

УДК 571.6 + 591.3

АМЕБОИДНЫЕ СВОЙСТВА КЛЕТОК В ПРОЦЕССЕ РАННЕГО МОРФОГЕНЕЗА И ПРИРОДА ВОЗМОЖНОГО ПРОТОЗОЙНОГО ПРЕДКА METAZOA

© 2005 г. Л. Н. Серавин, А. В. Гудков

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе 2, Россия
e-mail: good@AG1060.spb.edu

Поступила в редакцию 04.10.2004 г.

Анализ имеющихся данных показывает, что в процессе ранних этапов морфогенеза клетки многих представителей Metazoa, особенно относящихся к типам Spongia, Placozoa и Cnidaria, отчетливо проявляют амебоидные свойства – способность формировать псевдоподии, перемещаться с их помощью и осуществлять фагоцитоз. В той или иной степени эти свойства могут проявляться и на поздних стадиях эмбриогенеза и даже у взрослых организмов. Кроме того, в ходе процессов бластуляции и гаструляции такие бластомеры способны обратимо формировать жгутики, а затем вновь терять их, возвращаясь к состоянию амебоидной активности. Эти и другие факты свидетельствуют в пользу того, что в геноме клеток Metazoa одновременно запрограммированы как амебоидный, так и жгутиковый тип клеточной организации, а также способность к трансформации одного в другой и обратно. Это позволяет думать, что протозойными предками Metazoa были какие-то амебофлагеллаты. Наличие у некоторых беспозвоночных анархического дробления свидетельствует о том, что изолированные друг от друга бластомеры благодаря цитотаксису способны объединяться в единый зародыш. Агрегирование клеток диссоциированных искусственным путем целых организмов у губок, трихоплакса и книдарий приводит на основе цитотаксиса к полному восстановлению животных. Поэтому есть все основания полагать, что выраженная способность к клеточной агрегации также сохранилась в геноме Metazoa от своих амебофлагеллатных предков. Таких амебофлагеллат можно назвать предшественниками Metazoa, т.е. прометазоа.

До сих пор считается, что происхождение Metazoa является величайшей загадкой (Willmer, 1994; Müller, 1997, 1998). В частности, так и не выяснен вопрос о природе предковых форм, хотя вполне справедливо большинство исследователей считают, что Metazoa произошли от каких-то простейших. Правда, многие из них отдают предпочтение жгутиконосцам, другие же склоняются в пользу инфузорий или амёб. Уиллмер (Willmer, 1994), обобщая мнения авторов разных теорий происхождения Animalia, выделил три предполагаемых пути их возникновения. По мнению одних, предком этих организмов была шарообразная колония каких-то жгутиконосцев. Часть клеток мигрировала внутрь ее полости, дав начало двухслойному животному. Такое представление возникло благодаря теории гастреи, предложенной Геккелем (Haeckel, 1874). Однако находит поддержку и другая идея, а именно, что Metazoa возникли из амебоидных протистов, обладавших способностью, сползаясь вместе, образовывать единый многоклеточный организм. Подобное наблюдается, например, у псевдоплазмодиев диктиостелид (Eumycetozoa, Dictyostelia) или акразиевых (Heterolobosea, Acrasida). Поэтому некоторые авторы пришли к выводу, что Metazoa произошли в процессе эволю-

ции от диктиостелид (Klima, 1967; Reutterer, 1969). Поскольку ни электронно-микроскопические, ни молекулярно-биологические данные не подтверждают этого, П. Зенгбуш (1982) считает, что диктиостелид следует рассматривать только в качестве модели возникновения многоклеточных животных.

Третий предполагаемый способ происхождения Metazoa, по Уиллмеру (Willmer, 1994), – разделение (без расхождения) на клетки тела многоядерной инфузории. Это так называемая теория целлюляризации, выдвинутая впервые Иерингом (Jhering, 1877) и получившая развитие в работах Хаджи (Hadzi, 1944, 1963). Однако электронно-микроскопические и молекулярно-биологические данные не подтверждают ее (Smothers et al., 1994; Philippe, Audtте, 1966; Sogin, Silberman, 1998; Corliss, 1999; Philippe, Germont, 2000; Cavalier-Smith, 2002, 2003a, b). Кроме того, есть определенные основания полагать, что инфузории возникли из жгутиконосцев, являвшихся эндосимбионтами гастральной полости древних кишечнополостных (Серавин, 1996), т.е. позднее, чем Metazoa.

В отличие от этого теории происхождения Metazoa от жгутиконосцев имеют неплохое обоснование. Давно известно, что виды почти всех ос-

новных макротаксонов многоклеточных животных имеют сперматозоиды,двигающиеся с помощью жгутиков (Willmer, 1994; Иванова-Казас, 1995). У представителей низших типов Metazoa клетки подвижных личинок-бластул также снабжены ундулиподиями. Поскольку жгутик хоаноцита губок окружен своеобразным воротничком, кандидатом в предковую форму метазоев многие исследователи стали считать колониальных воротничковых жгутиконосцев (Choanomonada), подобных ныне существующей *Protospongia haeckeli* (см., например, Иванов А.В., 1968). Эта идея сначала была подтверждена и молекулярными биологами, строящими филогенетические системы эукариот на основании нуклеотидных последовательностей 18S рРНК (Smothers et al., 1994; Cavalier-Smith, 1993, 1996/1997, 1998; Sogin, Silberman, 1998).

Однако постепенно начала вырисовываться несколько иная картина: хоанофлагеллат стали признавать не предковой, а сестринской группой Metazoa (Morris, 1993; Cavalier-Smith, 2003a, b; Cavalier-Smith, Chao, 2003). Процесс изменений взглядов молекулярных биологов на происхождение Animalia не закончился. Так, Мюллер (Müller, 1997, 1998) сообщает, что статистические расчеты имеющихся молекулярно-биологических данных не позволяют с уверенностью считать, что Metazoa тесно связаны с Choanomonada. По данным Лэнга с соавт. (Lang et al., 1999), анализ белкового состава митохондрий и митохондриальных структур генома показывает, что хоанофлагеллаты не имеют близких родственных связей ни с метазоями, ни с грибами. С.А. Карпов и Б.Ф. Жуков (2000), изучавшие тонкое строение Choanomonada и хоаноцитов Spongia, пришли к заключению, что имеющиеся данные вызывают сомнения в близости хоанофлагеллат и губок.

Подобное разнообразие результатов получено на основании строения РНК, белков и Нох генов также в отношении филогенетического положения макротаксонов низших Metazoa, например в отношении *Trichoplax adhaerens* (Placozoa). Одни исследователи пришли к выводу, что это животное произошло от каких-то Cnidaria, другие сближают его с Ctenophora, третьи производят от Spongia или объясняют его самым примитивным представителем метазоев (Lafay et al., 1992; Алешин и др., 1995; Odorico, Miller, 1997; Schierwater, Kuhn, 1998; Schierwater, Salle, 2001; Cavalier-Smith, 2003b). Разные исследователи, анализируя сложившуюся ситуацию, объясняют ее по-разному. Опираясь на работы некоторых авторов (Rothschild et al., 1986; Nanney, 1988; Nielsen et al., 1989; Albrecht-Buechler, 1990; Maprolic, 1991; Willmer, Holland, 1991; Hasegawa, Hashimoto, 1993; Rodrigo et al., 1994; Алешин и др., 1995; Philippe, Laurent, 1998; Germont, Philippe, 1999; Philippe, Germont, 2000; Wilmotte, Herdman, 2001, и др.), мы укажем три причины. Во-первых, РНК не-

информативна для выяснения филогении тех типов Metazoa, которые возникли сотни миллионов лет назад. Во-вторых, она вообще не пригодна для выяснения родственных взаимоотношений любых макротаксонов. И, наконец, в-третьих, строить верную филогению организмов, сравнивая у них строение одной какой-либо молекулы (РНК или белка – все равно), невозможно. Вот почему некоторые авторы уверены, что для правильного построения филогенетического дерева организмов следует использовать не только данные молекулярной биологии, но также данные по их морфологии (включая эмбриологию), а возможно, и по их экологии и другие сведения (Серавин, 1990).

