

VI. ТЕОРЕТИЧНА БІОЛОГІЯ

УДК 576.12+577.4:100.7

Я. Н. Данько

ТАК ЛИ ВАЖНА ГЕТЕРОХРОНИЯ ДЛЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ НОВЫХ ГРУПП?

Сумской государственной педагогический университет им. А. С. Макаренко

Ставшее традиционным в прошлом веке значение слова «гетерохрония» и сопутствующий понятийный аппарат возникли в основном благодаря работам де Бира, Гулда и Альберча. Все это время на гетерохронию смотрели как на важный механизм эволюционных изменений. Представленный здесь анализ вскрывает противоречия между принятыми аналитическими каркасами для описания гетерохронии и позволяет усомниться в целесообразности использования этого понятия. В то же время более узкое значение, которое термин «гетерохрония» получил в биологии развития делает его достаточно полезным.

Ключевые слова: гетерохрония, рекапитуляция, неотения, прогенез.

Понятие гетерохронии за свою менее чем полуторастолетнюю историю успело сменить несколько значений. Введено оно было в 1875 Эрнстом Геккелем и было призвано объяснить определенные отклонения от «биогенетического закона». Поэтому стоит освежить в памяти основные утверждения этого «закона». Здесь нам пригодится придуманная самим Геккелем алфавитная аналогия [8]. Если последовательно обозначить буквами латинского алфавита А, В, С, ... , Q ряд форм в некоторой эволюционной линии, то, как выражался Геккель, в индивидуальной эволюции, или отогении, будет в идеале наблюдаться соответствующий ряд стадий от А до Q. Следует обратить внимание, что в первом ряду речь идет о взрослых организмах, стадии онтогенеза во втором ряду соответствуют как раз им. Это повторение в онтогенезе признаков именно взрослых предков называется *рекапитуляцией*. Воспроизведение предковых форм по мнению Геккеля носит столь правильный характер, что позволяет сформулировать «*основной биогенетический закон*»: «*онтогенез организма есть рекапитуляция филогенеза данного вида*». Геккель, разумеется, прекрасно понимал, что рекапитуляция в полном объеме совершенно невозможна: некоторые из стадий могут выпадать, другие – модифицироваться. Кроме того, требуется специальный процесс «сжатия», сокращения времени каждой из стадий онтогенеза. Действительно, согласно взглядам Геккеля следующий шаг эволюции, обозначим его буквой R, требует добавления в конце

онтогении соответствующей стадии, следующий – еще одной... Время же, отведенное на осуществление онтогенеза ограничено, что и определяет необходимость «сжатия».

Таким образом, для выполнения биогенетического закона, рекапитуляции филогенеза, необходимо:

1. Сохранение в онтогенезе вообще и в эмбриогенезе в частности признаков взрослых предков.
2. Нарастание онтогенеза с конца путем добавления следующего шага филогенеза в конец онтогении.
3. Сжатие онтогении для усвоения новой конечной стадии.

У биогенетического закона было много влиятельных противников и защитников. Но, вернемся к гетерохронии. По Геккелю гетерохрония наблюдается тогда, когда последовательность стадий онтогении отличается от последовательности, в которой признаки возникли в эволюции. Например, язык в онтогенезе млекопитающих формируется до зубов, а в филогенезе позвоночных – после. Геккель объяснял гетерохронию необходимостью приспособлений к эмбриональным условиям.

Следующий шаг в развитии понятия гетерохронии был сделан британским эволюционным эмбриологом де Биром. По де Биру стадии развития могут не только меняться местами, но и протекать быстрее или медленнее, чем у предковых форм. В своей выдающейся книге «Эмбрионы и предки» он рассмотрел восемь возможных эволюционных последствий гетерохронии [2]. Таким образом, гетерохрония из досадного обстоятельства, мешающего реконструкции филогении, у де Бира превратилась в мощный механизм эволюционных изменений. То, что гетерохрония – нарушение биогенетического закона де Бира несколько не беспокоило, так как он был уверен в его ошибочности.

Дополнительное значение появившееся благодаря де Биру у понятия гетерохронии – относительное ускорение и замедление – придало делу неожиданный оборот. Как мы помним, третьим условием выполнения биогенетического закона является сжатие, ускорение эмбриогенеза – а это есть гетерохрония по де Биру! Таким образом, из нарушителя гетерохрония превратилась в необходимое условия соблюдения биогенетического закона. Известный палеонтолог и эволюционист Джей Гулд развил эту идею в своей очень влиятельной книге «Онтогения и филогения» [3].

