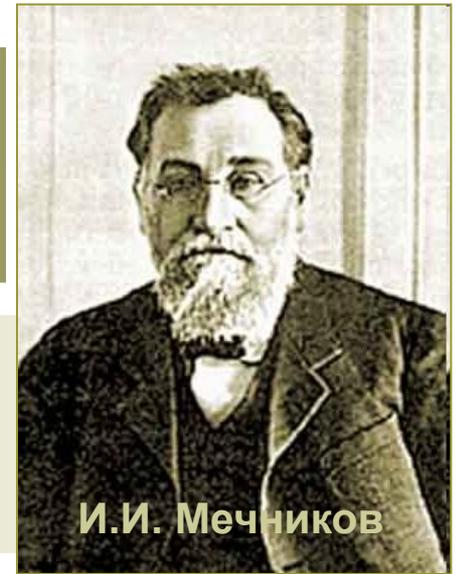




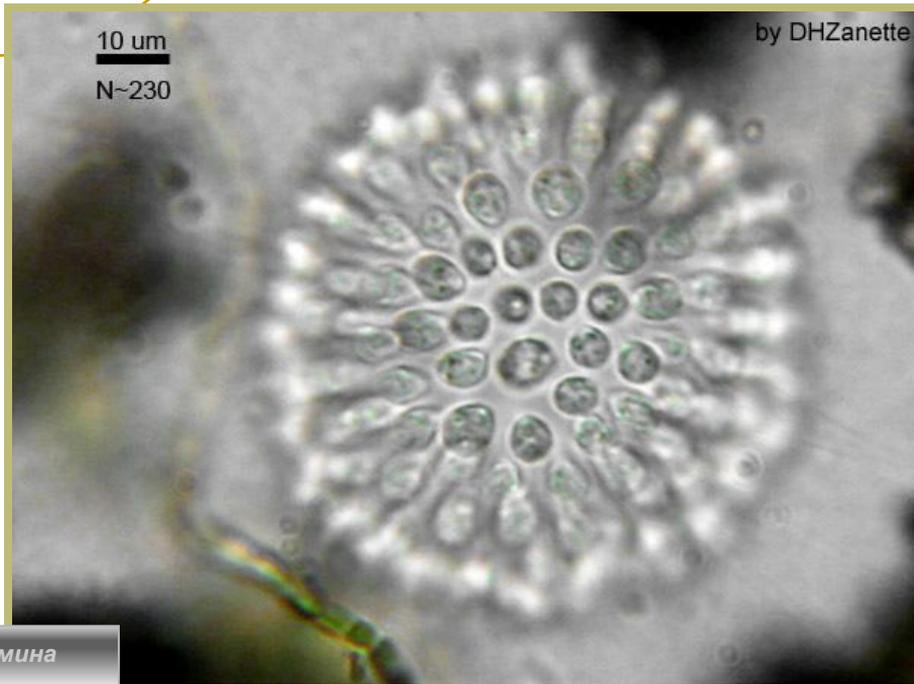
А.О. Ковалевский

# Эволюционная эмбриология

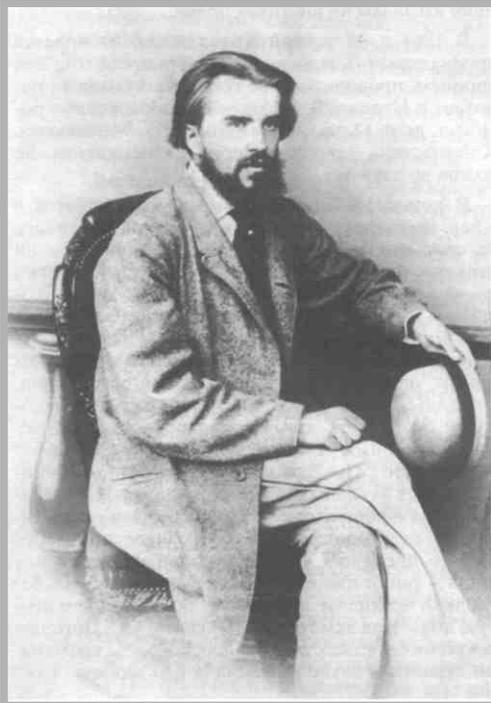


И.И. Мечников

*Sphaeroeca*, a colony of choanoflagellates (аprox. 230 individuals)



Памятник Мечникову напротив Пастеровского института в Харькове



Основы эволюционной эмбриологии были заложены **Александром Онуфриевичем Ковалевским** (1840-1901) и **Ильей Ильичем Мечниковым** (1845-1916).