Metazoa произошли, по разным оценкам 800–1000 млн. лет назад (Morris, 1993) или 700–1500 млн. лет назад (Федонкин, 2000). Молекулярно-филогенетические деревья для них до сих пор большей частью строятся по результатам сравнения какой-либо одной молекулы. Поэтому для выяснения родственных связей между крупными таксонами Metazoa необходимо привлекать данные по морфологии и эмбриологии их представителей. Напомним, что подобные данные свидетельствуют в пользу того, что первичные (вымершие) метазои имели жгутики и что инфузории вряд ли могли быть их предками. Неясным остается вопрос, сыграли ли какую-нибудь роль амебы в происхождении первичных многоклеточных животных.

Для того чтобы составить более четкое представление об особенностях строения простейших, являвшихся возможными предками древних Metazoa, мы рассмотрим в настоящей работе амебоидные свойства клеток, проявляющиеся в раннем эмбриогенезе беспозвоночных, особенно низших. В необходимых случаях будут привлекаться данные по некоторым этапам морфогенеза высших беспозвоночных, а также позвоночных животных.

Согласно Л.В. Белоусову (1987), ранний морфогенез Metazoa распадается на следующие последовательные этапы: оогенез, дробление, бластуляция и гастрюляция. Рассмотрим поведение клеток яйца и зародышей в интересующем нас аспекте во время этих этапов.

ООГЕНЕЗ

Определяя роль оогенеза в эмбриональном развитии животных, Б.Л. Астауров (1948, с. 73) пишет: “Формирование яйцеклетки... это не прелюдия к развитию, а само развитие, и при том едва ли не очень ответственная часть – когда закладывается самый фундамент проморфологической организации яйца, архитектурный план будущей особи...”.

О.М. Иванова-Казас (1995) вслед за Коршельтом и Гейдером (Korschelt, Heider, 1936) различает три основных типа оогенеза. При солитарном типе

ооцит получает все необходимые для роста и синтеза желтка материалы из окружающей среды без участия каких-либо вспомогательных клеточных элементов. У одних животных при этом низкомолекулярные вещества прямо поступают через поверхность оболочки путем диффузии (и, безусловно, путем их активного транспорта через поверхность мембрану), а высокомолекулярные – с помощью пиноцитоза. У ряда низших Metazoa ооциты обладают амeboидной активностью и фагоцитируют другие клетки.

По нашему мнению, совершенно прав Л.В. Белоусов (1980), предлагая выделить из солитарного как особый тип фагоцитарный оогенез. В данном случае обязательно существует прямое взаимодействие с окружающими клетками, которые при этом ооцит поглощает и затем переваривает. При истинном солитарном оогенезе прямого взаимодействия с окружающими клетками нет, а поглощаются выработанные в организме питательные вещества, которые и используют ооциты.

При нутриментном оогенезе ооцит соединен цитоплазматическими мостиками с питающими его клетками. Чаще всего это абортивные половые клетки (Айзенштадт, 1984). Он типичен для высших Annelida и для Insecta. Сейчас принято считать, что трофоциты снабжают ооцит только молекулами РНК. Однако несомненно, что у *Stenophora* половая клетка поглощает из питающих клеток, которые являются оогониями, цитоплазму вместе с органеллами (Pianka, 1974). Следовательно, в этом случае фактически имеет место модифицированный фагоцитарный оогенез.

Для фолликулярного оогенеза характерно, что соматические клетки образуют вокруг ооцита фолликулярный эпителий, который способствует поступлению в половую клетку синтезируемых в материнском организме вителлиногенов – предшественников желтка.

Как показывает анализ многочисленных литературных данных, фагоцитарный оогенез наиболее широко распространен у низших беспозвоночных, хотя встречается и у высших. Он весьма характерен для разных видов губок. Ооциты этих животных двигаются с помощью псевдоподий и с их помощью способны поглощать близлежащие клетки (Захваткин, 1949; Tuzet, 1973; Иванова-Казас, 1975, 1995; Короткова, 1981; Simpson, 1984; Малахов, 1990). У известных губок (*Calcarea*) яйцевые клетки образуются из хоаноцитов, у которых резорбируются воротнички и жгутики. Образующиеся ооциты двигаются и питаются амeboидным способом. В теле известковой губки *Leucandria nivea* амeboобразные ооциты активно поглощают хоаноциты, расположенные вблизи, в то время как у *L. gossei* они захватывают только те из них, которые округлились и стали похожими на гоноциты (Тюзе, 1968). Подобные различия в объектах пита-

ния характерны и для разных видов рода *Clathrina* (Sara, 1955). У видов родов *Sycon* и *Grantia* есть специальные питающие клетки (Иванова-Казас, 1975): примером может служить *S. raphanus*. Его ооциты входят в контакт с этими клетками, каждый со своей клеткой-кормилкой, связь осуществляется через цитоплазматический мостик. Со временем трофоцит сильно уменьшается в размерах, поскольку значительная часть его цитоплазмы переходит в ооцит, который после этого фагоцитирует остатки питающей клетки (Duboscq, Tuzet, 1937). Следовательно, здесь имеет место нечто подобное нутриментному оогенезу, точнее первый шаг к нему, в сочетании с фагоцитарным.

Ооциты кремнегубовых губок (*Demospongia*) формируются из археоцитов – амeboидно подвижных клеток мезохила (мезоглеи). Ооциты сохраняют способность к перемещению и фагоцитозу с помощью псевдоподий, т.е. имеет место типичный фагоцитарный оогенез. Однако у ряда видов, как и у *Calcarea*, наблюдается тенденция в сторону формирования других типов оогенеза. Так, в период цитоплазматического роста ооциты *Halisarca dujardini*, проявляя амeboидную активность, поглощают клетки мезохила. В период вителлогенеза вокруг каждого ооцита образуется фолликул, который каким-то образом пропускает участки клеток-кормилок, которыми и питается половая клетка (Айзенштадт, Короткова, 1976). В период первого этапа большого роста ооцит *Baikalospongia bacillifera* двигается с помощью псевдоподий, фагоцитируя с их помощью клетки мезохила. Во время второго этапа он становится неподвижен, вокруг него формируется фолликул, трофоциты просто сливаются с такой половой клеткой (Гурева, 1972).

По данным Л.В. Ивановой (1981), у *Holichondria panicea* амeboидно подвижный ооцит длительное время получает питательные вещества, растворенные в межклеточной среде мезохила (солитарный оогенез). На более поздних стадиях вителлогенеза вокруг него формируется капсула из трофоцитов (предтеча фолликулярного оогенеза). Большинство этих клеток с помощью цитоплазматических мостиков передают часть своего содержимого ооциту (нечто вроде нутриментного оогенеза), а после этого деградирующие клетки фолликула хотя бы частично поедаются половой клеткой (остатки фагоцитарного оогенеза).

Несомненно, что фагоцитарный оогенез преобладает у губок. Однако у некоторых видов наблюдаются попытки формирования и трех остальных его типов. Имеющиеся данные заставляют нас присоединиться к тем исследователям, которые считают, что эволюционно первичным является фагоцитарный оогенез.

Немногие имеющиеся данные свидетельствуют, что ооциты представителя типа Placozoa – *Tri-*

choplax adhaerens образуют псевдоподиальные выросты, с помощью которых он отрывает и фагоцитирует кусочки от рядом расположенных фибриллярных клеток (Grell, 1972; Grell, Benwitz, 1981). Таким образом, для этого примитивного животного характерен фагоцитарный оогенез.

Способность ооцитов и яиц разных видов рода *Hydra* широко двигаться амебоидно и фагоцитировать рядом лежащие клетки хорошо известна (Захваткин, 1949; Шмидт, 1953; Иванова-Казас, 1975, 1995; Степаньянц и др., 2003). В яичнике гидры есть и оогонии, и питающие клетки. Когда один из оогониев становится ооцитом, он начинает поедать и тех, и других.

Мечников в 1883 г. наблюдал, как у морского гидроида *Maiorella* “молодые амебовидные яйца из яичников поглощали и переваривали соседние половые клетки” (цит. по: Мечников, 1950, с. 248). Фагоцитарный оогенез имеет место у морских кишечнополостных рода *Tubularia* (Lowe, 1926; Lui, Berill, 1948) и *Pennaria* (Cowden, 1964).

