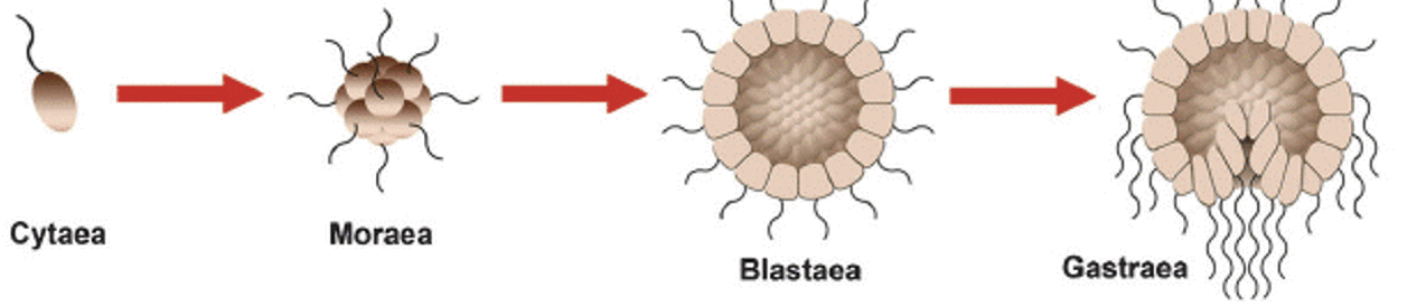

Зоология беспозвоночных

Лекция 7

Многоклеточные животные: от кого они произошли?

- Пробионты.
- Многоклеточные растения.
- Полиэнергидные протисты.
- Колониальные протисты:
 - ▶ Теория гастреи (1874 — Э. Геккель)
 - ▶ Теория планулы (1877 — Рей Ланкестер).
 - ▶ Теория плакулы (1884 — Отто Бючли).
 - ▶ Теория фагоцителлы (1886 — И.И. Мечников).
 - ▶ 1967 — Артемий Васильевич Иванов.
 - ▶ Теория синзооспоры (1949 — Алексей Алексеевич Захваткин) — палинтомическое деление зиготы → синзооспора → сидячая взрослая особь (Из Шаровой, 1999)

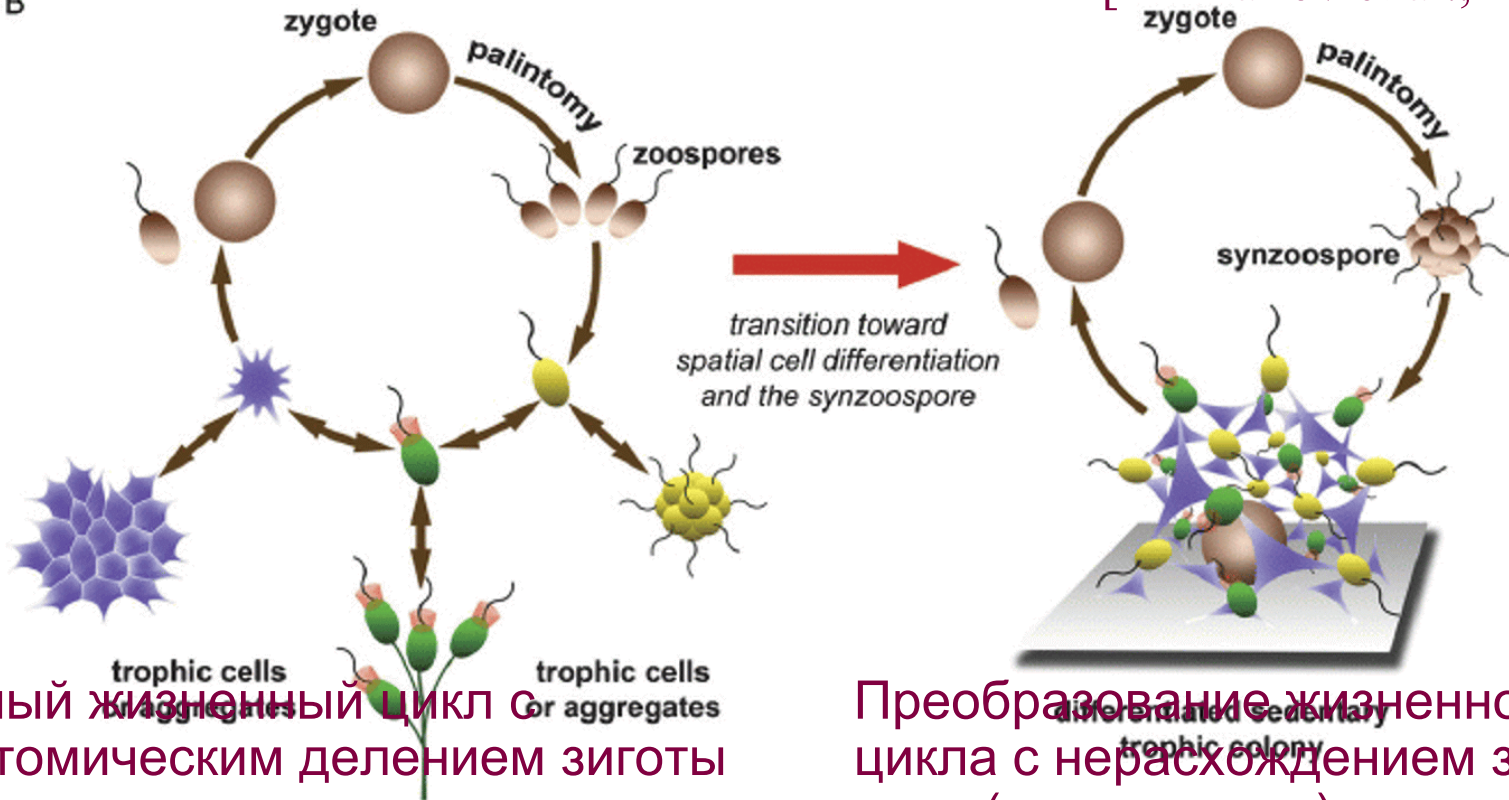
Одноклеточный организм
[по Геккелю]



Бластея

Гастрея

B



[Mikhailov et al., 2009]

Сложный жизненный цикл с палинтомическим делением зиготы и зооспорами [по Захваткину]

Преобразование жизненного цикла с нерасхождением зооспор (синзооспора) и появлением сидячих многоклеточных [Sergeev, 2020]

Многоклеточные животные: от кого они произошли?

В любом случае - возможное соответствие между колониями протист и животными:

1. Отдельные особи колонии = клеткам животных.
2. Нормальное развитие отдельных особей в колонии = митотическому циклу клеток у животных.
3. Онтогенез животных произошел из онтогенеза колониальных протист путем удлинения и усложнения.
4. Половое размножение или унаследовано от колониальных протист, или появилось независимо.

Многоклеточные животные: от кого они произошли?

Теория зародышевых листков

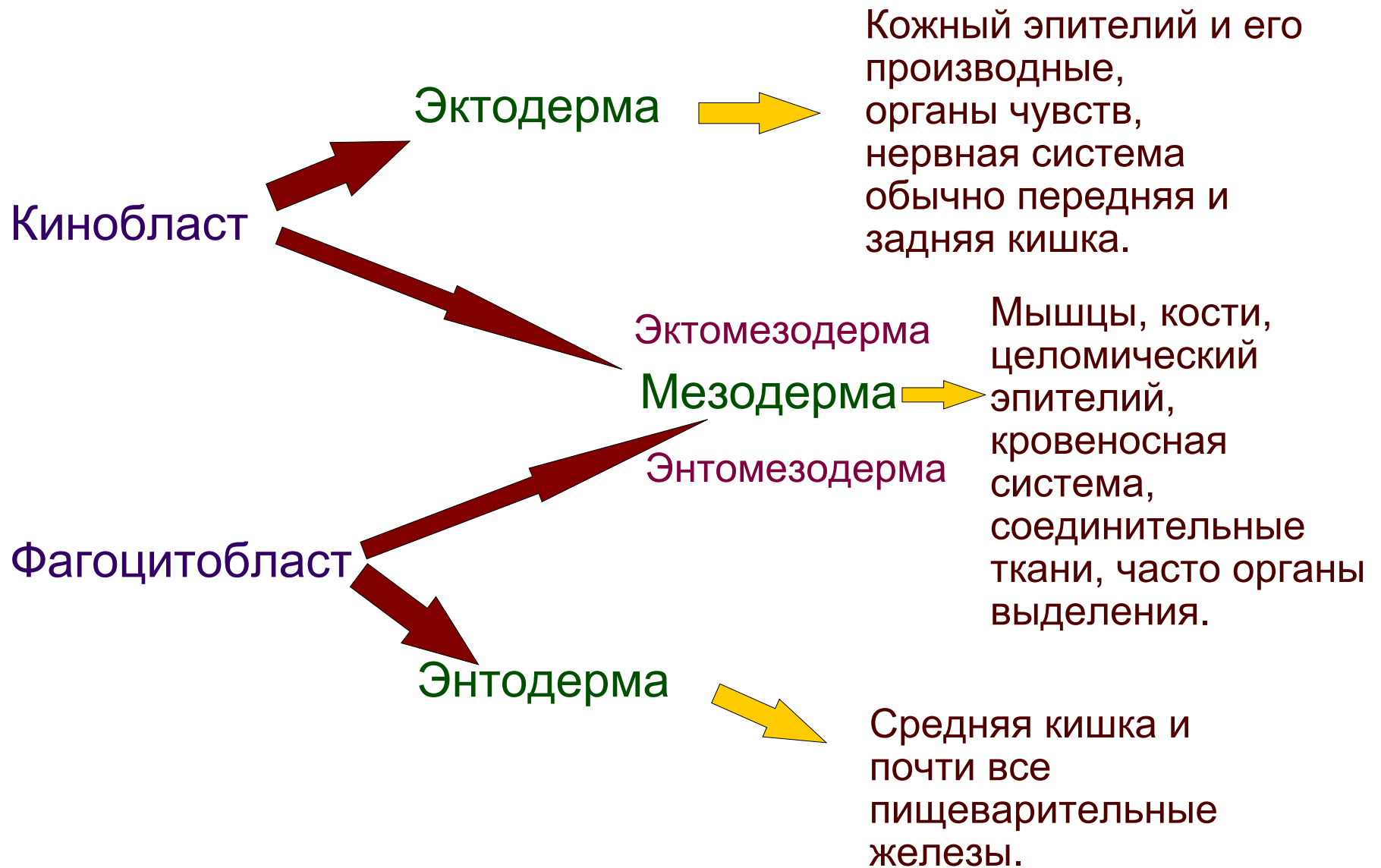
1817 — Христиан Иванович Пандер

1828-1837 — К.М. Бэр

1871 — Александр Онуфриевич Ковалевский

- В онтогенезе образуются 2 (?) или 3 зародышевых листка, из которых, как правило, развиваются все органы.
- Зародышевые листки характеризуются определенным положением в теле зародыша (топографией) и соответственно обозначаются как *экто-, энто- и мезодерма*.
- Зародышевые листки обладают специфичностью, то есть каждый из них формирует строго определенные зачатки, как правило, одинаковые у всех животных.
- Зародышевые листки “повторяют” в индивидуальном развитии первичные органы предковых форм и поэтому гомологичны.
- Онтогенетическое развитие органа из определенного зародышевого листка обычно указывает на его эволюционное происхождение из соответствующего первичного органа предка.

Многоклеточные животные: от кого они произошли?



Многоклеточные животные: от кого они произошли?

Происхождение индивидуального развития
(онтогенеза):

— биогенетический закон (Геккель и Мюллер)

— теория филэмбриогенеза (Алексей
Николаевич Северцов в 1939 г.) — “филогенез
является функцией онтогенеза”:

Многоклеточные животные: от кого они произошли?

Происхождение индивидуального развития (онтогенеза):

— биогенетический закон (Геккель и Мюллер)

— теория филэмбриогенеза (Алексей Николаевич Северцов в 1939 г.) — “филогенез является функцией онтогенеза”:

- Анаболия (надставка) — удлинение онтогенеза за счет появления дополнительной стадии.
- Девиация (отклонение) — ход развития (органа) изменяется на средней стадии.
- Архаллаксис — изменение хода развития органа с момента закладки органа.

Разные пути
освоения
(морской) среды

подвижные ↔ седентарные

плейстон ↔ планктон ↔ нектон ↔
эпибентос ↔ инбентос

свободноживущие ↔ комменсалы
↔ паразиты

консументы ↔ редуценты ↔
(продуценты?)

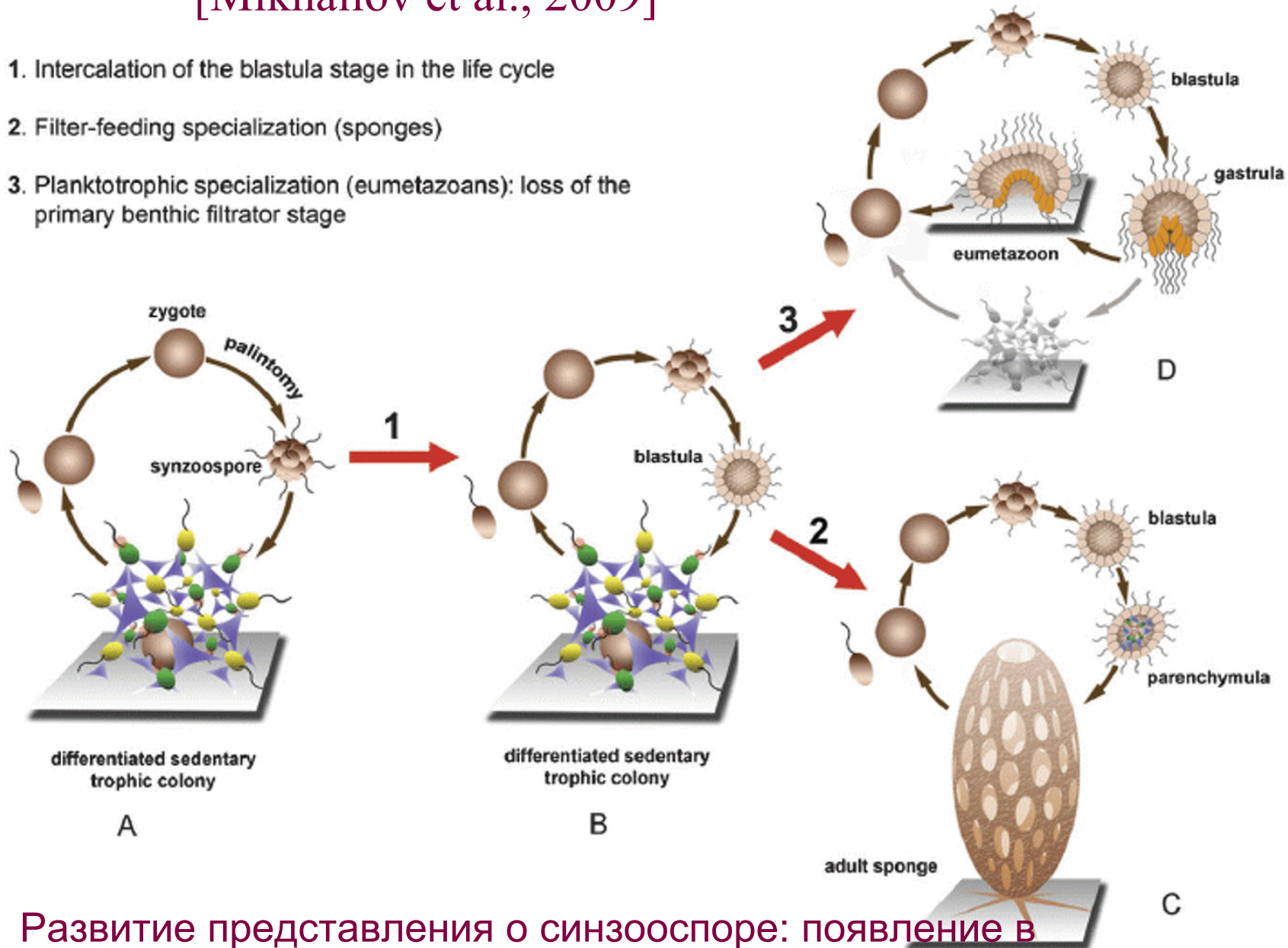
Многоклеточные животные: становление разнообразия



(Из Шаровой, по Иванову)

[Mikhailov et al., 2009]

1. Intercalation of the blastula stage in the life cycle
2. Filter-feeding specialization (sponges)
3. Planktotrophic specialization (eumetazoans): loss of the primary benthic filtrator stage



Развитие представления о синзооспоре: появление в жизненном цикле бластулы (B) и переход к сидячему существованию (C) либо подвижному придонному (D)

Тип Porifera (= Spongia) — Губки

Сидячие водные организмы.

Есть поровые каналы, парагастральная полость, оскулюм.

Два типа эпителиеподобных слоев клеток — пинакодерма и хоанодерма.

Между ними *мезохил* - обычно с другими типами безжгутиковых клеток и неклеточным материалом.

Клетки дифференцированные, но характер специализации лабилен.

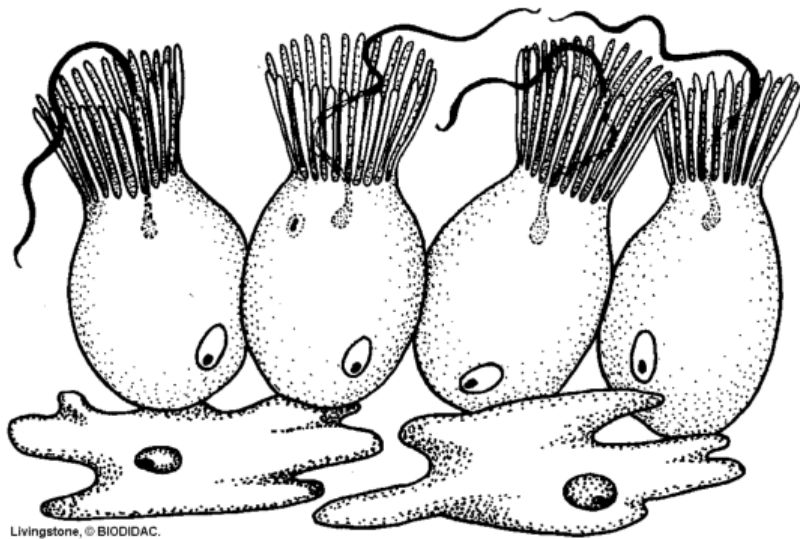
Хорошо развиты скелетные элементы (обычно спикулы) + органические волокна.

Индивидуальное развитие разнообразно, но всегда с паренхимуподобной личинкой и изменением взаимоотношений между клетками кинобласта и фагоцитобласта.

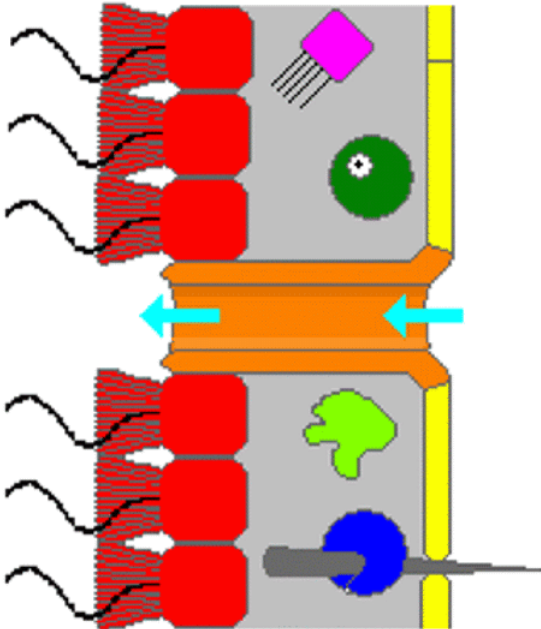
Более 11 000 видов.



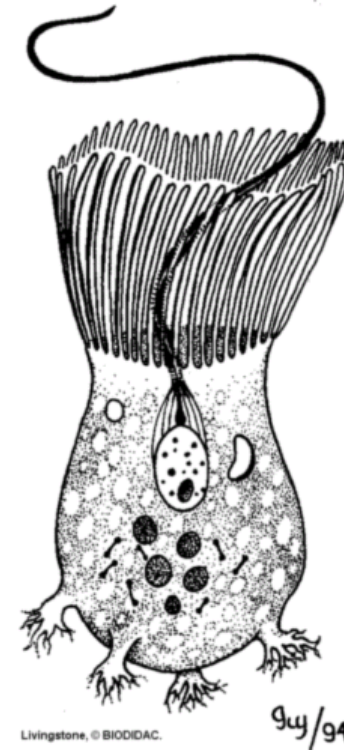
BIODIDAC ©, J. Houseman



Livingstone, © BIODIDAC.

