

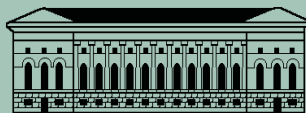
**ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

**Ю.Н. ГОРОДИЛОВ**

**ОБ ИСТОКАХ ФЕНОМЕНА  
«КЕМБРИЙСКОГО ВЗРЫВА»  
И О ПРОИСХОЖДЕНИИ  
ТИПОВ ЖИВОТНЫХ**



**ПРИЛОЖЕНИЕ № 7, 2019**





Ю.Н. Городиллов (1938–2009)  
(фото Д.В. Осипова)



ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ПРИЛОЖЕНИЕ № 7

Ю.Н. ГОРОДИЛОВ

ОБ ИСТОКАХ ФЕНОМЕНА «КЕМБРИЙСКОГО ВЗРЫВА»  
И О ПРОИСХОЖДЕНИИ ТИПОВ ЖИВОТНЫХ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2019

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ПРИЛОЖЕНИЕ № 7

**Ю.Н. ГОРОДИЛОВ**

**ОБ ИСТОКАХ ФЕНОМЕНА «КЕМБРИЙСКОГО ВЗРЫВА»  
И О ПРОИСХОЖДЕНИИ ТИПОВ ЖИВОТНЫХ**

Научные редакторы:

*С.А. Карпов, А.Ю. Иванцов*

Рецензенты:

*В.В. Хлебович, Л.Я. Гогин*

Термин «кембрийский взрыв» обозначает внезапное (в геологических масштабах) появление большого количества новых таксонов животных высшего ранга (классов, типов), документированное раскопками осадочных пластов, относящихся к кембрийскому периоду геологического времени. Уже в течение 150 лет этот эволюционный феномен остается неразгаданным ни с позиций традиционного дарвинизма, ни с позиций его позднейших модификаций – синтетической теории эволюции и теории прерывистого равновесия. До сих пор единственной альтернативой для решения этой проблемы рассматривался креационизм. Автор данной работы, анализируя обширный фактический материал, представленный эмбриологами, зоологами, палеонтологами, молекулярными биологами (в том числе полученный в конце XX – начале XXI века), предлагает новую естественно-научную концепцию для объяснения причин, подготовивших взрыв макроэволюционной изменчивости в начале кембрийского периода.



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Узнав, что Юрий Николаевич пишет эту книгу, я напросился в первые читатели рукописи. Полвека знаю этого яркого исследователя-одиночку как открывателя новых направлений и, что не менее важно, «закрывателя» тупиковых путей в науке.

В конце пятидесятых–середине шестидесятых годов ушедшего века в отечественной биологической литературе многие десятки работ доказывали тезис о том, что теплоустойчивость клеток и тканей организмов постоянна и может служить видоспецифичным признаком. Это был главный тезис десятков дипломных работ и кандидатских диссертаций. На нем впоследствии даже «вырос» один академик. В те годы я был поклонником этого направления, глубоко уважал и сейчас уважаю его создателей – Б.П. Ушакова и В.Я. Александрова – как увлеченных, глубоко порядочных исследователей, собравших вместе с многочисленными учениками большой фактический материал, который они в то время интерпретировали с сегодняшних позиций (вспомним историю изучения белков теплового шока) не всегда адекватно.

После того, как летом Юрий Николаевич собрал на Белом море удовлетворяющий учителей дипломный материал по теплоустойчивости мышечной ткани полихеты арениколи, он решил на зимних каникулах повторить работу и получил при этом результаты, совершенно отличные от летних. Сделанный им доклад на Международном симпозиуме по цитозологии (Ленинград, 1963) опровергал категоричность формулировок учителей и был благосклонно принят большинством участников. Может быть поэтому Городилов был единственным из представителей школы, которого не пригласили в только что созданный Институт цитологии АН СССР.

Создатель стационара Беломорской биологической станции на мысе Картеш, яркий исследователь и организатор, В.В. Кузнецов пригласил Юрия Николаевича на ББС. Это сыграло роль и в моей судьбе – посещение Ю.Н. на Картеше в 1963 г. подготовило меня к тому, что я связал с этим местом лучшие годы своей жизни.

На Картеше Юрий Николаевич, физиолог-цитолог по образованию, начал свои исследования по развитию рыб. Продолжил он их в Старом Петергофе, в Биологическом институте Ленинградского университета. Здесь им была создана установка, позволяющая инкубировать рыбью икру в протоке, в изотермической камере. Используя эту установку, Ю.Н. уточнил и детализировал периодизацию эмбрионального развития многих видов рыб, а также дал новое толкование биологическому времени онтогенетического развития. Последнее встретило резкое сопротивление специалистов из Института биологии развития АН, на переубеждение которых у Ю.Н. ушел не один год. И здесь он опять в одиночку пошел против позиции маститых ученых и постепенно, демонстрацией неопровержимых фактов, доказал оппонентам свою правоту. При этом он открыл интересный факт – у низших позвоночных биологическое время образования метамеров равно (или кратно) биологическому времени образования бластомеров. Это тем более удивительно, что первое относится к органогенезу, а второе – к цитогенезу.

Далее Ю.Н. стал систематизировать морфологические материалы, свидетельствующие о том, что голова позвоночных с её тремя сегментами возникла как новообразование, а сигналы образования сегментов происходят из организатора Шпемана, посылаемые в случае туловищных сегментов назад, в случае головных – вперед. После выполнения этой функции организатор Шпемана превращается в гипофиз. Это было самое крупное научное обобщение к столетию масштабного открытия Х. Шпемана. Отсюда и исключительная роль гипофиза как центральной железы внутренней секреции, интегрирующей деятельность других эндокринных органов, о чем неоднократно писал наш общий учитель Н.Л. Гербильский.

Эти положения работ Ю.Н. Городилова также долго не принимали, очевидно в силу их необычности. При мне произошел перелом в сознании оппонентов, когда на заседании Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей известный московский молекулярный биолог А.Г. Зарайский доложил о доказательствах того, что голову позвоночных формируют гены, образовавшиеся в этой

группе *de novo*, что довольно необычно на фоне общих сведений о древности и консервативности формирующих план строения животных организмов *Нох-бох* генов. А вскоре к морфологическим и молекулярно-генетическим доказательствам прибавились и палеонтологические: в Китае были описаны организмы, чрезвычайно похожие на ланцетника, но с явными следами трех сегментов на переднем конце впереди «рыла», где кончалась хорда.

Все сказанное выше дало мне основание ожидать от работы Ю.Н. Городилова тщательного анализа и новых масштабных обобщений проблемы, которая последнее десятилетие волнует эволюционистов. Разочарований не было. Докатившееся до нас эхо событий, происходивших на Земле свыше полумиллиарда лет тому назад, имеет принципиальное значение для понимания дальнейшего хода развития животного мира и его состояния сейчас.

В своем аналитическом обзоре проблем картин, предшествующих «кембрийскому взрыву», его сущности и последствий, Ю.Н. Городилов приходит к двум важнейшим позициям. Первая – из известных двух докембрийских фаун (вендской и эдиакарской) вендскую, состоящую из гигантских организмов, предельно плоских, не имеющих четкую метамерию и переднезаднюю дифференциацию, следует признать тупиковой и не имевшей перспектив дальнейшего развития. Вторая – перспективной для дальнейшего развития следует признать найденную в Китае эдиакарскую фауну, состоящую исключительно из мельчайших форм, отвечающих организации современных личиночных стадий – бластем, гастрем и даже трохеи. От них, я думаю, путем анаболии (надстройки), по А.Н. Северцову, началась эволюция, приведшая к образованию всех современных и не доживших до нас типов животных.

В отношении аннелид (и производных от них типов группы *Articulata*, по Кювье) это подтверждается замечательной и давно постулированной, но мало известной вне страны теорией П.П. Иванова о первичной гетерономности аннелид и глубоких различиях в происхождении и дальнейшей судьбе между ларвальными и постларвальными сегментами. Очевидно, это связано с тем, что постларвальные сегменты возникли вторично, как надстройка над организацией, слегка сегментированной по ларвальному пути трохеи, которая явно появилась в эдиакаре. Нужно сказать, что положения П.П. Иванова в последнее время получили подкрепление и с молекулярно-генетических позиций (Р.П. Костюченко с учениками).

Важным моментом работы Ю.Н. Городилова служит признание того, что первому этапу формирования типов, с чего и началась конкуренция за ресурсы и истинный дарвиновский отбор, предшествовал период абсолютного благополучия существования жизни предков животных при переизбытке ресурсов и отсутствии всякой конкуренции и отбора.

Работа Ю.Н. Городилова наверняка вызовет большой резонанс: будут согласные и несогласные (в деталях и вообще), но дискуссии будут только на пользу решения важнейшей проблемы.

Главный научный сотрудник ЗИН РАН, профессор  
В.В. Хлебович



## ЧАСТЬ I.

### ЭВОЛЮЦИЯ РАННЕЙ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

#### 1. Синезеленые водоросли – пионеры завоевания жизненного пространства

История Земли насчитывает около 4.5 млрд лет. Уникальность нашей планеты среди всех известных космических тел состоит в существовании на ней феномена биологической жизни. Современное естествознание стоит на позициях естественного происхождения жизни за счет химических и физических факторов путем саморазвития. Из всех теорий, объяснявших эволюционное развитие органической жизни на Земле, наиболее известна теория Дарвина о происхождении видов растений и животных, однако до возникновения первых видов многоклеточных организмов жизнь на Земле претерпела длительный путь развития.

Время от возникновения Земли до современности разделено на ряд крупных промежутков, называемых геологическими эрами. Эры, за исключением самых древних, разделены на геологические периоды, а те, в свою очередь – на эпохи. Границы между этими подразделениями определены на основе разного рода геологических и биологических трансформаций, среди которых фигурируют процессы горообразования, морские трансгрессии и регрессии, существенные изменения состава флоры и фауны, оцениваемые по ископаемым остаткам и т.п. (Табл. 1).

Принято считать, что наиболее ранние формы жизни на планете Земля появились в виде прокариотных клеток около 3.5–3.8 млрд лет назад. В течение очень длительного времени, по разным оценкам от 2 до 3 млрд лет, жизнь была представлена только двумя основными бактериальными формами: фотосинтезирующими цианобитами, или синезелеными водорослями, и гетеротрофными бактериями. Вряд ли можно говорить о существенных эволюционных достижениях на протяжении всего этого длительного периода. Скорее, можно говорить о постепенном завоевании жизненного пространства микробным сообществом в океане планеты Земля, учитывая, что этому противодействовало множество физических и химических факторов (климатический режим, химический состав воды, газовый состав атмосферы, ультрафиолетовое излучение и др.).

Неоднократно этот процесс замедлялся также периодическими глобальными похолоданиями. Только в неопротерозое, в период между 750 и 580 млн лет назад (м.л.н.), по оценкам, в которых использовали современные методы анализа осадочных слоев, произошло от 3 до 4 суровых похолоданий, когда Земля превращалась в сплошной «снежный шар» и, соответственно, гипотеза неопротерозойских похолоданий получила название “Snowball Earth” (Hoffman et al., 1998; Hyde et al., 2000; Hofman, Schrag, 2002).

Тем не менее, биомасса названных прокариотных форм со временем накапливалась, постепенно становясь фактором, глобально воздействующим на физико-химическое состояние океана и атмосферы. К концу неопротерозоя цианобактерии, по-видимому, достигают своего расцвета. Это прослеживается по их роли в формировании кислородной составляющей в атмосфере и образовании некоторых осадочных пород. Роль цианобактерий в накоплении кислорода в земной атмосфере и воде, а также в завоевании жизненного пространства настолько велика, что Кноль (Knoll, 2003) провозглашает их «микробными героями жизни». Повсеместно к концу неопротерозоя встречаются отложения карбонатов, так называемые строматолиты, биогенные постройки, которые состоят из прокариот – однотипных цианофитов, одноклеточных сферических форм и целого ряда бактерий<sup>1</sup>.

Расцвет цианобактерий неизменно сопровождался постепенным увеличением кислорода в атмосфере Земли. Как показывают результаты анализов, проведенных разными методами, длительное время (в течение архея и раннего палеопротерозоя) уровень кислорода в атмосфере океанах был очень низким (Holland, 1994). По некоторым оценкам этот уровень составлял меньше чем  $10^{-5}$  от уровня  $O_2$  в современной атмосфере (Kasting et al., 2001). Масса фотосинтезирующих водорослей накапливалась, соответственно, увеличивалось количество выделяемого ими кислорода. Определенное повышение уровня  $O_2$  в атмосфере обнаруживается в мезопротерозое и в начале неопротерозоя достигает 0.2 от



**Таблица 1.** Хронологическая таблица основных подразделений геологической истории Земли\*

Эра	Период	Продолжительность от начала до конца (млн лет от нашего времени)
Кайнозойская	Неоген	23,0
	Палеоген	65,5–23,0
Мезозойская	Мел	146–65,5
	Юра	200–146
	Триас	251–200
	Пермь	299–251
Палеозойская	Карбон	359–299
	Девон	416–359
	Силур	444–416
	Ордовик	488–444
	Кембрий	542–488
Протерозойская	Неопротерозой	1000–542
	Мезопротерозой	1600–1000
	Палеопротерозой	2500–1600
Архейская		3800–2500

\*Данные Международной комиссии по стратиграфии (ICS) на 2007 г., представленные в [www.palaeos.com/](http://www.palaeos.com/)

современного (Holland, 2006). Этот факт при отсутствии других фотосинтетиков, кроме цианобактерий, свидетельствует о том, что их суммарная биомасса оказалась уже настолько значительной, что стала глобальным фактором. Вероятно, что на этом уровне у микроорганизмов стало возможно развитие механизма аэробного дыхания, который дает клеткам огромные энергетические преимущества.

На протяжении уже полутора сотен лет самой трудной и мучительной палеонтологической загадкой являются результаты раскопок на границе протерозоя и палеозоя, и все больше появляется доказательств, что именно на этой границе двух эр в биологической жизни Земли совершились грандиозные события, которые подготовили взрывоподобное появление новых форм организмов в кембрийском периоде и определили их эволюцию на все последующие эры и периоды.

Загадка состояла в том, что после в основном пустых (в палеонтологическом смысле) слоев верхнего протерозоя в осадочных породах

кембрийского периода, с которого как раз начинается отсчет палеозойской эры, внезапно возникают ископаемые остатки богатейшей и разнообразной фауны. Среди них встречаются как низшие многоклеточные (губки, книдарии), так и представители высокоорганизованных типов животных – моллюсков, членистоногих, хордовых. Это обвальное увеличение разнообразия животного мира случилось примерно 540–520 млн лет назад в кембрийский период геологической истории Земли и потому получило название «кембрийский взрыв».

## 2. Феномен «кембрийского взрыва»

*«Кембрийский взрыв» является ключевым событием в истории жизни многоклеточных животных. Чем больше мы исследуем это явление, тем больше мы впечатляемся его уникальностью и его определяющим влиянием на всю последующую историю развития жизни»*

Gould S.J. (1995)

“Of Tongue Worms, Velvet Worms, and Water Bears”.  
Natural History 104: 15

Термин «кембрийский взрыв» обозначает внезапное (в геологическом масштабе) появление большого количества новых таксонов животных высшего ранга, документированное раскопками осадочных пластов, относящихся к кембрийскому периоду геологического времени. Речь идет о практически одновременном появлении до 30 типов животных из общего количества 35 (Gilbert, 1991; Valentine et al., 1999; Adoutte et al., 2000), существующих сейчас на Земле. Это событие можно считать уникальным за всю историю жизни на нашей планете, ничего подобного ни до, ни после не происходило. В Табл. 2 можно видеть данные по хронологии первого появления некоторых типов животных в течение кембрийского периода. Даже по этой таблице совершенно очевидна небывалая насыщенность знаковыми для Metazoa событиями, происходившими на протяжении очень короткого интервала времени.

Типы животных, массовое возникновение которых является главной загадкой «кембрийского взрыва», представляют высшую таксономическую категорию животного царства, за основу выделения которой берутся уникальные особенности в организации общего плана строения (архитектуры, дизайна) тела живот-

Таблица 2. Геохронология самых ранних ископаемых форм ныне существующих организмов. (По: Valentine et al., 1999).

преК	Палеозой						Мезозой			Кз	
	Венд	к	о	с	Д	ка	п	тр	юр		м
Cnidaria •											
Porifera •											
Mollusca •											
Brachiopoda •											
Ctenophora •											
Priapulida •											
Onychophora •											
Arthropoda •											
Phoronida •											
Annelida •											
Echinodermata •											
Chordata •											
Hemichordata •											
Tardigrada •											
Bryozoa •											
Nematoda •											
Nemertina •											
Entoprocta •											
Rotifera •											
Nematomorpha •											
Placozoa •											
"Mesozoa" •											
Platyhelminthes •											
Gnathostomulida •											
Gastrotricha •											
Acanthocephala •											
Loricifera •											
Kinorhyncha •											
Sipuncula •											

Обозначения: д – девон, к – кембрий, ка – карбон, Кз – кайнозой, м – мел, о – ордовик, п – пермь, с – силур, преК – прекембрий, тр – триас, юр – юра.

ных. Общеизвестными примерами типов животных являются книдарии (кораллы и медузы), кольчатые черви (полихеты, пиявки), членистоногие (трилобиты, раки, насекомые), иглокожие (морские звезды и морские ежи), хордовые (асцидии, позвоночные). Следует отметить, что количество типов, выделяемых в животном царстве, в разных сводках варьирует от 17 (Догель, 1975) – 18 (Иванова-Казас, 1995) до 45–50. Такой разброс связан с тем, что иные систематики по тем или другим основаниям выводят часть подтипов или классов в ранг типов, и наоборот.

Главными особенностями «кембрийского взрыва» являются: 1) его кратковременность, по

геологическим меркам – почти мгновенность; 2) возникновение в этот короткий период подавляющей части типов Metazoa, когда-либо существовавших до и после этого события; 3) очевидная бедность видового разнообразия, которая резко контрастирует с богатством новых типовых форм, появившихся в этом периоде.

Рассмотрим факты, имеющиеся к настоящему времени по этим особенностям, детальнее.

1. Еще в 1992 г. палеонтологи определяли временные границы кембрийского периода от 570 до 510 млн лет назад. В пределах этого периода время собственно «кембрийского взрыва» оценивалось продолжительностью 20–40 млн лет. В 1993 г. радиометрическая

датировка кристаллов циркония из образований, относящихся к кембрийским слоям в Сибири, позволила сделать самую точную (на настоящий момент) оценку абсолютного возраста кембрийских отложений. Согласно данному радиометрическому анализу границы кембрийского периода теперь фиксированы возрастом от 542 до 488 млн лет (Bowring et al., 1993; Kerr, 1993), а начало собственно кембрийского «взрывного» процесса образования типов датируется границей около 530 млн лет. В отличие от многих других периодов, основанных в какой-то мере на спорных геологических характеристиках, начало кембрия базируется на палеонтологических данных. В 1992 г. Международная комиссия по стратификации (International Commission on Stratigraphy – ICS) предложила считать этим началом первое появление билатеральных животных. Это появление предполагается, так как ископаемые остатки тел этих организмов, по-видимому, не сохранились: остались только окаменевшие следы их жизнедеятельности (норки, ходы, отпечатки), по особенностям которых они получают свои видовые названия. Так, для начала отсчета кембрийского времени был выбран слой, в котором сохранились следы норки организма, причисленного к низшим червеобразным под названием *Treptichnus pedum*. В настоящее время в качестве основания кембрийского периода принят разрез на полуострове Авалон в юго-восточной части о. Ньюфаундленд, Канада, где впервые обнаружены следы *Treptichnus pedum*. Абсолютный возраст этих следов определен в 542 ( $\pm 1$ ) млн лет. Стоит отметить, что с тех пор появились данные, которые связывают появление первых билатеральных организмов с эдиакарской фауной. Теперь самым древним билатеральным считается микроскопическое животное *Vernanimalcula*, открытое в отложениях Доушаньтоу в Китае, датируемое возрастом 580–600 млн лет (Chen et al., 2004).

Учитывая чрезвычайную насыщенность кембрийского периода событиями биологической эволюции, которые зафиксированы в отложениях осадочных пород, ICS были предприняты попытки стратифицировать слои кембрия более подробно и соответственно разделить продолжительность периода на большее количество интервалов, чем это принято обычно в

геохронологической практике. Первоначально такое разделение было сделано русскими геологами, проводившими радиометрические исследования Сибирской платформы. В настоящее время ICS разрабатывает новую шкалу, разделив весь период кембрия на 10 ярусов. Эта работа еще не закончена, поэтому ICS рекомендует использовать также русскую систему. Поскольку для последующего изложения важно сосредоточиться на событиях кембрийского периода, в Табл. 3 мы приводим обе системы его стратиграфического разделения.

Интересно, что даже в пределах кембрийского периода можно выделить ярусы наиболее бурного процесса образования новых типовых форм. Таковыми, видимо, являются Немакит-Далдынский и, особенно, Томмотский ярусы. Уже сейчас можно полагать, что наибольшее число новых типов возникло в течение чрезвычайно короткого времени, продолжавшегося не более 5 млн лет (Рис. 1). Некоторые палеонтологи полагали, что возникновение новых высших таксонов могло происходить еще быстрее. Так, Валентайн и Эрвин (Valentine, Erwin, 1987) оценили, что для брахиопод время возникновения могло быть значительно меньше: вероятно, «сотни тысяч лет или менее». Возможно, что в будущем более точные радиометрические или другие методы сократят в еще большей степени продолжительность главных событий кембрийского взрыва.

2. Использование по отношению к возникновению фауны кембрийского периода таких эпитетов, как «внезапное», «неожиданное», оправдывается еще и тем, что нижние осадочные слои докембрия оказываются практически «немыми» из-за чрезвычайной бедности их ископаемыми остатками. По этой причине оказалось невозможным вывести типы кембрийской фауны: в докембрийских осадочных породах не только отсутствуют прямые переходные формы, но даже не встречается что-либо, отдаленно напоминающее эти типы<sup>2</sup>. Даже находки новых форм Metazoa, относимые к эдиакарскому периоду, сделанные во второй половине XX века, принципиально не изменили ситуации: они все-таки немногочисленны по числу таксонов, и почти все эти формы исчезают к началу кембрия, т.е. вымирают, и их никак нельзя

**Таблица 3.** Хронология основных стадий кембрийского и эдиакарского периодов\*

Эра	Период	Ярусы по ICS	Названия ярусов в русской классификации	Продолжительность от начала до конца (млн лет назад)
Палеозойская	Кембрийский	X	Долгеллийский	492–488
		IX	–	496–492
		VIII	Пэйбэнский	501–496
		VII	Меневский	503–501
		VI	Амгинский (поздний)	?
		V	Амгинский (ранний)	513–?
		IV	Ботомский	517–513
		III	Атдабанский	521–517
		II	Томмотский	535–521
		I	Немакит-Далдынский	543–535
Протерозойская	Эдиакарский	Вендско-эдиакарская фауна		565–543
		Венгьянская фауна		585–565
		Варангерское оледенение		605–585

\* Данные на 2006 г., представленные ICS в Интернете на сайте: [www.palaeos.com/](http://www.palaeos.com/)

назвать предшественниками типов животных, которые появились в период кембрийского взрыва<sup>3</sup>.

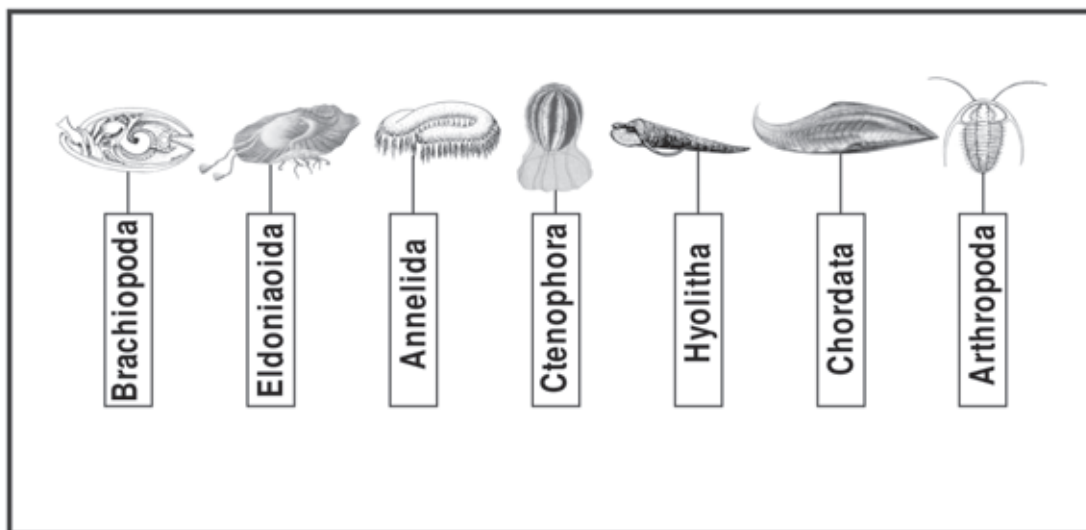
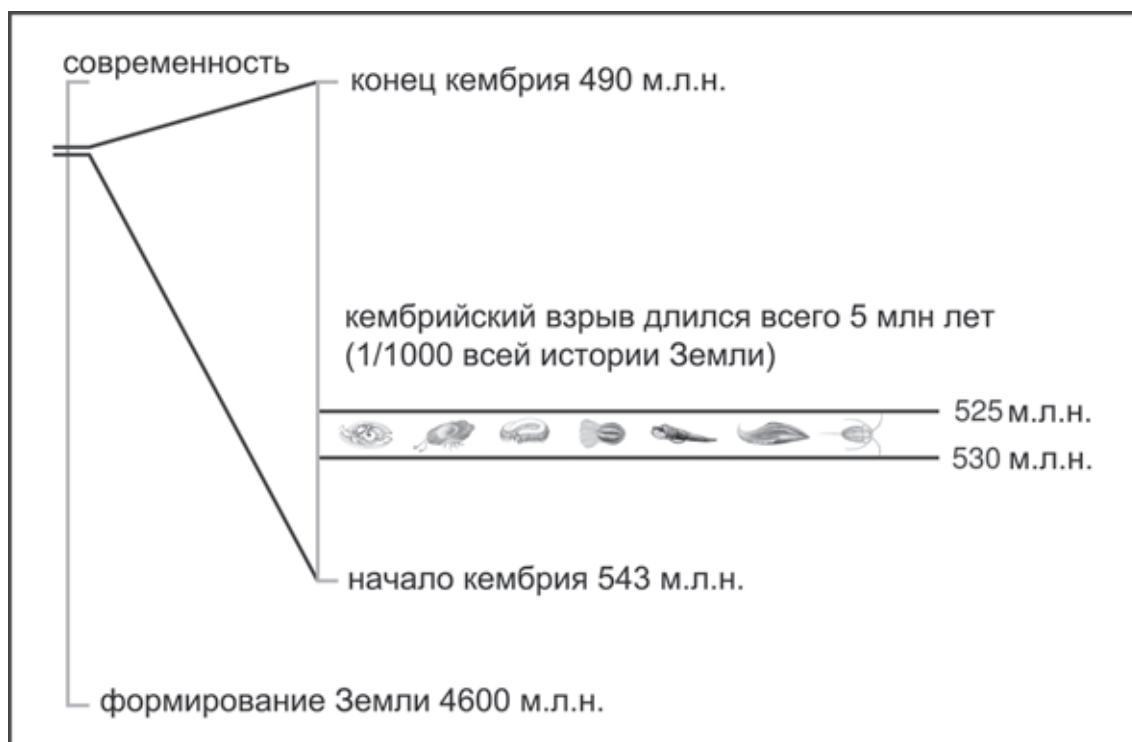
Создается впечатление, что почти все новые типы животных кембрия не имели предшественников в докембрийском историческом периоде, как будто они, вопреки дарвиновскому градуализму, возникли сразу, не проходя длительного эволюционного развития. Если считать, что из 35 современных типов животных 31–32 (т.е. около 90%) появились впервые во время «кембрийского взрыва», то можно говорить, что этот период характеризовался потрясающей инновационной активностью.

Возникновение признаков, определяющих типогенез, чрезвычайно существенно, поскольку они закладывают основы особого плана строения, уникального архитектурного дизайна, отличающего формы тела организмов каждого типа и существенно влияющего на направление последующих преобразований. Для того чтобы охарактеризовать уникальные черты плана строения любого из типов, Гулд (Gould, 1989) использовал новый термин – «dis-

parity» (особость, отдельность), подчеркивая, что типовые признаки в принципе сохраняют свою принадлежность конкретной группе животных на протяжении всей последующей эволюции. Для обозначения частных адаптаций и признаков, имеющих уровень межвидовых различий, он использовал термин *diversity* (разнообразие), фактически противопоставив эти два уровня инноваций. В применении к периоду кембрия изменчивость, обеспечившая развитие *disparity*, была огромной, в то время как видовое разнообразие тогда было незначительным.

В какой мере, однако, феномен «кембрийского взрыва» оказался действительно внезапным? И не было ли в предшествующей биологической истории Земли процессов, которые исподволь, но неизбежно подвели к возможности совершения этого взрыва?

Чрезвычайно важную роль для понимания событий, происходивших в кембрии, играет эдиакарский период, который завершает эру протерозоя. Этот период был выделен палеонтологами лишь во второй половине XX



**Рис. 1.** *Верхняя часть:* на левой вертикали две поперечные черточки выделяют долю времени, которое занимает кембрийский период (~ 55 млн лет) в общей продолжительности существования Земли. Пик типогенеза (собственно «кембрийский взрыв») приходится на очень короткий период, примерно 5 млн лет. *В правой части* – реконструкция кембрийских ископаемых типов (внизу рисунка увеличено), которые возникли в этот период. Brachiopoda выполнен А. Джонсоном (A. Johnson), Chordata (Myllokunmingia) – D.G. Shu, остальные – J.Y. Chen. (м.л.н. – миллионов лет назад). В нижней части рисунка они же с обозначениями названий представлены в увеличенном размере.

века, благодаря многим новым открытиям следов жизнедеятельности в слоях, предшествовавших началу кембрия. В первую очередь с эдиакарием оказалось связано возникновение первых Metazoa, развитие которых привело к возникновению двух разных фаун животных, остатки которых найдены в Китае («венгянская») и «вендско-эдиакарская», найденная на разных континентах (Chen et al., 2002). Данные по хронологии эдиакарского периода также представлены в Табл. 3.

3. Кембрийские ископаемые остатки характеризуются появлением большого количества новых типов, в то же время разнообразие животных в составе этих новых типов представлено незначительным числом видов. Это наблюдение является удивительным с точки зрения традиционного дарвинизма. После кембрия число типов фактически не изменяется, в то время как на этом фоне видовое разнообразие испытывает безмерный рост. Гулд (Gould, 1989) назвал перекос между богатством типов и бедностью видов в кембрии центральным парадоксом раннего периода эволюции многоклеточных. Взрыв видового разнообразия отмечается только в пермском периоде (250 млн лет назад), и этот процесс еще больше усиливается в последние 65 млн лет, когда число видов достигло более 1.5 млн. Однако кембрийский парадокс Гулда оказывается значимым для дальнейшей интерпретации, если его трактовать не с дарвиновских позиций, а с предположения, что родословные древних животных начинались не с видовых, а с типовых признаков.

### 3. Микробные маты в морях архея и протерозоя

Для того чтобы понять, как начиналась эволюция многоклеточных, необходимо попытаться рассмотреть состояние биологического мира в контексте с условиями среды, которые сложились накануне кембрийского периода. До недавнего времени было очень мало известно о палеобиологии и палеоэкологии этого времени. Сейчас появились новые сведения, которые несколько проясняют оба рассматриваемых аспекта.

Уже отмечалось, что на протяжении большей части архейской и протерозойской эр, в течение почти 3 млрд. лет, жизнь была представлена в

основном прокариотами. Несомненно, главную роль стали играть цианобактерии. Приобретая способность к фотосинтезу, они научились использовать неисчерпаемый источник солнечной энергии, благодаря чему получили возможность при благоприятных условиях неограниченно размножаться. Видимо, они господствовали уже в архее, составляя с гетеротрофными бактериями самое древнее биологическое сообщество на Земле. Они селились на шельфах, но не на мелководьях, а под слоем воды, достаточным, чтобы защищать их от УФ облучения, образуя на морском дне обрастания в виде сплошных пленок, или так называемых микробных матов, толщиной в несколько миллиметров. Подобные маты или биопленки из водорослево-бактериальных обрастаний встречаются и в наше время, но только в экстремальных условиях среды, где растения или животные не способны составить им конкуренцию или использовать их в качестве пищи. Такие микробные маты процветают в горячих источниках, в водоемах с гиперсоленой водой, в засушливых пустынях. Отчасти изучение современных микробных матов привело к представлению, что именно такая форма существования микроорганизмов могла стать способом постепенного распространения жизни в морях, а затем и на суше нашей планеты. Между прочим, это одна из причин, почему NASA стало включать исследования микробных матов в экстремальных условиях на Земле в программы, занимающиеся проблемой происхождения жизни и поисками ее следов на других планетах.

На нашей планете почти 80% времени жизнь была представлена только сообществом микробных матов. В этом сообществе цианобактерии были первым звеном: они постепенно осваивали дно морских шельфов, создавая скопления и накапливая запасы органических веществ. Количественный рост этой биомассы мог резко сокращаться или даже прекращаться при ухудшении климатических условий (например, при периодических оледенениях), но при благоприятных условиях микробные маты снова распространялись по территориям шельфа. В результате происходило накопление огромных масс биоорганических веществ. Отчасти эти биоресурсы могли использовать гетеротрофные бактерии, которые стали, таким



образом, вторым звеном в пищевой цепочке самого древнего и единственного в течение почти 3 млрд лет биологического сообщества.

Тем не менее, несмотря на обилие биологии, развитие гетеротрофов не поспевало за развитием синезеленых автотрофов: первые из них могли усваивать лишь незначительную часть вторых. Причиной этому были физико-химические условия на Земле и, прежде всего, очень низкое содержание кислорода. Гетеротрофы для получения энергии могли использовать только анаэробный обмен, который в 18 раз менее эффективен, чем аэробный (Budd, 2008). Отсутствие достаточного количества кислорода тормозило развитие и размножение гетеротрофных бактерий, как, впрочем, и автотрофных.

Зарождение жизни произошло практически в бескислородной среде: атмосфера Земли в тот период состояла из метана, азота, водорода. Лишь с появлением фотосинтезирующих цианобактерий в атмосферу стал выделяться кислород. Пока кислорода было мало, распространение жизни было ограниченным. Причина в том, что организмы не имеют эффективных способов защиты от губительного действия ультрафиолетовой части излучения солнца. В то время защитный озоновый экран еще не сформировался, поэтому жизнь в бескислородной атмосфере могла существовать только под значительной толщей воды, не менее 10 м. В поверхностных слоях воды, как и на материках, жизнь была невозможна.

На Рис. 2 представлены последние данные из работы Холланда (Holland, 2006) по оценке содержания  $O_2$  в атмосфере, а также в мелководных и глубоководных частях океана в период от зарождения жизни до настоящего времени. Естественно, что все эти данные – косвенные и получены на основании оценки окислительных процессов, связанных с осадочными породами, отклонениями в содержании в породах изотопов разных элементов и т.д. Холланд полагает, что качественный паттерн оксигенации атмосферы и океана на представленных графиках достаточно корректен, но количественные аспекты будут, видимо, уточняться. Наиболее резкий подъем содержания  $O_2$  в атмосфере наблюдается в докембрийский период (на стадии 4, см. Рис. 2) и после кембрия в каменно-

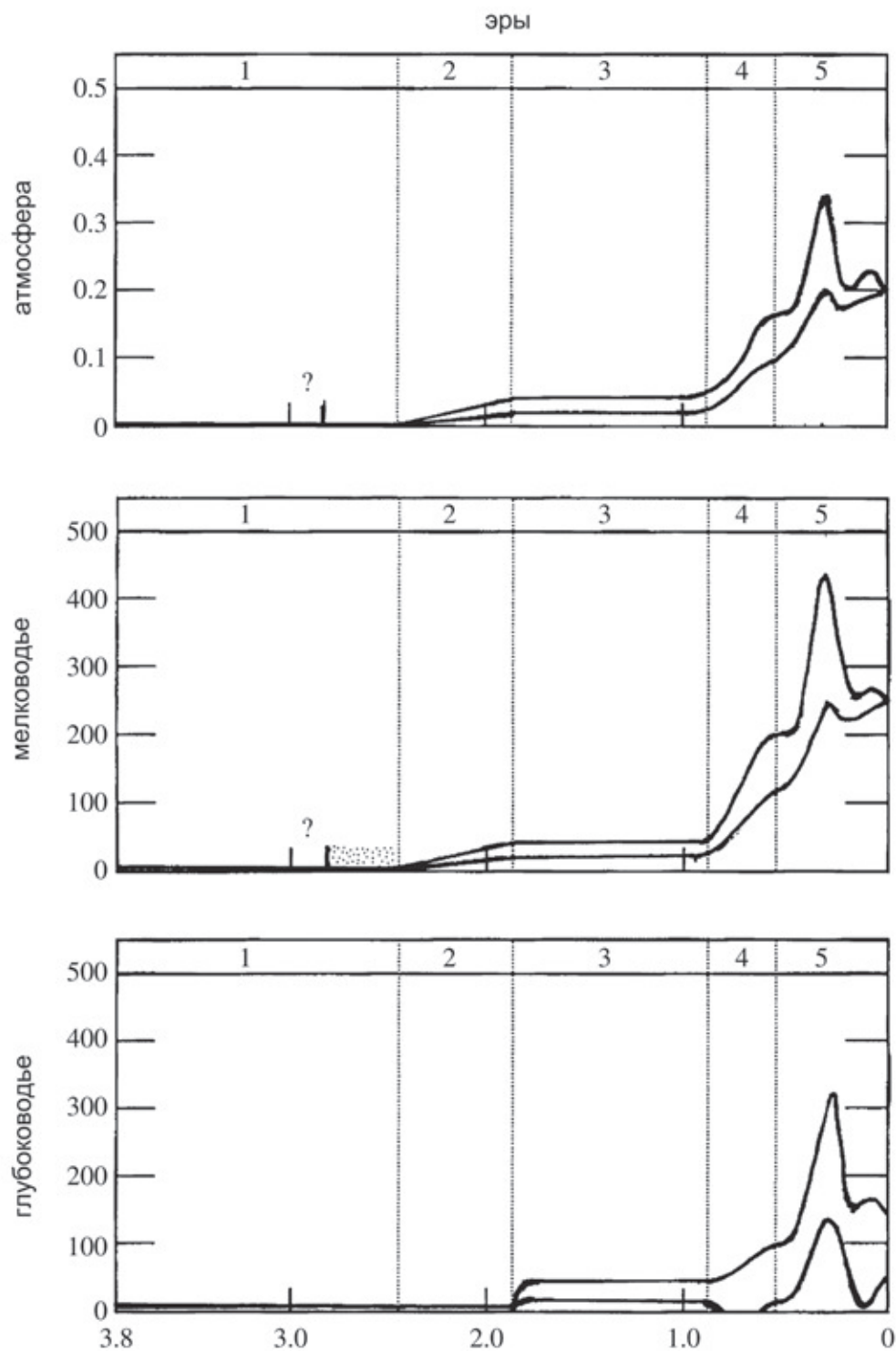
угольный период. В первом случае содержание  $O_2$  в атмосфере практически достигло уровня этого элемента в современной атмосфере, а в каменноугольном периоде превысило таковой почти в 1.5 раза, достигнув почти 0.35 атм (как известно, современный уровень  $O_2$  в атмосфере составляет 0.2 атм).

Характерно, что первый мощный подъем атмосферного  $O_2$  совершается на 4-й стадии, в период между 850 и 540 млн лет назад, т.е. когда фотосинтез осуществлялся в основном за счет деятельности цианобактерий в составе микробных матов. Следовательно, цианобактерии (и вместе с ними – другие прокариоты) сформировали к началу этого периода времени огромные биомассы, которые, судя по резкому подъему кислородной составляющей в атмосфере, продолжали быстро наращиваться, и это несмотря на то, что данный период характеризовался не менее чем тремя, вероятно, наиболее продолжительными в истории Земли оледенениями (Hoffman, Schrag, 2002). В этом беспрецедентном росте фотосинтезирующей части и, соответственно, всей биомассы, которая в основном находилась в составе микробных матов, видимо, сыграли свою роль три фактора:

1. Оледенения циклично сменялись периодами резкого потепления. Объясняется эта смена увеличением в атмосфере двуокиси углерода, который выбрасывался в атмосферу в результате вулканической активности, что приводило к развитию парникового эффекта (Holland, 2006), вызывавшему стремительное повышение температуры и условия жаркого климата. Естественно, что этот газ, который является одним из исходных компонентов при сборке органических молекул с помощью процесса фотосинтеза, способствовал также большей интенсификации этого процесса, что, в свою очередь, положительно влияло на процессы роста и деления водорослей.

2. Вследствие того, что прокариоты не имеют эффективных способов защиты от УФ части излучения солнца, жизнь в бескислородной среде могла существовать только на значительной глубине. Пока кислорода было мало, распространение жизни было ограниченным. С увеличением концентрации  $O_2$  в верхних слоях атмосферы постепенно развивался слой озона, который защищал живые клетки от УФ излучения.





**Рис. 2.** Оценка эволюции парциального давления O<sub>2</sub> в атмосфере (верхний график) и его концентрации в мелководной и глубоководной (средний и нижний графики) частях океана. Ось абсцисс – возраст, млрд лет; ось ординат: вверху – парциальное давление O<sub>2</sub> (атм.), в середине и внизу – концентрация O<sub>2</sub> (мкмоль). Стадии геологического возраста (млрд лет назад): 1 – 3.80–2.45; 2 – 2.45–1.85; 3 – 1.85–0.85; 4 – 0.85–0.54; 5 – последние 0.54. (По: Holland, 2006).

Понятно, что появление экранирующего слоя озона позволило разрастаться микробным матам по всему огромному мелководному шельфу вплоть до береговой линии, где вода особенно сильно прогревалась. Это увеличило площади, осваиваемые микробными матами, на порядки. Соответственно количество биомассы, хотя и состоящей все еще в основном из бактерий, также возрастало на порядки.

3. Видимо, тогда же возникло аэробное дыхание, которое резко усилило процессы метаболизма, в том числе эффективность фотосинтеза. Безусловно, переход на аэробное дыхание произошел не сразу: потребовалась выработка необходимых ферментативных систем, но с переходом к аэробному дыханию клетки получили огромный энергетический выигрыш и возможность резко интенсифицировать все жизненные процессы, в том числе способность к размножению.

#### 4. Микробные маты и возникновение эукариотной клетки

Возникновение эукариотных клеток – это следующий важнейший рубеж в эволюции организмов после создания фотосинтеза. Время и способ возникновения эукариотов остаются величайшими загадками. Некоторые авторы считают, что к началу неопротерозоя эукариотные клетки уже существовали. Эти утверждения основаны на находках ископаемых одноклеточных форм в ряде регионов в породах, имеющих возраст около 1 млрд лет; внутри этих клеток исследователи различали структуры, напоминающие клеточное ядро. Однако существование микроископаемых эукариот в отложениях старше 600 млн лет, считается сомнительным (Knoll, 2003). Беспорные их остатки обнаружены лишь в отложениях начала эдиакарского периода в формации Доушантуо, Китай, образование которых оценивается возрастом от 590 до 550 млн лет тому назад (Knoll, Xiao, 1999).

Что собой представляла Земля, и каковы были условия экологии, и были ли они достаточно благоприятными для жизни в период, который предшествовал эдиакарскому периоду (580–543 млн лет назад)? Считается, что в это время континенты были соединены в единый

суперконтинент, который назвали Rodinia (от русского слова «родина»). Представления о конфигурации Rodinia значительно варьируют, но большинство специалистов согласно в том, что он формировался 1000–1200 млн лет назад и раскололся на несколько материков около 750 млн лет назад (Kah, Bartley, 2001). Это тектоническое событие оказало огромное влияние на гидро-, атмо- и криосферу, а через них – и на биосферу. Самым важным следствием раскола Rodinia стали периодические оледенения. Считается, что, по крайней мере, два крупных оледенения (некоторые авторы считают, что не меньше трех) произошли в неопротерозое в период с 785 по 580 млн лет (данный период в последнее время выделяют иногда как криогений). Эти два оледенения (стюртианское и мариноанское), по-видимому, были самыми суровыми, которые когда-либо испытывала Земля. Степень покрытия льдом поверхности Земли является спорной. Некоторые модели предполагали превращение Земли в «снежный шар» (snowball) со льдом, покрывающим всю Землю слоем до 1 км (Hoffman, Schrag, 2002), но другие полагают, что оледенения не были столь суровы: сохранялись даже значительные области открытого океана (Hyde et al., 2000), где могли оставаться «оазисы» жизни. Кроме того, в криогении, по-видимому, имели место локальные оледенения. Так, например, в раскопках Ньюфаундленда и Массачусетса обнаружены свидетельства более молодого, чем мариноанское, оледенения, известного как гаскиерское (gaskiers) (Knoll, Xiao, 1999, см. рис. 22), соответствующее возрасту 580 млн лет, т.е. совпадающее с возникновением фауны в формации Доушантуо в южном Китае, которого, видимо, это оледенение не достигло. Позднее следы гаскиерского оледенения найдены на 4 континентах (Hoffman, Schrag, 2002).

Очевидно, что жизнь тогда существовала только в океане, в основном на мелководных частях шельфа в микробных матах. Анализ содержания Fe в глубоководных отложениях океана показывает, что океан на больших глубинах был бескислородным как до, так и на протяжении гаскиерского оледенения 580 млн лет назад (Canfield et al., 2007). В течение предшествующего длительного периода времени и особенно в последние 250–300 млн лет, судя по

резкому росту кислорода в атмосфере, экосистема микробных матов в шельфовой части морей достигла очень значительного развития. Она состояла из скоплений автотрофных, хемоавтотрофных и гетеротрофных бактерий. Здесь скапливались не только живые, но и отмиравшие водоросли и бактерии, образуя детрит, на котором поселялись новые бактерии. Хотя эта экосистема была, по-видимому, единственным оазисом, где процветала жизнь, по уровню биопродуктивности и по степени влияния на физико-химическое состояние атмосферы и океана она стала фактором планетарного значения.

Накануне эдиакария в период 605–580 млн лет назад на Земле произошло мариноанское оледенение (Martin et al., 2000), которое, судя по приведенным данным, плавно перетекло в гаскиерское оледенение. В любом случае это было последнее обширное оледенение, которое распространилось, как полагают, до экватора, вызвав массовое отмирание микробных сообществ. Вслед затем началось очередное потепление, причем оно характеризовалось резким повышением температуры воды в морях. Это вызвало бурный рост и распространение сохранившихся очагов жизни. Эти процессы оказались многократно усилены (по сравнению с подобными прошлыми периодами) влиянием кислородного фактора, способствовавшим развитию аэробного дыхания и созданию озонового экрана. Благодаря этому освоение новых территорий шельфа и накопление биомассы стало развиваться с невиданной раньше скоростью. Жизнь продолжала существовать в форме единственного сообщества – микробных обрастаний или матов на дне морей, но они смогли многократно расширить территории и, используя благоприятные условия, образовать такие огромные скопления биомассы, которые неминуемо должны были привести к качественным изменениям в сообществе. По-видимому, в то время и появились первые эукариоты.

После того как в толщах микробных матов стали в массовом порядке возникать эукариотные клетки, они сразу же оказались в чрезвычайно благоприятных условиях, связанных с теплым климатом и обеспеченностью пищей. Крупные эукариотные клетки, используя механизм фагоцитоза, могли захватывать прокариот и полностью перейти на питание ими. В тот

период это был неисчерпаемый пищевой ресурс, благодаря которому эукариоты могли выживать и неограниченно размножаться.

Результатом крупномасштабной деятельности цианобактерий в то время стало интенсивное отложение карбонатов кальция, которое привело к образованию огромных толщ карбонатных пород, так называемых «кроющих карбонатов». Один из самых молодых «кроющих карбонатов» представлен в Южном Китае в формации Доушантуо, отложения которой происходили после мариноанского оледенения. Именно здесь, в возрастных слоях, соответствующих 580–570 млн лет, были найдены недавно самые ранние представители Metazoa<sup>4</sup> (Chen et al. 2000, 2002, 2004).

## **5. Предпосылки для возникновения многоклеточности в начале эдиакарского периода**

Еще до начала эдиакария на морских мелководьях накопились значительные запасы биоорганики. В принципе даже периодические оледенения не могли вызвать ее разрушение; они только приостанавливали процесс ее накопления, но с потеплением он возобновлялся с новой силой.

Современные геологи и палеонтологи находят в отложениях позднего неопротерозоя, особенно в эдиакарии, остатки микробных матов. Палеоостатки этих образований имеют морщинистую текстуру, которую находят сходной с текстурой слоновьей кожи (Gehling, 1986, 1999; Hagadorn, Bottjer, 1999; Bottjer et al., 2000). Недавно были получены прямые доказательства, что биопленки, состоящие из прокариот, сохранявшиеся в органических образцах, формировали подобную «слоновью кожу» (Steiner, Reitner, 2001). Можно полагать, что в эдиакарии (в силу уже указанных благоприятных условий) развитие сообществ, объединяемых понятием «микробные маты», достигло наивысшего расцвета. В это же время в бактериальных биоценозах возникли простейшие эукариотные одноклеточные формы. Именно они стали в тот период активными потребителями накопленных за миллионы лет биоресурсов, образовав новое (после гетеротрофных бактерий) конечное звено пищевой цепочки.

Л.Н. Серавин и А.В. Гудков (2005), рассматривая вопрос о протозоях, одноклеточных предках Metazoa, считают, что они обладали способностями: а) формировать псевдоподии, перемещаться с их помощью и осуществлять фагоцитоз; б) образовывать реснички и жгутики. На этом основании они делают вывод о том, что непосредственными предками метазойных животных стали некие амебофлагеллатные формы. Не ставя задачей обсуждать этот вывод, стоит обратить внимание на то, что древние дометазойные эукариоты уже обладали двумя способами передвижения и механизмом захвата пищевых частиц, главный источник которых в то время представляли прокариотные клетки. Этого было вполне достаточно, чтобы не только существовать, но и процветать простейшим эукариотам в экологической системе микробных матов.

Используя реснички или псевдоподии, эти клетки активно перемещались вдоль границы раздела биопленки и воды. Обладая уже аэробным дыханием, способностью митотически делиться, пользуясь накопленными пищевыми ресурсами, они получили возможность неограниченно размножаться. Очевидно, что эти условия должны были привести к взрыву численности тогда еще одиночных эукариотных клеток. Так же, как бактерии, они, составляя с микробными матами единое сообщество, могли образовывать огромные скопления, особенно в спокойных местах (например, в закрытых бухтах), где они находились под минимальным воздействием стихийных сил. Именно в местах скоплений простейших были наилучшие условия, где могли появиться первые многоклеточные образования. Они могли возникнуть в основном в результате нарушений механизма расхождения делящихся клеток, отчасти в результате слипаний клеток друг с другом. Последнее свойство, возможно, определялось контактным агрегативным поведением, которое, по мнению Серавина и Гудкова (2003), исходно было присуще гипотетическим предшественникам Metazoa. Это свойство сохранилось у современных протистов – у некоторых инфузорий, амёб, жгутиконосцев, которые, благодаря контактному агрегированию, способны формировать временные многоклеточные «организмы» из десятков и даже

из сотен особей (Simpson et al., 1997; Серавин, Гудков, 2003).

Итак, используя указанные механизмы, одноклеточные организмы эдиакария могли объединяться в многоклеточные образования. Их нельзя еще было назвать Metazoa. Серавин и Гудков (2005) предлагают называть такие объединения предковых гипотетических протистов Prometazoa. На мой взгляд, такие объединения представляли собой просто клеточные конгломераты (см. «Часть II»), поскольку клетки оказывались связанными друг с другом в основном случайно, например, из-за нерасхождения во время их делений. В упомянутых условиях процесс возникновения конгломератов развивался, видимо, очень быстро. Поскольку у простейших не было ни врагов, ни конкурентов, то многие из этих клеточных образований могли выживать, а механизмы образования многоклеточности – закрепляться. Дальнейшее их развитие, видимо, пошло двумя путями.

1. В одних случаях это были небольшие конгломераты, которые, благодаря наличию жгутиков, могли активно передвигаться. Движения эти были первоначально беспорядочны, но со временем работа жгутиков синхронизировалась. Очевидно, именно по этому пути пошло развитие многоклеточных, результатом которого стало возникновение бластеев, а затем и гастреподобных форм. Такие формы возникли в самом начале эдиакарского периода, о чем свидетельствуют раскопки в Венгье в формации Доушаньгуо (см. далее). Эти богатые фосфатами отложения оказались благоприятной средой для консервации нежных мягкотелых остатков первых многоклеточных форм. Несомненно, они существовали и в других местах и входили в состав биоты в течение всего эдиакария, но, видимо, редко создавались условия, чтобы они смогли сохраниться в ископаемом виде.

2. В других случаях могли образоваться конгломераты, состоящие из большого количества клеток. Они возникали, очевидно, в таких местах, где были большие запасы биоорганики. Клетки в этих объединениях, если и передвигались, то использовали для этого аппарат псевдоподий. Подобные конгломераты, имея неиссякаемый источник питания, могли сохранять не-

подвижный образ жизни и за счет постоянного размножения достигать внушительных размеров. Именно таким образом могли возникнуть многоклеточные вендско-эдиакарского типа, которые, по сути, представляли собой скопления клеток<sup>5</sup>. Они питались бактериями, обходясь только внутриклеточным пищеварением, не имея ни специальных органов пищеварения, ни органов чувств. В итоге, когда микробные маты были съедены, эти организмы вымерли. (Подробнее о вендско-эдиакарской биоте *см. ниже*).

### **6. Способы образования бластеев-и гастрееподобных форм в начале эдиакарского периода**

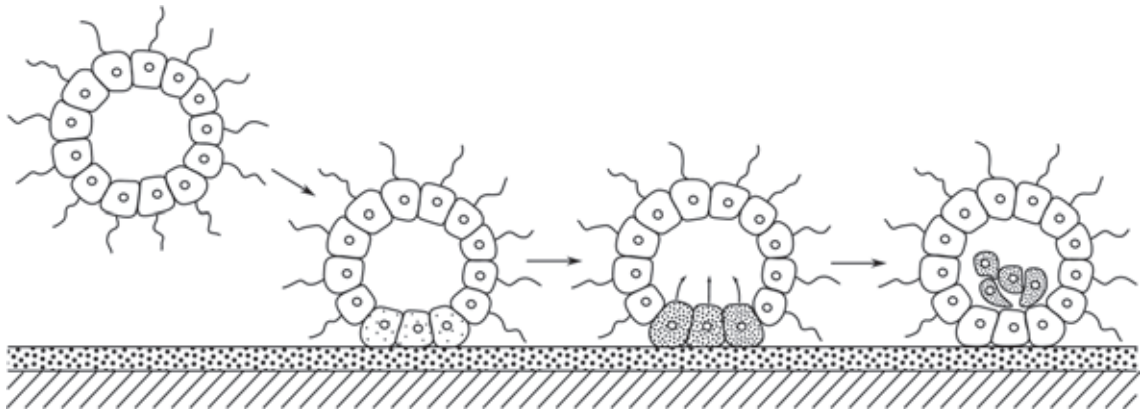
Вернемся к конгломератам 1-го типа, т.е. к тем, которые состояли из небольшого количества клеток и передвигались с помощью жгутиков. Они могли формировать самые причудливые структуры из беспорядочно делящихся клеток, причем большинство таких конгломератов легко разваливалось как само, так и под воздействием разного рода возмущений среды. Возможность сохраниться оставалась у тех из них, которые имели правильные геометрические формы или пропорции и поэтому были более стабильны. Поскольку у клеток в таких образованиях еще не было разделения труда, то все клетки должны были питаться самостоятельно. Наилучшие условия получали конгломераты шаровидной формы, так как находясь в суспензии из бактерий, все клетки могли одинаково хорошо питаться. По-видимому, в таком образовании каждая из клеток стремилась занять наиболее выгодное положение, что приводило к активному выравниванию структуры всей колонии до правильной шарообразной формы. Такие многоклеточные образования были довольно устойчивы и могли уже считаться прообразами многоклеточных организмов. Поскольку у одиночных клеток был развит ресничный аппарат, то, очевидно, что он сохранялся и у всех клеток, объединенных в колонию. Если работа ресничек синхронизировалась, то такую шарообразную однослойную колонию уже можно считать бластеев.

Нетрудно представить, что наличие микробных матов на морском дне могло способствовать

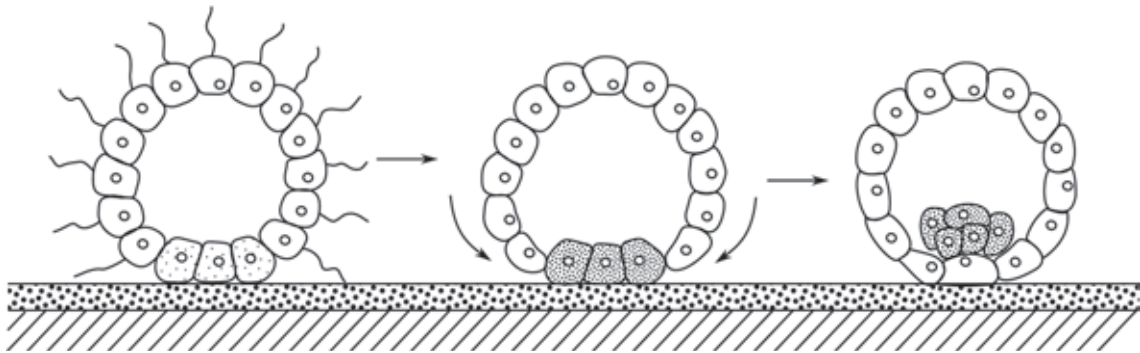
развитию перестроек клеток у шарообразных колоний по типу разных форм гастрюляции. Германский палеонтолог Сейляхер (Seilacher, 1999; см. также Bottjer et al., 2000) постулирует, что возможны были разные стили поведения организмов, связанных с микробными матами. В раскопках в слоях формации Доушаньтоу, Южный Китай, они имели вид инкрустаций или вкраплений в структуру морщинистых образований (Seilacher, 1999). В одних случаях такие организмы (губки, позже – вендобии) внедрялись в мат или прилипали к нему; в других – как бы паслись на матах, сощипывая поверхностный слой без использования всей пленки. Подобный стиль поведения могли выбрать новообразованные шаровидные колонии. Для того, чтобы добывать пищу, они могли опускаться на микробный слой, сцепляясь с ним одним полюсом (Рис. 3). В этом случае пищу могли получать только клетки на нижнем полюсе, соприкасающиеся с бактериальной пленкой. Затем эти клетки, нагруженные пищевыми вакуолями, были способны оторваться и мигрировать внутрь шара. Часть пищи от них, очевидно, могла передаваться смежным, не сцепленным с пленкой клеткам. Таким образом, могла возникнуть однополярная иммиграция. В других случаях клетки нижнего полюса не были способны оторваться от пленки (возможно, перегружались). Тогда голодные клетки верхнего полюса под влиянием пищевых раздражителей могли активно наползть на нижележащие и затем обрастать их, таким образом моделируя движение гастрюляции по способу эпиболии (Рис. 4). Еще в одном варианте клетки нижнего полюса, нагруженные пищевыми вакуолями, могли отделиться от бактериального слоя, в то время как смежные с ними клетки сохраняли пищевую активность и перемещались книзу, к бактериальной пленке.

