоанальной области. Несмотря на это, передне-задняя и дорсо-вентральная оси современных Annelida в целом соответствуют таковым Mollusca, но только если ориентировать их определённым образом (ср. рис. 15 G, H и 15 E).

Для взрослой стадии онтогенетического цикла, общего с современными Spiralia и Deuterostomia, которая была существенно сходна с современными Pterobranchia, был характерен полуседентарный образ жизни, и поэтому, строго говоря, ориентация на передне-заднюю или дорсо-вентральную сторону не была определяющей. Тем не менее, как уже отмечалось выше, Pterobranchia способны ползать на головном щите в переднем направлении. По-видимому, это стало основой для *новой* передне-задней оси, характерной для Enteropneusta и всех хордовых. У Enteropneusta способность к локомоции с использованием видоизменённого головного щита и модифицированной (и редуцированной) щупальцевой кроны получила дальнейшее развитие — их *новая* передне-задняя ось, которая чётко маркируется задним положением ануса, таким образом, соответствует таковой Pterobranchia, а не Vestimentifera. Сходство вестиментифер с Enteropneusta определяется только общей гомологией секреторного щита и генитальных крыльев (но детали этой гомологии отличны).

Общая же перестройка организации, которая привела к образованию взрослых стадий современных Vestimentifera, принципиально отличалась от таковой Enteropneusta. Морфологию вестиментифер можно объяснить только как сложный многостадийный процесс преобразования исходной организации, напоминающей таковую современных Pterobranchia, с исходно *каудальным* расположением рта и последующим дифференциальным ростом околоанальной области (см. рис. 15, стадии A – B – C – E – F). Напротив, ориентация передне-задней и дорсо-вентральной оси тела Enteropneusta хорошо соответствует таковой Pterobranchia. Отличия от Pterobranchia и сходство с Vestimentifera заключаются, таким образом, в образовании червеобразного удлинённого тела с задним положением ануса. Эта организация была достигнута кишечнодышащими независимо от вестиментифер.

При этом направление дифференциального роста околоанальной области у Enteropneusta и Vestimentifera было принципиально различным: у кишечнодышащих околоанальная область росла «спереди назад» (т.е. в направлении рта и стебелька), тогда как у вестиментифер «сзади наперёд» — в противоположном рту и стебельку направлении. Происходило это по причине существенной разницы, из какой предковой взрослой стадии начались подобные трансформации: от стадии, близкой к реконструированной на рис. 15 B (Enteropneusta) или от стадии, реконструированной на рис. 15 C (Vestimentifera). Передне-задняя ось тела, таким образом, — это новшество как Enteropneusta, так и Vestimentifera, и

они не совпадают. Фактически передняя сторона тела Enteropneusta соответствует разросшейся анальной стороне тела Vestimentifera (и всех Annelida), тогда как разросшаяся в противоположном направлении анальная сторона Enteropneusta, фактически соответствует передней стороне Vestimentifera. При этом и рот и анус остаются гомологичными в обеих группах, меняется только их относительное положение — новые отношения передне-задних осей тела возникают только за счёт крупных перестроек исходной полуседентарной формы с U-образным кишечником, близкой к Pterobranchia. Поскольку базальные Annelida (т.е. Vestimentifera) вновь вернулись к полу-седентарному образу жизни, глобальная перестройка их морфологии на функциональном уровне осталась слабовыраженной — рот остался ассоциированным со щупальцевой кроной, что внешне напоминает морфологию Pterobranchia.

Подобные несомненно морфогенетически и энергетически весьма затратные глобальные перестройки морфологии остаются практически необъяснимыми в случае, если в качестве предка всех Bilateria избрать простой турбелляриеобразный ползающий организм. В этом случае его передне-задняя и дорсо-вентральная ось должна была бы быть определена уже в его исходном онтогенетическом цикле и продемонстрировать чёткую гомологию у всех Bilateria. Чему противоречит весь корпус фактов о неоднозначности прямых соответствий между дорсо-вентральной и передне-задней осями у различных типов Bilateria. Напротив, перестройка исходно полуседентарного организма привела к очень сложным морфогенетическим изменениям. У полуседентарных предков основной секреторный и локомоторный орган был исходно «зажат» внутри щупальцевой кроны, между ртом и анусом. Перестройка организации шла в сторону индивидуации и активного передвижения, сопровождавшаяся «поиском» тех или иных морфологических способов осуществления этих функций. Главные задачи перестройки — поиск соответствующего положения рта и ануса. Рот был первоначально приспособлен для фильтрационного питания, а затем приспособился к новому образу жизни, включающего в том числе и активное хищничество. Именно эти изменения обеспечили возможность преобразования полукольчатой организации исходных Bilateria в сложные, индивидуализированные, активно передвигающиеся формы.

Глава 7. СИСТЕМА НАДТИПОВЫХ ТАКСОНОВ, УЧИТЫВАЮЩАЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

Надтип *Lophophorata* Huxley, 1959

Исходный предковый онтогенетический цикл *Lophophorata*:

Взрослый седентарный полуколониальный/колониальный организм с развитым бесполом размножением в форме клональности (способности к образованию почек) и пелагическая ресничная личинка. Секретция трубки или скелета осуществляется всей наружной поверхностью тела. Специализированный дифференцированный секреторный щит отсутствует. Отчётливой дифференциации на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела нет. Щупальцевая крона (лофофор) имеется. Кишечник U-образный. Ротовое и анальное отверстие ассоциированы с щупальцевой кроной. Целом обширный, двураздельный (туловищный и щупальцевый), заходящий в стебелёк (хвостовой отдел тела), возможно имелось неотчётливое подразделение на третий (предротовой) отдел целома — эпистом. Дробление не установившееся, с элементами радиального и спирального.

Производные циклы *Lophophorata*:

Исходный предковый онтогенетический цикл *Phoronida*:

Индивидуализированная червеобразная взрослая бентосная стадия с затухающим бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний, и пелагическая ресничная личинка. Секретция трубки или скелета осуществляется всей наружной поверхностью тела.

Тип *Phoronida*.

Исходный предковый онтогенетический цикл *Brachiopoda*:

Индивидуализированная взрослая бентосная стадия с двустворчатой раковиной, закрывающей дорсальную и вентральную стороны, и удлинённым хвостовым отделом тела — стебельком; полностью подавленным бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний, и пелагическая ресничная личинка. Секретция скелета (двустворчатой раковины) осуществляется двумя дифференцированными листками наружного эпидермиса — мантией.

Тип *Brachiopoda*.

Исходный предковый онтогенетический цикл *Bryozoa*:

Колониальная седентарная (прикреплённая в подавляющем числе случаев) бентосная стадия с развитым бесполом размножением в форме клональности (спо-

способности к образованию почек) и специализированная пелагическая личинка. Секретция трубки или скелета осуществляется всей наружной поверхностью тела.

Тип Bryozoa.

Надтип Ecdysozoa Aguinaldo et al., 1997

Исходный предковый онтогенетический цикл Ecdysozoa:

Полуколониальная взрослая червеобразная бентосная стадия с затухающим бесполом размножением (её организация включала остатки столона колонии, сохраняющемся в виде хвостового отдела с почками) и пелагическая личинка, покрытая кутикулой и лишённая ресничных образований. Отчётливой дифференциации на дорсо-вентральную ось тела нет, передне-задняя ось выражена отчётливо. Кишечник прямой, рот располагается на переднем конце тела, анус — на заднем. Тело заключено в специализированную кутикулу, способную к периодическому отслаиванию (линькам). Щупальцевая крона отсутствует. Передняя часть тела формирует особый вворачивающийся орган — интроверт. Целом обширный, возможно подразделённый на туловищный и головной отделы, заходящий в хвостовой отдел тела. Дробление радиальное.

Производные циклы Ecdysozoa:

Исходный предковый онтогенетический цикл Cephalorhyncha:

Индивидуализированная взрослая червеобразная бентосная стадия с полностью подавленным бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний (остатки столона колонии сохраняются в виде хвостового отдела с почками-везикулами), и пелагическая личинка, заключенная в лорику и лишённая ресничных образований. Отчётливой дифференциации на дорсо-вентральную ось тела нет, передне-задняя ось выражена отчётливо. Кишечник прямой, рот располагается на переднем конце тела, анус — на заднем. Интроверт с продольными рядами специфических кутикулярных образований — скалид, образующих концентрические ряды. Сходные образования (папиллы) располагаются редкими продольными рядами преимущественно в передней части туловища. Целомическая выстилка обширной полости тела редуцирована. Дробление радиальное.

Тип Cephalorhyncha (классы Priapulida, Nematomorpha, Kinorhyncha, Loricifera).

Исходный предковый онтогенетический цикл Nematoda:

Индивидуализированная взрослая червеобразная бентосная стадия с полностью подавленным бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний, и столона и без пелагической личинки. Отчётливой дифференциации на дорсо-вентральную ось тела нет, передне-задняя ось выражена отчётливо. Кишечник прямой, рот располагается на переднем конце тела, анус — на заднем. Интроверт полностью редуцирован (последние его рудименты у рода *Kinonchulus*). Туловище несёт различные кутикулярные придатки. Целомическая выстилка полости тела редуцирована. Дробление билатеральное детерминированное.

Тип Nematoda.

Исходный предковый онтогенетический цикл Arthropoda:

Индивидуализированная взрослая бентосно-пелагическая стадия с полностью подавленным бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний и пелагическая личинка, заключённая в кутикулу и лишённая ресничных образований. Имеется отчётливая дифференциация на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела. Тело отчётливо подразделено в передне-заднем направлении на сегменты, несущие различные придатки и конечности. Сторона тела, несущая конечности, обозначается как вентральная. Кишечник прямой, рот располагается на переднем конце тела, анус — на заднем. Интродукт полностью отсутствует. Целом значительно редуцирован. Дробление переходное от полного до поверхностного.

Тип Arthropoda.

Надтип Carmaphora, supraphylum nov.

Этимология: От *carma* (санскрит.) = щит, кожа и *phoros* (греч.) = нести. Название подчеркивает основную черту исходного онтогенетического цикла (уникальной апоморфии в терминах кладистической систематики) данного надтипа — наличие развитого эпидермального секреторного щита, ответственного за образование экзоскелета.

Диагноз. Секретия трубки или скелета осуществляется прежде всего специализированным дифференцированным секреторным щитом: сохраняющимся у ряда групп в почти неизменном виде (щит *Pterobranchia*, вестиментальные крылья *Vestimentifera*, торакальная мембрана полихет *Serpulidae*, модифицирующимся у других (нога и мантия *Mollusca*, по крайней мере передняя часть генитальных крыльев у *Enteropneusta*) и редуцировавшимся (частично или полностью) у большинства других групп. Дифференциация исходного секреторного щита на воронку (ногу) и мантию привела к появлению более сложной твёрдой защитной оболочки — раковины типа *Mollusca*. Щупальцевая крона исходно присутствует, с небольшими модификациями имеется у ряда *Annelida*, в дифференцированном виде (жабры, щупальца) у *Mollusca* и *Sipuncula*. Целом — исходно обширный, двураздельный, заходящий в стебелёк (хвостовой отдел тела) и в щупальцевую крону, у *Pterobranchia* становится трёхраздельным, у *Mollusca* существенно редуцируется. Дробление исходно не установившееся, с элементами радиального и спирального, в различных группах приобретает чёткую детерменированность (спиральное или радиальное).

Включённые типы: *Pterobranchia*, *Enteropneusta*, *Echinodermata*, *Xenoturbellida*, *Chordata*, *Mollusca*, *Sipuncula*, *Kamptozoa* (=Entoprocta), *Annelida* (включая *Vestimentifera* и *Pogonophora*), *Echiura*.

Исходный предковый онтогенетический цикл Carmaphora:

Взрослый седентарный полуклональный/клональный организм с развитым бесполом размножением в форме клональности (способности к образованию почек) и пелагическая ресничная личинка. Секретия трубки или скелета осуществляется прежде всего специализированным дифференцированным секреторным головным щитом при участии других отделов тела. Отчётливой диф-

ференциации на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела нет. Ротовое отверстие смещено разросшимся головным щитом в сторону хвостового отдела (стебелька). Кишечник U-образный. Анус располагается у щупальцевой кроны, на противоположной рту стороне (“дорсальной”). За вентральную сторону принимается, таким образом, оральная сторона. Щупальцевая крона имеется. Целом обширный, двураздельный (туловищный и щупальцевый), заходящий в стебелёк (хвостовой отдел тела), возможно, имелось неотчётливое подразделение на третий отдел — целом головного секреторного щита. Дробление не установившееся, с элементами радиального и спирального.

Производные циклы *Carmaphora*:

Исходный предковый онтогенетический цикл *Pterobranchia*:

Взрослый седентарный полуколониальный/колониальный организм с развитым бесполом размножением в форме клональности (способности к образованию почек) и пелагическая ресничная личинка. Секретция трубки или скелета осуществляется специализированным дифференцированным секреторным головным щитом при участии других отделов тела. Отчётливой дифференциации на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела нет. Ротовое отверстие смещено разросшимся головным щитом в сторону хвостового отдела (стебелька). Кишечник U-образный. Анус располагается у щупальцевой кроны, на противоположной рту стороне (“дорсальной”). За вентральную сторону принимается, таким образом, оральная сторона. Щупальцевая крона имеется. Пара жаберных щелей или они отсутствуют. Целом обширный, отчётливо трёхраздельный (туловищный, метацель; щупальцевый, мезоцель; целом головного щита, протоцель), заходящий в стебелёк (хвостовой отдел тела). Аксиальный комплекс органов имеется. Дробление радиальное.

Тип *Pterobranchia*.

Исходный предковый онтогенетический цикл *Enteropneusta*:

Индивидуализированная червеобразная взрослая бентосная стадия с затухающим бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний, и пелагическая ресничная личинка. Трубки и скелет не секреторируются, слизистые чехлы секреторируются всей наружной поверхностью тела. Имеется отчётливая дифференциация на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела. Полость между генитальными крыльями маркирует дорсальную сторону тела, ротовое отверстие, располагающееся между воротником и хоботком — вентральную сторону тела. Кишечник прямой. Анус располагается на заднем конце тела. Щупальцевая крона полностью редуцирована. Имеются развитые жаберные щели. Целом обширный, отчётливо трёхраздельный (туловищный, метацель; воротниковый, мезоцель; целом хоботка, протоцель). Аксиальный комплекс органов имеется. Дробление радиальное.

Тип *Enteropneusta*.

Исходный предковый онтогенетический цикл *Echinodermata*:

Индивидуализированная радиально-симметричная взрослая бентосная стадия с затухающим бесполом размножением (в форме клональности и сохране-

ния значительной способности к регенерации), не образующая колоний, но ведущая седентарный или полуседентарный образ жизни, и пелагическая ресничная личинка. Стебелёк-столон имеется (без образования почек). Секреторный головной щит полностью редуцирован. Наружный скелет (трубки) не секретирется, вместо этого появился специализированный “внутренне-наружный” скелет — стереом. Чёткое подразделение на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела отсутствует. Щупальцевая крона превращена в руки. Жаберные щели отсутствуют. Кишечник исходно U-образный. Три исходных целомических отдела модифицируются в сложную амбулакральную систему. Аксиальный комплекс органов имеется. Дробление радиальное.

Тип Echinodermata.

Исходный предковый онтогенетический цикл Sipuncula:

Индивидуализированная червеобразная взрослая бентосная стадия с затухающим бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний, и пелагическая ресничная личинка. Трубки и скелет не секретирются. Чёткое подразделение на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела отсутствует. Головной секреторный щит остаётся только в виде нижней губы личинок. Имеется кутикулярное вооружение (лишенное хитина), связанное с окологротовой частью тела. Кишечник U-образный. Анус располагается поблизости от щупальцевой кроны. Щупальцевая крона хорошо выражена. Целом двухраздельный: имеется обширный туловищный отдел и щупальцевый отдел. Аксиальный комплекс органов отсутствует. Дробление спиральное.

Тип Sipuncula.

Исходный предковый онтогенетический цикл Kamptozoa (=Entoprocta):

Взрослый седентарный полуколониальный/колониальный организм с развитым бесполом размножением в форме клональности (способности к образованию почек), и пелагическая ресничная личинка. Тонкая кутикула секретирется всей поверхностью тела. Чёткое подразделение на дорсо-вентральную и передне-заднюю оси тела отсутствует. Головной секреторный щит остаётся только в виде нижней губы личинок. Кишечник U-образный. Анус располагается поблизости от щупальцевой кроны. Щупальцевая крона хорошо выражена. Целомическая выстилка обширной полости тела редуцирована. Аксиальный комплекс органов отсутствует. Дробление спиральное.

Тип Kamptozoa (=Entoprocta).

Исходный предковый онтогенетический цикл Mollusca:

Взрослый бенто-пелагический организм с остатками полуколониальной организации (сохраняющейся в структуре раковины и наличии сифона-стебелька), подавленным бесполом размножением и пелагическая ресничная личинка. Секретия скелета — раковины — осуществляется специализированной (“задней”) частью головного секреторного щита, мантией. Околоротовая складка головного щита дифференцировалась на воронку, а затем ногу (ползательную подошву). Тело отчётливо дифференцировано на дорсо-вентральную (положение ротового отверстия, воронки или ноги принимается за брюшную сторону тела) и пере-

дне-заднюю оси тела (положение ротового отверстия принимается за переднюю часть тела). Околоротовое кутикулярное вооружение приобретает хитин, погружается в ротовую полость и, таким образом, дифференцируется радула. Щупальцевая крона дифференцирована на околоротовые щупальца и околоанальные жабры. Кишечник исходно U-образный. Ротовое и анальное отверстия исходно ассоциированы с щупальцевым и жаберным аппаратами. Целом, значительно редуцирован, дифференцирован на полость гонад, целомодуков, перикардия, возможно в сильно видоизменённом виде, представлен в полости полых вворачивающихся щупалец *Nautiloidea*. Дробление спиральное.

Тип *Mollusca*.

Исходный предковый онтогенетический цикл *Annelida*:

Индивидуализированная червеобразная взрослая бентосная стадия с хорошо выраженным бесполом размножением (в форме клональности), не образующая колоний или с остатками полуклональности, и пелагическая ресничная личинка. Экзоскелет в форме трубки секретируется дифференцированным головным щитом и околоанальной областью тела. Тело дифференцировано на дорсо-вентральную (положение вестиментума (=головного щита) принимается за брюшную сторону тела) и передне-заднюю оси тела (положение ротового отверстия принимается за переднюю часть тела). Головной секреторный щит сохраняется в форме вестиментальных крыльев (торакальной мембраны). Сегментация и поля щетинок ограничены только короткой околоанальной областью — опистосомой. Кишечник прямой. Анус располагается на противоположной щупальцевой кроне стороне значительно удлинённого тела, которая принимается за заднюю. Щупальцевая крона хорошо выражена. Целом двухраздельный: имеется обширный туловищный отдел и щупальцевый отдел. Кроме того, самый задний отдел тела и целом — опистосома подразделён на несколько вторичных перегородок. Аксиальный комплекс органов отсутствует. Дробление спиральное.

Тип *Annelida*.

Положение ряда типов *Bilateria* в рамках представленной здесь модели пока не определено. С большой вероятностью значительная часть типов, содержащих организмы с упрощённой морфологией взрослой стадии, но сохраняющих в онтогенезе те или иные следы спирального дробления, прежде всего типы *Platyhelminthes* и *Nemertea*, также являются редуцированными вариантами более сложных предковых онтогенетических циклов, прежде всего надтипа *Camarophora*. В то же время, для обоснования наиболее реалистичного механизма их появления необходимо отдельное исследование.

