

УДК 591

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И КЛАД ECDYSOZOA

© 2013 г. О. М. Иванова-Казас

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра эмбриологии
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб. д. 7/9

E-mail: i-kazas@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.08.12 г.
Окончательный вариант получен 05.02.13 г.

Проблема происхождения типа Членистоногих уже давно считалась решенной на основе данных эволюционной морфологии. Но молекулярно-биологические исследования последних лет выдвинули новое решение, противоречащее предыдущему. Таким образом, возникла необходимость пересмотра аргументации обеих сторон и поиска путей к достижению консенсуса. Это и составляет содержание настоящей статьи.

Ключевые слова: Arthropoda, Annelida, молекулярная биология, эволюционная морфология, переход от ресничного движения к мышечному.

DOI: 10.7868/S0475145013050042

Тип Arthropoda — один из самых крупных и процветающих таксонов животного царства, и его происхождение представляет собой важную проблему современной филогенетики. До недавнего времени считалось бесспорным, что Членистоногие произошли от Кольчатых червей, близких к современным Полихетам (В.Н. Беклемишев, 1964; А.В. Иванов, 1975). А Д.М. Федотов (1966) полагает, что различные подтипы Членистоногих произошли независимо от разных групп Кольчатых червей, в результате параллельной эволюции. Особенно убедительно развивает эту точку зрения Д.Т. Андерсон (Anderson, 1973), в монографии которого содержится детальный анализ индивидуального развития Аннелид и Членистоногих.

Но это, конечно, не означает, что Членистоногие произошли от каких-то конкретных современных групп Полихет. Поэтому особый интерес представляют результаты палеонтологических исследований. По данным А.Г. Пономаренко (2009), одним из компонентов так называемого “кембрийского взрыва”, происшедшего 510 млн. лет тому назад, была “артроподизация” — массовое появление животных, сходных с Членистоногими (нечто подобное отмечено и в эволюции других групп животных). Эти Членистоногие были очень разнообразными, но позднее большинство их вымерло. Однако “К концу кембрия среди членистоногих можно выделить формы, несомненно связанные с ракообразными и хелицеровыми” (с. 55).

* * *

Однако в настоящее время достигло высокого развития новое научное направление — молекулярная биология. Основным результатом работы в этом направлении является признание того, что в зиготе в зашифрованном виде уже содержится наследственная программа индивидуального развития и его конечный результат. Эта программа осуществляется путем региональных и стадийных различий в экспрессии разных генов и взаимодействий между ними. В основе эволюции лежат наследственные изменения в этой программе и в ее реализации (Рэфф, Кофмен, 1986; Гилберт, Опиц, Рэф, 1997; Дондуа, 2005). В этой области уже достигнуто много интересных и важных результатов.

Но признание того, что формирование в онтогенезе морфологических признаков зависит от процессов, протекающих на молекулярном уровне, не означает, что эти признаки утратили значение очевидных свидетельств прошедшей эволюции. Тем не менее, окрыленные своими успехами современные молекулярные генетики стали пренебрежительно относиться к эволюционной морфологии, которую считают пройденным этапом науки. Опираясь в своих рассуждениях названиями разных генов, они часто не считают нужным сообщать, какие конкретные морфологические признаки от этих генов зависят. А это, в свою очередь, приводит к тому, что данные молекулярной генетики утрачивают интерес для морфологов.

Вследствие этого возникли значительные противоречия при решении некоторых филогенетических вопросов. Особенно важной (настоящим конфликтом) является различная трактовка проблемы происхождения Членистоногих. Рассмотрению аргументации обеих сторон и посвящена настоящая статья.

* * *

Начну с того, что такие компетентные специалисты в области молекулярной генетики, как Рэфф и Кофмен (1986), разделяли традиционные представления о происхождении и эволюции Членистоногих. В их книге есть даже специальная глава “Филогения Членистоногих или как гомеология повторяет филогению”. Основная идея этих авторов состоит в том, что эволюционный путь от Кольчатых червей к Двукрылым Насекомым сопровождался серией гомеозисных мутаций, изменяющих структуру различных сегментов тела.

Но позднее Агвинальдо с соавторами (Aguinaldo et al., 1997) обнаружили, что многие животные, которым свойственны линьки, имеют сходную последовательность гена *18S rDNA*, и на этом основании создали новый клад, дав ему название Ecdysozoa (от слова ecdysis — линька). К этой группе причислены Членистоногие, Нематоды, Онихофоры, Киноринхи и Приапулиды, а Аннелиды, Моллюски и остальные Первичноротые в нее не включены. Таким образом, Arthropoda оказались оторванными от Кольчатых червей. А между тем линька, с эволюционной точки зрения, — это только один, и отнюдь не самый важный признак, из целого комплекса коррелятивно связанных признаков, возникшего в связи с переходом от ресничного движения к мышечному. Поэтому существование линек нельзя противопоставить сходству морфологических признаков, характеризующих планы строения Кольчатых червей и Членистоногих. Кроме того, линька, зависящая от 20-hydroxyecdysone, обнаружена также у Медицинской пиявки (Sauber et al., 1983; цитирую по Nielsen, 2003). При этом молекулярные биологи явно недооценивают возможность того, что линька и соответствующие гены могли возникнуть конвергентно (независимо) в разных группах животных, обладающих жесткими кожными покровами.

В связи с этим замечу, что глаза Насекомых и Позвоночных — органы бесспорно аналогичные (возникшие независимо в этих двух филогенетически далеких типах) — развиваются в результате экспрессии одинаковых генов *Pax-b*. Естественно предположить, что перед нами пример конвергенции на молекулярно-биологическом уровне.

Правда, авторы предполагают, что этот ген уже существовал и имел отношение фоторецепции у примитивных Metazoa (Гилберт и др., 1997), но пока это только предположение. В этой статье были приведены и другие примеры, показывающие, что существование одинаковых генов, выполняющих сходные морфогенетические функции, не может служить доказательством близкого родства сравниваемых групп. Возможно, некоторые гены возникают или начинают экспрессироваться тогда, когда это становится необходимым для благополучного прохождения через фильтр естественного отбора.

* * *

Затем существование группы Ecdysozoa было подкреплено во многих статьях (De Rosa P., Grenier J.R., Anderson T.H., 1999; Halanych K.M., 2004; Philippe H., Lartillon N., Nrinkmann H., 2005; Dunn C.W., Hejnol A., Mathus O., et al., 2008, и др.). Из этих публикаций более интересна статья Халанича (Halanych, 2004), в которой вся филогения животных рассматривается с позиций молекулярной генетики. При этом были использованы сведения, касающиеся более широкого круга молекулярных признаков. Тем не менее, в ней отсутствуют молекулярно-генетические характеристики даже самых крупных таксонов, не говоря уже о морфогенетическом значении генов, положенных в основу новых филогенетических представлений. А между тем, не исключено, что большинство молекулярно-генетических признаков, на которых основано отделение Членистоногих от Кольчатых червей, прямо или косвенно связано только с линьками и отсутствием ресничных структур. Однако автору вникать в такие мелочи показалось излишним, и он часто ограничивается констатацией того, совпадают ли в каждом конкретном случае новые филогенетические представления со старыми. На рис. 1 изображена часть приведенной у Халанича кладограммы; в ней повторяется только то, что и в статьях других молекулярных генетиков. В связи с проблемой происхождения Членистоногих он пишет, что сегментация могла возникнуть у Кольчатых червей и Членистоногих независимо и не является для филогении более важным признаком, чем линька. По мнению этого автора, для реконструкции филогении сведения о связанных с индивидуальным развитием генах, важнее, чем само индивидуальное развитие и морфологическая характеристика разных таксонов.