В результате клетки нижнего полюса вынуждены были мигрировать внутрь колонии, но из-за прочности клеточных контактов не смогли оторваться от соседних клеток, смоделировав таким образом движения инвагинирующей гастрюлы (Рис. 5). Можно предположить, что тот или иной паттерн перемещения клеток в колонии, который имитировал разные способы гастрюляции, мог зависеть от разных факторов: размеров

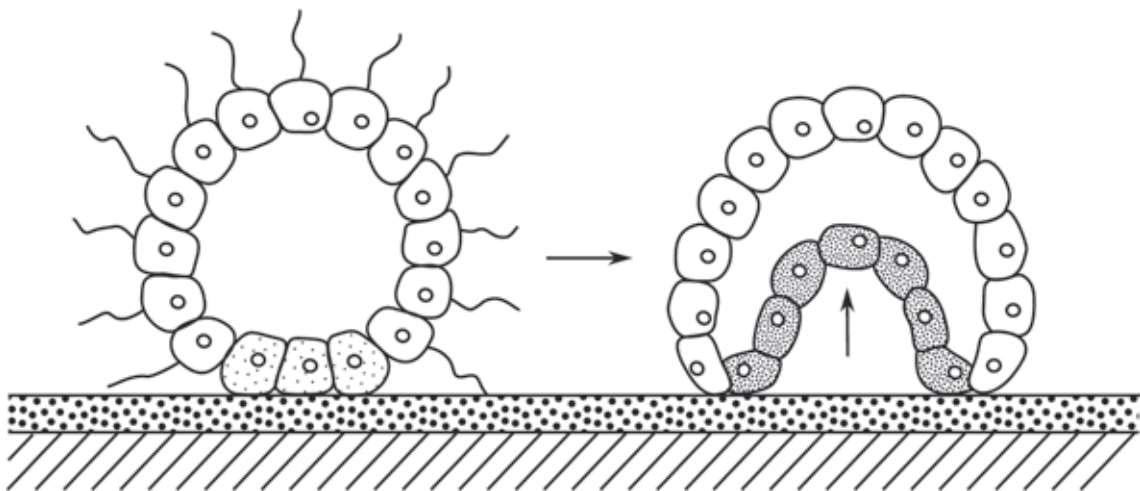




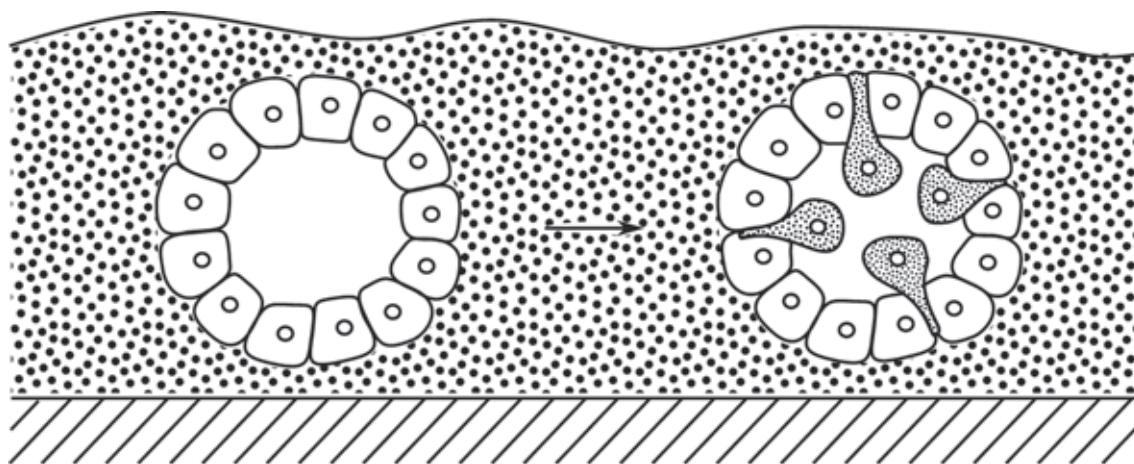
**Рис. 3.** Модель поведения шарообразной колонии клеток, имитирующей гастрюляцию по типу однополюсной клеточной иммиграции, при контакте с поверхностью микробного мата. Пленка микробного мата показана *точечной штриховкой*, поверхностный слой дна – *косой штриховкой*. Пояснения см. в тексте.



**Рис. 4.** Модель поведения шарообразной колонии клеток, имитирующей гастрюляцию по типу эпиболии, при контакте с поверхностью микробного мата. Обозначения те же, что на Рис. 3.



**Рис. 5.** Модель поведения шарообразной колонии клеток, имитирующей гастрюляцию по типу инвагинации, при контакте с поверхностью микробного мата. Обозначения те же, что на Рис. 3. Пояснения в тексте.



**Рис. 6.** Модель поведения шарообразной колонии клеток, имитирующей гастрюляцию по типу многополюсной клеточной иммиграции при погружении в суспензию прокариотных клеток микробного мата. Обозначения те же, что на Рис. 3.

колонии, состояния субстрата, прочности клеточных контактов и т.п. Возможно, что при гастрюляции типа иммиграции или эпиболлии клетки в колонии просто слипались, и поэтому они могли легко оторваться от смежных клеток. В то же время поведение клеток по типу клеточной инвагинации могло быть объяснено более прочными связями клеток в колонии, возможно, образованием специальных клеточных контактов.

В некоторых случаях клетки не взаимодействовали с поверхностной пленкой мата, а погружались полностью в суспензию из бактерий. При этом все клетки фагоцитировали, но наиболее нагруженные вакуолями могли отрываться из разных частей шара и выходить внутрь: таким образом могла возникать многополюсная иммиграция (Рис. 6). Вряд ли здесь можно говорить о том, что один способ гастрюляционных преобразований возник раньше, а другой позже: они могли возникать одновременно.

Итак, из устойчивых сочетаний клеток в конгломератах, из которых наиболее перспективными могли быть шаровидные образования, постепенно возникли вначале blastula- а затем и гастрюлоподобные формы. Достаточно быстро их численность достигла огромных значений. Об этом говорят раскопки в слоях формации Душаньтуо, относящихся к 580–570 млн лет назад. Здесь в фосфоритных отложениях, которые были на 25–35 млн

лет старше кембрия, обнаружено множество ископаемых многоклеточных. Удивляет необычайно высокая концентрация этих форм Metazoa. На одном срезе образцов породы можно увидеть десятки яиц, эмбрионов на разных стадиях развития, губок, но все они были микроскопическими по размерам (Chen et al., 2000, 2002). Авторы считают, что найденные ими ископаемые остатки, скорее всего, относятся к книдариям, хотя неясно, как можно различить в фоссилизированных остатках эмбрионов (даже если они являются реальными) двух- или трехслойную организацию. Факт огромного скопления ископаемых остатков в слоях Душаньтуо может быть объяснен двумя обстоятельствами: 1) отсутствием ограничений в пищевых ресурсах у возникших многоклеточных организмов этого периода; 2) отсутствием утилизаторов этих многоклеточных в виде бактерий-сапрофагов или хищников: скорее всего, ни тех, ни других еще не существовало.

Следует отметить, что Чен и соавторы (Chen et al., 2002) также ставили вопрос о микробных коврах как о накопленных в то время и неиспользованных, непочатых (untapped) пищевых ресурсах. Они считали, что вопрос об этих ресурсах ждет своего осмысления в эволюционном плане, однако эту идею они не стали разрабатывать.

Морское дно мелководий в эдиакарском периоде характеризуется хорошим развитием микробных ковров и отсутствием заметных



следов биологической деятельности многоклеточных организмов в подстилающих осадочных слоях; если таковые встречаются, то они имеют микроскопические размеры – до 1, редко – до 5 мм в ширину (Valentine, Jablonski, 2003). Однако в кембрийских морских мелководьях микробные ковры встречаются все реже и реже (Nagadorn, Bottjer, 1997, 1999), зато осадочные слои сильно изрыты ходами, укрытиями, норами (в том числе вертикальными), причем размеры следов могут измеряться в сантиметрах (Droser et al., 1999). Отмечая резкое увеличение следов биологической активности в субстратных слоях бывшего морского дна, в местах, где сохранились остатки микробных матов, авторы называют этот период субстратной и даже аграрной революцией (Bottjer et al., 2000). Они полагают, что такая аграрная революция явилась подготовкой к «кембрийскому взрыву». На самом деле главные события, связанные с подготовкой «кембрийского взрыва», эволюционных процессов, скорее всего, уже свершились.

## 7. Ископаемые остатки животных эдиакарского периода

*«Эдиакарские животные по большей части являются проблематичными, но правильно поняты они обеспечат историческое доказательство относительно инициации «кембрийского взрыва», инициация которого может предшествовать фауне кембрия всего около 15 млн лет.»*

S. Conway Morris (2006)  
Phil. Trans. Royal Soc. B. 361: 1078

Эдиакарский период как особый геологический период, характеризующийся новыми фаунистическими открытиями, был выделен относительно недавно: он завершает поздний неопротерозой и предшествует кембрию (см. Табл. 3). Начиная с середины XX века и по настоящее время раскопками в разных географических точках Земли в слоях позднего неопротерозоя были обнаружены представители животной фауны того времени. Среди них выделяются по своеобразию две группы, которые принято определять, как 1) вендско-эдиакарскую и 2) венгьянскую биоты. Первая из них была най-

дена и описана раньше, чем вторая. Однако вендско-эдиакарская биота относится к слоям, имеющим возраст 565–543 млн лет, и является более молодой, чем биота Венгьяна, которая представляет самых первых из многоклеточных животных, известных в истории Земли. Они были обнаружены 10–15 лет назад в слоях формации Доушаньтуо, близ Венгьяна, южный Китай, возраст которых был определен равным 580–570 млн лет. Рассмотрим их в той очередности, в которой они были открыты и описаны.

### ***Вендско-эдиакарская биота***

В 1947 г. в области Эдиакар, Южная Австралия, в пластах песчаников были обнаружены следы и отпечатки ископаемых многоклеточных организмов. Первоначально они были датированы возрастом от 700 до 650 млн лет. Ранние работы по установлению родства эдиакарской биоты были выполнены в основном австралийскими зоологами. Спригг (Sprigg, 1947, 1949), документировавший обилие дисковидных ископаемых в Эдиакаре, приписывал их к «медузоидным» на основании их округлой формы и присутствия радиальных и концентрических элементов (Рис. 7).

М. Глесснер (Glaessner, 1958, 1984), исследовавший эту фауну, считает, что она включает несколько десятков видов очень разнообразных многоклеточных животных, и разделяет предположение Спригга, что эдиакарские таксоны могут быть связаны родством с существующими типами морских животных. Большинство форм напоминает кишечнополостных: среди них были описаны и медузоподобные организмы, и сидячие формы полипов, которые в реконструкциях похожи на современные кораллы альционарии или на морские перья. Из описаний эдиакарской фауны следует также, что здесь существовали червеобразные животные, причисляемые к типам плоских и круглых червей. Другие виды были интерпретированы как предки членистоногих и иглокожих (Рис. 8). Глесснер считал, что эдиакарскую биоту можно рассматривать как след «зарождения самых ранних животных» (Glaessner, 1984).

Формы животных, напоминающие эдиакарскую фауну, позже были обнаружены на Русской и Сибирской платформах, что дало



Рис. 7. *Medusinites*, прикрепленный слоевищный диск (Южноавстралийский музей, Аделаида, Австралия, образец P13785-6). Масштаб 2 см.



Рис. 8. Реконструкция сообщества эдиакарских организмов на дне протерозойского моря. 1–10 – кишечноротовые (1 – *Ediacara*; 2 – *Beltanetta*; 3 – *Medusinites*; 4 – *Mawsonites*; 5–6 – *Cyclomedusa*; 7 – *Conomedusites*; 8 – *Rangea*; 9 – *Arborea*; 10 – *Pteridinium*); 11–14 – плоские и кольчатые черви (11 – *Spriggina*; 12–14 – *Dickinsonia*); 15–16 – членистоногие (15 – *Parvancorina*; 16 – *Praecambridium*); 17 – иглокожее *Tribachidium*; 18 – шарообразные студенистые организмы. (По: Иорданский, 2001).

основание Б.С. Соколову (1952) выделить поздний неопротерозой как самостоятельный период, назвав его вендским (по имени древнего славянского племени вендов).<sup>6</sup>

Позднее палеонтологи открыли ископаемых, также причисленных к фауне эдиакария, в Канаде (Ньюфаундленд), в Южной Африке (пустыня Намибии) – всего более чем в 30 местах на всех континентах, кроме Антарктиды.

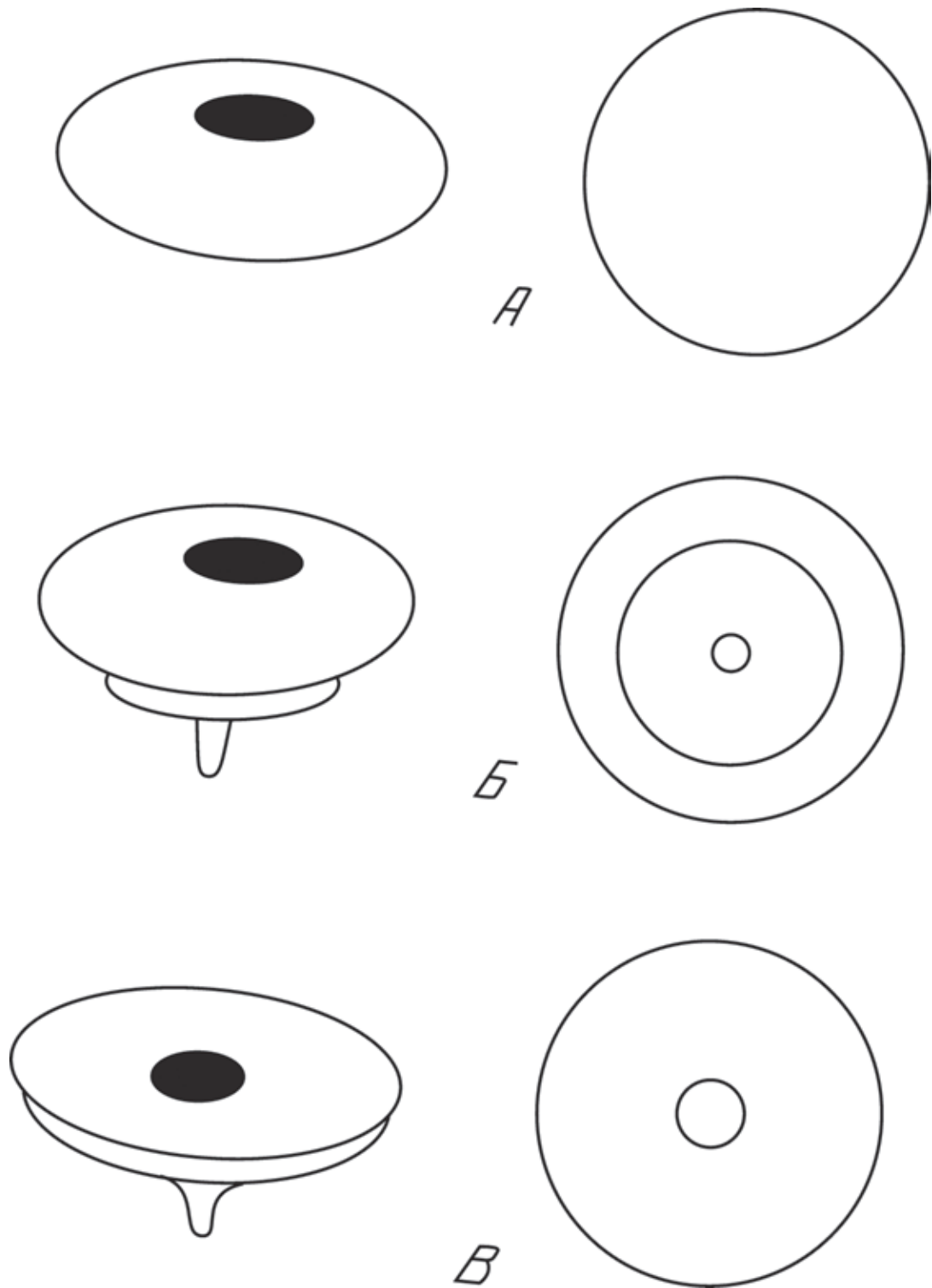
Первоначально, как и находки эдиакария, они датировались возрастом 700–650 млн лет. Позже была сделана передатировка, основанная на новых радиометрических методах, которая значительно сократила их возраст. Теперь время существования вендско-эдиакарской фауны ограничивается датами: 565 млн лет, когда они впервые появились, а исчезли они примерно 543 млн лет назад, т.е. в начале кембрия (Grotzinger et al., 1995; Erwin, Davidson, 2002). Примечательно, что все представители этой фауны были лишены твердого скелета<sup>7</sup>, т.е. состояли только из мягких тканей.

Как в Эдиакаре, так и в других отложениях эдиакарского времени наибольшее число остатков метазойных животных исследователи относят к типу кишечнополостных, причем имеется в виду не столько систематическое положение этих организмов, сколько уровень их организации. М.А. Федонкин, который суммировал данные описаний вендской фауны на 1985 г., насчитал 60 родов и 75 видов кишечнополостных и лишь 16 родов и 21 вид животных других типов. По его мнению, «венд был поистине периодом бурного расцвета и господства кишечнополостных» (Федонкин, 1987, стр. 62). Наиболее многочисленную и разнообразную группу вендских кишечнополостных составляют формы, для которых чаще всего характерны округлые очертания, крайне простое строение, отсутствие морфологически оформленных радиальных элементов, а если они и наблюдаются, то, как правило, весьма многочисленны и неупорядочены. Самыми примитивными среди них являются седентарные *Nemiana* и *Bertanelliformis*. *Nemiana*, которые имеют форму выпуклых дисков (Рис. 9а), встречаются, как правило, группами или колониями, сплошь покрывая поверхности пластов песчаников на протяжении многих метров. Иногда они расположены настолько тесно

(Рис. 10), что образуют подобие многоугольных ячеек (Палий, 1976). Трудно представить себе, что такое обилие сидячих организмов могло бы существовать, если бы они не имели мощной пищевой базы!<sup>8</sup>

Несмотря на массовый материал, изучавшийся в шлифах, у немиан не было обнаружено каких-либо радиальных элементов в виде перегородок, щупалец и т.п. Наиболее крупные экземпляры немиан иногда демонстрируют тончайшие концентрические бороздки, регулярно покрывающие дорсальную сторону тела. Можно предположить, что подобная структура возникала самопроизвольно, поскольку сохранить форму мягкого тела цельной по мере увеличения его размеров значительно сложнее, если оно не подвергнется физической структурированности. *Bertanelliformis* также встречается в массовых количествах и представляет собой выпуклые дисковидные слепки с плоской центральной частью и тонкими концентрическими морщинками по периферии. О наличии рта и соответственно об оральной стороне сведений нет.

Среди отпечатков Metazoa эдиакарского периода часть форм была классифицирована как билатеральные организмы. Наиболее просто устроены несегментированные организмы: они имеют плоскую листовидную форму гладкого тела без наличия придатков. Не имея никаких медианных структур, они показывают довольно правильную билатеральную симметрию и, возможно, представляют, по мнению исследователей, отпечатки древнейших турбеллярий. Среди них описана *Platipholinia pholiata*, достигающая 7 см в длину и 3.0–3.5 см в ширину, найденная на Зимнем берегу Белого моря (Федонкин, 1985). Однако большинство отпечатков организмов, которых относят к вендским Bilateria, являются сегментированными или метамерными формами. Их квалифицируют обычно как предшественников Articulata. Характерной чертой для вендских артикулят, однако, является необычное расположение метамеров с правой и левой сторон: оно не супротивное, как это свойственно современным формам, а чередующееся (Федонкин, 1985; 1987). Такую метамерию иногда называют псевдометамерией. Предполагается, что чередующееся расположение полусегментов свидетельствует о крайней архаичности этих



**Рис. 9.** Наиболее примитивные формы, описываемые как кишечнополостные класса Cyclozoa. А – *Nemiana simplex* Palij, Б – *Tiraziana disciformis* Palij, В – *Paliella patelliformis* Fedonkin. Слева – реконструкция, справа – аборальная сторона. (По: Федонкин, 1987).



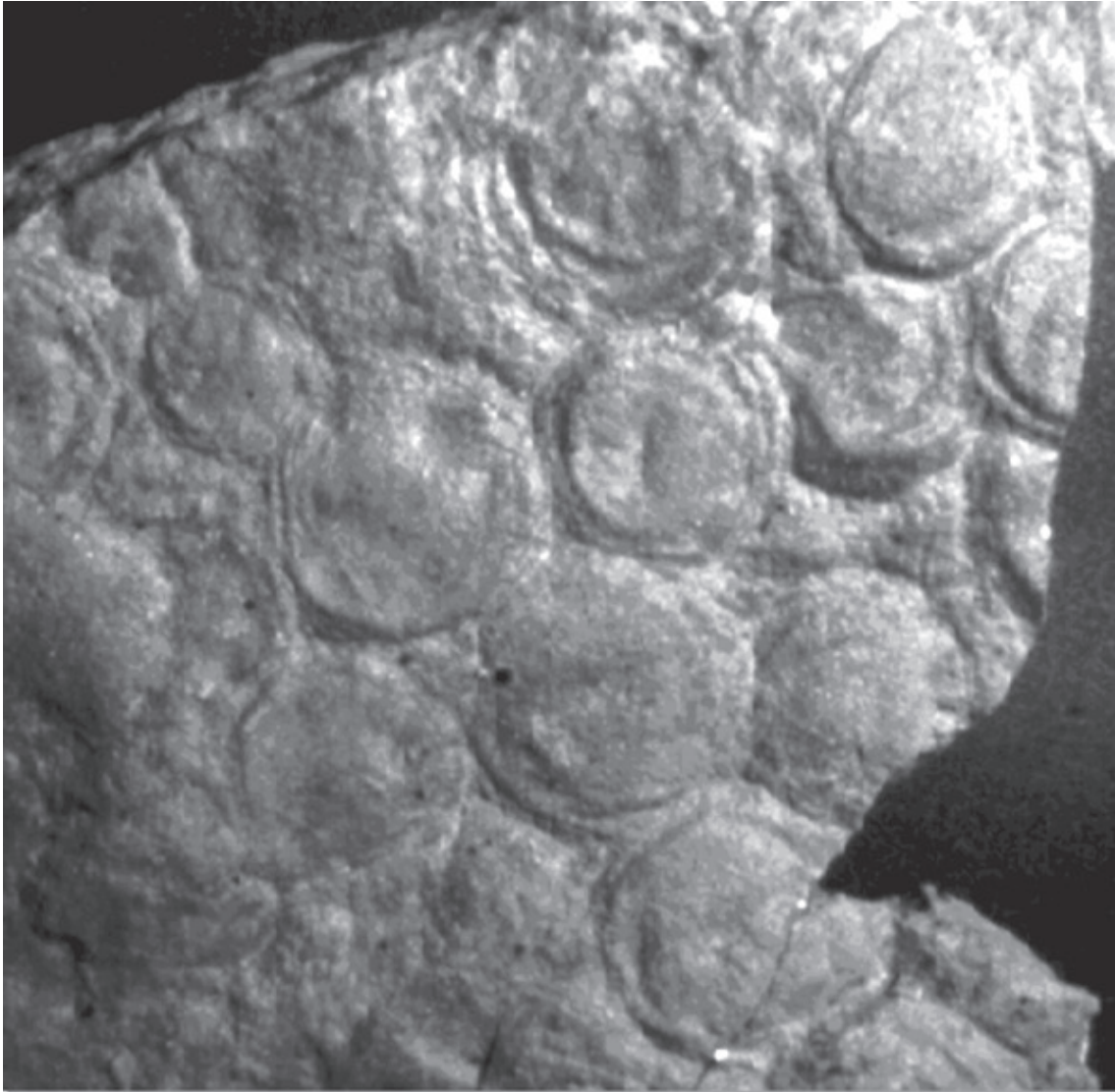


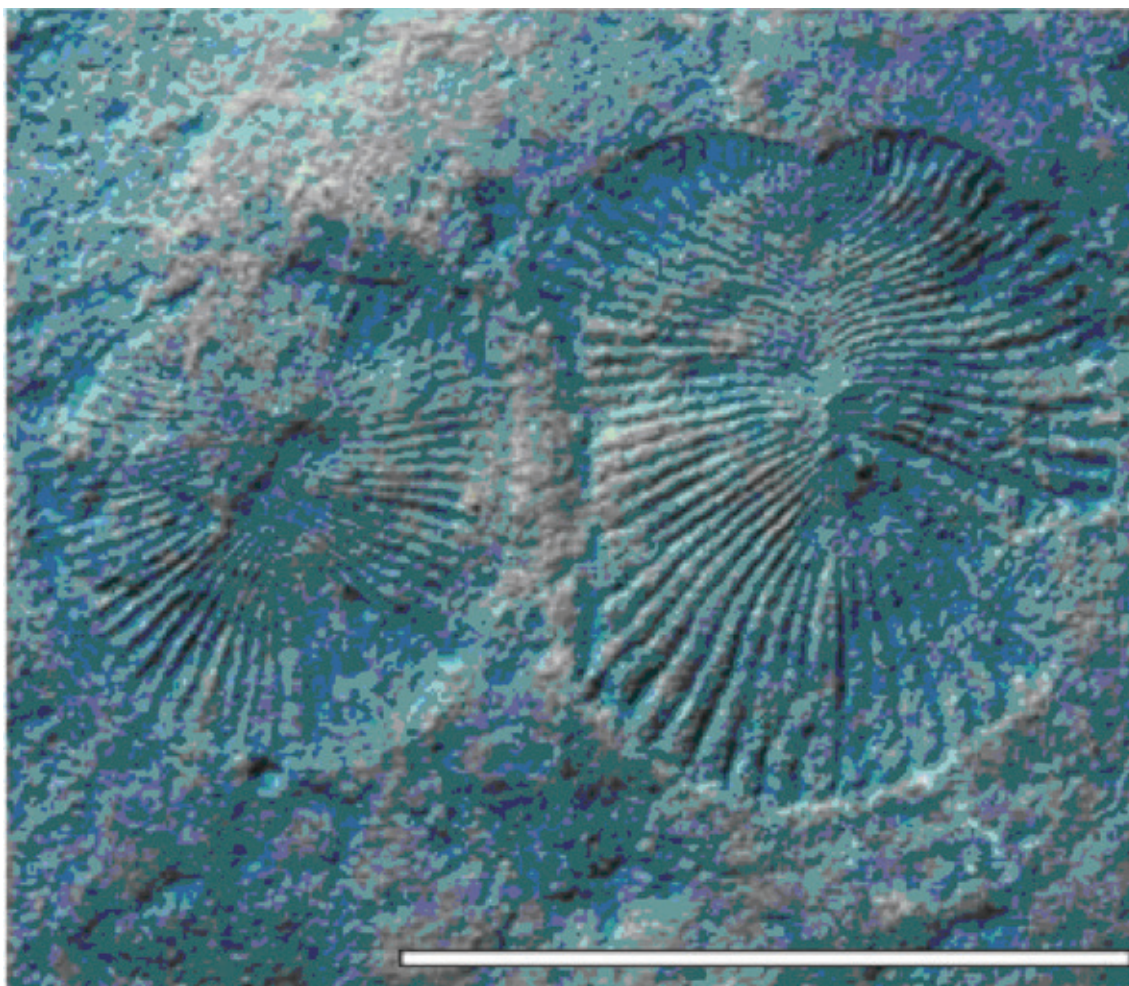
Рис. 10. *Nemiana* встречается всегда плотными скоплениями. Данное скопление найдено на Зимнем берегу Белого моря.

организмов, которые, возможно, представляют слепую ветвь эволюции, один из «экспериментов природы» на пути к настоящим Articulata.

Среди вендских сегментированных форм наиболее распространенным является род *Dickinsonia* Sprigg (Рис. 11). В числе представителей этого рода встречаются гигантские формы, достигающие 1 м в длину. Отмечается, что дикинсонию отличает хорошо выраженная билатеральная симметрия и очень тонкое листовидное тело толщиной не более 3 мм (Федонкин, 1987). Однако у них не выявлены

ни органы чувств, ни репродуктивные органы, отсутствует анус. Отсутствуют также органы дыхания, которое, по-видимому, осуществляется через покровы тела. Не исключено, что метамерией, которая у дикинсонии является чередующейся, охвачены лишь покровы тела, и это явление можно объяснить стремлением увеличить поверхность дыхания (Термье, Термье, 1976).

Не менее загадочной среди метамерных вендских форм является *Spriggina*, причисляемая к кольчатым червям (Рис. 12). Главной



**Рис. 11.** Отпечаток двух особей *Dickinsonia costata* Sprigg (Эдиакар, Австралия). На нижней поверхности утрамбованного штормами и окаменевшего песчаного слоя заметна бугорчатая структура поверхности ложа – вероятные отпечатки микробного мата (Южноавстралийский музей, Аделаида, Австралия, образец P13760. Масштаб: 5 см).

особенностью этого вида является несегментированная часть тела подковообразной формы, которую описывают как голову, что дает основания сблизать *Spriggina* с членистоногими Trilobitomorpha (Glaessner, 1958). Другие из эдиакарских видов интерпретированы как предки членистоногих (*Vendia*, напоминающая трилобитов) (Рис. 13) и иглокожих (*Tribachidium* с телом дисковидной формы), однако ни у кого из них не были выявлены признаки, которые бы убедительно свидетельствовали о приписываемом им филогенетическом статусе.

В вендских отложениях в районе Белого моря были обнаружены остатки свыше 30 видов животных, причем размеры некоторых из них

достигали более 0.5 м. Среди них были описаны не только вероятные кишечнополостные, но и плоские и кольчатые черви, членистоногие и иглокожие. Кроме самих организмов, в образцах породы находили возможные следы деятельности животных в виде отпечатков, следов в грунте, фекальных остатков. Недавно в отложениях на Зимнем берегу Беломорья, в районе Усть-Пинеги, М.А. Федонкиным были сделаны находки, которые, как предполагается, поддерживают идею существования вендских моллюсков. Были найдены 35 особей взрослого билатерального животного, названного *Kimberrela* (Fedonkin, Waggoner, 1997). Они датируются возрастом 555.3 млн лет (Martin et





Рис. 12. *Spriggina flouderesi* Glaessner, 1958 (Южная Австралия). Идентифицируется как вендобионт аннелидного типа. Несегментированная голова в правой части отпечатка. Сегменты связаны с центральной осью. Длина около 3 см.

al., 2000). *Kimberella* достигала длины 10.5 см, предположительно имела блюдцевидную одностворчатую раковину, вела донный образ жизни и напоминала моллюска (Рис. 14). В докембрийских отложениях того же времени в Беломорье и Австралии были найдены следы в виде бороздок, сделанные на морском дне приспособлением типа радулы, которым, возможно, обладали моллюски, подобные *Kimberella* (Fedonkin, Waggoner, 1997). Некоторое время назад, до открытия *Vernanimalcula* (Chen et al., 2004), считали, что *Kimberella* представляет собой самое старое трипобластическое билатеральное животное, ведущее ползающий образ жизни Kimberell<sup>9</sup> (Martin et al., 2000).

Попытки М. Глесснера, М. Федонкина и многих других рассматривать эдиакарских ископаемых как прямых предшественников ныне существующих типов и, более того, находить у них характерные для этих типов признаки, наталкиваются на ряд странностей, с которыми специалисты встречаются, когда описывают эдиакарских животных. Например, у таких организмов, как *Dickinsonia* и *Spriggina*, не выявляется ничего, что бы напоминало о наличии у них такого рода анатомических признаков, как глаза, рот, анус, органы пищеварения. Не имеется доказательств, что вендобионты обладали свойствами мобильности – большинство таксонов было постоянно прикреплено к морскому дну<sup>10</sup>. Также не обнаружено, что они

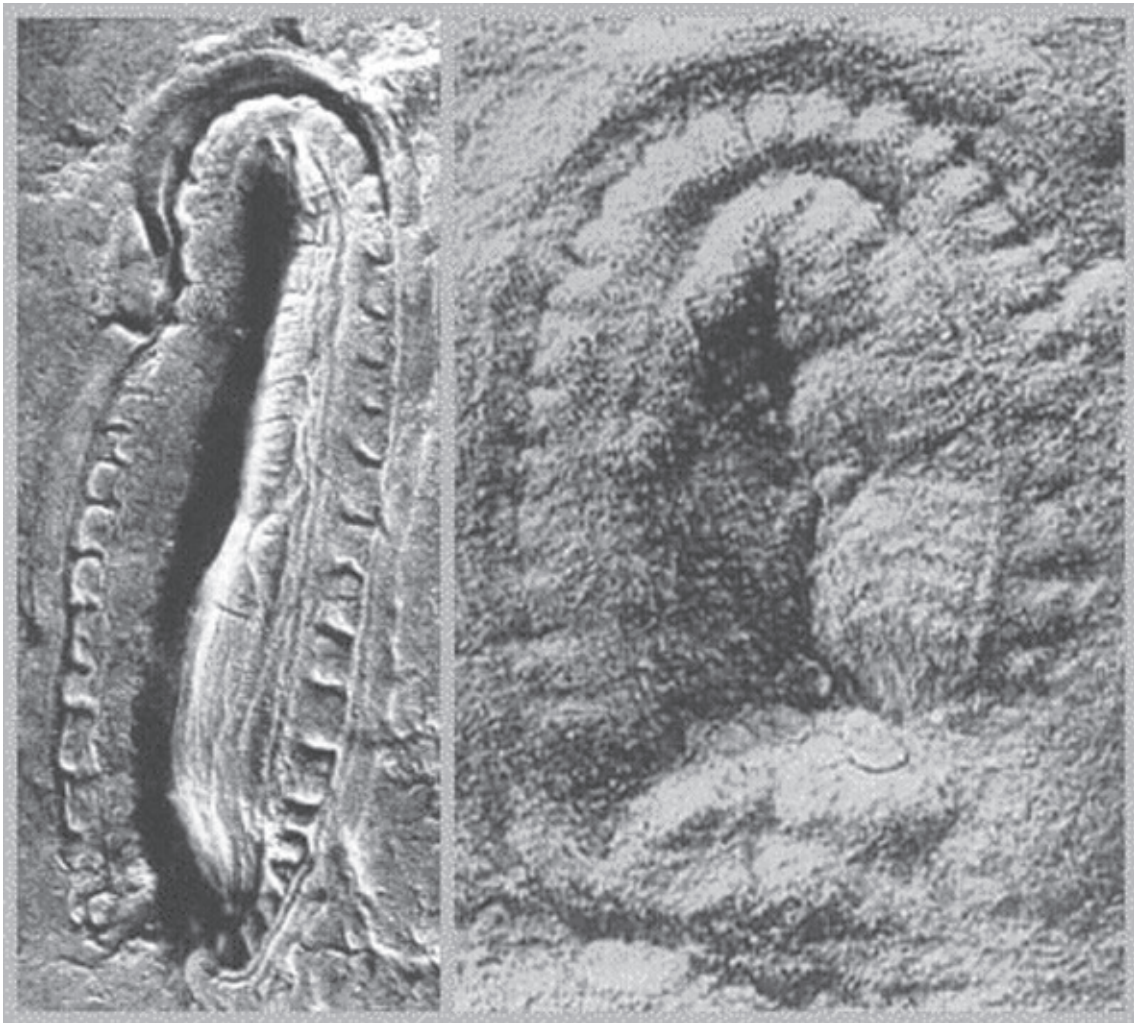
имели какие-либо средства защиты<sup>11</sup>: помимо того, что они не имели никаких твердых тканей, они не рыли нор и укрытий в грунте, они не имели также средств для того, чтобы питаться крупными частицами или заниматься хищничеством<sup>12</sup>.

По этой причине многие палеонтологи даже сомневаются, что эти организмы являются животными (Valentine, Erwin, 1987). Зейлахер (Seilacher, 1984, 1989) предположил, что эдиакарская фауна не только не имела аналогов в мире существующих ныне типов, но и в целом отличалась совершенно особой организацией: он назвал ее «странной фауной». По его мнению, все докембрийские формы эдиакаро-вендской фауны имеют единообразное строение, которое резко отличает их от современных организмов: все они представляют тонкие уплощенные образования, похожие на ленту или пленку, иногда немного вздутую, напоминая надувной матрац. У них отсутствуют какие-либо признаки, указывающие на наличие рта или кишки. По Зейлахеру эти организмы, будучи плоскими и тонкими, поглощали кислород и растворенные в воде питательные органические вещества прямо через покровы. В этой ситуации им не были нужны ни рот, ни органы пищеварения или дыхания. К сожалению, при этом не указывается, какого типа питательные вещества были растворены в окружающей морской воде и какой насыщенности бульон должна была представ-





**Рис. 13.** *Vendia*. Напоминает сегментированных трилобитоподобных артропод. Число сегментов в среднем 5–6, причем они тем больше, чем ближе находятся к предполагаемой голове (*вверху*). (По: Иванцов, 2001).



**Рис. 14.** Особи *Kimberella* из Усть-Пинежской формации (Зимний берег Белого моря). *Слева:* хорошо сохранившаяся особь (длина тела около 10 см) с депрессией в центральной части. *Справа:* мелкая особь (около 2.5 см) с хорошо сохранившимися первичными признаками. (По: Fedonkin, Waggoner, 1997).

лять эта вода, чтобы обеспечить существование эдиакарских организмов.

Зейлахер полагает, что план и особенности строения эдиакарских животных отражает направление эволюции на укрупнение размеров тела. Однако этот путь, по которому пошло развитие бесскелетных животных эдиакария, оказался «неудачным экспериментом». В качестве обоснования возможности этого пути развития на увеличение размеров тела были использованы математические расчеты. Площадь поверхности тела и его объем связаны с его длиной такой зависимостью: увеличение поверхности тела происходит как длина в

квадрате, а объем растет как длина в кубе. Из-за этого по мере роста размеров тела удельная поверхность уменьшается. У современных животных, которые развиваются в основном трехмерно, а не двухмерно, дефицит поверхности преодолевается за счет развития внутренних органов, имеющих большую разветвленность (легкие) или складчатость (кишечник) и т.п. Зейлахер предполагает, что тенденция увеличения размеров тела у эдиакарских организмов пошла по пути развития плоских форм типа ленты, у которых объем растет незначительно и удельная поверхность сохраняет высокие значения. В



качестве иллюстрации, представляющей реальность такого пути, по которому может происходить увеличение размеров тела, указывается на развитие плоских форм у некоторых крупных паразитов.

Чтобы выйти из затруднений в интерпретации странностей эдиакарской фауны, было выдвинуто предположение, что ископаемые остатки этой фауны относятся не к животным, а к лишайникам. Автор этой идеи (Retallack, 1994) считает, что крупные тела (до 1 м в поперечнике) могли быть только сидячими, получавшими питание от фотосинтезирующих симбионтных водорослей; на это уже указывал и характер роста эдиакарских форм<sup>13</sup>.

И все-таки, видимо, нет необходимости прибегать к столь экзотическим трактовкам в отношении эдиакаро-вендской фауны. По-видимому, эти довольно условные организмы, обитая на микробных матах, питались бактериями, обходясь только внутриклеточным пищеварением, не имея ни специальных органов пищеварения, ни органов чувств. Можно предположить, что большинство этих организмов обладало строго симметричным телом, в котором могли происходить процессы дифференциации<sup>14</sup>. Возможно, на основе актина у них стали появляться мышечные волокна, что позволяло им передвигаться на небольшие расстояния после выедания бактериального слоя под ними (Seipel, Schmidt, 2005, 2006). Они могли даже развить приспособления типа радулы, чтобы соскребать бактериальную пленку со дна, о чем свидетельствуют отпечатки следов, сохранившихся в вендских осадочных породах (Fedonkin, Waggoner, 1997; Martin et al., 2000; Erwin, Davidson, 2002). В крупных организмах могли возникать специализированные белки, которые вовлекались в образование перегородок (метамеров) с целью сохранения целостности формы растущего тела. Тем не менее этот путь развития в конце концов оказался тупиковым, или «неудачным экспериментом».

Возникает резонный вопрос: возможно ли существование животных, у которых бы отсутствовали такие жизненно необходимые органы или системы как система пищеварения? В современном мире мы находим примеры таких животных. Речь идет, конечно, о паразитических организмах. Ряд плоских червей

и нематод, ведя паразитический образ жизни, чрезвычайно упростили свою организацию, редуцировав полностью (или частично) многие функциональные системы и органы. К таковым относятся органы чувств, нервная и пищеварительная системы. Наибольшего регресса в этом отношении достигли ленточные черви, или цестоды, которые живут в полости тела как беспозвоночных, так и позвоночных. У них полностью отсутствуют органы чувств и пищеварительная система. Находясь в кишечнике другого животного, цестоды перестают самостоятельно захватывать и переваривать пищу. Они всасывают всей поверхностью тела пищу хозяина, переведенную в растворенное состояние его пищеварительными ферментами (Догель, 1975). Имея постоянный, почти неограниченный источник пищи в виде соков и тканей хозяина, паразитические организмы могут процветать без пищеварительной системы и органов чувств. Нельзя ли эту модель реальных паразитических организмов сопоставить с эдиакарской фауной? Действительно, сходство тех и других просто поразительно. Как паразиты, так и эдиакарские организмы имеют преимущественно плоские формы<sup>15</sup>. У тех и других отсутствуют жизненно важные органы, и это сходство можно объяснить тем, что у них не было необходимости заниматься поисками пищи. Они имели ее в неограниченных количествах, просто плавая или купаясь в пищевых продуктах. У паразитов ими являются ткани и растворенные вещества хозяина. Вендско-эдиакарские организмы, находясь в кущах бактериально-водорослевого слоя, могли также обходиться без органов чувств и пищеварительной системы, захватывая бактерий всеми клетками поверхности тела, используя для этого механизмы фагоцитоза. Если отсутствие многих указанных жизненно важных органов у этих докембрийских животных подтвердится, то это будет самым убедительным доказательством в пользу той роли, которую сыграли микробные маты для развития многоклеточности и в подготовке кембрийского взрыва<sup>16</sup>.

### ***Раскопки в южном Китае***

Еще более сенсационные открытия, касающиеся эдиакария и раннего кембрия, были

сделаны в конце 90-х годов прошлого–начале этого века в южном Китае. Они заставляют критически переоценить историю возникновения и первых этапов эволюции многоклеточных, в том числе по-новому взглянуть на причины «кембрийского взрыва».

Поскольку находки последних лет палеонтологов, геологов, палеоклиматологов и других специалистов в Южном Китае оказались очень важными и изменили наши представления о процессах эволюции животных не только в периоде кембрия, но и в позднем неопротозое, то имеет смысл привести диаграмму для этих периодов, на которой отмечены самые важные фаунистические и климатические открытия этих периодов, сопоставленные с новейшими геохронологическими датировками (Рис. 15).

После каждого глобального оледенения второй половины неопротозоя [специалисты насчитывают до 3–4 таких оледенений – Hoffman et al., (1998), Hyde et al., (2000)] наступал «оранжерейный» эффект, так как вулканические выбросы углекислого газа в атмосферу доводили его концентрацию до точки, когда температура на планете поднималась, лед таял и наступал засушливый период. Потепления сопровождались обильными выпадениями в море в виде осадочных отложений карбонатов кальция. Одной из самых молодых «карбонатных чаш»<sup>17</sup> является свита Доушаньюто.

Осадочные пласты, возникшие в периоды неопротозоя и кембрия в Южном Китае, считаются одними из самых привлекательных мест для сбора материалов о самых ранних этапах эволюции животного мира. Уже более 25 последних лет здесь были сделаны невероятные открытия ископаемых остатков, среди которых особо важное место заняла венгьянская фауна, обнаруженная в свите Доушаньюто в районе г. Венгьян, провинция Гуанчжоу, и имеющая возраст около 580 млн лет.

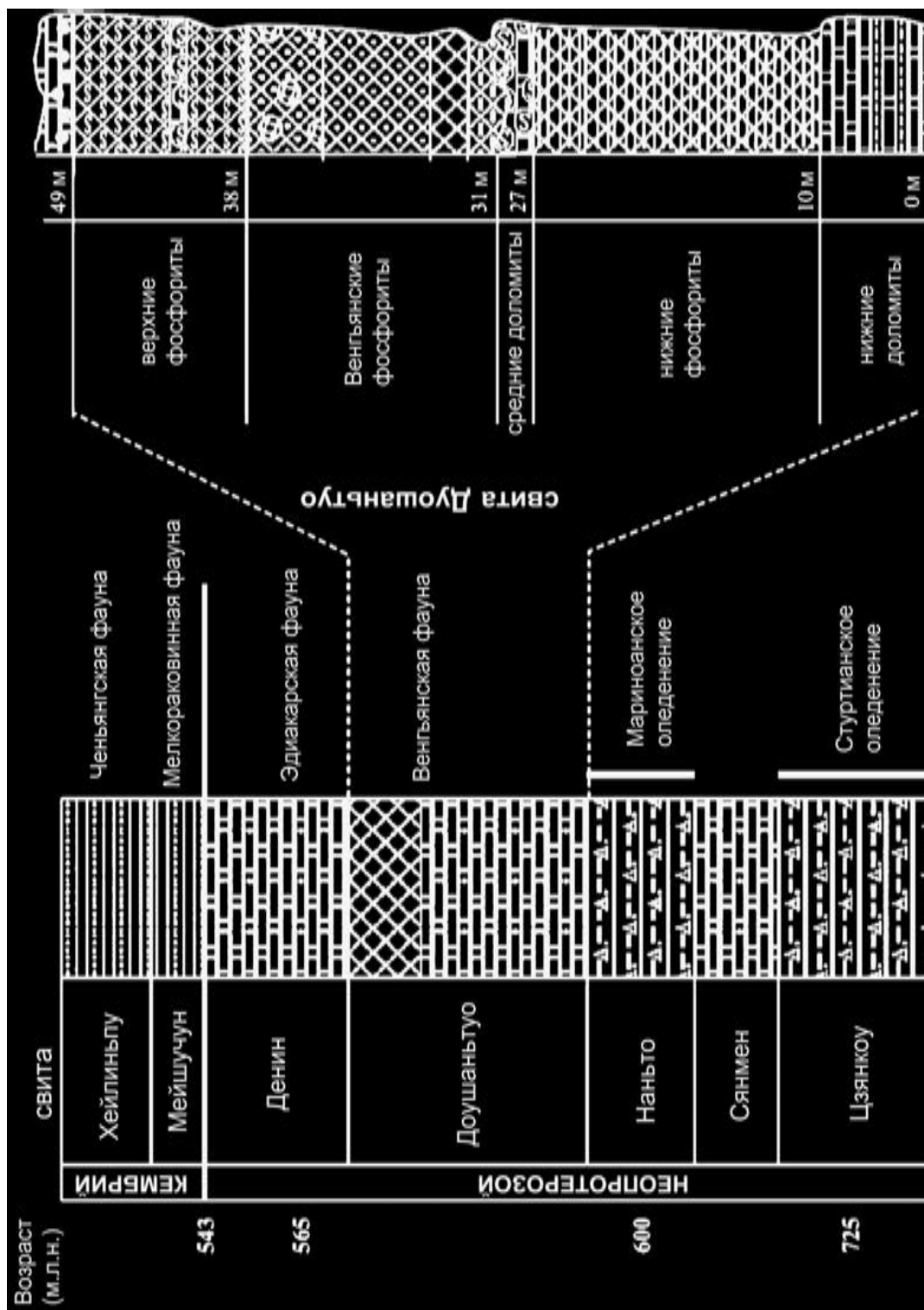
В 1998 г. две группы палеобиологов сообщили о нахождении здесь ископаемых с хорошо сохранившимися мягкими тканями. В отложениях Доушаньюто были обнаружены скопления многоклеточных организмов, в том числе билатерального типа. Среди них – крошечные губки и кишечнополостные, а также микроскопические яйца и эмбрионы. Порода, в которой сохранились представители данной

фауны, состоит по большей части из фосфата кальция (апатита), который постепенно заместил исходные мягкие ткани животных, сохранив их структуру.

Возраст найденных здесь ископаемых оценивается между 580–570 млн лет (Xiao et al., 1998, 2000 a, b; Chen et al., 2000, 2002), т.е. они предшествовали не только кембрийскому периоду на срок 25–35 млн лет, но также времени существования вендско-эдиакарской фауны, хотя и менее значительно (не более 10–15 млн лет).

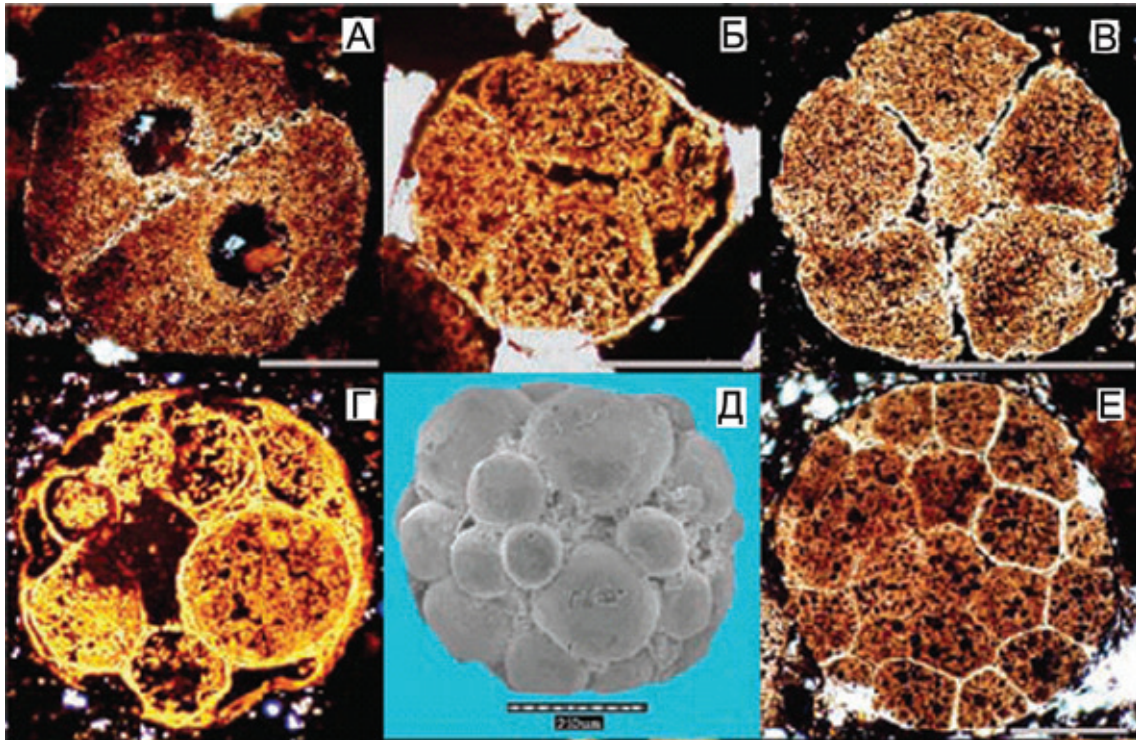
Техническая часть работы состояла в том, чтобы собрать образцы окаменевших фосфатов, затем распилить их с помощью специальной техники на множество пластин – достаточно тонких (толщиной 30–50 мкм) и настолько отшлифованных, чтобы они стали достаточно прозрачными для просмотра под микроскопом. Группой Чена (Jun-Yuan Chen), палеонтолога Академии наук КНР, Эрика Дэвидсона (Davidson), молекулярного биолога Калифорнийского технологического института, и других специалистов были произведены и тщательно изучены более 10 тысяч шлифов. Самое важное, что в срезах содержались мириады различных мелких объектов ( $\leq 200$  мкм) с четкой клеточной структурой, которые очень напоминали яйца и эмбрионы современных кишечнополостных. Большинство из них были переведены в цифровые изображения с помощью специальной фототехники.

Свита Доушаньюто представляет собой одно из фосфатных отложений периода позднего протозоя, который следует сразу за всемирным мариноанским оледенением и завершается на границе докембрия/кембрия, соответствующей возрасту 543 млн лет. Как уже отмечалось, сейчас этот период с 2004 г. предложено называть эдиакарским, и его начало примерно совпадает с образованием свиты Доушаньюто. По оценкам Ли с соавторами (Li et al., 1998), возраст ее составляет около 580 млн лет. Свита Доушаньюто образована морскими отложениями, содержащими фосфатно-доломитные последовательности. Она состоит примерно на 30% из минерального фторапатита  $[\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}]$ . Верхняя часть фосфатного монолита имеет толщину 0.2–6 м, а ложе представляет зернистую структуру, составленную из плотно уложенных фосфокла-



**Рис. 15.** На *левой стороне* диаграммы представлена общая стратиграфия периодов неопротерозоя и кембрия в Южном Китае. В *центре* диаграммы отмечены крупнейшие оледенения и важнейшие ископаемые фауны. На *правой стороне* показана подробная стратиграфия формации Душаньтуо в том виде, как она была изучена вблизи г. Венгьян, провинция Гуанчжоу. Венгьянская фауна сохранилась в фосфоритах. (По: Chen et al., 2002).





**Рис. 16.** Изображения микрокопаемых Доушаньтуо, свидетельствующие о сохранности клеток. А – микрофотография тонкого среза эмбриона в начале дробления: очевидна сохранность ядерных доменов; Б – срез эмбриона на ранней и средней; В, Г – стадиях дробления. Дробление с клетками разного размера (Г). Д – SEM изображение эмбриона, схожее с (Е), на котором срез эмбриона в позднем дроблении. Масштабная линейка: 200 мкм. Г и Д имеют одинаковый масштаб. (По: Chen et al., 2004).

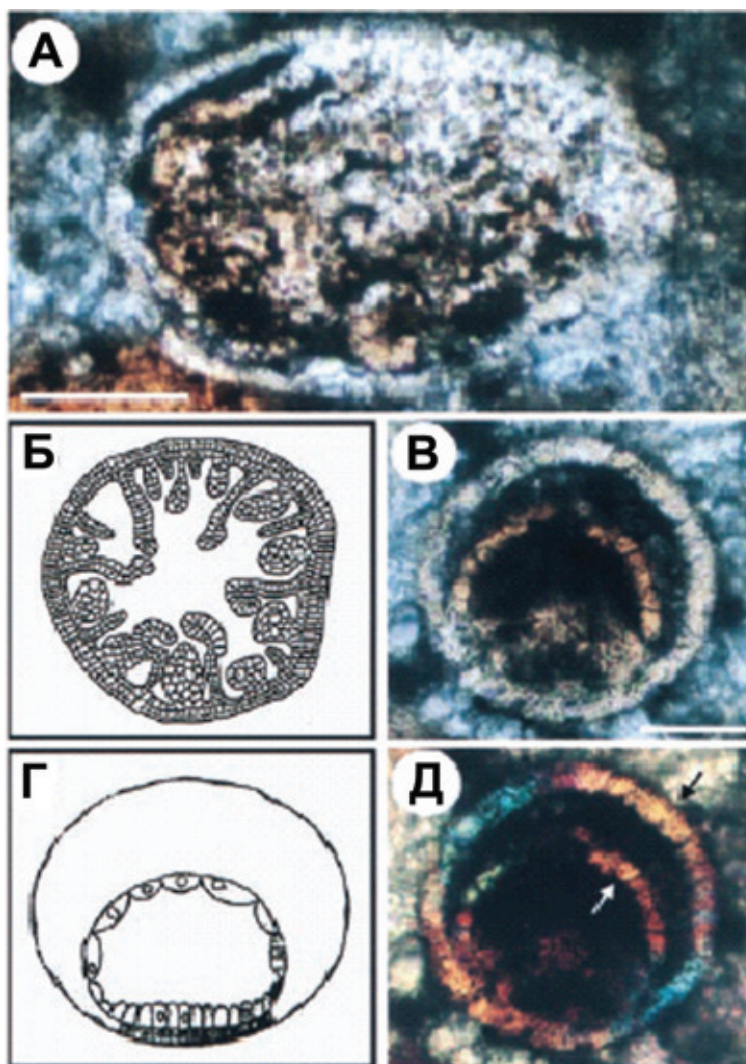
стеров размером от 1 до 5 мм. Интересно, что многие поверхности этого ложа имеют текстуру типа слоновьей кожи (Chen et al., 2002), что свидетельствует о наличии на морском дне микробных матов в этот период.

Главным результатом этой работы стало выявление ископаемых форм эмбрионов, которые имели несомненное сходство с современными формами эмбрионов как кишечнополостных, так и билатеральных. На Рис. 16 можно видеть несколько микрографий тонких срезов с изображениями микрокопаемых из свиты Доушаньтуо, сохранившихся в фосфоритах. Все они напоминают разные стадии дробления, и, глядя на них, трудно представить, чтобы они имели другое (не биогенное) происхождение.

Оказалось, что многие тонкие срезы толщиной 30–50 мкм, полученные из образцов неопротерозойских отложений Доушаньтуо, заполнены очевидными ископаемыми эмбрио-

нами и/или микроскопическими губками на разных стадиях развития. Так, например, на Рис. 16 представлены предполагаемые эмбрионы разных стадий дробления, в то время как на Рис. 17 были подобраны микроскопические структуры, очень напоминающие (при высоких разрешениях) некоторые современные формы личинок кишечнополостных. Еще более впечатляют предположительные эмбрионы, которые чрезвычайно напоминают стадию гаструлы ныне существующих животных, а с учетом их морфологических деталей можно предположить, что они относятся к билатеральным формам (Рис. 18). При этом нельзя в представленной серии изображений с уверенностью исключить возможность того, что они представляют собой минеральные включения небиологического происхождения, т.е. исключить их небиологическое происхождение. Однако Чен и соавт. (Chen et al., 2004) в

**Рис. 17.** Вероятные эмбрионы и личинки книдарий из свиты Душаньтуо. А – показывает форму, поразительно напоминающую раннюю планулу Anthozoa. Ключевой характеристикой планулы является удлиненная форма, у ископаемого образца размеры около 320×220 мкм. Б – схематический вид поперечного среза поздней планулы современного антозойного полипа *Euphyllia rugosa*. Ларвальная стадия в А и Б состоит из внешнего моноклеточного слоя эктодермы и внутреннего энтодермального слоя со складками мезентерия и недоразвитых перегородок. Двухслойная структура ясно видна в (А) примерно на 7–11 час. Индивидуальные клетки видны слева внизу в слое эктодермы, где он отделяется от энтодермального слоя (масштаб 100 мкм). В и Г – вероятные ископаемые гастролы гидрозойной медузы; В – светлое поле; Г – поляризованный свет. При поляризованном свете оба слоя обнаруживают одинаковую ориентацию кристаллов (стрелки). Изображения обнаруживают уникальную морфологию, свойственную гастролу современных Hydrozoa. Эти эмбрионы (один из них – *Liriope mucronata* – показан на Д) состоят из слоя одноклеточной эктодермы и тонкостенного, также одноклеточного, архентерона (масштаб 50 мкм). (По: Chen et al., 2000).

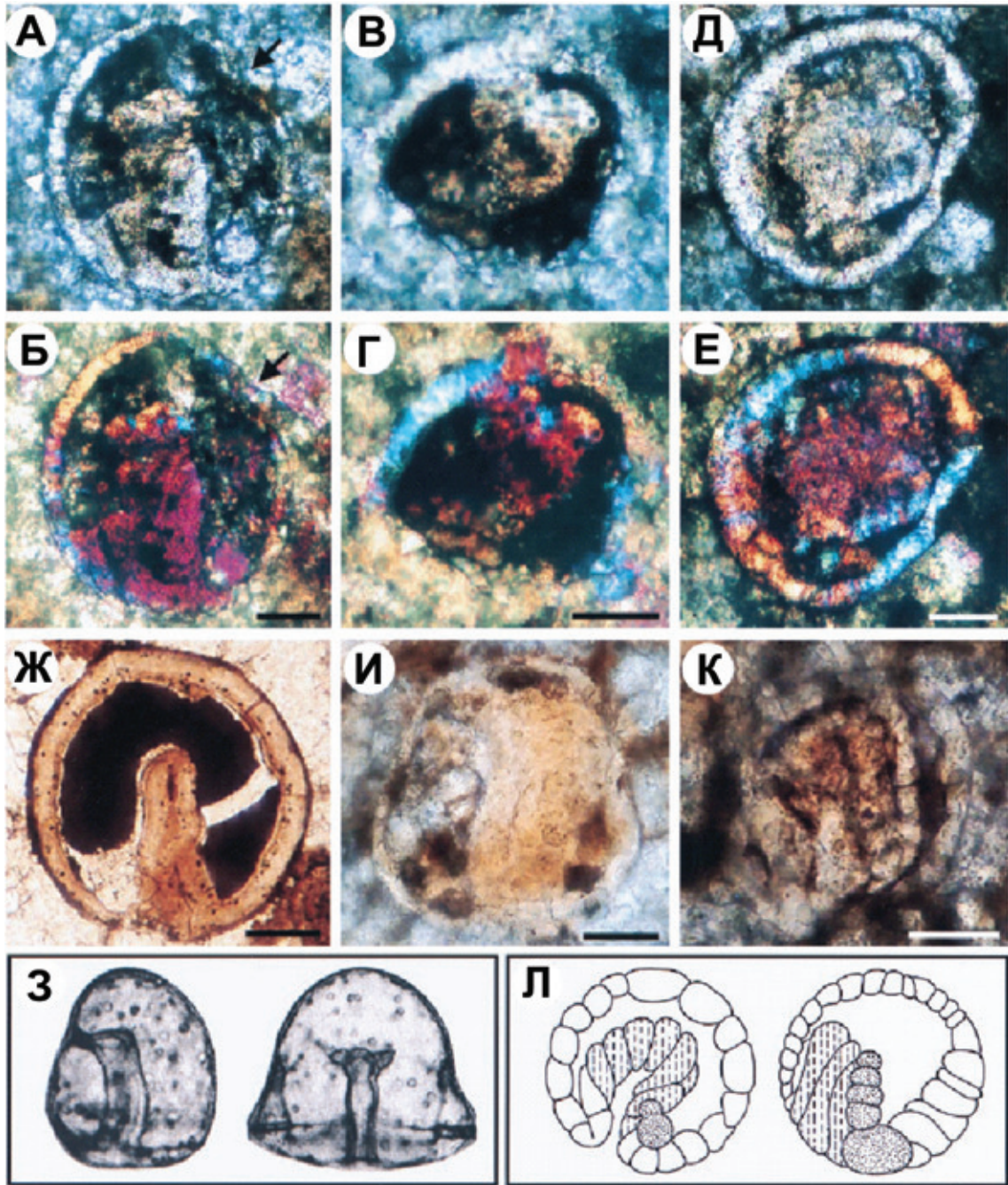


качестве аргументов в пользу биологического происхождения этих структур представляют два сорта доказательств.

