

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ РАН

Кафедра зоологии беспозвоночных СПбГУ
“Конспекты по зоологии беспозвоночных”



Выпуск 1

Л. Н. Серавин, А. В. Гудков

**TRICHOPLAX ADHAERENS (ТИП PLACOZOA) –
ОДНО ИЗ САМЫХ ПРИМИТИВНЫХ
МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

Учебное пособие

Санкт-Петербург
2005

Печатается по решению редколлегии серии
"Конспекты по зоологии беспозвоночных"

УДК 593.2:591.4

Л.Н. Серавин, А.В. Гудков

Trichoplax adhaerens (тип Placozoa) - одно из самых примитивных многоклеточных животных (Учебное пособие для студентов-биологов). – СПб: «ТЕССА», 2005. – 69 с.

Учебное пособие посвящено детальной характеристике одного из самых загадочных многоклеточных организмов из ныне существующих на нашей планете - *Trichoplax adhaerens* (тип Placozoa) и включает краткий очерк истории изучения трихоплакса, его морфо-функциональную организацию, биологические особенности и т.д. Специальная глава посвящена вопросам происхождения и возможным филогенетическим связям трихоплакса.

Библиогр. 132 назв. Ил. 6.

Рецензенты:

Главный научный сотрудник Зоологического института РАН, д.б.н., профессор В.В. Хлебович

Доцент кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, к.б.н. А.А. Добровольский

Ответственный редактор выпуска

А.А. Добровольский

Редакционная коллегия серии

А.И. Гранович (гл. редактор), А.А. Добровольский,

А.В. Гудков, Л.Н. Серавин

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к первому выпуску серии «Конспекты по зоологии беспозвоночных».....	4
Предисловие редактора выпуска.....	6
Глава 1. Краткая история изучения <i>Trichoplax adhaerens</i>	9
Глава 2. Встречаемость и распространение.....	16
Глава 3. Внешний облик, размеры и особенности симметрии ..	18
Глава 4. Движение и поведение	21
Глава 5. Питание	24
Глава 6. Тонкое строение.....	28
Глава 7. Половое и бесполое размножение.....	36
Глава 8. Восстановительные морфогенезы (регенерация).....	40
Глава 9. Происхождение и филогенетические связи	42
Список литературы	60

Предисловие к первому выпуску серии "Конспекты по зоологии беспозвоночных"

Кафедра зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета начинает публикацию серии «Конспекты по зоологии беспозвоночных», которая представит читателям учебные, учебно-методические и методические пособия, касающиеся различных аспектов зоологии. Часть из них будет посвящена монографическому описанию различных групп беспозвоночных. В первую очередь тех, которым уделяется недостаточное внимание в доступных литературных источниках. Наш первый выпуск посвящен как раз такому загадочному объекту - *Trichoplax adhaerens*, для которого даже таксономические рамки отдельного типа примитивных многоклеточных животных в соответствии с взглядами ряда авторов оказываются тесными. Однако представляемая серия будет также включать выпуски, посвященные общим, сравнительным и эволюционным аспектам зоологии. Отдельные выпуски серии будут касаться тех или иных методов исследования, поскольку именно они, их возможности и недостатки, определяют характер формирующихся у исследователя представлений.

Безусловно, мы надеемся, что издания нашей серии будут существенной помощью в изучении зоологии для всех будущих читателей. И это - ближайшая цель планируемых выпусков. Однако мы готовы ответить и на другие вопросы, которые связаны, так сказать, со стратегической целью выпуска серии. Вопросы эти - зачем в век молекулярной биологии и генетики появляется еще одна серия, явно направленная на обсуждение зоологических проблем? Уместно ли приглашать к перспективному обсуждению общезоологических вопросов, в то время как их актуальность меркнет рядом с проблемами генов спецификации развития, молекулярной филогении, способов регуляции генетического аппарата и многих других? С точки зрения Редакционной коллегии представляемой серии - ответы здесь очевидны. Зоология - одна из интегральных дисциплин,

которая использует все достижения как самых современных, так и традиционных методов исследования для получения обобщенного знания о структуре биоразнообразия и путях эволюции животных. Зоология участвует в построении общей картины мира, используя достижения во всех остальных областях биологии. Увлечение теми или иными методами исследований были всегда; они проходящи. Вполне понятно, например, желание представить сходства и различия в последовательности нуклеотидов того или иного участка ДНК как «эволюцию» и «филогенетические связи» групп организмов; отождествить эволюцию организмов с модификацией их генетического аппарата. Во всех случаях подобного рода информация, полученная молекулярными биологами, генетиками, физиологами, эмбриологами не может рассматриваться в отрыве от уже накопленных знаний о строении организмов, их тектологии и архитектоники; она должна помогать зоологам в разработке систем классификации организмов, оценке путей их эволюционных преобразований. В этом смысле предлагаемый проект - взгляд в будущее, попытка комплексного осмысления огромного количества данных, поступающих из разных областей биологии в единых представлениях об организмах, их родственных отношениях, тенденциях эволюционного преобразования. И этот подход представляется чрезвычайно актуальным именно в связи с бурным развитием методической базы исследований.

«Конспекты по зоологии» могут заинтересовать широкий круг читателей. Непосредственные адресаты - студенты и преподаватели высших учебных заведений, учителя школ. Надеемся, однако, что «Конспекты...» будут интересны и всем тем, кто хочет больше узнать о животном мире, законах его разнообразия и эволюции. Книжки этой серии будут выходить ежегодно. В ее создании примут участие ведущие специалисты кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета, выпускники кафедры, работающие в институтах Российской Академии наук и других учреждениях.

А.И. Гранович

Предисловие редактора выпуска

Предлагаемая вниманию читателя работа Л. Н. Серавина и А. В. Гудкова посвящена детальной характеристике одного из самых загадочных из ныне существующих на нашей планете многоклеточных организмов. Речь идет о широко известном трихоплаксе (*Trichoplax adhaerens*), вокруг которого периодически вспыхивают достаточно острые научные дискуссии.

Знаем мы об этом организме и много, и мало. Довольно подробно изучено его строение, в том числе и на электронно-микроскопическом уровне. Появились, правда пока еще очень фрагментарные и противоречивые, молекулярно-биологические данные. Описаны разные формы бесполого размножения трихоплаксов. В то же время половое размножение изучено крайне неполно. Но самое главное - мы пока можем только предполагать, где и как трихоплакс живет в природе. Ни одной находки этих животных в естественных условиях еще не было. Все что нам о них известно - результат наблюдений за аквариальными культурами. Все это достойно сожаления, ибо с позиций фундаментальной зоологии трихоплакс представляет очень серьезный интерес.

С самых первых работ, посвященных этому организму, в литературе сформировались две точки зрения на природу трихоплакса и его положение в системе Animalia. Для одних исследователей это, прежде всего, крайне примитивный многоклеточный организм, чуть ли не сохраняющий в своей организации признаки, присущие мечниковской фагоцителле. Сторонники другой точки зрения отказывают трихоплаксу в праве на эволюционную самобытность и считают, что это лишь какая-то крайне модифицированная личиночная форма кишечнополостных. Подобная филогенетическая неопределенность в сочетании с фрагментарностью сведений о биологии, да и морфологии тоже, привели к тому, что из университетских учебных курсов трихоплакс практически полностью выпал. Даже в самых лучших современных учебниках ему от силы посвящают пару страниц, да одну, редко две иллюстрации. Не

только студенты, но и многие преподаватели зоологии имеют крайне «неполные» представления об этом животном.

Учебное пособие, а именно в этом жанре в данном случае выступают его авторы Л.Н. Серавин и А. В. Гудков, призвано заполнить имеющуюся лакуну. Сразу же нужно подчеркнуть, что с поставленной задачей авторы, на мой взгляд, справились весьма успешно. Они предлагают вниманию читателя относительно краткий, но очень емкий обзор, в котором собрано практически все, что на сегодняшний день известно о трихоплаксе. Авторы последовательно и методически очень грамотно вводят читателя (а книга рассчитана в первую очередь на студентов-биологов) в круг проблем, «связанных» с трихоплаксом.

Открывается пособие кратким очерком истории изучения Placozoa. Далее внимание читателя переключается на круг весьма спорных вопросов, связанных с проблемой географического распространения этих животных. Такая последовательность мне кажется вполне обоснованной, ибо, прежде чем перейти к морфологической и биологической характеристике трихоплакса, необходимо обратить внимание читателя, на то, что весь последующий материал основан не на натурных наблюдениях, а представляет собой результат сугубо лабораторных (аквариальных) наблюдений.

Сам морфо-функциональный очерк организации трихоплакса на сегодняшний день представляется исчерпывающим.

Заканчивается Пособие небольшой главой, посвященной уже более общим вопросам - происхождению и возможным филогенетическим связям трихоплакса. Здесь авторы явно выходят за границы ранее избранного ими жанра. Внимание читателя предлагается, по сути дела, новая гипотеза происхождения Metazoa. Л. Н. Серавин и А. В. Гудков уточняют некоторые часто используемые, но до сих пор не всегда четко очерченные термины и понятия. И уже исходя из результатов этих теоретических изысканий, они предельно четко определяют свое отношение к проблеме происхождения Placozoa и положения этого таксона среди низших многоклеточных животных. «Предисловие редактора» - это не то место, где можно и нужно открывать научную дискуссию, а она бесспорно

возникнет. Здесь лишь отмечу, что высказанные авторами взгляды представляют несомненный научный интерес.

Самостоятельную ценность имеет, приводимый в конце работы «Список литературы». Обычно в учебных пособиях такие подробные и детальные списки большая редкость (чаще всего - это несколько названий крупных сводок и учебников). В данном же случае профессионально составленный и практически исчерпывающий список литературы очень ценен. Это дает возможность читателю - будь то студент-старшекурсник или преподаватель - во всех кажущихся дискуссионными случаях обратиться непосредственно к первоисточникам.

Очень хочется надеяться, что настоящая публикация не только положит начало новому витку изучения трихоплакса, но и привлечет к этим исследованиям молодых читателей, которым, в первую очередь, и адресована эта работа.

А.А. Добровольский

Глава 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ *Trichoplax adhaerens*

Trichoplax adhaerens впервые был найден Шульцем (Schulze, 1883) на стенках морских аквариумов в Зоологическом институте при университете города Граца (Австрия). Растения и животные, размещенные в них, были доставлены из Адриатического моря. Исследователь отмечает удивительную простоту строения этого маленького беспозвоночного и некоторые особенности его биологии. Более подробные сведения даны им во второй публикации (Schulze, 1891). Шульце в обеих своих работах показывает, что тонкое пластинчатое тело трихоплакса состоит всего из трех слоев клеток (рис. 1). Нижний (вентральный) эпителий обазован узкими цилиндрическими клетками, снабженными одиночными жгутиками. Верхний (дорсальный) сложен из довольно больших уплощенных клеток; они тоже моноцилиарные. Средний слой, лежащий между эпителиями, построен из крупных фибриллярных клеток. В дорсальном слое располагаются своеобразные «блестящие шары» (Glanzkugeln).

В своей первой статье Шульце (Schulze, 1883) сообщает, что родовое название *Trichoplax* он произвел от двух греческих слов: *trichia* – волосы и *plax* – пластинка; это в прямом переводе означает «волосатая пластинка». Таким образом, исследователь подчеркнул две особенности строения животного: пластинчатую форму тела и наличие жгутиков. Видовое наименование Шульце произвел от греческого слова *adhaero*, что можно перевести так: «прилипать», «сцепляться». Действительно, *T. adhaerens* как в неподвижном, так и в подвижном состоянии плотно прилегает к субстрату своей вентральной поверхностью.

Трихоплакс не имеет ни переднего, ни заднего концов, т.е. определенной продольной оси тела. Он ползает по субстрату среди микроводорослей, амебообразно изменяя форму тела

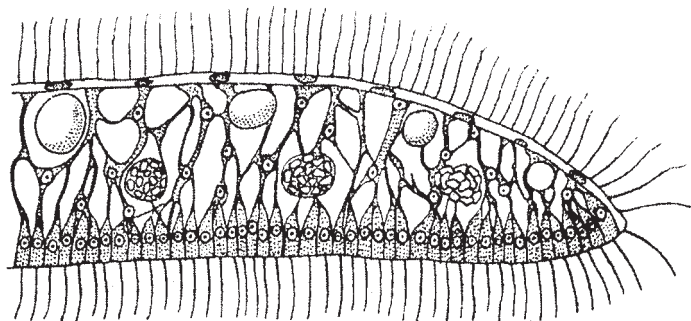


Рис. 1. Разрез (схема) *Trichoplax adhaerens*, перпендикулярный краю тела (по: Schulze, 1883).

(рис. 2). Бесполое размножение осуществляется путем деления тела на две приблизительно равные части (рис. 3).

Особенности строения и поведения трихоплакса позволили Шульце прийти к выводу, что это беспозвоночное является одним из самых примитивных многоклеточных животных.

Такое заключение, сделанное Шульцем уже в 1883 году, попытался оспорить неизвестный автор, опубликовав небольшую заметку в научно-популярном журнале «Kosmos. Dresden», скрыв свою фамилию под псевдонимом Anonimo. Он заявил, не приведя каких-либо серьезных аргументов, что *T. adhaerens* – не что иное, как ползающая личинка (паренхимула) губки, модифицировавшаяся вследствие существования в аквариальных условиях. Эта заметка анонимного автора осталась незамеченной. Заинтересовались трихоплаксом и другие исследователи (Metschnikoff, 1886; Noll, 1890; Graff, 1891; Garbowski, 1903; Stiasny, 1903). Они полностью подтвердили данные, полученные Шульцем, добавили новые сведения о строении и биологии *T. adhaerens*, а также признали первичную простоту его строения, т.е. изначальную примитивность.

Однако вскоре появилась работа немецкого зоолога Крумбах (Krumbach, 1907). Он сообщил о своих наблюдениях, проведенных в морском аквариуме, где находились

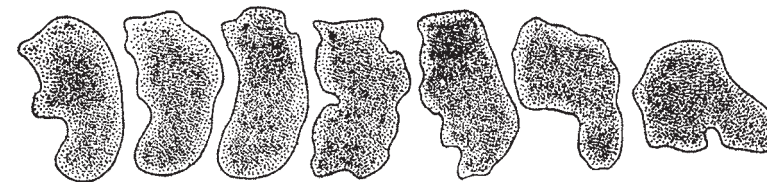


Рис. 2. Изменения очертаний формы тела одной особи *Trichoplax adhaerens*, зарисованные через каждые 10 мин (по: Schulze, 1891).