Но с этим согласиться уже нельзя. В основе органической эволюции лежат адаптации к различному образу жизни и борьба за существование, которые контролируются естественным отбором и

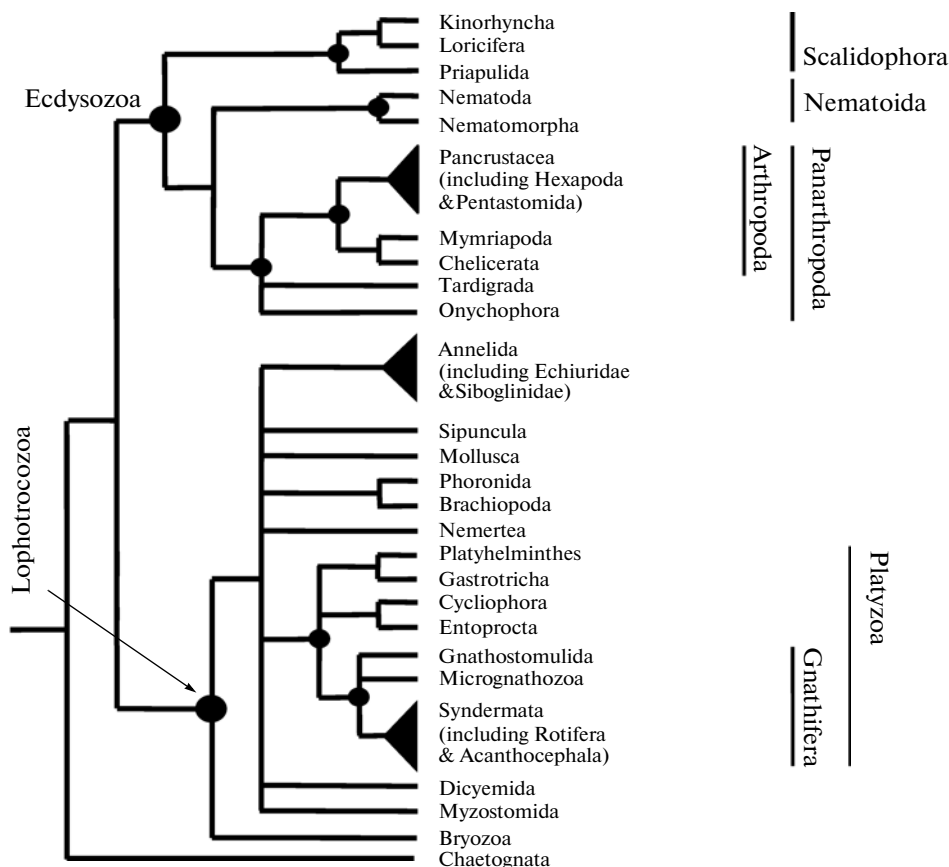


Рис. 1. Часть кладограммы, относящаяся к Protostomia (из: Hanalych, 2004).

находят свое отражение в морфологии. Поэтому морфология более полно характеризует эволюционные преобразования, и решать проблемы филогении без учета морфологических данных нельзя.

Тем не менее, экдизозойная концепция приобрела широкое признание, как последнее слово науки; она не только цитируется в специальных статьях и сводках, но вошла и в учебные руководства. А молекулярные биологи даже не пытаются согласовать свои представления с таковыми морфологов, они морфологию просто игнорируют. А такой односторонний подход к изучению явления природы считать строго научным нельзя, так как в Природе все взаимосвязано.

* * *

Приступая к обсуждению проблемы происхождения Членистоногих с морфологической точки зрения, следует напомнить, что все стадии индивидуального развития (от зиготы до взрослого животного) взаимосвязаны, и эволюция совершается путем изменения всего жизненного цикла (Беклемишев, 1964; Шмальгаузен, 1969). И при решении филогенетических вопросов нельзя базироваться только на произвольно выбранных

стадиях или показателях, а нужно учитывать весь комплекс анатомических и онтогенетических признаков (включая, конечно, и данные молекулярной биологии).

Попробуем начать рассмотрение “устаревшей” точки зрения морфологов с хотя бы поверхностного сравнения организации и индивидуального развития Нематод, Полихет и Членистоногих. Эти сведения удобнее всего представить в форме таблицы 1. Из этой таблицы видно, что общими признаками для Нематод и Членистоногих являются только отсутствие ресничной личинки и существование линек, которые, как будет показано ниже коррелятивно связаны друг с другом.

По большинству других признаков Полихеты и Членистоногие очень близки, а происхождение существующих между ними различий легко может быть понято и убедительно объяснено.

Конечно, было бы очень интересно, если бы такая же таблица была составлена и для генов, по которым сходны или различаются сравниваемые типы животных, причем в нее были бы включены не только те гены, которые имеют отношения к ресничкам и линьке. Но такой таблицы, к сожалению, нет.

Сходства и различия организации и развития Nematoda, Polychaeta и Arthropoda

	Nematoda	Polychaeta	Arthropoda
Метамерия	Отсутствует	Есть	Есть
Конечности	Нет	Параподии	Сложные, расчлененные
Мускулатура	Кожно-мышечный мешок	Кожно-мышечный мешок и отдельные мышечные пучки	Сложная система мышечных пучков
Целом	Отсутствует	Есть	Миксоцель, но сохранились следы целома
Нервная система	Головного ганглия нет. Есть окологлоточное кольцо и непарный брюшной ствол	Надглоточный ганглий и брюшная нервная цепочка, состоящая из 2-х стволов, соединенных поперечными комиссурами	Надглоточный ганглий и брюшная нервная цепочка, состоящая из 2-х стволов, соединенных поперечными комиссурами
Дробление яйца	Полное, билатеральное	Полное, спиральное	Неполное, со следами спирального
Гастрюляция и органогенез	У всех разные		
Личинка	Нет (утрачена?)	Трохофора и метатрохофора	Личинка, соответствующая метатрохофоре
Линька	Есть	Нет	Есть

* * *

Возникновение новых типов животных бывает, разумеется, связано не только с изменением морфофизиологической организации, но и с глубокими изменениями в работе генетического аппарата, о которой мы пока мало знаем. И это совершается не путем одновременного появления всего комплекса новых морфологических признаков. Сначала появляются 1–2 новых, и на первый взгляд незначительных признаков, а затем в результате морфофизиологических корреляций происходят новые изменения организации. Так протекало и формирование типа Членистоногих. Все началось с усиления мускулатуры и с утраты трохофоры. Дело в том, что одним из важнейших шагов прогрессивной эволюции животных был переход от плавания и ползания с помощью ресничек к более эффективному способу передвижения с помощью сокращения мышц, делающих возможным изгибание всего тела и его придатков. Такой переход фактически происходит и в индивидуальном развитии Полихет во время метаморфоза, когда расселительная ресничная личинка (трохофора) превращается в метатрохофору, а затем и в червя. А после того, как в эволюции взрослых животных мышечная система достигла более высокого уровня, стадия трохофоры стала ненужной и была исключена из развития.