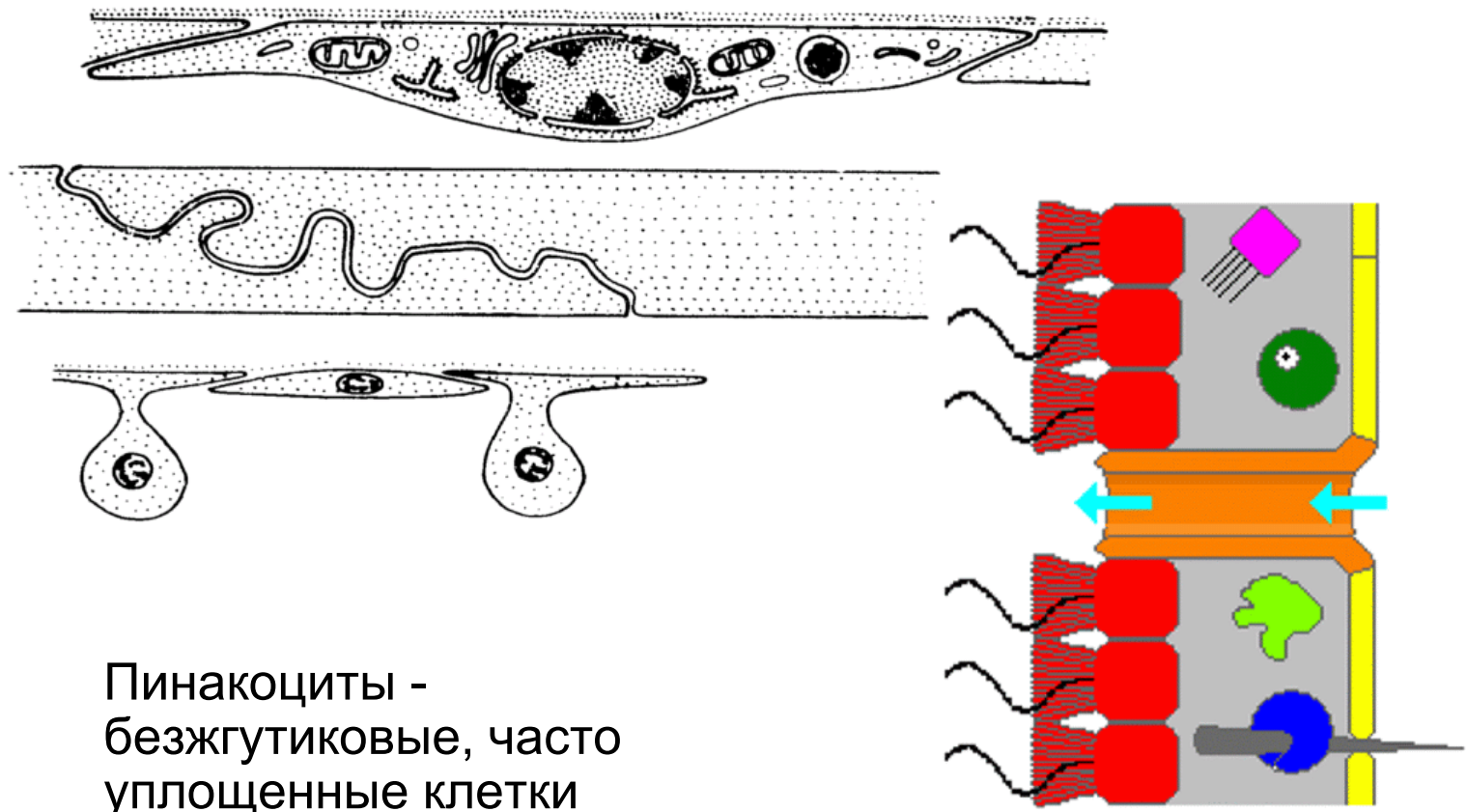


Хоаноциты -
воротничковые
жгутиконосные клетки



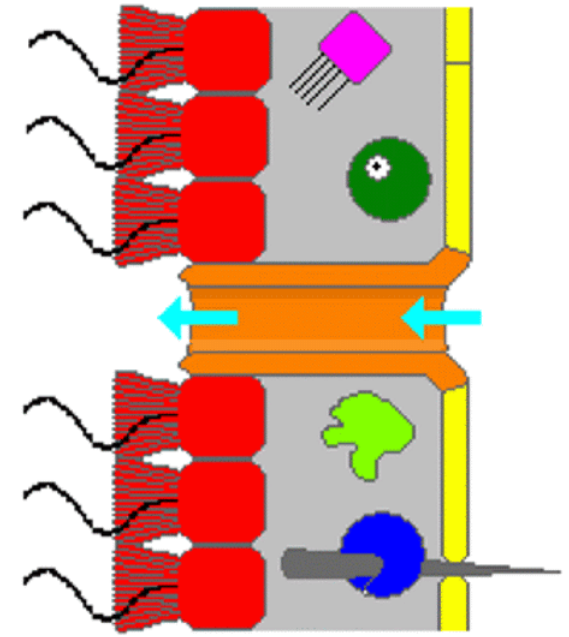
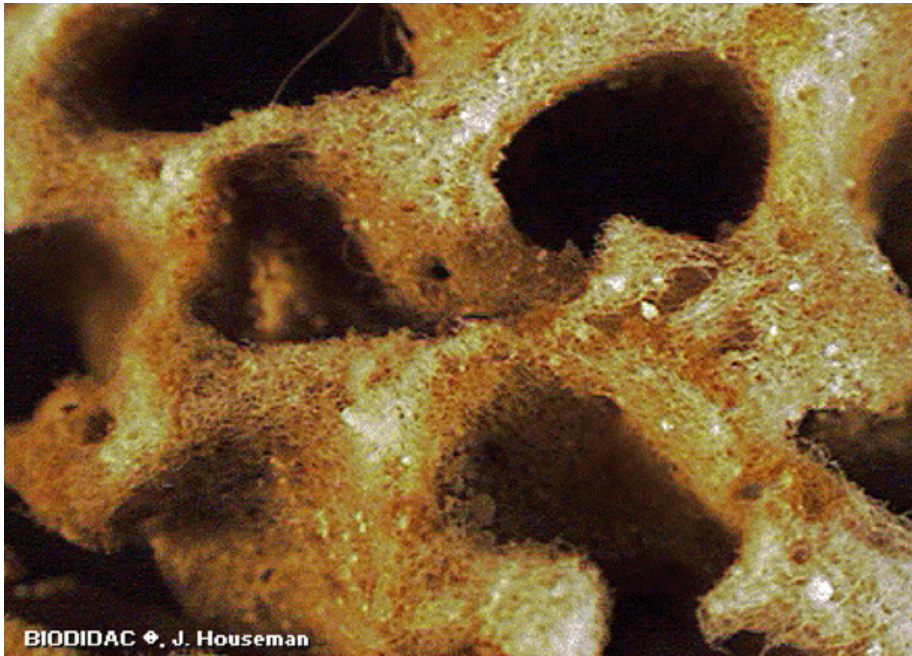
Livingstone, © BIODIDAC.

94/94

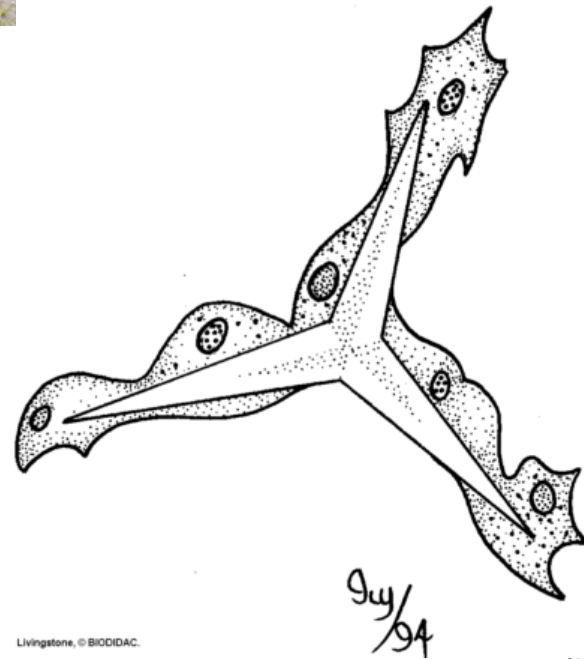


Пинакоциты -
безжгутиковые, часто
уплощенные клетки

(Из Малахова, 1990, по разным авторам)



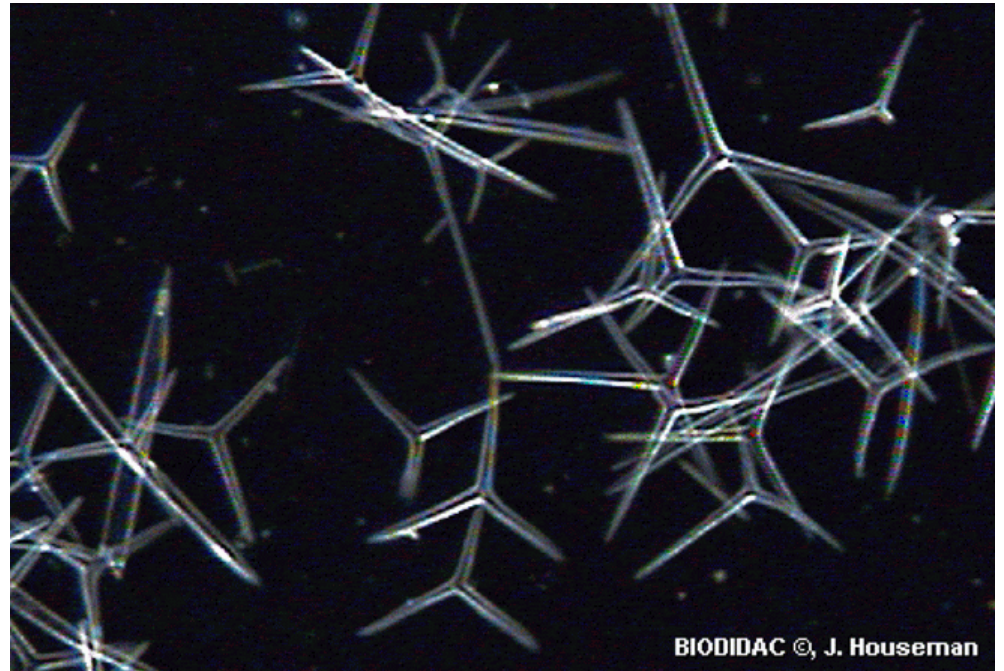
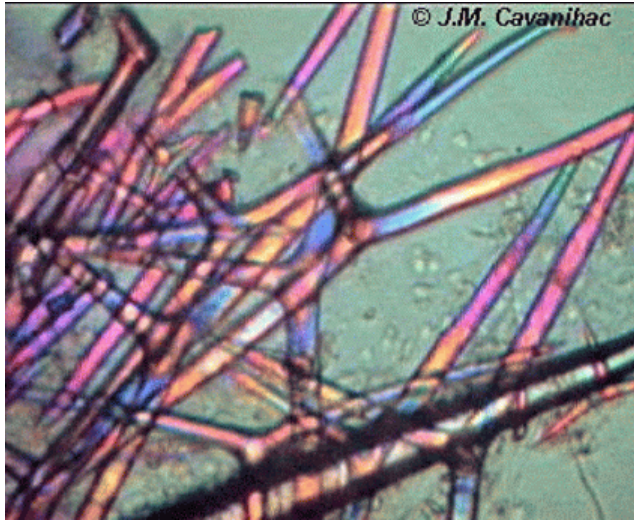
Спикулы и спикулоциты



Livingstone, © BIODIDAC.

9/4/94

— M.G. Sergeev, 2020



В мезохиле могут быть
миоциты (сократительные клетки)
колленциты и лофоциты: выработка коллагена

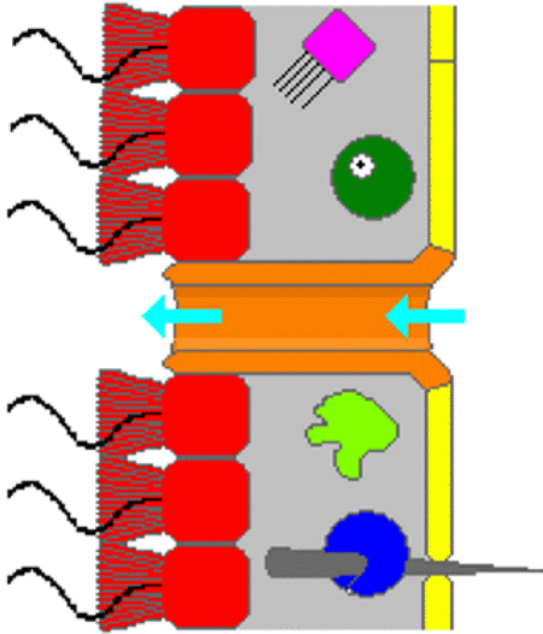
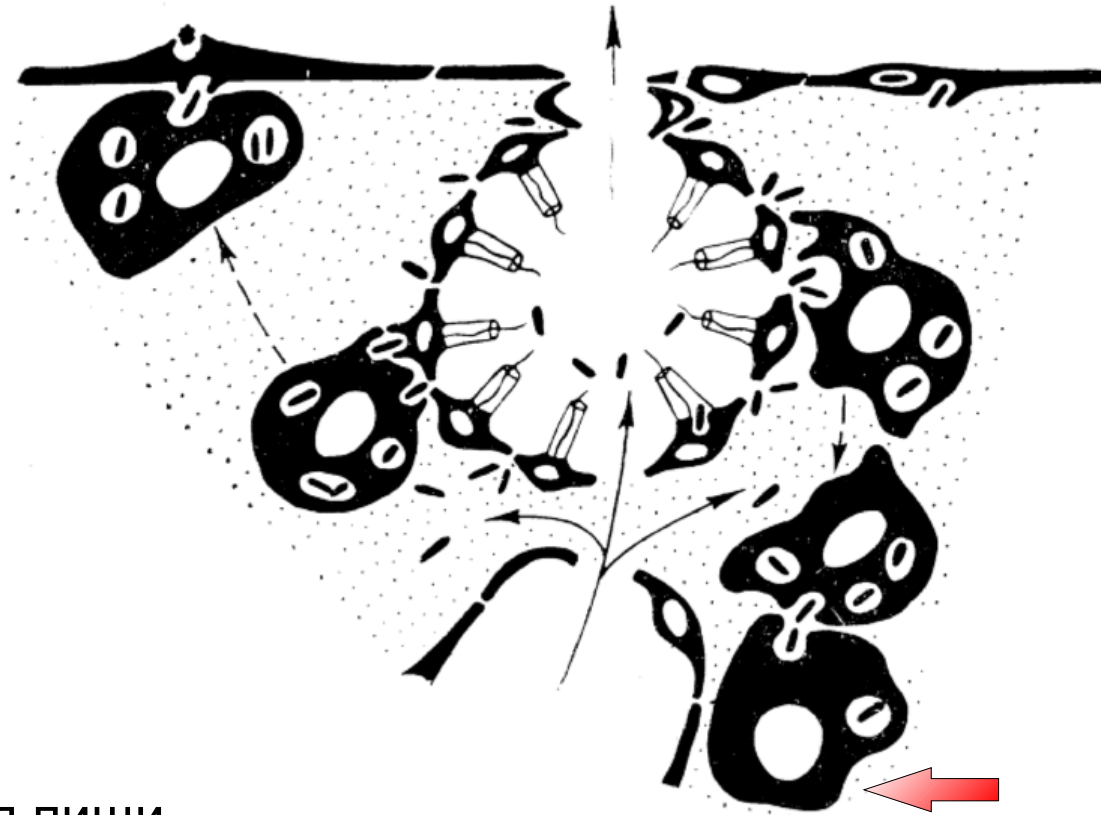


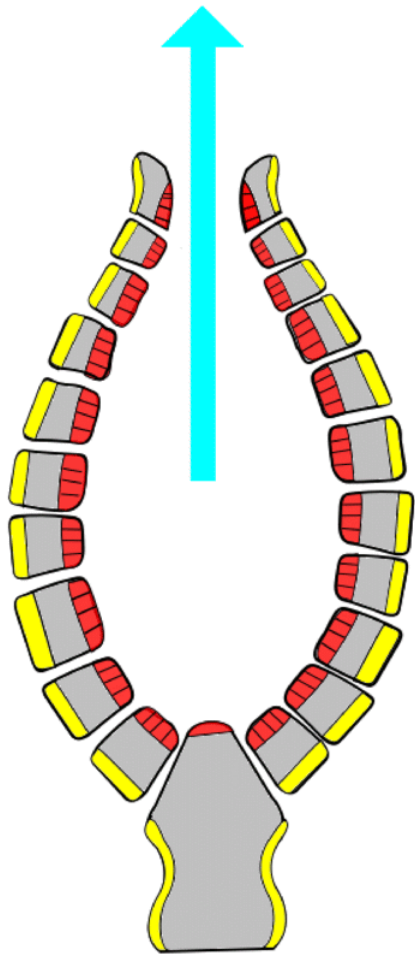
Схема поглощения пищи



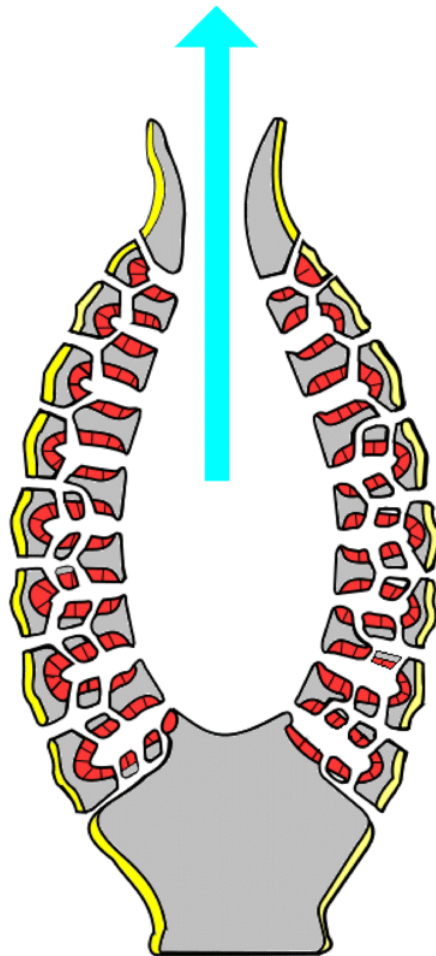
Архециты - крупные амебоидные клетки, участвующие в перераспределении вещества (в том числе в доставке спермиев к яйцеклетке) и в формировании клеток других типов

(Из Малахова, 1990, по Weissenfels, 1980)