Первое и наиболее важное – удивительная согласованность между их морфологией и размерами структур, что фиксируется в многочисленных наблюдениях за полученными изображениями каждого типа. Второе – их вид в поляризованном свете, который позволяет вести прямую визуализацию кристаллической структуры. Каждый элемент кристалла, определяемый по ориентации его осей, различается в поляризованном изображении по оттенкам цвета. Анализ этих изображений показывает, что объекты, представленные на Рис. 17 и

18, являются действительно ископаемыми формами эмбрионов, которые в живом виде состояли из слоев эпителиальных клеток, окружающих внутренние клеточные структуры, образованные за счет инвагинационных процессов. Пространство бластоцеля и просвет архентерона являются, скорее, аморфными, чем кристаллическими. Поразительным качеством вероятного ископаемого эмбриона является то, что индивидуальные клетки можно различить во многих местах экто- и энтодермы, а на Рис. 17D (соответствует 3–4 часам) каждая клетка различима как отдельный кристалл, отличающийся по оттенкам света от любого своего соседа.





**Рис. 18.** Предполагаемые ископаемые эмбрионы, которые напоминают гастролу билатеральных типов животных. А–Ж – ископаемые, похожие на эмбрионов *Deuterostomia*; на А, В и Д архентерон смещен к одной из стенок; Г и Е – изображения выполнены в поляризованном свете; Ж – виден инвагинирующий архентерон на стадии средней гастролы современного морского ежа; З – форма гастролы современного морского ежа; И и К – ископаемые, напоминающие гастролу современных *Spiralia*; Л – эмбрионы современных полихет, в которых прерывистые линии показывают клетки желточной эктодермы, а точками обозначены мезодермальные клетки. У ископаемых И и К архентерон является толстостенным образованием. На К обращает внимание колонка клеток вдоль архентерона. Масштаб: 50 мкм. (По: Chen et al., 2000).

Рис. 18 из той же работы Чена (Chen et al., 2000), представляет замечательную серию, в которой показаны изображения ископаемых эмбрионов из фосфоритов Доушаньтоу, в которых просматриваются специфические черты эмбрионов-гастрол современных Bilateria. Они являются довольно мелкими формами, в диаметре 150–200 мкм, и некоторые из них напоминают эмбрионов иглокожих и полухордовых (Рис. 18, А–Ж), тогда как другие больше сходны с эмбрионами моллюсков и полихет (Рис. 18, И, К).

Исследования показали, что в фосфоритах Доушаньтоу сохранились очень мелкие биологические объекты с различимыми клеточными и субклеточными структурами (Chen et al., 2000, 2002, 2004). Остатки мягких и нежных животных, образующих скопления в пределах микробных матов, оказывались в отложениях, обогащенных фосфатами, которые, в конце концов, формировали на мелководьях фосфатные корки, обеспечивавшие консервацию и сохранность мягкотелых остатков.

## 8. Открытие в фосфатах Доушаньтоу самого раннего в истории Земли билатерального животного Vernanimalcula

Наиболее сенсационным палеобиологическим открытием последних лет оказалось обнаружение в отложениях Доушаньтоу, соответствующих возрасту 580–600 млн лет, нового вида с морфологическими признаками, которые дали основание авторам открытия (Chen et al., 2004) описать его как самое раннее билатеральное животное из всех известных до сих пор в истории Земли. Сенсационность находки состояла в том, что до сих пор появление первых билатеральных связывали с периодом раннего кембрия<sup>18</sup>. Новые данные говорят о том, что вновь открытое животное с явными признаками билатеральности, существовало в конце мариноанского оледенения, от которого до начала кембрия оставалось еще 40–55 млн лет. То, что его не обнаруживали раньше, было связано, очевидно, с его микроскопическими размерами (все 10 описанных авторами особей имели размер в поперечнике не более 180 мкм), но значительная часть признаков билатеральности у этого животного уже существовала. Среди них – парные целомы вдоль всей длины кишки; симметрич-

ные поверхностные ямки, которые могли быть органами чувств; билатеральная организация переднезадней оси; вентрально расположенный передний рот с толстостенной глоткой и триплобластическая структура строения (Рис. 19). Животное получило название Vernanimalcula, что означает «маленькое весеннее животное». На Рис. 20 приведена трехмерная компьютерная реконструкция Vernanimalcula, выполненная в различных осевых направлениях; а на Рис. 21 дается реконструкция реального образа этого животного, каким оно существовало, по мнению авторов работы, около 580–600 млн лет назад.

Последовательный анализ венгьянской фауны (Chen et al., 2002) выявил несколько ее любопытных особенностей.

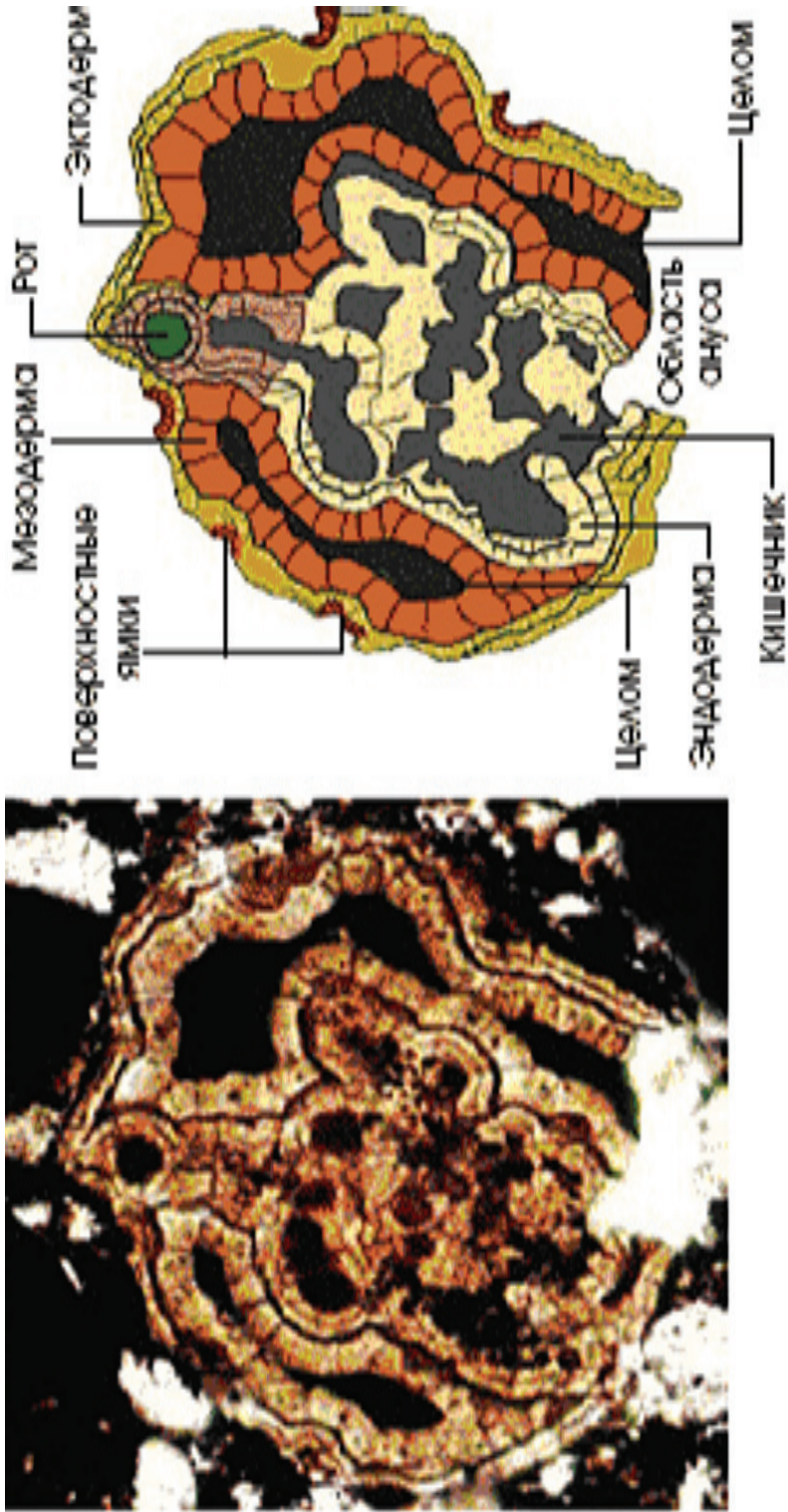
Представлены доказательства, что в данной фауне присутствовали формы книдарий, которые в значительной мере сходны с современными книдариями, относящимися к Anthozoa и Hydrozoa (Рис. 17). Если эти находки из отложений Венгьяна действительно являются эмбрионами книдарий, то они вполне сопоставимы по размерам с эмбрионами современных книдарий. Конечно, представители фауны, жившие 580 млн лет назад, не могут быть в буквальном смысле причислены к современным таксонам книдарий.

2. Однако есть одна черта, которая отличает их не только от современных книдарий, но и от похожих на них форм эдиакарской биоты (Glaessner, Wade, 1966): все формы книдарий Венгьяна имеют микроскопические размеры. В некоторых образцах на единственном срезе в 50 мкм можно видеть десятки яиц, книдарий разных стадий развития и микроскопических губок. Особи крупных размеров в раскопках не встречаются, на основании чего можно судить, что взрослые стадии также сохраняют микроскопические размеры.

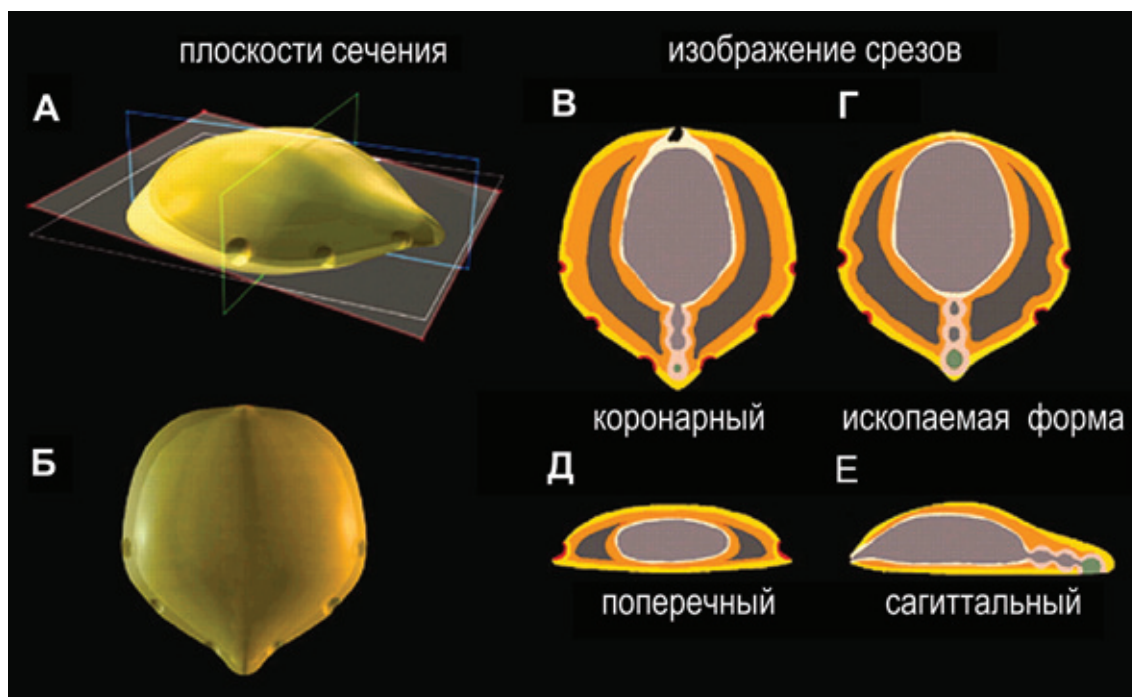
3. Условия среды, в которых эти организмы существовали в то время, способны были обеспечить поддержание высокой плотности на морском дне.

4. Очевидно, что объяснить микроскопические размеры книдарий и губок недостаточностью пищевых ресурсов не представляется возможным<sup>19</sup>. Наоборот, пищевые ресурсы для фауны того времени, которые связаны с накоплением органики в виде микробных матов,





**Рис. 19.** Слева на микрофотографии можно видеть хорошо сохранившийся образец животного *Урпапалаца*. Диагностические признаки билатерального животного очевидны: многослойное тело с парными полостями-целомами, рот и кишечник. *Справа* – реконструкция важнейших особенностей строения тела. (По: Chen et al., 2004).



**Рис. 20.** Трехмерная реконструкция Vernanimalcula. Модель была составлена по программе Auto-Des-Sys Inc. (Columbus, OH), с пропорциями, выведенными из голотипического образца. А и Б представляют внешний вид компьютерной реконструкции. В, Г, Д и Е являются компьютерными срезами: В – продольный срез образцового Bilateria; Г – продольный срез подходящего ископаемого; Д – поперечный и Е – сагиттальный срезы. На А показаны планы соответствующих модельных срезов. Б – вид со спины. Желтый цвет – эктодерма, охра – целомическая мезодерма, светло-коричневый – эндодерма. (По: Chen et al., 2004).

были в изобилии. Микроскопические губки, кишечнополостные, а также билатеральные формы могли прикрепляться к этим микробным коврам или погружаться в них, находя там неограниченные количества пищи.

Как показывают палеонтологические данные, появление настоящих взрослых форм многоклеточных, исходя из критерия размерности, происходит в процессе развития эдиакарской фауны за 10–15 млн лет до кембрийского периода, но в то же время на 15–20 млн лет позже фауны Венгьяна. Это – уже упомянутые Kimberella, Dickinsonia, достигавшие довольно крупных размеров в десятки сантиметров, но также появились губки и кишечнополостные эдиакарской биоты, которые тоже не были микроскопическими. Поскольку в раскопках Венгьяна встречаются лишь микроскопические формы, то Чен и соавт. (Chen et al., 2000, 2002, 2004) полагают, что предполагаемые здесь формы кишечнополостных и билатеральных животных сохра-

няют микроскопические размеры даже во взрослом состоянии, хотя доказательства того, чем различаются эмбриональные и взрослые формы, не представлены. Однако феномен микрофауны Венгьяна можно интерпретировать с других позиций. Возможно, что степень развития многоклеточных организмов в венгьянской фауне в своей конечной фазе соответствовала гастреле современных радиальных и билатеральных животных. Фактически никаких взрослых форм в том понимании, которое мы относим к современным животным, тогда еще не существовало. Иначе говоря, возможно, что в раскопках осадочных пластов, в которых были законсервированы самые ранние многоклеточные, жившие на Земле 580–570 млн лет назад, мы встречаем, например, искомого гастрею, предсказанную Геккелем, а также некоторые другие, более продвинутые, но микроскопические формы.

Таким образом, в вендском периоде венгьянская фауна составила альтернативный эдиа-





**Рис. 21.** Реконструкция мелкого ископаемого Vernanimalcula, найденного в 2004 г. в Китае и определяемого как самый древний представитель Bilateria. Его датируют возрастом от 600 до 580 млн лет. Ископаемое имеет в поперечнике 0.1–0.2 мм. Название Vern-animal-cula переводится как «маленькое весеннее животное». Животное имеет все признаки билатеральной симметрии: выраженные передняя и спинная части, основание и симметричность левой и правой сторон. (По: Chen et al., 2004).

карской фауне (см. «Раздел 5») путь развития многоклеточности. Этот путь заключался не в увеличении размеров тела, а в создании мелких, достаточно подвижных форм типа бластем и гастрем. Они также питались бактериями, которые были в изобилии, и обладали достаточной подвижностью, чтобы этот корм находить. В силу простоты своей организации, когда разнообразие клеток в организмах Metazoa сводилось лишь к 2–3 типам, а также учитывая тот факт, что они существовали в условиях отсутствия конкуренции, для развития крупных форм не было ни стимулов, ни необходимости. Очевидно, что эти мел-

коразмерные организмы процветали на протяжении всего эдиакария; лишь к началу кембрия, когда запасы микробных матов стали иссякать, появилась необходимость в поисках новых источников пищи. Это обстоятельство стало стимулом для развития хищничества и дифференциации по размерам.

Еще одним удивительным фактом явилось обнаружение чрезвычайно высокой плотности ископаемых организмов в раскопках Доушаньтоу, о чем также сказано выше. Очевидно, такая концентрация живых форм характеризовала морскую среду того времени в зонах микробных матов. Правда, авторы работы,

которые описывают этот феномен (Chen et al., 2002), предполагают, что реальная плотность не была столь высокой, а в осадочных слоях могло происходить постепенное накопление погибших организмов, включенных в фосфатные корки на мелководьях. Во время штормов эти корки разбивались, причем рыхлые части осадочных пород отсеивались, а кусочки фосфатов с биологическими включениями вновь осаждались. Такой цикл мог происходить многократно, в результате биологические остатки постепенно накапливались. Однако об этом объяснении можно сказать, что оно слишком надумано, чтобы быть правдоподобным<sup>20</sup>. Рассматриваемый факт может быть объяснен с других позиций. Во-первых, реальные скопления организмов в области микробных матов действительно могли быть велики<sup>21</sup>. Во-вторых, многоклеточные того времени не имели врагов, которые бы использовали их в качестве пищи в живом или мертвом состоянии. Может быть сделан вывод, что утилизация мягкотелых животных, хотя и микроскопических размеров, происходила очень медленно не только из-за отсутствия хищников, но также, возможно, из-за слабого развития бактерий-сапрофитов. Безусловно, происходила деструкция органических веществ в результате их взаимодействия с химическими элементами и соединениями, растворенными в морской воде, а также вследствие окислительных процессов, особенно под влиянием  $O_2$ , концентрация которого росла; но эти процессы происходили несравнимо медленнее по сравнению с утилизацией органических остатков живыми организмами.

### **9. «Кембрийский взрыв» был подготовлен за 25–35 млн лет до начала кембрийского периода**

Если полагать, что формы микроскопических животных, образцы которых представлены в ископаемых остатках Венгьяна, достигли уровня развития, соответствующего гастрее, то, очевидно, что у них уже появились специализированные клетки и ткани, выполнявшие в первую очередь пищеварительные и двигательные функции. Несомненно, что именно эта линия развития оказалась способной подготовить «кембрийский взрыв».

Обладея первичной кишкой, где сосредоточена функция пищеварения, и имея возможность передвигаться с помощью ресничного аппарата, такие животные могли усваивать накопленные на бактериальных лугах запасы органики, и при этом быстро размножались. Подвергаясь спонтанной неопределенной изменчивости под воздействием факторов среды, как любые живые организмы, они усиленно диверсифицировались, причем отсутствие хищников позволяло сохраняться многим новым формам. Этому способствовало и то, что Metazoa накануне кембрия оставались достаточно простыми и мелкими организмами. Морфологически они представляли, вероятно, формы, соответствующие бластее и гастрее, а также трохее (древний прототип трохефоры). Используя накопленные за миллионы лет пищевые ресурсы, не имея ни врагов, ни конкурентов, они за короткие геологические сроки смогли создать большое разнообразие новых форм и эволюционировать по разным направлениям. При этом не нужно забывать, что пищевая цепочка в это время состояла, по видимому, всего из 2–3 звеньев. Первым следует считать фотосинтезирующих водорослей, а вторым гетеротрофные бактерии, которые использовали продукты жизнедеятельности водорослей. Третьим звеном трофической цепи сначала стали одноклеточные гетеротрофные эукариоты, а затем – и самые ранние многоклеточные организмы уровня бластее, гастрее или трохее, употреблявшие для питания бактерий и протистов.

Как известно, к числу простейших и, по видимому, древнейших Metazoa, относится тип Porifera. Это – водные, неподвижно прикрепленные к разным субстратам животные, у которых симметрия отсутствует, или имеет место неотчетливая радиальная симметрия. Органы и ткани не выражены. Нервная система отсутствует. В самом простом виде губки имеют форму мешка или глубокого бокала. Тело состоит всего из двух слоев – эктодермы и энтодермы, между которыми расположена мезоглея – слой особого бесструктурного вещества. Очевидно, что губки чрезвычайно примитивно организованные животные, которые существуют около 600 млн лет, о чем свидетельствует венгьянская фауна, и у которых, очевидно, не было возмож-

ности развивать сложные и разнообразные формы онтогенеза. Однако это, видимо, не так. Как показывает А.В. Ересковский (2005), у современных губок встречаются практически все способы образования внутренней массы клеток – наряду с экскурвацией (у *Calcaronea*), уни- и мультииммиграцией, автор выделяет разные типы деляминации, мультиполярную эмиграцию (выселение клеток наружу) и, наконец, инвагинацию. Выясняется, что в распоряжении губок имеется уже едва ли не полный арсенал морфогенетических процессов, характерных и для вышестоящих Metazoa.

Л.В. Белоусов (2006), обсуждая данный вопрос, резонно пишет: «По-видимому, мы должны отрешиться от традиционных представлений о постепенной выработке в ходе эволюции многоклеточных различных типов гастрюляции (курсив мой – Ю.Г.), начинающихся с неорганизованной иммиграции и венчающихся инвагинацией как наиболее совершенным способом – все это было в наличии уже у самых примитивных многоклеточных».

Этот вывод совпадает с высказанной мною мыслью, что все способы гастрюляции возникли почти одновременно так же, как многие другие типы морфогенезов до и после гастрюляции, а также все основные формы поведения животных, обеспечивающие их существование в окружающем мире (способность перемещаться, реагировать на внешнюю среду, улавливать пищу, удалять продукты метаболизма и т.д.).

Очевидно, что дыхание, пищеварение и любые другие жизненные процессы (происходят ли они у самых низших или самых высших Metazoa) выполняют сходные функции, и их можно считать гомологичными. Последнюю четверть века мы были свидетелями бурного развития молекулярной генетики, биологии развития, генетических технологий и применения их к исследованиям проблем онтогенеза и филогенеза. Оказалось, что такие разные животные, как насекомые, черви, позвоночные, используют сходные гены (или группы генов) для осуществления сходных процессов развития. Ранее, например, зоологи считали, что имеется много разных типов глазного зрения: у насекомых, млекопитающих, водных организмов и т. д. Как заключили Сальвини-Плоуэн и Майр (Salvini-Plawen, Mayr, 1977), органы зрения в процессе

эволюции возникали и развивались независимо в разных филетических линиях от 40 до 65 раз. Однако в 1994 г. было показано, что гомеобоксный ген *Rax-6*, вовлеченный в развитие глаза дрозофилы, фактически идентичен гену, который индуцирует развитие глаз мыши и человека (Quiring et al., 1994). Далее было показано, что ген *Rax 6* мыши способен индуцировать сложные фасеточные глаза у насекомых (Gehring, 2002). Все эти факты указывали на сходство молекулярного аппарата, участвующего в образовании органов зрения в самых разных группах животных, и на его монофилетическое происхождение. Интересно, что даже у одноклеточных динофлагеллят *Erythroopsis* и *Warnovia* были обнаружены высокоразвитые фоторецепторные органеллы со структурами, напоминающими роговицу, линзу и пигментированную чашу со стоговидными мембранами, очень похожими на рабдомеры (Greuet, 1965). Так как у *Erythroopsis* и *Warnovia*, в отличие от большинства динофлагеллят, хлоропласты отсутствуют, Груе предположил, что глазные органеллы произошли от хлоропластов. Геринг (Gehring, 2004), который цитирует эту работу, также полагает, что прототип древнего глаза мог возникнуть в докембрии из симбионтов, подобно митохондриям и хлоропластам. Если это так, то можно полагать, что молекулярная основа и, в значительной степени, морфологический дизайн органа зрения возникли также в «золотой век» эдиакария (см. часть III, раздел 3) как еще одна среди многих других инноваций, плодами которой все Metazoa пользуются до сих пор.

Другой пример гомологичности молекулярно-генетических механизмов в разных группах организмов связан с кластером генов *Нох*. Хорошо известно, что у всех билатеральных (от плоских червей до хордовых) существует кластер генов *Нох*, который контролирует развитие переднезадней оси. Гомологи *Нох* имеются даже у кишечнополостных, у которых они, видимо, контролируют становление орально-аборальной оси (Finnerty et al., 2004). Кроме этих, можно привести десятки других примеров, в которых показывается так называемая «консервативность» в структуре генов и в их функциях по всей эволюционной лестнице Metazoa, если рассматривается однотипный процесс.

**Таблица 4.** Общее количество клеток в составе тела и генов в геноме организмов у типов животных с разным уровнем организации.

Вид	Тип/подтип	Общее кол-во клеток в составе тела	Геном	
			Кол-во генов	Кол-во тыс. пар оснований
<i>Homo sapiens</i> (взрослый человек)	Vertebrata (позвоночные)	100 трлн	30 тыс.	3000
<i>Branchiostoma floridae</i> (личинка)	Cephalochordata (ланцетники)		20 тыс.	500
<i>Ciona intestinalis</i> (личинка)	Tunicata (асцидии)	2600	~15.5 тыс.	160
<i>Caenorhabditis elegans</i> (взрослый червь)	Nematoda (круглые черви)	~1000	19 тыс.	97

Помимо отдельных генов, «консервативно» себя проявляют целые программы развития. Например, при образовании крыла у дрозофилы и крыла у цыпленка используются некоторые общие регуляторные системы (Laufer et al., 1997), хотя этот орган у насекомых и птиц является типичным случаем конвергентного развития, т.е. имеет разное происхождение. Приведем еще один пример, который связан с образованием брюшной нервной цепочки у насекомых и спинной нервной пластинки у позвоночных. До 1995 г. считалось, что эти два типа нервной системы являются чрезвычайно удаленными и разными по происхождению. Однако выяснилось, что молекулярные механизмы развития из эктодермы этих двух типов нейральной ткани являются удивительно сходными (Holley et al., 1995; De Robertis, Sasai, 1996; Gilbert, 2001).

Обнаружение и описание ископаемого билатерального животного *Vernanimalcula* показывает, что уже за 25–35 млн лет до начала кембрия, на Земле существовали организмы с элементами морфологии, которые присущи современным Bilateria: трехслойность, билатеральная симметрия, целом, сквозной кишечник. Это заставляет признать, что у *Vernanimalcula* ужедолжныбылисуществоватьсоответствующие морфогенетические программы. Похоже, что в распоряжении животных раннего эдиакария уже имелись почти все гены или каскады генов, а также средства контроля и управления ими, которыми обладают современные Bilateria. Об этом можно судить, если сравнить геномы животных стоящих на очень разных ступенях эволюционной лестницы (Табл. 4).

При сравнении геномов двух видов, у которых генетические последовательности пар оснований расшифрованы полностью, один из которых принадлежит к высшей группе животных (позвоночные), а другой – к одному из самых примитивных типов (нематоды), можно видеть, что число генов в человеческом геноме всего в 1.5 раза больше, чем в геноме нематоды. Более того, специалисты, исследующие геном, приходят к выводу, что геном червя нематоды *Caenorhabditis elegans*, достигающего во взрослом состоянии длины тела всего 1 мм, имеет такое же количество аннотированных генов, кодирующих белки, как позвоночные, включая человека (Mattick, 2007; Taft et al., 2007). Определенное превышение, которое все же наблюдается у позвоночных, видимо, связано с тем, что в геномах позвоночных увеличивается количество регуляторных и дублицированных генов (например, кластер генов *Nox* у позвоночных имеет 4 дубликата, т.е. каждый ген имеет по 4 паралога). Можно смело предположить, что почти все гены позвоночных, кодирующие основные жизненные функции, имеются у нематод, а также у таких древних Metazoa, как представители венгьянской фауны. Последние, как отмечалось, в свите Доушаньтуо были представлены только микроскопическими формами размером 100–200 мкм, но масштаб в этом смысле, видимо, не имеет особого значения. Это видно также из Табл. 4, где представлены данные по числу клеток у человека и у той же нематоды. Различие здесь – почти в 100 млрд раз, но, очевидно, что состав генома сохраняется у человека и у червя почти на одном уровне. Суммарное же количество пар основа-



ний в геноме человека увеличивается за счет накопления так называемой бессмысленной ДНК или «мусора» (junk) (Mattick, 2007).

## 10. Истощение микробных матов к началу кембрия

В вендско-эдиакарский период неопротерозоя на питательных микробных матах, по-видимому, впервые смогли возникнуть многоклеточные животные, причем они составили две разительно отличающиеся друг от друга биоты.

Одна из них возникла в самом начале периода (580–570 млн лет), и среди ее представителей было много бластее- и гастрееобразных форм. Главной особенностью этой венгьянской фауны, несмотря на изобилие пищи, были микроскопические размеры животных. Благодаря последнему обстоятельству, у животных не было конкурентных отношений и необходимости поедать друг друга и, соответственно, дифференцироваться по размерам тела. В настоящее время на гребне достижений молекулярной биологии приходит уверенность, что далекие предки Metazoa еще до разделения на Protostomia и Deuterostomia обладали почти всем набором генетических средств, необходимых для построения тела животного, а эволюция некоторых филетических направлений характеризовалась, скорее, потерей части генов в геноме, чем приобретением новых (De Robertis, 2008). Часть приобретенных в эдиакарском периоде морфологических и биохимических инноваций оказалась полезной, когда запасы микробных матов стали истощаться и существовавшие тогда формы Metazoa вынуждены были перейти на более активный способ поиска пищи и освоение новых экологических ниш. Это и стало причиной возникновения всех новых типов многоклеточных животных в период кембрия, многие из которых существуют и поныне.

Другая биота, которая получила название вендобионтов, возникла позднее и существовала примерно с 565 до 543 млн лет. Её представители порой достигали крупных размеров (до 1 м), хотя основная масса располагалась в размерном ряду от 1 до 10 см. Порой эдиакарская фауна также образовывала большие скопления:

на некоторых раскопах на поверхности 1 м<sup>2</sup> плотность ископаемых достигала от 3000 до 4000 особей, что сравнимо только с самыми продуктивными современными морскими экосистемами (Narbonne, 2005). Удивляло то, что даже при самых крупных размерах они имели тонкое листовидное тело толщиной не более 3 мм, не имеющее органов чувств, специальных органов дыхания и пищеварения (вероятно, питались внутриклеточно)<sup>22</sup>. Видимо, они обитали прямо на пищевой пленке микробных матов или погружаясь в них и дыша всей поверхностью тела. Они существовали, пока микробные маты обеспечивали их пищей. Однако, когда большая часть их была выедена, вендско-эдиакарская биота исчезла в самом начале кембрия.

Венгьянская фауна, в которой были заложены фено- и генотипические основы для дальнейшего эволюционирования животных, сохранилась. Дефицит пищи способствовал более активному поведению Metazoa в поисках новых ее источников, совершенствованию средств передвижения и ориентации. Появились элементы конкурентной борьбы за источники пищевых ресурсов, пока еще только косвенной. По-видимому, в это же время стала развиваться дифференциация животных по размерам. Это привело, в конце концов, к хищничеству, когда мелкие формы животных стали источником пищи для более крупных. Первым очевидным свидетельством проявления хищничества стало то, что к самому концу эдиакария мелкие горизонтальные отпечатки следов животных на дне моря стали сменяться на вертикальные ходы-укрытия с увеличенными размерами. Это свидетельствует о том, что животные стали зарываться в грунт, чтобы спастись от хищников; на то же указывают и минерализованные трубочки и раковинки<sup>23</sup>, которые животные стали строить вокруг себя (Bengtson, Zhao, 1992; Conway-Morris, 1998; Bottjer, Hagadorn, 1999; Bottjer et al., 2000).

## 11. Глобальные негативные экскурсы (отклонения) в содержании карбонатов в осадочных отложениях неопротерозоя

Для того, чтобы анализировать состояние климата на Земле и органического мира в далекие докембрийские времена, наряду с

этим оценивать возраст различных осадочных пород и сопутствующих следов органической жизни, современной наукой предложено много новых методов, основанных преимущественно на учете состава изотопов. Проследивая содержание углерода  $^{13}\text{C}$  в осадочных карбонатах, специалисты обнаружили, что в период с 750 по 580 млн лет, состав изотопа в морской воде колебался в соответствии с оледенениями (Рис. 22) с положительными аномалиями до 10‰ (предшествуя каждому оледенению) и негативными экскурсами до 5‰ в течение каждого оледенения (в данной работе автор отмечает, что в этот период произошло до 4 оледенений). Предполагается, что позитивные аномалии связаны с захоронением органического углерода в силу разных глобальных процессов (например, в связи с расколом Rodinia на ряд материков). За крупномасштабными захоронениями органического углерода, как считают, следует увеличение концентрации  $\text{O}_2$ , которое при достижении определенного порога в атмосфере оказалось триггером для развития крупных животных эдиакарской биоты (Knoll, 2003).

## 12. Развитие жизни от архея до кембрия: краткое обобщение изложенных материалов

Поскольку проблема микробных ковров оказывается ключевой для понимания истоков «кембрийского взрыва», имеет смысл обобщить материал этого раздела в виде кратких тезисов.

1. В течение большей части архея и всего протерозоя основной формой существования и распространения жизни на Земле были микробные маты – тонкие биопленки на дне в шельфовой зоне морей, которые представляли собой самое древнее биологическое сообщество, состоявшее только из аутоτροφных цианобактерий и консументов, гетеротрофных бактерий.

2. Особенно активно масса биоресурсов в составе микробных матов росла заключительные 250–300 млн лет протерозойской эры, непосредственно перед кембрием, о чем можно судить по динамике роста концентрации атмосферного  $\text{O}_2$ , который за это время достиг значений, близких к современным.

3. В начале эдиакарского периода на базе этих биоресурсов совершается серия экстраординарных событий:

а) Наиболее вероятно, что именно в это время возникли первые эукариотные клетки. Данные о более древних эукариотах остаются сомнительными.

б) Впервые возникнув, простейшие, за счет неограниченных запасов пищи и при отсутствии хищников, достигают огромной численности.

в) Используя разные механизмы (нарушение расхождения клеток при делении, слипание клеток за счет агрегирования) протисты стали образовывать конгломераты клеток. Дальнейшее их развитие в эдиакарии, видимо, пошло двумя путями. В одних случаях это были небольшие конгломераты, которые благодаря ресничкам были способны активно передвигаться. Большинство таких конгломератов подвергалось разрушению или самораспаду, но часть из них, организованная в геометрически правильные фигуры (особенно шарообразной формы) оказывалась более устойчивыми образованиями. Именно из таких конгломератов уже в начале эдиакарии возникли бласти, гастреи и более продвинутые, но микроскопические формы, которые оказались самой перспективной линией для всех последующих Metazoa. В других случаях (видимо, в местах шельфа с особенно большими запасами биоорганики) могли возникать конгломераты, состоящие из большого количества клеток. Имея постоянный источник питания, они могли вести неподвижный образ жизни и достигать внушительных размеров, представляя собой те многоклеточные формы, которые были описаны как особая вендо-эдиакарская фауна. Ее существование приходится на период от 560 до 543 млн лет. Подобные формы могли существовать только в условиях процветания микробных матов. По всей видимости, эти многоклеточные образования нельзя назвать организмами; они, скорее всего, представляли собой конгломератные скопления клеток<sup>24</sup>. К началу кембрия, когда микробные маты стали иссякать, эти образования вымерли.

4. Неограниченные запасы пищи, благоприятные климатические условия<sup>25</sup>, отсутствие врагов и конкурентов создали условия для взрывного увеличения численности ранних

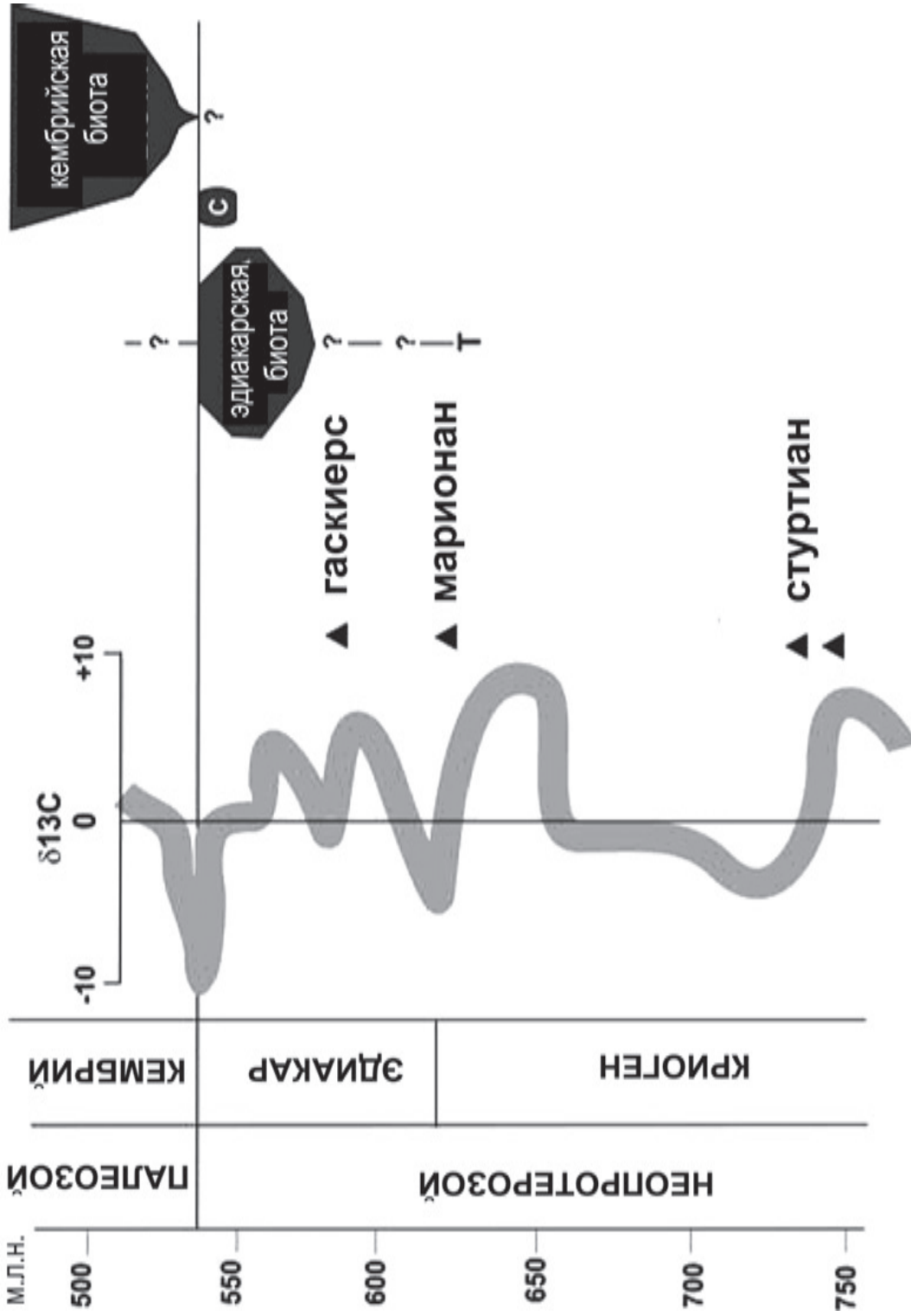


Рис. 22. Глобальные изменения изотопов углеродов и их взаимосвязь с глобальными оледенениями (▲) на протяжении неопротерозоя и кембрия. «С» отмечает положение кальцифицированных эдиакаарских Метазоа. (По: Narbonne, 2005).

микроскопических многоклеточных. На этом фоне шел процесс спонтанной изменчивости, затрагивавший морфологические, генетические, биохимические структуры еще не совершенных метазойных организмов, причем пул этой изменчивости сохранялся и накапливался.

5) По-видимому, в эдиакарский период за счет усиления изменчивости в беспрецедентных масштабах был сформирован генетический фонд, отвечающий за обеспечение всех жизненных отправления, который впоследствии стал универсальным для организмов любого уровня сложности (от губок до позвоночных). Очевидно, что морфологическое разнообразие, накопленное в этот же период, стало исходным материалом для развития новых планов строения типового уровня в начале кембрия, когда возникли проблемы с поисками

пищи и понадобилось осваивать новые экологические ниши.

6) С исчезновением основной массы микробных матов в начале кембрийского периода последующее развитие Metazoa происходило в условиях нарастающей конкуренции и постепенного вступления в свои права принципа борьбы за существование. Это проявилось в бурном развитии форм с билатеральным планом строения, а также в возникновении хищничества. Хищничество, конкурентная борьба резко повлияли на размеры многоклеточных: среди них возникли и стали развиваться крупные формы. С этого времени эволюция пошла (и продолжает идти) по пути, который впервые раскрыл Дарвин: борьбы за существование и выживания наиболее приспособленных к среде организмов в результате конкурентной борьбы.



## ЧАСТЬ II.

### ЭВОЛЮЦИЯ РАННИХ ФОРМ METAZOA ПЕРЕД «КЕМБРИЙСКИМ ВЗРЫВОМ»

#### 1. Вступление

С тех пор, как Дарвин сформулировал свои принципы естественной эволюции органического мира, весь путь развития от прокариот до самых сложных позвоночных животных трактуется как процесс постепенного развития, в котором главными факторами прогресса являются неопределенная изменчивость индивидуумов и выживание в условиях ожесточенной борьбы за существование тех из них, у которых новые свойства обеспечили определенные преимущества перед другими особями. Этот путь прошли (и проходят) многоклеточные животные с того времени, когда одноклеточные эукариоты стали объединяться между собой и в процессе эволюции превращаться в настоящие многоклеточные организмы.

Эмбриология дает нам возможность экстраполировать стадии индивидуального развития на эволюционный процесс, чтобы реконструировать пути, по которым могло происходить усложнение многоклеточных организмов. В онтогенезе мы выделяем стадии дробления, бластулы, гаструлы, способы образования зародышевых слоев и мезодермы. Постулируется, что каждой из этих стадий соответствует этап эволюционного развития Metazoa, представляемый в виде прототипов названных стадий: бластем, гастрей, трохеи. Состояли ли каждый из этих прототипов из однообразных организмов, как это представлял себе Геккель, или они составляли целый спектр разных по организации и расположению клеток многоклеточных форм? Например, в онтогенезе Metazoa описано несколько способов дробления, в результате которых образуются разного типа бластулы. Можем ли мы утверждать, что возникали не однотипные бластем?

Эмбриологи считают, что все способы дробления возникли не самостоятельно и сразу, а последовательно и постепенно. Уже более 100 лет не стихают споры о том, какие способы дробления могли возникнуть раньше, а какие позже, пытаясь выстроить последовательность их эволюционного развития. Предполагается, что вначале возникало дробление с неупоря-

доченным положением клеток, а на их основе развивались более сложные и упорядоченные способы дробления. То же относится к стадии гаструляции, которая также может формироваться разными способами. Очевидно, что такое последовательное развитие предполагало очень длительные промежутки времени для формирования того или иного способа дробления, бластуляции и гаструляции.

На страницах этой книги автор стремится доказать, что период происхождения и ранней эволюции Metazoa был очень коротким, а разные способы образования филогенетических прототипов, рекапитулируемых стадиями онтогенеза, по-видимому, возникали одновременно. Этот период соответствует эдиакарию, когда, по-видимому, впервые и только однажды на Земле сложились уникальные условия благоприятного климата, оптимального кислородного режима, и, самое главное, сообществом микробных матов накоплены огромные пищевые ресурсы, которые на протяжении сотен миллионов лет почти не имели потребителей. Благодаря этим обстоятельствам появившиеся в начале эдиакарского периода эукариотные клетки (а затем и многоклеточные животные) оказались в условиях, когда фактор борьбы за существование не мог проявиться, и естественный отбор<sup>26</sup> отсутствовал. Эта ситуация оказалась благоприятной для возникновения множества «экспериментальных форм», «перспективных и неперспективных монстров» и т.д. К началу кембрия, когда пищевые ресурсы микробных матов истощились, часть этих «экспериментальных форм» оказалась приспособленной к новым условиям, когда пищу приходилось активно искать и конкурировать за нее с другими живыми организмами. С этого времени вступил в действие и стал работать фактор борьбы за существование – началась эволюция по Дарвину.

Задача этой части работы – рассмотреть способы дробления, бластуляции, гаструляции, образования зародышевых слоев и мезодермы так, как они изложены в учебниках с позиций классического дарвинизма, и противопоставить им альтернативный взгляд на эволюцию древ-

них прототипов указанных стадий, совершавшейся в условиях, когда отсутствовал фактор естественного отбора.

## 2. Современная классификация многоклеточных животных

Все настоящие многоклеточные Eumetazoa распадаются на две основные группы животных, представляемых как разделы: 1) радиальные или двухслойные (Radiata, s. Diploblastica) и 2) билатеральные или трехслойные (Bilateria, s. Triploblastica) (Догель, 1975). Радиальные характеризуются наличием нескольких плоскостей симметрии и радиальным расположением органов вокруг главной оси тела. Порядок радиальной симметрии зависит от числа повторяющихся органов. Вследствие подобного расположения органов через тело особи с радиальной симметрией можно провести несколько (2, 4, 6, 8 и более) плоскостей симметрии, каждой из которых тело можно разделить на две половины, расположенные зеркально по отношению друг к другу. Другая важная особенность радиальных животных в том, что их ранний еще доорганный онтогенез идет по пути образования лишь двух отчетливо выраженных зародышевых слоев клеток – эктодермы и энтодермы. По этому признаку таких животных называют

двухслойными (Diploblastica). В систематических каталогах многоклеточных к двухслойным относят два типа животных: гребневиков (Stenophora) и стрекающих (Cnidaria) (Рис. 23).

Они устроены довольно просто, если не примитивно, многие ведут сидячий образ жизни, а большинство обладает телом с радиальной симметрией.

Подавляющее число видов современных многоклеточных животных (свыше 99%) относится к разделу Bilateria. Тело личинок или взрослых у этих животных построено по принципу двусторонней симметрии. Билатеральные характеризуются всего одной плоскостью симметрии, разделяющей тело вдоль главной оси на две зеркальные половины: левую и правую. Организация тела по типу билатеральной симметрии обеспечивает идеальную для активного образа жизни (истинно животного) форму тела. Билатеральность является главным направлением эволюционного развития всех Metazoa. Те исключения из этого правила, когда животные становятся асимметричными (брюхоногие моллюски) или радиальными (иглокожие), носят вторичный характер, поскольку раннее их развитие происходит на основе первичной двусторонней симметрии.

Помимо эктодермы и энтодермы, у Bilateria всегда закладывается третий зародышевый

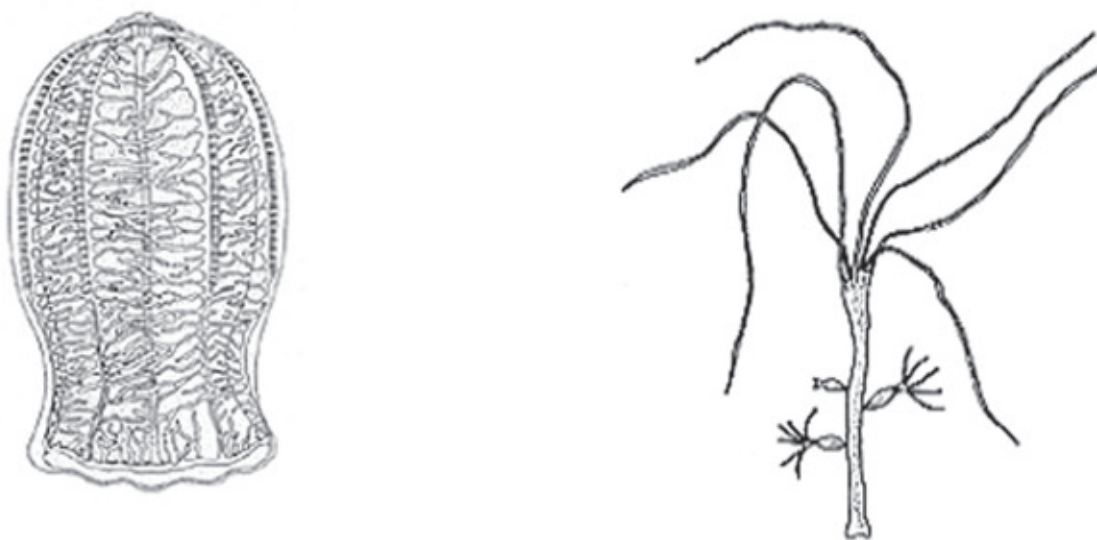


Рис. 23. Слева – гребневик *Beroe* sp. (Stenophora), справа – гидра *Hydra* sp. (Cnidaria). (По: Малахов, Степаньянц, 2003).

листок (мезодерма). Животных, у которых в раннем эмбриогенезе закладываются три упомянутых зародышевых листка, называют трехслойными, или Triploblastica. Именно мезодерма, за счет которой в онтогенезе развивается значительная часть внутренних органов, обеспечивает мощный толчок к развитию огромного разнообразия животных. Разные авторы насчитывают в номинации Triploblastica от 30 до 35 типов животных.

Возникли ли эти два эволюционных направления животных независимо друг от друга? Или вначале появились радиальные двуслойные животные как более просто устроенные, и лишь позднее возникли билатеральные и трехслойные, оправдывая принцип постепенности развития форм органического мира от простого к сложному? Действительно, в филогенетике всегда господствовала (и господствует) точка зрения о первичности возникновения Diploblastica в эволюционной истории многоклеточных, а развитие трехслойности могло идти только на базе животных с двуслойной организацией. Однако в последнее время стали появляться альтернативные мнения: например, что трехслойные животные исторически могли возникнуть раньше двуслойных (Seipel, Schmid, 2005). Другое альтернативное мнение по этому вопросу представлено в настоящей работе. Чтобы обосновать его, понадобится вкратце изложить накопленные эмбриологией данные по раннему – от дробления до гаструляции – онтогенезу представителей обеих групп животных. Предстоит рассмотреть, какие особенности характеризуют развитие двух- и трехслойных животных и насколько неизбежной является необходимость выводить одних от других? Начнем с самого раннего периода онтогенеза многоклеточных – с дробления.

### 3. Дробление как модель возникновения многоклеточности

Пожалуй, первая функция дробления – обеспечить будущее развитие многоклеточного организма необходимым количеством строительного материала, роль которого выполняют клетки. Здесь можно использовать аналогию с домом, строительство которого не начнется, пока не будет подготовлен определенный запас

кирпичей. Для формирования ранних стадий, первой из которых после дробления является бластула, также необходим определенный минимум клеток. С чем можно сравнить процесс дробления: с этапом ли подвоза кирпичей или с этапом их укладки в соответствии с проектом? По-видимому, тут может быть использовано множество вариантов, два из которых являются крайними. Первый крайний вариант проявляется при детерминированном дроблении, когда благодаря ооплазматической сегрегации каждая клетка занимает строго определенное место. Другой крайний вариант дробления, скорее, связан с заготовкой строительного материала, а построение по плану начинается после получения клетками специального сигнала. Это – регуляционный путь развития, свойственный многим позвоночным.

Способы дробления яиц, описанные у современных животных, довольно разнообразны. Сразу следует оговориться, что на специфику дробления существенное влияние оказывает количество желтка и характер его распределения по яйцеклетке. Количество желтка может быть небольшим (олиголецитальные яйца), умеренным (мезолецитальные) или значительным (полилецитальные), причем желток распределяется либо довольно равномерно (изолецитальные яйца), либо неравномерно, концентрируясь в основном в вегетативной части (телолецитальные яйца).

Именно в зависимости от количества желтка дробление может быть *полным* и *неполным*. Последнее обычно осуществляется в полилецитальных яйцах. Деления дробления проходят только в тех зонах яйца, где сосредоточена активная цитоплазма, но не в местах сосредоточения желтка, через которые борозды дробления не способны проходить. Неполное дробление затрагивает либо поверхностную часть яйца (у насекомых), либо анимальный полюс, где цитоплазма представлена в виде диска и, соответственно, дробление называют *дискоидальным* (у костистых рыб и птиц).

Полное, или *голобластическое*, дробление, при котором все яйцо подвергается дроблению, осуществляется в олиголецитальных и мезолецитальных яйцах. Общим правилом здесь является преимущественное сосредоточение желтка в вегетативных blastomeres. Наиболее

характерной особенностью полного дробления является ортогональность (взаимная перпендикулярность) борозд дробления первых трех делений, что определяется расположением веретен клеточных делений, известного как правило Сакса-Гертвига (Белоусов, 1980).

Разумеется, типы яиц, которые имеют большое количество желтка и подвергаются неполному или даже полному дроблению, представляют результат достаточно длительной эволюции. По мнению Ивановой-Казас (1995, с. 155), у примитивных Metazoa яйца обычно относятся к изолецитальному типу, и все клетки зародыша в равной мере обеспечены питательными веществами, а неравномерность распределения желтка в яйце (а затем и в разных бластомерах) возникла на более поздних стадиях эволюции онтогенеза. Если соответствует действительности высказанная выше позиция, что ранние этапы становления многоклеточности происходили в течение эдиакарского периода, когда микроскопические еще Metazoa были обеспечены пищей в полной мере на микробных матах, то вряд ли они нуждались в том, чтобы запастись питанием в своих клетках. Поэтому наибольшее внимание следует уделить тем видам дробления, которые лежат в основе развития низкоорганизованных типов животных.

Прежде чем переходить к описанию основных способов дробления, имеет смысл напомнить доминирующую точку зрения современной биологии на возникновение многоклеточности. Еще Геккель (Hekkel, 1874) полагал, что многоклеточные животные Metazoa возникли из шаровидных колоний, таких как *Volvox*. Исходя из формулы биогенетического закона, он считал, что сферическая бластула, имеющая полость внутри, рекапитулирует в индивидуальном развитии самую раннюю историческую стадию развития многоклеточности. Геккель дал этой филогенетической стадии название *бластемя*. Именно бластемя, по мнению Геккеля, стали первыми многоклеточными животными, представляя собой сферы, состоящие из сплошного однослойного эпителия. Внутренняя полость, окруженная таким эпителием, практически полностью изолирована от внешней среды, так что клетки могли обмениваться различными органическими молекулами (Nielsen, 2001; Arendt,

2004). Это обстоятельство способствовало разделению труда между клетками: одни стали специализироваться на переваривании пищи, другие – на зародышевых функциях. Различия даже по двум типам клеток могли привести к развитию полярности в шарообразной структуре и в последующем – анимально-вегетативной оси.

#### 4. Основные способы полного дробления у современных животных

Итак, все животные с точки зрения их организации по отношению к главной оси симметрии тела развиваются по двум основным направлениям: как радиально- или как билатерально-симметричные. В какой мере основы этих двух видов организации закладываются уже во время дробления? Начнем с того, что способов дробления, которые различают по геометрическому расположению клеток в процессе их делений, описывают как минимум 4, если не считать большого количества их вариаций (Иванова-Казас, 1995; Дондуа, 2005 и др.), однако, повторим, итогом разных геометрических паттернов дробления является развитие двух вышеуказанных форм организации. Рассмотрим наиболее характерные из способов дробления.

*Беспорядочное дробление.* Его иногда называют *анархическим* или *хаотическим*. Этот способ дробления получил данное название благодаря тому, что в пространственном расположении бластомеров никакой геометрической правильности не прослеживается. Беспорядочное дробление иногда встречается у *Cnidaria* (*Stomatoca*, *Oceania*), а также у некоторых паразитических плоских червей. Видимо, беспорядочность дробления у этих беспозвоночных обусловлена отсутствием оболочек и низким уровнем интеграции зародышей. Наблюдения показывают, что связь между бластомерами ослаблена, сами они могут образовывать разнообразные неправильные цепочки (Рис. 24, 25), которые порой могут даже распадаться под накатами волн морского прилива, но из остатков формируются, тем не менее, полноценные зародыши.

Интересно, что отсутствие геометрического порядка в расположении бластомеров харак-



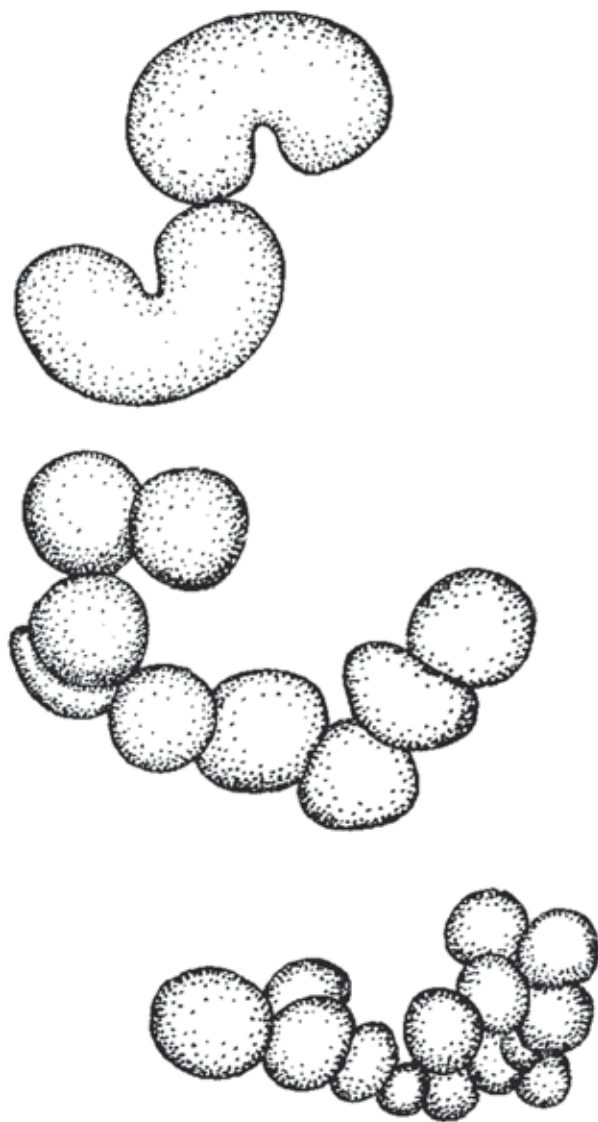


Рис. 24. Картины анархического дробления гидромедузы Oseaia. (По: Белоусов, 1980).

теризует также дробление наиболее высокоорганизованных животных – плацентарных млекопитающих (см. Иванова-Казас, 1995). Хаотичность построения blastomeres здесь, очевидно, вторична и свидетельствует о высоких регуляторных свойствах клеток зародыша. Таким образом, в развитии как низко-, так и высокоорганизованных форм животных имеет место неупорядоченный способ дробления.

*Радиальное дробление.* Собственно, сама зигота имеет исходно радиальную симметрию

(Shankland, Seaver, 2000), и поэтому радиальное дробление можно было бы рассматривать как самый естественный способ упорядоченного формирования бластулы. Неудивительно, что оно встречается у кишечнополостных, строящих радиально организованное тело, но также широко распространено у билатеральных, особенно у вторичноротых (иглокожие, низшие хордовые). При радиальном дроблении плоскость разреза, проходящая через анимально-вегетативную ось зародыша под любым углом, делит его на две равные части. По размерам blastomeres дробление бывает равномерным или неравномерным. Как равномерное оно в наиболее классической форме представлено у некоторых иглокожих, например, у голотурий (Рис. 26). У этих животных после первых двух меридиональных делений яйца происходит последовательное чередование широтных и меридиональных делений до образования, по крайней мере, 32 равных по размерам blastomeres.

Неравномерное радиальное дробление наблюдается у морских ежей. При переходе от 8-клеточной к 16-клеточной стадии анимальные клетки делятся меридионально, а вегетативные – в широтном направлении. В результате на анимальном полюсе образуются два пояса из 8 средних по размерам клеток (мезомеров), на вегетативном – 4 микромера, и между ними – 4 макромера (Рис. 27). Уже на этой стадии судьба всех blastomeres predetermined: из мезомеров развивается эпителий, из микромеров – первичная мезенхима, а макромеры дают энтодерму и вторичную мезенхиму.

Неравномерное и полное радиальное дробление также наблюдается в яйцах теллецитального типа, у которых количество желтка постепенно увеличивается в анимально-вегетативном направлении. В соответствии с распределением желтка изменяется и размер клеток: самые мелкие из них формируются на анимальном полюсе, а наиболее крупные, нагруженные желтком, – на вегетативном.