Дальнейшее усложнение мышечной системы вызвало коррелятивные изменения, затрагивающие всю организацию животных, вследствие чего и возник новый тип животных — Arthropoda. А главное эволюционное значение утраты ресничной личинки, для существования которой нужна вода, состояло в том, что она сделала возможным переход к наземному образу жизни, что повлекло за собой еще более значительные изменения в организации наземных Членистоногих.

С зачаточными конечностями (параподиями) Полихет уже связаны специальные мышечные пучки. У Членистоногих параподии превратились в расчлененные конечности, что способствовало дальнейшему усложнению мускулатуры. На смену кожно-мускульному мешку пришла сложная система мышц, пересекающих полость тела в разных направлениях. А для прикрепления этих мышц потребовались достаточно прочные точки в разных местах гиподермы. Поэтому последняя стала выделять более жесткую кутикулу, обычно содержащую хитин, а иногда и углекислый кальций. А чтобы сделать возможными увеличение размеров и изменения формы тела в процессе постэмбрионального развития, пришлось эту кутикулу периодически сбрасывать. Так возникли линьки, которым Агвинальдо с соавторами придают такое большое значение.

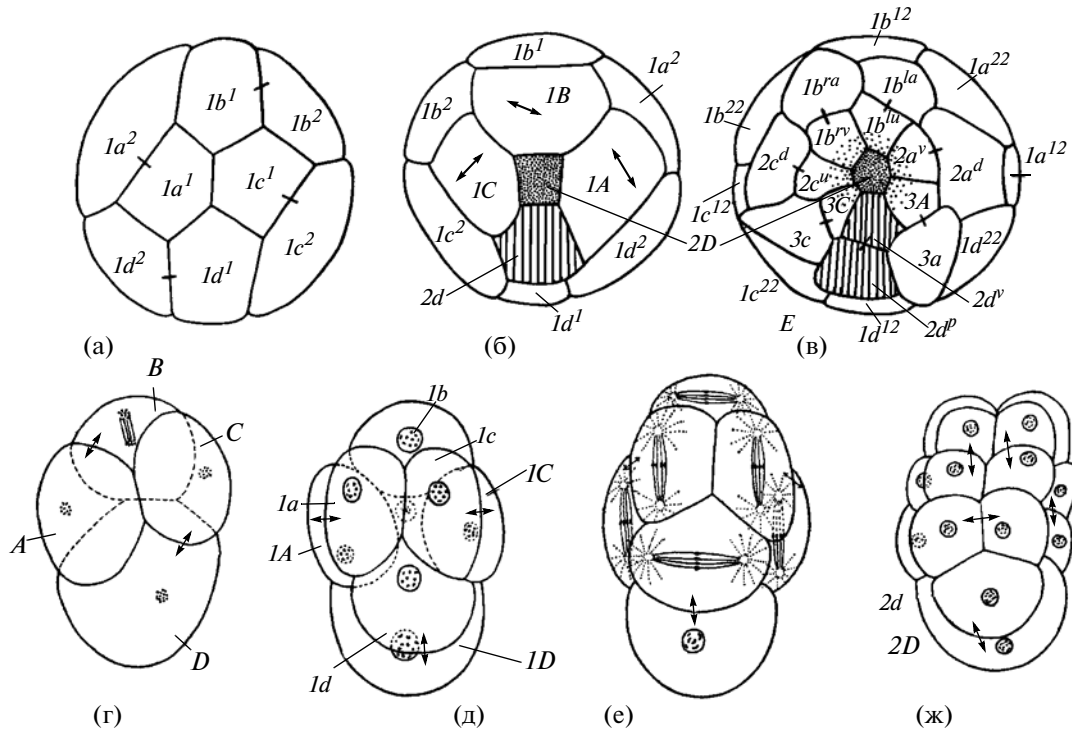


Рис. 2. Дробление яиц Ракообразных. *Holopedium*: (а) и (б) – стадии 16 бластомеров, вид с анимального и вегетативного полюса; (в) – стадия 31 бластомера с вегетативного полюса. Обозначения бластомеров отличаются от общепринятых. Макромер 2D стал половым зачатком, микромеры 2d^v и 2d^p – представляют собой зачаток энтодермы, мезодерма происходит от шести клеток, примыкающих к половому зачатку спереди; *Lepas*: (г) и (д) – стадии 4 и 8 бластомеров, (е) – 4-е деление дробления, (ж) – стадия 16 бластомеров. (Из: Anderson, 1973, и Bigelow, 1902.)

Короче говоря, кутикула превратилась у Членистоногих в наружный скелет, а у Полихет роль внутреннего гидроскелета играет сегментированный целом, способствующий сохранению узкой и длинной формы тела этих червей (у Эхиурид и Сипункулид, тело которых имеет короткую мешкообразную форму, целом остается несегментированным). А после возникновения у Членистоногих прочного наружного скелета целом утратил свою опорную функцию и его стенки стали разрушаться, что привело к возникновению смешанной полости тела (миксоцеля). Тем не менее, у многих Членистоногих во время эмбрионального развития целом все-таки формируется, но позднее редуцируется. Сразу же следует отметить, что следы унаследованных от Полихет особенностей индивидуального развития лучше всего сохранились у Ракообразных. Поэтому рассмотрение онтогенеза Членистоногих мы будем начинать с них.

У большинства Ракообразных представлены различные переходы от бедных желтком изолецитальных яиц к централецитальным, а дробление представлено у них очень многими вариантами. В тех случаях, когда яйца содержат не очень много желтка, дробление остается полным. В большинстве случаев оно начинается как спиральное,

но правильность в расположении бластомеров раньше или позже исчезает. Спиральное дробление Полихет характеризуется также ранней детерминацией бластомеров, выработавшейся в результате установки развития на трохофору (о которой писал П.П. Иванов, 1937); у Олигохет и Пиявок стадия трохофоры исчезла, поэтому перспективное значение многих бластомеров изменилось. Еще более значительные изменения в этом отношении произошли у Ракообразных, у которых выработалась установка на новую личиночную стадию – на науплиуса.