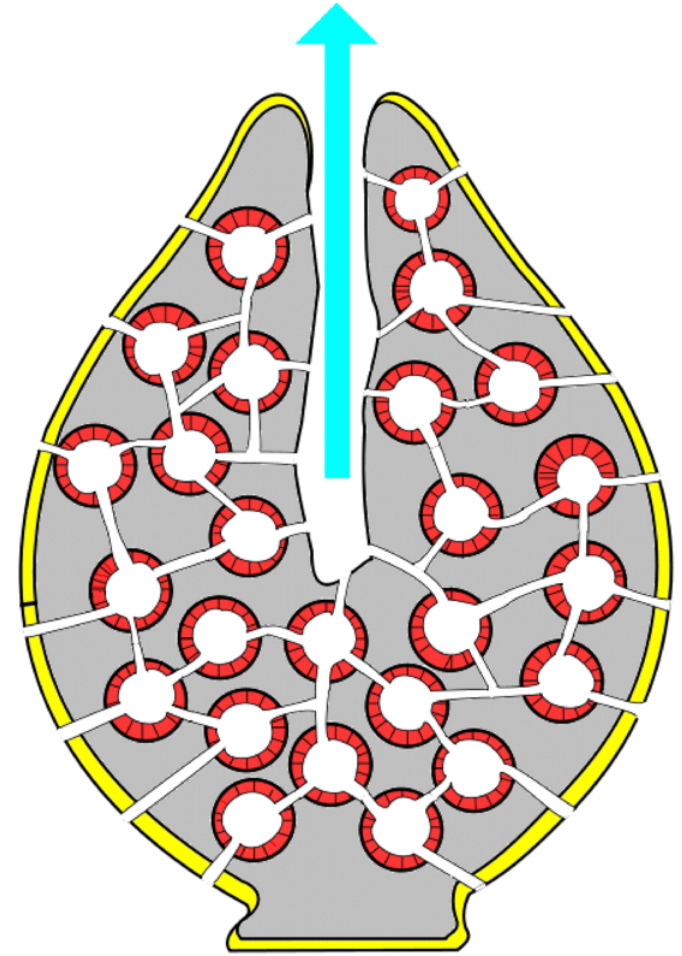
Аскон



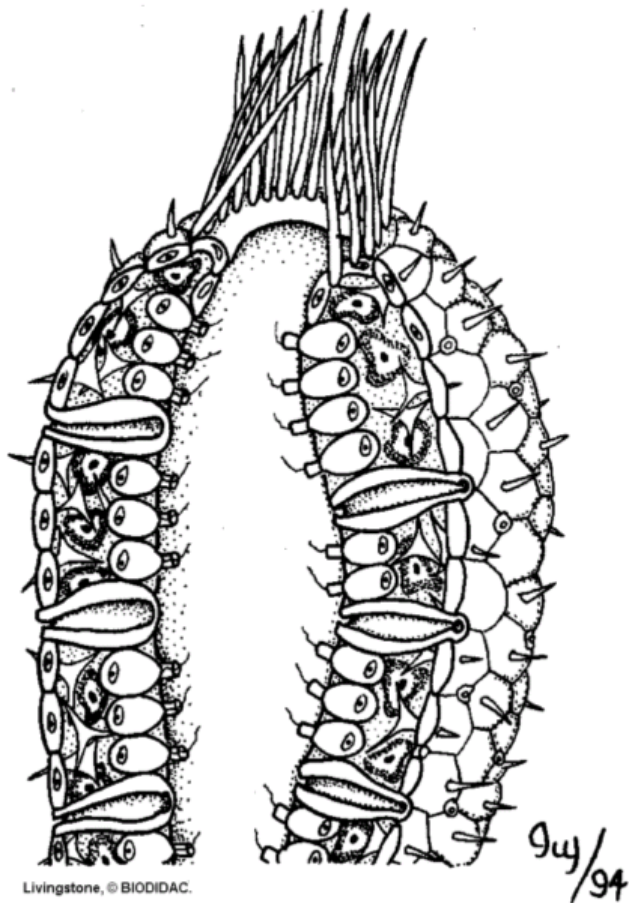
Сикон



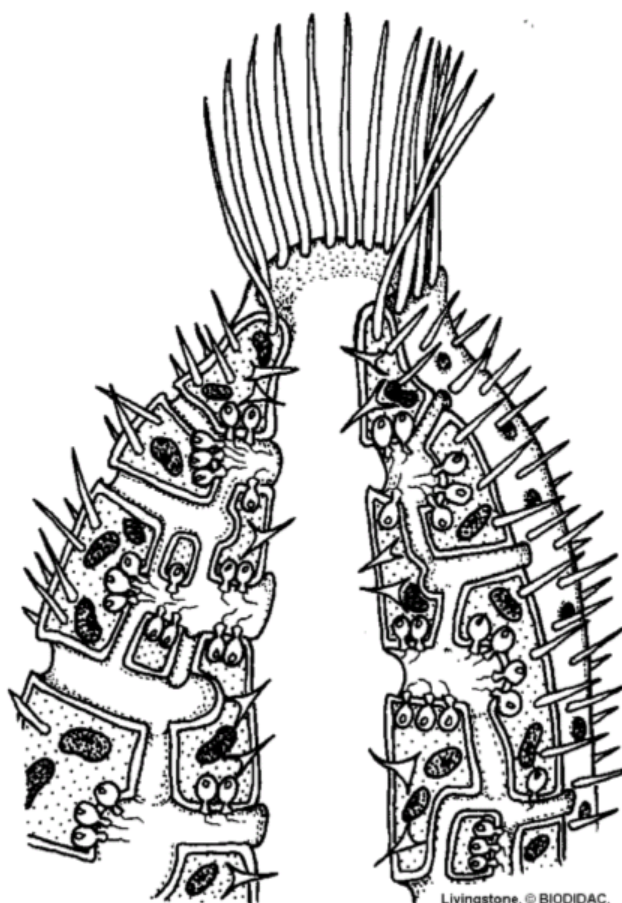
Лейкон



Аскон

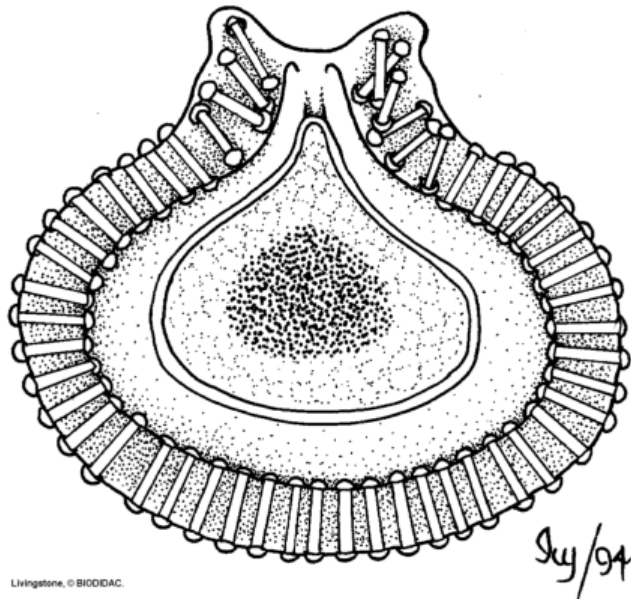


Сикон



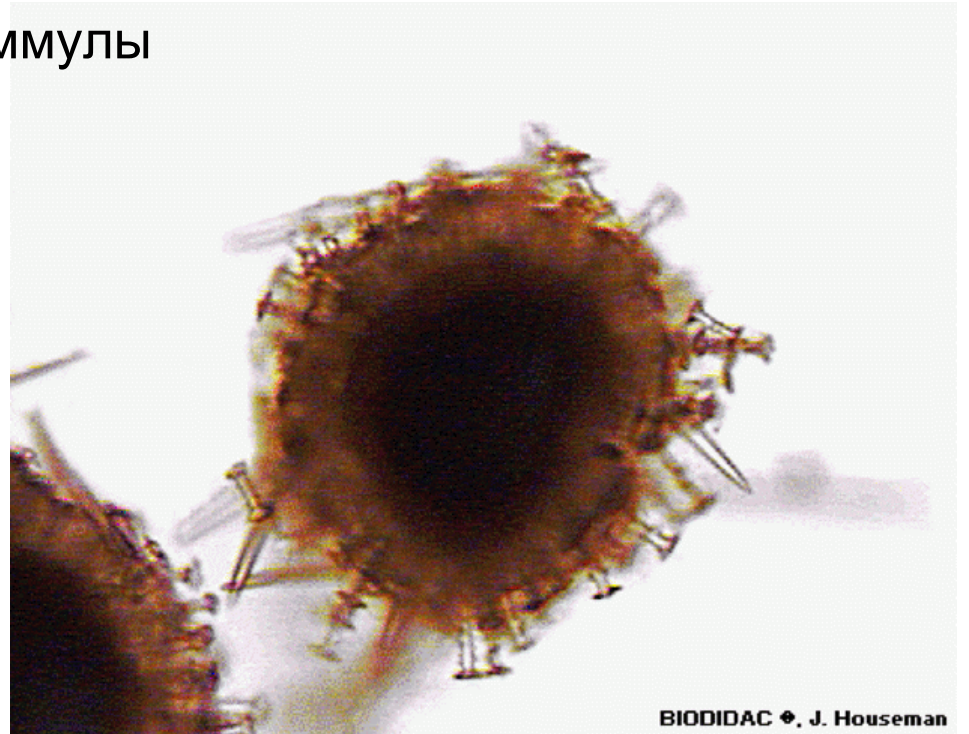
Лейкон

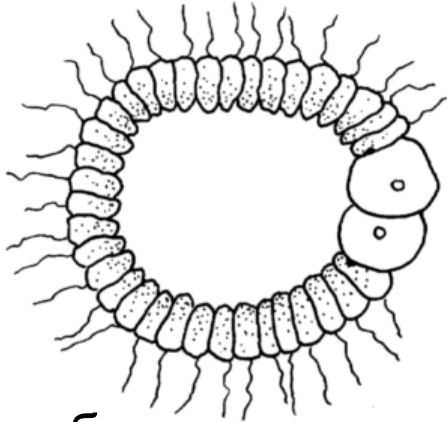




Livingstone, © BIODIDAC.

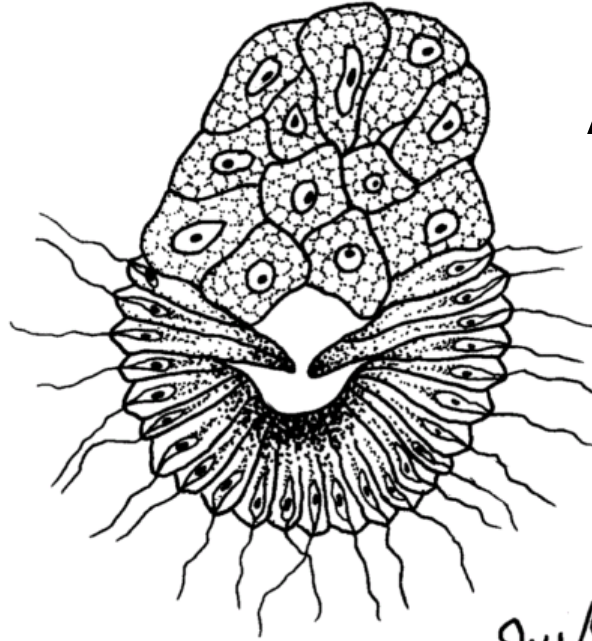
Геммулы





Целобластула

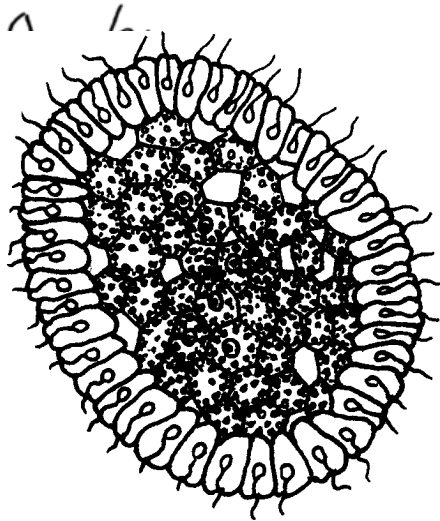
Livingstone © BIODIDAC



Амфибластула

9ц/96

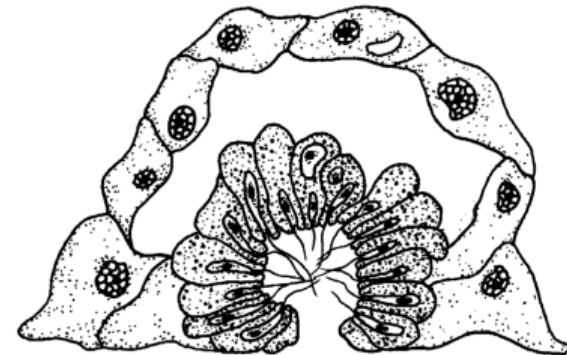
gstone © BIODIDAC



Паренхимула

I. Livingstone © BIODIDAC

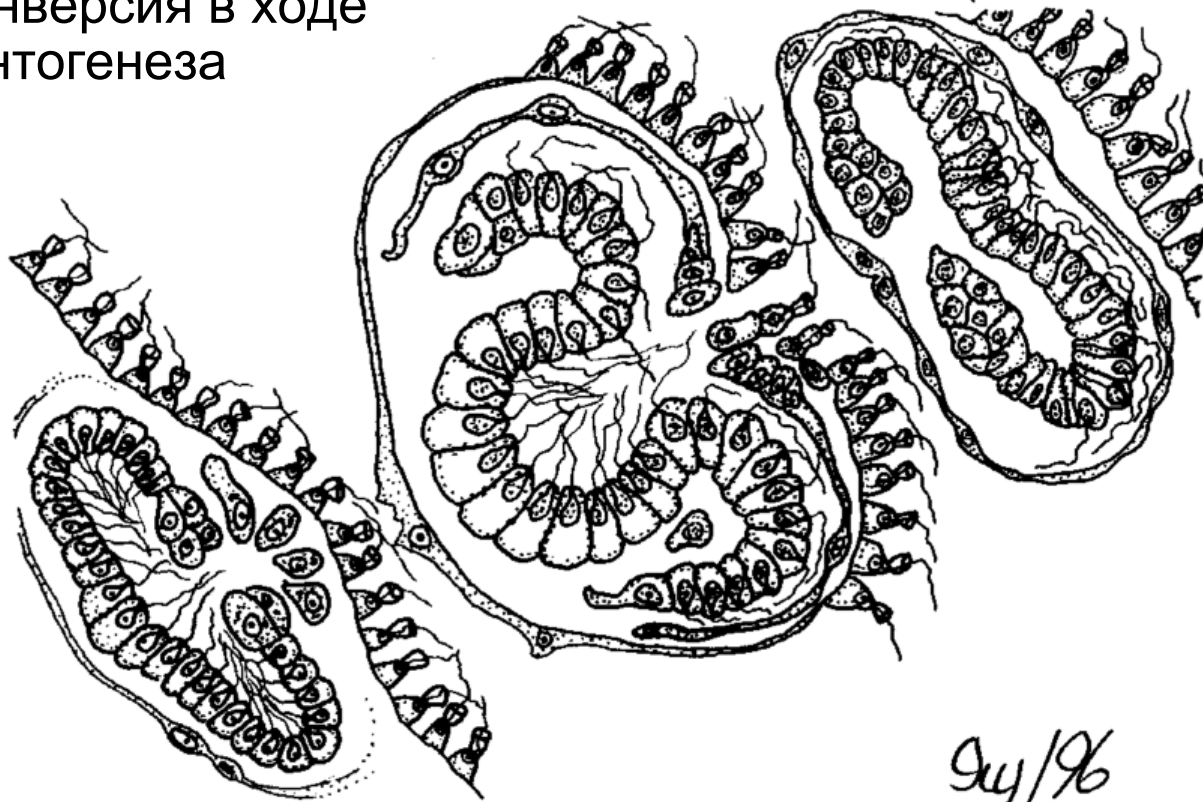
9ц/98



9ц/96

Livingstone © BIODIDAC

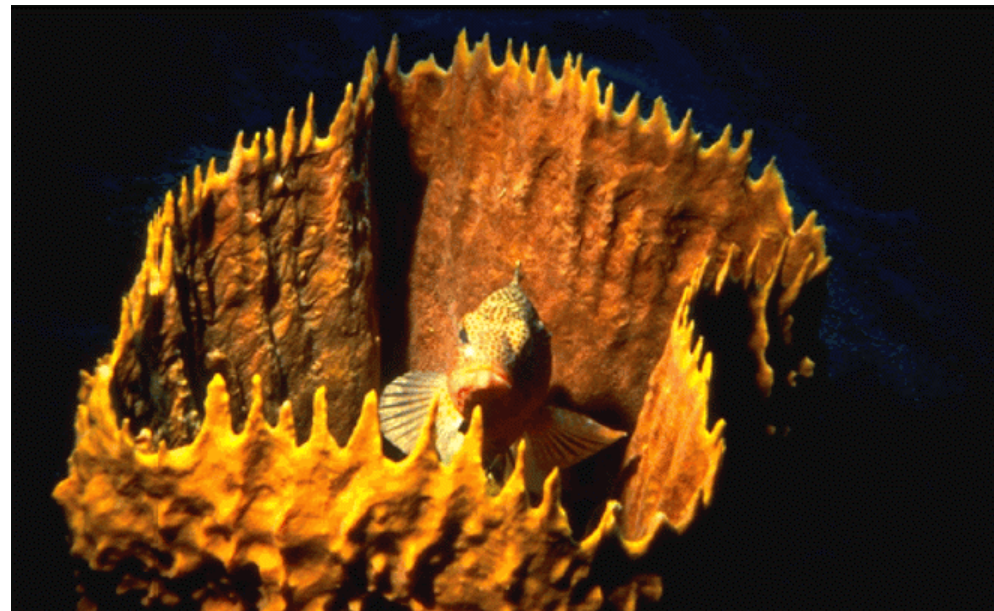
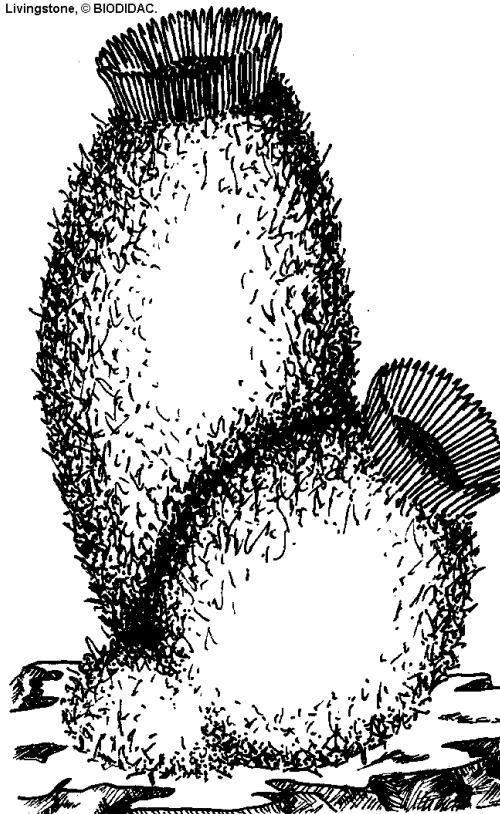
Инверсия в ходе онтогенеза



9/4/96

Класс Demospongiae —
Обыкновенные губки
Скелет из кремнезема с
белковыми тяжами.

Livingstone, © BIODIDAC.

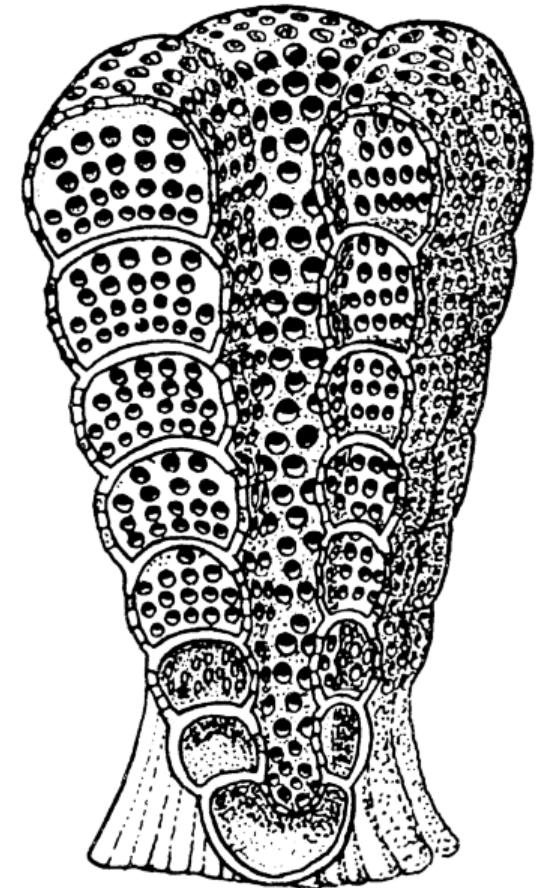
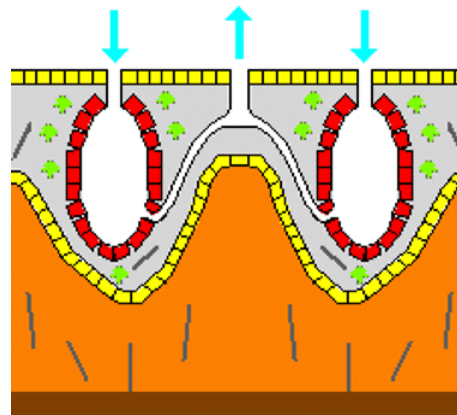


BIODIDAC, © D. Giberson, UPEI



BIODIDAC, © D. Giberson, UPEI

Класс Calcarea —
Известковые губки
Скелет из карбонатов.

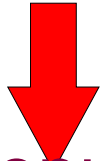


Группа Archaeocyathi —
Археоциаты

(Из Михайловой, Бондаренко, 1997)

Класс Hexactinellida — Стеклянные губки

Скелет из кремнезема со сложной структурой. В той или иной степени развиты клеточные синцитии (трабекулярный и хоаносинцитий). Нет мезохила, пинакоцитов и типичных хоаноцитов.



По некоторым авторам -
отдельный тип
Symplasma

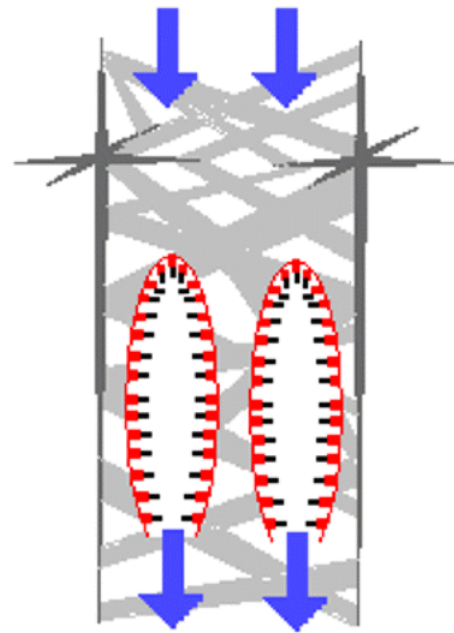
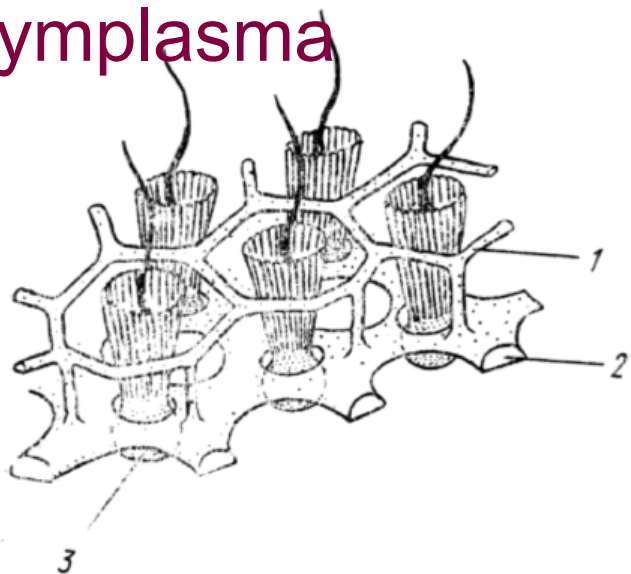
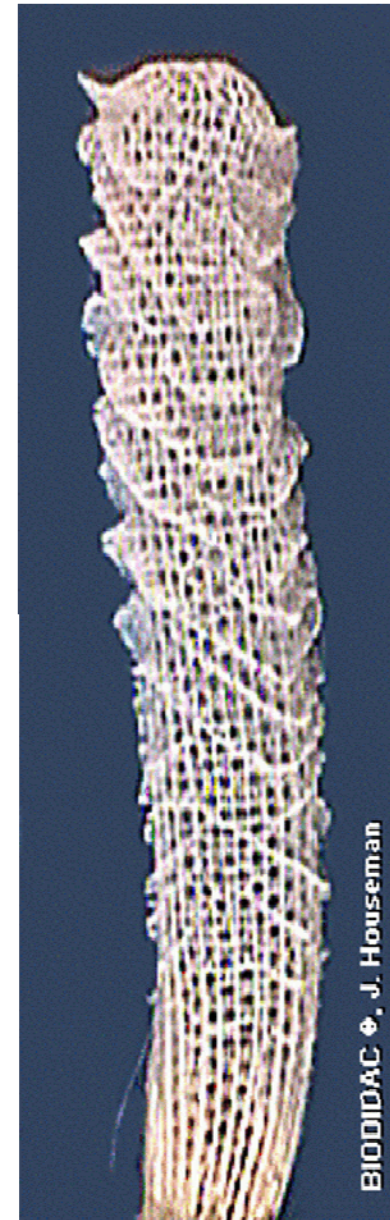


