

ЛЕКЦІЯ № 2

ТЕМА: ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ПОХОДЖЕННЯ БАГАТОКЛІТИННИХ (METAZOA).

ТИПИ ПЛАСТИНЧАТІ ТВАРИНИ (PLASOZOA).

ГУБКИ (SPONGIA), КИШКОВОПОРОЖНИННІ (COELENTERATA) ТА РЕБОПЛАВИ (STENOPHORA)

План лекції:

1. Характеристика Багатоклітинних (*Metazoa*).
2. Походження Багатоклітинних (*Metazoa*).
3. Надрозділ Паразоа (Parazoa). Тип Губки (*Spongia*).
4. Тип Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).
5. Тип Ребоплови (*Ctenophora*).

Основні поняття:

Генеративні і соматичні клітини, імміграція, деламінація, інвагінація, епіболія, гіпотези походження багатоклітинних, гастрєя, цистєя, морєя, бластєя, фагоцилєлла, целлюляризація, монофілія, аскон, сікон, лейкоц, парагастральна порожнина, зародкові листки, пороцити, пінакоцити, хоаноцити, археоцити, амебоцити, коленцити, склеробласти, спонгіобласти, амфібластула, паренхімула, гінпогенез, метагенез, ценосарк, мономорфність, поліморфність

ХАРАКТЕРИСТИКА БАГАТОКЛІТИННИХ (METAZOA).

Багатоклітинні характеризуються тим, що їх тіло складається з багатьох клітин та їх похідних. У тілі *Metazoa* клітини диференційовані й виконують різні функції та утворюють тканини: епітеліальну, сполучну, м'язову, нервову. Тканини в свою чергу утворюють складні органи та системи органів, які працюють в організмі узгоджено, й він функціонує як єдине ціле.

Особливістю багатоклітинних є багатощарове розташування їх клітин, за якого зовнішні клітини утворюють суцільний шар, що відокремлює тіло тварини від зовнішнього середовища. В такий спосіб виникає внутрішнє середовище організму, де містяться всі клітини його тіла й підтримується сталість фізико-хімічних параметрів.

Багатоклітинним тваринам властиве нестатеве та статеве розмноження, проте переважаючою формою, а в деяких групах і єдиною, є статеве.

Нестатеве (вегетативне) розмноження може відбуватися двома способами: поділом (поперечним, поздовжнім або неупорядкованим) та брунькуванням (внутрішнім або зовнішнім).

Усі багатоклітинні розмножуються статевим способом (інколи партеногенетично). Статеве розмноження у багатоклітинних здійснюється за допомогою *генеративних (статевих)* клітин. Решта клітин — соматичні. Соматичні клітини у них диплоїдні, а гамети, що утворюються з генеративних клітин, — гаплоїдні, тобто відбувається гаметична редукція.

Після зливання гамет утворюється зигота, яка згодом починає ділитись. Дробіння закінчується стадією бластули, яка може мати різну будову. Далі утворюються зародкові листки — ектодерма, ентодерма та мезодерма, з яких формуються певні тканини дорослої тварини. Зародкові листки формуються таким чином. Спочатку утворюється двошаровий зародок — гастрюла. Вона складається з ектодерми та ентодерми, яка всталає порожнину сліпо замкненої первинної кишки, що відкривається первинним ротом (бластопор) на вегетативному полюсі. Процес утворення гастрюли — гастрюляція — у різних тварин відбувається неоднаково. Розрізняють кілька типів гастрюляції.

Імміграція характеризується тим, що частина клітин бластодерми мігрує в бластоцель, де утворює шар ентодерми. Імміграція буває мультиполярна, коли проходить по всій бластулі, та уніполярна, коли клітини мігрують на вегетативному полюсі. При цьому бластопор часто не виражений.

Деламінація полягає в тому, що клітини бластули поділяються навпіл паралельно поверхні бластули, утворюючи одразу екто- та ентодерму.

Інвагінація характеризується тим, що на вегетативному полюсі стінка вп'ячується й гастрюла набуває вигляду двошарового мішка з бластопором і первинним кишечником, порожнина якого має назву гастроцель.

Епіболія полягає в тому, що великі клітини вегетативного полюса обростають дрібними клітинами анімального, при цьому гастроцель не утворюється, а бластопор має вигляд западини на вегетативному полюсі, куди не проникли дрібні клітини ектодерми.

