

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 575.834

СЛИЯНИЕ ОРГАНОВ КАК МОДУС ИХ ЭВОЛЮЦИИ

© 2021 г. М. В. Ястребов^а *, И. В. Ястребова^а

^аЯрославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

*e-mail: mvu@uniyar.ac.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021 г.

После доработки 18.06.2021 г.

Принята к публикации 22.06.2021 г.

Разделение органов – один из самых распространенных модусов их эволюции, с помощью которого происходит усложнение строения организмов. Показано наличие в макроэволюции противоположного явления, а именно слияния органов разного строения. К данному явлению не относятся случаи олигомеризации парных и полимерных органов. Слияние органов, упрощающее строение организма, рассматривается как модус эволюции органов. Приведены примеры слияния органов плоских и кольчатых червей, моллюсков, позвоночных животных и цветковых растений.

Ключевые слова: модусы эволюции органов, слияние органов

DOI: 10.31857/S0320965221060206

В одиннадцатой главе классической монографии А.Н. Северцова “Морфологические закономерности эволюции” (1939) приведена сводка модусов филогенетического изменения органов, в число которых входит принцип разделения органов и функций. Взгляд автора на данное явление несколько противоречив. Формально включая его в список модусов эволюции органов, он отмечает: “Можно сказать, что дифференциация является необходимым и общим следствием описанных нами выше типов филогенетических изменений, и что поэтому ее нельзя рассматривать как особый тип, или принцип филогенеза, равноценный другим его типам” (с. 412, разрядка автора). В противовес данному суждению, Шмальгаузен (1938) исходит из того, что разделение органов является основным принципом развития органических форм, “так как именно этим путем возникает все новое: гомогенные части с весьма общими отправлениями распадаются на органы, несущие все более определенные, более частные функции, и весь организм получает все более сложное строение” (с. 20). Параллельно с дифференциацией органов происходит интеграция организма, связывающая вновь образованные части с уже имеющимися в единое целое (Шмальгаузен, 1969). Действительно, эволюция жизни на Земле от начала до современного состояния живой природы дает огромное число примеров усложнения организмов за счет разделения структур, и в этом плане подход Шмальгаузена предпочтительней. Тем не менее, его утверждение, что путем разделения органов возникает *все* новое, мы считаем слишком сильным. Новое в

строении организмов возникает не только с помощью разделения органов, но и другими путями. В частности, новые структуры образуются противоположным способом, а именно, слиянием органов. Слияние органов является, на наш взгляд, самостоятельным модусом их эволюции, который можно проиллюстрировать рядом примеров. Но, прежде чем, обращаться к примерам, остановимся кратко на двух принципиальных моментах понятийного характера во избежание неверных толкований нашей позиции.

В традициях своего времени, цитированные авторы говорят не о разделении органов в строгом смысле, а о разделении органов и функций (Северцов, 1939), либо о морфологическом и физиологическом разделении труда (Шмальгаузен, 1938), что, по сути, одно и то же. Оба автора исходят из мультифункциональности органов, означающей, что любой орган выполняет более одной функции. По их логике, разделение любого органа автоматически перераспределяет его функции между дочерними органами. Однако эволюция органов и эволюция функций управляются разными законами, и изучать их следует отдельно. Мультифункциональность лежит в основе эволюции органов и только органов. Основой эволюции функций является их собственное фундаментальное свойство – мультиорганность, которая означает, что любая функция, понимаемая как процесс, происходящий в организме, выполняется более чем одним органом, и эти органы имеют разное строение (Ястребов, 1995). Наличие названных свойств определяет характер взаи-

мосвязи органов и функций, которая состоит в сочетании их нераздельности и относительной независимости. Нераздельность наблюдается в эволюционной статике, когда можно определить набор функций конкретного органа и набор органов, обеспечивающих любой процесс жизнедеятельности. Независимость видна в эволюционной динамике, когда у органа может измениться набор функций, а у функции – набор органов-исполнителей. Сказанное означает, что в дальнейшем изложении мы будем обсуждать эволюцию органов, избегая обсуждения эволюции функций.