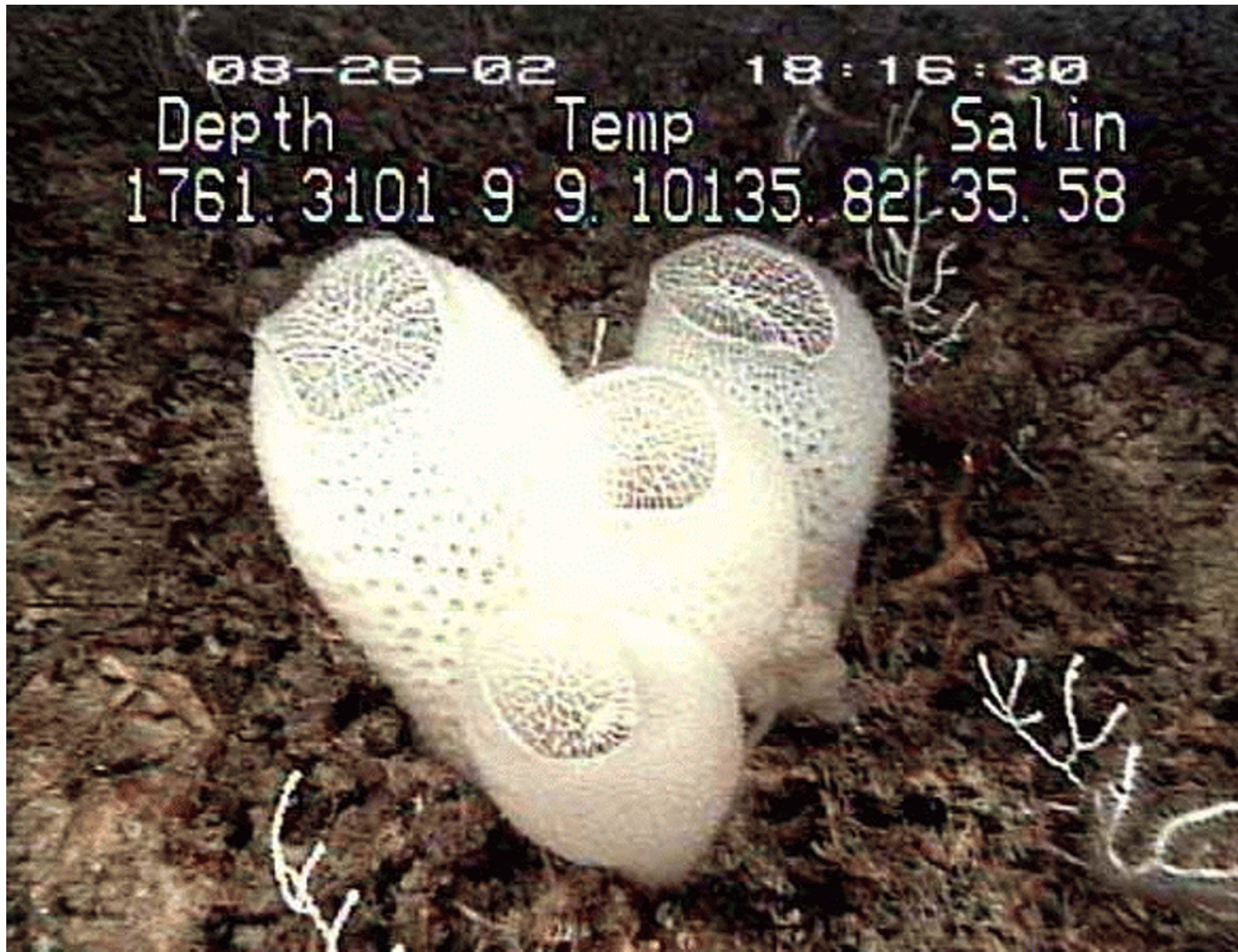
Рис. 34. Схема участка стенки жгутиковой камеры стеклянной губки (по Reiswig, Mackie, 1983):
1 — внутренний (апикальный) ретикулюм трабекулярного синцития, 2 — базальный ретикулюм трабекулярного синцития, 3 — воротничковые тела



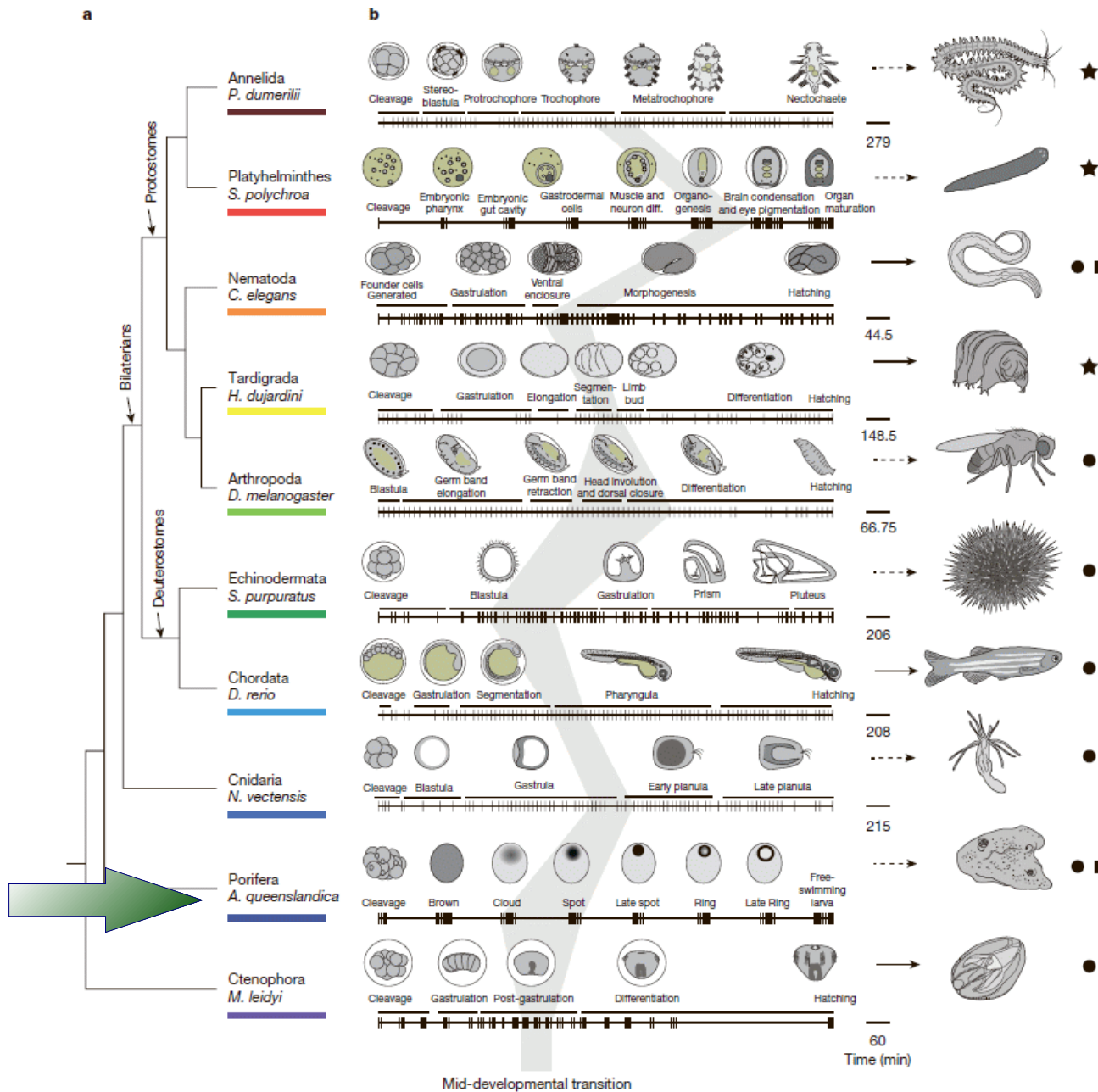
BIODIDAC ©, J. Houseman

(Из Малахова)

© M.G. Sergeev, 2020



Обитатели довольно больших глубин (400-900 метров)
Живут очень долго (по некоторым оценкам > 20 000 лет)



[Levin et al., 2016]

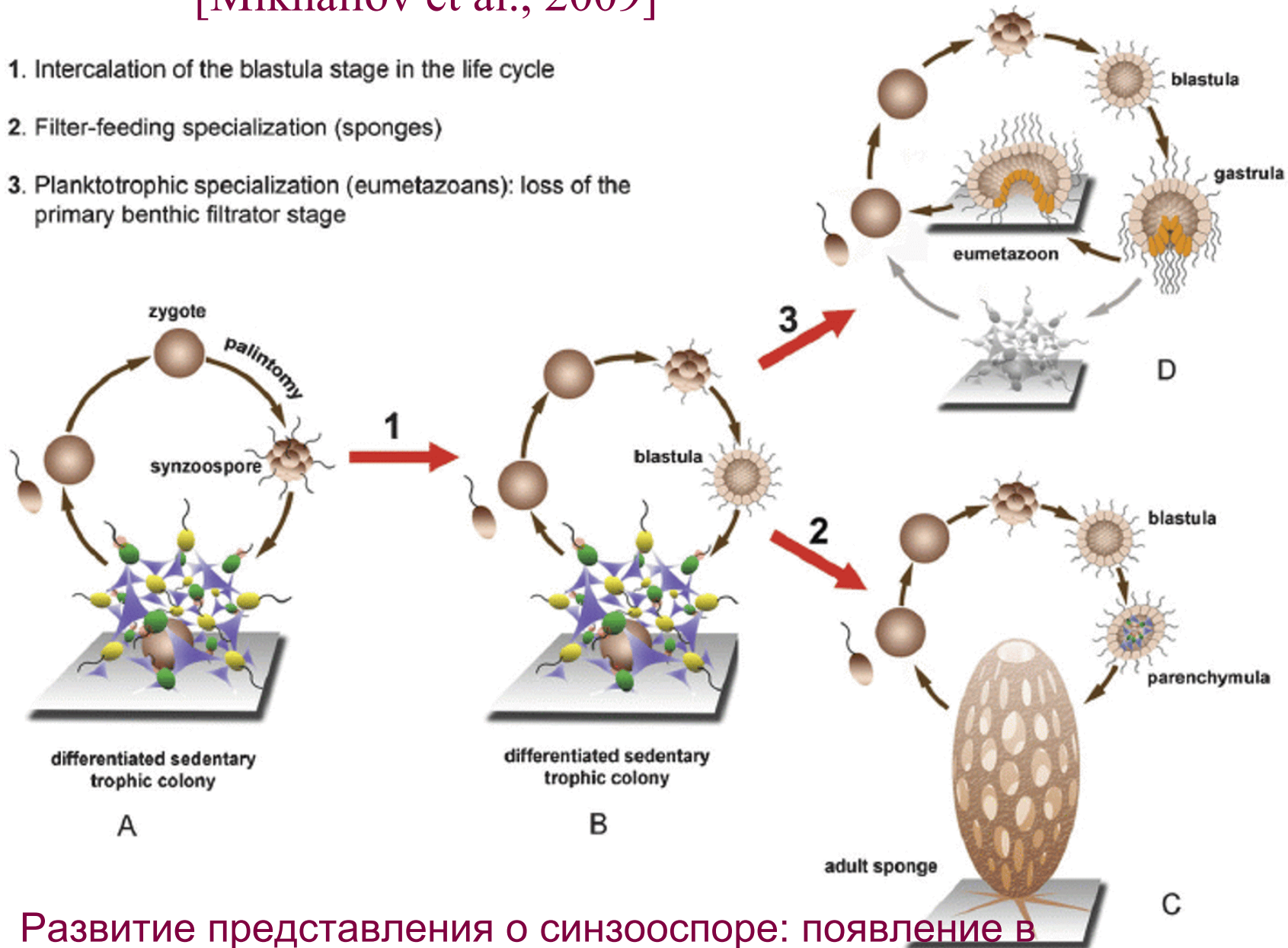
Серая полоса - перестройки онтогенезов в средней стадии

Figure 1 | Comparing development across ten phyla using CEL-Seq.
a. A phylogeny of the examined species based on recent work^{11,29,30}.
b. A representation of the times (notches) at which individual embryos were collected. Drawings of embryos at the indicated representative stages are shown above the collection time-course (on the right, timescale in minutes). The dark grey shading indicates the mid-developmental

transitions. Stars, species where the developmental time-course is mapped to a mixed-stage transcriptome reported here; circles, mapped to the previously published genomes; squares, previously published time-courses^{13,28}. Arrows indicate direct (solid) and indirect (dashed) developers.

[Mikhailov et al., 2009]

1. Intercalation of the blastula stage in the life cycle
2. Filter-feeding specialization (sponges)
3. Planktotrophic specialization (eumetazoans): loss of the primary benthic filtrator stage



Развитие представления о синзооспоре: появление в жизненном цикле бластулы (B) и переход к сидячему существованию (C) либо подвижному придонному (D)

Тип Stenophora — Гребневика

Двуслойные одиночные морские животные, в основном плавающие.

Эктодермальный эпителий - два слоя клеток.

Есть зачаток мезодермы.

Преобладающая восьмилучевая радиальная симметрия сочетается с двулучевой.

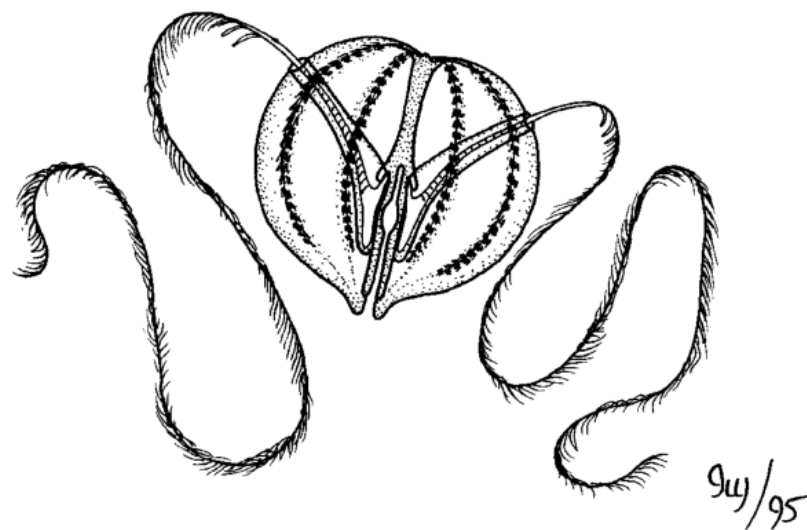
Есть сложная гастроваскулярная система и органы чувств, а также 8 рядов гребных пластинок.

Стрекательных клеток нет. Есть *коллобласты* - клейкие клетки на боковых нитях щупалец.

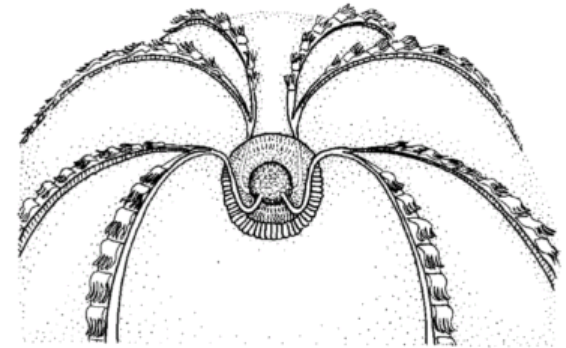
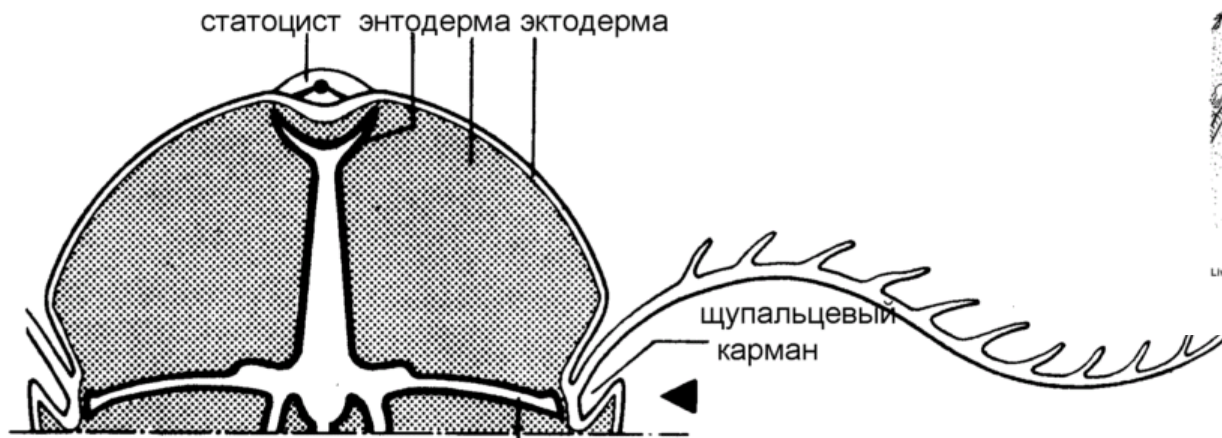
Дробление неравномерное с элементами инвагинации.

Гермафродиты (есть исключения).

Около 150 видов.

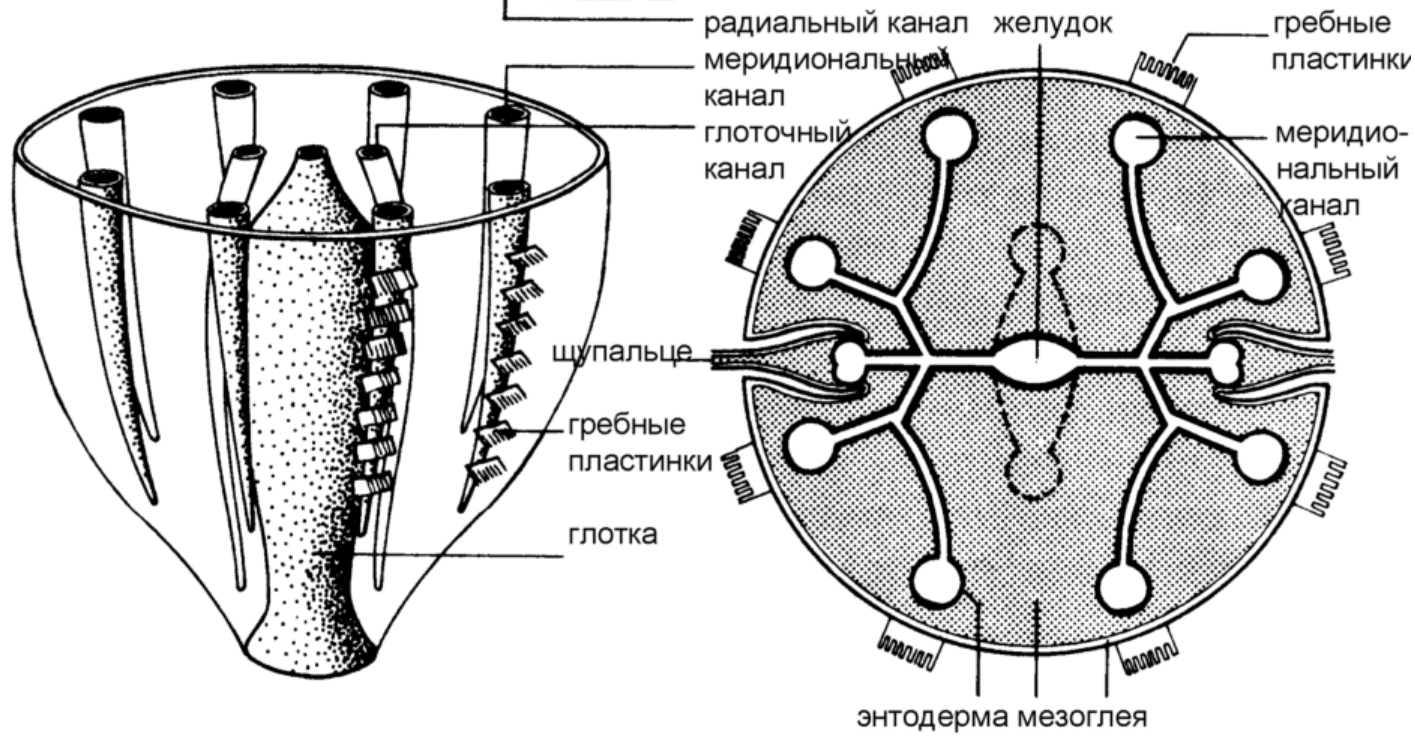


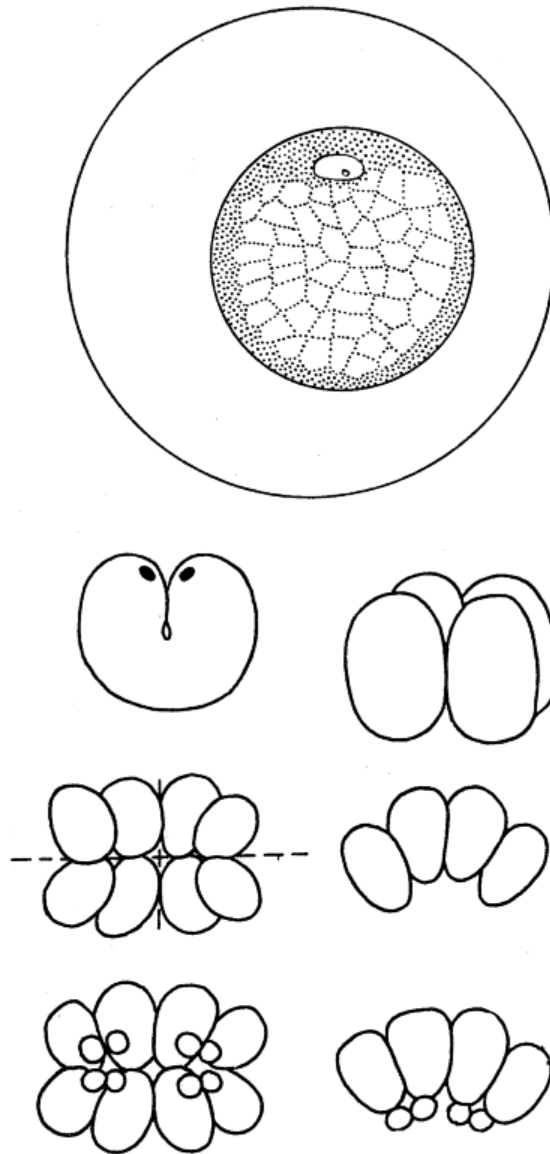
Livingstone, © BIODIDAC



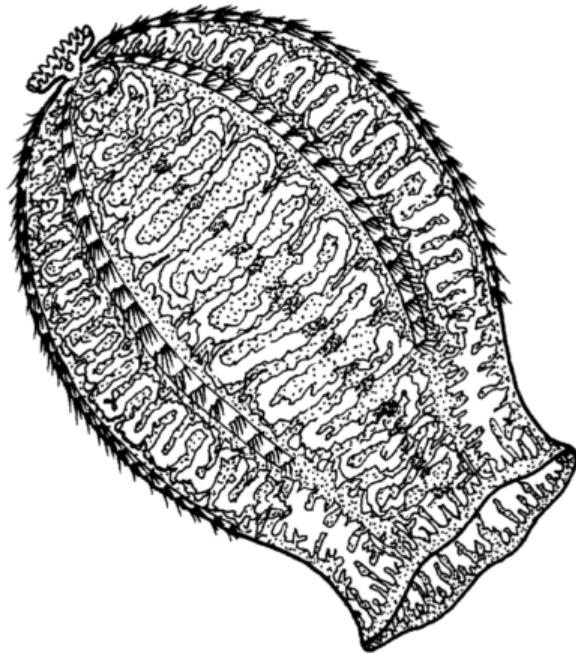
Livingstone, © BIOCIDAC

9/4/95



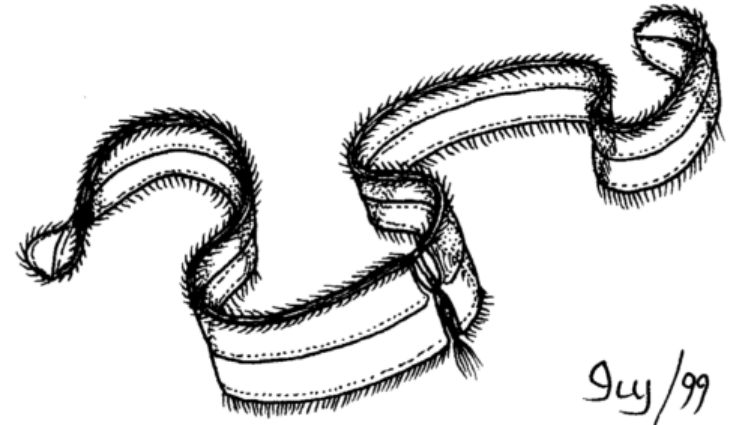


Развитие прямое,
на первых этапах
- своеобразное,
полное и
двулучевое с
обособлением
микромеров
и с
эпоболической
гастролой



