

УДК 573

КОНЦЕПЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭМБРИОНИЗАЦИИ/ ДЕЗЭМБРИОНИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗОВ

© 2024 г. И.А. Гаврилов-Зимин^{1, 2, *}

¹Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: coccids@gmail.com

Поступила в редакцию 17.04.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята в печать 15.05.2024 г.

Предпринимается попытка проанализировать и обобщить в единую систему взглядов разнообразие гипотез об эволюционном значении эмбрионизации и дезэмбрионизации онтогенезов, а также оценить вклад этих гипотез в понимание филогенеза живых организмов. В ходе такого анализа демонстрируется, что исходная (первичная) эмбрионизация развития представляла собой не адаптацию к тем или иным условиям жизни, а всего лишь один из способов построения многоклеточного тела из оогаметы путем ее палинтомического или синтомического деления. Вторичная эмбрионизация многократно возникает на базе предковых онтогенезов, в которых дробление яйцеклетки (или споры) приводит к появлению самостоятельной, но недоразвитой стадии онтогенеза, сильно отличающейся от взрослого организма; в результате эмбрионизации такие стадии оказываются частично или полностью спрятанными под яйцевыми и/или эмбриональными оболочками. Из всех вариантов эмбрионизации лишь вторичная наружная эмбрионизация (под оболочками яйца, споры, семени или плода) в большинстве изученных случаев создает впечатление прямого эволюционного ответа таксона на меняющиеся условия среды обитания. Полная эмбрионизация недоразвитых стадий онтогенеза (криптометаболия) представляет собой относительно редкое явление и, по-видимому, ограничивает возможности достижения биологического разнообразия. Обратный процесс — вторичная дезэмбрионизация, преждевременное (в сравнении с предковыми группами) завершение эмбриогенеза встречается еще реже и никогда не приводит к полному отказу от эмбрионального способа развития и возврату к архаичным протонемному или сифоносепальному способам формирования многоклеточности.

Ключевые слова: эмбриология, индивидуальное развитие, жизненный цикл, метаморфоз, криптометаболия

DOI: 10.31857/S0042132424050023 **EDN:** OHDUEN

ВВЕДЕНИЕ

Эмбрионизация (=эмбрионализация) онтогенеза — эволюционный переход к развитию организма внутри яйцевых или иных эмбриональных оболочек — и обратный процесс, дезэмбрионизация — преждевременный (в сравнении с предковыми группами) выход организма из таких оболочек — сыграли важную роль в филогенезе многих групп живых организмов. Как и многое другое в естествознании, идея о том, что личинки некоторых животных (особенно насекомых Holometabola) представляют собой зародышей, преждевременно вышедших из яиц, уходит корнями в работы Аристотеля. В его трактате

“О возникновении животных” (IV в. до н. э.) помимо обильных рассуждений о “совершенных” и “несовершенных” зачатках животных, есть и прямое утверждение о том, что насекомые: “...как бы преждевременно рождают яйца, как если бы червь [гусеница насекомых] был мягким, еще растущим яйцом” (Аристотель, 1940, с. 148). Спустя 2000 лет к этой идее, в том числе применительно к другим группам животных, обращаются многие видные зоологи, например, Вильям Гарвей (Harveus, 1651, 1653), Ян Сваммердам (Swammerdam, 1669[1758]), Рудольф Лейкарт (Leuckart, 1851), Пьер ван Бенеден (van Beneden, 1858), И.И. Мечников (Мечников, 1866, 1953), Джон Леббок (Lubbock, 1890), Томпсон Лавне

(Lowne, 1890) и др. В XX в. наиболее яркими выразителями представлений об эмбрионизации/дезембрионизации онтогенеза насекомых были Антонио Берлезе (Berlese, 1913), И.И. Ёжиков (1929, 1953) и А.А. Захваткин (1953а, 1953б). При этом общая эволюционная концепция, анализирующая явления эмбрионизации и дезэмбрионизации, разрабатывалась преимущественно русскоязычными эмбриологами, эволюционистами и теоретиками биологии на протяжении XX в. (Ёжиков, 1929; Шмальгаузен, 1938, 1982; Северцов, 1939; Захваткин, 1953а, 1953б, 1975; Иванова-Казас, 1975, 1977, 1978а, 1978б, 1979, 1981, 1995; Хохряков, 1981; Поливанова, 1979, 1982; Тихомирова, 1991; Notov, 2018 и др.). В зарубежной литературе эта концепция остается по сей день относительно малоизвестной, что лишь отчасти можно объяснить историческими и политическими причинами, например, существенной изоляцией русскоязычных ученых во времена СССР, отсутствием англоязычных переводов статей и книг многих авторов из советских научных школ, а также катастрофически низким финансированием большинства этих школ и издаваемых ими научных журналов.

Однако немаловажный вклад в указанное положение дел приносят также и причины, лежащие полностью в научной плоскости. Первая из этих причин — это чрезмерное смещение интересов многих современных зарубежных и отечественных биологов из области классической биологии в область молекулярно-биохимических исследований и соответствующее доминирование в научной и учебной литературе попыток объяснять эволюцию организмов исключительно процессами, происходящими на субклеточном уровне. Особенно показательно в этом смысле недавнее шеститомное англоязычное издание под редакцией Андреаса Ваннингера “Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates” (2015), в котором, вопреки названию, отсутствуют именно эволюционный и даже сравнительно-эмбриологический подходы. Этот объемный научный трактат представляет собой де-факто сборник компилятивных статей разных авторов (суммарно более 80 сотрудников) по онтогенезу отдельных групп и видов животных, не объединенных какими-либо общими эволюционными идеями и подходами. При этом статьи этого сборника переполнены подробными сведениями о том, как те или иные отдельные гены или группы генов кодируют развитие отдельных признаков единичных, изученных в этом отношении видов той или иной группы животных. Своего “крещендо” этот авангардный подход к делу достигает в пятом томе упомянутого издания, где вся эмбриология и анализ он-

тогенеза насекомых, крупнейшей группы живых организмов (более 1 000 000 видов), по которым за несколько столетий были опубликованы десятки тысяч детальных эмбриологических и онтогенетических исследований по тысячам видов из всех отрядов и подотрядов, сведены фактически к обсуждению особенностей экспрессии генов у *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830. Выгодно отличается от этого издания русскоязычная шеститомная монография “Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных” (Иванова-Казас, 1975, 1977, 1978а, 1978б, 1979, 1981), содержащая в себе огромный массив данных, опубликованных в XIX–XX вв. по эмбриологии (и, отчасти, постэмбриональному развитию), и проанализированных О.М. Ивановой-Казас именно в рамках сравнительно-эволюционного подхода. Поскольку сами по себе фактические данные по онтогенезам организмов имеют неустаревающую научную ценность, а новых работ по классической эмбриологии животных в конце XX — начале XXI в. появлялось сравнительно мало, то и указанная многотомная монография во многом сохраняет свое энциклопедическое значение для современной биологии.

Вторая сугубо научная причина заключается в том, что разнообразные идеи, касающиеся эмбрионизации/дезембрионизации, как сформулированные в виде обобщенных теоретических положений, так и высказанные по отношению к отдельным частным примерам эволюции онтогенеза той или иной группы организмов, не были до сих пор подвергнуты общей систематизации и унификации, что существенно затрудняет восприятие этих идей даже современными русскоязычными биологами, не говоря уже о зарубежных коллегах.

В настоящей работе я делаю попытку хотя бы отчасти устранить последнюю из упомянутых причин при очевидной невозможности как-либо купировать остальные.

Кроме того, тема эмбрионизации/дезембрионизации теснейшим образом связана с некоторыми другими общими вопросами эволюции онтогенезов и репродуктивных систем, которые рассматривались мною ранее (Гаврилов-Зимин, 2022, 2023; Gavrilov-Zimin, 2022, 2023). В цитируемых статьях я лишь мельком коснулся явления эмбрионизации/дезембрионизации, полагая подробнее рассмотреть эту тему, ее связь с общей теорией живорождения и происхождением онтогенезов многоклеточных организмов в отдельной публикации.

По мере работы над настоящей статьей предсказуемо выяснилось, что многие термины, применявшиеся и применяемые по сей день в

области эволюционной эмбриологии, использовались и используются разными авторами в разных смыслах. Особенно это касается понятий, описывающих не только эмбриологические, но и различные иные эволюционные изменения в онтогенезе разнообразных групп организмов. В этой связи представляется целесообразным предварить дальнейшее обсуждение кратким словарем, с четким указанием того, как те или иные термины понимаются в настоящей работе.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Гетерохрония (heterochrony [англ. здесь и далее]) — эволюционное изменение времени появления отдельных органов и целых стадий развития в ходе онтогенеза. Автором термина традиционно считается Эрнст Геккель, хотя его учитель Рудольф Вирхов употреблял этот же термин в несколько ином смысле (Norwood, 2005). В работах последующих авторов фигурировали различные интерпретации гетерохронии (см. детальный обзор у Киселева, 2023). Обсуждающиеся в настоящей статье термины “эмбрионизация” и “деэмбрионизация”, на мой взгляд, пересекаются с понятием “гетерохрония” лишь частично, поскольку подразумевают прежде всего структурные изменения стадий онтогенеза, а не просто временной сдвиг в развитии.

Гиперживорождение (hyperviviparity) — одно-временное развитие нескольких живородящих поколений внутри исходного материнского организма. Этот термин часто используется в литературе по плоским червям (Plathelminthes) — см. Cable, Harris, 2002. Поскольку в научной литературе по другим группам организмов предлагалось множество иных терминов, образованных от основы “viviparity” и живорождение само по себе демонстрирует вариации в зависимости от способа питания зародыша (плацентарное ж., внутриматочное ж., адентотрофное ж., яйцеживорождение и др.), то для явления “вложенности” поколений было бы удобнее использовать иной термин, например, *телескопическая эмбрионизация* (см. ниже). Кроме того, телескопическая эмбрионизация известна и у растений, в отношении которых употребление термина “живорождение” нецелесообразно (см. подробнее Гаврилов-Зимин, 2022; Gavrilov-Zimin, 2022).

Деэмбрионизация (desembryonization) — преждевременное, по сравнению с предковыми и/или сестринскими таксонами, завершение эмбрионального этапа развития организма. Этот термин, по-видимому, был впервые употреблен Захваткиным (1953), хотя нельзя исключать и более раннее употребление слова менее известными авторами. При этом сама суть деэмбриониза-

ции была понятна естествоиспытателям еще несколько веков назад. Так, например, смысл этого процесса на примере насекомых был сформулирован Томпсоном Лавне (Lowne, 1890), а в более туманных выражениях описан еще Аристотелем (1940) и Уильямом Гарвеем (Harvey, 1651, 1653), проводивших (хотя и ошибочно) аналогию между куколками насекомых Holometabola и “совершенными” яйцами других животных.

Живорождение (viviparity) — способ отрождения потомства многоклеточных животных, при котором развитие зародыша (а иногда и ранних личиночных стадий) проходит внутри тела матери и сопровождается получением от нее питательных веществ (см. подробнее Гаврилов-Зимин, 2022; Gavrilov-Zimin, 2022).

Криптометаболия (cryptometabolie) — полная эмбрионизация, прохождение всех недоразвитых (личиночных) стадий развития внутри яйцевых и/или эмбриональных оболочек и/или внутренних полостей тела материнского организма. В результате криптометаболии во внешнюю среду выходит организм, не имеющий принципиальных структурных отличий от взрослого, но характеризующийся меньшими размерами тела. Термин был исходно предложен И.И. Ёжиковым (Ёжиков, 1939; Jeschikov, 1936).

Личинка (larva) — предимагинальная стадия онтогенеза многоклеточных животных, отличающаяся от взрослого организма отсутствием тех или иных органов или систем органов. Эти имагинальные органы могут присутствовать у личинки в виде более или менее заметных рудиментов (зачатков), еще не имеющих функционального значения. Кроме того, личинка обычно обладает характерными для нее органами, отсутствующими у имаго. Преобразование личинки во взрослый организм происходит в результате метаморфоза. У ряда групп организмов, характеризующихся криптометаболией, личиночная стадия, а соответственно и метаморфоз отсутствуют либо исходно, либо в результате вторичного удлинения и усложнения эмбрионального развития. В эволюции живых систем личинка впервые появляется одновременно с появлением первых многоклеточных животных и соответствует так называемой синзооспоре — нераспавшейся группе зооспор при половом размножении (Захваткин, 1949; Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilov-Zimin, 2023).

Метаморфоз (metamorphosis) — совокупность структурных-функциональных изменений организма, сопровождающихся появлением новых органов и утратой старых, при переходе от личиночных стадий онтогенеза к имагинальной. У некоторых групп организмов такие изменения

протекают постепенно, и в этом случае говорят об эволютивном метаморфозе. Если же, наоборот, изменения происходят очень быстро, то метаморфоз называют катастрофическим (Иванова-Казас, 1975). В энтомологической литературе вместо этих названий обычно употребляются термины “неполный” и “полный” метаморфоз. У животных, утративших в результате полной эмбрионизации (криптометаболии) личиночную стадию, метаморфоз отсутствует. Заимствование зоологического термина “метаморфоз” в ботанике растений-эмбриофитов (см., например, Терёхин, 2000) представляется неудачным, поскольку жизненные циклы всех высших растений изначально и необратимо лишены личиночной стадии.

Мозаичная эмбрионизация (mosaic embryonization) — одновременное присутствие в половой системе самки эмбрионов, формирующихся по типу живорождения и яиц, развитие которых произойдет лишь после откладки во внешнюю среду. Это явление известно у тлей (Aphidinea) (см. подробнее: Попова, 1967). Термин предлагается мною здесь впервые.

Неотения (neoteny) — переход организма к половому размножению на личиночных стадиях развития или шире, на стадиях, предшествующих взрослой (в сравнении с известным полным онтогенезом того же самого вида организмов или родственных видов, родов и т.д.). Термин был введен в научный оборот Кольманном (Kollmann, 1884) при описании размножения личинок саламандр, но в дальнейшем стал широко применяться в литературе по разным группам животных и растений. В связи с тем, что в цитируемой статье Кольманна (как и в последующих его работах) отсутствует четкое определение неотении, правомочными оказываются различные последующие трактовки. Так, в сравнительной морфологии рецентных и особенно вымерших организмов при использовании термина неотения обычно упускается из виду репродуктивный аспект, что приводит к девальвации термина, полному или частичному смешению его с другими понятиями, обозначающими различные варианты гетерохроний (например, педоморфоз, реювинация и др.) (см., например, Киселев, 2023; McNamara, 1986). Если же трактовать неотению исключительно как способность к половому размножению на “инфантильных” стадиях развития, то указанная выше проблема устраняется сама собой.

Педогенез (paedogenesis) — переход организма к партеногенетическому размножению на личиночных стадиях развития. Термин предложен К. Бэром (1866) для описания репродуктивной биологии галлиц (Diptera: Cecidomyiidae).

Педоморфоз (paedomorphosis) — сохранение личиночных (ювенильных) признаков у взрослого организма, один из вариантов гетерохронии. Термин был предложен Гарстангом (Garstang, 1922, p. 97) и впоследствии часто ошибочно смешивался с педогенезом и неотенией.

Прогенез (progenesis) — младший синоним неотении. Введен в научный оборот в статье французского зоолога Альфреда Жиара, который приводил в качестве одного из примеров прогенеза размножение личинок аксолотля (Giard, 1887), т.е. того же самого организма, для которого была ранее описана неотения (см. выше). Термин часто используется без внятного указания отличий от неотении (см. обсуждение этой проблемы у Ивановой-Казас, 1997, с. 1245).

Телескопическая эмбрионизация (telescopic embryonization) — одновременное развитие нескольких (двух и более) эмбрионизированных дочерних поколений организмов внутри тела исходного материнского организма. Это явление встречается у некоторых видов вольвоксов (*Volvox* spp.), некоторых печеночных мхов (Marchantiophyta), большинства семенных растений (Spermatophyta), некоторых моногеней (Monogenea), дигеней (Digenea), камптозоидов (Kamptozoa), огнетелок (Pyrosomida) (Иванова-Казас, 1978), тлей (Aphidinea) и, возможно, еще некоторых групп организмов. Термин предлагается мною здесь впервые, хотя понятие “телескопическая вложенность поколений” (“telescopic generations”) широко употребляется в литературе по тлям (см., например, Moran, 1992). В литературе по плоским червям употребляется гораздо менее удачный термин “гиперживорождение” (“hyperviviparity”) — см. выше.

Эмбрион (embryo) — начальная стадия развития эмбрионально-многоклеточных организмов от первого деления зиготы (или партеногенетической яйцеклетки) до начала самостоятельной жизни (выход из оболочки зиготы (яйца) или отделение от материнского организма) (подробнее см. Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilo-Zimin, 2023).

Эмбриоид (embryoid) — аналог (в ряде случаев также гомолог) эмбриона, начальная стадия развития эмбрионально-многоклеточных организмов при бесполом моноцитном размножении от первых делений исходной клетки (споры или спороподобной клетки) до начала самостоятельной жизни (подробнее см. Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilo-Zimin, 2023).