**А.О. Ковалевский** - выдающийся зоолог, был *профессором зоологии в Казанском, Киевском и Новороссийском университетах; гистологии - в Петербургском университете; директором - Севастопольской зоологической станции.*

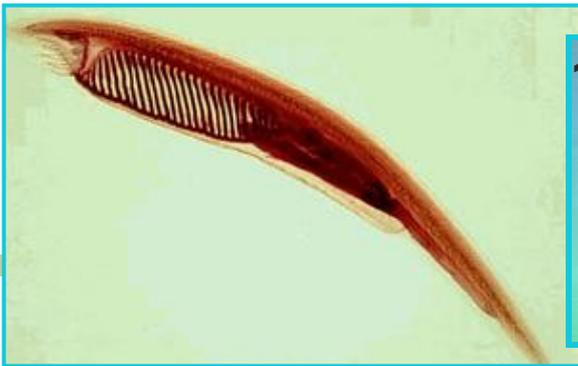
За работу "Embryologische Studien an Wurmern und Arthropoden" ("Mem. de l'Ac. Imp. d. Sciences de S. Petersb.", 1871) награжден Бэрвской премией Академии Наук.

Исследования, произведенные им в 60-х годах, впервые установили учение о зародышевых пластах у беспозвоночных.

С 1897 года - был одним из редакторов отдела биол. наук в 82-томном «Энциклопедическом словаре» Брокгауза - Ефрона.

*В настоящее время живы 16 его прямых потомков со степенью родства от правнука до прапра-правнука, среди них - Вера Борисовна Ковалевская, др. ист. н., автор - «Конь и всадник» (цит. по С.И. ФОКИН, АКАДЕМИК КОВАЛЕВСКИЙ И ЕГО ПОТОМКИ, ВЕСТНИК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК, 2002, 72(5): 415-421).*

Нет почти ни одной крупной группы беспозвоночных, в изучении которой исследования А.О. Ковалевского не сыграли бы весьма существенной роли.



# 1. Ланцетник — «живая упрощенная схема хордового животного» (Фото с сайта [comenius.susqu.edu](http://comenius.susqu.edu))

(был впервые описан П.С. Палласом (1774), принявшим его за моллюска - *Limax lanceolatus*, то есть «слизень ланцетовидный»).

«Международная группа ученых сообщила о прочтении генома ланцетника. Сравнение генома этого примитивного представителя типа хордовых с геномами других животных подтвердило гипотезу, согласно которой на заре эволюции позвоночных одна за другой произошли две полногеномные дупликации, что привело к учетверению всего генома. Резко возросшая избыточность генома открыла небывалые возможности для эволюционного «творчества»».

(Геном ланцетника помог раскрыть секрет эволюционного успеха позвоночных

23.06.08 | Генетика, Эволюция, Александр Марков

<http://elementy.ru/news/430759>)

- *Первая эмбриологическая работа А.О. Ковалевского (магистерская диссертация, 1865 г.) была посвящена развитию ланцетника. Ему удалось показать, что это низшее хордовое животное начинает развиваться по типу беспозвоночных, а именно **кишечнополостных**, и лишь позднее приобретает признаки позвоночного. Изучение онтогенеза ланцетника и асцидий позволило А.О. Ковалевскому перекинуть мост над пропастью, которая по мнению его современников разделяла позвоночных и беспозвоночных.*



**Пескоройка** — личинка миноги — представляет собой, как и ланцетник, «живую упрощенную схему типичного хордового». Она не сосет кровь у рыб, как многие взрослые миноги, а фильтрует воду через жаберные щели, как ланцетник (Фото с сайта [www.briancoad.com](http://www.briancoad.com))

- «По своему строению ланцетник удивительно похож на ранние стадии эмбрионального развития позвоночных, как было показано еще в середине XIX века эмбриологом А.О. Ковалевским. Как и у зародышей позвоночных, у ланцетника есть спинная струна — хорда, спинная нервная трубка, жаберные дуги, сердце на брюшной стороне тела и другие характерные признаки, доказывающие его родство с позвоночными».
- «Тип хордовых делится на три подтипа: **головохордовые** (единственным представителем которых является ланцетник), **оболочники** (асцидии, сальпы, аппендикулярии) и **позвоночные**. Родственные связи этих трех подтипов до сих пор оставались не совсем ясными.
- Одни эксперты считали, что ланцетник ближе к позвоночным, чем оболочники, другие отстаивали противоположную точку зрения, согласно которой ближайшими родственниками позвоночных являются оболочники».