Это ясно видно при рассмотрении дробящихся яиц *Holopedium* (отряд Cladocera) с вегетативного полюса (рис. 2а–2в). У этого рака макромер 2D, от которого у Полихет происходит почти вся дорсальная эктодерма и целомическая мезодерма, превратился в половой зачаток, а мезодерма образуется за счет микромеров квадрантов А, В и С. Не слишком перегруженные желтком яйца *Lepas* (отряд Cirripedia) относятся к телолецитальному типу и имеют хорошо выраженную анимально-вегетативную полярность, а в расположении бластомеров при дроблении уже проявляется билатеральная симметрия (рис. 2д–2ж). В то же время дробление яиц у *Holopedium* и *Lepas* так сильно

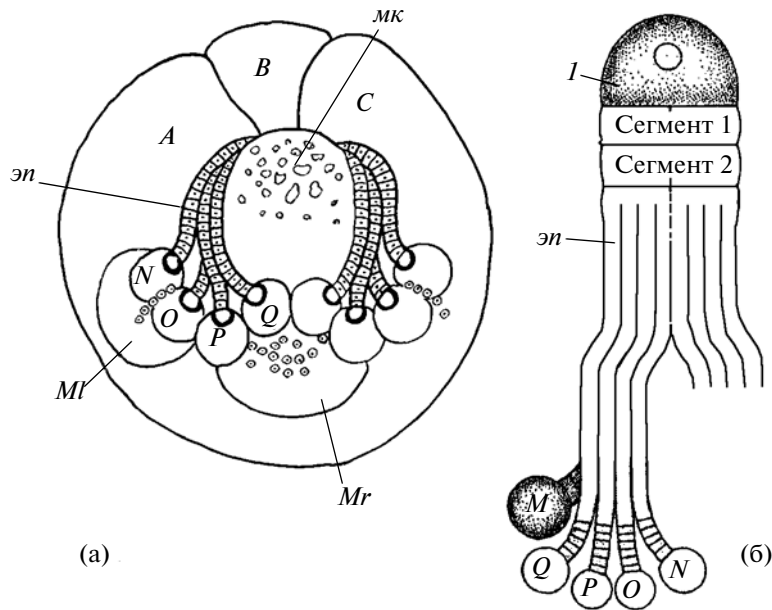


Рис. 3. Зародышевые полосы Пиявок: (а) — *Theromyzon rude* (вид с животного полюса); (б) — *Helobdella triseriata* (схема). *A, B, C* — макромеры, *Ml* и *Mr* — левый и правый мезодермальные телобласты, *N, O, P, Q* — эктодермальные телобласты, *I* — предротовая лопасть, *mk* — микромеры, *эн* — эктодермальные полосы (а мезодермальные полосы лежат под ними). (Из: Fernandes, Stent, 1980; Дондуа, 2005.)

различается, словно оно, утратив свои старые навыки, ищет новых путей. Альтернативная точка зрения состоит в том, что Ракообразные произошли от каких-то Аннелид, дробление яиц которых относилось к довольно примитивной форме спирального типа, еще не имеющей такой строгой установки на трохофору.

Характерным признаком развития Кольчатых червей является также телобластический способ образования целомической мезодермы. Две клетки, происходящие от бластомера *4d*, становятся мезодермальными телобластами — от них отделяются направленные вперед ряды клеток — мезодермальные полосы (сам термин “телобласт” означает — концевая клетка). Затем эти полосы сегментируются и в них схизоцельным способом образуются целомические полости. У других Трохочоа (Эхиурид, Сипункулид и Моллюсков) целомическая мезодерма тоже образуется за счет двух клеток, происходящих от *4d*, но настоящими телобластами эти клетки не становятся. Заслуживает упоминания и тот факт, что у Олигохет и Пиявок (которые уже утратили трохофорную личинку) телобластическим способом развивается не только мезодерма, но и большая часть эктодермы. У них от бластомера *2d* происходят 3 или 4 пары эктодермальных телобластов, которые продуцируют две растущие вперед эктодермальные полосы (рис. 3). Все это интересно в связи с тем, что телобласты встречаются также и у некоторых Ракообразных.

А у Высших Раков яйца очень богаты желтком и прорывают неполное дробление, в результате которого на поверхности яйца образуется слой клеток — бластодерма или бластодиск. В одном месте из скопления клеток бластодермы возникает зародышевое пятно (или полоска), в котором сосредоточены все морфогенетические процессы. Соответственно сильно изменились гастрюляция и начальные стадии органогенеза. У большинства Высших Раков бластопоральная область находится на заднем конце зародышевой полоски, где позднее образуется проктодеум. И в этой области иногда появляются мезодермальные и эктодермальные телобласты, которые продуцируют материал эктодермы и мезодермы постларвальных сегментов (рис. 4).

Хотя телобластический процесс здесь модифицирован — количество телобластов увеличилось, что объясняется тем, что и сам зародыш на стадии их образования состоит уже из очень большого количества клеток. Но телобластический способ образования эктодермы и мезодермы у Ракообразных можно объяснить только их близким родством с Аннелидами, так как телобласты нигде больше в Животном царстве не встречаются.

Как уже отмечалось, у взрослых Членистоногих целома нет, но у некоторых представителей этого типа после разделения мезодермы на сомиты в последних возникают целомические полости. Целом очень хорошо выражен во время эмбрионального развития у некоторых Ракообраз-

