

ПРИРОДА

№6, 2004 г.

© Малахов В.В.

Новый взгляд на происхождение билатерий

В. В. Малахов

Владимир Васильевич Малахов, член-корр. РАН, зав. каф. зоологии беспозвоночных МГУ им.М.В.Ломоносова.

Одна из загадок развития жизни на Земле - “кембрийский взрыв”. Так палеонтологи называют почти одновременное появление около 500 млн лет назад практически всех типов животного царства. Удивительно, что среди кембрийских ископаемых организмов много сложно организованных - членистоногих, моллюсков, плеченогих, иглокожих и даже хордовых. Все они относятся к двусторонне-симметричным животным, или билатериям (*Bilateria*), которые преобладают в животном царстве в течение всего фанерозоя - от кембрия до наших дней. Тем не менее биологи считают, что все двусторонне-симметричные животные произошли от кишечнополостных - организмов с радиальной симметрией (*Radiata*). В современной фауне к ним относятся кораллы, медузы и всем известная гидра.

Кишечнополостные по сравнению с билатериями, действительно, устроены гораздо проще, у них нет ни сквозного кишечника (рот есть, а заднепроходного отверстия нет), ни кровеносной и выделительной систем, они лишены вторичной полости тела. Кроме того, на ранних стадиях эмбриогенеза (дробления, бластулы и гастролы) некоторые билатерии подчиняются радиальной симметрии и только на более поздних этапах появляется двусторонняя. Согласно так называемому биогенетическому закону, открытому Э.Геккелем и Ф.Мюллером, эмбриональное развитие в краткой форме повторяет эволюционный (филогенетический) путь происхождения организмов. Стало быть, и в эволюции животного царства радиальная симметрия предшествовала двусторонней.

Геккель вошел в историю биологии не только как автор биогенетического закона, но и как основатель знаменитой эволюционной триады. Именно Геккель впервые предложил использовать для решения проблем происхождения тех или иных групп животных и растений три подхода одновременно: сравнительную анатомию, эмбриологию и палеонтологию. Однако в проблеме происхождения двусторонне-симметричных животных метод геккелевской триады не мог применяться в полной мере потому, что довольно долго никаких остатков животных докембрийского времени не находили.

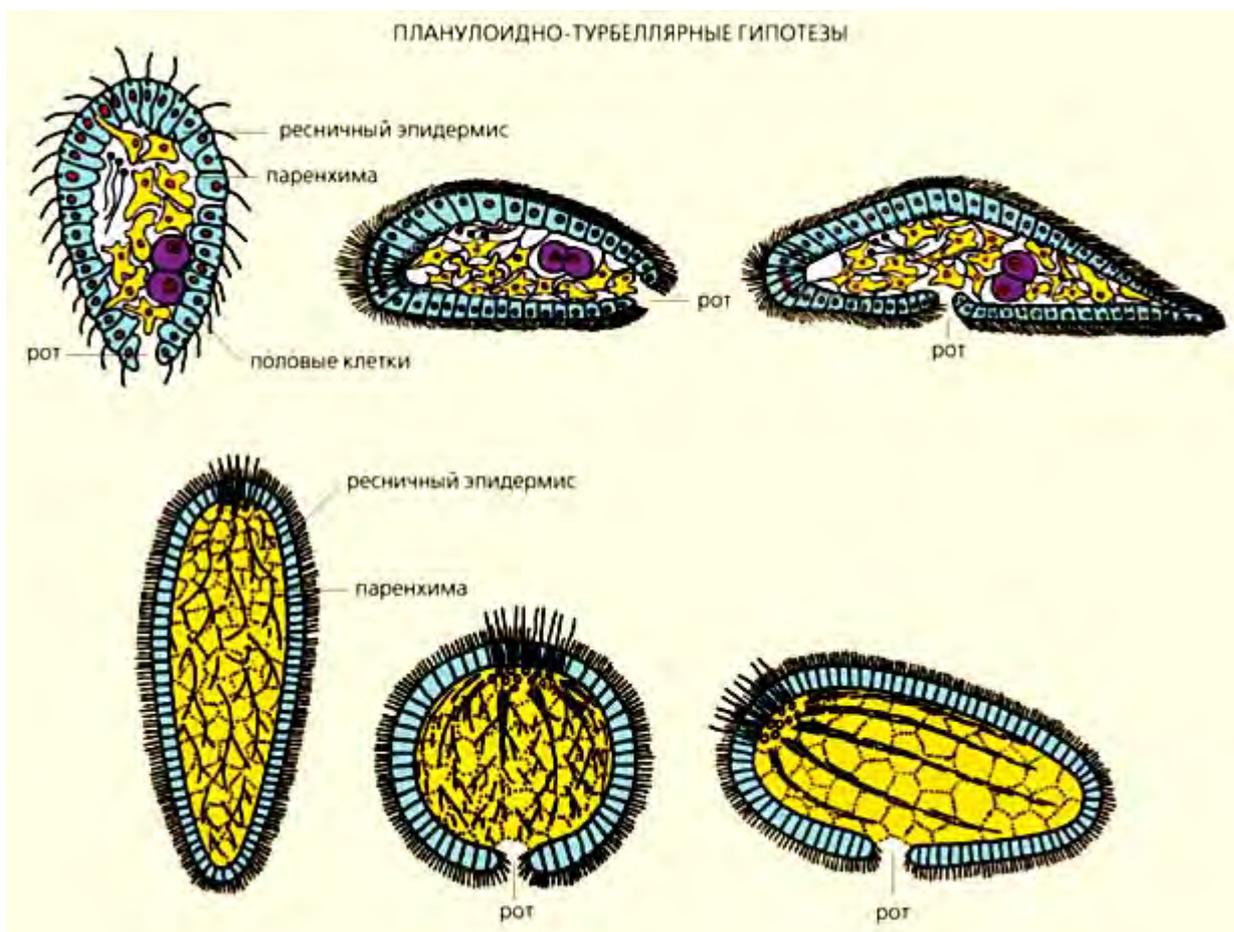
Ситуация изменилась только во второй половине XX в., когда российские палеонтологи открыли богатейшую фауну венда - последнего периода протерозойской эры,