Глава 8. ОНТОГЕНЕЗ vs. БИОСФЕРА

Экоцентризм vs. организмоцентризм

Множество различных циклов, из которых состоят как организмы, так и среда, в которой они обитают, образуют причудливую, сложную картину окружающей нас реальности. Вследствие этого определение причин и следствий, ключевых и подчиненных структур и процессов, первичность и вторичность биологических циклов является одной из самых сложных задач не только биологии, но и науки в целом. Об этом свидетельствуют все те, на первый взгляд, бесконечные проблемы, которые приобретали в некоторые исторические периоды характер непримиримого противостояния, сопровождающие как теорию эволюции в целом, так и все её «частные» аспекты: устойчивость vs. динамизм, наследственность vs. эпигенез, градуализм vs. пунктуализм и мн. др. Сама возможность рассмотрения целостной, динамичной теории эволюции в рамках подобных жёстких дилемм может быть вполне естественно поставлена под сомнение, что многократно было продемонстрировано на протяжении данной работы. Тем не менее одна из таких вполне классических противоположностей, имеющая ключевое значение для понимания эволюции, осталась практически за пределами данной книги. Обозначить её можно как пару экоцентризм vs. организмоцентризм. Первый подход получил в XX веке очень широкое распространение, особенно в российской биологической науке, уходя корнями в ставшие классическими представления Вернадского о Биосфере, Старынкевича и Беклемишева о Геомериде. В русле подобных идей Беклемишев (1994 [1928]), например, вполне отчётливо сопоставлял организацию соединительной ткани в организме со всеми компонентами мысленного среза участка моря (т.е. данной взятой экосистемы).

С развитием синтетической теории эволюции (The New Systematics, 1940; Mayr, 1963 и мн. др.) и возникновении концепций структурных уровней организации материи (например, Кремянский, 1969), подобный подход получил вполне законченное выражение в представлениях о том, что популяция является более высоким и важным уровнем по сравнению с особью, а биоценотический, экосистемный уровень организации биологической материи является более высоким, определяющим по отношению к «низшим» популяционным и организменным уровням. Развивается экосистемная теория эволюции, в которой собственно онтогенетическим циклам организмов отводится глубоко подчинённое значение и их эволюция связывается с глобальными перестройками экосистем, которые имели место в те или иные геологические эпохи Земли. Особенно ясно эти представления выразил Назаров: «В свете теории систем биологические виды перестают быть самостоятельно эволюционирующей единицей, и этот статус переходит к экосистеме (биоценозу)» (Назаров, 2005, с.

437–438). Следует, правда, отметить, что один из основных создателей экосистемной теории, В.А. Красилов, подходил к анализу экосистемных перестроек более сбалансированно и учитывал, например, пedomорфные перестройки онтогенеза (см. Красилов, 1977). Заметное место гетерохрониям было уделено и в более ранней работе Назарова (1991). В «высшей» целостности организма как «главного достижения» биологической эволюции отказывали не только сторонники экосистемных теорий эволюции, но и филогенетически-ориентированные теоретики (см. например, Павлинов, 1996, 2007). Согласно подобной точке зрения, надорганизменные системы значительно существеннее организма (а значит, и всего его онтогенетического цикла) и образуют сложную многоуровневую структуру, а «...основным элементом разнообразия является не организм и [даже] не вид сам по себе, а определённая группа организмов — такая, чьё возникновение связано с процессом структуризации биоты» (Павлинов, 2007).

Таким образом, совершенно справедливые представления о сложной структурированности биоты соседствуют в эоцентризме с утверждениями о глубоко подчинённой роли организма и его онтогенетического цикла. Напротив, в той или иной степени противоположный взгляд, утверждавший в той или иной форме значительно меньшую целостность, например биоценотического, экосистемного уровня по сравнению с организменным, появлялся в целом реже (см. например Веденов и др., 1972; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Но, 1989; Хлебович, 2002; Любарский, 2007; и др.). Элементы обсуждения обеих альтернатив см. Жерихин (2003б), Жерихин, Раутиан (2003). Подобное вполне определённое предпочтение надорганизменных экосистемных циклов над онтогенетическим циклом стало, таким образом, одной из характерной черт развития биологической теории (включая эволюционную) второй половины прошлого столетия.

Несомненно, что единицы, которая бы измеряла целостность того или иного организма, до сих пор не существует, поэтому сравнение степени целостности организации индивидуума (и его онтогенетического цикла) с таковой биоценоза или биосферы на первый взгляд затруднено. Несмотря на это, целый ряд выводов можно сделать и не пребегая к строгим формальным оценкам. В любом организме можно выделить центр, ядро его организации, которая интегрирует все остальные части. К таким интеграторам в подавляющем большинстве типов Bilateria можно отнести нервную и кровеносную системы. Кроме того, в процессе образования сложного дифференцированного многоклеточного организма из зиготы, все вновь образованные его элементы приобретают способность к распознаванию «свой–чужой». В этом отношении целостность и интегрированность многоклеточного организма заметно возрастает от полукониальных, седентарных, размножающихся бесполом путём губок и кишечнополостных к индивидуализированным, активно передвигающимся аннелидам, членистоногим и позвоночным. Подобная интегрированность организма отнюдь не отменяет известную степень мозаичности развития его частей, способность их восстановления при утрате и даже замены их на искусственные. Без подобного свойства даже высших билатерий быть до некоторой степени «не целостными» вся медицина была бы невозможна.

В тоже время, любой из уровней, традиционно называемых надорганизменным, по уровню целостности стоит *существенно ниже* даже низших многокле-

точных животных. Ни отдельная экосистема, ни биосфера в целом не обладают ни одним из выраженных интегрирующих центров, а степень возможности комбинирования их составных «элементов», мозаичность, неизмеримо превышает возможности любого организма. В огромном по количеству опубликованных исследований экологическом разделе биологии можно найти тысячи примеров того, как «представители» на первый взгляд генетически совершенно чуждой экосистемы успешно приживались и функционировали в рамках принципиально нового для них биоценоза. Так произошло со вселением азиатского тихоокеанского брюхоногого моллюска *Rapana venosa*, обитавшего исходно в полносолёной, тепловодной на протяжении всех сезонов среде, в европейское Чёрное море, характеризующееся резкой сезонностью (с ярко выраженным холодным периодом) и низкой солёностью воды. С развитием транспорта проблема видов-вселенцев из совершенно чужеродных экосистем, целенаправленно или случайно перемещаемых человеком, приобрела небывалые ранее масштабы и привела даже к формированию специальных государственных карантинных служб. Комбинативность «элементов» экосистем не менее отчётливо выражена и в природных процессах, в которых человек не принимает участие.

Особенно ясно это свойство проявляется на границах крупных биогеографических областей, существование которых обусловлено в первую очередь распространением преобладающих температурных характеристик. Таких, например, как арктическая, умеренная, или субтропическая области. Например, в умеренные части Японского моря неоднократно отмечались заходы тропических организмов, таких как рыба-луна или морские змеи, способных существовать там по меньшей мере в течение теплого сезона. При наступлении климатических флюктуаций, приводящих к некоторому избыточному потеплению ранее более холодноводных пограничных областей, подобное факультативное функционирование тепловодных организмов становится постоянным. Как например, произошло в субарктическом Баренцовом море, в котором популяции крупных бореальных голожаберных моллюсков-дорид *Archidoris pseudoargus* после увеличения средней поверхностной температуры на 4 градуса (с 8 до 12 °C) стали круглогодичными (см. Martynov et al., 2006). Подобная относительно лёгкая комбинативность видов, включенных в те или иные экосистемы (не всегда зависящая даже от ключевого фактора морских экосистем — температуры воды, а в случае с рапаной — от степени заполненности экосистемы хищниками), резко отличается от принципов построения организма, в котором *любой* чужеродный элемент, пытающийся встроиться в его функциональный цикл, получает *немедленный* иммунный ответ. Это безусловно не отменяет возможность симбиогенеза, как, например, в случае с бактериальными клетками, ставшими митохондриями эукариот, но вряд ли это можно назвать обычным и повседневым эволюционным событием. Также трудно назвать широко распространенные явления паразитизма элементами формирования новых онтогенетических циклов на стыке очень разных по происхождению групп. Скорее, организм хозяина несёт вынужденную паразитарную нагрузку, отсутствие которой будет воспринято как преимущество, а не недостаток.

Онтогенетические циклы как «доноры» организованности биосферы

Таким образом, структурная целостность *за пределами* организма и его онтогенеза резко падает. Онтогенетический цикл является, поэтому, основным *донором* экосистемного уровня и определяет дальнейшее развитие различных его циклов, пищевых сетей и т.п. Биосфера в целом обладает значительной комбинативностью, не целостностью, в ней несомненно отсутствует какого бы то ни было интегрирующий центр организменного типа. Приближением к целостности организменного типа обладают лишь созданные человеком государства, в которых можно обнаружить и интегрирующий центр, и систему распознавания «свой–чужой», и многие другие признаки организма. Социальный цикл государства, хотя и обладает множеством новых *культурных* и *технологических* признаков, имеет в своей основе онтогенетический цикл человека, который, таким образом, является *донором* социума. Вне онтогенеза *Homo sapiens* социальный цикл государства лишён какого бы то ни было смысла, и недооценка этого факта в пользу надорганизменных «высших» уровней организации уже привела к распаду множества государств прошлого. Впрочем, абсолютно резкую границу между организмом и экосистемой можно провести не всегда. Степень интегрированности составных элементов экосистемы может варьировать в широких пределах, от «рыхлых» группировок до сложных сообществ, где все включенные в сообщество виды тонко «подогнаны» к друг другу (см. например, Жерихин, 2003б).

Широко распространённым «промежуточным» явлением между организмом и экосистемой является симбиоз, степень проявления которого может варьировать от кратковременных случайных ассоциаций до облигатных отношений почти внутриорганизменного типа. Предтечу государственного устройства сообществ *Homo sapiens* можно, в свою очередь, обнаружить в иерархическом устройстве стад ряда млекопитающих, включая приматов. В этом отношении необходимо выделять своего рода ключевые циклы, циклы-доноры, которые формируют каждый новый крупный уровень организации материи, т.е. на них затем «нанизываются» множество последующих вторичных циклов. Таких основных циклов-доноров возникло на протяжении биологической истории Земли не так уж много — обособленная способная к репликации клетка (включившая целый ряд предшествующих циклов макромолекул и давшая огромное вторичное разнообразие «простейших» организмов), онтогенез многоклеточных животных (включивший циклы макромолекул и клетки протистов, и давший колоссальное вторичное разнообразие Metazoa), онтогенез человека (включивший циклы макромолекул, клетки протистов и многоклеточных животных и давший начало совершенно новым культурным и технологическим циклам). Каждый «большой цикл» в конечном счёте порождает, таким образом, целостность *нового типа* — новый организм, становящийся донором для последующего цикла, а включенные в него элементы предшествующего приобретают новый *язык межэлементных взаимодействий*.

Сходные процессы, которые протекали в добиологических системах, но которые привели к появлению целостного, отграниченного от среды цикла пер-

вых живых организмов, Любарский (2007) обозначил как *индивидуацию*. Несомненно, что помимо этих основных, можно выделить и целый ряд промежуточных циклов-доноров, включая те промежуточные онтогенезы *Bilateria*, о которых говорилось в данной работе выше. Во всех этих случаях, образующаяся лишь как один из вариантов предшествующих циклов новая *целостная* структура становится затем основой, донором целого веера производных циклов, обладающих *меньшей целостностью*, чем лежащий в её основе тот или иной онтогенетический цикл. Так основной цикл большинства онтогенезов (как одноклеточных, так и многоклеточных) создаёт менее целостный экосистемный и биосферный цикл, так и отдельный уникальный онтогенез *Homo sapiens* (до сих пор являющийся лишь одним из вариантов онтогенеза млекопитающих) стал донором и основой всего бесконечного богатства культурной и технической сферы человечества.

Новая модель эволюции *Bilateria* и возможный механизм «Кембрийского взрыва»

Несмотря на то, что онтогенезы, в конечном счёте, определяют структуры и устойчивые циклы той или иной экосистемы, по своей природе они являются весьма хрупкими, нестабильными и способными существовать в очень ограниченных физических условиях температуры, солёности и т.п. Всё это делает возможным резкое изменение экосистем при выходе физических параметров за рамки «приемлемых», т.е. экосистемную регуляцию «сверху». Это во многом является причиной неравномерного паттерна распределения организмов в палеонтологической летописи. Неравномерность темпов исторических преобразований онтогенезов является одним из фундаментальным свойств эволюции. Длительные периоды эволюционного стазиса и резкие быстрые смены ископаемых фаун и флор, стали причиной появления как классической теории катастроф, «переворотов на поверхности Земного шара» Кювье (Cuvier, 1812b), так и многочисленных её современных вариантов, иногда не скрывающих своё идейное родство со своим основателем, иногда декларирующей более сложную связь с ней (например, Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1992, 2002; Назаров, 2005).

Между тем, наиболее выдающийся паттерн неравномерности эволюции, кембрийский «взрыв», был и остаётся одной из существенно необъяснённых проблем эволюции, как для Дарвина в год опубликования «Происхождения», так и спустя 150 лет, в год юбилея основного эволюционного текста (например, Marshall, 2006; Chen, 2009 и мн. др.). И в том, и другом случае, указывается малобъяснимое «внезапное» появление многих современных типов животных в нижнем кембрии. Этот необычайный онтогенетический консерватизм неоднократно упоминался и в данной работе. От Арктики до Антарктиды, от литорали до ультрабиссали мы найдём самые различные комбинации и соотношения всё того же небольшого набора типов многоклеточных животных, экосистемная организация которых может быть самой разнообразной, но их морфологическая и онтогенетическая структура будет обладать существенным сходством с их ранне кембрийскими предшественниками.

Эти и подобные факты постепенно привели к пониманию того, что сам способ эволюции, её факторы *менялись* на протяжении биологической истории, т.е. формированию особой области эволюционных исследований, которую можно обозначить как «эволюцию эволюции» (см., например, Shull, 1936; Парамонов, 1945; Шмальгаузен, 1961, 1974; Завадский, Колчинский, 1977). И хотя цели и задачи в исследовании «эволюции эволюции» были так или иначе декларированы, сама эта область остаётся вполне маргинальной в современной науке и биологический униформизм является одной из наиболее распространенных доктрин. Выше было показано, что сложное полотно современной биологии наилучшим образом может быть представлено как сложная мозаика разнообразных циклов, одни из которых являются определяющими, базовыми для того или иного «уровня организации», тогда как другие лишь подчинёнными и менее существенными. Свойства, присущие тому или иному базовому онтогенетическому циклу, сохраняя в целом основные свойства живого, не оставались постоянными в течение исторического развития, и так или иначе менялись. Как было подробно рассмотрено в данной работе, одним из ключевых свойств, во многом определившим всю эволюцию и диверсификацию основных типов многоклеточных животных, приведшего в конечном счёте к появлению человека, является наличие и относительная роль в цикле индивидуально-развития бесполого размножения (клонального размножения, почкования).

Весь спектр потенциально возможных соотношений бесполого размножения относительно целого онтогенетического цикла варьирует от доминирования почкования у взрослого организма до его полного подавления на всех стадиях. Картина подобного соотношения весьма определённа — все «низшие» группы так или иначе обладают бесполом размножением, тогда как у наиболее сложных, мобильных — моллюсков, членистоногих и позвоночных — клональность полностью подавлена. Несомненно, что свойства онтогенетического цикла в этом отношении весьма существенно изменились, а значит так или иначе изменились и свойства самой эволюции. Как изменение свойств онтогенеза в течении эволюции многоклеточных животных можно сопоставить с тем до сих пор ставящим в тупик паттерном «внезапного» появления основных типов Metazoa, известного из палеонтологической летописи? Признание того ключевого факта, который фактически выпал из поля зрения современных исследований, что бесполое размножение было *обычным феноменом* среди раннекембрийских организмов, имеет целый ряд важных следствий. Среди них следует выделить возможность очень быстрого формирования практически любого числа идентичных копий той или иной удачной в смысле устойчивости и того или иного соответствия окружающим условиям организменной конструкции, появившейся в результате рекомбинации при половом процессе.

Иначе говоря, та самая проблема, которая до сих пор является очень существенной в теории эволюции, а именно проблема распространения в популяции конструктивно и адаптивно удачных новшеств, для организмов, обладающих подобным смешанным агамно-гаметическим онтогенезом, практически не существует. Единичное удачное изменение немедленно будет воспроизведено множеством почти идентичных копий, сформировав, таким образом, популяцию, каждый из членов которых уже будет обладать этим новым свойством.

Дальнейшая судьба этой популяции будет, разумеется, не однозначной, в том числе при взаимодействии с близкородственными, но лишенного нового признака популяциями при половом процессе (т.е. в классической области СТЭ). Но каждое новшество будет представлено уже не единичной особью, а целой их группой, что неизмеримо повысит шансы на успех вновь возникающих онтогенетических циклов в эволюционной перспективе.

Не исключено поэтому, что та парадоксальная картина, которой мы обязаны палеонтологии, известная под названием «кембрийский взрыв», которую креационисты с видимым удовольствием интерпретируют подчас как прямое свидетельство творения, может быть объяснена при помощи указанного выше механизма. В раннем кембрии существовало множество различных вариантов организации Metazoa, где соотношение бесполого размножения в онтогенетическом цикле могло варьировать в самых широких пределах (как это имеет место, например, у современных кишечнополостных). Колониальность, полуколониальность вплоть до почти полного отсутствия бесполого размножения могли являться лишь вариациями в пределах одного полиморфного вида, группы близкородственных родов или семейств. Размах изменчивости «плана строения» в то время был, таким образом, неизмеримо выше и каждый конструктивно и экологически удачный или неудачный вариант мог быть немедленно растрасирован клональным путём. Та «неизменная» типовая организация, границы между которыми в современных фаунах являются незыблемыми, в нижнем кембрии скорее всего не существовала, и разница между сипункулидами, аннелидами и моллюсками укладывалась в размах изменчивости близкородственных таксонов. При этом эта необычайно высокая скорость эволюции в кембрии не является уникальной сама по себе, но является уникальной именно в отношении образования «типобразующих» признаков. Эта взрывная тахителія имеет смысл только будучи взятой в относительных терминах, поскольку онтогенезы потратили на «кембрийский взрыв» «типобразования» порядка 10–50 миллионов лет. Этот уникальный начальный период формирования основной организации многоклеточных животных предлагается здесь объяснять легкой возможностью формировать почти неограниченное число копий любых возникающих модификаций.

Вполне естественным может выглядеть возражение предложенному механизму базальной радиации Metazoa, указывающее на факт практически неизменного существования в современных фаунах целого ряда групп, прежде всего собственно Pterobranchia, обладающих развитым бесполом размножением, но практически не изменившихся с кембрийского периода. Решением этого очевидного парадокса может быть признание уже упомянутой выше экосистемной регуляции эволюции. Пока большинство пространств и субстратов в океане оставались незанятыми крупными многоклеточными организмами, сохранялась возможным для практически неограниченного онтогенетического роста, включающей гаметическую рекомбинацию и клональное воспроизведение. Напротив, после почти миллиарда лет эволюции практически любая современная экосистема наполнена множеством «притёртых» друг к другу циклов, оставляя минимальную возможность для их возможности быстрых крупных эволюционных перестроек (см. также Красилов, 1977; Valentine, 1995). Что хорошо под-

тверждается реликтовым характером большинства подобных предковых или переходных групп, как Pterobranchia, Priapulida, Sipuncula, Kamptozoa, видовое разнообразие которых сведено к минимуму, экологическая экспансия лимитирована специфическими субстратами вроде инфузного существования в толще грунта (приапулиды) или микробрастания других организмов (камптозоа), а географическое распространение в основном ограничено такими экстремальными районами как шельф Антарктиды (крыложаберные). «Сбросить» столь сложный механизм современных экосистем можно отнюдь не тонкими регулятивными механизмами, а резкими изменениями самых простых физических параметров, таких как температура и солёность.

Цена, которую заплатили Bilateria за возможность формирования сложных активно передвигающихся индивидуализированных особей путём полного или частичного подавления бесполого размножения, эволюционно оказалась очень высокой. Именно поэтому, начиная с кембрия, не возникло ни одного принципиально нового «плана строения», который систематически может быть сопоставлен с типом. Темпы эволюции могли быть потом достаточно высоки и в рамках исключительно гаметического способа воспроизведения, как, например, у миоценовых хоботных млекопитающих. Но быстрая эволюция лишь незначительно (относительно всей предшествующей истории) изменяла ту консервативную онтогенетическую картину, благодаря которой силурийских рыбообразных остракодерм мы относим к одной группе с современными хоботными — подтипу позвоночных (Vertebrata). Принципиально сходную картину быстрой ранней дифференциации, заполнения всего доступного пространства и последующей эволюции (пусть даже и очень стремительной) в рамках достаточно строго очерченных конструкций и структур отчётливо можно наблюдать в культурной и технической эволюции цикла человечества. Именно поэтому вариативность конструкций автомобилей в XIX веке была, в целом, значительно шире, чем сейчас, а носители различных языков, относящихся к одной и той же языковой семье, пусть с трудом, но могут понять друг друга.