Эмбрионизация (embryonization) — прохождение всех или отдельных стадий развития организма под защитой яйцевых или иных эмбриональных оболочек. Термин был предложен

Захваткиным (1949). В случае полной эмбрионизации (криптометаболии) из яйца или организма матери выходит организм, отличающийся от взрослого лишь уменьшенным размером и незначительным недоразвитием отдельных органов, которые, однако, по своему строению уже не имеют принципиальных отличий от органов взрослой особи. При неполной эмбрионизации под защитой яйцевых оболочек оказываются лишь начальные стадии онтогенеза, которые вели свободный образ жизни у предковой, по отношению к рассматриваемому таксону, группе. Шмальгаузен (1938) предлагал сходный по смыслу и звучанию термин “эмбрионализация”.

Яйцезиворождение (ovoviviparity) — способ отрождения потомства при котором развитие зародыша полностью или частично проходит внутри тела матери, но не сопровождается получением от материнского организма питательных веществ, а осуществляется за счет имеющихся в яйце запасов желтка (см. подробнее: Гаврилов-Зимин, 2022; Gavrilov-Zimin, 2022).

АРХАИЧНЫЕ ЭМБРИОГЕНЕЗЫ

Эмбрион в эволюции живых систем впервые появляется как способ формирования многоклеточного тела у сложно устроенных организмов. Недавно мною (Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilov-Zimin, 2023) было предложено называть такие организмы “эмбриогенно-многоклеточными”, в противовес более простым “протонемным” и “сифоносептальным” многоклеточным существам, не имеющим эмбриональной стадии в своем онтогенезе.

По-видимому, самый архаичный вариант конструкции эмбриона среди современных организмов сохраняется у харовых водорослей (Charophyceae). Их зигота (или ооспора) претерпевает два мейотических деления внутри своей оболочки, в результате чего образуется четырехъядерная клетка. Одно из дочерних гаплоидных ядер отделяется перегородкой, претерпевает еще одно деление и дает начало клеткам корня и стебля. Оставшаяся трехъядерная клетка функционирует как депозитарий питательных веществ (Голлербах, 1977). Таким образом, стадия эмбриона у харовых водорослей оказывается представлена всего лишь несколькими клетками, а затем оболочка зиготы разрывается и происходит постэмбриональный рост корня и стебля.

Несколько более сложные дисковидные и полушаровидные эмбрионы и эмбриониды известны также у некоторых бурых (Phaeophyceae) и красных (Rhodophyta) водорослей (см. подробнее, Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilov-Zimin,

2023). Кроме того, у многих красных водорослей, отличающихся уникальным жизненным циклом, спорофитная фаза начинается с формирования так называемого гонимобласта — совокупности многоклеточных нитей, формирующихся из оплодотворенного карпогона (аналог зиготы), сливающегося с питающими клетками материнского растения (гаметофита) (Виноградова, 1977). Клубок нитей гонимобласта, вместе с окружающими его покровными клетками формирует цистокарп — крайне своеобразный отделенный аналог плода семенных растений.

Среди зеленых водорослей (Chlorophyta s.l.) период эмбрионального развития присутствует в онтогенезе оогамных видов знаменитого рода *Volvox* Linnaeus, 1758, s.l., детально изученного в этом отношении (Захваткин, 1949; Десницкий, 2018). Мейоз, палинтомическое дробление оплодотворенной яйцеклетки и формирование дочернего многоклеточного организма у таких видов происходят внутри оболочки зиготы. При бесполом размножении дочерний вольвокс не только начальные этапы своего онтогенеза проходит внутри оболочки материнской клетки, но и в дальнейшем, покидая оболочку этой клетки, оказывается (по не вполне понятным эволюционным причинам) не в наружной среде, а во внутренней полости материнского организма, где осуществляется дальнейшее развитие и рост молодого вольвокса. Сообщается (<https://studies-in-botany.blogspot.com/2014/04/brief-knowledge-about-volvox.html>) что у некоторых видов вольвоксов (например, *Volvox carteri* Stein, 1873 и *V. africanus* West, 1910) внутри исходной материнской бластулы может содержаться до четырех вложенных дочерних бластул (рис. 1). Таким образом, развитие бесполого поколения вольвоксов происходит одновременно по типу педогенеза, телескопической эмбрионизации и криптометаболии и, вероятно, представляет собой самый архаичный вариант таких способов развития среди всех современных многоклеточных организмов. Перефразируя известную и не вполне верную с биологической точки зрения метафору американского писателя Дж. Апдайка (J. Updike) о том, что “вольвокс изобрел смерть”, можно сказать, что вольвокс “изобрел” криптометаболию и вложенность поколений.

В эволюции филогенетической линии, приведшей к появлению животных, первым эмбрионом можно считать аналогичную вольвоксам гипотетическую “синзооспору” Захваткина, различные производные которой в виде бластуллоподобных личинок сохраняются и поныне в онтогенезе губок (Porifera) и ряда других первичноводных животных (Захваткин, 1949; Иванова-Казас, 1995) — см. подробнее ниже.

Эмбрионизация

Наружная

Внутренняя

Мозаичная

(первичная/вторичная, полная (криптометаболия)/частичная)

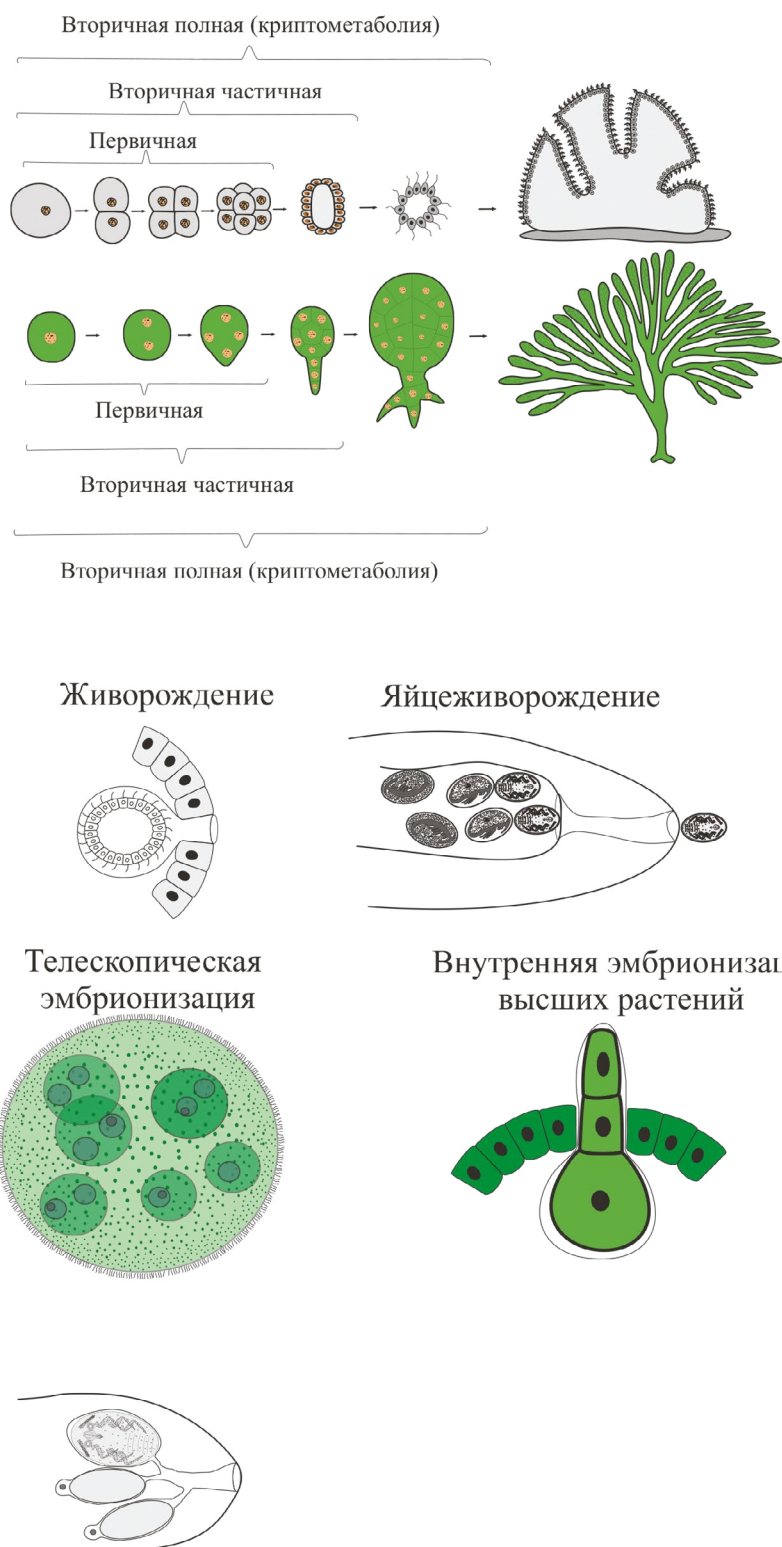


Рис. 1. Разнообразие вариантов эмбрионизации онтогенеза.

Независимое появление эмбриональной стадии в онтогенезе разных, филогенетически и экологически далеких друг от друга групп водорослей, а также у предков животных отчетливо свидетельствует о том, что эмбрионизация исходно не была адаптацией к неким условиям жизни, но представляла собой всего лишь один из трех возможных способов построения многоклеточного тела. Такую эмбрионизацию имеет смысл обозначить, как первичную, противопоставляя ее вторичной эмбрионизации, возникающей на более поздних этапах эволюции многоклеточных и связанную со смещением некогда свободноживущих стадий онтогенеза под эмбриональные оболочки (рис. 1). Обратный процесс, дезэмбрионизация, ни в каких известных случаях не приводит к полному отказу от эмбрионального способа развития и возврату к архаичным протонемному или сифоносепальному способам формирования многоклеточного тела. Рассмотрим теперь пути эволюции эмбриональной стадии развития в онтогенезе высших растений и животных.

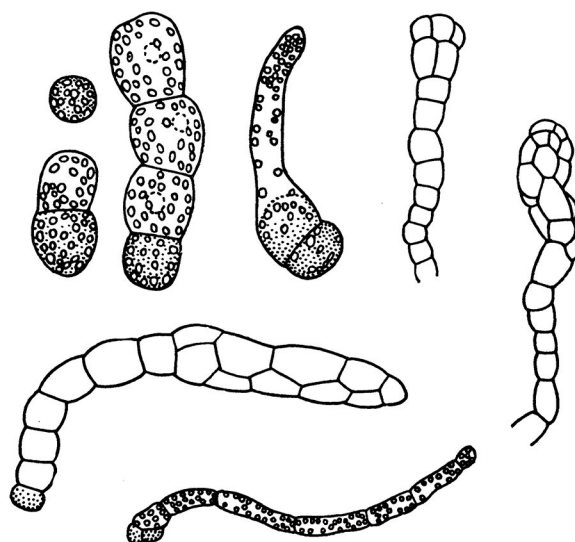


Рис. 2. Протонемный способ формирования многоклеточного тела у гаметофитов разных видов печеночных мхов (по: Абрамов, Абрамова, 1978, с изменениями).

ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ ЭМБРИОНИЗАЦИИ/ДЕЗЭМБРИОНИЗАЦИИ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ (EMBRYOPHYTA)

Общеизвестно, что в онтогенезе высших растений в той или иной форме сохраняются (за редкими исключениями — см. ниже) два принципиально разных поколения (или две фазы развития): гаплоидное (гаметофит) и диплоидное (спорофит), которые демонстрируют независимые пути эмбрионизации/дезэмбрионизации. Общее название высших растений — эмбриофиты (Embryophyta) отражает то обстоятельство, что развитие их спорофитного поколения всегда начинается с эмбриональной стадии, даже если таковая представлена всего лишь несколькими клетками, как например у вторично упрощенных паразитических растений (Терёхин, 1977, 2000). В эволюции гаметофитов аналогичной стадией можно считать эмбриоид — продукт палинтомического/синтомиического дробления споры. Однако во многих (возможно, в большинстве) случаев в онтогенезе гаметофитов высших споровых растений (Bryomorphae, Lycopodiophyta и Pteridophyta) не наблюдается даже первичной эмбрионизации, и достижение многоклеточности достигается протонемным способом (рис. 2), т.е. путем последовательного деления и роста клеток с образованием однорядной нити — протонемы (Тимонин, Филин, 2009; Гаврилов-Зимин, 2023; Nayag, Kaur, 1971; Nehira, 1983; Gavrilov-Zimin, 2023). С другой стороны, у ряда родов мохообразных, папоротникообразных

и многих плауновидных споры претерпевают палинтомическое/синтомиическое дробление внутри своей оболочки, зачастую находясь еще внутри спорангиев. Так, у мохообразных (Bryomorphae) эти споры дают начало многоклеточному эмбриоиду, из которого затем вырастает более или менее крупный гаметофит (см. обзор Nehira, 1983). У плауновидных (Lycopodiophyta) гаметофиты представлены микроскопическими организмами, в большинстве случаев образующимися в результате палинтомического или синтомиического дробления споры, а у селлагинелловых (Selaginellopsida) и полушниковых (Isoetopsida) гаметофиты и вовсе остаются внутри оболочки споры (Филин, 1978; Тимонин, Филин, 2009). У папоротникообразных (Pteridophyta) палинтомическое/синтомиическое деление споры присуще разноспоровым, тогда как равноспоровые папоротники демонстрируют протонемный характер развития гаметофита (Тимонин, Филин, 2009; Nayag, Kaur, 1971). В целом, развитие и усугубление разноспоровости (появление макроспор и микроспор) — это основной путь эмбрионизации, наблюдающейся у высших растений (см. подробнее у Хохрякова, 1981). При этом стоит отметить, что в случае развития эмбриоидных гаметофитов мохообразных наблюдается исключительно первичная эмбрионизация, затрагивающая лишь начальные этапы развития гаплоидного поколения, тогда как у гаметофитов плауновидных и папоротникообразных растений помимо первичной эмбрионизации возникает также и вто-

ричная, связанная с миниатюризацией и крайним упрощением некогда полноценно развитого гаплоидного организма.

Среди печеночных мхов (Marchantiophyta) встречаются также редчайшие в растительном мире примеры полной эмбрионизации (криптометаболии) спорофита (рис. 3), при которой последний представляет собой крошечный спорангий, скрытый в тканях гаметофита или же несколько более крупный организм, развивающийся до момента вскрытия своей спороносной коробочки внутри специального полого выроста стебля гаметофита (калиптра, целокаул, эпигоний, перигиний, “марсупий”) (Потёмкин, Софронова, 2009). У некоторых родов печеночников (например, *Sphaerocarpos* Micheli ex Boehmer, 1760, *Riccia* Linnaeus, 1753) спорангий вообще не

вскрывается, а его стенка просто резорбируется и споры попадают в полость эпигония (защитной оболочки, формируемой клетками гаметофита), который затем разрушается при общем отмирании гаметофита (Тимонин, Филин, 2009).

К сожалению, правильное понимание процессов эмбрионизации у высших растений затрудняется отсутствием однозначной реконструкции жизненного цикла их предковых форм. На эту тему в ботанической литературе существуют две конкурирующие гипотезы: гомологическая и интеркаляционная, каждая из которых имеет свои слабые места и противоречия с рядом хорошо изученных фактов (Тимонин, Филин, 2009; Taylor et al., 2005). Если исходить из гомологической гипотезы, то предки высших растений имели изоморфный цикл с похожими друг на друга гаметофитами и спорофитами. В этом случае миниатюрные спорофиты ряда печеночных мхов придется признать результатом далеко зашедшей вторичной эмбрионизации. Если же опираться на интеркаляционную гипотезу и принять в качестве исходного для высших растений гаплонтный жизненный цикл харовых водорослей, то маленькие, слабо развитые спорофиты печеночников следует считать наиболее архаичными вариантами спорофитного поколения. Случаи полной вторичной утраты спорофитного поколения известны у некоторых папоротников семейств Grammitidiaceae, Nymenophyllaceae, Vittariaceae, гаметофиты которых воспроизводятся путем вегетативного размножения (Farrar, 1990; Ebihara et al., 2008).