Для бескишечных плоских червей (*Turbellaria*, *Ascoela*) также характерен фагоцитарный оогенез (Иванов, Мамкаев, 1973). Особенно подробно он изучен у *Convoluta convoluta* (Дробышева, 1980). В период вителлогенеза ооциты образуют псевдоподии, с помощью которых они активно перемещаются, поглощая другие ооциты и симбиотические зооксантеллы. Способность ооцитов к амебоидной активности установлена также у ряда круглых червей из класса *Nematoda* (Jagerskiold, 1901; Turk, 1903; Stewart, 1906; Малахов, 1986a). Движение половых клеток с помощью псевдоподий показано у брюхоногого моллюска *Lymnea stagnalis*, а у двусторчатого моллюска *Sphaerium* они, кроме того, способны к фагоцитозу. Амебоидный способ движения и питания характерен для ооцитов кольчатых червей семейства *Oweniidae* (Бубко, 1975), а также обнаружен у ряда мшанок (Briem, 1960; Иванова-Казас, 1977), брахиопод (Иванова-Казас, 1977), асцидий (Kessel, Kemp, 1962; Kalk, 1963) и иглокожих (Holtfreter, 1948).

Вероятно, здесь уместно упомянуть о двух следующих фактах. Хорошо доказано, что первичные половые клетки (гоноциты) у зародышей самых разных млекопитающих перемещаются амебоидным способом от места образования до половых органов (Witschi, 1948; Дыбан, Баранов, 1977; Карлсон, 1983). Представляет интерес и тот факт, что у ряда нематод (включая *Acrasis lumbricoides*) сперматозоиды, лишенные жгутиков, приобретают способность двигаться с помощью псевдоподий (Wright, Sommerville, 1977; Nelson, Ward, 1980; Roberts, Ward, 1982; Nelson et al., 1982).

Естественно, далеко не у всех видов высших беспозвоночных, а тем более позвоночных оогонии в норме обнаруживают явную амебоидную активность. Однако нередко она может быть выяв-

лена в экспериментальных условиях. Так, Гольдфретер (Holtfreter, 1948) сообщает, что при действии некоторых веществ можно вызвать появление псевдоподий у ооцитов позвоночных. Оплодотворенные яйца моллюска *Spisula solidissima* начинают двигаться амебоидным образом, если у них удалить плотную оболочку с помощью изотонического щелочного раствора NaCl (Rebhun, 1963). При культивировании фолликулов человека *in vitro* находящиеся в них ооциты проявляют выраженную фагоцитарную активность, начиная поедать клетки этого фолликула (Zamboni et al., 1972; Айзенштадт, 1977). В условиях эксперимента яйца кролика поедают лейкоцитов (Soupart, 1970).

Гольдфретер (Holtfreter, 1948) в своей статье “Значение клеточной оболочки в эмбриональном процессе” подчеркивает, что у целого ряда животных ооциты и яйцеклетки, которые природой или экспериментально лишены прочной оболочки, могут проявлять амебоидную подвижность и способны к фагоцитозу. Постепенное подавление подвижной активности у половых клеток в процессе эволюции подметил еще в позапрошлом веке Геккель, который в своей книге (Haeckel, 1878) на рис. 3 продемонстрировал данный процесс. На этом рисунке видно, что подвижный ооцит губки внешне очень похож на амебу с несколькими псевдоподиями. У рака и кошки половые клетки способны образовывать по одной длинной псевдоподии, а у форели, курицы и человека ооциты способны лишь незначительно изменять свою форму.

Все приведенные в этом разделе данные показывают, что амебоидность женских половых клеток *Metazoa* есть их первичное, генетически закрепленное свойство, которое, можно думать, они унаследовали от далеких предковых протистов. Поэтому прав был И.И. Ежилов (1939, с. 261), когда писал следующее: “Наиболее примитивной яйцеклеткой надо считать такую, которая лишена оболочек, обладает амебоидным движением, самостоятельно питается и свободно живет в той же среде, что и материнский организм...”. Впрочем, последние слова относятся скорее уже к древнему протозойному предку, чем к половым клеткам современных *Metazoa*.

ДРОБЛЕНИЕ

У беспозвоночных различают следующие основные типы дробления яиц: неустановившееся, радиальное и спиральное (Иванов П.П., 1949; Шмидт, 1951; Иванова-Казас, 1975). Со времен Геккеля (1909) было принято считать наиболее примитивным, т.е. первичным и исходным для других форм дробления, радиальный тип. Т.А. Шмидт (1951) отводит это место спиральному. Однако, вероятно, более правильной является точка зрения Л.Н. Жинкина (1951), который, опираясь на факты главным образом по развитию кишечнополостных, сделал

вывод, что эволюционно первичным является анархическое дробление, а все остальные типы легко выводятся из него. С ним согласны О.М. Иванова-Казас (1959, 1995), а также Е.В. Преснов и В.В. Исаева (1985).

Под неустановившимся типом дробления мы будем понимать две его формы: анархическое и частично неустановившееся. При анархическом blastomeres не образуют четкого геометрического тела, они лежат как попало, некоторые даже не имеют контакта с другими. В ряде случаев оно начинается как упорядоченное, но вскоре blastomeres распадаются и лежат или двигаются отдельно друг от друга. Под частично неустановившимся следует понимать такое дробление, когда blastomeres находятся в контакте друг с другом, но в промежутках между делениями смещаются и даже могут ползать друг по другу (хотя бы при первых дроблениях). Сказывается остаточная способность к амебоидной активности.

Классический образец анархического дробления описан И.И. Мечниковым (1950) у гидромедузы *Oceania armata*. После первого деления яйца образуется два очень слабо связанных друг с другом blastomeres. В результате дальнейшего дробления образуется кучка беспорядочно лежащих blastomeres, к тому же не всегда одинакового размера. Позднее путем незначительных перемещений по субстрату blastomeres формируют единое тело, а позднее образуют шарообразную бластулу. О наличии в той или иной форме анархического дробления у разных гидроидов сообщают многие авторы (Тихомиров, 1887; Zoja, 1895; Корсакова, 1949; Иванова-Казас, 1975, 1995).

Довольно часто наблюдается анархическое дробление у разных плоских червей. Так, К.К. Богута (1972) показал, что у бескишечной турбеллярии *Anaperus biaculeatus* спиральное расположение blastomeres достигается не за счет изменения наклона осей дробления клеток, а благодаря активному перемещению микромеров вскоре после их образования. Значительную амебоидную подвижность blastomeres у разных представителей Асоела и Polyclada отмечает Ю.С. Миничев (1982).

У плоских червей характер дробления сильно зависит от количества желтка в яйце (Шмидт, 1953; Иванов, Мамкаев, 1973; Иванова-Казас, 1975, 1995). Так, у представителей отряда Neorhabdocoela при дроблении яйцеклетки образуются два микромера и кучка микромеров, расположенных беспорядочно. Они все связаны слабо и вскоре расползаются по желточной массе. Лишь позднее они вновь сползаются, приходят в контакт друг с другом, и далее развитие протекает у хорошо интегрированного зародыша. У Triclada возникшие blastomeres теряют связь друг с другом, хотя иногда образуют цепочки. Позднее они объединяются и формируют бластулообразный шар. Дробление

яиц у паразитических турбеллярий отряда Temnocephala неравномерное и беспорядочное, а в конечном итоге blastomeres сливаются в плазмодиальную морулу. Считается, что в отличие от Spongia и Cnidaria анархическое дробление у Turbellaria возникло вторично. Может быть, это и верно. Однако для нас важно, что при этом выявляется способность blastomeres временно терять контакт друг с другом, перемещаться амебоидным образом, а затем объединяться в единый зародыш.

