

УДК 575.8

АВТОЛИТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ¹

© 2008 Ю.П. Фролов²

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

Ключевые слова: автолиз, мезодерма, целом, многоклеточные организмы, эволюция.

Введение

Переход биосистем от одноклеточного состояния к многоклеточному породил громадное разнообразие сменяющих друг друга в процессе эволюции форм организмов, которые вышли из Мирового океана на сушу, освоили воздушное пространство, а один из наиболее "продвинутых" видов — человек — начал штурмовать космос. Долгим и драматичным был путь от протобионтов к простейшим, один из видов которых стал прародителем многоклеточных.

После того, как ученые осознали, что многоклеточные организмы произошли от одноклеточных, возник вопрос о путях этого перехода. Во второй половине XIX века каждый из крупных биологов опубликовал свою точку зрения на этот вопрос. К единому мнению они не пришли, и проблема происхождения многоклеточных, по выражению академика А.А. Заварзина, "сошла со сцены, не будучи решенной" [1]. Ученые же занялись другими, "более злободневными" исследованиями.

Проблема происхождения многоклеточных животных (Metazoa), на первый взгляд, кажется чисто академической, однако без решения ее невозможно глубоко осмыслить многие явления, напрямую связанные с практической медициной.

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

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

1. История проблемы

Толчком к созданию многочисленных теорий происхождения Metazoa в большой мере послужили успехи эмбриологии, позволившие сформулировать биогенетический закон, согласно которому онтогенез всякого организма является кратким повторением филогенеза данного вида. Дополнительный материал дала сравнительная зоология.

Эрнст Геккель полагал, что многоклеточные животные развились из шарообразной однослойной колонии одноклеточных простейших — жгутиконосцев (вероятно, флагеллят). Эта колония, названная им бластеей, в процессе эволюции претерпела впячивание (инвагинацию), в результате чего получился двуслойный мешок с широким отверстием. Полость мешка стала кишкой, а отверстие — первичным ртом. Наружный слой клеток (эктодерма) сохранил только локомоторную функцию, а внутренний (энтодерма) только пищеварительную. Этого двуслойного предка многоклеточных Э. Геккель назвал гастреей [2].

Рей Ланкастер предком многоклеточных также считал полую шаровидную колонию, двуслойность которой образовалась в результате деления однослойной стенки на два слоя путем деления ее клеток (деляминации). Первичный рот у такого организма, которого автор назвал планулой, образовался путем прорыва стенки [3].

Илья Ильич Мечников считал, что многоклеточные животные произошли тоже из колонии жгутиконосцев, имевшей более или менее шарообразную форму. Отдельные, сильно нагруженные питательными частицами клетки, сбрасывали свой жгутик, переходили внутрь колонии, где переваривали заглоченные частицы. После этого они вновь возвращались на поверхность колонии для поглощения новых пищевых частиц. В результате образовалось плотное существо, поверхностные клетки которого, снабженные жгутиками, выполняли локомоторную функцию, а внутренние — пищеварительную. Такого предка многоклеточных И.И. Мечников назвал фагоцителлой [4].

Была предложена также оригинальная неколониальная модель происхождения многоклеточных животных (И. Делаж, И. Хаджи и др.).

Модели Э. Геккеля, Р. Ланкастера, И.И. Мечникова пользуются заслуженным признанием, однако у них имеется один недостаток — "немотивированность" процессов превращения колонии в многоклеточный организм. Например, почему шарообразная бластема начинает превращаться в мешковидное двуслойное образование, какие силы вызывают впячивание одной ее половины внутрь? В конечном счете, образующаяся гастрея получает некоторые преимущества в отношении питания колонии, но это произойдет лишь после завершения впячивания, в начале же его никаких преимуществ колония не имеет. Эволюция аванса не дает, отбор совершается по получаемому результату: если он полезен организму, то сохраняется, если вреден — элиминируется. Можно предположить, что гастрея образовалась

случайно, потому что в эволюции помимо каузальности остается место и для случайности. Однако последняя обычно играет роль "бабочки" Лоренца в точках бифуркации, когда система осуществляет выбор между двумя практически равноценными на данный момент альтернативными траекториями своего развития. В этом случае незначительное по силе воздействие (взмах крылышек бабочки) может "склонить чашу весов" в ту или иную сторону. Образование гастреи под такой вариант не подходит.