Примеры полностью эмбрионизированных спорофитов печеночных мхов и гаметофитов плауновидных наглядно демонстрируют, что эмбрионизация сама по себе вовсе не приводит к эволюционному успеху, как это зачастую бездоказательно постулируется в литературе (Хохряков (1981, с. 27): “...эмбрионизация является одним из универсальных признаков, обеспечивающих большие преимущества в борьбе за существование”). Так, отдел плауновидные (Lycopodiophyta) насчитывает в современной флоре всего лишь около 1 300 видов (Christenhusz, Byng, 2016), тогда как листостебельные мхи (Bryophyta s.s.) с их хорошо развитыми гаметофитами и минимально эмбрионизированными спорофитами представлены не менее 12 000 видами (<https://www.catalogueoflife.org/data/taxon/9THX2>). Столь же наглядные цифры возникают при сравнении папоротникообразных (Pteridophyta) — около 10 500 видов, стголосеменными (Gymnospermae) — около 1 100 видов (Christenhusz, Byng, 2016). Между тем гаметофиты голосеменных, как хорошо известно, полностью эмбрионизированы и сокрыты под оболочкой мегаспоры, тогда как га-

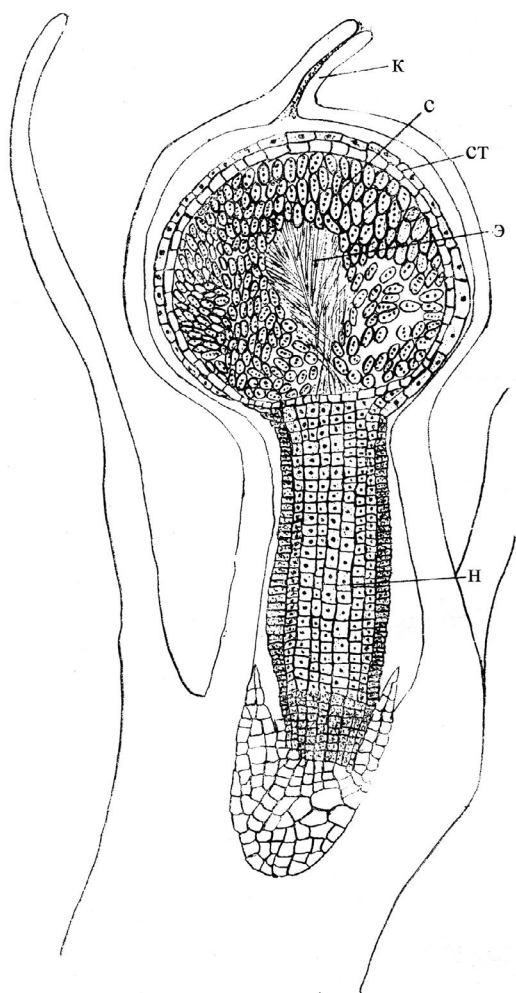


Рис. 3. Криптометаболия спорофита у печеночника *Pellia epiphylla* (Linnaeus, 1753). к — колпачок калиптры, н — ножка спорангия, с — споры, ст — стенка спорангия, э — элатеры (по: Мейер, 1982, с изменениями).

метофиты папоротников в большинстве случаев представлены хоть и небольшими, но самостоятельно живущими растениями. Огромное разнообразие покрытосеменных (Magnoliopsida), многократно превышающее таковое во всех остальных растительных таксонах, очевидно связано не с гаметофитной или спорофитной эмбрионизацией, а с комплексом иных апоморфных признаков, в частности с появлением цветка и плода, коэволюцией с животными-опылителями и другими особенностями.

В целом, развитие “семянности”, формирование дополнительных покровных оболочек развивающегося зародыша, увеличение эндосперма и перисперма целесообразно рассматривать как структурные аспекты эмбрионизации, не приводящие сами по себе к существенному пространственно-временному смещению ранее свободных стадий онтогенеза под эти оболочки. Ни в каких группах растений, кроме мохообразных, эмбрионизация спорофитного поколения не идет дальше начальных этапов онтогенеза и наоборот, большинство видов покрытосеменных производит большое количество мелких семян с крошечными (в сравнении со взрослым растением) зародышами. Максимально известных размеров достигают семена (и плоды) некоторых пальм (Arecaceae), особенно сейшельской *Lodoicea maldivica* (Gmelin, 1807) и кокосовой *Cocos nucifera* Linnaeus, 1753, но и у них собственно зародыши остаются очень мелкими, а основной объем семени занят эндоспермом (рис. 4).

Раннее прорастание семян на ветвях материнского растения, как это имеет место у так называемых живородящих растений из семейств Avicenniaceae, Arecaceae, Cymodoceaceae, Myrsinaceae, Pellicieraceae, Plumbaginaceae, Rhizophoraceae, образующих экологические сообщества мангровых зарослей, на мой взгляд, не представляет собой какого-то особого примера



Рис. 4. Строение плода кокосовой пальмы (*Cocos nucifera* Linnaeus, 1753).

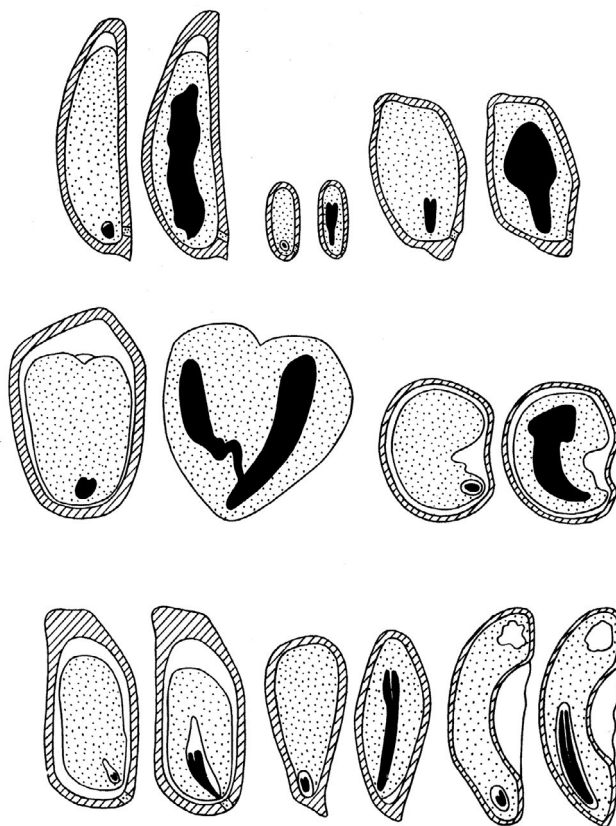


Рис. 5. Попарное сравнение семян различных цветковых растений в момент опадания с материнского растения (каждый левый рисунок в паре) и накануне прорастания (правый рисунок в каждой паре). По: Грушвицкому, 1961, с изменениями.

эмбрионизации, поскольку в этих случаях речь вовсе не идет об удлинении/усложнении эмбриогенеза. О неудачности применения термина “живорождение” по отношению к растениям см.: Гаврилов-Зимин (2022), Gavrillov-Zimin (2022).

В качестве примеров эволюционного перехода от внутренней к наружной эмбрионизации можно привести случаи так называемого доразвития зародыша внутри семян, опавших с материнского растения (рис. 5). Такие примеры известны, как среди голосеменных, так и покрытосеменных (Грушвицкий, 1961; Бутузова, 1999; Tamura, Mizumoto, 1972). У некоторых видов, например, *Anemone flaccida* Schmidt, 1868, такое “доразвитие” достигает максимального диапазона, поскольку на момент опадания семени содержат зиготу еще до начала дробления, а дальнейшее развитие зародыша происходит уже полностью независимо от материнского расте-

ния за счет питательных веществ эндосперма (Tamura, Mizumoto, 1972).

Говоря о вторичной дезэмбрионизации у растений обычно указывают на “редуцированные зародыши” ряда паразитических и некоторых водных покрытосемянных растений (рис. 6). У таких зародышей могут отсутствовать отдельные эмбриональные органы, а в некоторых случаях весь зародыш состоит всего лишь из нескольких недифференцированных клеток (Терёхин, 1977, 1997, 2000).

Возможно, специфически растительным проявлением вторичной дезэмбрионизации стоит считать наличие функционирующих хлоропластов у ряда видов цветковых растений, называемых хлорэмбриофитами, поскольку в этих случаях зародыш хотя бы частично может осуществлять самостоятельное питание. Обзор эмбриологии таких растений см. у Жуковой (1979, 1997). Примечательно, что наличие фотосинтезирующего зародыша можно рассматривать как таксономический и филогенетический признаки, так как этими признаками характеризуются обычно целые рода, подсемейства и семейства; при этом хлорэмбриофиты не обнаружены среди представителей большинства архаичных семейств покрытосемянных (Жукова, 1997).

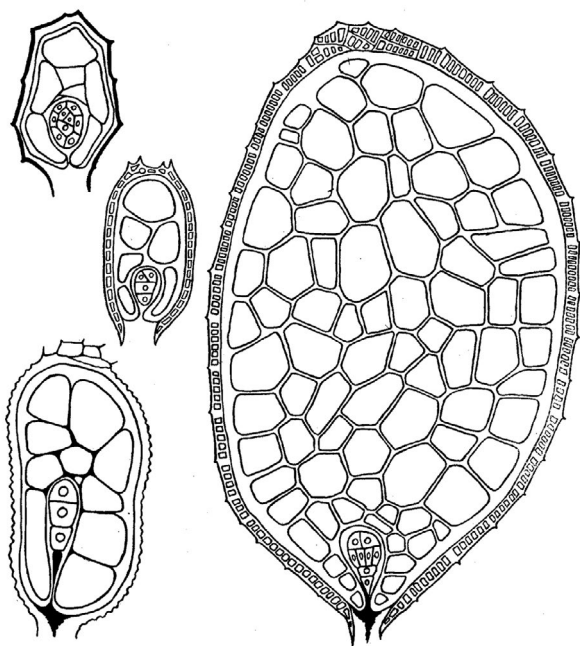


Рис. 6. Строение зрелых семян с дезэмбрионизированными зародышами, окруженными крупными клетками эндосперма, у некоторых паразитных растений из семейств Gentianaceae и Triuridaceae (по: Терехин, 1977, с изменениями).

ОСНОВНЫЕ ПРИМЕРЫ ЭМБРИОНИЗАЦИИ/ ДЕЗЭМБРИОНИЗАЦИИ У ЖИВОТНЫХ

Явления эмбрионизации и дезэмбрионизации у животных несопоставимо более разнообразны и сложны, нежели у растительных организмов. Анализу этих явлений посвящена обширная литература (цитируемая ниже), подробно пересказывать которую в настоящей статье нет необходимости. Поэтому далее основное внимание будет уделено обсуждению лишь наиболее значительных изменений эмбриональных и постэмбриональных стадий онтогенеза.

Отправной точкой для рассуждений в области эволюционной эмбриологии животных, несомненно, является вопрос об их исходном способе развития. Подробнейшие дискуссии на эту тему могут быть найдены, например, у Ёжикова (1940), Захваткина (1949), Ивановой-Казас (1975, 1995), Малахова с соавт. (2019). К настоящему времени доминирующей в литературе и хорошо подтвержденной многочисленными фактами представляется гипотеза о первичности индивидуального развития с метаморфозом. При таком развитии взрослому организму предшествует сильно отличающаяся от него личиночная стадия. Наиболее архаичным вариантом такой стадии считается синзооспора — нераспавшийся на отдельные клетки (споры) продукт палинтомического деления зиготы (Захваткин, 1949). Синзооспора не способна к самостоятельному питанию и играет роль расселительной стадии (рис. 7).

В рецентной фауне такие личинки — производные синзооспоры сохраняются, в частности, у губок (Porifera) и, в зависимости от деталей своего дальнейшего развития, носят названия бластулы, паренхимулы, дисферулы, плакулы и т. п. После кратковременного периода свободного плавания личинки оседают на грунт (или иную поверхность), где претерпевают первичный метаморфоз, сопровождающийся перемещением клеточных пластов и их дифференциацией (Захваткин, 1949; Иванова-Казас, 1975; Ересковский, 2005). Единственное известное исключение составляют представители рода *Tetilla* Schmidt, 1868 (Demospongiae: Spirophorida), развитие которых проходит без метаморфоза, и стадия свободноплавающей личинки отсутствует; в результате дробления зиготы образуется плотная морула, которая после несложного морфогенеза дает начало новой губке (Ересковский, 2005; Watanabe, 1978). Если исходить из того, что исходный онтогенез губок, как и вообще всех животных, протекал с метаморфозом, то прямое развитие *Tetilla* spp. приходится рассматривать в качестве примера вторичной полной эмбрио-

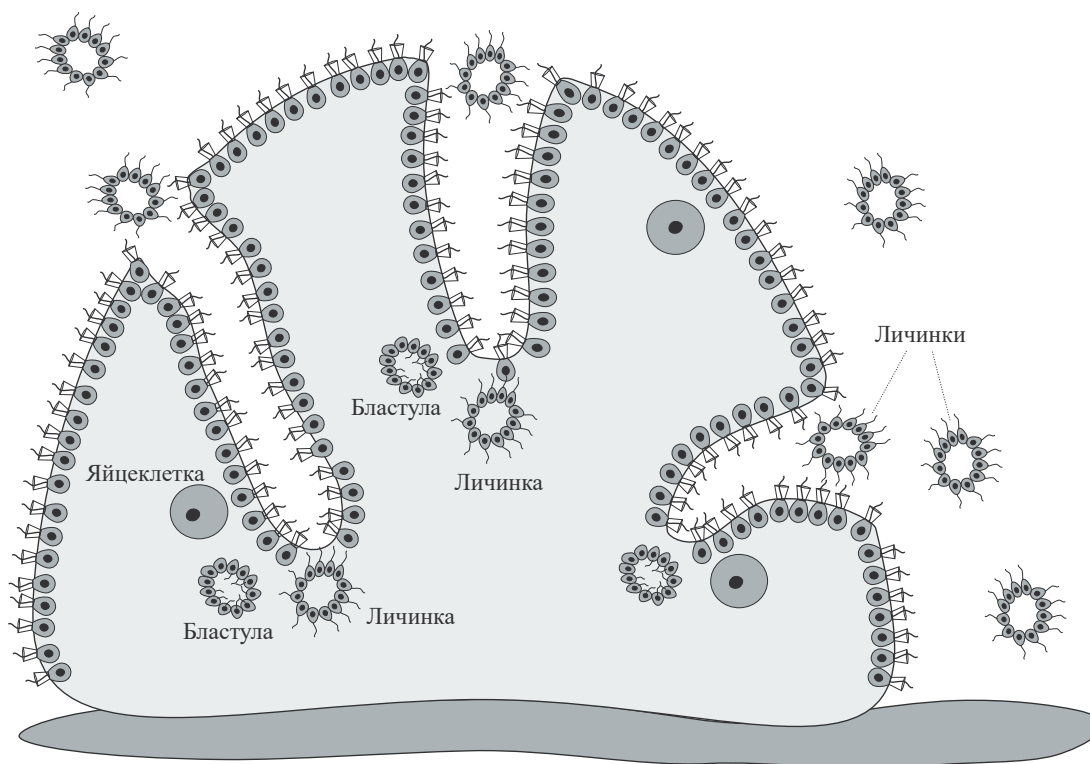


Рис. 7. Размножение с помощью примитивных личиночных стадий (синзооспор) у гипотетического предка животных (по: Гаврилов-Зимин, 2023).

низации (криптометаболии), наиболее простой и архаичной среди всех Metazoa. Во всех остальных известных случаях эмбрионизация у губок носит первичный характер, т.е. представляет собой всего лишь способ построения многоклеточного тела (по типу синзооспоры) из зиготы.

У стрекающих кишечнополостных (Cnidaria) разнообразие онтогенезов существенно превышает таковое у губок (Захваткин, 1949; Иванова-Казас, 1975; Piraino et al., 2004). В типичном случае дробление зиготы у кишечнополостных приводит к формированию свободноплавающей бластолоподобной или гастролоподобной личинки, которую называют планулой. После кратковременного плавания (от нескольких часов до нескольких дней) планула прикрепляется к подходящей подводной поверхности и претерпевает метаморфоз. В результате метаморфоза формируется прикрепленный организм — полип. От тела полипа путем полицитарного почкования отделяются медузы, представляющие собой следующую (конечную), обоеполюю стадию жизненного цикла. От этой общей схемы существуют многочисленные отклонения, связанные с утратой или существенным изменением, как эмбриональных, так и последующих стадий. Так,

у некоторых видов Anthozoa личинки обладают хорошо выраженным бластопором, окруженным ресничками, и способны к самостоятельному питанию одноклеточными организмами. Известные примеры вторичной эмбрионизации онтогенеза кишечнополостных связаны с тем, что не только процессы дробления, но и гастрюляция, а также разные этапы органогенеза у многих видов происходят внутри тела материнского организма (в гонифоре или сходных структурах), и выходящий во внешнюю среду организм оказывается почти полностью сформированным полипом (Захваткин, 1949; Иванова-Казас, 1975; Piraino et al., 2004). У пресноводных гидр умеренного климата, например у *Hydra oligactis* Pallas, 1766, развивающийся ооцит прорывает эктодерму матери, но остается прикрепленным к ее телу; после наружного оплодотворения происходит полное дробление зиготы с образованием целобластулы, а затем гастрюлы, которая выделяет хитиноидную оболочку (эмбриотеку) и в таком виде зимует. Весной из эмбриотеки выходит почти полностью сформированная молодая гидра (Brien, 1965).

Чрезвычайно своеобразный пример полной эмбрионизации (по типу облигатного живоро-

ждения) известен у паразитических наркомедуз рода *Cunina* Eschscholtz, 1829, подробно изученных еще И.И. Мечниковым (Мечников, 1955а; Иванова-Казас, 1975; Metschnikoff, 1886; Lucas, Reed, 2009). Эмбрион этих медуз развивается внутри крупной амебоидной клетки, называемой фороцитом (рис. 8). Фороцит выполняет защитную и транспортную функции, обеспечивая зародышу оптимальные условия для питания.

В небольшой по численности видов группе гребневиков (*Stenophora*) эмбриональное развитие в большинстве случаев проходит во внешней (по отношению к материнскому организму) водной среде и заканчивается выходом из яйца так называемой цидиппоидной личинки, способной к питанию и принципиально не отличающейся от взрослого гребневика; лишь у некоторых видов наблюдается метаморфоз, имеющий, вероятно, вторичный характер (Иванова-Казас, 1975; Edgar et al., 2022). У ряда ползающих и сидячих видов отмечено внутреннее оплодотворение с последующей эмбрионизацией по типу (яйце)живорождения (Иванова-Казас, 1975; Glynn et al., 2019).