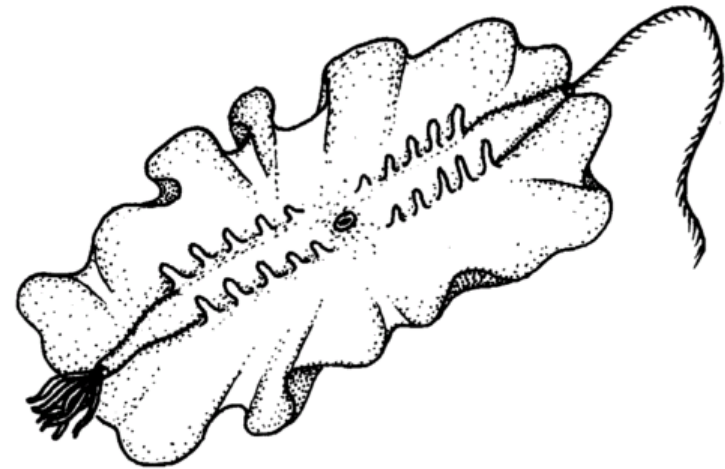
9/9/99

Livingstone, © BIODIDAC



9/9/99

Livingstone, © BIODIDAC



9/9/99

Livingstone, © BIODIDAC

Есть сидячие виды и даже паразиты (*Gastrodes parasitica*) оболочников.

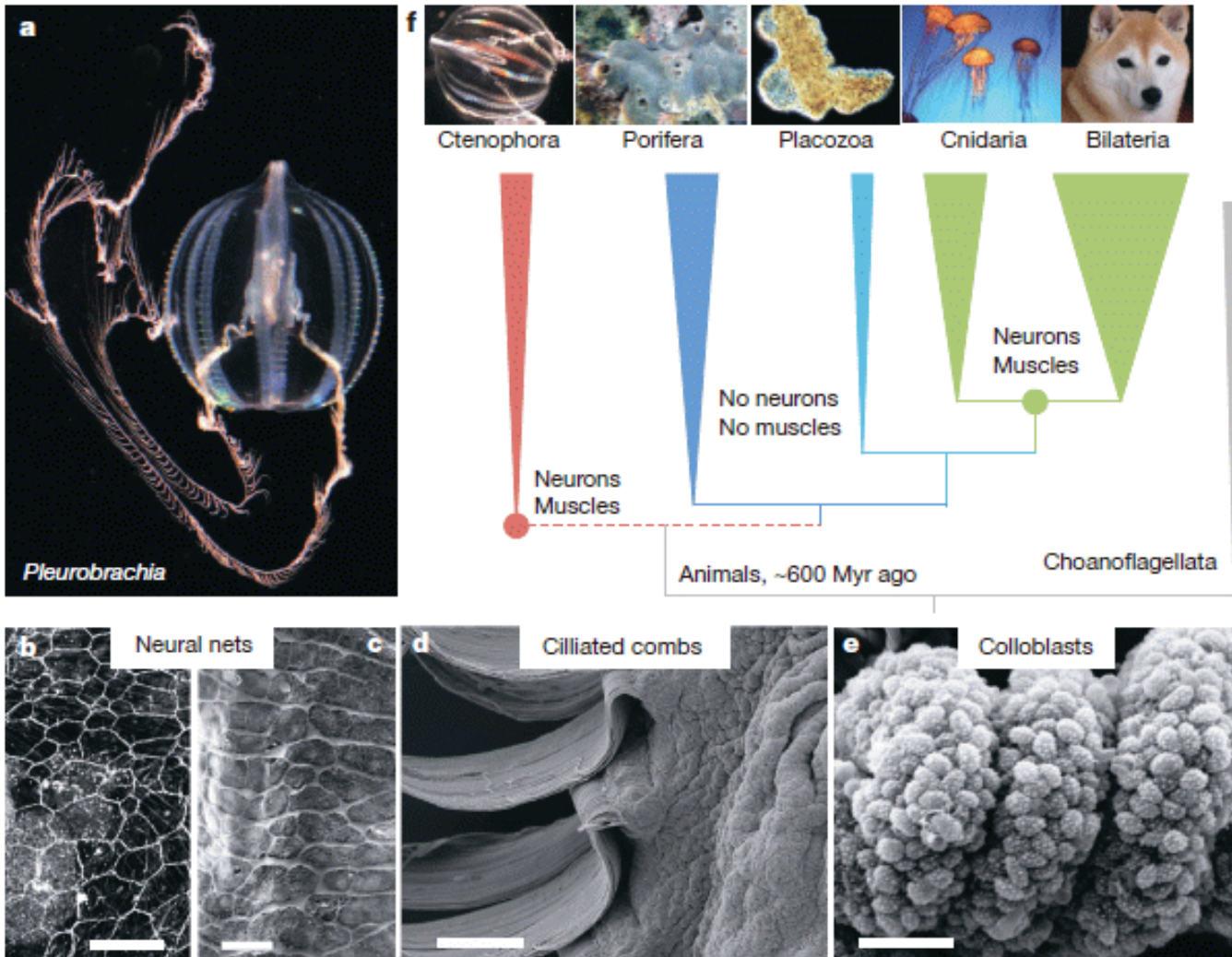
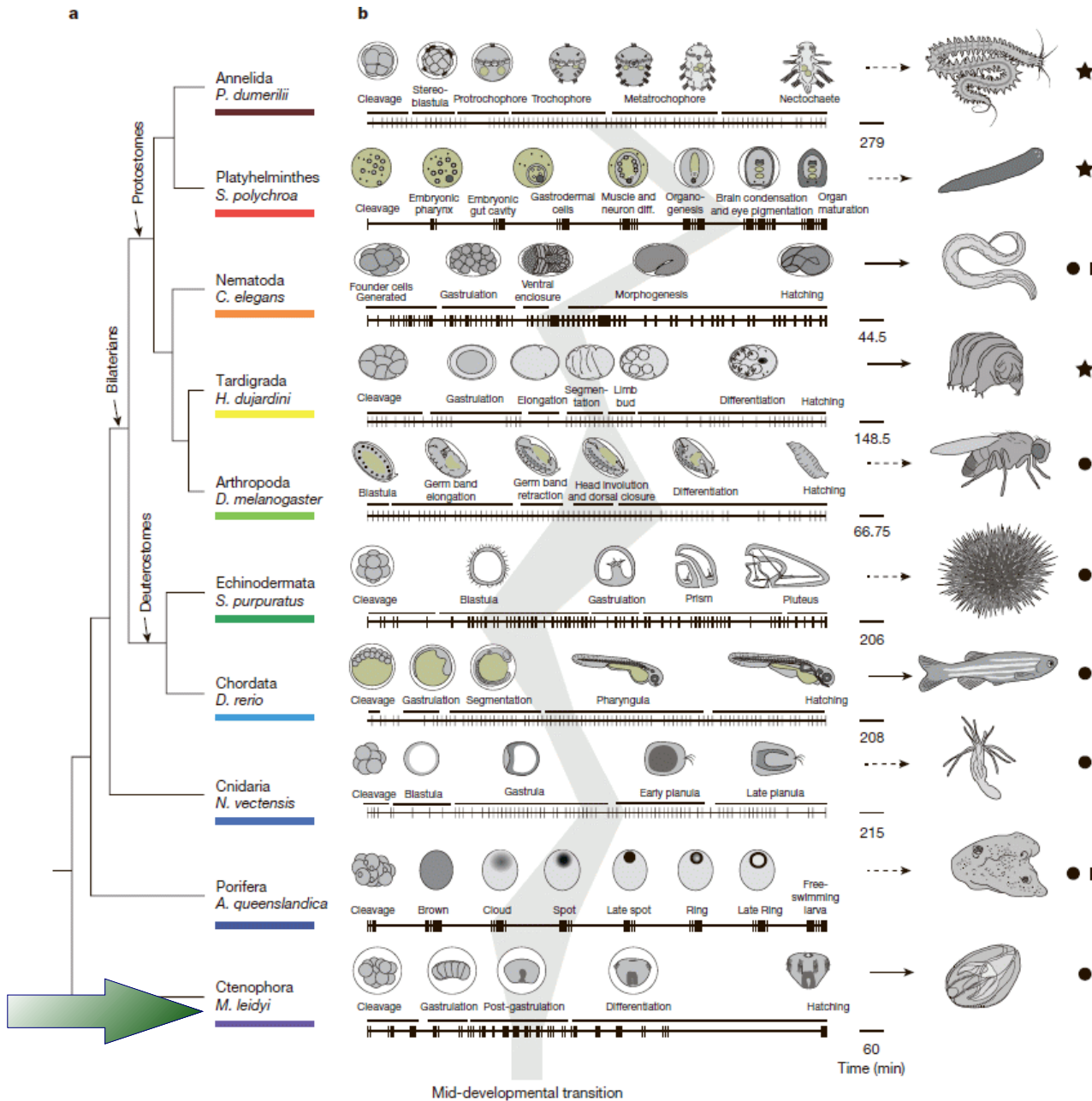


Figure 1 | Ctenophores and their innovations. **a**, The sea gooseberry, *Pleurobrachia bachei* (Supplementary Fig. 1), was selected as a target for genome sequencing due to preservation of traits ancestral for this lineage and because *in situ* hybridization/immunolabelling is possible. **b–e**, Major ctenophore innovations. **b**, Nervous system revealed by tyrosinated α -tubulin immunolabelling (scale bar, 60 μ m). **c**, Scanning electron microscopy (SEM) imaging of nerve net in a tentacle pocket (scale bar, 20 μ m). **d**, Locomotory ciliated combs (SEM; scale bar, 100 μ m). **e**, Glue-secreting cells (colloblasts) in tentacles (SEM; scale bar, 20 μ m). **f**, Relationships among major animal clades with choanoflagellates sister to all Metazoa.

[Moroz et al., 2014]

- + Двуслойный эктодермальный эпителий (внутренний слой - нервная сеть (с L-глутаминовой кислотой) и миоэпителиальными клетками)
- Нет гомеозисных генов
- + ? Трехслойность
- + ? Сквозная пищеварительная система

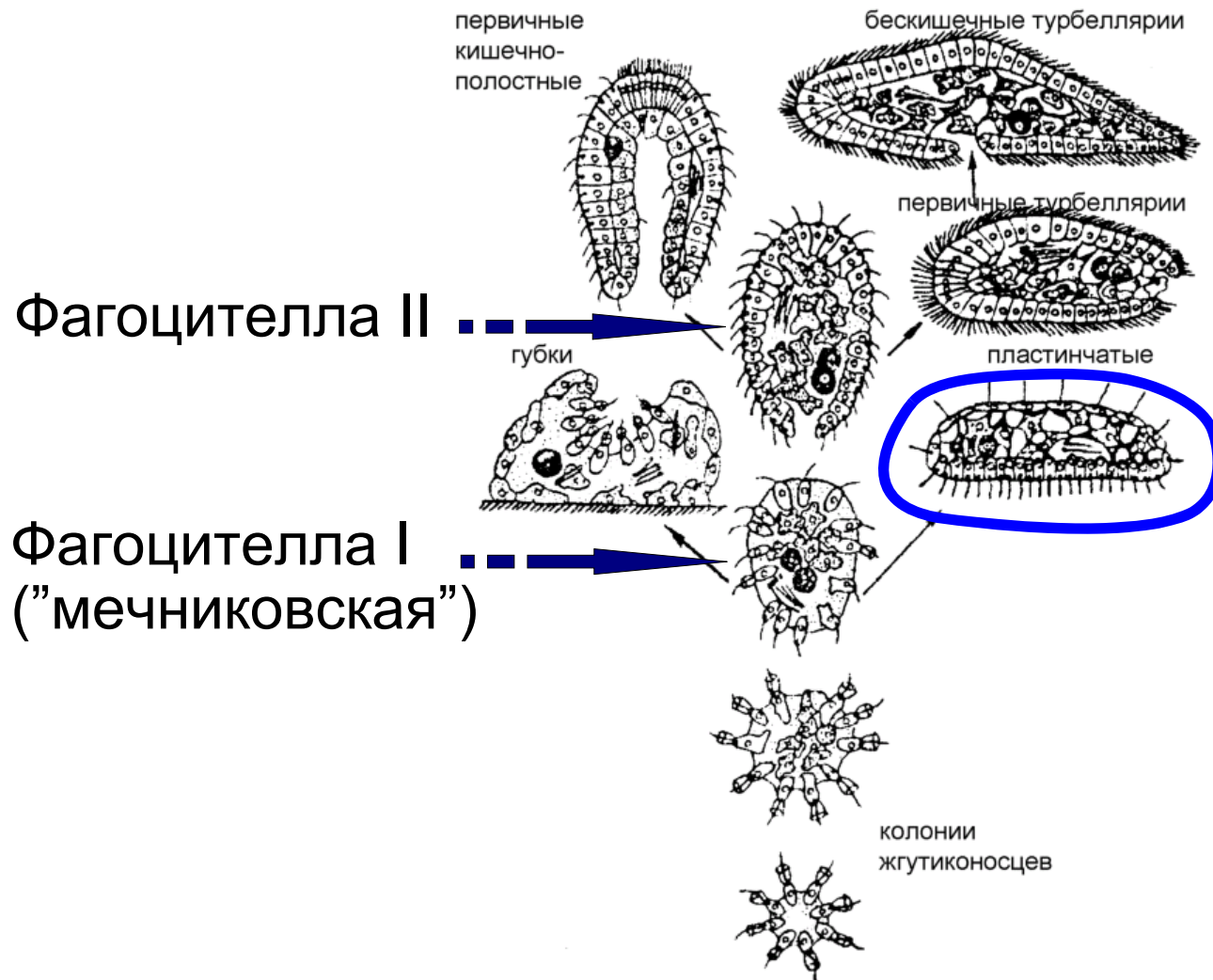


[Levin et al., 2016]

Figure 1 | Comparing development across ten phyla using CEL-Seq.
a. A phylogeny of the examined species based on recent work^{11,29,30}.
b. A representation of the times (notches) at which individual embryos were collected. Drawings of embryos at the indicated representative stages are shown above the collection time-course (on the right, timescale in minutes). The dark grey shading indicates the mid-developmental

transitions. Stars, species where the developmental time-course is mapped to a mixed-stage transcriptome reported here; circles, mapped to the previously published genomes; squares, previously published time-courses^{13,28}. Arrows indicate direct (solid) and indirect (dashed) developers.

Многоклеточные животные: становление разнообразия



(Из Шаровой, по Иванову)

Тип Placozoa — Пластинчатые

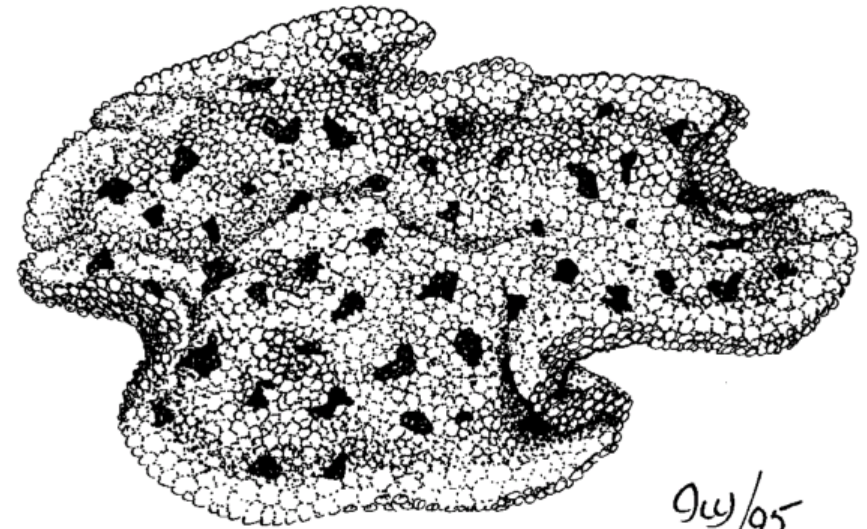
Ползающие морские организмы, обладающие “дорсальной” (с разреженными жгутиками) и “вентральной” (также со жгутиками) сторонами.

Клетки дифференцированные, в том числе есть специализированные их типы.

Бесполое размножение - деление и почкование бродяжек. Половое размножение есть, но личинка не известна.

Очень небольшой геном ($\sim 10^8$).

Всего 3 рода и 3 вида.



Livingstone, © BIODIDAC

Trichoplax sp.



© M.G. Sergeev, 2020



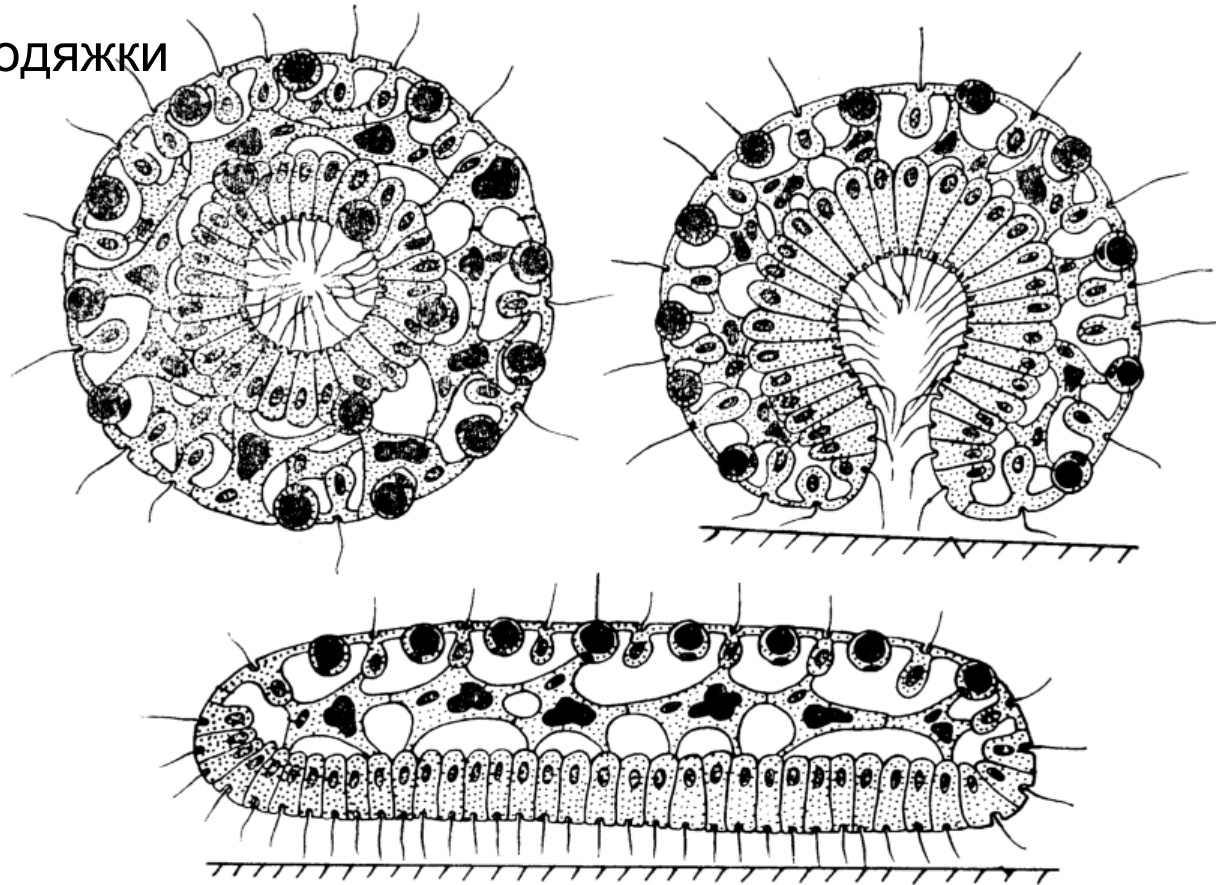
Livingstone, © BIODIDAC

9/95

Захват пищи как клетками вентральной, так и дорзальной сторон

Развитие бродяжки

(Из Малахова, 1990)



Размножение - бесполое (деление и почкование бродяжек) и половое (но спермии и личинки не известны, но описана классическая бластула)

Родство > стрекающие и Bilateria

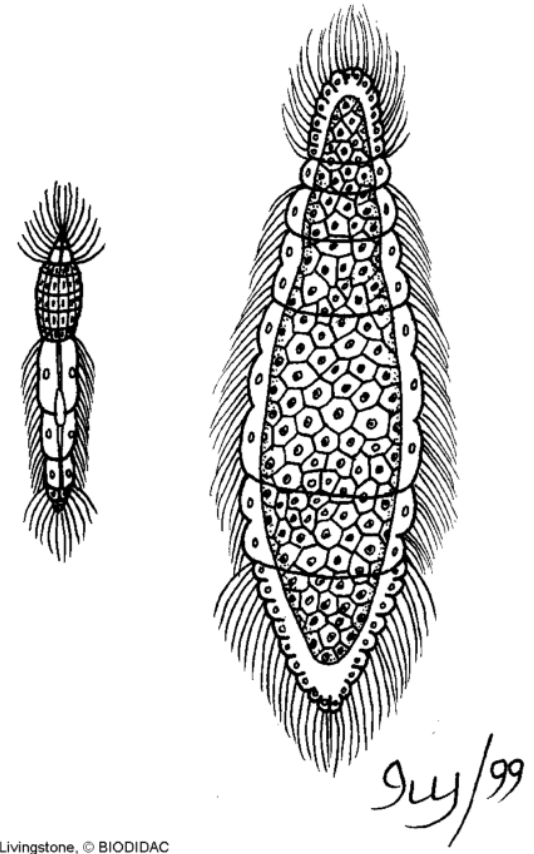
Тип Mesozoa (=Rhombzoa) — Мезозои

Паразитические морские организмы, обладающие ресничными покровными клетками. Внутренние клетки или с хорошо развитым цитоскелетом, или с так называемыми генеративными клетками.

