

МАТЕРИАЛЫ
КОНФЕРЕНЦИИ

УДК 575.8:591.3

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ОНТОГЕНЕЗА
И ВОЗНИКНОВЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

© 2010 г. И. В. Довгаль

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев 01601, ул. Б. Хмельницкого, 15

E-mail: dovgal@izan.kiev.ua

Поступила в редакцию 16.06.2009 г.

В статье обсуждаются вопросы формирования морфогенетических механизмов при возникновении многоклеточности. Выделены этапы эволюции онтогенеза при переходе от клеточного уровня организации к многоклеточности.

Для представителей разных групп эукариот сформулирован ряд гипотез о возможных путях перехода их представителей к многоклеточности. Так, в отношении происхождения многоклеточных животных (Metazoa) существует несколько альтернативных версий, подробно рассмотренных Ивановым (1968). Существующие гипотезы можно свести к трем группам: 1) полное или неполное деление в общем внеклеточном матриксе с формированием колоний; 2) целлюляризация многоядерной (полиэнергидной) клетки; 3) агрегация клеток, вызванная химическим стимулом.

Среди недавно высказанных предположений наиболее распространено мнение, что предками Metazoa были колониальные воротничковые жгутиконосцы (Gaidos *et al.*, 2007), а наиболее близки к предполагаемому предку многоклеточных животных губки, имеющие клетки (хоаноциты), которые чрезвычайно близки к хоанофлагеллатам по строению (Дондуа, 2005а; Фролов, 2006). Эта же гипотеза находит подтверждение в многочисленных филогенетических деревьях, построенных на базе секвенирования ДНК, где хоанофлагеллаты стабильно попадают в один кластер с Metazoa.

Согласно альтернативной версии (Maldonado, 2004), наоборот, хоанофлагеллаты являются вторично упрощенными губками, а предками многоклеточных животных были какие-то грибы (Müller, 2003).

В свою очередь, Серавин и Гудков (2005) предположили, что наличие на ранних этапах морфогенеза амебоидных свойств у клеток многих представителей Metazoa свидетельствует о том, что предками Metazoa были какие-то амебожгутиковые протисты. Эти авторы считают, что способность к клеточной агрегации также сохранилась в геноме Metazoa от амебофлагеллатных предков и именно таким путем (за счет агрегации клеток, а не путем дифференциации клеток колонии) сформировались многоклеточные организмы.

Задача статьи – обсуждение вопроса, каким образом могли меняться механизмы регуляции онтогенеза при переходе от клеточного к многоклеточному уровню организации.

На наш взгляд в данном контексте весьма перспективным является поиск преемственности между механизмами регуляции онтогенеза простейших и механизмами раннего онтогенеза многоклеточных животных (Dovgal, 2002a, b; Довгаль, 2007, 2008, 2009).

Северцов (1939) утверждал, что у одноклеточных онтогенез отсутствует, и только для вольвоксов признавал его наличие в самой примитивной форме. В частности, по мнению Северцова (1934), материнская клетка простейших в результате деления дает начало уже вполне сформированным дочерним клеткам, а не зародышу, который должен еще пройти ряд стадий развития. На предложенной Северцовым схеме эволюции онтогенеза Metazoa (рис. 1) собственно онтогенез начинается только у колониальных протистов (на примере формирования колоний *Volvox*, особи которых морфологически и функционально дифференцированы), что касается происхождения морфогенетических механизмов у многоклеточных, то этот вопрос остается открытым.

Вслед за Северцовым большинство эмбриологов отрицает наличие индивидуального развития на клеточном уровне организации. Например, Дондуа (2005б) утверждает, что только у первых многоклеточных животных должны были появиться механизмы, которые обеспечивают дифференциальную активность генов и разнообразные морфогенетические процессы. Однако при таком подходе непонятно, на базе чего сформировались морфогенетические механизмы первых многоклеточных животных. Возможно, поэтому Иванов (1968) считает сущность концепции Северцова умозрительной. На наш взгляд, естественным было бы искать зачатки таких механизмов у эукариот, находящихся на клеточном уровне организации.