Итак, радиальное дробление приводит к развитию животных не только с радиальным, но (во многих случаях) с билатеральным планом строения. Очевидно, что прямая связь между способом дробления и планом строения взрослых животных отсутствует. В то же время,

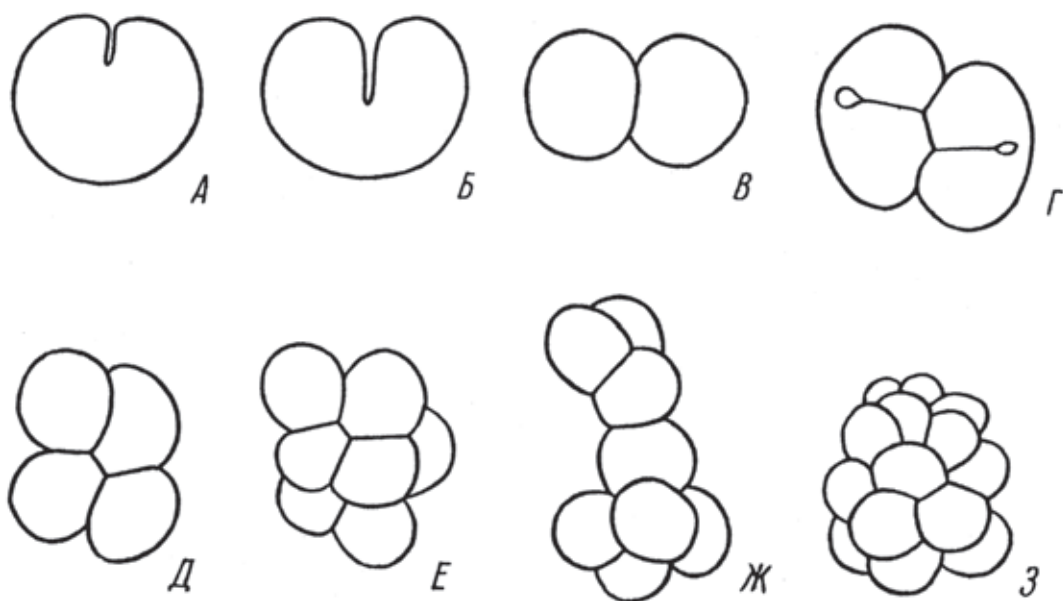


Рис. 25. Беспорядочное дробление гидромедузы *Stomatoca apicata*. (По: Иванова-Казас, 1995).

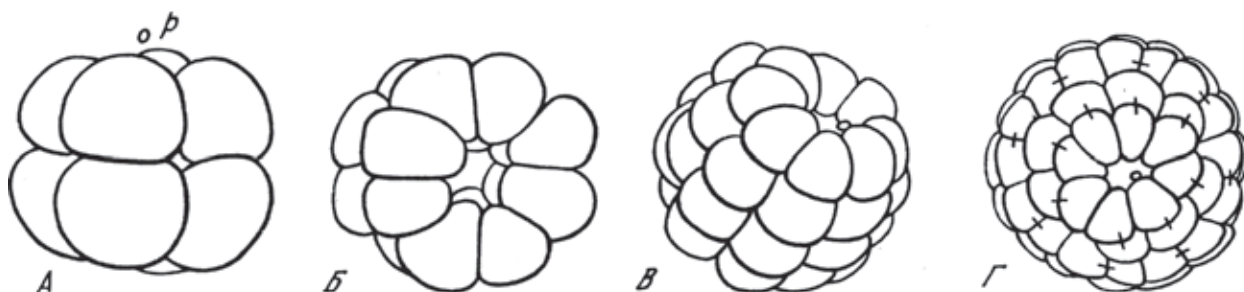


Рис. 26. Равномерное радиальное дробление яйца голотурии *Leptosynapta inhaerens*. А-Г – стадии 8, 16, 32 и 64 бластомеров. р – редуционное тельце. (По: Иванова-Казас, 1995).

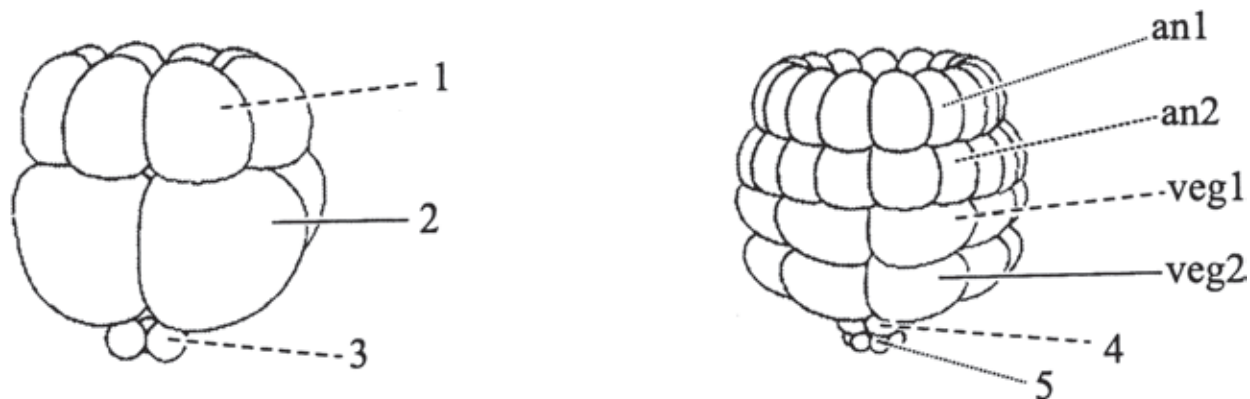


Рис. 27. Неравномерное радиальное дробление у морских ежей: *слева* – стадия 16 бластомеров, *справа* – стадия 56 клеток. 1 – мезомеры; 2 – макромеры; 3 – микромеры; 4 – большие микромеры; 5 – малые микромеры. an1, an2 – животные пояса клеток (производные мезомеров); veg1, veg2 – вегетативные пояса клеток (производные макромеров). (По: Дондуа, 2005).

видимо, не случайно, что этот способ дробления предшествует развитию многих билатеральных животных, поскольку геометрически упорядоченное радиальное построение клеток легко может быть перестроено в структуру с билатеральной симметрией.

*Спиральное дробление.* Этот способ дробления характерен для обширной группы животных, по старой классификации объединяемых в группу Spiralia, по новой классификации – относящихся в основном к группе типов первичноротых из Lophotrochozoa (Turbellaria, Nemertini, Echiurida, Sipunculida, Mollusca и Annelida). Спиральное дробление характеризуется тем, что митотические веретена, начиная с 3-го деления, занимают по отношению к оси полярности яйца положение под углом 45° по часовой стрелке (деоксиотропно) или против нее (леотропно). В следующем делении митотические веретена занимают подобное же положение, но с другой стороны оси. С такой же правильной очередностью смены деокси- и леотропных направлений совершаются и последующие деления.

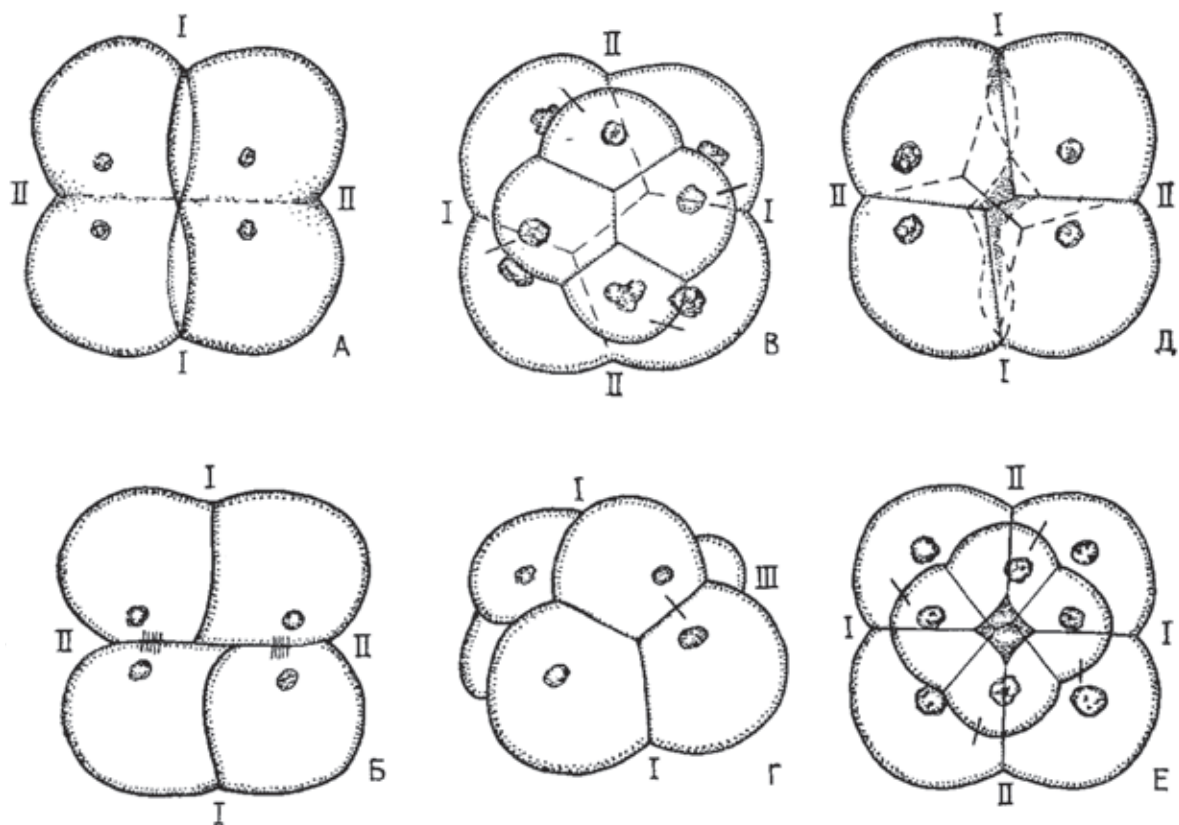
Первые 4 бластомера, образующиеся у Spiralia, принято называть *квადрантами*. Если эти бластомеры имеют одинаковые размеры, спиральное дробление именуют *гомоквадрантным* (Рис. 28). Однако чаще один из них, обозначаемый буквой D, крупнее остальных трех, и тогда дробление именуют *гетероквадрантным* (Рис. 29). Эта размерная неодинаковость связана с тем, что в вегетативной части яйца находится особая полярная плазма, которая после 2-го деления попадает в бластомер D. Как правило, третье деление бывает неравномерным, так что на вегетативном полюсе образуется квартет крупных клеток (макромеры), а на анимальном – квартет микромеров. Последовательно возникающие квартеты микромеров располагаются как альтернативно симметричные по отношению к квадранту D, который соответствует дорсальной стороне тела. Некоторые уточнения, доказывающие, что не сам D, а его производные из 2-го и 4-го квартетов микромеров, т.е. 2d и 4d, строго устанавливают положение будущей дорсальной стороны (Shankland, Seaver, 2000), не носят принципиального характера.

Предполагается, что спиральное дробление в описанном виде возникло не сразу. У низ-

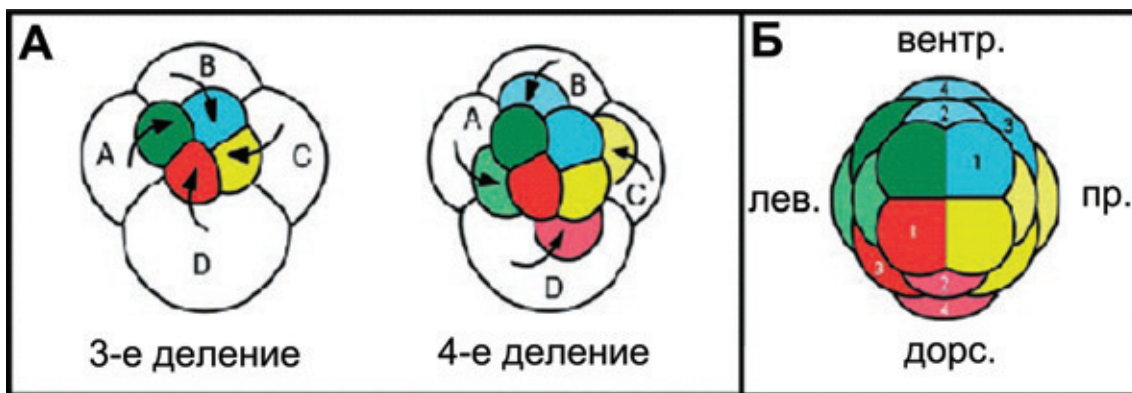
ших Metazoa (губок, книдарий) оно встречается еще в несовершенной форме. У книдарий спиральное дробление еще не имеет детерминированного характера и представляет лишь один из вариантов крайне изменчивого дробления. При этом спиральное расположение бластомеров достигается не за счет наклонного положения веретен, а путем их смещения после каждого деления (Иванова-Казас, 1959). Такое дробление иногда предпочитают называть *псевдоспиральным* (Иванова-Казас, 1995).

Итак, можно видеть, что спиральное дробление широко распространено по обширной группе билатеральных животных. Причем тенденцию к установке на развитие билатеральности в плане строения будущего тела можно уловить на самых ранних стадиях дробления по спиральному типу. Это проявляется в альтернативно симметричном расположении по отношению к будущей оси симметрии чередующихся друг с другом деокси- и леотропных делений; тем самым будущая ось билатеральности может быть предопределена уже после 3–4-го циклов дробления.

*Билатеральное дробление.* Из выше сказанного следует, что при разных способах дробления направленность или *установка* развития их на построение билатеральной организации строения проявляется рано, уже в процессе самого дробления. По мнению О.М. Ивановой-Казас (1975), билатеральное дробление без труда выводится из радиального (асцидии) или спирального (скребни). Поскольку оно может быть выведено из разных типов дробления, это указывает на вторичный характер билатерального дробления. В то же время сложилась традиция выделять собственно билатеральный способ дробления; например, у многих нематод, яйцеклетки которых еще до начала дробления вытянуты по продольной оси будущего червя. Асцидий также относят к животным с билатеральным типом дробления, хотя первые их деления происходят по радиальному типу. Специальными опытами было показано, что их билатеральность определяется уже при первом делении. Если на стадии двух бластомеров изолировать или повредить один из бластомеров, то в этом случае развиваются половинные личинки (Conklin, 1905; Nakauchi, Takeshita, 1983). На условность категорий, ко-



**Рис. 28.** Спиральное дробление в декстральных яйцах брюхоногого моллюска *Limnaea stagnalis* (А–Г) и синистральных яйцах брюхоногого моллюска *Physa acuta* (Д, Е). Везде, кроме Г, вид с анимального полюса. А – начало декситропного скручивания борозды 1-го деления дробления на стадии анафазы вторых делений дробления. Б – стадия 4 бластомеров, В – стадия 8 бластомеров. *Черточки*, проведенные через границы верхнего (анимального) квартета бластомеров на В, Г, Е, указывают направления их отделения от вегетативных бластомеров. Г – та же стадия, вид сбоку; Д – стадия 8 бластомеров у *Ph. acuta*; Е – стадия 8 бластомеров у *Ph. acuta*. (По: Белоусов, 1980).



**Рис. 29.** Дробление яйца полихеты *Polygordius*. А – вид с анимального полюса. Первые два деления проходят под прямым углом друг к другу и делят яйцо на квадранты А, В, С и D. В данном случае D крупнее, чем остальные. Начиная с 3-го раунда дробления А, В, С и D отделяют на анимальном полюсе квартеты микромеров (*стрелки*). Б – нумерованные клоны, произведенные от квадранта В (*синие*) и квадранта D (*красные*). Только 2-й и 4-й квартеты имеют «традиционную» для спирального дробления карту судьбы, где D сохраняет дорсальное, а В – вентральное положение. (По: Shankland, Seaver, 2000).



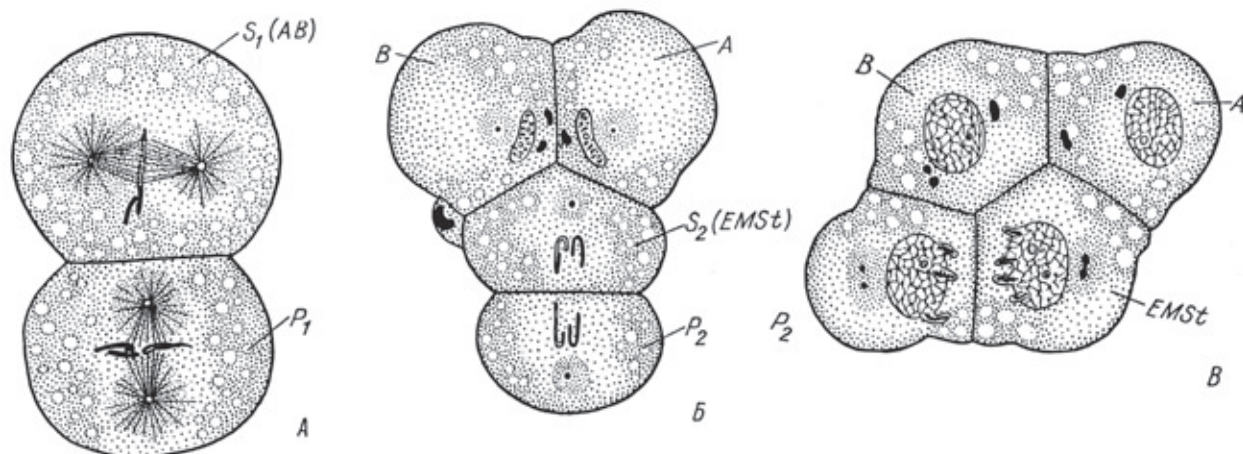


Рис. 30. Дробление яйца аскариды *Parascaris equorum*. (По: Иванова-Казас, 1995).

торыми принято классифицировать дробление, показывают наблюдения за развитием *Saccoglossus kowalevskii* (Enteropneusta). Эти кишечнодышащие характеризуются полным, равномерным, радиальным дроблением. Методом прижизненного окрашивания одного из первых двух бластомеров было показано, что каждый из них в норме дает только левую или правую половину тела, т.е. что плоскость 1-го деления яйца совпадает с сагиттальной плоскостью взрослого животного (Colwin, Colwin, 1951). Таким образом, даже в случае развития по классически радиальному типу дробления установка на билатеральность может быть детерминирована уже в первом делении бластомеров (Рис. 30 и 31).

Классическим примером дробления билатерального типа является дробление лошадиной аскариды (*Parascaris equorum*) (Рис. 30). При описании дробления аскариды применяется система обозначения бластомеров, введенная Бовери. 1-е деление яйца проходит в экваториальной плоскости и приводит к образованию анимального бластомера  $S_1 (= AB)$  и вегетативного  $P_1$  (Рис. 30, А). Бластомер АВ несколько крупнее, чем  $P_1$ , и его потомки представляют собой только эктодерму. Далее бластомер АВ делится в меридиональном направлении на клетки А и В, а  $P_1$  в широтном направлении на срединную клетку  $S_2$  и вегетативную клетку  $P_2$ . Клетка А предопределяет передний конец, а В – задний. Получившиеся 4 бластомера

располагаются в форме буквы Т, но вскоре бластомер  $P_2$  смещается в заднем направлении и попадает в углубление между бластомерами В и  $S_2$  (EMSt) – получается стадия ромба (Рис. 30, Б–В).

Другой вид нематод *Eustrongylides excisus* имеет удлиненное яйцо, которое сначала делится на переднюю клетку AFEST и заднюю BCD (Рис. 31, А), а потом наблюдаются два варианта дробления (Малахов, 1986). В первом случае два первых бластомера делятся в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, что приводит к образованию удлиненного тетраэдра (Рис. 31, Б–Г), а во втором наблюдается так называемый параллельный тип дробления – митотические веретена и плоскости деления располагаются косо по отношению к продольной оси яйца, но параллельно друг другу (Рис. 31, Д–Ж), так что получается ромб. На стадии 12 бластомеров расположение последних оказывается сходным в обоих вариантах (Рис. 31, З).

Можно ли говорить о какой-либо причинно-следственной связи между способами дробления и развитием тех или иных планов строения, свойственных высшим таксонам? Из выше изложенного можно сделать вывод, что такая связь не прослеживается. Напротив, в онтогенезе животных, принадлежащих к одному из таких таксонов, используются разные способы дробления. Так, в типе Cnidaria, который объединяет часть животных Diploblastica с примитивным уровнем организации, пред-

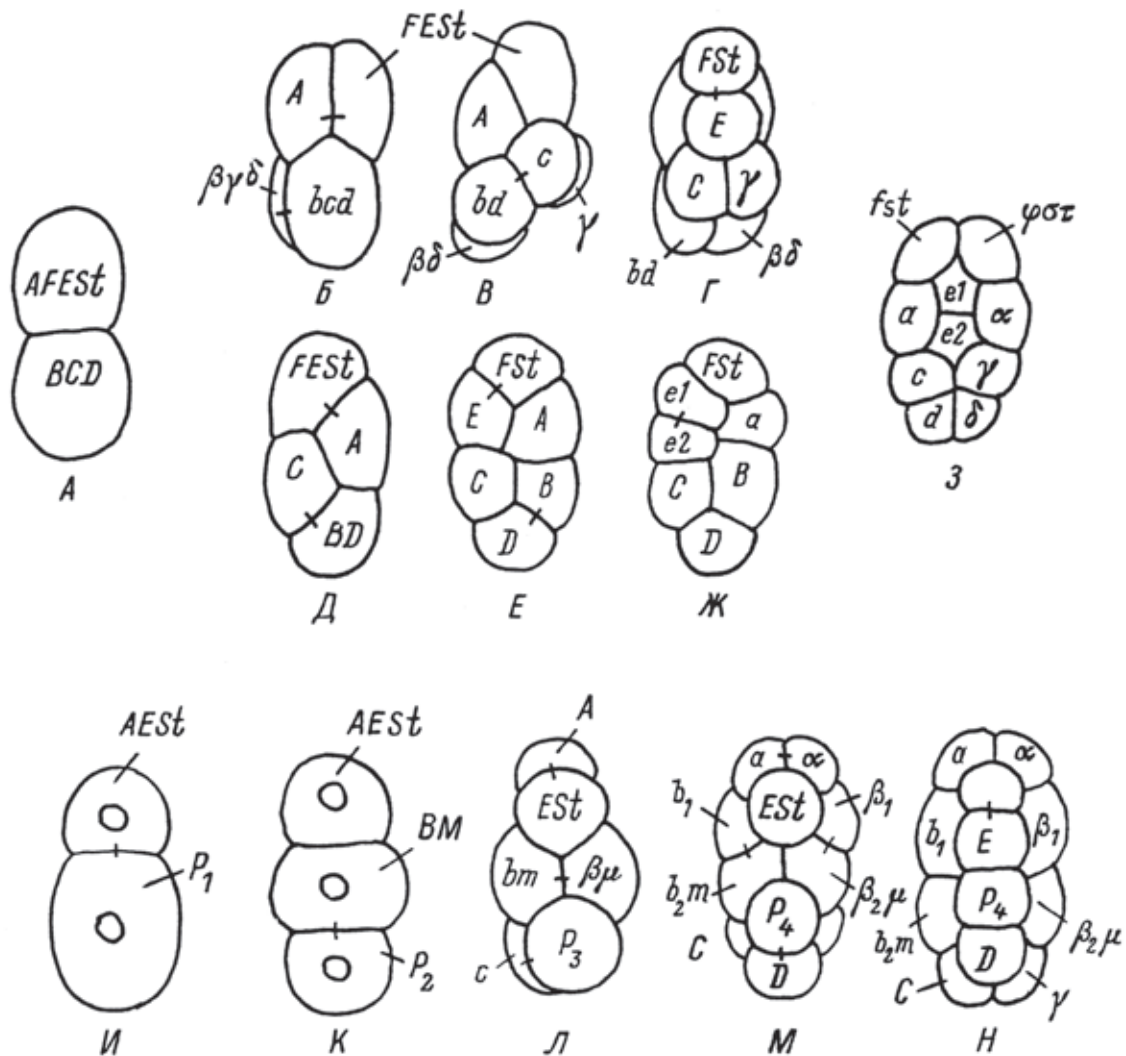


Рис. 31. Билатеральное дробление нематоды *Eustrongylides excisus*. (По: Малахов, 1986).

ставлены все основные способы дробления, включая беспорядочное, радиальное, (псевдо) спиральное (Иванова-Казас, 1995). У трехслойных животных развитие происходит исключительно с образованием билатерально симметричного тела. Все разнообразие описанных способов дробления также можно наблюдать не только в пределах отдельных типов раздела Bilateria, но даже в пределах отдельных классов, таких как Crustacea или Insecta (Иванова-Казас, 1981).

Поскольку дробление является первой стадией онтогенеза многоклеточных, то не без оснований предполагают, что рассмотрение способов дробления может пролить свет на возникновение самого явления многоклеточности. Уиллмер (Willmer, 1994), обобщая мнения авторов разных теорий происхождения многоклеточных, выделил три предполагаемых пути их возникновения.

1. Предками этих животных были некие шарообразные колонии жгутиконосцев, у которых

часть клеток мигрировала в полость шара, дав начало двухслойному животному. Эта точка зрения является прямым продолжением взглядов Геккеля, выраженных им в теории бластеи-гастреи.

2. Metazoa возникли от амебоидных протистов, которые обладали способностью сползаться вместе, образуя единый многоклеточный организм. Аналогами таких протистов рассматривают современных псевдоплазмодиев *Dictyostelia* и *Acrasida*.

3. Третьим предполагаемым способом происхождения многоклеточности рассматривается разделение тела многоядерной инфузории без расхождения на клетки.

В первой части работы была представлена наша точка зрения на формирование многоклеточных в условиях микробных матов, где одноклеточные эукариоты не были ограничены в ресурсах и могли неограниченно размножаться. При таком массовом делении многоклеточность возникала неминуемо вследствие разных причин: нерасхождение клеток после деления или объединение клеток друг с другом. Скорее всего, возникавшие многоклеточные образования были не организмами, а клеточными конгломератами. Картины неупорядоченно дробящихся бластомеров встречаются даже у современных гидроидов, например, у *Oceania armata*, развитие которой описал Мечников (*Metschnikoff*, 1886), поэтому наше предположение не выглядит фантастическим. Среди бесчисленного множества неорганизованных клеточных скоплений возникали и упорядоченные симметричные агломераты.

Упорядоченные бластুলоподобные образования могли возникать разными путями, а их рекапитуляция в виде радиального, спирального и других способов дробления у современных животных свидетельствует о реальной возможности такого развития событий в докембрии.

## 5. Бластула (бластезя)

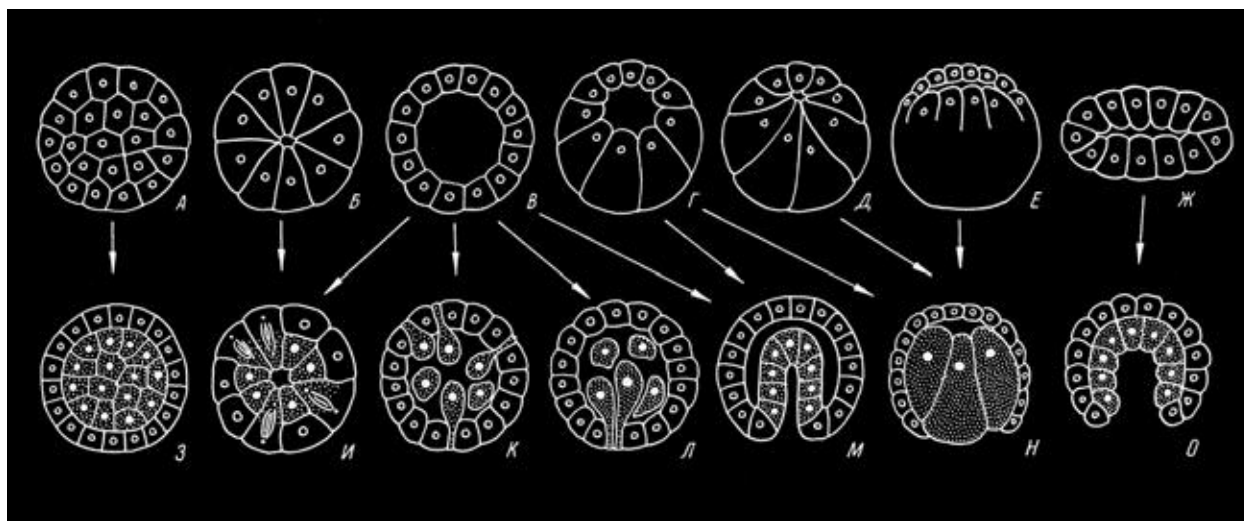
Шарообразная бластезя Геккеля обладала радиальной симметрией и малым или умеренным количеством желтка, что обеспечивало полное и радиальное дробление (Arendt, 2004). Представлялось, что бластезя с такими

свойствами была единственной анцестральной формой, которая стала базисной в последующей эволюции многоклеточных организмов накануне «кембрийского взрыва».

Однако, если предположить, что бластулуподобные образования возникли вследствие конгломерации клеток из-за их нерасхождения в процессе деления, слипания, контактного агрегативного поведения и т.п., то среди них могли неоднократно возникать упорядоченные образования, напоминающие бластулы разного типа, встречающиеся у современных животных.

Подобная реконструкция условий докембрийского периода и способов возникновения многоклеточности в состоянии объяснить одновременное и не зависимое друг от друга возникновение нескольких типов бластул, которые оказались перспективными для дальнейшего эволюционирования. Они оказались законсервированными (рекапитулируемыми) в онтогенезе до настоящего времени. Некоторые типы бластул, имеющих разное строение, описаны у современных животных. По этому вопросу существует немало сводок, наиболее полной среди которых является сводка О.М. Ивановой-Казас (1995). Она различает несколько типов бластул: 1) *целобластулу* (характеризуется наличием внутренней полости – бластоцеля и стенки вокруг него, называемой бластодермой, состоящей из одного или нескольких слоев клеток); 2) *стерробластулу* (составляющие ее клетки, расположенные одним слоем, имеют коническую форму и своими вершинами соприкасаются в центре, отчего бластоцель здесь отсутствует); 3) *плакулу* (сильно уплощенная бластула, напоминающая по форме двухслойную пластинку); 4) *морулу* (расположение клеток в этой бластуле беспорядочное). Кроме того, различаются как разновидности равномерные и неравномерные целобластулы, стерробластулы и морулы (Рис. 32).

Очевидно, что гипотетическая бластезя Геккеля больше всего напоминает равномерную однослойную целобластулу. Соответственно целобластулу считали самой примитивной или первичной; все остальные типы бластул, как полагали, являются вторичными из-за накопления желтка, усложнения организации яйца и возникновения специализированных форм дробления (Иванова-Казас, 1995; Arendt,



**Рис. 32.** Типы бластул (*верхний ряд*) при полном дроблении и связанные с ними типы гаструляции (*нижний ряд*). А – равномерная морула; Б – стерробластула; В – равномерная целобластула; Г – неравномерная целобластула; Д – неравномерная стерробластула; Е – дискобластула; Ж – плакула; З – морульная деляминация; И – мультиполярная иммиграция; Л – униполярная иммиграция; М – инвагинация; Н – эпиволия; О – изгибание плакулы. Клетки энтодермы отмечены точками. (По: Ивановой-Казас, 1995).

2004). В самом деле, можно отнести к вторичным, виды бластул, специфика формирования которых связана с наличием большого количества желтка. Среди них описываются очевидно вторичные способы бластуляции, возникшие под влиянием накопленного желтка (диско-, пери- и синцитиальная бластула), поэтому мы не рассматриваем их здесь. Все остальные способы образования бластул, на наш взгляд, являются первичными, поскольку возникали одновременно и независимо. Среди них сохранились бластулы, соответствующие не только современной целобластуле, но и другим образованиям, отождествляемым теперь со стерробластулой, морулой, плакулой. Это – в основном сферические формы, которые оказались наиболее устойчивыми и жизнеспособными. В таких образованиях в дальнейшем происходила специализация клеток по функциям. Клетки, которые специализируются на локомоции и восприятию внешней среды, оставались на внешней поверхности, а специализирующиеся в пищеварении и воспроизводстве нуждались в особой защищенности от внешней среды и переходили из наружного слоя клеток во внутренние слои или полость, используя для этого разные способы. Для того чтобы специализация клеток происходила как можно быстрее, необ-

ходимо было обеспечить их соответствующую локализацию как можно раньше. Этой тенденции способствовал процесс, получивший название *гаструляции*. Процесс гаструляции стал основой для развития соответственно двух- и трехслойных зародышей.

## 6. Зародышевые листки

Представление о двух- и трехслойной пространственной организации ранних зародышей было развито эмбриологами XIX века Вольфом и Бэром на примере развития позвоночных. Описанные ими слои были названы *зародышевыми листками*. После работ Ковалевского (1871) было признано, что у беспозвоночных способы обособления зародышевых листков и их дальнейшая онтогенетическая судьба оказываются принципиально сходными с позвоночными. Это послужило фактической основой для признания гомологии зародышевых листков у всех Metazoa. Теоретическое обоснование эта гомология получила в работах Геккеля (Haeckel, 1875) и Мечникова (1886), которые в соответствии со своими концепциями о происхождении многоклеточных животных дали зародышевым листкам филогенетическую трактовку.



В современной классификации эти слои именуются *эктодермой* (внешний слой), *энтодермой* (внутренний) и *мезодермой* (промежуточный). По Геккелю, экто- и энтодерма рекапитулируют первичные органы (кожу и кишку) гипотетической гастреи, а первичным способом их обособления является инвагинация. Третий зародышей листок – мезодерма – образовался, по мнению Геккеля и большинства современных исследователей, на более поздней стадии эволюции.

Самой существенной характеристикой зародышевых листков является специфика предназначаемой для них роли в будущем развитии зародыша. Из эктодермы, как правило, развиваются кожные покровы, органы чувств, центральная нервная система. Энтодерма дает основную часть пищеварительной системы, а производными мезодермы являются мускулатура и все виды соединительной ткани, включая кровеносную систему и внутренний скелет.

## 7. Гастрюла (гастрея)

Процесс деления однослойной бластулы на зародышевые листки называют *гастрюляцией*. Это относится к тем животным, у которых образуются только два (*Diploblastica*) или три (*Triploblastica*) зародышевых листка.

Вначале рассмотрим более простой с точки зрения систематиков вариант гастрюляции, когда в ее результате образуются только два клеточных слоя. Сущностью гастрюляции является то, что в ее процессе происходит интернализация части клеток, т.е. их переход из внешнего слоя внутрь бластулы. С участием этих клеток затем образуется гастральная полость, или архентерон. Он представляет собой первичную кишку, в которой у сформированных особей происходит переваривание пищи.

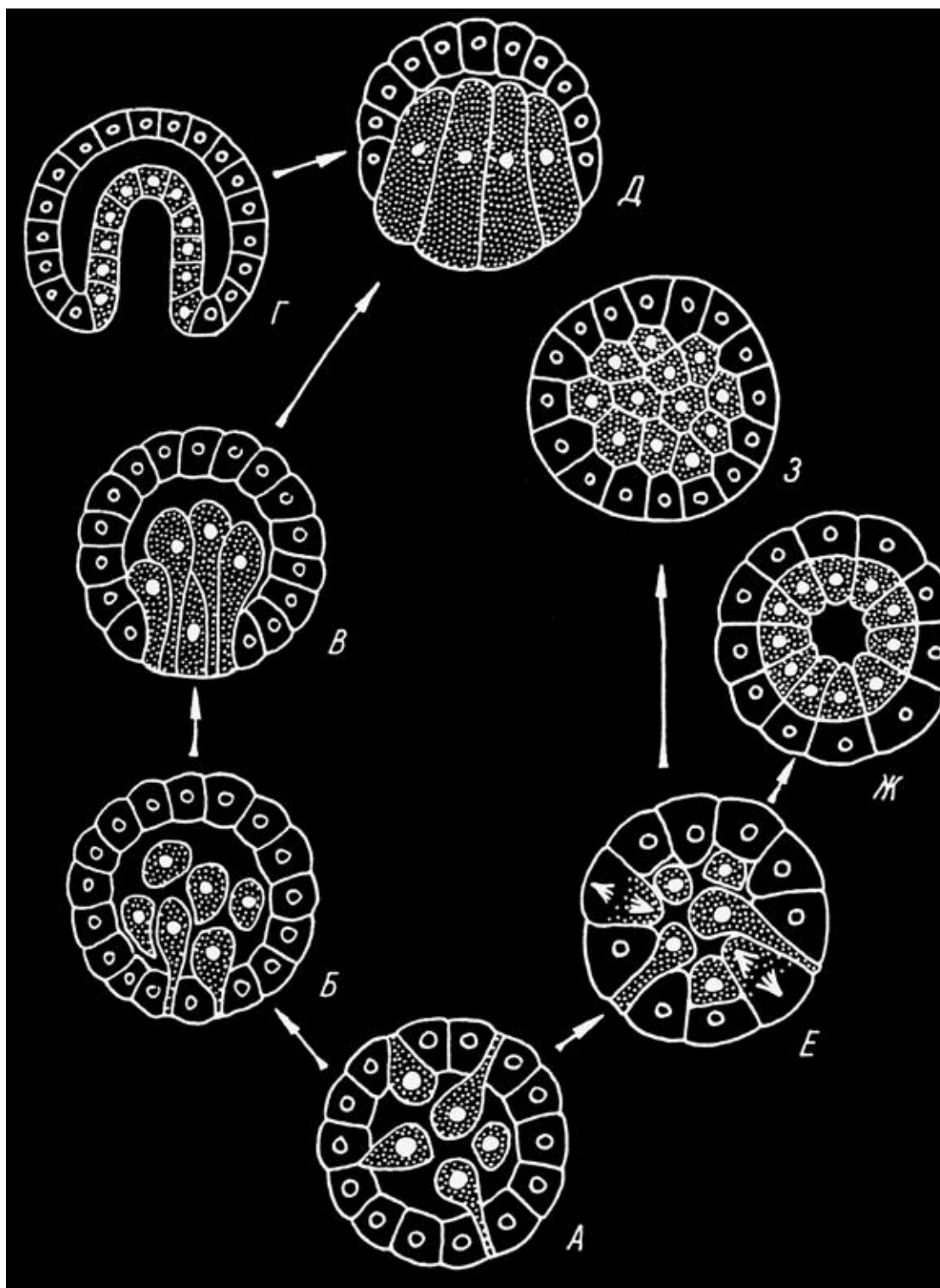
Образование архентерона происходит разными способами. У книдарий, которые составляют большую часть всех двухслойных, наблюдаются практически все известные способы осуществления гастрюляции. Эту поливариантность образования гастрюлы у представителей типа книдарий описал еще Мечников (*Metschnikoff*, 1886), отражена она и

в современных сводках (Иванова-Казас, 1995; Вугум, Martindale, 2004). Опираясь на них, приведем основные способы гастрюляции у современных книдарий (Рис. 33).

1. *Иммиграция*. При этом способе гастрюляции, который встречается в основном у Hydrozoa, в результате дробления образуется жгутиконосная целобластула, из стенок которой клетки выселяются во внутреннюю полость. Предварительно они теряют жгутики, приобретают округлую или амебоидную форму и затем уходят в бластоцель. В результате возникает новая личиночная форма – паренхимула, состоящая из наружной эктодермы и неорганизованной внутренней массы энтодермальных клеток. Если выселение клеток происходит с разных сторон стенки бластулы, этот процесс называют *мультиполярной иммиграцией*; если клетки выселяются только с заднего (вегетативного) полюса, это – *униполярная иммиграция*. У современных форм книдарий мультиполярная иммиграция встречается редко и, по-видимому, усложняется деляминационной морфогенетической активностью.

2. *Деляминация*. Происходит образование внутреннего слоя энтодермы за счет деления некоторых клеток в тангенциальном направлении. Существуют несколько способов образования гастрюлы с использованием механизма деляминации. Среди них – бластульная деляминация (Вугум, Martindale, 2004). В тех случаях, когда четкое деление зародышевых листков задерживается, образуется морула, в которой затем происходит расслоение на экто- и энтодерму (*морульная деляминация*). Если энтодерма образуется за счет двух процессов (иммиграции и деляминации), то этот случай называется *смешанной деляминацией*. Сюда же примыкает *синцитиальная деляминация*, которая наблюдается в тех случаях, когда во время дробления клеточные границы исчезают. Примером такого способа гастрюляции является гидроид *Eudendrium racemosum* (Mergner, 1957).

3. *Инвагинация*. В этом случае вегетативная часть стенки бластулы впячивается внутрь, сохраняя эпителиальное строение. Это – самый совершенный способ гастрюляции, так как сразу образуются гастрюцель и первичный рот (бластопор). Среди книдарий преобладает у Scyphozoa и Anthozoa.



**Рис. 33.** Эволюция гастрюляции у низших Metazoa. А – мультиполярная иммиграция, Б – униполярная иммиграция, В – плотное вращание, Г – инвагинация, Д – эпиволия, Е – смешанная деляминация, Ж – клеточная деляминация, З – морульная деляминация. Клетки энтодермы помечены точками. (По: Ивановой-Казас, 1995).

4. *Эпиболия*. Эпиболия происходит в тех случаях, когда в результате дробления образуется лишняя бластоцеля бластула (стерробластула), или вегетативные клетки остаются пассивными (например, при загрузке желтком), а анимальные клетки, активно размножаясь, распространяются по их поверхности. Некоторые авторы объединяют инвагинацию и эпиболию, так как считают, что в обоих случаях вегетативный полюс впячивается внутрь зародыша. Однако в первом случае это впячивание происходит за счет активного поведения вегетативных клеток, а во втором – за счет активности анимальных клеток.

В своей теории *бластеи–гастрей* Геккель полагал, что именно инвагинация была тем первичным способом, с помощью которого бластея эволюционировала в гастрею. Геккелю оппонировал Мечников (Metschnikoff, 1886), который считал, что самым примитивным способом гастрюляции является смешанная деляминация. Вопрос о первичности того или иного механизма до сих пор остается дискуссионным.

Однако у губок (надраздел *Porozoa*) и кишечнополостных, самого древнего типа в надразделе *Eumetazoa*, уже встречаются все известные механизмы гастрюляции (Вугум, Martindale, 2004; Ересковский, 2005), точно так же, как в этой же группе встречаются почти все известные способы образования бластулы. Вольпертом (Wolpert, 1992) даже была высказана мысль, что естественный отбор действовал не на сам механизм гастрюляции, а на тот результат, который должен был обеспечить процесс интернализации части внешних клеток, т.е. образование энтодермы (а также мезодермы у трехслойных).

В первой части нашей работы была изложена альтернативная точка зрения на происхождение разных способов гастрюляции (см. Рис. 3–6). Первые многоклеточные организмы (или образования) возникли и развивались в уникальной экосистеме микробных матов, и различные способы гастрюляции возникали естественным образом при взаимодействии бластулуподобных организмов с микробной пленкой. Поскольку в тот период естественный отбор отсутствовал или был минимальным, то это обеспечило условия для одновременного и независимого возникновения многообразных способов га-

стрюляции, включая переход от однослойных организмов к двухслойным и трехслойным.

По-видимому, способ гастрюляции не предопределяет последующий путь, по которому пойдет развитие организма (как нет причинно-следственной связи между способом дробления и будущим планом строения). Такой вывод можно сделать на основании того, что все способы гастрюляции встречаются не только у кишечнополостных, но также у билатеральных животных, даже в пределах отдельных классов, как, например, у ракообразных и насекомых (Иванова-Казас, 1981, 1995).

По-видимому, специального переходного периода от двухслойных организмов к трехслойным не существовало. На это указывает отсутствие принципиально новых способов гастрюляции при образовании трехслойных зародышей. Действительно, между этими двумя уровнями организации трудно провести границу. Как можно их разделить, если при образовании мезодермы использовались те же механизмы, что и при образовании энтодермы, в том числе иммиграция клеток и инвагинация клеточных пластов?

Геккель считал, что филогенетические бластея и гастрея как самостоятельные организмы возникли и существовали на заре эволюции многоклеточности (Рис. 34). По нашему мнению, бластея и гастрея не были однотипными, а каждая существовала в нескольких формах, аналогичных тем бластулам и гастралам, которые встречаются сейчас в онтогенезе современных *Metazoa*. Среди них, очевидно, существовала и фагоцителла, которую Мечников противопоставлял как альтернативу геккелевской гастрее, считая, что фагоцителла должна была исторически возникнуть раньше, чем гастрея.

## 8. Образование мезодермы

Сторонники градуализма полагают, что превращение однослойных форм *Metazoa* уровня бластеи в животных с двумя-тремя зародышевыми листками происходило постепенно: вначале возникли двухслойные, а позднее трехслойные (Wolpert, 1992; Иванова-Казас, 1995). О.М. Иванова-Казас, обсуждая этот вопрос, исходит из теории фагоцителлы

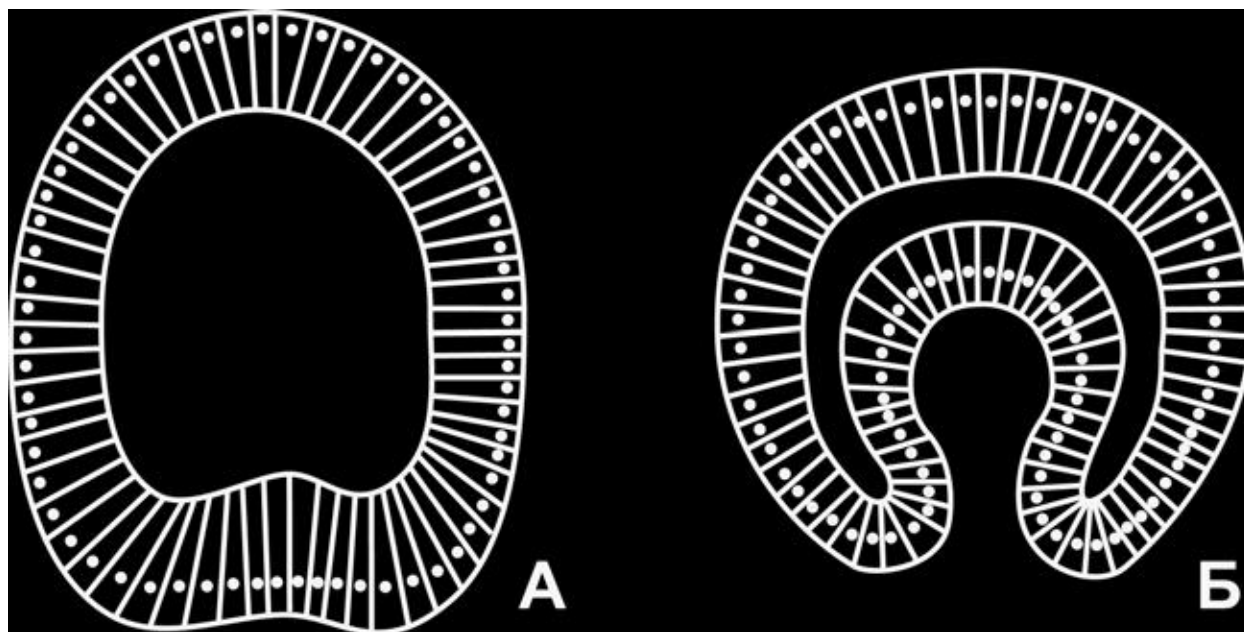


Рис. 34. Модель эволюции животных, предложенная Э. Геккелем, на основе эмбриологических данных. Слева: организм уровня бластулы – бластезя; справа: организм уровня гастролы – гастрезя. (По: Technau, Scholz, 2003 с изменениями).

И.И. Мечникова, разработанной еще в 1866 г. (см. Мечников, 1955). По мысли Мечникова предками многоклеточных животных были колонии жгутиконосцев. Они были шаровидными и полыми, а входящие в их состав особи располагались на поверхности одним слоем и осуществляли функции улавливания пищевых частиц и питания. Особи, захватившие пищевую частицу, утрачивали жгутик, принимали амeboидную форму и погружались внутрь шара, где и происходил процесс внутриклеточного пищеварения (фагоцитоз). Затем они снова возвращались на поверхность и восстанавливали жгутик. В следующей стадии эволюции произошло разделение клеток колонии на два типа: одни из них образовали поверхностный слой локомоторных клеток – кинобласт, а другие – аморфную внутреннюю массу амeboидных клеток – фагоцитобласт. Таким путем, по мнению Мечникова, была достигнута эволюционная стадия, морфологически сходная с личинкой многих губок и книдарий, – паренхимуллой. Поскольку паренхимулла не питается, а гипотетический предок Metazoa должен был питаться путем фагоцитоза, Мечников назвал его *фагоцителлой*.

Согласно теории фагоцителлы тело первичных многоклеточных животных состоит только из двух клеточных пластов – кинобласта и фагоцитобласта. У Cnidaria (Diploblastica), сохранивших мало измененный тип развития, кинобласт представлен эпидермой, а фагоцитобласт – гастродермой. Эмбриональные зачатки этих пластов называются экто- и энтодермой.

У примитивных Triploblastica произошло разделение фагоцитобласта на кишечный эпителий и ткань внутренней среды – паренхиму, поэтому у этих животных имеются три зародышевых листка – экто-, эндо- и мезодерма. У большинства Triploblastica гастрюляция приобрела характер двухступенчатого процесса: сначала происходит разделение эктодермы и общего зачатка энто- и мезодермы, потом обособляются последние два листка (Иванова-Казас, 1995, с. 257).

Существование мезодермы энтодермального и эктодермального происхождения вызывало постоянные дискуссии: являются ли они взаимозаменяемыми и равноправными, или они возникли в результате разных эволюционных процессов? Например, Хайман



(Huxley, 1951) полагает, что эктомезодерма унаследована Protostomia от их планулоидных предков, а энтомезодерма имеет более позднее происхождение. По мнению Грунера (Gruner, 1980), в процессе эволюции сначала обособилась мезенхима (эктомезодерма), потом за счет инвагинации возникла энтодерма, а еще позднее – мезодерма.

Обычно принимается, что основным способом образования мезодермы для Protostomia является телобластический, а для Deuterostomia – энтероцельный. Разделение Bilateria на Proto- и Deuterostomia первоначально предполагало независимое происхождение этих двух групп животных от Radialia, из чего следует, что телобластический и энтероцельный способы образования мезодермы тоже могли возникнуть независимо друг от друга. Имеется несколько идей, предложенных в разное время, которые стараются доказать монофилетическое происхождение Bilateria и вывести телобластический способ образования из энтероцельного, или наоборот. Их критически рассматривает Иванова-Казас (1995) и считает наиболее убедительной точку зрения А.В. Иванова (1986), который подошел к рассматриваемому вопросу с позиций теории фагоцителлы. Излагая его взгляды, Иванова-Казас (1995) иллюстрирует их схемой (Рис. 35).

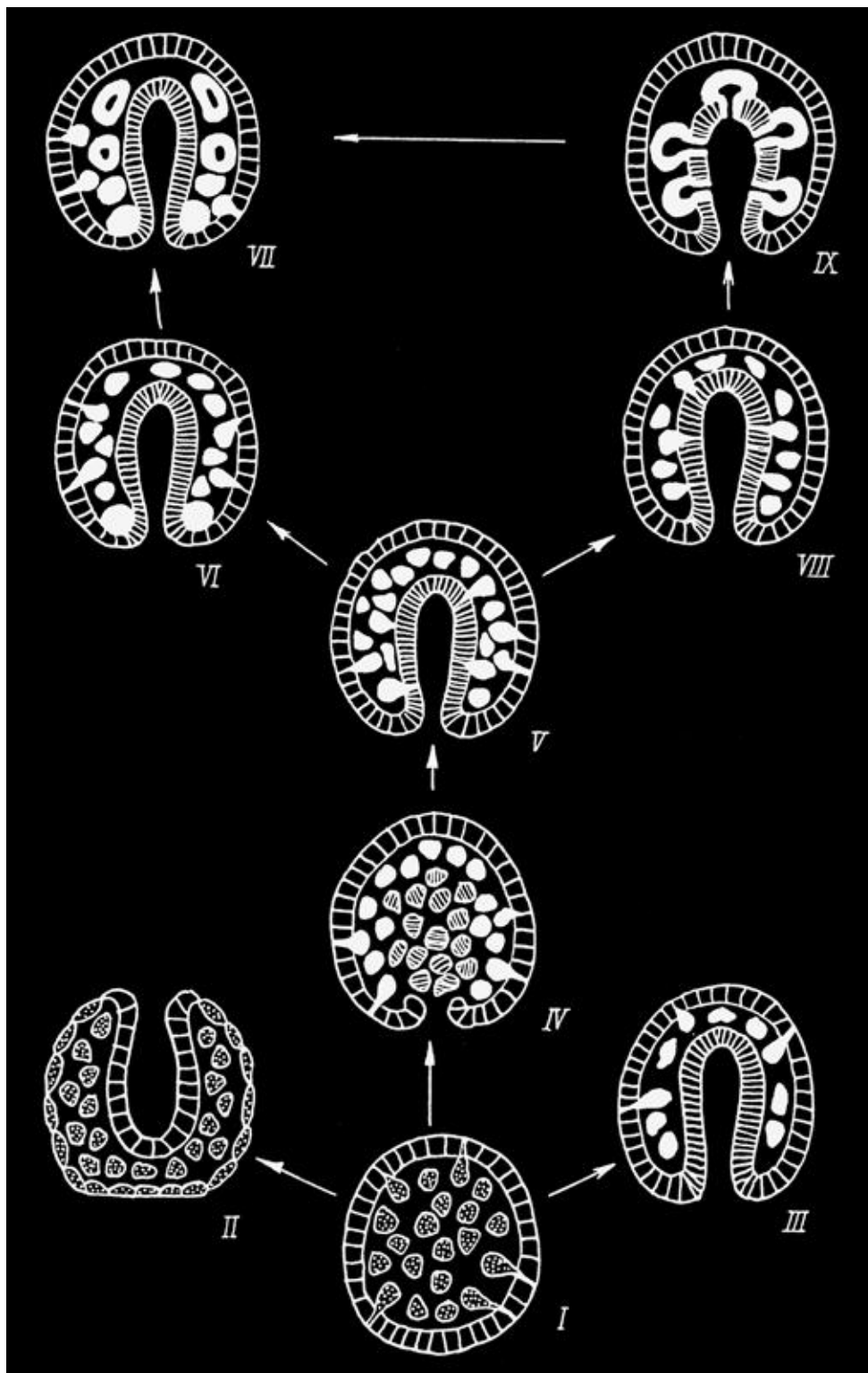
Далее я постараюсь показать, что появление энтодермы и мезодермы могло происходить одновременно, и, соответственно, группы животных, развивавшихся на основе двух- и трехслойности, возникали также одновременно.

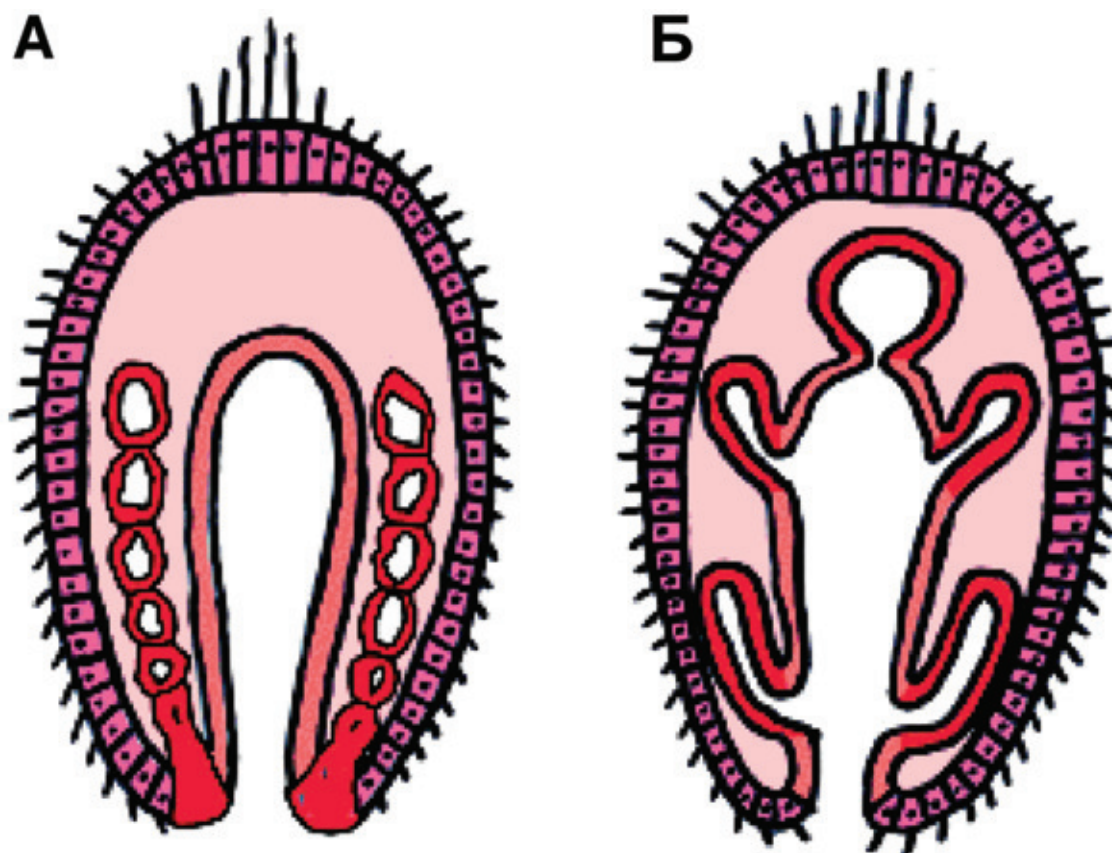
Как правило, в результате гастрюляционных процессов образуется общий зачаток энто- и мезодермы (мезэнтодерма). У первичноротых он чаще всего имеет вид аморфной клеточной массы, а у вторичноротых представлен эпителием, образующим первичный кишечник или архентерон. Как мы видели, механизмы образования энтодермального слоя у двухслойных организмов достаточно разнообразны, и они обеспечили эволюционный переход многоклеточных от бластем к гастрее. Нетрудно представить a priori, что, сформировав двухслойные организмы, эти механизмы никуда не исчезли, и возможность перемещения одиночных клеток и целых фрагментов стенок уже из обоих пластов в бластоцель в онтогенезе этих организмов

кажется вполне очевидной. Ряд авторов допускает, что процесс образования меземхимных клеток из эктодермы и преобразования их в мезодерму (эктомезодерму) возможен и у современных животных (Salwini-Plawen, 1980; Gruner, 1980). Видимо, на начальных этапах эволюции Metazoa так и происходило: в образовании мезодермы участвовали как энтодерма, так и эктодерма, однако позже эта роль перешла (возможно, за редким исключением) целиком к энтодерме. Такой вариант был более простой и экономически целесообразным. Ведь клеткам эктодермы, прежде чем выйти внутрь бластоцеля, необходимо было пройти ряд процедур (избавиться от жгутика, округлиться, образовать псевдоподии и т.п.), в то время как клетки энтодермы в этих приготовлениях не нуждались, поэтому сохранились в основном лишь те способы образования мезодермы, в которых участвовал энтодермальный зачаток. В недавнем исследовании, проведенном на двухслойной актинии *Nematostella vectensis* методами молекулярной генетики, эта точка зрения подтверждается. Оказалось, что из семи генов-маркеров мезодермы билатеральных животных у эмбрионов радиальной актинии шесть экспрессируются в энтодермальном слое и только один – в эктодермальном (Martindale et al., 2004). Главное же, что следует подчеркнуть: *между образованием энтодермы и мезодермы не было временной паузы, так как составляющие их клетки возникают вследствие работы одних и тех же клеточных механизмов.*

Очевидно, что образование мезодермы обеспечивало значительно больше возможностей для дальнейшего прогресса. Это следует из того, что почти все многообразие животного мира возникло на базе трипобластии, т.е. благодаря возникновению мезодермы. Вспомним, что только таксонов уровня типов возникло на этой базе свыше 30, включая типы самого высшего уровня сложности. В то же время двухслойные Diploblastica смогли создать лишь 2–3 типа животных, сохранивших почти неизменный уровень организации от эдиакария до настоящего времени (Chen et al., 2000, 2002). На мой взгляд, загадка состоит не столько в том, как могли возникнуть двухслойные, а, скорее, в том, как они сумели сохраниться, если трехслойная организация обеспечивала столь

**Рис. 35.** Схема происхождения и эволюции мезодермы по теории фагоцителлы. I – обособление кинобласта и фагоцитобласта; II – у примитивных Porifera из кинобласта строится выстилка жгутиковых каналов, а из фагоцитобласта образуются покровный эпителий и клеточные элементы мезоглеи; III – у Spidaria основная часть фагоцитобласта рано эпителизируется и дает энтодерму, а более поздно образующаяся часть формирует мезодерму; IV – у низших Bilateria фагоцитобласт остается аморфным и разделяется на центральную и периферическую части (энто- и мезодерму); V – эпителизация энтодермы и обособление мезодермы путем выселения клеток из экто- и энтодермы; VI – в линии Protostomia зачаток энтомезодермы располагается в двух мезодермальных телобластах; VII – в энтомезодерме образуются целомические полости; VIII – другое направление эволюции: эпителизация всего фагоцитобласта и формирование архентерона, разделение энто- и мезодермы происходит путем выселения клеток из стенки архентерона; IX – мезодермальные элементы концентрируются в определенных частях архентерона и обособляются энтеропельным способом. Клетки кинобласта (а позднее – эктодермы) показаны белым цветом; недифференцированный фагоцитобласт отмечен пунктиром, а центральный (энтодерма) заштрихован; мезодермальные элементы зачернены. (По: Иванова-Казас, 1995).





