
УДК 575.8

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ METAZOA¹

© 2006 Ю.П.Фролов²

В работе с позиции причинности рассмотрена авторская версия происхождения в процессе эволюции многоклеточных животных от одноклеточного эукариотического организма.

Введение

Вопросы эволюции биологических систем обычно относят к области «чистой» науки, якобы не имеющей никакого прикладного значения. Аналогичная ситуация сложилась и вокруг проблемы происхождения многоклеточных организмов, об отношении к которой ученых в XX веке академик А.А. Заварзин писал: «Во второй половине XIX столетия каждый из крупных биологов опубликовал свою точку зрения на этот вопрос, и только в нашем столетии, несомненно, в связи с отходом биологов от основных вопросов филогенетической морфологии эта проблема сошла со сцены, несмотря на всю свою злободневность и в настоящее время, особенно в связи с тем, что наука о жизни в своем развитии значительно двинулась вперед» [1. С. 14].

К тому же она «... сошла со сцены, не будучи решенной» [1. С. 13]. Важность этой проблемы заключается в том, что она связана с наиболее динамичным периодом онтогенеза – эмбриогенезом, многое в котором представляет собой, в некотором роде, «отзвук» тех времен, когда происходило формирование на нашей планете многоклеточных организмов. Эмбриональное развитие человека как наиболее чувствительный к разного рода воздействиям жизненный период непосредственно связано с обусловленными этим обстоятельством медицинскими проблемами. Патологии, возникающие на ранних стадиях развития, а также во взрослой жизни, нередко могут быть устранены, но для этого нужно глубокое знание механизмов морфогенеза, чтобы им управлять в плане коррекции или восстановления поврежденных (или утраченных) частей тела. Все эти механизмы формировались в процессе эволюции, поэтому принцип историзма является одним из важнейших инструментов их познания.

Помимо историзма необходимо руководствоваться принципом причинности, согласно которому за всеми изменениями траектории развития живого стоят

¹ Представлена доктором биологических наук профессором В.Г. Подковкиным.

² Фролов Юрий Павлович, кафедра биохимии Самарского государственного университета, 443011, Россия, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

определенные причины. Причинная обусловленность событий не исключает случайности, которая обычно проявляется в точках бифуркации, когда система находится в состоянии неустойчивого равновесия. Небольшой внешний толчок в этом случае играет роль жребия, который определяет дальнейшее направление эволюции системы, как это было, по нашему мнению, с выбором правоспиральных форм полиаминокислот и полинуклеотидов в предбиологический период эволюции [2].

Естественно, в отношении проблемы многоклеточности вполне правомерно встает вопрос о причине появления на Земле многоклеточных организмов, которому предшествует другой – о причине возникновения одноклеточных эукариот, явившихся исходным материалом для построения многоклеточных животных и растений.

От прокариот к одноклеточным эукариотам

Химическая эволюция макромолекул, из которых впоследствии возникли первые примитивные биосистемы, происходила в водном растворе простейших молекул, активированных повышенной температурой, радиацией, светом (прежде всего, его ультрафиолетовой компонентой), грозowymi разрядами и некоторыми другими физическими факторами.

Одним из важнейших свойств биосистем, даже самых примитивных, является способность к самовоспроизведению, которая обуславливает экспоненциальный (взрывообразный) характер нарастания биомассы. По этой причине через исторически сравнительно небольшой промежуток времени практически все абиогенно образовавшиеся органические вещества вошли в состав биосистем.

Поскольку абиогенный синтез молекул субстратов продолжается, а они помимо роста биомассы расходуются и на поддержание ее жизнедеятельности, то наступил момент, когда дальнейшее увеличение биомассы прекратилось, и расширенное воспроизводство отдельные представители народившейся биосферы могли обеспечить только путем конкуренции со своими менее успешными «собратьями». И здесь, учитывая, что в тот период облегченной диффузии и активного транспорта веществ внутрь протобионтов не существовало, а работала лишь «вялая» пассивная диффузия, которая лимитировала во многих случаях скорость нарастания биомассы, преимущество в этом процессе получали более мелкие протобионты, поскольку у них более высокое отношение поверхности к объему тела. В условиях дефицита субстратов абиогенного происхождения у некоторых конкурирующих протобионтов появилась возможность использовать в качестве высококонцентрированного источника питания тела и продукты деградации отмирающих протобионтов (сапрофизм), не давая им бесполезно рассеяться в Мировом океане. Затем появилась способность к питанию живыми менее удачливыми организмами. Так, с жестокой необходимостью возникло хищничество, которое дало толчок более быстрым темпам биологической эволюции. Хищничество не связано с диффузией веществ, поэтому для хищников отноше-

ние поверхности тела к его объему перестало сдерживать скорость нарастания биомассы. Напротив, поскольку поглотить путем фагоцитоза может крупный протобионт более мелкого, то бывшее преимущество последних стало их недостатком, а былой недостаток более крупных – их преимуществом, особенно с учетом того, что они стали питаться более концентрированным субстратом (правда, позднее появится паразитизм, когда мелкие организмы – бактерии, вирусы – возьмут «реванш» у крупных организмов, включая многоклеточных).

