

БИОЛОГИЧЕСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ СЕРИЯ. ВЫПУСК 4

Л.Н.СЕРАВИН, А.В.ГУДКОВ

**АГАМНЫЕ СЛИЯНИЯ ПРОТИСТОВ
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛОВОГО ПРОЦЕССА**

Ответственный редактор выпуска С.Ф. Лихачев

Санкт-Петербург

Омск

1999

Печатается по решению редколлегии
"Биологической серии"

УДК 576.5:577.8:582.24+582.25+582.28+593.1

СЕРАВИН Л.Н., ГУДКОВ А.В.

**АГАМНЫЕ СЛИЯНИЯ ПРОТИСТОВ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ
ПОЛОВОГО ПРОЦЕССА.**

Санкт-Петербург, Омск. Изд-во ОмГПУ, 1999 год. - 155 с.

В книге доказано, что агамные слияния протистов достаточно широко распространены в природе. Установлено, что существует три типа таких слияний - псевдокопуляция, плазмодизация и псевдоконъюгация. Рассмотрены гипотезы происхождения мейоза и полового процесса, предложенные разными авторами; показаны их сильные и слабые стороны. Объединив некоторые из уже имеющихся теоретических представлений, в нужных случаях модифицируя их, а также добавляя свои, авторы книги предлагают новую - обобщенную гипотезу происхождения мейоза и полового процесса. Согласно ей, и мейоз, и половой процесс возникали в ходе эволюции неоднократно и независимо в разных макротаксонах эукариот. В большинстве случаев предтечей полового процесса были, по всей видимости, агамные слияния протистов.

Библиогр. 487 назв., Табл. 5

Работа выполнена по гранту РФФИ "Ведущие научные школы"
№96-15-97611.

Редакционная коллегия "Биологической серии"

Д.О.Елисеев, Л.Н.Кантаева, С.А.Карпов, С.Ф.Лихачев (гл. редактор),
О.З.Мкртчян, Л.Н.Серавин, Я.И.Старобогатов, А.А.Добровольский

Обложка: агамные слияния в жизненном цикле *Thaumatomonas lauterborni* (по: Ширкина, 1987, модиф.)

© Серавин Л.Н., Гудков А.В., 1999

Contents

The main purposes of the work. Some notions. (Introduction)	4
CHAPTER 1. Agamic cell fusions (somatogamy) in protists	8
1.1. The main types and forms of agamic cell fusions	9
1.2. Some forms of agamic genetical interactions in protists	26
CHAPTER 2. From mitosis to meiosis	34
2.1. Brief comparison of the basic stages of a classical mitosis and classical meiosis	34
2.2. Multinuclearity	43
2.3. Increasing of ploidy	48
2.4. Nonclassical forms of mitosis and the ways of somatic reduction of the chromosome number in the nucleus	52
CHAPTER 3. Polyphyletic origin of meiosis and sexual process	63
CHAPTER 4. Generalized hypothesis of the full sexual process origin	96
Bibliography	119

Оглавление

Основные задачи работы. Некоторые понятия (Введение)	4
ГЛАВА 1. Агамные слияния (соматогамия) протистов	8
1.1. Основные типы и формы агамных слияний	9
1.2. Некоторые формы агамных генетических взаимодействий у протистов	26
ГЛАВА 2. От митоза до мейоза	34
2.1. Краткое сравнение основных этапов классического митоза и классического мейоза	34
2.2. Многоядерность	43
2.3. Увеличение пloidности	48
2.4. Неклассические формы митоза и способы соматической редукции числа хромосом в ядре	52
ГЛАВА 3. Полифилетическое происхождение мейоза и полового процесса.....	63
ГЛАВА 4. Обобщенная гипотеза происхождения полового процесса	96
Литература	119

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ РАБОТЫ. НЕКОТОРЫЕ ПОНЯТИЯ (ВВЕДЕНИЕ)

Проблема происхождения полового процесса является одной из "горячих точек" современной биологии (Margulis, Sagan, 1986; Michod, Levin, 1988; Cavalier-Smith, 1995). Тайбэйренс с соавторами (Tibayrenc et al., 1991) считают ее центральной в эволюционной теории. Тем не менее до сих пор не решены самые базовые вопросы, связанные с этой проблемой. Например, неизвестно, у каких эукариот половой процесс появился впервые. Возникал он однократно или многократно (т.е. независимо в разных таксонах)? Сформировался ли мейоз из митоза, или же эти два важнейших биологических явления произошли в процессе эволюции эукариот относительно независимо? Какая функция полового процесса была первичной и ведущей, определяющей? Эти и подобные им вопросы активно обсуждаются в научном сообществе, вызывая подчас весьма жаркие дискуссии (Мэйнард Смит, 1981; Алексеев, 1980; Halverson, Monroy, 1985; Margulis, Sagan, 1986; Michod, Levin, 1988; Сомовар, 1990; Maguire, 1992; Haig, 1993; Cavalier-Smith, 1995; и многие другие). Однако до сих пор являются справедливыми слова Мэйнарда Смита (1981): "Вопрос о происхождении мейоза, сингамии и гапло-диплоидного клеточного цикла остается одним из самых трудных в эволюционной теории" (с. 19). Трудность эта такова, что Кроу готов считать происхождение пола таинственным (если не мистическим). Он пишет в своей работе: "The origins of meiosis and singamy and selective forces that brought these about remain a mystery" (Crow, 1988, p.72).

Исторически сложилось так, что основные явления, связанные с половым процессом, были наиболее детально изучены сначала у многоклеточных животных. Это позволило установить, что из диплоидных клеток благодаря мейозу формируются гаплоидные гаметы - яйца у самок и сперматозоиды у самцов. В процессе оплодотворения происходит слияние яйца и спермия (гаметогамия, или сингамия), а

некоторое время спустя и их ядер (кариогамия). Образуется диплоидная зигота, способная в результате эмбрионального развития воспроизвести диплоидный организм.

Полный или, по Кавалье-Смиту (Cavalier-Smith, 1995), классический половой процесс всегда состоит из трех основных этапов - мейоза, сингамии и кариогамии. Правда, последовательность этих этапов неодинакова у разных эукариот. Для диплоидных многоклеточных животных и протестов характерен следующий плоидный цикл: "диплоид-гаплоид-диплоид" с кратковременным гаплоидным состоянием у гамет; мейоз, дающий им начало, называется *гаметическим* (Догель и др., 1962; Raikov, 1982). У гаплоидных протестов мейоз получил название *зиготического*, поскольку происходит после завершения сингамии и кариогамии, непосредственно в зиготе. Благодаря этому восстанавливается гаплоидность организмов. Плоидный цикл в данном случае таков: "гаплоид-диплоид-гаплоид" с кратковременной диплоидной стадией у зиготы (Догель и др., 1962; Raikov, 1982). Для ряда протестов характерен гетерофазный жизненный цикл, т.е. имеет место чередование диплоидного и гаплоидного поколений, разделенных процессом мейоза, который поэтому получил название *промежуточного* (Догель и др., 1962; Raikov, 1982).

Таким образом, там, где есть половой процесс, обязательно осуществляется мейоз. Поэтому в свое время мы (Серавин, Гудков, 1984а) предложили такое определение: "Половой (сексуальный) процесс - такой тип генетических взаимоотношений, который на том или ином этапе жизненного цикла организмов связан с мейозом" (с. 1234). Неудивительно, что многие исследователи, выясняя происхождение пола, на самом деле рассматривают только явления, связанные с мейозом. Однако для того, чтобы правильно осветить проблему происхождения полового процесса необходим более широкий подход. Мы полагаем, что в этом случае необходимо решить, по меньшей мере, следующие задачи.

1. Как широко распространены в разных таксонах агамные слияния протистов, т.е. слияния обычных вегетативных клеток (соматогамия, или цитогамия).
2. Выяснить, может ли вслед за соматогамией происходить слияние образовавшихся в одной цитоплазме ядер (соматокариогамия).
3. Может ли помимо слияния гамет происходить диплоидизация (и даже полиплоидизация) ядер у гаплоидных организмов и клеток.
4. Обладают ли протисты способами, помимо мейоза, снижать ploidy своих ядер, т.е. осуществлять деплоидизацию, в частности, гаплоидизацию.
5. Выявить, не наблюдается ли при митотических делениях агамных протистов те или иные черты, признаки мейоза; иными словами, нельзя ли найти какие-то переходные ступени, ведущие от митоза к мейозу. Особенно было бы важно обнаружить процессы предмейоза или парамейоза, т.е. нечто вроде не до конца завершенного в своем формировании мейоза.
6. Сравнивая распространение полового процесса внутри разных типов и классов протистов, определить, возникает ли он однократно у самых примитивных эукариот и затем последовательно передается от низших ветвей филогенетического дерева к высшим, или же такой последовательности не выявляется, поскольку в тех или иных крупных таксонах сексуальность возникает заново и независимо.

Таковы основные задачи нашей работы. Их решение позволит объективно рассмотреть главные гипотезы происхождения полового процесса, выдвигаемые разными авторами, и определить, насколько они продуктивны и соответствуют накопленным в науке данным. Обобщая позитивные идеи предшествующих исследователей, а также предлагая некоторые свои, мы изложим новую, обобщенную гипотезу возникновения пола у эукариот.

В настоящей работе, наряду с понятием "половой процесс" (и в том же смысловом объеме) употребляются понятия "пол", а также "половое

размножение"¹⁾. Если мы будем говорить, что данные организмы обладают полом (сексуальностью) или половым размножением, то, значит, что в их жизненном цикле присутствует мейоз. Когда к этим словам добавлено слово "классический", следует понимать, что у рассматриваемых форм имеется и сингамия, и кариогамия.

Поскольку целью работы является выяснение того, как происходило становление полового процесса, нам придется столкнуться с такими явлениями, как эндомитоз, автогамия и педогамия. Под *эндомитозом* будет пониматься митоз, не сопровождаемый делением ядра (кариотомией); его результатом является кратное увеличение ploidy. *Автогамия* - самооплодотворение - процесс слияния двух генетически одинаковых (сестринских) гаплоидных ядер, образовавшихся внутри одной клетки (встречается, например, у некоторых жгутиконосцев гипермастигид и диатомовых водорослей). *Педогамия* - половой процесс, при котором две гаплоидные сестринские клетки, образовавшиеся после мейотического деления протиста, вновь сливаются друг с другом, образуя диплоидный организм (характерно для некоторых солнечников).

В заключение следует дать еще такое пояснение. Понятие "протист" в пределах данной работы используется не в таксономическом смысле. Под протистами мы понимаем одноклеточных, а также многоклеточных, но не достигших тканевого уровня, эукариот; это - простейшие, водоросли и грибы. Близкой точки зрения придерживается Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995), однако он включает в состав протистов типы Мухозоа и Мезозоа, что, по нашему мнению, неправомерно.

¹⁾ Мы, естественно, понимаем, что понятие "половое размножение" более узко, чем понятие "половой процесс", поскольку половой процесс у протистов (например, при конъюгации инфузорий) может не сопровождаться их размножением. Однако в пределах нашей работы, вслед за другими авторами (Богоград, Нехлюдова, 1963; Гиляров, 1986), мы будем употреблять эти понятия как синонимы.

ГЛАВА 1. АГАМНЫЕ СЛИЯНИЯ (СОМАТОГАМИЯ) ПРОТИСТОВ

Полное или частичное слияние клеток - известное явление для протистов, обладающих в своем жизненном цикле половым процессом. У них имеется два основных типа полового размножения, различающихся, в первую очередь, по характеру взаимодействия половых партнеров - копуляция и конъюгация (Догель, 1951).

Копуляция чрезвычайно широко распространена среди самых различных групп протистов - простейших, водорослей и грибов, что, по-видимому, и обуславливает известное разнообразие ее форм. Однако общая черта полового процесса типа копуляции состоит в том, что здесь осуществляется полное необратимое слияние двух половых клеток (гамет) с образованием из них одной клетки (зиготы).

Среди простейших большинство инфузорий (Ciliophora) обладает иным типом полового процесса - конъюгацией. При конъюгации отсутствует образование свободных гамет (их функцию выполняют специализированные половые ядра - пронуклеусы) и происходит не полное, а лишь частичное и временное слияние компетентных в половом отношении особей - конъюгантов, между которыми образуется цитоплазматический мостик (мостики). Через этот мостик происходит обмен половыми ядрами, а частично и цитоплазмой, вскоре после этого эксконъюганты расходятся. Размеры цитоплазматического мостика у разных видов инфузорий могут значительно варьировать: от узкой перемычки (обычно в области цитостомы) до широкой зоны слияния на протяжении половины длины тела и даже более, но, тем не менее, в любом случае взаимодействовавшие друг с другом особи после окончания полового процесса расходятся и сохраняют свою морфологическую индивидуальность.

Следует помнить, однако, что конъюгацией не ограничивается разнообразие способов объединения партнеров при половом процессе у инфузорий. Так, у многих представителей Peritricha, Chonotricha, Suctoria и некоторых Spirotricha наблюдаются так называемая "тотальная конъю-

гация" (Янковский, 1973; Corliss, 1984; Nobili et al., 1981; Серавин, 1996), когда происходит полное слияние взаимодействующих особей друг с другом, то есть, фактически осуществляется их копуляция.

Таким образом, у протистов при протекании полового процесса могут происходить как полное и постоянное, так частичное и временное слияние клеток. И копуляция, и конъюгация представляют собой один из этапов полового процесса, который является специальным приспособлением для объединения разнородного генетического (ядерного) материала двух партнеров в одной цитоплазме и обычно завершается кариогамией.

Значительно менее известно, что у протистов довольно нередко случаи частичных или полных естественных слияний вегетативных клеток. Такого рода агамные слияния неоднократно описывали старые авторы, называя это явление плазмогамией (пластогамией), цитогамией или соматогамией (Rhumbler, 1898; Schaudinn, 1890, 1899; Zuelzer, 1904; Калкинс, 1912; Шимкевич, 1923; Doflein, 1928; и др.). Данный феномен, к сожалению, не получил необходимого отражения в современных монографиях, сводках и учебниках, посвященных протистам. До настоящего времени по этому вопросу опубликовано лишь три работы обобщающего характера (Серавин, Гудков, 1984а, 1984б; Гудков, Серавин, 1987). Конкретные сведения о явлении соматогамии у протистов разбросаны по частным публикациям, в которых дается описание тех или иных видов и рассматривается биология этих организмов.

1.1. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ И ФОРМЫ АГАМНЫХ СЛИЯНИЙ

Агамные слияния обнаружены у представителей различных макротаксонов протистов (простейших, водорослей и грибов). Несмотря на то, что во многих случаях процессы такого объединения вегетативных клеток обладают некоторыми специфическими особенностями, у них имеются и четко выраженные общие черты. Это позволяет выделить 3 основных типа агамных слияний (таблица 1).

Псевдокопуляция. Полное слияние вегетативных клеток протистов, имитирующее копуляцию гамет (особенно при гологамии, когда гаметы

а, б — *Euhyperamoeba fallax*; в — *Sorpinus lagopus*; г — *Thalatomonas lauterborni*; д — *Murchisonia paradoxa*;
 е — *Actinophrys* sp.; ж — *Euglypha rotunda*; з — *Strogachnion gerlans*.

Псевдокопуляция		Плазмодизация		Псевдокопьютация	
Временная	Постоянная	Временная	Постоянная	Временная	Постоянная

Таблица 1. Основные типы и формы агамных слияний клеток у протистов

внешне ничем не отличаются от вегетативных клеток). Возникший "объединенный" организм по характеру движения и по своему внешнему виду подобен исходным особям. Встречаются две формы псевдокопуляции - временная и постоянная.

