

УДК 573

РЕПРОДУКТИВНЫЕ КРИТЕРИИ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ И ИСХОДНЫЕ СПОСОБЫ РЕПРОДУКЦИИ

© 2023 г. И. А. Гаврилов-Зимин^{1, 2, *}

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: coccids@gmail.com

Поступила в редакцию 12.06.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 29.06.2023 г.

Предлагаются и обсуждаются репродуктивные критерии многоклеточности. В соответствии с этими критериями, многоклеточность предлагается разделять на три варианта: 1) протонемный, наиболее примитивный, характерный для многоклеточных прокариот, большинства групп многоклеточных водорослей и гаметофитов некоторых высших споровых растений; 2) сифоносептальный, распространенный среди многоклеточных грибов, нескольких групп зеленых и желто-зеленых водорослей; 3) эмбриогенный, наиболее совершенный, присущий всем животным Metazoa, всем спорофитам и некоторым гаметофитам высших растений Embryophyta, харовым водорослям Charophyceae s.s., оогамным родам зеленых и бурых водорослей, некоторым родам красных водорослей. Помимо общеизвестного разделения способов размножения на бесполое и половое, предлагается разделять репродукцию многоклеточных организмов на моноцитную (возникновение нового организма из одной клетки половым или бесполом путем) и полицитную (фрагментация, продольное/поперечное деление, почкование на основе многих клеток тела материнского организма), поскольку два этих способа имеют разное эволюционное и онтогенетическое происхождение. Демонстрируется, что исходным способом оплодотворения яйцеклетки животных Metazoa, растений-эмбриофитов Embryophyta, большинства групп многоклеточных оогамных водорослей, оогамных и псевдооогамных многоклеточных грибов было внутреннее (в широком смысле) оплодотворение в (на) теле материнского организма. В связи с этим предполагается, что при половом процессе исходным способом формирования дочернего многоклеточного организма у животных было живорождение, а у растений-эмбриофитов и большинства групп оогамных многоклеточных водорослей – прораствание зиготы на теле материнского организма.

Ключевые слова: многоклеточность, гаметогенез, оогамета, спора, живорождение, эволюция, половое и бесполое размножение, полиэмбриония

DOI: 10.31857/S0042132423060042, EDN: CKDXRV

ВВЕДЕНИЕ

Возникновение многоклеточности в эволюции живых организмов остается одной из важнейших дискуссионных тем эволюционной биологии на протяжении полутора последних столетий. Основные гипотезы, объясняющие последовательную филогенетическую трансформацию колониальных протистов в первых подлинно многоклеточных существ, хорошо известны и многократно воспроизведены в специализированной научной и учебной литературе (Захваткин, 1949; Иванов, 1968; Иванова-Казас, 1995; Малахов и др., 2019; Zakhvatkin, 1956; Bonner, 1998; Grosberg, Strathmann, 2007; Mikhailov et al., 2009; Knoll, 2011; Heron et al., 2013; Niklas, Newman, 2013; Suga, Ruiz-Trillo, 2013; Umen, 2014; Coates et al., 2015; Colizzi

et al., 2020; Lamza, 2023). В этих гипотезах и сопутствующих им дискуссиях главное место отводится морфоанатомическим, онтогенетическим и молекулярным изменениям, без которых невозможен переход с примитивного одноклеточного уровня организации жизни на более высокий уровень. В то же время вопросу о том, какими конкретно способами могло осуществляться размножение и самовоспроизведение первых многоклеточных существ уделяется существенно меньше внимания, а некоторые важные аспекты вовсе упускаются из виду. Однако ясный ответ на этот вопрос необходим для понимания всего хода последующей эволюции репродуктивных систем. Кроме того, как будет продемонстрировано ниже, особенности репродукции можно рассматривать в качестве важнейших критериев самой многоклеточности.

Традиционное общеизвестное разделение способов репродукции на две большие группы — бесполое и половое — имеет почти универсальное значение, поскольку в той или иной мере применимо ко всем живым системам, за исключением лишь прокариотических организмов и вирусов. Во избежание путаницы необходимо сразу отметить, что бесполой и половой способы репродукции не всегда сопровождаются собственно размножением. Например, у высших растений (эмбриофитов), а также у большинства групп водорослей и грибов размножение происходит прежде всего при бесполом образовании спор, тогда как в результате полового процесса на одном материнском организме (обычно гаметофите) зачастую развивается лишь один дочерний организм (обычно спорофит), то есть увеличения численности особей при этом не происходит. Кроме того, половой процесс у прокариот и некоторых протистов вовсе не связан с размножением.

Существенная терминологическая путаница имеет место также при обсуждении различных вариантов партеногенеза — развития организма из гаметы без ее слияния с другой гаметой. В последние десятилетия в англоязычной литературе (Heesch et al., 2021) стало обыденным делом отношение партеногенеза к бесполому размножению (asexual reproduction). При таком подходе различие между бесполом и половым размножением ставится в зависимость от случайного события (слияния гамет), которое может не произойти в жизненном цикле отдельной особи по внешним причинам, не зависящим от ее строения, физиологии, образа жизни, таксономического и филогенетического положения. То есть классификация биологического явления (репродукции) ставится в данном случае в зависимость от случайных небиологических причин. Этот подход теоретически можно было бы оправдать гомологичностью и большим сходством развития неоплодотворенной гаметы и споры у многих примитивно организованных существ. Однако у всех высших растений, оогамных водорослей и всех животных гаметогенез обычно резко отличается от процессов бесполой репродукции и связан с пространственным и функциональным обособлением линии половых клеток от соматических. В этой связи более удобным представляется традиционный подход к пониманию партеногенеза как варианта полового размножения, поскольку партеногенетическое потомство возникает из крайне специализированной гаплоидной половой клетки — оогаметы, которая к тому же во многих случаях сливается для восстановления своей диплоидности с теми или иными другими продуктами гаметогенеза (например, с полярными тельцами). У растительных организмов собственно партеногенез следует, несомненно, отличать от других вариантов апомиксиса, при которых эмбрион возникает не из яйцеклет-

ки, а из других клеток зародышевого мешка — нуцеллуса или интегумента (Яковлев, 1981, с. 7–8; Системы репродукции, 2000, с. 142–218).

Кроме того, при рассмотрении способов репродукции многоклеточных организмов важно принять во внимание следующий аспект. Дочерний многоклеточный организм может возникать из единственной клетки материнского тела — споры, зиготы, гаплоидной гаметы, партеногенетической яйцеклетки с восстановленной диплоидностью или просто из отдельной соматической клетки, сохранившей тотипотентность (то есть способность производить разные типы дифференцированных клеток) — или же одновременно из многих материнских клеток при различных вариантах почкования, фрагментации, простого разделения тела на две или многие части. Сообразно этому критерию, репродукцию многоклеточных существ можно разделить на моноцитную и полицитную; второй термин лишь отчасти пересекается с понятием “вегетативное размножение”, поскольку в ботанической литературе вегетативным называют также простое митотическое деление одноклеточных водорослей (Белякова и др., 2006б) и различные случаи почкования на основе одной исходной меристематической клетки (Системы репродукции, 2000, с. 342). В разных смыслах упоминается вегетативное размножение и в зоологической литературе (Иванова-Казас, 1977). Более близок по смыслу к понятию “полицитное размножение” термин “бластогенез”, который противопоставляется эмбриогенезу (Иванова-Казас, 1977, с. 227) и соответствует полицитному почкованию. Как будет показано ниже, разделение способов репродукции на моноцитный и полицитный имеет не меньшее значение для понимания эволюции способов размножения и самовоспроизведения, чем критерий наличия/отсутствия слияния гамет.

При обсуждении тех или иных групп организмов я буду использовать широко распространенные в биологии, но зачастую по-разному понимаемые термины “архаичный” и “примитивный”. Под архаичностью я подразумеваю филогенетическую древность и сохранение у рецентных организмов исходных для соответствующей клады черт организации. Под примитивностью я понимаю простоту строения, независимо от ее первичности или же вторичного упрощения (например, в результате паразитизма).

В приведенном ниже анализе используются многочисленные таксономические названия организмов. Читателю, не имеющему серьезного собственного опыта таксономической работы, важно принять во внимание, что не существует какой-либо единой универсальной системы живой природы и универсального метода таксономических построений. По любой группе организмов в науч-

ной литературе представлены конкурирующие взгляды различных специалистов и научных школ на филогенез соответствующей группы и ее внутреннюю классификацию. При этом схемы и системы, опубликованные позднее по дате, отнюдь не обязательно являются более правильными или более аргументированными, нежели опубликованные ранее. В настоящей статье я не имею возможности обсуждать какие-либо частные аспекты филогенеза, идейную базу многочисленных классификационных схем, противоречия между эволюционной и кладистической систематикой, пригодность/непригодность различных компьютерно-молекулярных подходов и т.п. Исключительно для практического удобства мною используются названия таксонов водорослей, фигурирующие в базе данных AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>), поскольку эта база компилирует одновременно все номинальные таксоны водорослей (а также цианобактерий) и раскрывает соответствующую номенклатуру названий. Использование AlgaeBase не означает моего автоматического согласия со всеми реализованными в этой базе классификационными построениями. То же самое касается употребления названий высших таксонов гетеротрофных протистов и беспозвоночных животных, классификации которых весьма существенно разнятся в работах разных авторов, опубликованных в последние десятилетия. В целом я следую подходу, используемому в одном из самых известных современных руководств по зоологии беспозвоночных (Spezielle Zoologie, 2004; перевод на русский язык: Зоология..., 2008). В отличие от более поздних статей (Dunn et al., 2014), претендующих на реконструкцию филогенеза и построение общей классификации животных, это фундаментальное руководство отличается тем, что базируется преимущественно на легко проверяемых и хорошо изученных фенотипических признаках организмов. При использовании названий высших таксонов наземных растений (эмбриофитов) и грибов я ориентируюсь на многотомное издание "Ботаника", подготовленное коллективом сотрудников биологического факультета МГУ (Белякова и др., 2006а, 2006б; Тимонин, 2007; Тимонин, Филин, 2009; Тимонин и др., 2009).

РЕПРОДУКТИВНЫЕ КРИТЕРИИ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

Для дальнейших дискуссий необходимо ясно обозначить круг организмов, которые можно считать многоклеточными. К сожалению, грань между колониальностью одноклеточных простейших существ и примитивными формами многоклеточности понимается в научной литературе очень размыто. При расширительном подходе к этому вопросу (Grosberg, Strathmann, 2007) под многоклеточными организмами, помимо животных,

высших растений и ряда групп водорослей, понимаются некоторые группы слизевиков и грибов, а также отдельные группы прокариотических существ.

Кроме того, отсутствует четкое разделение разных типов многоклеточности. Обычно говорят лишь о простой (simple) и сложной (complex) многоклеточности (Knoll, 2011; Niklas, Newman, 2013), подразумевая под последней наличие дифференцированных клеток и тканей. Однако степень дифференцированности очень сильно варьирует от одной группы живых существ к другой (и даже между отдельными стадиями жизненного цикла одного и того же вида организмов) и демонстрирует многочисленные хаотичные переходы от более простого к более сложным вариантам и обратно. При расширительной трактовке различают также клональную и агрегативную многоклеточность (Grosberg, Strathmann, 2007; Coates et al., 2015; Lamża, 2023), подразумевая под последней образование клеточных скоплений из исходных свободно живущих одноклеточных существ. Такой подход представляется мне неудачным, поскольку не позволяет провести сколько-нибудь ясной границы между разнообразными колониальными прокариотами, протистами, слизевиками, колониальными грибами и водорослями с одной стороны, и многоклеточными представителями этих же самых групп с другой стороны. Я считаю логичным исходить из того, что унитарный многоклеточный организм, в отличие от колониального, облигатно развивается как многоклеточный и воспроизводит себя только после того, как достигнет многоклеточной вегетативной стадии онтогенеза. То есть жизненный цикл унитарного многоклеточного организма выглядит следующим образом (рис. 1). В таком цикле единственной одноклеточной (и одноядерной для эукариот) стадией остается не ведущая самостоятельного образа жизни (то есть питание, размножение) спора, гамета или зигота. Из споры, зиготы или партеногенетической гаметы облигатно вырастает многоклеточное вегетативное тело унитарного организма. Это первый репродуктивный критерий многоклеточности. Он позволяет избежать двусмысленности в понимании колониальности vs унитарной многоклеточности и адекватно оценивать эволюционные последствия перехода с одного уровня организации жизни на другой.

В частности, разнообразные варианты колоний у архей Archaea, миксобактерий Mixococcales и слизевиков Mucoromycota, Acrasiomycota даже в самых сложных случаях представляют собой лишь вторичные скопления однородных по своему строению самостоятельных клеток или же многоядерные плазмодии, псевдоплазмодии и т.п. Из спор и/или зигот этих организмов образуются дочерние независимые одноклеточные организмы, которые затем собираются в новую колонию, или

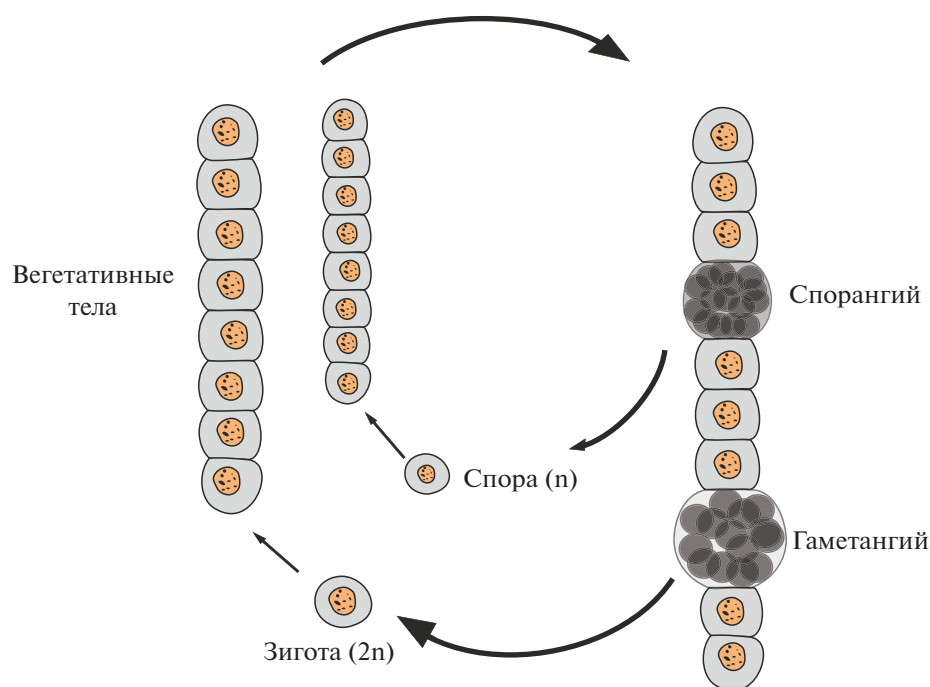


Рис. 1. Обобщенная схема жизненного цикла многоклеточного организма (протонемная многоклеточность).

же зигота дает начало многоядерному плазмодию (Новожилов, Гудков, 2000). Сходная ситуация имеет место и в случае образования различных специализированных колоний (ценобиев) водорослей, например *Coelastrum* Nägeli, 1849, *Scenedesmus* Meyen, 1829, *Sphaerocystis* Chodat, 1897 и мн. др., особенно среди зеленых и диатомовых водорослей, которые представляют собой результат вторичного срастания или погружения в общую слизистую капсулу исходно независимых, самостоятельно питающихся и размножающихся клеток. Внутри каждой клетки ценобия снова образуются мелкие зооспоры, которые срастаются в крошечный дочерний ценобий внутри материнской клетки, а затем высвобождаются за счет разрыва стенки этой клетки (Матвиенко, 1977, с. 271).

Не рассматриваются мною в качестве многоклеточных организмов также разнообразные многоядерные ценоциты (= сомателлы, цитоиды, полицистиды и т.п.), известные у некоторых сложно организованных инфузорий, опалин, споровиков, динофлагеллят, фораминифер и других протистов. Все эти организмы не соответствуют сформулированному выше первому репродуктивному критерию многоклеточности. Особенной сложности достигают тела некоторых колониальных инфузорий, образующиеся в результате незавершенного моноцитного почкования, например у представителей рода *Zoothamnium* Bory de St. Vincent, 1824. Тем не менее такая колония остается де-факто одноклеточным телом, внутри которого нет перегородок, и все части которого объединены цитоплаз-

матическими тяжами, содержащими так называемые спазмонемы (Foster et al., 1978). Отсутствует разделение на клетки и внутри многоядерных тел (ценоцитов) паразитических динофлагеллят рода *Haplozoon* Dogiel, 1906 (Angel et al., 2021), которые на протяжении многих десятилетий ошибочно считались примитивными многоклеточными организмами (Иванов, 1968).

Некоторую сложность может вызывать применение первого репродуктивного критерия по отношению к различным случаям бесполого размножения на начальных этапах развития многоклеточного организма. Так, например, у некоторых кишечнополостных *Cnidaria* в экспериментальных условиях отдельные бластомеры сохраняют способность давать начало самостоятельным эмбрионам (Захваткин, 1949, с. 217). У ряда многоклеточных зеленых водорослей *Chlorophyta* из порядков улотриксые *Ulotrichales*, сфероплеевые *Sphaeropleales*, эдогониевые *Oedogoniales* и примитивных харофитовых водорослей *Charophyta* s.l. порядка *Coleochaetales* в жизненном цикле сохраняется так называемый одноклеточный спорофит, представляющий собой зиготу, которая покрывается защитной оболочкой и после периода покоя делится мейотически (и митотически), давая начало 4–32 гаплоидным зооспорам (Белякова и др., 2006б, с. 221, 267). У многих красных водорослей *Rhodophyta* зигота дает начало так называемым нитям гонимобласта (см. подробнее ниже). Во всех этих случаях никакого отдельного одноклеточного цикла питания, развития и размножения

не возникает, поскольку упомянутые зиготы не представляют собой самостоятельных организмов, а продукты их деления облигатно вырастают в многоклеточные тела.

Встречающаяся у ряда групп высокоразвитых животных и растений регулярная полиэмбриония тем более не является примером одноклеточного размножения, поскольку реализуется на многоклеточной основе (за исключением случайных аномалий развития у отдельных особей). Сначала из зиготы или партеногенетической яйцеклетки начинается формироваться многоклеточное тело зародыша, а уже затем происходит его разделение на несколько или множество дочерних зародышей (Иванова-Казас, 1977, с. 199–213, 1995, с. 480), по сути, речь идет о моноцитном или полицитном почковании (см. подробнее ниже). У высших растений под полиэмбрионией часто понимается не разделение одного зародыша на несколько дочерних, а появление многих эмбрионов и эмбрионидов из разных клеток зародышевого мешка, нуцеллуса, семязачатка (Системы репродукции, 2000, с. 401).