Второй существенный момент состоит в необходимости очертить круг примеров, непригодных для иллюстрации предлагаемого модуля эволюции органов. Сюда относятся слияние парных органов или серийных гомологов: объединение парных семенников трематод рода *Diplodiscus* (Diplodiscidae) в непарный, слияние ключиц в “вилочку” у птиц, образование цирр и мембранелл из групп ресничек инфузорий, слияние сегментов тела в разных группах членистоногих, срастание позвонков амфибий в уростиль, формирование у цветковых растений сростнолистных чашечек из раздельнолистных и сростнолепестных венчиков из раздельнолепестных, а также множество эквивалентных случаев. Все эти случаи укладываются в явление олигомеризации органов. Оно детально изучено представителями Санкт-Петербургской школы зоологов, которые рассматривают слияние парных и полимерных органов как один из путей олигомеризации (Догель, 1954; Шульман, 1968). Поэтому, хорошо известные явления филогенеза, к которым мы переходим, касаются исключительно слияния *разнородных* структур, отличающихся друг от друга строением и, как правило, названием.

Довольно длинный ряд примеров дают трематоды надсемейства Heterophyoidea, паразитирующие у рыб, птиц и зверей, реже у рептилий. Характерная черта таксона – наличие на брюшной стороне тела генитального синуса, где расположен сложный копулятивный аппарат. В его состав входит, в частности, половая присоска, или гонотиль, встречающийся только у данной группы гельминтов. Гонотиль нередко вооружен, и архитектура его мускулатуры иная, чем в брюшной присоске (Морозов, 1952). У многих представителей надсемейства брюшная присоска перемещается в филогенезе в генитальный синус и, видоизменяясь в большей или меньшей степени, сливается с гонотилем в брюшно-половую присоску. Образовавшийся комплексный орган участвует в процессах фиксации и копуляции, детально проанализированных на примере *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) (Heterophyoidea) (Rees, 1978). Топография, степень развития, видоизменения и характер слияния брюшной и половой при-

сосок варьируют в надсемействе весьма широко, и вариации еще ожидают детального изучения.

Другая группа примеров наблюдается у кольчатых червей класса Polychaeta. Здесь в филогенезе возникают разные степени связи половых воронок (целомодуктов) с выделительными органами того или иного строения. В одних случаях наблюдаются независимые целомодукты и протонефридии, в других происходит их слияние через прирастание целомодукта к главному каналу протонефридия сбоку. Образовавшийся этим путем нефромиксий участвует в обеспечении функций размножения и экскреции. Наконец, максимальная степень слияния выражается в прирастании половой воронки к внутреннему открытому концу метанефридия. В последнем случае орган называется миксонефридий, и его части (воронка и канал) имеют разное происхождение (Беклемишев, 1964). Отмечено, что в некоторых группах полихет роль выводящего протока миксонефридия в размножении не сводится к транспорту половых продуктов, но может включать также их хранение. Например, в семействах Spionidae и Syllidae проток самцов образует расширение, в котором формируются сперматофоры. В половых сегментах *Macellicephalo violacea* (Levinsen, 1887) (Polynoidae) подобные расширения содержат у самок яйца (аналог матки), а у самцов – семенную жидкость (аналог семенного пузырька) (Догель, 1938).

В половой системе брюхоногих моллюсков подкласса Prosobranchia наблюдается еще более сложная комбинация при формировании полового протока. Сложность состоит в том, что удлиняющийся в ходе эволюции гонодукт складывается из трех участков разного происхождения. У высших представителей подкласса его проксимальная часть представляет собой типичный яйцевод или семяпровод, выходящий из единственной гонады. Средняя часть гонодукта – ренальный проток, являющийся остатком почти полностью редуцированного правого нефридия, а дистальная часть (паллиальный проток) – трубка, либо мерцательная бороздка, образованная мантией. Подобная структура гонодукта унаследована подклассами Opisthobranchia и Pulmonata (Ruppert et al., 2004).