предшествующего кембрию и длившегося около сотни миллионов лет [1, 2]. Отпечатки разнообразных вендских организмов были найдены на берегах Белого моря, а также в других районах планеты (в Австралии, Канаде, в Восточной Сибири и др.). В вендской фауне радиально-симметричных животных было гораздо больше, чем двусторонне-симметричных, а среди них - немало переходных форм. Судя по всему, формирование билатерий происходило примерно между 620 и 535 млн лет назад.

В последние десятилетия минувшего столетия начался бурный расцвет эволюционной молекулярной биологии. И теперь для определения родственных отношений организмов и реконструкции путей их эволюции стали сравнивать последовательности нуклеотидов в отдельных участках генома или даже целые геномы. Особую роль в изучении филогенетических отношений многоклеточных животных играют исследования генов, которые контролируют процессы эмбрионального развития. Вот почему в наше время правильнее говорить уже не об эволюционной триаде, а о тетраде, т.е. сочетании методов сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии и молекулярной биологии. Что же каждая из этих наук в отдельности и их сочетание дают для решения вопроса о происхождении билатерий?

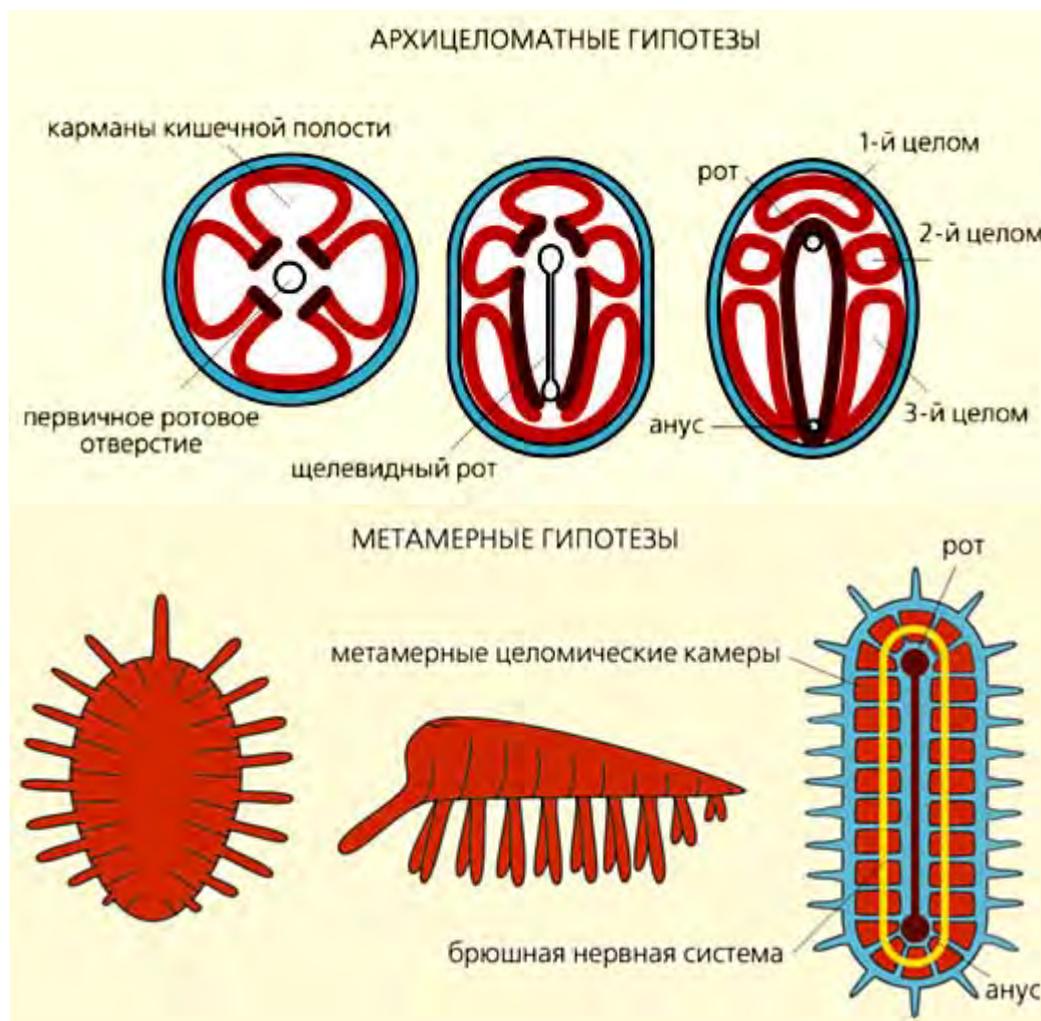
Сравнительная анатомия

За последние 150 лет специалисты по сравнительной анатомии разработали несколько десятков гипотез о происхождении билатерально-симметричных животных. Все эти гипотезы можно разделить на три группы: планулоидно-турбеллярные, архицеломатные и метамерные.