Определенную трудность вызывает также понимание многоклеточности у вторично упрощенных паразитических животных — ортонектид *Orthonectida*, у которых одной из стадий жизненного цикла является многоядерный плазмодий, способный размножаться моноцитным почкованием. Однако внутри такого плазмодия, помимо трофических ядер, присутствуют также генеративные ядра с обособленными участками цитоплазмы, представляющие собой агаметы (Малахов, 1990, с. 49; Слюсарев, 2008). Таким образом, тело этих организмов представляет собой не простой плазмодий, известный у протистов, а систему мелких клеток, находящихся внутри другой более крупной клетки — феномен, известный для целого ряда групп животных и высших растений (см. подробнее ниже).

Второй репродуктивный критерий многоклеточности определяет, какими именно способами воспроизводит себя многоклеточное тело при моноцитном способе образования дочернего организма и позволяет разделить все известные пути реализации облигатной многоклеточности на три принципиально различных варианта.

Наиболее простой и самый архаичный вариант — это протонемная многоклеточность, при которой спора или зигота делятся монотомически (митозом или простым цитокинезом), образуя однорядную нить — протонему (рис. 1). Монотомическое деление подразумевает обязательный рост дочерних клеток после их разделения. В результате образуется многоклеточная структура из примерно одинаковых по размеру клеток, вполне подобных исходной клетке или даже превышающих ее размерами. Такая однорядная нить может затем разрастаться, многократно ветвиться, пере-

плетаться, образуя многослойное тело (слоевище или таллом).

К протонемно-многоклеточным относятся следующие группы организмов:

1) Многоклеточные представители цианобактерий *Cyanobacteria*, актинобактерий *Actinobacteria*, кариофановых бактерий *Caryophanales* и некоторых других прокариотических групп. Встречающиеся у прокариот случаи палинтомии (например, у цианобактерий *Gloeocapsa* Kützinger, 1843, *Myrocystis* Kützinger, 1833 и др.) приводят к образованию самостоятельных дочерних клеток наноцитов, тогда как многоклеточные бактериальные талломы образуются из спор (акинет) монотомическим способом (Kaplan-Levy et al., 2010).

2) Некоторые рода золотистых водорослей *Chrysophyceae*, например *Hydrurus* Agardh, 1824, *Nematochrysis* Pascher, 1925, *Phaeoderma* Hansgirg, 1889 и др.

3) Отдельные рода желто-зеленых водорослей *Xanthophyceae*: *Tribonema* Derbès et Solier, 1851, *Xanthonema* Silva, 1979, *Heteropedia* Pascher, 1939, *Heterococcus* Chodat, 1908 и др.

4) Некоторые рода феотамниофициевых водорослей *Phaeothamniophyceae*, например *Phaeothamnion* Lagerheim, 1884 и, возможно, *Sphaeridithrix* Pascher et Vlk, 1943.

5) Изогамные и гетерогамные рода бурых водорослей *Phaeophyceae*, например из порядков *Disco-sporangiales*, *Sphacelariales*, *Ectocarpales* и др., а также монотипный род *Schizocladia* Henry et al., 2003, который авторами этого таксона предлагается рассматривать в качестве самостоятельного класса *Schizocladophyceae*, сестринского по отношению к бурым водорослям.

6) Большинство многоклеточных красных водорослей *Rhodophyta*, за исключением ряда высокоразвитых родов (см. ниже), у которых наблюдается эмбриогенный вариант развития тел из карпоспор и тетраспор.

7) Облигатно-многоклеточные представители зеленых водорослей *Chlorophyta* s.l., удовлетворяющих первому репродуктивному критерию многоклеточности, например, *Microthamnion* Nägeli, 1849 (*Trebouxiophyceae*: *Microthamniales*), *Schizogonium* Kützinger, 1843, *Prasiola* Meneghini, 1838, *Raphidone-ma* Lagerheim, 1892 (*Trebouxiophyceae*: *Prasiolales*), *Protococcus* Agardh, 1824 (*Chlorophyceae*: *Chlamidomonadales**), некоторые рода сфероноплевых *Chlorophyceae*: *Sphaeropleales**, большинство представителей ульвовых *Ulvales*, улотриковых *Ulotrichales*,

* У зеленых водорослей рода *Volvox* Linnaeus, 1758, s.l. (*Chlorophyceae*: *Chlamidomonadales*) реализуется эмбриогенная многоклеточность, а у рода *Sphaeroplea* Agardh, 1824 (*Chlorophyceae*: *Sphaeropleales*) — сифоносеptальная многоклеточность (см. ниже).

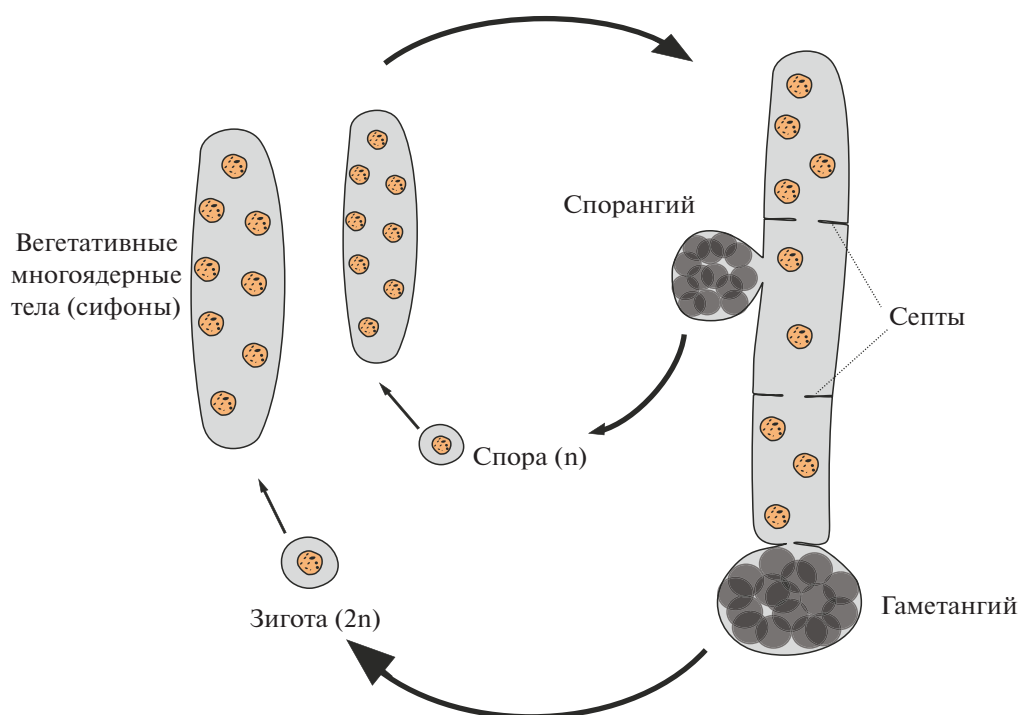


Рис. 2. Обобщенная схема жизненного цикла при сифоносептальной многоклеточности.

трентеполиевых *Trentepohliales*, хетофоровых *Chaetophorales* и эдогониевых *Oedogoniales*.

8) Облигатно многоклеточные представители харофитовых водорослей *Charophyta* s.l. из примитивных классов *Klebsormidiophyceae*, *Zygnemorphyceae* и *Coleochaetophyceae*. Настоящие высокоорганизованные харовые водоросли (класс *Charophyceae* s.s.) развиваются по типу эмбрионной многоклеточности (см. ниже).

9) Гаметофиты многих родов высших споровых растений, особенно мохообразных *Bryomorphae* и папоротникообразных *Pteridophyta*, но в некоторых случаях также и плауновидных *Lycopodiophyta* сохраняют примитивный протонемный характер прорастания споры. На протонеме путем почкования могут в дальнейшем образовываться более сложные тела гаметофитов, дифференцированные на ткани и органы. Однако у других родов этих же групп растений споры претерпевают палинтомическое/синтомическое дробление и развиваются по типу эмбрионной многоклеточности (см. ниже).

Второй вариант — сифоносептальная многоклеточность (рис. 2). Здесь зигота или спора претерпевает изначально множественные кариокинезы без разделения цитоплазмы и образует многоядерную клетку — ценоцит. Далее эта клетка растет апикально, достигая иногда макроскопических размеров в несколько десятков сантиметров, и внутри такого тела, обозначаемого термином “сифон”, появляются регулярные или нерегу-

лярные перегородки-септы, делящие этот сифон на многоядерные отсеки или клады (от греческого *κλᾱδος* — ветвь) с разным, реже одинаковым, числом ядер. Септы образуются за счет центрипетального вставания мембраны и клеточной стенки во внутреннюю полость клетки (Fritsch, 1929; Egerod, 1952; Enomoto, Hirose, 1971; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Leliaert et al., 2007; Okuda et al., 2016). Такой вариант образования тела хорошо известен у ряда родов зеленых водорослей порядка сифонокладовых *Siphonocladales* и некоторых других не близкородственных родов зеленых водорослей (см. ниже). Однако тот же самый принцип образования многоядерного слоевища, разделенного септами на отделы, имеет место и у различных многоклеточных грибов и грибоподобных организмов, в том числе у тех, которые образуют септы лишь для отделения спорангиев и гаметангиев от многоядерной гифы. Последнее характерно, например, для многих оомицетов *Oomycota* и хитридиомицетов *Chytridiomycota*. По этой причине я предлагаю понимать сифоносептальность как вариант многоклеточности, возникший независимо в разных группах грибов и водорослей. Своеобразное формирование нерегулярных септ, врастающих центрипетально, известно также при образовании колоний у некоторых микобактерий (Добровольская, 1974, с. 299).

К сожалению, ультраструктурные и биохимические механизмы образования септ у многоклеточных водорослей, грибов и тем более прокари-

от остаются пока недостаточно изученными, а имеющиеся знания ограничены единичными модельными объектами (Barr, Gruneberg, 2007; Seiler, Heilig, 2019). Кроме того, у некоторых сифонокладных водорослей (*Siphonocladus* Schmitz, 1879, *Dicthyosphaeria* Decaisne, 1842, *Cladophoropsis* Borgesen, 1905, *Boodlea* Murray et De Toni, 1889, *Struvea* Sonder, 1845 и *Chamaedoris* Montagne, 1842) вместо образования септ происходит особое сегрегативное разделение тела на отдельные участки, которые затем снова срастаются (Egerod, 1952; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Leliaert et al., 2007; Okuda et al., 2016). По сути дела, такие тела не являются многоклеточными, а представляют собой всего лишь колонии ценоцитов, каждый из которых может, отделившись, дать начало новому организму.

Необходимо отметить, что строение септированных тел грибов и водорослей не аналогично усложненному состоянию некоторых протистов Protista, например грегариин Gregarinea. У последних единая клетка бывает иногда разделена неполными перегородками, образованными сплетением тонких фибрилл, на сообщающиеся отсеки (Симдянов, 2007, с. 50), а у паразитических динофлагеллят рода *Haplozoon* Dogiel, 1906 частичное разделение единого ценоцита осуществляется за счет альвеолярных везикул (Angel et al., 2021).

Сифоносептальная многоклеточность характерна для следующих групп:

1) Рядов родов ульвофициевых зеленых водорослей порядка Siphonocladales, например *Anadyomene* Lamouroux, 1812, *Cladophora* Kützinger, 1843, *Valonia* Agardh, 1823 и др., отдельных представителей родственных порядков Dasycladales и Siphonales, у которых септы образуются при отделении ризоидов, спорангиев и гаметангиев, например *Bryopsis* Lamouroux, 1809, *Derbesia* Solier, 1846, *Pseudobryopsis* Berthold, 1904 и др., а также рода *Sphaeroplea* Agardh, 1824 из хлорофициевых зеленых водорослей порядка Sphaeropleales (Fritsch, 1929).

2) Некоторых родов желто-зеленых водорослей Xanthophyceae или Tribophyceae из порядка вошериевые Vaucheriales. Многоядерные ветвящиеся нити этих водорослей обычно лишены септ, но спорангии и гаметангии у них отделяются перегородками.

3) Различных групп многоклеточных грибов и грибоподобных организмов (например, Oomycota, Chytridiomycota и др.). У некоторых грибов, например мучнисторосях аскомицетов порядка Erysiphomycetes, наблюдается регулярное формирование септ с последовательным образованием одноядерных отсеков гифы (Белякова и др., 2006а, с. 240). Во многих случаях, особенно при формировании грибных плодовых тел, образуются ложные ткани за счет тесного срастания и даже анастомозов между гифами. Это явление во многом напоминает вторичное срастание многоядерных ценоци-

тов у сифонокладных водорослей, характеризующихся сегрегативным делением исходной клетки.

4) Некоторых ихтиоспорид Ichthyosporaea, которые считаются группой, близкой к грибам и животным. По крайней мере отдельные виды ихтиоспорид формируют многоядерные талломы, разделенные перегородками, или такие перегородки отделяют спорангии от основного вегетативного тела (Карпов, 2011). Однако у других видов ихтиоспорид предполагается наличие синтомиического деления клеток (Suga, Ruiz-Trillo, 2013). В целом, ихтиоспориды остаются пока слабо изученной группой, а наличие у них полового процесса предполагается, но не доказано.

Наконец, третий и самый сложный вариант — это эмбриогенная многоклеточность (рис. 3). Она возникает на базе облигатной накопительной оогамии или накопительной апланоспории, при которых гамета/спора превышает по размерам иногда в сотни и даже тысячи раз (Иванова-Казас, 1975, с. 39) исходные материнские клетки. В результате палинтомических или синтомиических делений из оогаметы/споры формируется эмбрион или эмбрионид (см. ниже). Собственно, только при этом варианте репродукции впервые в эволюции живых систем появляется зародыш как биологическое явление. При бесполом моноцитном размножении аналогом оогаметы выступает крупная неподвижная спора — апланоспора, дающая начало эмбриониду. Термин “эмбрионид” широко и очень неоднозначно используется в ботанике (реже в зоологии) для обозначения разнообразных зародышеподобных тел, возникающих из соматических клеток (Системы репродукции, 2000, с. 334). Я считаю целесообразным понимать под эмбрионидами только случаи полной аналогии с половым зародышем: возникновение тела из единственной, увеличенной в размерах клетки, претерпевающей палинтомические или синтомиические деления. Остальные случаи возникновения дочерних тел из соматических клеток я отношу к почкованию.

Эмбриогенный вариант многоклеточности наблюдается у следующих организмов:

1) Всех животных Metazoa как голофилетической группы, исходно возникшей на базе эмбриогенной многоклеточности.

2) Спорофитов всех высших растений Embryophyta.

3) Гаметофитов ряда родов высших споровых растений Bryomorphae, Lycoperodiophyta и Pteridophyta, у которых споры претерпевают палинтомическое/синтомиическое дробление внутри своей оболочки, зачастую находясь еще внутри спорангиев (рис. 4). У мохообразных Bryomorphae такие споры дают начало многоклеточному эмбриониду, из которого затем вырастает более или менее крупный гаметофит (Nehira, 1983). Такой эмбрионид вы-

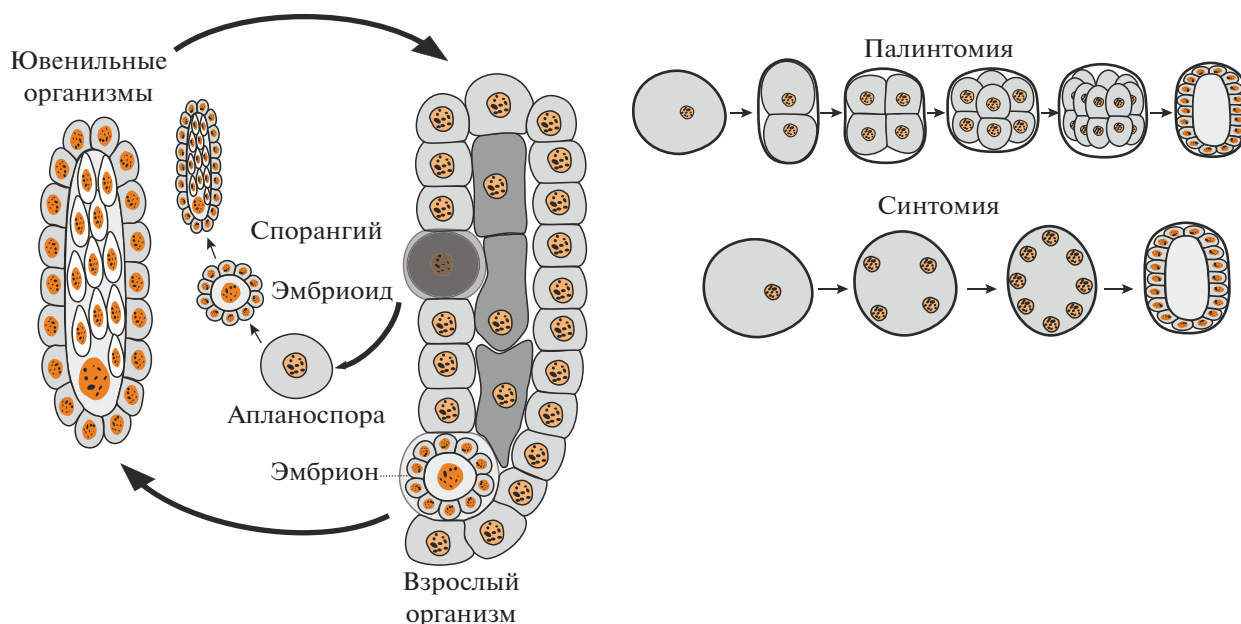


Рис. 3. Обобщенная схема жизненного цикла и начальных стадий развития при эмбрионной многоклеточности.

глядит вполне подобно эмбрионам, возникающим из зиготы и дающим начало спорофитному поколению. У плауновидных *Lycopodiophyta* гаметофиты представляют собой микроскопические организмы, в большинстве случаев образующиеся в результате палинтомического или синтомического дробления споры, а у селлагинелловых *Selaginellales* и полушниковых *Isoetopsida* гаметофиты и вовсе не покидают оболочку споры (Филин, 1978а; Тимонин, Филин, 2009, с. 181–221) (рис. 4). Среди папоротникообразных *Pteridophyta* палинтомическое/синтомическое деление споры характерно для равноспоровых папоротников, тогда как равноспоровые сохраняют протонемный характер развития гаметофита (Тимонин, Филин, 2009, с. 221–312; Nayar, Kaur, 1971).