Отпечаток примитивного хордового *Yunnanozoon* из раннекембрийских отложений Китая  
(Изображение с сайта [palaeo-electronica.org](http://palaeo-electronica.org))

- «Впрочем, по поводу того, что примерно представлял из себя общий предок хордовых, особых разногласий нет уже со времен А.О. Ковалевского. Это было червеобразное животное с хордой, спинной нервной трубкой и жаберными щелями, сходное по своему строению с ланцетником, личинками оболочников и пескоройками — личинками миног.
- Выводы сравнительной анатомии и эмбриологии подкрепляются палеонтологическими данными: отпечатки существ, похожих на ланцетника, обнаружены в отложениях ранне- и среднекембрийского возраста. Как раз в это время и должны были жить примитивные хордовые, близкие к общему предку трех современных подтипов.
- В последние десятилетия для выяснения спорных вопросов происхождения и ранней эволюции хордовых активно привлекаются молекулярно-генетические данные».

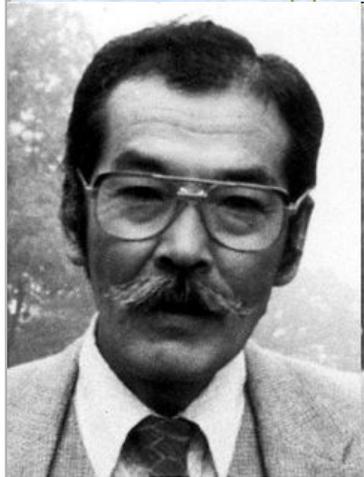
- «Эволюционные деревья постепенно становились всё более точными, степень неопределенности неуклонно снижалась. Однако для того, чтобы окончательно решить ряд ключевых вопросов, не хватало генома ланцетника. **И вот наконец он прочтен, о чём сообщила** в последнем номере журнала *Nature* большая группа ученых из США, Великобритании, Японии, Испании и Швейцарии (Nicholas H. Putnam et al. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype // *Nature*. 2008. V. 453. P. 1064–1071).
- **2. Ланцетники разнообразны, люди одинаковы**
- ДНК для анализа взяли у одного-единственного ланцетника мужского пола, выловленного в 2003 году в заливе Тампа (Флорида). Размер генома ланцетника — **520 млн. пар нуклеотидов (примерно в 6 раз меньше, чем у человека)**; в нём содержится приблизительно **21 900** белок-кодирующих генов (у человека — около **25 000**); мобильные генетические элементы составляют 30% генома (у человека — свыше 50%).
- Ланцетники, как выяснилось, характеризуются рекордно высоким уровнем генетического полиморфизма. Гомологичные (парные) хромосомы, которые изученный ланцетник получил от отца и матери, различаются по своим нуклеотидным последовательностям в среднем на 3.7% ... Получается, что родители этого ланцетника генетически отличались друг от друга втрое сильнее, чем человек от шимпанзе, и в десятки раз сильнее, чем ... представители разных человеческих рас ...
- Высокий полиморфизм ... объясняется тем, что численность популяции, к которой принадлежал исследованный ланцетник, оставалась очень высокой (миллионы особей) в течение долгого времени.»



*Актиния и дрозософила использованы в качестве внешних групп. Относительная длина ветвей отражает количество аминокислотных замен, произошедших в данной эволюционной линии. Рис. из обсуждаемой статьи в Nature.*

- «3. Эволюционное древо вторичноротых...
- Прочтенный геном ланцетника сыграл роль последнего недостающего фрагмента в сложной головоломке родственных отношений вторичноротых... (... хордовых, полухордовых и иглокожих). До его прочтения эволюционное древо вторичноротых еще сохраняло некоторую долю неопределенности...
- Авторы использовали для построения древа **1090** генов, общих для всех групп животных, — больше просто некуда. И древо получилось чрезвычайно устойчивым (каждая точка ветвления имеет очень высокую «статистическую поддержку»). Поэтому можно уверенно сказать, что древо, показанное на рисунке, уже не будет в дальнейшем меняться. Это окончательное эволюционное древо вторичноротых, показывающее (даже страшно вымолвить!) **ИСТИННЫЙ** ход их эволюции».

