

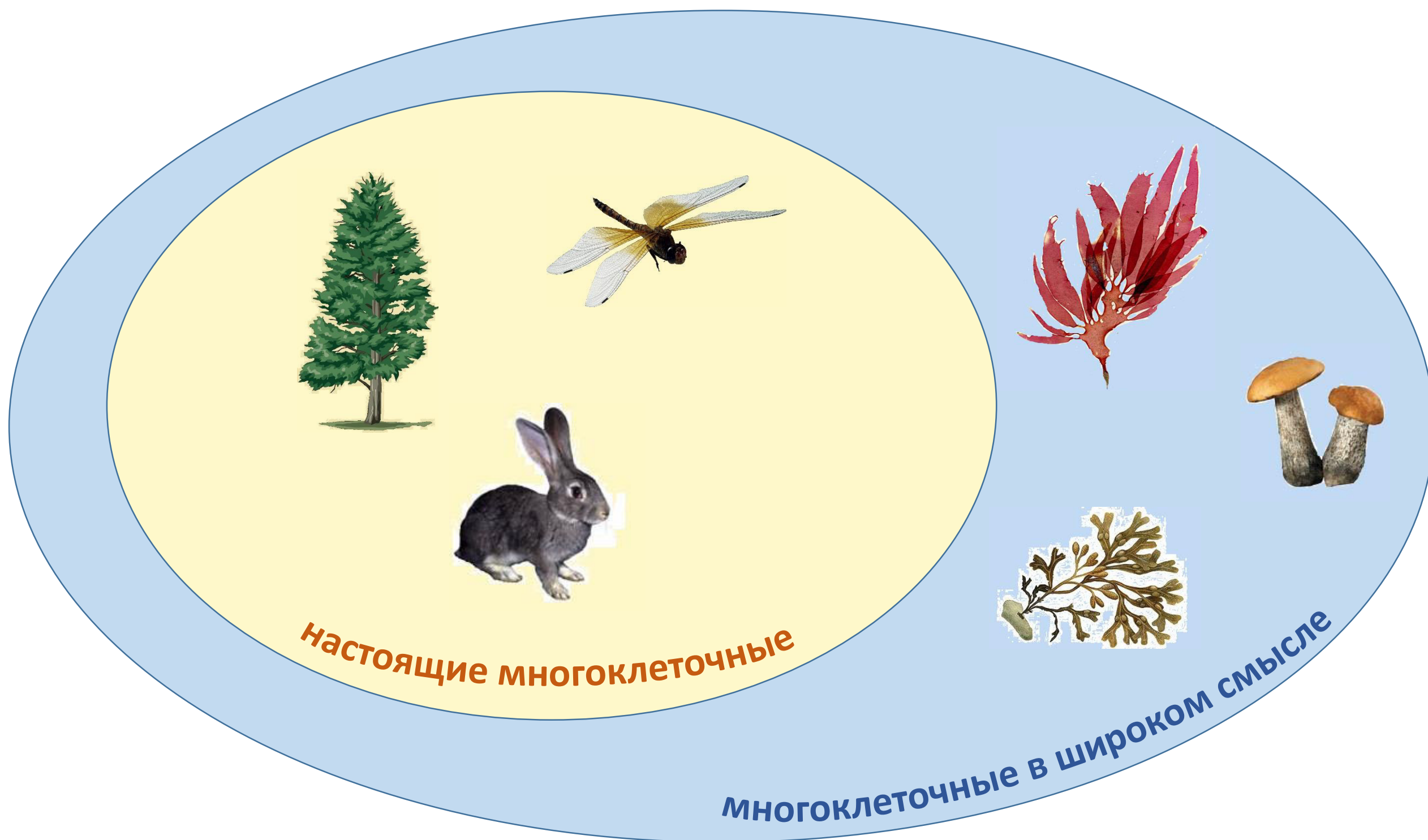
# **Происхождение многоклеточных**

## Какие организмы называют многоклеточными?

Многоклеточными или «настоящими» многоклеточными (или «истинно многоклеточными») многие биологи считают организмы, тела которых не просто состоят из множества клеток, а состоят из специализированных (дифференцированных) клеток, образующих ткани. При таком определении многоклеточными окажутся только высшие растения и животные. Для этих двух групп был предложен удачный термин «многоотканевые», однако, к сожалению, термин, похоже, не прижился.

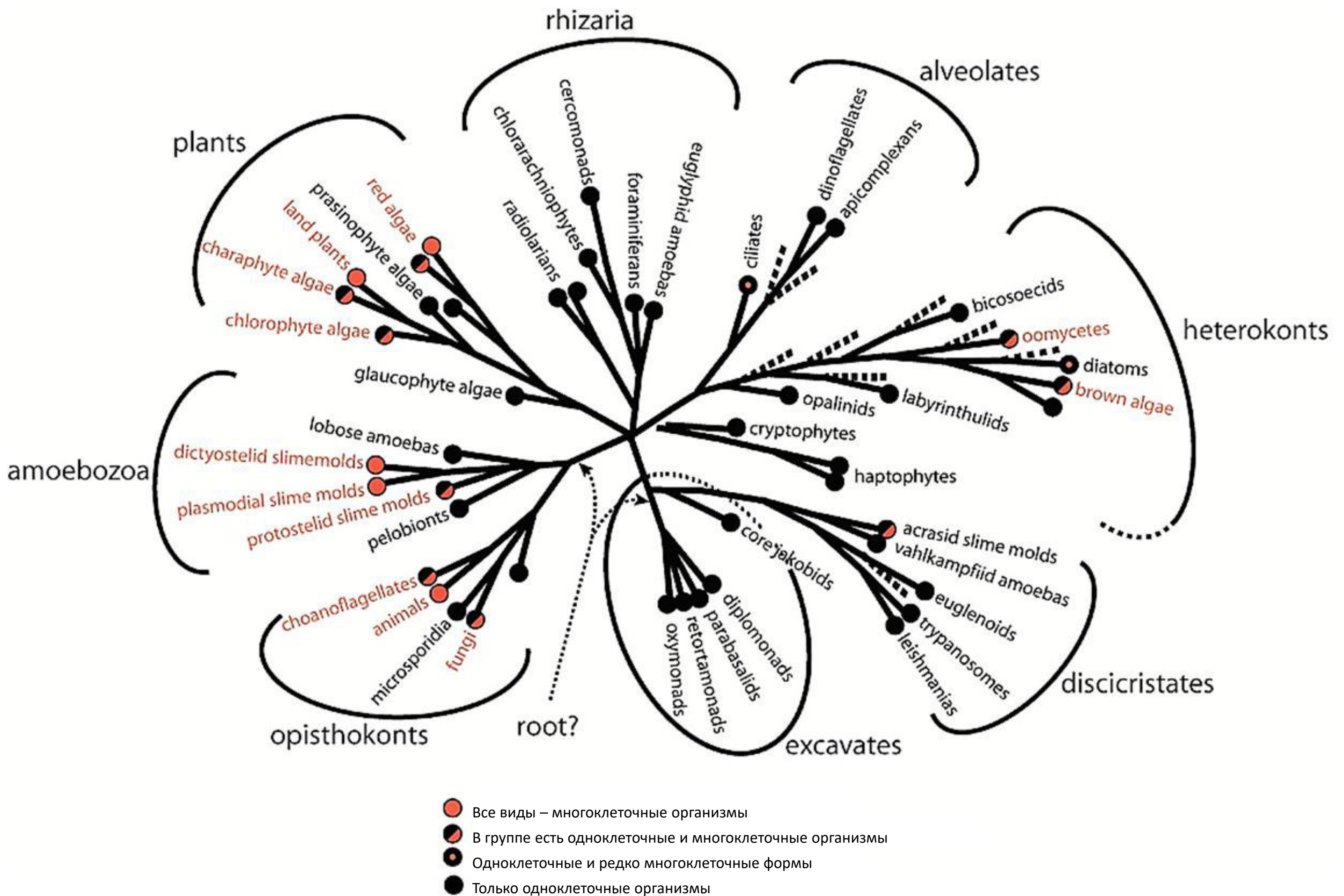
A1

Многоклеточными в широком смысле слова называют группу, в которую входят настоящие многоклеточные, а также макроскопические водоросли и высшие грибы. Тела последних состоят из множества клеток, однако степень дифференцировки клеток у них меньше, ткани не так явно выражены как у настоящих многоклеточных.



...На сегодняшний день считается, что одноклеточные эукариоты переходили к многоклеточности более 20 раз, однако современные животные – результат лишь одного из этих событий. Последствия всех остальных переходов к многоклеточности "достались" грибам и растениям...