половозрелые гидромедузы *Eleutheria krohni*. Яйца этого животного развиваются в специальных карманчиках на теле материнского организма. Покидают карманчики уже полностью сформировавшиеся планулы, которые в массовых количествах оседают на стенках аквариума. Именно в этих местах Крумбах обнаружил ползающих трихоплаксов. Он пришел к выводу, что *T. adhaerens* представляет собой модифицированную и редуцированную планулу гидромедузы элеутерии. Следует, однако, подчеркнуть, что Крумбах не проследил, как осуществляется такое «превращение» личинки. Не провел он и гистологических исследований планул и трихоплаксов, чтобы показать существование хоть какого-то сходства между ними. Иными словами, вывод Крумбаха не опирался на какие-либо достоверные факты и поэтому не может считаться научно обоснованным. Это и попытался доказать Шуботц (Schubotz, 1912), который провел сравнение строения и клеточного состава *T. adhaerens* и планул *E. krohni*, используя для этого гистологические методы. Он установил, что между этими организмами нет никакого сходства ни по клеточному составу, ни по строению клеток. В частности, у трихоплакса отсутствуют стрекательные клетки, а планула элеутерии лишена «блестящих шаров». Поэтому Шуботц считает взгляды Крумбаха на природу *T. adhaerens* ошибочными.

С критикой работы Крумбаха выступил в специальной статье Шульце (Schulze, 1914). Однако авторитет Крумбаха

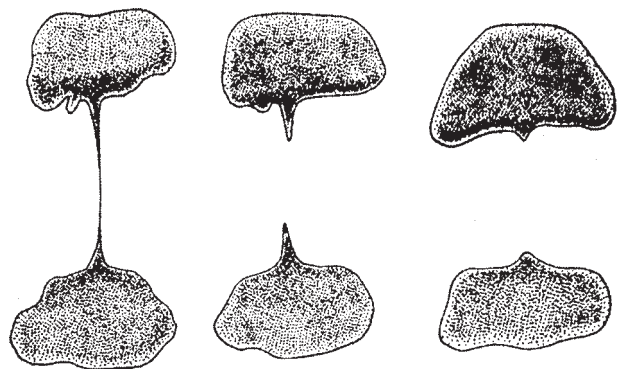


Рис. 3. Три конечные стадии бесполого размножения *Trichoplax adhaerens* путем деления надвое (по: Schulze, 1891).

как специалиста в области низших Metazoa в то время был столь велик, что его точка зрения возобладавала, и к ней присоединились другие крупные исследователи (Neresheimer, 1912; Human, 1940; Grassé, 1961; Иванов, 1968). В результате интерес к трихоплаксу у зоологов исчез и им никто более не занимался в течение пяти десятилетий.

В начале второй половины прошлого столетия супруги Куль (Kuhl, Kuhl, 1963, 1966) опубликовали две статьи, посвященные формам движения *T. adhaerens*. А вскоре после этого появились светооптические и электронно-микроскопические работы Греля (Grell, 1971a, b, c, 1972, 1973, 1981; Grell, Benwitz, 1971, 1974a, b, и др.). Благодаря им был возрожден интерес к этому необычному животному. Установление же того факта, что *T. adhaerens* обладает способностью к половому размножению показало ошибочность взглядов Крumbaха (Krumbach, 1907) и его последователей на природу этого организма. Трихоплакс предстал перед исследователями как первично примитивное животное, а не редуцированная модификация какой-то личинки.

Правда, была сделана еще одна попытка в какой-то мере оспорить это. Так, Сальвини-Плауен (Salvini-Plawen, 1978)

высказала мысль, что *T. adhaerens* является неотенической личинкой губки, относящейся к роду *Polymastia*. Тело этой личинки, согласно данным Бороевича (Borojevic, 1967), сильно уплощено, и она ползает по субстрату, подобно трихоплаксу, на одной из своих плоских сторон. Однако никаких сведений о существовании неотении у личинок *Polymastia* до сих пор не имеется, и эта новая попытка представить трихоплакса, как возникшего путем редукции какого-то более высокоорганизованного животного - Spongia или Cnidaria, не завершилась успехом. Большинство современных зоологов разделяют точку зрения Шульце и Греля в отношении первичной примитивности *T. adhaerens*. Соответственно, вновь возрос интерес к изучению этого животного. Многие важные данные, полученные разными авторами, изложены и обобщены в сводках Греля и Рутмана (Grell, Ruthmann, 1991; Ruthmann, 1997).

В 1971 г. Грель (Grell, 1971a) выделили новый тип Placozoa - плоские животные, в который он поместил два вида - *T. adhaerens* и *Treptoplax reptans*. Последний вид, внешне весьма похожий на трихоплакса, описал итальянский исследователь Монтичелли (Monticelli, 1893, 1896). В своих работах он сообщил, что это животное он обнаружил в аквариумах Неаполитанской зоологической станции. Для его наименования он использовал греческие слова: trepto - изменчивый, plax - пластинка, и reptans - ползающий. По его данным, это мелкое животное, подобно трихоплаксу, имеет вид тонкой пластинки, причем ползая по субстрату, оно может изменять форму тела от округлой до амебообразной. Монтичелли (Monticelli, 1896) сообщает, что тело *Treptoplax* состоит из трех слоев: дорсальный эпителий построен из уплощенных клеток, которые лишены жгутиков; вентральный представлен булавовидными клетками, снабженными одиночными жгутиками; наконец, внутренний слой, составлен из крупных клеток, расположенных друг над другом в три ряда. В зоне дорсального слоя имеются «блестящие шары». Исследователь отмечает, что животные могут размножаться путем деления на две равные части.

Как можно видеть, *T. reptans* имеет много сходств с *Trichoplax adhaerens*, однако есть и различия.

Хотя Неаполитанскую станцию ежегодно посещает для работы на ней большое количество зоологов из самых разных стран, более никто и никогда не смог обнаружить в ее аквариумах трептоплекса, а имеющихся данных все-таки недостаточно, для того, чтобы признать его валидным видом и родом. Некоторые исследователи полагают, что Монтичелли в действительности имел дело с *T. adhaerens* (Howey, 1998).

Нам кажется, что в историческом разделе следует обязательно упомянуть о немногих случаях, когда авторы считают, что они имеют дело не с *T. adhaerens*, а близким к нему видом, относящимся к тому же роду. Так, группа московских исследователей выпустила ряд публикаций, посвященных строению и биологии *Trichoplax* sp. (Иванов и др., 1980а, б, 1982; Малахов, Незлин, 1983; Окштейн, 1987; Малахов, 1990). В первой работе этой серии, в которой рассматривается гистологическая организация *Trichoplax* sp. на светооптическом уровне, авторы пишут: «В настоящее время трудно судить, являются ли... различия следствием разного физиологического состояния, внутривидовых отличий или следствием принадлежности особей... к разным видам» (Иванов и др., 1980а). Последующие ультраструктурные исследования *Trichoplax* sp. (Иванов и др., 1980б, 1982) не выявили каких-либо существенных отличий этого «вида» от *T. adhaerens*. Поэтому мы считаем, что, на самом деле, эти авторы имели дело с *T. adhaerens*.

В некоторых молекулярно-биологических работах, например Филиппе и Адоутте (Philippe, Adoutte, 1996), приводятся нуклеотидные последовательности 18S рРНК двух «видов» *T. adhaerens* и *Trichoplax* sp. Однако ни эти, ни другие авторы не предприняли попыток сделать описание второго представителя рода *Trichoplax* в качестве нового вида. Поэтому имеющиеся в настоящее время данные позволяют пока считать тип Пласозоа монотипическим, единственным валидным представителем которого является *Trichoplax adhaerens* Schulze 1883. Такого мнения придерживается сейчас подавляющее боль-

шинство исследователей, имеющих дело с этим своеобразным животным (Grell, Ruthmann, 1991; Ruthmann, 1997; Ender, Schierwater, 2003; и др.).

Глава 2. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Общепринятой является та точка зрения, что *Trichoplax adhaerens* встречается только в литоральной зоне тропических и субтропических морей (Grell, 1983; Grell, Ruthmann, 1991). Между тем, следует отметить, что непосредственно в морских пробах этих животных никто до сих пор не находил. Их всегда обнаруживали в морских аквариумах, в которых содержали различные организмы, выловленные в тех или иных акваториях (Pears, 1989). В связи с этим напомним, что и первая находка трихоплакса была сделана Шульце (Schulze, 1883) в морском аквариуме Зоологического института в Гарце, который находится далеко от Адриатического моря, откуда в этот аквариум были доставлены различные животные и водоросли. Трихоплакс был найден в морских аквариумах Московского государственного университета, в которых ранее были помещены морские объекты с литорали Приморского края (Японского моря).

Пирс (Pears, 1989) проделал большую работу по выявлению опубликованных и неопубликованных сведений о том, из каких морских акваторий были взяты пробы, в которых находили трихоплакса. По его данным, *T. adhaerens* обнаружен в Средиземном и Красном морях, у юго-западного побережья Северной Америки, в прибрежных водах Бермудских островов, у берегов Мексики, Австралии, Западного Самоа, Новой Гвинеи и Японии. В своей работе Пирс (Pears, 1989) рассказывает, как он нашел трихоплакса в проточных морских аквариумах на Гавайях. Исследователь приходит к заключению, что *T. adhaerens*, вероятно, является тропическим и субтропическим животным. Слово «вероятно» он употребил не случайно, ибо, опираясь на персональные сообщения знакомых ему исследователей, он установил, что трихоплаксы появились в аквариумах Морской биологической станции в Вудс Холле (штат Массачусетс, США) и Плимутской морской лаборатории (Англия), расположенной

на берегу Ла-Манша. В этих двух случаях можно было бы говорить о бореальном виде, но Пирс высказывает предположение, что, возможно, трихоплакс в эти места был просто занесен теплыми водами Гольфстрима. Отметим, однако, что хотя воды этого течения действительно теплые по сравнению с холодными течениями, они отнюдь не тропические и не субтропические по своей температуре. Поэтому, очевидно, есть все основания для поиска *T. adhaerens* в бореальных водах морей северного полушария.

Приведенные Пирсом сведения позволяют утверждать, что в субтропических и тропических морских водах трихоплакс встречается кругосветно и весьма часто. Это, несомненно, процветающий вид.

Тем не менее не следует забывать о том, что мы знаем о жизни трихоплакса только в аквариальных условиях и нам практически ничего не известно о его естественном местобитании и образе жизни. Некоторые авторы специально подчеркивают это обстоятельство в своих работах (Pears, 1989; Grell, Ruthmann, 1991).

Глава 3. ВНЕШНИЙ ОБЛИК, РАЗМЕРЫ И ОСОБЕННОСТИ СИММЕТРИИ

В своей первой работе, посвященной описанию *T. adhaerens*, Шульце (Schulze, 1883) дает животному такую характеристику: «Это беловато-серое, слабо просвечивающее существо имеет вид равномерной тонкой пластинки... размером в несколько миллиметров, совершенно неправильной и сильно меняющейся формы. Прилегая плотно к субстрату своей нижней поверхностью, оно медленно скользит при этом постоянно меняя свои очертания, чем напоминает корненожку, например *Pelomyxa* (Schulze, 1883; с. 92). Грель и Рутман (Grell, Ruthmann, 1991) также говорят о том, что трихоплакс имеет серовато-белую окраску, хотя при этом они отмечают, что при питании жгутиконосцами *Cryptomonas* sp. тело животного может приобретать слегка розоватый оттенок.

Неподвижный, прикрепленный к субстрату трихоплакс имеет округлую или овальную форму. Вот, что по этому поводу пишут Д.Л. Иванов с соавт.: «Прикрепившиеся к стеклу особи имеют форму овальной лепешки размером 0,5-1,5 мм... По краю лепешки идет отчетливый валик шириной 25-30 мкм, образованный заворотом обращенного к субстрату так называемого «вентрального эпителия» на противоположную, «дорсальную» сторону» (Иванов и др., 1980б; с. 1755-1756). Появление такого валика (опоясывающего пояска) у части неподвижных или очень слабо подвижных округленных трихоплаксов отмечают и другие исследователи (Rossat, Ruthmann, 1979; Grell, Benwitz, 1981; Schwartz, 1984; Pearse, 1989). И.Л.Окштейн (1987) полагает, что такой поясок обеспечивает циркуляцию воды под телом животного.

Принято считать, что диаметр округленного пластинчатого тела у разных особей *T. adhaerens* колеблется от 0,1 до 2-3 мм, а толщина самой пластинки равна 20-40 мкм (Grell, 1971a, b, 1981, 1984; Малахов, Незлин, 1984; Grell, Ruth-

mann, 1991). Однако следует отметить, что некоторые особи могут достигать 5 мм в диаметре (Окшейн, 1987). В ряде случаев тело трихоплакса сильно вытягивается, так что становится нитевидным, достигая в длину до 22-25 мм.

Как уже показал Шульце (Schulze, 1883, 1891), движущийся по субстрату трихоплакс постоянно меняет форму тела, образуя псевдоподиоподобные выросты.

Согласно И.Л. Окштейну (1987), все указанные выше варианты формы тела животного (округлая, амебоподобная и нитевидная) со временем могут переходить одна в другую. В связи с этим весьма интересно следующее исследование, проведенное этим автором. Для количественного описания формы тела различных особей *T. adhaerens* он использовал параметр H , определяемый по формуле:

$$H = \frac{\sqrt{S}}{P}$$

где S - площадь, а P - периметр пластинчатого животного. Величина H является максимальной для круга

$$1/2 \sqrt{\pi} = 0,282$$

и уменьшается по мере равномерного вытягивания плоской фигуры. Измерения, проведенные Окштейном (1987) на фотографиях особей *T. adhaerens* самой разной формы, показали, что все многообразие форм тела этого организма можно свести к двум типам: изодиаметрическому, когда $0,20 \leq H \leq 0,28$, и нитевидному при $H \leq 0,10$. Таким образом, при самых разнообразных амебоподобных изменениях формы движущегося трихоплакса, его тело представляет модификацию круга. Поэтому в спокойном и неподвижном состоянии он легко приобретает радиальное строение - форму круга или овала (Schwartz, 1984; Окштейн, 1987).

Данные, полученные И.Л.Окшейном, дают основания для предположения, что у *T. adhaerens* имеется скрытая радиальная симметрия неопределенного порядка. Именно

по этой причине у движущегося животного нет стабильной продольной оси тела, т.е. переднего и заднего конца, а также легко осуществляется переход в округлое состояние, когда трихоплакс останавливается или сильно замедляет свое движение.

Глава 4. ДВИЖЕНИЕ И ПОВЕДЕНИЕ

Принято считать, что у *T. adhaerens* существует два способа перемещения по субстрату (Grell, 1973; Иванов и др., 1980а; Behrendt, Ruthmann, 1986; Grell, Ruthmann, 1991). Один представляет собой довольно медленное скольжение со скоростью 0,5-2 мм/мин и обусловлен согласованной работой ресничек вентрального эпителия. Другой, более быстрый способ движения, обеспечивается изменениями формы тела, напоминающими амебоидное. Так, Д.Л. Иванов и др. пишут следующее: «По краю тела постоянно образуются псевдоподии... Передвижение организма осуществляется за счет работы жгутов и амебоидного изменения формы тела» (Иванов и др., 1980а; с. 1737). В связи с этим следует отметить, что у протистов амебоидным называется только движение, которое сопровождается течением цитоплазмы, тогда как внешне похожее на него, но не связанное с током цитоплазмы, получило название метаболирующего движения (Серавин, Фролов, 1983). Метаболирующим, а не амебоидным является движение трихоплакса, связанное с изменением его формы тела. Кстати, так его и называют супруги Куль (Kuhl, Kuhl, 1966). Они выделяют еще один тип локомоции, присущий *T. adhaerens*. Оказывается те особи, тело которых вытянуто в длинную нить, двигаются по субстрату, благодаря волнообразному его изгибанию. Однако следует отметить, что и такой способ движения является одной из форм метаболирующего движения (Серавин, Фролов, 1983). Таким образом, можно утверждать, что трихоплаксу присущи два типа движения - ресничное (скользящее) и метаболирующее.

