

Б. М. МЕДНИКОВ, А. С. АНТОНОВ

О СТАТУСЕ ДВОЯКОДЫШАЩИХ РЫБ (DIPNOI) И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ

(Представлено академиком А. С. Спириным 18 VII 1974)

Статус весьма интересной в эволюционном отношении группы двоякодышащих рыб (Dipnoi Müller) до сих пор остается спорным. И. Мюллер впервые отнес их к рыбам (до того их считали aberrantными амфибиями). В системе Мюллера (1) Dipnoi подкласс класса рыб Pisces в широком смысле слова; примечательно, что он придавал этому таксону тот же ранг, что и Elasmobranchii и Cyclostomi, в настоящее время выделяемым в самостоятельные классы. Со времени выхода в свет классической работы Мюллера большинство авторов неукоснительно занижали ранг таксона двоякодышащих, помещая их то в подкласс Crossopterygii класса Pisces (исключая из последнего круглоротых и хрящевых (2)), то объединяя в группу Choanata вместе с Crossopterygii и Tetrapoda (3), или же считали их, наряду с кистеперыми, подклассом Sarcopterygii класса Osteichthyes — костных рыб (4). Л. С. Берг (5) выделял Dipnoi в самостоятельный класс, считая, однако, их сходство с Crossopterygii конвергентным. И. П. Шмальгаузен (6), напротив, указывал на довольно близкое родство двоякодышащих с ранними кистеперыми, давшими начало обширной группе Tetrapoda.

Данные палеонтологии лишь в весьма малой степени проливают свет на родственные связи интересующей нас группы, так как уже в девонском периоде существовали хрящевые рыбы, примитивные лучеперые (Palaeoniscii), кистеперые и двоякодышащие. Нам представляется целесообразным проанализировать характеризующие двоякодышащих признаки — как морфологические, так и полученные в последнее время, в первую очередь в нашей лаборатории, количественные характеристики генотипа.

Наименее информативными из комплекса признаков, характеризующих Dipnoi, следует считать так называемые примитивные:

1) Даже у современных форм Dipnoi сохраняется постоянная хорда, а позвоночник представлен лишь хрящевыми основаниями верхних и нижних дуг. Однако аналогично осевой скелет устроен у Chondrostei. Позвонок нет и у ныне живущей кистеперой рыбы Latimeria chalumnae.

2) Спиральный клапан в кишечнике — весьма архаичный признак, имеющийся, помимо двоякодышащих, у Elasmobranchii, Chondrostei, Crossopterygii, Holostei да и у примитивных Teleostei; был он и у древних амфибий — стегоцефалов.

3) Артериальный конус сердца также сближает Dipnoi практически со всеми более или менее примитивными рыбами.

4) То же можно сказать и о наличии клоаки, примитивном окостенении черепа и о костных чешуях, покрытых космином.

Более специфичны следующие признаки:

1) Парные (Dipneupones) или непарные легкие с ячеистыми стенками, приведшие к возникновению легочной системы кровообращения, сходной с таковой у амфибий. Сходный гомолог плавательного пузыря имеется, однако, и у кистеперых и Polypterus (последнюю форму традиционно относят к лучеперым рыбам).

2) Парные плавники с основаниями в виде мясистых, покрытых чешуей лопастей, у примитивных типа бисериального архиптеригия, у более

далеко продвинутых жгутообразные. Сходный тип плавника отмечен лишь у вымерших *Xenacanthiformes* (*Chondrichthyes*). И. И. Шмальгаузен, впрочем, отмечает известное сходство плавников *Polypterus* с таковыми у *Dipnoi* и *Crossopterygii* (хорошее развитие ключиц).

3) Аутоэтилический череп (*palatoquadratum*) полностью сростается с осевым черепом, а *hyomandibulare* редуцировано, в отличие от *Tetrapoda*, где подвесок превращается в слуховую косточку (*stapes*). Подобный признак у *Holoscephali* возник, очевидно, конвергентно.

4) Весьма характерны личиночные наружные жабры, сближающие *Dipnoi* как с *Polypterus*, так и с наружными жабрами личинок амфибий. Описаны они также и у *Chondrostei*.