4) Харовых водорослей в традиционном узком смысле *Charophyceae s.s.*

5) Оогамных родов бурых водорослей *Phaeophyceae* из порядков *Fucales*, *Desmarestiales*, *Dictyotales*, *Laminariales*, *Chordales*, *Tilopteridales*, *Sporochinales* и др. (Luthringer et al., 2014), характеризующихся сложной дифференцировкой клеток и тканей, подобно спорофитам высших растений. Часть этих родов, например *Fucus* Linnaeus, 1753, *Sargassum* Agardh, 1820 и др., имеет диплонтный жизненный цикл с гаметическим мейозом. То есть редукция числа хромосом происходит при образовании гамет аналогично тому, как это имеет место в жизненном цикле животных; гаплоидное поколение в таком цикле отсутствует. Другая часть родов, например *Dictyota* Lamouroux, 1809, *Padina* Adanson, 1763 и др., демонстрирует гаплодиплонтный жизненный цикл с изоморфными

поколениями, то есть гаметофиты морфоанатомически вполне подобны спорофитам. У третьей группы родов, например *Himantothallus* Scottsberg, 1907, *Desmarestia* Lamouroux, 1813, *Laminaria* Lamouroux, 1813 и др., наблюдается гетероморфность поколений (Петров, 1977; Luthringer et al., 2014). В этих случаях сложноорганизованные спорофиты обычно имеют эмбрионное происхождение, а сильно редуцированные нитчатые гаметофиты развиваются из протонемы или вовсе представляют собой одну клетку. Кроме того, у бурых водорослей известны примеры нерегулярного чередования гаплоидных и диплоидных поколений, партеногенетического прорастания гамет и образования микроскопических протонемных спорофитов — плетизматаллюсов, способных производить не только споры, но и непосредственно давать начало макроскопическому слоевищу (Петров, 1977). Вся эта запутанная картина репродуктивных стратегий *Phaeophyceae* свидетельствует, вероятно, о многократном независимом возникновении у них оогамии и эмбрионной многоклеточности на гаплоидной и/или диплоидной фазах жизненного цикла. Некоторые авторы (Heesch et al., 2021) высказывают неожиданные предположения о вторичных переходах от оогамии к гетерогамии и изогамии у бурых водорослей. Однако стоит отметить, что эти гипотезы базируются исключительно на вере в непогрешимость и универсальность молекулярно-статистического кладизма как метода реконструкции филогенеза. Примечательно, что в ряде работ по разным родам бурых водорослей (Nanda, 1993; Edwards, 2000; Kawai et al., 2001; Bogaert et al., 2017) начальные стадии развития этих водо-

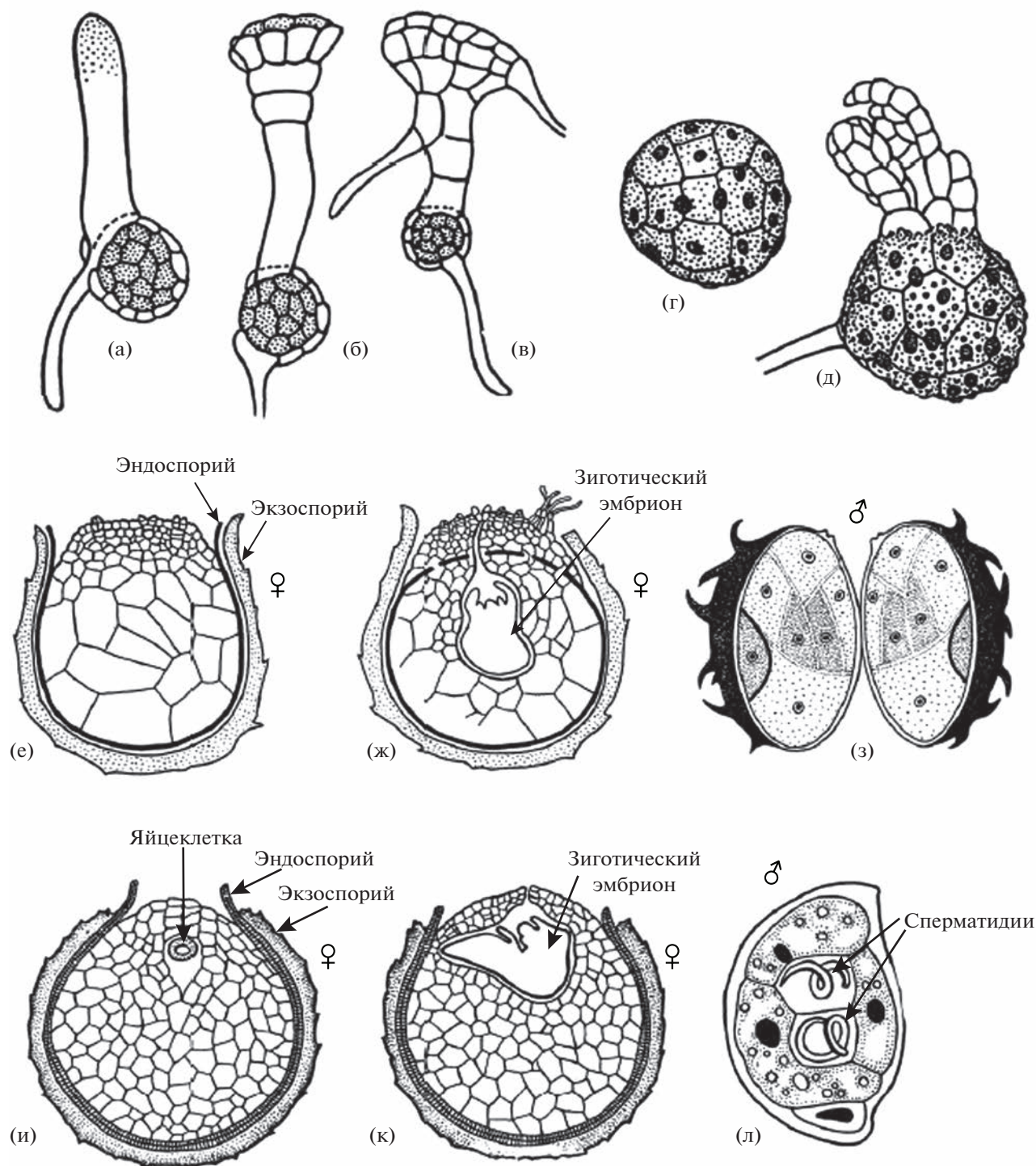


Рис. 4. Эмбрионидные гаметофиты высших споровых растений. (а–в) — *Reboulia hemisphaerica* (Linnaeus, 1753) (Marchantiophyta); (г, д) — *Frullania muscicola* Stephani, 1894 (Marchantiophyta); (е–з) — *Selaginella* spp. (Lycopodiophyta); (и–л) — *Isoetes* sp. (Lycopodiophyta). (а–д) — по: Абрамов, Абрамова, 1978а, 1978б, с изменениями; (е–л) — по: Филин, 1978а, с изменениями.

рослей прямо названы эмбриональными, то есть подмечено сходство дробления их зигот с эмбриональным развитием высших растений и животных.

б) Отдельных родов красных водорослей Rhodophyta. У представителей ряда высокоразвитых родов, например *Corallina* Linnaeus, 1758, *Dumontia* Lamouroux, 1813, *Jania* Lamouroux, 1812, *Am-*

phiroa Lamouroux, 1812, *Gracilaria* Greville, 1830 и др., наблюдается палинтомическое дробление апланоспор (тетраспоры и карпоспоры) с последующим образованием своеобразного полушаровидного многоклеточного диска (Chemin, 1937; Jones, Moogjani, 1973; Michetti et al., 2013; Wai, 2018). Эта структура вполне соответствует по происхождению эмбриоидам, образующимся при бесполом размножении у других групп растительных организмов. Некоторые авторы (Chemin, 1937, p. 369) даже сравнивали такое развитие с образованием эмбриональной морулы животных.

7) Оогамных видов зеленых водорослей рода *Volvox* Linnaeus, 1758, s.l., обладающих дифференциацией клеток, соединенных плазмодесмами. Эмбриогенный характер многоклеточности оогамных вольвоксов хорошо известен (Захваткин, 1949, с. 220–232) и детально описан во многих работах; обзор более современных данных можно найти, например, у А.Г. Десницкого (Десницкий, 2018).

Из приведенного перечня организмов видно, что эмбриогенная многоклеточность не возникла на базе прокариотических клеток. Это обстоятельство, несомненно, не случайно и, вероятно, связано с тем, что прокариотические клетки не способны к обеспечению эффективного межклеточного транспорта веществ и, соответственно, к образованию дифференцированных тканей. В результате у прокариот нет примеров эмбрионального развития, необходимого для исходной дифференцировки клеток. Более того, в связи с отсутствием эндоплазматического ретикулума, транспорт веществ внутри прокариотических клеток лимитирован возможностями диффузии, что налагает существенные ограничения на размер клеток. Крупные размеры (иногда до 0.75 мм диаметром) клеток у некоторых прокариот, например у бактерии *Thiomargarita namibiensis* Schulz et al., 1999, объясняются тем, что вся центральная часть таких клеток занята вакуолями, тогда как цитоплазма образует лишь тонкий периферический слой (Schulz et al., 1999).

МОНОЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ ПРОТОНЕМНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Моноцитная репродукция у протонемных многоклеточных организмов может протекать по типу изогамии, гетерогамии, оогамии или аналогов оогамии, а бесполое моноцитное размножение — по типу зооспории или апланоспории. Эволюционные модели возникновения различности гамет (анизогамии) из исходного изогамного полового процесса многократно предлагались в специальной литературе (Parker et al., 1972; Bell, 1978; Bulmer, Parker, 2002; Blute, 2013; Umen, Coelho, 2019), и поэтому нет необходимости останавливаться на обсуждении этого вопроса в настоящей статье. В целом, не вызывает сомнений тот факт, что появле-

ние анизогамии почти всегда коррелирует с увеличением сложности тела организма и, в частности, с появлением многоклеточности (Bell, 1978).

Более подробного рассмотрения заслуживают разнообразные эволюционные трансформации в пределах широко понимаемой оогамии, поскольку, как это будет продемонстрировано ниже, оогамия является необходимой предпосылкой для перехода к сложным формам многоклеточности. Оогамный половой процесс (или его аналоги) при протонемной многоклеточности осуществляется еще крайне примитивным образом, так как в этом случае оогамета (за редкими исключениями) не накапливает питательных веществ для дальнейшего развития, а остается сопоставимой по объему с обычными соматическими клетками или даже оказывается существенно мельче последних. В результате этого дальнейшее развитие партеногенетической или оплодотворенной оогаметы (зиготы) неизбежно происходит путем монотомического прорастания, то есть последовательного деления и роста дочерних клеток, формирующих нитчатую структуру (протонему).

Нужно отметить, что примеры примитивной оогамии встречаются уже у одноклеточных и одноклеточно-колониальных организмов. Некоторые рода колониальных диатомовых водорослей Diatomophyceae, например так называемые центрические диатомеи (порядки Thalassiosirales, Coscinodiscales, Melosirales, Chaetocerotales) и пеннаты диатомеи рода *Rhabdonema* Kützinger, 1844, демонстрируют оогамия, при которой половые клетки оказываются мельче соматических (Белякова и др., 2006б, с. 85–93; Давидович, 2019, с. 31, 62; Kaczmarek et al., 2013). Подобная же примитивная оогамия известна у некоторых одноклеточных требуксиофицеевых водорослей Trebouxiophyceae (Gonzalves, Mehra, 1959). У большинства изученных видов грегариин Gregarineae при половом размножении две родительские гаплоидные клетки объединяются, образуя так называемый сизигий, и покрываются общей оболочкой (рис. 5). Внутри оболочки сизигия каждая родительская клетка делится путем синтомии (шизогонии) и образует гаметы. Последние могут быть одинаковыми по размеру и функциональности (изогамия) или же существенно различаться (анизогамия). У разных родов грегариин неподвижные женские гаметы могут при этом быть крупнее или мельче подвижных мужских гамет, обладающих жгутиками (Захваткин, 1949, с. 197; Симдянов, 2007, с. 26, 52–61; Grassé, 1953). В большинстве случаев образующиеся гаметы оказываются многократно мельче исходных родительских клеток или же слегка мельче (при образовании единственной зиготы внутри сизигия), но никогда не превышают их по размеру. Слияние гамет происходит внутри оболочки сизигия. Каждая образовавшаяся зигота окружается собственной защит-

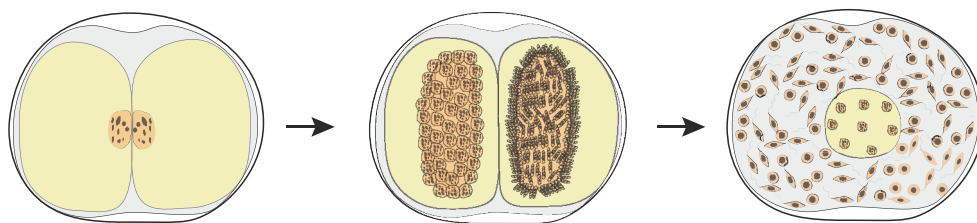


Рис. 5. Образование сизигия и копуляция у грегарины *Stylocephalus longicollis* (Stein, 1848).

ной оболочкой и становится ооцистой. В дальнейшем ооциста претерпевает два мейотических деления, и образующиеся гаплоидные клетки дают начало новому поколению одноклеточных или полицистидных особей грегарин (Симдянов, 2007, с. 33, 50).

У родственных грегаринам кокцидий Coccidea оогамета образуется напрямую из гаплоидной родительской клетки — мерозоида — без разделения последней, а двужгутиковые (редко безжгутиковые) мужские гаметы возникают в результате симтомического деления мерозоида. Возможность слияния гамет при этом достигается тем, что родительские клетки находятся в тесной близости друг от друга внутри тела организма-хозяина. Мейоз в жизненном цикле кокцидий, как и у грегарин, осуществляется в образовавшейся из зиготы ооцисте (Бейер, 2007).

Некоторые высокоразвитые инфузории, образующие колонии путем незавершенного почкования (Фурсенко, 1924; Иванов, 1968, с. 30–31), демонстрируют своеобразный аналог оогамии, при котором макрогамета (макрозооид) остается неподвижной, а подвижная мелкая микрогамета (микрозооид) подплывает и осуществляет оплодотворение (рис. 6).

У собственно протонемно-многоклеточных организмов примеров примитивной оогамии (без увеличения размера гаметы) известно сравнительно мало. Например, такая оогамия хорошо изучена у зеленых водорослей рода *Prasiola* Meneghini, 1838 (Trebouxiophyceae: Prasiolales). В верхней части их многоклеточного диплоидного таллома происходят мейотические деления и образуются двужгутиковые сперматозоиды и безжгутиковые оогаметы (яйцеклетки). Женские гаметы примерно в два раза крупнее мужских, но мельче исходных диплоидных клеток таллома. Они высвобождаются из-за разрушения (растворения, dissolution) нижних клеточных стенок (таллом однослойный) и оказываются в пузыревидном пространстве, ограниченном сохраняющейся внешней общей оболочкой таллома (bladder-like coating lamella). Одновременно в это пространство высвобождаются сотни или даже тысячи разнополюх гамет, и происходит оплодотворение. Из зиготы вырастает протонема, а из нее — новый диплоидный таллом (Friedmann, 1959; Cole, Akintobi, 1963). Таким об-

разом, имеет место гермафродитизм и самооплодотворение в замкнутом пространстве, что напоминает соответствующие процессы у различных внутритростных паразитических организмов.

Еще реже у протонемно-многоклеточных существ встречается накопительная оогамия, при которой происходит увеличение объема яйцеклетки, в сравнении с предшествующими ей клетками вегетативного тела (рис. 7). Такой вариант известен у ряда многоклеточных зеленых водорослей Chlorophyta из порядков улотриковые Ulotrichales и эдогониевые Oedogoniales и у примитивных харофитовых водорослей Charophyta s.l. порядка Coleochaetales. В их жизненном цикле сохраняется так называемый одноклеточный спорофит, представляющий собой зиготу, которая покрывается защитной оболочкой и после периода покоя делит-

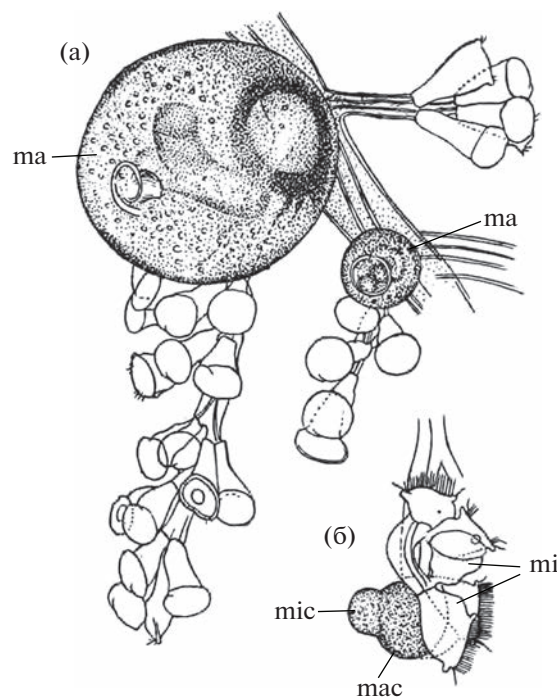


Рис. 6. Аналогия оогамного полового процесса у инфузории *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg, 1839. (a) — колония с макрозооидами (ma), (б) — конъюгация (mac — макроконъюгант, mic — микроконъюгант, mi — микрозооид); по: Фурсенко, 1924; Иванов, 1968.

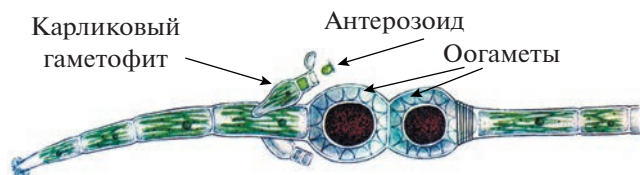


Рис. 7. Накопительная оогамия при протонемной многоклеточности на примере *Oedogonium stellatum* Wittrock ex Hirn, 1900; по: Виноградова, 1977б, 1977в, с изменениями.

ся мейотически, а затем митотически, давая начало 4–32 гаплоидным зооспорам (Виноградова, 1977б, с. 282, 285; Белякова и др., 2006б, с. 221, 267). У эдогониевых *Oedogoniales* из особых андроспор, оседающих на оогонии или соседние с ним клетки, образуются своеобразные карликовые гаметофиты – наннандрии, верхние клетки которых функционируют как антеридии (Виноградова, 1977б, с. 293; Белякова и др., 2006б, с. 254) (рис. 7). Сходный процесс наблюдается у *Cylindrocapsopsis* Iyengar, 1957 (*Chlorophyceae*: *Sphaeropleales*) (Виноградова, 1977б, с. 294).