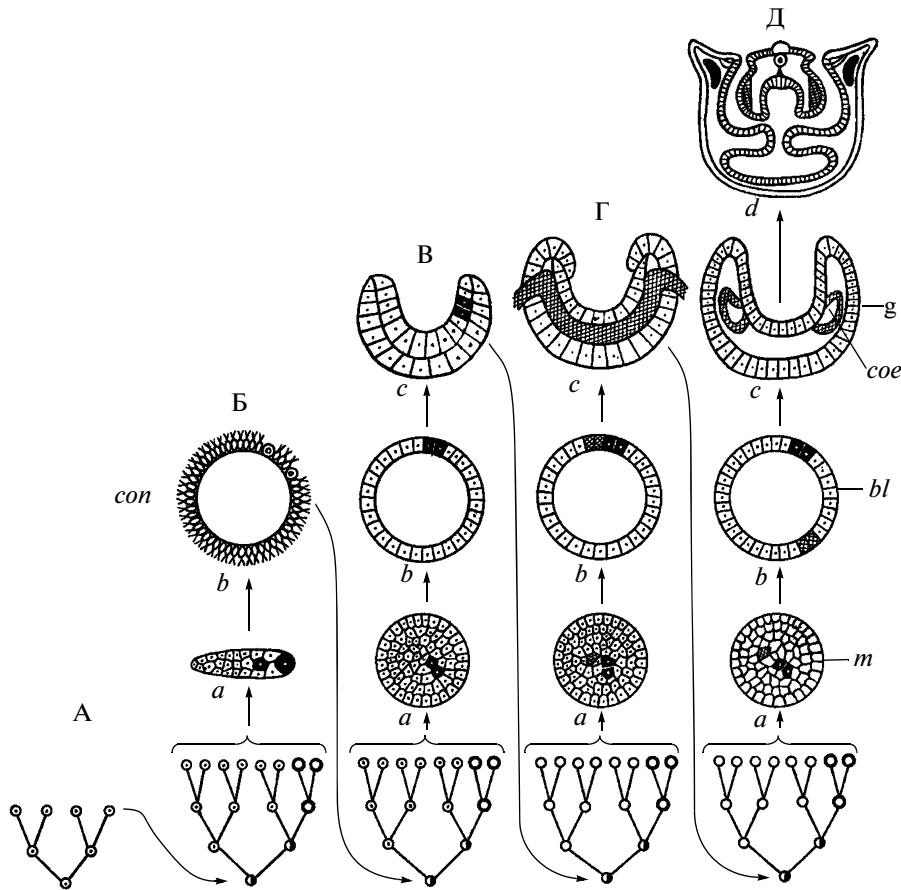


Рис. 1. Гипотетические этапы эволюции онтогенеза билатеральных Metazoa по А.Н. Северцову (Иванов, 1968). А — размножение свободноживущих одноклеточных животных, дочерние клетки после каждого деления расходятся; Б — онтогенез колонии одноклеточных (типа *Volvox*), материнская клетка многократно делится, но дочерние клетки не расходятся и образуют колонию; В — онтогенез низших Metazoa (типа *Hydra*); Г — эволюция онтогенеза первичного билатерального животного, у которого путем архалаксиса развилась мезодерма; Д — онтогенез высшего билатерального животного, у которого эмбриональное развитие удлинилось путем надставок. Черным цветом показаны половые клетки, заштрихована мезодерма. *a-d* — последовательные стадии онтогенеза, *bl* — бластула, *coe* — целом, *con* — колония простейших, *g* — гастрей, *m* — морула.

Словосочетание “онтогенез клетки”, вероятно, первым использовал Бауэр (1935). Ученик Бауэра Токин (1934) обратил внимание на то, что каждая особь (томит), образованная в результате деления брюхоресничной инфузории, получает разный набор цирр (ресничных пучков) и, соответственно, должна восстанавливать недостающие пучки. Токин трактовал такой процесс как онтогенез, а последовательные этапы формирования нового ресничного аппарата считал рекапитуляциями.

Работы Бауэра и Токина не были замечены современниками и повторно к представлениям об онтогенезе протистов вернулись уже в 50–70-е гг. XX в. При этом в качестве онтогенетических рассматривались процессы, которые происходят, в частности, у инфузорий при разных формах бесполого размножения (Догель, 1951; Foissner, 1996).

В отличие от многих других протистов, клеточное тело инфузорий имеет хорошо заметные даже

на светооптическом уровне внешние структуры, которые к тому же асимметрично расположены. В первую очередь это относится к клеточному рту — цитостому. Для цилиат характерно поперечное деление, в результате которого одна из дочерних клеток получает цитостом (и соответствующий ресничный аппарат) от материнской клетки, а другая должна его достраивать (рис. 2). Как оказалось, построение нового ротового аппарата (стоматогенез) протекает в разных группах инфузорий по-разному. Последовательность процессов, которые протекают в ходе стоматогенеза инфузорий, трактуется как онтогенез. Соответственно, разный тип стоматогенеза характеризует различные классы инфузорий. Кроме того, этапы стоматогенеза рассматриваются в качестве рекапитуляций.