Схемы, отражающие различные взгляды сравнительных анатомов на происхождение двусторонне-симметричных животных. По мнению сторонников планулоидно-турбеллярных гипотез (*вверху*), предками билатерий были организмы, напоминающие личинок современных кишечнорастных животных (планул). По одной из версий (верхний ряд), брюшная сторона первичных билатерий образовалась из бокового сектора планулоидного предка [4], по другой, - из ротовой поверхности [5].

Согласно архицеломатным гипотезам (*внизу*), билатерии произошли от четырехлучевых коралловых полипов, кишечная полость которых разделена на четыре камеры [7], а метамерным (*ниже всех*) - от многолучевых кораллов (вид сверху и сбоку [10], а также со стороны ротовой поверхности [9]).

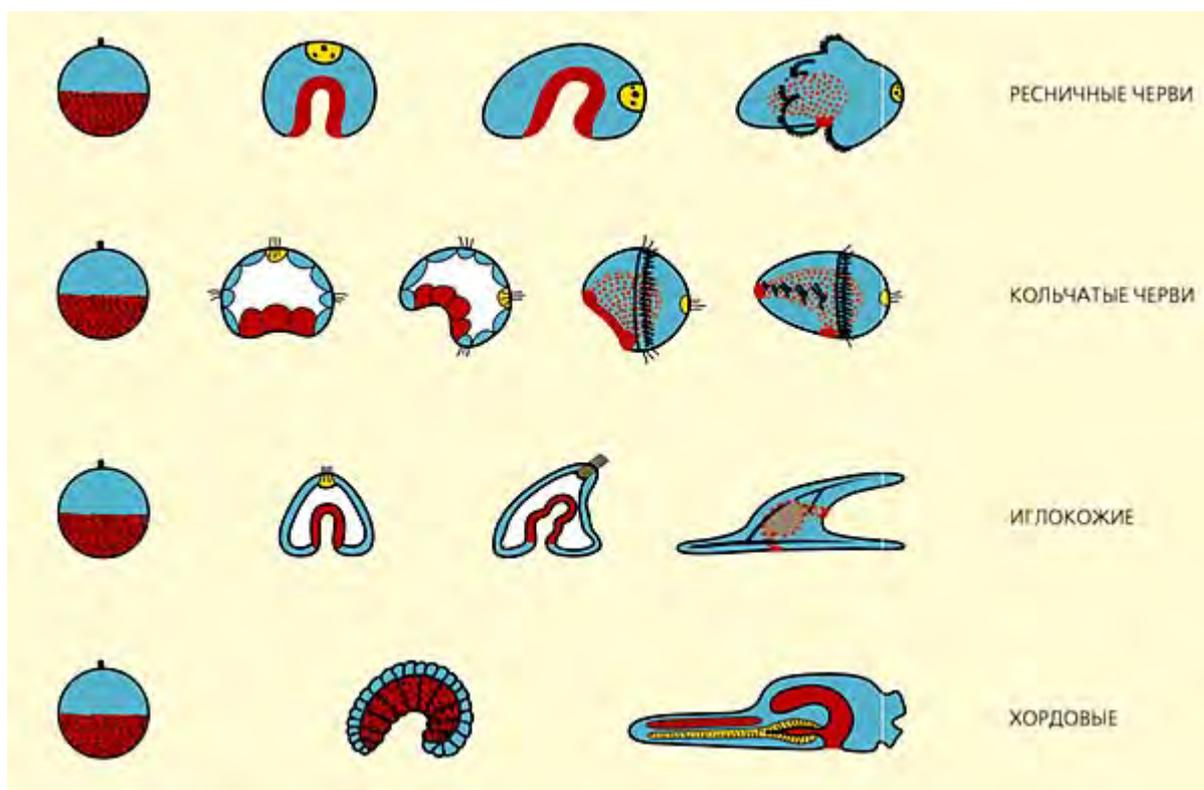


Согласно планулоидно-турбеллярным гипотезам, все или, по крайней мере, некоторые билатерально-симметричные животные произошли от организмов, напоминавших личинок современных кишечнорастных - планул. На заднем конце таких предковых форм находился рот, а на противоположном (аборальном органе) - скопление ресничных чувствительных клеток. Сначала планулоидные организмы плавали в толще воды, затем опустились на дно и перешли к ползанию по субстрату, что и способствовало формированию билатеральной симметрии. По мнению сторонников этих гипотез, первичные билатерии были очень простыми организмами, они не имели сквозного кишечника и целома. Их потомками стали ресничные черви (*Turbellaria*), от которых происходят другие двусторонне-симметричные животные.

В понимании, как именно возникла брюшная сторона у билатерий, разные авторы были не столь единодушны. Например, отечественные зоологи (В.Н.Беклемишев, А.В.Иванов и Ю.В.Мамкаев и др.) убеждены, что у ресничных червей она гомологична боковому сектору (антимере) планулоидного предка [3, 4]. Американская исследовательница

Л.Гаймен считала, что предки билатерально-симметричных животных стали ползать на ротовой поверхности, которая и преобразовалась в брюшную сторону [5].

Приверженцы архицеломатных гипотез предполагали, что предками билатерий были четырехлучевые полипы, кишечная полость которых разделена перегородками на четыре камеры [6-8]. Такие полипы опустились на грунт и начали перемещаться на ротовой поверхности, которая впоследствии превратилась в брюшную сторону. Первичный рот вытянулся и стал щелевидным (как у современных коралловых полипов), а затем сомкнулся посередине так, что от него остались только два отверстия: одно - на переднем конце тела и стало ртом, а другое - на заднем и преобразовалось в анус. Кишечные карманы отделились от центральной части кишечника и дали начало пяти камерам вторичной полости тела - целому, расчлененному на три отдела. По мнению сторонников архицеломатных гипотез, все нецеломические билатерально-симметричные организмы (например, плоские и круглые черви) утратили вторичную полость тела.