В самом простом случае происходит временное объединение только двух особей. Такое событие довольно часто наблюдается в культурах агамной многоядерной лобозной амёбы *Euhyperamoeba fallax* (Rhizopoda, Lobosea) (Серавин, Гудков, 1982, 1983; Seravin, Goodkov, 1987). Две амёбы, двигаясь по субстрату, вступают в более или менее длительный контакт друг с другом, продолжая при этом совместное передвижение. Затем между ними возникает цитоплазматический мостик. Он быстро расширяется, граница между клетками исчезает, и они сливаются в единый организм. Вскоре в нем возобновляются токи цитоплазмы, и "объединенная" амёба начинает перемещаться по субстрату. Организм принимает типичную для *E. fallax* моноподиальную форму тела и ничем, кроме размеров, не отличается от исходных особей. Благодаря цитоплазматическим токам, возникающим при движении, а также специальному механизму перемешивания цитоплазмы (Серавин, Гудков, 1983) происходит равномерное распределение ядер, а также пищеварительных вакуолей и других органелл исходных особей по всему объему тела "объединенной" амёбы.

После некоторого периода активного перемещения по субстрату происходит расхождение продукта слияния на две самостоятельные особи. Вполне понятно, что это - уже не прежние индивиды, а новые амёбы, каждая из которых уносит смешанный набор ядер и клеточных органелл. Весь цикл от момента полного слияния до момента окончательно расхождения амёб занимает обычно от 10 до 60 минут.

Во временной псевдокопуляции могут принимать участие не две, а сразу несколько особей. Такие события также иногда наблюдаются у *E. fallax*, хотя и значительно реже, чем бинарные слияния. В этом случае последовательно друг за другом полностью сливаются 3 или даже 4 амёбы. Вскоре "объединенный" организм приступает к движению и прини-

мает обычную для локомоторных особей *E. fallax* форму тела. В процессе расхождения практически одновременно образуются соответственно 3 или 4 амебы - по числу особей, участвовавших в слиянии (Серавин, Гудков, 1983; Seravin, Goodkov, 1987).

Временная псевдокопуляция (как бинарная, так и множественная) встречается и у других видов лобозных амеб (Rhizopoda, Lobosea), например, у представителей отряда Leptomyxida - *Leptomyxa reticulata* и *L. flabellata* (Pussard, Pons, 1976a, 1976b). Наиболее хорошо она выражена у первого вида, у которого каждый случайный контакт между особями обычно заканчивается их полным слиянием. По внешнему виду и характеру движения продукты слияния подобны исходным организмам. Иногда не успевает еще завершиться процесс объединения цитоплазмы двух особей, как в контакт вступает третья, поэтому в культурах очень часто наблюдаются целые гирлянды полуслившихся простейших. Соответственно, у *L. reticulata* имеет место как бинарная, так и множественная плазмотомия.

Многие виды филозных амебоидных протистов (Rhizopoda, Filosea), принадлежащих к роду *Vampyrella*, обладают способностью к полному временному объединению 2-4 и более особей, с последующей фрагментацией "объединенного" организма на самостоятельные амебы (Гоби, 1915; Громов, 1976). Чаще всего слияние происходит при нападении вампирелл на крупную добычу (обычно на зеленые нитчатые водоросли, клетки которых значительно превосходят по размеру каждую взятую в отдельности особь *Vampyrella*), а расхождение - по завершении "коллективного" питания. Кроме того, Гоби (1915) неоднократно отмечал случаи, когда в слиянии участвовали два простейших, одно из которых было наполнено пищеварительными вакуолями, а другое голодное. После расхождения продукта слияния таких организмов, цитоплазма каждой из сформировавшихся особей включала равномерно распределенный запас пищевых включений. Совершенно аналогичные события наблюдаются также и у филозной амебы *Vampyrellidium perforans* (Surek, Melkonian, 1980).

Способность к различного рода агамным слияниям очень хорошо выражена у многих солнечников (Actinopoda, Heliozoa). Временная псевдокопуляция, как бинарная, так и множественная, весьма часто наблюдается у одноядерного *Actinophrys sol*, кстати обладающего в своем жизненном цикле половым процессом (Schaudinn, 1890; Sondheim, 1916; Hausmann, Patterson, 1981; Patterson, Hausmann, 1981). При нападении хищного солнечника на крупную добычу, которая нередко может достигать размеров самого *A. sol*, а иногда и превосходить его, находящиеся поблизости особи вступают в контакт, а затем сливаются с уже начавшим питание простейшим, образуя единый крупный организм, сохраняющий аксоподии. Добыча при этом заключается в общую пищеварительную вакуоль значительных размеров. По окончании такого "коллективного" питания "объединенный" организм распадается на отдельных самостоятельных солнечников, каждый из которых уносит в своих пищеварительных вакуолях определенную долю захваченного пищевого материала. Длительность такого цикла "слияние-расхождение" у *A. sol* значительно больше, чем у *Euhyperamoeba fallax* и может достигать 24 часов. В том случае, когда параллельно с процессом питания в смешанной цитоплазме продукта слияния произошло деление ядра (или нескольких ядер), при его расхождении может образовываться большее, чем было исходно, количество особей. Временная псевдокопуляция весьма характерна также для другого хорошо известного вида солнечников - многоядерного *Actinosphaerium (Echinosphaerium) nucleofilum* (Barrett, 1958; Shigenaka et al., 1976; Nishi et al., 1988a, 1988b).

В работе Паттерсона и Феншеля (Patterson, Fenchel, 1985), посвященной изучению хризофитовой (Chrysophyta) гелиофлагеллаты *Pteridomonas danica*, отмечается, что «As with many heliozoa, cells which are actively feeding may fuse together to create multinucleated organisms» (p.384).

Как известно, слияния одноядерных миксамеб, дающие начало развитию многоядерного плазмодия, являются составной частью жизненного цикла многих представителей миксогастриевых (Eumycetozoa,

Мухогастрия). Более подробно мы рассмотрим такой тип клеточных слияний несколько позже, однако сейчас отметим, что в ряде случаев (например, у *Didymium nigripes*), как пишет Олайв (Olive, 1975), "myxamoebae may fuse without giving rise to plasmodia and cell division continues..." (с.123). Причем этот автор тут же подчеркивает, что "Such fusions appear to resemble nonsexual cell fusions in protostelids...". Иными словами, и у миксогастриевых (Eumycetozoea, Мухогастрия), и у протостелиевых (Eumycetozoea, Protostelia) наблюдается временная псевдокопуляция.

Временная псевдокопуляция встречается также среди свободноживущих и паразитических жгутиконосцев. Ярким примером может служить свободноживущий бесцветный жгутиконосец *Thaumatomonas lauterborni* (Thaumatomonadea) (Ширкина, 1987). Он обладает сложным жизненным циклом, который протекает несколькими альтернативными путями, но всегда включает этапы бинарной и множественной псевдокопуляции. Мелкие одноядерные формы легко сливаются попарно. Возникший "объединенный" организм может далее соединяться с новыми одноядерными клетками, либо с уже сформировавшимися продуктами слияния других особей. Когда общее число объединившихся особей невелико (не более 6-8), образовавшийся организм ("сомателла", по терминологии Ширкиной) сохраняет жгутики и плавает за счет их биений, подобно исходным формам, т.е. в этом случае имеет место множественная псевдокопуляция.

В культурах двух видов лейшманий (Kinetoplastida), а именно *Leishmania infantum* и *L. tropica*, с помощью видеомикроскопической техники было показано попарное слияние промастигот, не сопровождаемое кариогамией (Lanotte, Rioux, 1990). Впрочем, сами исследователи считают, что они наблюдали у этих протистов половой процесс.

В клетках кишечника промежуточного хозяина - мухи *Glossina*, а также в лабораторных культурах были обнаружены гигантские особи *Trypanosoma brucei*, *T. congolense* и *T. conorhini* (Kinetoplastida) с 2 или несколькими ядрами (Dean, Milder, 1966, 1972; Brener, 1973; Evans, Ellis,

1979; Ellis et al., 1982, 1985). Исследователи обоснованно полагают, что такие необычные формы трипаносом образуются в результате слияния двух или нескольких одноядерных особей. Некоторое время спустя гигантские клетки распадаются на мелкие одноядерные трипаносомы. Дин и Милдер (Dean, Milder, 1966) специально подчеркивают, что этот процесс отличается от простого или множественного деления клетки.

Гигантские формы, вероятно, также возникающие вследствие слияния, обнаружены и у других кинетопластид - трипаносоматиды *Crithidia oncopelti* (Скарлато, Мальшева, 1987) и криптобии *Trypanoplasma borelli* (Skarlato, Lom, 1997).

Кроме временной псевдокопуляции, у протистов встречается и другая форма рассматриваемого типа агамных слияний - постоянная псевдокопуляция. В этом случае осуществляется необратимое объединение вегетативных клеток, т.е. расхождение продукта слияния на отдельные особи не происходит ²⁾.

Постоянная псевдокопуляция достаточно широко распространена у несовершенных грибов (Deuteromycota ³⁾), являющихся гаплоидными агамными организмами. Когда две клетки, входящие в состав генетически разнородных мицелиев, образуют между собой цитоплазматический мостик, по которому содержимое одной из них полностью переходит в другую и смешивается с ее содержимым. Кариогамия при этом большей частью не происходит, и ядра сохраняют свою индивидуальность - явление, которое получило название гетерокариоза (Fincham, Day, 1965; Горленко, 1981). Гетерокариоз встречается и в других крупных таксонах грибов - Zygomycota и Ascomycota, а также у представителей Oomycetes - грибоподобных протистов. По крайней мере в ряде случаев, он и здесь возникает в результате постоянной псевдокопуляции.

²⁾ В одной из предыдущих работ мы относили такого рода агамные слияния клеток к самостоятельному типу, обозначая его как "конгрегация" (Seravin, Goodkov, 1987). Однако анализ накопленных к настоящему времени данных показывает, что их следует рассматривать как постоянную форму псевдокопуляции.

³⁾ Таксон Deuteromycota сохраняется до тех пор, пока все его виды не будут идентифицированы как представители аско- или базидиомицетов (Мюллер, Леффлер, 1995).

Давно известно (Герасимов, 1890), что у некоторых нитчатых зеленых водорослей родов *Spirogira* и *Spirogonium* (Conjugatophyceae) между клетками соседних нитей может происходить постоянная псевдокопуляция, в результате которой, при отсутствии кариогамии, формируются дигетерокарионы.

В ряде случаев имеющихся данных оказывается недостаточно для заключения о том, какая из форм псевдокопуляции (временная или постоянная) встречается у тех или иных протистов. Так, например, у морской фораминиферы из рода *Shepherdella* (Granuloreticulosea) наблюдаются полные слияния вегетативных особей (McInnes, 1983). Два организма, сблизившись друг с другом, вступают в контакт своими ретикулоподиями, а затем цитоплазма одной из них постепенно перетекает в другую. Описан также случай множественного слияния мелких особей этого протиста с образованием единого крупного организма (McInnes, 1983). Однако судьба продуктов слияния ни разу не была специально прослежена.

Типичная псевдокопуляция обнаружена недавно у ряда видов свободноживущих лобозных амёб (Rhizopoda, Lobosea), относящихся к родам *Flamella* и *Flabellula* (Michel, Smirnov, 1999; Smirnov, 1999). Авторам не удалось наблюдать случаев расхождения продуктов слияния на самостоятельные особи. Для решения вопроса о его наличии или отсутствии необходимо проведение дополнительных исследований. Отметим, что, как подчеркивают авторы (Michel, Smirnov, 1999), агамные слияния клеток у представителей этих таксонов, видимо, весьма распространенное явление.

Наконец, пока не установлено, постоянная или временная форма псевдокопуляции имеет место в случае бинарных и множественных слияний подвижных особей у своеобразного морского амёбоидного протиста неясного систематического положения *Thalassomyxa australis* (Grell, 1985, 1991a).

Плазмодизация. Полное слияние вегетативных особей протистов с образованием многоядерного плазмодия, который по форме тела и ха-

рактеру движения отличается от исходных организмов (или вообще не способен перемещаться по субстрату).

У ряда видов путем полного слияния вегетативных клеток формируются временные плазмодии, которые рано или поздно распадаются на мелкие индивидуальные особи, подобные исходным. Так, у амёбы *Euhyperamoeba fallax* в результате слияния большого числа особей (иногда до 100 и более) образуются временные плазмодии неопределенной, иногда сетевидной формы (Серавин, Гудков, 1983; Seravin, Goodkov, 1987). Обычно это происходит в процессе "коллективного" питания амёб длинными (значительно превышающими размеры одиночной особи *E. fallax*) трихомами цианобактерий. Образующийся плазмодий, как бы нанизанный с разных сторон на хаотичное переплетение нитей, легко справляется с длинными и упругими цианобактериями, полупереваренные фрагменты которых вскоре оказываются включенными во множество образующихся пищеварительных вакуолей, более или менее равномерно распределенных по всей цитоплазме плазмодия. Плазмодий отличается и от исходных, и от "объединенных" *E. fallax* (возникающих вследствие псевдокопуляции) не только своими размерами и формой, но также и тем, что он не способен к активному перемещению по субстрату. После завершения питания он начинает постепенно распадаться на отдельные моноподиальные амёбы, которые далее продолжают самостоятельное существование (Серавин, Гудков, 1984б; Seravin, Goodkov, 1987).

Жгутиконосец *Thaumatomonas lauterborni* помимо псевдокопуляции обладает способностью к плазмодизации (Ширкина, 1987). Могут образовываться как небольшие, так и очень крупные плазмодии, при этом разными способами: а) путем последовательного слияния отдельных особей, б) из "сомателл" и в) путем предварительного формирования агрегатов, состоящих из большого числа одиночных особей. Рано или поздно происходит фрагментация (распад) плазмодия на отдельных самостоятельных жгутиконосцев. Полный цикл "плазмодизация-деплазмодизация" продолжается 9-10 суток. По форме и характеру своего движения плазмодии, естественно, отличаются от исходных особей *T.*

lauterborni. Поскольку в плазмодиях происходят многочисленные митотические деления ядер, то понятно, что в результате деплазмодизации образуется большее число особей, чем участвовало в слиянии.

По-видимому, особым случаем временной плазмодизации нужно считать своеобразное явление, наблюдающееся в жизненном цикле паразитических кинетопластид *Trypanosoma conorhini* и *T. cruzi*. На определенных этапах своего развития две или несколько крупных особей *T. conorhini* сливаются друг с другом, округляются, теряют жгутики и образуют неподвижное "цистообразное тело", которое, по общему признанию исследователей, не является цистой (Dean, Milder, 1966, 1972). После множественного деления ДНК-содержащих органелл - ядер и кинетопластов - у слившихся партнеров, модифицированный продукт слияния распадается на большее количество, чем было исходно, одноядерных, жгутиковых особей. Подобные же события наблюдаются и у близкого вида *T. cruzi*. Однако здесь в слиянии всегда принимает участие значительное число простейших (Brener, 1973). Впрочем, не исключено, что в данном случае имеет место особый случай временной псевдокопуляции. Вообще, следует сказать, что граница между множественной временной псевдокопуляцией и временной плазмодизацией у некоторых видов протистов может быть весьма условной.