До широкого применения молекулярных технологий стоматогенез был почти единственным источником информации для филогенетических реконструкций в пределах типа Ciliophora. Однако и

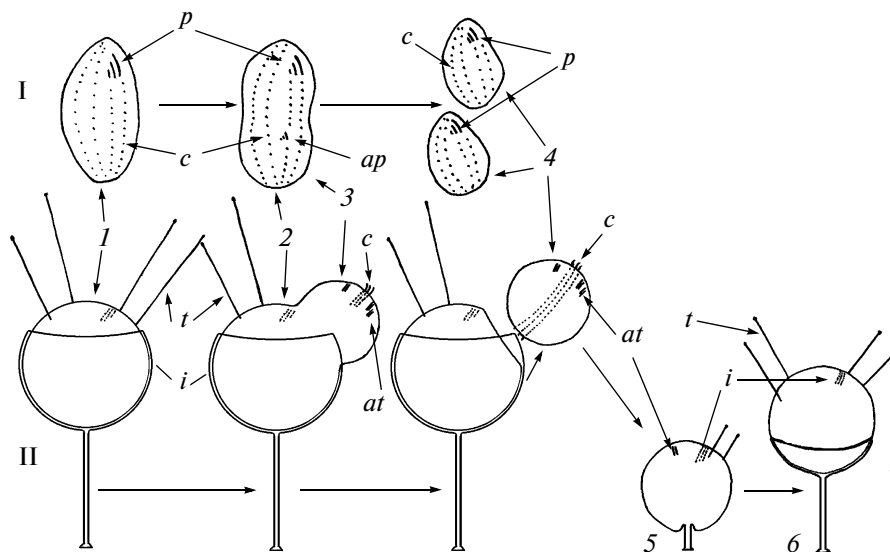


Рис. 2. Схема онтогенеза подвижных (I) (Янковский, 1972, с изменениями) и сидячих (II) (на примере сукторий) инфузорий. 1 – трофонт; 2 – томонт; 3 – протомит; 4 – томит; 5–6 – метаморфоз бродяжки; c – цилиатура; i – инфрацилиатура; at – зачаток щупальца; t – щупальце; p – ротовая цилиатура; ap – зачаток ротовой цилиатуры (Dovgal, 2002a).

использование молекулярно-генетических методов не снизило его значения для филогенетики и систематики инфузорий, так как схемы филогенетических отношений таксонов инфузорий ранга класса или отряда, полученные с учетом типа стоматогенеза и по данным ДНК-секвенирования, хорошо соответствуют друг другу (Foissner, 1996).

Янковский (1972) рассматривает как онтогенетические любые изменения (реконструкции) ресничного аппарата инфузорий (не только ротового) после бесполого размножения.

Эйгнер (Eigner, 1997) на новом методическом уровне независимо от Токина реконструировал филогению некоторых групп брюхожесничных инфузорий с помощью анализа онтогенеза этих цилиат.

Нами (Dovgal, 2002a, b) в таком плане рассматривались процессы стоматогенеза, а также реконструкции щупальцевого аппарата хищных прикрепленных инфузорий-сукторий в ходе их почкования и метаморфоза расселительных стадий-бродяжек (рис. 2).

Следует отметить, что попытки использовать онтогенетические критерии для других групп протистов были менее удачны, хотя известный американский протистолог Корлисс (Corliss, 1968) и полагает, что во многих таксонах простейших можно найти примеры рекапитуляций анцестральных признаков. Особенно это касается групп со сложно организованными наружными структурами – пелликулой или различного рода скелетными образованиями. Такие примеры, по его мнению, могут быть обнаружены у микроспоридий (скульптура стенок спор), грегариин (мембрана гаметоцист), кокцидий, динофлагеллат (структура наружного скелета).

В отличие от других протистологов, мы считаем, что стоматогенез инфузорий и ранние этапы метаморфоза расселительных стадий сидячих инфузорий (и аналогичные процессы у других протистов) являются проявлениями не биогенетического закона, а закона зародышевого сходства Бэра (Довгаль, 2000; Dovgal, 2002a). Была предложена особая формулировка этой закономерности для онтогенеза одноклеточных эукариот (Dovgal, 2002a; Довгаль, 2008). При этом за основу была принята формулировка закона зародышевого сходства из монографии Шмальгаузена (1969).

Что касается механизмов регуляции морфогенетических процессов у простейших, то они, вероятно, аналогичны или даже гомологичны таковыми у многоклеточных животных. Об этом косвенно свидетельствует то, что при изучении онтогенеза инфузорий часто применимы те же методы, что и для онтогенеза многоклеточных, такие как микрохирургические, связанные с пересадкой отдельных структур кортекса инфузорий (Beisson, 1994). Соли лития вызывают и у инфузорий, и у многоклеточных сходные тератогенные эффекты (Beisson, 1994). Это же подтверждает и обнаружение у хоанофлагеллат тирозинкиназных рецепторов (King, Carroll, 2001; King *et al.*, 2003).

