

А. В. ИВАНОВ

**TRICHOPLAX ADHAERENS SCHULZE И ВОПРОС  
О ПРОИСХОЖДЕНИИ METAZOA**

(Представлено академиком Б. Е. Бызовским 10 IV 1973)

В конце прошлого столетия внимание зоологов привлекало загадочное многоклеточное существо, *Trichoplax adhaerens* Schulze<sup>(1)</sup>. Оно было обнаружено в морском аквариуме Университета в Граце (Австрия), куда живой материал доставлялся из Адриатического моря. По описанию Шульце<sup>(2)</sup>, это ползающее пластинкообразное животное, не более 4 мм в поперечнике, без переднего и заднего полюсов, почти непрерывно меняет свои очертания, подобно амебе, размножение трихоплакса происходит путем деления надвое. Никаких органов нет; рот отсутствует. Тело животного ограничено слоем мерцательных клеток, который на «брюшной» стороне дифференцирован как цилиндрический, а на «спинной» — как плоский эпителий. Внутреннее пространство заполнено тканью из способных сокращаться веретеновидных и звездчатых клеток.

Многие современники Шульце придавали *Trichoplax* большое теоретическое значение<sup>(3-5)</sup>. Однако после того как было высказано предположение, что трихоплакс является aberrантной личинкой Hydrozoa<sup>(6)</sup>, интерес к нему был надолго утрачен.

Лишь недавно К. Грелль<sup>(7, 8)</sup> обнаружил половое размножение *Trichoplax* и описал первые стадии дробления яйца. Это важное открытие полностью опровергло версию о личиночной природе трихоплакса и снова выдвинуло на передний план вопрос о его систематическом положении и филогенетическом значении. Выяснилось также, что, помимо полового размножения и деления надвое, животное способно к почкованию. На спинной стороне тела отделяются маленькие плавающие при помощи жгутов бродяжки, посредством которых осуществляется расселение вида<sup>(9)</sup>. Изучение строения трихоплакса при помощи электронного микроскопа подтвердило старые данные Шульце и дало много новых важных деталей<sup>(10)</sup>. Оказалось, что весь наружный клеточный слой, заслуживающий, по моему мнению, названия эктодермы или кинобласта, состоит из жгутиковых клеток, содержащих мелкие пузырьки с зернистыми включениями. Последние трактуются Греллем и Бенвиц<sup>(10)</sup> как капли секрета и скопления запасных питательных веществ, но, на мой взгляд, очень похожи на пиноцитозные или фагоцитозные вакуоли. Фагоцитоз у трихоплакса, таким образом, очень вероятен, хотя заметить его до сих пор никому не удавалось<sup>(11, 2, 10)</sup> из-за чрезвычайно малого размера клеток животного (поперечник ventральных клеток эктодермы около 2 м). Впрочем, Грелль и Бенвиц<sup>(10)</sup> доказали, что существует и наружное пищеварение: соприкасаясь с добычей (например, с жгутиконосцем *Sгуртонопас*) трихоплакс изливает на нее пищеварительные ферменты; растворенные питательные вещества всасываются затем клетками брюшной стороны тела. Можно предположить, следовательно, что наружное переваривание размельчает пищу, подготавливая ее к фагоцитозу.

Нельзя не согласиться с Шульце и Греллем в том, что *Trichoplax* — самое примитивное существо из современных *Metazoa*. Однако Грелль<sup>(12, 10)</sup> принимает трихоплакса за модель гипотетической плакулы Бюкли,

полагая, что существование его служит неопровержимым подтверждением теории гастрей Геккеля. С таким заключением согласиться невозможно.

Как известно, в вопросе о происхождении Metazoa Бюкли (<sup>3</sup>) расходился с Геккелем лишь в деталях. Стадией, предшествующей гастрее, он считал не шарообразную плавающую бластулу, а лежащую на дне пластинчатую двуслойную колонию простейших, так называемую плакулу. Выгибаясь на одну сторону, плакула, по предположению Бюкли, образовала в конце концов чашеобразную гастрей со ртом и эндотермальной