Частично эмбрионизировано (по типу облигатного живорождения) развитие дициемид (*Dicyemida*) и ортонектид (*Orthonectida*), находящихся на предельно упрощенном (вследствие

паразитизма) уровне организации, возможном для многоклеточных организмов. Подробнее о размножении и онтогенезе этих групп с отсылками к специализированной литературе см.: Гаврилов-Зимин (2023), Gavrilov-Zimin (2023).

Для бескишечных турбеллярий (*Xenacoelomorpha*) характерно внутреннее оплодотворение, после которого яйца через рот или через разрыв стенки тела выводятся наружу. Из яйца выходит непитающаяся свободноплавающая личинка, дальнейшее развитие которой изучено недостаточно (Apelt, 1969; Nakano et al., 2013; Achatz et al., 2013). У нескольких видов предполагается внутренняя эмбрионизация по типу яйцеживорождения (Apelt, 1969).

Большого разнообразия и сложности достигают примеры эмбрионизации среди плоских червей (*Plathelminthes* s.s.) (Иванова-Казас, 1975; Martín-Durán, Egger, 2012). Парафилетическая группа *Archioophora*, к которой относятся монофилетические таксоны *Catenulida*, *Macrostomorpha* и *Polycladida*, характеризуется обычным для животных накоплением желтка в ооците и формированием крупной яйцеклетки. После внутреннего оплодотворения происходит откладка яиц во внешнюю среду. У большинства видов развитие полностью эмбрионизировано и протекает без личиночных стадий. Однако у не-

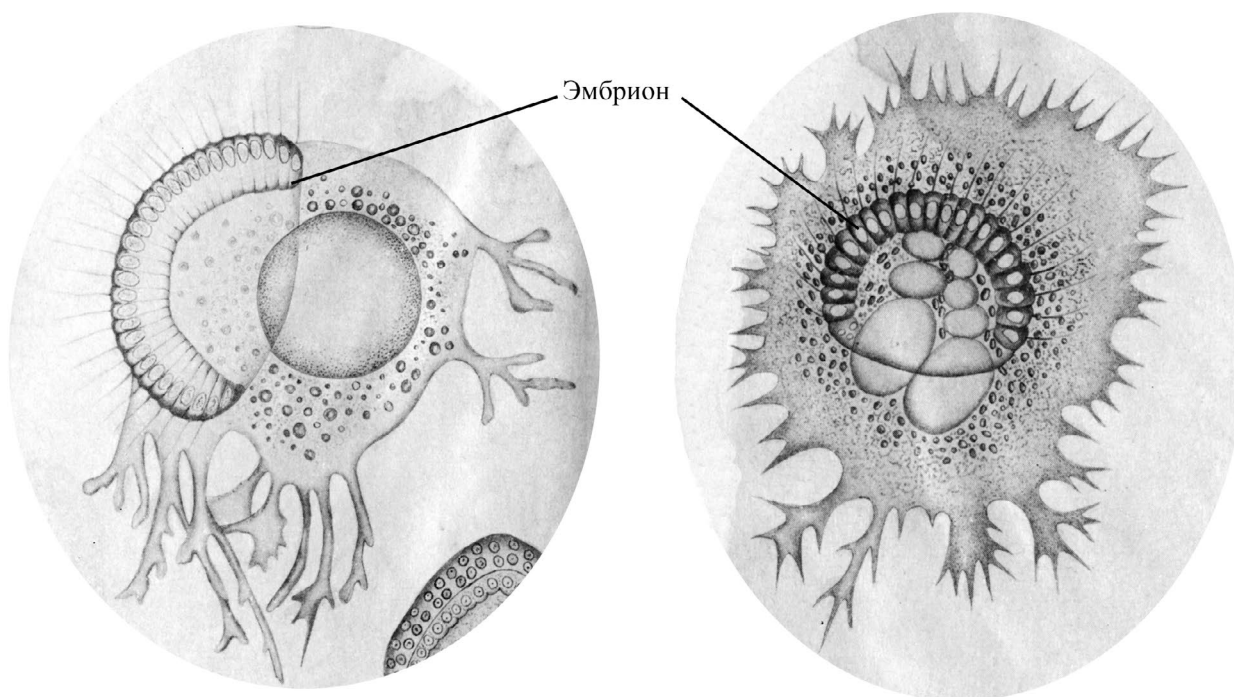


Рис. 8. Эмбрионы медузы *Cunina octonaria* McCrady, 1859 внутри амебоидных клеток-фороцитов (по: Мечников, 1955а; Metschnikoff, 1886).

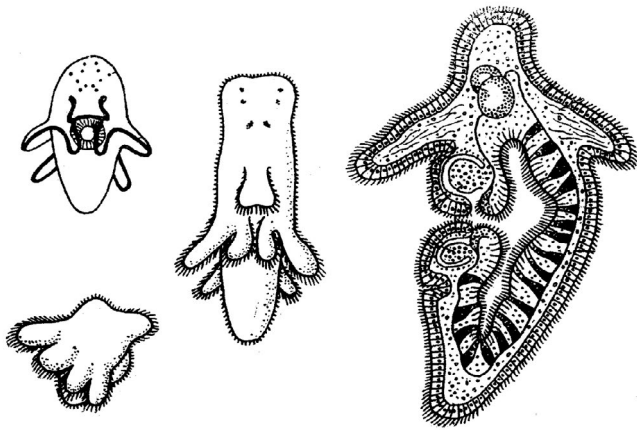


Рис. 9. Мюллеровские личинки различных видов поликладид (Polycladida) (Müller, 1850; Lang, 1884).

которых представителей Polycladida имеет место вторичная дезэмбрионизация, в результате которой из яйца выходит так называемая мюллеровская личинка (рис. 9), ведущая планктонный образ жизни. Последующее развитие такой личинки протекает без резкого метаморфоза, сопровождаясь постепенным ростом и трансформацией личиночных органов в имагинальные (Иванова-Казас, 1975).

У остальных плоских червей, объединяемых в группу Neophora, наблюдается крайне редкое среди животных явление экзolecитальности. Вместо накопления желтка внутри оогаметы, он накапливается в специальных желточных клетках, окружающих яйцеклетку и служащих для питания развивающегося зародыша. Такой способ питания эмбриона напоминает развитие за счет эндосперма (перисперма) у семенных растений. В половых путях самок Neophora формируется яйцевая капсула, состоящая из одной или нескольких мелких яйцеклеток и множества желточных клеток (рис. 10).

Оплодотворение происходит внутри яйцевой капсулы, когда она еще находится в теле материнского организма. Затем яйцевая капсула откладывается во внешнюю среду (Иванова-Казас, 1975; Martín-Durán, Egger, 2012). Развитие зародыша в ряде случаев (в отряде Tricladida) сопровождается появлением провизорных органов ("кишки", "глотки" и др.), позволяющих эффективнее заглатывать окружающие желточные клетки. У *Bothrioplana* Braun, 1881 (монотипный отряд Bothrioplanida) отмечено редчайшее явление диоогонии, при котором продукты дробления двух разных яйцеклеток смешиваются и формируют единый зародыш (Reisinger, 1939). Из яйцевой капсулы свободноживущих червей

Neophora во внешнюю среду выходит организм, подобный взрослому червю. Таким образом, онтогенез этих червей Neophora представляется результатом полной эмбрионизации по типу экзolecитальной яйцекладности.

Существенно сложнее протекает развитие паразитических плоских червей (Neodermata), которое хорошо изучено и многократно описано в научной и учебной литературе. Их самки при половом размножении также откладывают во внешнюю среду (в протоки тела организма-хозяина) яйцевую капсулу, содержащую яйцеклетки и желточные клетки. Однако у многих видов желточные клетки в значительной степени утрачивают свое питательное значение или вовсе дегенерируют. В большинстве случаев из яйцевой капсулы в водной среде выходит непитающаяся свободноплавающая личинка (онкомираций, корацидий или мирацидий). У моногеней (Monogenoidea) личинка-онкомираций обычно сразу попадает в тело окончательного хозяи-

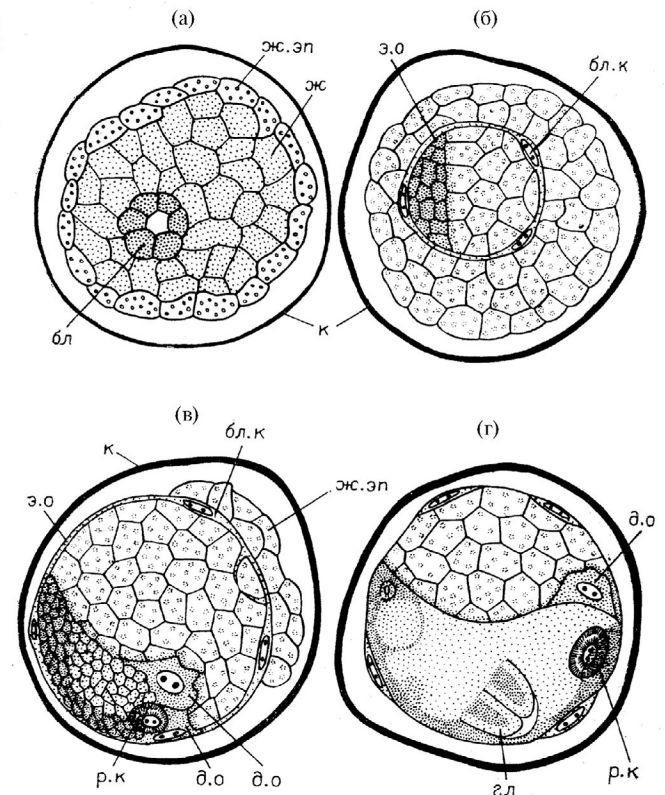


Рис. 10. Развитие зародыша *Monocelis fusca* Örsted, 1843 внутри яйцевой капсулы (а–г) — последовательные стадии развития). бл — бластула, бл.к — бластопоральная клетка, гл — глотка, д.о — дополнительная клетка оболочки, ж — желточная клетка, ж. эп — желточный эпителий, к — капсула, р.к — ресничная клетка, э.о — эмбриональная оболочка (по: Иванова-Казас, 1975; Giesa, 1966).

на, где претерпевает метаморфоз и становится взрослым червем. У цестод (Cestoda) и трематод (Trematoda) в жизненном цикле, как правило, присутствуют промежуточные хозяева, в теле которых личинка проходит еще несколько, существенно отличающихся друг от друга, стадий развития. Финальный метаморфоз осуществляется в окончательном хозяине. Таким образом, развитие Neodermata демонстрирует существенную вторичную дезэмбрионизацию по сравнению с предковой к ним группой свободноживущих червей-турбеллярий. Исключения из этой общей картины составляют примеры педогенеза, известные у некоторых паразитических червей и связанные с телескопической эмбрионизацией (=hyperviviparity), а также более простые случаи живорождения и яйцеживорождения. Так, у моногеней из рода *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 в теле материнского организма развивается один зародыш, внутри которого на более ранних этапах дробления находится зародыш второго поколения, а внутри него — третьего (Cable, Harris, 2002). Ряд видов других родов моногеней и трематод демонстрируют эмбрионизацию по типу полного или неполного яйцеживорождения (Tinsley, 1983). Кроме того, у многих цестод и трематод личиночные стадии способны к партеногенетическому размножению, при котором имеет место эмбрионизация по типу внутривнутриполостного живорождения (Иванова-Казас, 1975).

Подавляющее большинство видов моллюсков (Mollusca) характеризуются развитием яйца во внешней среде, выходом из этого яйца свободноплавающей лецитотрофной или планктотрофной личинки (трохофора, превелигер, велигер, глохий, перикаллимма и др.) и последующим более или менее существенным метаморфозом во взрослое животное. Однако из этого общего правила существуют многочисленные исключения, связанные, главным образом, с эмбрионизацией личиночных стадий под оболочками отложенного яйца и/или яйцевого кокона, гораздо реже — с переходом к живорождению/яйцеживорождению. Полная эмбрионизация характерна для головоногих (Cephalopoda) и многих брюхоногих моллюсков (Gastropoda), особенно перешедших к жизни в пресных водоемах и на суше (Иванова-Казас, 1977; Tompa, 1979; Köhler et al., 2004). С другой стороны, чрезвычайной степени дезэмбрионизации достигает онтогенез у брюхоногих моллюсков из рода *Patella* Linnaeus, 1758 (рис. 11); их личинка выходит из отложенного яйца на стадии бластулы (Иванова-Казас, 1977; Patten, 1886) подобно тому, как это происходит в архаичных вариантах онтогенеза губок и кишечнополостных (см. выше).

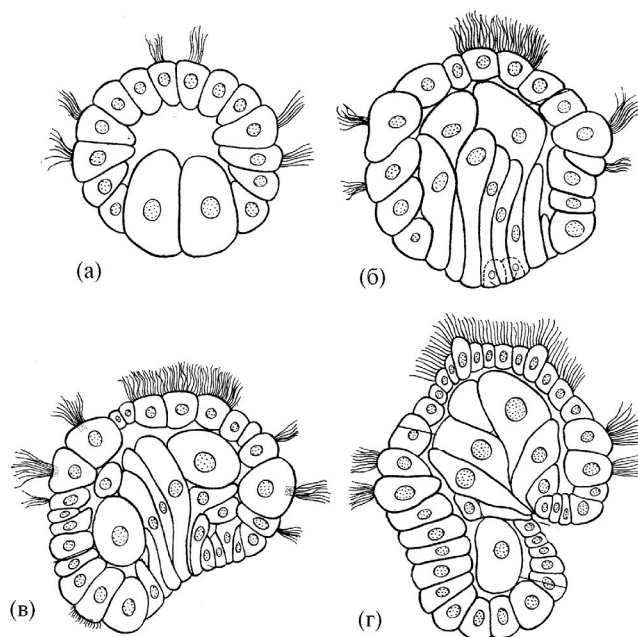


Рис. 11. Последовательные стадии развития бластুলоподобной (а) и гастрুলоподобной (б–г) личинки моллюска *Patella* sp. (по: Иванова-Казас, 1977; Patten, 1886).

Яйца камптозоидов (Kamptozoa или Entoprocta) обычно откладываются в полость материнского атриума, т. е. фактически во внешнюю среду. Из яйца выходит свободноживущая питающаяся личинка трохофорного типа. После периода свободной жизни личинка прикрепляется к субстрату и претерпевает метаморфоз (Nielsen, 1971). У нескольких видов отмечена частичная эмбрионизация онтогенеза по типу плацентарного живорождения — развитие эмбриона проходит полностью внутри материнского яйцевода; при этом внутри развивающегося зародыша начинается полицитное почкование эмбриоида следующего поколения. Из половых путей матери, путем разрыва стенки тела выходит свободноплавающая личинка трохофорного типа. После нескольких дней плавания из этой личинки путем разрыва тела выходит ювенильный организм следующего (полового) поколения, который становится взрослым без метаморфоза, формирует половые органы, но кроме того содержит в себе эмбриониды следующего поколения, сформировавшиеся еще до полового созревания (Nielsen, 1966). Таким образом, у некоторых камптозой имеют место примеры телескопической эмбрионизации, уже отмечавшиеся выше для других групп организмов.

Среди щупальцевых (Lophororata или Tentaculata) у большинства форонид (Phoronida) и беззамковых плеченогих (Brachiopoda:

Ескардинес) преобладает откладка яиц во внешнюю среду. Из яйца выходит свободноплавающая гастролопоподобная, а в некоторых случаях даже бластулоподобная личинка, которая постепенно развивается в более сложную питающуюся личинку. После прикрепления такой личинки к поверхности грунта она претерпевает более или менее существенный метаморфоз и становится взрослым сидячим животным. Считается, что у Ескардинес онтогенез частично эмбрионизирован, поскольку выходящая из яйца личинка во многом напоминает взрослого организм, и метаморфоз носит эволютивный характер. У замковых плеченогих (Brachiopoda: Testicardines) яйца зачастую вынашиваются в мантийной полости или в специальных выводковых сумках. Из яиц выходят непитающиеся личинки, которые покидают мантийную полость матери и некоторое время ведут свободноплавающий образ жизни; затем происходит прикрепление к грунту и метаморфоз (Иванова-Казас, 1977). У мшанок (Bryozoa) широко распространена частичная эмбрионизация по типу живорождения и яйцеживорождения. При этом из яйца выходит лецитотрофная личинка, которая после очень короткого периода (несколько часов) свободного плавания оседает на грунт и претерпевают существенный метаморфоз. У мшанок с менее эмбрионизированным онтогенезом и у яйцекладущих видов из яйца выходит планктотрофная личинка, которая может самостоятельно питаться несколько месяцев (Островский, 2009, 2011).

Онтогенез морских стрелок (Chaetognatha) в значительной степени эмбрионизирован. Из отложенного во внешнюю среду яйца выходит ювенильная стадия, которая довольно сильно отличается от имаго и первые несколько дней не питается. Дальнейший рост и развитие до стадии взрослого животного носят постепенный характер (Иванова-Казас, 1977; Terazaki, Miller, 1982).

Развитие гнатостомулид (Gnathostomulida) и гастротрих (Gastrotricha) полностью эмбрионизировано; из отложенного в воду яйца выходит молодой взрослый червь (Зоология ..., 2008).

