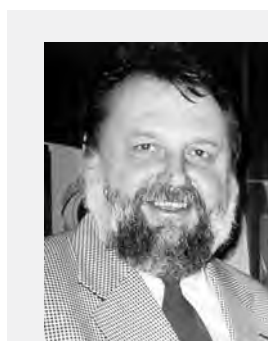


Революция в зоологии: Новая система билатерий

В.В.Малахов

В последние полтора десятилетия к традиционной триаде методов изучения эволюции животных (сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии) добавилась еще молекулярная филогенетика. Суть ее состоит в сравнительном анализе последовательности нуклеотидов в геноме различных групп организмов. Методология этого анализа в общем виде такова: чем больше мутаций накопилось в сравниваемых генах, тем раньше разошлись изучаемые группы животных, тем ниже разветвляются ведущие к ним побеги на филогенетических деревьях. В большинстве случаев сравнивают не целые геномы (пока полностью расшифрованы геномы далеко не всех организмов), а отдельные гены — гены рибосомальной РНК, актина, цитохромов, гомеобоксные гены и др.

Большинство зоологов весьма критично относится к филогенетическим схемам, созданным молекулярными биологами. Дело, конечно, отнюдь не в том, что классические зоологи — патологические ретрограды, не приемлющие ничего нового, а в том, что молекулярная филогенетика дает информацию только о близости или отдаленности тех или иных систематических групп. Для зоологов же важна суть тех преобразований строения и развития, кото-



Владимир Васильевич Малахов, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных животных Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова. Специалист в области сравнительной анатомии и эмбриологии беспозвоночных. Член редколлегии журнала «Природа».

рые произошли в ходе эволюции. Отсутствие такой содержательной интерпретации затрудняет принятие зоологами новых идей, рожденных молекулярной филогенетикой. Вот почему в настоящее время существуют две параллельные системы взглядов на филогению и классификацию билатерально-симметричных животных: классическая (которая до сих пор используется в преподавании зоологии) и новая, возникшая благодаря достижениям молекулярной генетики (рис.1).

Классическая система билатерий

Классическая система билатерально-симметричных животных, продержавшаяся в науке около 100 лет, основана на буквально понимаемой идее прогрессивной эволюции. Наиболее

примитивными билатериями считались плоские черви — турбеллярии, у которых нет сквозного кишечника и полости тела, а промежутки между органами заполнены соединительной тканью — паренхимой [1–3]. Все остальные билатерально-симметричные организмы — потомки паренхиматозных червей.

Второй уровень — это первичнополостные черви, т.е. круглые черви-нематоды, колдовратки, волосатики и головохоботные черви (приапулиды, киноринхи, лорициферы). Все они имеют сквозной кишечник и так называемую первичную полость тела, которая лишена собственной клеточной выстилки и представляет собой заполненные жидкостью пространства между органами.

Третий уровень организации — это животные с вторичной полостью тела (целомом), выстланной мезодермальными

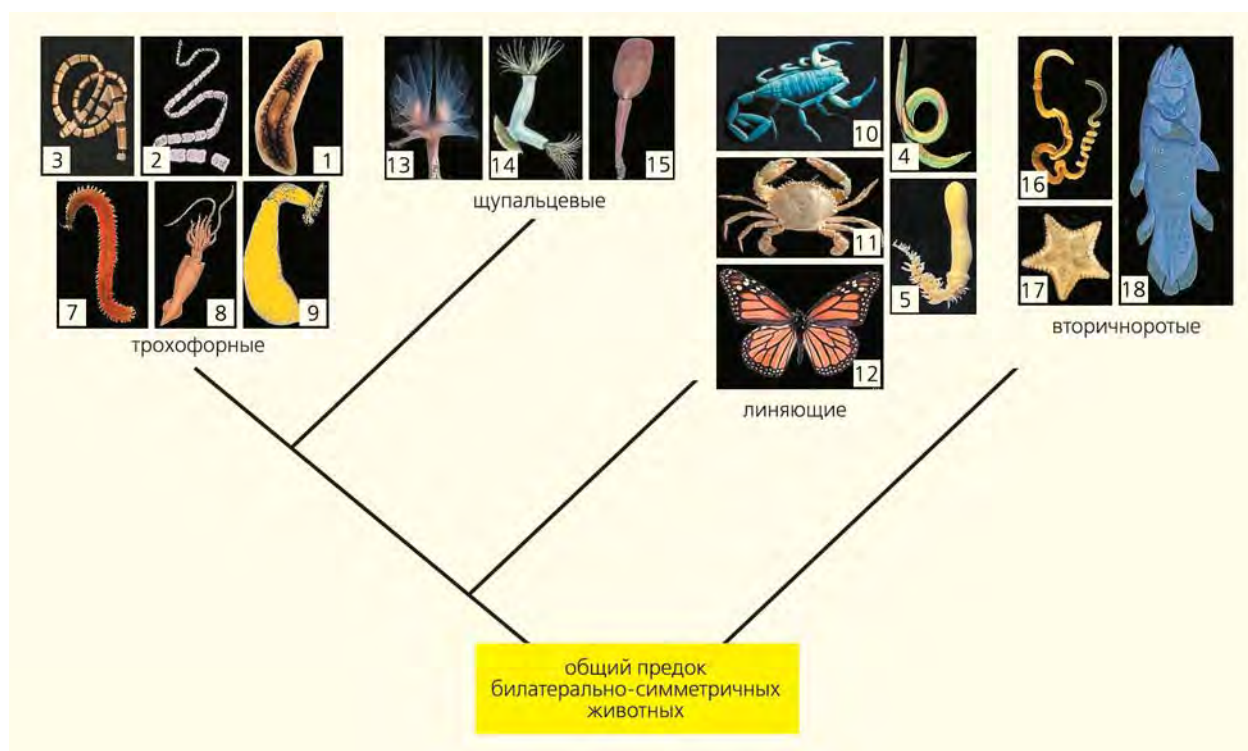
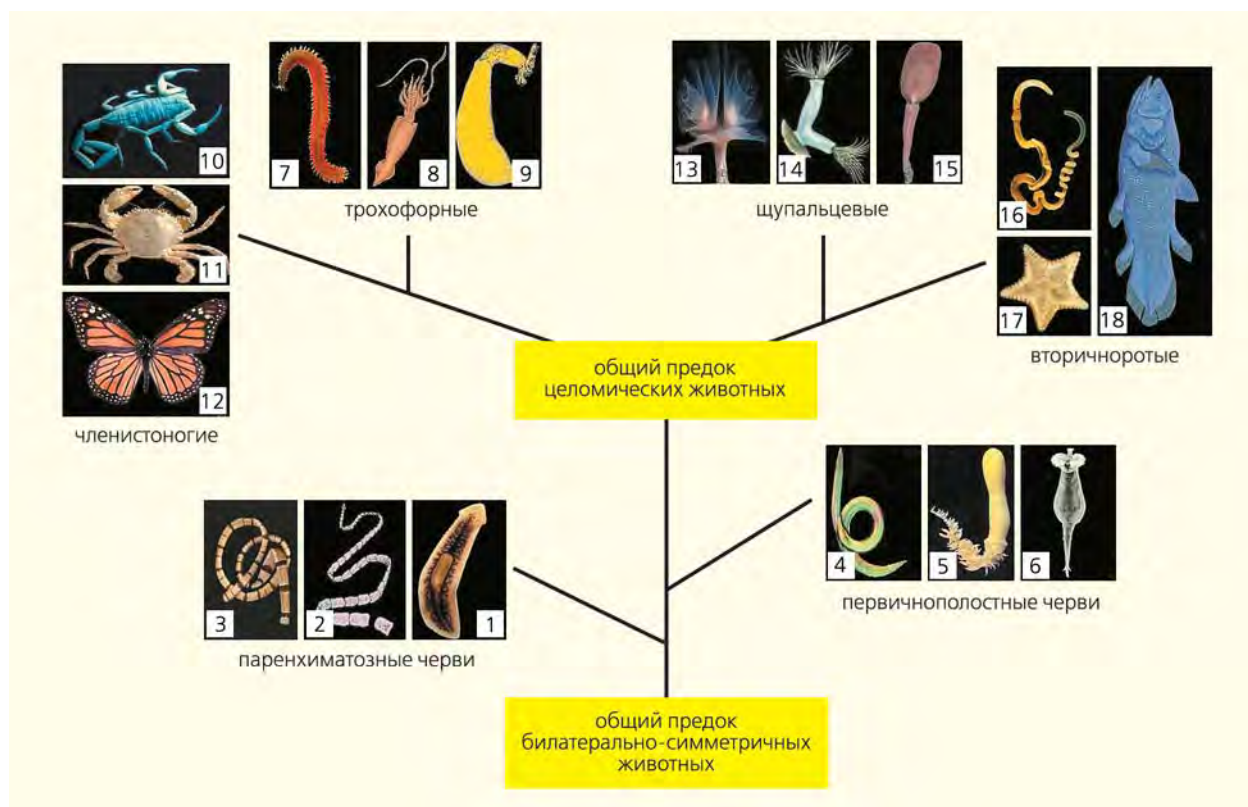


Рис.1. Классические (вверху) и новые представления о системе и филогении билатерально-симметричных животных. 1 — свободноживущие плоские черви (турбеллярии), 2 — паразитические плоские черви, 3 — немуртины, 4 — круглые черви (нематоды), 5 — головохоботные черви, 6 — коловратки, 7 — кольчатые черви, 8 — моллюски, 9 — сипункулиды, 10 — хелицерные, 11 — ракообразные, 12 — насекомые, 13 — форониды, 14 — мшанки, 15 — брахиоподы, 16 — полухордовые, 17 — иглокожие, 18 — хордовые. На схеме представлены далеко не все группы животных.