Розрізняють прямий постембріональний розвиток і з перетворенням. Під час прямого розвитку з яйця виходить особина, що відрізняється від дорослої за розмірами та недорозвиненими статевими органами. Розвиток з перетворенням характеризується різноманітними личинковими фазами, які відрізняються від дорослих за будовою та способом життя.

Багатоклітинні тварини різняться між собою за рівнем організації, наявністю та кількістю зародкових листків, ступенем клітинної та органологічної диференціації, розвитком певних систем органів.

ПОХОДЖЕННЯ БАГАТОКЛІТИННИХ (METAZOA).

Походження багатоклітинних досі остаточно не з'ясоване. *Ще в минулому столітті вчені дискутували з приводу походження багатоклітинних, висуваючи різні, інколи навіть фантастичні, гіпотези. До нашого часу зберегли своє значення лише кілька з них, насамперед ті, де визнається, що предками багатоклітинних були найпростіші.*

Ці гіпотези можна розділити на дві групи.

До першої групи належать гіпотези про походження багатоклітинних від колоній найпростіших. Так, у 70-х роках минулого століття відомий німецький біолог Е. Геккель розвинув систему поглядів на походження багатоклітинних від колоніальних джгутикових — гіпотезу *гастреї*. Згідно з цією гіпотезою предками багатоклітинних були кулясті колонії джгутикових, подібні до сучасних.

Геккель спирався на дані ембріології й надавав основним етапам ембріонального розвитку організму філогенетичного значення. Подібно до того, як у онтогенезі багатоклітинний організм утворюється з однієї заплідненої яйцеклітини, що в результаті дробіння перетворюється на багатоклітинні стадії — морулу, потім бластулу та гастралу, так і в історичному розвитку — спочатку виникли одноклітинні амебоподібні організми — **цитеї**, потім від таких організмів розвинулися колонії з кількох особин — **мореї**, які згодом перетворилися на кулясті одношарові колонії — **бластеї**, що мали на поверхні джгутики та плавали в товщі води. Нарешті, вп'ячування стінки бластеї всередину (інвагінація) привело до виникнення двошарового організму — **гастреї**. Зовнішній шар її клітин мав джгутики й виконував локомоторну функцію, а внутрішній вистилав первинний кишечник і виконував функцію травлення. Так, за гіпотезою Геккеля, одночасно виникли первинний рот (бластопор) і замкнена первинна кишка. Оскільки за часів створення цієї гіпотези єдиним способом гастралізації вважалася інвагінація, властива більш високоорганізованим тваринам (ланцетник, асцидії, щетинкощелепні), Геккель твердив, що й у філогенезі утворення багатоклітинних гастреї відбувалося саме таким чином. З двошарового плаваючого організму — гастреї, яка осіла на субстрат на абсорбальний полюс, почався розвиток кишковопорожнинних, що є, на думку Геккеля, найпримітивнішими багатоклітинними, від яких виникли всі інші багатоклітинні.

На свій час гіпотеза гастреї була достатньо обґрунтованою. Геккель висунув її ще до відкриття І. І. Мечниковим внутрішньоклітинного травлення. Тоді вважалось, що їжа перетравлюється виключно в порожнині кишечника, тому й первинну ентодерму уявляли у вигляді епітелію первинної кишки.

Гіпотеза гастреї відіграла велику роль у розвитку еволюційної зоології. В ній вперше було обґрунтовано єдність походження усіх багатоклітинних тварин. Гіпотезу підтримав ряд зоологів, з певними доповненнями її приймає й чимало сучасних вчених, зокрема в Західній Європі, вона викладена також у багатьох зарубіжних підручниках зоології.

Однак ще сучасники Геккеля зазначали **недоліки гіпотези**. Одним із найважливіших є відсутність обґрунтування, яке б пояснювало фізіологічні причини вп'ячування стінки бластеї всередину - під час утворення гастреї. Гіпотеза гастреї не пояснює також існування в нижчих багатоклітинних личинок типу *паренхімули* (губки, нижчі кишковопорожнинні), яка не має епітелізованої ентодерми.

Нині найбільш обґрунтованою й альтернативною гіпотезі гастреї можна вважати **гіпотезу вітчизняного вченого І. І. Мечникова**, розроблену в 1877—1886 рр. Вивчаючи ембріональний розвиток нижчих багатоклітинних — губок і кишковопорожнинних, Мечников встановив, що в процесі утворення двошарової стадії в них відбувається не впинання, а здебільшого імміграція — вповзання окремих клітин стінки бластули до її порожнини. Цей примітивний процес утворення гастралу Мечников вважав первинним, а інвагінацію — наслідком скорочення та спрощення розвитку, що мали місце в процесі еволюції.