"Немотивированным" оказывается и поведение клеток, осуществляющих пищеварение у фагоцителлы И.И. Мечникова. Почему флаголлыта, будучи свободноплавающим одноклеточным организмом, осуществляла фагоцитоз, не сбрасывая свой жгутик, а в условиях колонии вдруг стала совершать челночные миграции (внутри-наружу), связанные с дополнительной затратой энергии, при этом сбрасывая жгутик и переходя на амебодную форму движения? В чем заключается изначальная целесообразность этого процесса, поскольку положительная сторона его проявится значительно позднее, когда образуется внутри колонии пищеварительная полость? Случайность не могла запустить такой сложный процесс, а естественный отбор не мог его закрепить "авансом".

2. Автолитическая модель

В основе целесообразности строения и функционирования биосистем, которая нас удивляет, и разумности человеческого поведения лежит один и тот же механизм проб и ошибок с последующим выбором оптимального варианта. Это дает основание исследователю при объяснении различных вопросов эволюции мысленно ставить себя "на место Природы" как разумного субъекта и логически решать за нее встающие проблемы. При использовании сведений из эмбриологии нужно учитывать, что эмбриогенез решает свои задачи и не является беспристрастным "летописцем" филогенеза, пытающимся донести до нас истинную картину становления Metazoa. Предлагаемая модель происхождения многоклеточных животных, как продукт любого ретроспективного исследования, тоже носит предположительный характер, но она учитывает причинно-следственные связи и факторы, обуславливающие эволюционный процесс. Первоначальный вариант автолитической модели был кратко изложен ранее [5].

Ничто не возникает из ничего. Основой для образования колонии, из которой впоследствии сформировался многоклеточный организм, был представитель простейших с богатым набором функций и выполняющих их структур, то есть переход к многоклеточности готовился всей предшествующей эволюцией. Трудно более или менее определенно сказать, что это было за простейшее, но далеко не факт, что оно, как полагают авторы названных выше теорий происхождения многоклеточных, являлось жгутиковым. В ту пору у простейших существовали все формы движения, да и

у современных организмов, включая человека, одновременно обнаруживаются клетки со жгутиком (сперматозоид), ресничками (ресничные клетки верхних дыхательных путей и яйцевода), с амебоидным движением (лейкоциты) и мышечным сокращением (миофибриллы многоклеточных сходны с мионемами простейших).

Некоторые представители функционально "продвинутых" простейших после деления перестали расходиться, оставаясь после деления связанными между собой точечными контактами. Этому могла способствовать, например, повышенная концентрация в окружающей среде ионов кальция, который вызывает клеточную адгезию. Слипание клеток благодаря специфическим молекулам, находящимся на их поверхности, наблюдается, в частности, у амёб слизевика.

В результате адгезии из потомков одной особи образовалась колония (клон), которая по мере деления клеток увеличивалась в размерах. Наиболее обеспеченными пищей были клетки, расположенные на поверхности колонии, поэтому они быстрее делились и позволяли ей поддерживать относительно шарообразную форму. Глубже расположенные клетки получали меньше пищи, которая поступала к ним по межклеточным промежуткам в виде более мелких прокариот, растворенных в воде веществ, не до конца переваренных наружными клетками отходов. После достижения колонией определенного размера внутри нее оказывались "замурованными" клетки, до которых не доходила пища и кислород. К тому же они находились в условиях отравления продуктами собственного обмена веществ.

Таким образом, дальнейшее увеличение размера колонии вошло в противоречие с механизмом обеспечения клеток необходимыми условиями существования. Возможны разные способы выхода из этого тупика. Тот путь, по которому пошли предки современных высших животных, заключался в следующем. Голодающие, страдающие от недостатка кислорода и избытка отравляющих веществ клетки стали подвергаться автолизу (аутолизу), то есть самоперевариванию под действием собственных гидролитических ферментов. Низкомолекулярные продукты гидролиза путем диффузии и пиноцитоза, а фрагменты аутолизируемых клеток — путем фагоцитоза поступали внутрь еще живых клеток, продляя на некоторое время их существование.

По мере роста колонии область в ее центре, где происходил автолиз, расширялась и заполнялась гидролитическими ферментами, выходящими из погибших клеток (см. рисунок). Наступил момент, когда при ухудшении условий наружного питания стенка колонии утончилась, и произошел ее прорыв ("прободение").