Несомненно одно, что в результате временной плазмодизации протистов образуются плазмодиальные формы, которые в конечном итоге распадаются на отдельные особи, по внешнему виду и характеру движения ничем не отличающиеся от исходных, давших начало объединенному организму. В этом случае плазмодий - необязательная стадия жизненного цикла. Основными формами существования вида являются амебоиды или жгутиконосцы.

Иное наблюдается при постоянной плазмодизации. Она связана с формированием многоядерных плазмодиев, которые во всех случаях являются основной трофической стадией жизненного цикла протистов. Непосредственная деплазмодизация с образованием форм, подобных ис-

ходным амебоидным или жгутиковым стадиям, отсутствует. Жизненный цикл таких протистов завершается формированием цист или спор.

Многочисленные и разнообразные примеры постоянной плазмодизации встречаются среди представителей миксогастриевых (Eumycetozoea, Muxogastrina). У многих видов этих протистов начало плазмодию дает диплоидная миксамеба, возникающая в результате слияния двух одноядерных гаплоидных клеток - зооспор или миксамеб, либо зооспоры и миксамебы друг с другом, за чем следует увеличение количества ядер благодаря последовательным митотическим делениям образовавшегося диплоидного ядра (Olive, 1975; Мюллер, Леффлер, 1995). Впрочем, такое слияние может не сопровождаться кариогамией (Bailey et al., 1987). В некоторых случаях, как например у *Didymium iridis*, в слиянии могут принимать участие не две, а три, четыре, пять или более миксамеб. Продукты слияния, содержащие всего несколько ядер, способны объединяться друг с другом, а также с одноядерными гаплоидными или диплоидными миксамебами, поэтому окончательно сформировавшийся плазмодий обладает гетерокариотным ядерным аппаратом, причем с ядрами различной плоидности (Olive, 1975). Вообще, слияние молодых плазмодиев друг с другом весьма характерное явление в жизненном цикле миксогастриевых.

Постоянная плазмодизация имеет место в жизненном цикле плазмодиофорид (Plasmodiophorea). Одноядерные вторичные зооспоры, превращающиеся в амебоиды после проникновения в клетки растения-хозяина, сливаются попарно (без последующей непосредственно за этим кариогамии), давая начало развитию вторичного ("цистогенного") плазмодия, который далее продолжает расти, проходя последовательные синхронные ядерные деления (Kole, 1954; Sparrow, 1960; Keskin, 1964, цит. по: Olive, 1970; Tommerup, Ingram, 1971; Ingram, Tommerup, 1972; Dylewski, 1990; и др.). При формировании первичного ("спорангиального") плазмодия у этих паразитических протистов также, по-видимому, происходит множественное слияние одноядерных амебоидных особей,

оказавшихся в одной клетке при инфицировании растения-хозяина первичными зооспорами (Tommerup, Ingram, 1971).

Постоянная плазмодизация осуществляется также в жизненном цикле таких протистов, как *Muxochrysis paradoxa* (Chrysophyta) и *Muxochloris sphagnicola* (Xanthophyta). Многоядерный вегетативный плазмодий этих видов формируется путем слияния мелких амeboидных особей, вышедших из цист покоя или возникших в результате трансформации из жгутиковых зооспор (Горленко, 1981).

Псевдоконъюгация. Частичное слияние двух или нескольких особей протистов (с помощью специальных цитоплазматических мостиков или посредством объединения клеточных выростов - псевдоподий) с сохранением морфологической индивидуальности партнеров.

Временная псевдоконъюгация весьма распространена среди представителей различных таксонов низших эукариот, в особенности среди ризопод и актинопод, т.е. протистов, формирующих различного рода псевдоподии - лобоподии, филоподии, акантоподии или ретикулоподии.

Ранее мы уже отмечали, что способность к псевдокопуляции встречается у многих представителей Heliozoa, однако помимо этого, у солнечных нередко происходит бинарная и множественная псевдоконъюгация. Бинарную псевдоконъюгацию мы (Серавин, Гудков, 19846) наблюдали у неопределенного до вида актинофриидного морского солнечника. Между двумя особями, которые едва соприкасались своими аксоподиями, образовался длинный неширокий цитоплазматический мостик в результате одновременного захвата не очень крупной добычи. В центре мостика располагалось вздутие, в котором находилась общая пищеварительная вакуоль. Естественно, что по окончании процесса пищеварения простейшие разошлись.

Еще Сондгейм (Sondheim, 1915) описала множественную псевдоконъюгацию у солнечника *Actinophrys sol* (обладающего, как мы уже отмечали ранее, и способностью к временной псевдокопуляции). При питании крупной добычей от 2 до 11 особей временно объединяются друг с другом с помощью цитоплазматических мостиков.

Бинарная и множественная псевдоконъюгация хорошо известны, например, у представителей таких родов, как *Raphidiophrys* и *Heterophrys* (Leidy, 1879; Penard, 1904; Wetzel, 1925; Rainer, 1968; Bardele, 1975; Siemensma, Roijackers, 1988; и др.). Следует отметить, что в ряде случаев псевдоконъюгация может заходить столь далеко, что ее оказывается довольно трудно отличить от временной псевдокопуляции или плазмодизации. Например, Сиенемсма и Ройджакерс (Siemensma, Roijackers, 1988) пишут, что если у *Raphidiophrys elegans* "all individuals aggregate by means of relatively thick cytoplasmic strings", то особи *R. viridis* "... form a nearly homogenous mass, in which separate individuals hardly can be recognised" (с.238).

Псевдоконъюгация также нередко встречается у ризопод с филозными (Filosea), лобозными (Lobosea) и ретикулярными (Granuloreticulosea) псевдоподиями, в особенности среди раковинных форм.

Очень наглядное, можно сказать классическое описание бинарной псевдоконъюгации у амeboидного протиста *Trichosphaerium sp.* (Rhizopoda, Lobosea) приводится в работе Полне-Фаллер (Polne-Fuller, 1987): "Movement of cytoplasm between cells was observed in dense cultures. When contact between cells was common, cells... formed cytoplasmic bridges, 30-50 mm wide. Portions of the cytogel (20-30% of the cell volume) were observed being exchanged simultaneously between the cells. The process lasted 5-60 min. Then cell membranes reformed, replacing the bridge, and the cells separated and moved away from each other. During such exchanges the two cells retained their individual morphology although their cytoplasm was bridged" (p. 165).

Псевдоконъюгация найдена и у таких ризопод, как представители родов *Diffugiella* (Griffin, 1972), *Allogromia* (Bowser et al., 1984), *Lecythium*, *Chlamydophrys*, *Microgromia* и целого ряда других (см. обзор: Schonborn, 1966), причем часто она оказывается связанной с "коллективным" питанием этих протистов. Случаи псевдоконъюгации были отмечены и у таких хорошо известных и широко распространенных видов раковинных амeб, как *Arcella vulgaris* (Reynolds, 1939) и *Diffugia elegans* (Erth, 1965).

Бинарная и множественная псевдоконъюгация достаточно подробно описаны у одноядерной *Euglypha rotunda*. В процессе бинарной псевдоконъюгации некоторые филоподии двух особей входят в контакт и, частично сливаясь, формируют цитоплазматический мостик между организмами. В том случае, когда подобные слияния происходят сразу между несколькими особями, простейшие располагаются определенным образом относительно друг друга, образуя так называемые "розетки" (Hedley, Ogden, 1973). В зоне слияния псевдоподий обнаруживаются различные везикулы, в том числе и пищеварительные вакуоли с заключенными бактериями.

Временная псевдоконъюгация посредством объединения клеточных отростков отдельных особей для осуществления "коллективного" питания имеет место у таких видов хризифитовых (*Chrysophyta*), как *Heliopsis mutabilis*, *Chrysamoeba radians* и *Chrysarachnion insidians* (Hibberd, 1971; Starmach, 1985; Масюк, 1989).

У жгутиконосцев *Amastigomonas caudata* и *Amastigomonas sp.* (*Apusomonadida*) при совместном захвате и переваривании крупной добычи отдельные особи (от нескольких простейших до нескольких десятков клеток) временно сливаются друг с другом (Карпов, Мыльников, 1989). Слияние может заходить столь далеко, что, как и в случае солнечников *Raphidiophrys viridis*, отдельные особи становятся плохо различимыми в общей клеточной массе, которую Карпов и Мыльников (1989) даже назвали "плазмодием". Однако, как отмечают те же авторы, ультраструктурные исследования показали, что эти временные "плазмодии" на самом деле представляют совокупность особей, слившихся лишь центральными участками или псевдоподиями. Они при этом сохраняют полностью свои наборы клеточных органелл и структур. Таким образом, в данном случае также имеет место множественная псевдоконъюгация.

Рассматриваемый тип агамных слияний клеток, наряду с псевдокопуляцией, встречается у протостелиевых (*Eumycetozoea*, *Protostelia*). Как пишет Олайв (Olive, 1975), "Anastomosis of protoplasts with the

establishment of cytoplasmic bridges has also been observed and offers a means by which cytoplasmic exchanges may occur between cells" (с. 14).

У клеточных слизевиков (*Eumycetozoea*, *Dictyostelia*) при образовании клеточных контактов на стадии преагрегации и ранних этапах агрегации неоднократно наблюдались случаи временной псевдоконъюгации и псевдокопуляции (Huffman et al., 1962; Huffman, Olive, 1964; Sinha, Ashworth, 1969; Olive, 1975). Наличие псевдоконъюгации в образующихся центрах агрегации было показано с помощью электронного микроскопа (Kirk et al., 1971). Существование цитоплазматических мостиков между клетками (и обмен содержимым их цитоплазмы) удалось обнаружить и на более поздних стадиях развития клеточного слизевика *Dictyostelium discoideum* (Ono et al., 1972).

Наконец, следует выделять форму постоянной псевдоконъюгации. К настоящему времени она найдена пока лишь у немногих, исключительно морских ретикулоподиальных протистов неясного систематического положения *Reticulosphaera socialis*, *R. japonensis* и *Leucodictyon marinum* (Grell, 1989, 1990, 1991b), а также у *Chlorarachnion reptans* - своеобразного протиста, обладающего хлоропластами и относимого ранее к типу *Xanthophyta*, а позднее выделенного в самостоятельный тип *Chlorarachnida* (Geitler, 1930; Hibberd, Norris, 1984; Grell, 1990; Hibberd, 1990b). У таких протистов отдельные мелкие особи постоянно объединены друг с другом своими ретикулоподиями, которые образуют единую "пищевую сеть", покрывающую значительную площадь. Это основная форма существования трофической (вегетативной) стадии их жизненного цикла - "мероплазмодий" по терминологии Греля (Grell, 1991b). Он возникает, как указывает Грель, вследствие "permanent fusion of the cells" (Grell, 1991a) с сохранением морфологической индивидуальности отдельных особей, т.е. имеет место постоянная псевдоконъюгация.

Мы не ставили перед собой цель привести здесь все известные примеры агамных слияний у протистов. Нам хотелось показать, что существуют 3 достаточно четко очерченные их типа - псевдокопуляция, псев-

доконъюгация и плазмодизация. Бросается в глаза, что все основные типы и формы агамных слияний встречаются у представителей самых различных групп протистов. Это означает, что они возникали независимо в разных филогенетических ветвях низших эукариот. Поэтому нет сомнения, что агамные слияния у протистов - более широко распространенное явление, чем это представляется сейчас, и в дальнейшем они будут найдены еще у многих видов.

Мы считаем необходимым также упомянуть некоторые дополнительные данные из области цитологии соматических клеток многоклеточных животных. Ныне хорошо известно, что спонтанное слияние вегетативных клеток - довольно обычное явление, часто приводящее к формированию многоядерных (иногда гигантских) клеток (Ганин, 1975; Kraus, 1981; Хэм, Кормак, 1983; Ibbotson et al., 1984; Zamboni et al., 1984; и др.). Осуществляется своего рода псевдокопуляция, а у некоторых типов клеток наблюдается явление, подобное псевдоконъюгации. Так, между эндокринными клетками крыс возникают широкие цитоплазматические мостики, в которых обнаруживаются секреторные гранулы и вакуоли (Хомерики, Морозов, 1984), что говорит об активном транспорте даже относительно крупных образований из цитоплазмы одной клетки в цитоплазму другой. На некоторых этапах развития агрегатов, образуемых диссоциированными клетками губок, между ними возникают цитоплазматические мостики, по которым происходит обмен различными веществами (Evans, Bergquist, 1974; Ceccatty, Georges, 1982). Частичные слияния, подобные псевдоконъюгации, наблюдались у макрофагов, ретикулоцитов и лимфоцитов в эксплантатах лимфатических узлов одностебельных белых крыс (Михайловская, 1975). Число подобных примеров можно значительно увеличить.

Приведенные выше факты очень важны, ибо они показывают общий характер механизмов, лежащих в основе слияния эукариотных клеток самой разной организации.

Обращает на себя внимание также тот факт, что временная псевдокопуляция, временная плазмодизация и псевдоконъюгация очень часто

связаны с "коллективным" питанием протистов. Слияния позволяют относительно мелким особям захватывать крупную добычу, что представляет этим видам очевидные преимущества (Серавин, Гудков, 1984а). К такому же выводу приходит Грель: "For some reason it was advantageous to form temporary feeding communities in which several specimens are joined to capture prey together... In this way it become possible to engulf food organisms which are much larger than the cell bodies..." (Grell, 1991a, p. 317). Захваченная пища начинает перевариваться в общей пищеварительной вакуоли, которая затем дробится на множество мелких. Во время расхождения или деплазмодизации слившихся протистов они более или менее равномерно распределяются по цитоплазме вновь образующихся одиночных особей, способных к активному распространению во внешней среде.

При временной псевдоконъюгации, а также в некоторых случаях и при псевдокопуляции, по-видимому, осуществляется обмен и перераспределение запасов пищевых частиц и веществ между особями небольших популяций протистов. Доказательством этого служат слияния между сытыми и голодными особями, например, у *Euhyperamoeba fallax*, *Leptomyxa reticulata*, *Vampyrellidium perforans* и других.

Наивысшей степени все эти преимущества достигаются у организмов с постоянной формой псевдоконъюгации. Как отмечает Грель (Grell, 1991a), "... common network which serves not only for capturing and phagocytizing the prey, but also for digesting it (reticulopodial digestion)" (p. 317).

Любопытно отметить, что в ряде случаев образование за счет слияний гигантских плазмодиоподобных многоядерных соматических клеток позвоночных также происходит в результате "коллективного" питания (Kraus, 1981; Хэм, Кормак, 1983).

Таким образом, имеющиеся факты позволяют вполне обоснованно полагать, что пища является одним из важнейших факторов, индуцирующих агамные слияния протистов в естественных условиях. Однако совершенно очевидно, что при этом между партнерами может происхо-

диль обмен ядрами, ДНК-содержащими органеллами клеток, а также иными носителями генетической информации. Поэтому несомненно, что изучение агамных слияний у протистов особенно важно именно по той причине, что открывает пути для исследования генетических взаимодействий особей за пределами полового процесса, что, в конечном итоге, поможет понять как происходило его становление.

1.2. НЕКОТОРЫЕ ФОРМЫ АГАМНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ У ПРОТИСТОВ

Агамные протисты чаще всего являются гаплоидными организмами, что наиболее корректно установлено для видов, имеющих нечетное количество хромосом в ядре (Raikov, 1982). Некоторые авторы (Dobzansky, 1937; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Мауг, 1970) утверждают, что понятие "вид" в данных случаях неприемлемо, ибо если внутри какой-то группировки организмов отсутствует скрещивание, т.е. взаимный обмен генетической информацией, то нет условий для сохранения видовых признаков и поддержания видовой определенности и стабильности.