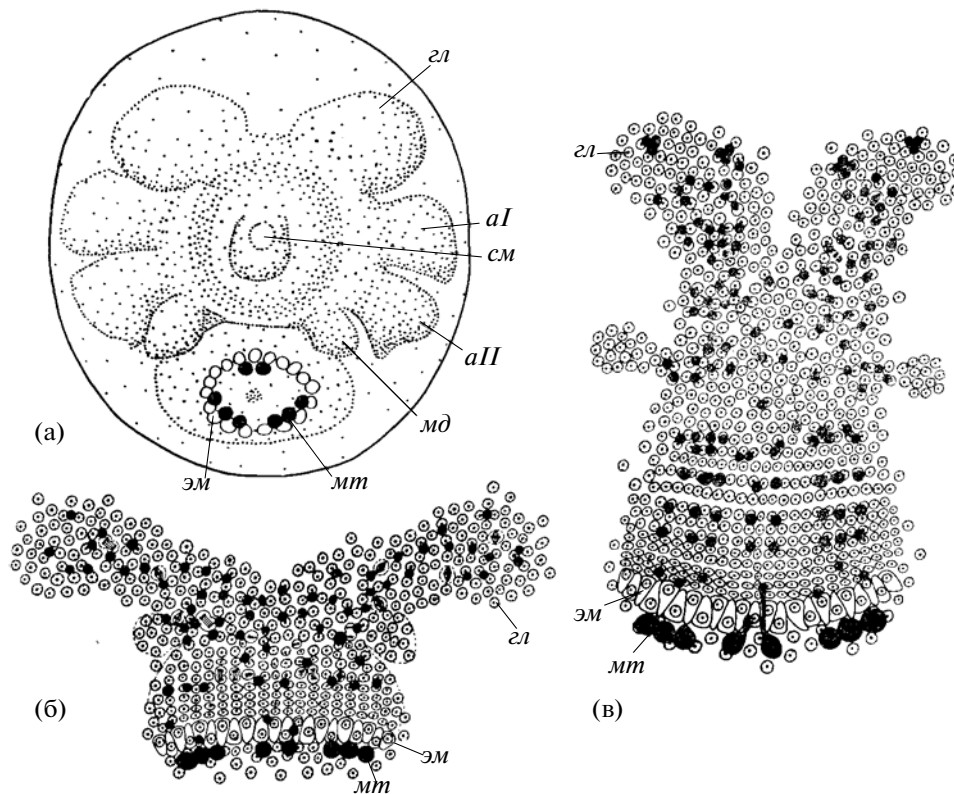


Рис. 4. Телобласты в развитии Высших Раков. (а) — зародышевая полоска *Heptacarpus*; (б) и (в) — ранняя и средняя зародышевые полосы *Asellus aquaticus*. *aI* и *aII* — зачатки двух пар антенн, *гл* — головные лопасти, *мд* — зачатки мандибул, *mt* — мезотелобласты, *см* — стомодеум, *эм* — эктотелобласты. (Из: Oishi, 1959; Weygoldt, 1960.)

ных (*Lernaea* — рис. 5а), Мечехвостов (*Limulus*), Онихофор, (*Peripatopsis* — рис. 5в), Скорпионов (рис. 5б), Пауков, Многожек (*Scolopendra*), Поденок, Прямокрылых, Тараканов, Уховерток и др. (см. Иванова-Казас, 1979, 1981). Но на более поздних стадиях эмбриогенеза стенки целомических мешков распадаются на отдельные клетки, дифференцирующиеся в разных направлениях. В развитии более высокоорганизованных Насекомых (в отрядах Нуменоптера и Diptera) целом уже не формируется или выражен неясно.

Подобно тому, как присутствие зачаточных жаберных щелей у зародышей наземных Позвоночных доказывает их происхождение от водных животных, так и временное наличие целомических полостей у Членистоногих доказывает, что у их предков был хорошо развитый целом. А предположить, что целом возник у самих Членистоногих, очень трудно, так как единственная функция, которую его зачатки, возможно, выполняют, это участие в сложившихся ранее морфогенетических корреляциях.

Кроме того, у большинства Членистоногих сохраняется унаследованная от Кольчатых червей первичная (онтогенетическая) гетерономность

сегментов. Эта гетерономность состоит в том, что сначала тело одновременно расчленяется на несколько ларвальных сегментов, а потом на заднем конце возникает зона роста, которая начинает продуцировать один за другим неопределенно большое количество постларвальных сегментов. Это хорошо выражено у низших Ракообразных: из яйцевых оболочек выходит науплиус, тело которого состоит из предротовой лопасти и трех ларвальных сегментов, несущих 3 пары конечностей: антенны *aI*, антенны *aII* и мандибулы (рис. 6а). Эта личинка по уровню своего морфологического развития соответствует стадии метатрохофоры у Полихет. Науплиус активно плавает, питается и растет, затем на его заднем конце образуется зона роста, продуцирующая новые сегменты.

На последующих стадиях развития происходят также изменения в строении сегментов, образовавшихся раньше, и конечности специализируются для выполнения различных функций. Из этого образуется целый ряд морфологически различных личиночных стадий, получивших специальные названия (рис. 6б–6г).

Иногда первые личиночные стадии бывают эмбрионизированы (протекают под покровом яйце-

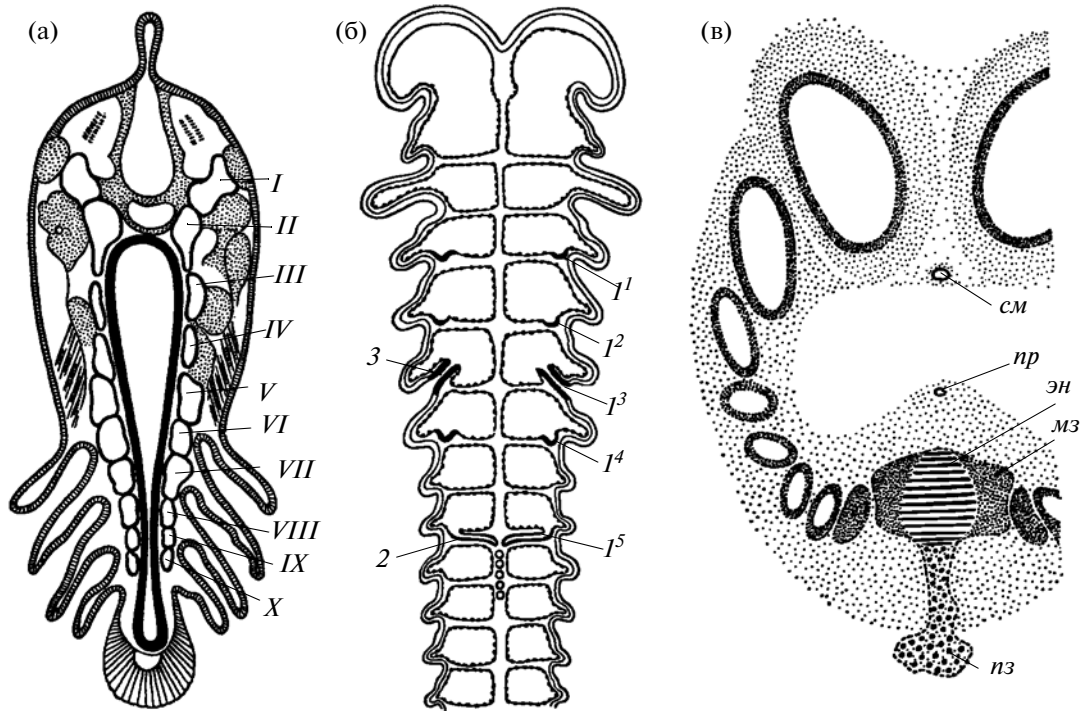


Рис. 5. Целомические полости у зародышей Членистоногих: (а) — фронтальный разрез через зародыш *Lernaea* (Copepoda); (б) — то же через зародыш Скорпиона (из: Беклемишев, 1964, т. 2); (в) — зародышевая полоска Онихифоры *Peripatopsis* на стадии 8 сомитов (из: Manton, 1949), мз — мезодерма, пз — половой зачаток, np — проктодеум, см — стомодеум, эн — энтодерма. Римскими цифрами перенумерованы целомические мешки; I^1 – I^5 — зачатки целопродуктов.