ЗООЛОГИЯ

клетками. Их подразделяли на первичноротых (Protostomia), к которым относили моллюсков, кольчатых червей (аннелид) и членистоногих, и вторичноротых (Deuterostomia) — иглокожих, полухордовых и хордовых. Щупальцевых животных (брахиопод, форонид и мшанок) считали группой, близкой к вторичноротым.

В большинстве и отечественных, и зарубежных учебников (начиная со школьных) курс зоологии изложен именно в таком порядке. В то же время для специалистов-зоологов вовсе не секрет, что классическая система несет множество неустрашимых противоречий. Вот несколько из них.

Турбеллярии (напомним, самые примитивные билатерии) имеют очень сложную половую систему, внутреннее оплодотворение, аберрантные сперматозоиды, сильно измененное развитие. У целомических организмов, напротив, наружное оплодотворение, примитивные сперматозоиды, простая половая система и примитивное развитие. Получалось, что целомических животных невозможно вывести от турбеллярий.

Один из главных признаков первичноротых животных — спиральное дробление. Это довольно специализированный (детерминированный) тип развития, при котором клетки раннего эмбриона (бластомеры) с самого начала занимают строго определенное положение и развиваются в строго определенный орган. У вторичноротых и щупальцевых более примитивное и, главное, недетерминированное развитие: дробление — радиальное с другим и не столь жестким порядком расположения бластомеров, к тому же неизвестно, из какой клетки какой зачаток разовьется. Из недетерминированного дробления вывести детерминированное можно, а наоборот — нет. Получается, что турбеллярии, кольчатые черви и моллюски — это одна ветвь, а вто-

ричноротые и щупальцевые — совсем другая, причем более примитивная.

Членистоногие, которые в классической системе рассматривались как ближайшие потомки кольчатых червей, лишены целома. Их полость тела без клеточной выстилки и представлена заполненными жидкостью промежутками между органами, как у первичнополостных червей. Считается, что членистоногие утратили целом, но тогда его могли утратить и первичнополостные черви, которые на филогенетическом дереве помещаются ниже, чем целомические животные.

Бесспорная палеонтологическая история билатерально-симметричных животных начинается с кембрийского периода (около 540 млн лет назад), когда существовала богатая фауна членистоногих, брахиопод, иглокожих, головохоботных червей, были моллюски и аннелиды. Однако нет никаких отпечатков турбеллярий или других организмов, которых можно было бы интерпретировать как плоских червей. Получается, что членистоногие, аннелиды, брахиоподы и иглокожие появились на самых ранних этапах эволюции билатерий, а в классической системе они занимают самые высшие этажи филогенетического дерева.

Список противоречий классической системы этим не исчерпывается, но и этого достаточно для понимания неизбежности коренного обновления зоологической классификации, что и случилось в 90-х годах минувшего столетия с развитием молекулярной филогенетики.

Молекулярная филогенетика билатерий

Один из наиболее болезненных ударов по классической системе нанесла молекулярная филогенетика в конце XX в., когда выяснилось, что членистоногие, которые в течение по-

лутора столетий считались прямыми потомками кольчатых червей, оказались, по результатам сравнительного анализа генов рибосомальной РНК, ближайшими родственниками первичнополостных червей (нематод, волосатиков, головохоботных) [4, 5]. Новый, надтиповой таксон был назван Ecdysozoa (от греч. *εξόδος* — выход и *ζωα* — животные, т.е. линяющие животные), объединяющий первичнополостных червей и членистоногих. За прошедшее десятилетие филогенетическое единство Ecdysozoa подтвердилось в нескольких десятках молекулярно-филогенетических исследований, проведенных на разных группах генов [6–9]. Однако до сих пор неясно, каков был ход эволюции: от круглых червей к членистоногим или наоборот, а, может, и вовсе — независимо от общего предка, но в таком случае, какого?

Согласно данным молекулярной филогенетики, щупальцевые животные близки не к вторичноротым, а к трохофорным животным, т.е. кольчатым червям, моллюскам, немертинам, плоским червям и др. [10–12]. Систематическая группа, в которую вошли щупальцевые (Lophophorata) и трохофорные (Trochozoa), получила название лопотрохофорных (Lophotrochozoa).

Что касается вторичноротых животных, то молекулярно-биологические данные подтверждают единство этой группы и свидетельствуют о раннем расхождении (дивергенции) первичноротых и вторичноротых животных [9, 12–14]. Поскольку вторичноротые — целомические животные, то дивергенция двух главных стволов билатерально-симметричных животных произошла на уровне организмов с вторичной полостью тела. Это, в частности, означает, что и общий предок билатерально-симметричных животных имел вторичную полость тела, а не был паренхиматозным организмом (как пло-

ские черви), как предполагалось в классической концепции.

Новая система, разработанная на основе достижений молекулярной филогенетики, включает четыре крупных группы животного царства, каждая из которых объединяет несколько типов: вторичноротые (Deuterostomia), экдизозойные (Ecdysozoa), щупальцевые (Lophophorata) и трохефорные (Trochozoa).

Происхождение билатерий

Важнейшая задача современной зоологии — создание синтетической (объединяющей классические и новые представления) системы животного царства, которая должна отражать филогенетические отношения между таксонами. Для ее построения необходимо попытаться представить, хотя бы в общих чертах, происхождение и основные пути эволюции билатерально-симметричных животных.

Современный уровень знаний позволяет предложить, что билатерально-симметричные животные появились в вендский период (650—540 млн лет назад). Изучение отпечатков, оставленных вендскими организмами, показывает, что большинство из них не имели твердого минерального скелета (это резко отделяет биоту венда от сообществ последующих периодов фанерозоя), были подвижными ползающими по дну и, что особенно интересно, метамерными формами — такими как кольчатые черви, членистоногие или низшие хордовые* (рис.2) [15—18]. Сочетание подходов классической зоологии, палеонтологии и молекулярной биологии развития позволяет представить происхождение Bilateria следующим образом**.

* Подробнее см.: Федонкин М.А. Второе рождение кимбереллы // Природа. 1998. №1. С.3—10.

** Подробнее см.: Малахов В.В. Новый взгляд на происхождение билатерий // Природа. 2004. №6. С.31—39.

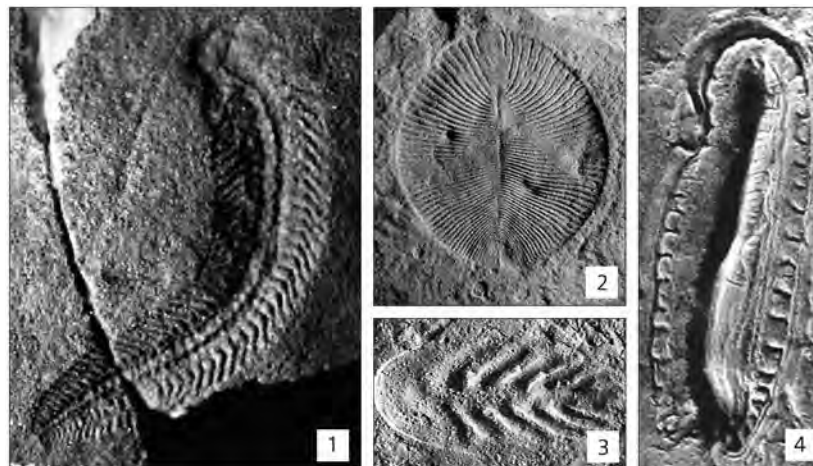


Рис.2. Отпечатки вендских билатерально-симметричных организмов [17]. 1 — сприггина, 2 — дикинсония, 3 — вендия, 4 — кимберелла.