Как подвижные, так и неподвижные трихоплаксы прочно прилегают к субстрату. Поэтому при быстрой смене морской воды в чашке Петри, где находятся эти животные, они остаются прикрепленными к ее дну. Как можно видеть, Шульце (Schulze, 1883) не случайно присвоил организму

видовой эпитет *adhaerens*, т.е. «прилипчивый».

С помощью тонкой струи жидкости, направленной из кончика оттянутой пипетки, можно оторвать переднюю часть ползущего трихоплакса от субстрата, а затем, смещая струю, перевернуть животное на дорсальную сторону. Оказавшись в таком положении, трихоплакс сперва обездвигивается, а затем в нескольких местах начинает отгибать края своего тела кверху. Постепенно загибы увеличиваются в размерах, рано или поздно один из них дотягивается до твердого субстрата (дна чашки Петри) и, изгибаясь, прикрепляется к нему. После этого начинается переворачивание всего животного способом, который можно назвать «переползанием через самого себя» (Серавин, 1989). Все особи разного размера (от 0,5 до 4 мм) удачно осуществляли эту реакцию райтинга за 20-40 с. Если трихоплакса разрезать на две равные части, каждая из них переворачивается со спинной стороны на брюшную за то же самое время.

Таким образом, совершенно ясно, что *T. adhaerens* обладает способностью различать свои вентральную и дорсальную стороны тела. Поскольку у него нет ни нервной системы, ни специализированных рецепторных клеток, а для осуществления такой сложной поведенческой реакции, как переворачивание, нужна довольно высокая степень координации частей тела, следует предположить, что помимо особой тактильной чувствительности клеток вентрального слоя при этом используются какие-то регуляторные импульсы, способные распространяться по слоям клеток. Такое предположение весьма правдоподобно, так как безнервная проводимость возбуждения давно уже доказана для эпителиев ряда беспозвоночных (Mackie, 1980). Впрочем, существует мнение, что своеобразным аналогом нервной системы у *T. adhaerens* является срединный слой клеток, т.е. фибриллярные клетки (Grell, Ruthmann, 1991).

У трихоплаксов наблюдается коллективное (групповое) поведение. Оно наиболее полно изучено И.Л. Окштейном (1987). Этот исследователь проводил свои наблюдения за

организмами, находящимися на стенке морского аквариума, покрытого тонкой пленкой бактериально-водорослевого микрообрастания. Согласно полученным данным, взаимоотношения трихоплаксов друг с другом циклически меняются, и в каждом цикле они проходят три последовательные стадии: одиночные формы, полосовидные скопления, беспорядочные скопления.

Фаза одиночных особей имеет место, когда число трихоплаксов невелико, а водорослей на стенке аквариума много. В этот период отдельные особи разрозненно и довольно равномерно распределяются на большой площади поверхности стекла. По мере увеличения числа особей трихоплаксы начинают сползаться, образуя полосы, в составе которых они совместно и очень медленно (от 0,5 до 1 см в сутки) двигаются по полю водорослей.

Фаза полосовидных скоплений проходят три стадии. Первая - стадия сближения. В это время полосы, образуемые трихоплаксами имеют в длину 3-10 см, а в ширину 1-2 см. Через несколько суток наступает стадия скопления. Трихоплаксы в полосах сильно сближаются. «В пределах полосы животные тесно соприкасаются друг с другом вентральными сторонами приподнятых над субстратом краев тела. Контакты эти легко образуются и разъединяются при продвижении полосы вперед» (Окштейн, 1987; с. 342-343). Через 1-2 недели наступает стадия распада. Это приводит к третьей фазе - формированию крупных и мелких беспорядочных скоплений. Позднее они исчезают, и снова можно наблюдать фазу одиночных особей.

В дальнейшем весь цикл коллективного поведения трихоплаксов может вновь повторяться.

Глава 5. ПИТАНИЕ

Шульце (Schulze, 1883, 1891) писал, что ему не удалось наблюдать, чтобы трихоплаксы, лишенные рта, питались твердой пищей, захватывая частицы пищевого материала клетками эпителия. Не удалось ему доказать и то, что они способны осуществлять внеорганизменное пищеварение диатомовых и других одноклеточных водорослей. Поэтому исследователь предположил, что эти животные, вероятно, питаются растворенными в воде органическими веществами.

И.И. Мечников, увлеченный проблемой фагоцитоза у клеток беспозвоночных животных, сразу же после выхода первой работы Шульце в 1883 г. заинтересовался трихоплаксом и поставил ряд экспериментов по его питанию. Вот что он пишет по этому поводу в своей работе «Эмбриологические исследования над медузами» (Metschnikoff, 1886): «Благодаря любезности профессоров Ф.Е. Шульце и Клауса, я изучал *Trichoplax* в 1883 г. в Граце и Вене, причем мог полностью подтвердить гистологические данные первого из двух выше названных исследователей; мои опыты питания *Trichoplax* дали отрицательный результат, поскольку животные вообще не захватывали пищи, так что создается впечатление, что *Trichoplax* приспособился к жидкой пище» (цит. по: Мечников, 1950; с. 438). Не удалось обнаружить захвата и заглатывания твердых пищевых частиц (фагоцитоза) клетками трихоплакса Гарбовскому (Garbowski, 1903), Счастны (Stiasny, 1903) и супругам Куль (Kuhl, Kuhl, 1966).

Грель (Grell, 1971a, b, 1972, 1983) разработал методику длительного культивирования *T. adhaerens* в лабораторных сосудах. В качестве пищи был использован жгутиконосец *Cryptomonas*. По своим размерам этот протист почти на порядок крупнее цилиндрических клеток вентрального эпителия трихоплакса. Поэтому последние никак не могли его фагоцитировать. Электронно-микроскопические ис-

следования (Grell, 1973; Grell, Benwitz, 1971) четко показали, что переваривание протистов осуществляется вне организма трихоплакса его вентральным эпителием. От жертвы остаются лишь поверхностная оболочка и зерна крахмала. Позднее захват и переваривание жгутиконосцев были изучены более подробно рядом авторов (Rassat, Ruthmann, 1979; Ruthmann, Terwelp, 1979; Grell, Benwitz, 1981). В результате установлено, что жгутиконосцы могут захватываться и обездвигиваться трихоплаксом как на дорсальной, так и на вентральной стороне тела. Однако переваривание происходит только в зоне последней. Поэтому криптомонады, захваченные клетками дорсального эпителия, благодаря работе ресничек, транспортируются на брюшную сторону. Когда добыча оказывается здесь, трихоплакс округляется и плотно прикрепляется к субстрату краевым пояском, изолируя жертву от окружающей среды. Дополнительные места прикрепления могут возникать и в некоторых других участках вентрального эпителия. Свободные участки тела, напротив, вытягиваются над субстратом, так что здесь клетки вентрального эпителия оказываются приподнятыми над субстратом. В результате образуется своего рода пищеварительная сумка с рядом взаимосвязанных отделений. Сверху тело такого трихоплакса выглядит бугристым или морщинистым. Описанный процесс осуществляется за счет работы пучков актиновых филаментов, расположенных в проксимальной части цилиндрических вентральных клеток; эти же клетки вместе с секреторными выделяют в образованные полости различные пищеварительные ферменты (Grell, Benwitz, 1971). Формирование таких пищеварительных полостей у питающегося *T. adhaerens* некоторые исследователи называют «временной гастрულიей» (Behrend, Ruthmann, 1986).

Грель и Бенвитц (Grell, Benwitz, 1971) обнаружили, что у питающегося трихоплакса цилиндрические клетки вентрального эпителия образуют большое количество пиноцитозных вакуолей. Что эти вакуоли действительно являются пиноцитозными экспериментально доказали Рутман и др. (Ruthmann et al., 1986).

Как уже говорилось, на стенках аквариума, обросших микроводорослями, трихоплаксы могут образовывать плотные полосовидные скопления. Чрезвычайно медленно они совместно смещаются (коллективное питание), при этом они выделяют пищеварительные соки, с помощью которых переваривают находящиеся под ними водоросли. За такой движущейся полосой трихоплаксов остается чистое стекло аквариума или бесцветные непереваренные остатки пищевых объектов (Малахов, Незлин, 1983; Окштейн, 1987; Серавин, Герасимова, 1988).

Аналогичная картина наблюдается и в том случае, когда трихоплаксы обитают на плоском талломе зеленых водорослей *Ulva* sp. (Серавин, Герасимова, 1988). Они также формируют небольшие полосовидные скопления, которые незаметно для глаз, т.е. чрезвычайно медленно в течение ряда суток смещаются в сторону края таллома. Под микроскопом можно видеть, что перед фронтом скопления трихоплаксов располагаются живые зеленые участки таллома, а позади остаются обесцвеченные полосы «переваренных» участков, хотя границы между клетками водоросли сохраняются. Электронно-микроскопическое исследование показало, что и в этом случае в клетках трихоплакса не формируются пищеварительные вакуоли (Серавин, Герасимова, 1988), т.е. при питании на плотном растительном субстрате переваривание пищи у трихоплакса осуществляется внеорганизменно.

Учитывая уже изложенные данные, мы можем утверждать, что питание *T. adhaerens* осуществляется главным образом с помощью внеорганизменного пищеварения. Однако при этом нельзя забывать и факты, показывающие, что фибриллярные клетки способны фагоцитировать съедобные объекты, каким-то образом проникшие внутрь тела трихоплакса. опыты по кормлению *T. adhaerens* дрожжами, убитыми теплом, показали следующее. Такие дрожжи, по-видимому, стимулируют открытие «проходов» между дорсальными клетками и в небольшом количестве попадают во внутреннюю среду организма, откуда и фагоцитируются фибриллярными клетками (Wenderoth, 1986).

При культивировании трихоплаксов в среде с *Cryptomonas* в качестве пищи в редких случаях непереваренные компоненты тела жгутиконосца - зерна крахмала или мембраны тилакоидов - оказываются в вакуолях фибриллярных клеток. Отмечен и случай нахождения в этих клетках даже целого криптомонаса (Grell, Ruthmann, 1991). Грель и Рутман (Grell, Ruthmann, 1991) высказывают предположение, что фибриллярные клетки (подобно архецитам губок) могут образовывать псевдоподии, которые они просовывают между эпителиальными клетками и захватывают с их помощью добычу. Однако до сих пор это предположение никому не удалось подтвердить с помощью наблюдений. Хотя не вызывает сомнений тот факт, что *T. adhaerens* может существовать полностью за счет внеорганизменного пищеварения, все же требуются новые эксперименты, которые позволят выяснить, каким образом оформленные частицы могут проникать внутрь тела трихоплакса и какую роль играет в этом случае фагоцитоз, осуществляемый фибриллярными клетками.

Глава 6. ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ

Клеточный состав и строение клеток *T. adhaerens* неплохо были изучены уже в первых электронно-микроскопических исследованиях Греля и Бенвитца (Grell, Benwutz, 1974a, b, 1981). Результаты этих работ были подтверждены и расширены более поздними исследованиями (Rassat, Ruthmann, 1979; Иванов и др., 1982; Behrendt, Ruthmann, 1986; Ruthmann et al., 1986; Серавин, Герасимова, 1988; Grell, Ruthmann, 1991; Ruthmann, 1997). Мы будем опираться на данные и обобщения, изложенные в этих работах.

На рис. 4 представлена схема тонкого строения *T. adhaerens*. Как можно видеть, она подтверждает наблюдения Шульце (Schulze, 1883, 1891), что тело этого животного состоит из трех слоев клеток. Впервые этот рисунок был опубликован в работе Греля (Grell, 1972), позднее в него были добавлены некоторые детали (Rassat, Ruthmann, 1979), а затем внесены небольшие модификации (Серавин, Герасимова, 1988).

Дорсальный слой тела трихоплакса весьма напоминает по своему строению погруженный эпителий других беспозвоночных. Его клетки состоят из двух частей: дистальной и проксимальной, различающихся по размерам, форме и набору органелл. Дистальные (апикальные) участки сильно уплощены. Они формируют дорсальный покров тела трихоплакса. Площадь наружной поверхности у этих клеток большая и основания жгутиков соседних клеток, таким образом, отстоят друг от друга на значительном расстоянии - 10-15 мкм. Снаружи на поверхностной мембране имеются редкие небольшие микровиллиподобные выросты. Непосредственно под ней располагаются многочисленные вакуоли, содержащие некоторое количество осмиофильного материала. Проксимальная часть каждой клетки дорсального слоя суженная, цилиндрическая, как бы свисает внутрь тела трихоплакса. Она содержит ядро и все основные клеточные органеллы, в том числе митохондрии и диктиосомы.

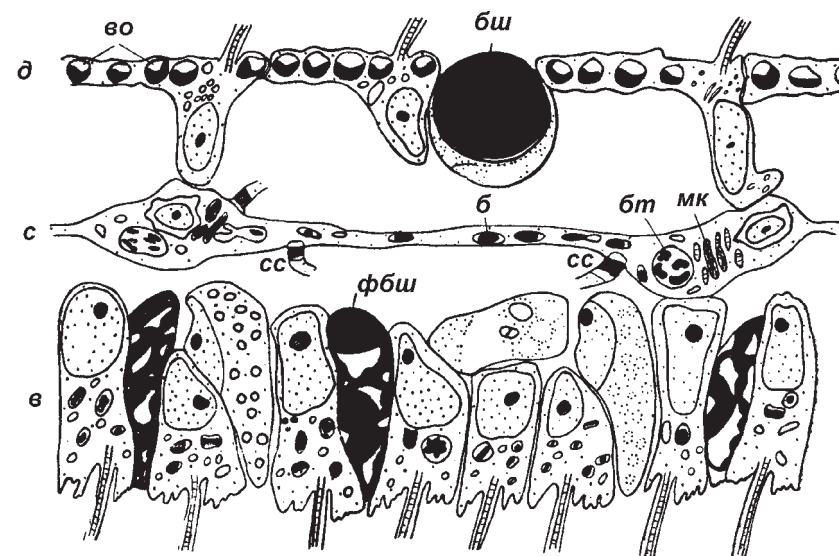


Рис. 4. Схема поперечного разреза через пластинку тела *Trichoplax adhaerens* (по: Серавин, Герасимова, 1988). б - эндоцитобионтные бактерии, бт - бурое тело, бш - "блестящий шар", в - вентральный слой клеток, во - вакуоли с осмиофильным содержимым, д - дорсальный слой клеток, мк - митохондриальный комплекс, сс - срединный слой клеток, сс - межклеточный контакт отростков срединных клеток, фбш - формирующийся "блестящий шар".