Для большинства видов немертин (Nemertini) характерно развитие с питающейся личиночной стадией (Иванова-Казас, 1975; Maslakova, 2010). У палеонемертин (Palaeonemertini) гастролопоподобная планктонная личинка отличается от взрослого червя очень мелкими размерами, упрощенной организацией, наличием некоторых сугубо личиночных органов. Для гетеронемертин (Heteronemertini) характерна более специализированная личинка, называемая пиллидием. После некоторого периода плавания и питания такая личинка претерпевает радикальный метаморфоз, в результате которого

внутри пиллидия формируется молодой взрослый червь. По окончании метаморфоза червь прорывает оболочки пиллидия, погружается на дно и переходит к ползающему образу жизни. У некоторых видов гетеронемертин известен также особый “дезоровский” тип онтогенеза, при котором происходит полная эмбрионизация личиночной стадии внутри оболочек отложенного во внешнюю среду яйца (Иванова-Казас, 1975; Maslakova, 2010). Среди гоппонемертин (Hoplonemertini) преобладает развитие с непитающейся (лецитотрофной) личиночной стадией, а также встречаются единичные примеры эмбрионизации по типу живорождения (Иванова-Казас, 1975; Maslakova, 2010).

Развитие скалидофорных червей (Scalidophora), объединяющих приапулид (Priapulida), киноринх (Kinorhyncha) и лорицифер (Loricifera), обычно происходит вне материнского организма. Из отложенного яйца выходит питающаяся личинка, дальнейший рост которой сопровождается линьками; линяют также и взрослые особи (Адрианов, Малахов, 1994, 1996; Kristensen, 2002). Почти полная эмбрионизация онтогенеза по типу живорождения известна у приапулиды *Meiopriapululus fijiensis* Morse, 1981 (Higgins, Storch, 1991). У некоторых видов лорицифер личинки способны к педогенезу с развитием личинок следующего поколения под экзвием материнской личинки (Kristensen, 2002).

Онтогенез нематод (Nematoda) в типичном случае включает стадию отложенного яйца, несколько личиночных стадий (обычно 4 линьки) и, внешне сходный с ними, взрослый организм. У ряда видов имеет место частичная эмбрионизация онтогенеза под оболочками отложенного яйца; в этих случаях одна или две первых линьки проходят внутри яйца (Малахов, 1986). Эмбрионизация по типу живорождения известна у некоторых свободноживущих и паразитических видов (Ostrovsky et al., 2016).

Жизненный цикл волосатиков (Nematomorpha) полностью связан с паразитизмом: из отложенного во внешнюю среду яйца выходит свободноплавающая непитающаяся личинка, которая существенно отличается по морфологии от взрослого червя. Такая личинка, в случае длительного голодания во внешней среде или в теле неподходящего хозяина, может инцистироваться. Метаморфоз с превращением во взрослого червя происходит в теле окончательного хозяина (Hanelt et al., 2005). Примеров вторичной эмбрионизации онтогенеза у волосатиков нет.

Развитие коловраток (Rotatoria) полностью эмбрионизировано — личиночные стадии отсутствуют и из отложенного яйца выходит взрослый

организм. У нескольких видов эмбрионизация осуществляется по типу живорождения (Иванова-Казас, 1975; Ostrovsky et al., 2016). У родственных коловраткам скребней (*Acanthocephala*), напротив, в онтогенезе присутствуют несколько личиночных стадий, развитие и метаморфоз которых проходят внутри тела промежуточного и окончательного хозяев. При этом личинки первого возраста проходят полное эмбриональное развитие внутри оболочек яйца, когда последнее еще находится в полости тела материнского организма (Иванова-Казас, 1975; Зоология ..., 2008). Если исходить из современных представлений о происхождении скребней от неких коловраток из группы *Bdelloida* (см., например, Зоология ..., 2008), то приходится признать, что онтогенез скребней подвергся частичной дезэмбрионизации с высвобождением нескольких личиночных стадий из-под яйцевых оболочек.

Небольшая (около 160 видов) группа червеобразных морских организмов сипункулид (*Sipuncula*) демонстрирует четыре разных варианта развития: 1) из отложенного яйца выходит лецитотрофная личинка-трохофора, которая после метаморфоза становится ювенильным червем; 2) предыдущий вариант усложняется тем, что трохофора превращается во вторую личиночную стадию — лецитотрофную пелагосферу; 3) вторая личиночная стадия (пелагосфера) становится питающейся стадией — наиболее распространенный вариант онтогенеза; 4) развитие полностью эмбрионизировано и из отложенного яйца выходит ювенильный червь (Иванова-Казас, 1977; Rice, 1976).

Столь же небольшая по числу видов группа эхиурид (*Echiura*), предположительно родственная кольчатым червям, относительно однообразна по особенностям онтогенеза. Из отложенного во внешнюю среду яйца выходит планктотрофная (редко — лецитотрофная) личинка-трохофора, которая проходит постепенный (эволютивный) метаморфоз и становится взрослым червем (Иванова-Казас, 1977).

Многочетинковые кольчатые черви (*Polychaeta*) за редкими исключениями характеризуются развитием яйца во внешней среде, последующим выходом лецитотрофной или планктотрофной свободноплавающей личинки (трохофоры), которая проходит несколько стадий развития и, с более или менее существенным метаморфозом, превращается во взрослого червя. Примеры эмбрионизации развития по типу живорождения или внутри оболочек отложенного яйца среди полихет единичны. Напротив, у всех малочетинковых червей (*Oligochaeta*) развитие полностью эмбрионизировано и проходит

под защитой оболочек яйца и/или яйцевого кокона (Иванова-Казас, 1977; Зоология ..., 2008).

У погонофор (*Pogonophora*) яйца откладываются во внешнюю среду. Из яйца выходит свободноплавающая лецитотрофная личинка трохофорного типа. После оседания на грунт личинка претерпевает метаморфоз и превращается в ювенильную особь (Малахов, Галкин, 1998).

Развитие онихофор (*Onychophora*) полностью эмбрионизировано и в большинстве изученных случаев проходит либо по типу яйцеворождения, либо по типу плацентарного живорождения. У немногих яйцекладущих видов полная эмбрионизация осуществляется внутри плотных яйцевых оболочек (Mayer et al., 2015; Treffkorn et al., 2019).

У тихоходок (*Tardigrada*) онтогенез полностью эмбрионизирован под оболочками яйца, откладываемого во внешнюю среду. Из яйца выходит ювенильное животное лишь незначительно отличающееся от имаго (Иванова-Казас, 1979).

Яйца морских пауков (*Pantopoda*) развиваются во внешней среде, будучи прикрепленными к специальным конечностям самцов. Из яйца в большинстве случаев выходит личинка — протонимф, которая либо свободно плавает, либо паразитирует на гидроидных полипах; в обоих случаях личинка многократно линяет и постепенно превращается во взрослый организм. У некоторых видов стадия протонимфа эмбрионизирована под яйцевыми оболочками (Bain, 2003).

Полностью вымершие трилобиты (*Trilobita*), судя по палеонтологическим находкам, откладывали яйца во внешнюю среду и имели, как минимум, несколько свободноплавающих личиночных стадий (Laibl, 2017). Произшедшие от трилобитов мечехвосты (*Xiphosura*), представленные в современной фауне лишь несколькими видами, развиваются с частичной эмбрионизацией. Яйца откладываются во внешнюю среду. Эктодерма зародыша очень рано начинает выделять кутикулу, и ко времени закладки конечностей происходит первая линька. При этом яйцевая оболочка (хорион) лопается и сбрасывается, а объем зародыша увеличивается в 8 раз, и дальнейшее его развитие происходит под оболочкой первой кутикулы. Затем происходят вторая и третья линьки и только после этого личинка выходит наружу и начинает самостоятельную жизнь. Первая личиночная стадия оказывается непитающейся (лецитотрофной) из-за недоразвития кишечника и только после четвертой линьки приобретает недостающие структуры внутреннего и внешнего строения, становится похожей на взрослый организм и начинает пи-

тание. Затем происходит еще несколько линек пока животное не достигнет половозрелого состояния (Иванова-Казас, 1979; Kingsley, 1892; Botton et al., 2010; Naug, Rötzer, 2018).

Подавляющее большинство паукообразных (Arachnida) откладывают яйца во внешнюю среду, обеспечивая им ту или иную защиту (коконы, выводковые мешки, подземные выводковые камеры и т. п.). При этом начальные стадии онтогенеза эмбрионизированы, о чем свидетельствуют одна-две эмбриональные линьки. Первые одна-две собственно личиночные стадии не питаются и остаются под защитой кокона или иного укрытия. После выхода из укрытия и нескольких последующих линек личинка постепенно достигает взрослого состояния. Для скорпионов (Scorpiones) характерна частичная эмбрионизация по типу яйцеживорождения или плацентарного живорождения. Единичные слу-

чай яйцеживорождения известны также и у клещей (Acari). У последних онтогенез нередко бывает вторично усложнен появлением различных покоящихся личиночных стадий (Иванова-Казас, 1979).

Ракообразные (Crustacea) демонстрируют большое разнообразие онтогенезов. Типичным для них вариантом можно считать развитие яиц во внешней среде (реже в специальных выводковых сумках) и выходом из яйца сводноплавающей питающейся (реже — лецитотрофной) личинки — науплиуса. Метаморфоз носит более или менее эволютивный характер и сопровождается многочисленными линьками с последовательным образованием сегментов и их конечностей (рис. 12). При частичной эмбрионизации развития из богатых желтком яиц выходят более сложные личиночные стадии (зоа, филлосома, манка и др.) У некоторых групп наблюдается полная эмбрионизация онтогенеза (криптометаболия), в результате которой из яйца выходит животное вполне подобное имаго, за исключением лишь размеров тела и мелких деталей строения. Существенные отклонения от обычного хода онтогенеза наблюдаются также у паразитических ракообразных (Иванова-Казас, 1979; Зоология ..., 2008). Примеры эмбрионизации по типу (яйце)живорождения встречаются крайне редко (Klapow, 1970).

Развитие многоножек (Myriapoda) всегда происходит во внешней (по отношению к организму матери) среде. Начальные этапы онтогенеза эмбрионизированы. Личинки первого, а иногда и второго возрастов обычно неподвижны и не питаются. У Diplopoda и Pauropoda имеют место эмбриональные линьки и после разрыва яйцевой оболочки (хориона) зародыш продолжает развитие под плотной кутикулярной оболочкой, подобно тому, как это происходит у мечехвостов (см. выше). Эту стадию развития у многоножек нередко называют “куколкой” или “пупоидом” (рис. 13) по аналогии с куколкой насекомых, хотя онтогенетическое и эволюционное происхождение этих стадий различно. Последующие, собственно личиночные стадии многоножек подвижны и отличаются от имаго меньшим числом конечностей и рядом других признаков (Мечников, 19556; Иванова-Казас, 1981; Зоология ..., 2008; Metschnikoff, 1874; Tiegs, 1940, 1947).

Примерам эмбрионизации/дээмбрионизации у насекомых (Insecta s.s. или Hexapoda) посвящена обширная литература. Наиболее фундаментальным анализом эмбрионизации, связанной с живорождением и яйцеживорождением, остается по сей день монография Гарольда Хагана (Hagan, 1951). Краткий обзор более современных работ можно найти в моей

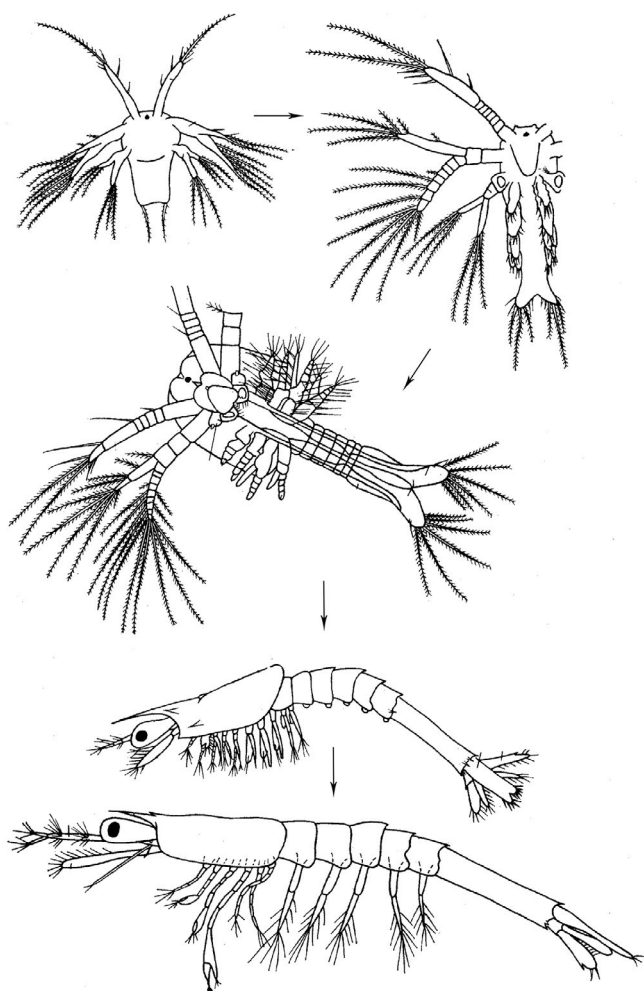


Рис. 12. Постэмбриональное развитие (от науплиуса до имаго) рака *Penaus* sp. (Иванова-Казас, 1979; Anderson, 1973).

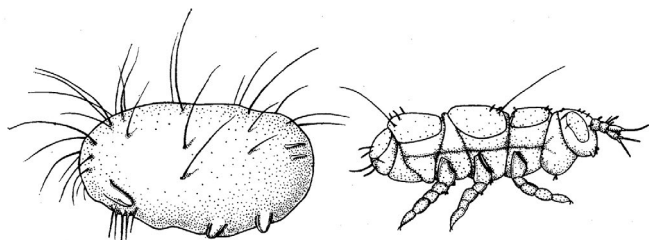


Рис. 13. “Пупоидная” стадия (слева) и первая подвижная личинка (справа) в онтогенезе многоножки *Pauropus silvaticus* Tiegs, 1943 (по: Tiegs, 1947).

недавней статье по теоретическим аспектам изучения живородящих организмов (Гаврилов-Зимин, 2022). Эмбрионизация онтогенеза насекомых под оболочками отложенного яйца обычно рассматривалась в литературе как явление иного порядка, нежели живорождение и исторически послужила отправной точкой для развития концепции эмбрионизации как таковой (см. Введение). Примечательно, что главный идеолог общей концепции эмбрионизации/дезембрионизации организмов — А.А. Захваткин, отрицал популярную в литературе идею о дезэмбрионизированности личинок насекомых с “полным” (катастрофическим) метаморфозом (Holometabola) и считал, что они соответствуют по уровню развития ранним личиночным стадиям подёнок (Ephemeroptera), тогда как в онтогенезе насекомых с “неполным” (эволютивным) метаморфозом, наоборот, произошла эмбрионизация таких стадий, и их личинки гомологичны поздним “нимфальным” стадиям в онтогенезе Ephemeroptera (Захваткин, 1953а, 1953б). Более подробный исторический обзор теорий возникновения онтогенеза насекомых можно найти, например, в статье Erezyilmaz (2006). К сожалению, А.А. Захваткин в этой статье не упомянут, а его идея приписывается Хеслоп-Харри-сону (Heslop-Harrison, 1958).

Поскольку первичная свободноплавающая личинка в онтогенезе насекомых (как и других сухопутных животных) полностью эмбрионизирована, отсутствует и первичный метаморфоз такой личинки во взрослый организм. Вместо этого, в нескольких филогенетических линиях насекомых имеет место вторично усложненный метаморфоз, характеризующийся наличием 1–3 покоящихся предимагинальных стадий (куколок); такое развитие характерно для трипсов (Thysanoptera), алеейродид (Aleyrodinea), самцов кокцид (Coccinea) и большой группы отрядов, объединяемых в таксон Holometabola. В каждом из этих случаев метаморфоз протекает со своей существенной спецификой (Клюге, 2020). В остальных группах насекомых постэмбрио-

нальное развитие носит эволютивный характер, сопровождается выходом из яйца личинки, относительно похожей на имаго, и постепенным нарастанием этого сходства с каждой последующей линькой. Рассмотрим теперь более внимательно основные тенденции в эволюции онтогенеза разных отрядов насекомых.