Гулд пытается спасти идею рекапитуляции несколькими способами. Так, он отказывается от ее универсальности, отдавая ей лишь около половины случаев эволюционных изменений. Далее, он соглашается на повторение эмбриональных стадий вместо рекапитуляции взрослых, утверждая, что

различие непринципиально. И, самое главное, в гетерохронии он находит необходимый для рекапитуляции активный механизм сжатия онтогенеза. Мне аргументация Гулда убедительной не кажется, а сам биогенетический закон представляется в корне ошибочной, хотя и захватывающей идеей, но развитие этой темы не представляется уместным в данной статье.

Вообще же «Онтогения и филогения» в гораздо большей степени чем защитой рекапитуляции повлияла на эволюционную мысль «часовой» моделью и классификацией гетерохроний. Модель часов является, как выражается Клингенберг [4], аналитическим каркасом для рассмотрения гетерохронии. Модель состоит из половинки циферблата, двух стрелок и двух шкал: для размера и формы соответственно. Вообще-то, шкал три – горизонталь этих странных часов соответствует времени идущему на половое созревание. Для пользования моделью нужно еще согласиться, что филогенез – это последовательность взрослых форм. Это соглашение самоочевидным ни в коем случае не является: гораздо логичнее филогению вслед за Гарстангом считать последовательностью полных онтогений, а не только их дефинитивных стадий. Однако, подход Гулда имеет и вполне очевидное преимущество: простоту. Теперь нужно выставить эти Гулдовы часы на «12» по шкалам размера и формы для особей некоторого предкового вида в момент достижения ими зрелости. Если в возникновении видов-потомков принимала участие гетерохрония, то стрелки на часах этих видов изменят положение. Если соматическое развитие потомков пошло дальше предков, то это *пераморфоз* (Гулд предпочитает говорить «рекапитуляция»), остановилось раньше – *педоморфоз*. Пераморфоз достигается либо за счет замедления созревания (*гиперморфоз*), либо в результате ускорения соматического роста (*акселерация*). Педоморфоз же получается либо на пути ускорения созревания (*прогенез*) либо – замедления соматического развития (*неотения*).

Альберч с соавторами (среди которых, кстати, и Гулд) предложили еще один «аналитический каркас» для гетерохронии с целью, как они утверждают, сформулировать часовую модель в количественных терминах [10]. На самом деле это не просто изменение формулировки, но и изменение концепции. Вместо того, чтобы сравнивать предков и потомков на одной, дефинитивной, стадии развития Альберч рассматривает всю онтогенетическую траекторию – множество точек в многомерном пространстве, измерения которого – морфологические параметры и возраст. Четыре упомянутых выше вида гетерохронии в этом случае получаются в результате изменений углового коэффициента (скорости роста) или длины онтогенетической траектории. К ним вполне естественным образом добавляются еще два: сдвиг начала развития структуры на более ранние (*predisplacement*) или поздние стадии

(postdisplacement). Этим двум видам гетерохроний отвечают соответствующие смещения онтогенетической траектории. Таким образом, термины остались теми же, но основания для их употребления изменились. Сравнение дефинитивных стадий у Гулда у Альберча было заменено на сравнение процессов. Это кажущееся безобидным изменение привело к изрядной путанице. Как заметил Клингенберг, «... неотения у одного автора может оказаться гиперморфозом у другого» [4].

Несмотря на указанную путаницу, понятие гетерохронии продолжает успешно существовать. Возможно, оно настолько полезно, что трудности окупаются с лихвой. Так ли это? Рассмотрим конкретные случаи.

Неоднократно высказывались смелые идеи о выдающейся роли гетерохронии в возникновении новых групп организмов. Так, например, де Бир [2] утверждал, что насекомые могут быть неотеническими личинками многоножек. Действительно, личинки многоножек, как и взрослые насекомые, имеют по три пары ходильных конечностей. Но молекулярно-филогенетический анализ показал, что насекомые лишь достаточно отдаленно родственны многоножкам. На самом деле насекомые являются одной из ветвей ракообразных, так что, с точки зрения происхождения, их следовало бы включить в состав Crustacea [6]. Чтобы избежать лишних волнений этого не сделано, а парафилетичных Ракообразных плюс Насекомых объединили в группу Pancrustacea. Многоножки же являются сестринской группой Pancrustacea, так что, если их гипотетические неотенические личинки и дали кому-нибудь начало, то точно не насекомым.

