

Лекция 17. Общий обзор системы беспозвоночных животных.

К низшим Metazoa принадлежат четыре типа: Placozoa, Spongia, Coelenterata и Stenophora. Из них губки находятся на гораздо более низком уровне развития, о чем, прежде всего, свидетельствует отсутствие у них настоящих тканей, а также нервной системы. Кроме того, губки существенно отличаются от других Metazoa «извращением» положения зародышевых листков. В связи с этим следует считать, что Spongia отделились от общего ствола Metazoa чрезвычайно рано, вероятно еще на уровне фагоцителлы – гипотетического организма, который, по мнению И. И. Мечникова, был общим предком всех многоклеточных животных. Таким образом, губки составляют среди Metazoa особый ярус – надраздел Parazoa, противопоставляемый всем остальным многоклеточным – надразделу Eumetazoa. Coelenterata и Stenophora образуют следующий ярус – раздел Radiata. Общность особенностей строения позволяет эти два типа именовать Radiata или Diploblastica. Характеризуются они тем, что тело их состоит из производных двух зародышевых листков – эктодермы и энтодермы, которые даже у взрослых животных сохраняют свою обособленность и характерное расположение. По плану строения они сходные гастролой и обладают радиальной симметрией. Можно предположить, что первичные Coelenterata произошли от фагоцителлы, причем Stenophora сохранили древний способ движения – плавание посредством ресничного аппарата, а Coelenterata перешли к сидячему образу жизни. В обоих случаях сохранилась первобытная радиальная симметрия тела.

Все вышестоящие Eumetazoa в отличие от Radiata характеризуются билатеральной симметрией тела и объединяются в раздел Bilateria. Другое их название Triploblastica, так как тело их формируется в онтогенезе из трех зародышевых листков – *эктодермы, энтодермы и мезодермы*.

Ни губки, ни кишечнополостные не дали начала новым типам животных. По-видимому, Bilateria произошли независимо от тех и других, непосредственно от фагоцителлообразных предков, перешедших к ползающему образу жизни, вызвавшему появление билатеральной симметрии. Наиболее примитивные Bilateria в мире животных представлены свободноживущими плоскими червями – Plathelminthes, именно классом ресничных червей Turbellaria. Среди ресничных червей наиболее примитивные представители – отряд бескишечных Acoela. По принципу организации, а для них характерна центральная масса клеток пищеварительной паренхимы (фагоцитобласт), бескишечные турбеллярии напоминают еще фагоцителлообразных прародителей Metazoa.

Низшие Bilateria, в первую очередь плоские черви (тип Plathelminthes), составляют пятый ярус родословного древа животного мира. Билатеральность, централизация нервной системы, выражающаяся в появлении головного мозга, дифференциация осморегуляторной и выделительной системы (протонефридиев), ясная дифференцировка мезодермы во время развития ставят их на более высокую ступень, чем

Radiata. К этому же ярусу кроме плоских червей принадлежат типы *Namathelminthes* и *Nemertini*. Одним из очень характерных общих признаков всех перечисленных типов следует считать отсутствие у них вторичной полости тела, что позволяет под названием *Acoelomata* противопоставлять их всем высшим *Bilateria*, для которых, напротив, характерно развитие целома (*Coelomata*). Как синоним *Acoelomata* некоторыми зоологами употребляется название *Scolecidae* – низшие черви. Все крупные группы сколецид, вероятно, произошли от ресничных червей или от очень близких к ним, не сохранившихся турбелляриеобразных предков.

Верхний ярус филогенетического древа составляют вторичнополостные животные – *Coelomata*. Среди них есть как первично несегментированные формы с общим неметамерным целомом (*Echiurida*, *Sipunculida*), так и животные, низшие представители которых имеют ясную метамерию наружных органов, но сохраняющие несегментированный целома (тип *Mollusca*). Моллюски, вероятно, произошли от примитивных олигомерных кольчатых червей, обладающих уже наружной метамерией, но лишенных еще сегментации вторичной полости тела. Среди современных кольцецов есть такие близкие к общему предку *Coelomata* формы, например, *Dinophilus*, не обладающий еще пароподиями и щетинками, а также кровеносной системой и состоящий из 5 ларвальных сегментов. По плану строения *Dinophilus* близок к метатрохофоре. Целома у него не подвергается сегментарному расчленению, что характерно также для многих метатрохофор. Большинство *Coelomata*, однако, составляют сегментированные животные с метамерно расчлененным целомом. Среди последних различают малосегментные формы (типы *Tentaculata*, *Hemichordata*) и многосегментные, или полимерные (типы *Annelida*, *Arthropoda*, *Chordata*). Происхождение *Coelomata* неясно и спорно. Наиболее вероятной кажется гипотеза, по которой их предками считаются турбелляриеобразные животные, давшие начало также современным турбелляриям и немертинам.