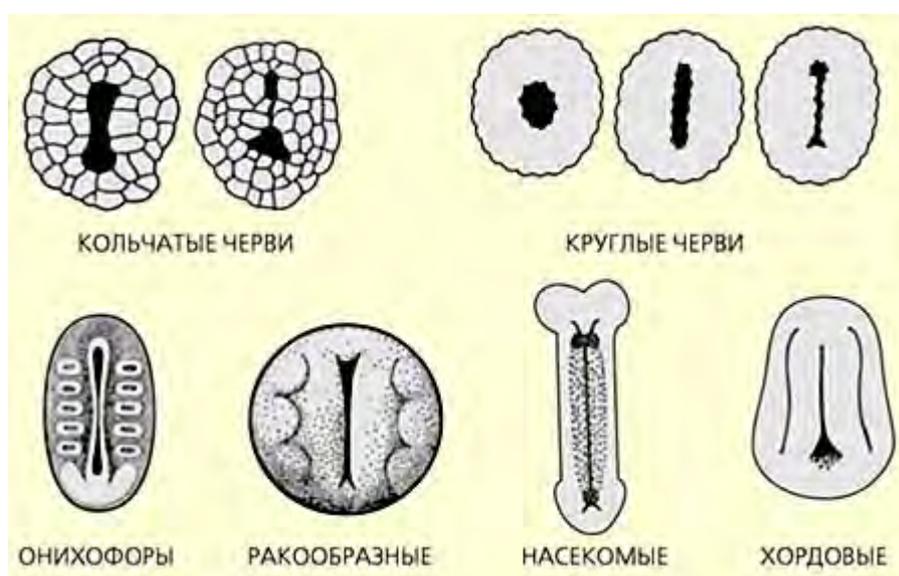
Ранние стадии эмбрионального развития некоторых групп билатерально-симметричных животных. Красным цветом выделен бластопор и его превращения у иглокожих, ресничных и кольчатых червей в брюшную сторону, а у хордовых - в спинную. Пояснения в тексте.

Сторонники метамерных гипотез также выводили билатерально-симметричных животных от кораллов, но не от четырехлучевых полипов, а многолучевых, у которых кишечная полость поделена на множество камер многочисленными перегородками-септами, например, как у шестилучевого коралла цериантарии [9-11]. Как и в архицеломатных гипотезах, предполагалось, что такие кораллы стали ползать на ротовой стороне, щелевидный рот замкнулся посередине, а камеры кишечной полости отделились от центральной части кишечника и дали начало многочисленным целомическим камерам. Только в этом случае круговое расположение камер кишечной полости (цикломерия) у радиально-симметричных форм превратилось в метамерию первичных билатерий, а расположенные по кругу щупальца - в боковые метамерные придатки (параподии), служащие органами движения. Таким образом, первичные билатерии были не только

целомическими, но и сегментированными организмами с метамерными придатками - зачатками конечностей.

Классическая эмбриология

У примитивных билатерально-симметричных животных (морских беспозвоночных, которые сохранили наружное оплодотворение, и плавающих в толще воды ресничных личинок), как уже говорилось, ранние стадии эмбрионального развития - дробления, бластулы и гастролы - подчиняются радиальной симметрии. Происходит это путем разрастания одного из секторов гастролы - именно того, который впоследствии станет спинной стороной личинки. В результате меняется взаимное расположение первичного нервного центра (аборального органа) и отверстия первичной кишечной полости (бластопора). Аборальный орган смещается вперед, а бластопоральная сторона становится брюшной стороной будущей личинки. Такой процесс характерен для подавляющего большинства групп билатерально-симметричных животных. Единственное исключение - хордовые, у которых бластопоральная сторона превращается в спинную часть организма. Тому есть свое объяснение: хордовые - это перевернутые билатерии [12].



Разновидности щелевидного бластопора у эмбрионов билатерально-симметричных животных.

Во многих группах двусторонне-симметричных животных бластопор вытягивается и приобретает щелевидную форму. Такая форма бластопора характерна для кольчатых червей, моллюсков, круглых червей, членистоногих, низших хордовых и др. У членистоногих щелевидный бластопор представлен глубокой продольной бороздой, идущей по брюшной стороне зародыша и соединяющей зачатки рта и ануса. Замыкание щелевидного бластопора приводит к формированию трубчатого кишечника. В примитивных случаях бластопор сначала замыкается посередине, разделяясь на два отверстия, одно - на переднем, а другое - на заднем конце зародыша. Одно из этих отверстий соответствует рту, а другое - анусу.