**Рис. 36.** Главные способы образования мезодермы у ресничных личинок Protostomia и Deuterostomia. А – шизоцелия в том виде как она свойственна многим Spiralia. Клетки от края бластопора, производные 4d, иммигрируют по одной, делятся и начинают строить целомические полости в виде серии сегментов, преобразуясь в эпителии и формируя внутри сегментов полости в виде щелей; Б – энтероцелия в том виде как она проходит у Hemichordate. Части архентерона впячиваются в гастрощель в виде эпителиальных карманов, чтобы образовать протоцель, мезоцель и метацель. (По: Technau, Scholz, 2003).

явные преимущества для прогресса? Видимо, в эдиакарском и начале кембрийского периода в условиях еще незначительной конкуренции книдарии и другие Diploblastica смогли занять определенные экологические ниши. Очевидно, что они могли воспроизводить себя, но также были в состоянии постоянно создавать новые варианты Triploblastica, т.к. механизмы спонтанного образования зачатков мезодермы у них сохранялись. Однако по мере эволюции и возникновения большого количества новых и более сложных видов животных конкуренция усиливалась. Путь создания новых форм животных с того же уровня, который соответствовал гастрее в условиях эдиакария, становился невозможным, ибо стремительно возникшие уже достаточно сложные формы билатеральных

животных не оставляли шансов для выживания новых «экспериментальных» форм. Возможно, смогли сохраниться лишь те двухслойные, у которых возник запрет на образование мезодермы. Благодаря этому их эволюция остановилась на том уровне организации, которой они достигли к началу кембрийского периода. По существу, запрет выхода на трехслойное состояние обрек этих животных на существование в пределах двухслойности на самом примитивном уровне среди всех других Metazoa.

Примечательно, что в онтогенезе всех исследованных билатеральных животных никогда не наблюдается выраженной диплобластической фазы при переходе от бластулы к гастреле. Если бы таковая была в филогенезе, то она должна была наблюдаться хотя бы изредка в онтогенезе



современных организмов. Кроме того, понятие о диплобластии применимо в чистом виде к анатомии не всех форм жизненного цикла, а только к личинкам и полипам кишечнополостных (Seipel, Schmid, 2005, 2006).

На ранних этапах эволюции Bilateria мезодерма образовывалась путем выселения разрозненных клеток из эктодермы и энтодермы. Такой способ наблюдается у плоских червей и немуртин (Иванова-Казас, 1995). Разрозненное поступление клеток в бластоцель бластулы и гастрюлы сохранилось только у наиболее примитивных форм билатеральных. У большинства билатеральных образование мезодермы становится упорядоченным, и роль в ее образовании переходит к немногим специальным клеткам. Как будет ясно в дальнейшем, такой переход был обусловлен необходимостью обеспечения строго билатеральной симметрии. У современных билатеральных животных различают два основных способа закладки мезодермы (Рис. 36).

1. *Телобластический или шизоцельный (схизоцельный) способ.* Преобладает у первичноротых. Lophotrochozoa, к которым относятся щупальцевые, а также все типы, которые характеризуются спиральным дроблением (немуртины, плоские черви, моллюски, аннелиды). Этот способ образования мезодермы начинается с закладки двух крупных клеток (телобластов), симметрично расположенных в области заднего края бластопора и обращенных в бластоцель. Они появились, по-видимому, в процессе спирального дробления, так как в наиболее четко видны у Spiralia. Неудивительно, что телобласты являются крупными клетками, поскольку они являются потомками бластомера 4d – одного из тех, которые в ходе дробления получили всю полярную плазму. От этих телобластов путем серии последовательных делений отпочковываются более мелкие мезодермальные клетки, что приводит к возникновению мезодермальных полосок. В некоторых случаях мезодермальные полоски легко распадаются и смешиваются с эктомезенхимой, вместе с которой они производят полости целомического типа (Nemertini, Mollusca). В других случаях такие полости образуются внутри мезодермальных полосок, делая эти полости как бы чисто мезодермальными (Echiurida, Sipunculida). Наконец, эти мезодермальные полоски оказались

способными к сегментации, в результате чего образуются два ряда парных сомитов, внутри которых путем расхождения клеток образуются замкнутые полости – участки целома (*Nematelminthes*). Способ образования полостей путем расхождения клеток называется *шизоцельным* (Рис. 36 А). Следует подчеркнуть, что телобласты и энтодерма возникают из разных бластомеров и в процессе развития не связаны друг с другом.

2. *Энтероцельный способ.* Преобладает у вторичноротых Deuterostomia (иглокожие, полухордовые, хордовые). В этом случае материал будущей мезодермы вворачивается вместе с энтодермой в процессе гастрального выпячивания в составе единого зачатка. Затем мезодерма выделяется из архентерона путем выпячивания его стенок и последующего отделения этих выпячиваний от энтодермы (Рис. 36 Б). Характерно, что выпячивания, которые боковых стенок архентерона симметричны и образуют парные целома. Непарным оказывается лишь целом, который образуется из кишки в районе будущего рта.

## 9. Выводы

1. Более 100 лет классическая эмбриология рассматривает разные способы дробления, бластуляции, гастрюляции с позиций дарвинизма как некую цепь событий, которые градуально возникали один из другого, причем консенсус в их очередности не достигался никогда.

2. Встречаемость всех основных способов дробления в пределах одного типа или класса, отсутствие взаимосвязи между способом дробления и планом строения тела свидетельствуют, что между способами дробления и развитием организма по тому или иному плану очевидной связи не наблюдается.

3. Разнообразие способов дробления, скорее всего, отражает разнообразие путей независимого перехода от одноклеточности к многоклеточности.

4. Учитывая, что эволюция от возникновения многоклеточности до становления признаков плана строения тела почти всех типов Metazoa, происходила преимущественно в эдиакарском периоде, можно предполагать, что разные способы бластуляции, гастрюляции



и формирования некоторых личиночных стадий также эволюционировали независимо и одновременно, а не выводились один из другого в результате градуальной изменчивости.

5. Клеточные механизмы способов образования энтодермы и мезодермы не имеют принципиальных различий, причем мезодерма может возникать как из экто-, так и энтодермы. Это означает, что двух- и трехслойный уровни организации многоклеточных могли возникнуть одновременно и независимо.

6. Поскольку возникновение мезодермы обеспечило большие возможности для прогрессивной эволюции, то почти все много-

образии животного мира развивалось на базе трипобластии.

7. Двухслойные животные, эволюция которых остановилась на уровне начала кембрийского периода, сохранились лишь благодаря тому, что заняли определенные экологические ниши и, видимо, выработали запрет на образование мезодермы.

8. Многоклеточность, бластее- и гастрееобразные формы, проморфологические типовые признаки не возникли бы в течение короткого эдиакарского периода, если бы движущей силой эволюции в этот период был естественный отбор.

### ЧАСТЬ Ш.

## РЕКОНСТРУКЦИЯ УСЛОВИЙ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПРИЗНАКОВ ВЫСШЕГО РАНГА В ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗВИТИИ METAZOA

### 1. Типогенез

Если дарвинизм достаточно успешно решает проблему видообразования, то проблема возникновения более крупных таксонов оказывается постоянной головной болью этой теории. Причем взаимосвязь здесь прямая: чем выше таксономический статус группы животных, тем сложнее решается проблема ее происхождения. Очевидно, что апогеем сложности для дарвинизма является объяснение происхождения таксонов высшего уровня животного царства – подтипов и типов.

Тип животных обычно определяется как главный план строения тела (Bauplan). Само по себе понятие «главный план строения» представляется с морфологической точки зрения недостаточно определенным. На уровне общего восприятия мы хорошо понимаем различие между моллюсками и членистоногими или между иглокожими и хордовыми. Особенности «главного плана строения типового уровня» нередко определяют перечнем наиболее характерных органов и признаков. Так, в список отличительных признаков типа хордовых обычно включают, кроме хорды, наличие жаберных щелей, дорсальной нервной трубки с расширенным передним концом, мезодермальных сомитов, из которых развиваются блоки мышц. Моллюски имеют мускулистый непарный вырост или ногу, используемую для передвижения, мантию, раковину, радулу и т. д.

Чтобы понять, когда возникают признаки того или иного типа в филогении, нужно хотя бы выяснить, когда они появляются в онтогенезе. Задача состоит в том, чтобы выявить те стадии в онтогенезе, когда происходит не только закладка органов, определяющих специфику типа, но также события, которые подготавливают (предопределяют) закладку таких органов при построении тела зародыша или личинки. Отчасти эту проблему пытался решить Геккель, который предложил термин «проморфология», понимая под этим геометрические соотношения в форме тела живых существ (Иванова-Казас, 1995, с. 443). В этом смысле можно назвать

проморфологическими те события, которые предопределяют существенные перестройки онтогенеза и, соответственно, формы тела.

Ранее мы отмечали, что ранние стадии онтогенеза (дробление, гастрюляция, некоторые стадии развития личинок) не имеют никакого филогенетического значения (Seidel, 1960, 1978; см. *часть II наст. книги*). Соглашаясь в основном с этим мнением, я считаю, что его нельзя абсолютизировать. Так, например, нельзя отрицать, что спиральный способ дробления детерминирует определенный путь развития, свойственный всем типам группы Spiralia.

Для дальнейшего анализа способов и механизмов возникновения таксонов типового ранга, полезно использовать некоторые специальные понятия. Еще Зейдель (Seidel, 1960) предлагал выделять стадию развития, на которой уже можно различить будущий план строения (Körpergrundgestalt). Он полагал, что основной план строения кишечнополостных воплощается в сцифистоме, у членистоногих он устанавливается на стадии с целомическими мешками, у моллюсков – на стадии велигера, а у хордовых – на стадии нейрулы. Позднее Зандер (Sander, 1983) предложил называть такую стадию *филотипической*. Последнюю, с точки зрения Слэка и др. (Slack et al., 1993), можно определить по-разному: как стадию развития, на которой все главные части тела оказываются в их окончательном положении в виде скоплений недифференцированных клеток; или как стадию после завершения основных морфогенетических перемещений тканевых слоев; или как стадию, на которой все члены данного типа имеют максимальное сходство. Авторы называют *филотипической* стадией у позвоночных стадию хвостовой почки, а у насекомых – стадию завершения сегментации зародышевых полосок.

Определения *филотипической* стадии относятся к уже сложившимся онтогенезам современных животных. Следует учитывать, что в течение длительной эволюции онтогенетические процессы подвергались разного рода вторичным изменениям, что затрудняет понимание истоков первичных событий,

которые обеспечили предпосылки для возникновения животных того или иного типа. Термин «филотипическая стадия» можно было бы считать удачным, если бы он относился к той стадии, которая рекапитулирует состояние предка в процессе события, ставшего решающим для возникновения нового типа. Однако в современном понимании этого термина главные признаки типа являются уже определившимися. Ту же стадию, в которой происходит установочное событие на возникновение нового плана строения Metazoa в ранге типа, резонно называть *типогенной* стадией. Следует отметить, что сам термин *типогенез* был предложен Шиндельвольфом (Schindelwolf, 1993) в близком, но в несколько другом смысле, который предполагает рассматривать типогенез (период относительно быстрого формирования крупного таксона) в связке с *типостазом* (сохранение основных черт этого таксона на протяжении десятков и сотен миллионов лет). В нашем случае типогенез – это стадия, в процессе которой рекапитулируется древнее событие, ставшее предопределяющим для создания нового плана строения типового уровня. Фактически типогенная стадия в онтогенезе должна предшествовать филотипической, которую в филогенетическом смысле можно приравнять к типостазу.

В заключение отметим, что поскольку почти все типы появились уже в кембрийском периоде, то можно полагать, что процессы типогенеза в изложенном здесь понимании тогда же были завершены.

## **2. Приоритетное развитие признаков высшего таксономического ранга многоклеточных накануне и в течение «кембрийского взрыва»**

Дарвин знал о феномене кембрийского периода, о богатстве и разнообразии остатков животных в осадочных слоях этого периода и о чрезвычайной бедности нижележащих, т.е. более древних слоев. Он представлял себе, что построение таких сложных организмов, как трилобиты, встречающихся в массе в кембрийских горизонтах, за счет естественного отбора, оперирующего мельчайшими вариациями, должно происходить в течение огромных промежутков геологического времени через

множество переходных форм. Трилобиты с их сегментированным телом, развитой нервной системой и сложными фасеточными глазами впервые появляются полностью сформированными в начале «кембрийского взрыва», наряду со многими другими типами такой же сложности. Как утверждает зоолог Ричард Доукинс, «кажется так, будто они [типы беспозвоночных] были только что высажены там без какой-либо эволюционной предыстории» (Dawkins, 1986).

Поскольку теория Дарвина основывается лишь на градуальных процессах усложнения, он предполагал, что этот процесс должен занимать десятки и сотни миллионов лет, и, следовательно, в ископаемых остатках должно сохраниться множество промежуточных форм. Он писал: «...если эта теория верна, не может быть сомнения в том, что, прежде чем отложился самый нижний кембрийский слой, прошли продолжительные периоды, столь же продолжительные или, вероятно, еще более продолжительные, чем весь промежуток времени между кембрийским периодом и нашими днями, и что в продолжение этих огромных периодов мир изобиловал живыми существами» (Ч. Дарвин «Происхождение видов», 1991, с. 286). Дарвин хорошо осознавал, конечно, проблему, которую феномен кембрийского изобилия представлял для его теории. Он полагал: «Этот случай нужно пока признать необъяснимым и, возможно, на него справедливо указывать как на действительный аргумент против защищаемых здесь взглядов» (там же, с. 288). Дарвин надеялся, что в геологической летописи животного мира имеются пробелы, связанные с недостаточностью исследований, но со временем они будут устранены.

Однако шли годы и десятилетия, а проблема кембрийской фауны оставалась в том же положении, что и при Дарвине. Более того, почти через 150 лет после выхода «Происхождения видов» открытия в палеонтологии не только не прояснили, а сделали проблему «кембрийского взрыва» еще более загадочной. Речь идет прежде всего об открытиях новых ископаемых групп в отложениях сланцевых глин в Канаде (формация Берджес) и, особенно, в Южном Китае (фауна Шеньяна), в отложениях, богатых фосфоритами, которые оказались благоприят-

ной средой в обеспечении сохранности мягких тканей и органов бесскелетных животных. Эти исследования документально подтвердили наличие в кембрийской фауне не только представителей уже известных типов, но и ряда типов и подтипов животных, остатки которых раньше не были известны в слоях кембрия. К ним следует отнести находки, свидетельствующие о наличии в кембрии представителей всех основных групп хордовых (см. Табл. 2).

Различие между мелкомасштабным морфологическим разнообразием (diversity) и морфологической непохожестью, особостью крупного масштаба (то, что таксономисты называют disparity) становится сегодня ключевым вопросом в трактовке механизмов и путей эволюции. Большинство биологов полагает, что дарвиновские механизмы хорошо объясняют большое разнообразие жизни, под которым имеется в виду огромное число существующих видов. В противоположность мельчайшей изменчивости, которая является предметом видовой или родовой таксономической классификации, под disparity подразумеваются отличия уровня типов или классов. Крупномасштабные морфологические и таксономические признаки являются, согласно дарвинизму, результатом кумулятивного действия многих мелких событий на уровне видообразования. Дарвин сам выразил эту точку зрения в «Происхождении видов» с помощью диаграммы (Рис. 37), иллюстрирующей теорию общего происхождения «...диаграмма иллюстрирует ступени перерастания малых различий, свойственных разновидностям, в крупные различия, свойственные видам. Продолжаясь в течение еще большего числа поколений, этот процесс дает восемь видов, обозначенных буквами от  $a^{14}$  до  $m^{14}$ , которые все происходят от (A). Таким путем, я полагаю, умножается число видов и образуются роды» (Дарвин, 1991, с. 106–107). Следуя далее, этот процесс дивергенции приводит к образованию семейств, затем отрядов, вплоть до образования новых типов. В современной англоязычной литературе этот путь эволюции называют эволюцией down-to-top (снизу вверх).

В то же время в осадочных породах ниже кембрийских горизонтов (фауна эдиакарского периода) нет ни представителей фауны кембрия, ни промежуточных форм организмов

более простого строения, которые можно было бы назвать предшественниками кембрийской фауны. Почти полное исчезновение представителей эдиакария в начале кембрия свидетельствует о том, что эдиакарская фауна вымерла к началу кембрия, став жертвой «неправильного эксперимента» природы (Seilacher, 1989).

Еще более древняя венгьянская фауна микроскопических (100–200 мкм) билатеральных животных оказалась перспективной для дальнейшего развития Metazoa, накопив за 30–40 млн лет большое количество *проморфологических* экспериментальных форм. По-видимому, именно эта биота стала истинной предшественницей кембрийской фауны.

Начиная с 1970-х годов, палеонтологи стали осознавать, что отсутствие переходных форм противоречит представлениям о том, что эволюция осуществляется градуальным способом. Некоторые из них отмечают, что ископаемый материал докембрия и кембрия не в состоянии отразить градуального характера появления многих видов. Скорее, наблюдается парадоксальная (с точки зрения дарвиновской концепции) картина: общие признаки типов, классов и отрядов закономерно встречаются в ископаемых остатках раньше, чем признаки семейств, родов и видов. Согласно утверждению Эрвина с соавторами (Erwin et al., 1987), раскопки ископаемых наводят на мысль, что главный толчок на диверсификацию типы получают раньше, чем классы; классы раньше, чем отряды; а последние раньше, чем семейства. Очевидно, что направление эволюционных изменений «сверху вниз» (Рис. 38) подвергает сомнению главную идею филогенеза по Дарвину.

### 3. Эдиакарский период как «золотой век» существования и эволюции Metazoa в отсутствие естественного отбора

Очевидно, что в рамках теории естественного отбора, сформулированной Дарвином, не удастся решить такие загадки, как «кембрийский взрыв» или движение эволюции от образования признаков высших таксонов к низшим. Эти загадки можно решить, если учесть изложенный выше материал об условиях возникновения и эволюции многоклеточных животных в эдиакарском периоде.



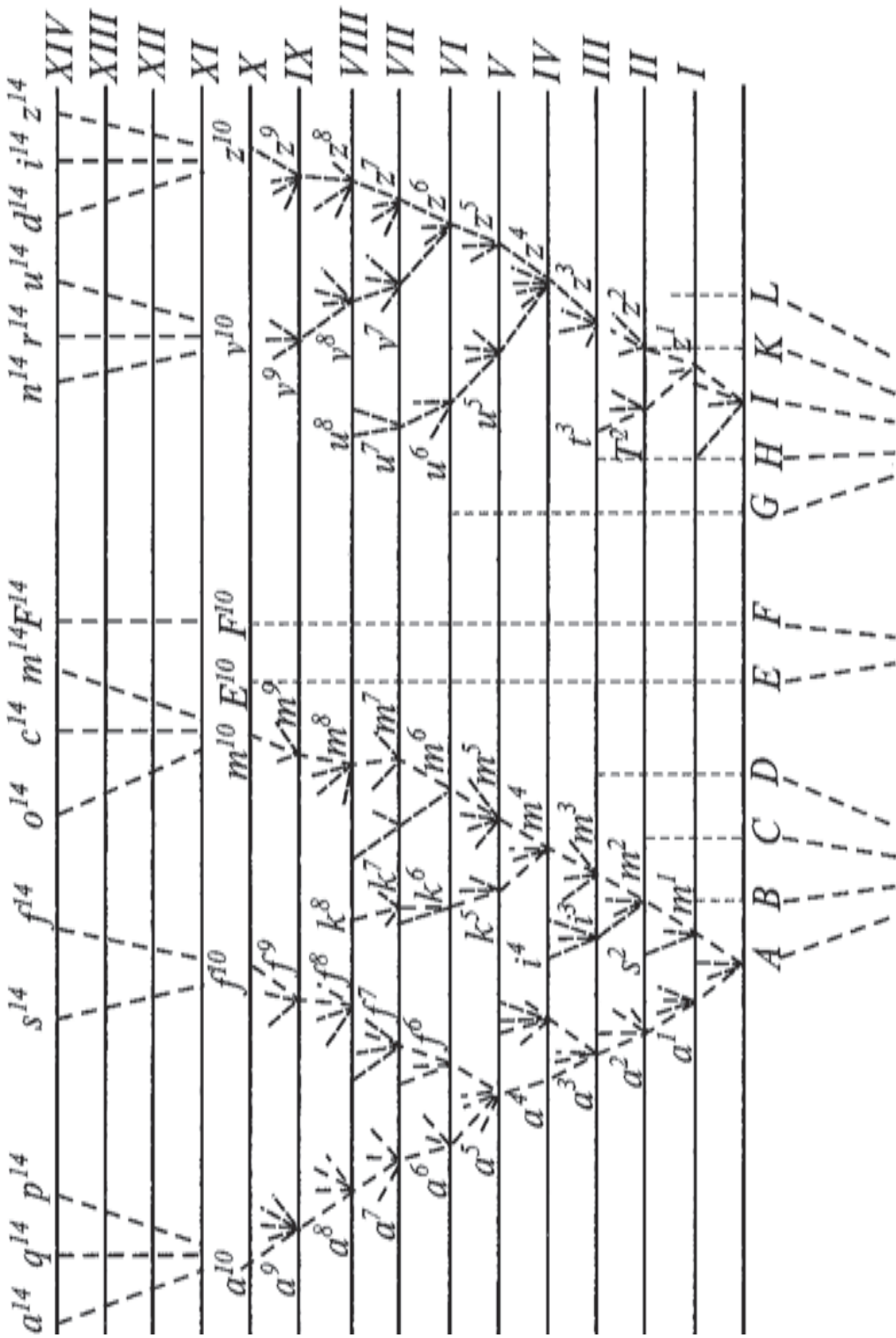
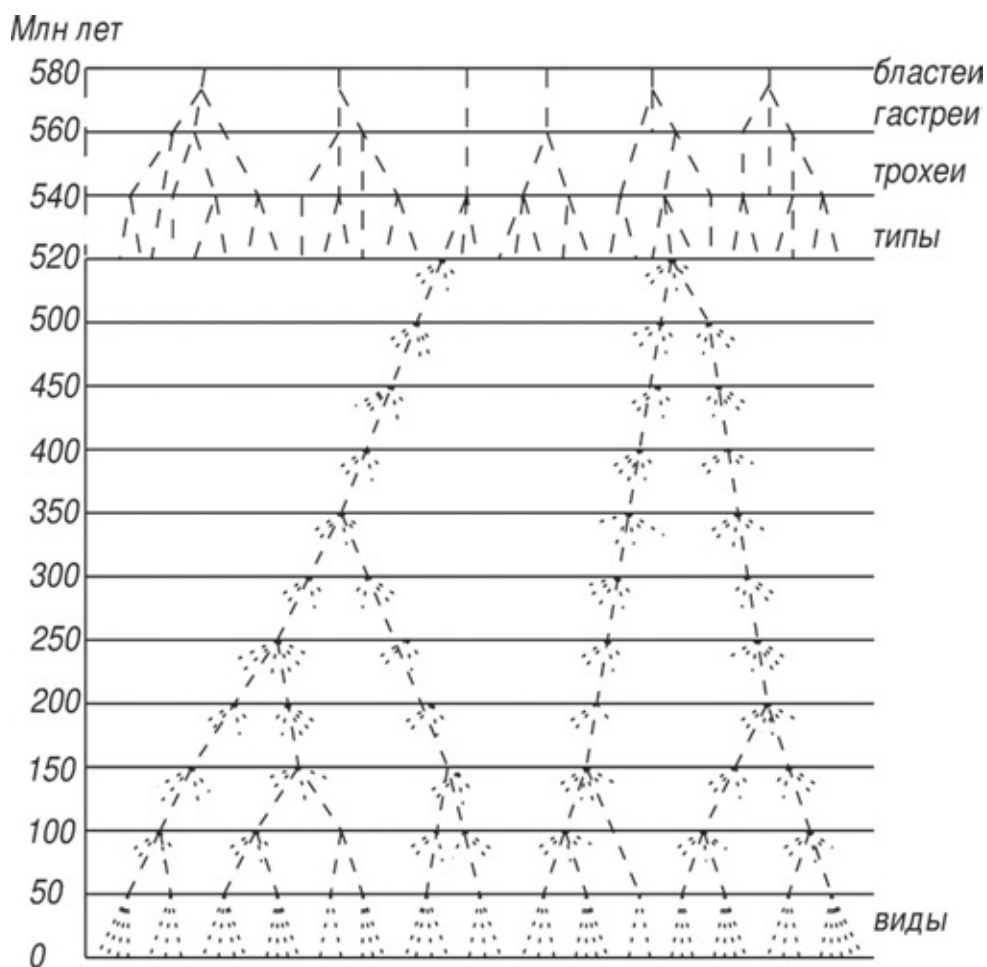


Рис. 37. Схема дивергентной эволюции по Ч. Дарвину от нижних таксонов к верхним (по способу down-to-top).



**Рис. 38.** Схема эволюции от верхних таксонов к нижним (по способу top-to-down). Вертикальная ось показывает время в миллионах лет, отсчитываемое от нашего времени.

Уникальный комплекс условий, который сложился к началу эдиакарского периода, не имеет аналогов в истории жизни на Земле. Как уже указывалось, в морях еще во время архейской эры возникло и развивалось сотни миллионов лет лишь одно биологическое сообщество – микробные маты. К концу протерозойской эры это сообщество достигло расцвета и накопило огромные биологические ресурсы, в то время как эффективные потребители этих ресурсов отсутствовали. Расцвету сообщества микробных матов способствовало увеличение содержания  $O_2$  в атмосфере Земли, что также является доказательством быстрого роста активной биомассы в этот период. Напомним, что резкое повышение концентрации атмосферного  $O_2$ , произошло между 850 и 540 млн

лет назад (Holland, 2006), когда фотосинтез осуществлялся в основном за счет деятельности цианобактерий в составе микробных матов.

Нельзя не отметить, что начало эдиакарского периода характеризуется резким потеплением, сменившим последнее (мариноанское) планетарное оледенение. Это вызвало бурный рост и распространение сохранившихся очагов жизни, многократно усиленные влиянием кислородного фактора, обеспечившим развитие аэробного дыхания и создание в атмосфере озонового экрана, что, в свою очередь, привело к освоению микробным сообществом обширных прибрежных мелководий.

Благодаря тому, что процесс зарождения и развития эдиакарской фауны Metazoa совершался в вышеописанных условиях, факторы

конкуренции и борьбы за существование в эдиакарском периоде фактически не могли себя проявлять. Очевидно, что естественный отбор в подобных условиях также отсутствовал. Здесь не мог проявляться принцип выживания наиболее приспособленных к условиям существования. Напротив, на основе неопределенной изменчивости могли возникать и при отсутствии естественного отбора выживать самые необычные, причудливые, уродливые формы, вроде тех «перспективных монстров», роль которых в создании новых макротаксонов предсказывал Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940; Рэфф, Кофмен, 1986; Корочкин, Евгеньев, 2003). Именно в этот период был накоплен пул разнообразных «экспериментальных» форм, которые стали материалом, обеспечившим «кембрийский взрыв». С учетом всех этих обстоятельств, а также роли эдиакарского периода в обеспечении всех последующих эволюционных преобразований, включая «кембрийский взрыв», этот период можно охарактеризовать как «золотой век» в истории развития жизни на Земле.

Микроскопические животные венгьянской фауны, соответствовавшие по размерам и структуре стадиям бластулы, гастролы и личинок современных животных, подвергались неопределенной изменчивости, которая затрагивала положение первичных зародышевых слоев, способы образования мезодермы, количество ресничных органов и их расположение, т.е. немногочисленные морфологические структуры, существовавшие у этих архетипов. Это было как раз то время, когда «перспективные монстры» Гольдшмидта имели возможность возникать, выживать и оставлять потомство без ограничений. Такого рода изменчивость еще не создавала новые типы, но закладывала направление для последующей эволюции, образуя проморфологические задатки, которые в условиях конкретной среды могли развиваться в полезные признаки, таким образом постепенно выстраивая новый дизайн животного, обеспечивая ему в будущем статус крупной таксономической единицы уровня типа или класса. Несомненно, что именно эта линия развития оказалась способной подготовить «кембрийский взрыв».

Макроскопические животные (от нескольких сантиметров до 1 м) эдиакаро-вендской биоты появились на 15–20 млн лет позже. По-

видимому, они вели малоподвижный образ жизни на микробных матах, не имели ни органов чувств, ни органов пищеварения<sup>27</sup>, усваивая пищу всей поверхностью тела. За свою совершенно особую организацию эта фауна была охарактеризована как «странная» (Seilacher, 1984). Видимо, с истощением микробных матов к началу кембрия все эти животные вымерли.

Вследствие того, что с начала кембрия в эволюционный процесс включился фактор естественного отбора<sup>28</sup>, надо полагать, что большинство морфотипов не смогло приспособиться к новым условиям и погибло. Тем не менее некоторая часть необычных форм смогла, используя особенности своего строения, занять определенные экологические ниши и стать родоначальниками новых направлений эволюционного развития. Таким образом, целая плеяда уникальных морфологических форм сумела приспособиться к условиям естественного отбора и одновременно дать начало развитию почти всех будущих таксонов высшего уровня. Так совершилось событие, которое в эволюционной летописи получило название «кембрийский взрыв».

На протяжении всей эволюции многоклеточных животных можно различать два разных этапа. Более ранний, совпадающий с эдиакарским периодом, когда естественный отбор не имел возможности проявить себя, можно назвать этапом *недарвиновской* эволюции. Соответственно, эволюцию на втором этапе, начавшемся в раннем кембрии и продолжающемся до сих пор, осуществляющуюся под контролем естественного отбора, можно назвать *дарвиновской*.

Итак, мы видим, что к началу эдиакарского периода сложилась ситуация, вероятно, единственная в своем роде в истории *развития жизни на Земле*, когда новые жизненные формы могли возникать в комфортных условиях и в отсутствие фактора борьбы за существование.

Феномен «кембрийского взрыва» показывает, что при определенных условиях эволюционные процессы развития жизни на Земле, которые долго находятся в тлеющем состоянии, могут оказаться способными приобрести чрезвычайную динамичность и обеспечить величайший импульс последующему развитию многообразия форм жизни. Однако анализ условий, предшествующих этому феномену,

показывает, что подобные основополагающие, принципиальные достижения эволюции закладываются в те периоды, когда *фактор естественного отбора* (по Дарвину – это главный движитель эволюции) крайне ослаблен или отсутствует совсем. Именно отсутствие отбора создало условия для развития признаков макротаксономического уровня. Дарвиновский фактор вступил в действие, когда закладка признаков, определяющих развитие большинства типов, подтипов, классов, была завершена. Его дальнейшая роль состояла в отборе незначительно меняющихся признаков и адаптаций, не затрагивая (или затрагивая минимально) уже заданную конструкцию построения тела, т.е. в развитии видового разнообразия.

#### 4. Эволюция Metazoa по пути развития от высших таксономических признаков к низшим

В кембрии возникли практически все существующие ныне типы животных, а в последующие более чем 500 млн лет новых типов, по-видимому, не появилось. Центральная идея биогенетического закона, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза, несмотря на критическое отношение к нему современной биологии, сохраняет свое смысловое значение. Проследивая онтогенез животных разных типов, мы можем выявить стадии, когда закладываются признаки типового уровня. Очевидно, что большинство таких признаков типового ранга, которые определяют дизайн или план строения тела, начинают развиваться достаточно рано. Если исходить из того, что онтогенез в своей основе является отражением филогенеза, то мы вправе утверждать, что главные особенности построения форм тела будущих типов животных, которые сделали их впоследствии реальными типами, закладывались в самом начале эволюции многоклеточных. Изучая ранний онтогенез современных животных, мы должны попытаться выделить процессы, которые в ранней истории многоклеточных были способны предопределить ход последующих эволюционных преобразований по разным направлениям.

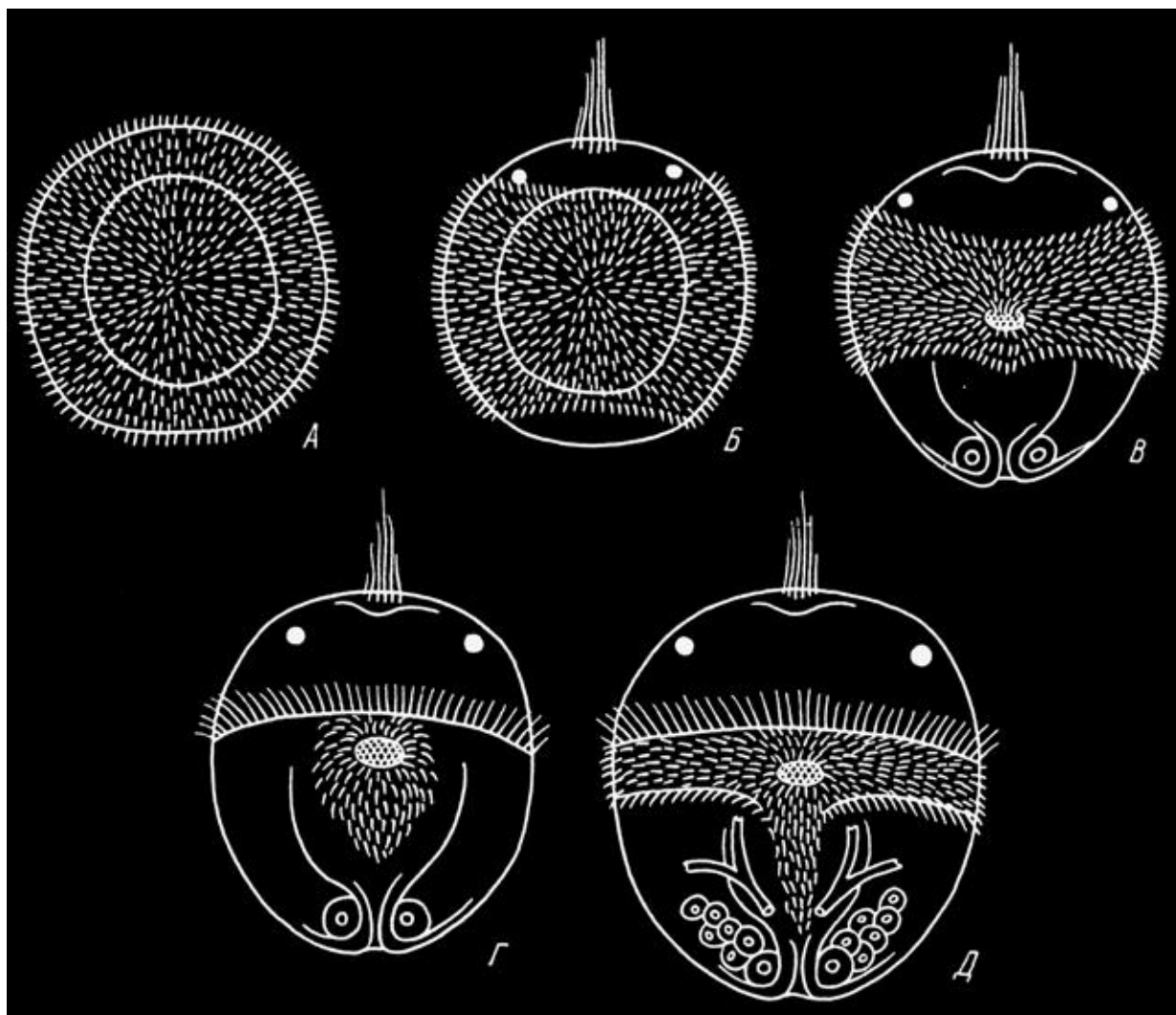
По-видимому, диверсификация по основным направлениям развития Metazoa ведет от-

счет с периода образования зародышевых слоев; в онтогенезе это соответствует стадии гастрюляции. В том случае, когда закладываются только эктодерма и энтодерма, предопределяется развитие наиболее просто организованных животных с радиальной симметрией: это – типы Cnidaria и Stenophora. В других случаях, когда гастрюляция проходит с образованием третьего зародышевого слоя (мезодермы), этот путь развития приводит к образованию всех билатеральных, к которым относятся все остальные типы, включающие почти 99% всех современных видов Metazoa. В свою очередь способ закладки мезодермы на стадии гастрюлы влияет уже на диверсификацию Bilateria. Как мы знаем, телобластический способ образования мезодермы свойствен в основном первичноротым, а энтероцельный – вторичноротым животным; т.е. мы можем говорить о том, что именно способ закладки мезодермы предопределил развитие билатеральных по двум главным направлениям, в результате чего возникли десятки новых типов. Нужно помнить, что многоклеточные на этой стадии эволюционного развития были очень просто устроены, поэтому изменение любой из немногих структур могло послужить причиной создания нового типа.

Бластеи и гастреи Геккеля лежат в основании как дипло-, так и трипобластических типов животных, так как стадии бластулы и гастрюлы сохраняются в жизненном цикле современных губок и кишечнополостных, а также у низших червей и иглокожих. Этим бластуло- и гастрюлоподобных личинок, у которых ресничками покрыта равномерно вся поверхность, иногда называют *атрохными* (лишенные ресничных колец), когда их хотят противопоставить трохофорам и другим подобным личинкам. У последних сплошной ресничный покров заменен ресничными кольцами, лентами, пучками различного назначения.

В литературе можно найти различные схемы преобразования атрохной личинки в личинок трохофорного типа (Иванова-Казас, 1985, 1995). Схема на Рис. 39 наглядно показывает варианты изменений ресничного аппарата. Очевидно, что ее автор исходит из того, что эти изменения происходили эволюционным путем под воздействием естественного отбора, причем преобра-





**Рис. 39.** Последовательные стадии (1–5) преобразования атрохной личинки в трохофору. Автор этой схемы О.И. Иванова-Казас (1985) считает, что эти преобразования происходят в течение длительной эволюции под воздействием естественного отбора.

зования ресничек на всех стадиях происходили постепенно и симметрично по отношению к базально-апикальной проекции.

Однако в соответствии с теми идеями, которые я высказываю в данной работе, такие модификации и множество других, в большинстве своем неправильных и асимметричных, скорее всего, возникали за счет мутационной изменчивости из атрохных форм еще в то время, когда микробные маты процветали, а хищничество среди Metazoa отсутствовало. Вследствие этого организмы с такими мутациями могли выживать и

размножаться, наряду с атрохными формами. Когда же стал ощущаться дефицит пищевых ресурсов, возникла необходимость в направленном движении с целью активизации поисков пищи и развитию более надежного способа ее улавливания. Некоторые из видоизмененных форм, у которых вместо сплошного ресничного покрова появились кольца, ленты, пучки из ресниц, получили преимущества в развитии новых функций. Одни ресничные модификации оказались удобными для развития направленного движения, другие – для сбора пищевых частиц, третьи – для

ориентировки в пространстве. Понятно, что изменчивость происходила не только по линии специализации ресничек. Наряду с ними менялся общий вид личинок за счет образования выростов и впячиваний, превращая их из округлых в формы более причудливого вида. Эти модификации впоследствии тоже могли иметь значение, например, увеличивая степень плавучести.

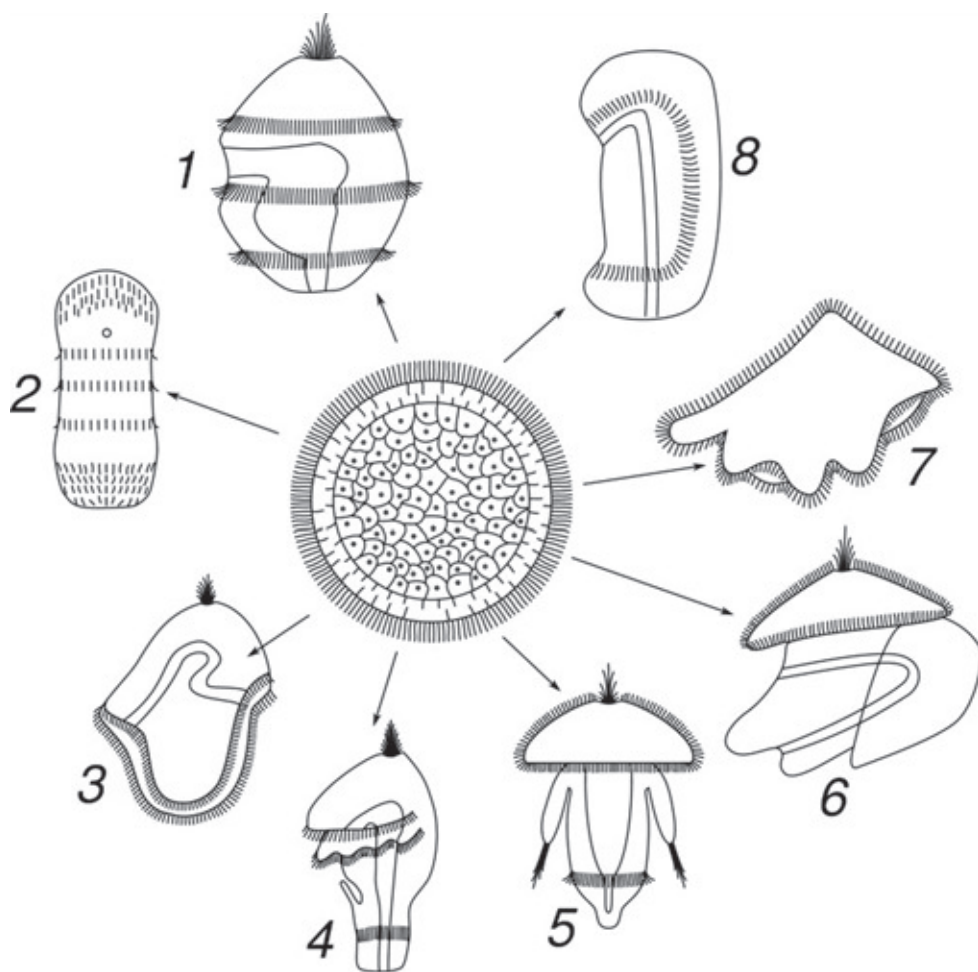
Впоследствии эти признаки диверсификации способствуют развитию в одних направлениях и, напротив, ограничивают его в других. Суть этих ограничений еще в XIX веке хорошо выразил в метафорической форме Френсис Гальтон, двоюродный брат Дарвина. Гальтон считал, что организмы в природе можно сравнивать с твердыми телами, представляющими собой многогранники. Они остаются без движения, пока не получают толчок со стороны внешних сил, но, получив толчок, они способны двигаться только в ограниченных направлениях, вектор которых определяется геометрией тела. Движение может происходить от одной устойчивой грани до другой, и длина пути зависит от силы толчка и от формы и взаимоотношений между собой граней. В понятиях же ортодоксального дарвинизма организмы можно вообразить в виде сфер, которые двигаются в любом направлении даже под воздействием самых слабых влияний. Если представить, что фенотипические признаки – те же самые грани, то организмы уровня бластем и гастрем, которые были очень просто организованы и имели всего 3–4 разновидности клеток, можно уподобить многогранникам с небольшим числом граней, но которые отличаются геометрией расположения этих граней. Впоследствии число граней (признаков) росло, но их прибавление и расположение не могло не зависеть от геометрии первоначальных граней. Точно также ход эволюции организмов зависел от состояния первичных фенотипических признаков, которых в конце эдиакария–начале кембрия было очень мало, но появление любого нового признака (грани) могло дать решающий толчок для развития в направлении будущего нового типа.

В результате происходит дальнейшая диверсификация Triploblastica с образованием довольно широкого набора разнообразных

археоформ Metazoa, которые соответствуют современным специализированным личиночным формам, появляющимся в онтогенезе у разных типов животных, таким как трохофора, диплевула, актинотроха, пилидий и т.д. (Рис. 40). В отличие от общепринятых схем здесь все эти типы первичных личинок возникли из атрохной личинки не эволюционным путем, т.е. за счет мутационной изменчивости и естественного отбора, а только за счет мутационной изменчивости без участия отбора. Они, как и множество других форм, возникли независимо друг от друга и практически одновременно, в период процветания микробных матов, т.е. накануне кембрия. Когда же микробные маты стали истощаться и постепенно стала развиваться конкурентная борьба, большая часть этих форм была элиминирована. Сохранились лишь те из них, которые обеспечили им определенные преимущества в условиях уже ограниченных пищевых ресурсов. Это позволило им начать завоевывать определенные экологические ниши, т.е. вступить на путь все большей эволюционной диверсификации. Для того чтобы показать особенности этих древних личинок, определившие направление развития соответствующих им типовых форм, дадим краткое описание некоторых современных личинок.

### **5. Современные личиночные формы разных типов животных как прототипы древних Metazoa**

**Трохофора.** Эта личинка свойственна многим первичноротым. Ее первое описание дал Гатчек (Hatschek, 1878). Трохофора характеризуется следующими признаками: она обладает билатеральной симметрией, ротовым отверстием на брюшной стороне и анальным на заднем конце (Рис. 40, 1). В классическом варианте ресничные органы трохофоры представлены: 1) теменной пластинкой с султанчиком; 2) предротовым венчиком ресничек – прототрохом; 3) послеротовым венчиком – метатрохом; 4) пищевой бороздкой; 5) медианной ресничной полоской; 6) преанальным венчиком – телотрохом (Иванова-Казас, 1995). Каждый из этих ресничных органов выполняет одну из функций: локомоторную, ориентирующую или пищевую.

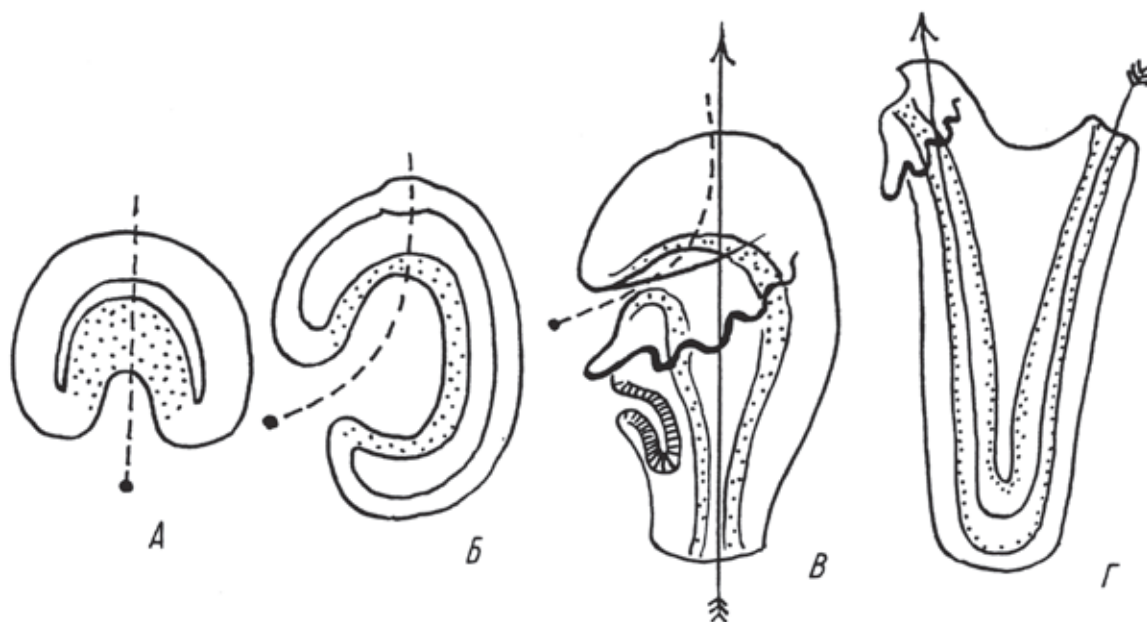


**Рис. 40.** Некоторые из представителей первичных личинок современных типов животных, филогенетические прототипы которых возникли из атрохной личинки (в центре) накануне кембрия. 1 – трохофора; 2 – долиолярия; 3 – пилидий; 4 – актинотроха; 5 – умбеллярия; 6 – велигер; 7 – мюллеровская личинка; 8 – диплеврула. (По: Иванова-Казас, 1995).

Известно, что трохофора является обязательной стадией онтогенеза при развитии плоских и кольчатых червей, немертин, моллюсков. В современной зоологии предполагается, что в филогенезе этих типов животных гастрей эволюционировала в многоклеточное, названное *трохеей* (Nielsen, 1979, 1985).

**Диплеврула.** Эта личинка (Рис. 40, 8) встречается у низших Deuterostomia: у иглокожих и полухордовых. У этих животных из яйца выходит ресничная бластула или гастрюла. Бластопор сохраняет свое положение на заднем конце личинки и становится анальным отверстием, а на переднем конце с брюшной стороны образуется вторичный рот. Затем по краю око-

лоротовой впадины формируется ресничный шнур, который, в отличие от прототроха трохофоры, опоясывает личинку не в поперечном направлении, а проходит продольно, по фронтальной плоскости, и делит ее на оральную и аборальную части. На остальной поверхности личинки реснички исчезают. Активное питание личинки начинается после образования вторичного рта и осуществляется с помощью ресничного шнура. Очевидно, что диплеврула, как и трохофора, развилась на основе атрохной личинки. Разница в том, что они имели по-разному ориентированные пояса ресничек. Это предопределило дальнейшую стратегию их поведения и, соответственно, разные направле-



**Рис. 41.** Изменения проморфологических отношений во время метаморфоза *Phoronis*. А–Г – последовательные стадии развития. Прерывистая линия – анимально-вегетативная ось, стрелка – переднезадняя ось личинки. (По: Иванова-Казас, 1995).

ния последующей эволюции. Если диплеврула рекапитулирует организацию общего предка низших вторичноротых, то из последнего возник целый ряд направлений эволюции, которые рекапитулируются личинками торнарии (кишечнодышащие), аурикулярии и долиолярии (голотурии), биппинарии (морские звезды), плутеуса (офиуры и морские ежи). У хордовых, которые относятся к высшим Deuterostomia, личинка типа диплеврулы отсутствует. По мнению Ивановой-Казас (1978), эта личинка выпала из развития в самом начале эволюционного становления этого типа.

**Актинотроха.** Этот вид личинки (Рис. 40, 4) описан у животных класса Phoronidae, относящихся к типу Tentaculata. Считается, что родословная типа Tentaculata может быть выведена из трохофоры, однако в процессе формирования актинотрохи наблюдается ряд особенностей. Во время превращения гастрюлы в личинку бластопор смещается на брюшную сторону, что приводит к смещению первичной анимально-вегетативной оси (Рис. 41). Затем путем разрастания предротовой части личинки образуется предротовая лопасть («капюшон»), которая козырьком нависает над ротовым

отверстием. Одновременно в послеротовой части на брюшной стороне образуется венчик щупалец, который несет длинные реснички и, возможно, соответствует послеротовому венчику ресничек трохофоры. Наибольшее влияние на последующий путь развития форонид оказывает закладка брюшного кармана. Вначале это – только дисковидное утолщение на брюшной стороне личинки, которое затем впячивается внутрь. Оно постепенно углубляется, обрастает слоем мышц и затем выворачивается наружу, превращаясь в дефинитивное туловище животного (Иванова-Казас, 1977). Возможно, что именно закладка брюшного кармана предопределяет стратегию развития сидячего образа жизни форонид.

## 6. Трохофора и ее филогенетический прототип

Трохофора, видимо, не случайно является личинкой, лежащей в основе целого куста типов животных. Всем им свойствен спиральный способ дробления, который характеризуется строгой детерминацией бластомеров, а в процессе гастрюляции – телобластическим спосо-



бом образования мезодермы. То, что трохофора явилась следующим общим этапом их онтогенеза, указывает на перспективность этой формы личинки в эволюции.

В связи со всеми этими соображениями неоднократно делались попытки нарисовать портрет той древней формы Metazoa, черты которой рекапитулирует трохофора; иначе говоря, создать филогенетический прототип трохофоры. Первым это сделал сам Гатчек, который выдвинул представление о гипотетическом трохозооне, напоминавшем современных коловраток. Из современных разработок, в этом плане можно упомянуть теорию филогенетической трохеи, выдвинутой Нильсеном (Nielsen, 1985). Предполагалось, что в филогенезе Metazoa вслед за стадией гастреи следовала стадия трохеи, которая отличалась наличием апикального органа из ресничек и археотроха – кольца сложных ресничек, окружающих бластопор и осуществлявших функции перемещения и переноса пищевых частиц к первичному рту. Не вдаваясь в дальнейшие подробности этой теории, воспользуемся только термином *трохея*, обозначающим филогенетический прототип современной трохофоры.

Если обратиться к результатам исследований раннего онтогенеза многих Trochozoa, обобщенным в сводках Ивановой-Казас (1977, 1995) и Нильсена (Nielsen, 2004, 2005), то судьбу многих клеток, появившихся в процессе спирального дробления, можно проследить вплоть до развития трохофоры. Оказывается, в процессе развития трохофоры можно выделить события, которые могли обеспечить резкое размежевание дальнейшего онтогенеза, становясь решающими для формирования новых планов строения, т.е. для возникновения признаков типового уровня. Рассмотрим в качестве примера две линии развития: к моллюскам и кольчатым червям.

## 7. Трохофора и возникновение полихет и моллюсков

Диверсификация трохофоры связана, по-видимому, с неодинаковым поведением различных участков личинки. Так, в начале развития трохофоры на спинной стороне ее образуется соматическая пластинка, которая является производной сначала квадранта D, а затем

соматобласта 2d (Иванова-Казас, 1977, 1995; Nielsen, 2004) (см. обозначения на Рис. 42). Зона соматической пластинки занимает среднедорсальное положение (Рис. 43) и характеризуется высокой пролиферативной активностью. Ее рост имеет большое значение для последующей перестройки трохофоры. Если рост соматической пластинки преобладает вдоль дорсального меридиана, то это определяет последующее развитие личинки по линии полихет (происходит удлинение анимально-вегетативной оси). Под действие этого же процесса попадает зона бластопора, который начинает растягиваться, постепенно превращаясь из округлого в щелевидный. Позже один конец щелевидного бластопора превращается в рот, а противоположный – в анус. Затем на месте щели образуется трубковидная кишка. Так происходит превращение трохеоподобного организма в билатерального червя согласно концепции амфистомного преобразования бластопора (Jaegersten, 1955; Technau, 2001; Arendt, 2004).

Задний край соматической пластинки окружает анальное отверстие и, сохраняя пролиферативную активность, образует здесь зону роста, которая играет решающую роль в построении длинного червеобразного тела. Вначале здесь формируются мезодермальные телобласты, которые выделяют ряды клеток в переднем от себя направлении. В результате формируются две мезодермальные полосы, которые вскоре разделяются на три пары сомитов. В них путем шизоцельного расхождения клеток образуются целомические полости. Таким образом формируются три ларвальных сегмента. Личинка с внешними признаками сегментации называется *метатрохофорой* (Рис. 44). Затем из зоны роста в заднем конце личинки начинают формироваться один за другим новые сегменты, постепенно удлиняя личинку уже в заднем направлении. Эти сегменты получили название *постларвальных*, они могут формироваться в большом количестве в течение всей жизни особи.

Моллюски, как и большинство первичноротых, включая только что рассмотренных представителей типа Annelida, характеризуются спиральным дроблением, превращением бластопора в ротовое отверстие, телобластическим образованием мезодермы и личинкой трохо-

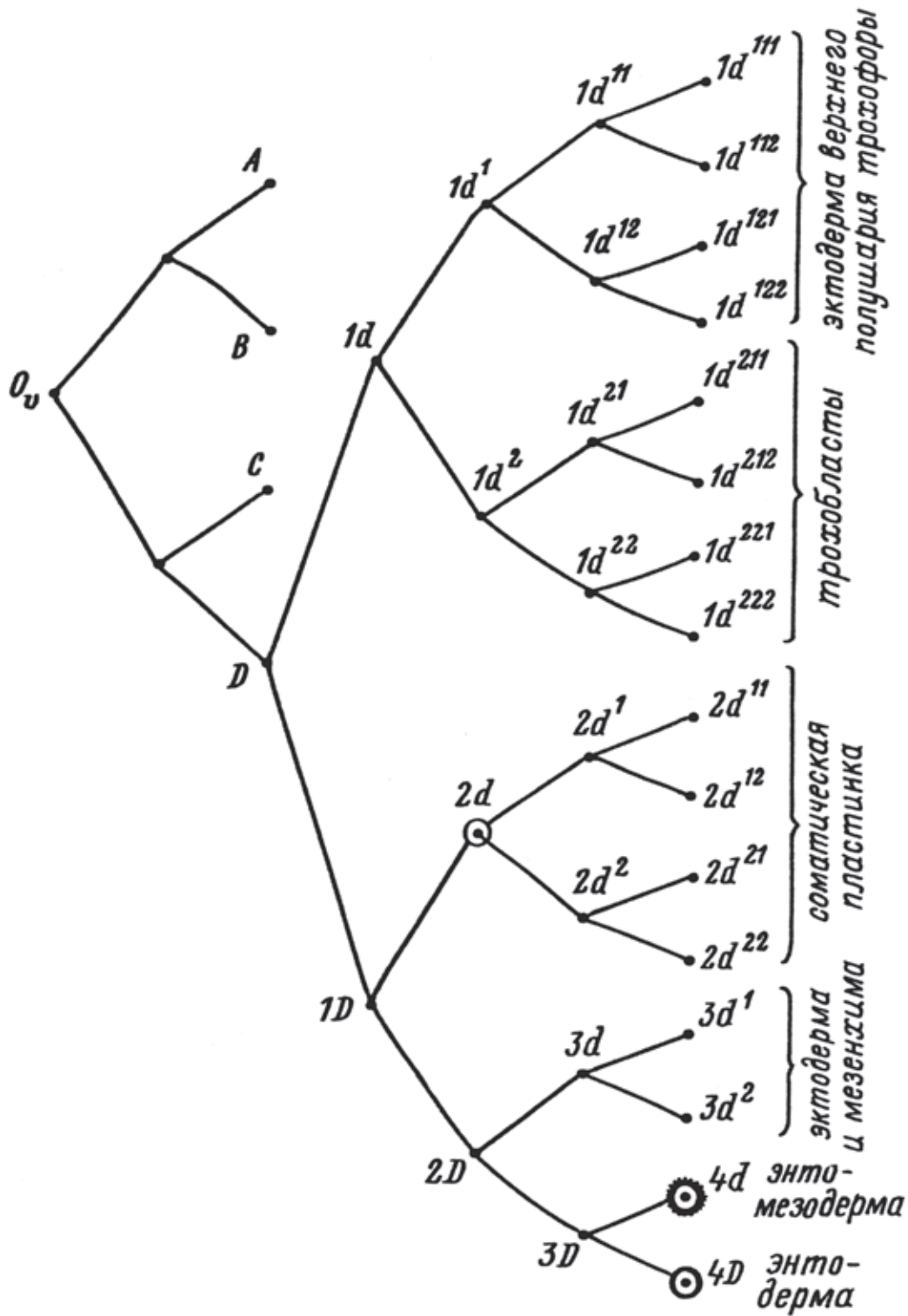


Рис. 42. Система обозначений и генеалогия бластомеров в квадранте D при спиральном дроблении. Все клетки соматической пластинки являются производными 2d. (По: Иванова-Казас, 1995).

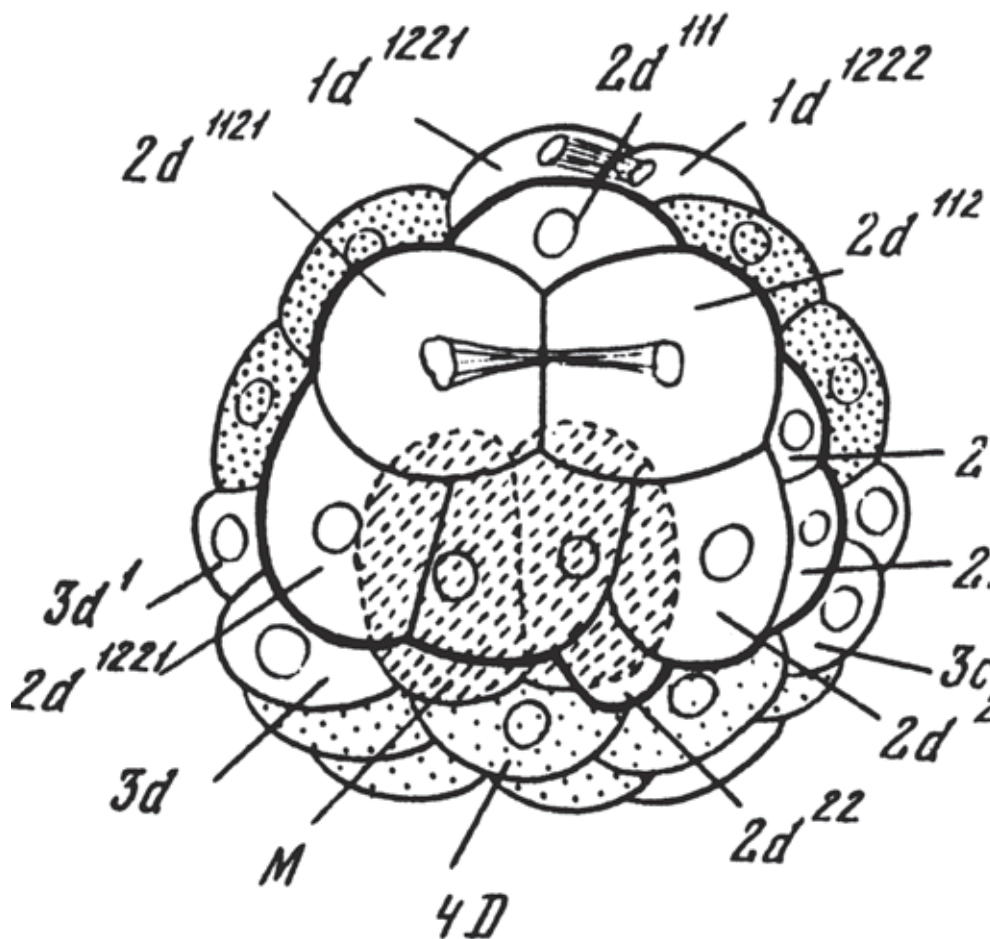


Рис. 43. Образование соматической пластинки, клетки которой являются производными соматобласта 2d (вид с дорсальной стороны). (По: Иванова-Казас, 1995).

