

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

В. Л. ВАГИН

О ВТОРИЧНОМ КОЖНО-МУСКУЛЬНОМ МЕШКЕ
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 5 IV 1947)

При исследовании строения сильно измененных самок разных видов *Dendrogaster* (*Entomostraca*, *Ascothoracida* Vagin) мое внимание было привлечено своеобразным строением мантийной мускулатуры. Начиная с медианного выроста и до ветвей второго порядка (если ветвление более сложное, то и следующих порядков) субгиподермальная мускулатура располагается в два слоя. Непосредственно под гиподермой лежит кольцевой слой. Мышцы этого слоя образуют очень густую сеть. Далее внутрь расположены продольные мышцы в виде сети анастомозирующих между собой пучков. На разрезах такое расположение мускулатуры обнаруживает большое сходство с мускулатурой червей.

При внимательном рассмотрении на фиксированных экземплярах можно обнаружить спазматические перетяжки, указывающие на перистальтические движения стенок мантии. На живых экземплярах движение было отмечено Книповичем⁽⁸⁾. Перистальтические движения необходимы для „вентиляции“ выводковой камеры, в которой находятся развивающиеся зародыши и карликовые самцы. Кроме того, с помощью изменения формы мантии самки *Dendrogaster*, вероятно, могут медленно передвигаться в целоме морских звезд.

При переполнении выводковой камеры личинками, мускульные слои, повидимому, предохраняют ее стенки от разрывов. По своему происхождению мускулатура мантии самок представляет видоизмененную мускулатуру личинок аскоторицидной стадии⁽¹²⁾. У личинок и самцов она развита слабо, в виде отдельных пучков, идущих от одной стенки створок к другой; даже в длинных задних выростах самцов есть только отдельные слабо развитые пучки⁽¹³⁾. Сильное развитие мантии — безусловное новоприобретение, связанное с гипертрофией мантии и адаптацией самок к инкубации зародышей⁽¹²⁾.

Подобные же изменения, напоминающие кожно-мускульный мешок червей, возникают вторично и независимо в разных группах животных в тех случаях, когда организм или его гипертрофированные части приобретают червеобразную форму и способность к перистальтическим движениям. Так, у паразитических брюхоногих из сем. *Entoconchidae* (*Entocolax*, *Parentoroxenos* и др.) в стенках ложной мантии, тоже играющей роль выводковой камеры, развивается кожно-мускульная система^(6, 7). В этих случаях моллюски приобретают червеобразную форму и способность к перистальтическим движениям⁽⁷⁾.

У других животных все тело имеет вторично-червеобразную форму. В связи с этим, соматическая мускулатура приобретает вид кожно-

мышечного мешка. Сюда могут быть отнесены *Solenogastres* и *Holothurioidea* (2, 3) и наконец, *Pentastomida (Linguatulida)* (5), которые являются, вероятно, очень измененной группой членистоногих. Во всех приведенных случаях происходит утрата твердого скелета; функции мускулатуры расширяются. Она становится также и органом, поддерживающим форму тела. У всех червеподобных организмов (первичного или вторичного происхождения) кожно-мышечный мешок выполняет по меньшей мере две функции: опорную и двигательную. В расположении мускулатуры можно констатировать общую очень стойкую особенность, встречающуюся в самых различных группах животных. При этом совершенно неважно, какого происхождения эти структуры, первичны они или возникли вторично. Объясняется это механическими свойствами кожно-мышечного мешка и особенностями червеобразного и перистальтического движений. Соотношение слоев таково, что почти всегда кольцевой слой лежит снаружи, а продольный внутри (2, 14). Значение такого расположения станет ясным, если представить себе механизм работы кожно-мышечного мешка. При сокращении кольцевого слоя давление направлено внутрь. Если такое сокращение происходит местно, образуются спазматические перехваты. При перистальтических движениях такие перехваты волнообразно перемещаются, обычно спереди назад. Не работающая в это время продольная мускулатура оказывается опорой для кольцевых слоев и принимает на себя всю силу их давления. Это способствует вытягиванию продольных волокон, а вместе с ними и всего тела. При сокращении продольных мышц происходит расширение и укорочение тела. Продольные мышцы и все внутренние органы, сжатые при сокращении, давят в стороны. Опорой для них служит кольцевой слой. Такая взаимная амортизация очень выгодна для организма, так как предохраняет тело от разрывов. И действительно, у легко фрагментирующихся червей и имеющих червеобразное строение организмов (*Synapta*, *Chiridota*, *Enteropneusta*) разрывы тела происходят при резких спазматических сокращениях кольцевой мускулатуры, как бы перерезающих тело и одновременно закрывающих края раны. Другим доказательством является редукция кольцевого слоя у форм, обладающих плотными наружными образованиями. Это — кутикула нематод и хитиновый скелет членистоногих. Только у *Onychophora* и *Pentastomida*, имеющих тонкую кутикулу, кожно-мышечный мешок развит полностью. Среди хордовых, в связи с развитием внутреннего опорного скелета (хорда, позвоночник), кольцевая мускулатура редуцируется, а основная соматическая мускулатура имеет продольно направленные пучки волокон. Червеобразное (перистальтическое) движение у них утрачивается; появляется рыбообразное (15). У *Branchiostomatidae* по вентральному краю метаплеврального склада вторично возникли поперечно ориентированные полукольца мускулатуры. Развитие скелета влечет за собой деградацию мускулатуры или же, что бывает чаще, редукцию кольцевого слоя, а вместе с ним и способности к перистальтическим движениям. При этом вся соматическая мускулатура образуется за счет продольных слоев, гомологичных таковым у червеобразных предков.