Марков А. «Рождение сложности»

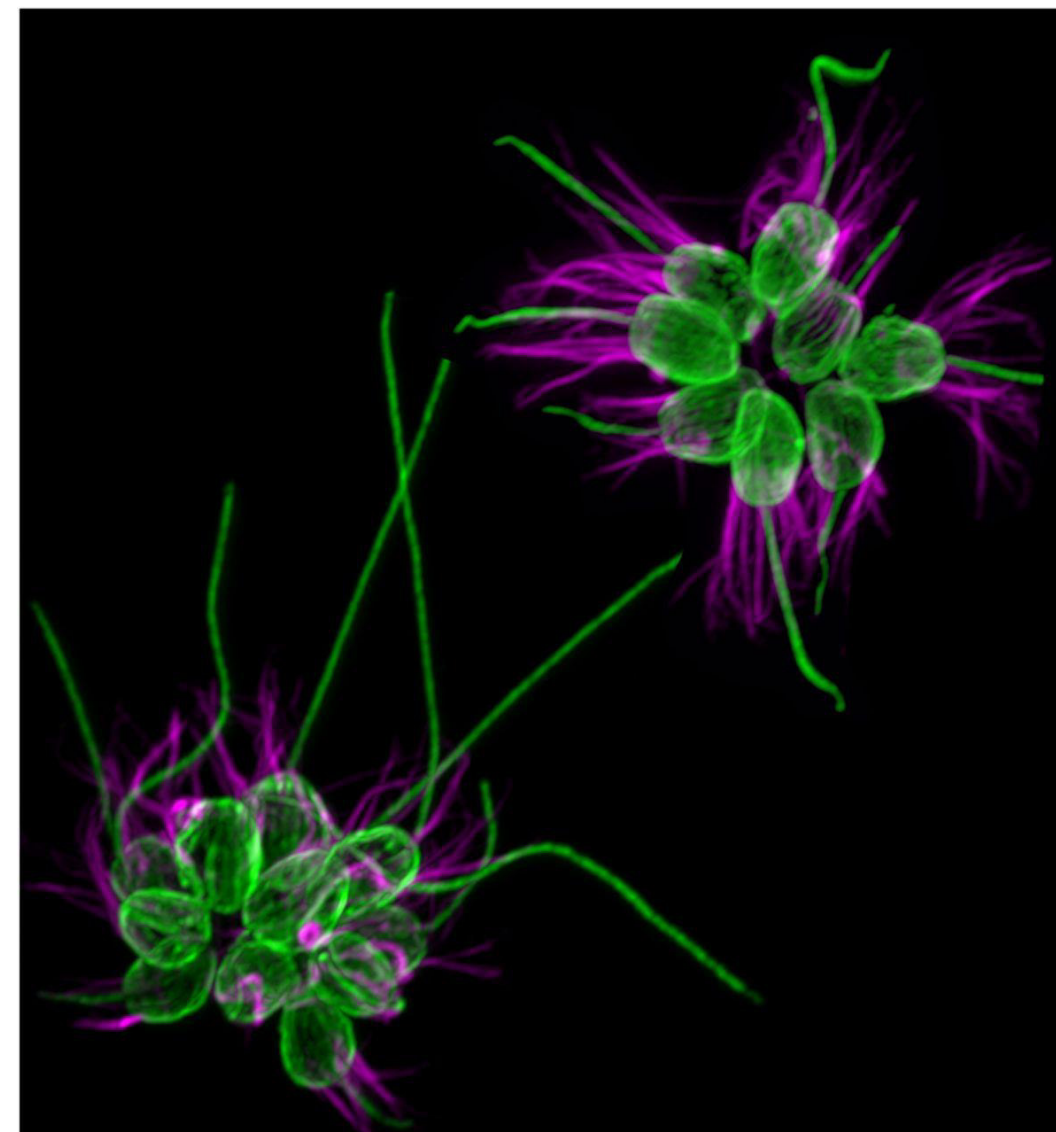
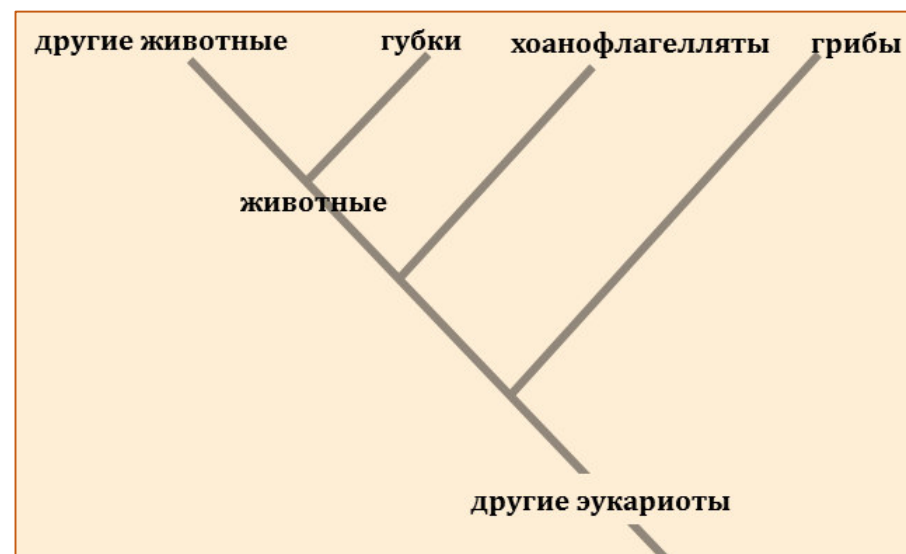


# Хоанофлагелляты – ближайшие родственники животных

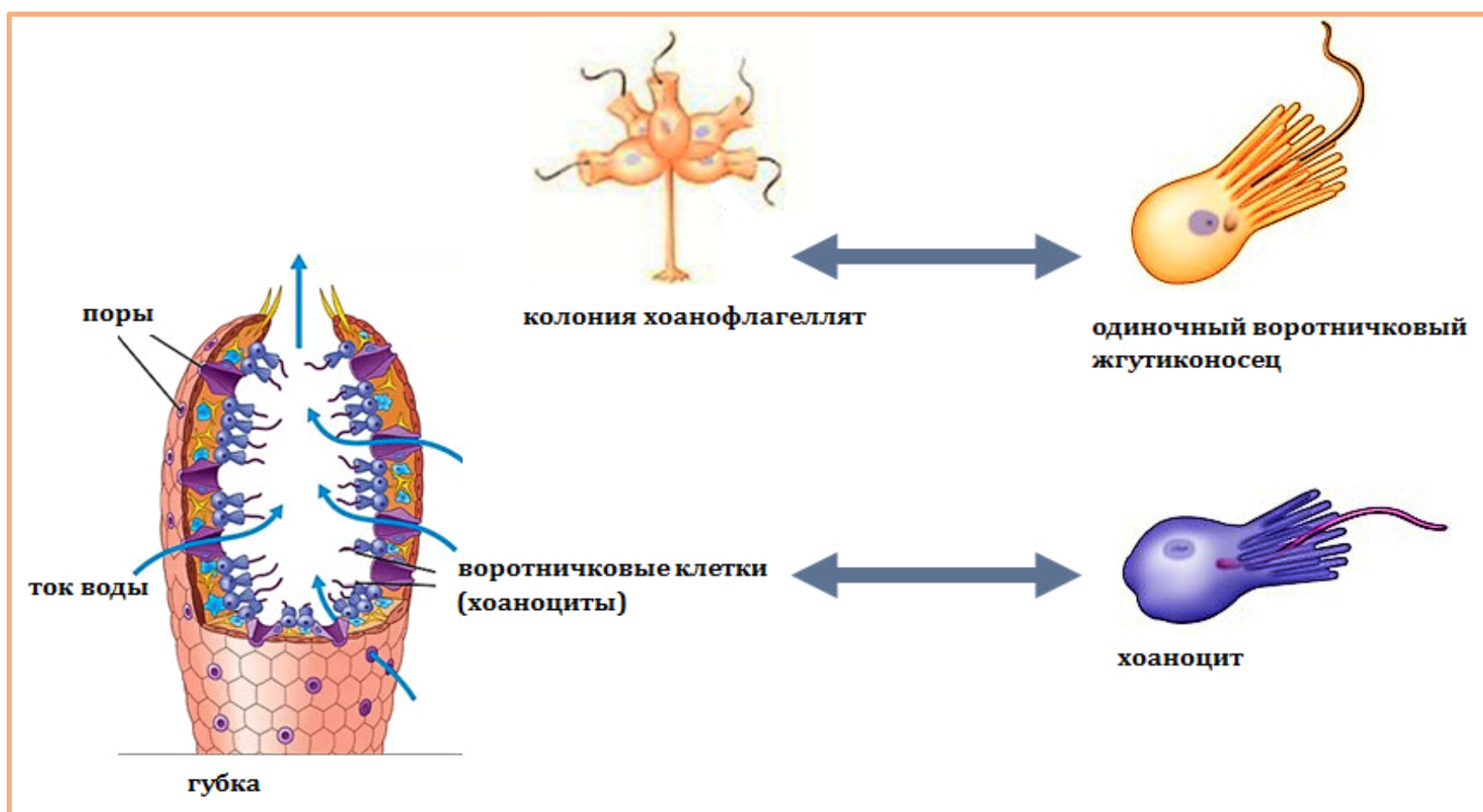
Факты в пользу такой точки зрения

## 1. Сходство последовательностей нуклеиновых кислот.

Сравнивали белоккодирующие области ядерной ДНК, 18S рРНК, мхДНК разных эукариот. Оказалось, что ближайшей к животным группой является группа хоанофлагеллят; это сходство принято отображать в виде филогенетических деревьев