В дорсальном эпителии всегда имеются «блестящие шары» (рефрактивные тела). Время от времени они выталкиваются наружу, во внешнюю среду. Природа и происхождение этих образований пока остается неизвестной. Цитохимически показано, что они содержат липиды. Весьма крупные «блестящие шары» выходят вовне, раздвигая клетки дорсального эпителия.

Клетки вентрального эпителия - узкие, цилиндрические, поэтому основания их жгутиков сближены по сравнению с клетками дорсального слоя и располагаются на расстоянии

0,5-1 мкм друг от друга. В цитоплазме содержится большое количество пиноцитозных вакуолей, а также небольших вакуолей, которые могут открываться наружу, выделяя пищеварительные ферменты. Имеются и достаточно крупные конкрементные вакуоли (с кристаллическим содержанием), а вот фагосомы отсутствуют. В дистальной части клеток вентрального эпителия имеется хорошо развитая сеть актиновых филаментов, образующих пучки. Наружная поверхность клеток несет расположенные гребневидными рядами цитоплазматические выросты, которые горизонтальными перемычками могут быть связаны друг с другом, так что образуется общая губкообразная пористая система (Grell, Benwutz, 1981; Grell, Ruthmann, 1991). Продольные срезы через эти гребни раньше принимали за микровилли, которые на самом деле здесь отсутствуют.

В составе вентрального эпителия присутствуют безжгутиковые секреторные клетки, секрет которых принимает участие во внеорганизменном пищеварении трихоплакса. Реже в вентральном слое встречаются округлые осмиофильные структуры, которые нередко считают за остатки дегенерирующих клеток. Правда, Грель и Рутман (Grell, Ruthmann, 1991) подчеркивают, что природа этих образований еще не установлена. Л.Н. Сервин и З.П. Герасимова (1988) предполагают, что это формирующиеся «блестящие шары», которые в некотором количестве имеются и в вентральном эпителии.

В своей дистальной части клетки вентрального (как и дорсального) эпителия соединены друг с другом обычными десмосомами (belt desmosomes). Иных клеточных контактов здесь не обнаружено. Более проксимально между мембранами клеток может располагаться материал незначительной электронной плотности. Причем он часто прерывается, а нередко и вообще отсутствует, так что в этом случае поверхностные мембраны соседних клеток просто лежат параллельно друг другу, разделенные светлым промежутком. Проксимальные части клеток вентрального эпителия вообще ничем не соединены и могут отстоять друг от друга в разных

участках на различное расстояние. Создается впечатление, и как мы увидим далее вполне справедливое, что окружающая трихоплакса жидкость довольно легко может проникать внутрь его тела.

Никакой базальной пластинки ни у дорсального, ни у вентрального эпителия нет, что, как известно, не характерно для типичных Metazoa (Беклемишев, 1952).

Клетки дорсального и вентрального эпителиев имеют диплоидные ядра ($2n = 12$) (Ruthmann, 1977). Установлено, что ядра содержат всего по 0,08 пг ДНК, это всего в 10 раз больше, чем у *Escherichia coli* и значительно меньше, чем в диплоидных клетках *Spongia* (Ruthmann, Wenderoth, 1975). Эти данные подтверждают чрезвычайную эволюционную примитивность трихоплакса.

Особое строение имеет и жгутиковый аппарат клеток *T. adhaerens* (рис. 5). Аксома жгутика содержит типичный набор микротрубочек - 9+2. Основание ундулоподии погружено в специальное углубление на апикальной поверхности клетки. Стенки этого углубления поддерживаются продольными электронноплотными стержнями, количество которых, согласно данным Рутман и др. (Ruthmann et al., 1986), составляет 22-24. Переходная зона длинного типа с отчетливой поперечной электронноплотной пластинкой. Что касается деталей строения корешкового аппарата жгутиков, то в этом вопросе у разных авторов (Иванов и др., 1982; Ruthmann et al., 1986; Grell, Ruthmann, 1991) имеются определенные расхождения. В первую очередь это касается количества исчерченных корешков: согласно Рутман и др. (Ruthmann et al., 1986; Grell, Ruthmann, 1991) их всегда три, тогда как по Иванову и др. (1982) у клеток вентрального эпителия их два и только один у дорсальных клеток, или оба они вообще отсутствуют. По нашим собственным данным (Гудков, Сервин, неопubl.), у всех жгутиковых клеток трихоплакса от основания базального тела отходят два поперечно-исчерченных корешка (рис. 5). Один, очень длинный, направлен вдоль аксиальной оси жгутика и идет в глубь цитоплазмы клетки. Другой конусовидный, относи-

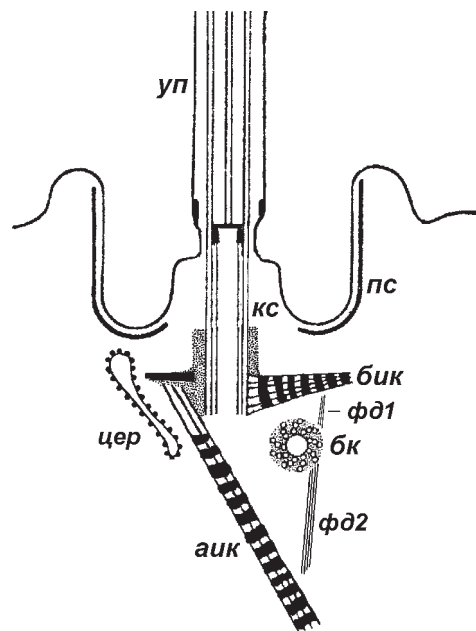


Рис. 5. Схема строения базального аппарата жгутика *Trichoplax adhaerens* (по: Иванов и др., 1982, исправлено и дополнено). аик - аксиальный исчерченный корешок, бк - безжгутиковая кинетосома, бик - боковой исчерченный корешок, кс - кинетосома, пс - электронноплотные стержни, уп - ундулиподия, фд1 и фд2 - фибриллярные дериваты безжгутиковой кинетосомы, цер - цистерна шероховатого эндоплазматического ретикулюма.

тельно короткий, отходит вбок от кинетосомы и располагается вдоль поверхности клетки. Симметрично напротив него с противоположной стороны кинетосомы также присутствует сгущение электронноплотного материала, имеющего фибриллярную организацию, однако без поперечной исчерченности. Вблизи, но несколько ниже основания базального тела жгутика под прямым углом к нему лежит безжгутиковая центриоль, располагающаяся всегда со стороны конусовидного исчерченного корешка. От нее

отходят два фибриллярных деривата: один короткий, связывающий ее с конусовидным исчерченным корешком базального тела, а другой длинный, направленный в противоположную сторону. Последний, по данным Рутман и др. (Ruthmann et al., 1986; Grell, Ruthmann, 1991), представляет собой пучок микротрубочек. Непременным компонентом, ассоциированным с кинетидой, является уплощенная цистерна шероховатого эндоплазматического ретикулюма (рис. 5).

Подобное строение жгутикового аппарата кроме *T. adhaerens* не встречается ни у каких других из изученных к настоящему времени ресничных и жгутиковых клеток различных Metazoa.

Клетки срединного слоя также не имеют аналогов среди других Metazoa. Как пишут Грель и Рутман (Grell, Ruthmann, 1991), фибриллярные клетки имеют звездчатую форму, поскольку соединены друг с другом и клетками дорсального и вентрального эпителия длинными отростками, образуя внутри трихоплакса своего рода трехмерную сеть. Пустые пространства ее заполнены жидкостью, которая по своему составу близка к морской воде (Ах, 1995; Seyd, Schierwater, 2002a, b). Не исключено, что окружающая жидкость и питательные вещества, образующиеся в результате внеорганизменного пищеварения, хотя бы частично, могут поступать внутрь трихоплакса в пространства между эпителиальными клетками. Иными словами, у *T. adhaerens* отсутствует экстрацеллюлярный матрикс, т.е. коллаген-протеогликан-гликопротеиновый комплекс, а между тем, многие исследователи считают, что этот комплекс присущ всем Metazoa. Его наличие говорит о монофилии данного царства (Morris, 1993; Müller, 1998). Отсутствие экстрацеллюлярного матрикса свидетельствует о чрезвычайной примитивности трихоплакса.

Исследования, проведенные на изолированных фибриллярных клетках, показали, что они легко образуют длинные псевдоподиальные выросты, укрепленные продольными микротрубочками (Ruthmann, 2000). Эти выросты могут

быстро и полностью сокращаться, по-видимому, с помощью имеющихся у них актомиозиновых комплексов. Еще ранее Бехрендт и Рутман (Behrendt, Ruthmann, 1986), применив модифицированные методы электронно-микроскопической фиксации, а также использовав антитела против актина и тубулина, смогли показать большое количество продольно ориентированных фибриллярных структур в срединных клетках трихоплакса и определить локализацию актина и тубулина в них. Под влиянием колхицина, разрушающего микротрубочки, фибриллярные клетки округляются. Бехрендт и Рутман пришли к выводу, что срединные клетки, своими отростками соединенные с клетками дорсального и вентрального эпителиев, обеспечивают изменение формы тела и метаболизирующее движение трихоплакса.

Установлено, что фибриллярные клетки не изолированы друг от друга, а объединены в единый синцитий, покрытый общей поверхностной мембраной (Thiemann, Ruthmann, 1989; Grell, Ruthmann, 1991; Seyd, Schierwater, 2002a, b). Выросты, соединяющие две соседние клетки, часто отделены друг от друга в месте соприкосновения тонким электронно-плотным диском, но и это совсем не обязательно.

В каждом цитоне - ядродержащем участке синцития, - присутствует тетраплоидное ядро ($2n = 24$, реже $2n = 22$). Митохондрии с пластинчатыми кристами тесно сближены друг с другом и могут образовывать компактные комплексы. Присутствуют крупные вакуоли чаще всего с неясным содержанием. Под световым микроскопом они имеют бурую или буровато-зеленую окраску. Поэтому Шульце (Schulze, 1883) назвал их бурыми телами. Из-за такой их окраски Бючли (Bütchli, 1884) предположил, что это симбиотические водоросли. По мнению А.В. Иванова (1973), данные образования являются пищеварительными вакуолями. Другие исследователи полагают, что бурые тела - это аутофагосомы (Behrendt, Ruthmann, 1986) или своеобразные почки накопления (Д.Л. Иванов и др., 1982).

Не исключена возможность, что бурые тела действительно могут осуществлять переваривание пищевых частиц, по-

павших в тело трихоплакса, о чем свидетельствуют ранее приведенные факты. Как уже говорилось, части жгутиконосцев или убитые теплом дрожжи, проникшие внутрь тела *T. adhaerens*, фагоцитируются фибриллярными клетками и попадают именно в бурые тела. Однако действительно ли эти объекты подвергаются перевариванию, до сих пор никто не исследовал. И это обязательно нужно сделать в будущем.

В фибриллярных клетках обнаружены бактериальные эндоцитобионты - палочковидные формы, лежащие по отдельности в индивидуальных вакуолях.

Обращают на себя внимание характерные для срединных клеток крупные везикулярные комплексы, состоящие из очень большого числа везикул и пузырьков различной формы и размеров, так что в целом такой комплекс выглядит как клубок перепутанных мембран (Grell, 1972). О функциях этих комплексов ничего не известно.

Следует отметить еще один факт, выявленный при электронно-микроскопических исследованиях *T. adhaerens*. Оказывается, валик (поясок), окаймляющий наружный край пластинчатого тела животного, состоит только из двух типов клеток - дорсальных и вентральных, тогда как фибриллярные здесь отсутствуют. Хотя краевые клетки имеют такое же строение, что и на остальной поверхности тела животного, их размеры заметно меньше. Добавим, что поясок легко окрашивается витальными красителями в тех концентрациях, которые не окрашивают остальные части тела трихоплакса.

Глава 7. ПОЛОВОЕ И БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Исследования Греля и его коллег показали, что *T. adhaerens* способен к половому размножению (Grell, Benwitz, 1981; Ruthmann et al., 1981; Grell, 1984; Grell, Ruthmann, 1991). Было установлено, что образование гоноцитов у этого животного обычно наблюдается в стареющих культурах, когда число особей становится большим. В этот период у части трихоплаксов начинаются дегенеративные изменения, в результате которых они теряют способность перемещаться и прикрепляться к субстрату. Ооциты формируются из клеток вентрального эпителия, обычно один ооцит на особь. Основные этапы оогенеза протекают, когда гоний переходит в полость тела, располагаясь рядом с фибриллярными клетками, которые становятся своеобразными трофоцитами. Они формируют специальные отростки. Ооциты, образуя псевдоподиальные выросты, «откусывают» и фагоцитируют участки этих отростков. При таком способе питания в ооплазму попадают бактериальные эндоцитобионты фибриллярных клеток. Постепенно ооцит увеличивается в размерах, достигая в диаметре до 120 мкм. В его ооплазме формируются желточные и кортикальные гранулы. Последние мельче, чем желточные, и более темные, к тому же они имеют поперечную исчерченность. Сначала кортикальные гранулы разбросаны по всей ооплазме. Однако когда ооцит достигает максимальных размеров, все они мигрируют в его кортикальный слой и принимают участие в образовании мембраны оплодотворения (fertilization membrane). Как и у других Metazoa, этот процесс сопровождается сокращением объема ооплазмы, что приводит к возникновению перивителлинового пространства. Так завершается формирование яйца.

В тех же условиях, при которых у *T. adhaerens* возникает и протекает оогенез, в полости некоторых особей образуется много маленьких (3,5-4 мкм) округлых безжгутиковых S-

клеток. Считается, что это спермии (Grell, Benwitz, 1981; Grell, Ruthmann, 1991). Они имеют крупную вакуоль, содержащую плотные темные включения. Возможно, что это акросома. Цитоплазма с ядром и митохондриями в основном сконцентрирована с одной стороны этой несколько вытянутой вакуоли. Происхождение спермиев точно не установлено. Вероятно, в их формировании играют роль фибриллярные клетки, поскольку они плотно окружают S-клетки в процессе их дифференцировки.

Когда материнский организм дегенерирует полностью, зрелое яйцо попадает в морскую воду. Как осуществляется оплодотворение - до сих пор неизвестно. Мало изучен и процесс дробления яйца. Установлено, что оно равномерное. Но в лабораторных условиях дробление нередко останавливается на двухклеточной стадии, и лишь иногда происходит формирование 32-64 бластомеров.

Микроспектрофотометрические исследования показали, что в ядрах яиц *T. adhaerens* присутствует необычайно высокое и изменчивое количество ДНК. Перед образованием мембраны оплодотворения ядро фрагментируется на несколько частей без всяких следов митоза. Учитывая эти факты, а также то, что дробление яйца очень быстро прекращается, можно думать, что в лабораторных условиях исследователи наблюдают недостаточно точную, а быть может, искаженную картину полового процесса и эмбриогенеза. Как все это протекает у *T. adhaerens* в естественных условиях, пока не установлено.