5) Для двоякодышащих типичны огромные размеры генома. Количество ДНК в гаплоидном наборе *Lepidosiren paradoxa* составляет 3540% от гаплоидного набора человека. Так как размеры генома коррелируют с размерами клеток, мы можем восстановить динамику этого эволюционно-го процесса (⁷). У *Ceratodontidae* размер генома стабилизировался около 350 млн лет назад; у двулеточных количество ДНК продолжало возрастать по крайней мере до начала мелового периода. Хотя у рецентной кистеперой рыбы *Latimeria* размер генома незначителен — 6,3 пг на клетку (⁸), мы имеем все основания полагать, что кистеперые предки амфибий — рипидистии обладали той же тенденцией. У хвостатых амфибий размер генома достигает 2780% от человеческого. Любопытно, что многоперые рыбы по структуре генома близки к двоякодышащим и резко отличаются от лучеперых — *Actinopterygii* (^{9, 10}).

Совокупность этих данных позволяет заключить, что двоякодышащие рыбы наряду с кистеперыми и происходящими от последних амфибиями составляют единый комплекс, резко отделяющийся от прочих костных рыб (лучеперых). Многоперые, по-видимому, занимают промежуточное положение. Быть может, справедливо мнение о выделении многоперов в самостоятельную группировку *Brachiopterygii* (^{6, 11}). Ранг ее пока не выяснен. Возможно ли объединять двоякодышащих и кистеперых в группу *Choanata* (*Sarcopterygii auct.*) и если да, то какой ранг подлежит присвоить этому таксону? Следует отметить, что название *Choanata* не очень удачно — у латимерии хоан уже нет. С другой стороны, кистеперые и двоякодышащие, несмотря на их несомненное родство, шли в эволюции разными путями. Путь двоякодышащих был явным тупиком. Плавник типа бисериального архиптеригия с удлиненной центральной осью вряд ли смог стать прообразом многопалой конечности амфибий, редукция подвеска закрыла путь к совершенствованию слуховой системы, ранняя специализация зубной системы также не способствовала прогрессу. Насколько зашла дивергенция за 400—450 млн лет раздельной эволюции? Не следует ли разделить двоякодышащих и кистеперых, выделив к тому же тех и других из класса костных рыб *Osteichthyes*? Ведь эволюция прочих *Osteichthyes* — лучеперых (кроме *Brachiopterygii*) шла совершенно иным путем — это линия превращения первичного легкого в орган равновесия, иного строения парных плавников и т. д.

Вопрос об объединении двоякодышащих и кистеперых в один таксон лопастеперых пока остается открытым, до подробного исследования ДНК латимерии. Однако оценить степень дивергенции двоякодышащих от иных групп рыб (*Pisces s. l.*) мы можем, используя методы геносистематики, в первую очередь путем определения гомологий в ДНК. Этот метод, предложенный Хойером, Маккарти и Болтоном (¹²), с успехом применялся в систематике разных групп организмов (¹³).

Материалом для работы послужила ДНК, выделенная в нашей лаборатории из печени протоптеруса *Protopterus* sp. Методика выделения и гибридизации неоднократно описывалась ранее (^{13, 14}). Результаты опытов, выполненных Л. С. Поповым и Е. А. Шубиной в нашей лаборатории (¹⁵), представляются достаточно четкими: ДНК протоптеруса имеет 14,4% го-

мологий с ДНК акулы *Pterolamiops longimanus*, 12,6% — с ДНК горбуши *Oncorhynchus gorbusha*, 13,7% с ДНК окуня *Perca fluviatilis* и 14,6% с ДНК осетра *Acipenser güldenstädti*. Какой степени систематической отдаленности соответствуют эти цифры? Контрольные опыты по гибридизации ДНК *Protopterus* с ДНК лягушки и голубя дали цифры 11,3 и 12,8% соответственно. Сходные цифры, характеризующие гибридизацию ДНК представителей разных классов получили еще Хойер с соавторами⁽¹²⁾ (человек и лосось — 8,3% гомологий в ДНК). Это хорошо согласуется и с нашими прежними данными по гибридизации ДНК хрящевых и костных рыб, а также пресмыкающихся и птиц⁽¹⁴⁾.