Своеобразная аналогия примитивной оогамии среди протонемных многоклеточных встречается у красных водорослей *Rhodophyta* (рис. 8). Их мужские гаметы – сперматии – лишены жгутиков и пассивно переносятся к женским половым органам – карпогонам. Женской гаметы как таковой нет вовсе. Мужская гамета сливается с ядром карпогона. Затем ядро слияния прорастает в диплоидный гонимобласт (карпоспорофит). На гонимобласте образуются карпоспорангии, продуцирующие споры. Из этих спор образуется второе диплоидное поколение – тетраспорофит (Виноградова, 1977а).

Собственно размножение (увеличение численности особей) у протонемно-многоклеточных организмов происходит в основном при производстве спор. По сути дела, спора у примитивных организмов вполне гомологична неоплодотворенной гамете, что было убедительно показано еще А.А. Захваткиным (Захваткин, 1949; Zakhvatkin, 1956). У многих водорослей неоплодотворенные гаметы, в том числе жгутиконосные, могут развиваться в новые талломы (Белякова и др., 2006б, с. 225–226, 234; Smith, 1947).

Хорошо известно, что, подобно эволюционному переходу от мелких подвижных гамет к крупным неподвижным гаметам, в различных группах организмов происходит переход от мелких зооспор к неподвижным апланоспорам, которые во многих случаях не превышают по объему обычные вегетативные клетки, но у ряда организмов накапливают питательные вещества и существенно увеличиваются в размерах. При этом для большинства протонемно-многоклеточных существ характерно производство большого количества мелких спор. Особенно впечатляющие примеры демонстрируют некоторые рода красных водорослей: каждый спорофит производит около 12 млн карпоспор, а один тетраспорофит – 100 млн тетраспор (Виноградова, 1977а, с. 212).

Гомологичным процессу спорообразования можно считать моноцитное почкование протонемно-многоклеточных организмов. Так, у одного из изогамных родов бурых водорослей – сфацеларии *Sphacelaria* Lyngbye, 1818 – вегетативное размножение осуществляется многоклеточными структурами, формирующимися на концах ветвей (Петров, 1977, с. 162). Таким образом, каждая такая структура возникает из одной апикальной клетки и подобна многоклеточной споре, начавшей свое развитие еще во время нахождения на

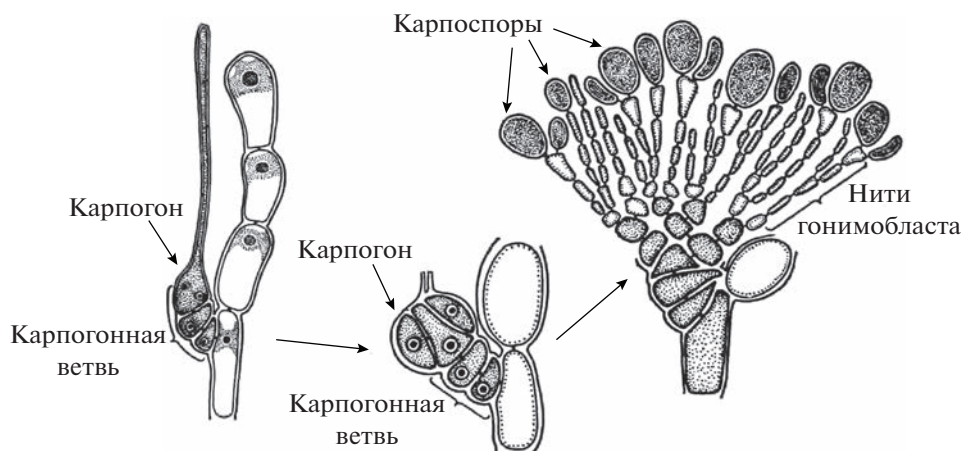


Рис. 8. Схема развития карпоспорофитного поколения флоридиевых красных водорослей (*Rhodophyta*: *Florideophyceae*); по: Виноградова, 1977а, с изменениями.

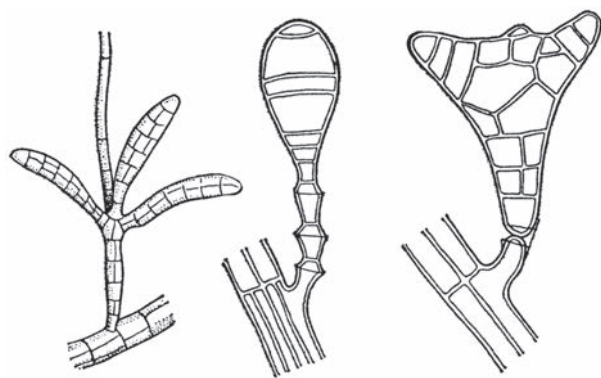


Рис. 9. Моноцитное почкование при протонемной многоклеточности на примере видов рода *Sphacelaria* Lyngbye, 1818; по: Петров, 1977, с изменениями.

материнском теле (рис. 9). Сходным образом формируются моноцитные выводковые почки у гаметофитов некоторых папоротников (Гладкова, 1978, с. 222–223).

МОНОЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ СИФОНОСЕПТАЛЬНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Половой процесс у сифоносептальных организмов протекает преимущественно по типу изогамии или гетерогамии. Однако у некоторых групп встречается примитивная оогамия (без увеличения размеров яйцеклеток, в сравнении с исходными клетками материнского тела), аналоги оогамии или же соматогамия (слияние двух вегетативных клеток).

Так, у хитридиомицетов Chytridiomycota из порядка Monoblepharidales многоядерный мицелий обычно не содержит септ, но зооспорангии, оогонии и антеридии отделяются от тела перегородками (Белякова и др., 2006а, с. 157). В каждом оогонии образуется одна или несколько мелких яйцеклеток (рис. 10). Одножгутиковые сперматозоиды оплодотворяют яйцеклетку внутри оогония. Зиготы сохраняют амебоидное движение или же могут двигаться за счет одного жгутика, оставшегося от слияния со сперматозоидом. После выхода из оогония или внутри него зигота покрывается оболочками и некоторое время находится в состоянии покоя. В дальнейшем из такой зиготы развивается многоядерная гифа (Сизова, 1976, с. 32–34; Sparrow, 1933).

У некоторых родов желто-зеленых водорослей Xanthophyceae или Tribophyceae из порядка вошериевые Vaucheriales многоядерные ветвящиеся сифоны обычно лишены септ, но спорангии и гаметангии отделяются перегородками. У *Vaucheria* de Candolle, 1801 и *Pseudodichotomosiphon* Yamada, 1934 в шаровидном оогонии образуется единственная мелкая яйцеклетка, а в антеридиях — многочис-

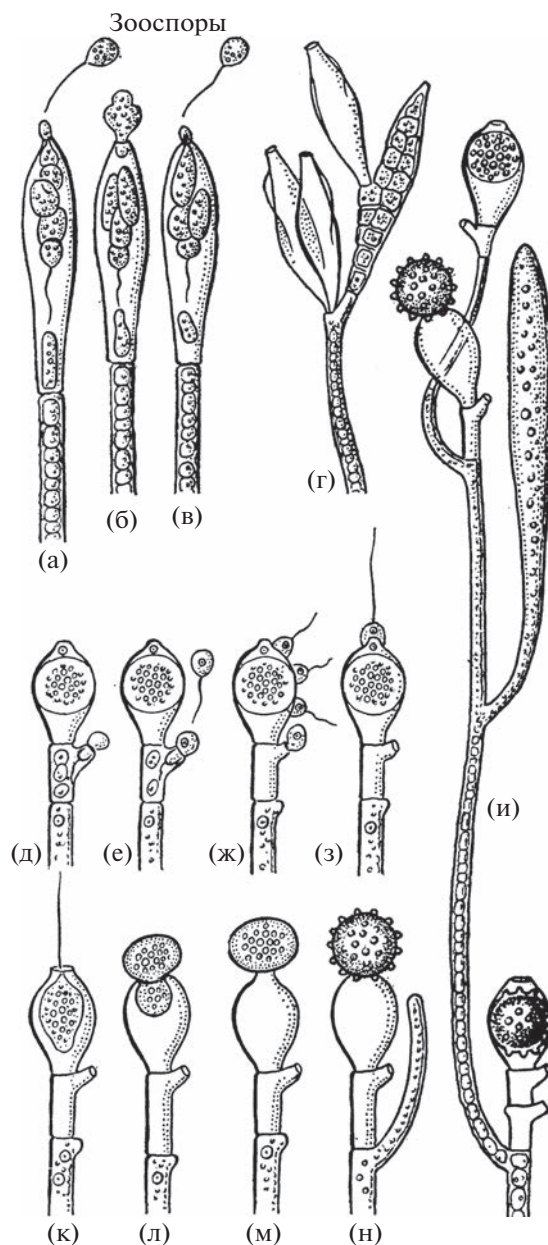


Рис. 10. Споровое и половое размножение при сифоносептальной многоклеточности на примере *Monoblepharis* spp. (а–в) — бесполое размножение зооспорами; (г) — ветвление зооспорангиев; (д–м) — последовательные этапы полового процесса; (н) — участок сифоносептального тела с половыми органами и зиготами; по: Сизова, 1976; Sparrow, 1933, с изменениями.

ленные двухжгутиковые сперматозоиды. Сперматозоид проникает в оогоний через пору в оболочке. Диплоидная зигота после периода покоя прорастает в новый таллом (Белякова и др., 2006б, с. 109–110; Kobara, Chihara, 1984).

У хлорофициевых зеленых водорослей из рода *Sphaeroplea* Agardh, 1824 (*Sphaeropleales*) многоядерные сифональные тела разделены центрипе-

тально образованными септами, но специальные органы полового размножения не формируются. Мелкие яйцеклетки и сперматозоиды образуются в любом из сегментов тела (Fritsch, 1929). После внутреннего оплодотворения зиготы одеваются плотными оболочками и покидают материнскую нить в результате разрушения последней. При прорастании зиготы образуются 4 зооспоры, каждая из которых дает затем начало новому сифоносептальному растению (Виноградова, 1977б, с. 294).

Аналогом примитивной оогамии у сифоносептальных многоклеточных организмов можно считать половое размножение многоклеточных аскомицетов *Ascomycota*, базидиомицетов *Basidiomycota*, оомицетов *Oomycota* и некоторых других. Настоящая оогамия у этих организмов полностью отсутствует. Вместо этого наблюдаются разнообразные варианты слияния участков гиф, функционирующих как одноклеточные гаметангии, а также образование мужских гамет (спермациев) при отсутствии женских или же наоборот (Белякова и др., 2006а, с. 78).

Бесполое моноцитное размножение сифоносептальных многоклеточных обычно осуществляется мелкими одноклеточными зооспорами или же неподвижными, в том числе многоклеточными, апланоспорами (аскоспорами, базидиоспорами и т.д.). Особым вариантом образования спор считается процесс формирования одноклеточных или многоклеточных конидий у многих групп грибов (Белякова и др., 2006а, с. 77).

МОНОЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ ЭМБРИОГЕННЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Моноцитная репродукция эмбриогенных организмов во всех известных случаях связана либо с накопительной оогамией (при половом процессе или партеногенезе), либо с накопительной апланоспорицей (при бесполом воспроизведении). В обоих случаях новый организм начинает развиваться из одной неподвижной клетки, превышающей по размерам обычные вегетативные (соматические) клетки организма. Деления такой клетки происходят по типу палитомии — быстро повторяющихся кариокинезов и цитокинезов без периода роста дочерних клеток, или же по типу синтомии — быстро повторяющихся кариокинезов с последующим одномоментным разделением цитоплазмы материнской клетки (рис. 3). В результате таких делений появляется особая фаза онтогенеза — эмбрион как принципиально новое биологическое явление или же аналог эмбриона — эмбриоид, если речь идет о развитии из споры. Эмбрионы (эмбриоиды), в отличие от проростков протонемных и сифоносептальных многоклеточных, не способны к самостоятельной жизни; они полностью зависимы от поступления питатель-

ных веществ со стороны материнского организма или от запасов веществ, накопленных матерью в виде желтка внутри яйца. Таким образом, можно предложить следующие определения терминов.

Эмбрион — начальная стадия развития эмбриогенно-многоклеточных организмов, от первого деления зиготы или партеногенетической яйцеклетки до начала самостоятельной жизни — выхода из оболочки зиготы (яйца) или отделения от материнского организма.

Эмбриоид — аналог (в ряде случаев также гомолог) эмбриона, начальная стадия развития эмбриогенно-многоклеточных организмов при бесполом моноцитном размножении, от первых делений исходной клетки (споры или спороподобной клетки) до начала самостоятельной жизни.

Вероятно, самый примитивный эмбриогенез характерен для харовых водорослей *Charophyceae*. Их зигота (ооспора), находясь еще внутри своей оболочки, претерпевает синтомиические деления мейоза, в результате чего образуется четырехъядерная клетка. Одно из этих гаплоидных ядер отделяется перегородкой, претерпевает еще одно палитомическое деление и дает начало клеткам корня и стебля. Оставшаяся трехъядерная клетка выполняет функцию хранения питательных веществ (Голлербах, 1977, с. 347). Таким образом, стадия эмбриона представлена здесь всего лишь несколькими клетками. После достижения этой стадии оболочка зиготы вскрывается и начинается интенсивный постэмбриональный рост корня и стебля монотомическим способом.

Наибольшей сложности оогамия и эмбриогенез достигают у животных *Metazoa*. У них, в отличие от растительных и грибных организмов, процесс женского мейоза носит характер неравного деления, в результате чего образуется одна яйцеклетка и несколько редуцированных (полярных) телец. Эволюционный смысл этого явления не понятен, поскольку у прочих эмбриогенно-многоклеточных существ оно не известно. Стоит упомянуть, что у некоторых животных по не вполне понятным причинам неравным оказывается также и мужской мейоз (Hodgson, 1997; Swallow, Wilkinson, 2002; Gavrilov-Zimin et al., 2015; Gavrilov-Zimin, 2018, p. 25–33).

Кроме того, неясным по эволюционному значению и причинам возникновения выглядит особый вариант эмбриогенеза “клетка внутри клетки”, известный для ряда вторично упрощенных паразитических животных (миксоспоридии, книдарии рода *Polypodium* Ussov, 1885, ортонектиды, дициемиды), а также для покрытосеменных растений *Magnoliopsida*.

Миксоспоридии *Mixozoa* на протяжении полутора столетий рассматривались большинством зоологов в качестве одной из групп протистов (Пугачев, Подлипаев, 2007), хотя гипотеза об их

принадлежности к многоклеточным животным Metazoa впервые высказана еще в 1899 г. (Štolc, 1899). В последние годы, напротив, общепринятой стала точка зрения о том, что миксоспоридии представляют собой потомков стрекающих кишечнополостных Cnidaria, сильно упростившихся в связи с паразитизмом. В качестве аргументов многоклеточности миксоспоридий приводятся их структурные и биохимические особенности, а также сопоставление нуклеотидных последовательностей генов (Siddall et al., 1995; Foox, Siddall, 2015). Репродуктивные особенности миксоспоридий и начальные этапы их онтогенеза, на первый взгляд, кажутся уникальными и загадочными (Feist et al., 2015; Gruhl, Okamura, 2015). Однако при всей своей аберрантности, репродукция миксоспоридий принципиально соответствует сложной эмбрионной репродукции многоклеточных существ: 1) в ходе мейоза образуются безжгутиковые гаплоидные гаметы, которые можно считать яйцеклетками, поскольку мейоз проходит по женскому типу с образованием полярных телец; 2) диплоидность восстанавливается партеногенетическим путем, хотя детали этого процесса остаются во многом неясными; 3) партеногенетическая зигота дробится палинтомически, как зигота эмбрионных многоклеточных организмов, хотя и без обычных для животных стадий бластуляции и гастрюляции; 4) в результате дробления формируется многоклеточная (с дифференцировкой клеток) расселительная стадия жизненного цикла, именуемая актиноспорой; 5) внутри тела этой расселительной стадии бесполом путем образуются так называемые спороплазмы, дающие начало бесполом поколениям.

Еще более аберрантным, но пока недостаточно изученным способом функционирует репродуктивная система у другого паразитического представителя стрекающих кишечнополостных — *Polypodium hydriforme* Ussov, 1885 (Cnidaria: Polypodiozoa). Половое поколение этого вида представляет собой свободно плавающих, раздельнополых пресноводных медуз. Женские гонады у них закладываются, но не функционируют. Мужские гонады производят безжгутиковые двуждерные гаметы, которые непонятным способом проникают в ооциты организма-хозяина (рыбы). Далее эти гаметы без оплодотворения приступают к неравному дроблению, в результате чего образуется своеобразная морула, помещающаяся внутри крупной полиплоидной клетки, называемой трофамнионом. Эмбриогенез длится несколько лет, сообразно развитию ооцитов хозяина, и заканчивается формированием личинки, похожей на вывернутую наизнанку планулу. На теле этой личинки образуются многочисленные почки и весь организм приобретает вид столбона. Незадолго до нереста хозяина, столбон внутри ооцита выворачивается и обретает нормальное для кишечнополостных положение клеточных слоев. Выход столбона из яйцеклеток

хозяина происходит еще в половых протоках рыбы. После попадания в воду полиподиумный столбон претерпевает фрагментацию с образованием дочерних медузоидных форм (Raikova, 1994).