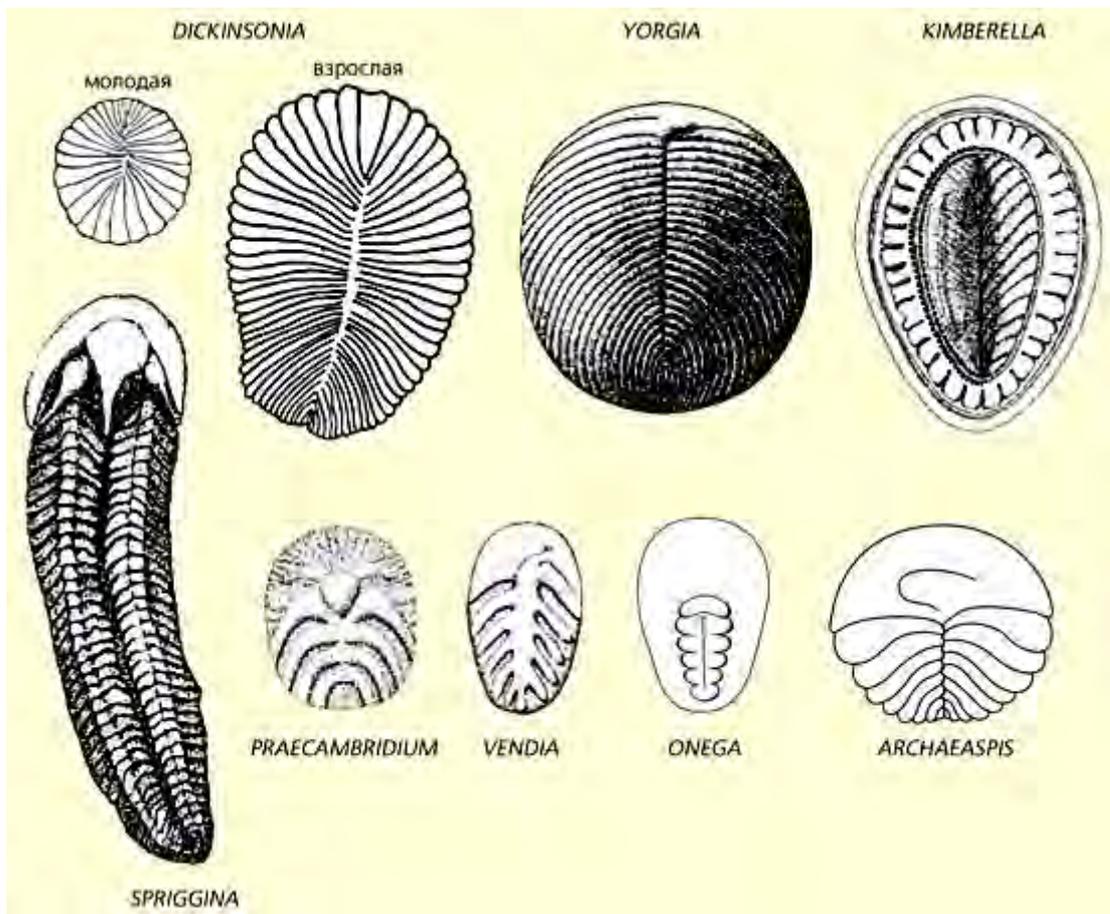
Таким образом, данные эмбриологии помогли выяснить, во-первых, что брюшная сторона билатерально- симметричных животных представляет собой разрастание бластопоральной стороны, а во-вторых, что их рот и анус - производные переднего и заднего концов щелевидного бластопора.

Палеонтология

Формирование двусторонней симметрии и начальная радиация основных эволюционных стволов билатерий, породившая богатый и разнообразный животный мир раннего фанерозоя, судя по всему, происходили в венде. Остатки обитавших в те времена организмов представлены отпечатками разнообразных по строению, но в основном довольно крупных форм, от одного-двух сантиметров до метра [13, 14]. Большинство из них не имели твердого минерального скелета, что резко отделяет биоту венда от сообществ последующих периодов фанерозоя.

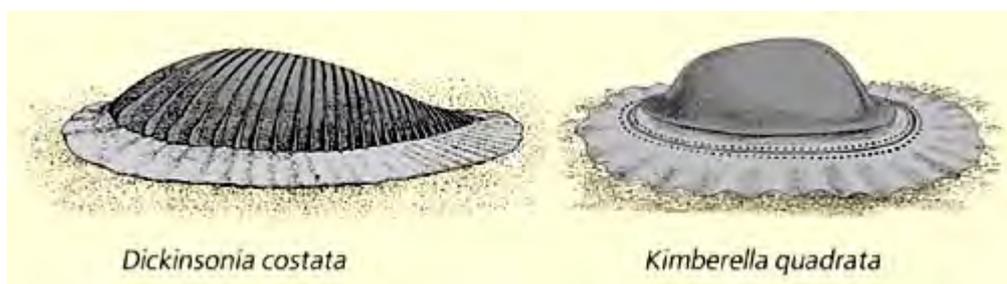
Трудно сказать, почему вендские многоклеточные животные были бесскелетными. Возможно, они обитали в холодноводных бассейнах вне контролируемого цианобактериальными сообществами карбонатного пояса [15]. Как бы то ни было, очевидно одно: природная среда венда, в которой протекала эволюция первичных многоклеточных животных сильно отличалась от условий всех последующих периодов фанерозоя, начиная с кембрия до современности.

Формы с радиальной или осевой симметрией очень многочисленны в венде и во многих местонахождениях, несомненно, доминируют над двусторонне-симметричными. Но именно среди вендских организмов мы впервые встречаем отпечатки настоящих билатерий. Их тело, как правило, было расчленено на различное число повторяющихся сегментов - метамер, расположенных вдоль продольной оси или плоскости симметрии, что позволяло этим организмам активно передвигаться по дну [16]. Однако метамерия некоторых вендских билатерий весьма необычна: сегменты у них располагались не строго симметрично, а со сдвигом. Яркий пример "аномальной" сегментации - *Dickinsonia*, у которой идентичные элементы правой и левой сторон тела сдвинуты относительно друг друга. На отпечатках этого животного, как и большинства вендских билатерий, хорошо заметна медианная борозда (или валик), соответствующая центральному отделу кишечника, а также отходящие от него боковые ветви - выросты от центральной кишечной области.



Прорисовки отпечатков вендских билатерий.