Жизненный цикл со сменой поколений. Есть половое размножение. Дробление полное неравномерное.

Известные классы нередко рассматриваются как самостоятельные типы.

Свыше 70 видов.



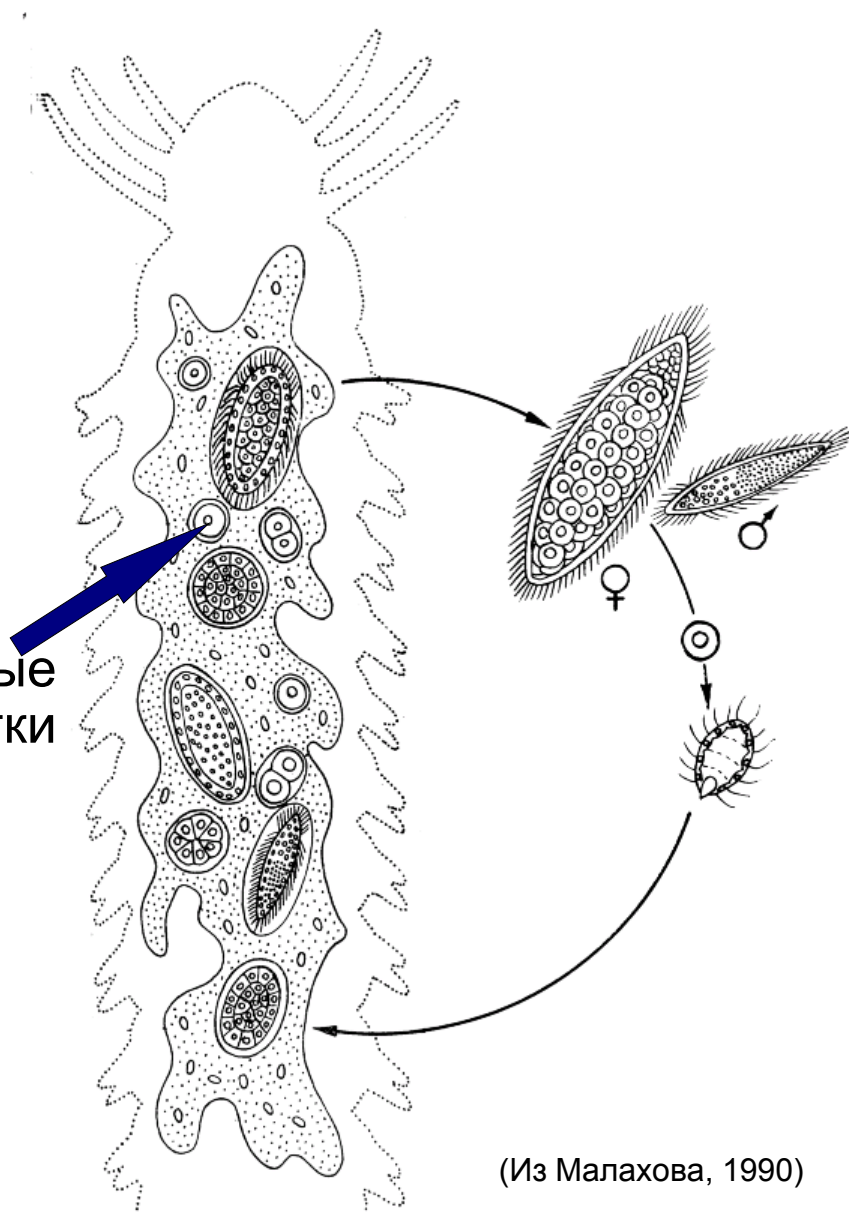
Класс Orthonectida

Паразиты турбеллярий, немертин, кольчатых червей, моллюсков, иглокожих.

У самцов есть семенники. Личинка паренхимулообразная.

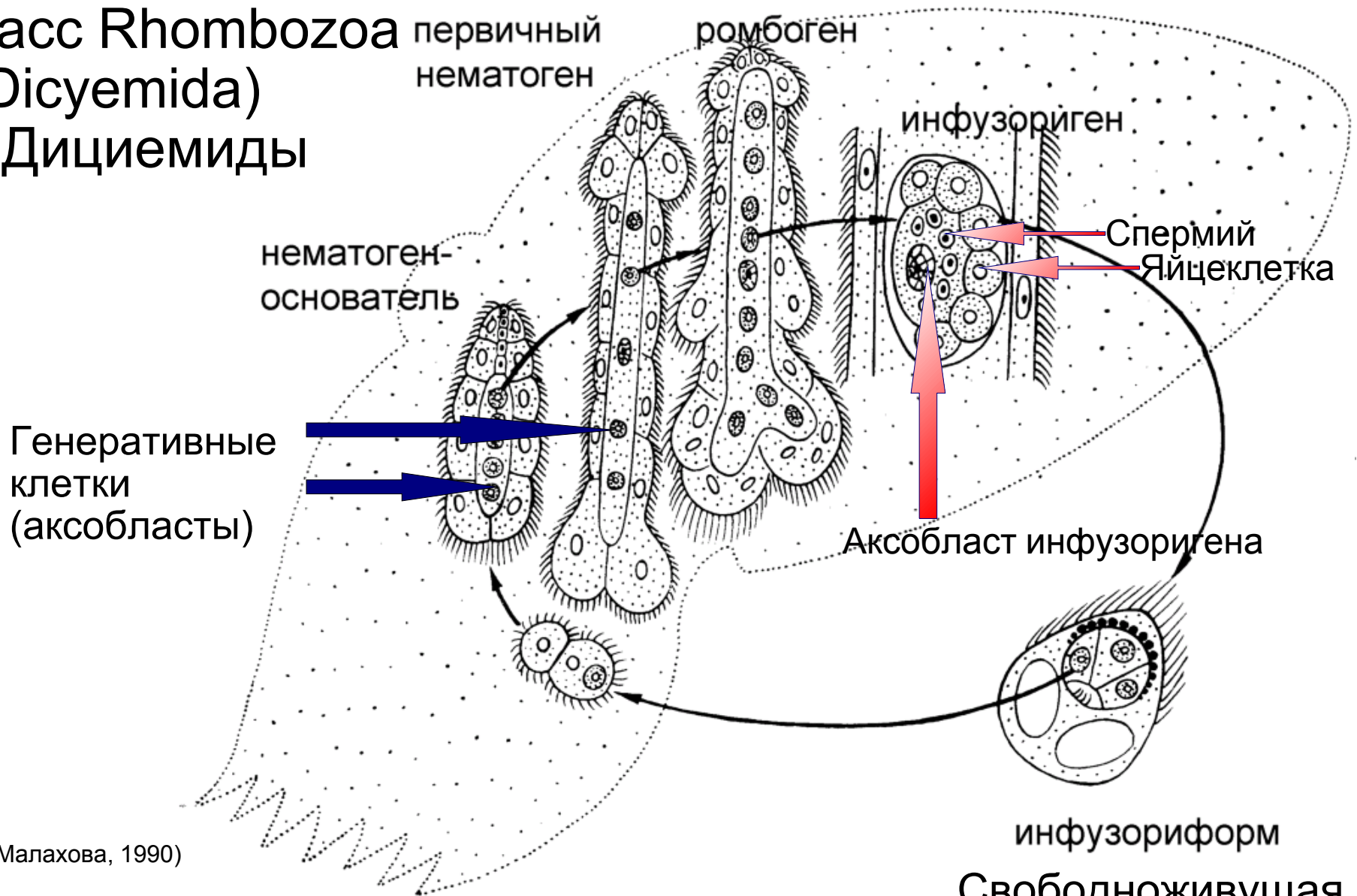
Паразитическая стадия - плазмодий с генеративными клетками, в результате деления которых внутри плазмодия образуются самки и самцы.

Генеративные клетки



(Из Малахова, 1990)

Класс Rhombozoa (=Dicyemida)
— Дициемиды



(Из Малахова, 1990)

Паразиты венозных придатков почек
гологоногих моллюсков (100% заражение)

инфузориформ
Свободноживущая
стадия

Родство (по некоторым молекулярно-генетическим оценкам) > трохофораты (тогда - очень сильное упрощение)

(по морфологии, в том числе организации клеток) > двуслойные фагоцителлообразного типа

возможно, не связанные родством группы (то есть ортонектиды и дициемиды должны относиться к разным типам)

**Тип Cnidaria (=Coelenterata) —
Стрекающие
(Кишечнополостные)**

Сидячие, медленно ползающие или плавающие морские (реже пресноводные) организмы, обычно с хорошо выраженной радиальной симметрией. Много колониальных форм.

Типичные двуслойные (?) животные с гастральной (гастроваскулярной) и нервной системами, органами чувств, нередко с хорошо развитыми гонадами.

Есть стрекательные клетки.

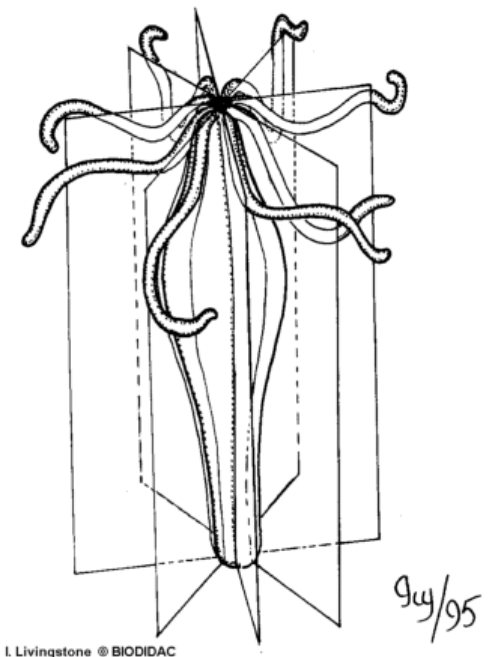
Жизненный цикл обычно со сменой поколений (*метагенез*) — полипоид и медузоид. Есть половое размножение.

Дробление полное равно- или неравномерное.

Основные типы *гаструляции* — *иммиграция*, *деламинация* и *инвагинация*.

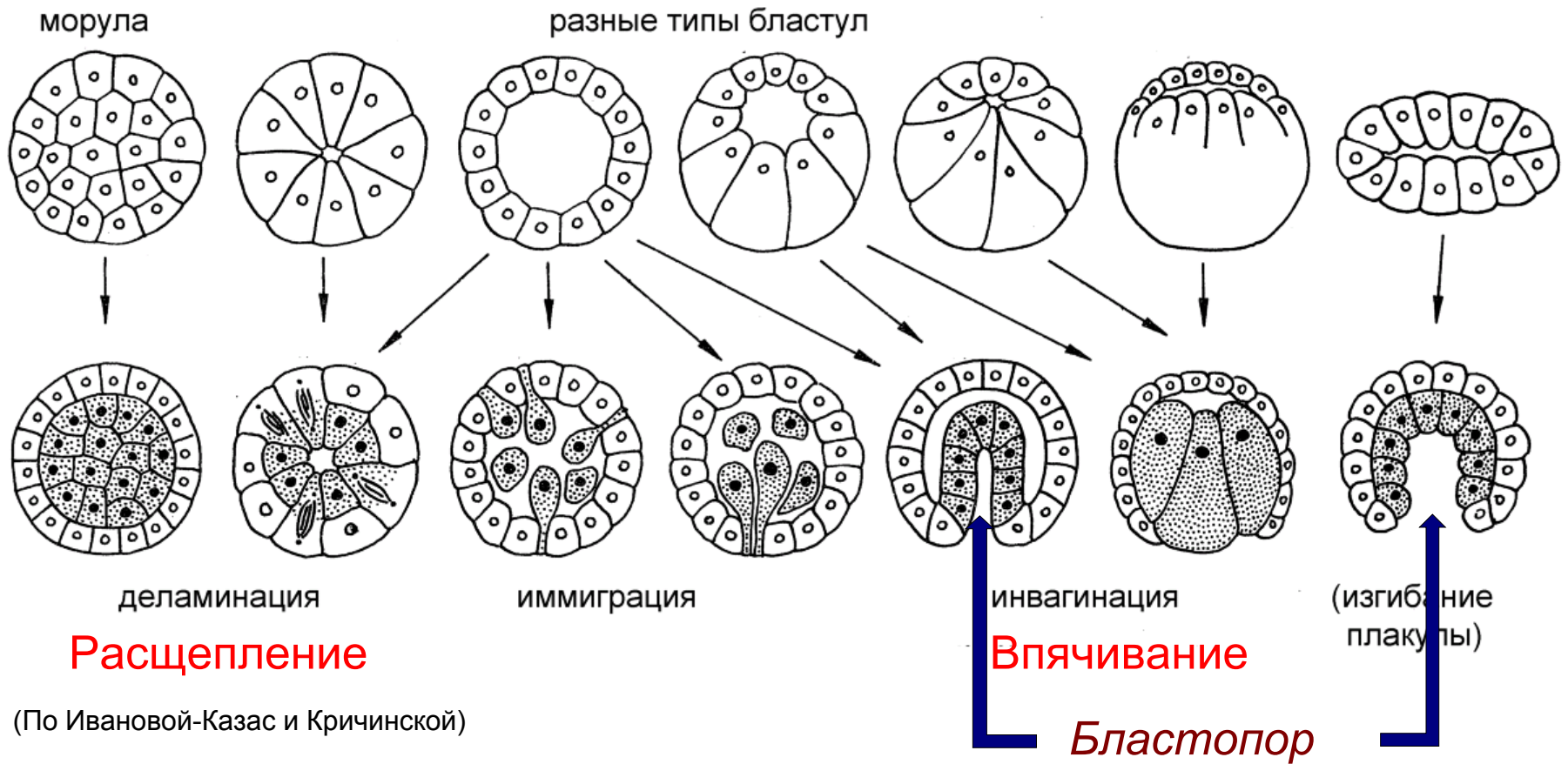
[Читайте учебник]

Более 9 000 видов.



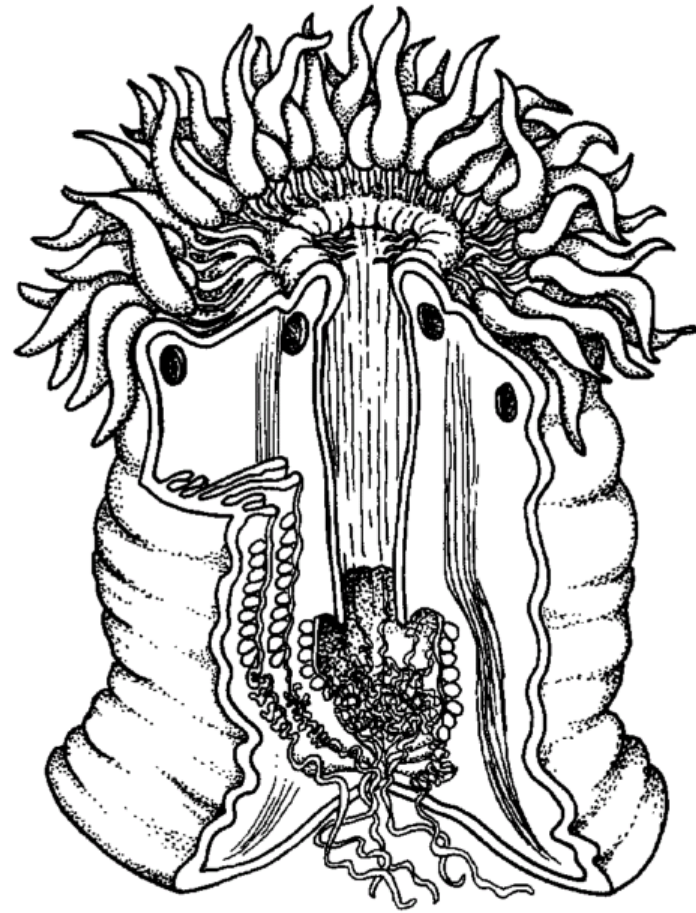
Некоторые современные исследователи, считают, что мышечные клетки стрекающих свидетельствуют об их трехслойности. Более того, есть гипотеза, что стрекающие - упрощенные в ходе эволюции потомки настоящих трехслойных животных.

Типы гаструляции



+ эпиболия (обрастание)

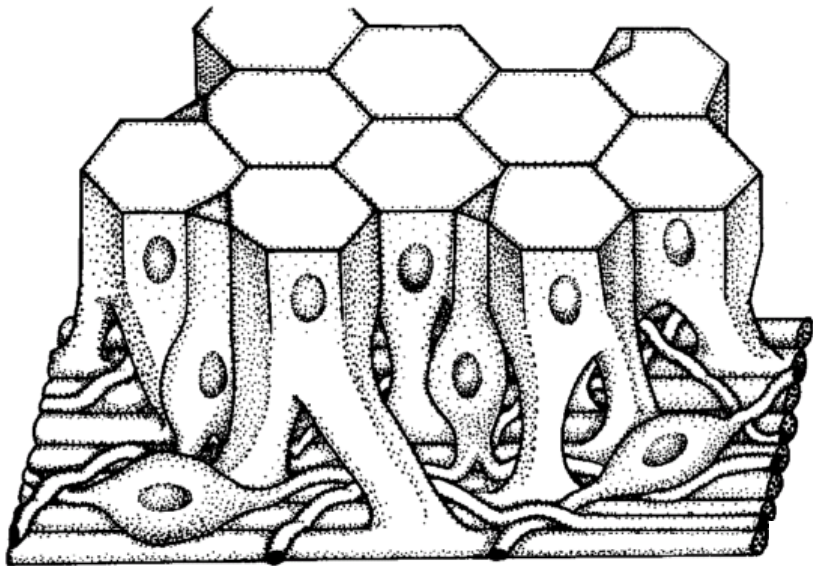
Полипоид



94/94

Livingstone, © BIODIDAC.





Livingstone, © BIODIDAC.

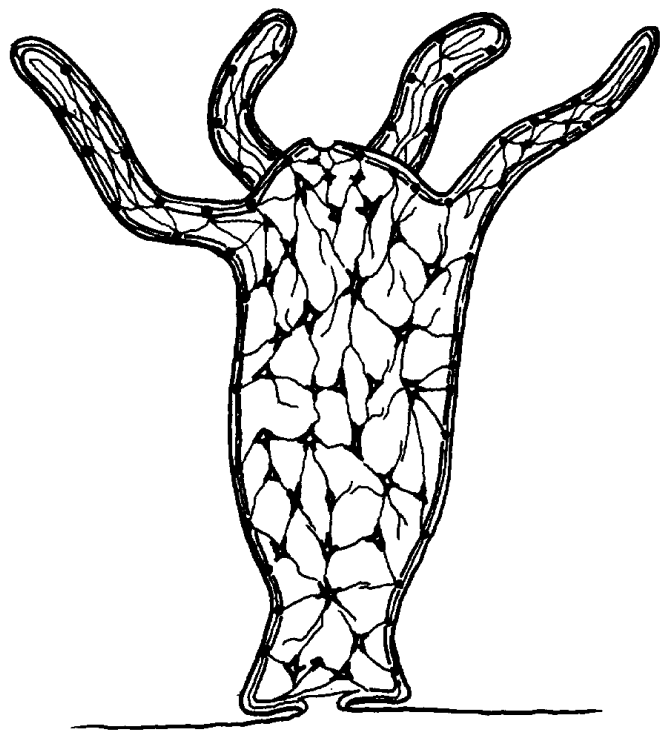
BIODIDAC © J. Houzeau, Univ. d'Ottawa



94/94

Livingstone, © BIODIDAC.