Генетические же механизмы, необходимые для изменения числа конечностей раков при переходе к насекомым уже отчасти известны. Причем никакой гетерохронии тут не просматривается. Избавление от «лишних» конечностей состоялось около 400 млн. лет назад. Вероятно, гексаподный план строения насекомых возник на базе ракообразного предка в два этапа [9]. На первом этапе в результате мутации экспрессия гомеозисных генов *Ubx/AbdA* оказалась ограничена областью протобрюшка. На втором этапе мутации гена *Ubx* привели к тому, что его белок начал подавлять развитие конечностей торакального типа в брюшке за счет репрессии гена *Distal-less (Dll)*, стимулирующего развитие ног у всех членистоногих.

Ошибочность неотенической гипотезы происхождения насекомых, конечно, не опровергает саму идею важности гетерохронии. Рассмотрим одну современную работу, опубликованную в Nature [1]. Как пишут ее авторы: «Мы дали новый убедительный пример того, что изменения путем гетерохронии, пераморфные и педоморфные, были критически важны для возникновения и эволюции птиц». К этому выводу они пришли на основании

изучения возрастных изменений формы черепа у динозавров, ископаемых и современных птиц. На этом материале авторы взялись доказать видимый и невооруженным глазом факт: череп птицы по форме больше напоминает черепа молодых, а не взрослых архозавров, не относящихся к птичьей линии. Напомню, что птицы возникли внутри одной из клад динозавров – эуманирапторов. Не довольствуясь общей идеей они решили детально проследить эволюционные трансформации по изменению положения 45 опорных точек на латеральной стороне черепа. Данные анализировались методом главных компонент. В координатной плоскости, заданной двумя первыми главными компонентами, ответственными за львиную долю изменений, видно, что черепа образуют отчетливые группы. Как и ожидалось, черепа молодых архозавров-неэуманирапторов группируются вместе с эуманирапторами, а взрослых – образуют отдельную группу.

Таким образом, пedomорфные черты в строении птичьего черепа несомненны. Как уже упоминалось, согласно Гулду пedomорфоз достигается либо на пути неотении, либо – прогенеза. Каким же шла эволюция птиц? Для ответа сравнивается длина онтогенетических траекторий. Заметим, что здесь уже применяется формализм Альберча. Поскольку длина онтогенетических траекторий у эуманирапторов и птиц оказывается короче, чем у остальных архозавров, делается вывод что здесь наблюдается пedomорфоз путем прогенеза. Укорочение же онтогении приписывается раннему соматическому созреванию. С этим выводом непросто согласиться. Действительно, результатом ускоренного созревания должно бы быть пedomорфное строение тела, а этого как раз и не наблюдается. Как было показано [7], развитие тела у птиц во многом не пedomорфно, а пераморфно! Более того, если для определения типа гетерохронии пользоваться онтогенетическими траекториями, то легко можно прийти к выводу, что череп у птиц не пedomорфный, а пераморфный. Совершенно аналогичная ситуация уже обсуждалась в связи с неотенией в эволюции человека [4]. Злую шутку здесь играет так называемая смена онтогенетической полярности. Суть в том, что развитие структуры может сначала идти ускоренно, а потом – замедленно по отношению к целому или *vice versa*. Очевидно, что в развитии черепа птицы и человека эта смена полярности происходит позднее, чем у их предков. Поэтому череп птицы и человека будет пераморфным относительно первоначальной онтогенетической полярности. Если же сравнивать дефинитивные стадии – то пedomорфным.

В общем, трансформации черепа, показанные в рассматриваемой работе крайне интересны. В дополнительных материалах к статье есть даже флеш-анимация, наглядно демонстрирующая изменения черепов в направлении от

рептильного к птичьему. Но много ли мы выиграем назвав их гетерохронией, педоморфозом путем прогенеза? Думаю, что ничего. Если, как это широко принято, называть гетерохронией изменения времени появления или скорости развития предковых признаков [5], то в эволюции трудно найти примеры «негетерохронии». Действительно, в эволюции новое возникает обычно путем переделки старого, а следовательно большинство эволюционных изменений по определению нужно считать гетерохронией, остается только узнать, какой именно ее разновидностью. С этим же, как мы знаем, возникают проблемы. Далее, пусть в строении черепа много педоморфного. Что с того? В том же черепе можно без труда найти все остальные гетерохронии. То же самое относится и к телу. Быть может педоморфоз – ключевое событие в эволюции птиц? Вряд-ли, если черепная коробка и педоморфна, то ее содержимое у птиц еще никто не называл педоморфным, а ведь мозги не менее важны чем кости. Да и клюв, такая характерная птичья особенность, тоже пераморфен [1].