Тело дициемид Dicyemida устроено крайне примитивным образом, состоит всего лишь из 8–40 клеток и не имеет каких-либо тканей, органов и межклеточных полостей. Общее число клеток детерминировано и характерно для каждого вида. Тело взрослых червеобразных стадий (нематоген и ромбоген) образовано одним слоем покровных соматических реснитчатых клеток и одной (редко несколькими) крупной внутренней аксиальной генеративной клеткой (рис. 11) с полиплоидным ядром. Во внутренних цитоплазматических камерах этой клетки располагаются более мелкие клетки — аксобласты, дающие начало особям следующих поколений (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1990; McConnaughey, 1951; McConnaughey, McConnaughey, 1954; Furuya, Tsuneki, 2003; Furuya et al., 2003; Noto et al., 2003). Размножение осуществляется партеногенетическим и обоеполым способами. При партеногенезе аксобласт претерпевает неравномерные митотические деления таким образом, что более крупная клетка макромер становится новой аксиальной клеткой, а микромер продолжает делиться, в результате чего формируется покровный слой нематогена следующего поколения. Затем макромер вытягивается и претерпевает еще одно неравномерное деление; меньшая из двух дочерних клеток становится новым аксобластом и проникает в цитоплазму более крупной клетки. После этих процессов молодой нематоген покидает родительскую особь, протискиваясь между ее клетками. У разных видов дициемид в аксиальной клетке могут одновременно развиваться от одного—двух до более сотни дочерних нематогенов (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1990; McConnaughey, 1951; McConnaughey, McConnaughey, 1954; Furuya, Tsuneki, 2003; Furuya et al., 2003). Таким образом, у дициемид начальный этап размножения связан с единственной клеткой — аксобластом, которую можно назвать агаметой или псевдогаметой. В этом случае можно говорить об особом варианте амейотического партеногенеза, при котором отсутствует не только оплодотворение, но и редукционное деление ооцитов (Иванова-Казас, 1975, с. 100). Взрослая особь дициемид, осуществляющая половое размножение, называется ромбоген. Морфоанатомически эта особь не сильно отличается от нематогена, но в ее аксиальной клетке из аксобластов формируются гермафродитные гонады, называемые инфузориогенами. В этом случае после первого неравного деления аксобласта микромер отделяется от макромера, утрачивает свою цитоплазму и остается в аксиальной клетке ромбогена в виде свободного ядра, называемого парануклеус (рис. 12). В следствие накопления парануклеусов,

Схема поперечного среза через нематоген

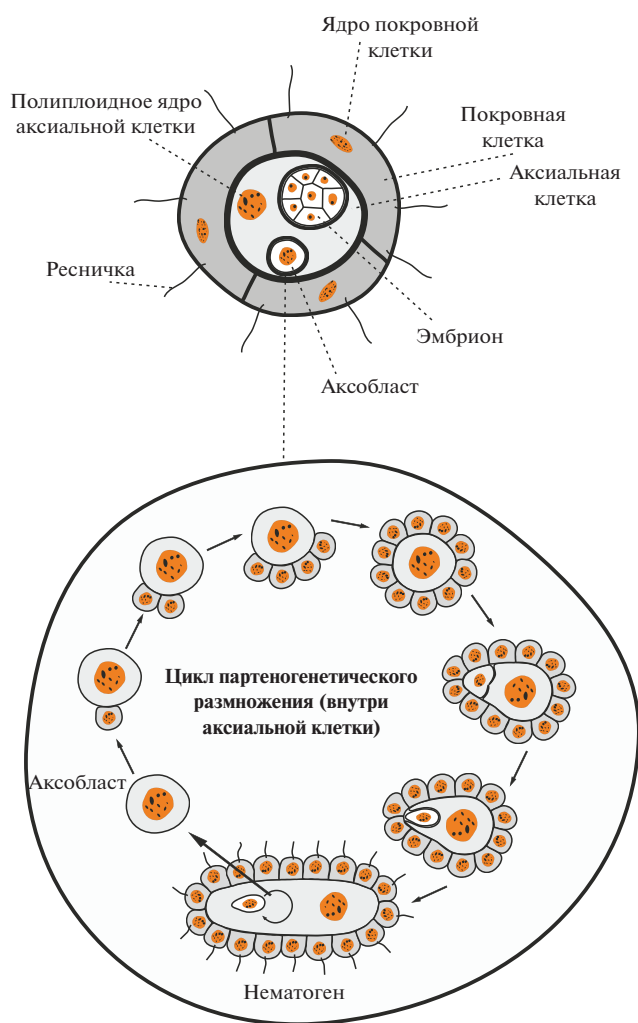


Рис. 11. Строение нематогена и цикл партеногенетического размножения дициемид *Dicyemida*.

происходящих от многих зародышей, аксиальная клетка ромбогена постепенно становится многоядерной. В результате последующих неравных делений макромера от него снова отделяются микромеры, которые дают начало оогониям и сперматогониям, а сам исходный макромер становится аксиальной клеткой инфузориогена. Оогонии располагаются по периферии, а сперматогонии оказываются внутри осевой клетки в результате впячивания в ее цитоплазму одного из микромеров и его последующих делений. Сперматогониальные клетки после прохождения мейотических делений утрачивают основную часть своей цитоплазмы, и из них образуются лишенные жгутиков спермии. Эти спермии проникают в расположенные рядом с осевой клеткой ооциты и оплодотворяют их. Из зиготы формируется подвижная личи-

ночная стадия — инфузориформ, которая покидает материнский ромбоген, а затем почку организма-хозяина (моллюска) и попадает во внешнюю водную среду (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1990; McConnaughey, 1951; McConnaughey, McConnaughey, 1954; Furuya, Tsuneki, 2003; Furuya et al., 2003). Способ проникновения инфузориформа в нового моллюска-хозяина остается до сих пор недостаточно изученным, но предполагается, что так называемые урнчковые клетки инфузориформа дают начало двухклеточному зародышу, который вырастает в нематогена-основателя, а тот в свою очередь продуцирует новых нематогенов или ромбогенов. Из вышеизложенной информации становится ясно, что развитие новых нематогенов, ромбогенов и инфузориформных личинок дициемид происходит полностью внутри материнского организма, от которого они получают необходимое питание. Таким образом, дициемид целиком как таксономическую группу следует считать живородящими организмами.

У ортонекид *Orthonectida* основной по продолжительности стадией жизненного цикла (рис. 13) является многоядерный плазмодий, располагающийся в тканях организма-хозяина. Плазмодий не имеет определенной формы, и от разных участков его поверхности путем простого почкования могут образовываться дочерние плазмодии. Внутри плазмодиев, помимо трофических ядер, присутствуют генеративные ядра с обособленными участками цитоплазмы, представляющие собой агаметы. Эти агаметы без оплодотворения претерпевают неравномерное дробление с последующей гастрულიацией по типу деламинации (Иванова-Казас, 1975, с. 92; Малахов, 1990, с. 49) и с формированием взрослых особей, минуя личиночную стадию. В результате такого своеобразного партеногенеза внутри плазмодия формируются самцы и самки следующего обоеполого поколения, причем у разных видов особи обоих полов могут формироваться внутри одного плазмодия или же в разных плазмодиях. Половые особи ортонекид не способны к самостоятельному питанию, но обладают значительной подвижностью за счет многочисленных покрывающих тело ресничек. Яйцеклетки и сперматозоиды образуются в половых особях еще во время их нахождения в материнском плазмодии (Слюсарев, 2008, с. 421). Готовые к половому размножению особи выходят из плазмодия по специальным выростам, направленным к поверхности тела хозяина, и попадают в окружающую морскую воду, где и осуществляется наружно-внутреннее оплодотворение: сперматозоиды попадают в воду через специальное половое отверстие на теле самца и затем проникают в тело самки через ее генитальное отверстие. Оплодотворенные яйцеклетки претерпевают неравномерное дробление, в результате которого образуется морулоподобный зародыш. Из зародыша формируется мелкая (размер тела около

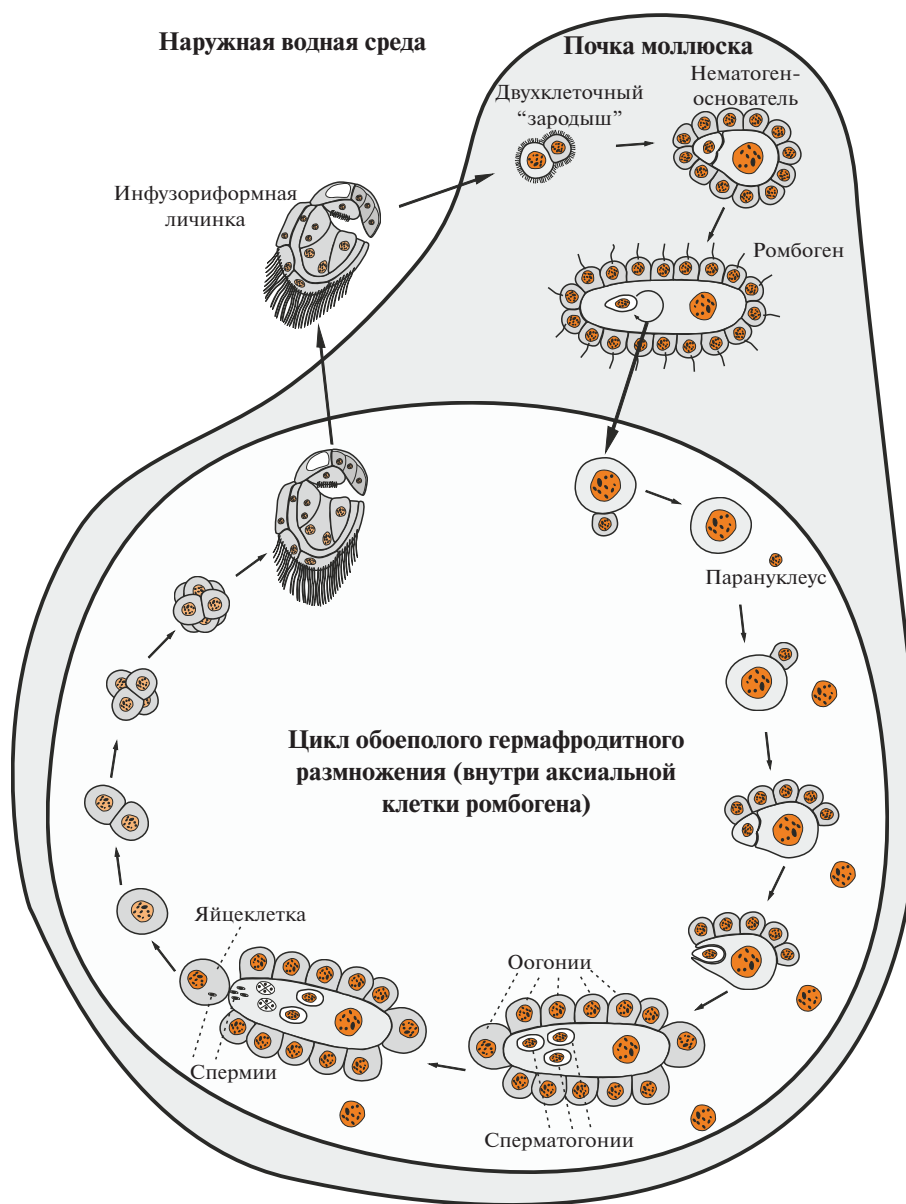


Рис. 12. Цикл полового гермафродитного размножения дициемид Dicyemida.

15 мкм) покрытая ресничками личинка, которая покидает материнский организм через генитальное отверстие. После свободного плавания в морской воде личинка проникает в тело нового хозяина, где ее наружный реснитчатый покров сбрасывается, а из внутренних безжгутиковых клеток формируются один или несколько плазмодиев следующего поколения (Иванова-Казас, 1975, с. 92; Малахов, 1990, с. 49; Слюсарев, 2008). Таким образом, ортонектиды демонстрируют бесполое размножение (путем почкования плазмодиев), амеотический партеногенез и обоеполое размножение, при которых особи нового поколения развивают-

ся полностью внутри материнского организма (полное живорождение).

Образование зародышевого мешка покрытосеменных растений Magnoliopsida и происходящие внутри этой единой многоядерной клетки процессы формирования зародыша и эндосперма столь хорошо известны, что нет необходимости останавливаться на них здесь подробнее. Однако стоит отметить то примечательное и довольно странное обстоятельство, что среди растений эмбриогенез по типу "клетка внутри клетки" появляется лишь в этой самой молодой, эволюционно продвинутой, группе, тогда как аналогичные перечисленные выше примеры среди животных ха-

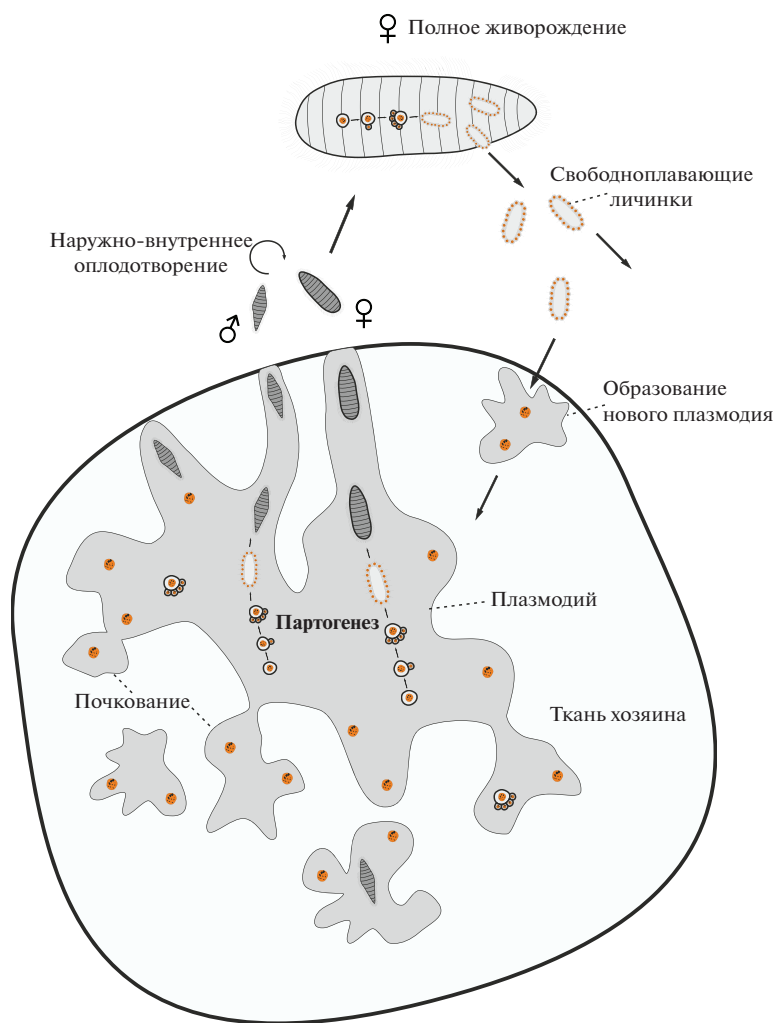


Рис. 13. Обобщенная схема жизненного цикла ортонектид *Orthonectida*.

рактжны только для очень примитивных перешедших к паразитизму групп.

СИНХРОНИЗАЦИЯ КОПУЛЯТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Если учитывать известные эволюционные преимущества полового размножения над бесполом (Felsenstein, 1974), более выгодным для увеличения изменчивости и биологического разнообразия представляется размножение гаметой и продуктами их слияния (зиготами), нежели спорами. Общеизвестно, что наступление репродуктивного периода в жизненном цикле конкретного вида живых организмов так или иначе скоординировано с разнообразными факторами внешней среды (Brawley, Johnson, 1992). Однако для размножения зиготами необходимо синхронизировать не только наступление гаметогенеза, но и сам момент выделения гамет у разных особей популяции так, чтобы мужские и женские гаметы оказа-

лись в определенном месте пространства в одно и то же время, то есть встретились. Расстояния, которые способны преодолевать сами гаметы исключительно за счет клеточных движений, очень невелики. Этот вопрос подробно изучался, например, у диатомовых водорослей (Давидович, 2019, с. 151–162; Davidovich et al., 2012). Их мужские гаметы за счет жгутиковой активности, амёбоидного движения или формирования особых цитоплазматических нитей могут передвигаться на дистанции, лишь в несколько раз (редко в десять раз) превышающие диаметр самих гамет. Движение мужских гамет носит при этом хаотический характер, а женские гаметы диатомей вовсе не способны к активному передвижению. Для копуляции необходимо, чтобы родительские особи находились в тесной близости друг к другу. Зачастую даже в результате близкого, но неудачного расположения родительских особей их гаметы так и не могут слиться друг с другом (Давидович, 2019, с. 152). Однако в целом для микроскопических одно-

клеточных организмов, образующих плотные популяции, синхронизация выхода гамет не представляется существенной проблемой (Brawley, Johnson, 1992). Гаметогенез одноклеточных являет собой всего лишь прямую трансформацию взрослого одноклеточного организма в одну или несколько гамет, занимает относительно короткое время, сопоставимое со временем жизнеспособности гамет, и напрямую зависит от наступления определенных внешних факторов (одинаковых для всех особей популяции), а образующиеся гаметы обычно сходны по размеру с взрослыми особями. Таким образом, в одной и той же точке пространства в одно и то же время неизбежно оказываются многочисленные гаметы, способные к слиянию. Кроме того, некоторые одноклеточные организмы перед копуляцией образуют сизигий, внутри замкнутой оболочки которого осуществляется слияние (рис. 5), или же объединение гамет происходит в тесном пространстве внутренних полостей тела организмов-хозяина (при паразитизме).

Совсем иначе обстоит дело у многоклеточных существ. Во-первых, в силу увеличения размеров своих тел каждый многоклеточный организм занимает в пространстве место, многократно превышающее размер производимых им гамет. Во-вторых, до начала гаметогенеза такой организм должен достичь сложной многоклеточной стадии вегетативного тела (см. выше первый репродуктивный критерий многоклеточности), что создает определенные, часто весьма значительные, индивидуальные вариации по срокам готовности к половому процессу и созреванию гамет. В-третьих, появление оогамии у многоклеточных организмов приводит к тому, что собственная подвижность сохраняется лишь у мужских гамет (а иногда утрачивается у гамет обоих полов). При всех этих особенностях и условиях добиться перекрестного оплодотворения гамет на многоклеточном уровне организации можно следующими способами: 1) сохраняя неподвижные женские гаметы в теле материнского организма до тех пор, пока они не будут найдены сперматозоидами (внутреннее оплодотворение в широком смысле); 2) принудительно выбрасывая во внешнюю среду женские гаметы синхронно с выбросом сперматозоидов другими особями популяции (наружное оплодотворение); 3) обеспечивая массовый пассивный выход гамет во внешнюю среду в строго определенное время (наружное оплодотворение).