Хоанофлагелляты. Колонии-розетки. Зеленым окрашены молекулы тубулина (цитоскелет и жгутики), а розовым — молекулы актина (воротничок)  
[Sandeep Ravindran PNAS 2016;113:12889-12890](https://doi.org/10.1073/pnas.1517111113)



## 2. Хоаноциты губок очень похожи по строению и по работе на хоанофлагеллят.

Некоторые отличия были найдены только в последнее время ([Mah, et al, 2014](https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.008)). Существование определенных отличий в общем не очень удивительно, т.к. группы разошлись более, чем 600 миллионов лет тому назад.

## 3. Клетки, похожие на клетки хоанофлагеллят, были обнаружены не только у губок, но и у некоторых других групп животных, у стрекающих, плоских червей, иглокожих.

А главное то, что таких клеток не нашли ни в грибах, ни в растениях.

## 4. Микроворсинки (микровилли) клеток позвоночных очень похожи по набору белков на микровилли хоаноцитов губок и несколько в меньшей степени на микровилли хоаноцитов ([Peña et al, 2016](https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.08.008))

Дополнительно:

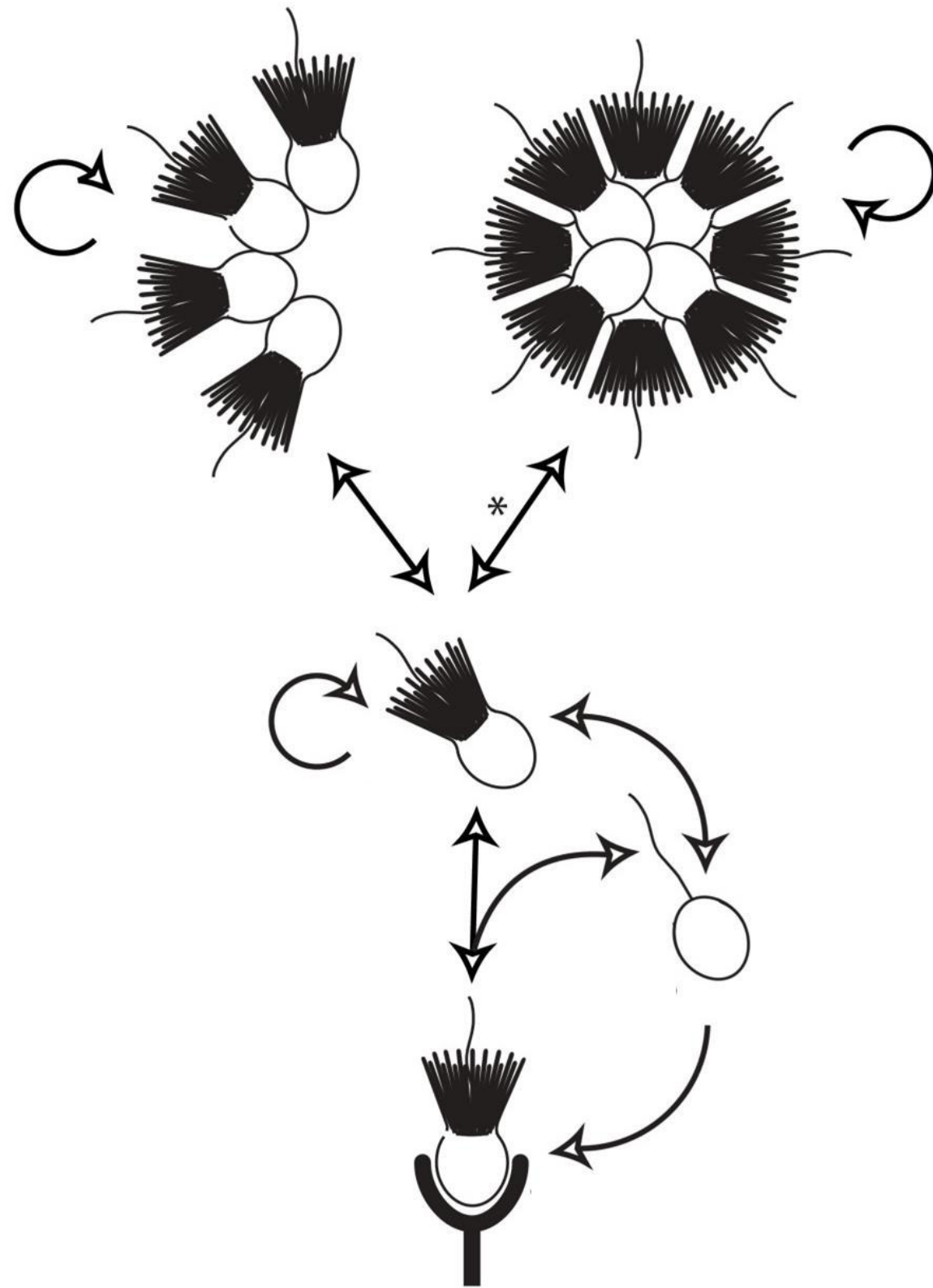
1. [Переход к многоклеточности осуществлялся не путем образования новых белков, а путем освоения новых функций уже имевшимися белками.](#)

2. [Видео лекции Николь Кинг, часть 1.](#) (можно скачать вариант с русскими субтитрами)

“One of the challenges in studying the origin of animal multicellularity is that it is not well preserved in the fossil record”

Nicole King, University of California, Berkeley

## Хоанофлагеллята *Salpingoeca rosetta* – популярная модель при изучении путей возникновения многоклеточных животных



Раньше хоанофлагелляту *Salpingoeca rosetta* называли *Proterospongia sp*

Хоанофлагелляты этого вида могут существовать не менее, чем в пяти жизненных формах. Прикрепленная одиночная клетка в «домике»(в теке) может породить плавающие одиночные клетки. Такой переход происходит либо при делении клетки, либо при выходе клетки из теки. Одиночные хоанофлагелляты размножаются бесполом способом. При этом образуются либо дочерние плавающие одиночные клетки, либо колонии, цепочки или розетки. Колонии получаются, если при делении дочерние клетки не полностью расходятся, между ними остаются перетяжки-мостики. Клетки соединены также внеклеточным веществом. Окружные колонии в виде розеток получают в присутствии бактерии *Algoriphagus machipongonensis*, отмечено \* на рис. Сигналом к образованию розеток служат специальные бактериальные липиды.

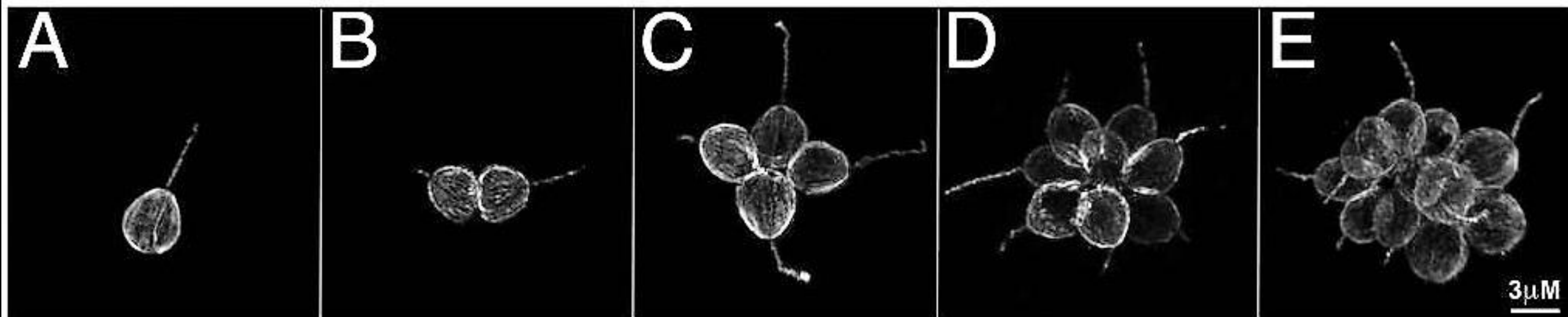
Источник – [Fairclough et al,2013](#)

Дополнительно:

Видео лекции Николь Кинг, часть 2.