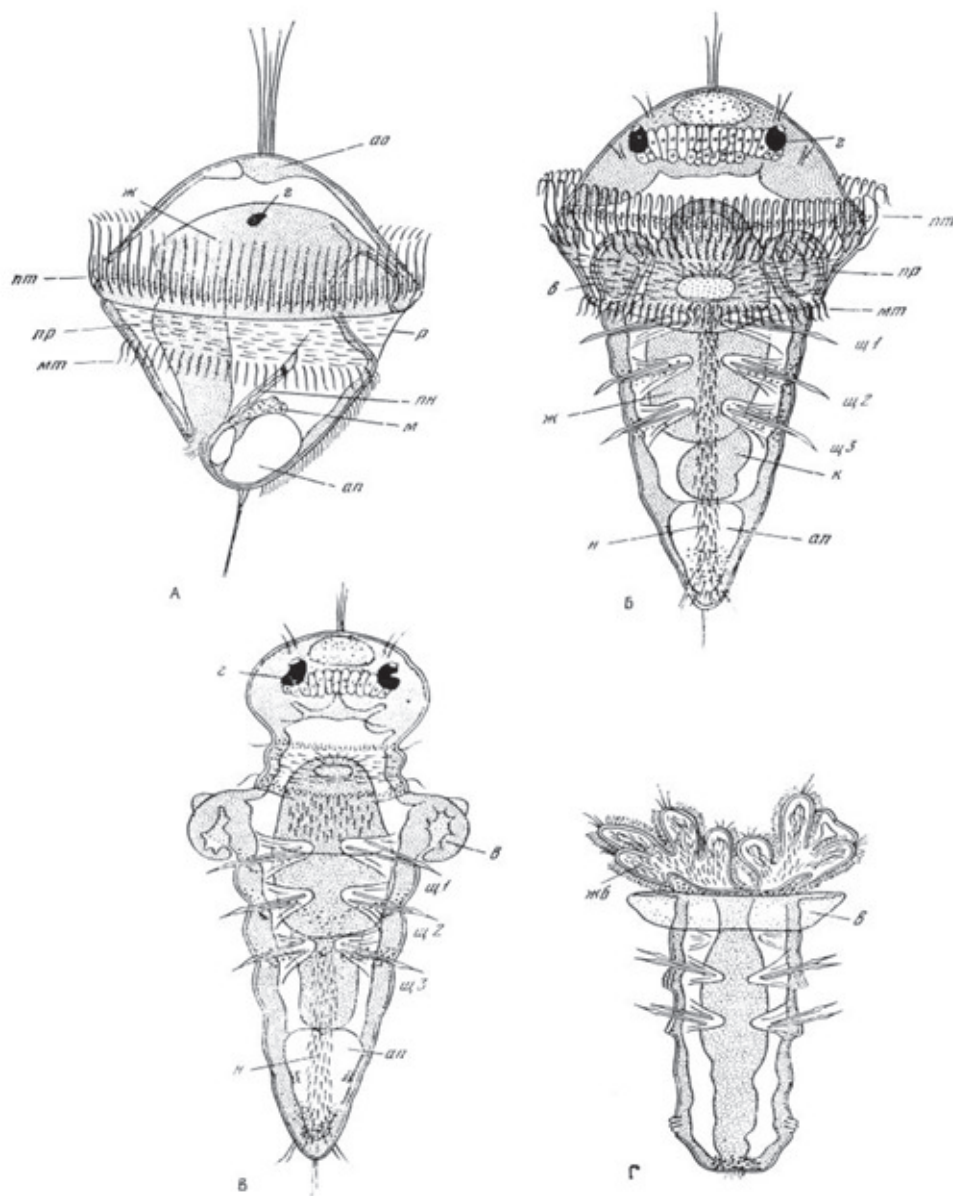
форного типа (Рис. 45). В сущности, можно говорить об однотипности всего онтогенеза кольчатых червей и моллюсков от оплодотворения до трохофоры.

Однако в процессе развития трохофоры произошло расхождение, которое на первый взгляд не кажется значительным, но стало ключевым для того, чтобы развитие в одном случае пошло по пути образования червеобразных, а в другом – по пути организации совсем другого плана строения, обеспечившего возникновение моллюсков.

Речь идет о разном поведении клеток в составе соматической пластинки. По-видимому, эта структура возникла еще у древней трахеи, которая уже имела в своем онтогенезе спиральное дробление и гастрюляцию с телобластиче-

ским образованием мезодермы. Соглашаясь с Ивановым (1937), что трохофору следует считать стадией с радиальной симметрией, можно предположить, что рост соматической пластинки мог происходить как беспорядочно, так и с преобладанием одного из направлений. Такими преобладающими направлениями роста соматической пластинки могли быть меридиональное (как у полихет) или поперечное (как у моллюсков) по отношению к анимально-вегетативной оси. Поперечное движение означает, что поток клеток в соматической пластинке направляется на брюшную сторону.

В свое время О.М. Иванова-Казас (1977, 1995), а позднее К. Нильсен (Nielsen, 2004) проанализировали литературные данные по родословным клеток, участвующих в образо-

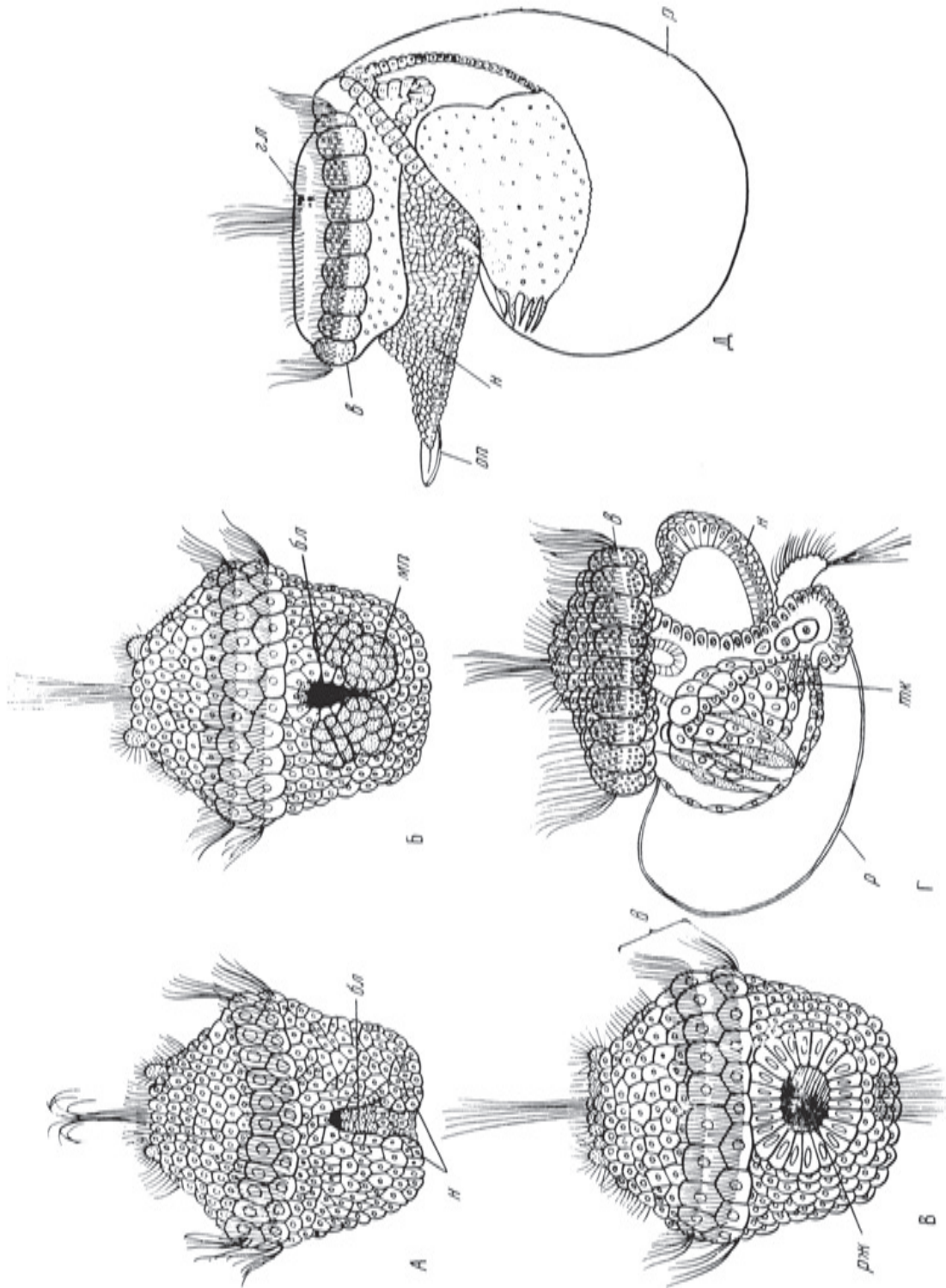


**Рис. 44.** Стадии развития представителя класса полихет *Pomatocerus*. А – трохофора; Б – метатрохофора; В – превращение личинки в червя; Г – поздняя метатрохофора. Обозначения: ап – анальный пузырь; ао – апикальный орган; в – воротничок; г – глаз; ж – желудок; жб – зачаток жабр; к – кишка; м – мезодерма; мт – метатрох; н – нейротрохоид; пр – питающие реснички; пн – протонефридий; пт – прототрох; р – рот; щ – щетинки. (По: Иванова-Казас, 1977).

вании характерных органов полихет и моллюсков. Оказалось, что все клетки, формируемые в зоне роста метатрохофоры, происходят из клеток, которые являются производными 1-го соматобласта (2d), т.е. эти органы происходят из соматической пластинки. В то же время в трохофоре моллюсков пролиферирующая часть соматической пластинки, которая также является производной 2d, смещается в среднюю часть щелевидного бластопора, который находится на брюшной стороне (а не в заднюю

часть, как у кольчатых червей). Здесь, в средней части брюшной стороны также образуется зона роста, состоящая из потомков клеток 2d. Из них формируется часть стомодеума, мантия с раковиной и часть ноги. На цветных иллюстрациях, взятых из работы Нильсена (Nielsen, 2004), наглядно показаны различия, характеризующие вклад первых 4 бластомеров (и, в частности, бластомера D) в тело трохофоры и взрослой полихеты (Рис. 46) и в тело трохофоры моллюска (Рис. 47). Чтобы нагляднее отобразить





**Рис. 45.** Формирование личинки у моллюска *Patella*. А – трохофора со щетинным бластопором; Б – замыкание бластопора в переднем направлении (просвечивают мезодермальные полоски); В – та же стадия с дорсальной стороны; Г – велигер до поворота внутреннего мешка; Д – то же после поворота. Обозначения: бл – бластопор; в – виллум; гл – глаза; мп – мезодермальная полоска; н – зачаток ноги; оп – оперкулум; р – раковина; рж – раковинная железа; тк – тонкая кишка. (По: Иванова-Казас, 1977)

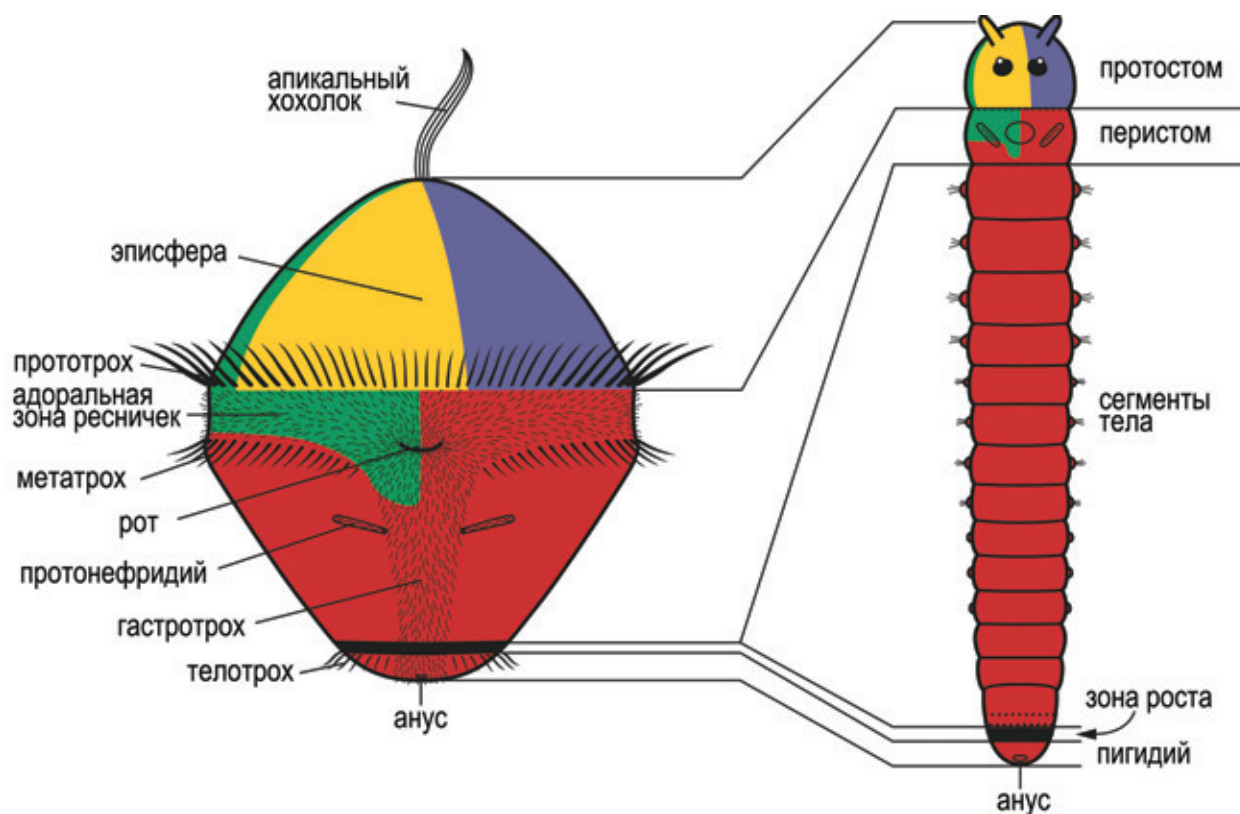


Рис. 46. Интерпретация вклада 4 первых бластомеров в тело трохофоры и взрослой полихеты. Потомки бластомеров: А – голубые, В – желтые, С – зеленые, D – красные. (По: Nielsen, 2004).

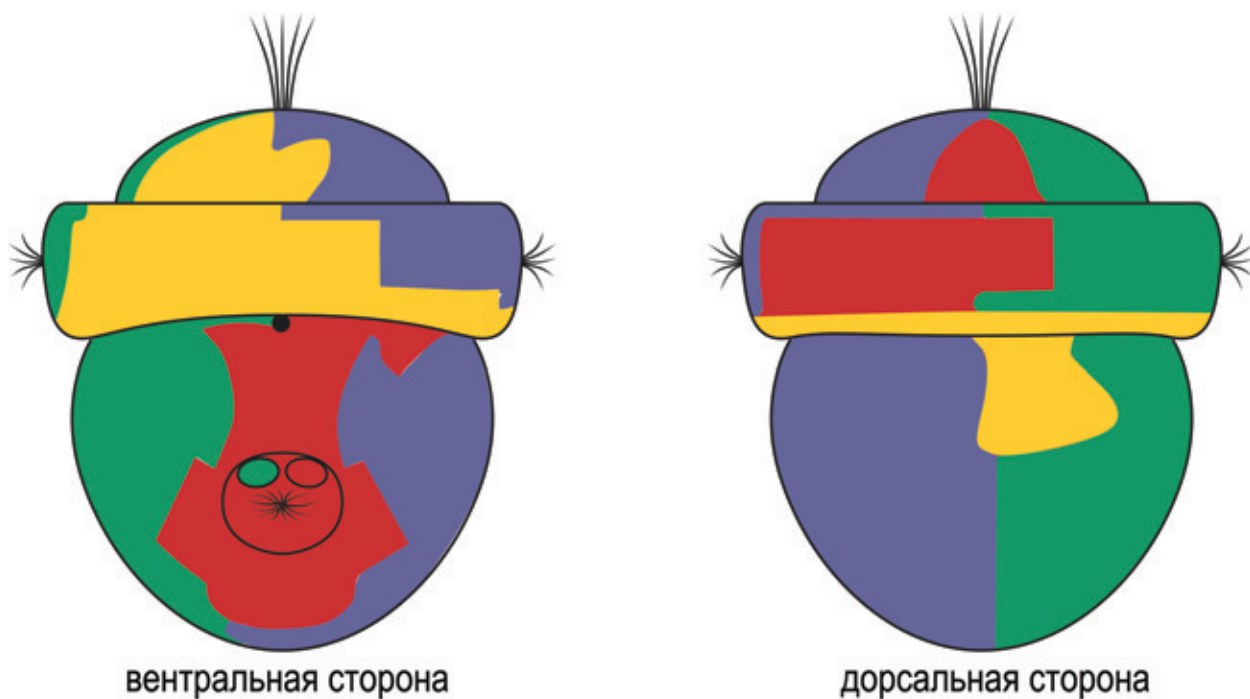
суть изложенного материала, представим обобщающую схему (Рис. 48), на которой разные векторы перемещения клеток из зоны соматической пластинки направляют развитие трохофоры в одном случае к построению тела червя (А), в другом случае – тела моллюска (Б).

Линия развития трохеи в направлении образования моллюсков возникает, по-видимому, уже в эдиакарии, если согласиться с тем, что *Kimberella* является древнейшим представителем моллюсков (Fedonkin, Waggoner, 1997). Образование ноги позволило адаптировать трохофору для жизни на дне моря, где она могла ползать, собирая пищу с поверхности микробных матов.

Интересно, что рядом с отпечатками *Kimberella* встречаются окаменевшие следы в виде прочерченных бороздок. Предполагается, что это – следы соскребов, которые делали эти животные на микробном мате, используя для этого радулоподобный орган (Martin et al., 2000;

Erwin, Davidson, 2002). Очевидно, что поведение, которое было связано с соскребанием микробной пленки на морском дне, было результатом развития стратегии для более эффективного добывания пищи.

Как мы видим, разный вектор роста даже одних и тех же зачатков трохофоры способен преобразовать личинку, чтобы по-разному перестроить первоначальный план организации тела и задать совершенно разные направления эволюционного развития. Тем не менее разные итоги роста соматической пластинки еще нельзя считать рождением типов кольчатых червей и моллюсков. Эти события только наметили направления развития, результатом которого стало постепенное приобретение всего комплекса признаков, определяющих типовой уровень. В дальнейшем новый план строения дополнялся другими признаками, которые совершенствовали приспособленность животных к существованию в конкретных



**Рис. 47.** Ранняя трохофора моллюска *Patella vulgata*. Обозначения цветов те же, что и на рис. 46. С дорсальной стороны поток клеток, производных 2d (соматическая пластинка), направлен поперек главной оси, а не продольно, как у полихет. Бластопор отмечен черной точкой. (По: Nielsen, 2004).

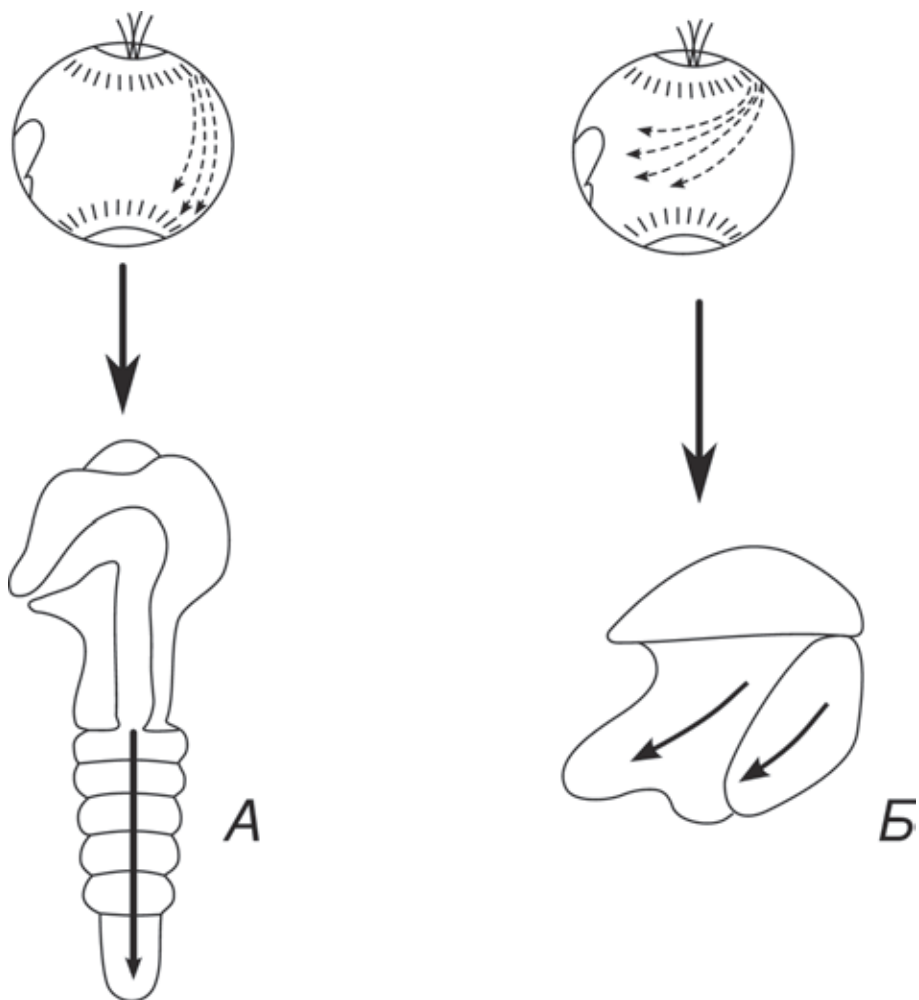
экологических условиях. Для того, чтобы моллюски стали типом с уникальным набором признаков, должны были сформироваться вначале нога в качестве органа движения, затем радула, мантия и раковина. У полихет должны были возникнуть ларвальные и постларвальные метамеры, целом, брюшная нервная цепочка и т.д. Однако исходным, стартовым событием для возникновения типов Annelida и Mollusca, по-видимому, стало разное поведение клеток, производных стволовой клетки 2d, в составе древней трохофоры.

Насколько соответствует реальности представленный сценарий происхождения типов кольчатых и моллюсков? Помимо данных Ивановой-Казас (1995) и Нильсена (Nielsen, 2004) о поведении соматической пластинки, есть и другие наблюдения, показывающие, что зародыши многоклеточных обладают механизмами направленного роста. Это достаточно ярко проявляется при телобластическом образовании мезодермы. Другим примером является телобластическое построение всего зачатка тела, прослеживаемое у олигохет и пиявок (п/тип Clit-

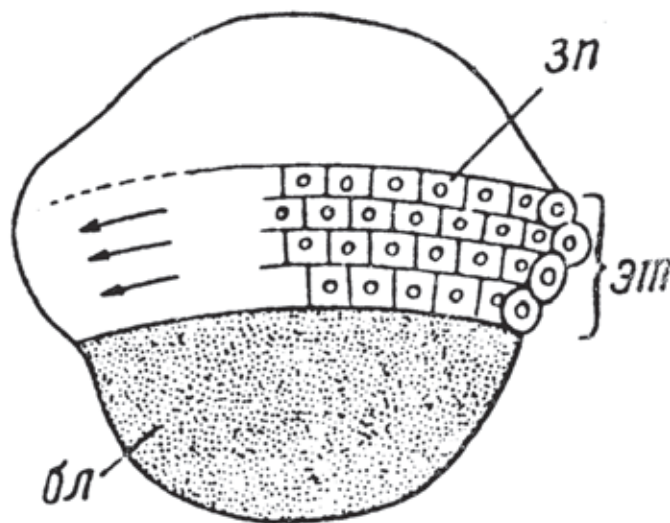
tellata). У этих представителей Annelida стадия трохофоры утеряна, но роль соматической пластинки играют 4 пары эктодермальных телобласта, производные 2d. Они растут строго параллельно экваториальной плоскости яйца и продуцируют правильные четырехрядные эктодермальные полосы. Из-за такого роста эктодермальных полосок продольная ось формирующегося червя образует почти прямой угол с анимально-вегетативной осью яйца (Рис. 49). Под этими полосками одновременно растут мезодермальные полосы, которые являются производными соматобласта 4d. Совокупность эктодермальных и мезодермальных телобластов становится зачатком всего червеобразного тела (Рис. 48).

## 8. Возникновение и развитие конкуренции и естественного отбора

В данной работе делается попытка показать, что ранняя эволюция многоклеточных в эдиакарском периоде, по-видимому, совершалась в отсутствие конкуренции или при самых



**Рис. 48.** Схема показывает стадию дивергенции в эволюционном развитии трохофоры в направлениях кольчатых червей или моллюсков. Верхние рисунки представляют изображение трохофоры, на котором *стрелками* показаны векторы перемещения клеток из зоны соматической пластинки: *слева* (А) трохофора, у которой преобладают меридиональные движения клеток в сторону будущего ануса, где закладывается зона роста, участвующая в образовании хвостовой части червя; *справа* (Б) трохофора, у которой рост соматической пластинки преобладает в широтном направлении, в результате на будущей брюшной стороне появляются закладки ноги и мантии – типовых органов моллюсков.



**Рис. 49.** Направленный рост эктодермальных телобластов у поясковых *Clitellata*. бл – blastopores, зп – зародышевые полосы, эт – эктодермальные телобласты. (По: Иванова-Казас, 1974).



малых ее значениях. Поскольку конкуренция практически отсутствовала, то отсутствовал естественный отбор<sup>29</sup>, который, по Дарвину, является главным двигателем эволюционного прогресса. Отсутствие конкуренции не отменяет, однако, процесс постоянной изменчивости, которая является неперменным свойством всех живых организмов. В результате спонтанной изменчивости могут подвергнуться разнообразным изменениям биохимические, физиологические, морфологические признаки и показатели, строение структур, которые при отсутствии конкуренции не подвергаются элиминации, даже если они ведут к существенным изменениям и крупным перестройкам особей. Таким образом, в эдиакарии накапливались резервы изменчивости по разнообразным признакам, включая новые планы строения тела, которые были подвергнуты испытанию в начале кембрийского периода, когда ресурсы органики микробных матов истощились, а конкуренция и борьба за существование постепенно стали усиливаться.

В тот период видовое разнообразие достаточно долго не было значительным, так как животные состояли всего из нескольких типов клеток и тканей, имели очень простые органы без усложнений и надстроек. Тем не менее естественный отбор набирал силу. Этому способствовало появление новых пищевых источников, в частности развитие хищничества, увеличение числа звеньев в пищевых цепочках. Рост конкуренции, по-видимому, возрастал, так как увеличивалось число видов, и осваивать новые источники питания становилось все труднее. Однако между количеством видов и ужесточением конкуренции, вероятно, нет прямолинейной зависимости. Конкурентная борьба принимает наиболее жесткие формы, когда *«два вида одновременно стремятся использовать одни и те же важные, но ограниченные ресурсы внешней среды (такие как пища, места обитания, убежища или места размножения)»* (Майр, 1974, с. 54). Г.Ф. Гаузе (1984) в экспериментах, которые он проводил еще в 1930-х годах, доказал, что два таких вида не могут существовать совместно: один из них должен погибнуть или найти новую экологическую нишу. Это положение вошло в науку как «принцип конкурентного исключения» или «закон Гаузе». Можно ожидать, что под воз-

действием конкурента другой вид освоит новую нишу, и жесткость прямой конкуренции между ними ослабнет, но уход в свою нишу не снизит общего напряжения борьбы за существование видов в естественных условиях.

Разнообразие видов возникало в основном в процессе освоения новых пищевых источников. По существу, можно без особых натяжек принять, что количество видов равно количеству экологических ниш, если в последнее понятие включать особенности пищевого рациона и способы его добывания. Освоение либо новых источников пищи, либо лучшее и более эффективное усвоение старых приводило к изменению поведения, образа жизни, смене ареала: все это, в конце концов, способствовало дальнейшему развитию видового разнообразия. Диверсификация здесь может быть настолько тонкой и незаметной для стороннего наблюдателя, что ее могут выявить только тщательные исследования. Э. Майр (1974) приводит пример из работы Мак Артура (MacArthur, 1958), посвященной изучению американских славков в хвойных лесах. Несколько видов этих птиц, которые, на первый взгляд, занимают одни и те же ниши, в действительности держатся на разных частях дерева, либо кормятся на внешних или внутренних частях одной ветви.

Следует также представлять себе, что понятие *вида*<sup>30</sup> в течение геологических периодов не могло оставаться неизменным. Палеонтологические раскопки в кембрийских слоях отмечают видовую скудость на фоне типового богатства. Если вообразить некоего наблюдателя, который прилетел с другой планеты на Землю в кембрийском периоде с целью описать существовавшие тогда здесь формы жизни, то он, очевидно, вынужден был бы ограничиться для животного мира одной–двумя таксономическими категориями. Фактически формы с зачаточными типовыми признаками можно было представить, как виды или, в крайнем случае, как роды. Однако со временем, по мере усложнения организмов, значимость этих признаков возрастала, достигнув, в конце концов, уровня классов и типов в современном понимании. Иначе говоря, те признаки, которые возникали в эдиакарии и кембрии как признаки микроэволюционного уровня, по истечении

эпох перешли в разряд макроэволюционных признаков.

Исходя из современных критериев, диверсификация в кембрии оценивается примерно в 400 таксонов на уровне родов, достигая в следующем геологическом периоде (ордовикском) численности 1500 родов (Hoffmann et al., 1998). Что касается численности видов, то палеонтологические раскопки показывают, что их число стремительно начинает расти лишь с перми, примерно 250 млн лет назад (Signor, 1985). Этому есть объяснение: к пермскому периоду многие типы многоклеточных достигли значительного усложнения, и естественный отбор получил возможность оперировать на значительно большем количестве структур и признаков. В течение мезозойской и кайнозойской эр количество видов нарастало лавинообразно, достигнув к настоящему времени почти неисчислимых значений. Этот бурный рост числа видов становится понятным, если снова прибегнем к метафоре Ф. Гальтона о том, что организмы в природе ведут себя как многогранники. Когда у многогранника (организма) граней (признаков) мало, то для того, чтобы изменить положение многогранника, нужно приложить большие усилия. Когда же граней становится очень много, то многогранники приближаются к сфере, и для того чтобы изменить их положение достаточно даже слабых толчков. Точно так же организмы, у которых имеется много признаков, могут легко изменяться без значительных последствий для себя, создавая многообразие.

Если определять силу естественного отбора количеством существующих видов, то следует признать, что в современную эру его влияние достигло наибольших значений. В то же время не следует столь прямолинейно оценивать влияние этого фактора на процесс диверсификации. Определенные, иногда очень существенные коррективы в его проявления вносили (и вносят) глобальные климатические процессы, такие как потепления, оледенения и разные природные катаклизмы, которые вызывали порой массовые вымирания животных, имевшие гораздо менее выраженный селективный характер. Однако в общем после наступления кембрийского периода борьба за существование и конкуренция постепенно набирали силу,

делая естественный отбор все более мощным и, одновременно, более тонким инструментом обеспечения эволюции по Дарвину, оперирующим в основном на видовом уровне.

## 9. Возникновение запрета на макроэволюционную изменчивость

По мере того как приобретает ряд типовых признаков, постепенно выстраивается основной дизайн в организации частей тела, который позволяет приспособиться к определенным условиям существования и занять свою особую нишу в природе со своим спектром питания. Это, может быть, более совершенное использование старых пищевых ресурсов или освоение новых источников. Развитие изменчивости поддерживается в том направлении, которое помогает все лучше приспособляться к данной нише с ее пищевыми ресурсами. В результате в пределах данного плана строения тела животного с его типовыми признаками надстраиваются новые признаки, более частного характера, которые совершенствуют старые адаптации или создают новые. Очевидно, что в онтогенезе более молодые в эволюционном смысле признаки также развиваются<sup>31</sup> лишь после того, как устанавливается общий план строения зародыша. В процессе исторического развития эта надстройка из вновь образуемых признаков все время возрастает. Теперь изменение (мутация) одного из признаков, определяющих план строения тела, становится невозможным, так как разрушает всю надстройку, образовавшуюся над ним за сотни миллионов лет.

Для иллюстрации этого положения уместно сравнить процесс онтогенеза со строительством здания. В последнем случае вначале закладывается фундамент, который строится по определенному плану и предопределяет в значительной степени формы (тип) будущего здания. Затем возводятся этажи (или стены) и верхняя часть здания, которая может быть увенчана различного рода надстройками (башня, купол, мезонин, мансарды и т.д.), крыша, покрытая черепицей или листовым железом. Можно убрать или заменить часть этих надстроек, при этом остальное здание

сохранится. Если же нарушить фундамент, то рухнет все здание.

Точно так же можно рассуждать, используя генетическую терминологию. Естественно, построение организма происходит на основе генетической информации, а в основе всех его изменений, если они наследуются, лежат мутации. Считается, что только мутации, которые затрагивают гены, экспрессирующиеся в раннем развитии, могут производить крупные изменения в морфологии организма (Thomson, 1992). Обычно такие гены затрагивают самые ранние процессы развития организма, связанные с формообразованием (установление общего плана строения, закладка жизненно важных органов), и вызывают значительный фенотипический эффект. Однако исследования в биологии развития показывают, что мутации, затрагивающие раннее развитие, обычно оказываются летальными или вредными. Такие мутации чаще всего связаны с регуляторными генами, в частности с генами кластера *Hox*. Например, когда в гене *bicoid*, который участвует в установлении переднезадней оси у *Drosophila*, происходят нарушения, развитие прекращается и зародыш погибает (Nüslein-Volhard, Wieschaus, 1980; Laurence, Struhl, 1996). Полагают, что процессы развития организма так тесно связаны во времени и пространстве, что изменения, которые затрагивают ранние стадии, требуют координации множества других отдельных, но функционально взаимосвязанных процессов.

В принципе инновация крупного таксономического уровня может оказаться не летальной, но приведет к снижению жизнеспособности. Например, мутация в регуляторной части гена *bithorax* производит лишнюю пару крыльев у дрозофилы, которая в норме является двукрылой (Lewis, 1998). Такая муха не может летать, потому что у новых крыльев отсутствуют мышцы. Мутация оказалась вредной, так как она не сопровождалась многими другими скоординированными изменениями, которые бы привели к развитию мышц в соответствующем месте тела мухи.

Рассматривая проблему микро- и макроэволюции МакДональд (McDonald, 1983) утверждает, что гены, которые изменяются в пределах естественных популяций, оказывают только мелкие воздействия на форму и функ-

цию признаков или органов. В то же время гены, которые управляют крупными изменениями макроэволюционного уровня, по-видимому, не изменяются или изменяются в ущерб организму. Другими словами, мутации, в которых макроэволюция нуждается, не происходят или не могут произойти. МакДональд назвал эту проблему «великим дарвиновским парадоксом» (McDonald, 1983).

На самом деле, однако, если принять во внимание все изложенное мною выше и соблюдать правила логики и здравого смысла, ничего парадоксального здесь не наблюдается. Существуют определенные принципы и последовательность в построении любой сложной системы, будь это рукотворное сооружение или живой организм. Значимость элементов, лежащих в основе конструкции или организма, возрастает по мере их сборки или развития. Роль этих элементов велика еще и потому, что они предопределяют тип будущей конструкции или будущего организма. По мере того как происходит сборка или развитие последних, и степень их сложности увеличивается, значимость основополагающих элементов возрастает. Очевидно, что их разрушение окажется губительным для всей конструкции или для всего организма.

## 10. Выводы

1. Одной из самых неразрешимых загадок для теории эволюции Дарвина уже в течение 150 лет является контраст между богатством и разнообразием остатков животных в осадочных слоях кембрийского периода и чрезвычайной бедностью ископаемыми остатками в предшествующих слоях. Поскольку по Дарвину эволюция совершается градуально, такие резкие разрывы в составе и разнообразии исторически близких фаун исключаются.

2. Согласно филогенетической концепции Дарвина эволюция прогрессирует от низших таксонов к высшим (эволюция по способу *down-to-top*), создавая сначала разновидности, затем виды, роды и т.д. вплоть до классов и типов. Палеонтологические находки свидетельствуют об обратном, а именно, что макроэволюционные категории филогенетически возникают раньше, чем микроэволюционные, и, следовательно, эво-

люция прогрессирует сверху вниз (по способу top-to-down).

3. Подобные противоречия между теорией Дарвина и фактическим материалом, как и само вытекающее из этих противоречий явление «кембрийского взрыва», могут быть устранены, если принять выше изложенную точку зрения автора на условия существования и эволюции Metazoa в эдиакарском периоде. Изобилие пищевых ресурсов обеспечило условия не только для возникновения, но и для сохранения множества «экспериментальных» форм с разнообразными структурными, физиологическими, биохимическими отклонениями.

4. Поскольку в начале кембрийского периода включился фактор естественного отбора, большинство «экспериментальных» форм, по-видимому, погибли, но немногие оставшиеся смогли, используя свои структурные и функциональные инновации, занять определенные экологические ниши и стать родоначальниками новых направлений эволюционного развития, тем самым обеспечив синхронное появление нескольких новых типов животных: так был осуществлен «кембрийский взрыв».

5. С учетом вышесказанного можно констатировать, что эволюция многоклеточных

прошла два разных этапа: 1-й этап, более ранний, совпадающий с эдиакарским периодом, совершался в отсутствие конкуренции и естественного отбора<sup>32</sup>, и его можно назвать *недарвиновским*; и 2-й, который ведет отсчет от начала кембрийского периода и по настоящее время, осуществлялся под контролем естественного отбора и может быть назван *дарвиновским*.

6. Именно благодаря отсутствию фактора отбора в эдиакарском периоде возникли условия, которые дали возможность осуществить закладку большинства макроэволюционных признаков, определивших развитие типов, подтипов, классов.

7. По-видимому, большинство признаков типового уровня возникло как отклонения онтогенеза на самых ранних стадиях, таких как бластула, гастрюла, некоторые личиночные стадии, поэтому истоки типовой диверсификации можно будет понять при тщательном исследовании онтогенеза современных животных. Например, поведение одной из структур трохофоры становится причиной, по которой эволюционное развитие трохеи (древнего прототипа трохофоры) в одном случае пошло по пути образования аннелид, а в другом – моллюсков.



## ЧАСТЬ IV.

# БИЛАТЕРАЛЬНОСТЬ КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ ГЛАВНЫЕ ВЕКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

## 1. Особенности билатеральной организации строения тела Metazoa

Значение билатеральности состоит в том, чтобы обеспечить животному направленное движение независимо от того, с каким образом жизни этого животного она связана: с плавательным, ползающим, бегающим по суше или летающим в воздухе. В эдиакарский период, пока микроскопические ранние Metazoa в форме гастрей или трохей имели изобилие пищи в виде бактериальной пленки, вопрос о билатеральности остро не стоял, а упомянутые формы по типу симметрии скорее относились к Radialia<sup>33</sup>. Тем не менее в силу случайной изменчивости существа с билатеральной формой строения возникали, о чем свидетельствует описание ископаемого организма Vernanimalcula, найденного в пластах раннего эдиакарии, который имел элементы организации, присущие только билатеральным (см. часть I, раздел 8).

Ситуация изменилась в раннем кембрии, когда пищи стало не хватать и начинается конкурентная борьба за нее. Возникающий дефицит основной пищевой базы стал способствовать развитию хищничества. Для того чтобы прокормиться, появилась необходимость в обследовании большей территории обитания. Эту задачу можно было решить за счет увеличения скорости передвижения. Главным способом ее решения стала выработка направленного движения через развитие билатеральности. Чем выше скорость направленного или поступательного движения, тем больше у животного шансов выжить независимо от того, ведет ли оно поиск скоплений бактерий, является ли жертвой, которую преследуют, или хищником, который стремится догнать добычу. Способность развивать скорость необходима всем животным, даже тем, которые большую часть жизни проводят в надежных укрытиях.

В настоящее время Bilateria составляют подавляющую часть многоклеточных животных. По той классификации, которая разделяет современных Metazoa на 35 типов, не менее 32 типов составляют билатеральные, куда включается до 1.5 млн описанных видов (Collins,

Valentine, 2001). Несмотря на огромное морфологическое разнообразие, большую часть билатеральных, помимо двухсторонней симметрии, объединяет группа других фундаментальных признаков: триплобастия, наличие целома, сквозного кишечника, центральной нервной системы.

Принято считать, что организация билатеральной симметрии базируется на двух перпендикулярно пересекающихся осях, наподобие декартовых координат: одна – переднезадняя (ПЗ), другая – спинно-брюшная (СБ), или дорсовентральная (ДВ). Очевидно, что у билатеральных ПЗ ось является главной, ею определяются основные черты плана строения. Существенную роль играет СБ ось в сочетании с ПЗ осью при установлении плана строения в эмбриональном периоде и в последующем развитии взрослой особи. Соотношение параметров тела по этим двум осям сильно влияет на дефинитивную форму тела животных. Например, у рыб оно может варьировать от значительных величин у видов со змеевидной (угри) или торпедовидной (акулы, лососи) формой до близких к единице у видов, имеющих почти округлую форму тела (скаляры, луна-рыба).

Помимо отмеченных в строении билатеральных видов осей, необходимо иметь в виду наличие еще одной оси: латеральной, или право-левой. Главное назначение этой оси в том, чтобы внешние очертания правой и левой сторон находились в зеркально симметричных отношениях друг с другом, хотя допускается при этом асимметрия внутренних органов.

Исторически возникновение билатеральности обычно связывают со сменой пелагического образа жизни на бентосный (Van Beneden, 1891; Иванов, Мамкаев, 1973; Иванова-Казас, 1995). Предполагается, что у предков билатеральных рот, который первично возникал на месте бластопора, находился на заднем конце, что создавало функциональные неудобства, поэтому рот стал смещаться вперед по обращенной к субстрату брюшной стороне. Считается, что под влиянием механических воздействий субстрата рот превратился в щелевидный, а затем разделился на две части, одна

из которых осталась ртом, а другая стала анусом, что способствовало развитию сквозного кишечника (Иванова-Казас, 1995). Такие схемы образования новых органов у билатеральных животных кажутся надуманными. Гораздо проще представить себе, что неравномерный рост разных частей тела гастреи или трохеи может привести к образованию перспективных для эволюции форм (*см. приведенный выше пример роста в разных направлениях соматической пластинки у трохофоры*).

## 2. Конструктивные принципы билатеральной организации тела животных

Билатеральные животные стали развиваться, по-видимому, в конце эдиакарского–начале кембрийского периодов. Главное преимущество билатерального строения состоит в увеличении скорости движения животных. При этом конструктивные решения, которые использует живая природа, принципиально ничем не отличаются от тех решений, которые используются в конструкторских бюро при техническом проектировании любого рода машин, предназначенных для перемещения в пространстве. Создавая такие машины, конструкторы стремятся добиться максимальной скорости ее передвижения (за исключением специализированных машин, которые стали создавать много позднее на основе скоростной техники). Одним из средств в достижении этого является внешний дизайн машины, при конструировании которого исходят из ряда правил, обязательных к соблюдению. Это – симметричный, расположенный на средней линии, центр тяжести, недопущение асимметричности в оформлении внешнего вида машины, обтекаемость форм и т.д.

Подобные требования обязательны для развития внешних очертаний тела животных. Тело всех билатеральных животных организовано так, что является строго симметричным по отношению к медиальной линии вдоль переднезадней оси. Это значит, что отбором не допускается образование каких-либо односторонних боковых выростов или придатков. Таковые могут возникать только симметрично с обеих боковых сторон, как, например, парные плавники у рыб. Образующиеся у них же непарные плавники располагаются только вдоль

медиальной линии либо с дорсальной стороны (спинные), либо с вентральной (анальный). Таким образом, принцип билатеральной симметрии запрещает создавать какие-либо новые непарные органы на латеральных поверхностях. Путь создания принципиально новых не нарушающих симметрию органов мог идти лишь в двух направлениях: в ростральном вперед или в каудальном назад вдоль основной оси билатеральной симметрии.

В то же время развитие билатеральности, по-видимому, было связано с развитием скоростных качеств животных только на ранних этапах эволюции этой группы Metazoa. Очевидно, что почти одновременно у многих билатеральных стали возникать различные средства защиты: от создания раковин, панцирей, просто укрытий до развития маскирующих средств, мимикрии, поведенческих реакций и т.д. Фактически именно развитие средств защиты стало главным фактором развития видовой многообразия билатеральных животных, однако принцип билатерального построения тела остался незабываемым, за исключением тех таксонов, которые перешли к сидячему или малоподвижному образу жизни.

## 3. Векторы эволюционного развития тела билатеральных животных

Итак, конструктивные особенности тела животных с билатеральной симметрией запрещают образование каких-либо новых органов, которые бы располагались в латеральных частях тела в промежутке между крайними ростральной и каудальной точками, за исключением вспомогательных парных органов, расположенных симметрично.

Что касается каудального направления, то здесь перспективы образования некоего принципиально нового органа невелики. Очевидно, что эволюция с вектором роста в каудальном направлении не может создать существенной инновации за исключением наращивания новых сегментов и увеличения общей длины хвоста, что реально имело место у многих беспозвоночных. Однако чрезмерное увеличение хвостовой части тела не может не пойти во вред выживаемости, и вряд ли удлинение хвоста могло быть неограниченно поддерживаемо естественным

отбором. Другое дело, если какой-либо зачаток нового органа возникнет с ростральной стороны. В этой части у билатеральных животных обычно располагаются нервный церебральный узел, органы чувств, ротовое отверстие, которые осуществляют большинство самых важных функций организмов. Их совершенствование и развитие гораздо более перспективно с точки зрения повышения уровня биологической сложности и конкурентоспособности животных. Именно здесь у низших хордовых появился зачаток нового органа (голова позвоночных), создание которого оказалось самым великим изобретением в истории многоклеточных, обеспечив условия для возникновения позвоночных и последующего завоевания ими господствующего положения во всех средах обитания Земли.

#### **4. Молекулярно-генетические механизмы обеспечения основных осей тела билатеральных животных**

За последние два десятилетия методы молекулярной генетики существенно дополнили полученные эмбриологами, морфологами, палеонтологами за два предыдущих века представления о путях и способах онтогенеза и эволюционного преобразования билатеральных и других многоклеточных животных. Оказалось, что все *Bilateria* имеют единый генетический набор средств (toolkit), используемый в развитии, и что главные элементы стратегии при построении всех известных планов строения оказываются одними и теми же (Davidson, 2001). К числу достижений указанных методов относится раскрытие систем генов, отвечающих за установление ПЗ и СБ осей тела билатеральных. Выяснилось, что при установлении ПЗ оси у всех билатеральных, начиная от самых примитивных червей и кончая позвоночными, работает один и тот же комплекс генов *Hox*. Участие этого комплекса в раннем развитии всех *Bilateria* оказалось настолько обязательным, что было предложено считать комплекс генов *Hox* главным признаком принадлежности организма к миру *Metazoa* (Slack et al., 1993). Видимо, нельзя применять этот критерий к губкам, у которых выявлен лишь один ген *Hox*, а также неясно с кишечнополостными, поскольку у них

пока не обнаружен так называемый «средний» класс генов кластера (Finnerty, 2003). Ввиду того, что комплексу генов *Hox* придается столь большое значение в онтогенезе и филогенезе *Bilateria*, имеет смысл рассмотреть его структуру и организацию подробнее. Как будет показано ниже, тем фактом, что этот комплекс сохраняет свою целостность на протяжении всей эволюции *Bilateria*, он ограничивает возможности внедрения новых генов в систему построения ПЗ оси. По существу, этот комплекс стал онтогенетическим механизмом, осуществляющим запрет на вторжение эволюционных инноваций (с правой или левой от средней линии сторон) с целью сохранения билатеральной симметричности. Повидимому, основное значение этих генов состоит в установлении и реализации позиционной информации вдоль переднезадней оси тела и в разделении его на серию регионов, определяющих план построения тела в росто-каудальном направлении. Предполагается, что гены кластера *Hox* относятся к числу генов-хозяев (master), по терминологии Льюиса (Lewis, 1992) запускающими процессы развития в определенном органе или на определенной территории. Возможно, первостепенное значение кластера *Hox* состоит в установлении правил игры, по которым происходила эволюция билатеральных от низших форм к самым высшим.

#### ***Гены комплекса Hox и переднезадняя ось тела***

Экспрессия генов *Hox* осуществляется у всех билатеральных в раннем эмбриогенезе вдоль ПЗ оси, поэтому считается, что роль этих генов в установлении данной оси является основополагающей. История исследований генов этого комплекса берет начало с работы по картированию гомеозисных генов комплекса *bithorax* у дрозофилы, выполненной Льюисом (Lewis, 1978). Оказалось, что эти гены располагались в одной хромосоме в едином кластере и в том же порядке, в каком они располагались на хромосоме, последовательно экспрессировались в раннем эмбриогенезе вдоль формирующейся оси тела в ПЗ направлении (Lewis, 1978; Scott et al., 1983).

Эти исследования были проведены с использованием классических генетических

методов. Позднее, с развитием молекулярных методов анализа ДНК, удалось выяснить, что в кДНК каждого из этих генов содержится, кроме уникальных последовательностей, одна и та же довольно сходная последовательность. Значение этой последовательности, названной *гомеобоксом*, было сразу правильно оценено (McGinnis et al., 1984; Корочкин, 1987). Гомеобокс, входящий в состав всех генов, которые по факту его наличия стали называть *гомеобоксными*, как у дрозофилы, так и у других животных состоит из идентичной последовательности нуклеотидов, содержащей 180 пар. Он локализован в протеинкодирующей части соответствующих генов, кодируя гомеодомен из 60 аминокислот. Значение гомеодомена состоит в том, что он формирует характерную пространственную структуру, которая способна связываться с соответствующими участками ДНК в регуляторной области генов-мишеней, тем самым активируя или репрессируя их транскрипционное считывание (Gehring, 1997; Lewis, 1998). Гены этого комплекса рассматриваются, по классификации Льюиса, как управляющие гены, чьи белковые продукты соединяются с цис-регуляторной областью генов-мишеней, последовательно направляющих дифференциацию клеток (Lewis, 1992, 1998). Интересно, что гомеозисный комплекс генов дрозофилы экспрессируется вдоль ПЗ оси в том самом порядке, в каком гены расположены на хромосоме в направлении от 3' к 5'. Это соответствие между порядком генов в кластере и порядком их функциональной активности было названо *коллинеарностью*.

Со временем выяснилось, что практически все Metazoa содержат в хромосомах такой кластер с набором гомологичных генов, сохраняющих и основную функцию: определять спецификацию различных частей тела вдоль ПЗ оси. Выяснилось, что этот комплекс существует и у позвоночных с тем лишь отличием, что у высших животных он представлен обычно в 4 повторностях, располагающихся кластерно в 4 разных хромосомах. В каждом кластере гены делятся на 13 паралогичных групп, хотя часть генов утеряна, поэтому не все из них имеют 4 гомологов. Например, у млекопитающих в 13 паралогичных группах из 52 генов сохранились только 39.

Гены семейства *Нох* экспрессируются вдоль ПЗ оси в ЦНС и околоосевой мезодерме, каждый на своем соответствующем уровне. При этом консервативность набора этих генов, сохраняющих узнаваемость по степени гомологичности и по порядку их расположения на хромосоме почти у всех Metazoa, от нематод до высших позвоночных, кажется парадоксальной на фоне огромного морфологического разнообразия носителей этого кластера. Кэррол (Carroll, 1995) считает, что гены *Нох* только демаркируют относительное положение разных структур вдоль оси тела (как бы рисуют схему главного плана строения тела), но не определяют сами эти структуры.

Правило коллинеарности (соответствие между порядком расположения генов в хромосоме и последовательностью их экспрессии вдоль ПЗ оси) в полной мере сохраняется и у позвоночных (Duboule, Dolle, 1989; Duboule, 1994). Было выяснено, что гены, локализованные на 3' конце каждого из комплексов (это гены 1, 2 и 3-й паралогичных групп) имеют четкую переднюю границу экспрессии в пределах заднего мозга, причем гены 1-й группы имеют переднюю границу домена экспрессии на границе ромбомеров r3/r4 (Wilkinson, 1993; Couly et al., 1998). Гены 4-й и 5-й паралогичных групп имеют переднюю границу уже на уровне сомитов из числа тех, которые позднее войдут в состав шейного отдела (у птиц и млекопитающих), а гены, расположенные на 5' конце (11–13-я группы), экспрессируются в сомитах на уровне будущих сакрального или каудального отделов (Gaunt, 1994; Burke et al., 1995). Поскольку осевая формула позвоночника (соотношение позвонков разных отделов) у разных видов сильно различается, то границу экспрессии генов *Нох* ассоциируют не с численным номером сомита, а с морфологией соответствующего ему будущего позвонка. Например, у мыши число шейных позвонков равно 7, а у курицы – 14, но на границе между шейным и грудным отделами у обоих видов экспрессируется один и тот же ген *Нохс-6*. Гены 9-й паралогической группы экспрессируются на уровне перехода от грудных к поясничным позвонкам (Burke et al., 1995).

Характерно, что кластер генов *Нох* сохранил стабильный порядок расположения генов на хромосоме неизменным на протяжении сотен



миллионов лет у многих билатеральных Metazoa, включая как самых примитивных, так и самых высокоорганизованных (Рис. 50). Не исключено, что такая стабильность кластера связана как раз с тем, чтобы не допускать образование боковых точек роста, которые могли бы нарушить билатеральность тела. Правда, не всем организмам удалось сохранить целостность кластера и не допустить вторжения посторонних генов, не имеющих гомеобоксной функции, внутрь кластера. Например, у *Drosophila* кластер *Hox*, который расположен на хромосоме 3, расщеплен на две части: *ANT-C* и *BX-C* (Рис. 50). В первом находятся 5 и во втором – 3 гомеобоксных гена. Между ними располагаются другие гены, причем некоторые из них являются производными гомеобоксных генов и сами имеют гомеобокс, но они не функционируют как гены *Hox* (*bicoid*, *fushi-tarazu*), а также встречаются гены, не имеющие гомеобокса (Fertier, Mingullion, 2003). Также не сохраняется целостность кластера *Hox* у нематоды *Caenorhabditis elegans*, у которой среди 6 гомеобоксных генов кластера располагаются несколько генов без гомеобокса (Van Auken et al., 2000).

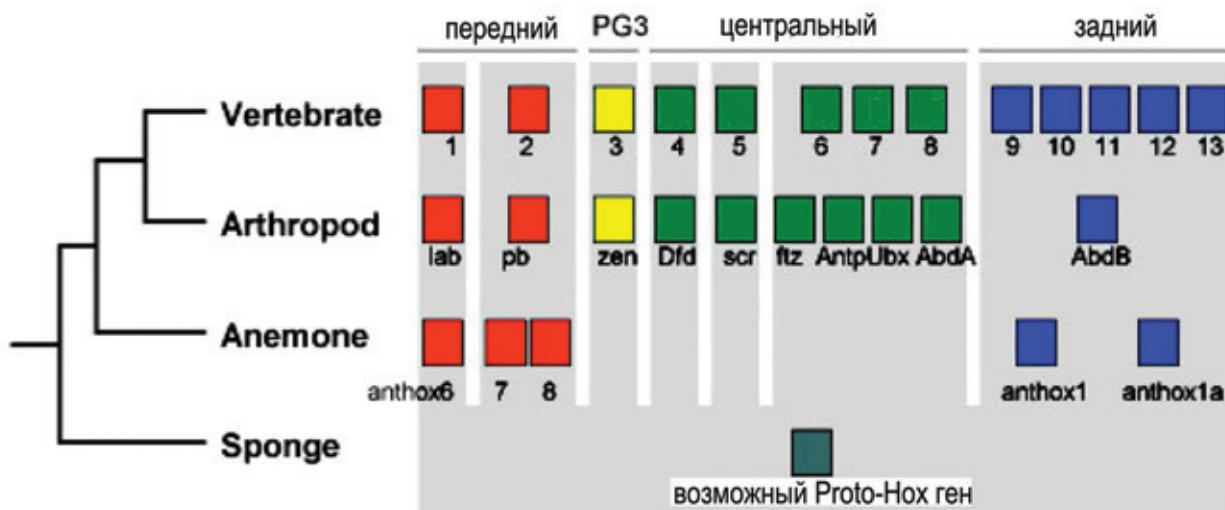
В то же время у многих животных кластер *Hox* сохранил свою целостность и не содержит в своем составе посторонних генов. Среди них находится ветвь развития Metazoa, включающая бесчерепных и позвоночных, т.е. филетическая линия, которая достигла наивысшего биологического прогресса. К этому следует добавить, что у этих групп животных можно наблюдать также наибольший прогресс в развитии комплекса генов *Hox*. Прежде всего прогресс состоял в увеличении числа генов или паралогов *Hox* вдоль хромосомы. По-видимому, благодаря механизму запрета на изменение порядка расположения генов *Hox* в хромосоме добавление новых генов в этом комплексе происходило только со стороны 5' конца, который является конечной точкой процесса активации всего кластера (сравните кластеры позвоночных и артропод на Рис. 50). Поскольку гены *Hox* с этого конца экспрессируются в каудальной части тела, то прирост новых генов обеспечивал в основном процесс эволюционного развития каудального отдела.

Как было отмечено выше, у позвоночных увеличение числа паралогичных генов в кластере *Hox* достигло 13, а сам кластер у них

размножился до 4 повторов. Однако сейчас показано, что у рыб может быть больше повторов. Так, у *Danio rerio* (рыба-зебра) выявлены 7 повторов (Рис. 51): видимо, у этих рыб геном претерпел три цикла полной дубликации с образованием 8 наборов хромосом, но в процессе эволюции один набор был утерян. Еще больше названных кластеров в геноме лососевых рыб – у форели их число достигает 14 (Moghadam et al., 2005). Очевидно, что это 4 и более кратное увеличение числа генов *Hox* дифференцировало и дублировало функции каждого из этих генов в соответствующих зонах их ответственности. Нет сомнения, что такая мультипликация генов диктовалась ростом сложности тела позвоночных и необходимостью более тонкой дифференциации этих зон ответственности. Каждый из кластеров генов *Hox* у позвоночных не содержит в своем составе инвазированных элементов, что может служить свидетельством важности сохранения целостности обсуждаемого генного комплекса.

Одним из способов инвазии в кодирующие и регуляторные последовательности отдельных генов (или кластеров генов) являются мобильные элементы, которые считаются основным механизмом геномных перестроек и эволюционной изменчивости (Osborne et al., 2006). Показано, что в отличие от многих беспозвоночных, у которых в *Hox*-кластерах обнаружены различные посторонние включения, в соответствующих кластерах позвоночных такие включения отсутствуют (Fried et al., 2004). По-видимому, у позвоночных имеется механизм, который не допускает проникновения мобильных элементов внутрь комплекса *Hox*. Интересно, что вблизи границ *Hox*-кластеров выявлено сосредоточение мобильных элементов, но только с внешней стороны (Fertier, Mingullion, 2003). Это подтверждает идею о существовании механизма, обеспечивающего целостность кластеров *Hox*. Тот факт, что соответствующие кластеры *Drosophila* или *C. elegans* не укладываются в эту схему, может быть связан с тем, что у них выработался другой механизм контроля, который позволяет им сохранять их целостность по паттернированию ПЗ оси, поддерживая ее на функциональном уровне.

Среди бесчерепных комплекс генов *Hox* был исследован у ланцетника *Branchiostoma floridae*.