Первый путь, несомненно, оказывается технически более простым и реализуется независимо почти у всех групп архайчных многоклеточных. Так, у подавляющего большинства губок, у трихоплаксов, примитивных бескишечных турбеллярий, предельно упрощенных ортонектид и дицелимид, многоклеточных грибов, вольвоксов, большинства оогамных многоклеточных водорослей, а также у всех высших растений имеет место внут-

реннее оплодотворение яйцеклетки, а начальные этапы эмбриогенеза проходят внутри тела материнского организма, или же зигота становится покоящейся стадией и оказывается в наружной среде уже после смерти и распада материнского тела. Ясное понимание этого обстоятельства позволяет дать ответ на стародавний вопрос классической биологии о том, было ли для животных и других многоклеточных существ исходным способом размножения наружное оплодотворение с соответствующим полным развитием дочернего организма во внешней водной среде. Во многих старых и современных общетеоретических работах это считалось настолько само собой разумеющимся, что даже никак специально не аргументировалось (Иванов, 1968; Иванова-Казас, 1995; Малахов и др., 2019; Franz, 1924; Mikhailov et al., 2009). Сообразно таким представлениям, на гипотетических схемах возникновения первых Metazoa из колониальных хоанофлагеллят Choanoflagellata обычно нарисовано, что яйцеклетки каким-то образом попадают в воду и там оплодотворяются сперматозоидами (рис. 14). Однако уже из того факта, что все животные и вообще все организмы с эмбрионной многоклеточностью характеризуются облигатной оогамией, следует, что женские гаметы сами выйти наружу из многоклеточного тела или даже из колонии протистов никоим образом не могут, а половых протоков, мускулатуры и нервной системы, которая регулировала бы принудительный выброс гамет у архайчных организмов еще нет; все эти новообразования появляются в эволюции, начиная с уровня организации кишечнополостных животных и выше, то есть с Eumetazoa (Гаврилов-Зимин, 2022). Остается теоретически возможным вариант пассивного выхода оогамет через простой разрыв стенки тела или клеточной стенки некоего условного гаметангия по принципу вскрытия нарыва. Таким способом вскрываются, например, разнообразны гаметангии и спорангии у низших и высших растений. Однако для обеспечения оплодотворения этот способ не вполне подходит, поскольку каждый нарыв или спорангий вскрывается в тот момент, когда он созрел, не сообразуясь с другими нарывами на теле того же самого организма и, тем более, другого организма. Для наружного оплодотворения нужна строгая синхронизация выброса мужских и женских гамет. У высокоразвитых животных, как хорошо известно, это достигается благодаря нервной системе и органам чувств. У самых примитивных животных и у растений ни того ни другого нет. Поэтому, вопреки широко распространенному мнению, всем наиболее архайчным многоклеточным существам свойственно примитивное внутреннее оплодотворение яйцеклетки непосредственно внутри тела или же на теле материнского организма. Это означает неизбежность исходного живорождения у Metazoa и прораста-

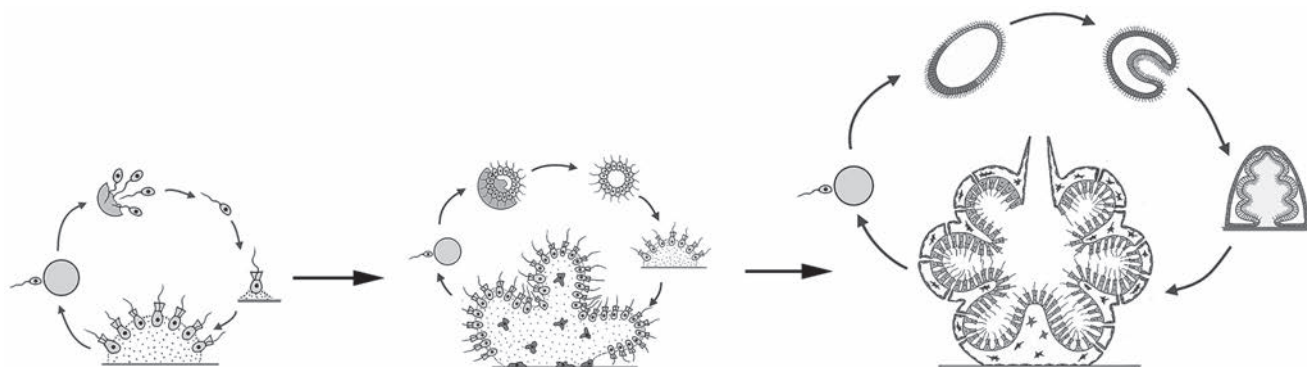


Рис. 14. Графическая интерпретация седентарной гипотезы возникновения многоклеточных животных при допущении исходности наружного оплодотворения; по: Малахов и др., 2019, с изменениями.

ния спорофита на гаметофите у растений (Гаврилов-Зимин, 2022). То есть схема возникновения животных должна выглядеть следующим образом (рис. 15). Сначала у неких хоанофлагеллят неподвижная зигота претерпевала деления, оставаясь внутри колонии, а продукты этого деления — подвижные зооспоры — покидали колонию, уплывали и давали начало новым организмам. Затем колонии стали разрастаться, подвижности отдельной зооспоры было уже недостаточно, для того чтобы покинуть огромную колонию и уплыть куда-то на новое место. В этих условиях логичным оказывается появление синзооспоры (не распавшегося на части продукта дробления зиготы) — гипотетической стадии развития, реконструированной А.А. Захваткиным (Захваткин, 1949; Zakhvatkin, 1956) в его теории возникновения многоклеточных Metazoa. Фактически, синзооспора представляла собой первую в эволюции организмов личиночную стадию, которая еще не умела питаться, но обеспечивала расселение. Именно такой вариант размножения/развития наблюдается у современных губок Porifera.

У некоторых оогамных многоклеточных водорослей в силу простоты их строения оказывается довольно затруднительным провести четкую грань между оплодотворением внутри материнского тела и на его поверхности. Так, у ламинариевых Laminariales бурых водорослей яйцеклетка перед оплодотворением высвобождается из оогония, но остается прикрепленной к его краям. Зигота прорастает, не отрываясь от материнского гаметофита. Если же в силу случайных событий, яйцеклетка или зигота теряют связь с материнским растением, то при прорастании нарушаются процессы дифференцировки и образовавшийся дефектный таллом вскоре погибает (Белякова и др., 2006б, с. 133–134).

Наружное оплодотворение хорошо известно и изучено во многих группах морских и пресноводных животных, у которых этот процесс обеспечивается наличием нервной системы, органов чувств,

мускулатуры и тех или иных половых протоков. Получая определенный зрительный, тактильный или химический сигнал друг от друга, половые партнеры реализуют принудительный синхронный выброс гамет во внешнюю водную среду. Однако для наиболее архаичных животных и растений единственно возможным оказывается пассивный выход гамет, в частности через разрыв оболочек гаметангиев, синхронизированный внешними причинами. Сравнительный анализ репродуктивных стратегий различных многоклеточных существ показывает, что добиться синхронности при пассивном варианте оказывается чрезвычайно сложно. Такой путь реализовался лишь в нескольких небольших группах морских организмов, строго синхронизированных в своей репродуктивной активности с лунными циклами и/или соответствующей периодичностью приливов/отливов. Пассивный выход гамет при этом технически обеспечивается двумя разными способами, но оба они связаны с существенными ограничениями и остались эволюционно тупиковыми.

Первый способ известен у некоторых высоко развитых губок Demospongiae, построенных по прогрессивному типу “лейкон” и достигающих крупных размеров тела. Строение тела позволяет этим губкам регулировать поток воды, проходящий через тело и выносящий наружу большое количество неподвижных яйцеклеток и подвижных сперматозоидов (Ересковский, 2005, с. 55–59; Reiswig, 1970a, 1970b, 1976). При этом в большинстве случаев остается неизвестным, происходит ли выброс яйцеклеток из тела до их оплодотворения или уже после такового (Reiswig, 1976, с. 104). Оформленных гонад у губок нет; женские половые клетки располагаются диффузно или мелкими группами среди соматических клеток тела, а сперматозоиды собраны внутри временных образований — сперматоцист (Иванова-Казас, 1975; Ересковский, 2005). Это обстоятельство, несомненно, облегчает задачу выведения гамет с потоками воды, поскольку отсутствует необходимость вскрытия оболочки

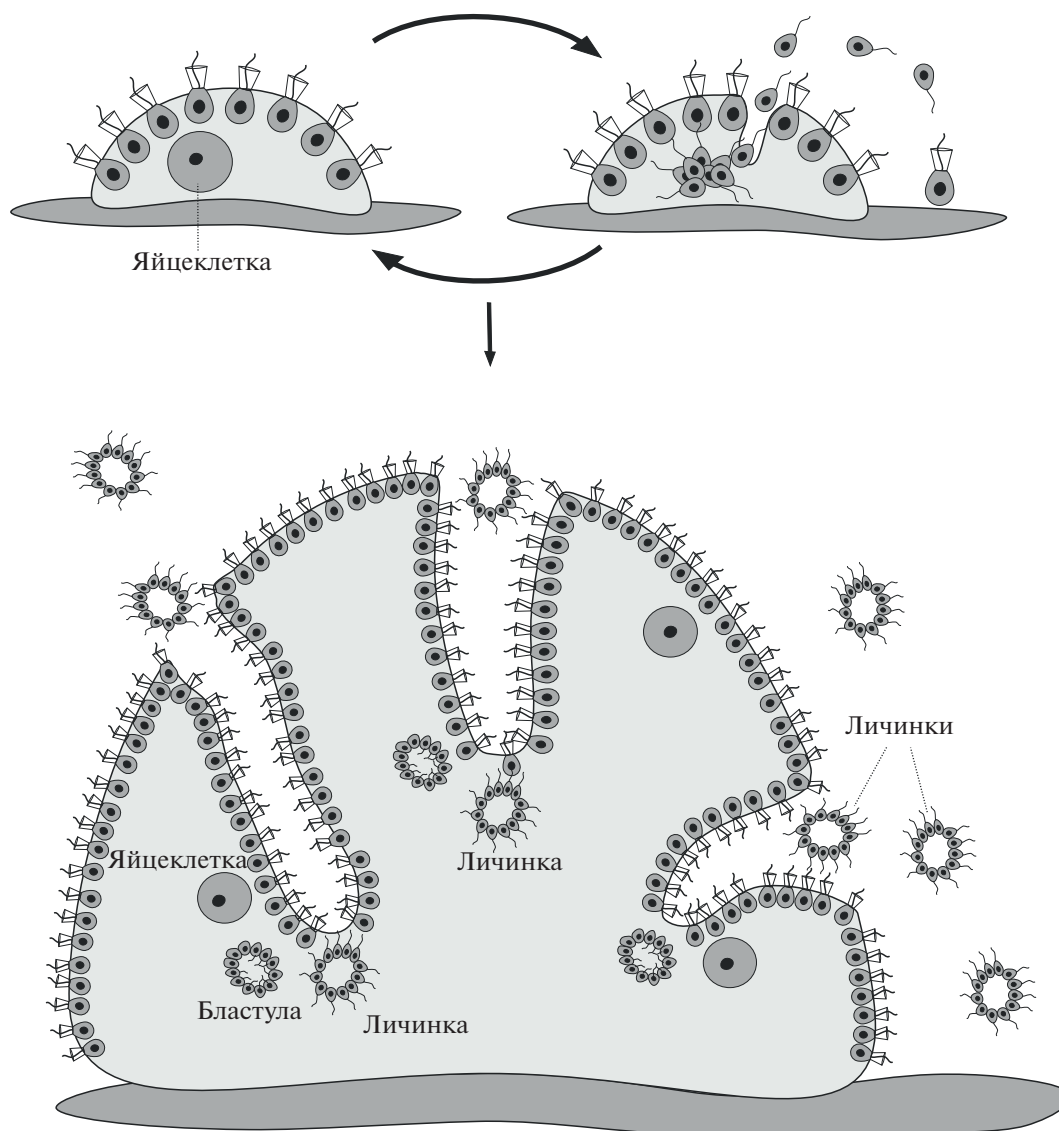


Рис. 15. Схема возникновения многоклеточных животных Metazoa в соответствии с гипотезой первичного живорождения.

условного гаметангия, имеющегося у большинства других многоклеточных организмов. Дополнительным регулятором синхронности выброса гамет у губок, вероятно, выступают феромоны.

Второй способ пассивного синхронного выхода гамет реализован у ряда родов бурых и зеленых водорослей. Они не умеют регулировать потоки воды, но их репродукция сложным образом синхронизирована с лунным циклом и приливо-отливными ритмами (Smith, 1947; Brawley, 1992; Brawley, Johnson, 1992; Feis, 2010; Heesch et al., 2021). Лучше всего эта синхронизация изучена у различных фукусов *Fucus* spp. В отличие от подавляющего большинства других растений, мейоз у фукусов происходит при образовании яйцеклеток и сперматозоидов, стадия гаметофита отсутствует,

гаплоидная фаза представлена только гаметами (рис. 16) подобно тому, как это имеет место в жизненном цикле животных. Неподвижные яйцеклетки выделяются в воду просто через разрыв стенки гаметангия и дальше оседают на дно, а подвижные сперматозоиды находят их за счет феромонов, которые действуют на расстоянии всего лишь от микрометра до миллиметра (Serrão et al., 1996; Feis, 2010). То есть оплодотворение возможно только лишь между расположенными рядом друг с другом водорослями. Синхронность выброса гамет достигается за счет того, что гаметангии подсыхают при отливе, а затем массово лопаются при повторном намокании и/или изменении солености во время прилива (так называемый осмотический стресс). Необходимо при этом, чтобы прилив был

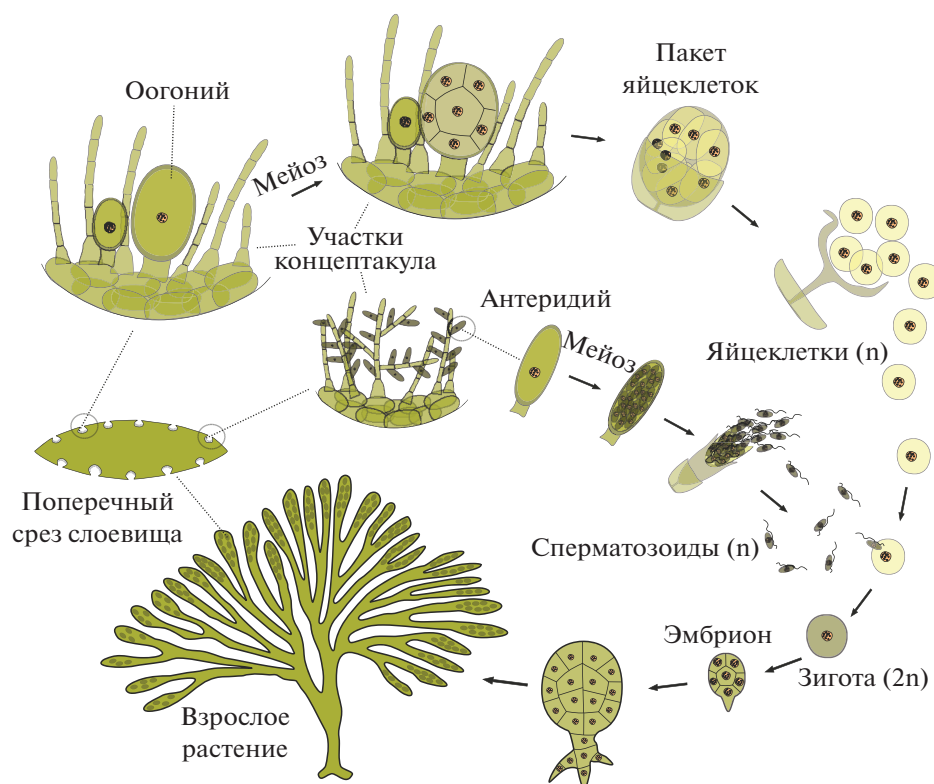


Рис. 16. Обобщенная схема жизненного цикла фукусов *Fucus* spp.

спокойным, без сильных волн, которые могут разнести гаметы в разные стороны. Понятно, что такой способ полового размножения, основанный на сочетании множества специфических внешних причин, не подходит для большинства других живых организмов. Однако поверхностное сходство репродуктивной биологии фукусов с репродуктивным поведением яйцекладущих животных даже породило в свое время гипотезу о происхождении Metazoa непосредственно от фукусов (Franz, 1924). Чрезвычайно точная синхронизация созревания и выведения гамет за счет приливо-отливных ритмов известна и у тех водорослей, которые сохраняют чередование гаметофита/спорофита в своем цикле. Наиболее изучены в этом отношении разные виды бурых водорослей рода *Dictyota* Lamouroux, 1809 (Hoyt, 1927; Bogaert et al., 2020) и зеленые водоросли рода *Ulva* Linnaeus, 1753 (Smith, 1947).

В лабораторных условиях очень часто удается добиться синхронного вскрытия гаметангиев за счет резкого изменения освещенности (Brawley, Johnson, 1992, с. 237–238), но такие исследования опять же проводились на водорослях, чья репродукция в естественных условиях приурочена к приливо-отливным циклам.

Других эффективных способов точной синхронизации выделения гамет, помимо приливо-отливных, у многоклеточных растений, по-види-

мому, не существует. Понимая это, можно предложить объяснение тому, почему у растений нет яйцекладки, подобной яйцекладке животных, и почему у растений абсолютно преобладает бесполое размножение с чередованием спорофита/гаметофита, несмотря на очевидное эволюционное преимущество полового размножения и диплоидного состояния многоклеточного тела. Ответ заключается в том, что самостоятельно выводить во внешнюю среду яйцеклетки синхронно со сперматозоидами растения не умеют. Их яйцеклетки в подавляющем большинстве случаев остаются на материнском теле, дожидаясь пока тем или иным способом до них доберутся сперматозоиды (или спермии), а затем прорастают внутри или на теле материнского организма. Собственно размножение и распространение обеспечиваются при этом не гаметами или зиготами, а спорами, поскольку для этого никакой синхронизации не требуется вовсе. Вплоть до самых высших этапов эволюции растений перейти к нормальному самостоятельному половому размножению у них не получается, а большинство цветковых растений в своем половом процессе еще и полностью зависят от животных, особенно от насекомых-опылителей. Встречаются примеры переноса растительных гамет и у некоторых примитивных первичноводных растений, например у некоторых красных водо-

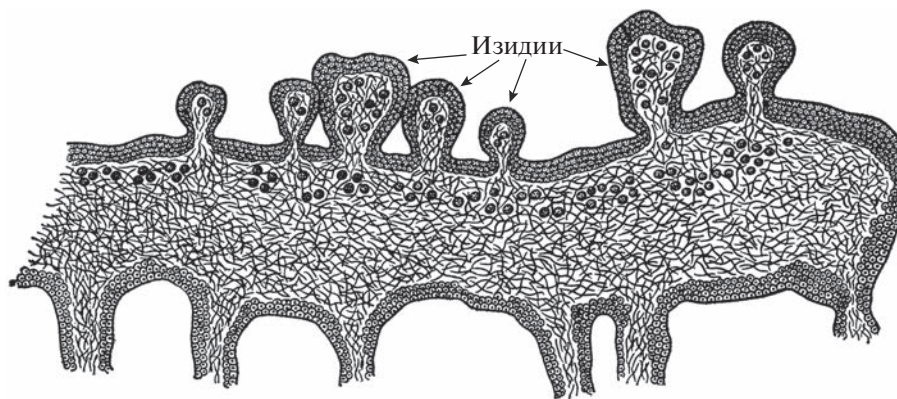


Рис. 17. Полицитное почкование у лишайников: размножение изидиями; по: Голубкова, 1977, с изменениями.

рослей, для которых переносчиками выступают ракообразные (Ollerton, Ren, 2022).