Послесловие

Общие замечания

Хотелось бы в заключение подчеркнуть, что предложенный в настоящей работе механизм онтогенетического и морфологического перехода основных типов Bilateria, не является умозрительной моделью трансформации «планов строения», столь характерного для первоначального этапа освоения систематической эволюционной идеи во второй половине XIX – первой половине XX веков. Напротив, предложенная модель выросла именно из «систематического» подхода, когда предковая организация, скорее, не реконструируется, а «собирается» с учётом всей доступной систематической информации. При этом используется именно реальный морфологический паттерн и стоящий за ним онтогенетический механизм преобразования формы, а не те или иные «предустановки», например, что предок должен обладать максимально простой организацией. В этом отношении необходимо отметить, что любой как предковый (ныне вымерший), так и ныне существующий онтогенетический цикл не является «простым» или «сложным», а является комбинацией усложнённых и упрощённых черт. Понять, реконструировать, какие черты усложнились, дифференцировались, а какие упростились, редуцировались, можно лишь относительно ближайших предковых циклов изучаемого онтогенеза, а определить направление эволюции можно лишь, построив *общую теорию онтогенетической систематики*, которая будет описывать реальные механизмы онтогенетических перестроек уже имеющейся типологической иерархии таксонов и признаков, существование которых определяется теми или иными сложными молекулярными и морфологическими сетями и циклами их функционирования.

Еще Гегенбаур утверждал, что «объясняющие истории» (= проработанные морфологические сценарии эволюции) — долговременная цель науки но «создать хорошую историю... никогда не было легко». По мнению ряда теоретиков, подобные содержательные теории являются окончательной формой знания (см. например, Гизелин, 2004, с. 130; Любарский, 2007, с. 367–369). Одна из попыток построения такой общей теории и представлена в данной работе. Безусловно, она не может быть свободна от недостатков, включая возможные ошибки в деталях реконструкции того или иного предкового онтогенеза, их представленную графическую реконструкцию (рис. 15 и 19), но общее направление онтогенетических перестроек и морфологических преобразований, основанное на значительном корпусе фактов, приведённых в данной работе, представляется реалистичным. Очень сложная задача, стоявшая перед автором этой книги, возможно ответственна за некоторую долю схематичности в реконструкции исходных предковых циклов, хотя, насколько это было возможно, последовательно использовался реальный систематический материал, который соотносился с уже хорошо установленными биологическими процессами. Основные черты

представленной здесь теории морфологического механизма происхождения основных типов Bilateria (хотя, безусловно, целый ряд существенных деталей в то время ещё отсутствовал) были развиты ещё в течение 1992–1993 г.г. и представлены в рамках одного из всероссийских совещаний, посвященного изучению моллюсков (см. Мартынов, 1995), т.е. с указанного времени она прошла долгий путь дополнительного переосмысления и уточнения. В дальнейших работах эти положения будут развиты и представлены более детальными и проработанными графическими реконструкциями.

Прогностицизм в современной систематике

Важным отличием развиваемой здесь теории онтогенетической систематики от доминирующей сейчас филогенетической систематики (в её кладистической компьютеризованной форме) и предшествующих произвольных подходов является её прогностичность, т.е. утверждения, что реально существующие организмы, сходные по существенным чертам с реконструированными (например, на рисунках 15 и 19), могут быть потенциально обнаружены в современных или ископаемых фаунах. Так, самое пристальное внимание следует обратить на анализ организации различных вымерших Nautiloidea и Ammonoidea. Среди вымерших представителей наутилоидей, имеется, например, ордовикский род *Lituites*, обладающий частично спрямленной, частично спирально завитой раковиной, со значительной более отчётливыми септами-камерами, чем у современного рода *Nautilus*. Ряд других родов ископаемых Nautiloidea, таких *Actinoceras* и *Endoceras* обладают фактически двумя рядами септ по сторонам от мощно развитого сифонального канала (см. например Barrande, 1866; Балашов, 1962). Наконец поздние гетероморфные аммониты, известные из юрских и меловых отложений, демонстрируют удивительную трансформацию типичной раковины моллюсков в неправильные, извитые гофрированные трубки (см. например, Kakabadze, 1988; Kaplan, 2002). Такую форму раковины демонстрируют, например меловые аммониты из родов *Hamites* и *Diplomoceras*, и многих других. Подобная форма поздних аммоноидей даже рассматривалась как признак глубокой деградации, «старения» группы, незадолго перед её полным вымиранием (см. Hyatt, 1894).

Напротив, согласно развиваемой здесь теории многие из указанных признаков наутилоидей и аммонитов могут быть рассмотрены как наследие их полуколониальных предков, синтезировавших трубковидную общую оболочку колонии, которая нередко имела вид не полностью сомкнутой полуспирали (или теряла правильную форму), а зооиды располагались в отдельных оболочках, напоминавших септы, соединенных общим склеротизированным столоном. Появление же у поздних гетероморфных аммонитов неправильных трубковидных раковин может быть достаточно уверенно объяснено гетерохронным возвратом более ранних онтогенетических программ, предшествующих образованию общего предкового цикла типа Mollusca, при том или ином давлении среды, например при переходе от пелагического к бентосному обитанию, что вытекает также и из морфофункционального анализа (см. например, Seilacher, Gunji, 1993; Kaplan, 2002). Не исключено поэтому, что некоторые организмы, которых

сейчас причисляют к вымершим наутилоидеям или аммонитам сохраняли те или иные черты полукOLONиальной организации, вплоть до возможности формирования новых почек на стебельке-сифоне. Это, разумеется, не означает, что такой морфологией обладали указанные выше конкретные таксоны наутилоидей и аммонитов, но указывает направление, в котором следует осуществлять поиск переходных групп между моллюсками и седентарными полукOLONиальными *Camarphora*.

Следует отметить, что прогностицизм практически отсутствует в концептуальном аппарате современной теории филогенетической систематики. Вернее, он присутствует в ней в неявном виде, поскольку, многие биологи безусловно понимают, по какой причине новые препараты следует тестировать на млекопитающих, а не на кольчатых червях. Ремане (Remane, 1955) вполне отчётливо сформулировал элементы прогностичности в систематике, утверждая, например, что по морфологии можно предсказать онтогенетические паттерны данного вида. Подобный подход получил дальнейшее развитие в самое недавнее время, в качестве одного из важных элементов онтогенетической систематики (Мартынов, 2009). Между тем история систематики и эволюционной морфологии демонстрирует немногочисленные, но весьма яркие примеры успешности и продуктивности прогностического подхода. «Обезьяночеловек» (*Pithecanthropus alalus*), продукт на первый взгляд неумеренного воображения Геккеля (Haeckel, 1874), очень скоро стал не только вполне реальным *Pithecanthropus erectus*, обнаруженным Дюбуа на Яве (Dubois, 1894), но и основой всей той обширной науки палеоантропологии, в успехах которой не приходится сомневаться. Пельзенеер, анализируя один из наиболее замечательных феноменов, которые предоставляет нам сравнительная морфология — закрученность мантийного комплекса органов, раковины, и всего висцерального мешка брюхоногих моллюсков на 180° относительно их ползательной подошвы (ноги), предположил, что предки гастропод подобной закрученности не имели. Это предположение напрямую предполагало важнейшее следствие — анальное отверстие у древних брюхоногих должно было открываться в задней части тела, а не над головой, как у современных *Gastropoda*. Пельзенеер даже предложил специальное название для группы этих, казалось бы совершенно гипотетических организмов — *Prohipidoglossa* (Pelseneer, 1893). Вряд ли он мог предполагать, что уже через полвека, Лемхе опишет удивительных глубоководных моллюсков, морфология которых словно была списана с «гипотетической» схемы Пельзенеера (Lemche, 1957, 1959). Так был открыт новый класс моллюсков *Monoplacophora*, вполне сходных с современными брюхоногими, но обладающие первичным задним положением ануса и не имеющих никаких следов закрученности их висцерального мешка. Не менее удивительным следствием этого открытия, стало понимание того, что целая группа вымерших моллюсков *Tryblidiida*, которых нередко относили к брюхоногим, оказались ни чем иным, как моноплакофорами.

Наиболее последовательную попытку создания прогностичной системы в систематической биологии предпринял российский зоолог Шимкевич. Исследуя группу необычных членистоногих — так называемых морских пауков (*Ruspogonida* или *Pantopoda*), он обнаружил, что редукции сегментов их тела и конечностей протекают вполне закономерно, что позволило ему даже постро-

ить одну из первых периодических систем в биологии (Schimkewitsch, 1906, 1909; Шимкевич, 1929). Важнейшим свойством созданных им периодических таблиц, стала возможность предсказания существования тех или иных еще не известных у пантопод комбинаций редукций сегментов тела и ходильных ног, т.е. предсказания существования совершенно определённых, но ещё не открытых, таксонов. Для этого Шимкевич оставил в своей периодической системе пустые клетки, т.е. точно также, как поступил его великий предшественник с химическими элементами. Предположения Шимкевича о существовании не известных таксонов пантопод с «заранее заданными» признаками блестяще подтвердилось, и многие пустые клетки его системы оказались заполненными (см. Лозина-Лозинский, 1982). Несмотря на это, дальнейшего, во всяком случае практического распространения, метод не получил, оставшись на уровне «забавного примера». Произошло это, прежде всего, из-за доминирования в течении всего XX столетия подхода к эволюции таксонов как некой непрерывной истории изменения и комбинации признаков, подход, совершенно отчетливо, заданный Дарвином в «Происхождении...», а затем подхваченный синтетической теорией эволюции и кладистической систематикой. Сравнительно недавние попытки ввести прогностичность в язык современной таксономии (например, Но, Sanders, 1993), не получили дальнейшего развития, во многом, возможно из-за их исходной умозрительности и отсутствия явной связи с практической систематикой.

Напротив, предлагаемые здесь элементы концептуального аппарата онтогенетической систематики, предполагают возрождение прогностического аппарата в систематической зоологии, в том числе, в одной из таких возможных её форм, как периодические или параметрические системы. Как необходимое общее предостережение, направленное как в адрес практического использования онтогенетической систематики в целом, так и возможности применения периодических систем в зоологии следует указать следующее. Развиваемый здесь концептуальный аппарат предназначен прежде всего для профессиональных систематиков и эволюционистов, первоначальное обучение которых и становление как учёных никогда не было простым, быстрым и тривиальным процессом, формирующее то трудно формализуемое, но вполне объективное понятие «знания группы». Подобно тому, как подавляющее большинство людей вряд ли возьмётся осуществлять профессиональные исследования в теоретической физике, так и *теоретическая систематика* не должна следовать пути кладистики, методы которой активно пропагандировались и распространялись, с непременным указанием на их «объективность», «универсальность», и «независимость» от любого содержательного (т.е. собственно систематического) исследования и как будто бы не предполагали долгого и противоречивого обучения классическим сравнительным дисциплинам в биологии. Что например, привело к публикации практического руководства «Полный кладист» («The Complete cladist») (Wiley et al., 1991) по аналогии с когда-то необычайно популярным «Полным рыболовом» («The Complete angler»). Уже само допущение подобных аналогий демонстрирует тот как будто бы крайне низкий уровень биологической систематики как теоретической науки.

Гены и гомология морфологических структур

Между тем, теоретическая систематика открывает самые широкие возможности для её тестирования в последующих морфологических, онтогенетических, молекулярных и физиологических исследованиях. Например, несомненная молекулярная близость всех Metazoa, основанная в том числе и на наличии практически у всех типов гомеобоксных генов, находит в данной теории хорошее подтверждение, поскольку, согласно как доэволюционной сравнительной морфологии, так и эволюционной онтогенетической систематике, признаки не появляются «из ниоткуда» и никогда мгновенно не исчезают «в никуда». Хорошо объясняет данная теория и возможность индукции функционально сходными генами сходных макроморфологических структур у на первый взгляд чрезвычайно далёких филогенетически организмов, таких как индукция группой генов *Pax-6* кальмара и мыши, ведущая к образованию упрощенных (так называемых эктопических) глаз на конечностях у дрозофилы, факт сейчас хорошо известный, но в момент своего открытия, казавшийся совершенно фантастическим (см. Gould, 2002).

Неоднократно отмечавшееся удивительное сходство между строением глаз головоногих моллюсков и позвоночных (даже принимая во внимания несомненные морфологические отличия, указывающие на их *независимое морфологическое* происхождение) и между строением хрящевой ткани (где сходство уже доходит до деталей расположения клеточных элементов, см. например Ruppert et al., 2004) головоногих моллюсков и позвоночных, хорошо объясняется именно тем следствием, который проистекает из предложенной здесь теории — а именно, что головоногие Nautiloidea максимально близки к общим седентарным полукOLONиальным предками Spiralia и Deuterostomia (т.е. включая позвоночных). Что, в свою очередь подразумевает сходство унаследованных морфогенетических программ у моллюсков и хордовых, того языка, на котором «пишутся», а затем и формируются морфологические структуры организма.

В тоже время, эволюционная биология развития выдвинула новые представления о гомологии, которые на первый взгляд соединили совершенно негомологичные между собой структуры, такие как глаза птиц и насекомых, между совершенно различными типами Metazoa. Несмотря на несомненное молекулярное сходство всех организмов, подход, который предполагает единство плана строения, например насекомых и позвоночных, различающегося лишь «по своему натурному исполнению, т.е. по строению органов, наполняющих план строения конкретным содержанием» (см. Шаталкин, 2003, с. 36) является существенным и поспешным упрощением. Помимо сходства гомеобоксных генов Insecta и Vertebrata, между современными консервативными морфологическими комплексами этих групп лежат множество прошлых последовательно изменявшихся онтогенетических циклов. Придавая приоритетное значение нескольким наиболее общим молекулярным паттернам, мы, таким образом, существенно недооцениваем «детали» каждого конкретного предкового цикла, только благодаря постепенным модификациям которых и возникли современные столь различные типы организации.

Только на основе сбалансированного подхода, который учитывает как самые общие молекулярные механизмы, так и все их бесчисленные детали в каждой конкретной группе, возможно движение в направлении истинного понимания «макроморфологического молекулярного языка». Так, хотя ген *Pax-6* и его гомолог (*eyeless*) и определяют развитие фоторецепторных клеток, как у позвоночных, так и насекомых конкретную уникальную макроморфологическую структуру сложного фасеточного глаза Insecta или камерного глаза Vertebrata, определяет взаимодействие этих генов с целым рядом других, причём не всегда связанных непосредственно с фоторецепторной системой (см. например, Gerhart, Kirschner, 1997; Шаталкин, 2003). Например, не все из *Hox*-генов, определяющие формирование мантии у представителя брюхоногих моллюсков *Haliotis* (*Hox1 and Has-Hox4*) были обнаружены даже у другого представителя Gastropoda, *Lymnaea stagnalis* и видов другого класса моллюсков — хитонов (см. Iijima et al., 2006).

В тоже время, к настоящему времени известен целый ряд сходных регуляторных генов (*vax*, *nk2-1*, *rx*, *dlx*, *bf-1*, *otp* и др.) в развитии передних отделов тела, общих между кишечнодышащими Enteropneusta и позвоночными. Тем не менее, как было специально подчёркнуто, возможно, что в этом случае идёт речь о гомологии на уровне предковых генетических ансамблей, а не предковой морфологии (Lowe, 2008). В этом отношении, в качестве молекулярных подтверждений реалистичности предложенной здесь модели базальной радиации Bilateria, можно ожидать обнаружения экспрессии уникальных гомологичных генов, проявляющихся в развитии воронки и мантии головоногих (например, *Esc-Hox3*, *Esc-Lox5*, *Esc-Lox4* — см. Lee et al., 2003), ноги и мантии других моллюсков в головном щите Pterobranchia. Однако, учитывая всё сказанное выше о порой очень сложном и неоднозначном взаимодействии генных ансамблей и сетей, не следует ожидать очень легких и быстрых молекулярных подтверждений представленной здесь морфологической модели. Несомненное существование конгруэнтности между молекулами и морфологией, возможно, будет окончательно и недвусмысленно продемонстрировано лишь в рамках более сложной парадигмы науки, чем имеется сейчас.

Заключительные замечания

Важнейшим (и, по-видимому, чрезвычайно недооценённым современной биологией) следствием из развитой здесь теории является возникновение, в том числе, и предков позвоночных, а значит и человека, именно в процессе индивидуации исходного полуклонониального организма (фактически зооида) с последующим появлением мощного механизма торможения бесполого размножения. Этот механизм, несомненно, определил весь последующий онтогенез Vertebrata, включая, например, продолжительность индивидуального цикла организма. Значение этого факта, который в настоящее время является маргинальным в современной науке (если вообще принимается во внимание, например, Brown et al., 2008) для физиологических и медицинских исследований ещё, возможно, только предстоит оценить.

Перефразируя Уоддингтона, можно утверждать, что любая из затронутых в данной работе тем заслуживает многих лет исследования и сотен опубликованных томов. Но подобно основному механизму эволюции, любые признаки, испытывавшие «необратимую» филогенетическую модификацию могут принимать либо прогрессивное, либо регрессивное значение, в основе данной работы также лежит определённая методологическая редукция. Она позволила избежать её превращения в бесконечный учебник по истории теории эволюции и сравнительной зоологии, что, не исключено, стало причиной лапидарности многих разделов. Оправданием этому стала возможность сконцентрироваться на подходах, возможно ведущих к новому синтезу и выходу современной биологии (а с ней зоологии и филогенетики) из того «лабиринта переусложнения», к которому она скатывается в последние полвека с удручающим упорством.

Благодарности

Я глубоко признателен Т.А. Коршуновой (ИВНД и НФ РАН, Москва) за постоянную помощь в работе, включая погружения в сложных условиях, а также за помощь в подготовке иллюстраций.

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 максимально удобные условия для работы по анализу морфологических структур.

Сотрудники Камчатского филиала Тихоокеанского института географии (г. Петропавловск-Камчатский) К.Э. Санамян и Н.П. Санамян и директор данного института А.М. Токранов обеспечили возможность работы с применением легководолазного снаряжения в прибрежных водах Камчатки.

Особая благодарность Н.М. Литвиновой (Институт океанологии РАН, Москва) за обсуждение систематики офиур и предоставленные материалы.

Я признателен А.Н. Миронову и А.В. Гебруку (Институт океанологии РАН) за неизменно дружеское отношение и возможность работы с коллекциями.

Благодаря д.б.н. Т.А. Бритаеву и дирекции приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического центра (г. Нячанг) и стало возможным проведение сборов беспозвоночных в прибрежных водах Вьетнама.

Директор ББС МГУ А.Б. Цетлин и сотрудники биостанции способствовали осуществлению легководолазных работ на Белом море.

Особую признательность хотелось бы выразить Michael Schrödl (Zoologische Staatssammlung, München) за многолетнее и продуктивное сотрудничество в области систематики и филогении голожаберных моллюсков. Исследования по морфологии и филогении сем. Corambidae частично поддержанны грантами DFG, SCHR 667/6-1 и SCHR 667/10-1.

Daniel Miller (Museum of Paleontology, University of Michigan, USA) любезно выполнил фотографии ископаемых эгофиурид.

Благодарю О.В. Волцит (Зоологический музей МГУ) и директора Зоологического музея МГУ М.В. Калякина за постоянное внимание и помощь в моей работе. Благодарю Г.Ю. Любарского и И.Я. Павлинова (Зоологический музей МГУ) за обсуждение некоторых положений данной работы.