Предками билатерий были кишечнополостные, передвигавшиеся по грунту на ротовой поверхности, которая стала выполнять функции брюшной стороны тела (рис.3). Активное движение стимулировало развитие билатеральной симметрии во внешнем и внутреннем строении. Геохимическая обстановка вендского периода препятствовала образованию мине-

ральных скелетных структур (именно поэтому найдены отпечатки только мягкого тела вендских организмов). У кишечнополостных, как известно, кишечная полость разделена на центральную часть и периферические карманы, связанные друг с другом. У предков билатерально-симметричных животных периферические карманы полностью отделились и преврати-

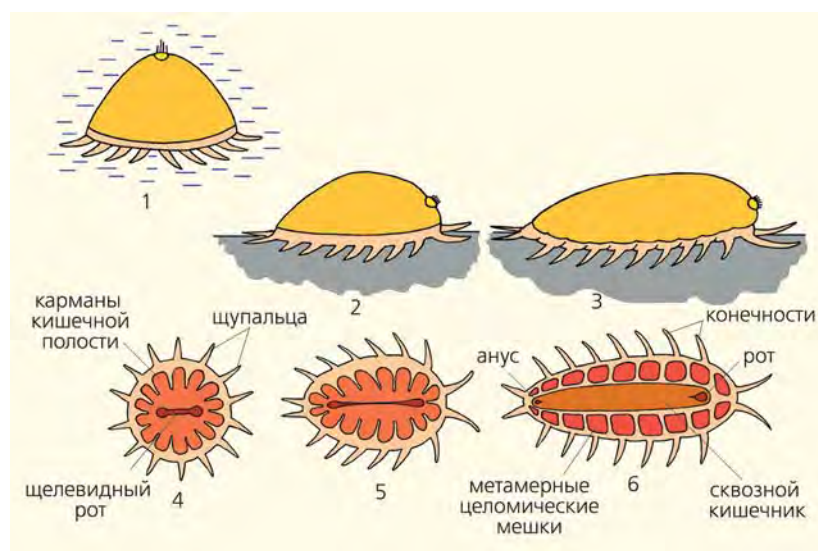


Рис.3. Наиболее вероятный путь происхождения трехслойных билатерально-симметричных животных. 1 — пелагический радиально-симметричный предок (вид сбоку), 2, 3 — формирование билатеральной симметрии у подвижного донного предка (вид сбоку), 4 — радиально-симметричный предок (вид со стороны рта), 5, 6 — формирование сквозного кишечника и метамерного целома (вид со стороны рта).

ЗООЛОГИЯ

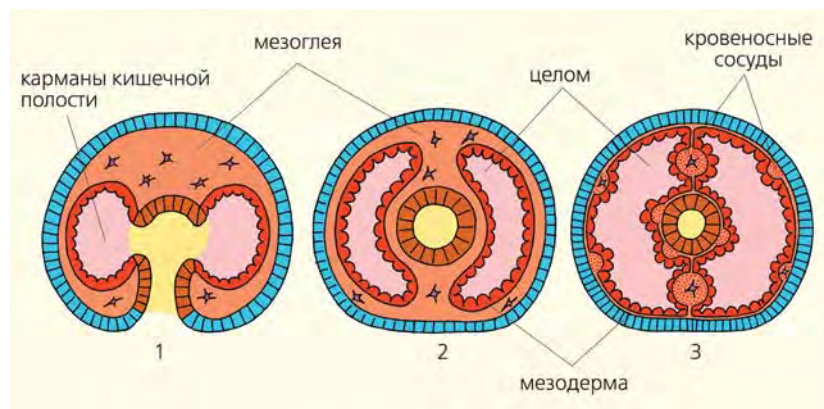


Рис.4. Происхождение вторичной полости тела (целома) и кровеносной системы. 1 — срез кишечнополостного предка, 2 — формирование целомических мешков из обособившихся карманов кишечника, 3 — формирование кровеносной системы из прослоек соединительной ткани (мезоглеи).

лись в метамерные целомические мешки, которые эффективно выполняли функции жидкого скелета (рис.4). В эмбриональном развитии примитивных билатерий целом так и формируется — за счет обособления карманов кишечника. Этот способ эмбриологи называют энтероцельным. Щелевидный рот кишечнополостного предка замкнулся посередине и дал начало сквозному кишечнику со ртом и анусом (см. рис.3). Периферические щупальца, окаймлявшие ротовую поверхность кишечнополостного предка, стали локомоторными конечностями, а околоротовые щупальца превратились в ресничные щупальца, использовавшиеся для сбора пищи.

У предков билатерий к началу кембрийского периода уже был сквозной кишечник, сегментированный целом и метамерные конечности. Кроме того, они имели очень простую половую систему, наружное оплодотворение (как многие современные морские организмы) и обладали примитивным недетерминированным дроблением радиального типа. Предполагаемая сложность организации общего предка билатерально-симметричных животных объясняет феномен «кембрийского взрыва» — быстрое появление

в этом периоде разнообразных и сложно устроенных организмов (членистоногих, кольчатых червей, моллюсков, иглокожих и др.). Уже тогда, 545—488 млн лет назад, началось расхождение основных эволюционных ветвей билатерально-симметричных животных.

Основные филогенетические линии билатерий

Вторичноротые (Deuterostomia) рано ответвились от общего корня билатерально-симметричных животных, сохранив примитивное радиальное и недетерминированное дробление яйца. Эволюция вторичноротых — большая и интересная тема, но поскольку единство этой группы не было затронуто «революционными событиями» в зоологии последних лет, то не будем останавливаться на этом подробно. Отметим только, что первичная метамерия все же сохранилась у низших хордовых и их потомков — позвоночных животных. На ранних этапах эволюции хордовых произошло важное событие — они перевернулись и стали использовать спинную сторону как брюшную*. В результате основные системы органов хордовых занимают инвертированное положение

по отношению ко всем остальным билатерально-симметричным животным. Иглокожие стали сидячими организмами, утратили метамерию и приобрели вторичную радиальную симметрию.

Линяющие (Ecdysozoa) — рано обособившийся ствол первичноротых животных. Становление этой большой группы связано с ранним выходом из открытого моря на приливно-отливную полосу. Экологические предпосылки такого выхода понятны: в море было много хищников, а на приливно-отливной полосе было достаточно пищи (водорослевые маты и, конечно, — остатки животных и растений, выброшенных морем) и первоначально не было врагов. Разумеется, выход из моря не мог состояться раньше, чем появился озоновый экран, но как раз в кембрийском периоде концентрация кислорода в земной атмосфере повысилась до нескольких процентов [19]. Это позволило сформироваться озоновому экрану, который уменьшал интенсивность ультрафиолетового излучения у поверхности Земли.

Следует учесть, что в кембрийском периоде на суше еще не было растительного покрова, задерживающего влагу, а значит, не было и постоянно текущих рек (как в наше время). Выпавшие осадки бурными потоками устремлялись в море по руслам, напомиавшим «вади» современных пустынь, что вызывало сильнейшую эрозию материковых пород. Обломочный материал, выносимый на морские побережья, формировал обширные отмели, протяженность которых в кембрийском периоде была значительно больше, чем в последующие эпохи [20]. На этих отмелях и началась эволюция линяющих животных.

Обитание на границе воды и воздуха потребовало развития

* Подробнее см.: Малахов В.В. Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. 1981. №5. С. 12—19.

плотной покровной кутикулы (особенно на спинной стороне), которая надежно защищала бы от высыхания и солнечного излучения. Трилобиты и другие кембрийские членистоногие, как правило, были сплющены в дорсо-вентральном направлении и имели плотные, хорошо сохраняющиеся в ископаемом состоянии кутикулярные покровы (панцирь, карапакс и т.п.) спинной стороны (рис.5). Брюшная сторона была прижата к влажному грунту, поэтому ее покровы были тоньше. Конечности и жаберные придатки были защищены от высыхания боковыми выростами спинного панциря — плеврами (рис.6).

Кутикулярные покровы широко распространены в животном царстве, но кутикула кутикуле рознь. У кольчатых червей, моллюсков, иглокожих и других водных обитателей тело тоже часто одето кутикулой, иногда (как у кольчатых червей) довольно толстой. Однако у них она представлена системой слоев перекрещивающихся коллагеновых волокон, которые пронизаны микроворсинками эпидермальных клеток (рис.7). Такая кутикула не может сбрасываться в процессе линьки, ведь в этом случае впаянные в нее микроворсинки оторвутся, и клетки покровного эпидермиса разрушатся. Организм растет, кутикула утолщается, но так как

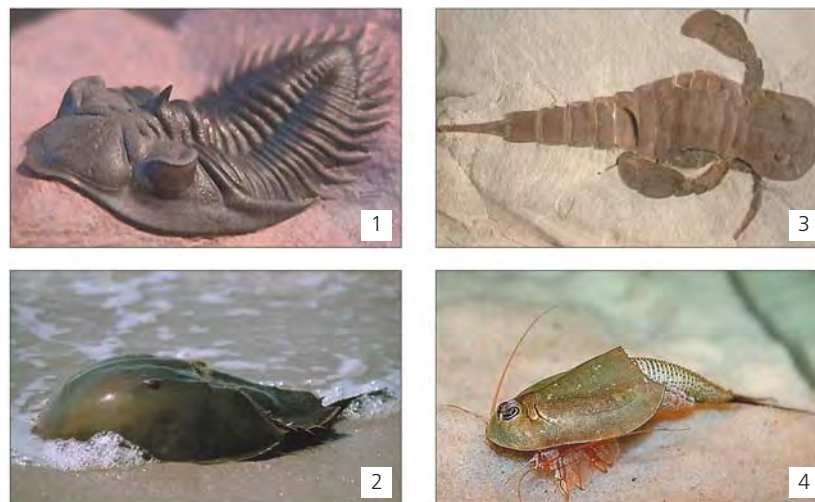


Рис.5. Прimitивные членистоногие. 1 — трилобит *Huntonia*, 2 — мечехвост *Limulus* на приливно-отливной полосе, 3 — отпечаток ракоскорпиона *Eurypterus*, 4 — щитень *Triops*.