Это событие оказалось ключевым в дальнейшей судьбе колонии. Через образовавшееся отверстие из окружающей среды внутрь колонии стали проникать одноклеточные организмы, которые поглощались ее клетками. В большой мере этому процессу способствовали скопившиеся здесь гидролитические ферменты, а также ферменты самих поглощаемых клеток. Так внут-

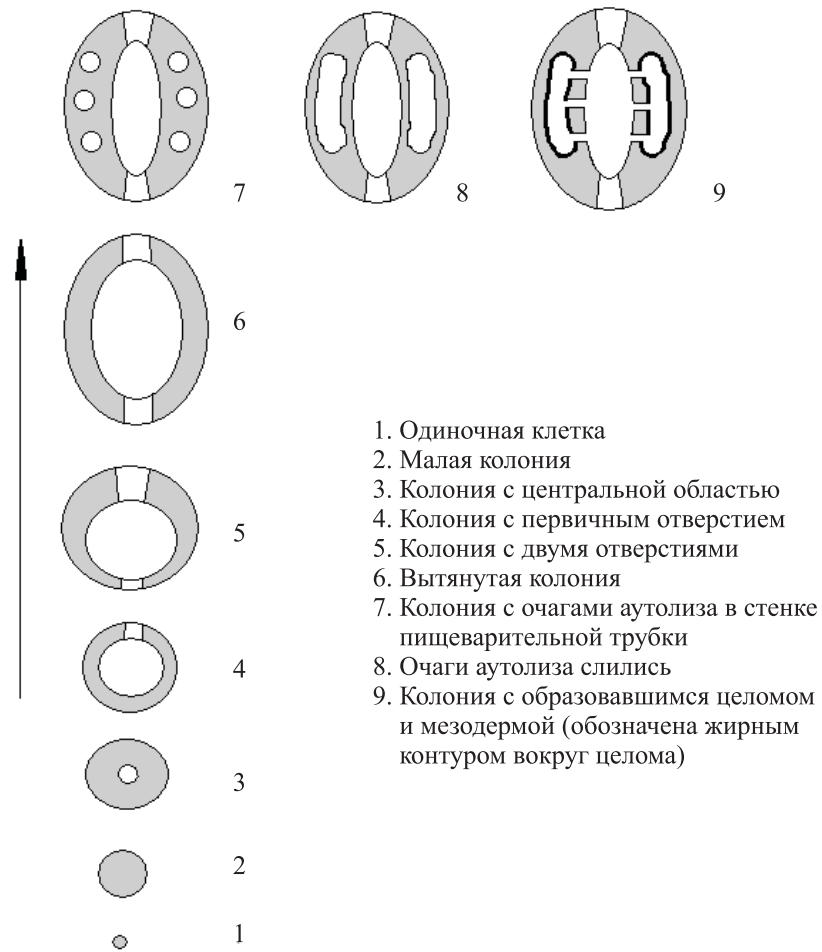


Рисунок. Схема аутолитической модели происхождения Metazoa

ри колонии появилась гастральная полость, способная переваривать пищу экзогенного (поступающую извне) происхождения. В переваривании пищи принимали участие все основные типы пищеварения — полостное (внеклеточное), внутриклеточное и, возможно, мембранное (с участием ферментов, находящихся на клеточной мембране). Как утверждает известный специалист в области трофологии академик А.М. Уголев, каждый из этих типов пищеварения встречается на всех уровнях эволюционной лестницы. Преобладание одного из типов пищеварения зависит от условий. Так, полостное пищеварение возможно в случае, если отсутствует утечка в окружающее пространство выделившихся из клеток ферментов. Поэтому наружные клетки колонии используют внутриклеточное пищеварение, а в гастральной полости более эффективным является полостное.

Через образовавшееся отверстие помимо пищи внутрь полости стал поступать кислород, а из нее стали удаляться токсичные продукты обмена веществ. Все это способствовало быстрому делению клеток, прилегающих к гастральной полости, особенно расположенных ближе к отверстию. Удаленным от него клеткам пищи доставалось меньше (она, в первую очередь, перехватывалась ближе расположенными), а в противоположном от отверстия конце полости, особенно у крупных колоний, они вообще голодали и подвергались автолизу. Этот участок стенки истончался и прорывался, благодаря чему появлялось еще одно отверстие, через которое внутрь колонии стало поступать дополнительное количество пищи. В связи с этим наметилась некоторая тенденция к более быстрому росту колонии в продольном направлении (вдоль оси симметрии), при котором увеличивалось число поверхностных клеток, поглощающих пищу (в расчете на единицу массы колонии). После образования двух отверстий и вытягивания колонии в продольном направлении первоначально мешковидная гастральная полость превратилась в пищеварительную трубку, которая явилась основой для образования в будущем развитой пищеварительной системы.