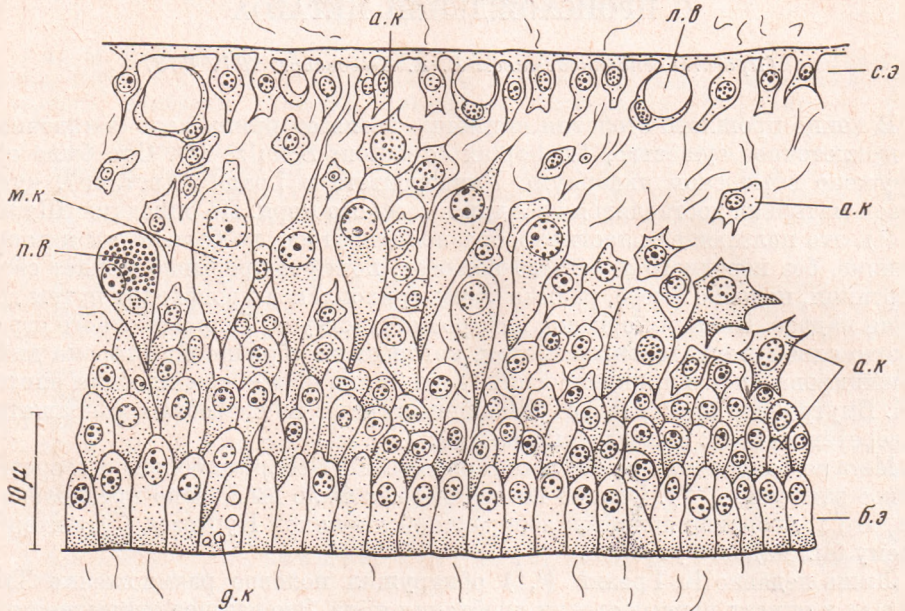


Рис. 1. *Trichoplax* sp. Разрез, перпендикулярный к краю тела. По рисунку В. Н. Романова: *а.к* — различные амебодные клетки паренхимы; *б.э* — брюшной эпителий; *в.к* — веретеновидная клетка паренхимы, способная сокращаться; *д.к* — дегенерирующая клетка; *л.в* — липоидная вакуоль; *м.к* — митохондриальный комплекс; *с.э* — спинной эпителий; *п.в* — пищеварительная вакуоль

мешковидной кишкой, переходящую к плавающему образу жизни. Подробнее концепция Бюкли была рассмотрена мной ранее (<sup>13</sup>).

Благодаря любезности проф. Ю. И. Полянского, передавшего мне несколько особей *Trichoplax*, собранных им в окрестностях Роскофской биологической станции (Франция), я имел возможность изучить на срезах строение этого организма (<sup>14</sup>). Оказалось, что так называемый промежуточный слой клеток, который правильнее называть паренхимой, сильно развит; он состоит из многочисленных амебодных клеток, выселяющихся из вентрального эпителия (рис. 1). Среди них есть специализированные, способные к сокращению веретеновидные клетки, которые ошибочно принимаются Греллем и Бенвиц за единственную форму внутренних клеточных элементов; они расположены преимущественно в средней части среза и пересекают тело в дорсо-вентральном направлении. Следовательно, трихоплакс должен быть отнесен к числу паренхиматозных Metazoa: по развитию паренхимы он сходен с личинками губок и кишечнополостных — паренхимулами, а по общему характеру тканей внутренней среды — с губками и бескишечными турбелляриями.

Таким образом, по плану строения *Trichoplax* не имеет ничего общего ни с плакулой, ни с гастреей, которые всегда мыслились как чисто эпителиальные организмы, лишенные клеток внутренней среды, или паренхимы. Одна пластинчатая форма тела, разумеется, — недостаточное

основание для сближения столь различных организмов, как *Trichoplax* и гипотетическая плакула.

Гораздо правильнее считать *Trichoplax* животным, близким к паренхимелле, или фагоцителле, обладающей внутренней массой амебоидных клеток (фагоцитобластом, или энто-мезобластом), т. е. рассматривать как модель гипотетического существа, от которого И. И. Мечников (<sup>41</sup>) выводил всех многоклеточных животных. Выклинивание клеток паренхимы из вентрального эпителия у трихоплаксы, сопровождающееся их дедифференциацией, очень напоминает как некоторые примитивные формы гастрюляции (мультиполярную иммиграцию) у зародышей и личинок низших Metazoa, так и предполагаемый Мечниковым выход клеток кишечника во внутреннюю полость у ранней фагоцителлы.

Для *Trichoplax adhaerens* Schulze (<sup>4</sup>) и родственной формы *Treptoplax reptans* Monticelli (<sup>15</sup>) Грелль (<sup>9</sup>) установил новый тип — Placozoa, желая подчеркнуть этим названием их близость к плакуле. Я полагаю (<sup>16</sup>, <sup>14</sup>), что новая группа должна именоваться Phagocytellozoa. По своему рангу эта группа выше типа и равнозначна, с одной стороны, губкам — Enantiozoa (= Parazoa), а с другой — всем остальным многоклеточным, т. е. Enterozoa (= Eumetazoa).

От классической фагоцителлы *Trichoplax* отличается только некоторыми вторичными чертами, вероятно связанными с переходом от плавания к медленному скольжению по субстрату, — утратой передне-задней (анимально-вегетативной) полярности, уплощением тела, развитием dorso-вентрального градиента и дифференциацией некоторых клеток.

Зоологический институт  
Академии наук СССР  
Ленинград

Поступило  
4 III 1972

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> F. E. Schulze, Zool. Anz., 6 (1883). <sup>2</sup> F. E. Schulze, Physikal. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin, 1 (1891). <sup>3</sup> O. Butschli, Morphol. Jahrb., 9, (1884). <sup>4</sup> A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, 1, Jena, 1894. <sup>5</sup> Y. Delage et Herouard, Zoologie concrète, 2 (1899). <sup>6</sup> T. Krumbach, Zool. Anz., 31 (1907). <sup>7</sup> K. G. Grell, Naturwiss., 58 Jahrg., 11 (1971). <sup>8</sup> K. G. Grell, Zs. Morphol. Tiere, 73 (1972). <sup>9</sup> K. G. Grell, Microkosmos, 4 (1971). <sup>10</sup> K. G. Grell, G. Benwowitz, Cytobiologie, 4, 2 (1971). <sup>11</sup> E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen, Wien, 1886. <sup>12</sup> K. G. Grell, Naturwiss. Rundschau, 22, 4 (1971). <sup>13</sup> А. В. Иванов, Происхождение многоклеточных животных, «Наука», 1968. <sup>14</sup> А. В. Иванов, Зоол. журн., 52, в. 8, 1117 (1973). <sup>15</sup> F. S. Monticelli, Atti. Accad. Lincei Rend., 5, 11, 2 (1893). <sup>16</sup> А. В. Иванов, Итоги научн. сессии Зоол. инст. АН СССР, 1973.