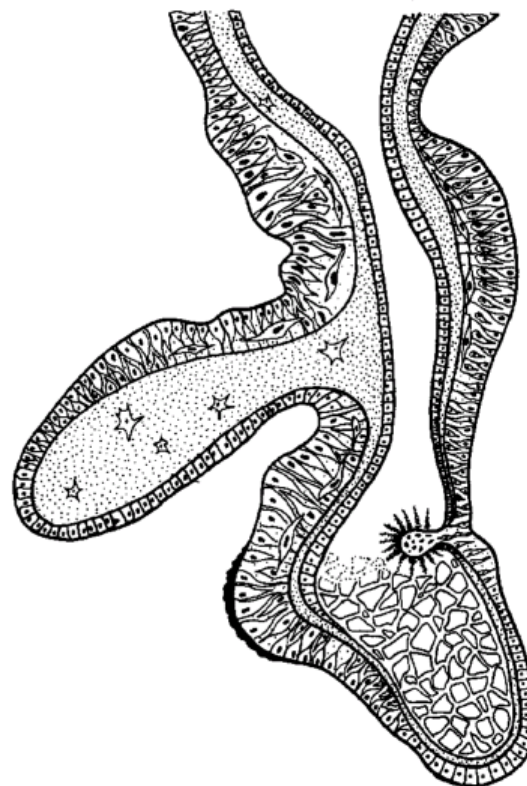
Стрекательные клетки



Livingstone. © BIODIDAC

Нервная система

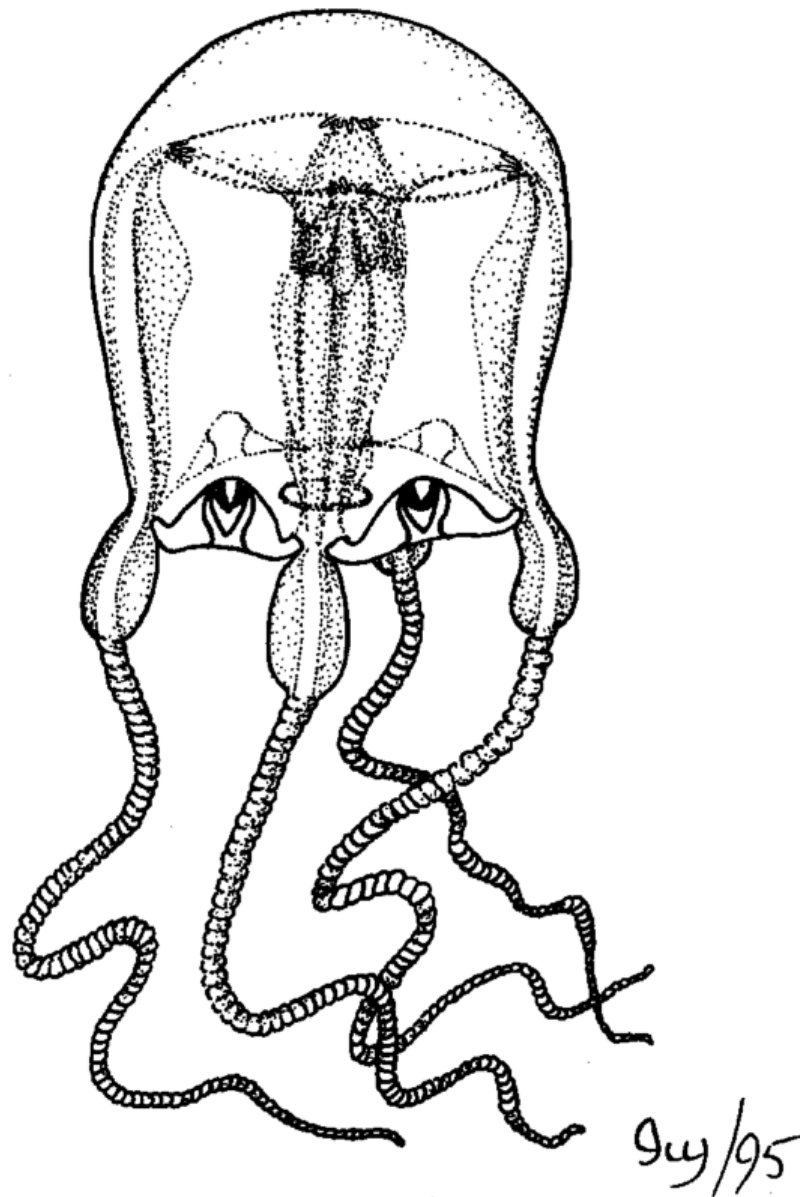
Комплекс органов чувств (у медуз)

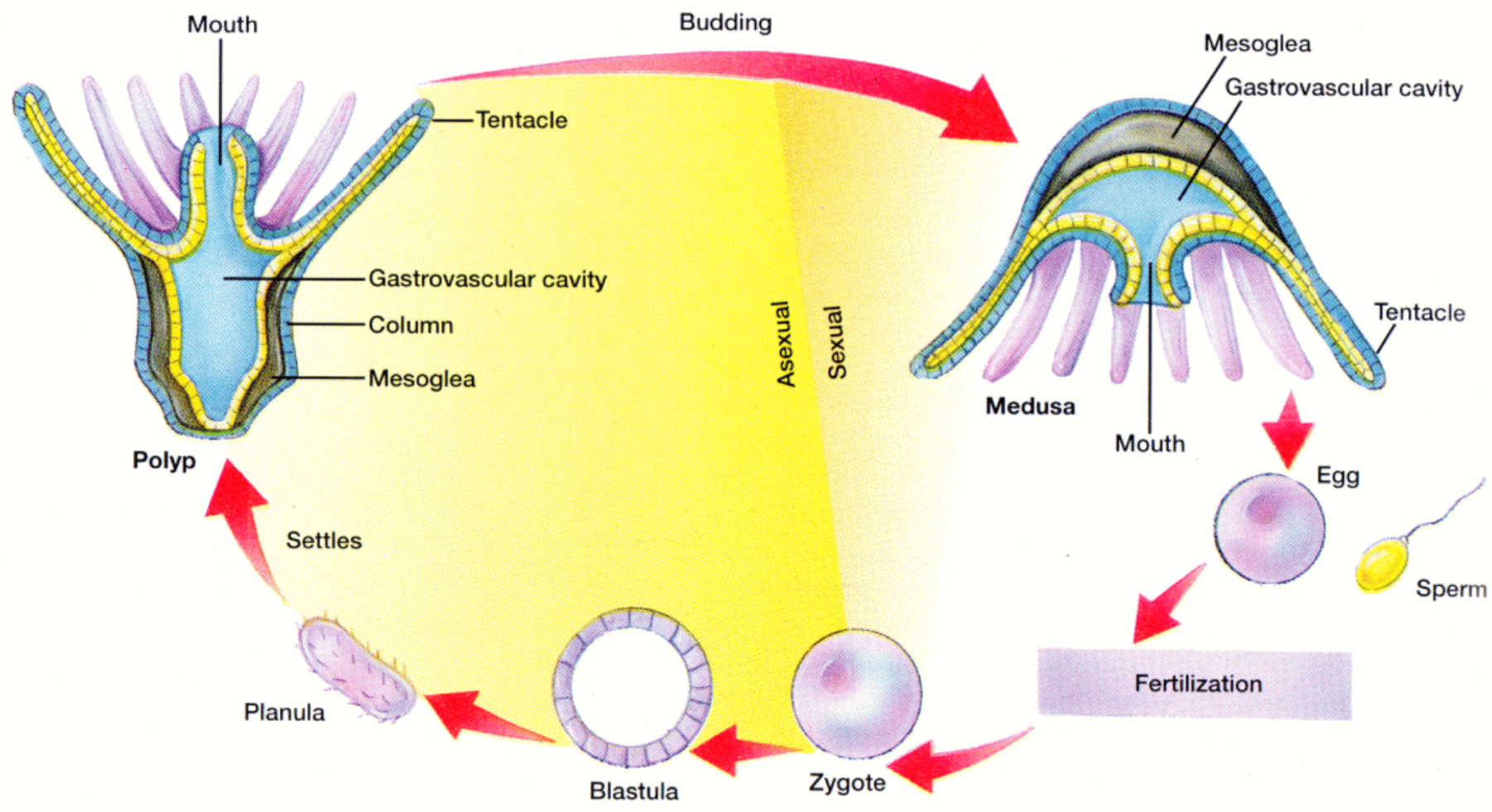


Livingstone © BIODIDAC

© M.G. Sergeev, 2020

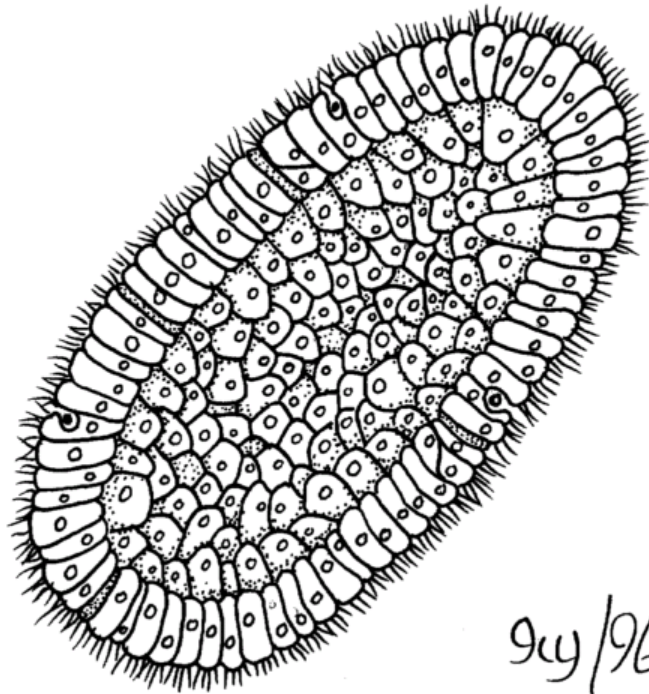
Медузоид





(Из Miller, Harley, 1996)

Тип Coelenterata — Кишечнополостные



Livingstone © BIODIDAC

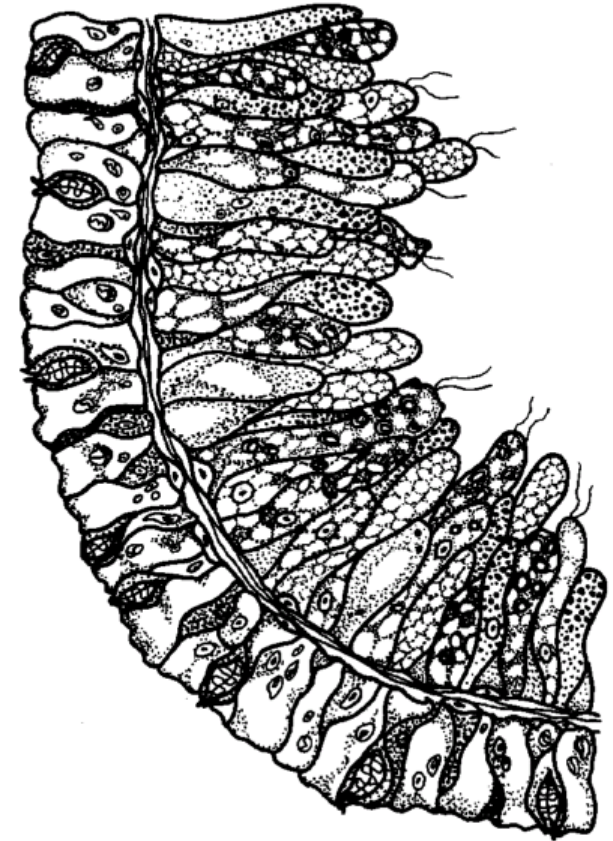
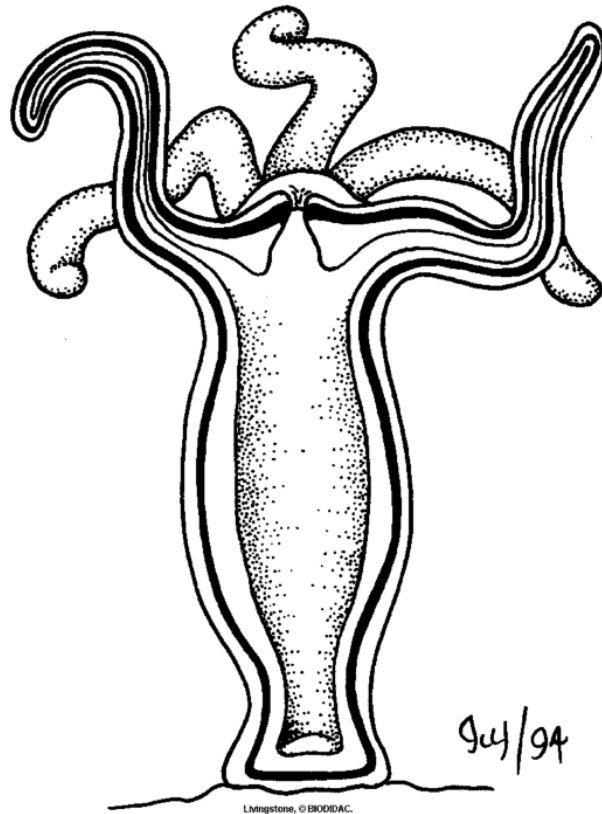
Планула



Класс Hydrozoa — Гидроидные кишечнополостные

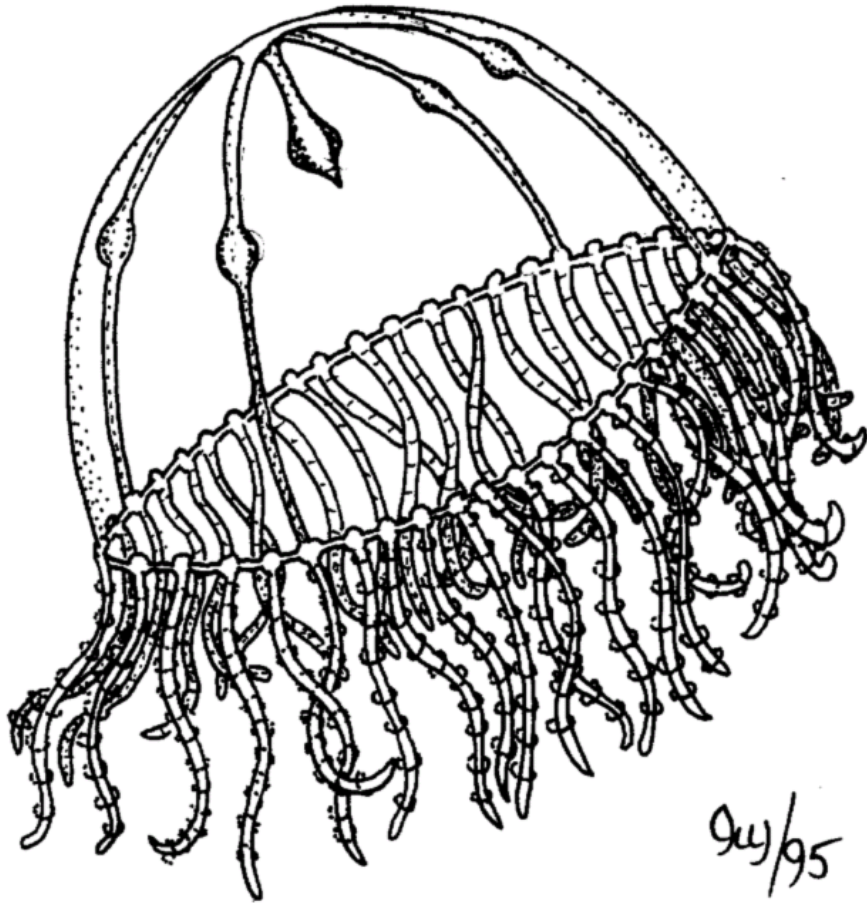
Одиночные или колониальные формы,
обычно с метазенезом. Есть группы с
редукцией либо полипоидного, либо
медузоидного поколений. Медузоиды с
велоном, полипоиды без внутренних
перегородок.

Около 230 видов





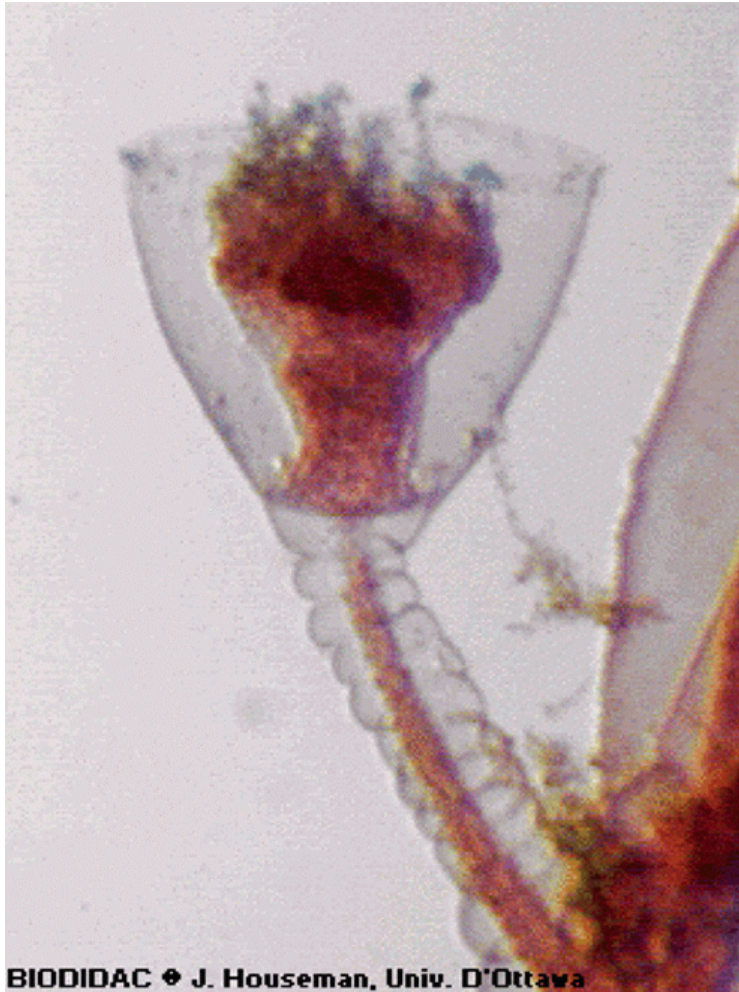
BIODIDAC © J. Houzeman, Univ. d'Ottawa



I. Livingstone © BIODIDAC

Obelia



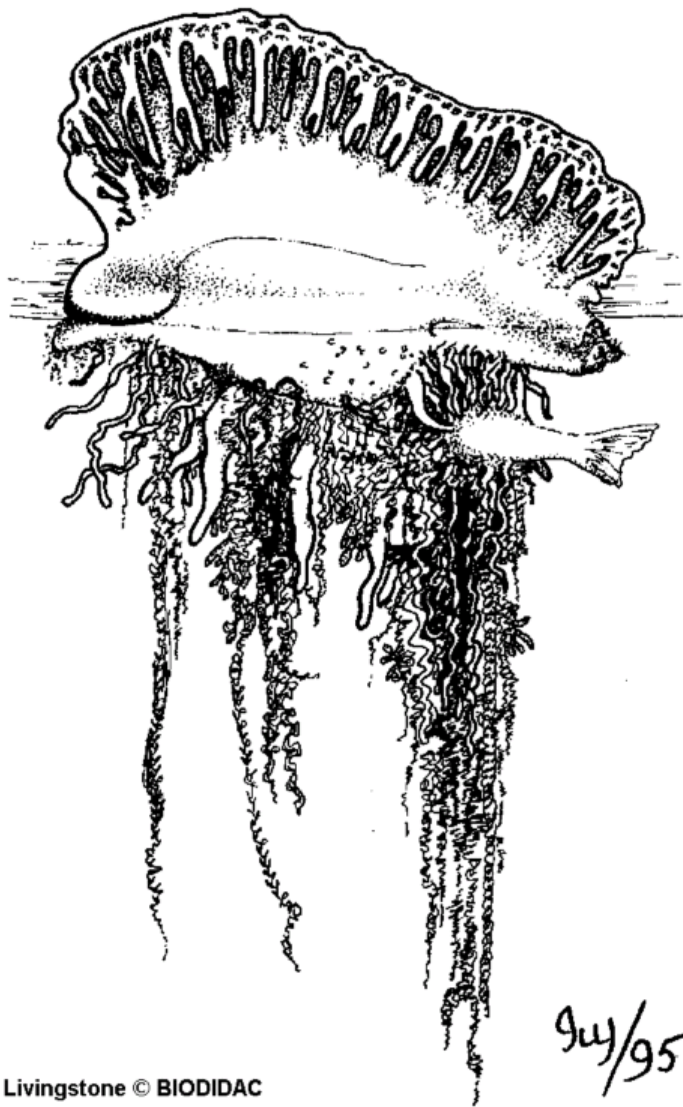


Гидрант



Бластостиль

Сложно организованные колонии



Livingstone © BIODIDAC



Physalia

Polypodium hydriforme

Класс Polipodiozoa

Единственный вид - очень своеобразный внутриклеточный паразит икры осетровых.

Свободноживущая стадия - мелкие медузоиды с книдоцитами.