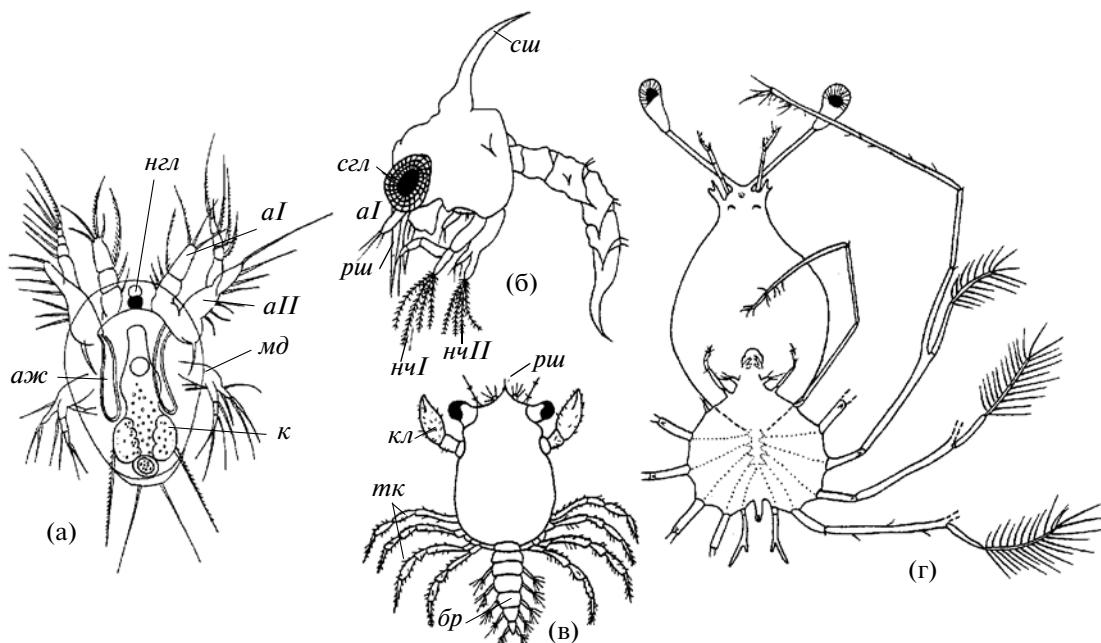


Рис. 6. Личинки Ракообразных: (а) — науплиус; (б) и (в) — зоэа и мегалопа. Краба: (г) — филосома Лангуста. аI и аII — две пары антенн, аж — антеннальные железы, к — кишечник, кл — клешня, мд — мандибула, нчI и нчII — две пары ногочелюстей, нгл — науплиальный глаз, сгл — сложный глаз, сш — спинной шип, тк — торакальные конечности. (Из разных авторов.)

вых оболочек), почему зона роста начинает функционировать еще во время эмбрионального развития. Тем не менее, онтогенетический дуализм сегментов хорошо выражен у многих Членистоногих. При этом наблюдается тенденция к увеличению числа сегментов, формирующихся по ларвальному типу. У Дрозофилы и некоторых других высших Насекомых все сегменты развиваются как ларвальные. К слову сказать, у Дрозофилы отсутствуют и эмбриональные оболочки (амнион и сероза), формирующиеся при развитии других Насекомых, так что она отнюдь не является типичным представителем типа Членистоногих.

* * *

Как можно видеть, возникновение типа Членистоногих было связано с кардинальными изменениями в программе их индивидуального развития. Такая перестройка онтогенеза, разумеется, не могла произойти внезапно и совершалась постепенно под контролем естественного отбора. При этом у разных представителей типа Членистоногих она зашла не одинаково далеко и в разной степени затронула разные морфогенетические процессы. Об этом свидетельствует разнообразие индивидуального развития у Ракообразных, которое производит такое впечатление, словно Природа ищет его наиболее рациональный вариант. Интересно было бы выяснить, с какими молекулярно-генетическими вариациями связаны эти поиски...

* * *

На первый взгляд может показаться, что именно утрата ресничной личинки и ресничек вообще (вызванные какой-то мутацией) были причиной возникновения типа Членистоногих. Но естественный отбор не сохраняет те мутации, которые уничтожают что-то полезное и нужное, поэтому у большинства Полихет трохофора сохранилась, и только те, которые уже могут обходиться без нее, стали эволюционировать в новом направлении. К слову сказать, ресничные личинки, выполняющие функцию расселения, присущи почти всем низшим Metazoa (Губкам, Книдариям, Немертинам и даже некоторым паразитическим Плоским червям — это мирацидии и корацидии, которые служат также и для заражения новых хозяев). По всей вероятности, Нематоды и Приапулиды тоже имели в эволюционном прошлом личинок типа планулы или паренхимулы, которые исчезли после того, как они научились ползать с помощью мышц. Личинки трохофорного типа исчезли у Олигохет и Пиявок, а также у многих Брюхоногих моллюсков.

Утрата ресничной личинки, сделавшая возможным освоение суши, сама она по себе еще не обеспечивает дальнейший эволюционный прогресс. Нематоды и Приапулиды так и остались низко организованными животными. Даже Олигохеты и Пиявки, тоже не имеющие трохофоры, остаются Кольчатым червями. Только среди Полихет нашлись такие, которые дали начало новому типу животных. По-видимому, это объясняется тем, что в их морфологической (и генетической) организации уже намечались признаки эволюции в этом направлении. К числу таких признаков можно отнести наличие у Полихет зачаточных конечностей — двуветвистых параподий, с которыми уже связаны специальные мышечные пучки. Двуветвистое строение конечностей хорошо выражено также у Ракообразных.

При обсуждении проблем эволюции онтогенеза еще, в середине прошлого столетия возникло представление, что некоторые стадии имеют особенно важное значение. По мнению Зайделя (Seidel, 1960), это стадии, на которых уже различаются все основные признаки окончательного плана строения: для Губок, Книдарий и Гребневикулов — это гастрюла, для Насекомых — зародышевая полоска и т.д. Эта идея была поддержана Зандером (Sander, 1983), который назвал эту стадию филотипической, так как через нее проходят все представители каждого типа (или нескольких близкородственных типов). На первый взгляд кажется, что филотипической стадией у Полихет, Эхиурид, Сипункулид и Моллюсков является трохофора, из-за чего их и объединяют под названием Трохофорных. Существование у них этой личинки действительно указывает на их родство, но сама трохофора — это преходящая стадия, от которой не зависит дефинитивное строение названных животных. О ней уже достаточно сказано выше, и повторяться уже не стоит.

Затем к этой проблеме обратились и специалисты из области молекулярной генетики (Slack, et al., 1993). Обсуждаемую стадию они характеризуют тем, что зачатки всех главных частей тела уже находятся на своих окончательных местах, соответственно определенным пространственным планам экспрессии генов. Они называют эту стадию зоотипом, (имея в виду ее генетическую характеристику). Гены зоотипа на ранних стадиях не активны, пик их экспрессии приходится на определенную стадию. Эта стадия очень консервативна, наличие у двух групп сходных зоотипов свидетельствует об их происхождении от общего предка. Иначе говоря, филотип — это основная генетически устойчивая характеристика различных групп животных.

Слэк с соавторами приводят также названия филотипических стадий для некоторых групп животных: у Позвоночных это стадия хвостовой почки, у Насекомых — стадия полностью сегментированной зародышевой полоски, у Clitellata — стадия, наступающая сразу после смыкания правых и левых зародышевых полосок, а у Нематод эта стадия приходится на завершение периода детерминированного дробления. О Полихетах эти авторы ничего не сообщают, а по моему мнению, их филотипической стадией следует считать метатрохофору.