Против подобных взглядов почти одновременно выступило несколько протозологов, в том числе Полянский (1957, 1976; Poljansky, 1982) и Соннеборн (Sonneborn, 1957). Полянский, опираясь на большое количество фактов и теоретические представления Завадского (1968), показал, что возможность обмена генетическим материалом между особями - лишь один из многих, а не единственный критерий вида. Он справедливо считает поэтому, что агамные виды существуют и они могут быть на основании четких критериев отграничены друг от друга, что и делают систематики. Полностью соглашаясь с теми позитивными взглядами, которые развивает этот исследователь, нам хотелось бы затронуть иной аспект проблемы: а нет ли хотя бы у некоторых агамных видов низших эукариот каких-то несексуальных форм обмена наследственной информацией⁴⁾.

⁴⁾ Мы будем рассматривать вопрос о передаче и обмене лишь ядерной генетической информации.

Как известно, уже прокариотные организмы обладают способностью передавать генетический материал от особи к особи, что проявляется в форме трансформации, конъюгации и трансдукции (Пехов, 1977; Стейннер и др., 1979; Гольдфарб, 1980). Трудно поверить, чтобы столь важное эволюционное приобретение было нацело потеряно крупными таксонами протистов, например многочисленными агамными группами Protozoa, а затем, позднее, вновь приобретено некоторыми из них, к тому же сразу в сложной форме полового процесса. Необходимо допустить, что у низших эукариот существуют еще неизвестные нам формы несексуальных (агамных) генетических взаимоотношений между особями, эволюционно предшествовавшие половому процессу и послужившие основой для его возникновения.

Ранее было показано, что при временной псевдокопуляции два или несколько протистов сливаются друг с другом. Затем происходит расхождение такого объединенного организма на исходное или большее (в случае митоза части ядер) число особей. Однако не следует забывать, что ядра временно слившихся клеток достаточно длительное время находились в цитоплазме одного "объединенного" организма. Какие последствия это может иметь для простейших?

К настоящему времени накоплена обширная литература, посвященная экспериментальному изучению взаимоотношений гетерогенных ядер, оказавшихся в одной цитоплазме у протистов, в частности у амёб (см.: Юдин, 1982). Искусственные дигетерокарионы получали путем подсадки амёбе одного штамма дополнительного ядра от амёбы другого штамма. Через некоторое время чужое ядро удаляли (в ряде опытов возвращая в исходную клетку). Оказалось, что достаточно всего нескольких секунд совместного пребывания разнородных ядер в общей цитоплазме, чтобы между ними возникли генетические взаимоотношения. В фенотипе потомков таких амёб обнаруживается наследственная нестабильность проявления ряда маркерных признаков (устойчивости к метионину или этиловому спирту, теплоустойчивости, скорости размножения и т.д.), которая сохраняется и у отдаленных потомков экспериментальных

дигетерокарионов. Юдин (1982) называет такой тип агамных взаимоотношений ядер, временно оказавшихся в одной цитоплазме, генетическими взаимовлияниями.

Рассматривая вопрос о том, как достигается такой генетический эффект у *Amoeba proteus*, Юдин (1982) пишет: "... взаимовлияние осуществляется посредством межъядерного обмена факторами, обладающими определенной генетической специфичностью (несущими определенную генетическую информацию). Это может быть, очевидно, сам генетический материал, либо более или менее непосредственные продукты его активности, в том числе специфические вещества, регулирующие работу генома (с. 111)".

Можно предполагать, что временная псевдокопуляция (естественное слияние особей в популяции, когда генетически разнородные ядра на некоторый, иногда длительный срок, оказываются в объединенной цитоплазме) ведет к тем же последствиям: обмену какой-то генетической информацией. Остается сожалеть, что экспериментаторы исследовали генетические взаимовлияния ядер пока лишь у искусственных дигетерокарионов. Существование в естественных условиях агамных слияний нескольких особей - множественная псевдокопуляция, в процессе которой взаимодействуют, хотя и временно, несколько генетически разнородных ядер, по нашему мнению, дает возможность экспериментаторам найти более сложные и более важные формы генетических взаимовлияний у агамных видов.

Мы предлагаем называть такие формы генетических взаимовлияний ядер, временно оказавшихся в одной и той же цитоплазме (в естественных условиях и в эксперименте), *интеркариотическими* (Серавин, Гудков, 1984а). Они, по нашему мнению, должны играть существенную роль в жизни агамных видов, обладающих псевдокопуляцией и плазмодизацией.

Интеркариотические взаимовлияния, вероятно, могут иметь место также и в случае псевдоконъюгации, когда через цитоплазматический мостик осуществляется свободный обмен веществами и даже структур-

ными компонентами клеток между генетически разнородными особями.

Рассмотрим далее возможные агамные генетические взаимоотношения, которые имеют место при псевдокопуляции многоядерных протистов. Нам (Серавин, Гудков, 1983; Seravin, Goodkov; 1987) удалось довольно подробно проследить весь процесс слияния и последующего расхождения вегетативных особей на примере многоядерной лобозной амебы *Euhyperamoeba fallax*. Как уже говорилось, у этого простейшего может наблюдаться как бинарная, так множественная формы этого процесса. После слияния у "объединенного" организма производится многократное перемешивание всего внутреннего содержимого (Серавин, Гудков, 1983; Seravin, Goodkov, 1987). Когда впоследствии происходит расхождение на две или несколько *E. fallax*, это уже не исходные особи, а амебы, несущие в себе смешанную цитоплазму и "смешанный" набор ядер, т.е. ядра у них гетерогенного происхождения, принадлежавшие исходно тем разным особям, которые участвовали в слиянии. Иными словами, в результате псевдокопуляции возникает гетерокариоз.

Подобное же, по-видимому, имеет место и у других многоядерных протистов, способных к псевдокопуляции - таких, например, как *Leptomyxa reticulata*, *Actinosphaerium nucleofilum* и др. (Barrett, 1958; Pussard, Pons, 1976a, 1976b; Shigenaka et al., 1976; Nishi et al., 1988a, 1988b).

К сожалению, хотя это естественное и достаточно распространенное явление уже давно известно у целого ряда простейших, его генетические последствия и влияние гетерокариоза на фенотип этих организмов еще не исследованы. В то же время, существование гетерокариоза и его важные генетические последствия изучались экспериментально у таких протистов, как грибы-дейтеромицеты (Deuteromycota). При этом было установлено, что фенотип гетерокариотических мицелиев, возникающих в результате постоянной псевдокопуляции, контролируется ядрами обоих типов в течение всей жизни гриба, подобно тому, как это имело бы место в случае их слияния с образованием диплоидных синкарионов при половом процессе (Pontecorvo, 1956; Стейниер и др., 1979; Горленко,

1981). Аналогия с половым процессом здесь может быть проведена и в другом отношении: при бесполом размножении несовершенных грибов наблюдается наследование признаков исходного гетерокарионта в ряду поколений.

У части видов таких организмов (например, у *Aspergillus niger*) в конидиях обычно образуются споры, содержащие по одному (гаплоидному) ядру. Следовательно, гетерокариоз прерывается. Однако и у любых организмов, обладающих половым процессом, диплоидность клеток также прерывается в результате образования гаплоидных гамет; при этом у форм с одноступенчатым мейозом (аналогия с дейтеромицетами) - без рекомбинации хромосом (Райков, 1978).

Ядро зиготы содержит лишь часть генетической информации от каждой из родительских форм. Нечто подобное наблюдается и у рассматриваемой группы дейтеромицетов. Правда, из одноядерных гаплоидных спор вырастают прокариотные мицелии, но в природных условиях они большей частью вступают в контакт с другими прокариотными мицелиями того же вида, содержащими генетически иные ядра, и посредством постоянной псевдокопуляции восстанавливают свою гетерокариотность (Горленко, 1976). Учитывая, что каждая особь гетерокариотного гриба продуцирует большое количество спор, можно определенно говорить о наследовании у них признаков гетерокарионта в ряду поколений (аналогия с половым процессом).

У других видов грибов, имеющих одноядерные споры, это наследование более упорядочено и стабилизировано. Здесь примером может служить *Penicillium expansum*, у которого в природных условиях встречаются только гетерокариоты. Гомокариотические особи, выведенные из спор в лаборатории, растут изначально хуже, чем исходные гетерокариотические (Горленко, 1976).

Наконец, есть виды грибов, у которых гетерокариоз наследственно закреплен. Так, споры *Aspergillus carbonarius* содержат по 2-5 ядер. Их гетерокариотическая природа доказана экспериментально (Горленко,

1976). Следует отметить, что клетки мицелиев, выведенные из таких спор, способны к постоянной псевдокопуляции.

Взаимоотношения ядер при гетерокариозе было предложено (Серавин, Гудков, 1984а) называть *гетерокариотическим взаимодействием*. Оно достаточно широко встречается и за пределами дейтеромицетов. Например, гетерокариоз встречается среди таких групп высших грибов, как Zygomycota, Ascomycota и Basidiomycota, а также и у Oomycetes (Горленко, 1981). Следовательно, в эволюционном отношении гетерокариотические взаимодействия в каких-то условиях по своему значению не уступают половому процессу и вполне заменяют его.

Поскольку гетерокариотические взаимодействия по некоторым своим важным результатам аналогичны половому процессу, то их по праву можно считать парасексуальными. Однако этот терминологический вопрос мы обсудим позднее специально.

При временной плазмодизации образовавшийся крупный многоядерный организм через то или иное время (иногда через несколько суток) распадается на мелкие индивидуальные особи, подобные исходным (явление деплазмодизации). Понятно, что в данном случае также должны иметь место агамные генетические взаимоотношения между гетерогенными ядрами, причем, как и при псевдокопуляции, форма этих взаимоотношений (интеркариотическое взаимовлияние или гетерокариотическое взаимодействие) существенно зависит от числа ядер (одно или более), характерного для исходных особей данного вида. Так, например, у одноядерного жгутиконосца *Thaumatomonas lauterborni* плазмодии могут образовываться за счет последовательного слияния одиночных особей или путем множественного слияния предварительно агрегировавших простейших (Ширкина, Селиванова, 1982; Ширкина, 1987). Через несколько дней временный плазмодий претерпевает деплазмодизацию, в результате которой вновь обособляются чаще всего одноядерные жгутиковые формы, хотя появляются и двуядерные. Понятно, что в последнем случае между генетически разнородными ядрами, оказавшимися в общей цитоплазме, могут происходить не только интеркариотические

взаимовлияния, но и гетерокариотические взаимодействия. Поскольку жизненный цикл *Th. lauterborni* чрезвычайно сложен и осуществляется несколькими альтернативными путями, то вполне возможно, что будущие исследования выявят у этого простейшего и другие формы агамных генетических взаимоотношений. Так, не исключено, у него может иметь место факультативная кариогамия (Ширкина, Селиванова, 1982).

Процесс деплазмодизации крупных временных плазмодиев, образованных в результате слияния большого числа многоядерных особей, как это имеет место, например, у *Euhyperamoeba fallax* (Серавин, Гудков, 1983), приводит к формированию новых многоядерных клеток, подобных исходным. Однако возникшие таким образом простейшие, естественно, обладают ядерным аппаратом, включающим ядра от разных исходных особей, т.е. являются гетерокариотными организмами. Их гетерокариотность (как и у дейтеромицетов с многоядерными спорами) непрерывно поддерживается в жизненном цикле этих простейших. Следовательно, и здесь можно ожидать существование гетерокариотических взаимодействий.

При формировании "цистоподобных тел" у *Trypanosoma conorhini* в общей цитоплазме происходит перемешивание и ядер, и кинетопластов. Так, что когда из них вновь образуются одноядерные жгутиконосцы, они уже не тождественны исходным особям (Dean, Milder, 1972). По данным Бренера (Brener, 1973), у слившихся *T. cruzi* происходит реорганизация ДНК. Иными словами, в "цистоподобных телах", без сомнения, осуществляются интеркариотические взаимовлияния.

Постоянная форма плазмодизации характерна для тех протистов (например, многие Eumycetozoea, Plasmodiophorea, некоторые Chrysophyta и др.), у которых крупный многоядерный плазмодий является основной стадией жизненного цикла, завершающегося спорообразованием. Как уже говорилось, у таких организмов не происходит распада продукта слияния на особи, подобные тем, которые дали ему начало, т.е. отсутствует процесс деплазмодизации. Понятно, что в данном случае следует ожидать те же агамные генетические взаимоотношения, что и при дру-

гих рассмотренных выше типах полных слияний вегетативных клеток у протистов. Однако они могут быть дополнены некоторыми специфическими особенностями. Как уже говорилось, у многих миксомицетов начало первичному плазмодию дает диплоидная миксамеба, возникшая в результате слияния двух гаплоидных: зооспор или миксамеб, за чем следует увеличение количества ядер благодаря последовательным митотическим делениям исходного ядра. Такие плазмодии обычно затем сливаются с другими плазмодиями, а также с отдельными гаплоидными миксамебами, так, что взрослый организм (вторичный плазмодий) обладает гетерокариотным ядерным аппаратом гаплоидно-диплоидного типа (Olive, 1975).

Итак, из рассмотренных примеров видно, что у агамных протистов (а также и у ряда видов, обладающих в своем жизненном цикле половым процессом) при слиянии вегетативных клеток, в отсутствие кариогамии, могут встречаться две формы агамных генетических взаимоотношений: интеркариотическое взаимовлияние и гетерокариотическое взаимодействие (а иногда, возможно, и обе формы одновременно).

Как будет показано далее, соматогамия с низкой, но неизбежной частотой сопровождается кариогамией. В этом случае, естественно, генетические последствия для протистов особенно велики, и, вероятно, создаются условия для возникновения полового процесса.

ГЛАВА 2. ОТ МИТОЗА ДО МЕЙОЗА

Поскольку у низших гаплоидных протистов целые крупные таксоны (типы, классы) полностью лишены полового процесса или сексуальность встречается лишь у единичных видов (Догель и др., 1962; Райков, 1978; Raikov, 1982; см. также главу 3 настоящей работы), вполне обоснованно можно предполагать, что митоз (кариокинез) возник раньше мейоза. Хотя эти два важнейших биологических явления многократно и подробно описаны в учебной и научно-популярной литературе, мы считаем полезным вкратце рассмотреть основные этапы митоза и мейоза, что позволит еще раз подчеркнуть имеющиеся между ними сходства и различия.

2.1. КРАТКОЕ СРАВНЕНИЕ ОСНОВНЫХ ЭТАПОВ КЛАССИЧЕСКОГО МИТОЗА И КЛАССИЧЕСКОГО МЕЙОЗА

Классический клеточный (митотический) цикл состоит из трех периодов: интерфазы, митоза и цитокинеза. Нас, главным образом, будет интересовать последовательность изменения хромосомного аппарата в процессе кариокинеза, который подразделяется на следующие этапы: профаза, метафаза, анафаза и телофаза (таблица 2).