Предками багатоклітинних, за гіпотезою Мечникова, були кулясті колонії гетеротрофних джгутикових, які плавали у воді, живилися, фагоцитуючи дрібні частки окремими клітинами колонії. Прототипом такої колонії можуть бути пелагічні кулясті колонії комірцевих джгутикових (*Sphaeroeca volvox*). Окремі клітини, захопивши поживну часточку, втрачали джгутик, перетворюючись на амебоїдних, і занурювалися вглиб колонії, заповненої безструктурною драглистою речовиною. Потім вони могли повертатися на поверхню. Таке явище спостерігається в сучасних губок, джгутикові клітини хоаноцити яких можуть, заповнившись їжею, перетворюватися на амебоїдні й мігрувати до паренхіми, де відбувається травлення, а потім повертатися на місце. З часом клітини диференціювалися на ті, що забезпечували переважно рух колонії, й ті, які живилися та годували інших. Колонія вже не мала вигляду порожньої кулі — всередині містилося скупчення фагоцитів. З сучасних тварин до організмів такого типу найближчими є комірцеві джгутикові (ряд *Choanoflagellida*), що утворюють колонію, в зовнішньому шарі якої містяться комірцеві джгутикові, а у внутрішньому — амебоїдні клітини. Поступово тимчасове диференціювання клітин набуло постійного характеру й колонія одноклітинних перетворилася на багатоклітинний організм, який мав два шари клітин: зовнішній (джгутиковий) — кінобласт і внутрішній (амебоїдний) — фагоцитобласт. Живлення такого організму відбувалося за рахунок захоплення джгутиковими клітинами кінобласта органічних часток із товщі води й передачі їх амебоїдним клітинам фагоцитобласта. Цей гіпотетичний багатоклітинний організм Мечников назвав *фагоцителою*, бажаючи підкреслити роль фагоцитозу в його виникненні.

Організація фагоцитела близька до будови личинок губок і гідроїдних — паренхімул. Саме під час формування цих личинок відбувається міграція клітин із поверхні бластули до її порожнини. Від таких фагоцителоподібних предків, на думку Мечникова, походять губки та кишковопорожнинні.

Гіпотеза Мечникова спиралася на великий ембріологічний матеріал і дослідження з фізіології. Над подальшим ствердженням і обґрунтуванням гіпотези фагоцитела працювали видатні російські зоологи О. О. Захваткін (1949), В. М. Беклемішев (1944, 1964), А. В. Іванов (1968), англійська дослідниця Л. Гайман (1940, 1951). Ці вчені збагатили її новими доказами, одержаними внаслідок цитологічних, ембріологічних і протозоологічних досліджень, перетворивши на науково обґрунтовану теорію.

О.О.Захваткін, який вивчав сучасних колоніальних найпростіших, показав принципову можливість перетворення колонії на цілісний багатоклітинний організм. Проте він вважав, що фагоцитела — це не дорослі організми, а вільноплаваючі личинки, які не живилися й не розмножувалися, а тільки розселилися. Дорослі стадії, на думку Захваткіна, були сидячими, прикріпленими до дна колоніальними організмами, схожими на сучасних

губок і кишковопорожнинних. Первинні багатоклітинні мали складний життєвий цикл, подібний до метабіогемену (*Hydrozoa*) з чергуванням нестатевих поліпоїдних поколінь і статевих поколінь медуз.

Багато нового вніс у теорію фагоцителі А. В. Іванов. Він не лише навів нові цитологічні та ембріологічні докази на її користь, а й показав, якими за будовою та життєвим циклом мали бути предки Metazoa. Розвиваючи теорію фагоцителі, А.В.Іванов описав зміни, які могли відбутися в фагоцителіподібних тварин у процесі їх подальшої еволюції у разі збереження плаваючого способу життя й переходу до сидячого або повзаючого способу життя. Одні нащадки фагоцителі перейшли від плаваючого способу життя до сидячого (саме від них походять губки, які ще не мають рота, кишечника, нервової системи та мускулатури), інші набули здатності повзати по дну, їх кінобласт диференціювався на вентральний і дорзальний епітелії. Від них походять Placozoa (*Trichoplax*) які, за сучасними поглядами, є реліктовими тваринами, що залишилися на рівні організації фагоцителі. Серед сучасних тварин на такому ж рівні організації перебувають *Dicyemida* та *Orthonectida*.