Специфика индивидуального развития одноклеточных организмов проявляется в более существенной регуляторной роли кортикальных структур клетки (Dovgal, 2002a). У многоклеточных сходную роль кортекс, вероятно, играет только на самых ранних этапах онтогенеза, например, при ооплазматической сегрегации.

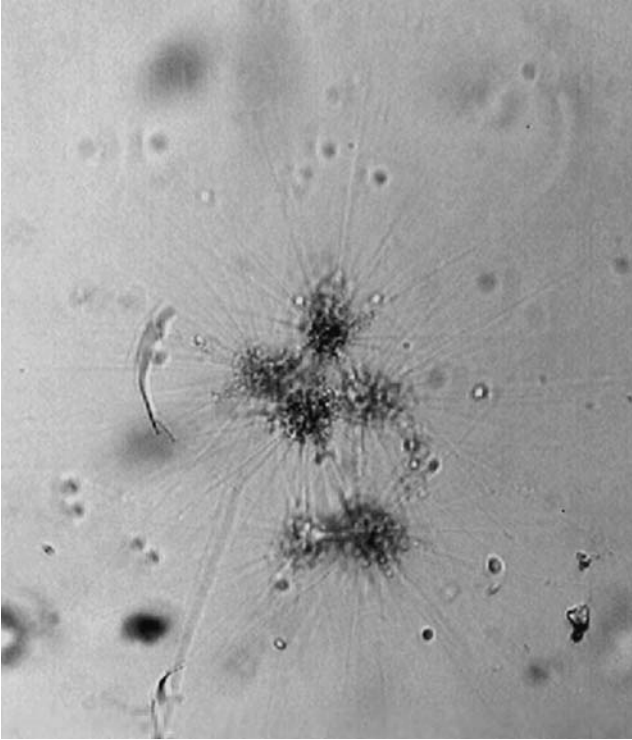


Рис. 3. Агрегация солнечников. Ув.: $\times 320$.

Определенный интерес в плане эволюционного становления механизмов регуляции морфогенеза при переходе к многоклеточности, на наш взгляд, представляют процессы межклеточного распознавания у протистов. В первую очередь такие процессы связаны с половым процессом у этих организмов. Однако у тех протистов, которые размножаются только бесполом путем, тоже есть случаи, когда

несколько особей одного вида собираются вместе и объединяются в одну клетку (рис. 3) или просто очень плотно примыкают друг к другу. Некоторые инфузории зимуют, собираясь на дне водоемов в крупные (5–8 мм диаметром) шарообразные скопления, насчитывающие сотни тысяч особей.

Интереснейшая проблема распознавания простейших уже давно и успешно разрабатывается специалистами по разным группам простейших (Афонькин, 1991). Подобные процессы достаточно давно обсуждаются в качестве модельных для изучения путей становления механизмов морфогенеза многоклеточных. Одним из классических модельных организмов при таких исследованиях является почвенный слизевик *Dictyostelium discoideum* Rapet, 1935, трофическая фаза жизненного цикла которого представлена одиночными амeboидными клетками, размножающимися делением. При истощении пищевого ресурса (бактерий) отдельные амeboидные особи (центры агрегации) начинают синтезировать и выделять в окружающую среду особое вещество (аттрактант), первоначально названное “акразин”, которое стимулирует другие особи объединяться в группы вокруг центров агрегации. Таким образом, формируется псевдоплазмодий, где далее происходит дифференциация клеток, из которых, в свою очередь, формируются разные части плодового тела (сорокарпа) (рис. 4). Часть клеток сорокарпа дифференцируется в споры (Goldbeter, Segel, 1977; Новожилов, Гудков, 2000). Впоследствии было установлено, что аттрактант представляет собой цАМФ (циклический аденозинмонофосфат), а сам процесс синтеза цАМФ является автокаталитическим. При этом перемещение отдельных амоб к центрам имеет характер концентрических волн, а в функционировании цАМФ может быть прослежена аналогия с морфогенами много-