Улучшившиеся условия обеспечения колонии пищей, особенно со стороны пищеварительной трубки, вели к увеличению толщины ее стенки. Однако, несмотря на поступление продуктов питания в колонию с двух сторон (снаружи и изнутри) в толще стенки стали вторично появляться очаги, куда поступало недостаточное количество пищи. В них начался автолиз, и образовались небольшие полости. Затем эти полости слились, и вокруг пищеварительной трубки появилось заполненное ферментами пространство. Вероятно, действие с двух сторон пищеварительных соков способствовало изъязвлению стенки пищеварительной трубки и образованию в некоторых местах "прободений". Во вновь образованные отверстия из пищеварительной трубки в зону автолиза стали поступать питательные гидролизаты и кислород и удаляться из нее накопившиеся вредные продукты. Эти процессы интенсифицировались благодаря сократительной работе клеток, которые попеременно выдавливали из новой полости в пищеварительную трубку ненужные продукты обмена, а затем засасывали из нее питательные ве-

щества и растворенный кислород. Так между наружным слоем клеток колонии и пищеварительной трубкой образовалась вторичная полость тела (целом), ограниченная клетками, представляющими средний слой — мезодерму. Ее клетки, особенно прилегающие к пищеварительной трубке, в отличие от клеток наружного и внутреннего слоев, которые выполняли вполне определенные функции (защитную, локомоторную, пищеварительную), находились в "привилегированном" положении, поскольку получали готовые питательные вещества (гидролизаты) и кислород, а в функциональном отношении для колонии являлись балластом. Они и послужили основным материалом для образования специализированных клеток, из которых впоследствии сформировались многие внутренние органы многоклеточного животного. Целом поддерживал биохимическое постоянство внутренней среды организма, в который превратилась колония, выполнял опорную, трофическую, выделительную, половую, дыхательную и другие функции. Позднее сформировались сердечно-сосудистая, мочеполовая, дыхательная и пищеварительная системы. Все они, за исключением сердечно-сосудистой системы, имеют непосредственный выход во внешнюю среду. У дыхательной и сердечно-сосудистой систем сохранился ритмический (сокращение—расслабление) режим работы, наиболее четко проявляющийся у наземных позвоночных. Движение пищи в пищеварительной трубке приобрело одностороннюю направленность. В связи с высокой эффективностью полостного пищеварения наружный слой колонии утратил свою пищеварительную функцию.

Поскольку основное направление эволюции Metazoa определялось процессом автолиза, предлагаемая модель названа автолитической (аутолитической).

Кроме рассмотренного магистрального направления эволюции многоклеточных животных реализовались и альтернативные тупиковые пути. Прimitивное малоподвижное животное трихоплакс представляет собой тонкую пластинку, не более 4 мм в поперечнике. Пищеварение как внутриклеточное, так и наружное, с участием пищеварительного секрета клеток брюшного эпителия. Плоская форма тела позволяет избежать проблемы со снабжением клеток пищей, но одновременно делает невозможным формирование крупного организма со сложным строением и хорошей системой управления. Губки решили проблему снабжения своих клеток пищей с помощью интенсивной фильтрации воды через многочисленные поры и каналы, пронизывающие тело, которая исключает реализацию полостного пищеварения (оно у губок внутриклеточное). Органическая привязанность губок к воде делает невозможным их выход на сушу. Образ жизни губок — неподвижный, характерный для примитивных организмов. У трихоплакса и губок примитивной организации соответствует и крайне низкое разнообразие специализированных клеток. На стадии двухслойного мешка "застряла" гидра — представитель магистрального пути эволюции, ведущая "оседлый" образ жизни.

Наличие замкнутой сосудистой системы устраняет жесткую зависимость

представителей магистрального пути развития многоклеточных от водной среды, дает им потенциальную возможность выхода на сушу, а также обеспечивает своим клеткам благоприятные условия жизни и дальнейшего совершенствования. Последнее достигается появлением большого разнообразия специализированных клеток. Элементарной базой высокоразвитых простейших, от которых произошли многоклеточные, были органоиды, структуры, построенные из биомакромолекул, и сами макромолекулы. Элементарной базой многоклеточных стали специализированные клетки. Естественно возникает вопрос: как они образовались? Авторы неколонизальной модели происхождения многоклеточных (И. Делаж, И. Хаджи и др.), которые упоминались выше, решали эту проблему просто. Многоядерная инфузория одномоментно делилась на множество связанных между собой клеток, в каждую из которых кроме ядра попадали те или иные специализированные участки цитоплазмы. Фантастичность такого процесса появления специализированных клеток, названного целлюляризацией, вряд ли вызывает сомнение.