Разобрав взаимоотношения между скелетом и мускулатурой, мы можем сделать следующие обобщения относительно возникновения кожно-мышечного мешка: 1) кожно-мышечный мешок является одновременно органом движения и поддержания формы тела; 2) он возникает независимо у разных представителей животного мира при приобретении червеобразной формы или способности к перистальтическому движению; 3) у различных подтипов *Vermes* кожно-мышечный мешок — структурно необходимая система, возникшая из эпителиально-мышечной системы *Coelenterata*, в случае сильной кутикулизации (*Nematoda*) могущая подвергаться значительной редукции —

исчезает кольцевой слой; 4) у *Articulata* (*Annelides* + *Arthropoda*) кожно-мускульный мешок выражен различно, в зависимости от степени развития наружного скелета; у *Chaetopoda* и *Onychophora* он представлен полностью; у других подтипов кольцевой слой редуцируется, благодаря развитию хитинового скелета; 5) *Mollusca* и *Echinodermata* в связи с развитием скелета приобретают специализированную мускулатуру; они утрачивают типичный кожно-мускульный мешок; 6) утрата скелета часто приводит к червеобразности и появлению вторичного кожно-мускульного мешка, возникающего независимо в разных группах и, по видимому, всегда оказывающегося новообразованием; 7) первичный кожно-мускульный мешок — опорно-двигательная система, исторически возникшая до появления скелета; 8) всякие образования, подобные кожно-мускульному мешку червей, появляющиеся в связи с редукцией скелета и приобретением червеобразной формы тела, надо считать вторичным кожно-мускульным мешком. Его развитие осуществляется обычно за счет различных заимствованных материалов. Так, у *Dendrogaster* это происходит за счет мускулатуры карапакса. У имеющих червеобразное тело моллюсков — за счет подкожной мускулатуры и, вероятно, педальных и коллумелярных мышц. У *Holothurioidea* — за счет специализированных межпластиночных мышц. У *Pentastomidae* вторично возникает не только кожно-мускульный мешок, но и внутренняя метамерия: образуются мышечные септы.

Вторичный возврат к червеобразной форме происходит двояко: 1) либо весь организм, утратив скелет, становится червеобразным; 2) либо определяющие форму тела прогрессивно развивающиеся части организма приобретают червеобразное строение. Эти изменения производят впечатление обратного эволюционного процесса. Однако это только кажущееся положение, так как внешне сходные с червями структуры возникают из нового материала, всегда оказывающегося филогенетически более молодым. Так, например, у *Dendrogaster* и *Pentastomidae* кожно-мускульный мешок развивается из поперечно-полосатой мускулатуры, а у *Holothurioidea* за счет межпластиночных мышц их панцирь-носившего предка. Этим подтверждается второе положение Сергеева (10), высказанное как поправка к закону Долло (4): „Отдельные органы потомка могут притти к состоянию, напоминающему предковое, но никогда не тождественное с ним“.

Таким образом, мы видим, как на новой основе происходит функционально-морфологический возврат к более древнему состоянию при использовании новых материалов или состояний организма. Считаю уместным выделить это явление в виде особого филогенетического принципа псевдореверсии, т. е. ложного (возникшего на новой основе) возврата всего организма к филогенетически более древнему морфологическому состоянию. Эти изменения совершенно ясно показывают, что эволюционное развитие идет по спирали, и новые сходные состояния достигаются на новой основе. Никаких филогенетических циклов, подобных тому, что защищают Соболев (11) и Огнев (9), нет, и описанные ими „истинные“ возвраты в действительности являются псевдореверсиями и лишней раз подтверждают необратимость эволюционного процесса.