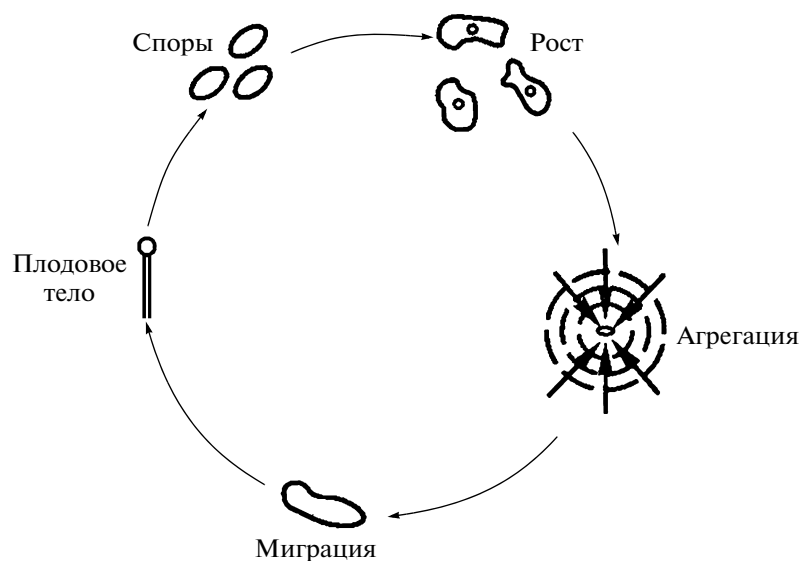


Рис. 4. Жизненный цикл слизевика *Dictyostelium discoideum* (Пригожин, Стенгерс, 2003).

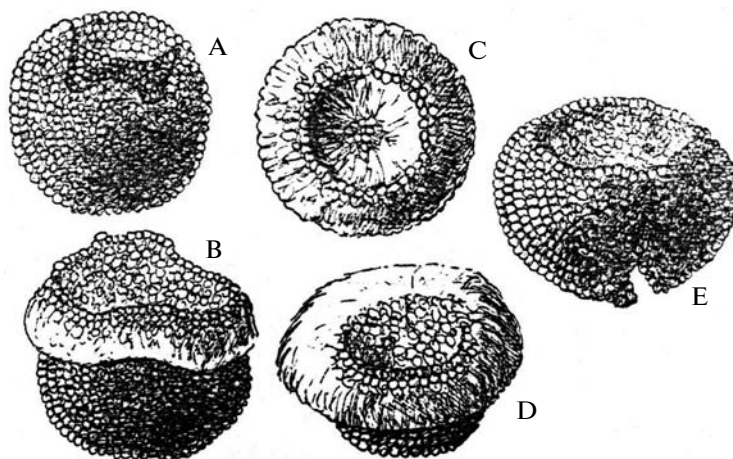


Рис. 5. Онтогенез колонии *Volvox* (“стадия псевдогастролы”). А – впячивание поверхности колонии; В, D (вид сбоку) и С (вид со стороны устья) – выворачивание краев; Е (вид сбоку) – перекрывание вывернутых краев (Kuschakewitsch, 1923).

клеточных животных как носителями позиционной информации в эмбрионе. Указанным сходством, а также относительной простотой верификации в значительной степени обусловлен интерес к математическому моделированию механизмов агрегации у слизевиков как неравновесного процесса (Пригожин, Стенгерс, 2003; Litcanu, Velazquez, 2006).

Помимо механизмов, базирующихся на выделении клетками в окружающую среду феромонов агрегации или феромонов спаривания, значительный интерес представляют механизмы межклеточного распознавания, основанные на взаимодействии молекулярных мембранных комплексов (Афонькин, 1991). Подобная схема, в частности, разработана для одиночного представителя вольвоксовых хламидомонасы (Musgrave, 1994), что позволяет экспериментально проверить возможные пути перехода к взаимодействиям между клетками внутри колоний, так как колониальные вольвоксовые являются классическими модельными объектами при обсуждении происхождения многоклеточности. Следует отметить, что именно версия происхождения многоклеточных организмов от колониальных предков, вероятно, является экспериментально наиболее обоснованной благодаря исследованиям бесполого размножения разных видов вольвоксов.

Первым обратил внимание на сходство процессов формирования дочерних колоний у вольвокса (рис. 5) с процессами бластуляции и гастрюляции у животных киевский эмбриолог Кушакевич (Kuschakewitsch, 1923). При этом следует упомянуть роль Шмальгаузена в появлении этой известной публикации. Кушакевич в 1920 г. эмигрировал из страны, а рукопись готовил и рекомендовал к опубликованию в журнале “Записки физико-математического отдела” Украинской Академии наук Шмальгаузен. В результате, начиная с работы Кушакевича и до наших дней, бесполое размножение

разных видов рода *Volvox* является популярной моделью эволюционного становления морфогенетических процессов при переходе к многоклеточности (Kirk, 2001, 2005; Kirk, Nishii, 2001; Десницкий, 2006; Michod, 2007; Herron, Michod, 2008). При этом представителей нескольких родов вольвоцин обычно выстраивают в эволюционный ряд от одиночных представителей рода *Chlamidomonas* к сферическим колониям рода *Volvox*, для которых характерна дифференциация клеток на “соматические”, неспособные к делению и на погруженные вглубь колонии гонидии, т.е. клетки-основатели дочерних колоний.