В разных группах млекопитающих слиянием вытянутого носа и верхней губы конвергентно формируется хобот. Он типичен для отряда Proboscidea, для непарнокопытных сем. Tapiridae, развит у многих Insectivora, в особенности у русской и пиренейской выхухолей (роды *Desmana* и *Galemys* соответственно). Относительный размер и детали строения хобота, а также образ жизни его обладателей неодинаковы, поэтому набор функций хобота в названных группах животных едва ли совпадает. Очевидно, что во всех трех отрядах он является органом дыхания, обоняния и осязания. При этом хобот слонов участвует также в хвата-

нии и питье, а у выхухолей предположительно служит рулем глубины при плавании (Соколов, 1973).

В филогенезе позвоночных животных происходили весьма значительные преобразования скелета, связанные с появлением новых способов освоения среды. Эти преобразования включают в себя массу примеров слияния разноименных костей в одну. Ниже приведены лишь некоторые из них, относящиеся к разным частям скелета и давно ставшие хрестоматийными.

Еще в палеозое одним из направлений эволюции черепа рыб становится укрепление связи небноквадратного хряща (первичной верхней челюсти) с мозговой коробкой, ведущее у большинства *Holocerphali* и у ряда *Sarcopterygii* к слиянию этих двух элементов, т.е. к аутостилии. При этом полностью утрачивается приращение челюстного аппарата к черепу через подвесок – верхний отдел подъязычной дуги. Тем самым повышается прочность названного аппарата, особенно необходимая при дроблении твердых пищевых объектов, например моллюсков. Позднее аутостилия наследуется всеми наземными позвоночными (Carroll, 1988).

В черепе бесхвостых амфибий лобные кости сливаются с теменными с образованием лобно-теменных. У птиц границы между костями крыши черепа хорошо видны только у молодых особей. У взрослых происходит слияние костей с облитерацией швов, поскольку шовное соединение в облегченном черепе невозможно из-за малой толщины костей. В черепе многих видов зверей межчелюстные кости сливаются с верхнечелюстными (Наумов, Карташов, 1979).

В поясе передних конечностей плацентарных млекопитающих коракоид, самостоятельный у их предков, срастается с лопаткой, становясь ее отростком. В поясе задних конечностей рептилий, а также их потомков – птиц и зверей – каждая половина таза представляет собой синостоз подвздошной, седалишной и лобковой костей, выдерживающий большую механическую нагрузку при передвижении животных (Romer, Parsons, 1986). Что касается скелета свободных конечностей, то лучшим примером слияния органов является эволюционное формирование цевки птиц. Известно, что цевка (*tarsometatarsus*) образуется слиянием дистального ряда предплюсневых костей с тремя средними сросшимися по длине плюсневыми костями, что повышает удельную прочность скелета стопы при той же массе (Держинский, 2005). Помимо этого, проксимальный ряд предплюсневых костей прирастает у птиц к большой берцовой кости, и образуется еще один скелетный элемент смешанного происхождения – *tibiotarsus*. Как следствие, возникает интертарзальное сочленение между голенью и цевкой, исчезают

свободные компоненты предплюсны, и строение задней конечности упрощается.

Цветок покрытосеменных растений обладает огромной эволюционной пластичностью. В его эволюции также есть примеры слияния структур, характерные для энтомофильных видов. Простейший пример – срастание тычинок с лепестками у различных представителей семейств *Primulaceae*, *Lamiaceae* и *Verbenaceae*. Образовавшаяся комбинированная структура обеспечивает и производство половых продуктов, и привлечение опылителей. В других случаях в цветке образуется гиностемий как продукт слияния тычинок и пестика. В разных семействах растений гиностемии функционируют в совокупности с иными приспособлениями, способствующими перекрестному опылению животными: ловушками для опылителей (*Aristolochiaceae*), привенчиками (*Asclepiadaceae*), краевыми долями околоцветника и диафрагмой (*Rafflesiaceae*), поллиниями (*Orchidaceae*) и другими (Тимонин и др., 2009). Во многих семействах, например, *Malvaceae*, *Rosaceae*, *Grossulariaceae*, *Fabaceae*, в цветке имеется гипантий, или цветочная трубка. Эволюционный механизм его образования – срастание оснований чашелистиков, лепестков и тычинок. После оплодотворения гипантий нередко разрастается и входит в состав сочного околоплодника, поедаемого животными, поэтому его функциональная нагрузка включает обеспечение зоохории семян.