Явление псевдореверсии довольно широко распространено, оно может иметь место не только среди взрослых стадий и встречается на разных стадиях онтогенеза. Таково, например, упрощение типов дробления вследствие паразитизма, а также при переходе к внутриутробному развитию и живорождению (скорпионы, клещи). Ближайшие родичи этих форм имеют более сложные типы дробления. Вторичный возврат к тетрамерному типу дробления (14) должен быть отнесен к псевдореверсиям. Это эмбриональные псевдореверсии. Иногда подобные же явления наблюдаются у *Insecta* и *Holometabola* (5):

ложные ножки гусеницеподобных личинок образуются в результате реализации зачатков абдоминальных конечностей у эмбриона. Это возврат к более древнему типу функционирования абдоминальных ножек—локомоторному⁽⁵⁾; у личинок филогенетически самых молодых групп насекомых повторяется наиболее древнее состояние абдоминальных конечностей. Это личиночная псевдореверсия, возникшая на базе ускоренной дифференцировки, результатом чего явилось специфическое развитие абдоминальных конечностей. К импгинальным псевдореверсиям надо отнести, помимо описанных нами случаев, случаи приобретения ихтиозаврами, китообразными и сиреновыми рыбообразной формы тела, что вызвано переходом к водному образу жизни. И, наконец, еще одна категория—это экологические псевдореверсии. Эти случаи уводят нас за пределы сравнительной морфологии и затрагиваются нами попутно. Хорошим примером является вторичный переход легочных брюхоногих (*Pulmonata*) к водному образу жизни. Так же как у китообразных в этом случае произошел возврат к образу жизни далеких предков на основе филогенетически более молодых планов организации.

Описанные явления на первый взгляд могут показаться относящимися к конвергенциям. Однако сходство это только кажущееся, потому что в понятие конвергенций включают разные случаи внешнего сходства, возникшие под влиянием одинаковых условий существования. К конвергенциям *sensu stricto* надо относить только такие случаи, когда внешнее сходство возникает у неродственных организмов, например, червеобразные формы тела у *Lumbricidae* и ведущих подземный роющий образ жизни гимнофионов (*Siphonopsis annulatus*), у которых даже появляется внешняя кольчатость; приспособления к полету у птерозавров, рукокрылых и птиц, вызывающие сходные изменения, облегчающие скелет; наконец, независимое появление червеобразной формы тела у разных беспозвоночных.

Изменения, возникающие на одной филогенетической линии у более высокостоящих форм и делающие последние сходными с их более примитивными родичами, относятся к псевдореверсиям. Это не конвергенция и потому, что морфология предка не может быть конвергентна таковой потомка. Между такими организмами существует генетическая преемственность. Этого не должно и не может быть при конвергенции.

Ленинградский
государственный университет

Поступило
5 III 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ O. Abel, Lehrbuch d. Paleozoologie, Jena, 1924. ² В. А. Догель, Руководство по зоологии, Solenogastres, 2, 1940. ³ В. А. Догель, Сравнительная анатомия беспозвоночных, 1, 1938. ⁴ Dollé, Bull. Soc. Belg. Géol., 7 (1893). ⁵ И. Ежиков, Сборник памяти акад. А. Н. Северцова, 1, 1939. ⁶ А. Иванов, Докторская диссертация, ЛГУ, 1944. ⁷ А. Иванов, ДАН, 43, № 6 (1945). ⁸ Н. М. Книпович, Тр. СПб о-ва естествоиспыт., 23, в. 2 (1892). ⁹ С. И. Огнев, Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы, отд. биол., 50, в. 1—2 (1945). ¹⁰ А. Сергеев, Природа, № 12 (1935). ¹¹ Д. Соболев, Основы исторической биогенетики, Симферополь, 1924. ¹² В. Л. Вагин, ДАН, 25, № 5 (1937). ¹³ В. Л. Вагин, ДАН, 52, № 3 (1946). ¹⁴ В. Л. Вагин, ДАН, 55, № 4 (1947). ¹⁵ Л. А. Зенкевич, Журн. общ. биол., 5, № 3 (1944). ¹⁶ И. И. Шмальгаузен, Пути и закономерности эволюционного процесса, изд. АН СССР, 1939. ¹⁷ И. И. Шмальгаузен, Сов. наука (1946).