Рис.6. Поперечный срез трилобита. Его организация наилучшим образом приспособлена к обитанию в трех средах.

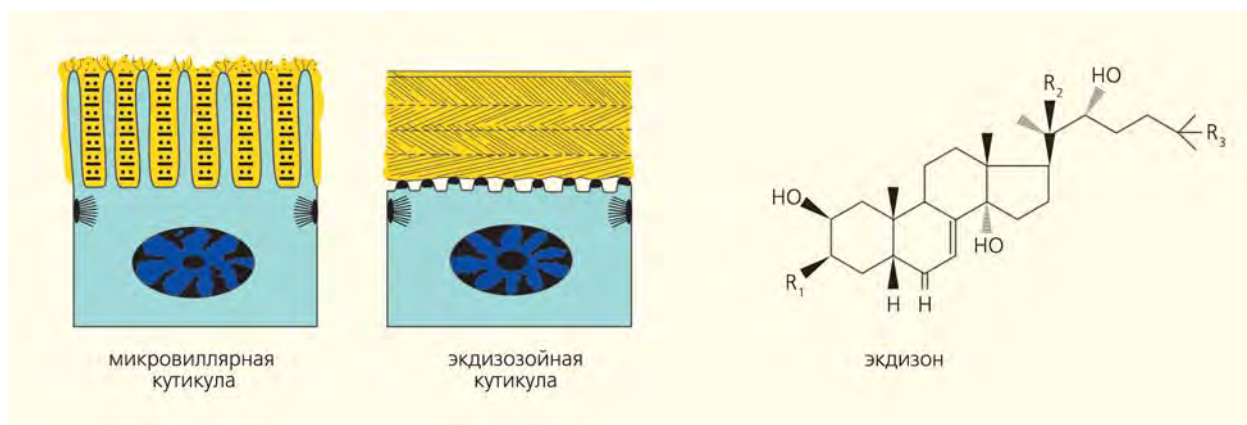


Рис.7. Схема строения микровиллярной и экдизозойной кутикулы и формула гормона — экдизона.

ЗООЛОГИЯ

она эластична (состоит преимущественно из белка, хитина в ней нет), то способна растягиваться в соответствии с размерами животного.

У линяющих животных совсем другая кутикула — состоит из белково-хитинового комплекса, снаружи одета гидрофобным липидным слоем, который делает ее малопроницаемой для воды и растворенных веществ. У Ecdysozoa, в отличие от кольчатых червей или иглокожих, микроворсинки не проникают в кутикулу, поэтому она может периодически сбрасываться без вреда для организма. Линяющие животные очень не похожи друг на друга, но линька у всех контролируется одними и теми же гормонами — экдизоинами, имеющими очень близкую химическую структуру. Вдумайтесь, какой это удивительный факт, — одни и те же гормоны вызывают линьку и у аскариды, и у таракана! Вряд ли такое явление можно считать случайным.

Обитание в неводной среде делает бесполезными реснички в покровном эпителии как средство и локомоции (которое активно используют мелкие водные животные), и сбора пищи. Кроме того, сбрасываемая при линьке кутикула неизбежно от-

рывала бы не только микроворсинки, но и реснички. Вот почему ни у кого из линяющих животных нет ни ресничного эпителия в покровах, ни ресничных щупалец, которые широко используются для сбора мелких пищевых частиц водными беспозвоночными.

Жесткая кутикула Ecdysozoa не только защищает тело, но и служит наружным скелетом для прикрепления мускулатуры. Приобретение такого скелета делает ненужной опорную функцию вторичной полости тела — ту главную функцию, ради которой метамерные целомические мешки обособились от первичной кишечной полости. Вот почему у линяющих животных происходит разрушение закладывающихся в эмбриогенезе целомических мешков, их стенки дают начало мускулатуре, а полость тела представляет собой заполненные жидкостью промежутки между органами. Полость тела Ecdysozoa — это первичная полость (гемоцель), гомологичная полости кровеносных сосудов у целомических животных. У целомических животных (вторичноротых, лофофорных и трохофорных) все органы находятся в обширной вторичной полости тела — целоме, а гемоцель — это узкие полости внутри кровенос-

ных сосудов (рис.8). У линяющих животных все «вывернуто наизнанку»: обширная полость тела — это гемоцель, их органы как бы «плавают» внутри собственной крови (гемолимфы), а целом — это небольшие полости, сохраняющиеся в выделительных органах и гонадах. Как отличить целом от гемоцели? Да очень просто: целом всегда выстлан мезодермальными клетками, а гемоцель — неклеточной базальной пластинкой. У целомических организмов такие пластинки ограничивают узкие полости кровеносных сосудов, а у линяющих животных — обширную полость тела. Этот простой отличительный признак долгое время ускользал от внимания зоологов.

Примитивные представители Ecdysozoa в полной мере сохраняют метамерию и конечности — гомологи внешнего круга щупалец кишечнополостных предков билатерий. Однако конечности эффективны только при обитании на поверхности субстрата. Все Ecdysozoa, живущие в толще грунта на дне водоемов или почвенные организмы, лишены конечностей. Они редуцируются при переходе к роющему образу жизни в толще субстрата. Это явление, к слову, хорошо известно в эволюции и позвоночных. Достаточно вспомнить о такой группе, как червяги (Gymnophiona, или Apoda) — земноводных, перешедших к роющему образу жизни в почве и лесной подстилке. В отличие от других земноводных (лягушек и саламандр), они полностью утратили конечности и по внешнему виду неотличимы от крупных дождевых червей.

Таким образом, отвечая на вопрос: «Членистоногие произошли от круглых червей или наоборот?», — можно предпочесть второй вариант. И головохоботные, и круглые черви — это потомки организмов, изначально обитавших на поверхности субстрата и имевших метамерные конечности. Разумеется,

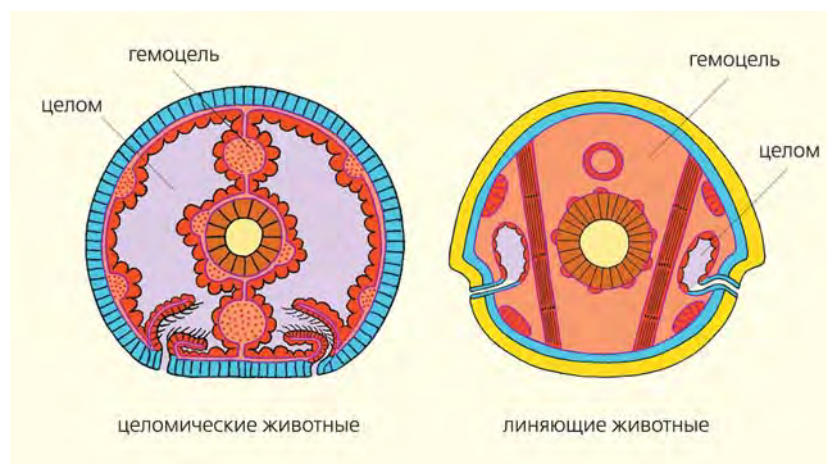


Рис.8. Схема строения целомических и линяющих животных. На поперечном срезе видно, что у первых целом занимает обширную полость тела, а гемоцель — полость внутри кровеносных сосудов, у вторых полость тела — это гемоцель, а целом сохраняется только в выделительных органах и гонадах.

предки головохоботных и нематод не были настоящими членистоногими. Скорее они напоминали лобопод — червеобразных кембрийских животных с многочисленными нечленистыми конечностями — лобоподиями (рис.9). Червеобразное тело с мягкой (хотя и хитиновой) кутикулой позволяло им жить в скоплениях гниющих водорослей и матах, образованных живыми водорослями на мелководьях. По внешнему виду древние лобоподы напоминали современных онихофор — наземных червеобразных Ecdysozoa, обитающих в подстилке лесов тропического и субтропического поясов, преимущественно в Южном полушарии.