Однако, чтобы образовались на порядки более крупные одноклеточные организмы, они должны были содержать соответственно на порядки большее количество молекул нуклеиновых кислот (НК), занимающих центральное место в организации слаженной работы клетки в условиях наметившейся направленности метаболизма от НК к белку. Укрупнение одноклеточных организмов могло происходить разными способами: путем неравного расхождения при амитозе редуцированных молекул НК, при котором в одну из дочерних клеток попадали все молекулы НК, а в другую – ни одной; путем слияния двух клеток, как это происходит при половом размножении; вследствие нерасхождения дочерних клеток после редупликации молекул НК, и др. Само по себе наличие в клетке большого числа одинаковых молекул НК еще и повышает ее надежность (выживаемость). Кроме того, в первоначально одинаковых молекулах НК в процессе эволюции возникали разные точковые мутации и структурные aberrации. Благодаря этому в клетках появляются свои наборы НК, в одних случаях ухудшающие, а в других – улучшающие выживаемость одноклеточного организма. Чтобы такие наборы могли тиражироваться без утери при делении всего набора «полезных» НК, в процессе эволюции должен был возникнуть митоз, который делит весь набор НК после репликации между клетками строго поровну, и сформироваться особый компонент – ядро, обеспечивающее оптимальные условия для функционирования усложнившегося генетического аппарата.

Так появились эукариотические одноклеточные организмы, некоторые представители которых позднее приняли участие в процессе формирования многоклеточных на нашей планете.

От одноклеточных эукариот к многоклеточным

Ничто не возникает из ничего. И многоклеточные организмы, являясь полифункциональными системами, возникли из тоже полифункциональных систем, но более низкого уровня – одноклеточных эукариот, обладающих таким набором функций, который обеспечивал им самостоятельное существование и воспроизведение себе подобных. Все эти функции осуществляли структуры, заключенные в границах одной клетки. В зависимости от образа жизни проявление тех или иных функций у различных организмов выражено в неодинаковой мере.

Одноклеточные эукариоты питаются мелкими одноклеточными организмами (бактерии, одноклеточные водоросли, мелкие простейшие) и частицами ор-

ганического детрита или растворами, богатыми разлагающимися органическими веществами. В первом случае (анимальное питание) поглощение пищи осуществляется путем фагоцитоза. Во втором случае (сапрофитное питание) пища поглощается организмом с помощью пиноцитоза. Особый случай питания имеется у ресничных (например, дидиний) и сосущих инфузорий, поглощающих с помощью хоботка или щупальца содержимое своей жертвы. Фагоцитоз может осуществляться как любым (недифференцированным) участком клеточной поверхности (амебы), так и достаточно сложными образованиями (воротничковые жгутиконосцы, инфузория туфелька). Пищеварение у простейших внутриклеточное, происходит в пищеварительной вакуоли с участием поступающих из эндоплазмы гидролитических ферментов, расщепляющих молекулы белков, углеводов, липидов. Вакуоль с неперевавшими остатками пищи подходит к поверхности клетки и выбрасывается наружу в любом месте (амебы) или через находящееся недалеко от заднего конца тела отверстие – порошицу (инфузория туфелька). Характерно, что при перемещении пищеварительной вакуоли в теле инфузории туфельки (циклоз) реакция пищеварительного сока в ней постепенно изменяется от резко кислой до слабо щелочной.

Дыхательную функцию (снабжение клетки кислородом) в большой мере осуществляет сократительная вакуоль (наряду с осморегуляцией и частично выделением наружу продуктов обмена веществ).

Поиски пищи осуществляются с участием локомоторного аппарата разной сложности: от недифференцированного у амебы (псевдоподии) до ресничного (инфузории) и жгутикового (жгутиконосцы). Энергия, необходимая для работы ресничного и жгутикового аппаратов, вырабатывается в митохондриях. Кроме того, в эктоплазме некоторых инфузорий располагаются сократительные волокна – мионемы. У ряда простейших имеется внутренний скелет.