Учитывая вышесказанные соображения о морфологических признаках *Dipnoi*, можно заключить, что в данном случае следует склониться к концепции Л. С. Берга⁽⁵⁾, считавшего их самостоятельным классом. Впрочем, в отличие от Берга, мы склонны сближать *Dipnoi* с *Crossopterygii*, *Tetrapoda* (*Amphibia* и выводимые из них классы высших позвоночных), и возможно, *Polypteriformes*, противопоставляя их прочим челюстноротым.

Такая постановка вопроса может быть отождествлена с концепцией, названной кладизмом^(16, 17). Наиболее последовательным сторонником кладизма является В. Хенниг⁽¹⁸⁾. Это неверно: кладизм постулирует постоянство скорости эволюции во всех группах, так что степень обособленности таксона и его ранг определяются лишь временем дивергентного развития группы. Логическое завершение кладизма — так называемая теория недарвиновской эволюции, отводящая в эволюционном процессе основную роль фиксации нейтральных мутаций. Однако двоякодышащие, дивергировав в девонском периоде от прочих рыб, за 400 млн лет отдельной эволюции потеряли 90—85% гомологий в ДНК. По меньшей мере вдвое более молодой класс птиц, ответвившийся от пресмыкающихся около 200 млн лет назад, характеризуется той же степенью дивергенции генного материала (ДНК курицы с ДНК черепахи и варана 12 и 10% гомологий). Что же остается от кладистской концепции? Напротив, геносистематика дает одно из самых веских доказательств в пользу классического дарвиновского взгляда на эволюцию, учитывающего как время возникновения таксонов, так и темпы их последующей эволюции.

Мы полагаем, что дальнейшие исследования гомологичности генного материала не только приблизят нас к построению естественной системы, но и прольют свет на многие, ныне еще не выясненные до конца стороны эволюционного процесса.

В заключение выражаем глубокую признательность чл.-корр. АН СССР А. П. Андрияшеву за предоставленный им материал, а также за ценные советы и неизменный интерес к нашей работе.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
4 VII 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Müller, Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, 1841, 1844, S. 117. ² C. T. Regan, *Encycl. Britan.* 14 Ed., v. 9, 305 (1929). ³ J. Säve-Söderberg, *Ark. Zool.*, B. 26A, v. 17, 17 (1934). ⁴ Т. С. Расс, Г. У. Лундберг, *Вопр. ихтиол.*, т. 11, 3 (68), 80 (1971). ⁵ Л. С. Берг, *Тр. Зоол. инст. АН СССР*, т. 5 (1940). ⁶ И. И. Шмальгаузен, Происхождение наземных позвоночных, «Наука», 1964. ⁷ K. S. Thomson, *J. Exp. Zool.*, v. 180, 3, 363 (1972). ⁸ R. A. Pedersen, *J. Exp. Zool.*, v. 177, 65 (1971). ⁹ K. Bachmann, O. B. Join, C. J. Join, *Copeia*, v. 2, 363 (1972). ¹⁰ E. Capanna, S. Castandella, *Experientia*, v. 29, 4, 491 (1973). ¹¹ E. Stensiö, 1921, цит. по⁽⁵⁾. ¹² В. Н. Hoyer, B. J. McCarthy, E. T. Bolton, *Science*, v. 144, 959 (1964). ¹³ Сб., Строение ДНК и положение организмов в системе, М., 1972. ¹⁴ Б. М. Медников, А. С. Антонов, Л. С. Попов, *Журн. общ. биол.*, т. 34, 4, 516 (1973). ¹⁵ Л. С. Попов, Е. А. Шубина, В сб.: Структура и функции нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов, Матер. симп. памяти акад. А. Н. Белозерского, М., 1974, стр. 18. ¹⁶ B. Rensch, *Neuere Probleme der Abstammungslehre*, Stuttgart, 1947. ¹⁷ E. Mayr, *Principles of Systematic Zoology*, N. Y., 1969. ¹⁸ W. Hennig, *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutsch. Zentr. Verl. Berlin, 1950.