У трихоплакса имеются два типа бесполого размножения: путем деления тела на две части и благодаря отпочковыванию «бродяжек» (swammers) (Grell, 1971b, c, 1984; Иванов и др., 1980; Thiemann, Ruthmann, 1988, 1991; Grell, Ruthmann, 1991). В первом случае с помощью перетяжки тело изодиаметрической особи разделяется на две равные половинки. Процесс этот может продолжаться несколько часов; между расходящимися особями длительное время сохраняется тонкий многоклеточный мостик (рис. 3). Интервал между делениями весьма вариабелен и в зависимости от обсто-

ятельств составляет от одного до трех дней, а временами и больше (Окштейн, 1987; Pearse, 1989). У трихоплаксов, имеющих нитевидную форму тела, в результате деления образуются неравные по длине особи (Окштейн, 1987).

Впервые плавающих бродяжек, отпочковавшихся от *T. adhaerens*, обнаружил Счасны (Stiasny, 1903). Он решил, что они являются планулообразной стадией жизненного цикла этого животного. Наиболее обстоятельные сведения об этой форме бесполого размножения трихоплакса можно найти в работе Тиемана и Рутмана (Thiemann, Ruthmann, 1988). Бродяжки размером от 40 до 60 мкм отпочковываются на дорсальной стороне животного. Процесс их формирования длится около 24 часов. Тело зрелой бродяжки представляет собой сферу, имеющую внутреннюю полость, которая сообщается с внешней средой округлым отверстием. Полость эта выстлана клетками вентрального эпителия. Наружный слой бродяжки образован клетками дорсального эпителия. Как и у взрослого трихоплакса, между двумя этими слоями располагаются фибриллярные клетки. Плавают бродяжки с помощью жгутиков дорсального эпителия. Жгутики вентральных клеток тоже функционируют, так что морская вода в полости сферы все время движется и обновляется.

Интересно, что хотя у бродяжек есть четкая морфологическая полярность тела, определяемая наличием отверстия, ведущего во внутреннюю полость, по данным Д.Л. Иванова и др. (1980б), полярность при плавании в воде у них не проявляется, т.о. физиологически бродяжки не имеют выраженной продольной оси, или иными словами, функционально передний и задний концы у них отсутствуют.

Рано или поздно бродяжка оседает на субстрат и превращается в небольшого ползающего трихоплакса. Осуществляется это путем последовательного превращения сферы в уплощенный диск. Растягивание тела бродяжки по всем направлениям происходит, по-видимому, за счет увеличения числа клеток всех трех типов в зоне отверстия (Thiemann, Ruthmann, 1988). Бродяжка становится сначала чашевидной, затем С-образной, а позднее и плоской. Сферы

оседают на субстрат и превращаются ее в нормального трихоплакса примерно через неделю после начала их свободного плавания.

Тиеман и Рутман (Thiemann, Ruthmann, 1988) подчеркивают, что образование бродяжек происходит у *T. adhaerens* спорадически, и пока не известны факторы, его вызывающие. Исследователи отмечают, что на ранних стадиях формирования сферы наблюдаются некоторые изменения в структуре клеток, которые следует изучить детально. Так, клетки, выстилающие полость тела бродяжки, имеют необычно высокую электронную плотность цитоплазмы и первоначально лишены жгутиков.

Глава 8. ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ МОРФОГЕНЕЗЫ (РЕГЕНЕРАЦИЯ)

Показано, что в морской воде, лишенной ионов Са и Mg, происходит дисагрегация, т.е. распад тела *T. adhaerens* на отдельные клетки (Ruthmann, Terwelp, 1979). Помещенные в нормальную морскую воду, эти клетки начинают объединяться сначала в небольшие комочки неправильной формы. Позднее комочки сливаются друг с другом в более крупные агрегаты. В них все клетки - дорсальные, вентральные и фибриллярные - сначала перемешаны беспорядочно, но находятся в тесном контакте друг с другом. Затем начинается процесс движения и рассортировки клеток. В итоге они занимают присущие им в теле трихоплакса места. Для этого требуется около двух суток, и в результате формируется нормальное животное, которое начинает вести обычный для него образ жизни. Следовательно, *T. adhaerens* способен к полной регенерации своего организма после того, как тело его диссоциировано на отдельные клетки.

Учитывая только что сказанное, можно было бы заключить, что трихоплаксы обладают очень хорошей способностью регенерировать отрезанные участки тела. Однако эксперименты, выполненные Шварцем (Schwartz, 1984), показали, что это не совсем так. Он отрезал от тела трихоплакса весь краевой валик (поясок), который, как уже говорилось, лишен фибриллярных клеток. Оказалось, что обе части тела, изолированные таким образом друг от друга, не способны к регенерации и со временем погибают. Если у трихоплакса удалить только часть пояска, происходит полное его восстановление. Вообще при любых перерезках тела *T. adhaerens*, сделанных таким образом, чтобы у фрагментов оставались участки основной центральной массы клеток и клеток краевого валика, происходит полная регенерация животного.

Особая роль пояска была выявлена Шварцем (Schwartz, 1984) в опытах по трансплантации его фрагментов. Он проделывал в центральной части тела трихоплакса сквозное круглое отверстие и помещал в него участок краевого валика. В результате этот кусочек валика своим внутренним краем обрастал отверстие, образуя в теле животного замкнутый кольцевой поясок, который препятствовал зарастанию этого искусственного отверстия, и оно сохранялось у животного в течение всего времени наблюдения за ним.

Шварц (Schwartz, 1984) считал, что сам факт дифференциации центральных и маргинальных клеток в теле животного свидетельствует о наличии у *T. adhaerens* радиальной полярности. В сочетании с данными, полученными И.Л. Окшейном (1987), укрепляется идея о скрытом радиальном строении этого организма. Кроме того, в данном случае можно говорить о бициклической организации тела трихоплакса. Поскольку такая бициклическость отсутствует у других современных животных, следует вспомнить, что она была присуща давно вымершим представителям класса Cusozoa, некогда существовавшим в морях докембрийского времени - в венде (Федонкин, 1987). Это, по нашему мнению, серьезно свидетельствует в пользу первичной примитивности и древности *T. adhaerens*. В связи с этим вспомним о ряде других особенностей трихоплакса, говорящих об этом.

1. Тело состоит только из четырех типов клеток: дорсальных, вентральных (жгутиковых и секреторных) и срединных (фибриллярных).
2. Отсутствует передне-задняя ось тела.
3. Отсутствует экстрацеллюлярный матрикс.
4. Отсутствует базальная пластинка.
5. В ядрах содержится малое количество ДНК.
6. Уникально строение Нох-гена и его гомеодомена (о чем подробнее будет сказано далее). Неудивительно поэтому, как это будет показано в следующем разделе, что ряд исследователей связывает вопрос о происхождении первичных Placozoa с проблемой происхождения Metazoa. *T. adhaerens*, несомненно сохранил некоторые архаичные черты древних Animalia.

Глава 9. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Учитывая простоту и своеобразие организации *T. adhaerens*, Шульце уже в первой своей публикации (Schulze, 1883) отмечает, что это животное не сходно ни с губками, ни с кишечнополостными, ни с плоскими червями. Поэтому он считает, что трихоплакс, по-видимому, является самым примитивным Metazoa. Несомненно, это натолкнуло Бючли (Bütschli, 1884) на создание своей гипотезы Плакулы, в которой излагаются его новые взгляды на первые этапы происхождения Animalia. По мнению Бючли, протозойным предком многоклеточных животных послужила не плавающая шарообразная колония жгутиконосцев, как это утверждал в своей гипотезе Гастреи Геккель (Haeckel, 1874), а пластинчатая колония каких-то простейших. Вот, что Бючли пишет по этому поводу (Bütschli, 1884, с. 419): «Мне кажется, что двуслойное состояние возникло уже в колониях простейших, клетки которых располагались в одной плоскости рядом друг с другом в виде однослойной пластинки. Затем клетки разделились параллельно ее поверхности и образовалась двуслойная пластинка; сначала между слоями не было никакого различия. Мы хотим... присвоить этой двуслойной стадии название Placula». [Напомним, что по-гречески plaka означает пластинка]. Позднее один слой клеток стал обеспечивать движение Плакулы с помощью жгутиков, а другой - питание. Таким образом, формируется первичный metazoan с двумя дифференцированными слоями вегетативных клеток (рис. 6). В процессе эволюции края такого организма стали загибаться навстречу друг другу, постепенно образуя шар с незамкнутым отверстием на одном из полюсов. В результате этого двигательный слой оказался снаружи, тогда как питающий - внутри. Бючли (Bütschli, 1884) напоминает, что подобное выгибание, правда однослойной клеточной пластинки, приводящее к формиро-

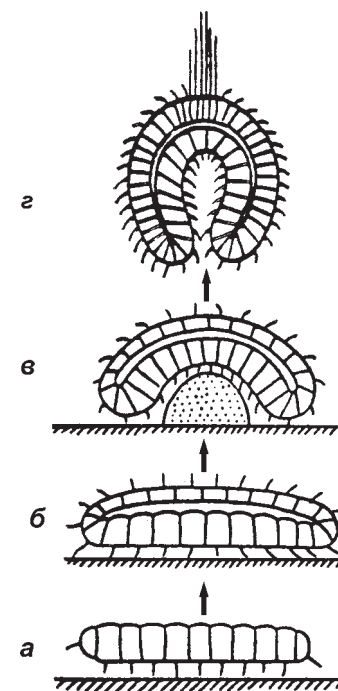


Рис. 6. Схема происхождения Metazoa (Bütschli, 1884) от однорядной многоклеточной колонии (а) через Плакулу (б) до Гастреи (г) (по: Малахов, 1990, изменено).

ванию шарообразной колонии, наблюдается при развитии колониальных зеленых водорослей из семейства Eudoriniidae. В своих построениях исследователь опирается также на тот факт, что у некоторых Metazoa (например, нематод рода *Camallanus*, олигохет рода *Lumbriculus*, моллюсков рода *Viviparus* и ряда асцидий) ранний зародыш имеет форму двуслойной пластинки. *T. adhaerens*, по мнению Бючли, несмотря на трехслойное строение тела, является плакулообразным организмом.

Учитывая удивительную простоту строения *T. adhaerens*, Делаж и Хероуард (Delage, Herouard, 1899) выделили его в

особый класс Mesenhymia и включили в тип Mesozoa, который в то время считали промежуточным таксоном между Protozoa и Metazoa.

Как уже говорилось, после публикации Крумбах (Krumbach, 1907) трихоплаксом перестали заниматься, поскольку все ведущие зоологи согласились с этим исследователем и перестали рассматривать *T. adhaerens* в качестве первично примитивного животного. Грель (Grell, 1971a, b, c, 1972, 1974) не только восстановил и обосновал исходную точку зрения Шульце, но и вслед за Бючли считал, что трихоплакс является плакулообразным организмом. Поэтому название типа Placozoa, который он создал для *T. adhaerens*, было дано им не случайно.

Мнение Греля разделяли не все зоологи. Так, А.В. Иванов в 1973 г. опубликовал статью под названием «*Trichoplax adhaerens* - фагоцителлообразное животное». В 1886 г. И.И. Мечников (Metschnikoff, 1886, цит. по: Мечников, 1950) изложил свою гипотезу Фагоцителлы, в которой он излагал свои оригинальные взгляды на происхождение Metazoa. Посмотрим, насколько *T. adhaerens* соответствует тому, чтобы считать его фагоцителлообразным животным. Можно выделить шесть основных признаков, которые, по мнению И.И. Мечникова, были характерны для гипотетической Фагоцителлы. 1. Форма тела шарообразная (или близкая к ней). 2. Единственный способ движения - плавание с помощью жгутиков поверхностного слоя клеток (кинобласта). 3. Кинобласт состоит из одинаковых по форме, строению и функциям клеток, несущих по одному жгутику. 4. Внутренний слой клеток (фагоцитобласт) состоит из недифференцированных свободноподвижных амебоидных клеток. 5. Единственный способ питания - фагоцитоз жгутиковыми клетками взвешенных в окружающей среде микроскопических пищевых объектов. 6. Отсутствует закрепленная клеточная дифференцировка - отсюда способность поверхностных жгутиковых клеток, захвативших пищу, принимать амебоидную форму и уходить в фагоцитобласт; клетки же фагоцитобласта могут выходить в поверхностный слой и формировать жгутики.

Как следует из ранее изложенных данных, все эти шесть признаков отсутствуют у *T. adhaerens*. Тело его представляет собой чрезвычайно тонкую пластинку. Трихоплакс не плавает, а ползает по субстрату, используя для этого два разных способа. Клетки поверхностного слоя дорсальной и вентральной сторон различаются по своему строению и функциям. Внутренний слой состоит не из изолированных подвижных клеток, а представляет собой синцитий. Поверхностные клетки тела трихоплакса (как дорсальные, так и вентральные) не способны к фагоцитозу и к уходу внутрь тела животного. Клетки синцития не могут обособляться и выходить в наружный слой. Следует, однако, напомнить, что И.И. Мечников (1950) полагал, что у эволюционно более поздних Фагоцителл поверхностные клетки уже не уходили в фагоцитобласт, а амебоидные клетки из последнего не выходили на поверхность, но могли протискивать свои псевдоподии наружу между поверхностными клетками и фагоцитировать съедобные объекты их окружающей среды, как это наблюдается, например, у ряда губок (Simpson, 1984). Тем не менее и такие процессы не свойственны для *T. adhaerens*.

Возникает вопрос, почему же А.В. Иванов (1973) пришел к идее о том, что трихоплакс - фагоцителлообразный организм. Он пишет (Иванов, 1973; с. 1128): «Шимкевич (1923, с.166) уже отметил выдающееся значение трихоплакса для обоснования концепции Мечникова следующими словами: "Гипотеза Мечникова опирается на два организма, как бы представляющих гипотетическую паренхимеллу. Один из этих организмов *Trichoplax adhaerens...*, а другой - *Treptoplax reptans...*". Мы можем добавить, что на той же странице 166 своей книги В.Шимкевич (1923) высказывается о природе трихоплакса еще более определенно: «*Trichoplax*, считаемый за типичную паренхимеллу...».

Свою гипотезу Паренхимеллы И.И. Мечников (1879, цит. по: Мечников, 1955) изложил еще до того, как Шульце (Schulze, 1883) открыл трихоплакса. Позднее он (Metschnikoff, 1886) переименовал ее в гипотезу Фагоцителлы. Именно в этой работе исследователь сообщает, что ему не

удалось выявить у *T. adhaerens* питание оформленными частицами, т.е. показать существование фагоцитоза. Поэтому на последующих страницах рассматриваемой работы, а именно там, где излагается гипотеза Фагоцителлы, И.И. Мечников ни разу не упоминает о трихоплаксе и в своей аргументации опирается на данные по колониальной флагеллате *Protospongia* и губкам. В другой своей работе «Лекции по сравнительной патологии воспаления», он (Мечников, 1892), излагая свою гипотезу, также не упоминает *T. adhaerens*. Иными словами, сам И.И. Мечников не считал трихоплакса ни Фагоцителлой, ни фагоцителлообразным организмом. Следует еще добавить, что ни в одной из своих публикаций он не упоминает о *Treptoplax reptans*.