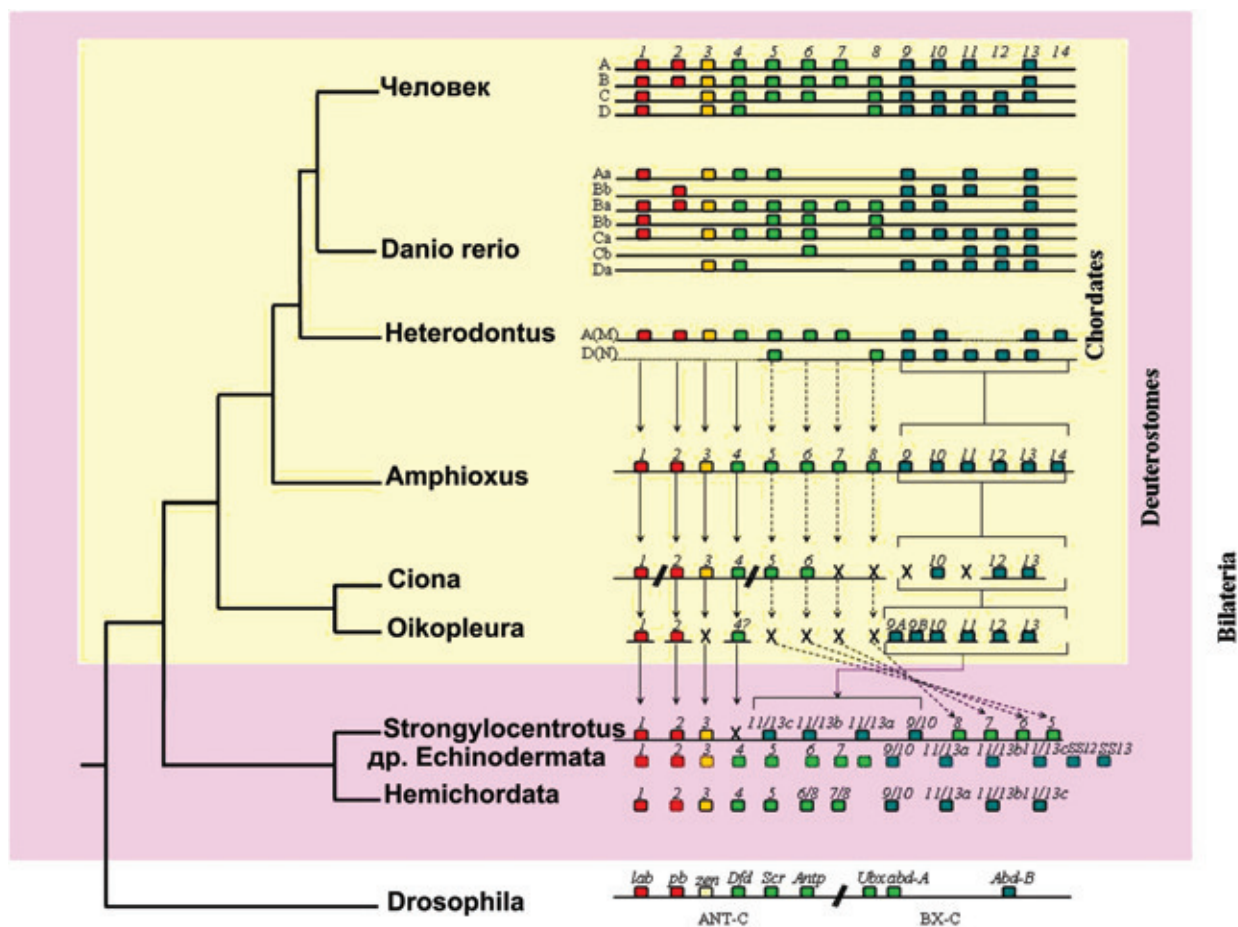


**Рис. 50.** Распространение генов *Hox* среди основных филетических групп Metazoa. Показаны вероятные типовые наборы для позвоночных и артропод. Книдарии представлены генами *Hox* морской анемоны *Nematostella*. У губок *Sponge* идентифицирован один *Hox*-подобный ген. Согласно молекулярным особенностям весь набор генов *Hox* поделен на группы: переднюю (anterior), группу паралога 3 (PG3), центральную (central), заднюю (posterior). Они показаны разными цветами. Термин *anthox* является сокращением *anthozoan homeobox*. Числа генов книдарий относятся к порядку их открытия и не связаны с нумерацией паралогичных групп позвоночных. (По: Finnerty, 2003).

Ланцетник имеет только один кластер *Hox* и, как и у позвоночных, он также не «засорен» посторонними генами. Довольно неожиданным оказалось, что ланцетник имеет в цепочке кластера на один ген больше, чем позвоночные, и он стал первым животным, у которого в кластере *Hox* содержится 14 генов (Fergier et al., 2000), т.е. больше, чем у позвоночных (Рис. 50). Как у позвоночных, так и у ланцетника между положением генов *Hox* на хромосоме сохраняются колинеарные отношения: гены активируются один за другим от 3' конца к 5' концу, а продукты их активности появляются в закладке тела также постепенно в ПЗ направлении. По мнению Дюбуля (Duboule, 1994), следует различать два типа колинеарности – «пространственную» и «временную». В одном случае речь идет о топографической последовательности экспрессии генов, в другом – о времени начала экспрессии каждого из генов. На самом деле лучше говорить о разных аспектах одного и того же процесса последовательной линейной экспрессии, поскольку один обуславливает другой. По нашим данным, первичным в паре *время–пространство* является временной фактор (Городилов, 1990, 2004; Gorodilov, 1992).

Следует сказать, что процесс пространственной и временной колинеарности хорошо прослеживается и у позвоночных, и у ланцетника.

Недавно у ланцетника был обнаружен новый кластер из трех гомеобоксных генов, близких по составу к генам *Hox*-кластера. Он был назван *ParaHox* и картирован (Brooke et al., 1998). Этот генный кластер рассматривается как сестринский по отношению к *Hox*-кластеру (Fergier, Holland, 2001). Оказалось, что активация *ParaHox*-генов *Gsx*, *Xlox* и *Cdx* также подчиняется правилу временной и пространственной колинеарности. Однако направление колинеарной активности оказалось инвертированным по отношению к паттерну генов *Hox*. В кластере *ParaHox* пространственная активация гена *Cdx*, который экспрессируется первым, сосредоточена в постериорной части эмбриона, причем в тканях, являющихся производными всех трех зародышевых листков. У среднего гена *Xlox* экспрессия наблюдается в центральной части энтодермальной кишки и в пигментных клетках нервной трубки. Наконец, экспрессия последнего в цепочке гена *Gsx* проявляет себя наиболее локально и обнаруживается лишь в



**Рис. 51.** Организация кластера генов *Hox* у Deuterostomia. Кластер *Hox* ланцетника *Amphioxus* единственный среди Deuterostomia полный и без перестановок. Горизонтальные линии обозначают хромосомы, так что кластер асцидии *Ciona* разбит на 5 групп, кластер аппендикулярии *Oikopleura* полностью дезинтегрирован, а природа связей «других иглокожих» и полухордовых остается неизвестной. Квадратные боксы представляют индивидуальные гены *Hox*, а их цвета указывают на их принадлежность к разным группам (красный = передняя группа/*Hox* 1–2; желтый = группа 3; зеленый = центральная группа/*Hox* 4–9; голубой = задняя/*Hox* 9+). Сплошные вертикальные стрелки обозначают доказанные, а штриховые – сомнительные ортологические взаимоотношения. X = обозначает потерю гена, пунктирные боксы – гены, у которых известны только фрагменты. (По: Monteiro, Ferrier, 2006).

головной части нервной трубки, в сенсорном пузырьке (Brooke et al., 1998; Ferrier, Holland, 2002; Ferrier, Minguillon, 2003).

Как уже отмечено, конечная точка кластера *Hox* колинеарна каудальной части тела. Поскольку прирост новых генов в кластере происходил только на его заднем конце, то именно комплекс *Hox* обеспечивал процесс эволюционного развития каудального отдела. Ланцетник, у которого роstralный отдел остался неизменным на протяжении не менее чем 500 млн лет, по-видимому, использовал

возможность эволюционировать только в каудальном направлении. Это выразилось в выработке цепи паралогов, даже более длинной, чем у позвоночных (Ferrier et al., 2000; Minguillon et al., 2005). Однако чрезмерное увеличение хвостовой части ланцетника угрожало развитию диспропорций в соотношении частей тела и, как следствие, уменьшению мобильности и шансов на спасение при встрече с хищником. Если представить, что гены *ParaHox* возникали на заднем конце кластера *Hox*, то очевидно, что только что сказанное стало морфологическим фактом

со всеми вытекающими последствиями. Выход был найден в смене направления экспрессии генов ланцетника, возникавших после 14-го паралога, на противоположное, т.е. ровно на 180°. Соответственно, продукты активности генов *ParaHox*-кластера оказываются распределенными в каудально-ростральном направлении. Еще одно отличие *Hox* от *ParaHox* состоит в том, что первый кластер сохраняет свою целостность и не допускает инвазии посторонних элементов, тогда как второй не стабилен и «засорен», как выяснилось, внедрившимися в него мобильными элементами (Osborne et al., 2006). Это указывает на второстепенное значение генов *ParaHox*: по-видимому, они играют дублирующую роль в своих зонах ответственности в отличие от генов *Hox*-кластера.

### **Генетическая система обеспечения развития спинно-брюшной оси**

Характерной чертой СБ полярности является асимметрично-положение центральной нервной системы. У хордовых ЦНС располагается дорсально, а на более вентральных позициях находятся главные кровеносные сосуды и кишка. У артропод и других вторичноротых беспозвоночных, наоборот, ЦНС занимает вентральное положение. В начале XIX века французским зоологом Сент-Илером была высказана идея о том, что СБ оси позвоночных и артропод являются гомологичными, но перевернутыми так, что дорсальная сторона хордовых соответствует вентральной стороне вторичноротых беспозвоночных. В наше время эта идея с морфологических позиций обосновывалась В.В. Малаховым (1977).

Однако гипотеза «дорсо-вентральной инверсии» не получала широкого признания вплоть до 1995 г., когда было обнаружено, что на молекулярном уровне как у позвоночных, так и у насекомых оперируют гомологичные механизмы СБ паттернирования (Holley et al., 1995). У *Drosophilla* член семейства ростовых факторов TGF- $\beta$  *decapentaplegia* (*dpp*) экспрессируется в дорсальной бластодерме и необходим для паттернирования дорсальной области зародыша (Ferguson, 1996). Антагонистом *dpp* является ген *short gastrulation* (*sog*), который экспрессируется в области вентрально-лате-

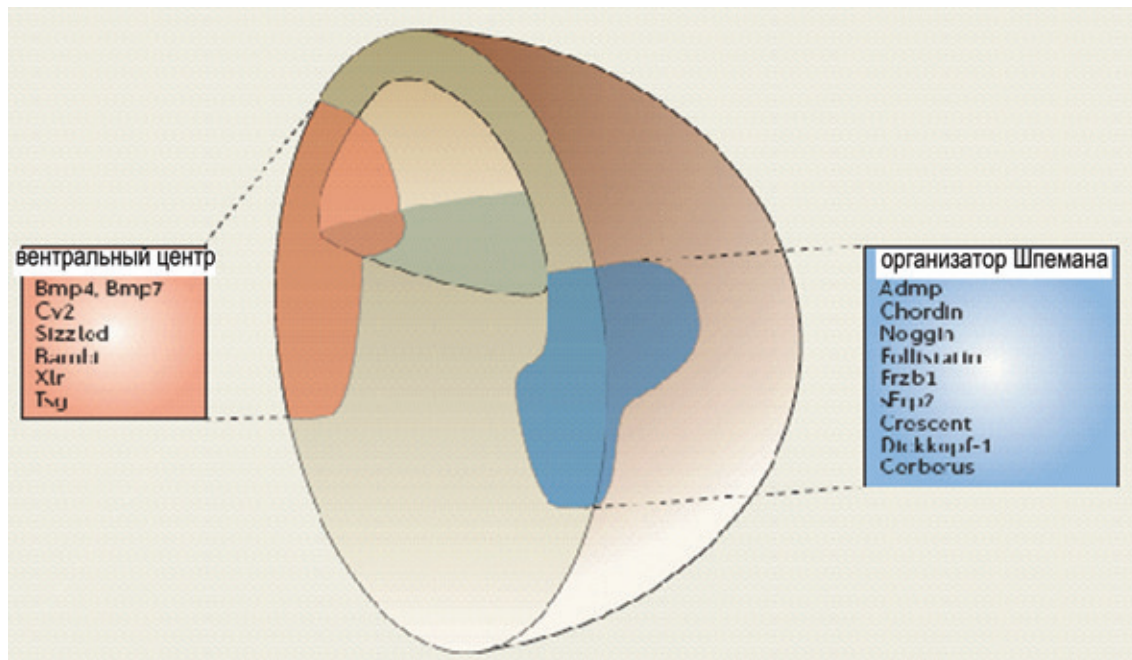
ральной бластодермы, в тех клетках, которые дают начало нейрогенной эктодерме. У *Xenopus* ростовой фактор BMP-4, член семейства TGF- $\beta$ , экспрессируется в вентральных бластомерах, обеспечивая им вентральный путь развития с предназначением стать мезодермой. Следовательно, экспрессия BMP-4, направляя развитие СБ оси, является противоположной направлению экспрессии ее гомолога *dpp* у дрозофилы. В то же время в клетках *Xenopus*, занимающих дорсальное положение, экспрессируется *chordin*, который направляет развитие этих клеток в мезодермальные структуры, такие как нотохорд. Оказалось, что *chordin* является гомологом *sog* (Ferguson, 1996). Роль хордина в развитии *Xenopus* состоит в том, чтобы быть антагонистом BMP-4, как *sog* является антагонистом *dpp* у дрозофилы. Итак, в паттернировании СБ оси у позвоночных и насекомых принимают участие гомологичные механизмы, но их ориентация относительно СБ полярности оказывается инвертированной.

В последние годы в связи с развитием новых технологий работы с ДНК у позвоночных на стадии гастрюлы были выделены еще несколько специфичных для организатора (дорсальной части) секретируемых белков, которые являются антагонистами ростовых факторов BMP и *Wnt*, экспрессирующихся в вентральной части зародыша. Схема расположения и список этих белков и ростовых факторов в зародыше в начале гастрюляции представлены в обзоре Де Робертиса (De Robertis, 2006) (Рис. 52). Предполагается, что количество факторов, участвующих в развитии СБ оси, является избыточным, но обеспечивает большую вероятность того, что процесс будет совершаться безошибочно.

### **Установление медиальной линии билатерального тела и система ее генетической и морфологической страховки**

У билатеральных организмов латеральная (или право-левая) ось должна обеспечить зеркальную симметричность между правой и левой сторонами животного, поэтому установление медиальной линии вдоль ПЗ оси как линии билатеральной симметрии приобретает особое значение. Установление и поддержание медиальности обеспечивается с помощью гене-





**Рис. 52.** Секретируемые белки и сигнальные факторы, сосредоточенные в дорсальном (Spemann's organizer) и вентральном (Ventral centre) центрах позвоночных (Xenopus) и обеспечивающие развитие СБ оси. (По: De Robertis, 2006).

тических механизмов. В некоторых случаях медиальная линия фиксируется путем образования специальной структуры, например, хорды.

Примером генетических участников в системе обеспечения установки и контролирования оси симметрии билатеральных является ген *Brachyury* (*Bra*). Этот ген был открыт Добровольской-Завадской еще в 1927 г. у мышей. Эмбрионы, имеющие гомозиготную по этому гену мутацию, не способны удлиняться вдоль ПЗ оси и умирают *in utero*. Впоследствии *Bra* был впервые выделен и клонирован у мыши (Hertmann et al., 1990). Оказалось, что *Bra* относится к семейству транскрипционных факторов, в составе которых имеется домен из 180–200 аминокислот, или Т-бокс.

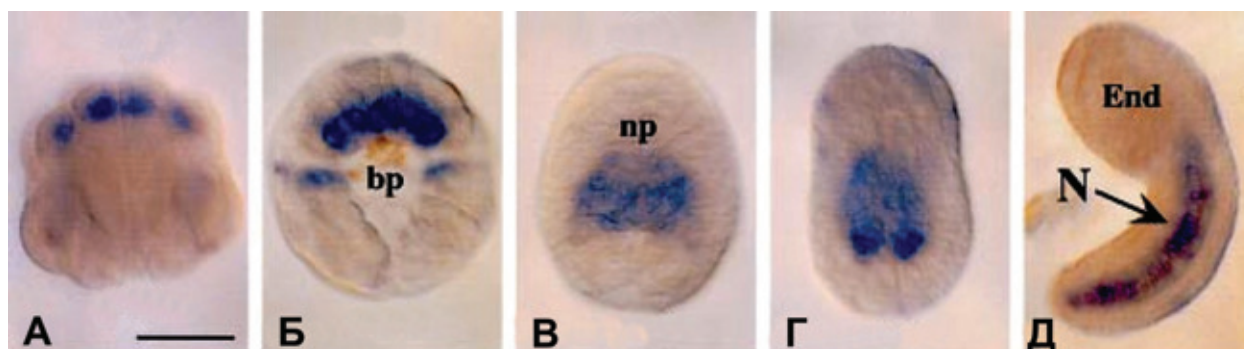
В последующие годы гены, гомологичные *Brachyury*, играющие роль в развитии (в основном, но не исключительно) мезодермы, были выявлены практически у всех типов животных с трипобластическим происхождением.

Оказалось, что экспрессия *Bra* является решающей для дифференциации хорды у всех позвоночных, а также у асцидий и ланцетников. На асцидиях *Ciona intestinalis* было показано (Corbo et al., 1997; Hotta et al., 1999), что уже

на 64-клеточной стадии детерминируется линия клеток, которые позже войдут в состав нотохорда, и тогда же в этих клетках начинается экспрессия *Ci-Bra*, гомолога *Brachyury* у этого вида (Рис. 53). Позже экспрессия *Ci-Bra* наблюдается в области бластопора, а на стадии хвостовой почки все эти клетки оказываются в составе нотохорда (Рис. 53). Таким образом, транскрипционный фактор *Bra* активно участвует в построении медиальной структуры – хорды.

По-видимому, *Bra* является геном-хозяином, так как под его влиянием находятся не менее 39 генов, связанных с дифференциацией клеток нотохорда и морфологическими процессами (клеточная адгезия, сигнальная трансдукция, регуляция цитоскелета и компонентов экстрацеллюлярного матрикса) его построения (Hotta et al., 1999). Однако положение медиальной линии и фиксирующего ее нотохорда устанавливает ген *Ci-Bra*.

Еще одним семейством генов, опосредующих установление медиальных структур, является семейство *Hedgehog*. Экспрессия этих генов у ланцетника происходит в зачатке хорды (Shimeld, 1999). У асцидий соответствующий гомолог



**Рис. 53.** Характер экспрессии гена *Brachyury* у асцидии *Ciona intestinalis* (темно-синий цвет) на разных стадиях развития. Эмбрион на стадии 64 клеток (А), вид с вегетативного полюса; на стадии гастрюлы (Б), вид с вегетативного полюса; на стадии нейральной пластинки (В), вид с дорсальной стороны; на стадии нейрулы (Г), вид с дорсальной стороны; и на стадии хвостовой почки (Д), вид сбоку. Передняя сторона эмбриона вверх. bp – blastopore, End – ectoderm, N – notochord, np – neural plate. Масштаб: 50 мкм. (По: Corbo et al., 1997; Hotta et al., 1999).

экспрессируется в задних отделах вентральной части нейральной трубки и не экспрессируется в нотохорде (Takatori et al., 2002).

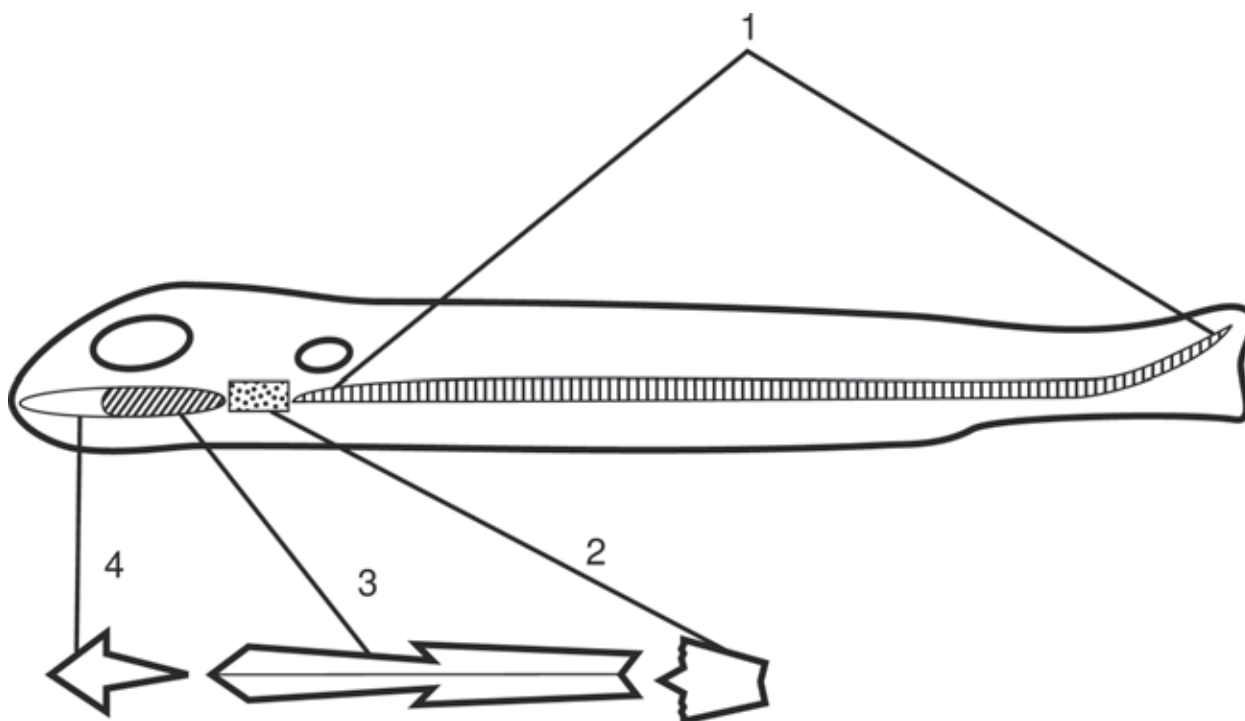
У всех трех подтипов хордовых структурным элементом, фиксирующим медиальную линию тела, является хорда. Однако у оболочников Tunicata она сохраняется только в хвостовой части (urochordata). Это, видимо, связано с дегенерацией большей части хорды, существовавшей у личинок. У Cephalochordata (ланцетники), другого подтипа низших хордовых, хорда является осевым стержнем, пронизывающим все тело животного от переднего до заднего конца. Очевидно, что она является не только важнейшим формообразующим элементом всего тела ланцетника, но и участвует в распространении сигналов позиционной информации вдоль ПЗ оси.

У позвоночных хорда проходит лишь через часть тела, начинаясь на уровне 3–4-го ромбомеров заднего мозга. Все, что лежит впереди хорды (а это – область всей головы), не перекрывается ею. Однако внимательное рассмотрение анатомического строения тела позвоночных позволяет прийти к выводу о том, что организация главной оси по принципу «стержня, пронизывающего все тело животного» здесь также имеет место, хотя главная ось состоит не из одного структурного элемента, а из нескольких, связанных между собой. Это можно видеть на схематическом изображении костистой рыбы, на котором отмечены осевые элементы, расположенные медиально вдоль всей длинной оси тела (Рис. 54).

В головной части в створе хорды располагаются три отдельные кости. Непосредственно к хорде примыкает кость *basioccipital*, в которую как бы вмонтирован передний конец хорды. В своей средней части *basioccipital* имеет углубление, называемое «турецким седлом», в котором размещается гипофиз. Впереди *basioccipital* совмещается с раздвоенным концом *parasphenoid*. Эта кость – наиболее длинная и прямая среди всех костей черепа. Она входит в состав основания черепной коробки, располагается медиально и лежит на одной оси с хордой. Даже по ее длинной, вытянутой, стилетообразной форме можно заключить, что *parasphenoid* предназначен, по-видимому, заменить в головном отделе у протохордовых хорду. При этом наличие отростков и неравномерностей вдоль нее подчеркивает ее вторую важнейшую функцию – быть частью конструкции черепа. Впереди *parasphenoid*, слегка перекрываясь с ним, также вдоль общей оси, лежит небольшой вытянутый вдоль оси *vomer* (сошник), который завершает всю ось спереди, делая ее непрерывной от роstralного конца до каудального.

Таким образом, у активных билатеральных хордовых животных медиальная ось имеет жесткое структурное оформление вдоль всей ПЗ оси. У позвоночных она обеспечивает (вместе с ребрами, отростками позвонков, мышечными блоками) жесткий каркас тела, вдоль которого симметрично располагаются все левые и правые внешние части животного.

В головном отделе позвоночных, который считается самым крупным новообразованием по



**Рис. 54.** Схематическое изображение билатерального тела позвоночных от хвостового отдела до рострального конца. 1 – хорда; 2 – *basioccipital*; 3 – *parasphenoid*; 4 – *vomer*. (По: Gorodilov, 2000; Городилов, 2001).

сравнению с другими хордовыми, поддержание медиальности и строго симметричной билатеральности структур головы страхуется специальной системой генов. Наиболее полно она описана у *Danio rerio* (рыба-зебра). Здесь выявлена группа мутаций под общим названием гены «средней линии (midline)» (Brand et al., 1996). Они были так идентифицированы, потому что характеризуются нарушениями развития элементов головы и черепа, связанных со «средней линией». Например, у всех эмбрионов с мутациями генов из группы «средней линии» развивалась циклопия: глаза либо смещаются ближе к средней линии, либо вообще сливаются вместе. Было выяснено, что дефектные сигналы, затрагивающие в течение эмбриогенеза среднюю линию, приводят к развитию фенотипа «бульдожьей» головы. У такой рыбки передняя часть головы сильно сплюснута в противовес нижней челюсти, остающейся нормальной (Рис. 55, А, Б).

То, что здесь затрагиваются элементы, тесно связанные со средней линией, прослеживается на анатомических препаратах. У ранних личинок дикого типа (wt) основание черепа впереди от

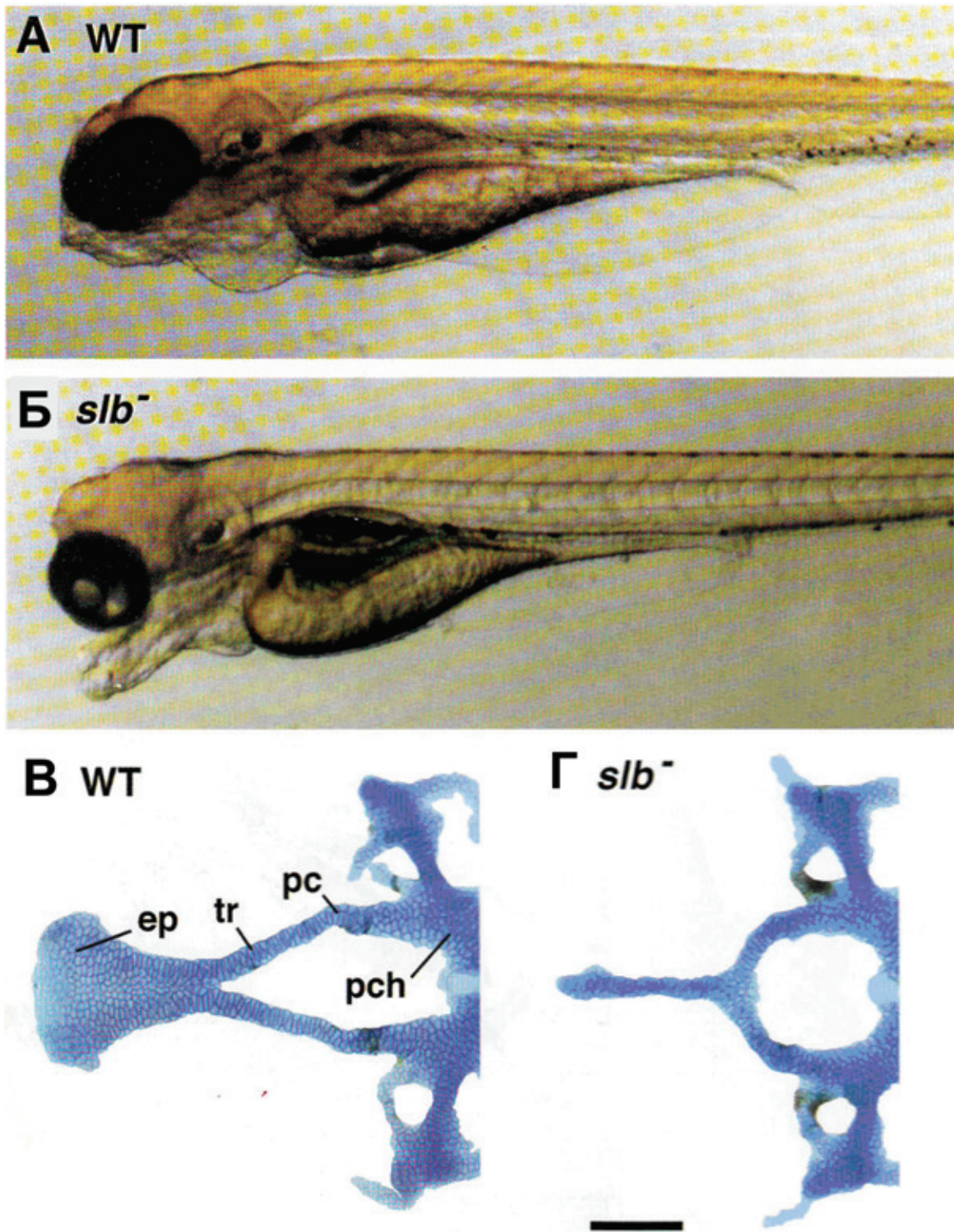
полярных хрящей состоит из пары палочковидных хрящевых трабекул, расположенных симметрично относительно средней линии. Сзади они разделены гипофизарной ямкой, а спереди сходятся вместе и сливаются как раз на средней линии, упираясь в решетчатую (ethmoid) пластинку (Рис. 55, В). В мутации *sibberblick* (slb) эта картина упрощается: здесь вместо двух трабекул образуется одна, которая по всей длине располагается на средней линии (Рис. 55, Г).

Кроме Slb была выявлена целая группа мутаций «средней линии», характеризующихся фенотипическими нарушениями основания черепа. Они представлены на Рис. 56 в порядке увеличения скелетной редукции.

### 5. Возникновение головы позвоночных как результат реализации потенций переднезаднего направления роста у билатеральных животных

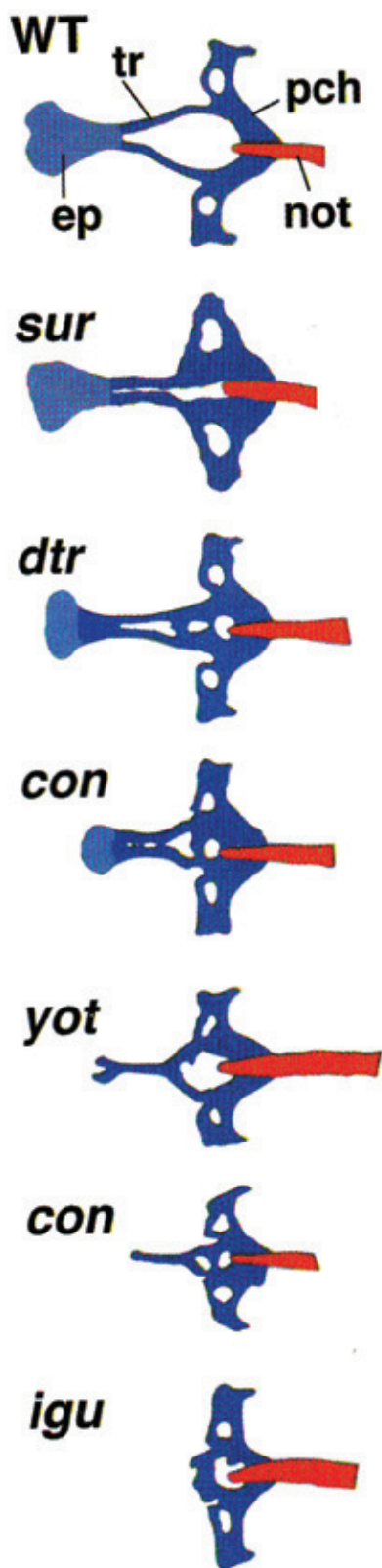
Выше подчеркивалось, что конструктивные особенности тела животных с билатеральной симметрией запрещают создание непарных бо-





**Рис. 55.** Рыба-зебра дикого типа wt (А) и мутация *slb* с «бульдожьей» головой (Б). Отпрепарированные и окрашенные альциановым синим хрящи в основании черепа у wt (В) и мутации *slb* (Г). Вид с дорсальной стороны. *pc* – область полярного хряща (polar cartilage); *pch* – паракордалии, *tr* – трабекулы, *ep* – решетчатая пластинка. (По: Kimmel et al., 2001).





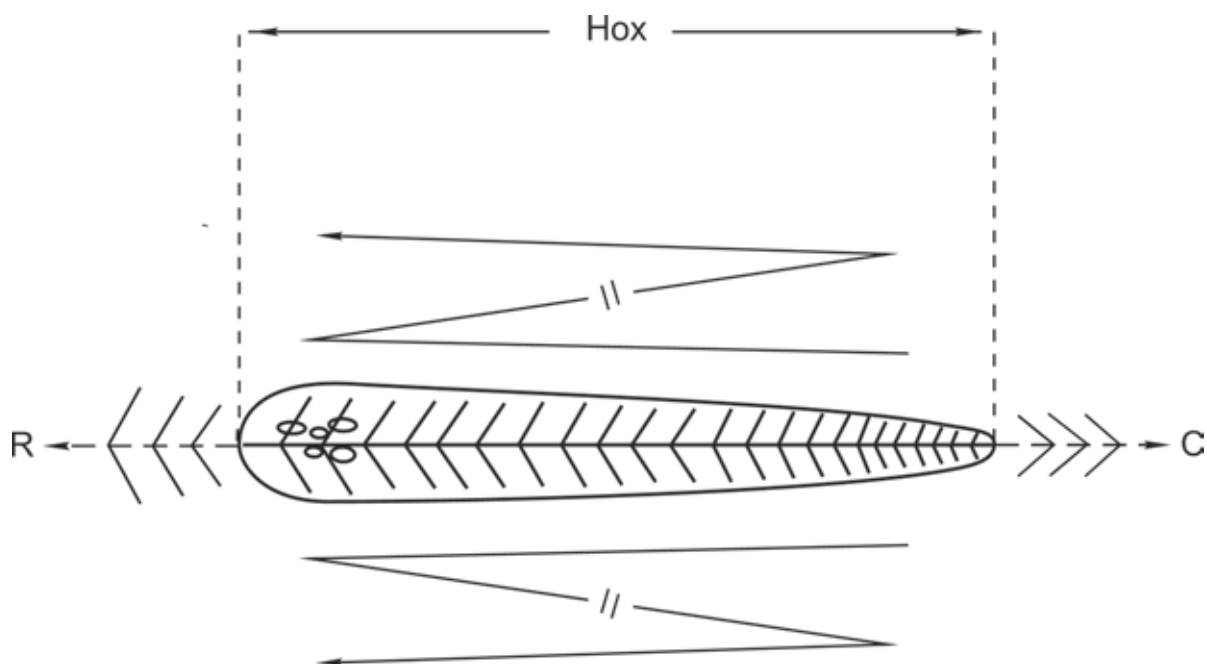
**Рис. 56.** Фенотипический ряд положения хрящей в основании черепа в группе мутаций «средняя линия». Chameleon (con), detour (dtr), schmalspur (sur), you-too (yot), iguana (igu). Расположены сверху вниз по степени отклонения от wt. Con имеет два генетических локуса. not – нотохорд; остальные обозначения как на Рис. 55. (По: Kimmel et al., 2001).

ковых органов; новые органы могут прирастать только в ростральном и каудальном концах тела. На Рис. 57 это соображение отражено на схеме, где представлен ланцетниковидный организм, поскольку именно эти хордовые рассматриваются современной эволюционной наукой как наиболее вероятные предшественники позвоночных.

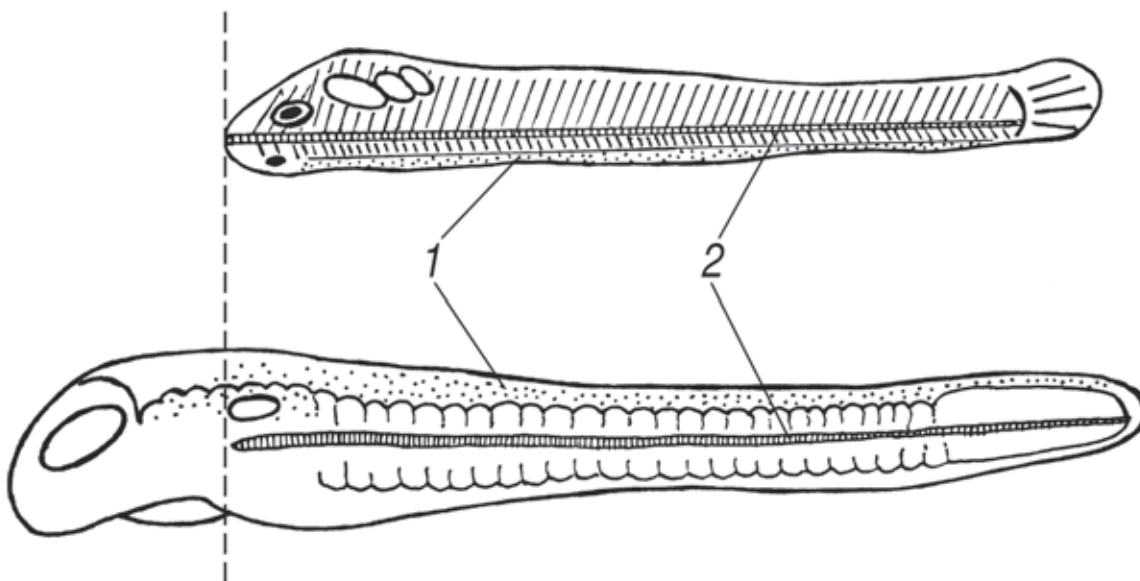
### **Граница между головой и туловищем у позвоночных**

Если позвоночные возникли от ланцетникоподобных форм Acrania, и для этого последние использовали возможности для образования нового органа вдоль переднезадней оси в ростральном направлении от передней границы тела, то нужно рассмотреть, каково наиболее существенное отличие бесчерепных от позвоночных. Эволюционная морфология с этим отличием определилась достаточно давно, считая, что самой значительной особенностью позвоночных, ставящей их отдельно от других хордовых, является мощное развитие головы, включая, конечно, сложные подразделения мозга и черепную коробку. Ганс и Норткат (Gans, Northcutt, 1983) определили этот процесс как эволюцию *новой головы*. Подчеркивая новизну этого образования, авторы полагают, что в известной мере голову позвоночных можно рассматривать как часть, добавленную к существующему телу бесчерепных протохордовых (*Cephalochordata*).

Действительно, почти все новоприобретения позвоночных связаны с развитием структур, которые лежат впереди от начального конца хорды (Рис. 58). Это еще более наглядно демонстрируется в Табл. 5, где представлен список новообразований, отличающих тип хордовых вообще и подтип позвоночных, в частности, от предшествующих Metazoa. Наиболее общими признаками, объединяющими и низших хордовых Protochordata и позвоночных Vertebrata, является наличие хорды и нейральной дорсальной пластинки. Очевидно, что эти два признака присущи животным всего типа хордовых. Другие признаки свойственны только позвоночным и расположены примерно в том порядке, в каком они появляются в онтогенезе, и, что характерно, все они так



**Рис. 57.** Схема организации ланцетниковидного животного, строение которого определяется билатеральной симметричностью и детерминированностью частей тела вдоль переднезадней оси комплексом генов *Hox*. Возможности развития сохраняются только на пути образования новых сегментов и органов в каудальном (С) и роstralном (R) направлениях в створе основной билатеральной оси.



**Рис. 58.** Сравнение общего плана строения молодой личинки ланцетника (*расположена сверху спинной стороной вниз*) и зародыша рыбы (*внизу*). Ланцетник (*Branchiostoma*) относится к подтипу бесчерепных Cephalochordata, у представителей которых хорда начинается от роstralной части головы и проходит через все тело. У рыб и других позвоночных хорда начинается на уровне слуховых пузырьков. Весь головной отдел в левой части рисунка от поперечной штриховой линии является новообразованием позвоночных. 1 – нейральный тяж, 2 – хорда.

**Таблица 5.** Сравнительный список новых морфологических признаков высшего ранга, приобретенных низшими хордовыми и позвоночными в процессе эволюции.

Признаки	Низшие хордовые	Позвоночные
Хорда	+	+
Дорсальная нейральная пластинка	+	+
Организатор Шпемана (головной отдел)	–	+
Прехордальная мезодерма (ПХМ)	–	+
Нейральный гребень	–	+
Эктодермальные нейральные плакиды	–	+
Головной мозг с подотделами	–	+
Черепная коробка	–	+
Висцеральный череп	–	+
Гипофиз	–	+
Органы чувств	Одинарные	Двойные

*Примечание.* (+) и (–) показывают соответственно наличие или отсутствие признака.

или иначе связаны с развитием головы позвоночных.

Современные экспериментальные исследования, посвященные цефализации, показали, что в онтогенезе новой головы главную роль играют две структуры – нервный гребень и эпидермальные плакиды. Они участвуют в образовании всех сенсорных инноваций, а также в развитии всех соединительных тканей и костей черепа (Gans, Northcutt, 1983; Northcutt, Gans, 1983; Hall, 1988; Le Douarin et al., 2004; Noden, Trainor, 2005). Нервный гребень является популяцией мезенхимных клеток, сформированных из эктодермы, на стыке между нейральной и эпидермальной эктодермами на протяжении всей нервной трубки (Hall, 1988; Le Douarin, 1999).

Концепция *новой головы* получила блестящее подтверждение в последующих работах исследователей, использовавших межвидовые изотопические пересадки разных частей нейральных валиков или прилегающей к ним околоосевой мезодермы в области проспективной головы на стадиях нейрулы от зародышей перепела к зародышам курицы, или наоборот. Благодаря цитологическим особенностям (к ним теперь могут быть добавлены иммунохимические) клетки зародышей перепела хорошо отличаются от куриных, что позволяет проследить судьбу

пересаженных клеток в химерных зародышах. Результаты опытов показали, что по происхождению череп позвоночных делится на две части: одна часть, которая расположена впереди начального кончика хорды («**прехордальный череп**»), происходит из нейро-эктодермы, а, точнее, из клеток упомянутого нервного гребня в зоне головных отделов мозга проэнцефалона и мезэнцефалона; вторая часть перекрывается передним участком

хорды («**хордальный череп**»). Эта часть черепа формируется из костей, которые являются производными прехордальной мезодермы (*basipostsphenoid*, *supraoccipitale*) или первых сомитов (*basi- and exo-occipitale*, частично – слуховая капсула). Кроме того, теменная кость и часть костей слуховой капсулы, входящие в состав хордального черепа, возникают из клеток нервного гребня (Couly et al., 1992, 1993; Kontges, Lumsden, 1996). Выяснилось, что граница частей черепа, имеющих разное происхождение, проходит через середину «турецкого седла» – углубления в основной клиновидной кости *basisphenoid*, в котором размещается гипофиз. Причем оказалось, что сама эта кость имеет двойное происхождение: ростральная часть *basisphenoid* происходит от клеток нервного гребня, а каудальная состоит из клеток, происходящих из мезодермы. Таким образом, середина «турецкого седла» является границей разделения двух частей черепа, имеющих разное тканевое происхождение (Couly et al., 1993).

Интересно, что передний конец хорды достигает базипостсфеноидной кости и поэтому лежит примерно на уровне средней части седла (Couly et al., 1993). По сути эти поразительные совпадения вновь и вновь указывают на важность отмечаемой границы, разделяющей головную и туловищно-хвостовую части тела. Как раз на стыке этих частей расположилась

прехордальная мезодерма (ПХМ), клетки которой мигрировали из той части организатора Шпемана, которая отвечает за образование головного отдела. По-видимому, ПХМ сохраняет свойства организатора и управляет формированием головы (Городилов, 2001). С позиций эволюционного происхождения указанная граница отделяет «новую голову» позвоночных от той части тела, которую они унаследовали от своих протехордовых предков.

### **Образование ПХМ в онтогенезе у бесчерепных хордовых как причина возникновения головы позвоночных**

Возникновение головы позвоночных с ее мощно развитым мозгом обеспечило беспрецедентный прогресс этой группе животных, позволив ей завоевать господствующее положение во всех средах обитания Земли. В то же время ее возникновение остается в ранге самой крупной и неразрешимой загадки эволюции. Кажется, что результаты исследований последних лет делают ее еще загадочней.

Все больше накапливается материалов в пользу того, что голова позвоночных и сама эта группа возникли в результате некоего скачкообразного (краткосрочного) события. По меньшей мере, три группы фактов можно указать для обоснования этого утверждения:

1. Отсутствие промежуточных ископаемых и современных форм животных между бесчерепными и позвоночными. По сути дела, между этими группами имеется огромный разрыв по строению и степени развития мозга и органов чувств, по развитию сложного комплекса приспособлений для захвата и заглатывания пищи (Jollie, 1977; Gans, Northcutt, 1983; Valentine et al., 1999; Conway Morris, 2000).

2. По данным палеонтологических раскопок последних лет в южном Китае самые ранние предки асцидий, бесчерепных и позвоночных были обнаружены практически в одних и тех же слоях нижнего кембрия (Chen et al., 1999; Shu et al., 1999, 2001), возраст которых соответствует 531–532 млн лет.

3. Существование у позвоночных генов (*Lim1*, *Otx2*), инактивация которых приводит к полной делеции головы при сохранении в нормальном состоянии всей туловищно-хво-

стовой части тела (Shawlot, Behringer, 1995; Asanoga et al., 1995), свидетельствует о том, что толчком к развитию головы могло послужить какое-то достаточно простое и, видимо, одноактное событие, обеспечившее условия для последующего эволюционирования.

Кроме этих фактов, в пользу особого происхождения головы позвоночных и существования довольно четкой границы между ней и туловищем свидетельствуют многие новейшие материалы по клеточным источникам онтогенеза головы и туловища (Gorodilov, 2000; Городилов, 2001).

Итак, голова является совершенно новой и, возможно, появившейся в результате внезапного краткосрочного события частью тела билатеральных животных. Если исходить из классификации А.Н. Северцова, то развитие головы можно назвать *ароморфозом*, равного которому по мощности влияния на эволюцию не было. Какова может быть природа события, давшего толчок к развитию головного отдела позвоночных животных? Авторы концепции *новой головы* (Gans, Northcutt, 1983) считают, что источник и способ его происхождения следует искать в зародышевом развитии. Такая постановка вопроса кажется правомерной, если исходить из того положения, разделяемого крупнейшими эволюционистами, начиная с Э. Геккеля, что первопричиной филогенетической эволюции являются изменения, происходящие в раннем онтогенезе. К примеру, А.Н. Северцов (1939, с. 586) выражает это положение в достаточно категоричной форме: «*Филогенетические изменения строения взрослых органов происходят путем изменения хода эмбрионального развития этих органов. Филогенез является, таким образом, функцией онтогенеза*».

Большинство специалистов, занимающихся проблемой происхождения позвоночных, соглашаются с тем, что последние произошли от цефалохордовых, современными представителями которых являются ланцетники. Фундаментальное отличие позвоночных состоит в наличии прехордального отдела, в состав которого входит почти вся голова позвоночных, включая сложный головной мозг. Вопрос состоит в том, чтобы понять, как возник этот прехордальный отдел и каким образом он эволюционировал.



Попытаемся в самом общем виде представить последовательность этих событий.

Предполагается, что зачаток головы мог возникнуть из группы мезодермальных клеток, выделившихся из энтодермы первичной кишки. Для этого данные клетки должны были в процессе гастрюляции переместиться так, чтобы занять в составе зародыша прехордальное положение. В принципе такое событие вполне прогнозируемо, если рассмотреть возможности эволюции организма с таким планом строения, каким является ланцетник (или его предок).

Обратимся снова к схеме строения ланцетника на Рис. 57, где представлены особенности строения этого животного:

1. Билатерально симметричная организация тела.

2. Цепочка генов кластера *Hox* сохранилась почти в неизменном виде от самых примитивных Metazoa, и, вероятно, структуры, находящиеся под ее контролем, жестко детерминированы.

Видимо, у генов этого кластера есть какой-то запрет на изменение порядка их расположения в хромосоме, и поэтому они сохраняют этот порядок от самых примитивных Metazoa, у которых обнаружен этот комплекс, до позвоночных. Прибавление генов в этом комплексе происходило только со стороны 5' конца, а поскольку гены *Hox* с этого конца экспрессируются в каудальной части тела, то прирост новых генов связан с эволюционированием каудального отдела. Как известно, у позвоночных максимальное число паралогов кластера *Hox* достигает 13, хотя основной способ эволюционирования позвоночных, видимо, шел по пути дублирования генов всего комплекса. У ланцетников, которые имели возможность эволюционировать в каудальном направлении бóльший срок (свыше 500 млн лет), но в пределах лишь одного комплекса *Hox*, в цепочке этих генов не только сохранились все гены этой группы, но число их выросло до 14, т.е. они имеют больше паралогов, чем даже позвоночные (Fertier et al., 2000; Miniguillon et al., 2005).

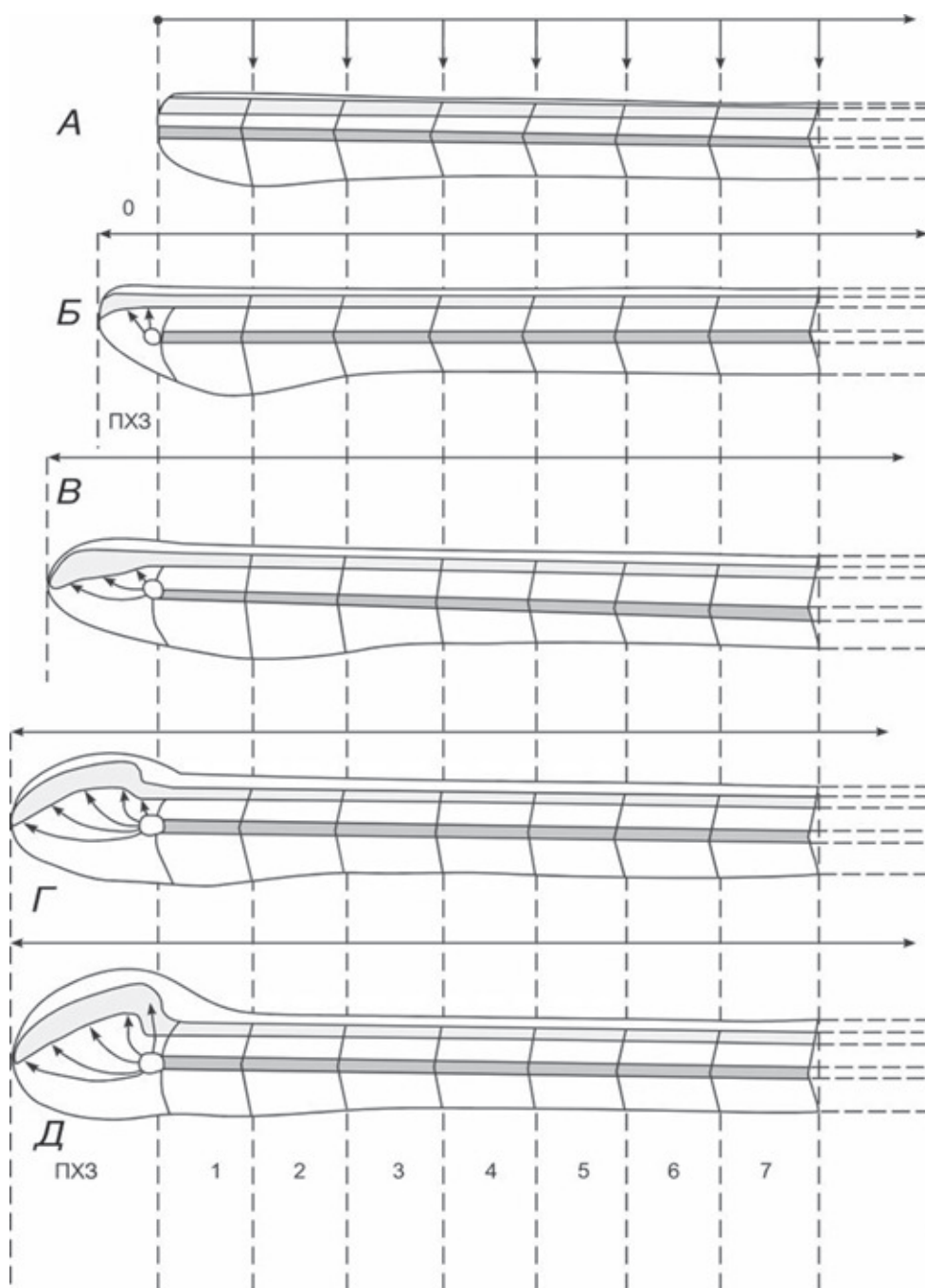
Характерным для организации ланцетника, как и позвоночных, является то, что их тело, начиная от рострального конца хорды и до каудального, разделено на сегменты. У позвоночных оказываются сегментированными

не только мезодерма, но и ЦНС. По-видимому, эти сегменты жестко детерминированы. Показано, что в сегментированном на нейромеры заднем мозге клетки не могут переходить границы сегментов и смешиваться с клетками соседних сегментов (Fraser et al., 1990; Guthrie, Lumsden, 1991; Schilling, Kimmel, 1994). В туловищных сегментах первичные мотонейроны в каждом сегменте объединяют свои аксоны в единственный вентральный корешок и иннервируют мышечные волокна, ограниченные только одним миотомом, производным этого же сегмента (Hanneman et al., 1990).

Наращивание новых сегментов в каудальном направлении у ланцетника привело к удлинению общей цепочки паралогичных генов до 14. Однако чрезмерное увеличение хвостовой части тела без существенного увеличения числа нейронных клеток, скорее бы, пошло во вред выживаемости и вряд ли могло быть поддержано естественным отбором. Другое дело, если какой-то зачаток появится с ростральной стороны.

Первоначальным толчком для возникновения головы могло послужить следующее событие. Группа мезодермальных клеток, возникших из первичной кишки, могла занять новое положение перед хордомезодермой в процессе гастрюляции, когда происходит процесс инвагинации. Передний конец зачатка хорды обычно не доходит до переднего конца зародыша, особенно это видно у асцидий (Иванова-Казас, 1978). В процессе становления группы низших хордовых такое событие могло происходить довольно часто. Прежде чем зародыш выйдет из оболочки, новая мезодерма, оказавшаяся в зоне перед хордой, способна индуцировать образование защитного слоя из эпидермиса вокруг себя и, таким образом, сформировать первичный прехордальный отдел. Можно представить, что клетки нового отдела оказываются в зоне, где контроль со стороны организма оказывается ослабленным, поскольку клетки этого отдела не принадлежат ни к одному из сегментов, на которое разделено все тело ланцетника.

Рассмотрим гипотетическую схему этого процесса на Рис. 59, в верхней части которого (Рис. 59, а) показано изображение представителя Cephalochordata (ланцетника), раз-



**Рис. 59.** Схема строения представителя бесчерепных (А), а также способа возникновения и развития у них зачатка головного отдела (Б, В, Г, Д), характеризующего переход к позвоночным. 1, 2, 3 и т.д. – сегменты тела от рострального конца хорды; ПХЗ – прехордальная зона. ПХМ обозначена кружком на переднем конце хорды (заштрихована). Точками обозначена нейральная пластинка.

деленного на сегменты вдоль всей длины хорды. Ниже представлены четыре стадии возникновения и разрастания прехордальной мезодермы (ПХМ) и всей прехордальной зоны в целом (Рис. 59, б, в, г, д). Очевидно, что ткани в пределах хордомезодермы

на Рис. 59, а регионализованы, являясь частью сложившегося организма. Новая же (прехордальная) мезодерма, не являясь детерминированной и находясь вне пределов хорды и вне зоны ответственности *Hox*-генов, оказалась способной к довольно свободному

размножению и росту. Известно, что мезодерма является мощным индуктором, поэтому новая ПХМ могла стимулировать разрастание вперед нервной рубки и покровного эпидермиса (Jollie, 1977; Knoetgen et al., 1999), образующих здесь зачаток прехордального мозга (Рис. 59). Недавно усилиями молекулярных биологов было выявлено, что эпидермис ланцетника обладает нейрогенным потенциалом, что позволяет генерировать из обычных эктодермальных клеток разнообразные нейральные клетки, в том числе первичные сенсорные нейроны (Holland, 2005; Benito-Gutierrez, 2006).

Разрастанию прехордального мозга могло также способствовать отсутствие сегментированности в этой части (Gans, Northcutt, 1983; Kuratani et al., 1999; Kimmel et al., 2001). Условия, которые благоприятствовали неограниченному росту, вели к разрастанию массы этого мозга. Избыток нейральных клеток в переднем отделе мог быть использован для усиленного развития органов чувств и для увеличения числа нейронных связей между разными частями тела. Последнее, в свою очередь, способствовало развитию более сложного поведения животных в окружающей среде и за счет более тонкой регуляции поведенческих реакций обеспечивало преимущества в борьбе за существование.

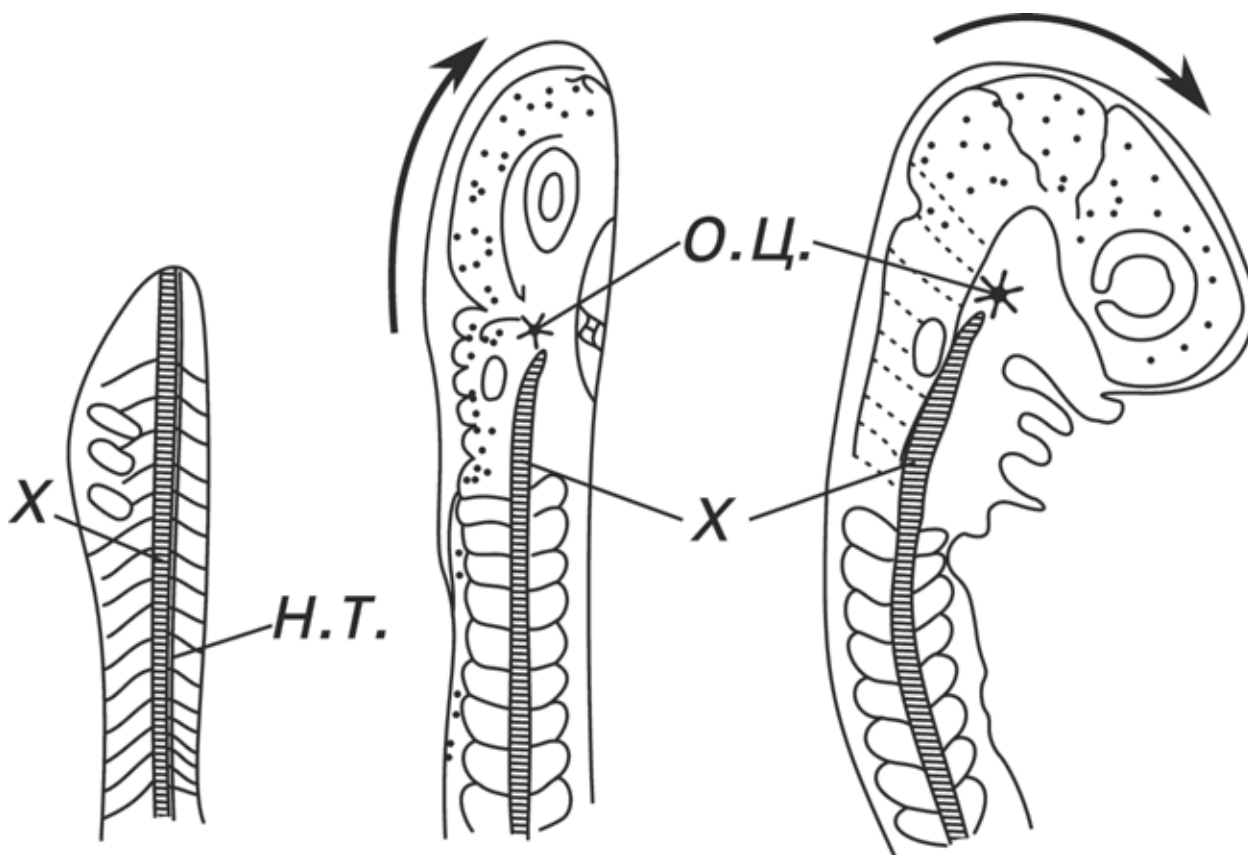
Рост массы нейроэктодермы увеличивает и дальше степень интегрированности составных частей тела, а также способствует общему росту размеров животных. Это дает организму такие беспрецедентные преимущества, что естественный отбор в сторону увеличения размеров тела оказывается постоянно действующим вектором изменчивости в этом направлении. Разрастание мозговой ткани вперед в прехордальной зоне происходит до тех пор, пока нейроэктодерма находится в зоне влияния новой (прехордальной) мезодермы.