Из кембрия известна загадочная группа палеосколецид — червеобразных организмов, которые вели роющий образ жизни (см. рис.9). По рельефу кутикулы они близки к кембрийским лобоподам и современным онихофорам. Однако конечностей у палеосколецид нет, а по общему облику они напоминают головохоботных червей, которые были очень многочисленны в кембрии и дожили до наших дней (среди них — приапулиды, лорициферы и киноринхи, а возможно, и волосатики*). По-видимому, палеосколециды — переходная группа, занимающая промежуточное положение между лобоподами и головохоботными червями.

Свободноживущие нематоды — микроскопические организмы, обитающие в капиллярных пространствах между частицами грунта, произошли, скорее всего, в результате педоморфоза. Этим термином биологи обозначают размножение животных на стадии личинки, т.е. не достигших размеров и строения, характерных для взрослых форм. Таким образом дается начало новым группам организмов. (Паразитические виды

* Подробнее см.: Малахов В.В., Адрианов А.В. Цефалоринхи — новый тип животного царства // Природа. 1997. №3. С.3—17.

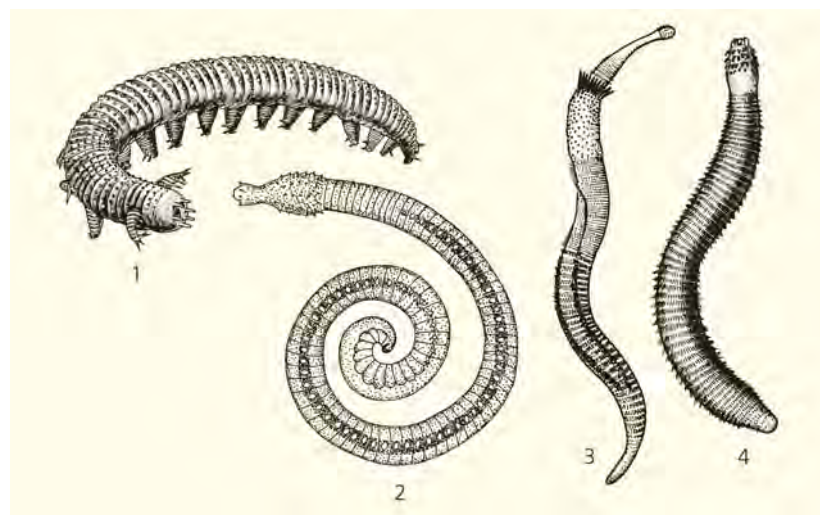


Рис.9. Кембрийские червеобразные экдизозои. 1 — представитель лобопод *Aysheaia*, 2 — представитель палеосколецид *Cricocosmia*, 3, 4 — представители головохоботных червей (3 — *Louisella*, 4 — *Ancalagon*).

этой группы вторично достигли крупных размеров).

Педоморфоз — это магистральный путь миниатюризации, позволяющий многоклеточным животным приблизиться по размерам к крупным простейшим и освоить ранее недоступные для них биотопы. Но для исследователей, изучающих филогенез животного царства, группы, возникшие путем педоморфоза, представляют наибольшую трудность. Представьте себе, что безногие червеобразные личинки мух стали размножаться в личиночном состоянии, не превращаясь во взрослых крылатых особей. Разве смогли

бы мы догадаться, что эти безногие черви имеют какое-то отношение к крылатым шестиногим существам с большими, переливающимися всеми цветами радуги глазами?

Вот и с нематодами те же проблемы. Как выглядели их предки? Даже молекулярная биология не может ответить на этот вопрос, ведь потеря органов сопровождается исчезновением генов, ответственных за их формирование. Мы можем только предполагать, что нематоды — потомки ставших половозрелыми личинок каких-то древних линяющих животных (рис.10).

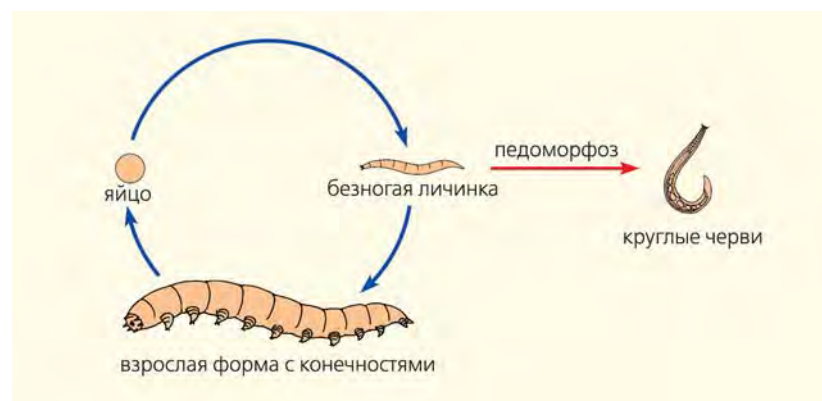


Рис.10. Вероятный путь происхождения круглых червей от безногих личинок древних экдизозойных животных.

ЗООЛОГИЯ

Исчезновение локомоторных ресничек в покровах означает и важнейшие преобразования в характере размножения. Ни у кого из Ecdysozoa нет ресничных личинок. То, что мы называем личинками линяющих животных (науплиусы ракообразных или личинки насекомых), — это вторичные личинки. Они одеты кутикулой и для передвижения используют не реснички, а конечности. Эмбриогенез Ecdysozoa сильно видоизменен, и в нем напрасно было бы искать следы спирального дробления, ведь эти животные отделились от общего ствола первичноротых раньше, чем появилось спиральное дробление.

Настоящее наружное оплодотворение характерно только для реликтовой и наиболее примитивной группы современных членистоногих — мечехвостов (Xiphosura). По строению сперматозоидов они сходны с трохофорными животными и вторичноротыми, имеющими наружное оплодотворение. Интересно, что хотя мечехвосты обитают в море, для размножения они выходят на приливно-отливную полосу — свою древнюю родину (см. рис.5). Поневоле вспоминаются морские черепахи, которые для размножения возвращаются на сушу, или земноводные, которые, наоборот, уходят метать икру в воду!

Сформировавшись в приливно-отливной полосе кембрийских морей, Ecdysozoa оказались преадаптированными к заселению наземных местообитаний и континентальных водоемов. Не случайно членистоногие и нематоды — настоящие завоеватели суши среди беспозвоночных животных. Путь к заселению суши во многих случаях шел, вероятно, через континентальные водоемы, где максимального разнообразия достигли эвриптериды, или ракоскорпионы (см. рис.5). Эти крупные (от 10 см до 2.5 м) хелицеровые могли на некоторое время вылезать на сушу. Эвриптериды были ближайшими предками

скорпионов и других наземных паукообразных.

В континентальных водоемах началась эволюция общих предков ракообразных и насекомых. Их потомки поделили две главные среды обитания на нашей планете. На суше господствуют многоножки и насекомые, а ракообразные вернулись в море, «не пустив» туда насекомых. Море, по большому счету, осталось недоступным для вездесущих насекомых (морские водомерки не в счет), потому что ракообразные заняли в нем все возможные для членистоногих экологические ниши. Однако несмотря на большое разнообразие ракообразных, самые примитивные представители этого класса (так называемые листоногие ракообразные) обитают все же в континентальных временных водоемах.

В наших широтах в весенних лужах можно встретить щитня (*Triops cancriformis*) — небольшого (2–4 см) рачка, который даже в глазах неспециалиста выглядит каким-то древним животным (см. рис.5). По внешнему облику щитень напоминает маленького мечехвоста (хотя совсем ему не родствен). И, как ни странно, это первое впечатление не обманывает: щитни — настоящие живые ископаемые. Невозможно найти какие-либо морфологические отличия между современным видом *T. cancriformis* и отпечатками щитней палеозойского возраста. Похоже, что этот вид совершенно не изменился за сотни миллионов лет, при этом стал космополитом: обычен и в Подмосковье, и в тундровой зоне Евразии, и в Сахаре, и в Аравийской пустыне. В тундре он живет в летних прогреваемых озерах на поверхности водонепроницаемого слоя вечной мерзлоты, а в Аравийской пустыне — во временных водоемах, образующихся на короткое время вдоль сухих русел (вади), по которым стекают потоки воды после редкого, случающегося раз в несколько лет ливня. Эти водоемы

имеют много общего с теми временными водоемами, которые возникали в руслах потоков на кембрийских материках.

Щупальцевые (Lophophorata) — примитивная группа ствола лофотрохофорных (Lophotrochozoa), включающего помимо щупальцевых еще и трохофорных. Предки этих животных также исходно были сегментированными организмами и имели метамерные придатки — небольшие нечленистые боковые выросты тела. Такие придатки называют не конечностями, а параподиями (от греч. *пара* — около и *поди* — нога), которые, тем не менее, служат эффективными органами локомоции, потому что снабжены пучками щетинок, цепляющихся за неровности субстрата. Щетинки — эволюционная новация и важнейший, не встречающийся за пределами этой группы морфологический признак (синапоморфия). Строение, состав и механизм образования щетинок у всех лофотрохофорных животных одинаковы. Жесткий хитиново-белковый стержень щетинки формируется всего одной крупной клеткой (хетобластом)



Рис.11. Схема строения щетинки лофотрохофорных и трохофорных.