Выводы. Разделение органов представляет собой переход от однородного к разнородному, усложняющий устройство организмов. Очевидно, что в макроэволюции процесс усложнения ни бесконечен, ни абсолютен. В разных ветвях эволюционного древа время от времени происходит строго противоположный процесс – переход от разнородного к однородному в виде слияния органов. При слиянии число структурных звеньев в организме уменьшается, и его архаичная сложность сменяется более прогрессивной простотой. Слияние органов как модус их эволюции встречается в филогенезе реже их разделения. В этой связи весьма перспективен поиск новых примеров слияния, которые наверняка известны морфологам, но пока не толковались в обсуждаемом ключе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена за счет собственных средств авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Москва: Наука.
- Держинский Ф.Я.* 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. Москва: Аспект Пресс.

- Догель В.А.* 1938. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. Ленинград: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпросса РСФСР.
- Догель В.А.* 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та.
- Морозов Ф.Н.* 1952. Трематоды надсемейства *Heterophyoidea* Faust, 1929 // Трематоды животных и человека. Т. 6. Москва: Изд-во АН СССР. С. 153.
- Наумов Н.П., Карташев Н.Н.* 1979. Зоология позвоночных. Ч. 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие. Москва: Высшая школа.
- Северцов А.Н.* 1939. Морфологические закономерности эволюции. Москва: Изд-во АН СССР.
- Соколов В.Е.* 1973. Систематика млекопитающих. Т. 1. Москва: Высшая школа.
- Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б.* 2009. Ботаника. Т. 4. Кн. 2. Систематика высших растений. Москва: Издательский центр "Академия".
- Шмальгаузен И.И.* 1938. Основы сравнительной анатомии. Москва: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпросса РСФСР.
- Шмальгаузен И.И.* 1969. Проблемы дарвинизма. Ленинград: Наука.
- Шульман С.С.* 1968. Многоклеточная природа кнidosпоридий и роль полимеризации и олигомеризации в происхождении многоклеточности // Паразитология. Т. 2. № 6. С. 486.
- Ястребов М.В.* 1995. Об основах и способах филогенетического преобразования органов и функций // Журн. общ. биол. Т. 56. № 6. С. 662.
- Carroll R.* 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York: Freeman and Company.
- Rees G.* 1978. The ultrastructure, development and mode of operation of the ventro-genital complex of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) (Digenea: Heterophyoidea) // Proc. Roy. Soc. London. V. 200. № 1140. P. 243.
- Romer F., Parsons T.* 1986. *The Vertebrate Body*. New York: Saunders College Publishing.
- Ruppert E., Fox R., Barnes R.* 2004. *Invertebrate Zoology: a Functional Evolutionary Approach*. Belmont, CA: Thomson-Brooks/Cole.

Organ Fusion as a Mode of Organ Evolution

M. V. Yastrebov^{1,*} and I. V. Yastrebova¹

¹*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, Russia*

**e-mail: mvy@uniyar.ac.ru*

The differentiation of organs is one of the most common modes of their evolution, making the structure of organisms more complex. The presence of the opposite phenomenon in macroevolution, namely, the fusion of organs of different morphology, is indicated. This phenomenon does not include the cases of oligomerization of paired and polymeric organs. Organ fusion simplifying the body structure is considered a mode of organ evolution. Examples of organ fusion in flat and annelid worms, mollusks, vertebrates, and flowering plants are given.

Keywords: modes of organ evolution, organ fusion