В работе А.В. Иванова (1973) приводится изображение препарата поперечного среза через животное, которое он называет *Trichoplax* sp. По мнению автора, на этом рисунке можно видеть выселение вентральных клеток внутрь тела трихоплакса. Однако в действительности это не так. Такое впечатление может возникнуть в том случае, если толстый срез через фиксированное животное сделан не строго перпендикулярно плоскости тела, а под некоторым углом, что и имеет место в данном случае. Кроме того, конкрементные вакуоли вентральных клеток без каких-либо на то оснований были названы пищеварительными, т.е. образованными вследствие фагоцитоза. На этих основаниях автор принимает трихоплакса за Фагоцителлу и предлагает переименовать тип Placozoa в Phagocytellozoa и присвоить этому макротаксону еще более высокий таксономический ранг, чем тип.

Все имеющиеся факты однозначно свидетельствуют о том, что *T. adhaerens* никак не может считаться ни Фагоцителлой, ни фагоцителлообразным существом, что, как уже говорилось выше, полагал и сам И.И. Мечников. Мы подчеркиваем это еще раз потому, что в отечественной научной и учебной литературе, к сожалению, попрежнему доминируют взгляды А.В. Иванова (Догель, 1981; Малахов, 1990; Шарова, 2002).

В 1976 г. была выдвинута еще одна гипотеза происхождения Metazoa (Bonik et al., 1976), которая получила название гипотезы Галлертоида. «Gallert» в переводе с немецкого означает «желатина», «студень». Поэтому, в принципе, можно говорить о гипотезе Желатиноида или Студеноида, однако мы сохраним немецкий термин.

Галлертоид - гипотетический первичный Metazoa, возникший в процессе эволюции из планктонной шарообразной колонии жгутиконосцев, внутри которой имеются амебодные клетки. У Галлертоида, устроенного таким же образом, появился студенистый экстрацеллюлярный матрикс. Такой гипотетический организм предлагается рассматривать в качестве предка всех остальных Metazoa. Позднее эта гипотеза была развита и несколько модифицирована одним из ее создателей (Grasshoff, 1993). Описанный выше гипотетический организм был назван ранним Галлертоидом, от которого независимо произошли два других гипотетических животных - Плакулоид и поздний Галлертоид. Последний сохраняет шарообразную или овальную форму, но его клетки, находящиеся под поверхностным эпителиообразным слоем, соединяются длинными псевдоподиеподобными выростами, формируя трехмерную сеть - соединительную ткань. Все пространство между клетками этой сети заполнено экстрацеллюлярным матриксом. Поздний Галлертоид дал начало Spongia, Cnidaria и Stenophora. Плакулоид перешел к бентосному образу жизни. Тело его стало более плоским, однако его внутренние клетки остались амебодными и свободно перемещались в студенистом экстрацеллюлярном матриксе. По мнению Грассгофа, плакулоид дал начало древним Placozoa и, вероятно, предкам животных венда.

Возможный эволюционный путь преобразования раннего Галлертоида в трихоплакса подробно рассмотрен в работах Сайда и Шьеруотера (Syed, Schierwater, 2002a, b). Они назвали свою гипотезу галлертоид-плакулоидной моделью. Согласно ей планктонный галлертоидный предок Placozoa перешел к обитанию в бентосе, поскольку стал питаться детритом. Поздний Плакулоид имел уплощенное тело. Внутри

от содержал амeboидные клетки и экстрацеллюлярный матрикс. Такой организм, как считал и Грассгоф (Grasshoff, 1993), возможно, дал начало дисковидным формам вендского периода, а также от него произошли первичные Placozoa. Они сохранили экстрацеллюлярный матрикс и амeboидные клетки, которые, поскольку тело ползающего по субстрату животного стало очень плоским, располагались в один тонкий слой. Позднее в процессе эволюции Placozoa они объединились в единый синцитий. Затем возникла морфологическая и функциональная дифференцировка клеток дорсального и вентрального слоев. Наконец, произошла редукция экстрацеллюлярного матрикса. Так сформировался *T. adhaerens*, который приобрел способность размножаться с помощью бродяжек.

Следует отметить, что ни один из рассматриваемых этапов эволюции Галлертоида, начиная от колонии жгутиковых протистов и кончая гипотетическими представителями Placozoa не имеют каких-либо аналогий в строении современных животных (или их эмбрионов). Так, не известны колониальные жгутиконосцы, которые содержали бы внутри амeboидные клетки. Никем не описаны метазои (или их эмбрионы), хотя бы частично похожие по своему строению на Галлертоид, Плакулоид или первичные Placozoa. То есть рассматриваемые гипотезы являются сугубо умозрительными. Быть может поэтому они не получили достаточно широкого распространения и признания зоологов. Тем не менее высказанное авторами галлертоид-плакулоидной модели (Syed, Schierwater, 2002a, b) предположение о том, что Placozoa, возможно, являются группой, родственной «Vendobionta» - дисковидным беспозвоночным эдиакарского периода, находит свое подтверждение в данных экспериментальной работы Шварца (Schwartz, 1984), о которой мы говорили ранее, и свидетельствующей о том, что тело *T. adhaerens* по своей природе является бициклическим.

Несмотря на то, что некоторые зоологи время от времени высказывают сомнения в том, что Placozoa являются первично

примитивными, а произошли путем редукции (или неотении) личинок каких-то низших беспозвоночных, например, Spongia (Salvini-Plawen, 1978; Nielsen, 1985; Медников, 1985; Владыченская и др., 1995), большинство исследователей в настоящее время помещают *T. adhaerens* в самом основании филогенетического дерева. Бруска и Бруска (Brusca, Brusca, 1990) первоначально даже считали, что трихоплакс, хотя и многоклеточное животное, но еще не Metazoa. Правда, позднее эти авторы (Brusca, Brusca, 2002) несколько модифицировали свои взгляды, полагая что *T. adhaerens* - доживший до наших дней потомок ранних прометазоев, и наряду с Orthonectida и Rombozoa имеющий мезозойный, т.е. промежуточный между Protozoa и Metazoa уровень организации.

В.В. Малахов (1990) предложил разделить царство Metazoa на два подцарства: Prometazoa и Eumetazoa. В состав первого помещены такие типы как Placozoa и Spongia, а также Orthonectida и Dicyemida. Представители этих типов характеризуются рядом общих признаков: нет настоящих зародышевых листков, отсутствуют рот, кишечник, нервная система и мускулатура. Не совсем ясно, почему для названия в этом случае был употреблен термин «Prometazoa», поскольку приставка «pro» в греческом языке означает «вместо» или «перед». Т.е. «Prometazoa» - это существа, возникшие до Metazoa. Очевидно, более правильно было бы назвать такое подцарство «Protometazoa», что означало бы первичные, примитивные Metazoa (греч. proto - первичный). Однако сейчас важен тот факт, что в этой классификации трихоплаксу отводится соответствующее место внизу филогенетического дерева.

Переходя к рассмотрению имеющихся в настоящее время молекулярно-биологических данных, показывающих положение и филогенетические связи *T. adhaerens*, сразу же отметим, что и здесь мы встречаем весьма противоречивые факты. В большей части работ, посвященных этому вопросу, выясняются родственные связи трихоплакса на основе результатов секвенирования 18S рРНК или соответствующих генов. По данным ряда авторов (Siddall et al., 1995;

Владыченская и др., 1995; Collins, 1998; Алешин, Петров, 2002; и др.), *T. adhaerens* произошел от Cnidaria (путем деградации их планул или, возможно, в результате неотении), тогда как Хайнелт и др. (Hanelt et al., 1996) заключают, что эти организмы являются сестринскими группами; также считает и Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 2003a, b). По данным Борцеллини и др. (Borchiellini et al., 2001), Placozoa вместе со Spongia произошли непосредственно от каких-то простейших. Согласно другим авторам (Pawlowski et al., 1996), *T. adhaerens* возник независимо от книдарий и раньше их.

Результаты исследований, в которых авторы использовали частичное секвенирование 28S рРНК *T. adhaerens*, вкратце таковы. По мнению одних (Lafay et al., 1992), трихоплакс произошел от Spongia или раньше, тогда как по мнению других (Christinsen et al., 1991) - трихоплакс и Spongia сестринские группы. Одорико и Миллер (Odorico, Miller, 1997) утверждают, что между Placozoa и Cnidaria нет близкой связи и *T. adhaerens* является сестринской группой Ctenophora.

Как известно, гомеозисные гены в процессе онтогенеза животных определяют порядок формирования и расположения тканей и органов в трех плоскостях тела животного. Нох гены ответственны за расположение тканей и органов вдоль переднезадней оси тела. Было найдено (Schierwater, Kuhn, 1998), что у *T. adhaerens* имеется один Нох ген. Более поздние исследования подтвердили это (Kuhn et al., 1999; Gauchat et al., 2000; Schierwater, De Salle, 2001; Schierwater et al., 2002). Были установлены и некоторые особенности организации Нох молекулы и его белкового производного (гомеодомена) Трох-2. Ген этот оказался меньшего размера, чем у других животных, а Трох-2 по аминокислотной последовательности представляет собой генетическую химеру, которая совмещает в себе признаки гомеодоменов, являющихся производными от разных семейств Нох генов. Эти данные трактуются как свидетельствующие в пользу первичной примитивности трихоплакса (Schierwater, Kuhn, 1998; Syed, Schierwater, 2002a, b).

В 2003 г. вышла в свет публикация под названием «Placozoa не происходят от книдарий: свидетельства молекулярной морфологии» (Ender, Schierwater, 2003). В ней показано, что у всех исследованных представителей разных классов Cnidaria митохондриальная ДНК представляет собой линейные молекулы, тогда как у *T. adhaerens* она циклическая. Кроме того, было установлено, что морфология митохондриальной рРНК у *T. adhaerens* совсем иная, чем у книдарий: они существенно отличаются друг от друга по размещению стеблевых участков и петель, с ними связанных. Все это позволило авторам сделать заключение о том, что трихоплакс не связан родством с книдариями и не мог произойти от представителей этой группы животных.

По всей видимости, следует согласиться с тем мнением, обоснованным на различных молекулярно-биологических и морфологических данных, что только Spongia и Placozoa могут считаться наиболее примитивными из всех ныне существующих беспозвоночных и предтечами остальных, более сложно устроенных таксонов Metazoa (см.: Syed, Schierwater, 2002b). Возникает вопрос, в чем же причина существования такого разнообразия молекулярно-биологических данных. Разные исследователи, анализируя сложившуюся ситуацию, объясняют ее по-разному. Мы укажем три возможные причины, опираясь на ряд наиболее известных публикаций (Rothschild et al., 1986; Nielsen et al., 1989; Albrecht-Buehler, 1990; Марголис, 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). Во-первых, РНК неинформативна 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, ДНК или белка) все равно невозможно. Поэтому некоторые из цитированных авторов

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 другие сведения. Один из нас уже давно говорил об этом в своих работах (Серавин, 1990).

Очень важной, по нашему мнению, является первая из трех причин. Учитывая, что Metazoa произошли 700-1500 млн лет назад (Morris, 1993; Федонкин, 2000), становится понятно, почему трудно однозначно определить место на филогенетическом дереве Animalia такого примитивного организма, как *T. adhaerens*. По-видимому, правы те исследователи, которые связывают происхождение первичных Плазоа с проблемой происхождения самих Metazoa. Поэтому мы и перейдем далее к рассмотрению этой проблемы.

Здесь мы сразу сталкиваемся с такой трудностью: оказывается, до сих пор не существует четкого определения понятия Metazoa. Обычно утверждается, что это - многоклеточные животные. Именно такое определение мы найдем в «Биологическом энциклопедическом словаре» (Гиляров, 1986) или в учебниках «Зоология беспозвоночных» (Догель, 1981; Шарова, 2002). Однако хорошо известно, что и среди гетеротрофных Protozoa имеется немало многоклеточных организмов - например, колонии жгутиконосцев, псевдоплазмодии представителей классов Dictyostelia и Acrasea, - которые никакого отношения к Metazoa не имеют. М.А. Федонкин (1987) вполне справедливо говорит: «Продвижение к истокам многоклеточных животных сопряжено с решением ряда теоретических и практических задач. Прежде всего требуют доработки и разграничения сами понятия многоклеточности, метазойности и колониальности» (с. 158). Поэтому мы постараемся дать необходимые определения.

Как уже было сказано, понятие «многоклеточные животные» включает в себя, в частности, и понятие «многоклеточные колонии гетеротрофных простейших». Такие колонии простейших возникают чаще всего в результате нерасхож-

дения клеток после ряда последовательных делений. Поскольку считается, что в процессе онтогенеза организм метазоев формируется в результате многократных клеточных делений, большинство исследователей полагает, что эти животные возникли от колониальных простейших. Несколько позднее мы постараемся оспорить такую точку зрения, но даже если придерживаться ее, все равно остается открытым вопрос, чем же все-таки отличаются Metazoa от колоний Protozoa. Ответ прост: у метазоев имеется морфологическая и функциональная дифференцировка вегетативных клеток, а у колоний простейших она отсутствует. У *T. adhaerens* имеется 4 типа вегетативных клеток, различающихся по строению и функциям: дорсальные, два типа вентральных (жгутиковые и секреторные), а также фибриллярные клетки, объединенные в синцитий и, соответственно, он является представителем царства Metazoa. Впрочем, и предложенное выше определение Metazoa, как будет показано далее, нуждается в некоторых дополнениях.

Чтобы окончательно разобраться в этом, следует, хотя бы вкратце, рассмотреть проблему происхождения Metazoa. Уиллмер (Willmer, 1994) сделал обзор основных гипотез, посвященных этому вопросу. Он пришел к выводу, что разные авторы выдвигают, по сути, три основных способа возникновения Metazoa. Одни полагают, что предками Metazoa являются жгутиконосцы, способные образовывать колонии. Другие считают, что метазои произошли от тех видов амeboидных организмов, которые способны, сплываясь вместе, формировать единый сложный организм. Наконец, третьи считают, что Metazoa сформировались из многоядерных инфузорий путем целлюляризации, т.е. вследствие их расчленения (без обособления) на ряд различающихся соматических клеток. Гипотезы последнего рода не нашли подтверждения ни при электронно-микроскопических, ни при молекулярно-биологических исследованиях и ныне оставлены.