Литература

- Адрианов А.В., Малахов В.В. 1996. Приапулиды (Priapulida): строение, развитие, филогения и система. М.: КМК Scientific Press. 267 с.
- Адрианов А.В., Малахов В.В., Юшин В.В. 1989. Лорициферы — новый таксон морских беспозвоночных // Биология моря. Вып.2. С. 70–72.
- Андреева Т.Ф., Кулакова М.А. 2007. Гены *Nox* и *Parahox* кластеров: происхождение, структурная организация и функциональная значимость в индивидуальном развитии и эволюции животных // Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. Симпозиум с международным участием. Москва, 9–11 октября 2007. С. 10–12.
- Аристотель. 1940. О возникновении животных. М.-Л.: Биомедгиз. 250 с.
- Балашов З.Г. 1962. Ордовикские наутилоидеи Сибирской платформы. Л.: Изд-во ЛГУ. 131 с.
- Бархударов Л.С., Беляевская Е.Г., Загорюлько Б.А., Швейцер А.Д. 2000. Английский язык // Семенюк Н.Н., Калыгин В.П., Романова О.И. (ред.). Языки мира. Германские, Кельтские языки. М.: Academia. С. 43–87.
- Беклемишев В.Н. 1925. Морфологическая проблема животных структур // Изв. Биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та. Прил. 3.
- Беклемишев В.Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 492 с.
- Беклемишев В.Н. 1950. К проблеме индивидуальности в биологии // Успехи совр. биол. Т. 29. С. 91–120.
- Беклемишев В.Н. 1964а. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1, 432 с.; Т. 2, 446 с.
- Беклемишев В.Н. 1964б. Об общих принципах организации жизни // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22–38.
- Беклемишев В.Н. 1994 [1928]. Методология систематики. М.: Т-во научн. изданий КМК. 250 с.
- Беляев Г.М., Литвинова Н.М. 1972. Новые роды и виды глубоководных *Ophiuroidea* // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 77. Вып. 3. С. 5–20.
- Богатых Б.А. 2006. Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс // Журн. общ. биол. Т. 67. № 4. С. 243–255.
- Брайдбах О. 2004. Сравнительная биология после Геккеля и идеалистическая морфология Адольфа Нэфа // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. СПб.: Fineday (Ясный день). С. 25–45.
- Бэр К.Э. 1924. Избранные работы. Перевод, предисловие и примечания Ю.А. Филипченко. Л.: Гос. изд-во. 145 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Т-во научн. изданий КМК. 511 с.
- Веденов М.Ф., Кремянский В.И., Шаталов А.Т. 1972. Концепция структурных уровней в биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 7–70.
- Воробьева Э.И. 1991. Проблема эволюции онтогенеза и её современное состояние // Э.И. Воробьева, А.А. Вронский (ред.). Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка. С. 72–87.
- Воробьева Э.И. 2005. Филогенетические принципы и критерии на модели *Sarcopterygii* // Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 44–59.

- Воробьева Э.И. 2006. Морфологическая эволюция: принципы оценки, закономерности, механизмы // Палеонтол.журн. Вып. 8. С.18–33.
- Воробьева Э.И., Мейен С.В. 1988. Морфологические исследования в палеонтологии // В.В. Меннер, В.Л. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Недра. Т. 1. С. 80–123.
- Геккель Э. 1940. Основной закон органического развития // И.И. Ежиков (ред.). Ф. Мюллер – Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Пер. с нем. А.В. Юдиной. С. 169–186.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А., Саксонов С.В., Снегирева М.С. 2010. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Журн. общ. биол. Т. 71. № 2. С. 115–130.
- Гизелин М.Т. 2004. Карл Гегенбаур против Антона Дорна // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. 2004 // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). СПб.: Fineday (Ясный день). С. 126–131.
- Гребельный С.Д. 2008. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании флоры и фауны. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 287 с.
- Гринин Л.Е., Марков А.В., Коротаев А.В. 2008. Макроэволюция в живой природе и обществе. М.: ЛКИ/URSS. 248 с.
- Гринин Л.Е., Марков А.В., Коротаев А.В. 2009. Ароморфозы в живой природе и обществе: опыт сравнения биологической и социальной форм макроэволюции // Альманах “Эволюция”. М.: Кн. дом Либроком/URSS. С. 176–225.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюция как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биол. Т. 62. Вып. 2. С. 99–109.
- Депере Ш. 1915. Превращения животного мира. (пер. с франц.). Пг.: Издание М. и С. Сабашниковых. 271 с.
- Ди Грегорио М. 2004. Волк в овечьей шкуре: Карл Гегенбаур, Эрнст Геккель, позвоночная теория черепа и влияние Ричарда Оуэна // У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. СПб.: Fineday (Ясный день). С. 46–80.
- Ежиков И.И. 1941. О некоторых закономерностях редукции органов // Докл. АН СССР. Т. 32. С. 87–90.
- Емельянов А.Ф., Расницын А.П. 1991. Систематика, филогения, кладистика // Природа. Вып. 7. С. 26–37.
- Емельянов С.В. 1966. Темп индивидуального развития животных и его роль в эволюции // Зоол. журн. Т. 45. Вып. 3. С. 321–333.
- Емельянов С.В. (ред.) 1968. Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. 287 с.
- Жердев Р.В. 1972. О возможности перехода от специализации к арогенезу // К.М. Завадский (отв. ред.). Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: Ин-т истории естествозн. и техн. АН СССР. С. 119–134.
- Жерихин В.В. 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. Вып. 1. С. 13–20.
- Жерихин В.В. 2003а. Самоорганизация и распад сложных систем // В.В. Жерихин. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 374–382.
- Жерихин В.В. 2003б. Эволюционная биоценология // В.В. Жерихин. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 518–534.
- Жерихин В.В., Раутиан А.С. 2003. Филоценогенез и эволюционные кризисы // В.В. Жерихин. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 486–517.
- Журавлев А.Ю. 2006. Скелетный докембрий // Природа. Вып. 12. С. 37–40.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И. 1977. Эволюция эволюции. Л.: Наука. 236 с.

- Закономерности прогрессивной эволюции. 1972. / К.М. Завадский (отв. ред.). Л.: Институт истории естествознания и техники АН СССР. 401 с.
- Захваткин А.А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Изд. Сов. наука. 395 с.
- Захваткин Ю.А. 2008. Преемственность поколений и их интеграция // Журн. общ. биол. Т. 69. № 4. С. 243–263.
- Зезина О.Н. 2003. Об эколого-морфологических и эволюционных особенностях брахиопод, обитающих в маргинальных и экстремальных условиях // Палеонт. журн. Вып. 3. С. 42–48.
- Иванов А.В. 1955. О принадлежности класса Pogonophora к особому типу вторичноротых — Brachiata A. Ivanov, phylum nov. // Докл. АН СССР. Т. 100. Вып. 3. С. 595–596.
- Иванов А.В. 1960. Погонофоры // Фауна СССР (нов. сер.). Вып. 75. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 271 с.
- Иванов А.В. 1968. Происхождение многоклеточных животных (филогенетические очерки). Л.: Наука. 287 с.
- Иванов А.В. 1976. О происхождении целома // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 6. С. 805–814.
- Иванов А.В. 1983. Эволюция и система целомических животных // Журн. общ. биол. Т. 44. Вып. 1. С. 3–9.
- Иванов А.В. 1991. Вопрос о происхождении Bilateria // Э.И. Воробьёва, А.А. Вронский (ред.). Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка. С. 190–194.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. 1973. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Л.: Наука. 221 с.
- Иванов Д.Л. 1990. Происхождение и ранние этапы эволюционных преобразований радулярного аппарата // Д.Л. Иванов, О.Л. Россолимо, А.А. Шилейко (ред.) Эволюционная морфология моллюсков. С. 5–37.
- Иванов Д.Л. 1991. Тентакулярный отдел центральной нервной системы моллюсков и вопрос о гомологии органов локомоции // Ruthenica. Т. 1. С. 81–89.
- Иванов Д.Л. 1996. Типология как средство описания таксономического разнообразия (декларация типологии) // И.Я. Павлинов (ред.). Современная систематика, методологические аспекты. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 34. С. 155–164.
- Иванова-Казас О.М., Иванов А.В. 1967. О происхождении Metazoa и их онтогенеза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 44. С. 5–25.
- Иванова-Казас О.М. 1972. Бесполое размножение Tunicata, его происхождение и эволюция // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Т. 78. Вып. 4. С. 267–311.
- Иванова-Казас О.М. 1977. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 240 с.
- Иванова-Казас О.М. 1984. О некоторых спорных вопросах эволюционной эмбриологии // Эволюционные идеи в биологии. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Т. 85. Вып. 1. С. 44–56.
- Иванова-Казас О.М. 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука. 565 с.
- Иванова-Казас О.М. 2007. К вопросу о происхождении Pogonophora // Биология моря. Т. 33. Вып. 5. С. 387–389.
- Иорданский Н.Н. 1977. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы // Природа. Вып. 6. 36–46.
- Иорданский Н.Н. 2001. Эволюция жизни. М.: Академия. 425 с.
- Канаев И.И. 1963. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 299 с.
- Канаев И.И. 1966. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 210 с.
- Короткова Г.П. 1979. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л.: Изд-во ЛГУ. 296 с.
- Короткова Г.П. 1984. Нерешённые проблемы эволюции онтогенеза // Эволюционные идеи в биологии. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Т. 85. Вып. 1. С. 56–71.

- Короткова Г.П. 1991. Принципы целостности и эволюция онтогенеза. // Э.И. Воробьева, А.А. Вронский (ред.). Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка. С. 118–129.
- Красилов В.А. 1977. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука. 256 с.
- Крестьянский В.И. 1969. Структурные уровни живой материи. Теоретические и методологические проблемы. М.: Наука. 295 с.
- Крыжановский С.Г. 1939. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания организмов // И.И. Шмальгаузен, Б.С. Матвеев, С.Г. Крыжановский (ред.). Сборник статей памяти акад. А.Н.Северцова. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 281–382.
- Кузин Б.С. 1987. Принципы систематики // Вопр. ист. ествозн. и техн. Вып. 4. С. 137–142.
- Ливанов Н.А. 1945. Пути эволюции животного мира. Анализ главнейших типов многоклеточных // Уч. зап. Казанск. ун-та. Т. 105. 196 с.
- Ливанов Н.А. 1955. Пути эволюции животного мира. М.: Сов. наука. 400 с.
- Ливанов Н.А. 1963. Форониды, мшанки и брахиоподы // Уч. зап. Казанск. ун-та. Т. 123. Кн. 11.
- Линнеевский сборник. 2009 / И.Я. Павлинов (ред.). Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 48. 454 с.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1982. Современные представления о “периодической системе” *Rantopoda* В.М. Шимкевича и об эволюции в этой группе // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 4. С. 485–499.
- Лукашов В.В. 2009. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М.: Бином. 256 с.
- Лукина Т.А. 1972. К развитию представлений о макроэволюции (эволюционные воззрения Шиндевольфа). // К.М. Завадский (отв. ред.). Закономерности прогрессивной эволюции. Л.: Ин-т истории естествозн. и техн. АН СССР. С. 225–241.
- Любарский Г.Ю. 2007. Память, генотип, фенотип, гомология // И.Я. Павлинов (ред.). Линнеевский сборник. Сб. труд. Зоол. музея МГУ. Т. 48. С. 318–380.
- Любарский Г.Ю. 2009. Теория эволюции и филогенетика // Г.Ю. Любарский. История зоологического музея МГУ. Идеи, люди, структуры. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 352–387.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Малахов В.В. 1977. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // Зоол. журн. Т. 38. Вып. 4. С. 485–499.
- Малахов В.В. 1980. *Cephalogyncha* — новый тип животного царства, объединяющий *Priapulida*, *Kinorhyncha*, *Gordiacea*, и система первичнополостных червей // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 4. С. 485–499.
- Малахов В.В. 2004. Происхождение билатерально-симметричных животных (*Bilateria*) // Журн. общ. биол. Т. 65. Вып. 5. С. 371–388.
- Малахов В.В. 2009. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. Вып. 3. С. 40–54.
- Малахов В.В., Галкин С.В. 1998. *Vestimentifera*, бескишечные беспозвоночные морских глубин. М.: КМК Scientific Press. 206 с.
- Мамкаев Ю.В. 1966. Морфологическое разнообразие как показатель примитивности группы // Научн. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.Н. Северцова. Тез докл. М.: Наука. С. 18–20.
- Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. Т. 29. No. 1. С. 48–56.
- Марков А.В. 1996. Надвидовой таксон как система: модель эволюционного взаимодействия филумов // И.Я. Павлинов (ред.). Современная систематика, методологические аспекты. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 34. С. 213–238.
- Марков А.В. 2009. Антидарвинизм как симптом интеллектуальной деградации (размышления, навеянные дарвиновским юбилеем) // Бюллетень в защиту науки, издаваемый комиссией РАН по борьбе с лженаукой. Вып. 6. С. 42–53.

- Мартынов А.В. 1993. Систематика, морфология и эволюция голожаберных моллюсков семейства Corambidae (с приложением “Система отряда Anthobranchia”). Дипломная работа. Владивосток: Дальневост. гос. ун-т. 115 с.
- Мартынов А.В. 1994а. Материалы к ревизии голожаберных моллюсков семейства Corambidae (Gastropoda, Opisthobranchia). Сообщение 1. Систематика // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 10. С. 1–15.
- Мартынов А.В. 1994б. Материалы к ревизии голожаберных моллюсков семейства Corambidae (Gastropoda, Opisthobranchia). Сообщение 2. Происхождение корамбид // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 11. С. 36–43.
- Мартынов А.В. 1995. Моллюски — великий путь редукции (устный доклад) // Моллюски России, сопредельных стран и морей. 11-е Всеросс. совещ. памяти ак. О.А. Скарлато. 27–30 ноября 1995 г.
- Мартынов А.В. 1999. Голожаберные моллюски (Mollusca: Nudibranchia) северо-западной части Японского моря (с замечаниями об отряде Nudibranchia). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 26 с.
- Мартынов А.В. 2009. От онтогенеза к эволюции: систематика в ожидании смены парадигмы // А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин (ред.). Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 50. С. 145–229.
- Марфенин Н.Н. 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Марфенин Н.Н. 2008. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. С. 147–161.
- Матвеев Б.С. 1959. Проблема гетерохроний, т.е. разнонаправленности (асинхронности) в процессах развития в свете учения Ч. Дарвина // Журн. общ. биол. Т. 20. Вып. 5. С. 359–369.
- Матвеев Б.С. 1970. Биологический прогресс и индивидуальное развитие // Зоол. журн. Т. 70. С. 505–516.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7–32.
- Мейен С.В. 1988. Проблемы филогенетической классификации организмов // В.В. Меннер, В.Л. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Недра. Т. 1. С. 497–511.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука. 291 с.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. 1975. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков // Состояние изученности групп органического мира. М. С. 205–276.
- Мирзоян Э.Н. 1974. Развитие учения о рекапитуляции. М.: Наука. 368 с.
- Морфологические аспекты эволюции. Сборник работ к 90-летию со дня рождения Б.С. Матвеева. 1980. / В.Е. Соколов, Н.С. Лебедекина (ред.). М.: Наука. 214 с.
- Назаров В.И. 1991. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука. 288 с.
- Назаров В.И. 2005. Эволюция не по Дарвину. Смена эволюционной модели. М.: КомКнига (URSS). 520 с.
- Нанова О.Г. 2009. Преемственность между формами изменчивости морфометрических признаков псовых (Mammalia: Canidae) // А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин (ред.). Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 50. С. 323–336.
- Наумов Д.В. 1953. Общие вопросы метагенеза в связи с установлением первичного поколения у метагенетических гидрозов. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 13. С. 70–90.
- Нотов А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. Т. 60, Вып. 1. С. 60–79.
- Нотов А.А. 2008. Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. С. 162–176.
- Павлинов И.Я. 1989. Методы кладистики. М.: Изд. МГУ. 119 с.

- Павлинов И.Я. 1996. Слово о современной систематике // И.Я. Павлинов (ред.). Современная систематика, методологические аспекты. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 34. С. 7–54.
- Павлинов И.Я. 2004. Основания новой филогенетики // Журн. общ. биол. Т. 65. Вып. 4. С. 334–366.
- Павлинов И.Я. 2005. Введение в современную филогенетику. М.: КМК Scientific Press. 391 с.
- Павлинов И.Я. 2007. О структуре филогенеза и филогенетической гипотезы // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 81–129.
- Павлинов И.Я. 2009. Освоение систематикой эволюционной идеи в XIX столетии // А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин (ред.). Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 50. С. 67–116.
- Павлинов И.Я., Потапова Е.Г., Яхонтов Е.Л. 1993. Количественный анализ влияния начальных условий на результаты филогенетических реконструкций // Журн. общ. биол. Т. 54. Вып. 2. С. 149–166.
- Парамонов А.А. 1945. Курс дарвинизма. М.: Сов. наука. 432 с.
- Пархаев П.Ю. 2006. Адаптивная радиация кембрийских геллиционеллоидных моллюсков // С.В. Рожнов (ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 282–296.
- Персов Г.М. 1968. Изменения в темпе развития гонад у тихоокеанских лососей в ходе их эволюции // С.В. Емельянов (ред.). Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М.: Наука. С. 66–82.
- Песенко Ю.А. 1989. Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // Тр. Зоол. и-та АН СССР. Т. 206. С. 8–119.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. Пер. с англ. М.: Мир. 399 с.
- Поздняков А.А. 2009. Критика эпигенетической теории эволюции // Журн. общ. биол. Т. 70. Вып. 5. С. 383–395.
- Попов И.Ю. 2008. Периодические системы и периодический закон в биологии. М.-СПб: Т-во научн. изданий КМК. 219 с.
- Расницын А.П. 1988. Филогенетика // В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Недра. Т. 1. С. 480–497.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энто-мол. о-ва. Т. 73. 108 с.
- Расницын А.П. 2005. Концептуальные проблемы филогенетики, систематики и номенклатуры // А.П. Расницын. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 141–184.
- Раутиан А.С. 2006. Букет законов эволюции // С.В. Рожнов (ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 20–38.
- Рожнов С.В. 2005. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 156–170.
- Руженцев В.Е. 1953. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии // Матер. Палеонт. совещ. по палеозою, 14–17 мая 1951 г. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–36.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т. 83. 231 с.
- Сборник статей памяти акад. А.Н.Северцова. 1939–1940 / И.И. Шмальгаузен, Б.С. Матвеев, С.Г. Крыжановский (ред.). М.-Л.: Изд. АН СССР. Т. 1, 586 с.; Т. 2, 404 с.
- Северцов А.Н. 1910. Эволюция и эмбриология. Речь, произнесённая на соединённом заседании XII Съезда русских естествоиспытателей и врачей и Общества испытателей природы. М.

- Северцов А.Н. 1912. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Киев: типогр. Имп. ун-та Св. Владимира. 300 с.
- Северцов А.Н. 1934. Главные направления эволюционного процесса. 2-е изд. Гос. Изд. Биологической и медицинской литературы. 150 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Северцов А.С. 1981. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во Моск. ун-та. 317 с.
- Сиренко Б.И. 1975. Новое подсемейство хитонов — *Juvenichitonidae* (*Ischnochitonidae*) из Северо-Западной части Тихого океана // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 10. С. 1442-1451.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 53. С. 30–109.
- Смирнов А.В. 2008. Особенности строения класса *Holothuroidea*, его положение в системе типа *Echinodermata* и происхождение // Ю.В. Мамкаев (ред.). Эволюционная морфология животных. Часть 1. Тр. СПб. о-ва естествоиспытат. Сер. 1. Т. 97. С. 90–109.
- Смирнов С.В. 1991. Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов // Э.И. Воробьева, А.А. Вронский (ред.). Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка. С. 88–103.
- Соболев Д. 1924. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Гос. изд-во Украины. 203 с.
- Современная палеонтология. 1988 / В.В. Меннер, В.Л. Макридин (ред.). М.: Недра. Т. 1, 542 с.; Т. 2, 384 с.
- Современная систематика, методологические аспекты. 1996 / И.Я. Павлинов (ред.). Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 34. 240 с.
- Современная эволюционная морфология. 1991 / Э.И. Воробьева, А.А. Вронский (ред.). Киев: Наук. думка. 312 с.
- Старобогатов Я.И. 1968. Практические принципы систематики и вопрос о критерии вида // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 6. С. 875–899.
- Старобогатов Я.И. 1976. О гомологии ручного (щупальцевого) аппарата головоногих моллюсков // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 50–51.
- Старобогатов Я.И. 1983. Брахиоцельная (гидроцельная) гипотеза происхождения целома // А.В. Иванов (ред.). Эволюционная морфология беспозвоночных. Л.: Наука. С. 111–122.
- Старобогатов Я.И. 2000. Принцип основных компонентов тела и филогенетические отношения типов целомических животных. 1. Основные компоненты тела, эволюция целомических образований и филогения вторичноротых // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 1. С. 5–18.
- Сушкин П.П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в эволюции. Сборник No. 8. Ред. В.А. Вагнер. Общие вопросы эволюции. Пг.: Образование. С. 1–39.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 250 с.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2006. Ответ Томасу Бартоломеусу: “Личинка форониды *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912 имеет тримерную организацию целома” // Зоол. беспозв. Т. 3. Вып. 1. С. 1–21.
- Темерева Е.Н., Малахов В.В. 2009. Кто такие форониды // Природа. Вып. 12. С. 29–38.
- Тихомирова А.Л. 1990. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука. 168 с.
- Топорова Т.В. 2000. Германские языки // Н.Н. Семенюк, В.П. Калыгин, О.И. Романова (ред.). Языки мира. Германские, Кельтские языки. М.: Academia. С. 13–43.
- Цетлин А.Б. 1987. Тонкая морфология глоточного аппарата у личинки *Nicolea rostericola* (*Polychaeta, Terebellidae*) // Докл. АН СССР. Т. 293. Вып. 6. С. 1505–1509.