[Choanoflagellate colonies, bacterial signals and animal origins](#)

(можно скачать вариант с русскими субтитрами)



Поэтапное образование розеточной колонии *Salpingoeca rosetta*. ([Woznica et al, 2016](#)). Клетки делятся, но полностью не разделяются.

Наиболее известные гипотезы о происхождении животных были сформулированы в конце XIX века:

теория гастреи Эрнста Геккеля (1872 г.),

теория фагоцителлы Ильи Мечникова (1873-1878 гг.)

Обе гипотезы основаны на ошибочном предположении о том, что этапы развития современных многоклеточных животных (в частности, бластула и гастрюла) повторяют этапы эволюции животных. A5

Обе гипотезы предполагают, что многоклеточные животные произошли от шарообразной колонии простейших. A8

Гипотезы различаются в предполагаемых путях образования многоклеточных структур из шарообразной колонии жгутиконосцев.

## Теория гастреи Э. Геккеля

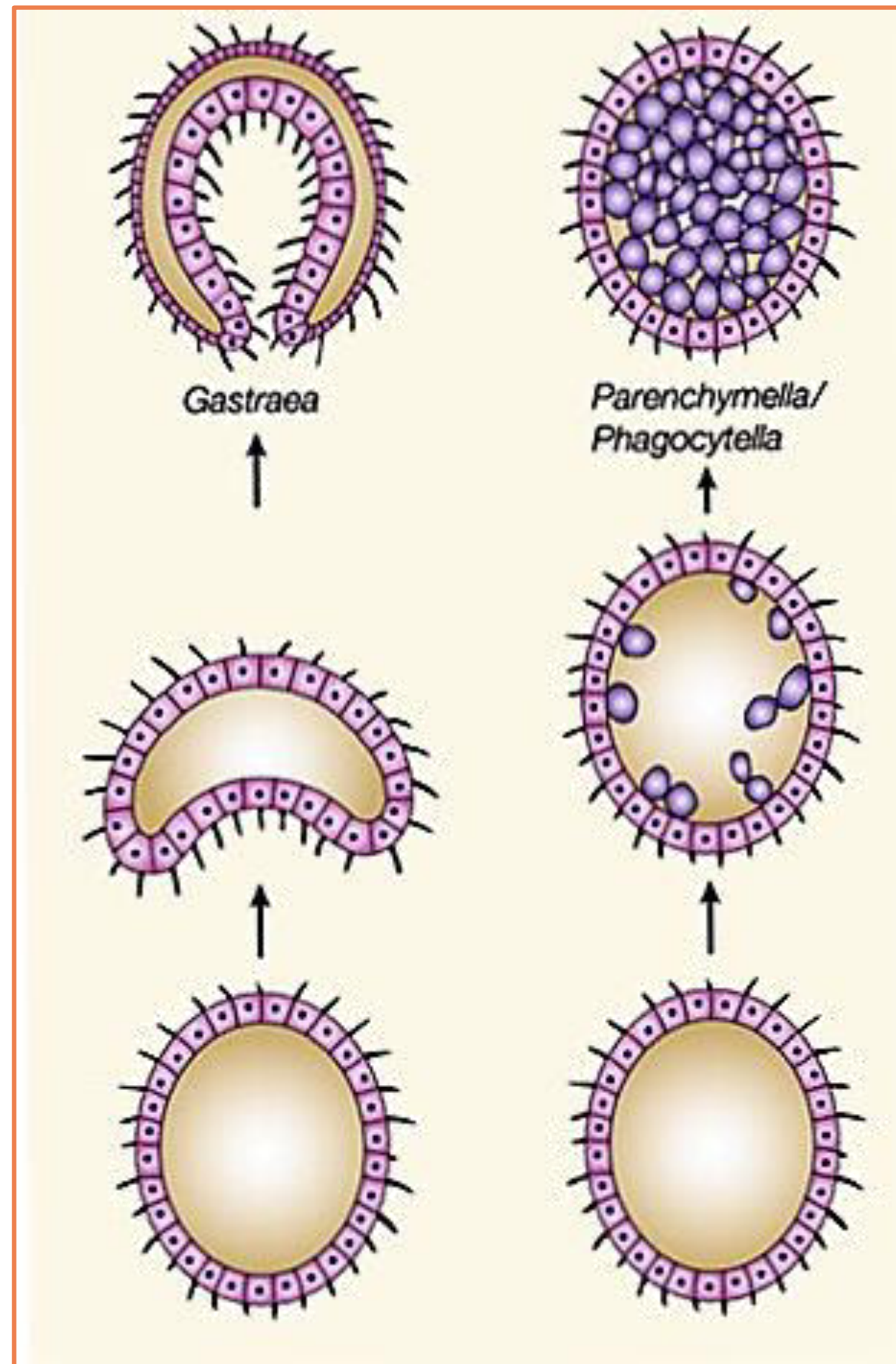
Создана на основе анализа развития ланцетника.

Положения

1. Многоклеточные животные произошли от колониальных протистов с шарообразными колониями.
2. Множество клеток в одной колонии делает возможным их специализацию, т.е. разделение функций.
3. Образование многоклеточного животного подобно образованию гастрюлы у ланцетника: передний конец шара погружается внутрь, впячивание становится кишечником: погрузившиеся клетки утрачивают жгутики и превращаются в фагоциты, а остальные клетки теряют пищеварительную функцию.
4. Рот гастреи находился на переднем конце, и пища "сама заплывала" в кишечник.
5. Симметрия у гастреи была радиальной. При переходе к сидячему образу жизни ее потомки эволюционировали в губок и кишечнополостных, а при переходе к ползанию по дну - в плоских червей и всех остальных многоклеточных.

[Источник](#)

По такому сценарию начинают развиваться ланцетник, коралловые полипы.



## Теория фагоцителлы И. Мечникова

Создана на основе анализа развития гидроидных стрекающих.

Положения

1. Многоклеточные животные произошли от колониальных протистов с шарообразными колониями.
2. Множество клеток в одной колонии делает возможным их специализацию, т.е. разделение функций.
3. Образование многоклеточного животного (фагоцителлы) происходило путем заплзания (миграции) части клеток внутрь шара.
4. Фагоцителла не имела рта и кишечника, пищеварение было внутриклеточное. Рот сформировался как просвет между клетками наружного слоя, ведущий во внутреннюю паренхиму. Кишечник появился гораздо позже.

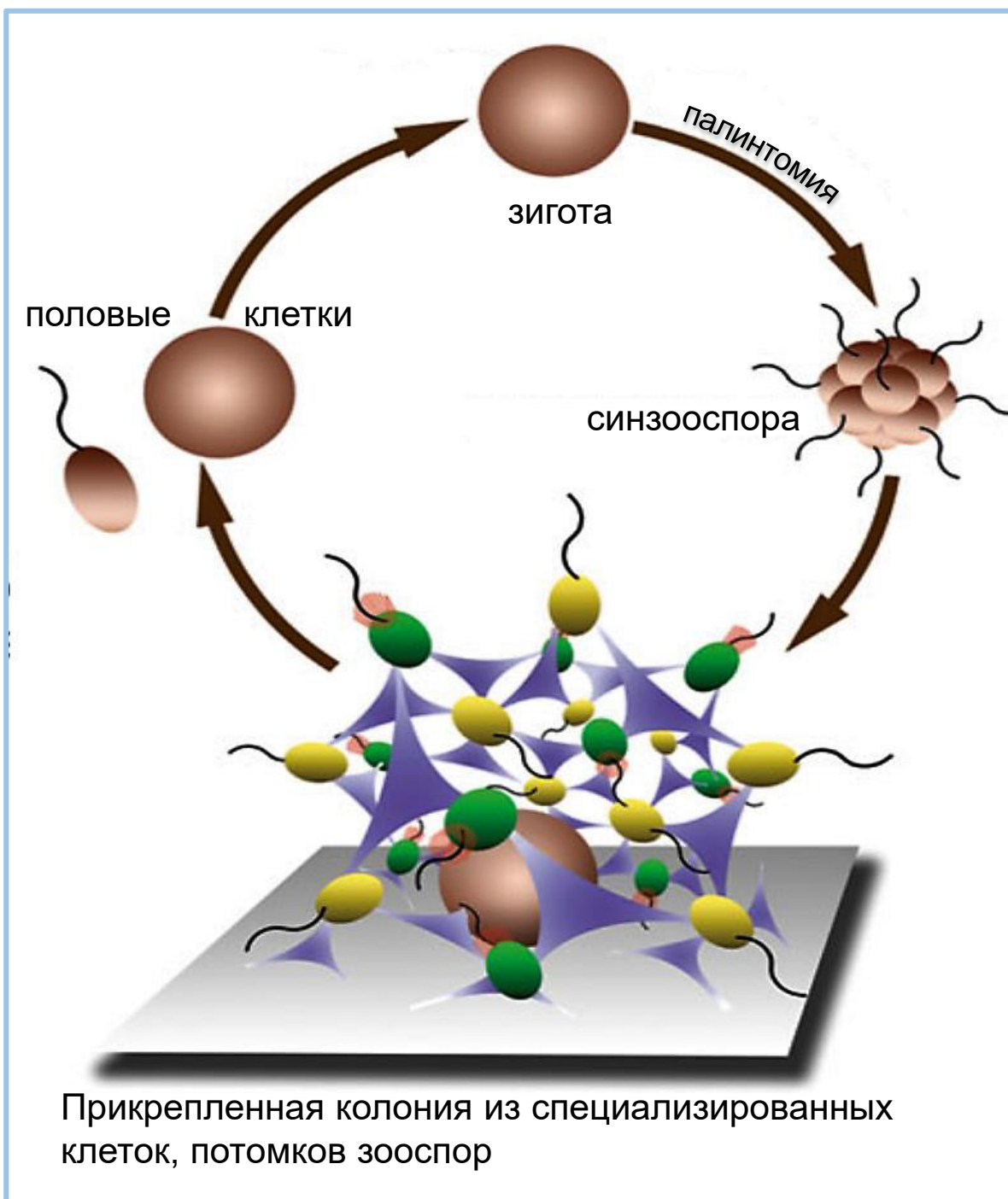
[Источник](#)