Во время профазы происходит конденсация хромосом. Они укорачиваются и утолщаются. Становится четко видно, что каждая из них состоит из двух сестринских (идентичных) хроматид, которые соединены одной небольшой хромомерой. В период метафазы формируется митотическое веретено. Хромосомы выстраиваются в центре ядра поперек веретена, образуя так называемую метафазную пластинку. Специальные микротрубочки, идущие от двух противоположных полюсов веретена, приближаются к хромомерам с двух сторон. Для их прикрепления на каждой хромомере есть два противоположно расположенных специализированных участка - кинетохоры. Поэтому и сами микротрубочки веретена, присоединяющиеся к ним своими концами, называются кинетохорными микротрубочками. Когда наступает анафаза, происходит продольное расщепление каждой центромеры. Сестринские хроматиды (те-

Таблица 2. Сравнение основных фаз классического митоза и классического мейоза

Стадия	Митоз у диплонта *)	Митоз у гаплонта	Мейоз I	Мейоз II
Интерфаза	Синтез ДНК и удвоение хроматид. Ядро диплоидное.	Синтез ДНК и удвоение хроматид. Ядро гаплоидное.	Синтез ДНК и удвоение хроматид. Ядро диплоидное.	Синтез ДНК нет. Ядро гаплоидное.
Профаза, профаза I и II	Конденсация хромосом.	Конденсация хромосом.	Конденсация хромосом, образование бивалентов с помощью синантоновых комплексов, кроссинговер.	Конденсация хромосом.
Метафаза, метафаза I и II	Хромосомы образуют метафазную пластинку.	Хромосомы образуют метафазную пластинку.	Биваленты образуют метафазную пластинку	Хромосомы образуют метафазную пластинку.
Анафаза, анафаза I и II	Деление центромеров и разъединение хроматид, движение дочерних хромосом к противоположным полюсам веретена.	Деление центромеров и разъединение хроматид, движение дочерних хромосом к противоположным полюсам веретена.	Деление центромеров не происходит, к противоположным полюсам веретена расходятся гомологичные хромосомы, состоящие из двух хроматид (редукционное деление).	Деление центромеров и разъединение хроматид, движение дочерних хромосом к противоположным полюсам веретена.
Телофаза, телофаза I и II	Деконденсация хромосом, формируются два новых диплоидных ядра.	Деконденсация хромосом, формируются два новых гаплоидных ядра.	Деконденсация хромосом, формируются два новых гаплоидных ядра.	Деконденсация хромосом, формируются два новых гаплоидных ядра.

*) Точно так же протекает митоз и у гаплоидных протистов (см. колонку 3 настоящей таблицы). В результате митоза из гаплоидных клеток получаются гаплоидные же клетки. Почему-то этот очевидный факт нигде в литературе четко не оговорен. Между тем митоз у гаплонтов идентичен мейозу II (см. колонку 5 настоящей таблицы).

перь их называют дочерними хромосомами) обособляются и с помощью своих кинетохорных микротрубочек перемещаются к противоположным полюсам веретена, каждая к своему. Во время телофазы осуществляется деконденсация дочерних хромосом и формирование двух новых ядер, имеющих идентичные наборы генов и одинаковую ploидность. Одновременно происходит цитокинез, приводящий к возникновению двух дочерних клеток. Наступает интерфаза; в период S происходит синтез ДНК, ее количество в ядре удваивается, что приводит к восстановлению его хроматидного состава.

Здесь, по-видимому, уместно привести сведения из каких-нибудь солидных источников, в которых говорится о значении митоза. Так, в "Руководстве по цитологии" (Трошин, 1966, с.202) написано: "Основной биологический смысл митотического деления заключается в образовании равноценных в генетическом отношении дочерних клеток...". 20 лет спустя в "Биологическом энциклопедическом словаре" (Гиляров, 1986, с.365) говорится практически то же самое: "Биологическое значение М[итоза] состоит в строго одинаковом распределении редуцированных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений". Иными словами, основная задача классического митоза заключается в том, чтобы сформировать два дочерних ядра, идентичных материнскому по ploидности и генетическому материалу. И эта задача успешно выполняется при кариокинезе как диплоидных, так и гаплоидных протистов и клеток вообще (таблица 2).

Классический мейоз, как известно, состоит из двух главных этапов - мейоза I, приводящего к редукции числа хромосом (снижению ploидности ядер), и мейоза II (таблица 2). Профаза I начинается сходно с профазой митоза: происходит конденсация хромосом. Хорошо видно, что они состоят из двух хроматид, соединенных центромерой. Однако далее начинаются отличия. Гомологичные хромосомы подходят друг к другу и с помощью синаптонемального комплекса плотно соединяются (конъюгируют) по всей своей длине. Образуются так называемые биваленты.

Несколько позднее хромосомы частично отходят друг от друга, оставаясь соединенными лишь в одном или многих участках. Здесь происходят переплетения (хиазмы) гомологичных хроматид, обычно сопровождаемые обменом участками хромосом, т.е. возникает кроссинговер. Таким образом, осуществляется рекомбинация генетического материала. Причем две сестринские хроматиды могут произвести несходный обмен генами с парными им гомологичными хроматидами другой хромосомы. В результате все компоненты бивалента (хроматиды) становятся различными по своему генному составу⁵⁾.

В метафазе I биваленты располагаются по экватору ядра, образуя метафазную пластинку. К их центромерам подходят кинетохорные микротрубочки. Во время анафазы центромеры сохраняют свою целостность и к противоположным полюсам веретена расходятся не отдельные хроматиды (как это происходит при митозе), а исходные двуххроматидные хромосомы. Начиная с телофазы, осуществляется формирование двух новых ядер, имеющих лишь половинный (гаплоидный) набор генетического материала. Цитокинез завершает образование двух гаплоидных клеток. В их интерфазе, если она и выражена, стадия S отсутствует, т.е. синтеза ДНК не происходит. Да это и понятно: хромосомы в новых ядрах состоят из двух хроматид, поэтому в таком синтезе нет необходимости.

Далее наступает мейоз II. Он протекает точно так же, как и классический митоз. В профазе нет образования бивалентов и кроссинговера. В анафазе II центромеры хромосом разделяются пополам, освобождая хроматиды, которые благодаря кинетохорным микротрубочкам разводятся к противоположным полюсам веретена. Затем следует типичная телофаза, формируются два гаплоидных ядра. В результате из двух клеток, образовавшихся после мейоза I, возникает четыре гаплоидных клетки.

⁵⁾ Мы полагаем, что правы те авторы, которые считают обычную хромосому бивалентом (две хроматиды), а соединенные синаптонемальным комплексом хромосомы тетравалентами. Однако в тексте мы сохраняем принятую генетиками архаичность терминологии.

Приведенные на таблице 2 обобщенные данные хорошо показывают, что между классическим митозом и классическим мейозом нет непроходимой пропасти. Имеются некоторые механизмы, являющиеся общими для того и для другого. Мейоз II вообще осуществляется точно так же, как и митоз.

Мейоз I действительно сильно отличается от митоза, прежде всего в профазе I: здесь образуется синаптонемальный комплекс, который способствует конъюгации гомологичных хромосом. В возникших бивалентах осуществляется кроссинговер. В метафазе не отдельные хромосомы, а их биваленты формируют метафазную пластинку, потому что не происходит деления хромомеров. Поэтому в анафазе происходит расхождение к противоположным полюсам не хроматид, а гомологичных хромосом.

Таким образом, для осуществления мейоза I требуется функционирование целого ряда механизмов, которые не нужны при классическом митозе. Однако, повторяем, продолжает действовать и ряд механизмов, необходимых для протекания митоза. Это механизмы конденсации хромосом (профаза I), формирование веретена и метафазной пластинки (метафаза I), расхождение хромосом (анафаза I), деконденсация хромосом и формирование нового ядра (телофаза I). Если происходит мейоз открытого типа, то используются те же, что и при митозе, механизмы дезинтеграции ядерной оболочки и механизмы, обеспечивающие ее сборку у вновь образовавшихся ядер.

Проведенное сравнение ясно показывает, что мейоз, всего скорее, очень серьезная модификация митоза. А если это так, то следует ожидать, что у тех или иных протистов должны существовать неклассические формы митоза, которым присущи какие-то черты, характерные для мейоза. В дальнейшем мы попытаемся показать, что такие формы действительно имеются.

Однако сразу следует отметить, что в процессе эволюции митоз и мейоз безусловно стали разными процессами, каждый из которых контролируется своими регуляторными системами (Golubovskaya, 1979). Поэтому

на поверхности в первую очередь выступают различия, а не сходства. Инге-Вечтомов (1989) отмечает, что каждый этап мейотического процесса контролируется специальными генами. Подобное высказывание справедливо и в отношении митоза (Simchen, 1978). Однако если все же верна та точка зрения, что мейоз происходит от митоза, то следует ожидать, что по крайней мере часть регуляторных генов должна принимать какое-то участие в осуществлении того и другого. Генетические и биохимические исследования подтверждают такое предположение. Обобщенные данные, имеющие к этому отношение, мы дадим в интерпретации Заварзина с соавторами (1992).

Из ооцитов лягушки, находящихся в мейотическом состоянии, было выделено вещество, которое может индуцировать мейоз у незрелых яйцеклеток. Его назвали фактором созревания (maturation promoting factor - MPF). Позднее было установлено, что активность MPF проявляется и во время митоза (исчезая в период интерфазы). Генетики обнаружили у дрожжей гены, регулирующие основные этапы клеточного (митотического) цикла (Simchen, 1978). Их назвали генами *cdc* (от англ. cell division cycle). Ныне они найдены и в клетках самых разных организмов (включая человека). Установлено также, что очень близкий гомолог белка *cdc2*, являющийся продуктом гена *cdc2* дрожжей, входит в состав MPF - фактора, который, как уже говорилось, способен индуцировать мейоз. Сам же белок *cdc2* - протеинкиназа - играет важнейшую роль в запуске митоза. Таким образом, сходные (родственные) протеины нужны в осуществлении как митотического, так и мейотического процессов. Для активации этой протеинкиназы необходим другой компонент, входящий в состав фактора MPF, - циклин. Комплекс *cdc2*-циклин синтезируется в период G₂ интерфазы. Он контролирует, помимо всего, синтез ряда белков, например гистона H₁, запускает разборку ядерной оболочки, конденсацию хромосом и сборку веретена, т.е. процессов, общих для митоза и мейоза.

Итак, имеющиеся цитологические, биохимические и некоторые генетические данные независимо друг от друга, а тем более совместно, сви-

детельствуют о том, что мейоз тесно связан с митозом и, по всей видимости, является его производным. Тем не менее не следует затушевывать и различия, которые существуют между классическими формами митоза и мейоза; они выражаются и в различии их биологического значения.

Как уже говорилось, главным для митоза, обычно считают исследователи, является сохранение генотипа, а также пloidности ядра у обоих потомков разделившейся клетки. Биологическая значимость мейоза чаще всего оценивается так. Согласно "Руководству по цитологии" (Трошин, 1966, с.430), мейоз "представляет собой механизм, с помощью которого начальное "соматическое", или диплоидное число хромосом... уменьшается вдвое, так что гаметы, или половые клетки получают гаплоидное их количество". В "Биологическом энциклопедическом словаре" (Гиляров, 1986, с.349) говорится, что мейоз - "особый способ деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное; основное звено гаметогенеза".

Однако не следует забывать, что во время классического мейоза осуществляются и другие функции, имеющие биологическое значение для протистов (и клеток). При конъюгации хромосом с помощью синаптонемальных комплексов в профазе I осуществляется репарация поврежденных молекул ДНК, в том числе двунитевых повреждений (репарация которых в иных условиях затруднена или даже невозможна). На этом же этапе мейоза I происходит рекомбинация генетического материала (кроссинговер). Очень многие исследователи обсуждают именно эти функции, когда они рассматривают проблему появления пола у эукариот. Причем большинство из них полагает, что только один из этих процессов был решающим при возникновении полового процесса у протистов. Одна группа авторов считает, что репарация ДНК является первичной функцией полового процесса (Гершензон, 1935, 1991; Bernstein, 1977, 1983; Walker, 1978; Bengston, 1985; Bernstein et al., 1985, 1988; Shields, 1988). Другая группа исследователей отдает предпочтение ведущей роли ре-

комбинации генетического материала, которая осуществляется не только при кроссинговере, но и при слиянии гамет (Мэйнард Смит, 1981; Инге-Вечтомов, 1983, 1989; Brooks, 1988; Felsenstein, 1988).

Сторонники репарационной гипотезы временами, пожалуй, переоценивают значение выделяемой ими функции мейоза, утверждая в некоторых своих работах, что репарация была ведущей не только на первых этапах становления полового процесса, но остается главной и чуть ли не единственной на протяжении его эволюции. Так, Шилдс (Shields, 1988) пишет следующее: "... repair may be primary or even sole function of sex in many organisms" (p.256). Бернштейн с коллегами (Bernstein et al., 1988) утверждают в своей работе, что "meiotic recombination is designed for repair of DNA and that allelic exchange is an occasional by-product of DNA repair that has been reduced during evolution" (p. 155).

Гершензон (1991, с.26) сообщает следующее: "Более полувека назад... я пришел к выводу, что самое важное в половом размножении - не оплодотворение, сопровождаемое кариогамией, и не амфимиксис, вследствие которого смешиваются и комбинируются родительские гены, а мейоз и происходящая при нем конъюгация хромосом". Далее он поясняет, что благодаря конъюгации обеспечивается высокая степень регенерации поврежденных нитей хромосом. Благотворное действие репарации, по его мнению, и послужило причиной возникновения пола у эукариот и последующей его эволюции.

Способность к репарации поврежденных молекул ДНК возникла еще у прокариот (Bernstein, 1977, 1983; Bernstein et al., 1985, 1988), т.е. задолго до появления полового процесса, который мог лишь дополнить и усовершенствовать механизмы этого явления. "Удивительная стабильность генетического материала - ДНК, - пишет Инге-Вечтомов (1989), - связана отнюдь не с ее консервативностью, а с существованием в клетках всех живых организмов специфических систем репарации, устраняющих из ДНК возникающие в ней повреждения" (с. 131).

Ликвидация повреждений ДНК, вызванных действием ультрафиолетового света, успешно протекает не только в целых клетках дрожжей, но

и в их гомогенатах, если сохраняется весь набор ферментов, необходимых для репарации (фотореактивации). Ферменты, осуществляющие фотореактивацию ДНК, найдены у прокариот, протистов, а также в клетках высших растений и высших животных (Инге-Вечтомов, 1989). У всех этих живых систем имеются также энзимы, способные производить экцизионную репарацию ДНК. Поврежденные участки ее в этом случае с помощью набора ферментов вырезаются, удаляются, а интактные фрагменты сшиваются воедино. Как у прокариот, так и в клетках эукариот существует, кроме того, так называемая пострепликативная репарация (SOS-репарация), протекающая медленно (в течение нескольких часов). Она осуществляется за счет синтеза новой ДНК, которая и заполняет в ней брешу. При этом ликвидируются как одностебельные, так и двустебельные разрывы (Инге-Вечтомов, 1989).