- «Это дерево читатели могут сравнить с деревом, полученным недавно другим коллективом исследователей на основе 150 генов (см.: Новые данные позволили уточнить родословную животного царства, «Элементы», 10.04.2008) ...
- Эволюционные деревья вторичноротых, построенные до и после прочтения генома ланцетника, **абсолютно одинаковы**.
- **Что же дал геном ланцетника?** Он изменил **степень нашей уверенности** в правильности этой эволюционной реконструкции.
- Раньше она была только одним из возможных вариантов, пусть и наиболее вероятным. Сейчас это уже ... установленный факт».
- **4. Каждого гена — по две пары**



Эволюционное древо вторичноротых ... — не единственная гипотеза, которая после прочтения генома ланцетника перестала быть гипотезой и превратилась в установленный факт.

Еще в **1970** году **Сусуму Оно** (Susumu Ohno 1928-2000) предположил, что на **ранних этапах эволюции хордовых их геном подвергся одной или двум дупликациям**. В результате избыточность генома резко возросла, «**лишние**» гены получили возможность эволюционировать в новых направлениях, и это открыло позвоночным путь к созданию новых разнообразных и сложных адаптаций.

- Гипотеза **Оно** сначала основывалась на весьма скудных фактах... К настоящему времени она стала практически общепризнанной, но не хватало окончательного, решающего доказательства...».

- **5. Куда делись лишние гены?**
- «Удвоение генома — не уникальный случай в истории жизни. ... 350 млн лет назад у предков костистых рыб; 40 млн лет ... в одной из групп лягушек. Обычно ... большинство «лишних» генов ... теряется, и лишь некоторым ... находится ... новое применение.
- **До тех пор, пока два гена-паралога не начнут выполнять ... разные функции, естественный отбор не может воспрепятствовать мутационной поломке или ... утрате одного из них.**
- ... список из 8437 генов, которые имелись у общего предка хордовых и сохранились ... у некоторых современных позвоночных. Все ... «учетверились», но большая часть ... паралогов была ... утрачена.
- **Сохранились паралоги примерно у 20-25% генов.**
- **Среди этих генов ... резко повышена доля ... участвующих**
  - (1) в регуляции транскрипции...
  - (2) в деятельности нервной системы,
  - (3) в регуляции эмбрионального развития,
  - (4) в передаче разнообразных сигналов.
- Это ... не случайный «выбор»; он согласуется с идеей о том, что геномные дубликации у предков позвоночных стали важной предпосылкой для последующей эволюции по пути усложнения».





Вернемся в 19 век. Христиан Иванович Пандер (1794-1865) и К. М. Бэр разработали теорию зародышевых листков для позвоночных (Дарвин считал Пандера своим предшественником). А.О. Ковалевский и И.И. Мечников доказали, что слоям, из которых состоят зародыши позвоночных, вполне **ГОМОЛОГИЧНЫ** соответствующие образования эмбрионов беспозвоночных.

- **Илья Ильич Мечников** (1845-1916) (из рода Милеску-Спафария: Спэтару [молд.] «имеющий меч») — один из основоположников эволюционной эмбриологии, создатель сравнительной патологии воспаления, **фагоцитарной теории иммунитета**, основатель научной геронтологии, **лауреат Нобелевской премии в области физиологии и медицины (фагоцитарная теория иммунитета) совместно с Паулем Эрлихом (1908)**.
- «Восьмидесятые годы 19-ого столетия были отмечены замечательными открытиями, подготовившими начало бурного развития микробиологии. И если мысленно вернуться в те времена, ... то встретим там фигуры, хорошо известные каждому человеку: Чарльз Дарвин, Луи Пастер, Роберт Кох, Пауль Эрлик, Илья Мечников. Направления научной и практической деятельности, которые основали эти выдающиеся ученые, со временем превратились в могучие потоки отдельных научных дисциплин» (цит. по Нобелевский лауреат И.И. Мечников (1845-1916). О. Быцань <http://www.health-ua.com>).



Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова



Тут работали и Мечников, и Гамалея, и, конечно, Бардах. Н.Ф. Гамалея записал в журнале: **«Бардах Яков изъявил желание быть привитым первым!»**

<http://albir.livejournal.com/319758.html>

**И.И. Мечников** - почётный член Петербургской АН (1902). Окончил Харьковский университет (1864), специализировался в Германии у **Р. Лейкарта** и **К. Зибольда**, изучал эмбриологию беспозвоночных животных в Италии. Защитил магистерскую (1867) и докторскую (1868) диссертации в Петербургском университете. Профессор Новороссийского университета в Одессе (1870—1882).

«Двадцатипятилетний профессор вскоре завоевал репутацию выдающегося лектора... Однако слава его среди студенчества и широких научных кругов вызывала недружелюбное отношение и зависть у реакционно настроенной профессуры и представителей администрации Новороссийского университета. Условия для работы молодого специалиста были невыносимыми, и в 1882 году он вынужден был подать прошение об отставке...».

Выйдя в отставку, И.И. Мечников организовал в Одессе частную лабораторию (в доме **Николая Федоровича Гамалея, 1859-1949**), затем (1886, совместно с **Н.Ф. Гамалеем**) первую русскую бактериологическую станцию для борьбы с инфекционными заболеваниями.



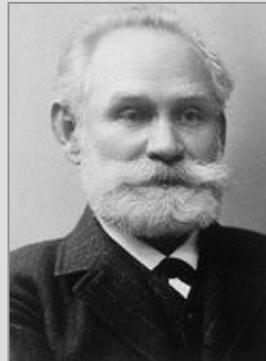
Пастеровский Институт в Париже  
(<http://www.iemrams.spb.ru/russian/pasteur-r.htm>  
)



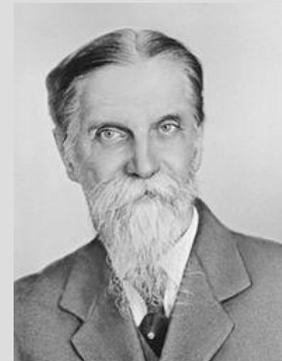
■ В 1887 покинул Россию и переехал в Париж, где ему была предоставлена лаборатория в созданном Луи Пастером институте.

С 1905 — вице-президент этого института. Проживая до конца жизни в Париже, он не порывал связи с Россией; систематически переписывался с **К.А. Тимирязевым, И.М. Сеченовым, И.П. Павловым, Н.А. Умовым, Д.И. Менделеевым** и др.

Научные труды Мечникова относятся к ряду областей биологии и медицины. В том числе он предложил оригинальную теорию происхождения многоклеточных животных - **теорию фагоцителлы.**



И.П. Павлов



К.А. Тимирязев

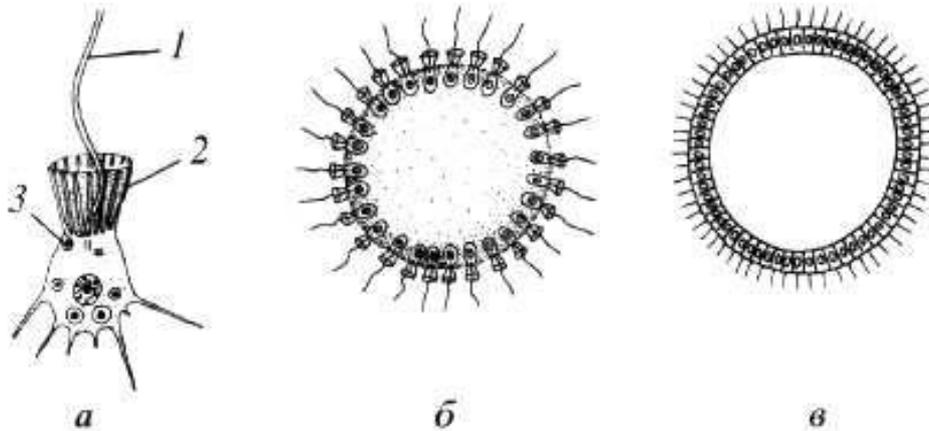


И.М. Сеченов

■ На сходство хоанофлагеллят и хоаноцитов губок обратил внимание еще в **1841** году французский ученый **Феликс Дьердин (Felix Dujardin)** (1801-1860) – автор теории синзооспоры ... Среди колоний есть даже такие, у которых наружные клетки имеют воротнички и жгутики, а внутренние - амебоидные.