(рис.11). Через мембрану ее длинных микроворсинок выделяется образующее щетинку вещество. Внутри щетинки на всю жизнь сохраняются продольные каналы — следы микроворсинок клетки.

После разделения лофотрохофорных на две эволюционные ветви (щупальцевых и трохофорных) исходный тип эмбрионального развития (недетерминированное радиальное дробление яйца, как у вторичноротых животных, и энтеропельный способ закладки целома) сохранился только у щупальцевых. На самом деле этот тип эмбриогенеза — древняя черта всех билатерально-симметричных животных; только одни из них ее сохранили, а другие — нет.

Щупальцевые животные испытали значительные преобразования планов строения, которые отразились в их личиночном развитии. Три современных типа этой группы животных — плеченогие (Brachiopoda), форониды (Phoronida) и мшанки (Bryozoa) — сильно отличаются и по внешнему виду, и по анатомическому строению (рис.12).

Плеченогие — прикрепленные организмы, по внешнему виду напоминающие двустворчатых моллюсков, правда, створки их раковины расположены по-разному. У моллюсков они охватывают тело с боков, поэтому одна створка у них правая, другая — левая, а у плеченогих створки раковины долгое время называли спинной и брюшной. Действительный план строения Brachiopoda стал понятен только в последние два десятилетия, благодаря исследованиям эмбрионального и личиночного развития примитивных представителей этой группы — краниид [21]. Как оказалось, их личинки имеют три пары пучков щетинок и напоминают личинок кольчатых червей. В процессе метаморфоза личинка сворачивается на брюшную сторону и на бывшей спинной стороне появляются две створки (рис.13). Таким

образом, на самом деле обе створки раковины плеченогих спинные, одна из них (появляющаяся первой) — передняя, другая — задняя.

Как мог возникнуть такой план строения? Можно предположить, что предок Brachiopoda имел две защитных пластинки на спинной стороне — переднюю и заднюю. При нападении хищника такой организм сворачивался, подставляя врагу защищенную спинную сторону (рис.14). Так поступали трилобиты, а сейчас так делают примитивные моллюски — хитоны, сухопутные ракообразные — мокрицы, да и обычные ежи. Эта защитная повадка, закрепившись, и стала основой для выработки своеобразного плана строения плеченогих — олигомерных животных, в туловище которых сохраняется только три целомических сегмента (в дополнение к этому — целомическая полость лофофора).

Личинки форонид (актинотрохи) способны долгое время плавать в толще воды. При метаморфозе у них образуется длинный брюшной вырост, куда втягивается кишечник и другие



Рис.12. Щупальцевые животные. Сверху вниз — плеченогое *Hemithyris*, форонида *Phoronis*, мшанка *Cristatella*.

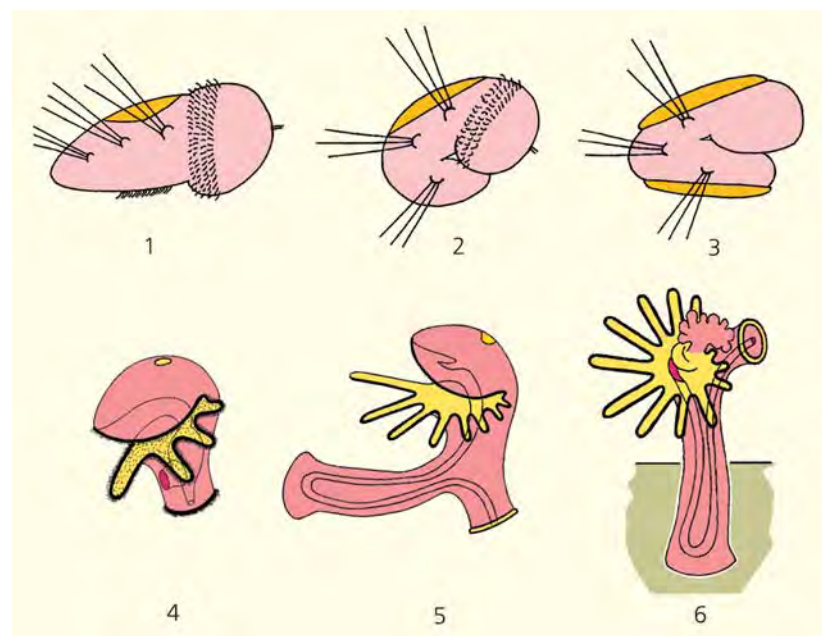


Рис.13. Метаморфоз личинки плеченогого *Crania* (1—3) и форониды *Phoronopsis* (4—6).



Рис.14. Происхождение плана строения плеченогих (слева) и форонид.

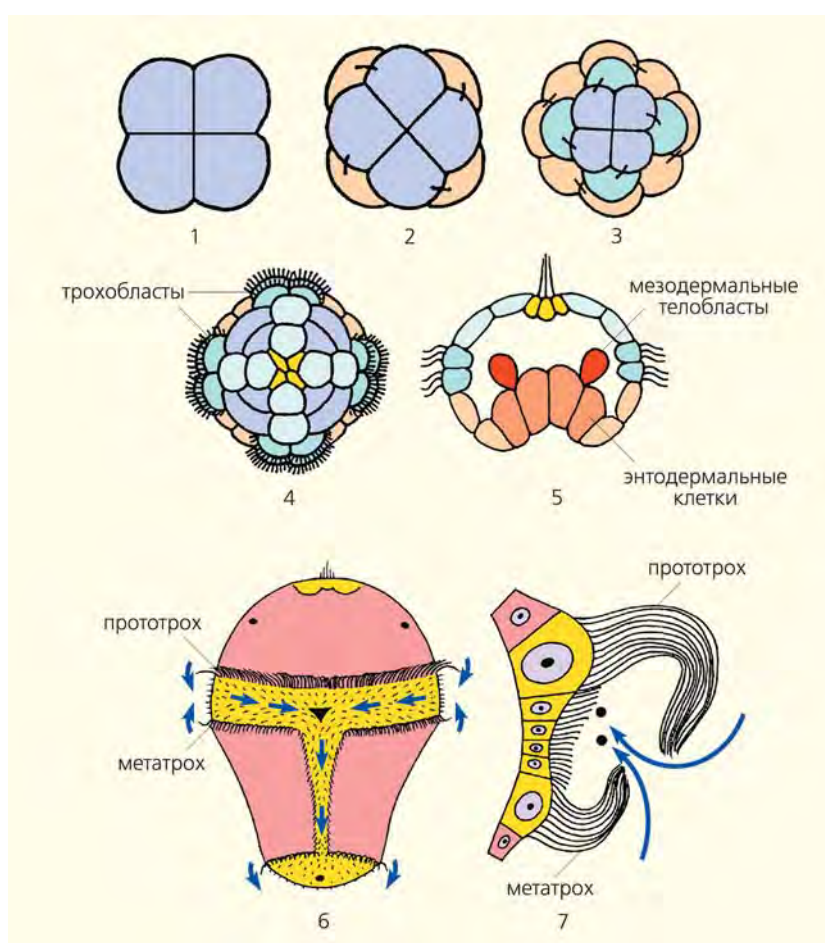


Рис.15. Ранние стадии развития трохофорных животных. 1 — 4 бластомера, 2 — 8 бластомеров, 3 — 16 бластомеров, 4 — плавающая в толще воды ранняя личинка (бластула), состоящая из 68 клеток, 5 — закладка целомической мезодермы (на срезе личинки), 6 — расположение венчиков трохифоры (вид с брюшной стороны), 7 — увеличенное изображение прототроха и метатроха. Стрелками показано направление биения ресничек.

внутренние органы. Этот вырост актинотрохи прячут (закапывают) в грунт. У взрослых форонид первичная передне-задняя ось очень короткая, большую же часть тела животного составляет гигантский брюшной вырост. По-видимому, такой метаморфоз отражает другую древнюю повадку: при нападении хищника предки форонид закапывались в грунт, используя мускулистый вырост брюшной стороны (см. рис.14). Взрослые современные форониды сохранили в туловище только два целомических сегмента (в дополнение к щупальцевому и предротовому целомам).

Мшанки — наиболее богатая видами группа щупальцевых — по плану строения близки к форонидам. Успех этой группы связан с переходом к колониальному образу жизни, что повлекло за собой уменьшение размеров и упрощение строения отдельных особей (см. рис.12).

Все щупальцевые — это фильтраторы. Для них характерно развитие сложного ресничного щупальцевого аппарата — лофофора, с помощью которого собирают взвесь (в том числе и мелких планктонных организмов) из толщи воды. По происхождению околоротовые ресничные щупальца Lophophorata (так же, как во всех других груп-

пах) гомологичны передней части внутреннего круга щупалец кишечного предка билатерально-симметричных животных.