- Шапошников Г.Х. 1961. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphioidea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // Энтومол. обзор. Т. 40. Вып. 4. С. 739–762.
- Шаров А.Г. 1965. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих (Arthropoda). I. От аннелид к членистоногим // Зоол. журн. Т. 44. No. 6. С. 803–817.
- Шаталкин А.И. 1987. Биологическая систематика. М.: Изд-во МГУ. 184 с.
- Шаталкин А.И. 2003. Регуляторные гены в развитии и проблема морфотипа в систематике насекомых // Чтения памяти Н.И. Холодковского. Вып. 56 (2). СПб.: Русск. энто-мол. о-во. 109 с.
- Шаталкин А.И. 2005. Молекулярные филогении — революционный прорыв в системати-ке. Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 30–42.
- Шаталкин А.И. 2009. “Философия зоологии” Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Т-во научн. изданий КМК. 608 с.
- Шимкевич В.М. 1929. Многоколенчатые (Pantopoda) // Фауна СССР. Л. Т. 1. 224 с.
- Шишкин М.А. 1968. Необратимость эволюции и факторы морфогенеза // Палеонт. журн. Вып. 3. С. 3–11.
- Шишкин М.Л. 1981. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. Т. 42. Вып. 1. С. 38–54.
- Шишкин М.Л. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. Вып. 2. С. 115–136.
- Шишкин М.Л. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Л.П. Татаринов, А.П. Расницына (ред.). Эволюция и биоценологические кризисы. М.: Наука. С. 76–123.
- Шишкин М.А. 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс // В.В. Меннер, В.Л. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Т. 1. Недра. С. 142–169.
- Шишкин М.А. 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза // В.В. Меннер, В.Л. Макридин (ред.). Современная палеонтология. М.: Недра. Т. 1. С. 169–209.
- Шишкин М.А. 2003. Два альтернативных подхода к пониманию эволюционного процесса // Тез. докл. XI Междунар. совещания по филогении растений. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. С. 112–114.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37. Вып. 3. С. 179–198.
- Шишкин М.А. 2007. Морфогенез как продукт исторического прочтения: продукт эволюции или её запись? // Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. Симпозиум с международным участием. Москва, 9–11 октября 2007. С. 179–183.
- Шмальгаузен И.И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Значение корреляций в эволюции животных // Сборник памяти академика А.Н. Северцова. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 175–226.
- Шмальгаузен И.И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. 2-е изд. М.-Л.: Наука. 211 с.
- Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции. М.-Л. Изд-во АН СССР. 396 с.
- Шмальгаузен И.И. 1961. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 66. Вып.2. С. 104–135.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. 1974. Эволюция факторов эволюции и её движущие силы // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука. Вып. 2. С. 5–9.
- Шорников Е.И. 1989. Концепция цикличности морфогенеза и морфологическая эволюция остракод Vuthocytheridae (силур–ныне) // Проблемы макроэволюции. М.: Наука. С. 97–98.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.

- Чайковский Ю.В. 2006. Наука о развитии жизни. М.: Т-во научн. изданий КМК. 712 с.
- Федотов Д.М. 1945. Эволюционное значение регрессивных изменений онтогенеза // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 50. Вып. 3–4. С. 18–30.
- Хлебович В.В. 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Усп. соврем. биол. Т. 122. Вып. 1. С. 16–25.
- Хлебович В.В. 2009. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Вид и видообразование. Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 1. С. 219–231.
- Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. 2009 / А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин (ред.). Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 50. 366 с.
- Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. 2004 / У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). СПб.: Fineday (Ясный день). 319 с.
- Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. 2005 / Э.И. Воробьёва, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научн. изданий КМК. 307 с.
- Юрченко Н.Н., Захаров И.К. 2007. Концепция биологической гомологии: исторический обзор и современные и взгляды // Вестн. ВОГиС. Т. 11. Вып. 3/4. С. 537–546.
- Adrianov A.V., Malakhov V.M., Maiorova A.S. 2006. Development of the tentacular apparatus in sipunculans (Sipuncula): I. *Thysanocardia nigra* (Ikeda, 1904) and *Themiste pyroides* (Chamberlin, 1920) // J. Morph. Vol. 267. P. 569–583.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. Vol. 387. P. 489–493.
- Alberch P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification // Am. Zool. Vol. 20. P. 653–667.
- Alberch P., Blanco M.J. 1996. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation: from laws to regularities // Int. J. Develop. Biol. Vol. 40. No. 4. P. 845–858.
- Alberch P.S., Gould J., Oster G.F., Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. Vol. 5. No. 3. P. 296–317.
- Albert V.A., Gustafsson M.H.G., Di Laurenzio L. 1998. Ontogenetic systematics, molecular developmental genetics, and the angiosperm petal // P.S. Soltis, D.E. Soltis, J.J. Doyle (eds.). Molecular systematics of plants II. Boston: Kluwer Academic Publishers. P. 349–374.
- Almeida W.O., Christoffersen M.L., Amorim D.S., Garraffoni A.R.S., Silva G.S. 2003. Polychaeta, Annelida and Articulata are not monophyletic: articulating the Metameria (Metazoa, Coelomata) // Rev. Brasil. Zool. Vol. 20. No. 1. P. 23 – 57.
- Armstrong W.G., Dilly P.N., Urbanek A. 1984. Collagen in the pterobranch coenecium and the problem of graptolite affinities // Lethaia. Vol. 17. No. 2. P. 145–152.
- Arnold J.M. 1987. Reproduction and embryology of *Nautilus* // W.B. Saunders, N.H. Landman (eds.). *Nautilus*. The Biology and Paleobiology in a Living Fossil. N.Y.: Plenum. P. 353–372.
- Arnold J.M., Landman N.H., Mutvel H. 1987. Development of the embryonic shell of *Nautilus* // W.B. Saunders, N.H. Landman (eds.). *Nautilus*, The Biology and paleobiology in a living Fossil. N.Y.: Plenum. P. 373–400.
- Ashlock P.D. 1980. An evolutionary systematist's view of clasification // Syst. Zool. Vol. 28. P. 441–450.
- Assis L.C.S. 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics // Cladistics. Vol. 25. P. 528–544.
- Atkins C.J., Peel J.S. 2008. *Yochelcionella* (Mollusca, Helcionelloidea) from the Lower Cambrian of North America // Bull. Geosci. Vol. 83. No. 1. P. 23–38.
- Ax P. 1960. Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich // Neue Brehm-Bücherei. No. 258. S 1.
- Ax P. 1995. Das System der Metazoa I. Stuttgart, Germany: Gustav Fischer Verlag.
- Baer K.E., von. 1828–1837. Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion. 2 Bd. Königsberg: Bornträger. 264 S.
- Barnes R.S.K., Calow P., Olive P.J.W. 1993. The Invertebrates: A New Synthesis. 2nd ed. Oxford: Blackwell Science Publ. 488 p.

- Barrande J. 1866. Système Silurien du centre de la Bohême, Première Partie: Recherches paléontologiques. Vol. 2. Classe des Mollusques, Ordre des Céphalopodes. Pls. 108–244.
- Bartolomaeus T. 2001. Ultrastructure and formation of the body cavity lining in *Phoronis muelleri* (Phoronida, Lophophorata) // *Zoomorphology*. Vol. 120. P.135–148.
- Bartolomaeus T., Purschke G., Hausen H. 2005. Polychaete phylogeny based on morphological data – a comparison of current attempts // *Hydrobiologia*. Vol. 535/536. P. 341–356.
- Beklemishev V.N. 1969. Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. Vol. 1–2. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Bergh R. 1892. System der Nudibranchiaten Gasteropoden // C.G. Semper (ed.). Reisen im Archipel der Philippinen. Zweiter Theil. Wissenschaftliche Resultate. Band 2, 3. Wiesbaden. S. 995–1165.
- Black M.B., Halanych K.M., Maas P.A.Y., Hoeh W.R., Hashimoto J., Desbruyères D., Lutz R.A., Vrijenhoek R.C. 1997. Molecular systematics of vestimentiferan tubeworms from hydrothermal vents and cold-water seeps // *Mar. Biol.* Vol. 130. P. 141–149.
- Blackstone N.W., Jasker B.D. 2003. Phylogenetic considerations of clonality, coloniality, and mode of germline development in animals // *J. Exper. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. Vol. 297B. P. 35–47.
- Bolker J.A. 2000. Modularity in development and why it matters for Evo-Devo // *Amer. Zool.* Vol. 40. P. 770–776.
- Bonner J.T. 1965. Size and ñycle. An essay on the structure of biology. Princeton: Princeton Univ. Press. 219 p.
- Bourlat S.J., Nielsen C., Lockyer A.E., Littlewood D.T., Telford M.J. 2003. *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs // *Nature*. Vol. 424. P. 925–928.
- Bourlat S.J., Nielsen C., Economou A.D., Telford M.J. 2008. Testing the new animal phylogeny: a phylum level molecular analysis of the animal kingdom // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol.49. P.23–31.
- Box M.S., Bateman R.M., Glover B.J., Rudall P.J. 2008. Floral ontogenetic evidence of repeated speciation via paedomorphosis in subtribe Orchidinae (Orchidaceae) // *Botan. J. Linn. Soc.* Vol. 157. No. 3. P. 429–454.
- Bowler P.J. 1975. The changing meaning of “evolution” // *J. History of Ideas*. Vol. 36. P. 95–114.
- Brandley M. C., Huelsenbeck J. P., Wiens J. J. 2008. Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in squamate reptiles: evidence for repeated re-evolution of lost digits and long-term persistence of intermediate body forms // *Evolution*. Vol. 62. P. 2042–2064.
- Brigandt I. 2003. Homology in comparative, molecular, and evolutionary developmental biology: The radiation of a concept // *J. Exper. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution*. Vol. 299B. P. 9–17.
- Brown F.D., Prendergast A., Swalla B.J. 2008. Man is but a worm: chordate origins // *Genesis*. Vol. 46. P. 605–613.
- Bryant H.D. 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: role of axiomatic and auxiliary assumptions // *Syst. Zool.* Vol. 40. No. 4. P. 433–445.
- Bryant H.D. 2001. Character polarity and the rooting of cladograms // *The character concept in evolutionary biology*. P. 319–340.
- Buck R.C., Hull D.L. 1966. The logical structure of the Linnaean hierarchy // *Syst. Zool.* Vol. 15. No. 2. P. 97–111.
- Bulman O.M.B. 1970. Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia, V5–V163 // C. Teichert (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Boulder & Lawrence: Geological Society of America & Univ. of Kansas Press. Part V. 163 pp.
- Buss L.W. 1987. *The evolution of individuality*. Princeton, N.J. : Princeton Univ. Press. 201 p.
- Cantino P.D., de Queiroz K. 2007. PhyloCode: a phylogenetic code of biological nomenclature. Available via <http://www.ohiou.edu/phylocode/>.
- Carlquist S. 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol. 161. No. 1. P. 26–65.

- Carroll S.B. 2008. Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution // *Cell*. Vol. 134. P. 25–36.
- Carroll S.B., Grenier J.K., Weatherbee S.D. 2001. From DNA to diversity. Molecular genetics and the evolution of animal design. Malden: Blackwell Science.
- Carroll S.B., Grenier J.K., Weatherbee S.D. 2005. From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design, second ed. Malden, Massachusetts: Blackwell Publishing. 272 p.
- Carus C.G. 1834. Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. 2. Auflage. Leipzig: Fleischer, Wien: Gerold. S. 415–836.
- Caullery M. 1914. Sur les Siboglinidae, type nouveau dinvertkbres receuillis par l'expédition du Siboga // *C. R. Acad. Sci. Paris. Serie 3*. Vol. 158. P. 2014–2017.
- Chen J.Yu. 2009. The sudden appearance of diverse animal body plans during the Cambrian explosion // *Int. J. Dev. Biol.* 53. P. 733–751.
- Chiori R., Jager M., Denker E., Wincker P., Da Silva C., et al. 2009. Are Hox genes ancestrally involved in axial patterning? Evidence from the Hydrozoan *Clytia hemisphaerica* (Cnidaria) // *PLoS ONE* 4(1): e4231.
- Clark R.B. 1964. Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. Oxford: Oxford Univ. Press. 313 p.
- Colgan D.J., Hutchings P.A., Braune M. 2006. A multigene framework for polychaete phylogenetic studies // *Org. Div. Evol.* Vol. 6. P. 220–235.
- Collin R., Cipriani R. 2003. Dollo's Law and the re-evolution of shell coiling // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*. Vol. 270. P. 2551–2555.
- Collin R., Miglietta M.P. 2008. Reversing opinions on Dollo's Law // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 23. No. 11. P. 602–609.
- Collins A.G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles // *J. Evol. Biol.* Vol. 15. P. 418–432.
- Copley R.R., Aloy P., Russell R.B., Telford M.J. 2004. Systematic searches for molecular synapomorphies in model metazoan genomes give some support for Ecdysozoa after accounting for the idiosyncrasies of *Caenorhabditis elegans* // *Evol. Dev.* Vol. 6. P. 164–169.
- Cortijo I., Martí Mus M., Jensen S., Palacios T. 2010. A new species of *Cloudina* from the terminal Ediacaran of Spain // *Precambrian Research*. Vol. 176. P. 1–10.
- Cuvier G. 1798. Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. Paris: Octavo. 710 p.
- Cuvier G. 1812a. Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal // *Ann. du Muséum*. T. 19. P. 73–84.
- Cuvier G. 1812b. Discours préliminaires // *Recherches sur les ossemens fossiles de quadrupèdes, ou 'on re' tablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les re'volutions du globe paroissent avoir de'truites*. Paris: Déterville. T. 1. P. 1–116.
- Cuvier G. 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation. Paris. T. 1. 540 p.
- Cuvier G. 1830. Considérations sur les Mollusques et en particulier sur les Céphalopodes // *Ann. Sci. Natur.* T. 19. P. 241–278.
- DaCosta S., Cunha C.M., Simone L.R., Schrödl M. 2007. Computer-based 3-dimensional reconstruction of major organ systems of a new aeolid nudibranch subspecies, *Flabellina engeli lucianae*, from Brazil (Gastropoda: Opisthobranchia) // *J. Moll. Stud.* Vol. 73. P. 339–353.
- Dahms H.-U. 2000. Phylogenetic implications of the Crustacean nauplius // *Hydrobiologia*. Vol. 417. P. 91–99.
- Danser B.H. 1950. A theory of systematics // *Bibliotheca Biotheoretica*. Vol. 4. Pars 3. P. 115–180.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1st ed. London: John Murray. 502 p.
- Darwin C. 1868. The variation of animals and plants under domestication. London: John Murray. Two volumes. 411 p., 496 p.

- Darwin C. 1872. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 6th ed. London: John Murray. 458 p.
- Darwin C. 1874. The descent of man and selection in relation to sex. 2nd ed. London: John Murray. 688 p.
- Dassow G., Munro E. 1999. Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo // J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). Vol. 285. P. 307–325.
- David B. 1993. How to study evolution in echinoderms? // M. Jangoux, J.M. Lawrence (eds.). Echinoderm Studies. Vol. 4. P. 1–80.
- De Beer G.R. 1930. Embryology and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press. 108 p.
- De Beer G.R. 1958. Embryos and ancestors. 3rd ed. Oxford: Oxford Univ. Press. 197 p.
- De Carvalho, M.R., Ebach M.C. 2009. Death of the Specialist, rise of the Machinist // History and Philosophy of the Life Sciences. Vol. 31. P. 461–464.
- Degnan S.M., Degnan B.M. 2006. The origin of the pelagobenthic metazoan life cycle: what's sex got to do with it? // Integr. Comp. Biol. Vol. 46. No 6. P. 683–690.
- Delsuc F., Brinkmann H., Chourrout D., Philippe H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates // Nature. Vol. 439. No. 23. P. 965–968.
- De Paula S.M., Silveira M. 2009. Studies on molluscan shells: contributions from microscopic and analytical methods // Micron. Vol. 40. P. 669–690.
- De Queiroz K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics // Syst. Zool. Vol. 34. No. 3 P. 280–299.
- Development and evolution. 1983. / B.C. Goodwin, N. Holder, C.C. Wylie (eds.). The Sixth Symposium of the British Society for Developmental Biology. Cambridge: Univ. Press. 437 p.
- Development as an evolutionary process 1987. / R.A. Raff, E.C. Raff (eds.). Proceedings of a meeting held at the Marine Biological Laboratory in Woods Hole, Massachusetts, August 23–24, 1985. N.Y.: A.R. Liss. 329 p.
- Dewel R.A. 2000. Colonial origin for Eumetazoa: major morphological transitions and the origin of bilaterian complexity // J. Morph. Vol. 243. P. 35–74.
- Di Gregorio M. 1995. A wolf in sheep's clothing: Carl Gegenbaur, Ernst Haeckel, the vertebral theory of the skull, and the survival of Richard Owen // J. Hist. Biol. Vol. 28. P. 247–280.
- Dobzhansky Th. 1973. "Nothing in biology makes sense except in the light of evolution." // American Biology Teacher. Vol. 35. P.125–129.
- Dillí L. 1893. Les lois de l'évolution // Âull. Siñ. Belge géol. paleontol. et hydrol. T. 7. P. 164–166.
- Doolittle W.F. 2009. The practice of classification and the theory of evolution, and what the demise of Charles Darwin's tree of life hypothesis means for both of them // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 364. P. 2221–2228.
- Dubois E. 1894. *Pithecanthropus erectus*, eine menschenaehnliche Übergangsform aus Java. Batavia: Landesdruckerei.
- Dujardin F. 1851. Sur un petit animal marin, l'Echinodere, formant un type intermédiaire entre les Crustacés et les Vers // Ann. Sci. Natur. Zool. Ser. 3. Vol. 15. P.158–160.
- Dunn C.W. 2005. Complex colony-level organization of the deep-sea siphonophore *Bergmannia elongata* (Cnidaria, Hydrozoa) is directionally asymmetric and arises by the subdivision of pro-buds // Develop. Dynam. Vol. 234. P. 835–845.
- Dunn C.W., Andreas H., 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. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // Nature. Vol. 452. P. 745–750.
- Ehrlich P.R. 1964. Some axioms of taxonomy // Syst. Zool. Vol. 13. No. 3. P. 109–123.
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // T.J.M. Schopf (ed.). Models in paleobiology. San Francisco: Freeman, Cooper. P. 305–332.
- Emig C.C. 1977. Un nouvel embranchement: les Lophophorates // Bull. Soc. Zool. France. Vol. 102. P. 341–344.