Конечно, существует достаточно ситуаций, когда понятие гетерохронии оказывается как нельзя более уместным, например неотенические личинки земноводных. Но это все-таки очень частный случай. Попытка распространить его на ключевые эволюционные события, такие как возникновение новых групп, представляется неудачной. Эвристическая ценность понятия гетерохронии в этом случае довольно близка к нулю.

Упомяну напоследок о следующем изменении значения слова «гетерохрония». Ряд авторов предложили сузить значение слова гетерохрония и считать ею не любые изменения временных параметров развития, а лишь изменения в последовательности морфогенетических событий [11]. Такая гетерохрония, конечно, является интересным полем для исследований. Любопытно, что это по-сути возвращение к Геккелевскому определению.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Birds have paedomorphic dinosaur skulls [Text] / Bhart-Anjan S. Bhullar, Jesús Marugán-Lobón, Fernando Racimo [et al.] // *Nature*. – 2012. – Vol. 487. – P. 223–226.
2. de Beer, G. R. Embryos and ancestors [Text] / G. R. de Beer. – Oxford : Oxford University Press, 1940. – 108 p.
3. Gould, S. J. Ontogeny and Phylogeny [Text] / Stephen Jay Gould. – Cambridge : Harvard University Press, 1977. – 501 p.
4. Klingenberg, C. P. Heterochrony and allometry: The analysis of evolutionary change in ontogeny [Text] / Christian Peter Klingenberg // *Biol. Rev.* – 1998. – Vol. 73. – P. 79–123.
5. McNamara, K. J. Heterochrony [Text] / K. J. McNamara // *Palaeobiology: A synthesis* / Ed. by Derek E. G. Briggs, Peter R. Crowther. – [S. l.] : Blackwell Science, 1997. – P. 111–119.
6. Nielsen, C. *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla* [Text] / Claus Nielsen. – Third edition. – New York : Oxford University Press, 2012. – 402 p.
7. Padian, K. Dinosaurian growth rates and bird origins [Text] / Kevin Padian, Armand J. de Ricqlés, John R. Horner // *Nature*. – 2001. – Vol. 412. – P. 405–408.
8. Richardson, M. K. Haeckel's ABC of evolution and development [Text] / Michael K. Richardson, Gerhard Keuck // *Biol. Rev.* – 2002. – Vol. 77. – P. 495–528.
- 9.

Ronshaugen, M. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan [Text] / Matthew Ronshaugen, Nadine McGinnis, William McGinnis // Nature. – 2002. – 21 February. – Vol. 415. – P. 914–917. **10.** Size and shape in ontogeny and phylogeny [Text] / Pere Alberch, Stephen Jay Gould, George F. Oster, David B. Wake // Paleobiology. – 1979. – Vol. 5, no. 3. – P. 296–317. **11.** Smith, K. K. Heterochrony revisited: The evolution of developmental sequences [Text] / Kathleen K. Smith // Biological Journal of the Linnean Society. – 2001. – Vol. 73. – P. 169–186.

АНОТАЦІЯ

Я. М. Данько. Чи є гетерохронія настільки важливою для утворення нових груп?

Значення слова «гетерохронія», що стало традиційним у минулому столітті, і відповідний понятійний апарат вникли, головним чином, дякуючи роботам де Біра, Гулда та Альберча. Впродовж усього цього часу на гетерохронію дивилися як на важливий механізм еволюційних змін. Аналіз, що тут поданий, висвітлює суперечності, що існують між вживаними для опису гетерохронії аналітичними каркасами, і дозволяє піддати сумніву доцільність використання цього поняття. В той же час, більш вузьке значення, якого термін «гетерохронія» набув у біології розвитку, робить його досить корисним.

Ключові слова: гетерохронія, рекапітуляція, неотенія, прогенез.

SUMMARY

Ya. M. Danko. Is heterochrony so important for arising of new groups?

The meaning of the word 'heterochrony', which become traditional in the last century and related conceptual framework emerged mainly through the works of de Beer, Gould and Alberch. All this time heterochrony is considered as an important mechanism of evolutionary change. The analysis presented here reveals the contradictions between the used analytical frameworks to describe heterochrony and casts doubt on the usefulness of this concept. At the same time, a narrower meaning, which the term 'heterochrony' acquired in developmental biology makes it quite useful.

Key words: heterochrony, recapitulation, neoteny, progenesis.