Амебообразные изменения формы blastomeres и их перемещения четко проявляются на первых этапах дробления яиц у низших свободноживущих круглых червей – нематод (Nematoda), что было подробно изучено В.В. Малаховым с соавт. (Малахов, Черданцев, 1975; Малахов, Акимушкина, 1976; Малахов, 1981, 1986а, б). В оплодотворенном яйце *Hypodontolaimus inaequalis* (отряд Chromodorida) после выделения полярных телец в течение 2 ч происходит сильное движение цитоплазмы; возникает “танец ядер” (женского и мужского пронуклеусов). В этот период форма яйца непрерывно изменяется (несмотря на имеющуюся оболочку), так что можно говорить об “амебоидной активности яйца” (Малахов, 1981). Слияние пронуклеусов приводит к округлению яйцеклетки. Через некоторое время после первого деления оба образовавшихся blastomeres “приобретают амебообразный вид, на их поверхности возникают и исчезают псевдоподии...” (там же, с. 487). Внутри клеток в это время наблюдаются мощные токи цитоплазмы. Перед вторым делением blastomeres опять округляются, но после его окончания вновь теряют округлую форму. “Blastomeres становятся вновь похожими на амёб, быстро меняют свою форму, перемещаются внутри оболочки... На этой стадии взаимное расположение blastomeres непрерывно меняется и зачастую уже нельзя распознать исходные конфигурации после второго деления дробления” (там же, с. 487). Позднее амебоидная активность постепенно затухает, и blastomeres располагаются в определенном порядке. Их митотическая деятельность прерывается на 14–16 ч. За это время blastomeres тесно сближаются друг с другом; зародыш становится компактным. “После диапаузы происходит резкая перестройка механизмов развития. Когда деления дробления возобновляются, blastomeres уже не проявляют цитоплазматической активности. Положение blastomeres всецело определяется ориентацией веретена” (там же, с. 487). И у других видов отряда Chromodorida, а также у представителей самого примитивного отряда нематод Enolpida клетки малоклеточных зародышей обладают такой же способностью к амебоидной активности (Малахов, Черданцев, 1975; Малахов, Акимушкина, 1976; Малахов, 1981).

У нематод отряда Desmodorida наблюдается несколько иная картина. Установлено (Малахов,

1981), что у оплодотворенных яиц *Desmodora serpentina* и *Spirina parasitiphra* возникают “танец пронуклеусов” и бурная активность цитоплазмы, иногда приводящая к изменению формы половой клетки. Однако у бластомеров такой активности уже нет, хотя они еще способны несколько смещаться относительно друг друга. Для бластомеров представителей эволюционно более продвинутых отрядов Dorylamida, Monochida и Mermitida с самого начала дробления характерно билатеральное расположение клеток зародышей. У них нет следов амебоидной активности.

Именно самые высокоорганизованные паразитические нематоды, в особенности аскариды (*Ascaris* spp.), были первыми объектами исследования эмбрионального развития среди нематод, поэтому стало банальной истиной, что для круглых червей характерна жесткая детерминация всех этапов морфогенеза (Иванов П.П., 1949; Шмидт, 1951). Однако более поздние работы позволили установить, что такой эмбриогенез является результатом эволюционных изменений в рассматриваемой группе беспозвоночных.

Способность к формированию псевдоподий проявляется в своеобразной форме у брюхоногих моллюсков родов *Dentalium* и *Ilyanassa*: на первых стадиях дробления яйца у них образуется по одному лопастевидному выросту, который принято называть полярной лопастью. После очередного деления она втягивается обратно. Подобные же лопасти формируются у бластомеров дробящихся яйцеклеток аннелид родов *Chaetopterus* и *Myzostoma* (Гексли, Бер, 1936).

Анархическое дробление с временным распадением зародыша на отдельные бластомеры обнаружено у олигохет семейства Naididae (Светлов, 1926, 1978) и у представителей рода *Chaetogaster* (Шмидт, 1953). Существование выраженной амебоидной подвижности бластомеров у ряда полихет отмечает Ю.С. Миничев (1982). Белл (Bell, 1963a, b) установил, что в процессе дробления клетки зародыша асцидии *Ciona intestinalis* могут менять свою форму, временами образуя псевдоподиоподобные выросты.

Проявление анархического дробления и выраженной амебоидной активности зависит от прочности связей между бластомерами и от толщины и прочности наружной яйцевой оболочки (Holtfreter, 1948; Иверт, 1968; Исаева, Преснов, 1990). Последние авторы, обобщая имеющиеся экспериментальные данные, пишут, что в ряде случаев после удаления поверхностной оболочки дробящегося яйца возникающие бластомеры образуют рыхлую россыпь, а не представляют четко оформленный зародыш, каким он выглядит с интактной оболочкой. Действительно, дробление яйцеклетки у пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis*, в норме спиральное, становится анархическим, если удалить

ее оболочку (Bertscheider, Raven, 1951). Исследованиями ряда авторов (Wolpert, Mercer, 1963; Kadokawa et al., 1986; Исаева, Преснов, 1990; Исаева и др., 2004) экспериментально установлено, что после удаления оболочки у яиц морских звезд и морских ежей возникает анархическое дробление вместо свойственного этим организмам радиального.

Имеющиеся данные показывают, что в бластомерах с самого начала имеются гены, необходимые для организации амебоидной подвижности клеток. Однако эта способность может подавляться благодаря интеграционным влияниям зародыша и яйцевой оболочки.

БЛАСТУЛЯЦИЯ

“Данный процесс, – пишет Л.В. Белоусов (1987, с. 130), – состоит в формировании первичной полости зародыша (бластоцеля) в результате расхождения внутренних концов бластомеров”. Он особо подчеркивает, что “... бластуляция обладает по сравнению с дроблением качественной новизной: структурной устойчивостью целого” (с. 131). Он также отмечает, что нормальная бластула может возникнуть из скопления диссоциированных (естественным или искусственным путем) бластомеров.

Несмотря на то что интеграция клеток, образующих бластулу, достаточно высока, при делении они могут пульсировать, слегка изменяя форму (Белоусов, 1987). И.И. Мечников (1950) также отмечает, что бластомеры способны несколько изменять свою форму.

По данным С.И. Метальникова (1927), клетки бластулы морских ежей обладают способностью к фагоцитозу. Согласно Гольтфретеру (Holtfreter, 1943), клетки бластулы амфибий образуют тонкие нитевидные псевдоподии, направленные внутрь ее полости. Он также сообщает, что амебоидную активность бластомеров тритона можно индуцировать, поместив бластулу в сыворотку крови лягушки.

Приведенные факты, по нашему мнению, свидетельствуют о том, что подавленная интеграционными влияниями, т.е. скрытая, амебоидность клеток бластулы при некоторых условиях проявляется в более выраженной форме.

Однако самая главная особенность данного этапа эмбриогенеза – то, что у этой личинки появляются жгутики, позволяющие ей плавать. Иными словами, происходит трансформация бластомеров, которые в той или иной мере обладают амебоидностью, в жгутиковые клетки. Это, несомненно, свидетельствует о том, что клетки раннего зародыша имеют необходимые гены для формирования ундулиподий.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Как известно (Мечников, 1950; Шмидт, 1951, 1953; Иванова-Казас, 1975, 1995), в процессе гастрюляции путем иммиграции, деламинации, инвагинации или эпиболлии часть клеток бластулы оказывается внутри полости личинки. Таким образом возникает двуслойный зародыш. Мультиполярную и однополярную иммиграцию клеток принято считать наиболее примитивным способом гастрюляции. Такой точке зрения соответствует тот факт, что они часто встречаются у низших беспозвоночных – Spongia и Cnidaria.

Имигрирующие клетки редуцируют свои жгутики и начинают активно выходить из стенки бластулы в ее полость, образуя псевдоподии. Таким образом, происходит обратная трансформация жгутиковых клеток в амебоидные.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для полноты обсуждения нам следует рассмотреть некоторые дополнительные данные. Прежде всего приведем факты, касающиеся роли амебоидного движения клеток на поздних стадиях морфогенеза высших животных. В своей книге “Регуляция формообразования в индивидуальном развитии” И.М. Шмальгаузен (1964) пишет по этому поводу следующее: “Передвижения клеточных масс отчасти объясняются различиями в скорости клеточных делений и, следовательно, неравномерным ростом. Однако в еще большей мере такие движения происходят за счет изменения формы клеток... Наконец, более обособленные клетки могут активно перемещаться за счет сокращения плазматических отростков...” (с. 59–60). Сходные данные и обобщения можно найти в книге Иверта (1968).