Среди первичнобескрылых насекомых примеров эмбрионизации, связанной с живорождением или яйцеживорождением, пока не известно, и во всех изученных случаях самки этих насекомых откладывают яйца во внешнюю среду (Гаврилов-Зимин, 2022; Gavrilov-Zimin, 2022). Число личиночных стадий сильно варьирует от 2–3 до 15 (редко больше) у разных изученных видов. Как минимум, у некоторых ногохвосток (Collembola), двухвосток (Diplura) и трехвосток (Triplura) наблюдаются эмбриональные линьки. Первая кутикула выделяется на стадии бластодермы, а затем под ней образуется еще один или больше кутикулярных слоев (Иванова-Казас, 1981; Поливанова, 1982; Philiptschenko, 1912; Smith, 1961; Larink, 1972). В результате, после разрыва хориона первая постэмбриональная стадия увеличивается в размерах, но оказывается неподвижной и непитающейся, заключенной в кутикулярную капсулу (рис. 14), подобно тому, как это имеет место у некоторых групп многоножек (см. выше). Эмбриональные линьки известны также и у некоторых крылатых насекомых (Pterigota) — прямокрылых (Orthoptera), некоторых тараканов (Pandictyoptera), палочников (Spectra), пухоедов и вшей (Parasita), бабочек (Lepidoptera) (Поливанова, 1982; Клюге, 2020). Самый архаичный онтогенез среди крылатых насекомых демонстрируют поденки

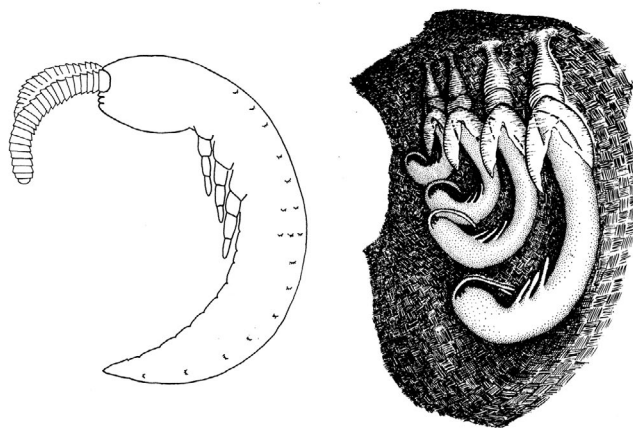


Рис. 14. Первая неподвижная личиночная стадия двухвостки *Evalljapyx facetus* Smith, 1959 (слева) и группа таких же стадий *Parajapyx isabellae* (Grassi, 1886) в подземном укрытии (справа) (по: Smith, 1961).

(Ephemeroptera), у которых число личиночных возрастов может достигать 30 и варьировать индивидуально. У стрекоз (Odonata) бывает 10–20 личиночных возрастов, у веснянок (Plecoptera) — 10–22, у верблюдов (Raphidioptera) — 10–15 (редко больше). В остальных отрядах число личиночных стадий более или менее стабилизировано и обычно не превышает десяти (Клюге, 2020). Наименьшее количество личиночных возрастов (1–2) известно у некоторых кокцид (Gavrilov-Zimin, 2021), некоторых паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera), паразитических двукрылых (Diptera) и блох (Aphaniptera) (Клюге, 2020). По крайней мере, в ряде случаев (например, у кокцид), такое уменьшение связано не с дополнительной эмбрионизацией, но с педогенезом или неотенией, при которых утрачиваются конечные стадии онтогенеза и развитие заканчивается размножающейся личинкой.

Первые личиночные стадии крылатых насекомых обычно способны к самостоятельному питанию. Немногие, известные к настоящему времени, исключения отмечены, например, среди клопов (Heteroptera) (Rakitov, 2023). Как и в упомянутых выше случаях с некоторыми многоножками и первичнобескрылыми насекомыми, недоразвитость клопных личинок, очевидно, связана с тем, что зародыш по неким внутренним “техническим” причинам перестает выходить внутри хориона и преждевременно выходит из яйцевых оболочек. Кроме того, у всех изученных видов веерокрылых (Strepsiptera) личинки первого возраста (планидии) не питаются и характеризуются недоразвитостью ротовых органов (Клюге, 2020; Fraulob et al., 2015). Поскольку эмбриональное развитие этих личинок связано с живорождением, а онтогенез веерокрылых, в целом, имеет чрезвычайно аберрантный характер, понять эволюционную последовательность эмбрионизаций/деэмбрионизаций в этой группе в настоящее время затруднительно. Целиком непитающиеся поколения присутствуют в сложном жизненном цикле тлей семейств Phylloxeridae, Pemphigidae и некоторых Lachnidae (Gavrilov-Zimin, 2021). Кроме того, для живородящих поколений тлей характерна телескопическая, а в некоторых случаях также мозаичная эмбрионизация (см. подробнее: Попова, 1967), но эволюционный смысл таких поколений остается по сей день малопонятным.

Крайней степени деэмбрионизации среди всех насекомых достигают личиночные стадии у некоторых паразитических перепончатокрылых (рис. 15), когда из яйца, отложенного в организм хозяина, выходит “пузыревидная” личинка, полностью лишенная зачатков конечностей и сегментации. За счет того, что кутикула такой

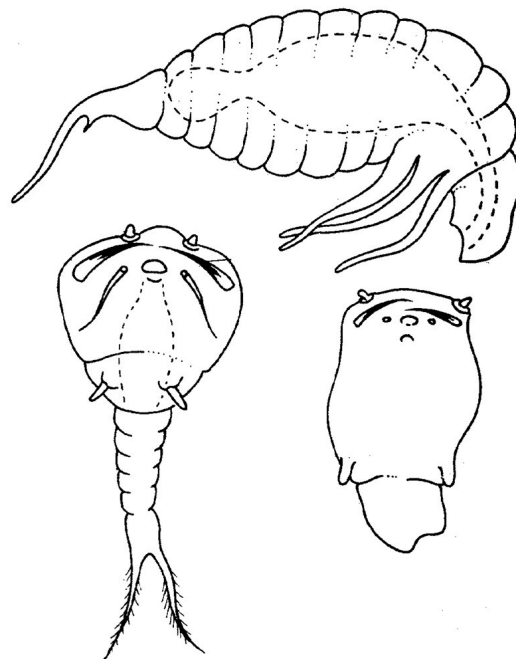


Рис. 15. Деэмбрионизованные личинки разных видов паразитических перепончатокрылых (по: Захваткин, 1975).

личинки очень тонкая, растяжимая и не препятствует росту, в таком онтогенезе сохраняются только две линьки — на куколку и на имаго (Иванова-Казас, 1961, 1981).

Из приведенного краткого обзора ясно, что эволюция онтогенезов насекомых происходила в разных направлениях и сопровождалась как многократным независимым уменьшением числа личиночных стадий, так и многократным вторичным увеличением этого числа. При этом соответствующие изменения далеко не всегда были связаны с процессами эмбрионизации/деэмбрионизации, но зависели также от утраты и/или существенной модификации предимагинальных и имагинальных стадий развития.

Эмбриональное развитие иглокожих (Echinodermata) обычно протекает во внешней среде или в выводковых сумках разной конструкции, сообщающихся с внешней средой. В большинстве случаев из яйца выходит свободно-плавающая, покрытая жгутиками бластула или гастрюла, которая вскоре преобразуется в питающуюся личинку (диплеврула, бипиннария, аурикулярия, эхиноплутеус и др.), морфология которой слегка отличается в разных группах иглокожих. После периода свободного плавания личинка претерпевает существенный метаморфоз и становится взрослым организмом. В более редких случаях из богатых желтком яиц выходят непитающиеся (лецитотрофные) личинки. Еще

реже личиночная стадия полностью эмбрионизирована (в отложенном яйце или внутри тела матери при (яйце)живорождении) и развитие взрослого организма проходит без метаморфоза (Иванова-Казас, 1978).

Большинство изученных полухордовых (Hemichordata) характеризуются откладкой яиц во внешнюю среду, выходом из яйца свободноплавающей питающейся личинки (торнарии) и последующим существенным метаморфозом во взрослое животное. Гораздо реже имеют место случаи эмбрионизации, связанные с откладкой богатых желтком яиц, выходом из них значительно более развитых лецитотрофных личинок, которые затем претерпевают упрощенный метаморфоз (Иванова-Казас, 1978; Lowe et al., 2004; Gonzalez et al., 2018).

Бесчерепные (Acrania) демонстрируют, вероятно, наиболее архаичный вариант развития среди всех хордовых. Их мелкие, бедные желтком яйца всегда откладываются во внешнюю среду. Из этих яиц выходит свободноплавающая личинка (нейрула), которая начинает самостоятельно питаться на четвертый день постэмбриональной жизни. После трех месяцев развития и роста личинка опускается на грунт и претерпевает упрощенный метаморфоз (Иванова-Казас, 1978). Среди остальных низших хордовых животных, объединяемых в таксон Tunicata (Оболочники), также преобладает вариант онтогенеза с яйцекладкой, питающейся личинкой и метаморфозом, но имеются и различные отклонения. Так, у асцидий (Ascidacea) нередко встречаются примеры вынашивания яиц в выводковых сумках и частичная эмбрионизация по типу яйцеживорождения, внутриполостного или плацентарного живорождения. Образующиеся при этом личинки более развиты (в сравнении с нейрулой), не питаются и имеют исключительно расселительное значение. После прикрепления такие личинки претерпевают существенный метаморфоз и становятся взрослыми сидячими животными (Иванова-Казас, 1978; Cloney, 1982). В единичных случаях имеет место криптометаболия и выход из яиц молодого взрослого организма (Иванова-Казас, 1978; Bates, 1995). У огнетелок (Pyrosomida) онтогенез осложнен тем, что первое дочернее поколение (циатозоиды) полностью эмбрионизировано, развивается внутри тела матери (живорождение) и характеризуется крайне упрощенным строением. Циатозоид при этом не становится самостоятельным организмом, но начинает размножаться путем полицитного почкования, образуя так называемый первичный пролиферирующий столон (рис. 16). Этот столон затем неполными перегородками подразделяется на части, которые

дают начало следующему поколению — асцидозоидам, которые остаются соединенными друг с другом и образуют колонию. Эта колония выходит из тела исходного материнского организма и начинает самостоятельное существование. Далее асцидозоиды в свою очередь приступают к почкованию, и колония разрастается (Иванова-Казас, 1978; Kowalevsky, 1875). Полностью эмбрионизировано развитие первого поколения в жизненных циклах бочоночников (Doliolida) и сальп (Salpida); у первых криптометаболия осуществляется под оболочкой отложенного яйца, а у вторых — путем плацентарного живорождения (Иванова-Казас, 1978).

Развитие первичноводных позвоночных (Vertebrata) происходит в подавляющем большинстве случаев с откладкой яиц во внешнюю среду, выходом из яйца личинки, которая сразу или по прошествии некоторого времени начинает самостоятельно питаться и прodelывает эволютивный метаморфоз, растягивающийся на длительный (месяцы и годы) период времени (Бочаров, 1988). Более краткий, но и более рез-

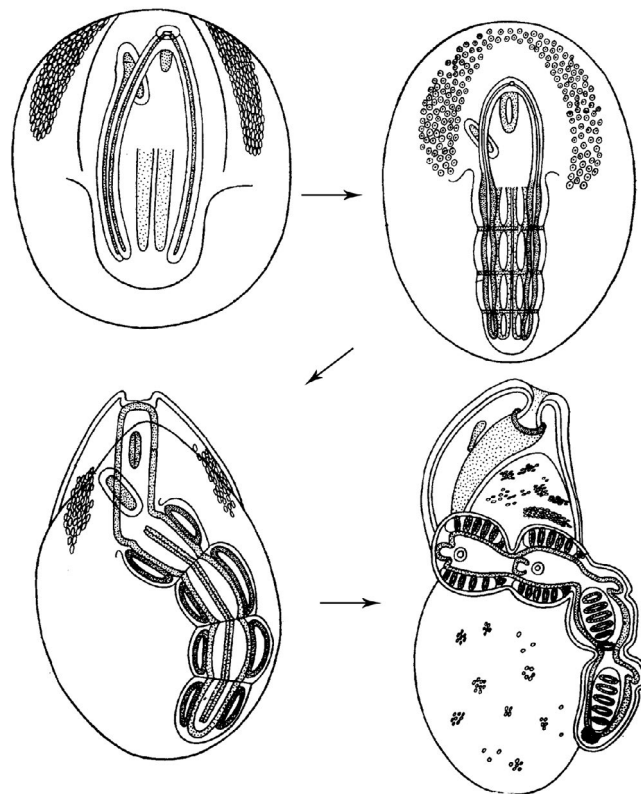


Рис. 16. Последовательные стадии развития пролиферирующего stolона внутри зародыша огнетелки *Pyrosoma* sp. (по: Kowalevsky, 1875).

кий метаморфоз происходит у бесхвостых амфибий (Anura). В очень редких случаях у амфибий наблюдается криптометаболия под оболочками отложенного яйца (Бочаров, 1988). Кроме того, у амфибий известны очень интересные примеры разительных внутриродовых отличий по характеру онтогенеза. Так, лягушка с Соломоновых островов *Cornufer guentheri* (Boulenger, 1884) в своем развитии не проходит стадию головастика, в то время как таксономически и географически ближайшие виды того же рода ((*C. guppyi* (Boulenger, 1884), *C. hedigeri* (Boulenger, 1884) и др.) сохраняют эту стадию онтогенеза (Бочаров, 1988). Примеры частичной или полной эмбрионизации по типу (яйце)живорождения среди первичноводных позвоночных также относительно малочисленны (Гаврилов-Зимин, 2022; Wourms, 1994; Blackburn, 2015). Напротив, для наземных позвоночных-амниот (Amniota) характерна более или менее полная эмбрионизация онтогенеза под оболочками отложенного яйца (большинство рептилий и птицы) или под эмбриональными оболочками в теле матери (около 20% видов скваматных рептилий + плацентарные млекопитающие). Слабо эмбрионизированными остаются личиночные стадии у однопроходных (Monotremata) и сумчатых (Marsupialia) млекопитающих (Бочаров, 1988; Kardong, 2012).

ВАРИАНТЫ ЭМБРИОНИЗАЦИИ И ИХ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Приведенный выше обзор позволяет предложить классификацию различных вариантов эмбрионизации (рис. 1), чего ранее в литературе не предпринималось.

Во-первых, эмбрионизацию можно разделить на первичную и вторичную. Первичная эмбрионизация имеет место при эволюционном переходе с протонемно-многоклеточного на эмбриогенно-многоклеточный уровень организации жизни. Такое событие, по-видимому, произошло один раз в начале эволюции животных (Animalia), один раз в эволюции высших растений (Embryophyta) и многократно в эволюции разных групп водорослей (см. подробнее Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilov-Zimin, 2023). К вторичной эмбрионизации относятся последующие случаи смещения (в сравнении с онтогенезом предков) стадий постэмбрионального развития организмов под яйцевые и/или эмбриональные оболочки. В зависимости от количества стадий онтогенеза, подвергшихся эмбрионизации, ее можно разделить на частичную, затрагивающую лишь часть личиночного развития, или же полную, при которой из яйца или организма матери

выходит организм, принципиально не отличающийся от взрослого, но имеющий лишь меньшие размеры. Такой ювенильный организм обладает полным набором имагинальных органов тела и лишен особых личиночных приспособлений. Для полной эмбрионизации Ёжиковым (Ёжиков, 1939; Jeschikov, 1936) был предложен удобный термин “криптометаболия”, намекающий на то, что метаморфоз организмов с таким типом развития скрыт под яйцевыми и/или эмбриональными оболочками. Кроме того, эмбрионизацию можно разделить на наружную, внутреннюю и мозаичную. При наружном варианте развитие дочернего организма происходит во внешней среде под оболочками отложенного яйца, споры или семени. У Animalia таковые оболочки впервые появляются у яйцекладущих губок и в дальнейшем достигают наибольшей сложности у сухопутных животных. У растений наружная эмбрионизация известна в отношении гаметофитов ряда родов мохообразных, папоротникообразных и многих плауновидных, споры которых претерпевают палинтомическое/синтомическое дробление внутри своей оболочки, а также у ряда семенных растений, характеризующихся “доразвитием” зародыша после деления семени от материнского организма.

Внутренняя эмбрионизация у животных связана с яйцеживорождением или различными вариантами живорождения. Эти явления были мною подробно рассмотрены в специальной статье (Гаврилов-Зимин, 2022; Gavrilov-Zimin, 2023). У растений внутренняя эмбрионизация обусловлена началом развития спорофита внутри тела гаметофита и/или с полной эмбрионизацией гаметофита внутри тела материнского организма (семенные растения).

Для семенных растений, вольвоксов и нескольких групп животных (см. выше) характерна особая телескопическая эмбрионизация, при которой внутри материнского организма развиваются зародыши, уже содержащие в себе зародышей следующего поколения.

Самым редким и удивительным вариантом эмбрионизации можно считать мозаичную эмбрионизацию, известную у некоторых видов тлей (Попова, 1967). Самки этих тлей одновременно содержат в своих овариолах полностью сформированных личинок (живорождение) и готовые к откладке яйца, дальнейшее развитие которых происходит во внешней среде.

Разнообразие вариантов эмбрионизации и конкретных путей ее возникновения у разных групп организмов исключают возможность однозначной трактовки эволюционного смысла этого явления. Так, исходная (первичная)

эмбрионизация развития представляла собой не адаптацию к тем или иным условиям жизни, а всего лишь один из способов построения многоклеточного тела (Гаврилов-Зимин, 2023; Gavrilov-Zimin, 2023). Такая первичная эмбрионизация сохраняется в онтогенезе всех современных животных, всех спорофитов и многих гаметофитов высших растений, независимо от конкретных (чрезвычайно разнообразных) условий их жизни. Вторичная внутренняя эмбрионизация по типу живорождения или яйцеживорождения также не связана напрямую с условиями жизни организма, но является результатом комплекса разнообразных причин: возникновение оогамии при отсутствии каких-либо механизмов выведения неподвижной зиготы во внешнюю среду; переходы от наружного оплодотворения к внутреннему в ситуации, когда у организма еще отсутствуют специализированные половые протоки (яйцеводы) с придаточными железами и сперматеками; нарушения в хорошо развитой половой яйцекладной системе — утрата имажинальных половых органов (вследствие педогенеза, неотении, пedomорфоза), ларвальный мейоз, изменение места оплодотворения с эктодермальных частей половой системы на внутригонадное (Гаврилов-Зимин, 2022; Gavrilov-Zimin, 2022).