Пространственная ориентация может осуществляться с помощью световоспринимающего аппарата (например, у эвглены) или специальных неподвижных осязательных ресничек (инфузории). Для многих простейших характерны фототропизм, хемо- и гальванотаксисы. Изменение условий внешней среды вызывает раздражение соответствующих сенсорных систем, которое передается на локомоторный аппарат, вызывая *целесообразное* изменение в перемещении простейшего.

В эктоплазме многих инфузорий располагаются особые защитные приспособления (трихоцисты), которые при раздражении организма выстреливают наружу, превращаются в длинную упругую нить, вонзающуюся в тело врага или добычи и оказывающую на них сильное парализующее действие.

Размножение одноклеточных эукариот происходит как бесполым (митотическое деление), так и половым путем (с участием гамет).

У одноклеточных организмов имеются системы регуляции молекулярного и клеточного уровней.

Таким образом, до появления первых, самых примитивных многоклеточных в природе уже существовали одноклеточные организмы практически со всем набором функций, которые затем реализовались у Metazoa на новом, организменном уровне. Возникновение таких полифункциональных одноклеточных организмов стало возможным только на основе крупных, богатых НК (носителями генетической информации) одноклеточных эукариот.

Укрупнение одноклеточных эукариот давало определенные гарантии не быть поглощенным другим организмом, однако оно не могло быть очень большим, так как вызывало определенные сложности в функционировании клетки. Дальнейшее укрупнение биосистем было возможно только на пути объединения клеток, которое в процессе эволюции привело к появлению многоклеточных организмов. Сейчас сложно сказать что-либо о конкретных представителях одноклеточных, которые дали начало многоклеточным организмам. И вряд ли есть основания сомневаться в том, что первоначальное многоклеточное образование, подобно современным многоклеточным, представляло собой клон – потомков одной единственной родительской клетки. Поскольку уже у одноклеточных существовал половой процесс, то первый Metazoon, вероятно, представлял собой совокупность клеток, по какой-то причине неразошедшихся после многократного деления исходной клетки – зиготы. Такое многоклеточное образование в силу своего большого размера не могло быть поглощено даже очень крупным одноклеточным организмом и обладало высокой выживаемостью (пока не появились внутриклеточные паразиты).

Клетки многоклеточного образования поглощали путем фагоцитоза мелкие одноклеточные организмы, детрит и беспорядочно делились. При этом, по мере увеличения размеров образования, часть клеток лишалась контакта с окружающей средой и оказывалась «замурованной» внутри клеточного сообщества. Со временем такие клетки практически переставали получать пищу и кислород. В условиях голодания и отравления накопившимися ненужными продуктами своего метаболизма эти клетки подвергались аутолизу, на некоторое время продляя продуктами своего расщепления существование еще живых окружающих клеток. Так, внутри многоклеточного сообщества образовалась гастральная полость, в которой накапливались гидролитические ферменты, осуществляющие самопереваривание собственных клеток, число которых росло с увеличением размеров этого сообщества. У него образовались два клеточных слоя: наружный, где клетки размножались, и внутренний, где они гибли. Под действием ферментов гастральной полости или при внешнем механическом воздействии происходило нарушение целостности («прободение») стенки такого многоклеточного сообщества, благодаря чему в гастральную полость из внешней среды могли попадать продукты питания, которые переваривались гидролитическими ферментами и поглощались еще живыми клетками внутреннего слоя. Вместе с пищей к ним поступал и кислород, а через образовавшееся отверстие выходили ненужные продукты обмена.

Расщепление поступающих в гастральную полость продуктов осуществлялось двояким образом: с помощью ферментов, выделяющихся в полость (полостное пищеварение), и путем фагоцитоза (внутриклеточное пищеварение).

Такой механизм питания имеет место у современных кишечноротовых (например, у гидры). Определенную роль могло играть и аутолитическое переваривание микроорганизмов, попавших в гастральную полость извне, их собственными гидролитическими ферментами [3]. Сочетание более примитивного, внутриклеточного пищеварения с более эффективным полостным пищеварением резко улучшило снабжение первых Metazoon продуктами питания и в процессе эволюции позволило, в конечном счете, освободить клетки наружного слоя от функции пищеварения как менее эффективного, так как для них возможно только внутриклеточное пищеварение. На долю внешнего слоя клеток осталось преимущественно выполнение функций взаимодействия организма с окружающей средой. Такое многоклеточное сообщество можно уже с полным основанием называть многоклеточным организмом, хотя и примитивным. Клетки, расположенные между внутренним и внешним слоями, хорошо обеспеченные легкоусвояемыми продуктами питания и защищенные от неблагоприятного действия окружающей среды, реализовали свои потенциальные возможности, впоследствии сформировав выделительную, кровеносную, половую, скелетно-мышечную и другие системы.