## Происхождение многоклеточных организмов

<http://biotriton.narod.ru/text/mnogokl.htm>



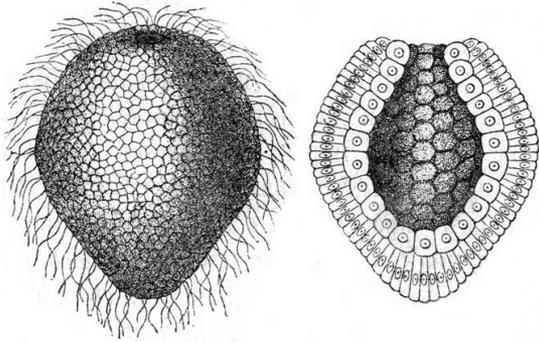
**Рис. 5.** Происхождение многоклеточных животных: *а* – организация воротничковых жгутиконосцев *Choanoflagellata*, *б* – колония воротничковых жгутиконосцев – возможный предок *Metazoa*, *в* – бластулообразная личинка современных многоклеточных, рекапитулирующая организацию предка *Metazoa*. Обозначения: 1 – жгутик, 2 – воротничок, 3 – формирование пищеварительной вакуоли.

(цит. по В.В.Малахов ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭУКАРИОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2003, № 6, с. 25-32

<http://macroevolution.narod.ru/malahov2003.htm>)

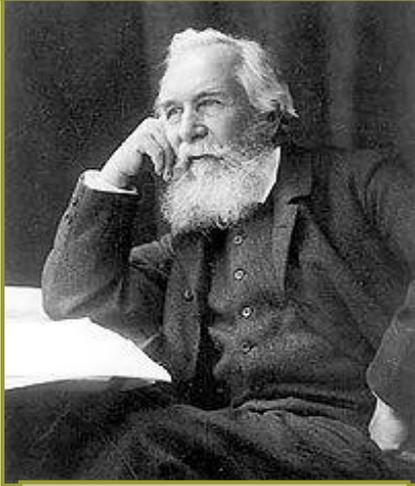
Теория гастреи.  
Теория фагоцителлы.  
Теория синзооспоры.  
Теория целлюляризации.

«В отличие от растительных организмов, где многоклеточность возникала несколько раз, происхождение многоклеточных животных, по-видимому, связано только с одной группой фаготрофных протистов, а именно - с воротничковыми жгутиконосцами *Choanoflagellata*. Таким образом, царство многоклеточных животных с высокой степенью вероятности - монофилетическое, а сами *Metazoa* являются настоящим таксоном.» (цит. по В.В. Малахов, 2003)



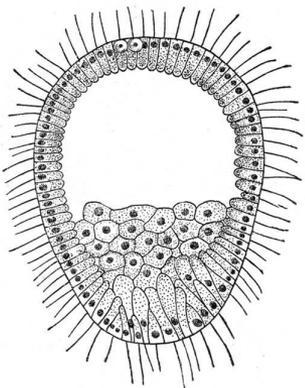
## **Теория гастреи (1874) Эрнста Геккеля (1834-1919, Германия)**

Геккель утверждал, что общий предок всех многоклеточных животных походил на однослойный зародыш — бластулу — и представлял собой колониальных протистов с шарообразными колониями. В ходе дальнейшей эволюции передняя стенка этого однослойного образования впячивалась внутрь, и таким образом возник аналог двухслойного зародыша (гастрюлы) — гастрея. Рот гастреи находился на переднем конце, и пища "сама заплывала" в кишечник.



Эрнст Геккель

- **Теория фагоцителлы И.И. Мечникова**
- **Мечников**, проанализировав процесс образования гастрюлы у низших многоклеточных, пришел к выводу, что **гастрюляция путем впячивания — позднее эволюционное образование**; он разработал теорию фагоцителлы - первичный колониальный организм (аналог бластулы) переходил к двухслойному состоянию путем перемещения клеток, захвативших пищу вглубь колонии, где они теряли жгутик ... Рот сформировался, как просвет между клетками наружного слоя, ведущий во внутреннюю паренхиму. Располагался он, в отличие от гастреи на заднем конце тела ... **Когда рта еще не было, осевшая на дно фагоцителла "превратилась" в трихоплакса. После появления рта, но до появления кишечника при переходе к ползанию возникли ... турбеллярии.** Рот у них сместился на брюхо, и они стали двустороннесимметричными. После появления кишечника часть потомков фагоцителлы перешли к сидячему образу жизни на дне - они превратились в кишечнополостных.