По этому поводу следует отметить следующее. Объединения парных зародышевых полосок у Олигохет и Пиявок соответствует смыканию боковых краев шелевидного бластопора у Полихет, после чего начинается сегментация и наступает стадия, соответствующая метатрохофоре Полихет и ранней зародышевой полоске Членистоногих. Таким образом, зоотип Членистоногих мало отличается от такового Кольчатых червей. А между тем сторонники “эkdизозойной теории” придают большое значение тому, что у Членистоногих и Нематод есть какой-то один общий признак, и не замечают того, что между зоотипами этих животных нет ничего общего.

* * *

Попробуем теперь взглянуть на рассматриваемый вопрос с другой точки зрения. Могли ли Членистоногие произойти от низших Ecdysozoa? Первое, что бросается в глаза — это разрыв в высоте организации и в типе индивидуального развития Членистоногих с одной стороны и таких животных, как Нематоды и Приапулиды, с другой. Но может быть, Членистоногие, начав со стадии, близкой по высоте организации к Нематодам, проделали эволюцию, сходную с таковой Кольчатых червей? Может быть, у них тоже выработалось детерминированное дробление спирального типа и телобластический способ образования мезодермы; возникли целом и метамерия, что они догнали и даже перегнали Полихет, и при этом нет никаких следов, никаких промежуточных форм не сохранилось? Может быть, но мало вероятно. Так же мало вероятно и происхождение низших Эkdизозоев от Членистоногих. Поэтому объединения Нематод и Членистоногих в кладе Ecdysozoa, вопреки различиям в их фило- и зоотипах, противоречит элементарной логике.

А говоря о “переходных” формах следует вспомнить о самом примитивных из ныне живущих Членистоногих — об Онихофорах, в организации которых сохранилось еще много черт, сближающих их с Кольчатыми червями. Как отмечает Федотов (1966), внешне они похожи на Многоно-

жек, голова у них слабо отграничена от гомономно сегментированного туловища и несет только одну пару усиков; конечности просто устроены; органы выделения сходны с целомодуктами, а в средней кишке еще сохраняется ресничный эпителий. По мнению Андерсона (Anderson, 1973), тщательно изучившего развитие Аннелид и Членистоногих, по этому признаку Онихофоры стоят ближе всего к Олигохетам и Пиявкам. Короче говоря, Онихофоры занимают положение связующего звена между Аннелидами и типичными Артроподами. Сходную стадию могли пройти в своей эволюции и другие Членистоногие.

Но чем все-таки объяснить, что у Членистоногих и Нематод оказался одинаковый признак (и соответствующий ген) — линька? Конечно, линьки сами по себе не являются особенно важным признаком, они возникли как одно из многих последствий перехода от ресничного движения к мышечному, который представляет собой закономерный шаг прогрессивной эволюции, и произошел параллельно и независимо в разных группах животных, в том числе и у Приапулид с Нематодами, но из-за простоты их организации она оказалась у них самым заметным из новоприобретенных признаков.

Между прочим, аналогичный переход произошел и в эволюции Вторичноротых, хотя его последствия были менее радикальными. Хордовые тоже утратили личинку (диплевуру), реснички которой выполняют локомоторную функцию, но сохранили в своей организации реснички, выполняющие гидрокинетическую функцию (например, обеспечивающие ток воды через жаберную полость у Ланцетника и Асцидий). А для прикрепления мышц у низших Хордовых стала служить хорда и формирующийся на ее основе позвоночник. Эти различия объясняются тем, что ко времени перехода к мышечному движению в организации (и в зоотипе) Первичноротых и Вторичноротых тоже уже существовали значительные различия.

К слову сказать, проблема происхождения типа Хордовых тоже породила немало гипотез, подчас совершенно фантастических. Хордовых выводили даже из Членистоногих, причем предполагалось, что предки Хордовых стали плавать брюшной стороной кверху и у них произошла инверсия дорсо-вентральной оси. Но такие гипотезы давно ушли в область истории. Однако недавно на основании данных молекулярной биологии некоторые авторы стали вспоминать эти забытые гипотезы добрым словом (см. Воронов, 2000). Но к счастью эта “Upside-down theory” не получила широкого признания.

* * *

Отсутствие консенсуса между филогенетическими представлениями морфологов и молекулярных биологов приводит к парадоксальному впечатлению, что морфологическая и молекулярно-биологическая эволюция животных протекают по разным законам. Для дальнейшего успешного развития биологии совершенно необходимо установить взаимопонимание и перейти к дружественному сотрудничеству представителей упомянутых выше научных направлений.

В работах Рэффа и Кофмена (1986) и Гилберта с соавторами (1997), еще не было такого расхождения этих направлений, но большинство современных молекулярных генетиков, не считают нужным прислушиваться к мнениям морфологов. А морфологи плохо разбираются в молекулярной генетике и не в состоянии достаточно компетентно оспаривать “молекулярную” аргументацию.

Новую (и, на мой взгляд, совершенно беспомощную) попытку согласовать представления морфологов и молекулярных биологов о происхождении Членистоногих совершил К. Нильсен (Nielsen, 2003), который сделал ничем не оправданное допущение, что Членистоногие и остальные Ecdysozoa (т.е. Киноринхи, Приапулиды и Нематоды) являются “сестринскими группами”, происшедшими от Кольчатых червей. Он даже включает всех этих животных в группу Articulata. Но ни один грамотный морфолог с этим не согласится. Чтобы устроить “дружеское рукопожатие” между молекулярной генетикой и морфологией, Нильсен, образно выражаясь, вывихнул у морфологии руку. Так же неудачно поддерживал Нильсен (Nielsen, 1999) и “Upside-down Theory” (см. Иванова-Казас, 2008).

* * *

Содержащиеся в настоящей статье обстоятельное изложение материалов, на которых базируется позиция эволюционной морфологии по проблеме происхождения типа Arthropoda, конечно, не устраняют существующие разногласия, а только подчеркивают их глубину. Может быть, кому-то покажется, что эта статья похожа на ворчание старухи, которая не может понять и принять новые идеи. Но это не совсем так. Я с должным уважением отношусь к молекулярной генетике и признаю, что она является последним достижением биологии (хотя и не застрахована от ошибок). Особенно важными (и справедливыми) я считаю два тезиса: 1) в оплодотворенном яйце уже содержится наследственно закрепленная программа всего индивидуального развития; и 2) все морфологические изменения в строении и

развитии животных обусловлены соответствующими изменениями в процессах, протекающих на молекулярном уровне.