Хотя согласно молекулярным данным вольвоцины относительно молодая группа, возраст которой не превышает 70 млн. лет, они, действительно, являются очень удобной моделью. Однако даже в пределах одного этого семейства переход от одиночных форм к колониальным с дифференциацией клеток происходил независимо несколько раз (Kirk, 2005).

На основании оригинальных данных по размножению вольвоксов Кирк (Kirk, 2001) предположил, что в геноме вольвоксовых последовательно появлялись три регуляторных локуса, что способствовало переходу от одноклеточной организации к разделению функций между двумя специализированными типами вегетативных клеток (соматическими и гонидиями). Кирк (Kirk, 2005) предложил двенадцатиступенчатую модель перехода к колониальности у вольвоксовых: 1-й этап – неполный цитокинез; 2-й и 7-й – инверсия клеток дочерней колонии; 3-й – поворот базальных телец жгутиков, который необходим для их сокращений в одном направлении, что обеспечивает способность колонии к поступательному движению; 4-й – формирование полярности колонии (физиологических переднего и заднего конца); 5-й – образование внеклеточного матрикса. На 6-м этапе включается контроль деления клеток колонии, 8-й этап связан с увеличением объема внеклеточного матрикса. На 9-м и 10-м эта-

пах происходит сначала частичное, а затем полное разделение функций между “соматическими” клетками и будущими гонидиями. На 11-м этапе совершается переход к асимметричному делению. Наконец, последний, 12-й этап — это дифференциация (бифуркация по Кирку) программы клеточного деления.

На наш взгляд, в этой последовательности шагов можно проследить этапы, когда регуляция процессов морфогенеза находится еще на клеточном уровне (1–3-й), а также этапы, на которых необходимы механизмы межклеточного взаимодействия (4–12-й).

Здесь вполне просматривается аналогия с онтогенезом Metazoa, когда сначала включаются регуляторные механизмы в яйце, т.е. на клеточном уровне (ооплазматическая сегрегация), а затем, с началом дробления, межклеточные механизмы.

Аналогичные механизмы сформировались уже у одноклеточных эукариот, благодаря чему гипотетические предки Metazoa были преадаптированы к многоклеточности. Так для простейших, у которых известен половой процесс, уже характерна дифференциация (в том числе морфологическая) вегетативных и половых клеток (гамет). Кроме того, существуют и системы коммуникации между клетками, формирования клеточных агрегатов, распознавания комплементарных гамет своего вида, например феромоны, с помощью которых распознается жертва, феромоны агрегации неколониальных организмов и т.п. (Афонькин, 1991). Подобные сигнальные молекулы или трансмембранные протеины продуцируют и колониальные протисты (Gaidos *et al.*, 2007).

Это же подтверждает и обнаружение у одиночных хоанофлагеллат тирозинкиназных рецепторов (King, Carroll, 2001; King *et al.*, 2003), хотя этот же факт, как уже упоминалось, привел к идее (Maldonado, 2004), что хоанофлагеллаты являются вторично упрощенными губками, а предками многоклеточных животных были какие-то грибы (Müller, 2003).

Мы, однако, полагаем, что идея возврата многоклеточных организмов к клеточному уровню организации приводит к нарушению принципа необратимости эволюции. К примеру, крайняя степень специализации к паразитизму у слизистых споровиков (тип Мухозоа) не привела к полной утрате многоклеточности у этих организмов — и споры и вегетативные стадии у них являются многоклеточными (Пугачев, Поддипаев, 2007).

Поэтому более привлекательной выглядит версия вторичного перехода каких-то колониальных воротничковых жгутиконосцев к одиночному образу жизни, при этом одиночные хоанофлагеллаты сохранили тирозинкиназы, необходимые для морфогенеза колоний предковых сидячих воротничковых флагаеллат, у которых, вероятно, имела место первичная дифференциация клеток (Mikhailov

et al., 2009). Однако в отличие от вольвоцин у хоанофлагеллат отсутствует стадия, сходная с бластулой. В связи с этим предполагается, что воротничковые предки Metazoa помимо прикрепленной трофической колониальной стадии имели расселительную непитающуюся планктонную колониальную стадию синзооспоры, которую современные хоанофлагеллаты утратили (Mikhailov *et al.*, 2009).