У животных, наоборот, половое размножение абсолютно преобладает, а синхронизация выделения гамет достигается на довольно ранних этапах их эволюции, начиная с наиболее сложно организованных губок и кишечнополостных. У последних появляются примитивная нервная система, гонады и мускулатура, в частности мускульный кишечник/желудок, через который в самом простом случае выводятся наружу половые продукты. У некоторых гребневикулов *Stenophora* появляются даже специализированные половые протоки (Беклемишев, 1964, с. 334). В результате, как среди кишечнополостных *Cnidaria*, так и среди гребневикулов *Stenophora* у абсолютного большинства видов преобладает наружное оплодотворение с развитием яиц во внешней среде, и лишь у немногих видов сохраняется живорождение или яйцеживорождение. Вся дальнейшая эволюция репродуктивной сферы животных — это постоянное совершенствование половых протоков, половых желез, внешних яйцекладных и копулятивных органов и самих способов откладки защищенных оболочками яйцеклеток во внешнюю среду. Отдельные aberrации половой системы, ведущие в некоторых небольших по разнообразию группах к вторичному живорождению, подробно рассматривались мною в специальной статье (Гаврилов-Зимин, 2022).

ПОЛИЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ

Простейший вариант полицитной репродукции, заключающийся в восстановлении целого тела из отдельных фрагментов, наблюдается почти у всех архаичных многоклеточных существ и, вероятно, представляет собой исходный плезиоморфный способ полицитной репродукции для большинства филогенетических линий многоклеточных. Несмотря на свою крайнюю примитивность, способность к восстановлению целого

тела из фрагментов сохраняется в ходе всей дальнейшей эволюции у большинства групп растений, в том числе у самых высокоразвитых — покрытосеменных *Magnoliopsida*, а также у большинства грибов. Напротив, среди животных этот способ остается возможным лишь у организмов, стоящих на сравнительно низком уровне морфоанатомической организации: губок *Porifera*, кишечнополостных *Coelenterata*, различных таксонов плоских червей *Plathelminthes*, некоторых немертин *Nemertini* и кольчатых червей *Annelida*. Несколько более усложненным вариантом фрагментации можно считать разделение тела надвое путем перешнуровки или расщепления. Такие способы известны, например, у трихоплаксов, некоторых стрекающих кишечнополостных и плоских червей. При этом различают: деление без предшествующей морфогенетической подготовки — архетомия — и деление после предварительного удвоения частей тела — паратомия (Захваткин, 1949, с. 171).

Апоморфной особенностью, присущей некоторым протонемным и эмбрионным многоклеточным организмам, а также представителям комплексных организмов — лишайникам *Lecanogymnocyetes*, можно считать появление у них особого полицитного почкования (= бластогенеза), в результате которого из групп соматических клеток регулярно образуются специализированные выросты, со временем отделяющиеся и вырастающие в самостоятельные особи. Во многих группах организмов такое полицитное почкование занимает строго определенное место в жизненном цикле или даже представляет собой основной способ размножения/воспроизведения и распространения.

Так, у многих высокоорганизованных представителей листоватых и кустистых лишайников полицитное почкование оказывается единственным способом репродукции (не считая случайной фрагментации тела). Этот процесс осуществляется путем образования так называемых соредий и изи-

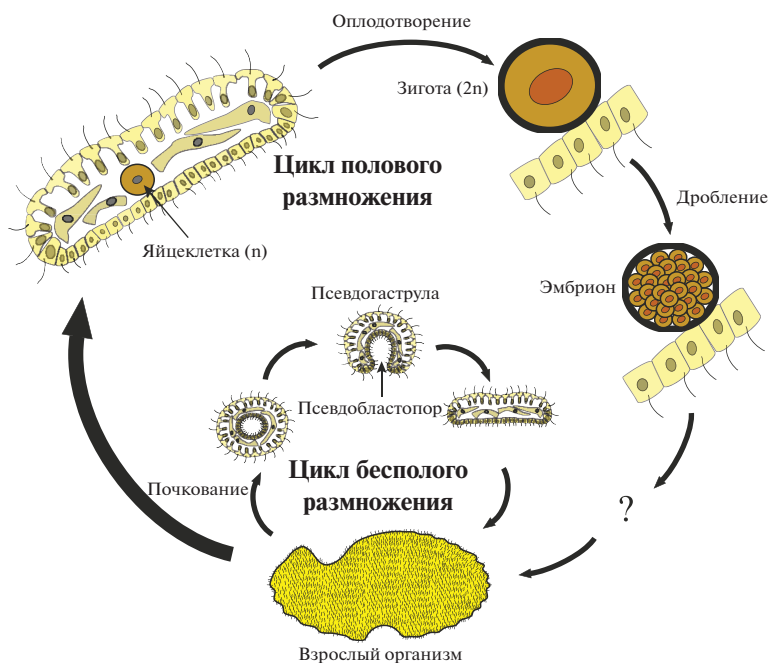


Рис. 18. Схема жизненного цикла трихоплакса *Trichoplax adhaerens* Schulze, 1883; бесполое размножение обеспечивается полицитным почкованием.

дий (рис. 17) — микроскопических многоклеточных выростов слоевища, объединяющих симбиотические грибные гифы и клетки водоросли (Голубкова, 1977, с. 419; Белякова и др., 2006а, с. 224–226).

Полицитное почкование чрезвычайно развито у харовых водорослей Charophyceae s.s. и обеспечивается у них специальными клубеньками на ризоидах или особыми звездчатыми скоплениями клеток (Белякова и др., 2006б, с. 270).

Значительное разнообразие полицитных выводковых тел наблюдается у гаметофитов различных печеночников Marchantiophyta и мхов Bryophyta (Абрамов, Абрамова, 1978а, с. 65–66, 1978б, с. 81–82; Потемкин, Софронова, 2009, с. 30). Выводковые клубеньки и почки известны у спорофитов некоторых видов плауновидных Lycopodiophyta (Филин, 1978а, с. 106, 114) и псилотовых Psilotopsida (Тимонин, Филин, 2009, с. 298). Для спорофитов многих хвощовых Equisetopsida характерно образование многочисленных подземных клубеньков (Филин, 1978б, с. 140–141). У спорофитов некоторых видов папоротников Pteridiophytina известны выводковые клубеньки и почки (Тимонин, Филин, 2009, с. 255). Однако наибольшей распространенности достигает полицитное почкование среди цветковых растений (Системы репродукции, 2000, с. 315).

У животных полицитное почкование широко распространено среди губок Porifera, трихоплаксов *Trichoplax* spp. (рис. 18), стрекающих кишечнополостных Cnidaria, плоских червей Plathelminthes, камптозой Kamptozoa, кольчатых червей

Annelida, многих тентакулят Tentaculata и полухордовых Hemichordata, ряда низших хордовых — оболочников Tunicata, некоторых видов иглокожих Echinodermata; в единичных случаях известно у представителей некоторых других групп (Иванова-Казас, 1977, 1995; Зоология..., 2008).

Особым типом полицитного почкования, апоморфным для некоторых эмбриогенно-многоклеточных организмов, можно считать полиэмбрионию. Этот термин, как и многие другие, применяющиеся в репродуктивной биологии, имеет довольно расплывчатое значение. В большинстве случаев (и в данной статье) под полиэмбрионией подразумевают регулярное разделение развивающегося зиготического зародыша на несколько вторичных зародышей (Иванова-Казас, 1995, с. 205). В то же время у многих эмбриогенно-многоклеточных организмов возможно случайное или экспериментально вызванное разделение развивающегося зародыша на отдельные бластомеры. Так, например, в некоторых случаях говорят о факультативной первичной полиэмбрионии, проявляющейся в экспериментах и представляющей собой выращивание самостоятельных организмов из отдельных бластомеров, например у некоторых гидромедуз (Захваткин, 1949, с. 217; Иванова-Казас, 1977, с. 200–201). На мой взгляд, в данном случае речь идет не о полиэмбрионии в упомянутом выше смысле, а лишь о принудительной реконструкции того этапа жизненного цикла, который имел место у одноклеточных предков рас-

смаатриваемых организмов, а именно — этапа деления зиготы на отдельные зооспоры.

Чрезвычайно широко понимается полиэмбриония в литературе по цветковым растениям (Системы репродукции, 2000, с. 401), где этим термином предлагается называть не только достаточно редкие случаи регулярного деления исходного зиготического зародыша, как, например, у пионов *Paeonia* spp., но и разнообразные случаи возникновения зародышеподобных структур из вегетативных частей тела. С таким расширительным подходом я не готов согласиться, поскольку он порождает терминологическую путаницу.

Редкие случаи полиэмбрионии среди животных известны у некоторых родов круглоротых мшанок Cyclostomatida, моногенетических сосальщиков Monogenea, эндопаразитических перепончатоккрылых Hymenoptera и веерокрылых Strepsiptera насекомых, а также у млекопитающих — броненосцев рода *Dasyus* Linnaeus, 1758 (Иванова-Казас, 1995, с. 205, 208, 257, 271, 275, 475, 480).

Крайне своеобразный аналог полиэмбрионии можно усмотреть в развитии так называемого карпоспорофитного поколения флоридиевых красных водорослей (Rhodophyta: Florideophyceae) (рис. 8). У большинства флоридиевых зигота (оплодотворенный карпогон) так или иначе сливается с ауксиллярными (питающими) клетками материнского слоевища (гаметофита). После слияния карпогон формирует многочисленные многоклеточные отростки — нити гонимобласта. Затем все или только часть клеток гонимобласта становятся карпоспорами. После отделения от материнского растения карпоспоры дают начало следующему диплоидному поколению — тетраспорофитам (Виноградова, 1977а; Searles, 1980). Если принять в отношении флоридиевых идею об аналогии полиэмбрионии, то тогда исчезает необходимость в такой усложненной теоретической конструкции как дополнительное поколение спорофитов — карпоспорофитное поколение, и представления о жизненном цикле красных водорослей оказываются тогда вполне сопоставимыми с описанием обычного гаметофитоспорофитного цикла прочих растений.

Целый ряд групп многоклеточных организмов полностью утрачивают способность к полицитной репродукции (за исключением упомянутых выше редчайших случаев полиэмбрионии). Так, например, различные таксоны в пределах полифилетической группы первичнополостных червей Nematelminthes, эхиуриды Echiurida, плеченогие Brachiopoda, членистоногие Arthropoda, моллюски Mollusca, позвоночные Vertebrata. Очевидно, такая утрата связана с высокой степенью специализации тканей и органов этих организмов и с соответствующей утратой тотипотентности (плюрипотентности) большинством соматических клеток, составляющих их тело. В то же время не вполне понятным

представляется почти тотальное отсутствие полицитной репродукции у голосеменных растений и даже у столь примитивно организованных многоклеточных растений как вольвоксы *Volvox* spp.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многочисленность возникновения многоклеточности в разных группах организмов позволяет в настоящее время дать лишь очень приблизительную минимальную оценку общего числа таких эволюционных событий. По-видимому, было не менее 50 случаев независимого возникновения многоклеточности среди эукариот и не менее нескольких десятков — среди прокариот. Особую сложность для подсчета представляют примеры протонемной многоклеточности среди бактерий и водорослей, поскольку современные системы этих организмов изобилуют родами, включающими одновременно виды с простыми одноклеточными, колониально-одноклеточными и облигатно-многоклеточными телами (AlgaeBase: <https://www.algaebase.org/>). Столь же затруднительно подсчитать многочисленные случаи перехода от сифонально-одноклеточной к сифоносептальной многоклеточности среди грибов, грибоподобных организмов и водорослей, развивающихся через исходную стадию многоядерного сифона. Гораздо более ясная картина вырисовывается в отношении эмбриогенно-многоклеточных существ. Так, не вызывает сомнений однократное независимое возникновение животных и отдельно вольвоксов на базе соответствующих предковых шарообразных колоний с внутренней полостью (Захваткин, 1949; Малахов и др., 2019). Общепринятым в ботанической литературе считается также однократное возникновение высших растений Embryophyta и харовых водорослей Charophyceae s.s. на основе предшествовавшей протонемной многоклеточности их предковых форм (Umen, 2014). Считается, что спорофиты высших растений во всех случаях развиваются эмбриогенно, тогда как гаметофиты во многих случаях сохраняют протонемное развитие. Эмбриогенная многоклеточность среди бурых и красных водорослей, по-видимому, возникала многократно, но на основе уже достигнутой протонемной многоклеточности более архаичных представителей этих групп.

Примечательно, что все сложно дифференцированные многоклеточные организмы, обладающие тканями и органами, развиваются по типу эмбриогенной многоклеточности на базе облигатной накопительной оогамии или накопительной апланоспории. Вероятно, это связано с тем хорошо известным фактом, что для исходной дифференцировки очень важен большой объем цитоплазмы в яйцеклетке и ее сложная структурированность, которая затем обеспечивает предопределенность дробления и формирование конкретных тканей и

органов из определенных бластомеров. Для животных, помимо исходной предопределенности дробления, актуально еще и формирование внутренних полостей тела, в частности первичной полости — бластоцеля, а этого, вероятно, невозможно достигнуть на базе протонемного или сифоно-септального развития.

Подводя итог всему вышесказанному, можно выделить следующие заключительные положения:

1. Предлагаемый первый репродуктивный критерий многоклеточности предусматривает, что унитарный многоклеточный организм, в отличие от колониально-одноклеточного, облигатно развивается как многоклеточный и воспроизводит себя только после того, как достигнет многоклеточной вегетативной стадии онтогенеза.

2. Второй репродуктивный критерий многоклеточности определяет, какими именно способами воспроизводит себя многоклеточное тело при моноцитном способе образования дочернего организма, и позволяет разделить все известные пути реализации облигатной многоклеточности на три принципиально различных варианта: протонемный, сифоносептальный и эмбриогенный.

3. Наиболее сложная эмбриогенная многоклеточность возникает исключительно на базе облигатной накопительной оогамии или накопительной апланоспории, при которых гамета/спора превышает по размерам (иногда в сотни и тысячи раз) исходные материнские клетки. В результате последующих палинтомических или синтомических делений из оогаметы/споры формируется эмбрион или эмбриоид — стадии онтогенеза, отсутствующие у других многоклеточных и одноклеточных организмов.

4. Появление многоклеточности, особенно на базе оогамии, создает существенные технические проблемы для синхронизации копулятивных процессов. Наиболее простым выходом из этой ситуации оказывается сохранение неподвижных женских гамет в/на теле материнского организма до тех пор, пока они не будут найдены сперматозоидами. Этот способ реализуется у абсолютного большинства многоклеточных растений и грибов, а также у наиболее архаичных животных. В этой связи живорождение рассматривается как исходный способ отрождения потомства у Metazoa.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор чрезвычайно признателен коллегам, высказавшим ценные замечания по тексту статьи, особенно В.Г. Кузнецовой, А.В. Ересковскому, А.Л. Рижинашвили, М.В. Винарскому.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетных тем Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (№ 0002-2022-0019) и Зоологического института РАН (№ 122031100272-3).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И.И., Абрамова А.Л.* Класс печеночники, или печеночные мхи (Marchantiopsida, или Hepaticopsida) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978а. С. 60–74.
- Абрамов И.И., Абрамова А.Л.* Класс Листостебельные мхи, или Мхи, или Бриопсиды (Bryopsida, или Musci) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978б. С. 75–96.
- Бейер Т.В.* Класс Coccidea Leuckart, 1879 — Кокцидии // Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 2 / Ред. М.В. Крылов, А.О. Фролов. СПб.: Наука, 2007. С. 149–248.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. М.: Наука, 1964. 446 с.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л.* Ботаника в 4 тт. Т. 1. Водоросли и грибы. М.: Академия, 2006а. 314 с.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л.* Ботаника в 4 тт. Т. 2. Водоросли и грибы. М.: Академия, 2006б. 314 с.
- Виноградова К.Л.* Отдел красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977а. С. 192–250.
- Виноградова К.Л.* Класс улотриховые (Ulotrichophyceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977б. С. 281–297.
- Виноградова К.Л.* Класс сифоновые (Siphonophyceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977в. С. 297–305.
- Гаврилов-Зимин И.А.* Развитие теоретических представлений о живорождении // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142. № 3. С. 223–252. (Gavrilov-Zimin I.A. Development of theoretical views on viviparity // Biol. Bull. Rev. 2022. V. 12 (6). P. 570–595. <https://doi.org/10.1134/S2079086422060032>)
- Гладкова В.Н.* Семейство асплениевые (Aspleniaceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред.