То, что протозойные предки Metazoa обладали жгутиками ныне ни у кого не вызывает сомнения и не только потому,

что спермии многих животных обладают ими, но и потому, что они всегда есть у клеток низших метазоев (Plасozoa, Spongia, Cnidaria). Появляются жгутики и у зародышей многих Metazoa, обычно на стадии бластулы. В то же время, почему-то забытым оказалось, что еще Геккель (1909) считал, что отдаленным предком Metazoa был какой-то амебоид. Этим он объяснял амебоидное поведение ооцитов у разных метазоев, особенно низших. Подобного же мнения придерживались и некоторые другие исследователи (Lankester, 1873; Ежиков, 1939; Федотов, 1966). Мы (Серавин, Гудков, 2005), на основании тщательного анализа значительного количества эмбриологических исследований, смогли убедиться, что у многих Spongia, ряда Cnidaria, а также у Plасozoa ооциты обладают амебоидной активностью и даже способностью к фагоцитозу. У некоторых животных амебоидными свойствами обладают бластомеры дробящейся яйцеклетки. Впрочем, хорошо известно, что хоаноциты и археоциты губок и клетки гастродермы книдарий, а также амебоциты и лейкоциты всех животных, имеющих жидкую внутреннюю среду, образуют псевдоподии и с их помощью захватывают пищевые объекты. В процессе онтогенеза некоторых организмов бластомеры зародыша, по мере развития потерявшие способность к амебоидности, позднее, на стадии бластулы формируют жгутики, а затем на стадии гастролы, если она осуществляется путем иммиграции, редуцируют их и начинают двигаться амебоидным образом, а еще позднее, при формировании кишечника, эти клетки могут вновь образовывать жгутики. Многочисленные факты заставляют прийти к выводу, что как способность формировать ундулиподии, так и способность к амебоидной активности изначально заложены в генотипе Metazoa, т.е. получены ими от предковых форм протистов. Поэтому вполне логично предположить, что протозойными предками метазоев были какие-то амебофлагеллаты (Серавин, Гудков, 2005).

Каким образом такие одноклеточные организмы могли в процессе эволюции дать начало первичным Metazoa? Анализ

многочисленных фактов показывает, что многоклеточность у протистов может возникать неколонизальным путем (Серавин, Гудков, 2003). У многих одноклеточных животных на определенных этапах жизненного цикла наблюдается тенденция группироваться вблизи друг друга. Образование больших «сгущений» протистов осуществляется благодаря цитотаксису. В ряде случаев происходит не только сближение особей одного вида, но и прямой контакт их друг с другом, в результате чего формируются многоклеточные агрегаты. Формирование разного рода временных многоклеточных агрегатов, которые, спустя некоторое время, вновь распадаются на отдельные самостоятельные особи, встречается у представителей самых разных макротаксонов протистов - жгутиконосцев, амебофлагеллат, амёб и инфузорий (многочисленные примеры такого рода «контактного агрегативного поведения» подробно рассмотрены нами в специальной работе (Серавин, Гудков, 2003)). Однако в некоторых случаях, например, у таких амебоидных протистов, как представители классов Dictyostelia (тип Eumycetozoa) и Acrasea (тип Heterolobosea), формирование сложно устроенных многоклеточных агрегатов является обязательной стадией, одним из главных этапов жизненного цикла этих протистов (Olive, 1975; Новожилов, Гудков, 2000; Серавин, Гудков, 2003).

Рассмотрим вкратце жизненный цикл *Dictyostelium discoideum*. Из спор этого протиста выходят одиночные миксамебы, которые ползают и питаются независимо друг от друга. Рано или поздно они перестают фагоцитировать, уменьшаются в размерах и увеличивают синтез АТФ, а некоторые начинают выделять в окружающую среду цАМФ. Последние особи становятся центрами агрегации для остальных миксамеб, поскольку цАМФ является для них хемоаттрактантом. Многочисленные миксамебы устремляются к центрам агрегации, образуя хорошо заметные клеточные потоки в виде звездообразных многоклеточных комплексов. Затем из каждого такого комплекса формируется единый уплощенный многоклеточный организм -

псевдоплазмодий, способный у многих видов диктиостелид к медленному перемещению и обладающий рядом таксисов. Поступательное движение многоклеточного псевдоплазмодия осуществляется благодаря направленному и координированному перемещению внутри него клеточных масс (см.: Серавин, Гудков, 2003).

Отдельные миксамебы в псевдоплазмодии не питаются. В результате целого ряда исследований было установлено, что морфологически и функционально клетки делятся на два основных типа - предцистные (или предспорные, согласно микологической терминологии) и предножковые, хотя по своим биохимическим свойствам их можно разделить на несколько типов, каждый из которых имеет различную локализацию в теле псевдоплазмодия и по разному реагирует на морфогенетические сигналы (см.: Новожилов, Гудков, 2000; Серавин, Гудков, 2003). После того, как псевдоплазмодий прекращает свое перемещение, он приобретает округлые очертания и превращается в цистоген (сороген). Предножковые клетки формируют стебелек, который по мере своего роста, поднимает вертикально над субстратом массу предспорных клеток, располагающихся на его дистальном конце (собственно, плодовое тело). Таким образом, вегетативные клетки в теле псевдоплазмодия диктиостелиума дифференцированы, по меньшей мере, на два основных типа. Поэтому псевдоплазмодии диктиостелид, обладающих такой клеточной дифференцировкой, было предложено называть диктиометазоонами (Серавин, Гудков, 2003).

В связи со сказанным интересно отметить, что такой же способ перемещения по субстрату, какой имеет место у псевдоплазмодиев диктиостелид, наблюдается и у современных *Spongia*. Как было установлено в ряде работ (Burton, 1949; Bond, Harris, 1988), самые различные виды губок в естественных и лабораторных условиях способны чрезвычайно медленно - от 1 до 2,8 мм в сутки - двигаться по субстрату. Это движение осуществляется благодаря амебоидному перемещению индивидуальных клеток и целых клеточных пластов, особенно в pedalных выростах тела.

Несмотря на все особенности организации диктиометазоонов, имеющиеся в настоящее время морфологические и молекулярно-биологические данные показывают, что *Dictyostelia* и *Metazoa* не связаны друг с другом филогенетически. Поэтому возникает необходимость несколько уточнить определение последних. *Metazoa* - многоклеточные животные, у которых морфофункциональная дифференцировка вегетативных клеток не связана напрямую с бесполом размножением и спорообразованием (цистообразованием) этих организмов. В соответствии с таким определением, представители *Dictyostelia* - не *Metazoa*. Естественно, что *Trichoplax adhaerens* в этом случае является типичным метазооном, а не промежуточной формой между *Protozoa* и *Metazoa*.

Наконец, в заключение, следует упомянуть еще ряд фактов. Хорошо известно, что у целого ряда низших *Metazoa* (*Spongia*, *Placozoa*, *Cnidaria*) наблюдается способность клеток диссоциированных тканей и даже целых организмов к агрегации (реагрегации) на основе цитотаксиса, ведущей к полной самосборке исходной организации тканей и организмов (см.: Серавин, Гудков, 2005). То есть способность вегетативных клеток низших метазоов к контактному агрегативному поведению заложена в них генетически. Даже у некоторых высших животных такая способность сохраняется, хотя и присуща клеткам не всех тканей.

В настоящее время есть все основания полагать, что протисты, от которых произошли первичные *Metazoa* (то есть настоящие *Prometazoa* в нашем понимании), давно вымерли. Тем не менее мы с достаточно большой долей уверенности можем считать, что это были какие-то амебофлагеллаты (т.е. протисты, в природе которых заложена программа трансформации из одного типа клеточной организации в другой и обратно), обладавшие способностью к контактному агрегативному поведению, приводящему к формированию временных, но довольно сложно организованных многоклеточных агрегатов; последние имели уплощенное тело и двигались благодаря координированному амебоидному перемещению отдельных клеток, а также, возможно, и при помощи работы жгутиков. Как было

показано, некоторые особенности такого гипотетического протиста сохраняются у клеток многих современных организмов. В процессе эволюции у потомков этих Prometazoa произошла стабилизация многоклеточного состояния, а также наружного и внутреннего клеточных комплексов, в результате чего и возникли Archeometazoa - первичные, древние метазои.

Питание археометазоев осуществлялось так же, как у поздней Фагоцителлы (такое питание, кстати, сохранилось у современных Spongia). Они ползали по субстрату благодаря работе жгутиков нижнего (вентрального) слоя клеток. Размножались Archeometazoa, по-видимому, как половым, так и бесполом путем. В последнем случае происходило деление организма на две части или осуществлялось почкование. Маленькие почки могли плавать в воде с помощью жгутиков.

В ходе дальнейшей эволюции внутренние клетки превратились у одних видов Archeometazoa в паренхиму, у других - в мезенхиму. Однако к появлению Placozoa, по-видимому, вел несколько особый эволюционный путь. На этом пути типичные археометазои перешли от питания с помощью фагоцитоза и внутриклеточного пищеварения к внеорганизменному пищеварению с помощью выделяемых вовне клетками нижнего («брюшного») слоя ферментов. В связи с этим возникли серьезные функциональные и морфологические изменения, в результате которых клетки вентрального эпителия стали существенно отличаться от клеток дорсального эпителия. Возник организм, который можно назвать Proplacozoa.

В связи со сказанным было интересно выяснить, встречаются ли среди каких-нибудь современных низших беспозвоночных случаи перехода к использованию внеорганизменного пищеварения. Оказалось, что примером могут служить некоторые сцифоидные медузы. Так, у *Cyanea capillata* переваривание захваченной добычи происходит не внутри тела, не в желудке, а за счет пищеварительных ферментов, выделяемых вовне эпителиальными клетками рото-

вых лопастей (Серавин, 1991). Когда размеры пищевого объекта невелики, то лопасть охватывает его и формирует временную пищеварительную камеру. Такое наблюдается и у некоторых других Scyphozoa. Т.е. внеорганизменное пищеварение может возникать независимо у разных низших беспозвоночных.

В ходе дальнейшей эволюции Proplacozoa дают начало Protoplacozoa. Их тело становится еще более плоским, потому что внутренние амебоидные клетки потеряли подвижность и сформировали однорядный слой. Вытянутые псевдоподии трансформировались в сократимые отростки, которыми они соединяются друг с другом, а также с клетками дорсального и вентрального эпителиев. За счет сократимости отростков клеток срединного слоя Protoplacozoa приобретают способность к метаболизирующему (амебоподобному, как его традиционно называют) движению. Собственно, до появления современных Placozoa остался, практически, один шаг. Внутренние (срединные или фибриллярные) клетки образовали единый синцитий, что позволило сделать метаболизирующее движение еще более энергичным. Кроме того, краевая зона (поясок) по некоторым своим свойствам стала отличаться от остального тела: она состояла не из трех, а всего из двух слоев клеток. Теперь поясок мог служить для аэрации «брюшной» стороны тела, а также обеспечивать контактное взаимодействие с другими особями при групповом поведении. Таким образом возникла характерная бициклическая организация, быть может, говорящая о какой-то степени родства с представителями класса Cyclozoa, которые существовали в морях венда.

Вернее всего, что в тип Placozoa в свое время входило большое число разных видов. Постепенно они вымирали и до нашего времени сохранился лишь единственный представитель этой группы древнейших Metazoa - *Trichoplax adhaerens*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешин В.В., Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милютин И.А., Петров Н.Б. 1995. Сравнение генов 18S рибосомной РНК в филогении беспозвоночных. Молек. биол. 29, 1408-1426.

Алешин В.В., Петров Н.Б. 2002. Молекулярные свидетельства регресса в эволюции многоклеточных животных. Журн. общ. биол. 63, 195-208.

Беклемишев В.Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Советская наука. 698с.

Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милютин И.А., Окштейн И.Л., Алешин В.В., Петров Н.Б. 1995. Положение типа Placozoa в системе многоклеточных животных по результатам сравнения последовательностей гена 18S рРНК. Докл. АН СССР. 344, 119-121.

Геккель Э. 1909. Естественная история миротворения. Общая теория происхождения видов. СПб.: Научная мысль. 384с.

Гиляров М.С. (Ред.). 1986. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия. 831с.

Догель В.А. 1981. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа. 606с.

Ежиков И.И. 1939. О типах развития многоклеточных из яйца. В кн.: Сборник памяти А.Н.Северцова. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, с. 261-80.

Иванов А.В. 1968. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука. 287с.

Иванов А.В. 1973. *Trichoplax adhaerens* - фагоцителлообразное животное. Зоол. журн. 52, 1117-1130.

Иванов Д.Л., Малахов В.В., Цетлин А.Б. 1980а. Новая находка примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. Зоол. журн. 59, 1735-1739.

Иванов Д.Л., Малахов В.В., Цетлин А.Б. 1980б. Тонкая морфология и ультраструктура примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. 1. Морфология взрослых

особей и бродяжек по данным растровой электронной микроскопии. Зоол. журн. 59, 1765-1767.

Иванов Д.Л., Малахов В.В., Прилепский Г.Б., Цетлин А.Б. 1982. Тонкая морфология и ультраструктура примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. 2. Ультраструктура взрослых особей. Зоол. журн. 61, 645-652.

Малахов В.В. 1990. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Из-во Моск. ун-та. 144с.

Малахов В.В., Незлин Л.П. 1983. Трихоплакс - живая модель происхождения многоклеточных. Природа. 3, 32-41.

Марголис Л.Б. 1991. Почему мы не понимаем живую клетку, или мифы молекулярной биологии. Природа. 3, 97-100.

Медников Б.М. 1985. Монофилия органического мира и эволюция экосистем. Журн. общ. биол. 46, 462-470.

Мечников И.И. (1879). 1955. Спонгиологические исследования. В кн.: Академическое собрание сочинений. Т. 3. М.: Госиздат мед. лит. с. 61-88.

Мечников И.И. 1892. Лекции по сравнительной патологии воспаления. СПб.: Изд. Л.Л.Риккера. 32с.

Мечников И.И. 1950. Эмбриологические исследования над медузами. В кн.: Избранные биологические произведения. М.: АН СССР, с. 271-472.

Мечников И.И. 1955. Сравнительно-эмбриологические исследования. III. О гастреле некоторых многоклеточных. В кн.: Академическое собрание сочинений. Т. 3. М.: Госиздат мед. лит., с. 104-24.

Новожилов Ю.К., Гудков А.В. 2000. Класс Eumycetozoa. В кн.: Протисты. Ч. 1. (Руководство по зоологии). СПб: Наука, с. 417-50.

Окштейн И.Л. 1987. К биологии *Trichoplax* sp. (Placozoa). Зоол. журн. 66, 339-347.

Серавин Л.Н. 1989. Особенности ориентировки беспозвоночных в пространстве. 4. Реакция переворачивания животных со спинной стороны на брюшную. Зоол. журн. 68, 18-28.

Серавин Л.Н. 1990. Взаимоотношение традиционной и молекулярно-биологической систематики эукариот. В кн.: Карпов С.А. Система протистов (2-е изд.). С.Петербург, Омск: Изд-во ОмГПУ, с. 10-18.

Серавин Л.Н. 1991. Роль ротовых лопастей в питании и пищеварении сцифоидной медузы *Cyanea capillata* (L.). Доклады АН СССР. 321, 1301-1303.

Серавин Л.Н., Герасимова З.П. 1998. Особенности тонкого строения трихоплакса *Trichoplax adhaerens*, питающегося на плотных растительных субстратах. Цитология. 30, 1188-1193.

Серавин Л.Н., Гудков А.В. 2003. Образование сложно устроенных организмов в результате контактного агрегативного поведения протистов. Зоол. журн. 82, 1155-1167.

Серавин Л.Н., Гудков А.В. 2005. Амебоидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa. Журн. общ. биол. 66, 212-223.