Индукция за счет диффузии клеток распространяется на ограниченные расстояния, поэтому по мере увеличения мозговой массы ее дальнейшее разрастание затормаживается. Из-за удаленности переднего фронта растущей нейральной ткани ПХМ уже не в состоянии оказывать на нее индуцирующие воздействия. Масса мозга может еще увеличиваться за счет образования тканевых складок, но возможности индукционных воздействий исчерпаны. Под-

держиваемая естественным отбором тенденция к увеличению размеров мозга заставляет искать новые средства связи между клетками организатора (ПХМ) и клетками, которые нуждаются в ее – (мезодермы) индуцирующих и регулирующих влияниях. Возникает потребность в механизмах более удаленного влияния на клетки-мишени разрастающегося мозга и, видимо, не только мозга, но и других частей зародыша, поскольку выросший мозг может обеспечивать более крупные размеры животных. Таким новым механизмом становится перенос сигнальных веществ, в том числе гормонов, по системам лимфатических и кровеносных сосудов. С определенного момента ПХМ замещается гипофизом, по-видимому, так, как это происходит в онтогенезе. В процессе индивидуального развития организма гипофиз, очевидно, оказывается преемником ПХМ и, в этом смысле, становится новым управляющим органом: 1) гипофиз топологически оказывается расположенным на том же самом месте, где на более ранних стадиях находилась ПХМ; 2) целый ряд генетических маркеров экспрессируется вначале в организаторе Шпемана, затем в ПХМ, преемнице организатора Шпемана (Gorodilov, 2000; Городилов, 2001, 2003) и, наконец, в области кармана Ратке, клетки которого превращаются в клетки аденогипофиза. Интересно, что гипофиз как железа развивается только у позвоночных, и он тоже располагается строго на медиальной линии.

Возникновение гипофиза, обеспечившего новую систему контроля за развитием и ростом, поддерживает тенденцию не только дальнейшего роста переднего мозга, но также и увеличения размеров тела, которое мы наблюдаем по ископаемым остаткам. Рост размеров позвоночных был настолько бурным, что это привело к возникновению гигантских наземных животных, имевших длину тела до 25 м и вес до 80 т (Николов, 1986; Иорданский, 2001). По-видимому, в эру мезозоя это направление исчерпало себя, перехлестнув границы целесообразности, что, возможно, стало одной из причин тупиковости этого направления.

Рост мозга происходил и в других ветвях позвоночных: птиц и млекопитающих, но эти направления эволюции в большей мере были связаны с усложнением поведения. При со-



**Рис. 60.** Сравнение строения передних отделов ланцетника (слева), зародышей рыбы (в центре) и птицы (справа). \* – организационный центр (О.Ц.) (ПХМ, затем гипофиз), х – хорда, н.т. – нервная трубка.

хранении оптимальных размеров тела, рост мозга у этих групп животных происходит не по прямой, а как бы по кривой (формируется цефалический изгиб мозга), поскольку это делает мозг и голову более компактными и более управляемыми (Рис. 60). Такой изгиб характерен для зародышей птиц и млекопитающих, у которых мозг достигает наибольших размеров. Разделение мозга на отделы (средний мозг, промежуточный, конечный) является следствием образования складок и изгибов, делающих мозг более компактным.

Еще на достаточно ранних этапах развития прехордального отдела часть клеток эпидермиса, не превратившихся в нейроэктодерму и располагавшихся вдоль дорсальной части нервной трубки (т. е. наиболее удаленные от организатора), оказывались и наиболее удаленными от контролирующих влияний с его стороны. Такие клетки могли

сохранить тотипотентность. Впоследствии они составили клеточный фонд, сыгравший свою роль в развитии средств, обеспечивающих функциональность и защищенность нового отдела, что в итоге привело к созданию конструкции черепа. Для этих целей оказались необходимы мышечные, соединительно-тканые, хрящевые, костные клетки. Популяция эпидермальных тотипотентных клеток, занявшая место вдоль нейральных валиков дорсальной части головного мозга, получившая название *нейрального гребня*, стала источником для развития всех новых структур, которые привели к образованию хрящевой, соединительной, костной и других видов тканей. Необходимость этих тканей для образования скелета головы и челюстного аппарата вставала как неизбежность, поскольку нужно было создать эффективную защиту этому новому и наиболее ценному отделу организма и заменить пас-



сивный фильтрующий аппарат добычи пищи системой, обеспечивающей активное хищничество, поимку и предварительную обработку крупной добычи.

## 6. Выводы

1. Билатеральная организации тела Metazoa получила подавляющее преимущество по сравнению с другими формами симметрии в начале кембрийского периода, когда стала развиваться конкуренция за пищевые ресурсы.

2. Преимущества билатерально симметричных животных состояли в возможности их направленного и быстрого передвижения, что имело большое значение для обследования больших территорий в поисках пищи, а также в эволюции поведения как хищника, так и жертвы.

3. Естественный отбор не допускает образования каких-либо односторонних боковых выростов или придатков, за исключением тех случаев, когда они возникают строго симметрично по обе стороны.

4. Для обеспечения двухсторонней симметрии у билатеральных животных возникли специальные генетические системы: кластер *Hox*-генов для организации антеро-постериорной оси; комплексы ростовых факторов и секретруемых белков для построения дорсо-вентральной оси; наконец, серия генов (*Brachyury*, *Hedgehog* и др.) для морфологической и генетической страховки билатеральности.

5. Возникновение новых органов у билатеральных может быть реализовано только вдоль средней линии вперед от рострального конца или назад от каудального конца, причем

с соблюдением в новообразовании право-левой симметричности.

6. Использование возможностей развития в каудальном направлении не дало существенных инноваций, за исключением наращивания новых сегментов и увеличения общей длины хвостовой части, что реально имело место у многих беспозвоночных.

7. Более перспективным оказалось развитие в ростральном направлении, так как у билатеральных животных в ростральном отделе располагаются нервный церебральный узел, органы чувств, ротовое отверстие, которые осуществляют большинство самых важных функций организмов. Именно экспериментирование в этом направлении привело к возникновению нового органа – головы позвоночных животных с ее огромным и сложнейшим головным мозгом. Представлена модель возникновения головного мозга и головы позвоночных от их наиболее вероятных предков – ланцетниковидных организмов.

8. Толчком для образования головного мозга послужило смещение группы мезодермальных клеток в период нейруляции в прехордальное положение, где они оказались вне зоны ответственности комплекса *Hox*-генов и получили возможность сравнительно независимого роста и развития. Разрастающаяся прехордальная мезодерма стимулировала в дальнейшем направленный вперед рост нервной трубки и покровного эпидермиса, являющегося источником образования новых нервных клеток и, таким образом, формирования зачатка головного мозга – важнейшей инновации, которая привела к завоеванию позвоночными всех сфер обитания.

## СПИСОК СНОСОК

- 1 Карбонатные строматолиты распространены во всем протерозое. (Прим. А.И. – см. «Послесловие»).
- 2 Известно некоторое число докембрийских форм, интерпретируемых как прямые предки ряда типов фанерозойских животных. (Прим. А.И.).
- 3 Все известные ископаемые виды вымерли, а то, что из них докембрийские не оставили потомков, пока никем не доказано. (Прим. А.И.).
- 4 Это утверждение некорректно. Известны более древние макроископаемые, интерпретируемые как остатки многоклеточных. (Прим. А.И.).
- 5 Лишь небольшую часть венд-эдиакарских ископаемых можно интерпретировать как скопления клеток. Относительно большинства это не так, что может считаться окончательно доказанным. Тела вендских организмов имели четкие границы, определенную и достаточно сложную морфологию и тканевую дифференциацию. Выявлены ряды онтогенетических изменений для ряда видов, найдены следы питания и передвижения вместе с остатками тел «типичных» вендских существ, что однозначно указывает на их животную природу. (Прим. А.И.).
- 6 Русские ученые внесли большой вклад в исследование периода неопротерозоя, предшествовавшего кембрию. Еще в 1952 г. Б.С. Соколов предложил выделить его под названием вендский период. Именно под таким названием он преимущественно обозначался в палеонтологической и геологической литературе на протяжении полувека. Однако в 2004 г. Международный союз геологических наук «продавил» новое официальное название – «эдиакарский период», сделав добавление к шкале геологического времени. Теперь эдиакарий является завершающим периодом протерозойской эры. Впервые геологический период был распознан и обозначен на основе хроностратиграфических критериев. Временные границы эдиакарского периода – 580–543 млн лет. Поскольку мы вынуждены подчиниться решению международной организации, все же в этой книге при ссылках на более старую литературу будет использоваться иногда термин «вендский период», имея в виду, что он является синонимом «эдиакарского периода».
- 7 Более или менее уверенно можно говорить об отсутствии минерального скелета; органические скелеты были. (Прим. А.И.).
- 8 Может сложиться впечатление, что дно вендских морей было сплошь покрыто немиянами. Это не так. Действительно, эти существа образовывали плотные скопления, но на очень ограниченной территории. Даже в тех районах, которые мы считаем богатыми ископаемыми остатками, они встречаются лишь спорадически, а вот микробные маты, действительно, покрывали все доступные поверхности. (Прим. А.И.).
- 9 Сведения о кимберелле устарели. (Прим. А.И.).
- 10 Найдены свидетельства активного передвижения кимбереллы и некоторых проартикулятов. (Прим. А.И.).
- 11 Характерные эдиакарские ископаемые – кольчатые органические трубки «Sabelliditidae»; известна также карбонатная *Cloudina hartmannae* и агглютинированная *Onuphionella agglutinata*; все они могут быть средствами защиты. (Прим. А.И.).
- 12 Следы питания кимбереллы показывают, что она обладала твердыми зубами, помогавшими ей царапать микробные маты и вырывать из них куски. (Прим. А.И.).
- 13 Типичные «вендобионты» Зейлахера – дикинсопии – были подвижными, имели внутренние полости, возможно, связанные с пищеварением; характер роста не противоречит их принадлежности ни к растениям, ни к животным. (Прим. А.И.).
- 14 Гигантские (до метра длиной) перовидные петалонамы опирались на дно широкими прикрепительными дисками и выдерживали жесточайшие гидродинамические удары, оставаясь стоять, даже будучи погребенными потоками песчаной взвеси. (Прим. А.И.).
- 15 По отпечаткам исходную высоту тела определить невозможно; очевидно только то, что она была не меньше, чем высота отпечатка. (Прим. А.И.).
- 16 Сравнение эдиакарских организмов с внутренними паразитами впервые провел М.Б. Бурзин (1996), назвавший это явление «псевдопаразитизмом». (Прим. А.И.).
- 17 Неудачный перевод, вероятно, имеются в виду кроющие карбонаты. (Прим. А.И.).
- 18 Кимберелла как билатеральный организм диагностирована в 1997г., парванкорина – на два десятка лет раньше. Каких-либо данных, опровергающих такую интерпретацию этих ископаемых, не опубликовано. Наоборот, в последние годы обнаружены следы питания кимбереллы, напоминающие следы действия радулы, и продемонстрировано сходство парванкорины с ювенильными формами членистоногих из кембрийских местонахождений Чендзяна в Китае. (Прим. А.И.).
- 19 Наиболее простое объяснение – тафономическое: полностью заместиться фосфатом могут только очень маленькие тела; этим может объясняться

- отсутствие в фауне Доушаньтуо остатков взрослых организмов: они не могли минерализоваться тем же способом, что «эмбрионы» и ювенильные особи. (*Прим. А.И.*)
- 20 Наоборот, вторичная концентрация фосфатных остатков наиболее правдоподобна. Кроме того, нужно отметить, что фосфатизированные ископаемые, похожие на эмбрионы, встречены только в одном районе мира – в юго-восточном Китае, хотя близкие по составу породы того же возраста, сформировавшиеся в сходных условиях, распространены достаточно широко. Микробные маты в позднем докембрии имели всеветное распространение, но остатков «веньянской фауны» в них, кроме Китая, нигде больше не находят, поэтому глобальные выводы об эволюции биот на этом материале делать пока рано. (*Прим. А.И.*)
- 21 Однако реально это не наблюдается – (*см. сноску выше*). (*Прим. А.И.*)
- 22 Эти признаки вендских Metazoa не соответствуют палеонтологическим данным. (*Прим. А.И.*)
- 23 Органические трубки крупных размеров (до десятков см длиной) были характерны для венда и, возможно, появились в ископаемой летописи еще раньше – в рифее. (*Прим. А.И.*)
- 24 Строгое подчинение внутренней организации особым формам симметрии, наличие покровных и защитных структур, способность к активному питанию и передвижению, расселение с помощью личинок, свидетельствуют о принадлежности данных существ к многоклеточным животным. (*Прим. А.И.*)
- 25 Наиболее богатые как по количеству остатков, так и по разнообразию видов захоронения вендских многоклеточных организмов найдены в осадках холодноводных морей. (*Прим. А.И.*)
- 26 Здесь и далее автор смешивает с конкуренцией за пищу более широкое понятие – «естественный отбор». Понятно, что естественный отбор включает и другие факторы (абиотические, например), поэтому маловероятно, что он когда-либо отсутствовал в эволюции живого. (*Прим. А.К.*)
- 27 У некоторых органы пищеварения определено были. (*Прим. А.И.*)
- 28 Следует помнить, что остатки венд-эдиакарских организмов встречаются крайне редко, что свидетельствует об их низкой плотности и в исходных местах обитания; это не соответствует картине райских куц в отсутствие естественного отбора, нарисованной автором. (*Прим. А.И.*)
- 29 Ископаемая летопись показывает, что во все времена (и докембрий не составляет исключения), для всех видов живых организмов существовали жесткие ограничения в размножении, а раз так, то существовали и отбор, и конкуренция. Бесконтрольное и безграничное размножение, хоть и возможно теоретически, могло происходить лишь очень короткое время, не фиксируемое геологической летописью. Кроме пищевых ресурсов, возможна конкуренция и отбор по любому абиотическому фактору или его нюансу. (*Прим. А.И.*)
- 30 Понятие *вида* существует в сознании исследователя и не имеет отношения к геологическому времени. Здесь надо использовать какой-то иной термин. (*Прим. А.И.*)
- 31 Развиваются особенности, а не признаки. Последние мы назначаем, иногда удачно. – (Прим. С.К.)
- 32 Естественный отбор и конкуренция могут быть понижены в интенсивности, но отсутствовать не могут. (*Прим. А.И.*)
- 33 Билатерально-симметричная кимберелла как раз из эдиакарской фауны. (*Прим. А.И.*)

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В.** Введение в общую эмбриологию. Изд-во МГУ. **1980**. 211 с.
- Белоусов Л.В.** Рецензия на книгу А.В. Ересковского «Сравнительная эмбриология губок (Porifera)» // Онтогенез. **2006**. Т. 37, № 3. С. 193.
- Гаузе Г.Ф.** Экология и некоторые проблемы происхождения видов. Л.: Наука. **1984**.
- Городилов Ю.Н.** Значение фактора времени в регуляции эмбрионального развития (на примере низших позвоночных) // Онтогенез. **1990**. Т. 21, № 3. С. 319–330.
- Городилов Ю.Н.** Организатор Шпемана: его источники и производные (клеточно-тканевые и молекулярно-генетические аспекты) // Цитология. **2001**. Т. 43, № 2. С. 182–203.
- Городилов Ю.Н.** ГипофПо: новая схема онтогенетического развития // Журн. общей биол. **2003**. Т. 64, № 4. С. 318–327.
- Городилов Ю.Н.** Исследования временных и пространственных характеристик сомитогенеза у зародышей рыб // Онтогенез. **2004**. Т.35, № 2. С. 124–139.
- Дондуа А.К.** Биология развития. В 2 т. Т.1. Начала сравнительной эмбриологии. Изд-во СпбГУ. **2005**. 295 с.
- Дарвин Ч.** Происхождение видов путем естественного отбора. **1991**. СПб: Наука. 539 с.
- Догель В.А.** Зоология беспозвоночных. **1975**. М.: Высш. Школа. 560 с.
- Ересковский А.В.** Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб: Изд-во СпбГУ. **2005**. 304 с.
- Иванов А.В.** Об эволюции зародышевых листков // Зоол. журн. **1986**. Т. 65, вып. 5. С. 652–665.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В.** Ресничные черви (Turbellaria). Л., **1973**, 221 с.
- Иванов П.П.** Общая и сравнительная эмбриология. М.–Л. **1937**. 810 с.
- Иванова-Казас О.М.** К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления // Вестник ЛГУ, Сер. биол. **1959**. № 9. С. 56–67.
- Иванова-Казас О.М.** К вопросу о соотношении морфологических осей у Spiralia // Зоол. журн. **1974**. Т. 53, вып. 1. С. 5–19.
- Иванова-Казас О.М.** Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск, **1975**. 372 с.
- Иванова-Казас О.М.** Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, шупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука. **1977**. 312 с.
- Иванова-Казас О.М.** Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М.: Наука. **1978**. 166 с.
- Иванова-Казас О.М.** Филогенетическое значение спирального дробления // Биология моря. **1982**. № 5. С. 3–14.
- Иванова-Казас О.М.** Происхождение и филогенетическое значение трохофорных личинок. 2. Эволюционное значение личинок целомических червей и моллюсков // Зоол. журн. **1985**. Т. 64, вып. 5. С. 650–660.
- Иванова-Казас О.М.** Эволюционная эмбриология животных. СПб: Наука. **1995**. 565 с.
- Иванцов А.Ю.** Vendia и другие докембрийские “артроподы” // Палеонт. журн. **2001**. № 4. С. 3–10.
- Иорданский Н.Н.** Эволюция жизни. **2001**. М., Центр «Академия». 425 с.
- Захваткин А.А.** Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М. **1949**. 395 с.
- Ковалевский А.О. (Kowalevsky A.)** Embryologische Studien an Wörmern und Aarthropogen // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. **1871**. Ser.7. Т. 16. S. 1–70 (перевод см.: Избранные работы, М.–Л., **1951**, С. 123–266).
- Корочкин Л.И.** Новое в учении о гомеозисных генах // Онтогенез. **1987**. Т. 18, № 6. С. 565–572.
- Корочкин Л.И., Евгеньев М.Б.** Эволюционизм и «научный» креационизм. М. **2003**. 104 с.
- Майр Э.** Популяции, виды и эволюция. М.: «Мир». **1974**. 460 с.
- Малахов В.В.** Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // Журн. общ. биол. **1977**. Т. 38, № 4. С. 485–499.
- Малахов В.В.** Нематоды. М.: Наука. **1986**. 215 с.
- Маргелис Л.** Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. **1983**. 351 с.
- Мечников И.И. (Metschnikoff I.I.)** Embryologische Studien an Medusen, wien, **1886**. 159 S. (перевод см. Акад. собр. соч. М., **1955**. Т. 3. С. 172–294).
- Северцов А.Н.** Морфологические закономерности эволюции. М. **1939**.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В.** Образование сложно устроенных организмов в результате контактного агрегативного поведения протистов // Зоол. журн. **2003**. Т. 82, № 10. С. 1155–1167.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В.** Амебодидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa // Журн. общ. биол. **2005**. Т.66, № 3. С. 212–223.
- Соколов Б.С.** О возрасте древнейшего осадочного покрова Русской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. **1952**. № 5. С. 21–31.
- Палий В.М.** Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Евро-



- пейской платформы. Киев: Наукова. Думка. **1976**. С. 63–77.
- Рэфф Р., Кофмен Т.** Эмбрионы, гены и эволюция. М., 1986. 402 с.
- Термье А, Термье Х.** Эдиакарская фауна и эволюция животного мира // Палеонтол. журн. **1976**. № 3. С. 22–29.
- Федонкин М.А.** Проморфология вендских Bilateria и проблема происхождения метамерии Articulata // Проблематика позднего докембрия и палеозоя. М.: Наука. **1985**. С. 79–92.
- Федонкин М.А.** Бесскелетная фауна эдиакара и ее место в эволюции метазоа // Тр. Палеонтол. Ин-та. **1987**. Т. 226. М.: Наука. С. 3–175.
- Acampora D., Mazan S., Lallemand Y. et al.** Forebrain and midbrain regions are deleted in *Otx2*-/- mutants due to a defective anterior neuroectoderm specification during gastrulation // *Development*. **1995**. Vol. 121. P. 3279–3290.
- Adoutte A., Vapavoine G., Lespinet O. et al.** The new animal phylogeny: Reliability and implications // *Proc. Natl. Acad. Sci.* **2000**. Vol. 97. P. 4453–4456.
- Arendt D.** Comparative aspects of gastrulation. In *Gastrulation: from Cells to Embryo*. Stern C. (ed.). Cold Spring Harbor Laboratory Press. **2004**. P. 679–693.
- Bengtson S., Zhao Y.** Predatorial borings in late Precambrian mineralized exoskeletons // *Science*. **1992**. Vol. 257. P. 367–69.
- Benito-Gutiérrez E.** A gene catalogue of the amphioxus nervous system // *Int. J. Biol. Sci.* **2006**. Vol. 2. P. 149–160.
- Bottjer D.J., Hagadorn J.W.** The Cambrian substrate revolution and evolutionary paleoecology of the Mollusca // *Geological Society of America Abstracts with Programs*. **1999**. Vol. 31. P. 335.
- Bottjer D.J., Hagadorn J.W., Dornbos S.Q.** The Cambrian substrate revolution // *GSA Today*. **2000**. Vol. 10, № 9. P. 1–7.
- Bowring S.A., Grotzinger J.P., Isachsen C.E. et al.** Calibrating rates of early Cambrian evolution // *Science*. **1993**. Vol. 261. P. 1293–98.
- Brand M., Heisenberg C.P., Warga R.M. et al.** Mutations affecting development of the midline and general body shape during zebrafish embryogenesis // *Development*. **1996**. Vol. 123. P. 129–142.
- Brooke N.M., Garsia-Fernandez J., Holland P.W.H.** The *ParaHox* gene cluster is an evolutionary sister of the *Hox* cluster // *Nature*. **1998**. Vol. 392. P. 920–922.
- Budd G.E.** The earliest fossil record of the animals and significance // *Phil. Trans. R. Soc. B*. **2008**. Vol. 363. P. 1425–1434.
- Burke A.C., Nelson C.E., Morgan B.A., Tabin C.** *Hox* genes and the evolution of vertebrate axial morphology // *Development*. **1995**. Vol. 121. P. 333–346.
- Byrum C.A., Martindale M.Q.** Gastrulation in the Cnidaria and Ctenophora. In *Gastrulation: from cells to embryo*. Stern C. (ed.). Cold Spring Harbor Laboratory Press. **2004**. P. 33–50.
- Canfield D.E., Poulton S.W., Narbonne G.M.** Late-Neoproterozoic deep-ocean oxygenation and the rise of animal life // *Science*. **2007**. Vol. 315. P. 92–95.
- Carroll S.B.** Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates // *Nature*. **1995**. Vol. 376. P. 479–485.
- Chen J.-Y., Huang D.Y., Li C.W.** An early cambrian craniate-like chordate // *Nature*. **1999**. Vol. 402. P. 518–522.
- Chen J.-Y., Oliveri P., Li C. et al.** Precambrian animal diversity: putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **2000**. Vol. 97. P. 4457–4462.
- Chen J.-Y., Oliveri P., Gao F., Dornbos S.Q., Li C.-W., Bottjer D.J., Davidson E.H.** Precambrian animal life: Probable developmental and adult Cnidarian forms from Southwest China // *Devel. Biol.* **2002**. Vol. 248. P. 182–196.
- Chen J.-Y., Bottjer D.J., Oliveri P. et al.** Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian // *Science*. **2004**. Vol. 305. P. 218–222.
- Collins A.G., Valentine J.W.** Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan bodyplans // *Evol. Dev.* **2001**. Vol. 3, № 6. P. 432–442.
- Colwin A.L., Colwin L.H.** Relationship between the egg and larva of *Saccoglossus kowalewskyi* (Enteropneusta): axes and planes // *J. Exp. Zool.* **1951**. Vol. 117, N 1. P. 111–138.
- Conklin E.G.** Mosaic development in ascidian egg // *J. Exp. Zool.* **1905**. Vol. 2, N 2. P. 145–223.
- Conway Morris S.** The crucible of Creation: The Burgess Shale and the rise of animals. **1998**. Oxford, Oxford University Press. 268 p.
- Conway Morris S.** The Cambrian “explosion”: slow-fuse or megatonnage? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **2000**. Vol. 97. P. 4426–4429.
- Conway Morris S.** The Cambrian “Explosion” of metazoan and molecular biology: would Darwin be satisfied? // *Int. J. Dev. Biol.* **2003**. Vol. 47. P. 505–515.
- Conway Morris S.** Darwin’s dilemma: the realities of the Cambrian “explosion” // *Phil. Trans. R. Soc. B*. **2006**. Vol. 361. P. 1069–1083.
- Corbo J.C., Levine M., Zeller R.W.** Characterisation of a notochord-specific enhancer from the Brachyury promoter region of the ascidian, *Ciona intestinalis* // *Development*. **1997**. Vol. 124. P. 589–602.
- Couly G.F., Coltey P.M., Le Douarin N.M.** The developmental fate of the cephalic mesoderm in quail-chick chimeras // *Development*. **1992**. Vol. 114. P. 1–15.
- Couly G.F., Coltey P.M., LeDouarin N.M.** The triple origin of skull in higher vertebrates: a study in quail-chick chimeras // *Development*. **1993**. Vol. 117. P. 409–429.

- Couly G., Grapin-Botton A., Coltey P., Ruhin B., Le Douarin N.M.** Determination of the identity of the derivatives of the cephalic neural crest: incompatibility between *Hox* gene expression and lower jaw development // *Development*. **1998**. Vol. 125. P. 3445–3459.
- Davidson E.H.** Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **2000**. Vol. 97. P. 4457–4462.
- Davidson E.H.** Genomic regulatory systems. Development and evolution. **2001**. Academic Press, San Diego, CA. 261 p.
- Dawkins R.** The blind watchmaker: why the evidence of evolution reveals a Universe without Design. New York: W.W. Norton. **1986**. 358 p.
- De Robertis E.M.** Spemann's organizer and selfregulation in amphibian embryos // *Nature Reviews. Molec. Cell Biol.* **2006**. Vol. 7. P. 296–302.
- De Robertis E.M.** Evo-Devo: variations on ancestral themes // *Cell*. **2008**. Vol. 132. P. 185–195.
- De Robertis E.M., Sasai Y.** A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria // *Nature*. **1996**. Vol. 380. P. 37–40.
- Droser M.L., Gehling J.G., Jensen S.** When the worm turned: concordance of Early Cambrian ichnofabric and trace-fossil record in siliciclastic rocks of South Australia // *Geology*. **1999**. Vol. 27. P. 625–629.
- Duboule D.** Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony // *Development*. **1994**. Supplement. P. 135–142.
- Duboule D., Dolle P.** The structural and functional organization of the murine *Hox* gene family resembles that of *Drosophila* homeotic genes // *EMBO J.* **1989**. Vol. 8. P. 1497–1505.
- Erwin D.H., Davidson E.H.** The last common bilaterian ancestor // *Development*. **2002**. Vol. 129. P. 3021–3032.
- Erwin D.H., Valentine J.W., Sepkowski J.J.** A comparative study of diversification events: The early Paleozoic versus the Mesozoic // *Evolution*. **1987**. Vol. 41. P. 1177–1188.
- Fedonkin M.A., Waggoner B.M.** The late precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism // *Nature*. **1997**. Vol. 388. P. 868–872.
- Ferguson E.L.** Conservation of dorsal–ventral patterning in arthropods and chordates // *Curr. Opin. Genet. Dev.* **1996**. Vol. 6. P. 424–431.
- Ferrier D.E.K., Minguillon C., Holland P.W.H., Garcia-Fernandez J.** The amphioxus *Hox* cluster: Deuterostome posterior flexibility and *Hox14* // *Evol. Dev.* **2000**. Vol. 2. P. 284–293.
- Ferrier D.E.K., Holland P.W.H.** *Ciona intestinalis Para-Hox* genes: evolution of *Hox/ParaHox* cluster integrity, developmental mode and temporal colinearity // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **2002**. Vol. 24. P. 412–417.
- Ferrier D.E.K., Minguillon C.** Evolution of the *Hox/ParaHox* gene clusters // *Int. J. Dev. Biol.* **2003**. Vol. 47. P. 605–611.
- Finnerty J.R.** The origins of axial patterning in the metazoa: how old is bilateral symmetry? // *Int. J. Dev. Biol.* **2003**. Vol. 47, N 7–8. P. 523–529.
- Finnerty J.R., Pang K., Burton P. et al.** Origins of Bilateral symmetry: *Hox* and *Dpp* expression in a sea anemone // *Science*. **2004**. Vol. 304. P. 1335–1337.
- Fried C., Prohaska S.J., Stadler P.F.** Exclusion of repetitive DNA elements from gnathostome *Hox* clusters // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* **2004**. Vol. 302B. P. 165–173.
- Gans C., Northcutt R.G.** Neural crest and the origin of vertebrates: a new head // *Science* **1983**. Vol. 220. P. 268–274.
- Gaunt S.J.** Conservation in the *Hox* code during morphological evolution // *Int. J. Dev. Biol.* **1994**. Vol. 38. P. 549–552.
- Gehling J.G.** Algal binding of siliciclastic sediments: A mechanism in the preservation of Ediacaran fossils // 12th International Sedimentological Congress, Canberra, Australia. Abstracts. **1986**. P. 117.
- Gehling J.G.** Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // *Palaeos*. **1999**. Vol. 14. P. 40–57.
- Gehring W.J.** The discovery of the homeobox in retrospective // Taniguchi Symposium on Developmental Biology IX. **1997**. Kyoto, Japan, P. 45–50.
- Gehring W.J.** The genetic control of eye development and its implications for the evolution of the various eye-types // *Int. J. Dev. Biol.* **2002**. Vol. 46. P. 65–73.
- Gehring W.J.** Historical perspective on the development and evolution of eyes photoreceptors // *Int. J. Dev. Biol.* **2004**. Vol. 48. P. 707–717.
- Gilbert S.** *Developmental Biology*, 3d ed. Sunderland, MA: Sinauer Assoc., **1991**. 831p.
- Gilbert S.F.** Continuity and change: paradigm shifts in neural induction // *Int. J. Dev. Biol.* **2001**. V. 45. P. 155–164.
- Glaessner M.F.** The oldest fossil faunas of South Australia // *Geol. Rdsch*. **1958**. Bd. 47. S. 522–531.
- Glaessner M.F.** The dawn of animal life. A biohistorical study. Cambridge: Univ. Press. **1984**. 224 p.
- Glaessner M.F., Wade M.** The late Precambrian fossil from Ediacara, South Australia // *Palaeontology*. **1966**. Vol. 9. P. 599–628.
- Goldschmidt R.** The material basis of evolution. New Haven, Yale Univ. Press. **1940**. 436 p.
- Gorodilov Y.N.** Rhythmic processes in lower vertebrate embryogenesis and their role for developmental control // *Zool. Sci.* **1992**. Vol. 9. P. 1101–1111.

- Gorodilov Y.N.** The fate of Spemann's organizer // *Zool. Sci.* **2000**. Vol. 17. P. 1197–1220.
- Gould S.J.** *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. New York: W.W. Norton. **1989**. 347 p.
- Gould S.J.** Of Tongue Worms, Velvet Worms, and Water Bears // *Natural History* **1995**. Vol. 104. P. 15
- Greuet C.** Structure fine d'ocelle d'Erythrospis pavillardii Hertwig, pteridiniens warnowiidae Lindemann // *C.R. Acad. Sci. (Paris)*. **1965**. Vol. 261. P. 1904–1907.
- Grotsinger J.P., Bowring S.A., Saylor B.Z., Kaufman A.J.** Biostratigraphic and geochronological constraints on early animal evolution // *Science*. **1995**. Vol. 270. P. 598–604.
- Gruner H.-E.** Einführung in Lehrbuch der speziellen Zoologie. Jena, **1980**. Bd. 1. S. 15–156.
- Haeckel E.** Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (Fortsetzung der "Gastraea Theorie") // *Jen. Ztsch. Naturwiss.* **1875**. Bd. 9. S. 402–508.
- Hagadorn J.W., Bottjer D.J.** Wrinkle structures: Microbially mediated sedimentary structures common in subtidal siliciclastic settings at the Proterozoic–Phanerozoic transition // *Geology*. **1997**. Vol. 25. P. 1047–1050.
- Hagadorn J.W., Bottjer D.J.** Restriction of a late Neoproterozoic biotope: Suspect-microbial structures and trace fossils at the Vendian–Cambrian transition // *Palaos*. **1999**. Vol. 14. P. 73–85.
- Hall B.K., S. Hörstadius.** The neural crest. **1988**. Oxford University Press. Oxford. 302 p.
- Hatschek B.** Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden // *Arb. Zool. Inst. Wien*. **1878**. Bd. 1. S. 277–404.
- Herrmann B.G., Labeit S., Poutska A., King T.R., Lehrach H.** Cloning of the T gene required in mesoderm formation in the mouse // *Nature*. **1990**. Vol. 343. P. 617–622.
- Hoffman P.F., Kaufman A.J., Halverson G.P.** Comings and goings of global glaciation on a Neoproterozoic tropical platform in Namibia // *GSA Today*. **1998**. Vol. 8, N 5. P. 1–9.
- Hoffman P.F., Kaufman A.J., Halverson G.P., Schrag D.F.** A Neoproterozoic snowball Earth // *Science* **1998**. Vol. 281. P. 1342–1346.
- Hoffman P.F., Schrag D.F.** The snowball Earth hypothesis: testing the limits of global change // *Terra Nova*. **2002**. Vol. 14. P. 129–155.
- Holland H.D.** Early Proterozoic atmospheric change. In: *Early life on earth*. (ed. S. Bengtson). Nobel Symposium. New York, NY: Columbia University Press. **1994**. Vol. 84. P. 237–244.
- Holland H.D.** The oxygenation of the atmosphere and oceans // *Phil. Trans. R. Soc. B.* **2006**. Vol. 361. P. 903–915.
- Holland L.Z.** Non-neural ectoderm is really neural: evolution of developmental patterning mechanisms in the non-neural ectoderm of chordates and the problem of sensory cell homologies // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* **2005**. Vol. 304. P. 304–323.
- Holley S.A., Jackson P.D., Sasai Y. et al.** A conserved system for dorsal–ventral patterning in insects and vertebrates involving sog and chordin // *Nature*. **1995**. Vol. 376. P. 249–253.
- Hotta K., Takahashi H., Erives A., Levine M., Satoh N.** Temporal expression patterns of 39 Brachyury – downstream genes associated with notochord formation in the *Ciona intestinalis* embryo // *Develop. Growth Differ.* **1999**. Vol. 41. P. 657–664.
- Hyde W.T., Crowley T.J., Baum S.K., Peltier W.R.** Neoproterozoic "snowball Earth": Stimulation with a coupled climate/ice-sheet model // *Nature*. **2000**. Vol. 405. P. 425–429.
- Hyman L.H.** *Invertebrates*. New York etc. **1951**. Vol. II. Platyhelminthes and Rynchocoela, the acoelomata Bilateria. 550 p.
- Jaegersten G.** On the early phylogeny of the Metazoa // *Zool. Bidr. Uppsala*. **1955**. Vol. 30. P. 321–354.
- Jollie M.** The origin of the vertebrate brain // *Annals of New York Academy of Sciences*. **1977**. Vol. 299. P. 74–86.
- Kah L.C., Bartley J.K.** eds. **2001**. Rodinia and the Mesoproterozoic Earth-ocean system. *Precambrian Res.* V. 111: 1–3.
- Kasting J.F., Pavlov A.A., Siefert J.I.** A coupled ecosystem–climate model for predicting the methane concentration in the Archean atmosphere // *Orig. Life Evol. Biosphere*. **2001**. Vol. 31. P. 271–285.
- Kerr R.** Evolution's Big Ban gets even more explosive. *Science*. **1993**. Vol. 261. P. 1274–75.
- Kimmel C.B., Miller C.T., Moens C.B.** Specification and morphogenesis of the zebrafish larval head skeleton // *Dev. Biol.* **2001**. Vol. 233. P. 239–257.
- Knoll A.** *Life on a young Planet*. **2003**. Princeton, NJ, Princeton University Press. 275p.
- Knoll A.H., Xiao S.H.** On the age of the Doushantuo Formation // *Acta Micropalaeontol. Sinica*. **1999**. Vol. 16. P. 225–236.
- Knoetgen H., Viebahn G., Kessel M.** Head induction in the chick by primitive endoderm of mammalian, but not avian origin // *Development*. **1999**. Vol. 126. P. 815–825.
- Kontges G., Lumsden A.** Rhombencephalic neural crest segmentation is preserved throughout craniofacial ontogeny // *Development* **1996**. Vol. 122. P. 3229–3242.
- Kuratani S., Horigome N., Hirano S.** Developmental morphology of the cephalic mesoderm and re-evolution of segmental theories of the vertebrate head: evidence from embryos of an agnathan vertebrate, *Lampetra japonica* // *Dev. Biol.* **1999**. Vol. 210. P. 381–400.
- Laufer E., Dahn R., Orozco O.E., Yeo C.Y. et al.** Expression of *Radical fringe* in limb-bud ectoderm regulates

- apical ectodermal ridge formation // *Nature*. **1997**. Vol. 386. P. 366–373.
- Laurence A., Struhl G.** Morphogens, compartments and pattern: lessons from *Drosophila*? // *Cell*. **1996**. Vol. 85. P. 951–961.
- Le Douarin N.M.** The neural crest. **1999**. 2nd ed. New York: Cambridge University Press.
- Le Douarin N.M., Creuset S., Couly G., Dupin E.** Neural crest cell plasticity and its limits // *Development*. **2004**. Vol. 131. P. 4637–4650.
- Li C., Chen J., Hua T.** Precambrian sponges with cellular structure // *Science*. **1998**. Vol. 279. P. 879–882.
- Lewis E.B.** A gene complex controlling segmentation in *Drosophila* // *Nature*. **1978**. Vol. 276. P. 565–570.
- Lewis E.B.** Clusters of master control genes regulate the development of higher organisms // *J. Am. Med. Assoc.* **1992**. Vol. 267. P. 1524–1531.
- Lewis E.B.** The *bithorax* complex: the first fifty years // *Int. J. Dev. Biol.* **1998**. Vol. 42. P. 403–415.
- MacArthur R.H.** Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests // *Ecology*. **1958**. Vol. 39. P. 599–619.
- Margulis L.** Symbiosis in cell evolution: Life and its environment on the early earth. San Francisco, **1981**.
- Margulis L.** Archaeal – eubacterial mergers in the origin of Eukaria; phylogenetic classification of life // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **1996**. Vol. 93. P. 1071–1076.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A. et al.** Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: Implications for metazoan evolution // *Science*. **2000**. Vol. 288. P. 841–845.
- Martindale M.Q., Pang K., Finnerty J. R.** Investigayion the origins of triploblasty: “mesodermal” gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum, Cnidaria; class, Anthozoa) // *Development*. **2004**. Vol. 131. P. 2463–2474.
- Mattick J.S.** A new paradigm for developmental biology // *J. Exp. Biol.* **2007**. Vol. 210. P. 1526–1547.
- McDonald J.F.** The molecular basis of adaptation: a critical review of relevant ideas and observations // *Ann. Rev. Ecol. System.* **1983**. Vol.14. P. 77–102
- McGinnis W., Levine M.S., Hafen E. et al.** A conserved DNA sequence in homeotic genes of the *Drosophila* Antennapedia and Bithorax complexes. *Nature*. **1984**. Vol. 308. P. 428–433.
- Mergner H.** Die Ei- und Embryonalentwicklung von *Eudendrium racemosum* // *Zool. Jb., Anat.* **1957**. Bd. 76, H. 1. S. 64–164.
- Minguillon C., Gardnyes J., Serra E. et al.** No more than 14: the end of the amphioxus *Hox* cluster // *Int. J. Biol. Sci.* **2005**. Vol. 1. P. 19–23.
- Moghadam H.K., Ferguson M.M., Danzmann R.G.** Evidence for *Hox* gene duplication in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a tetraploid model species // *J. Mol. Evol.* **2005**. Vol. 61. p. 804–818.
- Monteiro A.S., Ferrier D.E.K.** *Hox* genes are not always colinear // *Int. J. Biol. Sci.* **2006**. Vol. 2. P. 95–103.
- Nakauchi M., Takeshita T.** Ascidian one half embryos can develop into functional adult ascidians // *J. Exp. Zool.* **1983**. Vol. 227. P. 155–158.
- Narbonne G.M.** The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **2005**. Vol. 33. P. 421–442.
- Nielsen C.** Larval ciliary bands and metazoan phylogeny // *Fortschr. Zool. Syst. Evolutionsf.* **1979**. Beih. 1. S. 178–184.
- Nielsen C.** Animal phylogeny in the light of the trochochaeta theory // *Biol. J. Linn. Soc.* **1985**. Vol. 25. P. 243–299.
- Nielsen C.** Animal evolution: interrelationships of living phyla, 2nd ed. Oxford: Oxford University Press. **2012**. 402 p.
- Nielsen C.** Trochophoral larvae: cell-lineages, ciliary bands, and body regions. 1. Annelida and Mollusca // *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. **2004**. Vol. 302B. P. 35–68.
- Nielsen C.** Trochophoral larvae: cell-lineages, ciliary bands, and body regions. 2. Other groups and general discussion // *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. **2005**. Vol. 304B. P. 401–447.
- Noden D.M., Trainor P.A.** Relations and interactions between cranial mesoderm and neural crest populations // *J. Anat.* **2005**. Vol. 207. P. 575–601.
- Northcutt R.G., Gans C.** The genesis of neural crest and epidermal placodes: a reinterpretation of vertebrate origins // *Quart. Rev. Biol.* **1983**. Vol.58. P. 1–28.
- Nüßlein-Volhard C., Wieschaus E.** Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila* // *Nature*. **1980**. Vol. 287. P. 795–801.
- Osborne P.W., Luke G.N., Holland P.W., Ferrier D.E.** Identification and characterisation of five novel miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) in amphioxus *Branchiostoma floridae* // *Int. J. Biol. Sci.* **2006**. Vol. 2, N 2. P. 54–60.
- Quiring R., Walldorf U., Kloter U., Gehring W.J.** Homology of the eyeless gene of *Drosophila* to the Small eye gene in mice and Aniridia in Humans // *Science*. **1994**. Vol. 265. P. 785–789.
- Retallack G.J.** Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology*. **1994**. Vol. 20. P. 523–544.
- Salvini-Plawen L.** Phylogenetischer status und Bedeutung der mesenchymaten Bilateria // *Zool. Jb., Anat.* **1980**. Bd. 103, H. 2/3. S. 354–373.
- Salvini-Plawen L., Mayr E.** On the evolution of photoreceptors and eyes // *Evol. Biol.* **1977**. Vol. 10. P. 207–263.
- Salvini-Plawen L., Splechna H.** Zur Homologie der Keimblätter // *Ztschr. Zool. Syst. Evolutionsf.* **1979**. Bd. 17. H. 2. S. 10–30.
- Sander K.** The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis. In *Development and Evolution* (eds Goodwin B.C.,



- Holder N. & Wylie C.C.). Cambridge University Press. **1983**. P. 137–159.
- Schindelwolf O.H.** Basic questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics. University Chicago Press. **1993**. 494 p.
- Scott M., Weiner A., Haselrigg V. et al.** The molecular organization of the *Antennapedia* locus of *Drosophila* // Cell **1983**. Vol. 35. P. 763–776.
- Seifert R., Jacob M., Jacob H.J.** The avian prechordal head region: a morphological study // J.Anat. **1993**. Vol. 183. P. 75–89.
- Seidel F.** Körpergrundgestalt und Keimstruktur // Zool. Anz. **1960**. Bd. 164. H. 7–10. S. 245–305.
- Seidel F.** Einleitung zum Gesamtwerk morphogenetische Arbeitsmethoden und Begriffssysteme // Morphogenese der Tiere/ Ed. F. Seidel. **1978**. Lf. 1. S. 11–67.
- Seilacher A.** Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: preservational or real extinctions? // Patterns of change in Earth evolution / Ed. H.D. Holland, A.F. Trendall. Berlin etc.: Springer, **1984**. P. 159–168.
- Seilacher A.** Vendozoa: organistic construction in the Proterozoic biosphere // Lethaia. **1989**. Vol.22. P. 229–239.
- Seilacher A.** Vendobionta and Psammocorallia: lost constructions of PreCambrian evolution // J. Geol. Soc. London. **1992**. Vol. 149. P. 607–613.
- Seilacher A.** Biomat-related lifestyles in the Precambrian // Palaios. **1999**. Vol. 14. P. 86–93.
- Seipel K, Schmid V.** Evolution of striated muscle: jellyfish and the origin of triploblasty // Dev. Biol. **2005**. Vol. 282. P. 14–26.
- Seipel K, Schmid V.** Mesodermal anatomies in cnidarian polyps and medusae // Int. J. Dev. Biol. **2006**. Vol. 50. P. 589–599.
- Shankland M., Seaver E.C.** Evolution of the bilaterian body plan: what have we learned from the annelids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. **2000**. Vol.97. P. 4434–4437.
- Shawlot W., Behringer R.R.** Requirement for Lim1 in head-organizer function // Nature. **1995**. Vol. 374. P. 425–430.
- Shimeld S.M.** The evolution of the *hedgehog* gene family in chordates: insights from amphioxus *hedgehog* // Dev. Genes Evol. **1999**. Vol. 209. P. 40–47.
- Shu D-G., Luo H-L., Conway Morris S. et al.** Lower cambrian vertebrates from South China // Nature. **1999**. Vol. 402. P. 42–46.
- Shu D-G., Chen L., Han J, Zngang X-L.** An early cambrian tunicate from China // Nature. **2001**. Vol. 411. P. 472–473.
- Shu D-G., Conway Morris S., Han J. et al.** Head and backbone of the early cambrian vertebrate *Haikouichthys* // Nature. **2003**. Vol. 421. P. 526–529.
- Siewing R.** Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg, **1969**. 333 s.
- Signor P. W. III.** Real and Apparent Trends in Species Richness Through Time. In J. W. Valentine, ed., Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution. Princeton, NJ: Princeton University Press. **1985**. P. 129–150.
- Simpson A.G.B., Bernard C., Fenchel T., Patterson D.J.** The organisation of *Mastigamoeba schizophrenia* n. sp.: more evidence of ultrastructural idiosyncras and simplicity in pelobiont protists // Eur. J. Protistol. **1997**. Vol. 33. P. 87–98.
- Slack J.M.W., Holland P.W.H., Graham C.F.** The zootype and the phylotypic stage // Nature. **1993**. Vol. 361. P. 490–492.
- Sprigg R.C.** Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders ranges, South Australia // Trans. R. Soc. S. Aust. **1947**. Vol. 71, Pt. 2. P. 212–24.
- Sprigg R.C.** Early Cambrian “jellyfishes” of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia // Trans. R. Soc. S. Austr. **1949**. Vol. 73, Pt. 1. P. 72–99.
- Spring J., Yanze N., Middel A.M. et al.** The mesoderm specification factor twist in the life cycle of jellyfish // Dev. Biol. **2000**. Vol. 228. P. 363–375.
- Spring J., Yanze N., Josch et al.** Conservation of Brachyury, Mef2, and Snail in the myogenic lineage of jellyfish: a connection to the mesoderm of bilateria // Dev. Biol. **2002**. Vol. 244. P. 372–384.
- Steiner M., Reitner J.** Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats // Geology. **2001**. Vol. 29, N. 12. P. 1119–1122.
- Takatori N., Satou Y., Satoh N.** Expression of *hedgehog* genes in *Ciona intestinalis* embryos // Mech. of Development. **2002**. V. 116. P. 235–238.
- Taft R. J., Pheasant M., Mattick J. S.** The relationship between non-protein-coding DNA and eukaryotic complexity // BioEssays. **2007**. Vol. 29. P. 288–299.
- Technau U.** *Brachyuri*, the blastopore and the evolution of the mesoderm // BioEssays. **2001**. Vol. 23. P. 788–794.
- Technau U., Scholz C.** Origin and evolution of endoderm and mesoderm // Int. J. Dev. Biol. **2003**. Vol. 47. P. 531–539.
- Thomson K.S.** Macroevolution: The morphological problem // Amer. Zool. **1992**. Vol. 32. P. 106–112.
- Valentine J.W.** Prelude to the Cambrian explosion // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. **2002**. Vol. 30. P. 285–306.
- Valentine J.W., Erwin D.H.** Interpreting great developmental experiments: the fossil record. Development as an Evolutionary Process, ed. Raff R.A., Raff E.C. (New York: Alan R. Liss). **1987**. P. 71–107.
- Valentine J.W., Jablonski D., Erwin D.H.** Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion // Development. **1999**. Vol. 126. P. 851–859.
- Valentine J.W., Jablonski D.** Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective // Int. J. Dev. Biol. **2003**. Vol. 47. P. 517–522.

- Van Auken K., Weaver D.C., Edgar L.C., Wood W.B.** *Caenorhabditis elegans* embryonic axial patterning requires two recently discovered posterior-group *Hox* genes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **2000**. Vol. 97. P. 4499–4503.
- Van Beneden E.** Recherches sur la développement des *Arachnactis* // *Arch. Biol.* **1891**. T. 11, f. 4. P. 115–146.
- Werner B.** Life cycles of the Cnidaria // *Developmental and cellular biology of coelenterates* // Eds. P. Tardent, R. Tardent. Amsterdam; New York, **1980**. P. 3–10.
- Wilkinson D.G.** Molecular mechanisms of segmental patterning in the vertebrate hindbrain and neural crest. *BioEssays*. **1993**. Vol. 15. P. 499–505.
- Willmer P.** *Invertebrate relationships: pattern in animal evolution*. **1994**. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 397 p.
- Wolpert L.** Gastrulation and the evolution of development // *Dev Suppl.* **1992**. P. 7–13.
- Xiao S., Zhang Y., Knoll A.H.** Algae and embryos in a Neoproterozoic phosphorite // *Nature*. **1998**. Vol. 391. P. 353–358.
- Xiao S., Knoll A.H.** Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, South China // *J. Paleontol.* **2000a**. Vol. 74. P. 767–788.
- Xiao S., Yuan X., Knoll A.H.** Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **2000b**. Vol. 97. P. 13684–13689.

## ПОСЛЕСЛОВИЕ

Проблема «кембрийского взрыва» – резкого изменения таксономического состава и взрывного увеличения биоразнообразия на границе докембрия и кембрия – является одной из фундаментальных проблем становления биоты фанерозойского («современного») облика. Феномен «кембрийского взрыва» палеонтологи обычно объясняют одновременным появлением у животных разных систематических групп способности к построению скелетов – минеральных защитных и опорных образований, отодвигая тем самым момент возникновения самих этих групп в докембрий. Однако прямых палеонтологических свидетельств существования форм кембрийского уровня организации даже в позднем венде пока известно немного, и они ненадежны. Это объясняется, возможно, трудностями реконструкции вымерших видов по отпечаткам мягких тел и отсутствием методики выявления предковых форм для таксонов высокого ранга.

Исследования последних лет показывают, что типичные члены вендской фауны многоклеточных, ранее считавшиеся представителями фанерозойских типов (книдарий, аннелид, артропод, иглокожих), принадлежат к особым докембрийским группам (петалонамам, проартикулятам, трилобозоям). Вместе с тем ряд полученных данных позволяет вычлнить некоторое число вендских ископаемых форм, возможно, относящихся к группам, предковым одновременно для нескольких фанерозойских типов.

Сопряженно с развитием различных видов скелета эволюционировала способность животных к активному передвижению, рытью и переработке донных осадков. Стратегия поведения, механика движения, фиксируемые следами передвижения и питания (ихнофоссилиями), существенно различаются у бесклеточных животных и у обладающих скелетом, в том числе гидростатическим. Изменение жизненной активности организмов на рубеже докембрия–кембрия привело к перестройке сообществ, вызванной сменой объектов питания, появлением новых объектов и удлинением трофических цепей.

Исследования в перечисленных направлениях приоритетны для отечественной палеонтологии, поскольку обнаружение начальных стадий зарождения «кембрийских» групп имеет первостепенное значение для понимания путей становления биоты фанерозоя, т.е. современного нам мира.

Но хотя только палеонтология может дать сведения о том, как реально выглядели и были устроены вымершие организмы, приблизиться к решению проблемы происхождения многоклеточных животных и возникновения их типов можно лишь при условии синтеза ее данных с данными неонтологических наук, прежде всего сравнительной морфологии, эмбриологии и молекулярной биологии. Одну из попыток такого синтеза демонстрирует книга Ю.Н. Городилова. Насколько она получилась удачной – судить читающему сообществу. Со своей стороны замечу, что равноценного союза нео- и палеонтологии в ней не получилось, как это никогда не получается в индивидуальном исследовании. Корень проблемы, возможно, заключается в разном понимании Жизни как объекта исследования, имеющемся у ученых с базовым геологическим или биологическим образованием. Оно не позволяет адекватно оценить значение данных «неродной» для исследователя науки.

Например, мне как геологу, очевидно, что результатам изучения «венгъянской биоты» нельзя доверять, поскольку даже методологически оно было построено неверно. Тотальная минерализация мягких тканей с сохранением объема тела и внутренних полостей, таких как полость целома, находится за пределами вероятности. С другой стороны, осаждение минералов из поровых растворов в породе способно породить достаточно сложные вторичные структуры, напоминающие биологические объекты. Именно такие структуры, возможно, и были приняты за остатки «билатерального организма» *Vernanimalcula*. Заключение о крайне малой толщине тел и об исключительно сидячем образе жизни «вендобийонтов» основано на неверной интерпретации их необычных ископаемых остатков. Многолетние наблюдения

над тафономией останков животных в докембрийских и раннепалеозойских местонахождениях позволяют мне утверждать, что незначительная толщина вендских макроископаемых вторична: она является результатом компрессии при захоронении мягких тел. Аналогично (или даже в большей степени) сплющены тела беспозвоночных в кембрийских местонахождениях сланцев Беджес, Чендзяна, Синских известняков Сибири, однако никому в голову не приходит реконструировать трилобитов и палеосколецид в виде плоских тел в первую очередь потому, что план строения артропод и приапулид нам известен. Отсутствие у вендских дикинсоний конечностей и совершенной билатеральной симметрии не представляло препятствия для активного движения. Найдены вереницы следов питания *Dickinsonia costata* и близкой к ней *Yorgia waggoneri* с отпечатком тела организма-слепообразователя на конце, свидетельствующие о том, что это были мобильные животные, способные перемещаться на неограниченное расстояние, выдерживая определенное направление (головным отделом вперед). Различие между макроископаемыми венда и кембрия заключается прежде всего в способах сохранности ископаемых остатков: вендобиионты сохраняются в виде отпечатков внешней поверхности коллагеновых скелетов или слепков с полостей в них, а кембрийские

организмы – в виде мумифицированных тел или минеральных склеритомов. Несопоставимость способов сохранности вместе с очевидным эволюционным разрывом, возможно, и производят эффект отсутствия преемственности между фаунами венда и кембрия.

Однако это достаточно обычно для науки, когда неверные исходные послышки приводят к значимым результатам. Например, в рамках развиваемой Ю.Н. Городиловым гипотезы параллельного развития в докембрии маленьких настоящих многоклеточных и гигантских «вендобиионтов» находит простое объяснение непосильный для других гипотез факт резкого уменьшения размеров ископаемых остатков при переходе от венда к кембрию – «вендобиионты» вымерли.

Попытка объяснения осуществления макроэволюционных изменений у ранних многоклеточных животных их развитием в условиях избытка пищевых ресурсов и пониженного давления естественного отбора плодотворна, и многие рассуждения автора мне представляются справедливыми. Уверен, что книга заинтересует многих.

Канд. геол.-мин. наук,  
старший научный сотрудник  
лаборатории докембрийских организмов ПИН  
РАН,  
*А.Ю. Иванцов*



## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	5
ЧАСТЬ I. ЭВОЛЮЦИЯ РАННЕЙ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. . . . .	7
1. Синезеленые водоросли – пионеры завоевания жизненного пространства . . . . .	7
2. Феномен «кембрийского взрыва». . . . .	8
3. Микробные маты в морях архея и протерозоя. . . . .	13
4. Микробные маты и возникновение эукариотной клетки. . . . .	16
5. Предпосылки для возникновения многоклеточности в начале эдиакарского периода . . . . .	17
6. Способы образования бластее- и гастрееподобных форм в начале эдиакарского периода . . . . .	19
7. Ископаемые остатки животных эдиакарского периода. . . . .	22
Вендско-эдиакарская биота. . . . .	22
Раскопки в южном Китае . . . . .	31
8. Открытие в фосфатах Доушаньгуо самого раннего в истории Земли билатерального животного <i>Vernanimalcula</i> . . . . .	37
9. «Кембрийский взрыв» был подготовлен за 25–35 млн лет до начала кембрийского периода . . . . .	41
10. Истощение микробных матов к началу кембрия . . . . .	44
11. Глобальные негативные экскурсы (отклонения) в содержании карбонатов в осадочных отложениях неопротерозоя . . . . .	44
12. Развитие жизни от архея до кембрия: краткое обобщение изложенных материалов . . . . .	45
ЧАСТЬ II. ЭВОЛЮЦИЯ РАННИХ ФОРМ METAZOA ПЕРЕД «КЕМБРИЙСКИМ ВЗРЫВОМ» . . . . .	48
1. Вступление . . . . .	48
2. Современная классификация многоклеточных животных . . . . .	49
3. Дробление как модель возникновения многоклеточности . . . . .	50
4. Основные способы полного дробления у современных животных . . . . .	51
5. Бластула (бластeya) . . . . .	58
6. Зародышевые листки. . . . .	59
7. Гастроула (гастрeya) . . . . .	60
8. Образование мезодермы. . . . .	62
9. Выводы . . . . .	67
ЧАСТЬ III. РЕКОНСТРУКЦИЯ УСЛОВИЙ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПРИЗНАКОВ ВЫСШЕГО РАНГА В ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗВИТИИ METAZOA. . . . .	69
1. Типогенез . . . . .	69
2. Приоритетное развитие признаков высшего таксономического ранга многоклеточных накануне и в течение «кембрийского взрыва» . . . . .	70
3. Эдиакарский период как «золотой век» существования и эволюции Metazoa в отсутствие естественного отбора . . . . .	71
4. Эволюция Metazoa по пути развития от высших таксономических признаков к низшим . . . . .	75
5. Современные личиночные формы разных типов животных как прототипы древних Metazoa . . . . .	77
6. Трохофора и ее филогенетический прототип . . . . .	79
7. Трохофора и возникновение полихет и моллюсков . . . . .	80
8. Возникновение и развитие конкуренции и естественного отбора. . . . .	86

9. Возникновение запрета на макроэволюционную изменчивость . . . . .	89
10. Выводы . . . . .	90
<b>ЧАСТЬ IV. БИЛАТЕРАЛЬНОСТЬ КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ ГЛАВНЫЕ ВЕКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ . . . . .</b>	
1. Особенности билатеральной организации строения тела Metazoa . . . . .	92
2. Конструктивные принципы билатеральной организации тела животных . . . . .	93
3. Векторы эволюционного развития тела билатеральных животных . . . . .	93
4. Молекулярно-генетические механизмы обеспечения основных осей тела билатеральных животных. . . . .	94
Гены комплекса <i>Hox</i> и переднезадняя ось тела . . . . .	94
Генетическая система обеспечения развития спинно-брюшной оси . . . . .	99
Установление медиальной линии билатерального тела и система ее генетической и морфологической страховки . . . . .	99
5. Возникновение головы позвоночных как результат реализации потенциалов переднего направления роста у билатеральных животных . . . . .	102
Граница между головой и туловищем у позвоночных . . . . .	104
Образование ПХМ в онтогенезе у бесчерепных хордовых как причина возникновения головы позвоночных . . . . .	107
6. Выводы . . . . .	112
СПИСОК СНОСОК . . . . .	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ . . . . .	115
ПОСЛЕСЛОВИЕ . . . . .	122

**ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

**Приложение № 7**

Технический редактор *Т.А. Асанович*

Компьютерная верстка *Т.В. Дольник*

---

Подписано в печать 22.10.2019. Формат 84×108/16

Бумага мелованная. Печать цифровая.

Усл. печ. л. 13.02. Тираж 100 экз.

---