Именно по такому сценарию начинают развиваться примитивные современные животные, обыкновенные губки, гидроидные и сцифоидные стрекающие. У этих животных есть стадия двуслойной подвижной личинки, паренхимулы

Дополнительно:

видео «Движение колониальной хоанофлагелляты [Sphaeroeca volvox](#)»,  
обратите внимание на название!

# Более современные гипотезы



Главные отличия от теорий гастреи и фагоцителлы :

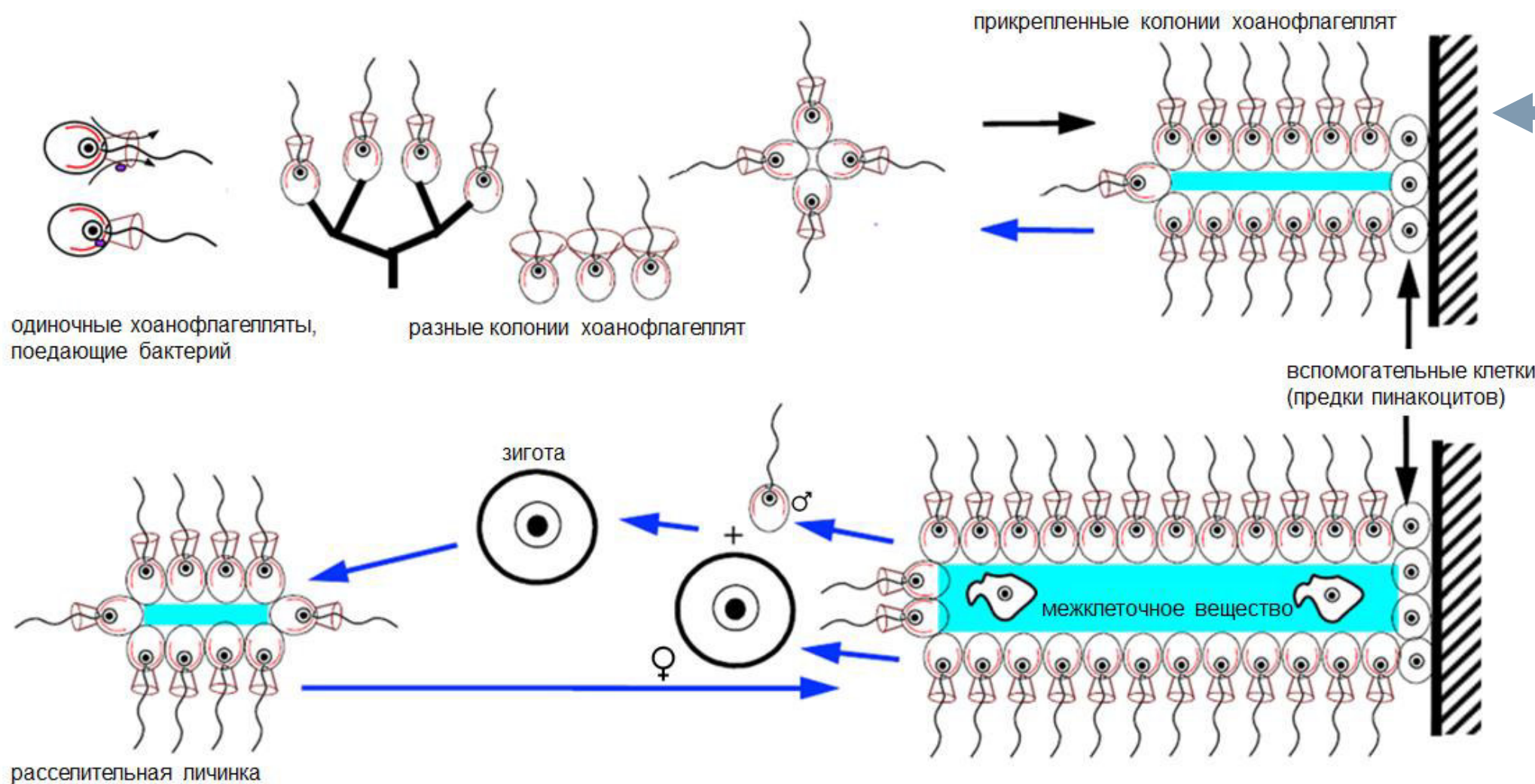
- 1) предковые формы животных были сидячими, как современные губки и многие кишечнополостные;
- 2) однослойные шарообразные формы или двухслойные гастреи и фагоцителлы могли быть расселительными личинками сидячих форм.

← Теория синзооспори А.А.Захваткина, 1949г

Яйцеклетки обычно очень крупные клетки. Соответственно, крупной является и зигота. Такие гипертрофированные клетки у протистов часто многократно делятся без роста дочерних клеток (палинтомия). Так образуются расселительные стадии, зооспоры.

Если зооспоры не расходятся, образуется комок зооспор или синзооспора. Синзооспора может дать начало прикрепленной колонии, состоящей из более или менее специализированных клеток

Источник – [Mikhailov et al, 2009](#)



← [Thomas Cavalier-Smith, 2017](#)

Гипотеза объясняет, почему кормильцам хоанофлагеллятам было выгодно «содержать» нахлебников на первых этапах возникновения животных.

Вспомогательные клетки-нахлебницы выделяли клейкое вещество для прикрепления к субстрату, а также межклеточное вещество, скрепляющее колонию.