Dickinsonia служит еще и примером переходных форм, которых, замечу, немало среди вендских организмов, сочетающих черты и радиалий, и билатерий. У молодой *Dickinsonia* была по существу лучевая симметрия: сегменты (своего рода антимеры) радиально расходились от оси, перпендикулярной к плоскости организма. У взрослых же форм сегменты следовали друг за другом, хотя на переднем и заднем концах, как и у молодых, располагались радиально. Симметрия *Dickinsonia* близка к билатеральной симметрии некоторых современных и ископаемых кораллов.



Вендские билатерально-симметричные организмы.
Реконструкции М.А.Федонкина.

Как у современных кишечноротовых, их аборальная (т.е. противоположная рту) сторона была одета уплотненным защитным покровом - кутикулой. Правда, у вендских

билатерий этот покров был органическим, а у современных кишечнopolостных может быть как органическим, так и известковым. В отличие от современных кишечнopolостных, которые прикреплены к субстрату, вендские двусторонне-симметричные кишечнopolостные были подвижными организмами, ползавшими на ротовой поверхности.

Молекулярная биология

В последние два десятилетия эволюционная биология получила новый мощный инструмент изучения гомологий - сравнительный анализ структуры и экспрессии генов, контролирующих становление пространственной организации во время эмбрионального развития. Эти гены содержат гомеобоксы - специфические последовательности примерно из 180 пар нуклеотидов. Впервые они обнаружены в гомеотических генах, мутации в которых приводят к трансформации одной части взрослого организма в другую, совершенно не похожую структуру. Гены, содержащие гомеобоксы, регулируют развитие осевых структур, сегментацию, закладку конечностей и другие наиболее фундаментальные процессы в эмбриогенезе как беспозвоночных, так и позвоночных животных. Предполагается, что система таких генов возникла в результате умножения и последующей дифференцировки одного гена у предков многоклеточных.

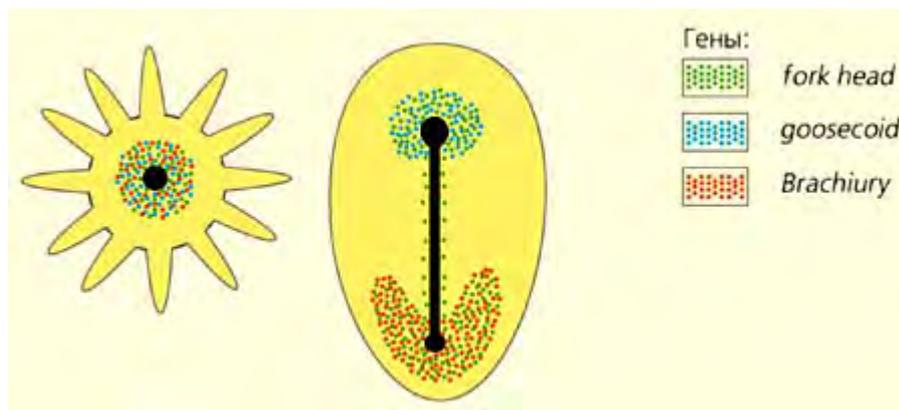


Схема распределения зон экспрессии генов, содержащих гомеобоксы, у кишечнopolостных (слева) и эмбрионов билатерий.

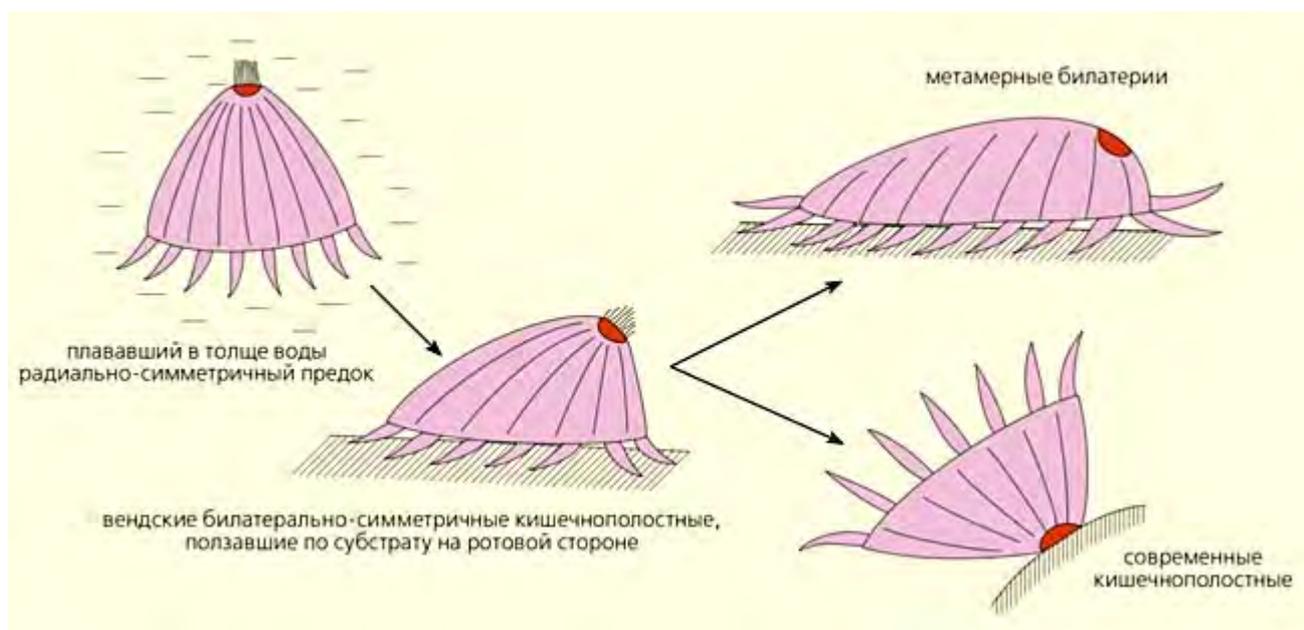
Эта система выявлена у всех многоклеточных животных, в том числе и у современных кишечнopolостных [17-19]. У них найдены, в частности, гомологи генов *Brachiury*, *goosecoid* и *fork head*. У эмбрионов билатерально-симметричных животных эти гены экспрессируются в процессе гастрюляции вдоль щелевидного бластопора на переднем и заднем краях или вокруг продуктов его разделения - рта и ануса. Они играют важную роль в формировании переднего и заднего мезодермальных зачатков у позвоночных и беспозвоночных животных. У кишечнopolостных гомологи этих генов экспрессируются в кольцевой области вокруг ротового отверстия [20-22]. Очевидно, эмбриональные организаторы головных и туловищно-хвостовых структур, которые у билатерий связаны с передним и задним концами щелевидного бластопора, произошли из единого кольцевого организатора кишечнopolостных. Интересно, что некоторые гены, например *fork head*, задействованы в переднем и заднем организаторах (иногда еще и в серии участков вдоль линии замыкания бластопора), тогда как другие, например *goosecoid* и *Brachiury*, сегрегированы: *goosecoid* в переднем, *Brachiury* - в заднем. Такое расщепление первоначально единого организатора могло возникнуть только в результате удлинения первичного ротового отверстия, смыкания его посередине и превращения отверстий на его