- Epigenetics. 2007. / C.D. Allis, T. Jenuwein, D. Reinberg, M.-L. Caparros (eds.). Cold Spring Harbor, N. Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 502 p.
- Evolution and development 1982. / J.T. Bonner (ed.). Report of the Dahlem Workshop on Evolution and development, Berlin 1981, May 10–15. Berlin: Springer Verlag. 357 p.
- Fahey S.J., Gosliner T.M. 2004. A phylogenetic analysis of the Aegiridae Fischer, 1883 (Mollusca, Nudibranchia, Phanerobranchia) with descriptions of eight new species and a reassessment of phanerobranch relationships // Proc. Calif. Acad. Sci. Vol. 55. No. 34. P. 613–689.
- Fahey S.J., Valdés Á. 2005. Review of *Acanthodoris* Gray, 1850 with a phylogenetic analysis of Onchidorididae Alder and Hancock, 1845 (Mollusca, Nudibranchia) // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. Vol. 56. No. 20. P. 213–273.
- Fechner G.T. 1873. Einige Ideen zur Schöpfungs- und Entwicklungsgeschichte der Organismen. Leipzig.
- Fell H.B. 1960. Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea // Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington Vol. 24. P. 1–40.
- Felsenstein J. 2004. Inferring phylogenies. Sunderland: Sinauer Associates. 664 p.
- Férussac A. 1822. Tableaux systématiques des animaux mollusques, classés en familles naturelles, dans lesquels ou est établi la concordance de tous les systèmes. Suivis d'un pro-drome général pour tous les mollusques terrestres ou fluviatiles, vivants ou fossils. 110 p.
- Fink W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. Paleobiology. Vol. 8. P. 254–264.
- Finnerty J.R., Martindale M.Q. 1997. Homeoboxes in sea anemones (Cnidaria: Anthozoa): a PCR-based survey of *Nematostella veetensis* and *Metridium senile* // Biol. Bull. Vol. 193. P. 62–76.
- Fisher R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford: University Press. 272 p.
- Franz V. 1927. Ontogenie und Phylogenie: das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi // Abh. Theorie Org. Ent. Berlin: Julius Springer. Nr. 3. 51 S.
- Franz V. 1935. Der biologische Fortschritt. G. Fischer: Jena.
- Freeman S., Herron J.C. 2004. Evolutionary analysis. 3rd Edition. Upper Saddle River: Pearson Prentice Hall. 802 p.
- Futuyma D.J. 2005. Evolution. Sunderland: Sinauer Associates. 543 p.
- Gaill F., Hunt S. 1986. Tubes of deep sea hydrothermal vent worms *Riftia pachyptila* (Vestimentifera) and *Alvinella pompejana* (Annelida) // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 34. P. 267–274.
- Gaill F., Shillito B., Ménard F., Goffinet G., Childress J.J. 1997. Rate and process of tube production by the deep-sea hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 148. P. 135–143.
- Garstang W. 1922. The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law // Proc. Linn. Soc. Zool. London. Vol. 35. P. 81–101.
- Garstang W. 1928. The morphology of the Tunicata, and its bearings on the phylogeny of the Chordata // Quart. J. Microscop. Sci. Vol. 72. P. 51–187.
- Gegenbaur C. 1859. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig: Wilhelm Engelmann Verlag.
- Gegenbaur C. 1870. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2 ed. Leipzig: Wilhelm Engelmann Verlag.
- Gegenbaur C. 1874. Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig: Wilhelm Engelmann Verlag.
- Gegenbaur C. 1876. Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere // Morph. Jarhb. Bd. 2. S. 396–420.
- Gerhard J, Kirschner M. 1997. Cells, embryos and evolution. Malden: Blackwell Science. 642 p.
- Germs G.J.B. 1972. New shelly fossils from Nama Group, South West Africa // Am. J. Sci. Vol. 272. P. 752–761.
- Ghiselin M. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. Berkeley, California: Univ. of California Press. 259 p.

- Gilbert S.F. 2001. Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world // *Dev. Biol.* Vol. 233. P. 1–12.
- Gilbert S.F. 2003a. The morphogenesis of evolutionary developmental biology // *Int. J. Dev. Biol.* Vol. 47. P. 467–477.
- Gilbert S.F. 2003b. Opening Darwin's black box: teaching evolution through developmental genetics // *Nature Reviews Genetics*. Vol. 4. No. 9. P. 735–741.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // *Develop. Biol.* Vol. 173. No. 2. P. 357–372.
- Giribet G. 2008. Assembling the lophotrochozoan (=spiralian) tree of life // *Phil. Trans. R. Soc. Ser. B.* Vol. 363. P. 1513–1522.
- Giribet G., Okusu A., Lindgren A.R., Huff S.W., Schrödl M., Nishiguchi M.L. 2006. Evidence for a clade composed of molluscs with serially repeated structures: Monoplacophorans are related to chitons // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 103. P. 7723–7728.
- Glenner H., Hansen A.J., Sørensen M. V., Ronquist F., Huelsenbeck J.P., Willerslev E. 2004. Bayesian inference of the metazoan phylogeny: a combined molecular and morphological approach // *Current Biology*. Vol. 14. P. 1644–1649.
- Goldberg E.E., Igiæ B. 2008. On phylogenetic tests of irreversible evolution // *Evolution*. Vol. 62. No. 11. P. 2727–2741.
- Goloboff P.A., Catalano S.A., Mirande J.M., Szumik C.A., Arias J.S., Kallersjo M., Farris J.S. 2009. Phylogenetic analysis of 73 060 taxa corroborates major eukaryotic groups // *Cladistics*. Vol. 25. No. 3. P. 211–230.
- Göthe J.W. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger. 81 S.
- Götting K.J. 1980. Origin and relationships of the Mollusca // *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* Vol. 18. P. 24–27.
- Gould S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev.* Vol. 41. No. 3. P. 587–640.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard Univ. Press. 501 p.
- Gould S.J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the nature of history*. N. Y.: W.W.Norton & Company. 347 p.
- Gould S.J. 1992. Punctuated equilibrium in fact and theory // *Skeptic*. Vol. 1. No. 3. P. 48–65.
- Gould S.J. 2000. Abscheulich! (Atrocious!), Haeckel's distortions did not help Darwin // *Nat. Hist.* Vol. 109. No. 2. P. 42–49.
- Gould S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Belknap Press.
- Grande L., Rieppel O. (eds.). *Interpreting the hierarchy of nature: from systematic patterns to evolutionary process theories*. N. Y.: Academic Press. 298 p.
- Grant S.W.F. 1990. Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossil for the terminal Proterozoic // *Am. J. Sci.* Vol. 290-A. P. 261–294.
- Gruhl A., Grobe P., Bartolomaeus T. 2005. Fine structure of the epistome in *Phoronis ovalis*: Significance for the coelomic organization in Phoronida // *Inv. Biol.* Vol. 124. P. 332–343.
- Gruhl A., Wegener I., Bartolomaeus T. 2009. Ultrastructure of the body cavities in Phylactolaemata (Bryozoa) // *J. Morph.* Vol. 270. P. 306–318.
- Guralnick R.P., Lindberg D.R. 2001. Reconnecting cell and animal lineages: what do cell lineages tell us about the evolution and development of Spiralia? // *Evolution*. Vol. 55. P. 1501–1519.
- Iijima M., Akiba N., Sarashima I., Kuratani S., Endo K. 2006. Evolution of *Hox* genes in molluscs: a comparison among seven morphological diverse classes // *J. Moll. Stud.* Vol. 72. P. 259–266.
- Jaacks G.S., Carlson S.J. 2001. How phylogenetic inference can shape our view of heterochrony: examples from thecideide brachiopods // *Paleobiology*. Vol. 27. P. 205–225.
- Jenner R.A. 2000. Evolution of animal body plans: the role of metazoan phylogeny at the interface between pattern and process // *Evol. Dev.* Vol. 2. P. 1–14.

- Jenner R.A. 2001. Bilaterian phylogeny and uncritical recycling of morphological data sets // Syst. Biol. Vol. 50. P.730–742.
- Jenner R.A. 2004. Towards a phylogeny of the Metazoa: evaluating alternative phylogenetic positions of Platyhelminthes, Nemertea, and Gnathostomulida, with a critical reappraisal of cladistic characters // Contr. Zool. Vol. 73. P. 3–163.
- Jenner R.A. 2006. Historical imagination, colonial theories and phylogenetic fashion // The Palaeontological Association (online version).
- Jenner R.A., Schram F.R. 1999. The grand game of metazoan phylogeny: rules and strategies // Biol. Rev. Vol. 74. P. 121–142.
- Jägersten G. 1972. Evolution of the metazoan life cycle. London, UK: Academic Press. 234 p.
- Johansson K.E. 1939. *Lamellisabella zachsi* Uschakov, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora // Zool. Bidr. Upps. 18. P. 253–268.
- Jones M.L. 1985a. On the Vestimentifera, new phylum: Six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere // Biol. Soc. Wash. Bull. Vol. 6. P. 117–158.
- Jones M.L. 1985b. Vestimentiferan pogonophorans: their biology and affinities // S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson, H.M. Platt (eds.). The origins and relationships of lower invertebrates. The Systematics Association. Special volume No 28. P. 327–342.
- Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenztheorie. Bd. 1–2. Berlin: G. Reimer. 574 S., 462 S.
- Haeckel E. 1868. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin: Georg Reimer. 568 S.
- Haeckel E. 1874. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. 1 Aufl. Leipzig: von Wilhelm Engelmann. 732 S.
- Haeckel E. 1891. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. 4 Aufl. Leipzig: von Wilhelm Engelmann. 906 S.
- Haeckel E. 1896. Systematische Phylogenie. 2 Theil. Berlin: Verlag von Georg Reimer. 720 S.
- Haecker V. 1918. Entwicklungsgeschichte Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena.
- Haecker V. 1925. Aufgaben und Ergebnisse der Phänogenetik // Bibliogr. Genetica. Bd. 1.
- Hall B.K. 1992. Evolutionary Developmental Biology. London: Chapman and Hall.
- Hall B.K. (ed.). 1994. Homology: The hierarchical basis of comparative anatomy. N. Y.: Acad. Press.
- Hall B.K. 1999. Evolutionary developmental biology (Second ed.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 491 p.
- Hall B.K. 2003. Evo-devo: evolutionary developmental mechanisms // Int. J. Devel. Biol. Vol. 47. No. 7–8. P. 491–495.
- Halanych K.M. 1993. Suspension feeding and the lophophore-like apparatus of the pterobranch hemichordate *Rhabdopleura normani* // Biol. Bull. Vol. 185. P. 417–427.
- Halanych K.M. 1996. Convergence in the feeding apparatuses of lophophorates and pterobranch hemichordates revealed by 18S rDNA // Biol. Bull. Vol. 190. P. 1–5.
- Halanych K.M. 2004. The new view of animal phylogeny // Ann. Rev. Ecol. Evol. Sys. Vol. 35. P. 229–256.
- Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M.A., Liva S. M., Hillis D.M., Lake J.A. 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals // Science. Vol. 267. P. 1641–1643.
- Halanych K.M., Dahlgren T.G., McHugh D. 2002. Unsegmented Annelids? Possible origins of four Lophotrochozoan worm taxa // Integr. Comp. Biol. Vol. 42. P. 678–684.
- Hartman W.D. 1963. A critique of the enterocoel theory // E.C. Dougherty (ed.). The Lower Metazoa. Berkeley: Univ. of California Press. P. 55–77.
- Hatschek B. 1878. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien // Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. Bd. 1. S. 277–404.

- Hatschek B. 1888–1891. Lehrbuch der Zoologie. Jena: Fischer.
- Haszprunar G. 1992. The first molluscs — small animals // *Boll. Zool. (Italian Journal of Zoology)*. Vol. 59. No. 1. P. 1–16.
- Haszprunar G., Schander C., Halanych K.M. 2008. Relationships of the higher molluscan taxa // W.F. Ponder, D.R. Lindberg (eds.). *Towards a Phylogeny of Mollusca*. Berkeley: Univ. California Press. P. 19–32.
- Hausdorf B., Helmkampf M., Meyer A., Witek A., Herlyn H., Bruchhaus I., Hankeln T., Struck T.H., Lieb B. 2007. Spiralian phylogenomics supports the resurrection of Bryozoa comprising Ectoprocta and Entoprocta // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 24. P. 2723–2729.
- Hecht M.K. 1976. Phylogenetic inference in paleontology // *J. Paleont.* Vol. 50. No. 1. P. 180–193.
- Hejnal A., Martindale M.Q. 2008. Acoel development supports a simple planula-like Urbilateria // *Phil. Trans. R. Soc. B.* Vol. 363. P. 1493–1501.
- Helmkampf M., Bruchhaus I., Hausdorf B. 2008. Phylogenomic analyses of lophophorates (brachiopods, phoronids and bryozoans) confirm the Lophotrochozoa concept // *Proc. R. Soc. Ser. B.* Vol. 275. P. 1927–1933.
- Hennig W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsche Zentralverlag.
- Hennig W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. of Illinois Press. 263 p.
- Hennig W. 1979. Wirbellose I (ausgenommen Gliedertiere). Taschenbuch der Speziellen Zoologie, 4th edn. Jena, Germany: Fischer.
- Ho M.W., Saunders P.T. 1979. Beyond neo-Darwinism: an epigenetic approach to evolution // *J. Theor. Biol.* Vol. 78. P. 673–691.
- Ho M.W. 1984. Where does biological form come from? // *Riv. di Biol.* Vol. 77. P. 147–179.
- Ho M.W. 1988. How rational can rational morphology be? // *A post-Darwinian rational taxonomy based on a structuralism of process* // *Riv. di Biol.* Vol. 81. P. 11–55.
- Ho M.W. 1992. Development, rational taxonomy and systematics // *Rivista di Biologia-Biology Forum*. Vol. 85. P. 193–211.
- Ho M.W., Saunders P.T. (eds.). 1984. *Beyond neo-Darwinism. Introduction to the new evolutionary paradigm*. London: Academic Press. 376 p.
- Ho M.W., Saunders P.T. 1993. Rational taxonomy and the natural system with particular reference to segmentation // *Acta Biother.* Vol. 41. P. 289–304.
- Holland C.H. 1987. The nautiloid cephalopods: a strange success // *J. Geol. Soc. London*. Vol. 144. P. 1–15.
- Holton T.A., Pisani D. 2010. Deep genomic-scale analyses of the Metazoa reject Coelomata: evidence from single- and multigene families analyzed under a supertree and supermatrix paradigm // *Genom Biol. Evol.* Vol. 2. P. 310–324.
- Hua H., Pratt B.R., Zhang L.-Y. 2003. Borings in *Cloudina* shells: complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic // *Palaios*. Vol. 18. P. 454–459.
- Huang D.Yi., Chen J. Yu., Vannier J., Saiz Salinas J.I. 2004. Early Cambrian sipunculid worms from southwest China // *Proc. R. Soc. Lond. B.* Vol. 271. P. 1671–1676.
- Hyatt A. 1894. Phylogeny of an acquired character // *Proc. Amer. Phil. Soc. Phil.* Vol. 32. P. 349–647.
- Hyatt A. 1897. Cycle in the life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny) // *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* Vol. 32. Vol. 209–224.
- Hyman L.H. 1951. The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta. The pseudocoelomate Bilateria. Vol. 3. N.Y.: McGraw-Hill. 572 p.
- Hyman L.H. 1959. The invertebrates: smaller coelomate groups. Vol. 5. N.Y.: McGraw-Hill. 782 p.
- ICZN 1999. International code of zoological nomenclature. London : International Trust for Zoological Nomenclature, c/o Natural History Museum. 306 p.
- Ivanov A.V. 1963. Pogonophora. London, N. Y.: Academic Press. 479 p.

- Ivanov A.V. 1994. On the systematic position of Vestimentifera // Zool. Jb., Syst. Bd. 121. P. 409–456.
- Ivanov D.L. 1996. Origin of Aculifera and problems of monophyly of higher taxa in molluscs // Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. Centenary Symposium of the Malacological Society of London. Oxford Univ. Press. P. 59–66.
- Jörger K.M., Neusser T.P., Haszprunar G., Schrödl M. 2008. Undersized and underestimated: 3D-visualization of the Mediterranean interstitial acochlidian gastropod *Pontohedyle milaschewitchii* (Kowalevsky, 1901) // Organ. Div. Evol. Vol. 8. P. 194–214.
- Kakabadze M.V. 1988. On the morphological classification of heteromorph ammonites // J. Wiedmann, J. Kullman (eds.). Cephalopods — Present and Past. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. P. 447–452.
- Kaplan P. 2002. Biomechanics as a test of functional plausibility: testing the adaptive value of terminal-countdown heteromorphy in Cretaceous Ammonoids // H. Summesberger, K. Histon, A. Daurer (eds.). Cephalopods — Present and Past. Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt. Bd. 57. S. 181–197.
- Kesling R.V. 1969. A new brittle-star from the middle Devonian Arkona shale of Ontario // Contr. Mus. Paleont., Univ. of Michigan. Vol. 23. P. 37–51.
- Kesling R.V. 1970. *Drepanaster wrighti*, a new species of the brittle-star from the middle Devonian Arkona Shale of Ontario // Contr. Mus. Paleont., Univ. of Michigan. Vol. 23. P. 73–79.
- Kesling R.V. 1972. *Strataster devonicus*, a new brittle-star with unusual preservation from the middle Devonian silica formation of Ohio // Contr. Mus. Paleont., Univ. of Michigan. Vol. 24. P. 9–15.
- Kesling R.V., Vasseur D. 1971. *Strataster ohionensis*, a new Early Mississippian brittle-star, and the paleoecology of its community // Contr. Mus. Paleont., Univ. of Michigan. Vol. 23. P. 305–341.
- Klingenberg C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny // Biol. Rev. Vol. 73. P. 79–123.
- Kluge A.G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics // Cladistics. Vol. 1. No. 1. P. 13–27.
- Kluge A.G. 2009. Explanation and falsification in phylogenetic inference: Exercises in Popperian philosophy // Acta Biotheor. Vol. 57. P. 171–186.
- Kojima S., Hashimoto J., Hasegawa M., Murata S., Ohta S., Seki H., Okada N. 1993. Close phylogenetic relationship between Vestimentifera (tube worms) and Annelida revealed by the amino acid sequence of elongation factor-1 // J. Mol. Evol. Vol. 37. P. 66–70.
- Kowalevsky A. 1866. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien // Mem. l'Acad. St. Petersburg. Ser. 7. Bd. 10. S. 1–19.
- Kozłowski R. 1949. Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du Trémadoc de la Pologne // Palaeontologia Polonica. Vol. 3. P. 1–235.
- Kristensen R.M. 1983. Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos // Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch. Vol. 21. P. 163–180.
- Kristensen R.M. 2002. An introduction to Loricifera, Cyclophora, and Micrognathozoa // Integr. Ñomp. Biol. Vol. 42. P. 641–651.
- Kristensen R.M., Higgins R.P. 1991. Kinorhyncha. // F.W. Harrison, E.E. Ruppert (eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 4. Aschelminthes. N. Y.: Wiley-Liss. P. 377–404.
- Kumar S. 2010. Statistics and truth in phylogenomics // Molecular Phylogenetics (MolPhy-2) International Conference, Moscow State Univ., 18–21 May 2010.
- Lacalli T.C. 1997. The nature and origin of deuterostomes: some unresolved issues. Invertebrate Biology. Vol. 116. P. 363–370.
- Lamarck J.B. 1809. Philosophie zoologique: ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. Paris: Dentu. 428 p.
- Lameere A. 1908. Éponges et polypes // Ann. Soc. Roy. Zool. Malacol. Belgique. Vol. 43. P. 107–124.
- Larsson S.G. 1963. Reflection in the system of Deuterostomia // Spolia Zoologica Musei Hauniensis (= Skrift. Univ. Zool. Mus. København). Vol. 20. P. 1–128.