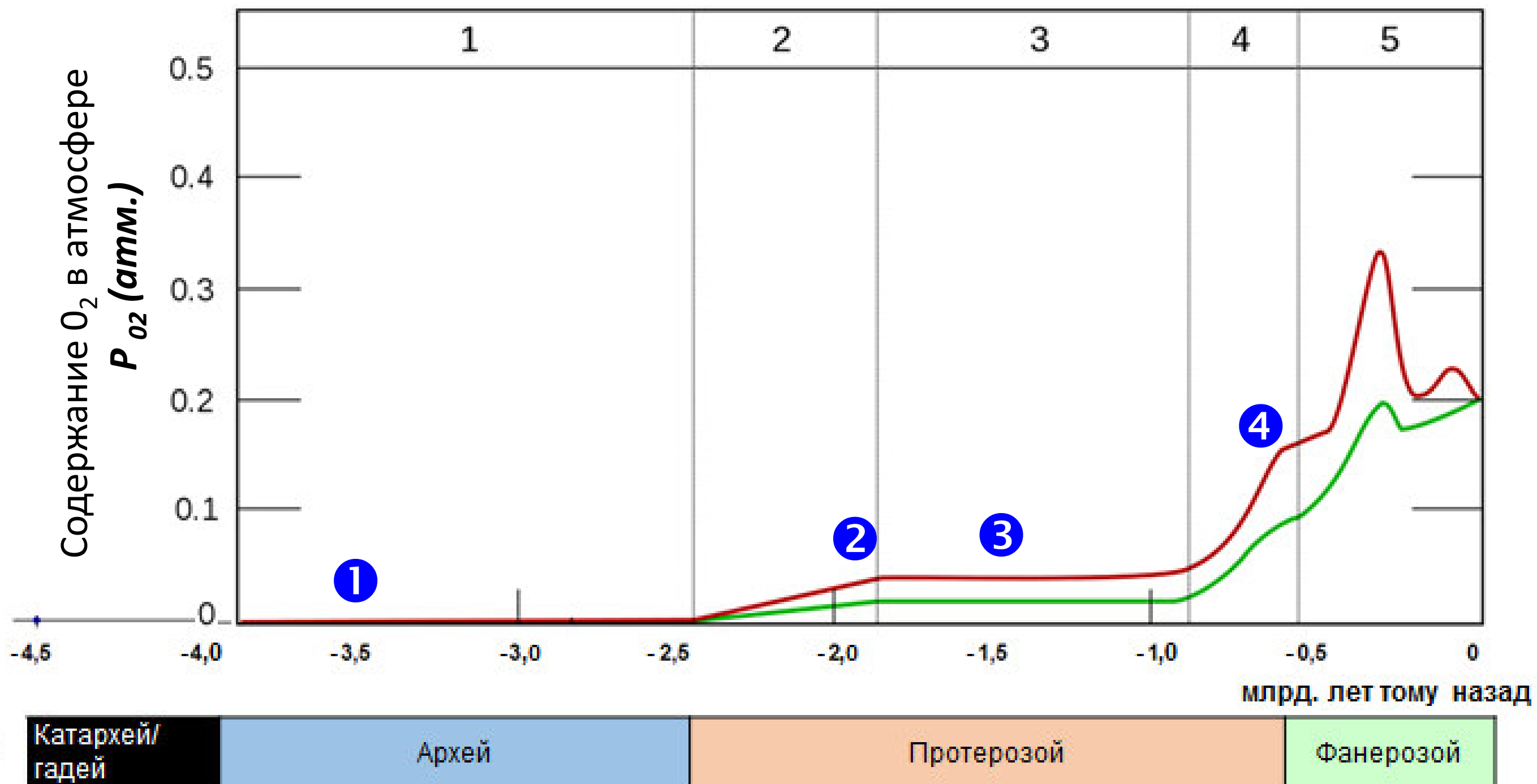
Роль межклеточного вещества:

- 1) позволяет создавать крупные колонии, собирающие урожай в большем объеме воды;
- 2) позволяет обмениваться веществами между клетками путем диффузии;
- 3) в нем охотно поселяются «выгодные» симбионты вроде цианобактерий и тп

A10

# Когда?

## Изменение содержания кислорода в атмосфере Земли



Модификация рисунка из статьи - [Holland, 2006](#)

### Пояснения к рисунку:

Красная кривая – максимальные из известных расчетных оценок содержания кислорода в атмосфере, зеленая – минимальные оценки.

Цифры в верхней строке отмечают этапы развития земной атмосферы:

- 1 – бескислородный этап, кислорода в атмосфере практически нет;
- 2 – появляется кислородный фотосинтез, прокариоты начинают выделять кислород, но он растворяется в воде океана и поглощается придонными породами;
- 3 – океан уже насыщен O<sub>2</sub>, газообразный кислород выходит в атмосферу, но поглощается наземными породами; кроме того, O<sub>2</sub> тратится на образование озонового слоя в атмосфере;
- 4 – океан насыщен O<sub>2</sub>, все восстановленные породы окислены, кислород начинает накапливаться в атмосфере.
- 5 – резкое увеличение содержания O<sub>2</sub> в карбоне до 35% возможно связано с появлением сосудистых растений; редуценты не справлялись с разложением огромных количеств органических веществ, происходило массовое захоронение недоокисленных соединений углерода в виде торфа и нефти

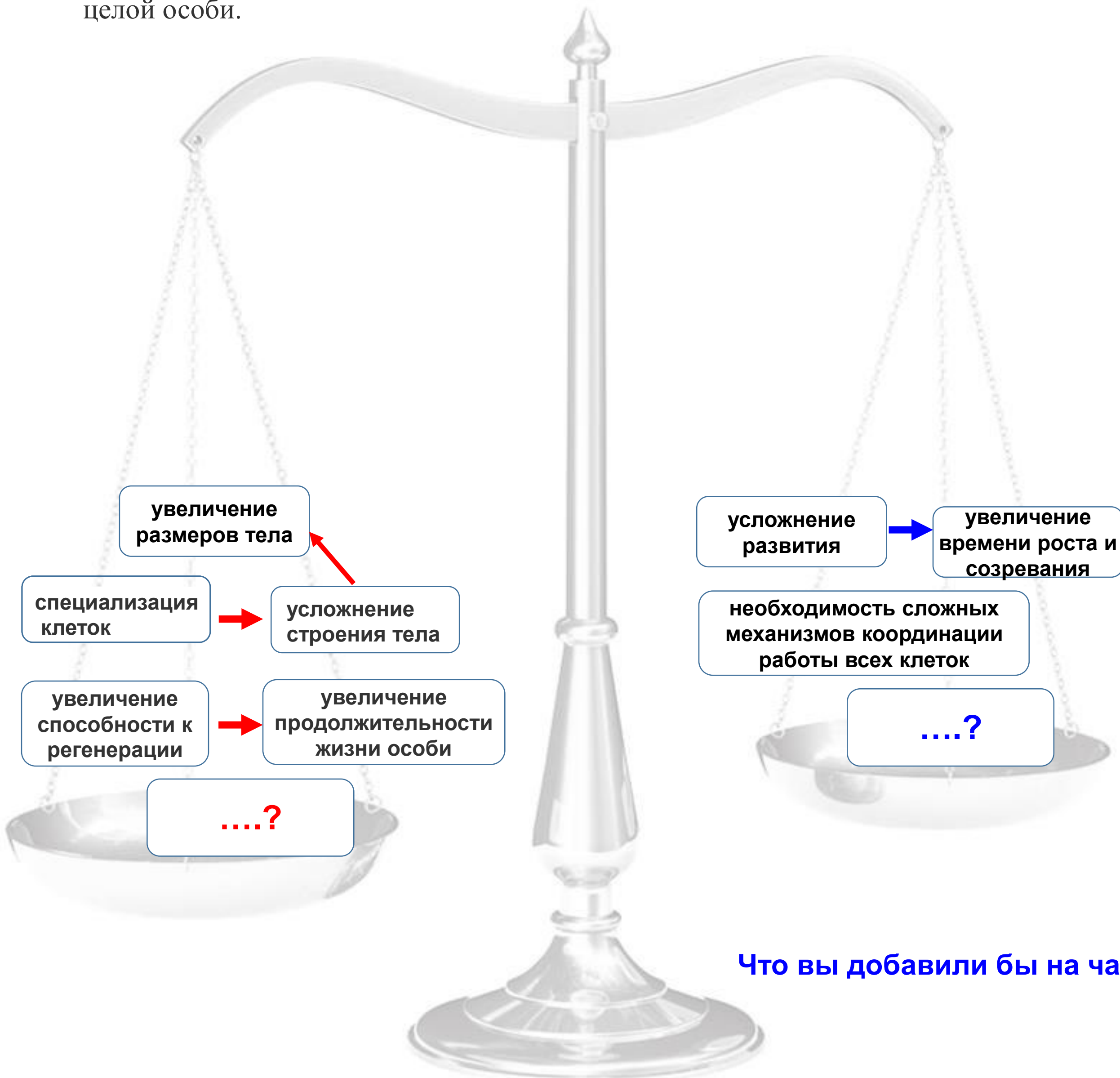
Синие кружки соответствуют некоторым ключевым моментам в эволюции живого на Земле:

- ① – появление прокариот; ② – появление эукариот; ③ – «многоклеточные» водоросли; ④ – первые губки, начало расцвета многоклеточных животных.