На наш взгляд, механизмы регуляции онтогенеза на клеточном уровне у простейших, а также механизмы межклеточного взаимодействия у этих организмов вполне могут быть моделью не только формирования механизмов морфогенеза многоклеточных (как вольвоксы), но и механизмов, сходных с теми, которые имеют место в оплодотворенной яйцеклетке до начала дробления.

Таким образом, с учетом представлений о становлении упомянутых механизмов на клеточном уровне организации, на наш взгляд, можно следующим образом объединить эволюционные сценарии формирования морфогенетических механизмов, предложенные нами (Довгаль, 2008) для одноклеточных эукариот, и Дондуа (2005б) для Metazoa:

1. Усложнение строения клетки, дифференциация локомоторных органелл и органелл питания. Усложнение онтогенеза паразитических и прикрепленных форм за счет появления расселительных (личиночных) стадий. Половой процесс обеспечивают специализированные половые клетки (стадии гамет) либо микроконтюганты, морфологически сходные с расселительными стадиями.

2. Появление сложного цитостома и, как следствие, выделение физиологического переднего и заднего концов клетки (осевой организации). Появление клеточных механизмов, обеспечивающих дифференциальную активность генов и морфогенетические процессы (таких как стоматогенез инфузорий).

3. Появление механизмов межклеточного распознавания.

4. Переход к колониальности.

5. Увеличение размеров колоний, что привело к функциональной и морфологической дифференциации особей колонии. Смена функций механизмов межклеточного распознавания, которые начали обеспечивать онтогенез колоний.

6. Дифференциация клеток многоклеточных и появление механизмов, обеспечивающих дифференциальную активность генов и разнообразные морфогенетические процессы.

7. Усложнение онтогенеза за счет появления расселительных личиночных стадий. Энергетические возможности взрослых форм обеспечивали половой процесс, связанный с формированием мужских и женских половых клеток.

8. Формирование фагоцитобласта и возникновение особых систем генов, обеспечивающих об-

разование осевой организации многоклеточных животных.

С переходом к многоклеточности клеточные механизмы регуляции, возможно, были большей частью утрачены, сохранились только те из них, которые обеспечивают начальные этапы морфогенеза на стадии яйца (Dovgal, 2002a; Довгаль, 2008).