Частина фагоцителіподібних тварин зберегла плаваючий спосіб життя, й у процесі еволюції в них з'явилися рот, нервова система, м'язи. Від таких розвинених фагоцителі виникли, з одного боку, первинні кишковопорожнинні, що перетворилися на сидячі поліпи, а з іншого — повзаючі по дну предки сучасних безкишкових турбеларій, які набули білатеральної симетрії, але ще не мали кишечника — від них походять плоскі черви.

До другої групи гіпотез походження багатоклітинних належать різні модифікації гіпотези *целюляризації*. Її прихильники виходять з того, що одноклітинне найпростіше відповідає не окремій клітині багатоклітинного, а цілому багатоклітинному організму. Целюляризація — це розпад на окремі клітини. Вперше ідею целюляризації ще наприкінці минулого століття висунули Г. Йерінг (1877), І. Деляж (1896). У ХХ ст. цю ідею розвивали, Й. Хаджі (1944, 1963) та інші вчені. На думку цих вчених, багатоклітинні походять від багатоядерних інфузорій. Перехід від одноклітинного стану до багатоклітинного відбувався в тілі інфузорій одночасно шляхом утворення клітинних меж навколо окремих ядер і прилеглих до них ділянок цитоплазми — енергід.

Складно побудована клітина інфузорій нібито перетворилася на досить високоорганізованого черва (турбеларію) або навіть коловертку, органи якого утворюються з її органел. Рот і глотка сформувалися з цитостома та цитофаринкса, кишка — з ендоплазми, анус — із порошиці, видільні органи — із скоротливих вакуолей, статеві системи — з мікронуклеусів. Ця концепція має своїх прихильників серед вчених різних країн. Проте важко уявити, як спеціалізовані, складно побудовані інфузорії, ядерний апарат (ядерний дуалізм), диференціація покривів (складний кортекс), особливості статевих процесів (кон'югація) та життєвого циклу яких не мають нічого спільного з будовою та функціями інших тварин, могли дати початок багатоклітинним тваринам. Найбільше заперечень викликає припущення прихильників гіпотези целюляризації про можливість перетворення спеціалізованих органел і ділянок клітини на багатоклітинні тканини та органи з тими ж функціями. Ембріологічні відомості також суперечать гіпотезі целюляризації. Більше того, за цією гіпотезою, тварини, що стоять нижче коловерток і турбеларій, виникли внаслідок регресивної еволюції.

Усі наведені гіпотези виходять з того, що багатоклітинні мають *монофілетичне* походження, тобто усі вони тим або іншим шляхом виникли від однієї предкової форми (гіпотетичної гастрії, планулі, білатерогастрії, фагоцителі або інфузорії). Проте останнім часом з'являється дедалі більше доказів, що губки мають незалежне від інших Metazoa походження. В результаті електронно-мікроскопічного порівняльного дослідження будови хоаноцитів губок і хоанофлагелат виявлено майже повну їх ідентичність, з одного боку, та істотні відмінності від комірцево-джугитикових клітин інших багатоклітинних — з іншого. Такі клітини є, наприклад, у епітелії напівхордових, деяких голкошкірих тощо. Цей факт, а також велика своєрідність губок (відсутність у них рота, кишечника, нервів, м'язів, зародкових листків) свідчать про те, що губки виникли від стародавніх хоанофлагелат або спільних з ними предків, а всі інші багатоклітинні — від якихось гетеротрофних колоніальних джугитикових, що до нашого часу не дожили. Якщо дотримуватися цієї точки зору, слід погодитися з тим, що предки губок і предки інших Metazoa — це різні тварини, але будова їх могла бути подібною. Адже паренхімули губок і кишковопорожнинних однакові, хоча, можливо, й мають різне походження.