Как известно, у многих представителей Metazoa амебоидность проявляют некоторые типы клеток взрослого организма. Так, хоаноциты Spongia фагоцитируют пищевые объекты с помощью псевдоподий, а в мезохиле у них имеются археоциты, перемещающиеся амебоидным образом (Simpson, 1984). Клетки гастродермы у Cnidaria также захватывают пищевые частицы благодаря псевдоподиям (Беклемишев, 1952). Наконец, давно уже известно, что у всех метазоев в жидкой внутренней среде имеются амебоидные клетки – амебоциты или лейкоциты (Заварзин, 1945).

У искусственно диссоциированной до смеси клеток губки вскоре возникает процесс агрегации организма. Клетки начинают сползаться, так что вскоре образуется их плотный агрегат. Постепенно пинакоциты, хоаноциты, коленциты, склебласти и археоциты, переползая друг по другу, занимают положенные им места. Таким образом осуществляется полная самосборка организма (Simpson, 1984; Короткова, 1997).

Подобное же наблюдается и у диссоциированного *Trichoplax adhaerens* (Ruthmann, Terwelp, 1979). При некоторых экспериментальных условиях агрегация клеток предварительно диспергированного трихоплакса приводит к полному восстановлению этого животного.

Т.П. Евгеньева (1976), опираясь на собственные и литературные данные, пишет, что у разных видов Cnidaria диссоциированные клетки “... способны вновь объединяться, и в результате постепенной их перегруппировки возникает новый организм, план строения которого соответствует плану строения исходного организма” (с. 53–54). Исследовательница отмечает, что клетки при этом выпускают многочисленные отростки (псевдоподии), с помощью которых осуществляются и перемещения, и первичное ассоциирование клеток.

Как можно видеть, во всех рассмотренных случаях происходит самосборка клеток подобная той, какая наблюдается при беспорядочном анархическом дроблении.

Способность к самосборке сохраняют основные ткани животных, включая позвоночных. Это установил еще Ру (Roux, 1894), который показал, что гомологичные клетки, изолированные из тканей лягушки *Pelobates fuscus* и тритона *Triturus alpestris*, помещенные в подходящую для их культивирования среду, уже на расстоянии чувствуют друг друга и сползаются амебоидным способом в единый многоклеточный агрегат. Такое взаимное привлечение клеток, приводящее к их агрегированию, исследователь назвал цитотропизмом. Более поздние авторы стали употреблять термины цитотаксис и гомотаксис (Brock, 1966). У клеток, выделенных в культуру из тканей многих Metazoa, при соприкосновении друг с другом возникает так называемое контактное торможение (Holtfreter, 1948; Тринкаус, 1972), т.е. их индивидуальное движение прекращается. В дифференцированных тканях благодаря такому торможению амебоидная активность клеток подавляется, хотя возможность его осуществления сохраняется в генотипе, что и выявляется при диссоциации этих тканей.

Иными словами, способность к формированию псевдоподий и амебоидной подвижности незримо присутствует, очевидно, у большинства клеток Metazoa, практически на всех стадиях развития, т.е. они, по-видимому, сохранили в генотипе эти свойства от предковых форм протистов.

Однако, как уже было сказано выше, в настоящее время считается общепризнанным, что предковые формы Metazoa обладали жгутиками. Они есть у сперматозоидов и клеток плавающих бластул. У низших Metazoa (Spongia, Placozoa, Cnidaria) многие клетки имеют жгутики. А наличие ресничек вообще присуще клеткам различных типов тканей высокоорганизованных животных. Более того, хорошо известно, что у нересничных сомати-

ческих клеток позвоночных в процессе эмбрионального развития многих тканей *in vivo*, а также в лабораторных культурах часто формируются неподвижные, так называемые “первичные”, “рудиментарные” или “абортивные” реснички, не имеющие какой-либо функциональной нагрузки (Sorokin, 1962; Fussell, Roberts, 1979; Meier-Vismara et al., 1979; Albrecht-Buechler, Bushnell, 1980; Ghardiner, Rieger, 1980; Peterson, Berns, 1980; Tucker et al., 1983; Jensen et al., 1987, и др.). Было установлено, что с наибольшей частотой они встречаются у клеток в стареющих культурах (Peterson, Berns, 1980), т.е. там, где значительно возрастает вероятность нарушений регуляции и контроля различных аспектов физиологической активности клеток. Наконец, они могут появляться у клеток вследствие обработки их некоторыми химическими агентами (Peterson, Berns, 1980). Иными словами, формирование “первичных” ресничек есть не что иное, как результат спонтанного проявления исходной морфогенетической потенции центриоли, первоначальной функцией которой у предковых протистов было формирование аксономы жгутика (см.: Pickett-Heaps, 1971; Hartman, 1975; Heath, 1980; Peterson, Berns, 1980; Brinkley, 1985, и др.).

Все имеющиеся данные приводят нас к выводу, что в ряду протозойных предков Metazoa должны были быть такие формы, которые, с одной стороны, вели бы себя как полноценные амёбы, а с другой – как жгутиконосцы, т.е. могли бы легко трансформироваться из одной протозойной формы в другую и обратно. Сразу отметим, что среди современных протистов такими свойствами обладают амёбофлагеллаты или гетеролобозные амёбы (класс Heterolobosea), наиболее хорошо известным представителем которых является род *Naegleria* (Page, 1988; Clark, 1990).

Учитывая те факты, что у целого ряда Metazoa (в особенности низших) наблюдается анархическое дробление, амёбоидная подвижность бластомеров зародыша, способность клеток диссоциированных тканей и даже целых организмов (Spongia, Placozoa, Cnidaria) к полной самосборке исходной организации на основе цитотаксиса, следует полагать, что метазои приобрели свою многоклеточность не от каких-то колониальных протистов, а от тех форм, которые были способны вследствие так называемого контактного агрегативного поведения (Серавин, Гудков, 2003) формировать единую многоклеточную особь. Среди современных протистов такой способностью обладают некоторые инфузории, жгутиконосцы, амёбы, а также амёбофлагеллаты. Контактное агрегирование во многих случаях приводит к формированию временных многоклеточных “организмов”, в состав которых входят десятки или даже сотни особей, причем в агрегации могут принимать участие одновременно как амёбоидные, так и жгутиковые формы одного вида (Ширкина, 1987; Simpson et al.,

1997; Мыльников, 2000; Серавин, Гудков, 2003). У клеточных слизевиков (*Dictyostelea*) и акразиевых (*Acrasea*), которые среди современных протистов формируют наиболее высокоинтегрированные многоклеточные агрегаты (псевдоплазмодии), последние являются обязательной стадией их жизненного цикла. Однако у других протистов такие агрегаты оказываются временным образованием и рано или поздно вновь распадаются на отдельные, независимые особи. По-видимому, такого рода способностями, довольно широко распространенными среди современных протистов, обладали и гипотетические амёбофлагеллатные предки Metazoa.

Таких гипотетических предковых протистов следовало бы объединить в условный таксон под названием Metazoa. Однако это название уже давно занято в зоологии. Поэтому мы назовем его Prometazoa.

Специалист по фауне Metazoa эдиакарского периода (венда) М.А. Федонкин (2000) пишет: “Степень дифференциации животного мира (от губок до членистоногих, плюс несколько групп неясного систематического положения) показывает, что корни беспозвоночных уходят в историю протерозоя” (с. 4). В другой работе этот автор специально подчеркивает, что среди докембрийских Metazoa чрезвычайно много форм, которые не находят себе места в системе современных многоклеточных животных. Поэтому он приходит к следующему важному заключению: “...плодотворным оказался взгляд на вендскую фауну не как на предков фанерозойской фауны, а как на потомков пока неведомых более древних довендских метазоа” (Федонкин, 1987, с. 62). Тем более справедливо предполагать, что протисты, относящиеся к прометазоям, от которых произошли первичные Metazoa, давно вымерли. Однако мы с достаточно большой долей уверенности можем считать, что они были амёбофлагеллатами, способными к контактному агрегативному поведению. Присущую им двойственную природу, закрепленную в генотипе, они передали клеткам своих многоклеточных потомков, и она, как было показано нами в настоящей работе, проявляется даже у ряда клеток современных высших животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айзенштадт Т.Б., 1977. Рост ооцитов и вителлогенез // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука. С. 5–50.
- Айзенштадт Т.Б., 1984. Цитология оогенеза. М.: Наука. 247 с.
- Айзенштадт Т.Б., Короткова Г.П., 1976. Исследование оогенеза у морской губки *Halisarca dujardini*. II. Фагоцитарная активность ооцитов в вителлогенезе // Цитология. Т. 18. № 7. С. 818–823.