Следует отметить, что пятый и шестой пункты приведенной выше последовательности эволюционных событий представляют собой область, где, на наш взгляд, можно искать модельные объекты для экспериментальной проверки высказанных гипотез.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонькин С.Ю. Межклеточное самораспознавание у простейших // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. 9. М.: ВИНТИ, 1991. С. 1–160.
- Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935. 206 с.
- Десницкий А.Г. Эволюционные перестройки онтогенеза у родственных видов ценобиальных вольвоксовых водорослей // Онтогенез. 2006. Т. 37. В. 4. С. 261–272.
- Довгаль И.В. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61. № 3. С. 290–304.
- Довгаль И.В. Эволюция онтогенеза – от простейших к многоклеточным // Матер. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”. М., 17–20 сентября 2007 г. М.: Изд-во ГДМ, 2007. С. 34–35.
- Довгаль И.В. Эволюция онтогенеза и возникновение многоклеточности // Тр. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”. М., 17–20 сентября 2007 г. М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 31–39.
- Довгаль И.В. Онтогенез одноклеточных эукариот и возникновение Metazoa // Прогр. и тез. докл. конф. “Научное наследие Шмальгаузена и его развитие”. М., 23–24 апреля 2009 г. М.: ИБР РАН, 2009. С. 16–17.
- Догель В.А. Общая протистология. М.: Сов. наука, 1951. 603 с.
- Дондуа А.К. Начала сравнительной эмбриологии // Биология развития. Т. 1. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005а. 295 с.
- Дондуа А.К. Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития // Биология развития. Т. 2. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005б. 239 с.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Новожилов Ю.К., Гудков А.В. Класс Eumycetozoea Zopf, 1884. Эумицетозои (слизевики, миксомицеты) // Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1 / Под ред. Алимова А.Ф. СПб.: Наука, 2000. С. 417–444.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М.: УРСС, 2003. 312 с.
- Пугачев О.Н., Подлипаев С.А. Тип Мухозоа Grasse, 1970. Миксозоа // Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 2 / Под ред. Алимова А.Ф. СПб.: Наука, 2007. С. 1045–1082.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюционного процесса // Соц. реконструкция и наука. 1934. Т. 3. С. 21–37.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. Амебоидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. В. 3. С. 212–223.
- Токин Б.П. Проблема онтогенеза клеток. Сообщение 1: Регенерация с точки зрения онтогенеза клеток // Биол. журн. 1934. Т. 3. № 2. С. 279–293.
- Фролов Ю.П. Некоторые аспекты происхождения Metazoa // Вестн. Самар. ун-та. Естественнонаучная сер. 2006. Т. 47. № 7. С. 241–248.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Янковский А.В. Повторение филогенеза в онтогенезе инфузорий // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972. Т. 2. С. 95–123.
- Beisson J. Cytoskeleton and molecular basis of patterning in ciliates // Proc. of the IX Intern. congress of protozool. Berlin, 25–30 July, 1993 / Eds Hausmann K., Hulsman N. 1994. P. 15–24.
- Corliss J.O. The value of ontogenetic data in reconstructing protozoan phylogenies // Trans. Amer. Micr. Soc. 1968. V. 87. № 1. P. 1–20.
- Dovgal I.V. The germ similarity in ontogeny of ciliates (Ciliophora) // Вест. зоологии. 2002а. V. 36. № 2. С. 3–9.
- Dovgal I.V. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora) // Protistology. 2002b. V. 2. № 4. P. 194–270.
- Eigner P. Evolution of morphogenetic processes in the Orthoamphisiellidae n. fam., Oxytrichidae, and Parakahliliellidae n. fam., and their depiction using a computer method (Ciliophora, Hypotrichida) // J. Euc. Microbiol. 1997. V. 44. № 6. P. 553–573.
- Foissner W. Ontogenesis in ciliated protozoa with emphasis on stomatogenesis // Ciliates: cells as organisms / Eds Hausmann K., Bradbury P.C. Stuttgart: Gustav Fisher, 1996. P. 95–177.
- Gaidos E., Dubuc T., Dunford M. et al. The Precambrian emergence of animal life: a geobiological perspective // Geobiology. 2007. V. 5. № 4. P. 351–373.
- Goldbeter A., Segel L.A. Unified mechanism for relay and oscillation of cyclic AMP in *Dictyostelium discoideum* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1977. V. 74. P. 1543–1547.
- Herron M.D., Michod R.E. Evolution of complexity in the Volvocinae algae: transitions in individuality through Darwin's eye // Evolution. 2008. V. 62. № 2. P. 436–451.
- King N., Carroll S.B. A receptor tyrosine kinase from choanoflagellates: Molecular insights into early animal evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. № 26. P. 15032–15037.

- King N., Hittinger C.T., Carroll S.B.* Evolution of key signal-lins and adhesion protein families predates animal origins // *Science*. 2003. V. 301. P. 361–363.
- Kirk D.L.* Germ-soma differentiation in *Volvox* // *Dev. Biol.* 2001. V. 238. P. 213–223.
- Kirk D.L.* A twelve-step program for evolving multicellularity and a division of labor // *BioEssays*. 2005. V. 27. P. 299–310.
- Kirk D.L., Nishii I.* *Volvox carteri* as a model for studying the genetic and cytological control of morphogenesis // *Develop. Growth Differ.* 2001. V. 43. P. 621–631.
- Kuschakewitsch S.E.* Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Volvox* // *Зап. фіз.-мат. відділу*. 1923. Т. 1. Б. 1. С. 31–36.
- Litcanu G., Velazquez J.J.L.* Singular perturbation analysis of cAMP signalling in *Dictyostelium discoideum* aggregates // *J. Math. Biol.* 2006. V. 52. P. 682–718.
- Maldonado M.* Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity // *Inverteb. Biol.* 2004. V. 123. № 1. P. 1–22.
- Michod R.E.* Evolution in individuality during the transition from unicellular to multicellular life // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2007. V. 104. Suppl. 1. P. 8613–8618.
- 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. № 7. P. 758–768.
- Müller W.E.G.* The origin of metazoan complexity: Porifera as integrated animals // *Integr. Comp. Biol.* 2003. V. 43. P. 3–10.
- Musgrave A.* Intracellular signalling in *Chlamydomonas* // *Proc. of the IX Intern. congress of protozool.* Berlin, 25–31 July, 1993 / Eds Hausmann K., Hulsmann N. 1994. P. 53–54.

The Evolutionary Reorganization of Ontogeny and Origin of Multicellularity

I. V. Dovgal

*Schmalhausen Institute of Zoology, Ukrainian National Academy of Sciences,
B. Khmel'nitskogo ul. 15, Kiev, 01601 Ukraine
E-mail: dovgal@izan.kiev.ua*

Abstract—The formation of morphogenetic mechanisms during emergence of multicellularity is discussed in this article.