- И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978. С. 222–237.
- Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 338–350.
- Голубкова Н.С. Внешнее и внутреннее строение лишайников // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 390–420.
- Давидович Н.А. Репродуктивная биология диатомовых водорослей: Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2019. 314 с.
- Десницкий А.Г. Сравнительный анализ инверсии зародышей у водорослей рода *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta) // Онтогенез. 2018. Т. 49 (3). С. 147–152.
- Добровольская Т.Г. Род миксококки (*Mycosoccus*) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 1. Введение. Бактерии и актиномицеты / Ред. Н.А. Красильников, А.А. Уранов. М.: Просвещение, 1974. С. 296–300.
- Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: СПбГУ, 2005. 304 с.
- Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Советская наука, 1949. 395 с.
- Зоология беспозвоночных. В 2 тт. Т. 1. От простейших до моллюсков и артропод. Т. 2. От артропод до иглокожих и хордовых / Ред. В. Вестхайде, Р. Ригер. М.: КМК, 2008. 935 с.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Ч. 1. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: ЛГУ, 1977. 240 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Карпов С.А. Ichthyosporea // Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 3 / Ред. С.А. Карпов. СПб., М.: КМК, 2011. С. 342–369.
- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных: трихоплакс, ортонектиды, дициемиды. М.: МГУ, 1990. 144 с.
- Малахов В.В., Богомолова Е.В., Кузьмина Т.В., Темерева Е.В. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок // Онтогенез. 2019. Т. 50 (6). С. 383–397.
- Матвиенко А.М. Класс вольвоксовые (Volvocophyceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 266–281.
- Новожилов Ю.К., Гудков А.В. Класс Eumycetozoa Zopf – Эумицетозои (слизевики, миксомицеты) // Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 1 / Ред. С.А. Карпов. СПб.: Наука, 2000. С. 417–443.
- Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 143–192.
- Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб., Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.
- Пугачев О.Н., Подлипаев С.А. Тип Мухозоа Grassé, 1970 – Миксозоа / Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 2 / Ред. М.В. Крылов, А.О. Фролов. СПб.: Наука, 2007. С. 1045–1080.
- Сизова Т.П. Класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 2. Грибы / Ред. М.В. Горленко. М.: Просвещение, 1976. С. 23–34.
- Симдянов Т.Г. Класс Gregarinae Dufour, 1828 – Грегарины / Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 2 / Ред. М.В. Крылов, А.О. Фролов. СПб.: Наука, 2007. С. 20–149.
- Системы репродукции // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 2000. 639 с.
- Слюсарев Г.С. Тип ортонектида (Orthonectida): строение, биология, положение в системе многоклеточных животных // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69 (6). С. 403–427.
- Тимонин А.К. Ботаника в 4 тт. Т. 3. Высшие растения. М.: Академия, 2007. 352 с.
- Тимонин А.К., Филлин В.Р. Ботаника в 4 тт. Т. 4 (1). Систематика высших растений. М.: Академия, 2009. 320 с.
- Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника в 4 тт. Т. 4 (2). Систематика высших растений. М.: Академия, 2009. 352 с.
- Филлин В.Р. Отдел Плауновидные (Lycopodiophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978а. С. 99–122.
- Филлин В.Р. Отдел Хвощевидные (Equisetophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978б. С. 131–146.
- Фурсенко А.В. К биологии *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg // Русский архив протистологии. 1924. Т. 3. С. 75–93.
- Яковлев М.С. Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений: Winteraceae – Juglandaceae / Ред. М.С. Яковлев. Л.: Наука, 1981. С. 7–25.
- Angel P., Herranz M., Leander B.S. Insights into the morphology of haplozoan parasites (Dinoflagellata) using confocal laser scanning microscopy // J. Eukaryot. Microbiol. 2021. V. 68. P. e12855. <https://doi.org/10.1111/jeu.12855>
- Barr F.A., Gruneberg U. Cytokinesis: placing and making the final cut // Cell. 2007. V. 131 (5). P. 847–860. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.11.011>
- Bell G. The evolution of anisogamy // J. Theor. Biol. 1978. V. 73. P. 247–270. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(78\)90189-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(78)90189-3)
- Blute M. The evolution of anisogamy: more questions than answers // Biol. Theory. 2013. V. 7. P. 3–9. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0060-4>

- Bogaert K., Beeckman T., De Clerck O. Two-step cell polarization in algal zygotes // Nat. Plants. 2017. V. 3. P. 16221. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.221>
- Bogaert K.A., Delva S., De Clerck O. Concise review of the genus *Dictyota* J.V. Lamouroux // J. Appl. Phycol. 2020. V. 32. P. 1521–1543. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02121-4>
- Bonner J.T. The origins of multicellularity // Integr. Biol. 1998. V. 1. P. 27–36. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6602\(1998\)1:1<27::AID-INBI4>3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6602(1998)1:1<27::AID-INBI4>3.0.CO;2-6)
- Brawley S.H. Fertilization in natural populations of the dioecious brown alga *Fucus ceranoides* and the importance of the polyspermy block // Marine Biol. 1992. V. 113. P. 145–157. <https://doi.org/10.1007/BF00367648>
- Brawley S.H., Johnson L.E. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae // Brit. Phycol. J. 1992. V. 27 (3). P. 233–252. <https://doi.org/10.1080/00071619200650241>
- Bulmer M.G., Parker G.A. The evolution of anisogamy: a game-theoretic approach // Proc. R. Soc. B. 2002. V. 269. P. 2381–2388. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2161>
- Chemlin E. Le développement des spores chez les Rhodophycées // Rev. Gén. Bot. 1937. V. 49. P. 205–535.
- Coates J.C., Umm-E-Aiman, Charrier B. Understanding “green” multicellularity: do seaweeds hold the key? // Front. Plant Sci. 2015. V. 5 (737). P. 1–6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00737>
- Cole K., Akintobi S. The life cycle of *Prasiola meridionalis* Setchell and Gardner // Canad. J. Bot. 1963. V. 41 (5). P. 661–668. <https://doi.org/10.1139/b63-053>
- Colizzi E.S., Vroomans R.M.A., Merks R.M.H. Evolution of multicellularity by collective integration of spatial information // eLife. 2020. V. 9. P. e56349. <https://doi.org/10.7554/eLife.56349>
- Davidovich N.A., Kaczmarzka I., Karpov S.A. et al. Mechanism of male gamete motility in araphid pennate diatoms from the genus *Tabularia* (Bacillariophyta) // Protist. 2012. V. 163 (3). P. 480–494. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.09.002>
- Dunn C.W., Giribet G., Edgecombe G.D., Hejnol A. Animal phylogeny and its evolutionary implications // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2014. V. 45. P. 371–395. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091627>
- Edwards M.S. The role of alternate life-history stages of a marine macroalga: a seed bank analogue? // Ecology. 2000. V. 81. P. 2404–2415. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2404:TROALH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2404:TROALH]2.0.CO;2)
- Egerod L.E. An analysis of the siphonous Chlorophycophyta with special reference to the Siphonocladales, Siphonales, and Dasycladales of Hawaii // Univ. Calif. Publ. Bot. 1952. V. 25. P. 327–367.
- Enomoto S., Hirose H. On the septum formation of *Microdictyon okamurae* Setchell // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1971. V. 19. P. 90–93.
- Feis M.E. Reproduction in the genus *Fucus*. Haren: Univ. Groningen, 2010. 18 p.
- Feist S.W., Morris D.J., Alama-Bermejo G., Holzer A.S. Cellular processes in Myxozoans // Myxozoan evolution, ecology and development / Eds B. Okamura, A. Gruhl, J. Bartholomew. Cham: Springer, 2015. P. 139–154. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6_8
- Felsenstein J. The evolutionary advantage of recombination // Genetics. 1974. V. 78 (2). P. 737–756. <https://doi.org/10.1093/genetics/78.2.737>
- Fox J., Siddall M.E. The road to Cnidaria: history of the phylogeny of Myxozoa // J. Parazitol. 2015. V. 101 (3). P. 269–274. <https://www.jstor.org/stable/24626072>
- Foster C.A., Sarphie T.G., Hawkins W.E. Fine structure of the peritrichous ectocommensal *Zoothamnium* sp. with emphasis on its mode of attachment to penaeid shrimp // J. Fish Dis. 1978. V. 1 (4). P. 321–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1978.tb00036.x>
- Franz V. Geschichte der Organismen. Viena: Salzwasser, 1924. 949 p.
- Friedmann I. Structure, life-history, and sex determination of *Prasiola stipitata* Suhr // Ann. Bot. 1959. V. 23 (4). P. 571–572. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083677>
- Fritsch F.E. The genus *Sphaeroplea* // Ann. Botan. 1929. V. 433 (1). P. 1–26. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a090153>
- Furuya H., Tsuneki K. Biology of dicyemid mesozoans // Zool. Sci. 2003. V. 20. P. 519–532.
- Furuya H., Hochberg F.G., Tsuneki K. Reproductive traits in dicyemids // Marine Biol. 2003. V. 142. P. 693–706.
- Gavrilov-Zimin I.A. Ontogenesis, morphology and higher classification of archaeococcids (Homoptera: Coccinea: Orthezioidea) // Zoosyst. Rossica. 2018. Suppl. 2. SPb.: Zool. Inst. RAS, 260 p. <https://doi.org/10.31610/zsr/2018.supl.2.1>
- Gavrilov-Zimin I.A., Stekolshikov A.V., Gautam D.C. General trends of chromosomal evolution in Aphidococca (Insecta, Homoptera, Aphidinea + Coccinea) // Comp. Cytogenet. 2015. V. 9 (3). P. 335–422. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v9i3.4930>
- Gonzalves E.A., Mehra K.R. *Oocystaenium*, a new genus of the Chlorococcales // Hydrobiologia. 1959. V. 13. P. 201–206.
- Grassé P.-P. Classe des Gregarinomorphes // Traite de Zoologie: anatomie, systématique, biologie. V. 1 (2) / Ed. P.-P. Grassé. Paris: Masson et Cie, 1953. P. 550–690.
- Grosberg R.K., Strathmann R.R. The evolution of multicellularity: a minor major transition? // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2007. V. 38. P. 621–654. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102403.114735>
- Gruhl A., Okamura B. Tissue characteristics and development in Myxozoa // Myxozoan evolution, ecology and development / Eds B. Okamura, A. Gruhl, J. Bartholomew. Cham: Springer, 2015. P. 155–174. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6_9
- Heesch S., Serrano-Serrano M., Barrera-Redondo J. et al. Evolution of life cycles and reproductive traits: insights from the brown algae // J. Evol. Biol. 2021. V. 34. P. 992–1009. <https://doi.org/10.1111/jeb.13880>

- Herron M.D., Rashidi A., Shelton D.E., Driscoll W.W. Cellular differentiation and individuality in the “minor” multicellular taxa // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. 844–861. <https://doi.org/10.1111/brv.12031>
- Hodgson A.N. Paraspermatogenesis in gastropod molluscs // *Invert. Reprod. Dev.* 1997. V. 31. P. 31–38. <https://doi.org/10.1080/07924259.1997.9672560>
- Hoyt W.D. The periodic fruiting of *Dictyota* and its relation to the environment // *Am. J. Bot.* 1927. V. 14. P. 592–619.
- Jones W.E., Moorjani A.Sh. The attachment and early development of tetraspores of some coralline red algae // MBI special publication dedicated to Dr. N.K. Panikkar. Cochín: MBI, 1973. P. 293–304. <http://eprints.cmfri.org.in/id/eprint/2477>
- Kaplan-Levy R.N., Hadas O., Summers M.L. et al. Akinetes: dormant cells of cyanobacteria // *Dormancy and resistance in harsh environments. Topics in current genetics.* V. 21 / Eds E. Lubzens, J. Cerda, M. Clark. Berlin-Heidelberg: Springer, 2010. P. 5–27. https://doi.org/10.1007/978-3-642-12422-8_2
- Kaczmarek I., Pouličková A., Sato Sh. et al. Proposals for a terminology for diatom sexual reproduction, auxospores and resting stages // *Diatom Res.* 2013. V. 28 (3). P. 263–294. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2013.791344>
- Kawai H., Sasaki H., Maeda Y., Arai S. Morphology, life history and molecular phylogeny of *Chorda rigida* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyceae) from the Sea of Japan and the genetic diversity of *Chorda filum* // *J. Phycol.* 2001. V. 37. P. 130–142.
- Knoll A.H. The multiple origins of complex multicellularity // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 2011. V. 39. P. 217–239. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.031208.100209>
- Kobara T., Chihara M. Spermatozooids of *Pseudodichotomopsis constrictus* with special reference to the systematic position of the genus // *J. Jap. Bot.* 1984. V. 59 (1). P. 20–25.
- Lamza L. Diversity of “simple” multicellular eukaryotes: 45 independent cases and six types of multicellularity // *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 2023. V. P. 1–22. <https://doi.org/10.1111/brv.13001>
- Leliaert F., De Clerck O., Verbruggen H. et al. Molecular phylogeny of the Siphonocladales (Chlorophyta: Cladophorophyceae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2007. V. 44 (3). P. 1237–1256. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.016>
- Luthringer R., Cormier A., Ahmed S. et al. Sexual dimorphism in the brown algae // *Persp. Phycol.* 2014. V. 1 (1). P. 11–25. <https://doi.org/10.1127/2198-011X/2014/0002>
- McConnaughey B.H. The life cycle of the dicyemid Mesozoa // *Univ. Calif. Publ. Zool.* 1951. V. 55. P. 295–336.
- McConnaughey B., McConnaughey E. Strange life of dicyemid Mesozoans // *Sci. Monthly.* 1954. V. 79 (5). P. 277–284.
- McDonald K.L., Pickett-Heaps J.D. Ultrastructure and differentiation in *Cladophora glomerata*. I. Cell division // *Am. J. Bot.* 1976. V. 63. P. 592–601.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A. et al. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // *BioEssays.* 2009. V. 31. P. 758–768. <https://doi.org/10.1002/bies.200800214>
- Michetti K.M., Martín L.A., Leonardi P.I. Carpospore release and sporeling development in *Gracilaria gracilis* (Gracilariales, Rhodophyta) from the southwestern Atlantic coast (Chubut, Argentina) // *J. Appl. Phycol.* 2013. V. 25. P. 1917–1924. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0029-0>
- Nanda N. Egg release and germling development of *Myagropsis myagroides* (Mertens ex Turner) Fensholt // *Jap. J. Phycol. (Sôrui).* 1993. V. 41. P. 315–325.
- Nayar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // *Bot. Rev.* 1971. V. 37. P. 295–396. <https://doi.org/10.1007/BF02859157>
- Nehira K. Spore germination, protonema development and sporeling development // *New manual of bryology* // Ed. R.M. Schuster. Nichinan: The Hattori Bot. Lab., 1983. P. 343–385.
- Niklas K.J., Newman S.A. The origins of multicellular organisms // *Evol. Dev.* 2013. V. 15 (1). P. 41–52. <https://doi.org/10.1111/ede.12013>
- Noto T., Yazaki K., Endoh H. Developmentally regulated extrachromosomal circular DNA formation in the mesozoan *Dicyema japonicum* // *Chromosoma.* 2003. V. 111. P. 359–368. <https://doi.org/10.1007/s00412-002-0216-2>
- Okuda K., Sekida S., Hasebe A. et al. Segregative cell division and the cytoskeleton in two species of the genus *Struvea* (Cladophorales, Ulvophyceae, Chlorophyta) // *Phycol. Res.* 2016. V. 64. P. 219–229. <https://doi.org/10.1111/pre.12139>
- Ollerton J., Ren Z.-X. Did pollination exist before plants? // *Science.* 2022. V. 377. P. 471–472. <https://doi.org/10.1126/science.add3198>
- Parker G.A., Baker R.R., Smith V.G. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon // *J. Theor. Biol.* 1972. V. 36 (3). P. 529–553. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(72\)90007-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(72)90007-0)
- Raikova E.V. Life cycle, cytology, and morphology of *Polypodium hydriforme*, a coelenterate parasite of the eggs of Acipenseriform fishes // *J. Parasitol.* 1994. V. 80 (1). P. 1–22. <https://doi.org/10.2307/3283338>
- Reiswig H.M. Population dynamics of three Jamaican Demospongiae // *Bull. Marine Sci.* 1970a. V. 23 (2). P. 191–226.
- Reiswig H.M. Porifera: sudden sperm release by tropical Demospongiae // *Science.* 1970b. V. 170 (3957). P. 538–539. <https://doi.org/10.1126/science.170.3957.538>
- Reiswig H.M. Natural gamete release and oviparity in Caribbean Demospongiae // *Aspects of sponge biology* / Eds F.W. Harrison, R.R. Cowden. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 99–112.
- Schulz H.N., Brinkhoff T., Ferdelman T.G. et al. Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments // *Science.* 1999. V. 284 (5413). P. 493–495.
- Searles R.B. The strategy of the red algal life history // *Am. Nat.* 1980. V. 115 (1). P. 113–120.
- Seiler S., Heilig Y. Septum formation and cytokinesis in Ascomycete fungi // *Biology of the fungal cell. The Mycota.* V. 8 / Eds D. Hoffmeister, M. Gressler. Cham: Springer, 2019. P. 15–42. https://doi.org/10.1007/978-3-030-05448-9_2

- Serrão E.A., Pearson G., Kautsky L., Brawley S.H. Successful external fertilization in turbulent environments // PNAS USA. 1996. V. 93. P. 5286–5290. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.11.5286>
- Siddall M.E., Martin D.S., Bridge D. et al. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria // J. Parazitol. 1995. V. 81 (6). P. 961–967. <https://doi.org/10.2307/3284049>
- Smith G.M. On the reproduction of some Pacific Coast species of *Ulva* // Am. J. Bot. 1947. V. 34 (2). P. 80–87. <https://doi.org/10.2307/2437232>
- Sparrow F.K.-Jr. The Monoblepharidales // Ann. Bot. 1933. V. 47 (3). P. 517–542. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a090402>
- Štolc A. Actinomyxidies, nouveau groupe de Mesozoaires parent des Myxosporidies // Bull. Int. Acad. Sci. Bohème. 1899. V. 22. P. 1–12.
- Suga H., Ruiz-Trillo I. Development of ichthyosporeans sheds light on the origin of metazoan multicellularity // Dev. Biol. 2013. V. 377 (1). P. 284–292.
- Swallow J.G., Wilkinson G.S. The long and short of sperm polymorphisms in insects // Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. 2002. V. 77 (2). P. 153–82. <https://doi.org/10.1017/s1464793101005851>
- Umen J.G. Green algae and the origins of multicellularity in the plant kingdom // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. 2014. V. 6 (11). P. a016170. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016170>
- Umen J., Coelho S. Algal sex determination and the evolution of anisogamy // Ann. Rev. Microbiol. 2019. V. 73. P. 267–291.
- Wai M.K. Morphotaxonomy, culture studies and phytogeographical distribution of *Amphiroa fragilissima* (Linnaeus) Lamouroux (Corallinales, Rhodophyta) from Myanmar // J. Aquacult. Mar. Biol. 2018. V. 7 (3). P. 142–150.
- Spezielle Zoologie. Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere. Teil 2. Wirbel und Schädeltiere / Hrsg. W. Westheide, R. Rieger. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 2004. 922 + 712 s.
- Zakhvatkin A.A. Vergleichende Embryologie der niederen Wirbellosen (Ursprung und Gestaltungswege der individuellen Entwicklung der Vielzeller). Berlin: Deutsch. Vert. Wiss., 1956. 401 s.

Reproductive Criteria of Multicellularity and Original Modes of Reproduction

I. A. Gavrilov-Zimin^{a, b, *}

^aZoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

^bVavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: coccids@gmail.com

The reproductive criteria of multicellularity are proposed for the first time. Terminologically the multicellularity is advised to subdivide into three variants: 1) protonemal – the most primitive, known in multicellular prokaryotes, in majority groups of multicellular algae and in gametophytes of some embryophyte plants; 2) siphonoseptal, distributed amongst multicellular fungi, some groups of green and yellow-green algae; 3) embryogenic, the most complicated, characteristic of all animals (Metazoa), sporophytes and some gametophytes of embryophyte plants, charophyte algae (Charophyceae s.s.), oogamous genera of green and brown algae, some genera of red algae. In addition to well-known subdivision of the reproduction into sexual and asexual variants, it is advised to consider *monocitic* (appearance of the new organism from one cell in course of sexual or asexual reproduction) and *polycitic* (fragmentation, longitudinal/transverse division, budding, basing on numerous cells of maternal organisms), because both these modes have different evolutionary and ontogenetic origin. It is demonstrated that the internal fertilization was the original feature of reproduction in animals (Metazoa), land plants (Embryophyta), most groups of multicellular oogamous algae, in oogamous and pseudoogamous fungi. Correspondingly, in course of the sexual reproduction, viviparous development was the ancestral for animals, whereas the germination of the zygote on (or inside) maternal organism was the ancestral for Embryophyta and most oogamous algae.

Keywords: multicellularity, gametogenesis, oogamete, spore, viviparity, evolution, sexual and asexual reproduction, polyembryony