# Преимущества и недостатки многоклеточности

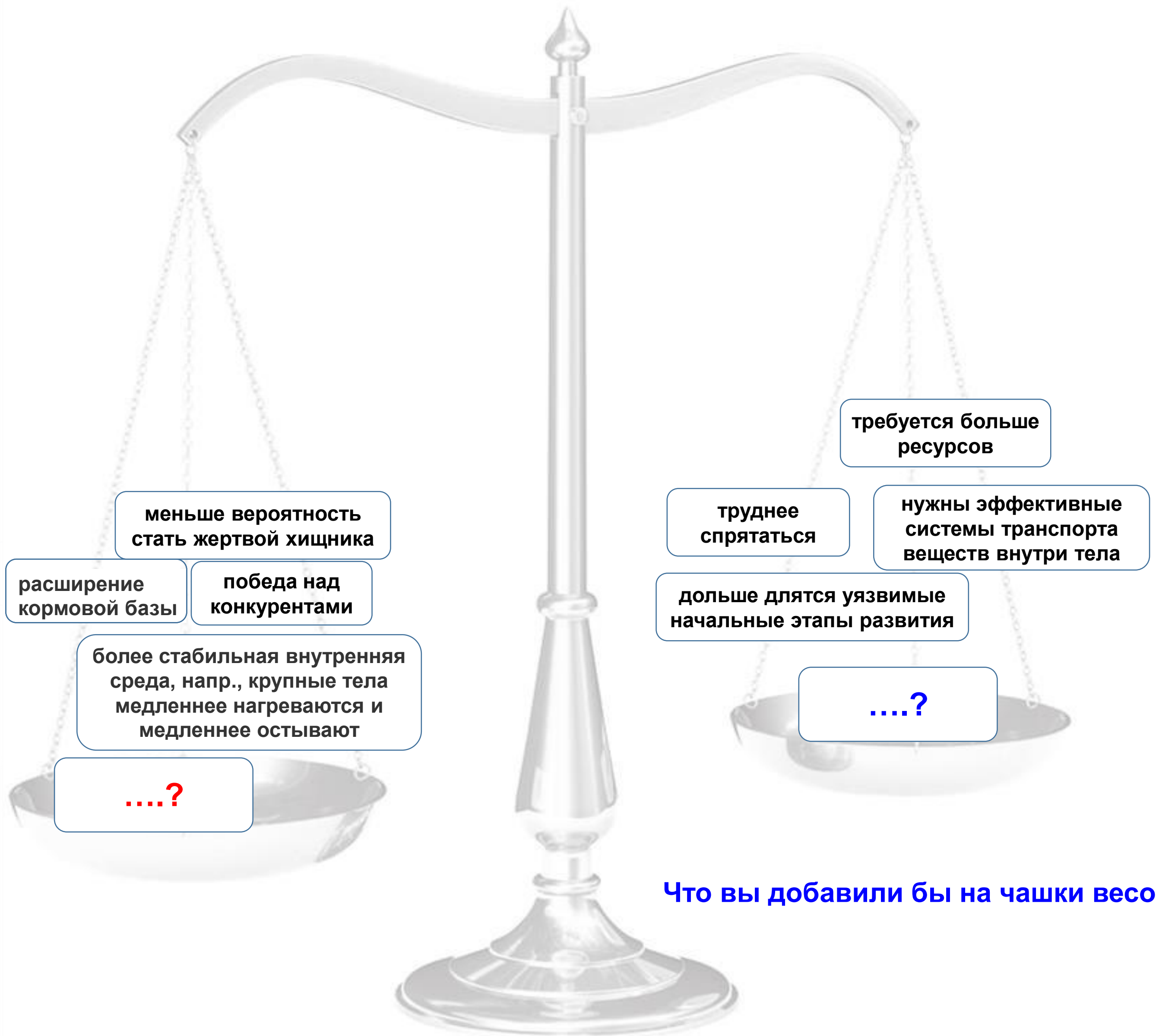
Многоклеточный организм развивается из одной клетки. В основе такого развития – митотические деления, соответственно все клетки многоклеточного организма получают один и тот же набор генетического материала. Возникает возможность дублирования клеточных функций. Возникает возможность пожертвовать определенным количеством клеток ради блага целой особи.



Что вы добавили бы на чашки весов?

# Преимущества и недостатки крупных размеров у животных

Размеры тела – важный признак животного



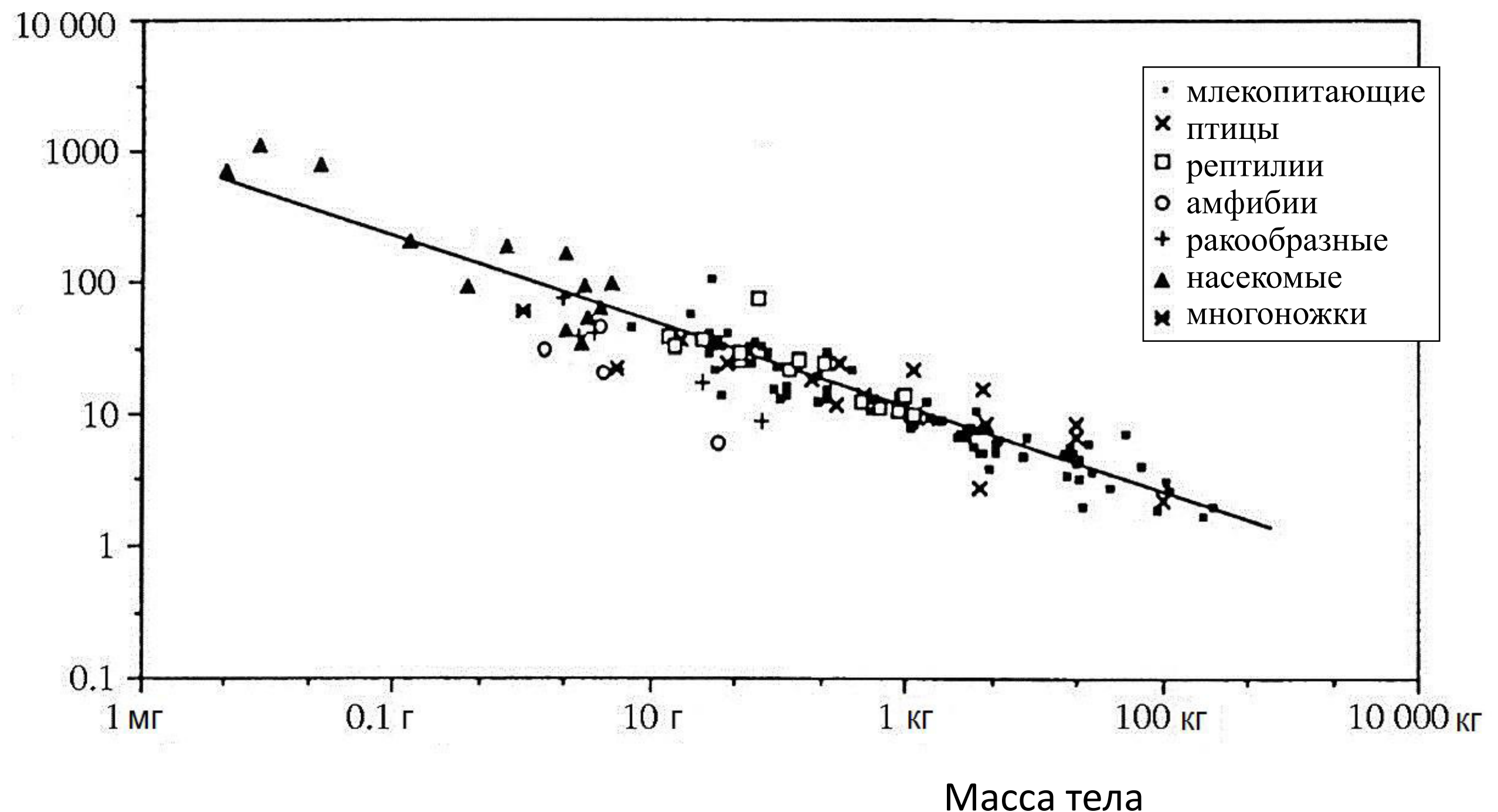
Что вы добавили бы на чашки весов?