концах в definitive рот и анус билатерий, как это предполагалось в построениях классической сравнительной анатомии.

Наиболее вероятный путь происхождения билатерий

Попытаемся предложить теорию происхождения билатерий в соответствии с современным уровнем развития эволюционной биологии, сочетающей подходы классической сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии и молекулярной биологии развития.

В вендском периоде существовала обширная фауна радиально-симметричных кишечнополостных животных, часть из которых перешла к ползанию по субстрату на ротовой поверхности. Такой характер передвижения определил формирование у этих организмов двусторонней симметрии. Кишечная полость вендских билатерий еще могла быть связана с внешней средой длинным щелевидным ртом, тянущимся вдоль брюшной (оральной) стороны. Возможно, что метамерно расположенные карманы кишечной полости тоже еще не были отделены от ее центральной части. Щелевидный blastopore сомкнулся посередине, а карманы отделились от центрального трубчатого кишечника. Именно эти билатерально-симметричные кишечнополостные стали родоначальниками фанерозойских трехслойных животных.



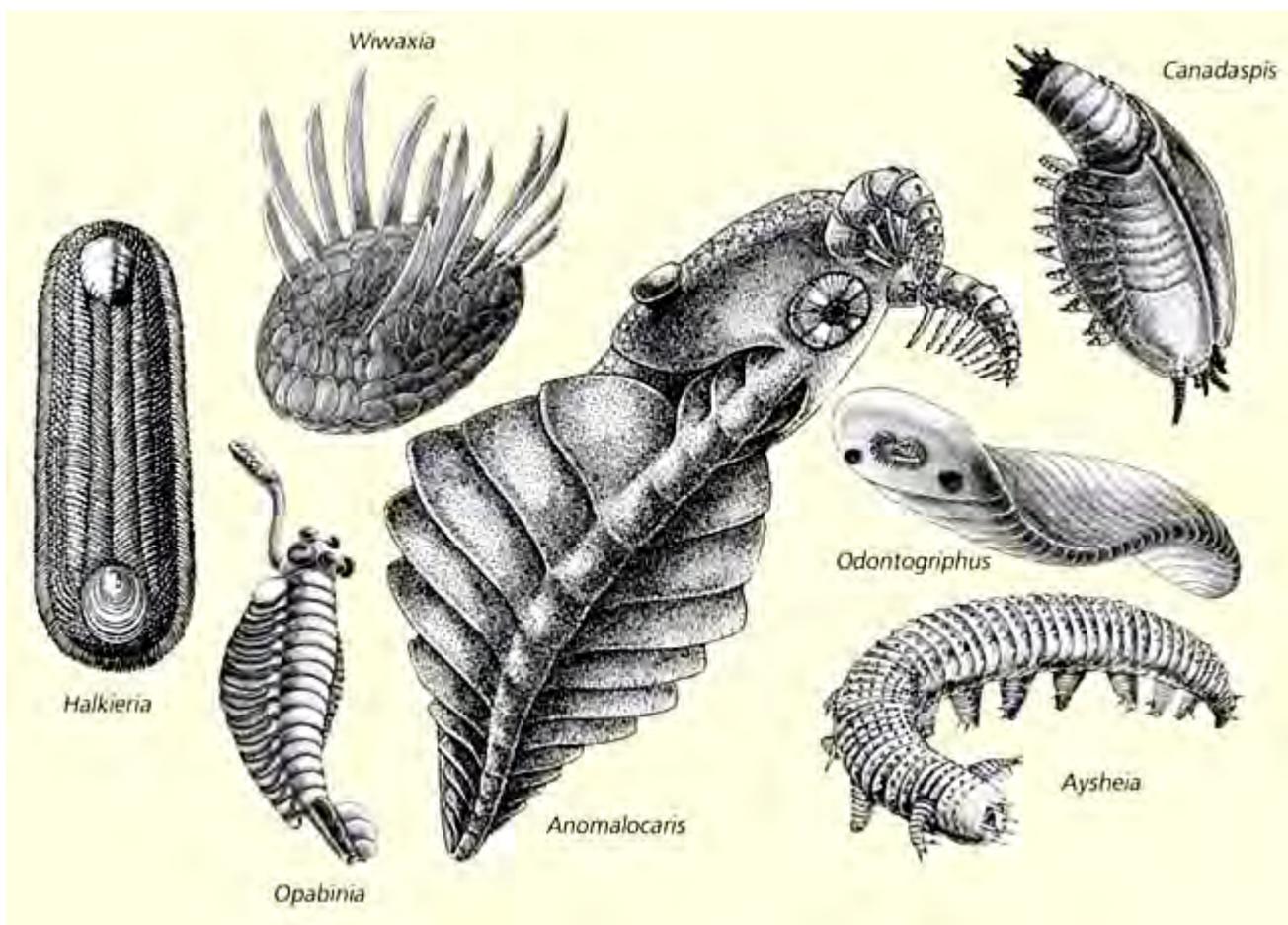
Происхождение билатерально-симметричных животных. Красным цветом выделен аборальный нервный центр.