- Алëшин В.В., Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милотина И.А., Петров Н.Б., 1995. Сравнение генов 18S рибосомной РНК в филогении беспозвоночных // Молекуляр. биология. Т. 29. № 6. С. 1408–1426.
- Астауров Б.Л., 1948. Значение опытов по мерогонии и андрогенезу для теории развития и наследственности // Успехи соврем. биологии. Т. 25. № 1. С. 49–88.
- Беклемишев В.Н., 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 698 с.
- Белоусов Л.В., 1980. Введение в общую эмбриологию. М.: Изд-во МГУ. 211 с.
- Белоусов Л.В., 1987. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ. 238 с.
- Богута К.К., 1972. Ранний онтогенез *Anaperus bicauleatus* (Turbellaria, Acoela) // Зоол. журн. Т. 51. С. 332–340.
- Бубко О.В., 1975. Строение и систематическое положение овениид (Polychaeta, Oweniidae). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 23 с.
- Геккель Э., 1909. Естественная история миротворения. Общая теория происхождения видов. СПб.: Научная мысль. 384 с.
- Гексли Дж., Бер Г., де, 1936. Основы экспериментальной эмбриологии. М.; Л.: Медгиз. 468 с.
- Гуреева М.А., 1972. “Сориты” и оогенез у эндемичных губок Байкала // Цитология. Т. 24. № 1. С. 32–44.
- Дробышева И.М., 1980. Морфодинамика половой системы и паренхимы у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*. Л.: ЗИН АН СССР. 20 с.
- Дыбан А.П., Баранов В.С., 1977. Оогенез млекопитающих // Современные проблемы оогенеза. М.: Наука. С. 200–239.
- Евгеньева Т.П., 1976. Межклеточные взаимодействия и их роль в эволюции. М.: Наука. 221 с.
- Ежиков И.И., 1939. О типах развития многоклеточных из яйца // Сборник памяти А.Н. Северцова. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 261–280.
- Жинкин Л.Н., 1951. Особенности дробления яйцеклеток у низших беспозвоночных // Природа. № 2. С. 70–73.
- Заварзин А.А., 1945. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.: Медгиз. 291 с.
- Захваткин А.А., 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Сов. наука. 395 с.
- Зенгбуш П., 1982. Молекулярная и клеточная биология. М.: Мир. 344 с.
- Иванов А.В., 1968. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука. 287 с.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В., 1973. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Л.: Наука. 221 с.
- Иванов П.П., 1949. Особенности развития зародыша амфибий в кровяной плазме лягушки // Учен. зап. ЛГУ. № 113. Сер. Биол. наук. Вып. 20. С. 18–53.
- Иванова Л.В., 1981. Жизненный цикл баренцево-морской губки *Halichondria panicea* (Pallas) // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 59–73.
- Иванова-Казас О.М., 1959. К вопросу о происхождении и эволюции спирального дробления // Вестник ЛГУ. № 9. С. 56–67.
- Иванова-Казас О.М., 1975. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосибирск: Наука. 372 с.
- Иванова-Казас О.М., 1977. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука. 312 с.
- Иванова-Казас О.М., 1995. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука. 565 с.
- Иверт Дж., 1968. Взаимодействующие системы в развитии. М.: Мир. 194 с.
- Исаева В.В., Преснов Е.В., 1990. Топологическое строение морфогенетических полей. М.: Наука. 256 с.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю., 2004. Фракталы и хаос в биологическом метаморфозе. Владивосток: Дальнаука. 162 с.
- Карлсон Б., 1983. Основы эмбриологии по Пэттену. Т. 1. М.: Мир. 357 с.
- Карпов С.А., Жуков Б.Ф., 2000. Тип Choanomonada Kent, 1880 – воротничковые жгутиконосцы, или хоанофлагеллаты // Протисты. Т. 1. (Руководство по зоологии). СПб.: Наука. С. 321–336.
- Короткова Г.П., 1981. Половой эмбриогенез губок и закон мерности его эволюции // Морфогенезы у губок. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. С. 108–136.
- Короткова Г.П., 1997. Регенерация животных. СПб.: Изд-во СПбГУ. 479 с.
- Корсакова Г., 1949. Ранние стадии дробления у *Tiaropsis* // Докл. АН СССР. Т. 115. № 3. С. 413–415.
- Малахов В.В., 1981. Эмбриональное развитие свободноживущих морских нематод из отрядов Chromodorida и Desmodorida // Зоол. журн. Т. 60. № 4. С. 485–495.
- Малахов В.В., 1986а. Новые данные по эмбриональному развитию свободноживущей морской нематоды *Enoplus demandi* (Enoplida, Enoplidae) // Зоол. журн. Т. 65. С. 172–182.
- Малахов В.В., 1986б. Нематоды. М.: Наука. 215 с.
- Малахов В.В., 1990. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та. 144 с.
- Малахов В.В., Акимушкина М.Н., 1979. Эмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Enoplus brevis* // Зоол. журн. Т. 55. № 12. С. 1788–1799.
- Малахов В.В., Черданцев В.Г., 1975. Эмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* // Зоол. журн. Т. 54. № 2. С. 165–174.
- Марголис Л.Б., 1991. Почему мы не понимаем живую клетку, или мифы молекулярной биологии // Природа. № 3. С. 97–100.
- Метальников С.И., 1927. Иммуитет как защитная реакция у беспозвоночных // Изв. научн. ин-та им. П. Пескафта. Т. 13. № 1. С. 137–138.
- Мечников И.И., 1950. Эмбриологические исследования над медузами // Избранные биологические произведения. М.: Изд-во АН СССР. С. 271–472.