Благодаря тому, что имеются эти и другие, пока менее известные механизмы репарации, прокариоты, являющиеся по существу гаплонтами, процветают на Земле 3,8–4,0 млрд. лет (Schopf, 1983; Schidlowski, 1988; Серавин, 1995). Эукариоты возникли, по-видимому, 1,5–2,0 млрд. лет назад (Тимофеев, 1982; Schopf, 1983; Видаль, 1984; Серавин, 1995). Однако до сих пор существует большое количество крупных таксонов агамных, т.е. гаплоидных по преимуществу, протистов (см. главу 3) или протистов, у которых гаплоидная фаза жизненного цикла преобладает над диплоидной. Все это, естественно, заставляет сомневаться в правильности репарационной гипотезы в той ее форме, когда считается, что рекомбинация генов при мейозе нечто совсем второстепенное. Конечно же, не вызывает сомнения, что мейоз увеличивает репарационные способности протистов и способствует их выживанию. Однако помимо мейоза у протистов (и клеток вообще) есть и иные способы противостоять повреждениям ДНК в генетическом аппарате, например, путем увеличения числа ядер в клетке или благодаря повышению пloidности имеющегося одного ядра. При этом следует учитывать, что биологическое значение Многоядерности и полиплоидии не исчерпывается только генетической устойчивостью. Эти изменения ядерного аппарата усилива-

ют обмен веществ протистов, способствуют увеличению их размеров, а также ведут к дифференцировке клеток (Barlow, 1978; Cavalier-Smith, 1978, 1985; Nagl, 1978; Brodsky, Uryvaeva, 1985).

Мы рассмотрим некоторые аспекты Многоядерности и полиплоидии протистов; это поможет нам приблизиться к пониманию возникновения сексуальности у эукариот.

2.2. МНОГОЯДЕРНОСТЬ

Большинство низших эукариот считается одноклеточными и одноядерными организмами. Посмотрим, насколько строго это соответствует действительности.

При анализе литературных данных о различных протистах обращает на себя внимание тот факт, что в культурах (даже клональных) одноядерных видов с той или иной частотой появляются особи с двумя, тремя и более интерфазными ядрами.

Среди лобозных и гетеролобозных амёб (Rhizopoda, Lobosea и Heterolobosea) наблюдается следующая картина. Например, из 200 особей в культуре *Vahlkampfia cuterica* три были двуядерными; из 400 исследованных клеток *V. ustiana* 16 оказались с двумя, а несколько амёб с тремя ядрами (Page, 1974). У *Vannella septentrionalis* иногда встречаются особи с 2, 4 и даже 6 интерфазными ядрами (Page, 1979). Число двуядерных клеток в культурах морской амёбы *Flabellula calkinsi* может достигать 10%, реже встречаются экземпляры содержащие 3–5 ядер (Page, 1983). У *Flamella egypti* нередко появляются особи, имеющие 2–5 ядер (Michel, Smirnov, 1999). В культурах *Acanthamoeba castellanii* наблюдались амёбы, содержащие до 8 интерфазных ядер (Byers et al., 1969). У *Rhizamoeba polyura* из 100 исследованных простейших только 78 были одноядерными, тогда как 14 – двуядерными, 7 – трехядерными и 1 особь содержала 4 ядра (Page, 1972). В той же культуре однажды была обнаружена амёба с 16 ядрами. Пэйдж говорит о таких видах амёб, что они "uninucleate with strong tendency to supernumerary nuclei", включая эту

характеристику в диагнозы соответствующих таксонов (Page, 1983, 1987, 1988).

Среди амёб есть и такие виды, которые могут быть как одноядерными, так и, фактически, многоядерными. Например, у особей *Rhizamoeba flabellata* в норме наблюдается от одного до пятидесяти ядер (Page, 1988). Столько же ядер может присутствовать в клетках *Pseudovahlkampfi emersoni* (Sawyer, 1980). Неудивительно поэтому, что среди лобозных и гетеролобозных амёб имеются и постоянно многоядерные виды и даже роды - *Chaos*, *Parachaos*, *Thecochaos*, *Leptomyxa*, *Gruberella*, *Euhyperamoeba* (Page, 1983, 1984, 1987, 1988, 1991; Seravin, Goodkov, 1987).

Энтамебы (Entamoebidae), лишённые митохондрий и аппарата Гольджи, традиционно занимают неопределённое систематическое положение среди представителей Rhizopoda (Page, 1987, 1991), но некоторые исследователи в последнее время выделяют их в самостоятельный таксон уровня класса или даже типа (Cavalier-Smith, 1993). Это одноядерные протисты, однако, как отмечает Эпштейн (1941), среди обычных мононуклеарных *Entamoeba coli* и *E. ranarum* иногда встречаются и двуядерные особи. У *E. blattae*, находящейся в предцистном состоянии, можно найти, помимо одноядерных особей, амёб, содержащих до 12-18 ядер. Цисты у всех перечисленных видов энтамеб обычно содержат по несколько ядер.

Все упомянутые выше амёбоидные протисты (гетеролобозеи, лобозеи и энтамебы) являются агамными организмами. Однако Многоядерность может возникать и у тех протистов, которые обладают половым процессом. Вероятно, наиболее наглядно это можно продемонстрировать на примере инфузорий (Ciliophora) из рода *Paramecium*.

Paramecium caudatum считается типичным видом цилиат, имеющим наряду с одним макронуклеусом один микронуклеус (Ми), хотя изредка могут появляться особи с несколькими Ми (Wichterman, 1986; Fokin, 1997). В связи с этим большой интерес представляет работа Скобло (1968), в которой подробно рассматривается вопрос о получении и дли-

тельном существовании многоядерных (мультимикронуклеарных) особей *P. caudatum*. Применяя скрещивание нестандартных клонов комбинаторных типов спаривания, например аМи-клон x 1Ми-клон⁶⁾, 2Ми-клон x 1Ми-клон, 2Ми-клон x 2Ми-клон и т.д., исследовательница получала эксконъюгантные линии, особи которых имели 0-9 Ми. От парамеций, обладающих разным количеством Ми, были выведены клоны. Наблюдения за их дальнейшей судьбой позволили установить, что мультимикронуклеарные клоны могут быть как стабильными, так и нестабильными по количеству Ми в одной парамеции.

Стабильные клоны бывают двух типов: а) все парамеции с самого начала имеют одинаковое количество Ми, которое поддерживается в ряду поколений и б) некоторый период времени особи в клоне имеют разное количество Ми, но при субклонировании с какого-то момента расщепление по числу ядер прекращается и их количество становится стабильным в каждом субклоне.

У нестабильных клонов соотношение особей с разным количеством Ми продолжает варьировать даже при длительном культивировании.

Анализируя полученные данные, Скобло (1968) приходит к такому выводу: "Образование мультимикронуклеарных клонов не является случайным и в потомстве от многих скрещиваний возникает с определенной частотой. Возможно, мультинуклеарность является наследственной особенностью этих клонов" (с.225). В связи с этим отметим, что род *Paramecium* можно условно разделить на две группы видов.⁷⁾ Для первой группы (*P. caudatum*, *P. bursaria*, *P. putrinum*) в норме характерен только один Ми, тогда как ко второй группе относятся виды (*P. aurelia*, *P. polycaryum*, *P. multimicronucleatum*, *P. woodruffi*, *P. calkinsi*, *P. duboscqui*, *P. jenningsi*), которые всегда имеют 2 или более (до 8-9 у *P.*

⁶⁾ аМи-клон - амикронуклеарный клон; 1Ми, 2Ми, 3Ми и т.д. - клоны с 1, 2, 3 и т.д., соответственно, микронуклеусами.

⁷⁾ В роде *Paramecium* описано более 25 видов, однако мы упоминаем здесь только 10, ядерный аппарат которых был недавно переисследован на современном уровне (см.: Fokin, 1997).

multimicronucleatum) Ми (Wichterman, 1986; Fokin, 1997), т.е. как и в экспериментальных мультимикронуклеарных клонах *P. caudatum*.

Наконец, среди инфузорий (Ciliophora) имеется немало видов, обладающих постоянной Многоядерностью (Raikov, 1982).

Как же возникают многоядерные виды протистов? Во многих случаях они появляются тогда, когда кариокинез не сопровождается цитокинезом. Кроме того, Многоядерность может возникать в результате фрагментации или мультиполярного митоза ядер. Как это происходит, мы рассмотрим несколько позже. Наконец, третий способ возникновения Многоядерности - агамные слияния протистов, достаточно подробно описанные нами в предыдущей главе.

Постоянная двуядерность или Многоядерность у того или иного количества видов возникает во всех типах протистов. Так, например, среди метамонад (Metamonada) только Retortamonadea являются полностью одноядерными, тогда как Diplomonadea, о чем свидетельствует и само название таксона, большей частью имеют два ядра (диплокарион). Для Oxymonadea характерны многоядерные формы (Levine et al., 1980; Кусакин, Дроздов, 1998). Представители Microsporidia могут быть одноядерными, но для многих видов свойственно наличие диплокариона, а на определенных этапах жизненного цикла и многоядерное состояние (Исси, 1986; Larsson, 1986). Среди трихомонад (Parabasalia, Trichomonadea) есть целое семейство Calonymphidae, включающее полинуклеарные виды. Некоторые представители семейства Holomastigidae (Hypermastigida) также являются многоядерными организмами (Догель и др., 1962; Dyер, 1990b).

Такова ситуация у протистов, считающихся наиболее примитивными из низших эукариот и располагаемых обычно в основании филогенетического дерева (см.: Cavalier-Smith, 1993). Подобное, как мы уже показали выше на примере некоторых ризопод и инфузорий, наблюдается и в подавляющем большинстве других типов протистов (Догель и др., 1962; Raikov, 1982; Вассер, 1989; Мюллер, Леффлер, 1995), т.е. появление многоядерных видов происходит независимо в каждом из них. К каким мор-

фологическим последствиям это может приводить? Сразу бросается в глаза тот факт, что многоядерные формы всегда имеют наиболее крупные размеры как внутри соответствующих таксонов, так и среди протистов вообще. Например, *Chaos carolinense*, самый крупный вид среди лобозных амёб (Rhizopoda, Lobosea), может достигать 3-5 мм в длину и содержит до 1000 и более ядер (Page, 1988). Взрослый плазмодий миксомицета *Fuligo septica* (Mухогастрия) в естественных условиях дорастает до 20 и более сантиметров в длину (Горленко, 1981), а выращенный в лаборатории плазмодий *Physarum polycephalum* покрывал собой площадь около 5,54 кв.м. (Hausmann, Hulsmann, 1996). Зеленые сифоновые водоросли (Siphonophyceae), тело которых не разделено на клетки, могут иметь в длину до 1,5 м. При этом слоевище у некоторых видов расчленяется столь сильно, что его части имитируют корни, стебли и листья высших растений; мириады ядер содержатся в цитоплазме такого организма (Виноградова, 1977; Зауер, 1980).

Очень многие протисты, обладающие постоянной Многоядерностью, независимо от того, каким способом она была достигнута (Microsporidia, Eumycetozoea, Sporozoa, Siphonophyceae, Plasmodiophorea и др.), в своем жизненном цикле проходят одноядерную стадию - через образование цист, спор или гамет. Кондратов (Kondrashov, 1994) называет это явление ядерным циклом протистов.

Обобщая имеющиеся данные, можно сделать следующее заключение. Многоядерность возникает многократно и независимо в самых разных таксонах протистов. Она может появляться у особей отдельных клонов того или иного одноядерного вида. В одних линиях такое состояние оказывается нестабильным и легко обратимым. В других же клонах оно стабилизируется, благодаря чему внутривидовое разнообразие увеличивается. Рано или поздно это может приводить к появлению постоянно многоядерных видов, а затем, в процессе эволюции, и к возникновению полинуклеарных таксонов более высокого уровня.

2.3. УВЕЛИЧЕНИЕ ПЛОИДНОСТИ

Агамная диплоидизация гаплоидных протистов и их дальнейшая полиплоидизация может осуществляться двумя способами: благодаря особой форме митоза - эндомитозу и в результате слияния ядер, если в клетке имеется два или несколько нуклеусов.

Райков (1978; Raikov, 1982) различает два типа полиплоидии. При обычной, или генеративной полиплоидии умножение наборов хромосом невелико. Деление ядра остается митотическим. Обычная полиплоидия появляется спонтанно в некоторых линиях гаплоидных видов, приводя к образованию диплоидных, а иногда и тетраплоидных клонов. Она играет важную роль в возникновении внутривидового разнообразия. В процессе эволюции на ее основе могут возникать новые виды (Clevelend, Day, 1958).

"Полиплоидия второго типа, или гиперплоидия, обычно отличается высокими степенями ploидности ядра. Она всегда сопряжена с утратой митоза и появлением особого типа деления ядер - сегрегацией геномов (деполиплоидизацией); эти ядра могут делиться с простым распределением имеющихся хромосомных наборов, причем не только надвое, но и на множество дочерних ядер одновременно. Следовательно, они содержат ряд в какой-то степени автономных геномов" (Райков, 1978, с. 107). В этом случае вместо деления происходит фрагментация ядра.

Ди- и полиплоидия может возникать у клонов и агамных видов самых низших протистов. Так, у метамонады *Giardia lamblia* в некоторых линиях ядра могут содержать от 6 до 10 геномов (Fan et al., 1991; Kondrashov, 1994). Гипермастигиды рода *Holomastigotoides* помимо гаплоидных, включают диплоидные и тетраплоидные виды (Clevelend, 1949a, 1953a; Grasse, Hollande, 1963). У гаплоидной парабазалии *Tritrichomonas batrachorum* спонтанно возникают дву- и триплоидные клоны (Samuels, 1959). Некоторые линии *Euglena gracilis* содержат вместо одного 2-5 комплектов хромосом (Овчинникова, Суханова, 1976). У представителей гаплоидного, рода *Phacus* найдены диплоидные клоны (Leedale, 1967).

Среди гаплоидных кинетопластид *Trypanosoma brucei* обнаружены как диплоидные, так и тетраплоидные формы (Paindavoine et al., 1986). У некоторых видов рода *Entamoeba* геном может достигать 4-8n, а у *E. histolytica* - 14n и более. Ядро гаплоидных клонов *Acanthamoeba castellanii* содержит 0,045pg ДНК, тогда как у полиплоидных - 1,28pg ДНК, т.е. равняется 25n (Byers, 1986). Фултон (Fulton, 1970) сообщает, что лабораторный штамм *Naegleria gruberi* NEG - гаплоидный, тогда как штамм NB-1 - диплоидный. Наверняка полиплоидны некоторые виды типа Dinophyta. Так, число хромосом у *Gymnodinium dodei* - 195±5, у *Ceracium tripos* - 200, у *C. hirundinella* - 264-284, а у *Entodinium chattoni* даже 500-1000. В то же время, например, представители отряда Syndnales имеют от 4 до 10 хромосом (Loeblich III, 1976).

Полигеномными являются ядра *Amoeba proteus*, содержащие от 500 до 1000 хромосом, а также ядра радиолярий - Pheodaria, Spumellaria и Acantharia (Догель и др., 1962; Райков, 1978; Raikov, 1982). Так, у феодарии *Aulocantha scolymantha* ядро содержит свыше 1000 хромосом (Grell, 1973).

До сих пор речь шла о полиплоидии, возникающей путем эндомитоза у агамных протистов, но она достаточно широко распространена и у видов, обладающих половым процессом. Приведем несколько примеров.

У *Chlamydomonas reinhardtii* с довольно высокой частотой спонтанно возникают диплоидные (реже тетраплоидные) особи (Godward, 1966; Чемерилова, 1978; Чемерилова и др., 1979; Квитко, Чемерилова, 1982). В некоторых клонах разных видов Ciliophora увеличивается ploидность исходно диплоидных микронуклеусов (Осипов, 1981). В культурах дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosacharomyces pombe* время от времени появляются диплоидные особи (Ono et al., 1990; Broek et al., 1991). Особо следует отметить *Opalina ranarum*. Это диплоидный многоядерный протист, обладающий регулярным половым процессом, однако в отдельных его нуклеусах число хромосомных наборов может увеличи-

ваться до 6-8 (Kaczanowski, 1968). Столько степеней защиты ядерного аппарата имеет этот протист.