By Ekaterina V. Raikova - Evans, N. M., Linder, A., Raikova, E. V., Collins, A. G., Cartwright, P. (2008). Phylogenetic placement of the enigmatic parasite, *Polypodium hydriforme*, within the Phylum Cnidaria. *BMC Evolutionary Biology* 8: 139. Fig. 1
doi:10.1186/1471-2148-8-139, CC BY 2.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5543766>

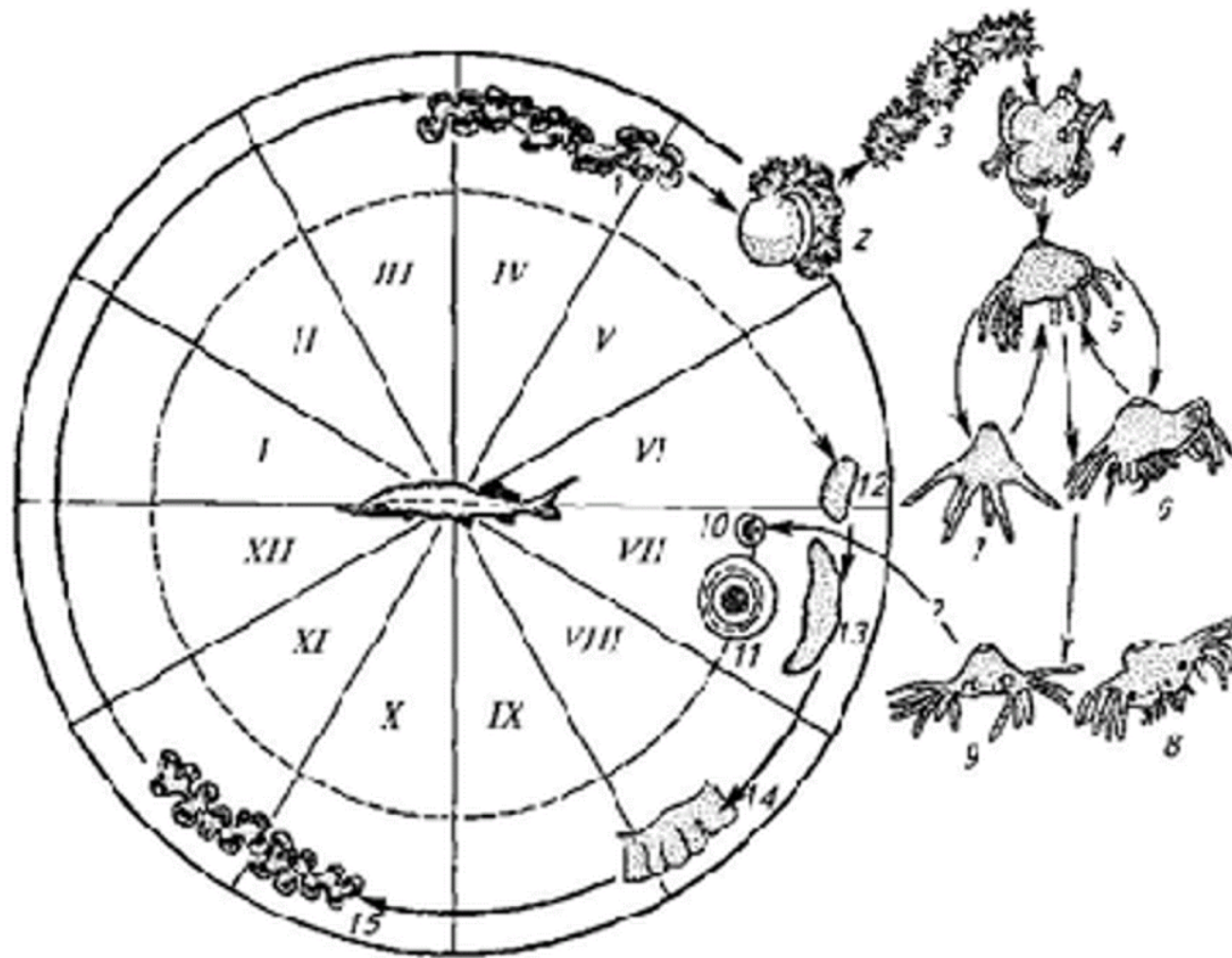


Рис. 52. Цикл развития *Polurodium* (внутри круга помещены паразитические стадии развития — внутри ооцита); вне круга — свободноживущие; римскими цифрами обозначены месяцы:

1, 15 — столон с почками, щупальцами внутри почюк; 2 — отелот с наружными щупальцами, выходящий в воду во время нереста; 3 — такой же столон в воде; 4 — фрагмент столон в воде; 5 — одиночная медуза с щупальцами; 6 — 24-щупальцевая медуза; 7 — 6-щупальцевая медуза; 8 — 24-щупальцевая медуза с незрелыми половыми железами первого типа; 9 — 12-щупальцевая медуза со зрелыми половыми железами второго типа; 10 — двухъядерная клетка; 11 — морула; 12 — планула; 13 — почкующаяся планула; 14 — столон с почками без щупальцев. Знак ? означает, что способ заражения ооцитов неясен

Класс Cubozoa — Кубомедузы

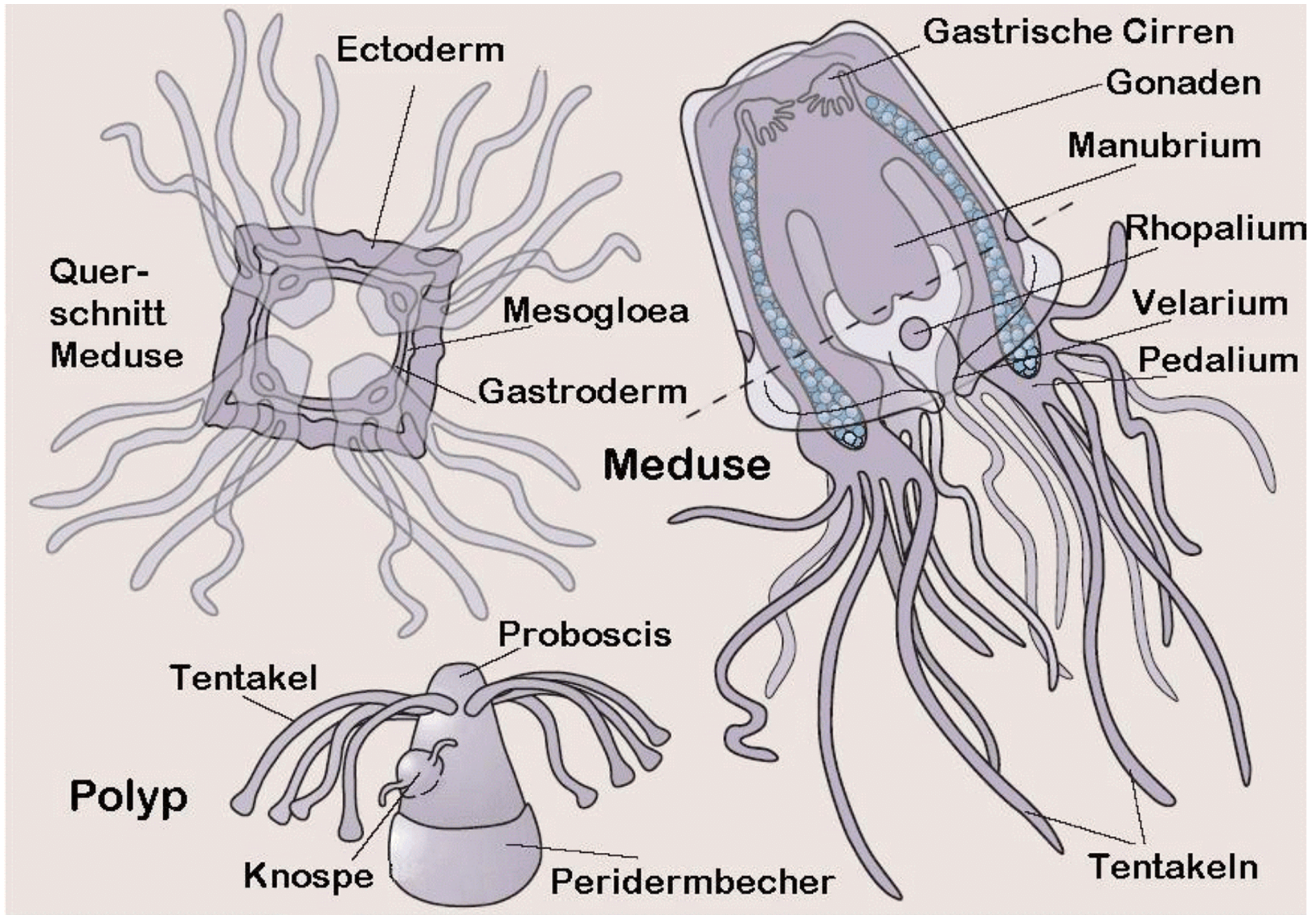
Одиночные с метагенезом.
Полип с перидермальной чашей,
двумя нервными кольцами.
Медузоид с 4-лучевой
симметрией, с кольцевым
мускулом. Полипоид
непосредственно превращается в
медузоид.

Около 40 видов.



Caribdea sp.

[www.zoologie-online.de/.../Cubozoa]



[uk.wikipedia.org/wiki/]

Класс Staurozoa — Ставромедузы

Одиночные, без полипоидной
стадии, но с сидячими
медузоидами (со стебельком).

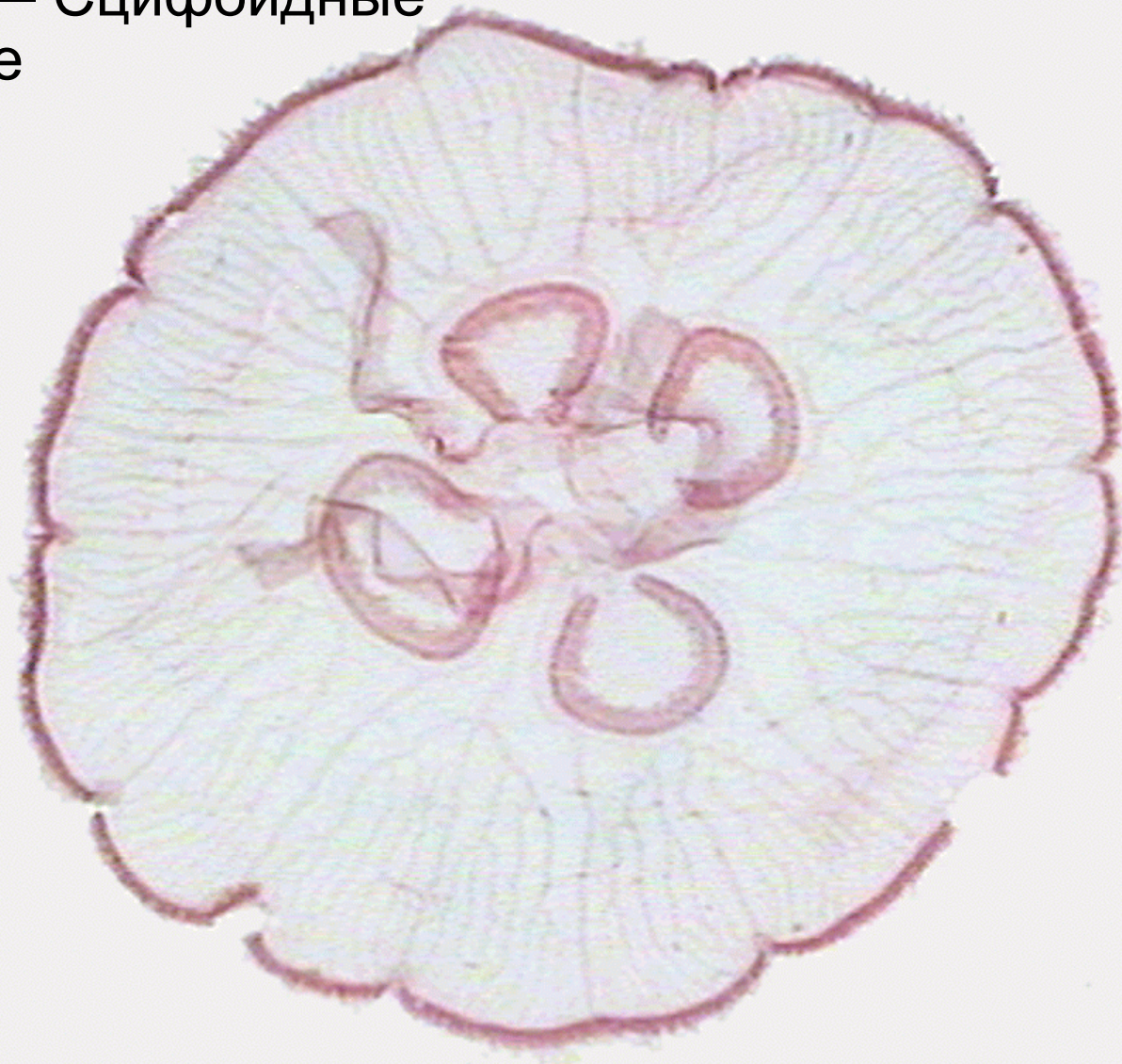
Около 50 видов.

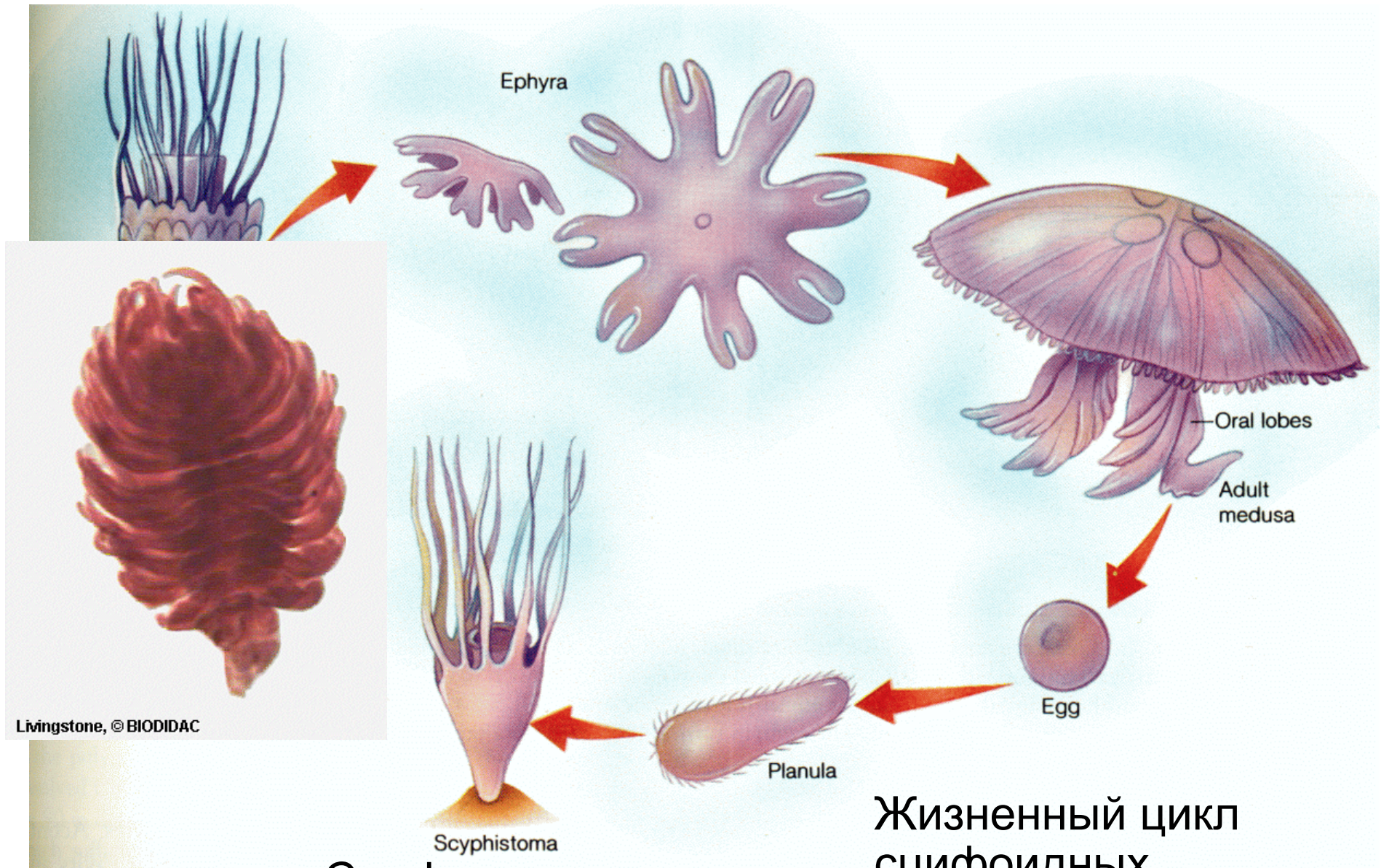


[By Minette Layne -
https://www.flickr.com/photos/minette_layne/3663272692/, CC BY-SA 2.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=11041548>]

Класс Scyphozoa — Сцифоидные кишечнополостные

Одиночные формы.
Преобладает
медузоидное
поколение (без
велюма). Часто
крупные.
Полипоидное
поколение
редуцировано.





Livingstone, © BIODIDAC

(Из Miller, Harley, 1996)

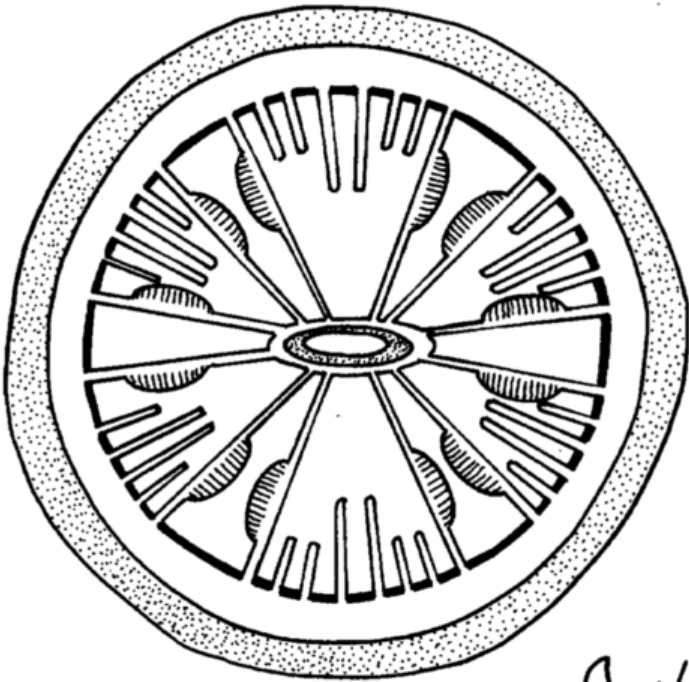
**Сцифистома
(полипоид)**

**Жизненный цикл
сцифоидных**

© M.G. Sergeev, 2020

Класс Anthozoa — Коралловые полипы

Одиночные и колониальные формы. Только полипоидное поколение, у многих видов размножающиеся как бесполом, так и половым путем. Полипоиды с внутренними перегородками.



9/11/95

I. Livingstone © BIODIDAC



BIODIDAC © P. Crawford, UPEI

© M.G. Sergeev, 2020



BIODIDAC, © P. Crawford, U



BIODIDAC © P. Crawford and B. Giberson, UPEI



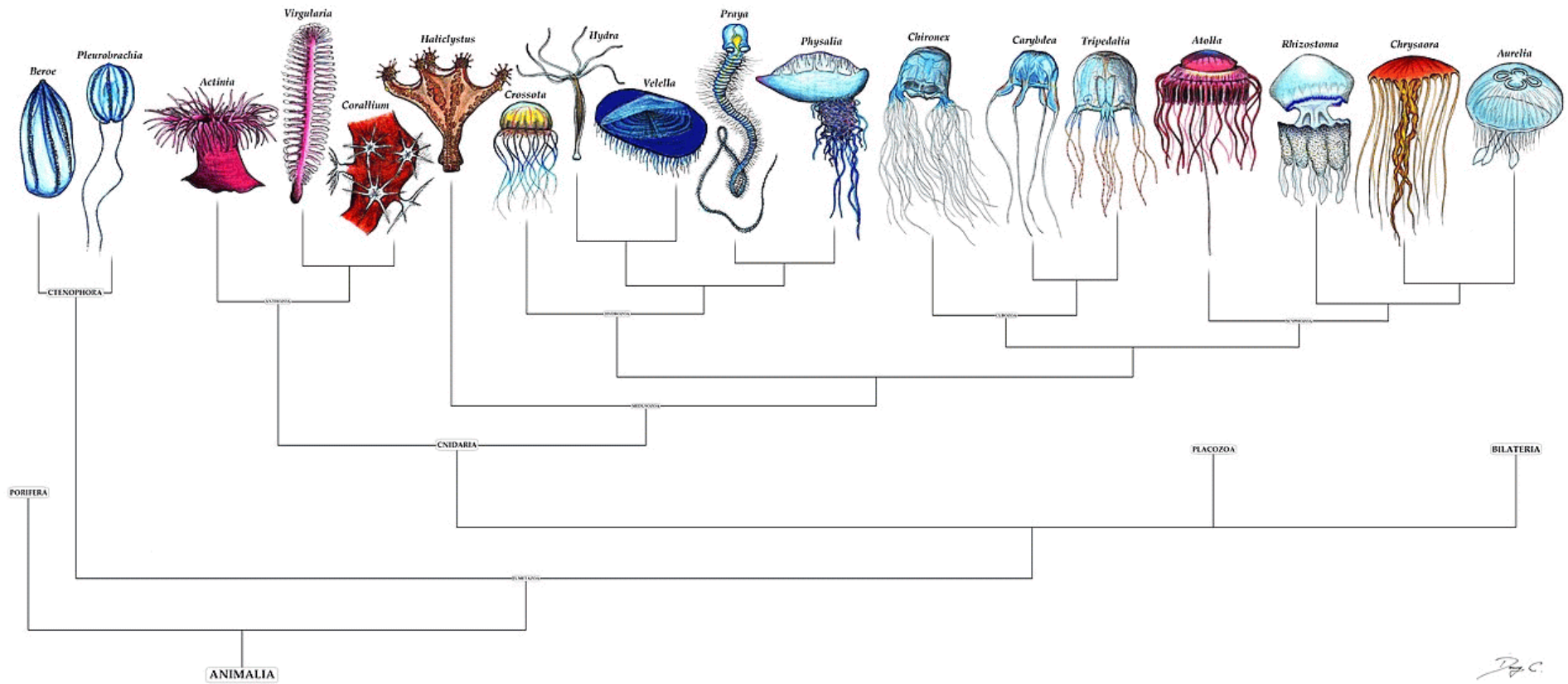
BIODIDAC © P. Crawford, UPEI



BIODIDAC © D. Giberson, UPEI



BIODIDAC, © P. Crawford, UPEI



Возможные филогенетические отношения современных стрекающих и других эволюционных направлений настоящих животных

By Danny Cicchetti - Own work, CC BY-SA 4.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=75302417>

Стрекающие (в современном понимании) хорошо обособленная группа настоящих животных. Их ближайшими сородичами являются Мухозоа, которых многие исследователи включают в состав стрекающих.

Cnidaria + Мухозоа - до какой-то степени родственны Bilateria, но обособление этих двух эволюционных направлений произошло очень давно, скорее всего в эдиакарии либо даже раньше.