Не следует представлять происхождение билатерий как результат открепления от субстрата и перехода к ползанию некоего полипа. У личинок современных кишечнополостных так же, как у билатерально-симметричных животных, сохраняется аборальный нервный центр. Личинки современных кишечнополостных прикрепляются им к субстрату, поэтому у полипов аборальный нервный центр редуцируется. У современных билатерий он не только не утрачен, но на его основе у некоторых групп (например, кольчатых червей и моллюсков) формируется мозговой ганглий. Сохранение аборального нервного центра у личинок современных билатерий говорит о том, что их радиально-симметричные предки не были сидячими формами. Скорее всего, они вели пелагический

образ жизни и перешли к донному существованию, поскольку были подвижными организмами, способными ползать на оральной поверхности.

Не исключено, что вендские двусторонне-симметричные кишечноротовые были предками не только трехслойных билатерий, но и фанерозойских кишечноротовых. Билатеральная симметрия, например, характерна кораллам, ведущим сидячий образ жизни, который, как известно, способствует развитию радиальной симметрии.

Проявление двусторонней симметрии у современных и ископаемых кораллов, видимо, представляет собой наследие симметрии предков, которая постепенно утрачивается в результате прикрепленного образа жизни.



Некоторые представители кембрийских билатерально-симметричных животных.

Не менее важно и то, что вероятные предки трехслойных билатерий оказались очень сложными в морфологическом отношении организмами, обладавшими сквозным кишечником, метамерией и сегментированной вторичной полостью тела. Это сильно меняет наши представления об основных направлениях эволюции билатерально-симметричных животных. Теперь, обсуждая направления эволюции животного царства, мы должны рассматривать не теории происхождения целома и метамерии, а, наоборот, причины, пути и последствия утраты целома и метамерии.

Большая морфологическая сложность вендских предков билатерий объясняет так называемый кембрийский взрыв, т.е. почти одновременное появление в кембрийском периоде почти всех типов билатерально-симметричных животных. Весьма характерно, что среди кембрийских организмов много таких, которые напоминают современных моллюсков или членистоногих. Их обилие в кембрии было словно подготовлено тем, что

уже в вендском периоде существовало множество сложно устроенных метамерных организмов, которые дали начало основным стволам билатерально-симметричных животных.

Литература

1. Федонкин М.А. // Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия и палеонтология. 1983. Т.12. С.3-127.
2. Соколов Б.С. Очерки становления венда. М., 1997.
3. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1952.
4. Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (*Turbellaria*), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. Л., 1973.
5. Hyman L.H. *Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate Bilateria // The Invertebrates.* N.Y.; Toronto; London, 1951. V.2.
6. Masterman A.T. // Quart. J. Microsc. Sci. 1897. V.40. P.59-71.
7. Remane A. // Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1950 (1949). S.16-23.
8. Siewing R. // Zool. Jb. Abt. Anat. 1980. B.103. S.439-482.
9. Sedgwick A. // Quart. J. Microsc. Sci. 1884. V.24. P.43-82.
10. Beneden E. van. // Arch. Biol. Paris. 1891. T.11. P.114-146.
11. Lameere A. *Precis de zoologie.* Liege. Desoer. 1932. T.2.
12. Малахов В.В. // Журн. общ. биологии. 1977. Т.38. ?4. С.485-499.
13. Федонкин М.А. Беломорская биота венда (Докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы) // Тр. ГИН АН СССР. 1981. Вып.342. С.3-100.
14. Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции *Metazoa*. М., 1987.
15. Федонкин М.А. // Природа. 2000. №9. С.3-11.
16. Иванцов А.Ю., Федонкин М.А. Следы самостоятельного передвижения - финальное доказательство животной природы эдиакарских организмов // Эволюция жизни на Земле: Материалы II междунар. симпозиума. Томск, 2001. С.133-137.
17. Finnerty J.R., Martindale M.Q. // Biol. Bull. 1997. V.193. P.62-76.
18. Broun M., Bode H.R. // *Development.* 2002. V.129. P.875-884.
19. Scholz C.B., Technau U. // *Dev. Genes Evol.* 2003. V.212. P.563-570.
20. Wiegel D., Jurgens G., Kuttner F. et al. // *Cell.* 1989. V.57. P.645-658.
21. Technau U. // *Bioessays.* 2001. V.23. P.788-794.
22. Lartillot N., Le Gour M., Adoutte A. // *Dev. Gen. Evol.* 2002. V.212. P.551-561.