ТИП ГУБКИ – SPONGIA

До губок відносяться найбільш низькоорганізовані багатоклітинні тварини. Які ведуть прикріплені спосіб життя. Характерні ознаки губок:

Форма тіла мішко- або бакаловидна. Основою вони прикріплюються до субстрату. Протилежний кінець утворює вуста, або оскулум;

Одиночні й колоніальні форми;

Двошарові тварини. Тіло їх складається із екто- і ентодерми. Між ними знаходяться мезоглея;

Відсутність тканин і органів: тіло складається з окремих клітин. Так ектодерма утворена порочитами, або пінакоцитами. Ентодерма представлена комірцевими джугитиковими клітинами – хоаноцитами. В мезоглеї розташовані археоцити, амебоцити, коленцити, склеробласти, спонгіобласти;

Скелет органічний або мінеральний;

Три типи будови тіла: аскон, сикон, лейкон;

Кишкова порожнина – парагастральна;
Живлення пасивне, травлення внутрішньоклітинне;
Розмноження безстатеве (зовнішнє і внутрішнє брунькування та статеве);
Губки гермофродити. Під час ембріогенезу проходить перекручування зародкових пластів. Личинки двох типів: амфібластула і паренхімула.

ТИП КИШКОВОПОРОЖНИННИ – COELENTERATA

До кишковопорожнинних відносяться нижчі радіально симетричні тварини – мешканці морів і океанів; рідше вони зустрічаються в прісних водоймах.

Для кишковопорожнинних характерні такі ознаки:

Двошаровість будови; в онтогенезі у них формуються два зародкові листи – екто- і ентодерма, які розмежовані безструктурною мезоглеєю;

Тканевий рівень організації. Тобто в них є справжні, хоч і мало диференційовані, тканини, які складаються з різних клітин: епітеліально-мускульних, жалких. Статевих, нервових, проміжних;

Травна система примітивна. У поліпів гастральна порожнина мішкоподібна, а в медуз, у зв'язку з потужним розвитком мезоглеї, складається з системи радіальних і кільцевих каналів й називається гастро-васкулярною. Травлення внутрішньопорожнинне і внутрішньоклітинне;

Нервова система первісного дифузного типу, яка складається з розкиданих нервових клітин, що сполучаються між собою аксонами і утворюють нервові сплетіння. У плаваючих медуз спостерігається концентрація нервових клітин, які утворюють нервове кільце. Є органи зору і рівноваги;

Розмножуються брунькуванням і статевим шляхом. Багато з них роздільностатеві; розвиток у морських форм з вільно плаваючою личинкою – планулою, у прісноводних розвиток частіше прямий.

В наслідок її метаморфозу може утворюватись:

1. поліп, який утворює колонії, на яких виникають медузи, вони відокремлюються, відпливають та утворюють гамети;

2. поліп, який утворює колонії з редукованими не відокремленими медузами, в яких виникають гамети;

3. поліп, який утворює гонади, в яких виникають гамети;

4. медуза, яка утворює гамети, іноді чергуються декілька медузоїдних поколінь.

Чергування поколінь називається **метагенез**, якщо покоління не чергуються, то має місце **зіногенез**.

Кишковопорожнинні - це хижакі, вони живляться личинками та яйцями різних тварин, мальками риби, дрібними ракоподібними, двостулковими та черевовійчастими моллюсками. У зв'язку з переходом до живлення великою здобиччю у них вперше з'являється нервовий апарат, основною функцією якого є узгодження усіх клітин, які приймають участь у ловлі та проковтуванні здобичі. Вона складається із окремих нервових клітин, які сполучені між собою відростками та має дифузний характер.

Для кишковопорожнинних характерні різні види безстатевого розмноження: ділення упоперек (у мадрепорових коралів), ділення уздовж (у більшості видів), брунькування, при цьому утворюються особини, які менші за розміром материнські, мацерація – відокремлення маленького шматочку, наприклад, подошви актинії, яка може дати початок новій особині, стробіляція – від брунькування особин (у сцифоїдних медуз).

Якщо утворюється колонія – це означає, що безстатеве розмноження не доведено до повного відокремлення особин. Особливо поширені колонії серед поліпів. Для колонії характерно, що вона складається не тільки із окремих особин, але й вільної території між ними. Це **ценосарк** – загальний тулуб колонії.

Необхідно зазначити мономорфність та поліморфність колоній, виконання різних функцій особинами колонії. Найбільш складно побудовані серед поліпів – коралові.

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика Багатоклітинних (*Metazoa*).
2. Типи гастрюляції.
3. Гіпотези походження Багатоклітинних (*Metazoa*).
4. Характеристика типу Губки (*Spongia*).
5. Характеристика типу Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).
6. Характеристика типу Ребоплави (*Stenophora*).