- Миничев Ю.С., 1982. О механизмах морфогенезов низших беспозвоночных // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука. С. 163–172.
- Мыльников А.П., 2000. Класс Cercomonadea Mylnikov, 1986 – Церкомонады // Протисты. Т. 1. (Руководство по зоологии). СПб.: Наука. С. 411–417.
- Преснов Е.В., Исаева В.В., 1985. Перестройки топологии при морфогенезе. М.: Наука. 191 с.
- Светлов П.Г., 1926. Эмбриональное развитие в сем. Naididae // Изв. Биол. НИИ Пермск. ун-та. Т. 4. С. 359–372.
- Светлов П.Г., 1978. Физиология (механика) развития. Т. 1. Л.: Наука. 280 с.
- Серавин Л.Н., 1990. Взаимоотношение традиционной и молекулярно-биологической систематики эукариот // Карпов С.А. Система протистов (2-е изд.). С.-Петербург; Омск: Изд-во ОмГПУ. С. 10–18.
- Серавин Л.Н., 1996. Паразитарная (эндосибиотическая) гипотеза происхождения инфузорий // Зоол. журн. Т. 75. № 5. С. 643–652.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В., 2003. Образование сложно устроенных организмов в результате контактного агрегативного поведения протистов // Зоол. журн. Т. 82. № 10. С. 1155–1167.
- Степаньянц С.Д., Кузнецова В.Г., Анохин Б.А., 2003. Гидра: от Абраама Трамбле до наших дней. М.; СПб.: Зоол. ин-т РАН. 101 с.
- Тихомиров А.А., 1887. К истории развития гидридов // Изв. О-ва любит. естествозн., антроп., этногр. Т. 50. № 2. Прилож. 1. С. 1–69.
- Тринкаус Дж., 1972. От клетки к органам. М.: Мир. 285 с.
- Тюзе О., 1968. Происхождение половых клеток и гаметогенез у губок // Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых беспозвоночных. Л.: Медицина. С. 75–100.
- Федонкин М.А., 1987. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа. М.: Наука. 176 с.
- Федонкин М.А., 2000. Холодная зоря животной жизни // Природа. № 2. С. 3–11.
- Ширкина Н.И., 1987. Морфология и жизненный цикл *Thaumatotona lauterborni* De Saedeleer (Mastigophora Diesing) // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука. С. 87–107.
- Шмальгаузен И.М., 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука. 136 с.
- Шмидт Т.А., 1951. Эмбриология животных. Часть I. Общая эмбриология. М.: Сов. наука. 354 с.
- Шмидт Т.А., 1953. Эмбриология животных. Часть II. Частная эмбриология. М.: Сов. наука. 404 с.
- Albrecht-Buechler G., 1990. In defense of “nonmolecular” cell biology // Int. Rev. Cytol. V. 120. P. 191–241.
- Albrecht-Buechler G., Bushnell A., 1980. The ultrastructure of primary cilia in quiescent 3T3 cells // Exp. Cell Res. V. 126. P. 427–437.
- Bell L.G.E., 1963a. Some observations concerning cell movement and cell cleavage // Int. Soc. Cell Biol. V. 2. P. 215–228.
- Bell L.G.E., 1963b. How locomotion and division are linked in living cells // New Scientist. V. 18. P. 103–105.
- Bertscheider L.H., Raven C.P., 1951. Structural and trophochemical changes in the egg cells of *Limnaea stagnalis* L. during oogenesis // Arch. neerl. Zool. V. 10. P. 1–31.
- Brien P., 1960. Classe des Bryozoa // Traité de Zoologie. T. 5. Paris. P. 1053–1335.
- Brinkley B.R., 1985. Microtubule organizing centers // Ann. Rev. Cell Biol. V. 1. P. 145–172.
- Brock T.D., 1966. Principles of microbial ecology. N. Y.: Englewood Cliffs. 302 p.
- Cavalier-Smith T., 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla // Microbiol. Rev. V. 57. P. 953–994.
- Cavalier-Smith T., 1996/1997. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new subkingdoms Eozoa and Neozoa // Arch. Protistenk. V. 147. P. 237–258.
- Cavalier-Smith T., 1998. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. V. 73. P. 203–266.
- Cavalier-Smith T., 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 52. P. 297–354.
- Cavalier-Smith T., 2003a. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa // Europ. J. Protistol. V. 39. P. 338–348.
- Cavalier-Smith T., 2003b. The excavate protozoan phyla Metamonada Grasse emend (Anaeromonadea, Parabasalia, Carpediemonas, Eopharyngia) and Loukoza emend (Jakobea, Malawimonas): their evolutionary affinities and new higher taxa // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 53. P. 1741–1758.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E.-Y., 2003. Phylogeny of Chozozoa, Apusozoa, and other Protozoa and early eukaryote megaevolution // J. Mol. Biol. V. 56. P. 540–563.
- Clark C.G., 1990. Genome structure and evolution of *Naegleria* and its relatives // J. Protozool. V. 37. P. 2S–6S.
- Corliss J.O., 1999. Megasystematics and phylogenetics of the protists revisited: grades, clades, one or several kingdoms // J. Eukar. Microbiol. V. 46. P. 5A.
- Cowden R.R., 1964. A cytological study of gonophore and oocyte development in *Pennaria tiarella* // Acta Embryol. Morph. Exp. V. 7. P. 167–180.
- Duboscq O., Tuzet O., 1937. L’ovogenèse, la fécondation et les premiers états du développement des éponges calcaires // Arch. Zool. Exp. Gen. T. 79. P. 157–316.
- Fussell E.N., Roberts J.A., 1979. Ciliated smooth cells in the monkey ureter // Vet. Pathol. V. 16. P. 619–622.
- Germont A., Philippe H., 1999. Critical analysis of eukaryotic phylogeny: a case study based on the HSP70 family // J. Eukar. Microbiol. V. 46. P. 116–124.
- Ghardiner S.L., Rieger R.M., 1980. Rudimentary cilia in muscle cells of annelids and echinoderms // Cell Tiss. Rev. V. 213. P. 247–252.
- Grell K.G., 1972. Eibildung und Furchung von *Trichoplax adhaerens* F.E. Schulze (Placozoa) // Zeitschr. Morph. Tirere. B. 73. S. 297–314.
- Grell K.G., Benwitz G., 1981. Ergänzende Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Trichoplax adhaerens* F.E. Schulze (Placozoa) // Zoomorphology. V. 98. P. 47–67.
- Hadzi J., 1944. Turbelarijska teorija Knidarijev // Razpr. Mat.-Prir. Acad. Ljubljana. V. 3. P. 1–239.
- Hadzi J., 1963. The evolution of the Metazoa. Oxford: Acad. Press. 499 p.

- Haeckel E.*, 1874. Die Gastrea – Theorie die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter // *Jen. Z. Naturw.* B. 8. S. 1–55.
- Haeckel E.*, 1878. Das Protistenreich. Leipzig: Gunter. 104 S.
- Hartman H.*, 1975. The centriole and the cell // *J. Theor. Biol.* V. 51. P. 501–509.
- Hasegawa M., Hashimoto T.*, 1993. Ribosomal RNA trees misleading? // *Nature*. V. 361. P. 23.
- Heath I.B.*, 1980. Variant mitoses in lower eukaryotes: indicators of the evolution of mitosis? // *Int. Rev. Cytol.* V. 64. P. 1–80.
- Holtfreter J.*, 1943. Properties and function of the surface coat in amphibian embryos // *J. Exp. Zool.* V. 93. P. 251–323.
- Holtfreter J.*, 1948. Significance of the cell membrane in embryonic processes // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* V. 49. P. 709–760.
- Jagerskiold L.A.*, 1901. Weitere Beitrage zur Kenntniss der Nematoden // *Kgl. Sven. Vetenskapsakad. Handl.* B. 35. S. 1–91.
- Jhering H.*, 1877. Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig, 290 p.
- Jensen C.G., Davison S.S., Rieder C.L.*, 1987. Primary cilia cycle in PtK₁ cells: effects of colcemid and taxol on cilia formation and resorption // *Cell Motil. Cytoskel.* V. 7. P. 187–198.
- Kadakawa Y., Dan-Sohkawa M., Eguchi G.*, 1986. Studies on the mechanism of blastula formation in starfish embryos denuded of fertilization membrane // *Cell Different.* V. 19. P. 79–88.
- Kalk M.*, 1963. Cytoplasmic transmission of a vanadium compound in a tunicate oocyte, visible with electron microscopy // *Acta Embr. et Morphol. Exper.* V. 6. P. 289–303.
- Kessel R.G., Kemp N.E.*, 1962. An electron microscopy study on the oocyte, test cells and follicular envelope of the tunicate, *Mogula manhattensis* // *J. Ultrastruct. Res.* V. 6. P. 57–76.
- Klima J.*, 1967. Cytologie. Stuttgart. 407 p.
- Korschelt E., Heider K.*, 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Jena. 1314 p.
- Lafay B., Boury-Esnault N., Vacelet J., Christen R.*, 1992. An analysis of partial 28S ribosomal RNA sequences suggests early radiations of sponges // *Biosystems*. V. 28. P. 139–151.
- Lang B.F., Gray M.W., O'Kelly C.J., Burger G.*, 1999. A comparative genomic approach to the evolution of mitochondria // *J. Eukaryot. Microbiol.* V. 46. № 1. P. 1A.
- Lowe E.*, 1926. The embryology of *Tubularia larnix* (Allm.) // *Quart. J. Microsc. Sci.* V. 70. P. 599–627.
- Lui C.K., Berrill N.J.*, 1948. Gonophore formation and germ cell origin in *Tubularia* // *J. Morph.* V. 83. P. 39–55.
- Meier-Vismara E., Walker N., Vogel A.*, 1979. Single cilia in the articular cartilage of the cat // *J. Cell Biol.* V. 47. P. 161–171.
- Morris S.C.*, 1993. The fossile record and the early evolution of the Metazoa // *Nature*. V. 361. P. 219–225.
- Müller W.E.G.*, 1997. Origin of metazoan adhesion molecules and adhesion receptors as deduced from cDNA analyses in the marine sponge *Geodia cydonium*: a review // *Cell Tiss. Res.* V. 289. P. 383–395.
- Müller W.E.G.*, 1998. Origin of Metazoa: sponges as living fossils // *Naturwissen.* V. 85. P. 11–25.
- Nanney D.L.*, 1988. Reconstructing ancient evolutionary events from molecular sequences // *Boll. Zool.* V. 55. Suppl. P. 5.
- Nelson G.A., Ward S.*, 1980. Ameboid motility and actin in *Ascaris lumbricoides* sperm // *Exp. Cell Res.* V. 131. P. 149–160.
- Nelson G.A., Roberts T.M., Ward S.*, 1982. *Caenorhabditis elegans* spermatozoon locomotion: amoeboid movement with almost no actin // *J. Cell Biol.* V. 92. P. 121–131.
- Nielsen C., Walker W.F., Bode H.R., Steele R.E., Field K.G., Olsen G.J., Giovannoni S.J., Raff E.C., Pace N.R., Raff R.A.*, 1989. Phylogeny and molecular data // *Science*. V. 243. P. 548–551.
- Odorico D.M., Miller D.J.*, 1997. Internal and external relationships of the Cnidaria: implications of primary and predicted secondary structure of the 5'-end of the 23S-like rDNA // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 264. P. 77–82.
- Page F.C.*, 1988. A new key to Freshwater and Soil Gymnamoebae. Ambleside: Freshwater Biol. Ass. 122 p.
- Peterson S.P., Berns M.W.*, 1980. The centriolar complex // *Int. Rev. Cytol.* V. 54. P. 81–106.
- Philippe H., Adoutte A.*, 1996. How far can we trust the molecular phylogeny of protists? // *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* V. 89. P. 49–62.
- Philippe H., Germot A.*, 2000. Phylogeny of eukaryotes based on ribosomal RNA: long-branch attraction and models of sequence evolution // *Mol. Biol. Evol.* V. 17. P. 830–834.
- Philippe H., Laurent J.*, 1998. How good are deep phylogenetic trees? // *Curr. Opin. Genet. Dev.* V. 8. P. 616–623.
- Pianka H.D.*, 1974. Ctenophora // *Reproduction of marine invertebrates*. N. Y.; P. 201–265.
- Pickett-Heaps J.D.*, 1971. The autonomy of the centriole: fact or fallacy? // *Cytobios.* V. 3. P. 205–214.
- Rebhun L.J.*, 1963. Induced ameboid movement in eggs of the surf-clarm *Spisula solidissima* // *Exp. Cell Res.* V. 28. P. 593–602.
- Reutterer A.*, 1969. Zum Problem der Metazoenabstammung // *Zeitsch. Zool. Systemat. Evol.* B. 7. S. 30–53.
- Roberts T.M., Ward S.*, 1982. Centripetal flow of pseudopodial surface components could propel the amoeboid movement of *Caenorhabditis elegans* spermatozoa // *J. Cell Biol.* V. 92. P. 132–138.
- Rodrigo A.G., Bergquist P.R., Bergquist A.G., Reeves R.A.*, 1994. Are sponges animals? An investigation into the vagaries of phylogenetic inference // *Sponges in time and space*. P. 47–58.
- Rothschild L.J., Ragan M.A., Coleman A.W., Heywood P., Gerbel S.A.*, 1986. Are rRNA sequence comparisons the rosetta stone of phylogenetics? // *Cell*. V. 47. P. 640.
- Roux W.*, 1894. Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches // *Arch. Entwicklunsmech.* B. 1. S. 43–49.
- Ruthmann A., Terwelp U.*, 1979. Disaggregation and re-aggregation of cells of the primitive metazoon *Trichoplax adhaerens* // *Differentiation*. V. 13. P. 185–198.