Первый из этих тезисов превосходно гармонирует с суждениями крупных морфологов середины XX века. Так, В.Н. Беклемишев (1964, т. 1, с. 11) справедливо отметил: “Организм есть нечто непрерывно меняющееся, он есть морфопроект, и все стадии, и весь ход его жизненного цикла представляют объект морфологии”. Поэтому при суждении об эволюции животных “единицей сравнения является жизненный цикл вида” (там же, с. 9). И.И. Шмальгаузен (1969) тоже пишет, что онтогенез есть интегральный процесс, изменения, затрагивающие одну стадию развития, прямо или косвенно оказывают влияние и на другие стадии. Таким образом, эволюция совершается путем отбора целых онтогенезов, и при решении филогенетических проблем нельзя базироваться на одном-двух произвольно выбранных признаках.

А если между молекулярно-генетическими и морфологическими признаками существует причинно-следственная связь, как следует из 2-го тезиса, то они и эволюционировать должны, как единое целое, по одним и тем же законам. На молекулярном уровне тоже должны происходить процессы, имеющие отношение к возникновению новых органов и функций (например, к линьке) и их редукции, к дивергенции и конвергенции, к олигомеризации и полимеризации и т.д.

Поэтому, подвергая ревизии традиционные представления о происхождении Членистоногих с позиций молекулярной генетики, нужно выяснить, почему бесспорное сходство в организации Полихет и Членистоногих и не менее очевидные различия между Нематодами и Членистоногими (см. таблицу) не находят своего отражения на молекулярном уровне. Однако молекулярные биологи не считают нужным (или не могут?) на этот вопрос ответить. Для этого нужно было бы знать, от каких генов зависит у этих животных развитие метамерии, конечностей, целома, нервной системы и т.д. И можно предвидеть, что, когда будут известны молекулярные предпосылки развития этих морфологических признаков, экдизозойная теория будет аннулирована.

Не следует также забывать, что эволюционные различия между кладами не возникают сразу в полном объеме, а начинаются именно с отдельных органов. Некоторые таксоны (например, Онихофоры) имеют черты сходства с двумя или несколькими разными таксонами, а чтобы оценить степень их родства недостаточно учесть только количество сходных признаков обоого ро-

да (как это делают Philippe et al.). Для этого нужно также учесть и качественные различия между этими признаками, их эволюционное значение, а сделать правильно такую оценку морфологам легче, чем молекулярным генетикам, так как естественный отбор “работает” непосредственно с морфологическими признаками.

Кроме того, молекулярные генетики недооценивают возможность конвергенции на молекулярном уровне, т.е. возможность того, что гены, различающиеся по происхождению (не гомологичные) в случае необходимости могут функционировать сходным образом. А при решении филогенетических проблем это становится источником ошибок. Такой ошибкой стало и изобретение клада Ecdysozoa. Для установления родства недостаточно констатировать существование у сравниваемых животных генов, выполняющих сходные морфогенетические функции, нужно выяснить и их происхождение. В статье Гилберта и др. (1997) приведено несколько примеров, показывающих, что сходные гены могут содержаться в геномике далеко не родственных животных. Поэтому стало наущной необходимостью изучение эволюции самих молекулярно-генетических процессов, лежащих в основе онтогенеза. И я уверена, что со временем между молекулярными генетиками и морфологами будет установлено взаимопонимание и плодотворное сотрудничество.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Я выражаю свою глубокую благодарность профессору СПбГУ А.К. Дондуа, благожелательная критика которого показала мне необходимость более тщательно и детально аргументировать свою точку зрения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. т. 1, 432 с.; т. 2, 446 с.
- Воронов Д.А.* Старая гипотеза “перевернутости” хордовых подтверждается // *Природа*. 2000. № 11. С. 18–22.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А.* Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // *Онтогенез*. 1997. Т. 28. № 5. С. 325–343.
- Дондуа А.К.* Биология развития. Т. 2. Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития. СПбУ, 2005. 238 с.
- Иванов А.В.* Наблюдения над эмбриональным развитием Pogonophora // *Зоол. журн.* 1975. Т. 59. В. 7. С. 573–593.
- Иванов П.П.* Общая и сравнительная эмбриология. М.-Л., 1937. 809 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука. 1979. 223 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М.: Наука. 1981. 206 с.
- Иванова-Казас О.М.* Происхождение Хордовых и “Uprside-down teory” // *Биология моря*. 2008. Т. 34. № 6. С. 436–444.
- Пономаренко А.Г.* Ранние этапы эволюции членистоногих // *Труды Санкт-Петерб. О-ва Естествоисп.* 2008. Т. 97. Сер. 1. С. 43–57.
- Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция. М., 1986. 402 с.
- Федотов Д.М.* Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 493 с.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A.* Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // *Nature*. 1997. V. 387. P. 482–493.
- Anderson D.T.* Embryology and phylogeny in Annelids and Arthropods. Oxford. Pergamon Press, 1973. 495 p.
- De Rosa R., Grenier J.R., Andreeva T., Cook Ch.E., Adoute A., Acam M., Carroll S.B., Balavoine G.* Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // *Nature*. 1999. V. 399. № 6738. P. 772–776.
- Dunn C.W., Hejnal A., Matus O., Pang K., Browne W.E., Smith A., Seaver E., Rouse G.W., Obst M., Edgecombe D., Serensen M.V., Haddock S.H.D., Schmidt-Raesa A., Okusu A., Kristensen R.M., Wheeler W.C., Martindale M.O., Ciribet G.* Broad phylogenetic sampling improves resolution of the animal trees of life // *Nature*. 2008. V. 452. P. 745–749.
- Halanych K.M.* The new View of animal phylogeny // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2004. V. 35. P. 229–256.
- Nielsen C.* Origin of the chordate central nervous system – and the origin of chordates // *Dev. Genes Evol.* 1999. V. 209. P. 198–205.
- Nielsen C.* Proposing a solution of the Articulata – Ecdysozoa controversy // *Zoologica Scripta*. 2003. V. 32. Pt. 5. P. 475–482.
- Philippe H., Lartillot N., Brinkman H.* Multigene analyses of Bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia // *Molec. Biol. and Evolution*. 2005. V. 22. Is. 5. P. 1245–1253.
- Sander K.* The evolution of patterning mechanisms gleaned from insect embryogenesis and spermatogenesis // *Development and evolution*. Cambridge Univ. Press., 1983. P. 137–159.
- Seidel F.* Korpergrundgestalt und Keimstruktur // *Zool. Anz.* 1960. Bd. 164. S. 245–365.
- Slack J.M.W., Holland P.W.H., Graham C.F.* The zootype and the phylotypic stage // *Nature*. 1993. V. 361. P. 490–492.

Origin of Arthropods and of the Clades of Ecdysozoa

O. M. Ivanova-Kazas

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

e-mail: i-kazas@yandex.ru

Received August 28, 2012

Abstract—The problem of the origin of the phylum Arthropoda was long considered solved based on evolutionary morphology data. But molecular biological studies of recent years have put forward a new solution that contradicts the old one. Hence, the need arises to review the argumentation of both sides and search for ways to reach a consensus. These two subjects constitute the scope of this paper.

Keywords: Arthropoda, Annelida, molecular biology, evolutionary morphology, shift from ciliary to muscular movement