Повышение плоидности (возникновение диплоидности) за счет слияния ядер пока достаточно хорошо изучено лишь у высших грибов. Напомним, что в результате агамных слияний (см. главу 1) у них в клетках образуются гетерокарионы (Fincham, Day, 1965; Левитин, Федорова, 1972; Горленко, 1976; и др.). Экспериментально было доказано, что ядра этих гетерокарионов спонтанно с небольшой частотой (1×10^{-6}), но неизбежно сливаются друг с другом, образуя гетерозиготные диплоидные ядра. Если это осуществляется при образовании конидиев, то появляются диплоидные линии грибов (Pontecorvo, 1956; Pontecorvo, Kafer, 1958; Fincham, Day, 1965; Левитин, Федорова, 1972). Следует подчеркнуть, что под влиянием вредных факторов, например, при действии повышенной температуры, растворов камфары или УФ-лучей, частота слияния ядер, а следовательно, и частота их диплоидизации возрастает на несколько порядков (Roper, 1952; Ishitani, 1956; Каменева, 1962). Это хорошо подтверждает адаптивное значение диплоидизации. Некоторые из таких штаммов оказываются нестойкими и постепенно выщепляют гаплоидные линии. Стойкие диплоидные штаммы были получены экспериментально у аскомицета *Schizosacharomyces pombe* (Leupold, 1955), у базидиомицета *Ustilago maydis* (Holliday, 1962) и относимого к несовершенным грибам *Aspergillus nidulans* (Roper, 1952).

У *Trypanosoma brucei*, находящегося в мухе цеце, за счет кариогамии (на основе агамных слияний) могут возникать тетраплоидные формы (Paindavoine et al., 1986). Жгутиконосец *Thaumatomonas lauterborni* в результате псевдокопуляции и плазмодизации образует временные "сомателлы" и плазмодии. Такие формы наряду с обычными гаплоидными ядрами, в небольшом числе содержат более крупные нуклеусы, содержащие в два раза больше ДНК (Ширкина, Селиванова, 1982; Ширкина, 1987). Возникают они, по видимому, в результате кариогамии. Гаплоидные *Chlamydomonas reinhardtii*, имеющие ослабленную поверхностную оболочку, сливаются друг с другом. Этот процесс может сопровождать-

ся кариогамией, что приводит к образованию диплоидов (Квитко, Чемерилова, 1982). Саут и Уиттик (1990) сообщают, что в многоядерных клетках красной водоросли *Griffithsia pacifica* наблюдаются слияния ядер.

Кариогамия, приводящая к увеличению плоидности, с невысокой частотой происходит в клетках тканевых культур высших животных (Martin, Sprague, 1969; Блинова и др., 1972; Терци, 1977). Клетки трофобласта в плаценте млекопитающих могут сливаться друг с другом, образуя многоядерные синцитии, в которых также может происходить кариогамия (Зыбина, 1986). Повышение плоидности в результате кариогамии, следующей за слиянием клеток, установлено для клеток некоторых тканей насекомых (Соколов, 1955; Wigglesworth, 1967; Mello, 1978). Полиплоидизация вообще широко распространена в соматических клетках Metazoa и Plantae, но большей частью она возникает благодаря эндомитозам (Трошин, 1966; Бродский, Урываева, 1981; Brodsky, Uryvaeva, 1985). В некоторых крупных таксонах высших растений полиплоидные виды составляют 70-80% (Бродский, Урываева, 1981).

Большое значение повышенной плоидности в жизнедеятельности, адаптациях и эволюции эукариот подчеркивают многие авторы (Полянский, Райков, 1977; Barlow, 1978; Nagl, 1978; Brodsky, Uryvaeva, 1985). Она обеспечивает у протистов, животных и растений устойчивость к повышенной и пониженной температуре, изменениям солености, к действию различных вредных факторов. Она делает виды более эврибионтными, что позволяет им расширить свой ареал. Снижение или даже исчезновение сексуальности, например возникновение однополости у животных и вторичной бесполости (апомиксиса) у высших растений, обычно происходит у полиплоидных форм (Трошин, 1966; Bayer, 1987; Рубцова, 1989; Кашин, Куприянов, 1993).

Резюмируя изложенное в разделе 2.3., следует подчеркнуть, что повышение плоидности достаточно широко распространено среди протистов и других организмов. Ди- и полиплоидия возникает в разных таксонах независимо.

В жизненном цикле многих агамных ди- и полиплоидных протистов наблюдается этап деполиплоидизации; диплоидные формы становятся гаплоидными. Осуществляется это благодаря неклассическим формам митоза. Затем вновь наступает период ди- или полиплоидизации. Райков (1978) называет такое явление циклической полиплоидией, а Кондратов (Kondrashov, 1994) асексуальным плоидным циклом.

Неклассические формы митоза и асексуальные плоидные циклы будут рассмотрены в следующем разделе.

2.4. НЕКЛАССИЧЕСКИЕ ФОРМЫ МИТОЗА И СПОСОБЫ СОМАТИЧЕСКОЙ РЕДУКЦИИ ЧИСЛА ХРОМОСОМ В ЯДРЕ

Напомним, что когда речь идет об отличиях классического митоза от классического мейоза, обычно подчеркивают, что при митозе не происходит формирования синаптонемального комплекса (СК), отсутствует конъюгация хромосом (образование бивалентов), нет кроссинговера, не осуществляется гаплоидизация ядра (Альбертс и др., 1987; Смирнов, 1991; Maguire, 1992). Например, Богданов (1971) пишет, что "СК-подобные структуры никогда не обнаруживаются в соматических клетках, в том числе не наблюдаются при соматической конъюгации... Таким образом, СК и СК-подобные структуры, оставаясь ультраструктурами, присутствуют только созревающим половым клеткам и т.д..." (с.760). Альбертс с соавторами (1987) утверждает, что конъюгация гомологичных хромосом происходит только при мейозе. Добавим, что хотя мы цитируем довольно ранние работы, но дух их идей питает и многих современных авторов.

В процессе эволюции у ряда видов могут возникать неклассические формы мейоза. Так, хорошо известно, что при формировании половых клеток у самцов разных видов дрозофилы и самок тутового шелкопряда отсутствует кроссинговер (Stack, Brown, 1969; Дубинин, 1986; Смирнов, 1991). СК не образуется при ахизматическом мейозе, который встречается у таких насекомых, как *Tipula caesia* и *Phryne fenestrata* и у некоторых грибов аскомицетов (Смирнов, 1991). Например, у аскомицета

Podospora anserina при хорошо осуществляемом кроссинговере только в 5% ядер мейоцитов наблюдаются структуры, напоминающие СК (Смирнов, 1991). В то же время, присутствие синаптонемального комплекса и образование бивалентов вовсе не означает, что будет осуществлен кроссинговер. У гаплоидного ячменя при мейозе происходит конъюгация негомологичных хромосом. И хотя СК формируется, кроссинговера не происходит (Gillies, 1974).

Установлено, что конъюгация хромосом (основанная на формировании СК) и кроссинговер контролируются двумя разными генетическими системами, а потому могут осуществляться независимо друг от друга (Engebrecht et al., 1990). Однако у ряда организмов мутанты, лишённые СК, не способны формировать хиазмы (Смирнов, 1991). Следовательно, в процессе эволюции связь кроссинговера с образованием СК может становиться прочной и необходимой.

Если мейоз, становясь неклассическим, теряет некоторые черты, присущие его классической форме, то неклассический митоз, напротив, может приобретать некоторые мейотические свойства.

В 1936 г. Штерн (Stern) открыл, что в соматических клетках *Drosophila melanogaster* в процессе митоза может происходить кроссинговер. Позднее было показано, что это вовсе не уникальный случай. С небольшой частотой митотический (соматический) кроссинговер встречается у самых разных организмов - протистов (в том числе у грибов), у насекомых, высших животных и высших растений (Pontecorvo, 1953, 1956; Pontecorvo, Sermonti, 1954; Pontecorvo, Kafer, 1958; Fogel, Hurst, 1963; Pritchard, 1963; Hirono, Redel, 1963; German, 1964; Holliday, 1964, 1965; Hurst, Fogel, 1964; Fincham, Day, 1965; Stack, Brown, 1969; Константинов, 1971; Левитин, Федорова, 1972; Дубинин, 1986; Смирнов, 1991). Недавно доказано наличие рекомбинации хромосом у агамного жгутиконосца *Giardia lamblia*. Митотическая конъюгация хромосом, изредка сопровождающаяся кроссинговером, обнаружена у агамных гипермастигид рода *Holomastigotoides* (Clevelend, 1949a, 1953a, 1961). Райков (1978) пишет по поводу этих жгутиконосцев следующее: "... у диплоид-

тов *Holomastigotoides* митоз приобретает многие черты мейоза: спаривание гомологов, иногда разделение гомологов и кроссинговер. Собственно редукции числа хромосом здесь нет, поскольку каждое деление ядра сопровождается репликацией хромосом. Тем не менее возможность генетической рекомбинации между гомологами в диплоидных расах существует" (с. 157).

В опытах на грибах (*Saccharomyces*, *Ustilago* и др.) и дрозофилах было установлено, что при действии некоторых вредных факторов (например, под влиянием УФ-, X- и у-лучей, а также ряда химических ингибиторов) частота митотического кроссинговера может сильно возрасть (Kafer, 1960; Holliday, 1961, 1964, 1965; Morpurgo, 1963; Wilkie, Lewis, 1963; Esposito, Holliday, 1964; Константинов, 1971; Смирнов, 1991). Так, Холлидей (Holliday, 1965) установил, что у диплоидного штамма базидиомицета *Ustilago maydis* соматический кроссинговер проявляется с частотой около 0,1%. После облучения гриба ультрафиолетовым светом она возрастает в 25 раз. Это, безусловно, способствует появлению клонов, более устойчивых к повреждающему воздействию такого рода.

Соматический кроссинговер ныне рассматривается как обычное явление в учебниках генетики и цитогенетики (Константинов, 1971; Инге-Вечтомов, 1983; Смирнов, 1991).

Применение электронного микроскопа позволило установить, что соматическая конъюгация хромосом нередко связана с образованием СК (Menzel, Price, 1966; Stack, Brown, 1969; Kurgens, West, 1972; Zickler, 1973; Gillies, 1974; Sheath et al., 1987; Вассер, 1989; Haig, 1993). Этот комплекс, например, присутствует при митозе у агамного жгутиконосца *Pyrsonympha* (Hollande, Carruette-Valentin, 1970) и у агамной радиолярии *Aulocantha scolymantha* (Cachon et al, 1973; Lecher, 1978). Грассе (Grasse, 1970) уже 30 лет назад пришел к заключению, что наличие СК не обязательно связано с мейозом и не может свидетельствовать о наличии сексуальности у протистов. Подобной же точки зрения придерживаются Хэйт и Кавалье-Смит (Haig, 1993; Cavalier-Smith, 1995). Как мы видели, факты свидетельствуют в ее пользу.

Можно думать, что СК возникает в разных таксонах протистов независимо. Мэгиор (Maguire, 1992) предполагает, что этот комплекс возник из белка теплового шока, который образуется в цитоплазме, а затем проникает в ядро и участвует в конъюгации хромосом. Исследователь ссылается на известные данные (Bouchard, 1990), показывающие, что у высших растений этот белок обильно синтезируется именно в профазе мейоза. В пользу мнения Мэгиора свидетельствует тот факт, что при формировании половых клеток у *Ascaris* и некоторых других организмов СК-подобные структуры формируются сначала снаружи ядерной оболочки и лишь в профазе I оказываются внутри ядра (Bogdanov, 1977). Правда, необходимо отметить, что в состав СК входят гистонные белки и небольшое количество ДНК, которая добавочно синтезируется во время профазы I (Богданов, 1975; Ляпунова, Богданов, 1975).

Таким образом, к настоящему времени накопилось уже много данных, которые показывают, что для неклассических форм митоза характерны некоторые свойства, которые традиционно считаются присущими только мейозу - образование СК, конъюгация хромосом и кроссинговер. Харст с соавторами (Hurst et al., 1992) афористично говорят о существовании "скрытого пола" у агамных протистов. По-видимому, в связи с этим появилась идея, что митоз и мейоз возникли одновременно или почти одновременно. Так, Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) пишет, что "мейоз, вероятно, не развился из митоза, а коэволюционировал вместе с ним" (р. 198). По нашему мнению, однако, дело обстоит иначе. Митоз возник раньше мейоза, но в нем заложены механизмы, которые в процессе эволюции послужили основанием для возникновения мейоза. Уестергаард (Westergaard, 1964, цит. по: Stack, Brown, 1969), опираясь на те факты, которые были собраны к тому времени, пришел к выводу, что соматическая конъюгация хромосом и митотический кроссинговер - примитивные эволюционные черты, время от времени проявляющиеся при протекании митоза у ныне существующих клеток.

Как уже говорилось, неклассический (модифицированный) мейоз может осуществляться без конъюгации хромосом, без образования СК или

без кроссинговера, но никакой мейоз не будет признан мейозом, если он не осуществляет гаплоидизации генома. Можно говорить о необходимости репарации ДНК, о большой важности кроссинговера и еще каких-то других мейотических свойств, однако конечная цель любого мейоза - гаплоидизация. Здесь следует согласиться с Кондрашовым (Kondrashov, 1994). Однако накопилось довольно много фактов, показывающих, что снижение ploидности ядра может осуществляться и с помощью неклассических форм митоза. Это явление получило название *соматической (Митотической) редукции*. Рассмотрим разные типы ее, имеющие место у протистов.

Снижение ploидности ядер вплоть до их гаплоидии (деполиплоидизация и гаплоидизация) агамным способом показана для многих протистов - жгутиконосцев, амёб и радиолярий (Cleveland, 1949a, 1953a; Райков, 1978; Квитко, Чемерилова, 1982; Raikov, 1982; Afon'kin, 1986; Maguire, 1992; Haig, 1993; Kondrashov, 1994), миксомицетов (Sussman, Sussman, 1963; Brody, Williams, 1974), красных и зеленых водорослей (Вассер, 1989; Haig, 1993), грибов (Pontecorvo, 1956; Kafer, 1961; Fincham, Day, 1965; Сидорова, 1976; Мюллер, Леффлер, 1995), а также для клеток высших животных (Константинов, 1971; Бродский, Урываева, 1981; Pgerm et al., 1983; Зыбина, 1986) и других объектов.

Мы считаем, что существует четыре агамных способа снижения ploидности (соматической редукции) у протистов.

Деполиплоидизация гиперploидных ядер осуществляется путем их фрагментации (сегрегации геномов). Так, первичное полигеномное ядро феодарий (например, *Collodarina* или *Aulocantha*) распадается на множество вторичных нуклеусов. Радиолярия становится многоядерной. Затем ее цитоплазма распределяется по одноядерным преспорам, которые делятся, образуя зооспоры (Cachon-Enjumet, 1964; Grell, 1973; Райков, 1978; Raikov, 1982). Сегрегация геномов найдена не только у радиолярий, но также у филозной ризоподы *Gromia oviformis*, солнечников *Wagnerella borealis* и *Stycholonche zanclea* (Raikov, 1982). Следовательно, фрагментация ядра возникает независимо в таксонах протистов, не

связанных прямым родством. Вопреки мнению Райкова (Райков, 1978; Raikov, 1982), мы считаем, что соматическая редукция, ведущая к сегрегации геномов, основана на крайне модифицированной форме неклассического митоза.