Трохофорные (Trochozoa) имеют специализированный тип эмбриогенеза, который включает спиральное дробление и закладку целомической мезодермы всего от двух клеток — телобластов. При спиральном дроблении клетки раннего зародыша (бластомеры) закономерно смещаются друг относительно друга по или против часовой стрелки, в результате чего бластомеры образуют правильную мозаику (рис.15). У морских трохоторных животных эмбрион покидает зародыш на очень ранней стадии — 64–68 клеток. Он плавает в толще воды благодаря ранней дифференцировке четырех групп ресничных клеток — трохобластов (см. рис.15).

Спиральное дробление жестко детерминированное и мало-клеточное. Поразительно, но в пределах всех трохоторных животных расположение каждого бластомера и то, что из него развивается (проспективные потенциалы), одинаковы. Сравните взрослую улитку и плоского червя — они совсем не похожи друг на друга, но их эмбрионы на стадиях дробления выглядят одинаково, и одни и те же клетки раннего эмбриона дают сходные системы органов в обеих группах. Вот почему второе научное название трохоторных животных — спиральные (Spiralia) — не менее распространено, чем первое. В дроблении всех спиральных животных на стадии 64 клеток обособляется бластомер «4d». Он делится на две клетки (мезобласты, или мезодермальные телобласты), от которых происходит вся целомическая мезодерма личинки (см. рис.15). Вот во что превратились у трохоторных животных карманы первичного кишечника, которые дали начало целому у предков билатерально-симметричных животных.

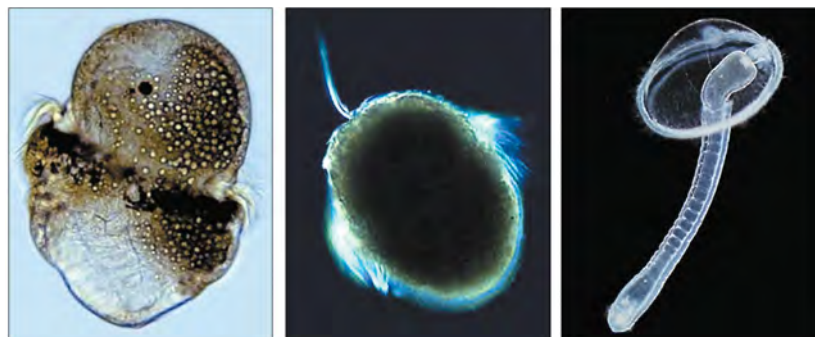


Рис.16. Личинки разных трохоторных животных (слева направо): многощетинкового червя *Phyllodoce*, примитивного моллюска — хитона и примитивной аннелиды *Polygordius* в начале метаморфоза.

Личинки трохоторных животных (трохофоры) разнообразны по внешнему виду (рис.16). Тем не менее план строения ресничных венчиков, которые происходят от ресничных щупалец кишечного предка билатерально-симметричных животных, одинаков у личинок самого разного облика. Ресничные венчики используются и для движения, и для питания. Два главных венчика (прототрох и метатрох) бьют навстречу друг другу (см.

рис.15). Таким образом, они захватывают взвешенные в воде микроскопические одноклеточные водоросли — основную пищу трохотор.

Сегментация и метамерные параподии — это первичное состояние для трохоторных животных, которое сохранилось у морских многощетинковых червей — полихет (рис.17). Правда, при переходе к роющему образу жизни параподии превращаются в простые пучки щетинок, а иногда и совсем ис-

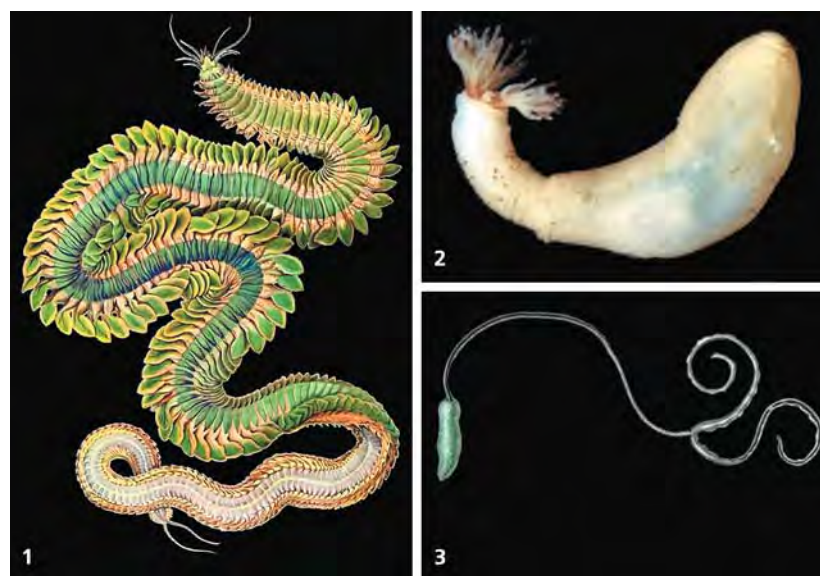


Рис.17. Метамерные и неметамерные трохоторные животные. 1 — многощетинковый червь *Nereis virens*, 2 — сипункулида *Themiste* (щупальца на переднем конце используются для сбора пищи), 3 — зеленая эхиурида *Bonellia* (для сбора пищи используется длинный раздвоенный на конце хоботок).

ЗООЛОГИЯ



Рис.18. Педоморфные трохофорные животные. Слева направо — архианнелида *Dinophilus*, гастротриха *Chaetonotus*, представитель микрогнатовой *Limnognathia*, коловратка *Adineta*.

чезают. Метамерные придатки (параподии) редуцируются у роющих представителей трохофорных животных — эхиурид и сипункулид (см. рис.17). Для них характерна перистальтическая локомоция, основанная на перекачивании жидкости внутри полости тела. Это приводит к редукции перегородок между сегментами (это явление известно и для некоторых роющих полихет), поэтому, хотя и у сипункулид, и у эхиурид во взрослом состоянии есть целом, он не разделен на сегменты.

Отдельного внимания заслуживает происхождение мельчайших трохофорных животных — архианнелид, коловраток, гастротрих, микрогнатовой и др. (рис.18). Размеры этих животных во взрослом состоянии составляют десятки доли миллиметра. По особенностям строения эти организмы близки к личинкам других трохофорных животных: у них отсутствует целом, сохраняются личиночные выделительные органы — протонефридии, а движение осуществляется за счет ресничных колец или шнуров. По-видимому, они произошли от личинок каких-то вымерших крупных трохофорных животных, т.е. в результате педоморфоза.

Педоморфоз сыграл важную роль в происхождении турбеллярий (рис.19). Большинство из них — мелкие организмы размером менее 1 мм, поэтому вполне логично предположить, что они стали педоморфными потомками личиночных особей каких-то вымерших крупных трохофорных животных. Детальные исследования показали, что многие признаки турбеллярий, которые ранее рассматривались как примитивные, на самом деле оказались весьма специализированными. Так, ресничный эпителий турбеллярий, как выяснилось, не обладает способностью к воспроизводству — его клетки не могут делиться. Возобновление эпителия турбеллярий происходит за счет миграции особых недифференцированных клеток из соединительной ткани. Паренхима турбеллярий, как оказалось, тоже состоит из специализированных клеток и не может считаться примитивной соединительной тканью. Экскреторные органы турбеллярий (протонефридии) обычно рассматриваются как самый примитивный тип выделительной системы. Протонефридии свойственны личинкам целомических трохофорных животных, и в развитии они предшествуют более совершенным выделительным орга-

нам — метанефридиям. Однако у личинок аннелид и моллюсков протонефридии состоят из простых жгутиковых клеток, тогда как у турбеллярий — это очень специализированные многожгутиковые (так называемые «пламенные») клетки. Все это говорит о том, что строение органов и тканей турбеллярий вовсе не примитивно.

В пользу педоморфного происхождения турбеллярий говорит и наличие внутренней оплодотворения и сложной половой системы. Дело в том, что мелкие организмы не могут производить большое число яиц, поэтому вынуждены переходить к внутреннему оплодотворению, а отсюда — и сложная половая система. Кстати, внутреннее оплодотворение свойственно и представителям всех других групп, о которых уже говорилось как о педоморфных.

Мелкие размеры, достигнутые путем педоморфоза, однако, вовсе не «эволюционное проклятие». Педоморфные организмы вторично могут достичь крупных размеров. Уже упоминались паразитические нематоды (такие, например, как аскарида), которые вторично стали крупными организмами. Коловратки (мельчайшие педоморфные многоклеточные), по современным данным, были предками крупных паразитических организмов — скребней (*Ascanthocephala*). И хотя большинство турбеллярий — мелкие формы, в некоторых группах (среди *Polyclada* и *Triclada*) есть крупные формы, достигающие размеров в несколько сантиметров или даже десятков сантиметров. Нескольких метров могут достигать и паразитические плоские черви — цестоды. Разумеется, внутреннее оплодотворение и соответствующие модификации в строении половой системы и развитии у всех таких крупных форм сохраняются (эволюция все же необратима).