Основная черта, определяющая более высокую организацию *Coelomata*, – возникновение вторичной полости тела. Их эволюция сопровождалась развитием кровеносной системы, превращением протонефридиев в метанефридии, формированием целомодуктов. Таким образом, организация животных при переходе к *Coelomata* подвергалась серьезной перестройке, носившей прогрессивный ароморфный характер.

Следует, однако, заметить, что некоторые из вновь возникших систем органов остаются у высших червей еще слаборазвитыми. Так, в кровеносной системе обычно отсутствует центральный орган – сердце. Лишь у некоторых плеченогих есть образование, напоминающее сердце. Почти тоже можно сказать о дыхательной системе. Очень часто органы дыхательной системы не строго специализированы (тип *Tentaculata*, часть представителей многощетинковых кольцецов *Annelida*) и кроме дыхательной, выполняют другие функции: захват пищи, чувствительную.

Типы *Arthropoda* и *Mollusca* берут начало от кольчатых червей. Тип *Arthropoda* – от полимерных, тип *Mollusca* – от олигомерных. Оба типа представлены вторичнополостными животными, у которых заложившиеся на предыдущем этапе филогенетического развития органы достигают значительной степени совершенства. Кровеносная система приобретает сердце, органы дыхания (жабры раков, ктении моллюсков, трахеи насекомых) строго специализируются и служат исключительно для газового обмена.

Большой шаг вперед делает нервная система: центральная и периферическая. В центральной нервной системе у многих представителей обоих типов наблюдается, с одной стороны, сильная концентрация ганглиев, а с другой – увеличение относительных размеров мозга. Поражает сильное развитие органов чувств, особенно глаз, которые у головоногих, высших раков и насекомых не уступают в сложности строения органу зрения человека.

Располагая моллюсков и членистоногих в одном горизонтальном ярусе, мы несколько затруднены в оценке того, который из этих типов организован более высоко. С одной стороны, моллюски имеют более совершенную кровеносную систему: это единственные из беспозвоночных, обнаруживающие дифференциацию сердца на желудочек и предсердие. С другой стороны, членистоногие снабжены несравненно более совершенными органами движения: богато расчлененные, способные к очень сложным движениям конечности, а кроме того, крылья. Эти свойства, равно как и развитие высшей нервной деятельности (у общественных насекомых в особенности) и воздушных органов дыхания, привели тип *Arthropoda* в лице высших его представителей, т. е. паукообразных и насекомых, к широкой адаптации к наземному образу жизни. Кроме позвоночных, мы ни у одной группы животных не встречаем таких многочисленных и разнообразных приспособлений к разным условиям сухопутного существования. Среди моллюсков выход на сушу наблюдается несравненно реже и не влечет к столь пышному расцвету форм, какой наблюдается у перешедших к наземной жизни представителей типа *Arthropoda*, а именно у насекомых.

Исследования последних лет показывают, что кроме двух основных эволюционных путей развития *Coelomata*: первичноротых и вторичноротых, есть и другие независимые пути эволюции, которые, возможно, берут начало от неизвестных общих предков *Coelomata*. Такими независимыми линиями развития следует считать щупальцевых (*Tentaculata*), щетинкочелюстных (*Chaetognatha*) и погонофор (*Pogonophora*). Погонофоры обладают четырьмя сегментами, что не позволяет непосредственно включать погонофор во вторичноротых, с которыми они обнаруживают многие черты сходства (в том числе энтероцельный способ образования целома). На организацию погонофор сильный отпечаток наложило обитание в длинных защитных трубках, погруженных нижним концом в ил.

Эволюция *Deuterostomia* гораздо менее ясна, чем *Protostomia*. Тип *Echinodermata* в смысле высоты организации стоит приблизительно уже на

уровне высших червей. В самом деле, наличие целома и кровеносной системы уравнивает иглокожих с высшими червями. Как и у высших червей, дыхательная система иглокожих нестрого специализирована. Кожные жабры иглокожих выполняют другие функции: например, через жабры идут процессы выделения (выход амебоцитов). Кровеносная система еще не централизована, а нервная находится даже на низшей ступени централизации, чем у кольчатых червей.

Второй, относящийся ко вторичноротым, тип *Nemichordata* также стоит на низшей ступени развития этой ветви животного царства. Организация обоих типов сводится к трехсегментному строению, столь характерному для диплевроулы, в которой естественно видеть рекапитуляцию общего предка всех вторичноротых. У *Nemichordata* наблюдается явный переход к полимерному состоянию путем вторичной метамеризации туловищного сегмента.

У вторичноротых, следовательно, также можно различать ларвальные (личиночные) и постларвальные (постличиночные) сегменты. Однако полимерность у них достигается совершенно иным способом, чем у первичноротых. У *Deuterostomia* постларвальные сегменты представляют многочисленные метамерные участки сильно вытянутого заднего (третьего ларвального) сегмента, тогда как у *Protostomia* они всегда образуются на заднем конце тела как добавление к последнему ларвальному сегменту. Таким образом, постларвальные сегменты первичноротых и вторичноротых не гомологичны друг другу.