- Larsson S.G. 1965. Reflection in the system of the Prostomia // *Spolia Zoologica Musei Hauniensis* (= Skrift. Univ. Zool. Mus. København). Vol. 23. P. 1–84.
- Lartillot N., Philippe H. 2008. Improvement of molecular phylogenetic inference and the phylogeny of Bilateria // *Phil. Trans. R. Soc. B*. Vol. 363. P.1463–1472.
- Lavrov D.V., Lang B.F. 2005. Poriferan mtDNA and animal phylogeny based on mitochondrial gene arrangements // *Syst. Biol.* Vol.54. P. 651–659.
- Lee P.N., Callaerts P., de Couet H.G., Martindale M.Q. 2003. Cephalopod *Hox* genes and the origin of morphological novelties // *Nature*. Vol. 424. P. 1061–1065.
- Lemche H. 1957. A new living deep-sea mollusc of the Cambro-Devonian class Monoplacophora // *Nature*. Vol. 179. P. 413–416.
- Lemche H. 1959. Molluscan phylogeny in the light of *Neopilina* // *Proc. XVth Intern. Congr. Zool. Lond.* 16–23 July 1958. P. 380–381.
- Lemche H. 1966. Presidential address to Second European Malacological Congress // *Malacologia*. Vol. 5. No. 1. P. 7–10.
- Lemche H., Wingstrand K.G. 1959. The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957 (Mollusca Trybhdiaacea) // *Galathea Rept.* Vol. 3. P. 9–71.
- Lester S.M.1985. *Cephalodiscus* sp. (Hemichordata: Pterobranchia): observations of functional morphology, behavior and occurrence in shallow water around Bermuda // *Mar. Biol.* Vol. 85. P. 263–268.
- Linnaeus C. 1735. *Regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera et species*. Apud Theodorum Haak: Ex typographia Joannis Wilhelmi de Groot. 12 p.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Holmiae: Salvius. 824 p.
- Løvtrup S. 1988. *Epigenetics* // C.J. Humphries (ed.). *Ontogeny and systematics*. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 189–227.
- Lowe C.J. 2008. Molecular genetic insights into deuterostome evolution from the direct-developing hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* // *Phil. Trans. R. Soc. London. Ser. B*. Vol. 363. P. 1569–1578.
- Lüter C., Bartolomaeus T. 1997. The phylogenetic position of Brachiopoda — a comparison of morphological and molecular data // *Zool. Scr.* Vol. 26. P. 245–254.
- Maletz J., Carlucci J., Mitchell C.E. 2009. Graptoloid cladistics, taxonomy and phylogeny // *Bull. Geosciences*. Vol. 84. No. 1. P. 7–19.
- Mallatt J.M., Garey J.R., Shultz J.W. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 31. No. 1. P. 178–191.
- Mallatt J., Giribet G. 2006. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 40. P. 772–794.
- Manuel M. 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans // *C. R. Biologies*. Vol. 332. P. 184–209.
- Marshall C.R. 2006. Explaining the Cambrian “explosion” of animals // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* Vol. 34. P. 355–384.
- Martindale M.Q., Finnerty J.R., Henry J.Q. 2002. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 24. P. 358–365.
- Martynov A.V. 1999. Buccal pumps, gills pockets and new understanding of suctorial phanerobranchial dorids // *Systematic, Phylogeny and Biology of Opisthobranch Molluscs* (2nd Int. Workshop of Malacology), Menfi, Italy, June 10–14 1999. P. 13–14.
- Martynov A.V. 2006. Archaic Tergipedidae of the Arctic and Antarctic: *Murmania antiqua* gen. et sp. nov. from the Barents Sea and revision of the genus *Guyvalvoria* Vayssière with the descriptions of two new species // *Ruthenica*. Vol. 16. No. 1–2. P. 73–88.
- Martynov A.V. 2010a. Structure of the arm spine articulation ridges as a basis for taxonomy of Ophiuroidea (a preliminary report) // L.G. Harris, S.A. Boetger, C.W. Walker, M.P. Lesser

- (eds.). Echinoderms: Durham. Proceedings of the 12th International Echinoderm Conference, 7–11 August 2006, Durham, New Hampshire, U.S.A. P. 233–239. Plates 1–3.
- Martynov A.V. 2010b. Reassessment of the classification of the Ophiuroidea (Echinodermata), based on morphological characters. I. General character evaluation and delineation of the families Ophiomyxidae and Ophiacanthidae // *Zootaxa*. No. 2697 (Monograph). 154 p.
- Martynov A.V. 2010c. Toward the synthesis of taxonomy, ontogeny, and phylogenetics: a new concept of *ontogenetic systematics* // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, Allerton Press. Vol. 65. No. 4. P. 145–147.
- Martynov A.V., Korshunova T.A., Savinkin O.V. 2006. Shallow-water opisthobranch molluscs of the Murman coast of the Barents Sea, with new distributional data and remarks on biology // *Ruthenica*. Vol. 16. No. 1–2. P. 59–72.
- Martynov A.V., Korshunova T.A., Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2009. Description of the first cryptobranch onchidoridid *Onchimira cavifera* gen. et sp. nov. and of three new species of the genera *Adalaria* and *Onchidoris* (Nudibranchia: Onchidorididae) from Kamchatka waters // *Zootaxa*. No. 2159. P. 1–43.
- Martynov A.V., Schrödl M. (in press). Phylogeny and evolution of corambid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda) // *Zool. J. Linn. Soc.*
- Martynov A., Brenzinger B., Hooker M.Yu., Schrödl M. (in press). 3D Anatomy of a new tropical Peruvian nudibranch gastropod species, *Corambe mancorensis*, and novel hypothesis on dorid gill ontogeny and evolution // *J. Molluscan Studies*.
- Matsumoto H. 1917. A monograph of Japanese Ophiuroidea, arranged according to a new classification // *J. College Science, Imper. Univ. Tokyo*. Vol. 38. P. 1–408.
- Mayr E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard Univ. Press. 797 p.
- Mayr E. 1969. *Principles of systematic zoology*. N. Y. 428 p.
- Mayr E., Provine W.B. 1980. *Evolutionary synthesis*. Cambridge: Harvard Univ. Press. 488 p.
- McHugh D. 1997. Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 94. P. 8006–8009.
- McKinney M.L. (ed.). 1988. *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*. N.Y.: Plenum. 348 p.
- McKinney M.L. 1999. Heterochrony: beyond words // *Paleobiology*. Vol. 25. No. 2. P. 149–153.
- McKinney M.L., McNamara K.J. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. N.Y.: Plenum. 437 p.
- McNamara K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony // *J. Paleont.* Vol. 60. No. 1. P. 4–13.
- McNamara K.J. 1989. The role of heterochrony in the evolution of spatangoid echinoids // J.L. David, J. Dommergues, J. Chaline, B. Laurin (eds.). *Ontogenèse et evolution*. Géobios Mém. No. 12. P. 283–295.
- McNamara K.J. 1997. *Shapes of time: the evolution of growth and development*. Baltimore: John Hopkins Univ. Press. 322 p.
- McNamara K.J., McKinney M.L. 2005. Heterochrony, disparity, and macroevolution // *Paleobiology*. Vol. 31. Suppl. 2. P. 17–26.
- McNab B.K. 1994a. Energy conservation and the evolution of flightlessness in birds // *Amer. Nat.* Vol. 144. No. 4. P. 628–642.
- McNab B.K. 1994b. Resource use and the survival of land and freshwater vertebrates on oceanic islands // *Amer. Nat.* Vol. 144. No. 4. P. 643–660.
- McShea D.W. 2001. The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum // *Paleobiology*. Vol. 27. P. 405–423.
- Mead S., Whitfield J., Poulter M. et al. 2009. A novel protective prion protein variant that colocalizes with kuru exposure // *New Engl. J. Med.* Vol. 361. P. 2056–2065.
- Meckel J.F. 1821. *System der vergleichenden Anatomie*. Bd. 1. Allgemeine Anatomie. Halle: Renger.

- Mehnert E. 1897. Kainogenese. Eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung in Folge von erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigenthümlichkeiten // Morph Arb. Bd. 7. S. 1–156.
- Mehnert E. 1898. Allgemeine Entwicklungsgeschichte. II Variation, Heredität A Variation // Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, new ser. 3. S. 327–336.
- Michod R.E. 1999. Darwinian Dynamics. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Mikhailov K.V. et al. 2009. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // BioEssays. Vol. 31. P. 758–768.
- Millen S.V., Martynov A.V. 2005. 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. Vol. 56. No. 1. P. 1–22.
- Millen S.V., Nybakken J. 1991. A new species of *Corambe* (Nudibranchia: Doridoidea) from the northeastern Pacific // J. Moll. Stud. Vol. 57. Suppl. 4. P. 209–215.
- Milne-Edwards H. 1857. Leçons sur le physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris. T. 1. 535 p.
- Minelli A. 2003. The development of animal form. Ontogeny, morphology and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 323 p.
- Minelli A. 2009a. Phylo-evo-devo: combining phylogenetics with evolutionary developmental biology // BMC Biology. Vol. 7. P. 36.
- Minelli A. 2009b. Perspectives in animal phylogeny and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press. 336 p.
- Mishler B.D. 1988. Relationships between ontogeny and phylogeny, with reference to bryophytes // C.J. Humphries (ed.). Ontogeny and systematics. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 117–136.
- Mooi R.D., Gill A.C. 2010. Phylogenies without synapomorphies — a crisis in fish systematics: time to show some character // Zootaxa. No. 2450. P. 26–40.
- Müller F. 1864. Für Darwin. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 91 S.
- Naef A. 1911. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. Teil 1 // Ergeb. Fortschr. Zool. Bd. 3. S. 73–164.
- Naef A. 1913. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. Teil 2 // Ergeb. Fortschr. Zool. Bd. 3. S. 329–462.
- Naef A. 1919. Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena. 77 S.
- Naef A. 1924. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. Teil 3. Die typischen Beziehungen der Weichtierklassen untereinander und das Verhältnis ihrer Urform zu anderen Coelomaten // Ergeb. Fortschr. Zool. Bd. 6. S. 27–124.
- Needham J. 1933. On the dissociability of the fundamental process in ontogenesis // Biol. Rev. Vol. 8. P. 180–223.
- Nei M., Kumar S. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford Univ. Press. 333 p.
- Nelson G.J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law // Syst. Zool. Vol. 27. No. 3. P. 324–345.
- Nelson G. 2008. Foreword // D.M. Williams, M.C. Ebach. Foundations of Systematics and Biogeography. Berlin-N.Y.: Springer. P. VII–VIII.
- Nelson G., Platnick N. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. N.Y. 567 p.
- Neusser T. P., Martynov A.V., Schrödl M. 2009. Heartless and primitive? 3D reconstruction of the polar acochlidian gastropod *Asperspina murmanica* // Acta Zoologica (Stockholm). Vol. 90. P. 228–245.
- Nielsen C. 1979. Larval ciliary bands and metazoan phylogeny // Fortschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch. Vol. 1. P. 178–184.
- Nielsen C. 1995. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla. Oxford: Oxford Univ. Press.

- Nielsen C. 2001. Animal Evolution: interrelationships of the living phyla. 2nd ed. Oxford Univ. Press. 568 p.
- Nielsen C., Nørrevang A. 1985. The trochaea theory: an example of life cycle phylogeny // S. Conway-Morris, J.D. George, R. Gibson, H.M. Platt (eds.). The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford, UK: Clarendon Press. P. 297–309.
- Nielsen C., Haszprunar G., Ruthensteiner B., Wanninger A. 2007. Early development of the aplacophoran mollusc *Chaetoderma* // Acta Zoologica (Stockholm). Vol. 88. P. 231–247.
- Odhner N.H. 1934. The Nudibranchiata. British Antarctic (“Terra Nova”) Expedition, 1910 // British Museum (Natural History) Natural History Report. Zoology. Vol. 7. P. 229–310.
- Odhner N.H. 1939. Opisthobranchiate Mollusca from the western and northern coasts of Norway // Det Kongelige Norske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Vol. 1. P. 1–93.
- Oken L. 1809–1811. Lehrbuch der Naturphilosophie. Jena. 782 S.
- Olson S.L. 1973. Evolution of the rails of the South Atlantic Islands (Aves: Rallidae) // Smithsonian. Contr. Zool. Vol. 152. P. 1–53.
- Ontogeny and systematics. 1988. / C.J. Humphries (ed.). N.Y.: Columbia Univ. Press. 236 p.
- Owen R. 1848. The archetype and homologies of the vertebrate skeleton. London: Richard & John E. Taylor. 203 p.
- Owen R. 1855. Principes d’ostéologie comparée ou recherches sur l’archétype. Paris. 440 p.
- Pagel M. 2004. Limpets break Dollo’s Law // Trends Ecol. Evol. Vol. 19. P. 278–280.
- Parkhaev P.Y. 2008. The early Cambrian radiation of Mollusca // W.F. Ponder, D.R. Lindberg (eds.). Phylogeny and evolution of the Mollusca. Berkeley: Univ. of California Press. P. 33–69.
- Passamanek Y., Halanych K.M. 2006. Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: evidence of lophophorate polyphyly // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 40. P. 20–28.
- Pennisi E. 1997. Haeckel’s embryos: fraud rediscovered // Science. Vol. 277. P. 1435.
- Perrier E. 1881. Colonies animales et la formation des organismes. Libr. Académie de Médecine. Paris. 798 p.
- Perron F.E., Turner F.D. 1977. Development, metamorphosis, and natural history of the nudibranch *Doridella obscura* Verrill (Corambidae: Opisthobranchia) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 27. P. 171–185.
- Peters D.S., Gutmann W.F. 1973. Modellvorstellung als Hauptelement phylogenetischer Methodik // Phylogenetische Rekonstruktionen – Theorie und Praxis. S. 26–38.
- Peterson K.J., Eernisse D.J. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // Evol. Dev. Vol. 3. P. 170–205.
- Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. 2009. / D. Whitman, T.N. Ananthakrishnan (eds.). Enfield: Science Publishers. 904 p.
- Philip G.K., Creevey C.J., McInerney J.O. 2005. The Opisthokonta and the Ecdysozoa may not be clades: stronger support for the grouping of plant and animal than for animal and fungi and stronger support for the Coelomata than Ecdysozoa // Mol. Biol. Evol. Vol. 22. P. 1175–1184.
- Philippe H., Lartillot N., Brinkmann H. 2005. Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia // Mol. Biol. Evol. Vol. 22. P. 1246–1253.
- Philippe H., Brinkmann H., Martinez P., Riutort M., Baganà J. 2007. Acoel flatworms are not Platyhelminthes: evidence from phylogenomics // PLoS ONE 2(8): e717.
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? // Trends Ecol. Evol. Vol. 20. P. 481–486.
- Pigliucci M. 2007. Do we need an extended evolutionary synthesis? // Evolution. Vol. 61. P. 2743–2749.
- Pigliucci M. 2009. An extended synthesis for evolutionary biology // The Year in Evolutionary Biology. Ann. N.Y. Acad. Sci. Vol. 1168. P. 218–228.
- Pigliucci M., Murren C.J. 2003. Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? // Evolution. Vol. 57. P. 1455–1464.

- Pigliucci M., Murren C.J., Schlichting C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation // *J. Exp. Biol.* Vol. 209. P. 2362–2367.
- Pisani D., Benton M.J., Wilkinson M. 2007. Congruence of morphological and molecular phylogenies // *Acta Biotheor.* Vol. 55. P. 269–281.
- Platnick N.I. 1980. Philosophy and the transformation of cladistics // *Syst. Zool.* Vol. 28. No. 4. P. 537–546.
- Pleijel F., Dahlgren T.G., Rouse G.W. 2009. Progress in systematics: from Siboglinidae to Pogonophora and Vestimentifera and back to Siboglinidae // *C. R. Biologies.* Vol. 332. P. 140–148.
- Pojeta J. 1980. Molluscan phylogeny // *Tulane Studies in Geology and Paleontology.* Vol. 16. P. 55–80.
- Pola M., Cervera L., Gosliner T.M. 2007. Phylogenetic relationships of Nembrothinae (Mollusca: Doridacea: Polyceridae) inferred from morphology and mitochondrial DNA // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 43. Vol. 3. P. 726–742.
- Pola M., Gosliner T.M. 2010. The first molecular phylogeny of cladobranchian opisthobranchs (Mollusca, Gastropoda, Nudibranchia) // *Mol. Phylogenet. Evol.* Vol. 56. No. 3. P. 931–941.
- Prigogine I., Stengers I. 1984. Order out of chaos: Man's new dialogue with nature. Toronto and N. Y.: Bantam Books. 349 p.
- Pross A. 1980. Untersuchungen zur Gliederung von *Lingula anatina* (Brachiopoda). — Archimerie bei Brachiopoden // *Zool. Jb., Anat. Ontog. Tiere.* Bd. 103. S. 250–263.
- Purschke G. 2002. On the ground pattern of Annelida // *Org. Div. Evol.* Vol. 2. P. 181–196.
- Raff R.A. 1996. The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago: Univ. of Chicago Press. 520 p.
- Raff R.A. 2008. Origins of the other metazoan body plans: the evolution of larval forms // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* Vol. 363. P. 1473–1479.
- Raff R.A., Kaufman T.C. 1983. Embryos, genes, and evolution: the developmental-genetic basis of evolutionary change. Macmillan Publishing. 395 p.
- Randsholt N.B., Santamaria P. 2008. How *Drosophila* change their combs: the Hox gene *Sex combs reduced* and sex comb variation among *Sophophora* species // *Evol. Dev.* Vol. 10. No. 1. P. 121–133.
- Rasnysyn A.P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // *Contr. Zool.* Vol. 66. No. 1. P. 3–41.
- Ramirez M.J., Coddington J.A., Maddison W.P. et al. 2007. Linking of digital images to phylogenetic data matrices using a morphological ontology // *Syst. Biol.* Vol. 56. P. 283–294.
- Ravaux J., Chamoy L., Shillito B. 2000. Synthesis and maturation processes in the exoskeleton of the vent worm *Riftia pachyptila* // *Mar. Biol.* Vol. 136. P. 505–512.
- Regier J.C., Shultz J.W., Zwick A., Hussey A., Ball B., Wetzer R., Martin J.W., Cunningham W.C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences // *Nature.* Vol. 463. P. 1079–1084.
- Remane A. 1950. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // *Zool. Anz. Suppl.* Bd. 14. S. 16–23.
- Remane A. 1955. Morphologie als Homologienforschung // *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* Bd. 18. S. 159–183.
- Remane A. 1956. Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik. 2. Aufl. Leipzig: Akad. Verlag. 364 S.
- Rensch B. 1960. The evolution above species level. N.Y.: Columbia Univ. Press. 419 p.
- Rhainds M., Davis D.R., Price P.W. 2009. Bionomics of bagworms (Lepidoptera: Psychidae) // *Ann. Rev. Entomol.* Vol. 54. P. 209–226.
- Rice M.E. 1985. Sipuncula: developmental evidence for phylogenetic inference // S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson, H.M. Platt (eds.). *The Origins and Relationships of Lower Invertebrates*, Oxford: Oxford Univ. Press. P. 274–296.

- Richardson M.K. 1995. Heterochrony and the phylotypic period // *Dev. Biol.* Vol.172. P. 412–421.
- Richardson M.K., Hanken J., Gooneratne M., Pieau C., Paynaud A., Selwood L., Wright G. 1997. There is no highly conserved embryonic state in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development // *Anat. Embryol.* Vol. 196. P. 91–106
- Richardson M.K., Jeffery J.E. 2002. Editorial: Haeckel and modern biology // *Theory Biosci.* Vol. 121. P. 247–251.
- Ridley M. 1986. *Evolution and classification. The reformation of cladism.* London, N. Y. 201 p.
- Rieger R.M. 1986. Über den Ursprung der Bilateria: die Bedeutung der Ultrastrukturforschung für ein neues Verstehen der Metazoenentwicklung // *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 79.* S. 31–50.
- Rieger R.M. 1988. Comparative ultrastructure and the Lobatocerebridae: keys to understand the phylogenetic relationship of Annelida and the acoelomates // W. Westheide, C.O. Hermans (eds.). *The ultrastructure of Polychaeta.* Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. P. 373–382.
- Rieger R.M. 1994a. Evolution of the “lower” Metazoa // S. Bengtson (ed.). *Early life on earth. Nobel Symposium 84.* N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 475–488.
- Rieger R.M. 1994b. The biphasic life cycle – a central theme of metazoan evolution // *Amer. Zool.* Vol. 34. P. 484–491.
- Rieppel O. 2006. The taxonomic hierarchy // *Systematist.* Vol. 26. P. 5–9.
- Roff D.A. 1994. The evolution of flightlessness: is history important? // *Evol. Ecol.* Vol. 8. No. 6. P. 639–657.
- Rogozin I.B., Wolf Yu.I., Carmel L., Koonin E.V. 2007. Ecdysozoan clade rejected by genome-wide analysis of rare amino acid replacements // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 24. P. 1080–1090.
- Romer A. 1967. Major steps in vertebrate evolution // *Science.* Vol. 158. P. 1629–1637.
- Rosá D. 1931. *L'ologenese. Nouvelle theorie de l'evolution et de la distribution géographique des êtres vivants.* Paris: Alcan. 368 p.
- Rota-Stabelli O. et al. 2010. Ecdysozoan mitogenomics: evidence for a common origin of the legged invertebrates, the Panarthropoda // *Genome Biol. Evol.* Vol. 2. P. 425–440.
- Roth V.L. 1988. The biological basis of homology // C.J. Humphries (ed.). *Ontogeny and Systematics.* N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 1–26.
- Roth V.L. 1991. Homology and hierarchies: Problems solved and unresolved // *J. Evol. Biol.* Vol. 4. P. 167–194.
- Rouse G.W. 2001. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta, Annelida): formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 132. P. 55–80.
- Rouse G.W., Fauchald K. 1995. The articulation of annelids // *Zool. Scr.* Vol. 24. P. 269–301.
- Rouse G.W., Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes // *Zool. Scr.* Vol. 26. P. 139–204.
- Rouse G.W., Goffredi S.K., Vrijenhoek R.C. 2004. *Osedax*: Boneeating marine worms with dwarf males // *Science.* Vol. 305. P. 668–671.
- Rouse, G.W., Pleijel F. 2001. *Polychaetes.* N.Y.: Oxford Univ. Press. 354 p.
- Rousset V., Rouse G.W., Siddall M.E., Tillier A., Pleijel F. 2004. The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida), inferred from 18S rRNA, 28S rRNA, and morphological data // *Cladistics.* Vol. 20. P. 518–533.
- Roux W. 1895. *Einleitung* // Roux's Arch. *Entwicklungsmech. Org.* Bd. 1. S. 1–42.
- Roux W. 1896. *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.* Leipzig: Engelmann. Bd. 1, 816 S.; Bd. 2, 1075 S.
- Roy S.W., Gilbert W. 2005. Resolution of a deep animal divergence by the pattern of intron conservation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 102. P. 4403–4408.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. 2004. *Invertebrate Zoology: A functional evolutionary approach.* 7th Ed. Thomson, Brooks/Cole. 963 p.
- Saint-Hilaire E.G. 1830. *Principes de philosophie zoologique etc.* Paris. 226 p.