Есть еще одна черта организации ресничных червей, кото-

рая требует объяснений, — тот факт, что кишечник турбеллярий не имеет анального отверстия. Все турбеллярии хищники. Они питаются крупной добычей, причем у мелких форм (а таких среди турбеллярий большинство) она сравнима по размерам с самим хищником. Редукция ануса у турбеллярий как раз и была обусловлена тем, что эти исходно мелкие организмы питались очень крупной добычей, которую заглатывали целиком. У мелких турбеллярий жертва занимает весь объем кишечника, медленно переваривается и фагоцитируется клетками кишечника, а непереваренные остатки выбрасываются обратно через рот. При таком типе питания оказалось невозможным использовать разделение кишечника на зоны с различным типом пищеварения, что свойственно организмам со сквозным кишечником. Таким образом, отсутствие ануса — это вторичная черта организации плоских червей.

И все же, можно ли считать турбеллярий и других плоских червей потомками целомических организмов, или же их паренхиматозная организация первична? Есть ли какие-либо доказательства в пользу того, что у далеких предков турбеллярий существовал целом? На этот вопрос можно ответить вполне утвердительно. В эмбриональном развитии морских турбеллярий-поликлад формируются два мезодермальных телобласта, но в дальнейшем их потомки входят в состав соединительной ткани. Эти мезобласты образуются из бластомера «4d», как у всех трохофорных животных, только целома не дают. Случайно ли это? Мезобласты в развитии турбеллярий — это последние рудименты целома, свидетельствующие, что плоские черви — потомки целомических предков.

* * *

Из истории научных революций известно, что новые тео-

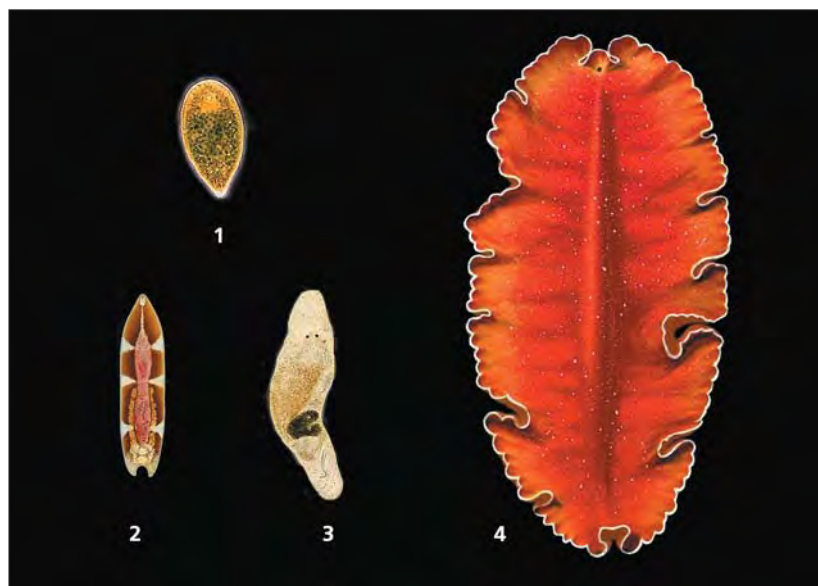


Рис.19. Представители свободноживущих плоских червей — турбеллярий. 1, 2 — бескишечные турбеллярии (1 — *Convoluta*, 2 — *Amphiscolops*), 3 — прямокишечная турбеллярия *Macrostomum*, 4 — ветвистокишечная турбеллярия *Yungia*.

рии, если они истинны, не отвергают старые концепции полностью. Не может быть перечеркнуто то, что в течение многих десятилетий успешно служило науке и практике. Более того, один из признаков истинности новой теории — ее способность включать положения старой.

Новая система билатерально-симметричных животных впитала в себя основные положения классической концепции. Сохраняется представление о двух основных филогенетических ветвях билатерально-симметричных животных — первичноротых и вторичноротых. Находят подтверждение классические взгляды о филогенетическом единстве вторичноротых животных, естественности объединения щупальцевых, глубоко родстве всех спиральных. Новые представления избавляют зоологию от ряда противоречий, которые не удавалось разрешить в рамках старой системы.

Новая система значительно обогащает наши представления о направлениях эволюции жи-

вотных. Вместо наивного понимания эволюции животного царства только в сторону все большего усложнения организации, которое в явной или неявной форме содержалось в классической системе, новая система предлагает большее разнообразие путей исторического развития животного царства. Крупные большие группы животных возникали и в результате усложнения их строения, и в результате упрощения организации, и педоморфоза, который оказался одним из магистральных путей эволюции.

И в то же время преобразования системы животного царства не закончены. Есть целый ряд проблем, которые новая система не только не решила, а, пожалуй, даже обострила. Раннее расхождение первичноротых и вторичноротых как будто подтверждается данными молекулярной филогении, но ни судьба первичного рта (закрепленная в названии этих групп), ни другие морфологические и эмбриологические признаки не позволяют надежно разделить эти группы. Отнесение щу-

ЗООЛОГИЯ

пальцевых животных к первичноротым только ухудшило ситуацию — теперь оказалось, что оба основных ствола билатерий (первичноротые и вторичноротые) могут иметь радиальное дробление и энтероцельный способ закладки целома. Молекулярная филогенетика «сдвинула» морских стрелок (щетинкочелюстных) со старого места среди вторичноротых и пока не нашла для них нового места. Нуждается в морфологическом и эмбриологическом обосновании отнесение к вторичноротым турбелляриеобразных жи-

вотных — ксенотурбеллид, на чем настаивают молекулярные филогенетики. Не находят достаточных морфологических доказательств и выделение молекулярными биологами бескишечных турбеллярий (Acoela) в качестве базальной группы билатерий.

Список таких проблем можно продолжить, но не стоит забывать, что молекулярная филогенетика — молодая область биологии. Тем не менее, с ее помощью уже научились сравнивать небольшие группы генов и строить на основе этого фило-

генетические деревья. Конечно, пока неясно, какие преобразования происходят в целом геноме при прогрессивной морфологической эволюции и как он меняется при регрессивной эволюции, что происходит с геномом у пedomорфных групп животных. Думаю, не долго ждать того времени, когда будут созданы эффективные методы сравнительного анализа целых геномов. Может быть, они позволят решить некоторые из упомянутых проблем? Или поставят новые? Вероятно, будет и то, и другое. ■

Литература

1. *Huxley L.H.* The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. N.Y., 1940.
2. *Иванов А.В.* // Зоол. журн. 1976. Т.55. С.1125—1137.
3. *Догель В.А.* Зоология беспозвоночных. М., 1981.
4. *Giribet G., Carranza S., Baguna J. et al.* // Mol. Biol. Evol. 1996. V.13. P.76—84.
5. *Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S. et al.* // Nature. 1997. V.387. P.489—493.
6. *Rosa R.de, Grenier J.K., Andreeva T. et al.* // Nature. 1999. V.399. P.772—776.
7. *Giribet G., Edgecombe G.D., Wheeler W.C.* // Nature. 2001. V. 413. P.157—161.
8. *Haase A., Stern M., Wachtler K., Bicker G.* // Dev. Genes Evol. 2001. V.211. P.428—433.
9. *Halanych K.M.* // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2004. V.35. P.229—256.
10. *Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M.A. et al.* // Science. 1995. V.267. P.1641—1643.
11. *Passamanek Y.J., Halanych K.M.* // Evol. Dev. 2004. V.6. P.275—281.
12. *Passamanek Y., Halanych K.M.* // Mol. Phyl. Evol. 2006. V.40. P.2—28.
13. *Peterson K.J., Eernisse D.J.* // Evol. Dev. 2001. V.3. P.170—205.
14. *Winchell C.J., Sullivan J., Cameron C.B. et al.* // Mol. Biol. Evol. 2002. V.19. P.762—776.
15. *Dzik J., Ivantsov A.Y.* // Historical Biol. 1999. V.13. P.255—268.
16. *Dzik J., Ivantsov A.Y.* // Neues Jb. Geol. Palaont. (Monatshefte). 2002. H.7. S.385—396.
17. *Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е.* // Доклады РАН. 2002. Т.385. С.328—386.
18. *Fedonkin M.A.* // Ital. J. Zool. 1998. V.68. P.11—17.
19. *Сорохтин О.Г.* Эволюция и прогноз изменений глобального климата Земли. М.; Ижевск, 2006.
20. *Пономаренко А.Г.* Ранние этапы эволюции членистоногих // Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеоэнтомологию. М., 2008. С.254—278.
21. *Nielsen C.* // Acta Zool. (Stokholm). 1991. V.72. P.7—28.