- Sara M., 1955. La nutrizione dell'ovacita in Calcispongie Omoceli // Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli. T. 7. P. 1–30.
- Schierwater B., Kuhn K., 1998. Homology of Hox genes and the zootype concept in early metazoan evolution // Mol. Phyl. Evol. V. 9. P. 375–381.
- Schierwater B., Salle R., 2001. Current problems with the zootype and early evolution of Hox genes // Mol. Develop. Evol. V. 201. P. 169–174.
- Simpson T.L., 1984. The cell biology of sponges. N. Y.: Acad. Press. 328 p.
- Simpson A.G.B., Bernard C., Fenchel T., Patterson D.J., 1997. The organisation of *Mastigamoeba schizoprenia* n. sp.: more evidence of ultrastructural idiosyncrasy and simplicity in pelobiont protists // Eur. J. Protistol. V. 33. P. 87–98.
- Smothers J.F., Dohlen C.D., Smith L.H., Spall R.D., 1994. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans // Science. V. 265. P. 1719–1721.
- Sogin M.L., Silberman J.D., 1998. Evolution of the protists and protistan parasites from the perspective of molecular systematics // Int. J. Parasitol. V. 28. P. 11–20.
- Sorokin S., 1962. Centrioles and the formation of rudimentary cilia by fibroblasts and smooth muscle cells // J. Cell Biol. V. 15. P. 363.
- Soupart P., 1970. Leucocytes and sperm capacitation in the rabbit uterus // Fertil. Steril. V. 21. P. 724–756.
- Stewart F.H., 1906. The anatomy of *Oncholaimus vulgaris* Bast, with notes on two parasitic nematodes // Quart. J. Micr. Sci. V. 50. P. 101–150.
- Tucker R.W., Meade-Cobun K.S., Jayaraman S., More N.S., 1983. Centrioles, primary cilia and calcium in the growth of BALB/C 3T3 cells // J. Submicrosc. Cytol. V. 15. P. 139–143.
- Turk F., 1903. Über einige im Galf von Neapel freilebende Nematoden // Mitt. Zool. Stat. Neapel. B. 16. S. 281–347.
- Tuzet O., 1973. Eponges Calcaires // Traité de Zoologie. T. 3. P. 27–132.
- Willmer P., 1994. Invertebrate relationships: pattern in animal evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 397 p.
- Willmer P.G., Holland P.W.H., 1991. Modern approaches to metazoan relationships // J. Zool. London. V. 224. P. 689–694.
- Witschi E., 1948. Migration of the germ cells of human embryos from the yolk sac to the primitive gonadal folds // Contr. Embryol. Carnegie Inst. V. 32. P. 67–80.
- Wolpert L., Mercer R., 1963. An electron-microscopy study of the development of the blastula of the sea urchin embryo and its radial polarity // Exp. Cell Res. V. 30. P. 280–300.
- Wright E.J., Sommerville R.J., 1977. Movement of a non-flagellate spermatozoan: a study of the male gamete of *Nematospizoides dubius* (Nematoda) // Int. J. Parasitol. V. 7. P. 353–359.
- Zamboni L., Smith D.M., Thompson R.S., 1972. Migration of follicle cells through the zona pellucida and their sequestration by human oocytes in vitro // J. Exp. Zool. V. 181. P. 319–338.
- Zoja R., 1895. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse // Arch. Entw.-mech. B. 1. S. 578–595.

Amoeboid properties of cells during early morphogenesis and the nature of a possible protozoan ancestor of Metazoa

L. N. Seravin, A. V. Goodkov

Biological Research Institute of St. Petersburg State University
198504 St. Petersburg, Stary Petersgoff, Oranienbaumskoe sch., 2
e-mail: good@AG1060.spb.edu

Data analysis reveals that cells of most of the metazoans (especially from the phyla Spongia, Placozoa and Cnidaria) at the early stages of morphogenesis demonstrate amoeboid properties i.e. ability to form pseudopodia, to move by means of pseudopodia and to phagocyte. In different degrees these properties could be found at the late stages of embryogenesis and even in adult organisms. Moreover, during gastrulation and blastulation blastomeres are able to form flagellas and then lose them and return to amoeboid activity. These and other facts indicate that both amoeboid and flagellate types of cellular organization are programmed in the genome of metazoan cells, as well as their ability for mutual transformation. It leads to suggestion that ancestors of Metazoa were amoeboflagellates. Anarchic cleavage observed in some invertebrates evidences that separated blastomeres are able to aggregate into the unite embryo due to cytotaxis. Aggregation of artificially separated cells of sponges, trichoplax and cnidaria results in complete recovery of the organism by cytotaxis. Thus, there are reasons to suppose that ability of cell aggregation was inherited by the Metazoan genome from the amoeboflagellate ancestors. Thus amoeboflagellates may be considered as forerunners of Metazoa, i.e. Prometazoa.