Скорее всего, процесс неравноценного деления простейшего был, растянут во времени. Подобно клетке, которая может произойти только от клетки, все внутренние структуры в материнской клетке могут удвоиться, если в исходной дочерней клетке имелся полный набор их. Они выполняют роль индукторов для молекул ДНК. Так реализуется принцип положительной обратной связи. При делении клетки структуры, представленные большим числом экземпляров (рибосомы, митохондрии, мембраны и др.), вероятнее всего попадут в обе дочерние клетки. Те же структуры, которые представлены очень малым количеством экземпляров, могут распределиться неравномерно, и в одну из клеток не попасть (аналогичная ситуация может случиться и при распределении хромосом). Такая клетка, лишившись одной из структур (индуктора), не может ее образовывать, и в условиях одиночного существования обречена на гибель. Другое дело — многоклеточный организм, в котором такая "обделенная" клетка, даже лишившаяся ядра (подобно эритроциту млекопитающих), не погибнет, так как отсутствие структуры будет компенсировано недостающими продуктами, вырабатываемыми в клетках, имеющих эту структуру. Клетка, лишившаяся некоторой структуры, имеет возможность освободившиеся ресурсы (вещества и энергию) направить на большее развитие оставшихся структур и функций. Так начинается специализация клетки. Через ряд последующих неравноценных делений она может углубиться и породить большое число узкоспециализированных клеток за счет потери ими нескольких структур. По некоторым данным в организме позвоночного животного имеется несколько сотен типов клеток, из которых построены органы, специализированные на выполнение различных функций. Наряду с узкоспециализированными клетками существуют и тотипотентные (стволовые) клетки.

Заключение

Преимущества совместного существования одноклеточных организмов в составе колонии могут реализоваться лишь при условии свободного контакта каждого из них с благоприятной окружающей средой. Для этого в сообществе клеток должна быть определенная инфраструктура, способная подвести к ним продукты питания, кислород и удалить вредные вещества. Поскольку первоначально это условие не было соблюдено, внутри многоклеточного сообщества возникли очаги голодания и самоотравления клеток, происходил их автолиз, который на ранней стадии Metazoa выполнял роль формообразующего фактора. В процессе эволюции инфраструктура, обеспечившая "комфортные" условия для каждой клетки, была создана, а с ней возникло множество взаимосвязанных органов. Исследование эволюции различных систем Metazoa с учетом движущих сил и причинно-следственных взаимоотношений представляет собой интереснейшую область биологического знания. Рассмотренная автолитическая модель является лишь попыткой представить предполагаемую картину начального периода эволюции Metazoa, когда были сформированы эктодерма, энтодерма, мезодерма и целом.

Литература

- [1] Заварзин, А.А. Избранные труды. Т. 4 / А.А. Заварзин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 718 с.
- [2] Haeckel, E. Studien zur Gasteatheorie / E. Haeckel. – Jena: H. Duhft, 1877. – P. 1–270.
- [3] Lankasret, Ray E. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom / Ray E. Lankaster // Quart. Journ. of micr. sc., n.s. – 1877. – V. 17. – P. 399–454.
- [4] Metshnikoff, E. Spongiologische Studien / E. Metshnikoff // Zeitschr. f. wiss. Zool. – 1879. – Bd. 32. – S. 349–387 (цит. по [1]).
- [5] Фролов, Ю.П. Некоторые аспекты происхождения Metazoa / Ю.П. Фролов // Вестник Самарского государственного университета. Естественнонаучная серия. – 2006. – №7(47). – С. 241–248.

Поступила в редакцию 15/IV/2008;
в окончательном варианте — 15/IV/2008.

AUTOLITIC MODEL OF METAZOA ORIGIN³

© 2008 Yu.P. Frolov⁴

In the paper the author's version of Metazoa origin from unicellular eukaryotic organisms basing on the causality conception is considered.

Keywords: *автолиз, мезодерма, целом, многоклеточные организмы, эволюция.*

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

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