Личинка губки *Haliclona* sp. в момент прикрепления к субстрату. Ю.И. Мухина, А.И. Раилкин, Н.Г. Гагаринова, С.З. Чикадзе, С.М. Ефремова  
 БиНИИ СПбГУ, лаборатория морских исследований, лаборатория онтогенеза, Санкт-Петербург  
[www.aqualogo.ru/book2007-3](http://www.aqualogo.ru/book2007-3)

- **Теория синзооспоры** Феликса Дьердина
- Согласно данной теории многоклеточные произошли от колониальных протистов, но не от колонии «взрослых» клеток, а от колонии их расселительных зооспор.

У протистов встречаются клетки, сильно увеличенные за счет запасания питательных веществ - как яйцеклетка у животных. Часто такие клетки делятся несколько раз подряд - это похоже на дробление. Таким способом образуются у протистов одноклеточные мелкие расселительные стадии - зооспоры.

**У колониальных протистов зооспоры могут оставаться все вместе, образуя колонию - синзооспору.** В процессе эволюции могла произойти неотения и утратиться взрослая ... стадия. Таким образом бластула - это синзооспора, семья зооспор.

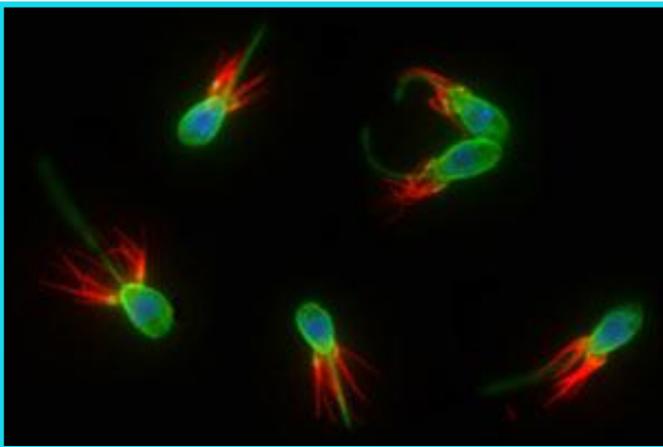
**Отличия от теорий фагоцителлы и гастреи:**

Считается, что никогда не существовало однослойного шарообразного предка.

У всех многоклеточных бластулы не питаются, как и образующиеся из них паренхимулы. ... У древних многоклеточных такие стадии тоже не были взрослыми организмами ...

- Сидячий образ жизни примитивных взрослых многоклеточных.





*Monosiga brevicollis* —  
воротничковые  
жгутиконосцы,  
одноклеточные существа,  
наиболее близкие к  
многоклеточным животным;  
их геном наконец  
расшифрован (Фото с сайта  
[www.universityofcalifornia.edu](http://www.universityofcalifornia.edu))

## Расшифрован геном хоанофлагеллят — ближайших одноклеточных родичей всех многоклеточных животных

(18.02.08 | Генетика, Эволюция, Елена Наймарк  
<http://elementy.ru:80/news/430678>)

В ядерном геноме одноклеточных жгутиконосцев  
обнаружились белки (гены, кодирующие белки\*),  
сочетание которых свойственно в основном  
многоклеточным животным.

Среди них **кадхерины**, отвечающие за деление  
клеток, их слипание и морфогенез тканей.

Кроме них ученые выявили у жгутиконосцев  
домены **иммуноглобулинов, интегрина,  
коллагена**, так или иначе вовлеченные в процесс  
распознавания соседних клеток и органических  
молекул.

Ясно, что у одноклеточного предка  
хоанофлагеллят и многоклеточных все эти белки  
уже имелись.

Переход к многоклеточности осуществлялся  
не путем образования новых, интегрирующих  
клетки белков, а путем освоения новых функций  
уже имевшимися белками.

Спасибо за внимание

**Единственный недостаток хоанофлагеллят, как предков  
многоклеточных, состоит в том, что до сих пор у них достоверно  
известен только один способ размножения - деление пополам.**