Эволюционное происхождение и значение телескопической эмбрионизации в разных группах, демонстрирующих такой вариант развития, вероятно, сильно различаются, и в рамках настоящей работы сделать соответствующую оценку не представляется возможным. Эта тема нуждается в дополнительных исследованиях, как теоретических, так и лабораторных.

Только вторичная наружная эмбрионизация в большинстве изученных случаев создает впечатление прямого эволюционного ответа таксона на меняющиеся условия среды обитания. В яйце животных или же споре, семени (плоде) растений, развивающихся во внешней среде, более ранний или более поздний выход эмбриона (или эмбриоида) из-под защитных оболочек уже никак не зависит от особенностей строения и функционирования материнского организма. В этой ситуации нетрудно представить себе действие механизма естественного отбора: 1) как и все другие признаки, количество желтка в яйце (питательных веществ в споре, плоде, семени) подвержено индивидуальной и межпопуляционной изменчивости; 2) если самостоятельное питание выходящих из яйцевых (споровых, семенных и пр.) оболочек организмов затруднено или вовсе невозможно, давление отбора действует в направлении увеличения размера яиц (спор, семян, плодов), неизбежного при этом уменьше-

ния их общего количества и более позднего выхода потомства из соответствующих оболочек; 3) если же, наоборот, постэмбриональные стадии способны сами обеспечить себе пропитание, то селективное преимущество получают самки, откладывающие большее количество менее богатых желтком яиц, из которых новое поколение выходит на более ранних стадиях онтогенеза. Эти две противоположные тенденции, эмбрионизация vs. дезэмбрионизация, создают гибкий механизм приспособления к условиям среды, и именно этот приспособительный аспект чаще всего обсуждается как в общей, так и частной литературе, посвященной развитию конкретных групп организмов и цитированной выше. При этом, в целом, первичную или вторичную дезэмбрионизованность развития (т.е. развития с личиночными стадиями) можно считать *“энергетически более выгодной ... и реализующейся во всех случаях, когда для этого предоставляется возможность”* (Тихомирова, 1991, с. 138). Этот тезис, вполне согласующийся с многочисленными примерами, приведенными в настоящей статье, прямо противоречит мнениям некоторых других авторов, рассуждавших об эмбрионизации как об общебиологическом явлении. Так, например, Хохряков (1981, с. 27) указывал, что *“...эмбрионизация является одним из универсальных признаков, обеспечивающих большие преимущества в борьбе за существование”*, не приводя, однако, никаких аргументов для такого утверждения. Похожим образом рассуждал и Захваткин (1953б, с. 375): *“...эмбрионизация является ведущей линией, столбовой дорогой прогрессивного развития...”*. Здесь следует уточнить, что указанные авторы смешивали различные варианты эмбрионизации, придавая им, в целом, единое эволюционное значение. Например, Захваткин (1953б, с. 375) считал живорождение (без конкретизации) *“высшей формой”* эмбрионизации, с чем никак нельзя согласиться, поскольку при плацентарном, адеготрофном и внутриматочном живорождении, равно как и при яйцеживорождении, в подавляющем большинстве случаев рождается личинка, которая дальше самостоятельно развивается и проходит метаморфоз. Максимальная же степень эмбрионизации онтогенеза достигается при криптометаболии, которая чаще всего происходит в отложенном яйце и существенно реже внутри тела матери. Нетрудно заметить, что группы организмов, характеризующиеся полной эмбрионизацией (криптометаболией), составляют скорее исключения среди общего многообразия многоклеточных и суммарно объединяют лишь ничтожную часть биоразнообразия: гаметофиты селлагинелловых (Selaginellopsida), полушниковых (Isoetopsida) и некоторых разнospоровых

папоротников, спорофиты печеночных мхов (Marchantiophyta), большинство свободноживущих плоских червей из группы Archoogophora, гнатостомулиды (Gnathostomulida), гастротрихи (Gastrotricha), коловратки (Rotatoria), малощетинковые кольчатые черви (Oligochaeta), онихофоры (Onychophora), тихоходки (Tardigrada), большинство позвоночных-амниот (Amniota), а также единичные виды/рода из ряда других групп организмов. Логично предположить, что криптометаболия этих групп организмов связана не с обретением каких-то *“больших преимуществ в борьбе за существование”*, а всего лишь с неспособностью (по разным причинам) адаптировать свои личиночные стадии к новым условиям существования, чаще всего к жизни в сухопутной внешней среде. Например, мелкие личиночные стадии наземных позвоночных вряд ли могли бы конкурировать с насекомыми, которыми переполнены все наземные биотопы (Гаврилов-Зимин, 2022, с. 242; Gavrilov-Zimin, 2022).

С другой стороны, если говорить только о наружной частичной эмбрионизации, охватывающей лишь начальные этапы развития, то такой способ развития действительно присущ подавляющему большинству растений и животных и именно его можно признать *“ведущей линией прогрессивного развития”*.

По-видимому, эмбрионизация во многих случаях приводит к рекапитуляциям признаков, поскольку спрятанные внутри яйцевых оболочек стадии развития оказываются в постоянных стабильных условиях и таким образом ограждены от прямого действия естественного отбора (Захваткин, 1953б). Это предположение не противоречит базовым принципам современной генетики и биологии развития и вполне может быть принято, несмотря на явную ошибочность *“биогенетического закона”* Дарвина–Мюллера–Геккеля в целом (см. его критику, например, Северцов, 1939; Løvtrup, 1978 и др.).

СТРУКТУРНЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОНИЗАЦИИ

В отличие от разнообразных онтогенетических гетерохроний эмбрионизация представляет собой не просто смещение стадий развития во времени, но значительные структурные изменения в строении как самого зародыша, так и окружающих его оболочек. Первичная эмбрионизация, как уже было отмечено выше, приводит к самому факту возникновения эмбриона (или эмбриоида) путем палинтомического или синтомиического дробления яйцеклетки. Вторичная эмбрионизация технически обеспечивается целым комплексом принципиально новых

структурных изменений, которые можно объединить в следующие группы.

1. Увеличение количества питательных веществ в яйце или окружающих яйцеклетку структурах при наружной эмбрионизации. Самых значительных объемов в абсолютном выражении такие запасы достигают у некоторых пальм (особенно сейшельской и кокосовой) и у нелетающих птиц. У некоторых животных, например, плоских червей, объединяемых в группу Neophora, образуются специальные *“яйцевые капсулы”*, содержащие яйцеклетку и желточные клетки, служащие для питания развивающегося зародыша.

2. Появление дополнительных защитных оболочек яйца, помимо собственной оболочки яйцеклетки. При наружной эмбрионизации у наземных животных и семенных растений такие оболочки достигают столь значительной прочности, что появляется необходимость в специальных приспособлениях для их преодоления. К таковым относятся, например, разного строения *“яйцевые крышечки”* и *“яйцевые зубы”* животных, а также проростковые *“поры”* растений, через которые корень и стебель молодого растения выходят из оболочки плода.

3. Образование дополнительных эмбриональных оболочек, таких как сероза, амнион, аллантоис и др. Функциональное и эволюционное значения этих оболочек остаются во многом дискуссионными (Поливанова, 1962; Иванова-Казас, 1981, 1995; Panfilio, 2008), но их связь с процессами эмбрионизации не вызывает сомнений.

4. Структурные изменения при различных вариантах внутренней эмбрионизации. Такие изменения особенно наглядны при плацентарном и адентотрофном вариантах живорождения. В первом варианте за счет сращения тканей материнского и эмбрионального происхождения зачастую образуются новые анатомические структуры, которые традиционно называют общим термином *“плацента”*, а во втором варианте внутри половых протоков матери формируются специальные железы, питающие потомство.

5. Формирование выводковых сумок, выводковых камер, марзупиев и сходных структур, обеспечивающих защиту эмбриональным, а в некоторых случаях также и первым постэмбриональным стадиям развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие проявлений эмбрионизации организмов можно четко разделить на следующие варианты: первичная эмбрионизация, воз-

никающая как результат дробления яйцеклетки, и вторичная эмбрионизация, которая, в свою очередь, разделяется на наружную (под оболочками отложенного яйца, споры, семени или плода) и внутреннюю (живорождение, яйцеживорождение, развитие гаметифита или спорифита на теле материнского растения). Кроме того, эмбрионизация может быть частичной или полной (криптометаболия). В очень редких случаях возникают телескопическая и мозаичная эмбрионизации.

Только вторичная наружная эмбрионизация представляется прямым ответом организма на меняющиеся условия среды обитания и в этом смысле может рассматриваться как адаптивный признак.

Для подавляющего большинства групп животных и растений характерна наружная частичная эмбрионизация, тогда как полная эмбрионизация (как наружная, так и внутренняя) известна лишь для немногих таксонов, суммарно составляющих ничтожную часть от общего видового разнообразия эмбриогенно-многоклеточных организмов.

Вторичная дезэмбрионизация — преждевременное (в сравнении с предковыми группами) завершение эмбриогенеза представляет собой относительно редкое явление, в сравнении с эмбрионизацией, и никогда не приводит к полному отказу от эмбрионального способа развития и возврату к более простым способам формирования многоклеточности.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Статья была подготовлена в рамках бюджетных тем Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (№ 0002-2022-0019) и Зоологического института РАН (№ 122031100272-3).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристотель*. О возникновении животных. М.—Л.: АН СССР, 1940. 250 с.
- Абрамов И.И., Абрамова А.Л.* Класс печеночники, или печеночные мхи (Marchantiopsida, или Hepaticopsida) //

Жизнь растений в 6 т. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978. С. 60—74.

Адрианов А.В., Малахов В.В. Киноринхи: строение, развитие, филогения и система. М.: Наука, 1994. 260 с.

Адрианов А.В., Малахов В.В. Приапулиды (Priapulida): строение, развитие, филогения и система. М.: КМК, 1996. 268 с.

Бочаров Ю.С. Эволюционная эмбриология позвоночных. М.: МГУ, 1988. 232 с.

Бутузова А.Г. Формирование семени в связи с доразвитием зародыша на примере семейства Ranunculaceae Juss: Дис. ...канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 1999. 267 с.

Бэр К.М. Об открытии профессором Вагнером бесполого размножения личинок, о дополнительных наблюдениях по этому предмету г. Ганина и педогенезе вообще // Приложение к X тому Зап. Импер. Акад. наук, 1866. Т. 1. С. 1—77 [Немецкий оригинал: *Baer K.H.* Ueber Prof. Nic. Wagners's Entdeckung von Larvae die sich fortpflanzen. Herr Ganin's verwandte und ergänzende Beobachtungen und über dei Paedogenese überhaupt // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg. 1866. B. 9. S. 64—137.].

Виноградова К.Л. Отдел красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений в 6 т. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 192—250.

Гаврилов-Зимин И.А. Развитие теоретических представлений о живорождении // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142 (3). С. 223—252.
<https://doi.org/10.31857/S0042132422030036>

Гаврилов-Зимин И.А. Репродуктивные критерии многоклеточности и исходные способы репродукции // Успехи соврем. биол. 2023. Т. 143 (6). С. 523—552.
<https://doi.org/10.31857/S0042132423060042>

Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений в 6 т. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 338—350.

Грушвицкий И.В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения. 1961. Вып. XIV. С. 1—46.

Десницкий А.Г. Сравнительный анализ инверсии зародышей у водорослей рода *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta) // Онтогенез. 2018. Т. 49 (3). С. 147—152.

Ёжиков И.И. Метаморфоз насекомых. М.: Тимирязевский НИИ, 1929. 52 с.

Ёжиков И.И. О типах развития многоклеточных из яйца // Сб. памяти акад. А.Н. Северцова / Ред. И.И. Шмальгаузен. М.: АН СССР, 1939. С. 261—275.

Ёжиков И.И. О ранних эмбриональных стадиях и их связи с типами постэмбрионального развития у насекомых // ДАН СССР. 1940. Т. 28 (6). С. 574—576.

Ёжиков И.И. Особенности ранних эмбриональных стадий при неполном и полном превращении насеко-

- мых // Тр. Ин-та морфол. животных. 1953. Вып. 8. С. 130–153.
- Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: СПбГУ, 2005. 304 с.
- Жукова Г.Я. Особенности пластидного аппарата у хлорэмбриофитов и лейкоэмбриофитов // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных растений / Ред. М.С. Яковлев. Л.: Наука, 1979. С. 104–119.
- Жукова Г.Я. Хлорофиллоносность зародыша как признак для классификации цветковых растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 461–470.
- Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Советская наука, 1949. 395 с.
- Захваткин А.А. К вопросу о происхождении личинки Holometabola // Сб. научных работ А.А. Захваткина / Ред. Е.С. Смирнов. М.: МГУ, 1953а. С. 197–198.
- Захваткин А.А. Конспект курса “Эмбриология членистоногих” // Сб. научных работ А.А. Захваткина / Ред. Е.С. Смирнов. М.: МГУ, 1953б. С. 371–378.
- Захваткин Ю.А. Эмбриология насекомых. М.: Высшая школа, 1975. 328 с.
- Зоология беспозвоночных в двух томах / Ред. В. Вестхайде, Р. Ригер. М.: КМК, 2008. 935 с. [Немецкий оригинал: Westheide W., Rieger R. Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere. Teil 2. Wirbel und Schädeltiere. Heidelberg Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 2004. 922+712 s.]
- Иванова-Казас О.М. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л.: ЛГУ, 1961. 266 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Часть 1. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Часть 2. Трохофорные, шупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука, 1977. 312 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Часть 3. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978а. 166 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Часть 4. Низшие хордовые. М.: Наука, 1978б. 166 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Часть 5. Членистоногие (ониофоры, тихоходки, пентастомиды, пантоподы, трилобиты, хелицеровые и ракообразные). М.: Наука, 1979. 224 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Часть 6. Неполноусые. М.: Наука, 1981. 207 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Иванова-Казас О.М. Неотения как особый модус эволюции. 1. Неотения у низших Metazoa, полихет и моллюсков // Зоол. ж. 1997. Т. 76 (11). С. 1244–1255.
- Киселев Д.Н. Номенклатура и классификация гетерохроний // Тр. Геол. ин-та. 2023. Вып. 629. С. 1–260.
- Клюге Н.Ю. Систематика насекомых и принципы кладоанализа. В двух томах. М.: КМК, 2020. 1037 + X с.
- Малахов В.В. Нематоды: строение, развитие, филогения и система. М.: Наука, 1986. 215 с.
- Малахов В.В., Галкин С.В. Вестиментиферы: бескишечные беспозвоночные морских глубин. М.: КМК, 1998. 205 с.
- Малахов В.В., Богомолова Е.В., Кузьмина Т.В., Темерева Е.В. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок // Онтогенез. 2019. Т. 50 (6). С. 383–397.
- Мейер К.И. Практический курс морфологии архегонийных растений. М.: МГУ, 1982. 219 с.
- Мечников И.И. Очеркявлений превращения у животных // Натуралист. 1866. Т. 2. С. 145–155.
- Мечников И.И. Очеркявлений превращения у животных // Академическое собрание сочинений. Т. 2. М.: Акад. мед. наук СССР, 1953. С. 42–55.
- Мечников И.И. Сравнительно-эмбриологические исследования // Академическое собрание сочинений. Т. 3. М.: Акад. мед. наук СССР, 1955а. С. 95–103.
- Мечников И.И. Эмбриология многоножек с удвоенными ногами // Академическое собрание сочинений. Т. 3. М.: Акад. мед. наук СССР, 1955б. С. 9–29.
- Островский А.Н. Эволюция полового размножения мшанок отряда Cheilostomata (Bryozoa: Gymnolaemata). СПб.: СПбГУ, 2009. 404 с.
- Островский А.Н. Эволюция лецитотрофных личинок у морских беспозвоночных на примере мшанок класса Gymnolaemata // Биосфера. 2011. Т. 3 (2). С. 233–252.
- Поливанова Е.Н. Эмбрионизация онтогенеза, происхождение эмбриональных линек и типы развития насекомых // Зоол. журн. 1979. Т. 58 (9). С. 1269–1280.
- Поливанова Е.Н. Функциональный аспект эмбриогенеза насекомых. М.: Наука, 1982. 188 с.
- Попова А.А. Типы приспособлений тлей к питанию на кормовых растениях. Л.: Наука, 1967. 291 с.
- Потёмкин А.Д., Софронова Е.В. Печёночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.—Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.: АН СССР, 1939. 610 с.
- Терёхин Э.С. Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 220 с.
- Терёхин Э.С. Редуцированные и недифференцированные зародыши // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2 / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 449–461.
- Терёхин Э.С. Метаморфоз // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 /

- Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 62–69.
- Тимонин А.К., Филлин В.Р. Ботаника в 4 т. Т. 4 (1). Систематика высших растений. М.: Академия, 2009. 320 с.
- Тихомирова А.Л. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука, 1991. 168 с.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И.И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Achatz J.G., Chiodin M., Salvenmoser W. et al. The Acoela: on their kind and kinships, especially with nemertodermatids and xenoturbellids (Bilateria incertae sedis) // Org. Divers. Evol. 2013. V. 13 (2). P. 267–286. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0112-4>
- Anderson D.T. 1973. Embryology and phylogeny in annelids and arthropods. Oxford: Pergamon Press, 1973. 495 p.
- Apelt G. Fortpflanzungsbiologie, Entwicklungszyklen und vergleichende Frühentwicklung acoeler Turbellarien // Marine Biol. 1969. V. 4. P. 267–325. <https://doi.org/10.1007/BF00350360>
- Bain B.A. Larval types and a summary of postembryonic development within the pycnogonids // Invertebr. Reprod. Dev. 2003. V. 43 (3). P. 193–222. <https://doi.org/10.1080/07924259.2003.9652540>
- Bates W.R. Direct Development in the Ascidian *Molgula reortiformis* (Verrill, 1871) // Biol. Bull. 1995. V. 188 (1). P. 16–22. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.2307/1542063#>
- Berlese A. Intorno alle metamorfosi negli insetti // Redia. 1913. V. 9 (2). P. 121–136.
- Blackburn D.G. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis // J. Morphol. 2015. V. 276 (8). P. 961–990.
- Botton M.L., Tankersley R.A., Loveland R.E. Developmental ecology of the American horseshoe crab *Limulus polyphemus* // Curr. Zool. 2010. V. 56 (5). P. 550–562. <https://doi.org/10.1093/czoolo/56.5.550>
- Brien P. L'embryogenèse et la sénescence de l'Hydre d'eau douce // Mém. Acad. Belgique., Sci. 1965. V. 36. P. 1–113 (Цит. по Иванова-Казас, 1975).
- Cable J., Harris P.D. Gyrodactylid developmental biology: historical review, current status and future trends // Int. J. Parasitol. 2002. V. 32 (3). P. 255–280. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(01\)00330-7](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00330-7)
- Christenhusz M.J.M., Byng J.W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. 2016. V. 261 (3). C. 201–217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Cloney R.A. Ascidian larvae and the events of metamorphosis // Am. Zool. 1982. V. 22 (4). P. 817–826. <http://www.jstor.org/stable/3882686>
- Ebihara A., Farrar D.R. and Ito M. The sporophyte-less filmy fern of eastern North America *Trichomanes intricatum* (Hymenophyllaceae) has the chloroplast genome of an Asian species // Am. J. Bot. 2008. № 95. P. 1645–1651. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800122>
- Edgar A., Ponciano J.M., Martindale, Mark Q. Ctenophores are direct developers that reproduce continuously beginning very early after hatching // PNAS USA. 2022. V. 119 (18). P. e2122052119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2122052119>
- Erezylmaz D.F. Imperfect eggs and oviform nymphs: a history of ideas about the origins of insect metamorphosis // Integr. Comp. Biol. 2006. V. 46 (6). P. 795–807. <https://doi.org/10.1093/icb/icl033>
- Evolutionary developmental biology of invertebrates. Volumes 1–6 / Ed. A. Wanninger. Wien: Springer, 2015. 214 p.
- Farrar D.R. Species and evolution in asexually reproducing independent fern gametophytes // Syst. Bot. 1990. V. 15 (1). P. 98–111. <https://doi.org/10.2307/2419020>
- Fraulob M., Beutel R.G., Machida R., Pohl H. The embryonic development of *Stylops ovinae* (Strepsiptera, Stylopidae) with emphasis on external morphology // Arthropod Struct. Dev. 2015. V. 44 (1). P. 42–68. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.10.001>
- Garstang W. The theory of recapitulation — a critical restatement of the biogenetic law // Linn. Soc. London (Zool.). 1922. V. 35. P. 81–101.
- Gavrilov-Zimin I.A. Aberrant ontogeneses and life cycles in Paraneoptera // Comp. Cytogenet. 2021. V. 15 (3). P. 253–277. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v15.i3.70362>
- Gavrilov-Zimin I.A. Development of theoretical views on viviparity // Biol. Bull. Rev. 2022. V. 12 (6). P. 570–595. <https://doi.org/10.1134/S2079086422060032>
- Gavrilov-Zimin I.A. Ancient reproductive modes and criteria of multicellularity // Comp. Cytogenet. 2023. V. 17. P. 195–238. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.17.109671>
- Giard A. La castration parasitaire et son influence sur les caracteres extérieurs du sexe male chez les crustacés décapodes // Bull. scientifique, Département du Nord de la France et de la Belgique. 1887. V. 18. P. 1–28.
- Giesa S. Die Embryonalentwicklung von *Monocelis fusca* Örsted // Z. Morph. Öcol. Tiere, 1966. B. 57. S. 137–230.
- Glynn P.W., Coffman B., Primov K. et al. Benthic ctenophore (Order Platyctenida) reproduction, recruitment, and seasonality in south Florida // Invertebr. Biol. 2019. V. 138 (113). P. e12256. <https://doi.org/10.1111/ivb.12256>
- Gonzalez P., Jiang J.Z., Lowe C.J. The development and metamorphosis of the indirect developing acorn worm *Schizocardium californicum* (Enteropneusta: Spengelidae) // Front. Zool. 2018. V. 15. Art. 26. <https://doi.org/10.1186/s12983-018-0270-0>
- Hagan H.R. Embryology of viviparous insects. New York: The Ronald Press Company, 1951. 472 p.

- Hanelt B., Thomas F., Schmidt-Rhaesa A. Biology of the phylum nematomorpha // Adv. Parasitol. 2005. V. 59. P. 243–305.
[https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(05\)59004-3](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(05)59004-3)
- Harveus G. Exercitationes de generatione animalium. L.: Gardianis, 1651. 302 p.
- Harveus G. Anatomical exercitations, concerning the generation of living creatures: to which are added particular discourses, of births and of conceptions. L.: James Young, 1653. 566 p.
<https://quod.lib.umich.edu/e/eebo/A43030.0001.001/1?rgn=div1;view=toc>
- Haug C., Rötzer M.A.I.N. The ontogeny of *Limulus polyphemus* (Xiphosura s. str., Euchelicerata) revised: looking “under the skin” // Dev. Genes. Evol. 2018. V. 228. P. 49–61.
<https://doi.org/10.1007/s00427-018-0603-1>
- Heslop-Harrison G. On the origin and function of the pupal stadia in holometabolous Insecta // Proc. Univ. Durham Philos. Soc. Ser. A. 1958. V. 13. P. 59–79.
- Higgins R.P., Storch V. Evidence for direct development in *Meiopriapulius fijiensis* (Priapulida) // Trans. Am. Microscop. Soc. 1991. V. 110 (1). P. 37–46.
<https://doi.org/10.2307/3226738>
- Hopwood N. Visual standards and disciplinary change: normal plates, tables and stages in embryology // History of Science. 2005. V. 43 (3). P. 239–303.
<https://doi.org/10.1177/007327530504300302>
- Jeschikov I.I. Metamorphose, Cryptometabolie und direkte Entwicklung // Zool. Anz. 1936. B. 114. S. 141–152.
- Kardong K.V. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. New York: McGraw-Hill, 2012. 794 p.
- Kingsley J.S. The embryology of *Limulus* // J. Morphol. 1892. V. 7 (1). P. 35–68.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1050070104>
- Klapow L.A. Ovoviviparity in the genus *Excirrolana* (Crustacea: Isopoda) // J. Zool. 1970. V. 162. P. 359–369.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1970.tb01271.x>
- Kollmann J. Das iiberwintern von europäischen Frosch — und Tritonlawen und die Umwandlung des mexicanischen Axolotle // Verhandl. Natur. Ges. Basel. 1884. B. 7. S. 387–398.
- Kowalevsky A. Ueber dei Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen // Archiv für Microscopische Anatomie. 1875. B. 11. S. 597–635.
- Köhler F., von Rintelen T., Meyer A., Glaubrecht M. Multiple origin of viviparity in Southeast Asian gastropods (Cerithioidea: Pachychilidae) and its evolutionary implications // Evolution. 2004. V. 58 (10). P. 2215–2226.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01599.x>
- Kristensen R.M. An introduction to Loricifera, Cyclophora, and Micrognathozoa // Integr. Comp. Biol. 2002. V. 42 (3). P. 641–651.
<https://doi.org/10.1093/icb/42.3.641>
- Laibl L. Patterns in palaeontology: the development of trilobites // Palaeontol. Online. 2017. V. 7. Art. 10. P. 1–9.
- Lang A. Die Polycladen des Golfes von Neapel // Fauna und Flora Golf. Neapel. 1884. B. 11. S. 1–688.
- Larink O. Zur Struktur der Blastoder-kutikula von *Petrobius brevistylis* und *P. maritimus* (Thysanura, Insecta) // Cytobiologie. 1972. B. 5. H. 3. S. 422–426 (Цит. по: Поливанова, 1982.).
- Leuckart R. Ueber Metamorphose, ungeschlechtliche Vermehrung, Generations-wechsel // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1851. B. 3. H. 2. S. 170–188.
- Løvtrup S. On von Baerian and Haeckelian recapitulation // Syst. Biol. 1978. V. 27 (3). P. 348–352.
<https://doi.org/10.2307/2412887>
- Lowe Ch.J., Tagawa K., Humphreys T. et al. Hemichordate embryos: procurement, culture, and basic methods // Meth. Cell Biol. 2004. V. 74. P. 171–194.
[https://doi.org/10.1016/S0091-679X\(04\)74008-X](https://doi.org/10.1016/S0091-679X(04)74008-X)
- Lowne B.Th. The anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). Part 1. L.: Porter, 1890. 350 p.
- Lubbock J. On the origin and metamorphoses of insects. L.—N.Y.: Macmillan and Co., 1890. 108 p.
- Lucas C.H., Reed A.J. Observations on the life histories of the narcomedusae *Aeginura grimaldii*, *Cunina peregrina* and *Solmissus incisa* from the western North Atlantic // Mar. Biol. 2009. V. 156. P. 373–379.
<https://doi.org/10.1007/s00227-008-1089-6>
- McNamara K.J. A guide to the nomenclature of heterochrony // J. Paleontol. 1986. V. 60 (1). P. 4–13.
- Martín-Durán J.M., Egger B. Developmental diversity in free-living flatworms // EvoDevo. 2012. V. 3. Art. 7.
<https://doi.org/10.1186/2041-9139-3-7>
- Maslakova S.A. The invention of the pilidium larva in an otherwise perfectly good spiralian phylum Nemertea // Integr. Comp. Biol. 2010. V. 50 (5). P. 734–743.
<https://doi.org/10.1093/icb/icq096>
- Mayer G., Franke F.A., Treffkorn S. et al. Onychophora // Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 3: Ecdysozoa I: Non-Tetraconata / Ed. A. Wanninger. Wien: Springer-Verlag, 2015. P. 53–98.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1865-8_4
- Metschnikoff E. Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden // Zeitsch. Wiss. Zool. 1874. B. 24. S. 253–283.
- Metschnikoff E. Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur genealogie der primitivorgane. Wien: Hölder, 1886. 159 s.
- Moran N.A. The evolution of aphid life cycles // Annu. Rev. Entomol. 1992. V. 37. P. 321–348.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001541>
- Müller J. Ueber eine eigentümliche Wurmlarva aus der Klasse Turbellarien // Muller's Arch. Anat. Phys. 1850. S. 485–500.
- Nakano H., Lundin K., Bourlat S. et al. *Xenoturbella bocki* exhibits direct development with similarities to Acoelomorpha // Nat. Commun. 2013. V. 4. Art. 1537.
<https://doi.org/10.1038/ncomms2556>
- Nielsen C. On the life-cycle of some loxosomatidae (Entoprocta) // Ophelia. 1966. V. 3 (1). P. 221–247.
<https://doi.org/10.1080/00785326.1966.10409644>
- Nielsen C. Entoproct life-cycles and the entoproct/ectoproct relationship // Ophelia. 1971. V. 9 (2). P. 209–341.
<http://dx.doi.org/10.1080/00785326.1971.10430095>

- Notov A.A.* Embryonization of ontogeny and evolution of life cycles of modular organisms // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. P. 1799–1805.
<https://doi.org/10.1134/S0031030118140125>
- Ostrovsky A.N., Lidgard S., Gordon D.P. et al.* Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm // *Biol. Rev.* 2016. V. 91. P. 673–711.
<https://dx.doi.org/10.1111%2Fbrv.12189>
- Panfili K.A.* Extraembryonic development in insects and the acrobatics of blastokinesis // *Dev. Biol.* 2008. V. 313 (2). P. 471–491.
<https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2007.11.004>
- Patten W.* The embryology of *Patella* // *Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest.* 1886. V. 6. P. 149–174.
- Philipschenko J.* Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von *Isotome cinerea* Nic. // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1912. B. 103 (5). S. 519–660.
- Piraino S., De Vito D., Schmich J. et al.* Reverse development in Cnidaria // *Canad. J. Zool.* 2004. V. 82 (11). P. 1748–1754.
<https://doi.org/10.1139/z04-174>
- Rakitov R.* Aphagy and vestigial stylets in first-instar nymphs of Aradidae (Hemiptera, Heteroptera) // *Arthropod Struct. Dev.* 2023. V. 72 (2). P. 101226.
<https://doi.org/10.1016/j.asd.2022.101226>
- Reisinger E.* Die cytologische Grundlage Der parthenogenetischen Dioogonie // *Chromosoma.* 1939. V. 1. P. 531–553.
<https://doi.org/10.1007/BF01271648>
- Rice M.E.* Larval development and metamorphosis in Sipuncula // *Am. Zool.* 1976. V. 16 (3). P. 563–571.
<https://doi.org/10.1093/icb/16.3.563>
- Smith L.M.* Japygidae of North America, 8. Postembryonic Development of Parajapyginae and Evalljapyginae (Insecta, Diplura) // *Ann. Entomol. Soc. America.* 1961. V. 54. P. 437–441.
- Swammerdam J.* The book of nature or, the history of insects, biologists and their world. L.: Arno Press, 1758 (reprint of 1669). 334 p.
- Tamura M., Mizumoto J.* Stages of embryo development in ripe seeds or achenes of the Ranunculaceae // *J. Japan Bot.* 1972. V. 47 (8). P. 225–237.
- Taylor T.N., Kerp H., Hass H.* Life history biology of early land plants: deciphering the gametophyte phase // *PNAS USA.* 2005. V. 102 (16). P. 5892–5897.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0501985102>
- Terazaki M., Miller C.B.* Reproduction of meso- and bathypelagic chaetognaths in the genus *Eukrohnia* // *Mar. Biol.* 1982. V. 71. P. 193–196.
<https://doi.org/10.1007/BF00394629>
- Tiegs O.W.* The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis* // *J. Cell. Sci.* 1940. Ser. 2. V. 82 (325). P. 1–208.
<https://doi.org/10.1242/jcs.s2-82.325.1>
- Tiegs O.W.* The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus* // *J. Cell. Sci.* 1947. Ser. 3. V. 88 (2). P. 165–267.
<https://doi.org/10.1242/jcs.s3-88.2.165>
- Tinsley R.C.* Ovoviviparity in platyhelminth life-cycles // *Parasitology.* 1983. V. 86 (4). P. 161–196.
<https://doi.org/10.1017/s0031182000050885>
- Tomba A.S.* Oviparity, egg retention and ovoviviparity in Pulmonates // *J. Mollusc. Stud.* 1979. V. 45 (2). P. 155–160.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a065489>
- Treffkorn S., Hernández-Lagos O.Y., Mayer G.* Evidence for cell turnover as the mechanism responsible for the transport of embryos towards the vagina in viviparous onychophorans (velvet worms) // *Front. Zool.* 2019. V. 16. P. 1–16.
<https://doi.org/10.1186/s12983-019-0317-x>
- van Beneden P.-J.* Mémoire sur les vers intestinaux. Paris: Baillière et fils, 1858. 376 p.
- Watanabe Y.* The development of two species of *Tetilla* (Demosponge) // *Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ.* 1978. V. 29 (1). P. 71–106.
<https://teapot.lib.ocha.ac.jp/records/34838>
- Wourms J.P.* The challenges of piscine viviparity // *Israel J. Zool.* 1994. V. 40. P. 551–568.

The Concept of Evolutional Embryonization/Desembryonization of Ontogeneses

I. A. Gavrilov-Zimin^{a, b, *}

^a*Vavilov Institute for the History of Science and Technology,
Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

^b*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russia*

^{*}*e-mail: coccids@gmail.com*

The article attempts to analyze and generalize into a single system of views the variety of hypotheses about the evolutionary significance of embryonization and desembryonization of ontogenies, as well as to evaluate the contribution of these hypotheses to the understanding of the phylogeny of living organisms. In the course of such an analysis, it is demonstrated that the initial (primary) embryonic development was not an adaptation to certain living conditions, but just one of the ways of constructing a multicellular body from the oogamete through its palintomic or syntomic divisions. Secondary embryonization repeatedly occurs on the basis of ancestral ontogenies, in which the fragmentation of the egg (or spore) leads to the appearance of an independent, but underdeveloped stage, very different from the adult organism; as a result of embryonization, such stages are partly or totally hidden under the egg and/or embryonic shells. Of all the variants of embryonization, only secondary external embryonization (under the shells of the egg, spore, seed or fruit) in most studied cases gives the impression of a direct evolutionary response of a taxon to changing environmental conditions. Complete embryonization of underdeveloped stages of ontogeny (cryptometabolie) is a relatively rare phenomenon and appears to be disadvantageous from a biological diversity point of view. The reverse process — secondary desembryonization, premature (in comparison with ancestral groups) completion of embryogenesis is even less common and never leads to a complete abandonment of the embryonic mode of development and a return to the archaic protonemal or siphonoseptal modes of multicellularity formation.

Keywords: embryology, individual development, life cycle, metamorphosis, cryptometabolism