- Salvini-Plawen L. v. 1972. Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken: Die Beziehungen der Caudofoveata und der Solenogastres als Aculifera, als Mollusca und als Spiralia // Z. wiss. Zool. Bd. 184. S. 205–394.
- Salvini-Plawen L. v. 1981. On the origin and evolution of the Mollusca // Att. Convegna Linnei. Vol. 49. P. 235–293.
- Salvini-Plawen L. v. 1985. Early evolution and the primitive groups // E.R. Trueman, M.R. Clarke (eds.). The Mollusca. Vol. 10. Evolution. Orlando: Academic Press. P. 59–150
- Salvini-Plawen L. v. 1990. Origin, phylogeny and classification of the phylum Mollusca // Iberus. Vol. 9. P. 1–33.
- Salvini-Plawen L. v. 2000. What is convergent/homoplastic in Pogonophora // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol. 38. P.133–147.
- Sander K. 1983. The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis // B.C. Goodwin, N. Holder, C.C. Wylie (eds.). Development and evolution. The Sixth Symposium of the British Society for Developmental Biology. Cambridge: Univ. Press.
- Sato A., Rickards B., Holland P.W.H. 2008. The origins of graptolites and other pterobranchs: a journey from 'Polyzoa' // Lethaia. Vol. 41. P. 303–316.
- Scheltema A.H. 1993 Aplacophora as progenetic aculiferans and the coelomate origin of mollusks as the sister taxon of Sipuncula // Biol. Bull. Vol. 184. P. 57–78.
- Schepotieff A. 1907. Die Anatomie von *Cephalodiscus* // Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere. Vol. 24. P. 553–608.
- Schmalhausen I.I. 1949. Factors of Evolution. Blakiston, Philadelphia.
- Schimkewitsch W. 1906. Über die Periodizität in den System der Pantopoda // Zool. Anz. Bd. 30. S. 1–22.
- Schimkewitsch W. 1909. Nochmals über die Periodizität in dem System der Pantopoden // Zool. Anz. Bd. 34. S. 1–13.
- Schindewolf O.H. 1936. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin. 108 S.
- Schindewolf O.H. 1950. Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung – Organische Stammesentwicklung – Biologische Systematik. 506 S.
- Scholtz G. 2005. Homology and ontogeny: Pattern and process in comparative developmental biology // Theor. Biosci. Vol. 124. P. 121–143.
- Schram F.R. 1991. Cladistic analysis of metazoan phyla and the placement of fossil problematica // A.M. Simonetta, S. Conway-Morris (eds.). The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. P. 35–46
- Schram F.R. 2004. More than a few model species // Contrib. Zool. Vol. 73. No. 4.
- Schram F.R. 2004. Review on The Development of Animal Form, by A. Minelli // Contributions to Zoology. Vol. 73. No. 4.
- Schrödl M., Neusser T. 2010. Towards a phylogeny and evolution of Acochlidia (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 158. No. 1. P. 124–154.
- Schwabe E. 2008. A summary of reports of abyssal and hadal Monoplacophora and Polyplacophora (Mollusca) // Zootaxa. No. 1866. P. 205–222.
- Schulze A. 2003. Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from morphology // Zool. Scr. Vol. 32. P. 321–342.
- Scotland R.W., Olmstead R.G., Bennett J.R. 2003. Phylogeny reconstruction: The role of morphology // Syst. Biol. Vol. 52. P. 539–548.
- Sears K.E. 2009. Differences in the timing of prechondrogenic limb development in mammals: the marsupial-placental dichotomy resolved // Evolution. Vol. 63. No. 8. P. 2193–2200.
- Sedgwick A. 1884. On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions // Quart. J. Micr. Scien. Vol. 24. P. 43–83.
- Sedgwick A. 1909. The influence of Darwin on the study of animal embryology // A.C. Seward (ed.). Darwin and Modern Science. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 171–184.

- Seilacher A., Gunji P.Y. 1993. Morphogenetic countdowns in heteromorph shells // Neue Jarbuch. Geol. Paläont. Abh. Bd. 190. No. 2–3. S. 237–265.
- Serres E. 1824. Explication du système nerveux des animaux invertébrés // Ann. Sci. Nat. Vol. 3. P. 377–380.
- Serres E. 1830. Anatomic transcendante—Quatrième mémoire: Loi de symétrie et de conjugaison du système sanguin // Ann. Sci. Nat. Vol. 21. P. 5–49.
- Severtzov A.N. 1931. Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena: G. Fischer Verlag. 371 S.
- Shen X., Ma X., Ren J., Zhao F. 2009. A close phylogenetic relationship between Sipuncula and Annelida evidenced from the complete mitochondrial genome sequence of *Phascolosoma esculenta* // BMC Genomics. Vol. 10. P. 136.
- Shigeno S., Sasaki T., Moritaki T. 2008. Evolution of the cephalopod head complex by assembly of multiple molluscan body parts: evidence from *Nautilus* embryonic development // J. Morph. Vol. 269. P. 1–17.
- Shull A. 1936. Evolution. N.Y.: McGraw-Hill Book Co. 312 p.
- Sibatani A. 1987. Molecular biology: a structuralist revolution // Riv. Biol. Vol. 87. P. 373–397.
- Siewing R. 1967. Discussionbeitrag zur Phylogenie der Coelomaten // Zool. Anz. Bd. 179. S. 132–176.
- Siewing R. 1969. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg: P. Parey. 531 S.
- Siewing R. 1972. Zur Deszendenz der Chordaten Erwiederung und Versuch einer Geschichte der Archicoelomaten // Z. zool. Syst. Evol.-Forsch. Bd. 10. S. 267–291.
- Siewing R. 1974. Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem. Die Körpergliederung bei *Phoronis mülleri* de Selys-Longchamps (Phoronida) // Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ont. Bd. 92. S. 275–318.
- Siewing R. 1980. Das Archicoelomatenkonzept // Zool. Jb., Anat. Ontog. Tiere. Bd. 103. S. 439–482.
- Simpson G.G. 1953. The major features of evolution. NY.: Columbia Univ. Press. 434 p.
- Simpson G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. NY.: Columbia Univ. Press. 247 p.
- Slack J.M.W., Holland P.W.H., Graham C.F. 1993. The zootype and the phylotypic stage // Nature. Vol. 361. P. 490–492.
- Slikas B., Olson S.L., Fleischer R.C. 2002. Rapid, independent evolution of flightlessness in four species of Pacific Island rails (Rallidae): an analysis based on mitochondrial sequence data // J. Avian Biol. Vol. 33. No. 1. P. 5–14.
- Smirthwaite J.J., Rundle S.D., Bininda-Emonds O.R.P. 2007. An integrative approach identifies developmental sequence heterochronies in freshwater basommatophoran snails // Evol. Dev. Vol. 9. No. 2. P. 122–130.
- Smirthwaite J.J., Rundle S.D., Spicer J.I. 2009. The use of developmental sequences for assessing evolutionary change in gastropods // Amer. Malacol. Bull. Vol. 27. No. 1–2. P. 105–111.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A. 1963. Principles of numerical taxonomy. San-Francisco and London: W.H. Freeman and Co. 359 p.
- Sørensen M.V., Funch P., Willerslev E., Hansen A.J., Olesen J. 2000. On the phylogeny of the Metazoa in the light of Cycliophora and Micrognathozoa // Zool. Anz. Vol. 239. P. 297–318.
- Sørensen M.V., Hebsgaard M.B., Heiner I., Glenner H., Willerslev E., Kristensen R.M. 2008. New data from an enigmatic phylum: evidence from molecular sequence data supports a sister-group relationship between Loricifera and Nematomorpha // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol. 46. No. 3. P. 231–239.
- Stark D. 1978–1982. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Bd. 1–3. Berlin: Springer-Verlag.
- Steadman D.W. 1995. Prehistoric extinctions of Pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology // Science. Vol. 267. No. 5201. P. 1123–1131.

- Taylor B. 1998. Rails: A guide to the rails, crakes, gallinules, and coots of the world. New Haven: Yale Univ. Press. 600 p.
- Telford M.J., Bourlat S., Economou A., Papillon D., Rota-Stabelli O. 2008. The evolution of the Ecdysozoa // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. Vol. 363. P. 1529–1537.
- The New Systematics. 1940. Ed. Huxley J. London: Oxford Univ. Press. 583 p.
- Ulrich W. 1950. Über die systematische Stellung einer neuer Tierklasse (Pogonophora E.K. Johansson) // Sitz. Deutsch. Wiss. Berlin: Math.-natur. Kl. S. 1–25.
- Ulrich W. 1951. Vorschläge zu einer Revision der Grosseinteilung des Tierreiches // Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 215–271.
- Ulrich W. 1972. Die Geschichte des Archicoelomatenbegriffs und die Archicoelomatennatur der Pogonophoren // Z. zool. Syst. Evol.-Forsch. Bd. 10. S. 301–320.
- Urbanek A. 1986. The enigma of graptolite ancestry: lesson from a phylogenetic debate // A. Hoffman, M. Nitecki (eds.). Problematic Fossil Taxa. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 184–225.
- Urbanek A., Dilly P.N. 2000. The stolon system in *Rhabdopleura compacta* (Hemichordata) and its phylogenetic implications // Acta Palaeontol. Pol. Vol. 45. No. 3. P. 201–226.
- Uschakov P. 1933. Eine neue Form aus der Familie Sabellidae (Polychaeta) // Zool. Anz. Bd. 104. S. 205–208.
- Vadon C. 1990. *Ophiozonella novaecaledoniae* n. sp. (Ophiuroidea: Echinodermata): description, ontogeny and phyletic position // J. Nat. Hist. Vol. 24. P. 165–179.
- Valdés Á. 2002a. A phylogenetic analysis and systematic revision of the cryptobranch dorids (Mollusca, Nudibranchia, Anthobranchia) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 136. No. 4. P. 535–636.
- Valdés Á. 2002b. Phylogenetic systematics of '*Bathydoris*' s.l. Bergh, 1884 (Mollusca, Nudibranchia), with the description of a new species from New Caledonian deep waters // Can. J. Zool. Vol. 80. No. 6. P. 1084–1099.
- Valdés Á., Bouchet P. 1998. A blind abyssal Corambidae (Mollusca, Nudibranchia) from the Norwegian Sea, with a reevaluation of the systematics of the family // Sarsia. Vol. 83. No. 1. P. 15–20.
- Valentine J.W. 1995. Why no new phyla after the Cambrian? Genome and ecospace hypotheses revisited. Palaios. Vol. 10. P. 190–194.
- Valentine J.M. 2004. On the Origin of Phyla. Univ. of Chicago Press. 614 p.
- Valentine J.M., Collins A.G. 2000. The significance of moulting in Ecdysozoan evolution // Evol. Dev. P. 152–156.
- Vinther J., Nielsen C. 2005. The Early Cambrian *Halkieria* is a mollusc // Zool. Scr. Vol. 34. P. 81–89.
- Vogt L. 2008. The linguistic problem in morphology: updating the Linnean heritage // Updating the Linnean Heritage: names as tools for thinking about animals and plants. Padova, Italy 29th–30th May 2008. P. 8–9.
- Vogt L. 2009. The future role of bio-ontologies for developing a general data standard in biology: chance and challenge for zoo-morphology // Zoomorphology. Vol. 128. P. 201–217.
- Vonnemann V., Schrödl M., Klussmann-Kolb A., Wägele H. 2005. Reconstruction of the phylogeny of the Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) by means of 18S and 28S rRNA gene sequences // J. Moll. Stud. Vol. 71. P. 113–125.
- Waddington C.H. 1942. Canalisation of development and the inheritance of acquired characters // Nature. Vol. 150. P. 563–565.
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. Vol. 7. P. 118–126.
- Waddington C.H. 1968. The basic ideas of biology // C.H. Waddington (ed.). Towards a theoretical biology. Vol. 1: Prolegomena. Edinburgh: Edinburgh Univ. Press. P. 1–32.
- Wägele H., Willan R. 2000. Phylogeny of the Nudibranchia // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 130. No. 1. P. 83–181.

- Wägele J.W. 2005. Foundations of phylogenetic systematics. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 365 p.
- Wägele J.W., Erikson T., Lockhart P., Misof B. 1999. The Ecdysozoa: artifact or monophylum? // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol. 37. P. 211–223.
- Wägele J.W., Letsch H., Klussmann-Kolb A., Mayer C., Misof B., Wägele H. 2009. Phylogenetic support values are not necessarily informative: the case of the Serialia hypothesis (a mollusk phylogeny) // Front. Zool. Vol. 6. P. 12.
- Wägele J.W., Misof B. 2001. On quality of evidence in phylogeny reconstruction: a reply to Zrzavy Á “s defence of the ‘Ecdysozoa’ hypothesis // J. Zool. Syst. Evol. Research. Vol. 39. P. 165–176.
- Wake M.H. 1994. The use of unconventional morphological characters in analysis of systematic patterns and evolutionary processes // L. Grande, O. Rieppel (eds.). Interpreting the hierarchy of nature: from systematic patterns to evolutionary process theories. N.Y.: Academic Press. P. 173–200.
- Wallberg A., Curini-Galletti M., Ahmadzadeh A., Jondelius U. 2007. Dismissal of Acoelomorpha: Acoela and Nemertodermatida are separate early bilaterian clades // Zool. Scr. Vol. 36. P. 509–523.
- Wallace A.R. 1855. On the law which has regulated the introduction of new species // Ann. Mag. Nat. Hist. 2nd Series. Vol. 16. P. 184–196.
- Warwick R.M. 2000. Are loriciferans paedomorphic (progenetic) priapulids? // Vie Milieu. Vol. 50. No. 3. P. 191–193.
- Webb M. 1964. The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora) // Sarsia. Vol. 15. P. 33–36.
- Weber H. 1958. Konstruktionmorphologie // Zool. Jahrb., Abt. Zool. Physiol. Bd. 68. S. 1–112.
- Webster G., Goodwin B.C. 1982. The origin of species: a structuralist approach // J. Soc. Biol. Struct. Vol. 5. P. 15–47.
- Webster G., Goodwin B.C. 1996. Form and transformation: generative and relational principles in biology. Cambridge Univ. Press. 287 p.
- Webster M., Zelditch M.L. 2005. Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond // Paleobiology. Vol. 31. No. 3. P. 354–372.
- Westheide W., Rieger R. 2006. Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere. 2. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag.
- Weston P.H. 1988. Indirect and direct methods in systematics // C.J. Humphries (ed.). Ontogeny and systematics. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 27–56.
- Wheeler Q.D. 2005. Losing the plot: DNA “barcodes” and taxonomy // Cladistics. Vol. 21. P. 405–407.
- Wheeler Q.D. 2008. Undisciplined thinking: morphology and Hennig’s unfinished revolution // Syst. Entomol. Vol. 33. P. 2–7.
- Whitfield J. 2008. Postmodern evolution? // Nature. Vol. 455. P. 281–284.
- Whitman C.O. 1919. Orthogenetic evolution in pigeons. (posthumous works of Charles Otis Whitman, edited by O. Riddle). Vol. 1 // Carnegie Institution of Washington. Publ. No. 257. 194 p.
- Whitman D.W., Agrawal A.A. 2009. // D. Whitman, T.N. Ananthakrishnan (eds.). Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. Enfield: Science Publishers. P. 1–63.
- Wiens J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction // Syst. Biol. Vol. 53. P. 653–661.
- Wiens J.J., Bonnet R.M., Chippindale P.T. 2005. Ontogeny discombobulates phylogeny: paedomorphosis and higher-level salamander relationships // Syst. Biol. Vol. 54. No. 1. P. 91–110.
- Wiley E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. N.Y. 439 p.
- Wiley E.O., Siegel-Causey D., Brooks D.R., Funk V.A. 1991. The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures. Lawrence, Kansas: Museum of Natural History, Dyche Hall, The University of Kansas. 158 p.

- Willey A. 1902. Contribution to the natural history of the pearly *Nautilus* // A. Willey (ed.) Zoological Results Based on Material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere, collected during the years 1895, 1896 and 1897. Cambridge: Cambridge Univ. Press. Vol. 6. P. 75–83, 691–830.
- Williams D.M., Ebach M.C. 2008. Foundations of Systematics and Biogeography. Berlin-N.Y.: Springer. 309 p.
- Wilson N.G., Rouse G.W., Giribet G. 2010. Assessing the molluscan hypothesis Serialia (Monoplacophora + Polyplacophora) using novel molecular data // Mol. Phyl. Evol. Vol. 54. P. 187–193.
- Wolf Y.I., Rogozin I.B., Koonin E.V. 2004. Coelomata and not Ecdysozoa: evidence from genome-wide phylogenetic analysis // Genome Res. Vol. 14. P. 29–36.
- Wollscheid-Lengeling E., Boore J., Brown W., Wägele H. 2001. The phylogeny of Nudibranchia (Opisthobranchia, Gastropoda, Mollusca) reconstructed by three molecular markers // Org. Div. Evol. Vol. 1. No. 4. P. 241–256.
- Wood S.W. 1994. A hierarchical theory of systematics // Evol. Theor. Vol. 10. P. 273–277.
- Yang Q., Ma J.Ye., Sun X. Ya., Cong P. 2007. Phylochronology of early metazoans: combined evidence from molecular and fossil data // Geol. J. Vol. 42. P. 281–295.
- Yochelson Y., Flower R.H., Webers G.F. 1973. The bearing of the new Late Cambrian monoplacophoran genus *Knightoconus* upon the origin of the Cephalopoda // Lethaia. Vol. 6. P. 275–310.
- Yoshioka P.M. 1986. Life history patterns of the dorid nudibranchs *Doridella steinbergae* and *Corambe pacifica* // Mar. Ecol. Progress Series. Vol. 31. P. 179–184.
- Young J.Z. 1965. The central nervous system of *Nautilus* // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 249. P. 1–25.
- Young C.M., Vasquez E., Metaxas A., Tyler P.L. 1996. Embryology of vestimentiferan tube worms from deep-sea methane/sulphide seeps // Nature. Vol. 381. P. 514–516.
- Zelditch M.L. (ed.). 2001. Beyond heterochrony: the evolution of development. N.Y.: Wiley. 371 p.
- Zheng J., Rogozin I.B., Koonin E.V., Przytycka T.M. 2007. Support for the Coelomata clade of animals from a rigorous analysis of the pattern of intron conservation // Mol. Biol. Evol. Vol. 24. No. 11. P. 2583–2592.
- Zimmermann W. 1959. Die Methoden der Phylogenetik // Die Evolution der Organismen. Bd. 2. Aufl. 2. Stuttgart. S. 25–102.
- Zoological Record for 1905 (Vol. 42). 1906. / D. Sharp (ed.). London: Printed for the Zoological society. 1218 p.
- Zrzavy Á. 2001. Ecdysozoa versus Articulata: clades, artifacts, prejudices // J. Zool. Syst. Evol. Res. Vol. 39. P. 159–163.