Еще более эффективным стало пищеварение после превращения гастральной полости в пищеварительную трубку в связи с появлением анального отверстия, начиная с немертин и некоторых типов червей (круглых, кольчатых). Одностороннее перемещение пищи по пищеварительной трубке способствовало созданию пищеварительной системы с отделами, специализированными на выполнение определенных операций (ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, кишечник, подразделяющийся на тонкий, толстый и прямой отделы, поджелудочная железа, слюнные железы, печень).

Во всех этих процессах углубляющейся специализации проявляется общая закономерность: если в полифункциональном одноклеточном организме энергия продуктов питания распределяется между всеми функциями, то когда с клетки, ставшей частью многоклеточного организма, снимается ряд функций, вся энергия продуктов питания идет на выполнение оставшихся функций, делая эту клетку более продуктивной в отношении их. Избыток энергии вынуждает способные к специализации клетки заполнять функциональные ниши многоклеточного организма, делая его более жизнеспособным. Выполнение определенной функции множеством одинаково специализированных клеток также повышает ее надежность. Наряду с рассмотренным магистральным путем эволюции многоклеточных до настоящего времени сохранились представители тупиковых ветвей. К ним, в частности, можно отнести крайне малочисленных представителей пластинчатых животных (трихоплаксы) и губок. Тело трихоплаксов, представляющее собой тонкую пластинку, не создало предпосылок для глубокой диффе-

ренцировки входящих в нее клеток, оставив эти организмы на примитивном уровне развития. У губок мешковидное тело, в отличие от гидры, пронизано многочисленными порами, через которые осуществляется интенсивный ток жидкости, исключающий возможность полостного пищеварения. Их строение ориентировано на более примитивное внутриклеточное пищеварение. Оба этих тупиковых пути эволюции не смогли обеспечить своих представителей животного мира количеством энергии, достаточным для развертывания всего объема потенциальных возможностей клетки.

Особый интерес для исследователя-эволюциониста представляет размножение многоклеточных. У первых многоклеточных наиболее распространенным, вероятно, было бесполое размножение путем почкования, которое не создает «головной боли» современным биологам. Однако одновременно существует и половое размножение многоклеточных, поставившее ученых в тупик, из которого не видно выхода. Репродуктивная система животных, особенно млекопитающих, сложная, однако механизмы работы ее органов вполне объяснимы. Анализ возможных носителей морфогенетической информации организма указывает на его генотип. Самыми сложными вопросами являются установление принципа генетического кодирования морфогенетической информации и механизмов ее реализации в эмбриогенезе, обеспечивающих высочайшую точность воспроизведения, что очень наглядно проявляется у однояйцовых близнецов.

В отличие от клона (колонии) микроорганизмов, произошедших от одной исходной клетки и имеющих, как правило, одинаковое строение, зигота многоклеточного дает «многоликий» клон – организм, состоящий из великого множества разнотипных клеток, имеющих сложнейшее пространственное расположение. В отличие от трехбуквенного кода, используемого для записи информации о первичной структуре конкретной белковой молекулы, морфогенетическая информация контролирует *процесс* построения в трехмерном пространстве из разнородных клеток сложнейшей системы, формировавшейся в течение длительного периода эволюции. Самым интригующим в обозначенной проблеме является то, что вместе с эволюцией многоклеточных в целом формировалась и совершенствовалась система кодирования и реализации морфогенетической информации, без которой они не смогли бы воспроизводиться. Анализ фактов, полученных биологией индивидуального развития, указывает на сетевой и иерархический характер функционирования этой системы, но как она работает – вопрос чрезвычайной сложности, ждущий озарения исследователя, поскольку традиционный подход ответа на него не дает.

Литература

- [1] Заварзин, А.А. Избранные труды. Т.4 / А.А. Заварзин; – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 718 с.

- [2] Фролов, Ю.П. Эквиспиральность вторичной структуры биологических макромолекул / Ю.П. Фролов // Вестник Самарского государственного университета. Естественная серия. 2004. – №4(34). – С. 188-193.
- [3] Уголев, А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций / А.М. Уголев Л.: Наука, 1985. – 544 с.

Поступила в редакцию 25/IX/2006;
в окончательном варианте – 4/X/2006.

ASPECTS OF METAZOA ORIGIN³

© 2006 Yu.P. Frolov⁴

The author's version of Metazoa origin from unicellular eukaryotic organisms is discussed basing on the causality conception.

Paper received 25/IX/2006.
Paper accepted 4/X/2006.

³ Communicated by Dr. Sci. (Biology) Prof. V.G. Podkovkin.

⁴ Frolov Yuriy Pavlovich, Dept. of Biochemistry, Samara State University, Samara, 443011, Russia.