## Крупные животные тратят меньше энергии на перемещение 1 кг своей массы на 1 метр

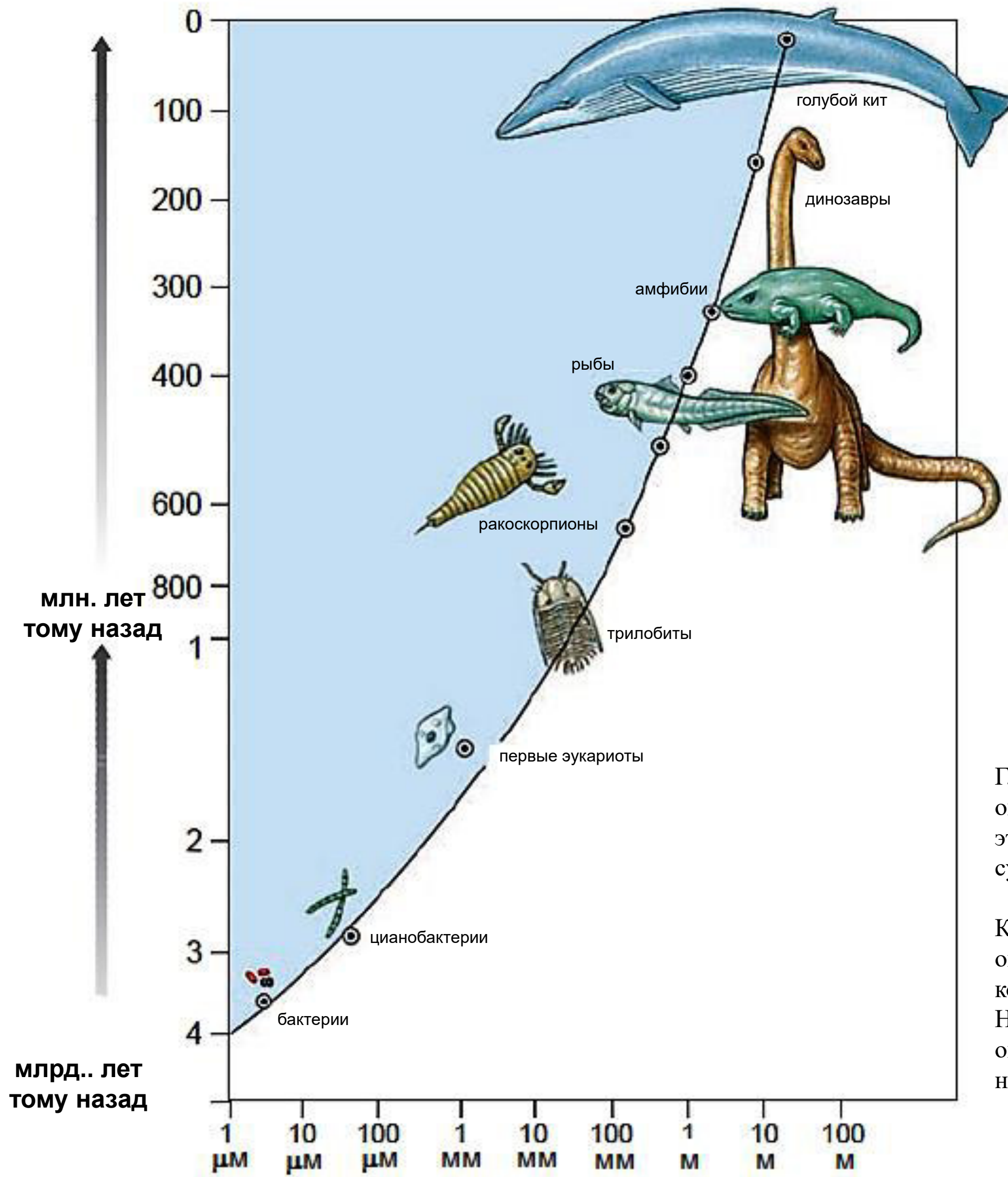
«Это прямое следствие того, что мелкому животному надо сделать больше шагов, чем крупному, чтобы покрыть то же расстояние, а каждый шаг требует энергии, прямо пропорциональной массе тела. ... Если отнести цену локомоции к одному шагу, .., то обнаружим, что животные, и мелкие, и крупные A14 одинаково экономичны.»

К. Шмидт-Ниельсен, Размеры животных: почему они так важны? , М, Мир, 1987, стр 184,188

Затраты энергии на бег  
( Дж · м<sup>-1</sup> · кг<sup>-1</sup> )



# В процессе эволюции прослеживается тенденция к увеличению размеров тела (правило Копа) A16



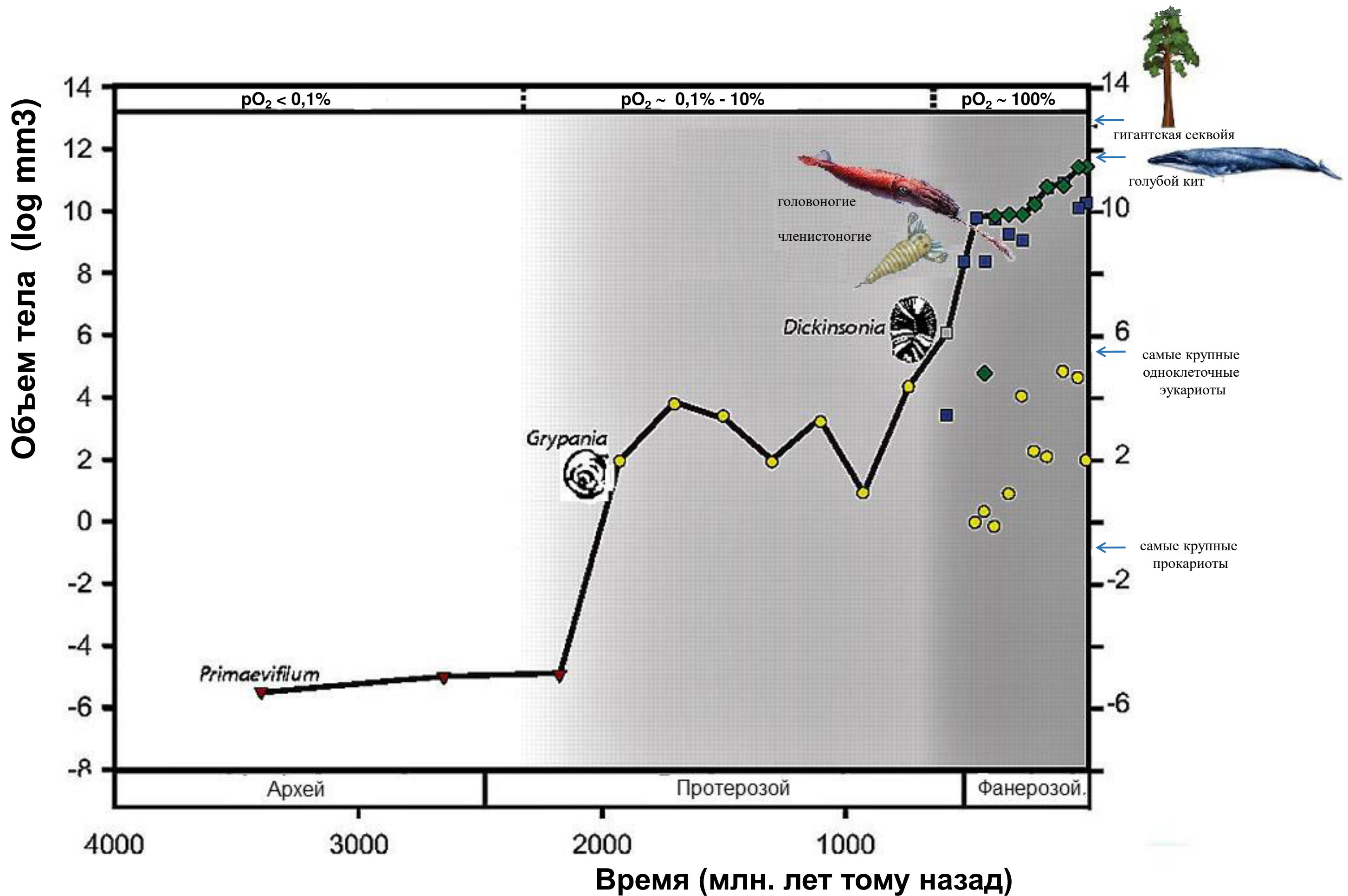
Главный физический фактор, ограничивающий размеры животных, — это сила притяжения Земли. Морские существа могут быть крупнее наземных.

Кроме того, существует ряд физических ограничений на размеры при данной конструкции тела и данном способе жизни. Например, дыхание с помощью трахей ограничивает максимальные размеры насекомых

# Со времени появления жизни на Земле максимальный размер живых организмов увеличился на 16 порядков

Увеличение максимальных размеров приурочено «в основном к двум коротким периодам: около 1,9 млрд лет назад (вскоре после появления эукариотической клетки) и 0,6–0,45 млрд лет назад (вскоре после появления многоклеточных животных). Оба периода примерно совпадают по времени с резким увеличением концентрации кислорода в атмосфере.»

Источник



Пояснение к рисунку

На верхней панели показана концентрация кислорода в % от нынешней.

Красным цветом отмечены данные для прокариот, желтым — для низших эукариот (простейшие и водоросли),

синим — для животных, зеленым — для растений, *серый значок* — *Dickinsonia*, организм, природа которого неясна.

Адаптированный рисунок из статьи [Payne et al., 2009](#),  
подробное обсуждение статьи см. на сайте [Элементы.ру](#)

Попробуйте ответить на следующие вопросы.

1. От каких одноклеточных существ произошли многоклеточные животные?
2. Как это могло произойти?
3. Когда возникли многоклеточные животные?
4. Что могло сделать выгодным переход к многоклеточности?