Серавин Л.Н., Фролов А.О. 1983. Метаболирующее движение как одна из форм клеточного движения. Цитология. 25, 1343-1352.

Федонкин М.А. 1987. Бескелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа. М.: Наука. 176с.

Федонкин М.А. 2000. Холодная заря животной жизни. Природа. 2, 3-11.

Федотов Д.М. 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука. 404с.

Шарова И.Х. 2002. Зоология беспозвоночных. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС. 592с.

Шимкевич В. 1923. Биологические основы зоологии. Т. 1. М., Петроград: Госиздат. 384с.

Albrecht-Buechler G. 1990. In defense of "nonmolecular" cell biology. Int. Rev. Cytol. 120, 191-241.

Anonimo. 1883. *Trichoplax adhaerens*. Kosmos, Dresden. 13, 317-320.

Ax P. 1955. Das System der Metazoa. Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. 226p.

Behrendt G., Ruthmann A. 1986. The cytoskeleton of the fiber cells of *Trichoplax adhaerens* (Placozoa). Zoomorphology. 106, 123-130.

Bond C., Harris A.K. 1988. Locomotion of sponges and its physical mechanism. J. Exp. Zool. 246, 271-284.

Bonik K., Grasshoff M., Gutmann W.F. 1976. Die Evolution der Tierkonstruktion. Natur und Museum. 106, 129-143.

Borchiellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J., Le Parco Y. 2001. Sponge paraphyly and the origin of the Metazoa. J. Evol. Biol. 14, 171-179.

Borojevic R. 1967. La ponte et le developpment de *Polymastia robusta* (Demosponges). Cahiers De Biologie Marine. 8, 1-6.

Brusca R.C., Brusca G.L. 1990. Invertebrates. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc.

Brusca R.C., Brusca G.L. 2002. Invertebrates (2nd ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc. Inc. 936p.

Burton M. 1949. Observations on the littoral sponges, including the supposed swarming of larvae, movement and coalescence of immature individuals, longevity and death. Proc. R. Soc. Lond. 118, 893-915.

Bütschli O. 1884. Bemerkungen zur Gastrea-Theorie. Morphol. Jahrb. 9, 415-427.

Cavalier-Smith T. 2003a. The excavate protozoan phyla Metamonada Grasse emend. (Anaeromonadea, Parabasalia, Carpediemonas, Eopharyngia) and Loukozooa emend. (Jakobea, Malawimonas): their evolutionary affinities and new higher taxa. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 53, 1741-1758.

Cavalier-Smith T. 2003b. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. Europ. J. Protistol. 39, 338-348.

Christen R., Ratto A., Baroin A., Perasso R., Grell K.G., Adoutte A. 1991. An analysis of the origin of metazoans, using comparisons of partial sequences of the 28S RNA, reveals an early emergence of triploblasts. EMBO J. 10, 499-503.

Collins A.G. 1998. Evaluating multiple alternative hypotheses of the origin of Bilateria: an analysis of 18S rRNA molecular evidence. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 95, 1558-1563.

- Delage J., Herouard E. 1899. Traite de Zoologie concrete II: Classe Mesenchymiens - Mesenchymia. Paris: Masson. 244p.
- Ender A., Schierwater B. 2003. Placozoa are not derived cnidarians: evidence from molecular morphology. *Mol. Biol. Evol.* 20, 130-134.
- Garbowski T. 1903. Morphogenetische Studien als Beitrag zur Metodologie zoologischer Forschung. Jena. 189S.
- Gauchat D., Mazet F., Berney C., Schummer M., Kreger S., Pawlowski J., Galliot B. 2000. Evolution of Antp-class genes and differential expression of *Hydra* Hox/paraHox genes in anterior patterning. *PNAS.* 97, 4493-4498.
- Germont A., Philippe H. 1999. Critical analysis of eukaryotic phylogeny: a case study based on the HSP70 family. *J. Eukar. Microbiol.* 46, 116-124.
- Graff L. 1891. Die Organization der Turbellaria Acoela. Leipzig: W. Engelmann. 90S.
- Grasse P.P. 1961. Traite de Zool. T. 4. Enbranchement des Mesozoaires. Generalites. Paris: Masson. 694p.
- Grasshoff M. 1993. Die Evolution der Tiere in neuer Darstellung. *Natur und Museum.* 123, 204-218.
- Grell K.G. 1971a. *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze und die Entstehung der Metazoen. *Naturwiss. Rundschau.* 24, 160-161.
- Grell K.G. 1971b. Embryonalentwicklung bei *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze. *Naturwissenschaften.* 58, 570.
- Grell K.G. 1971c. Über den Ursprung der Metazoen. *Mikrokosmos.* 60, 97-102.
- Grell K.G. 1972. Eibildung und Furchung von *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Placozoa). *Zeitschr. Morph. Tiere.* 73, 297-314.
- Grell K.G. 1973. *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze und die Entstehung der Metazoen. In: *Progress in Protozoology.* Clermont-Ferrand: Univ. de Clermont.
- Grell K.G. 1981. *Trichoplax adhaerens* and the origin of Metazoa. In: *Origine dei Grandi Phyla dei Metazoi.* Lincei: Convegno Int. 107-121.
- Grell K.G. 1983. Ein neues Kulturverfahren für *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze. *Naturforsch.* 38, 1072.

- Grell K.G. 1984. Reproduction of Placozoa. In: *Adv. Invertebrate reprod.* 3. Amsterdam e.a.: 541-546.
- Grell K.G., Benwitz G. 1971. Die Ultrastruktur von *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze. *Cytobiologie.* 4, 216-240.
- Grell K.G., Benwitz G. 1974a. Spezifische Verbindungsstrukturen der Faserzellen von *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze. *Z. Naturforsch.* 29, 790.
- Grell K.G., Benwitz G. 1974b. Elektronenmikroskopische Beobachtungen über das Wachstum der Eizelle und die Bildung "Befruchtungsmembran" von *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Placozoa). *Z. Morphol. Tiere.* 79, 295-310.
- Grell K.G., Benwitz G. 1981. Ergänzende Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Placozoa). *Zoomorphology.* 98, 47-67.
- Grell K.G., Ruthmann A. 1991. Placozoa. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates.* Vol. 2. Placozoa, Porifera, Cnidaria and Ctenophora. Wiley-Liss, Inc. 13-27.
- Haeckel E. 1874. Die Gastrea - Theorie die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jen. Z. Naturw.* 8, 1-55.
- Hanelt B., Van Schyndel, Adema C.M., Lewis L.A., Loker E.S. 1996. The phylogenetic position of *Rhopalura ophioconte* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis. *Mol. Biol. Evol.* 13, 1187-1191.
- Hasegawa M., Hashimoto T. 1993. Ribosomal RNA trees misleading? *Nature.* 361, 23.
- Howey R.L. 1998. A weird wee beastie: *Trichoplax adhaerens*. Internet resource: <http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/indexmag.html?http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artoct98/tricho.html>.
- Hyman L.H. 1940. *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora.* New York, London. 726c.
- Krumbach T. 1907. *Trichoplax*, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse. *Zool. Anz.* 31, 450-454.
- Kuhl W., Kuhl G. 1963. Bewegungsphysiologische Untersuchungen an *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze. *Zool. Anz. Suppl.* 26, 460-469.

Kuhl W., Kuhl G. 1966. Untersuchungen über das Bewegungsverhalten von *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Zeitranformation: Zeitranffung). Z. Morph. Okol. Tiere. 56, 417-435.

Kuhn K., Streit B., Schierwater B. 1999. Isolation of Hox genes from the scyphozoan *Cassiopeia xamachana*: implication for the early evolution of Hox genes. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.). 285, 63-75.

Lafay B., Boury-Esnault N., Vacelet J., Christen R. 1992. An analysis of partial 28S ribosomal RNA sequences suggests early radiations of sponges. BioSystems. 28, 139-151.

Lankester E.R. 1873. On the primitive call-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals. Ann. Mag. Nat. Hist. 11.

Mackie O. 1980. Epithelium. In: McGraw-Hill Encyclopedia of science and technology. New York: McGraw-Hill Comp. 121-122.

Metschnikoff E. 1886. Embriologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitive-Organe. Wien. 159S.

Monticelli F.S. 1893. *Treptoplax reptans* n. g. n. sp. Atti Reale Accad. Lincei Rend. (Ser. 5). 2, 39-40.

Monticelli F.S. 1896. Adelotacta zoologica. 2. *Treptoplax reptans* Mont. Mitteil Zool. Stat. Neapel. 12, 444-462.

Morris P.J. 1993. The developmental role of the extracellular matrix suggests a monophyletic origin of the kingdom Amalia. Evolution. 47, 152-165.

Morris S.C. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. Nature. 361, 219-225.

Müller W.E.G. 1998. Origin of Metazoa: sponges as living fossils. Naturwissen. 85, 11-25.

Neresheimer E. 1912. Mesozoen. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 6. Jena: Gustav Fischer., 817-829.

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. 243, 548-551.

Nielsen G. 1985. Animal evolution; interrelationships of the living phyla. Oxford: Oxford Univ. Press.

Noll F.C. 1890. Über das Leben niederer Seetiere. Ber. Senckenberg. Ges. Frankfurt. 85-87.

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. 264, 77-82.

Olive L.S. 1975. The mycetozoans. New York, San Francisco, London: Acad. Press. 293p.

Pawlowski J., Montoya-Burgos J.-J., Fahrni J.F., Wuest J., Zaninetti L. 1996. Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences. Mol. Biol. Evol. 13, 1128-1132.

Pears V.B. 1989. Growth and behavior of *Trichoplax adhaerens*. First record of the phylum Placozoa in Hawaii. Pacific Sci. 43, 117-121.

Philippe H., Adoutte A. 1996. How far can we trust the molecular phylogeny of protists? Verh. Dtsch. Zool. Ges. 89, 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. 17, 830-834.

Philippe H., Laurent J. 1998. How good are deep phylogenetic trees? Curr. Opin. Genet. Dev. 8, 616-623.

Rassat J., Ruthmann A. 1979. *Trichoplax adhaerens* F.E. Schulze (Placozoa) in the scanning electron microscope. Zoomorphologie. 93, 59-72.

Rodrigo A.G., Bergquist P.R., Bergquist A.G., Reeves R.A. 1994. Are sponges animals? An investigation into the vagaries of phylogenetic inference. In: Sponges in time and space. 47-58.

Rothschild L.J., Ragan M.A., Coleman A.W., Heywood P., Gerbi S.A. 1986. Are rRNA sequence comparisons the rosetta stone of phylogenetics? Cell. 47, 640.

Ruthmann A. 1977. Cell differentiation, DNA content and chromosomes of *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze. Cyto-biologie. 15, 58-64.

Ruthmann A. 1997. Placozoa. In: Spezielle Zoologie Teil: Einzeller und Wirbellose Tiere. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fisher Verlag.

Ruthmann A. 2000. Evolution und die Vielfalt des Lebens. Aachen: Shaker Verlag. 466p.

Ruthmann A., Behrendt G., Wahl R. 1986. The ventral epithelium of *Trichoplax adhaerens* (Placozoa): cytoskeletal structures, cell contacts and endocytosis. *Zoomorphology*. 106, 115-122.

Ruthmann A., Grell K.G., Benwitz G. 1981. DNA content and fragmentation of the egg nucleus of *Trichoplax adhaerens*. *Z. Naturforsch.* 36, 185-198.

Ruthmann A., Terwelp U. 1979. Disaggregation and reaggregation of cells of the primitive metazoan *Trichoplax adhaerens*. *Differentiation*. 13, 185-198.

Ruthmann A., Wenderoth H. 1975. Der DNA-Gehalt der Zellen bei dem primitiven Metazoen *Trichoplax adhaerens* F.E. Schulze. *Cytobiologie*. 10, 421-431.

Salvini-Plawen L. 1978. On the origin and evolution of the lower Metazoa. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.* 16, 40-88.

Schierwater B., De Salle R. 2001. Current problems with the zootype and early evolution of Hox genes. *Mol. Develop. Evol.* 201, 169-174.

Schierwater B., Dellaporta S., De Salle R. 2002. Is the evolution of Cnox 2 Hox/ParaHox genes multicolored and polygenalogical? *Mol. Phyl. Evol.* 24, 374-378.

Schierwater B., Kuhn K. 1998. Homology of Hox genes and the zootype concept in early metazoan evolution. *Mol. Phyl. Evol.* 9, 375-381.

Schubotz H. 1912. Its *Trichoplax* die umgewandelte Planula einer Hydromeduse? *Zool. Anz.* 19, 582-585.

Schulze F.E. 1883. *Trichoplax adhaerens*, nov. gen., nov. spec. *Zool. Anz.* 6, 92-97.

Schulze F.E. 1891. Über *Trichoplax adhaerens*. *Phys. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berl.* 1, 1-23.

Schulze F.E. 1914. Einige kritische Bemerkungen zu neueren Mitteilungen über *Trichoplax*. *Zool. Anz.* 64, 33-35.

Schwartz V. 1984. Das radiopolare Differenzierungsmuster bei *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Placozoa). *Zeitsch. Naturforsch.* 39, 818-832.

Siddall M.E., Martin D.S., Bidge D., Desser Sh.S., Cone D.K. 1995. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria. *J. Parasitol.* 81, 961-967.

Simpson T.L. 1984. The cell biology of sponges. N.Y.: Acad. Press. 328p.

Stiasny G. 1903. Einige histologische Details über *Trichoplax adhaerens*. *Z. Wiss. Zool.* 75, 430-436.

Syed T., Schierwater B. 2002a. *Trichoplax adhaerens*: discovered as a missing link, forgotten as a hydrozoan, re-discovered as a key to metazoan evolution. *Vie Milieu.* 52, 177-187.

Syed T., Schierwater B. 2002b. The evolution of the Placozoa: a new morphological model. *Senckenbergiana Lethaea.* 82, 315-324.

Thiemann M., Ruthmann A. 1988. *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Placozoa): the formation of swimmers. *Z. Naturforsch.* 43, 955-957.

Thiemann M., Ruthmann A. 1989. Microfilaments and microtubules in isolated fiber cells of *Trichoplax adhaerens* (Placozoa). *Zoomorphology.* 109, 89-96.

Thiemann M., Ruthmann A. 1991. Alternative models of asexual reproduction in *Trichoplax adhaerens* (Placozoa). *Zoomorphology.* 110, 165-174.

Wenderoth H. 1986. Transepithelial cytophagy by *Trichoplax adhaerens* F.E.Schulze (Placozoa) feeding on yeast. *Z. Naturforsch.* 41c, 343-347.

Willmer P. 1994. Invertebrate relationships: pattern in animal evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 397p.

Willmer P.G., Holland P.W.H. 1991. Modern approaches to metazoan relationships. *J. Zool. London.* 224, 689-694.

Wilmotte A., Herdman M. 2001. Phylogenetic relationships among the cyanobacteria based on 16S rRNA sequences. In: *Bergey's manual of systematic bacteriology* (2nd ed.). Vol. 1. New York: Springer-Verlag. 1474-1487.