Электронно-микроскопические исследования (Cachon et al., 1973; Lecher, 1978) показали, что при деполиплоидизации высокоploидного ядра феодарии *Aulocantha scolyantha* происходит формирование СК и бивалентов. У радиолярий половой процесс отсутствует (см. главу 3); образовавшиеся мелкие ядра зооспор на следующем этапе жизненного цикла протиста (при формировании типичной аулоканты) путем множественности эндомитозов формируют новое полигеномное ядро. Так у них осуществляется агамный ploидный цикл.

Кратное снижение ploидности высокоploидного ядра у амёбы *Amoeba proteus* достигается с помощью многополюсного митоза (Afon'kin, 1986). Такой способ соматической редукции может происходить и в тех случаях, когда ploидность ядра не очень велика. Например, у жгутиконосцев *Chlamydomonas reinhardtii*, спонтанно приобретших тетраploидность, в 55% случаев наблюдается трех- и четырехполюсные митозы, которые дают сегреганты, имеющие число хромосом $1n$, $2n$ или $3n$ (Квитко, Чемерилова, 1982). В небольшом количестве многополюсные митозы появляются и в клеточных культурах тканей позвоночных, если в них спонтанно возникают тетраploидные клетки (Martin, Sprague, 1969).

Соматическая редукция может осуществляться также путем серии последовательных неклассических митозов, когда потомки протиста имеют более низкую ploидность, чем исходная форма. Так, в результате 4-5 последовательных митозов ploидность агамной оксимонады *Pyrrsonympha* снижается соответственно в 16-32 раза. Каждый кариокинез в данном случае сопровождается цитокинезом. В процессе деполиплоидизации у этих простейших происходит конъюгация хромосом с помощью СК (Hollande, Carruette-Valentin, 1970). По мере снижения ploидности размеры ядра и размеры тела протиста уменьшаются. Если исходная пирсонимфа достигает в длину до 170 мкм, то особи, возникшие

после серии соматических редукций мельчают до 25 мкм (первоначально они даже были описаны в качестве представителей рода *Dinenympha*). В дальнейшем благодаря эндомитозам происходит полиплоидизация ядра и восстановление размеров пирсонимф.

Вегетативные клетки ряда видов красных водорослей, например у *Choreocolax* и *Glacilaria*, полиплоидны (Goff, Coleman, 1984, 1986; Haig, 1993). То же можно сказать об апикальных клетках *Polysiphonia*. Повышенная их плоидность возникает в результате эндомитозов. Однако с возрастом водорослей происходит частичная деполиплоидизация или даже гаплоидизация, особенно в той зоне, где позднее произойдет формирование тетраспор (Goff, Coleman, 1984, 1986; Haig, 1993). Саут и Уиттик (1990) в разделе "Соматические жизненные циклы" своей книги "Основы альгологии" пишут по этому поводу следующее: "Жизненные циклы с мейозом, происходящим в вегетативной клетке (подчеркнуто нами - Л.С. и А.Г.) и непосредственно не ведущим к образованию спор или гамет, по-видимому, встречаются в нескольких группах водорослей, но достоверно продемонстрировано только у *Prasiolaies* из *Chlorophyceae* и у некоторых багрянок" (с.256). Горбунова (1991) называет это явление половым процессом, а Вассер (1989) соматической редукцией. Хэйг (Haig, 1993) полагает, что сегрегацию аллелей в вегетативных клетках красных водорослей, приводящую к их гаплоидизации, следует считать обычным процессом деполиплоидизации, хотя отмечает, что в этом случае наблюдается образование СК.

У гипермастигиды *Barbulanympha* настоящий мейоз происходит после кариогамии (в результате автогамии), но у некоторых линий он осуществляется сразу после окончания эндомитозов (без слияния ядер) (Clevelend, 1953b, 1954). "В последнем случае, - пишет Райков (1978, с. 143), - мейоз представляет собой в сущности соматическую редукцию, так как половой процесс отсутствует".

Как мы видим, в некоторых случаях граница между неклассическим митозом, ведущим к гаплоидизации протиста, и мейозом становится неясной.

Насколько велика "сила" деполиплоидизации можно видеть на двух следующих примерах. Клетки печени позвоночных большей частью двуядерны. Каждое из этих ядер может достигать плоидности 16п. При делении они могут подвергаться соматической редукции вплоть до гаплоидного состояния. Причем ядра в двуядерных клетках приобретают самые разные сочетания плоидности: $1n+1n$, $2n+1n$, $2n+2n$, $3n+1n$ и т.д. (Жинкин, 1966). В тканевых культурах фибробластов кожи человека время от времени возникают тетраплоиды. Если их клонировать, то постепенно среди них появляются клетки с наборами хромосом $3n$, $2n$ и даже в небольшом количестве с $1n$ (Martin, Sprague, 1969). И это в соматических клетках диплоидного организма!

Только что рассмотренные нами примеры неклассической формы митоза, обеспечивающей соматическую редукцию у протистов (и клеток) вплоть до их гаплоидизации (после достижения ди- или полиплоидии путем эндомитоза), следует выделить в особый тип редукционного или премейотического митоза. Он может независимо возникать в разных таксонах, не связанных прямым родством. Когда при осуществлении такого митоза происходит образование СК, конъюгация хромосом, а тем более кроссинговер, граница между ним и мейозом становится просто иллюзорной. Благодаря редукционному митозу у протистов осуществляется периодически повторяющийся агамный плоидный цикл (циклическая ди- или полиплоидия).

Совсем иначе подобный цикл протекает у высших грибов. Как уже говорилось ранее, у этих организмов после соматогамии с небольшой частотой происходит соматокариогамия гетерокарионов с образованием диплоидных ядер. Входя в состав конидиев, они дают начало клонам диплоидных мицелиев. У части этих ядер происходит Митотическая гаплоидизация. Гаплоидные конидии дают начало гаплоидным мицелиям. Впервые этот агамный плоидный цикл был установлен в опытах на *Aspergillus nudulans* (Roper, 1952; Pontecorvo, Sermoniti, 1954). Позднее выяснилось, что он характерен для всех типов Fungi - *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Deuteromycota*, а также для *Oomycetes*

(Fincham, Day, 1965; Левитин, Федорова, 1972; Горленко, 1976; Fincham et al., 1979; Мюллер, Леффлер, 1995). Деполиплоидизация (гаплоидизация) у этих организмов происходит в ряду последовательных неклассических митозов. При каждом кариокинезе теряется одна хромосома, так что возникает ряд анеуплоидов с набором хромосом $2n-1$, $2n-2$, $2n-3$ и т.д. до $1n$. Таким образом последовательно удаляется "лишний" набор хромосом и образуется гаплоидное ядро. Впервые это показал Кафер (Kafer, 1960) на *Aspergillus nudulans*, а позднее установлено и для других видов грибов (Сидорова, 1976; Fincham et al., 1979; Мюллер, Леффлер, 1995). Интересно, что в полиплоидных клетках позвоночных восстановление диплоидности (а иногда и появление гаплоидности) также может происходить путем потери "лишних" хромосом (Бахтин, 1964, 1974; Harris, 1971). Впрочем, в этих клетках процессы деполиплоидизации могут идти не до конца, поэтому возникают гетероплоиды, т.е. клетки, ядра которых имеют некратное количество хромосом, в частности гиподиплоиды и гипердиплоиды (Бахтин, 1964, 1974; Константинов, 1971; Смирнов, 1991). Учитывая существование в клетках животных диплоидии, полиплоидии, гаплоидии и гетероплоидии, Константинов (1971) пишет: "Практически каждый многоклеточный организм является цитологической химерой, т.е. состоит из клеток, ядра которых имеют различное число хромосом" (с. 156).

Однако вернемся к высшим грибам. У них осуществляется процесс, сходный с половым: постоянная псевдокопуляция гаплоидных клеток (соматогамия), кариогамия (с образованием диплоидного ядра) и далее мейозоподобный процесс, но протекающий не в одном ядре, а в последовательном ряду дочерних ядер, что в конечном итоге приводит к образованию гаплоидного мицелия. Таким образом осуществляется полный агамный плоидный цикл: гаплоид-диплоид-гаплоид. Понтекорво (Pontecorvo, 1956) предложил называть его парасексуальным циклом. Его существование показано у многих видов высших грибов - зигомицетов, аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов, а также у оомицетов (Buxton, 1956; Pontecorvo, Kafer, 1958; Kafer, 1961; Holliday, 1962; Tinline,

1962, 1963; Hastie, 1964; Tinline, MacNeil, 1969; Левитин, Федорова, 1972; Fincham et al., 1979; Мюллер, Леффлер, 1995).

Итак, парасексуальный цикл включает вегетативные (агамные) слияния, кариогамии и растянутый во времени процесс, сходный с мейозом, ибо при этом происходит конъюгация хромосом, кроссинговер и постепенная потеря половины набора хромосом (гаплоидизация). Эту часть парасексуального цикла для краткости следует назвать парамейозом, поскольку он выполняет те же функции, которые характерны для полного нормального мейоза. Если принять этот термин, то можно сказать, что парасексуальный цикл осуществляется благодаря соматогамии, кариогамии и парамейозу.

Как известно, Oomycetes не имеют прямого родства с Fungi (Cavalier-Smith, 1993), однако, как уже было отмечено, и эти организмы осуществляют парасексуальный цикл (Denward, 1970; Левитин, Федорова, 1972). Следовательно, он может возникать независимо в разных таксонах протистов, не имеющих прямых филогенетических связей.

Итак, существует по меньшей мере четыре типа соматической редукции: 1. фрагментация ядра, 2. многополюсный митоз, 3. деполиплоидизирующие митозы и 4. парамейоз. Особый интерес, с нашей точки зрения, представляют два последних типа, ибо помогают понять происхождение мейоза. Как мы уже показали, деполиплоидизирующие митозы в том случае, когда они сопровождаются конъюгацией хромосом и кроссинговером, по сути дела, ничем не отличаются от мейоза и некоторыми исследователями квалифицируются как мейоз у вегетативных клеток (Саут, Уиттик, 1990; Горбунова, 1991). В связи с этим Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) предполагает, что мейоз эволюционно возник раньше сингамии и кариогамии. Харст и Нурсе (Hurst, Nurse, 1991) высказываются более осторожно, говоря, что механизм гаплоидизации возник раньше полового процесса.

Как уже говорилось, в ходе парамейоза явления, характерные для мейоза (конъюгация хромосом, кроссинговер, гаплоидизация), осуществляются в последовательном ряду дочерних ядер. Есть все основания пред-

полагать, что в процессе эволюции под давлением естественного отбора все эти компоненты могут быть совмещены в одном ядре, что неизбежно приведет к возникновению настоящего мейоза. Если такое предположение является правильным, то значит, мейоз у разных протистов может формироваться неодинаковыми способами.

Имеющиеся данные свидетельствуют, что увеличение ploидности клетки (через Многоядерность или полиплоидизацию единственного ядра), а также обратный процесс - уменьшение ploидности - возникали в разных группах протистов независимо, т.е. полифилетически. Поэтому можно полагать, что и половой процесс у эукариот имеет Полифилетическое происхождение. Впрочем, среди исследователей есть как сторонники, так и противники такой точки зрения. Подробнее этот вопрос будет рассмотрен в следующей главе.

В заключение важно подчеркнуть, что у ныне живущих протистов сохраняются все основные промежуточные этапы, ведущие от классического митоза к классическому мейозу через неклассический митоз.

ГЛАВА 3. ПОЛИФИЛЕТИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЕЙОЗА И ПОЛОВОГО ПРОЦЕССА

Длительное время господствующей была точка зрения, согласно которой половое размножение полифилетично, т.е. возникало неоднократно и независимо в разных макротаксонах протистов (Догель, 1951; Догель и др., 1962; Margulis, 1970, 1981; Heywood, Magee, 1976; Полянский, 1976; Райков, 1978; Raikov, 1982; Серавин, Гудков, 1984a; Margulis, Sagan, 1986). Однако постепенно усиливается тенденция считать, что оно произошло единожды у низших эукариот, и его отсутствие в тех или иных группах протистов объясняется потерей ими сексуальности в процессе эволюции (Алексеев, 1980; Самовар, 1990; Cavalier-Smith, 1995). Чтобы доказать монофилетическое происхождение мейоза, Кавалье-Смит в одной из своих статей представил специальную таблицу, в которой расположил 33 типа эукариотных организмов, которых он считает протистами (Cavalier-Smith, 1995, Table 1). Образованный им вертикальный ряд этих макротаксонов представляет нечто вроде модифицированного филогенетического дерева, точнее условную "лестницу существ", на верхних ступенях которой расположены наиболее примитивные эукариоты, а на нижних, напротив, более эволюционно продвинутые. Наша таблица 3 полностью воспроизводит таблицу 1 из работы Кавалье-Смита. На ней показано, что мейоз, кариогамия и сингамия отсутствуют у всех представителей примитивного типа Archamoeba. Нет этих важнейших биологических явлений также у Entamoeba, Paramyxia, Choanozoa и Glaucophyta. В принципе, конечно, допустимо предположение, что протисты данных типов потеряли мейоз и половой процесс вторично, в процессе эволюции. Во всяком случае эти "бесполое" таксоны расположены в таблице разрозненно. Во всех остальных 28 типах, по Кавалье-Смиту, имеются виды, обладающие мейозом. Правда, несколькостораживает тот факт, что у них не всегда обнаруживается сингамия (Percolozoa, Naplosporidia, Heliozoa, Radiozoa, Muxozoa) или даже кариогамия (Percolozoa, Radiozoa, Muxozoa). К тому же в этих 28 типах наряду с

Таблица 3. Распространение мейоза, кариогамии и сингамии (цитогамии) среди 33 типов протистов (из: Cavalier-Smith, 1995, Table 1)

Таксон	Мейоз	Кариогамия	Сингамия	Ссылки
1	2	3	4	5
Kingdom Archezoa				
Phylum				
1. Archamoebae	-	-	-	
2. Metamonada	±	±	+	Raikov (1982)
3. Microsporidia	±	±	±	Canning (1988)
Kingdom Protozoa				
Phylum				
1. Percolozoa*	±	-	-	
2. Parabasalia	±	±	±	
3. Euglenozoa*	±	±	±	Breunig et al. (1993)
4. Mycetozoa	±	±	±	
5. Entamoebia	-	-	-	
6. Opalozoa	±	±	±	
7. Dinozoa*	±	±	±	
8. Apicomplexa	±	±	±	
9. Ciliophora	±	±	±	
10. Haplosporidia	± (?)	±	-	
11. Paramyxa	-	-	-	
12. Rhizopoda*	±	±	±	Ropstorf & Hulsmann (1992)
13. Reticulosa	±	±	±	
14. Heliozoa	±	±	-	
15. Radiozoa	±	-	-	
16. Amoebozoa*	±	±	+	Mignot & Raikov (1992)
17. Choanozoa	-	-	-	

Продолжение таблицы 3

	1	2	3	4	5
Kingdom Chromista					
Phylum					
1. Cryptista*		±	±	±	
2. Heterokonta		±	±	±	
3. Haptophyta*		±	±	±	
Kingdom Fungi					
Phylum					
1. Chytridiomycota		+	±	±	
2. Zygomycota		±	±	±	
3. Ascomycota		±	±	±	
4. Basidiomycota		±	±	±	
Kingdom Animalia					
Phylum					
1. Myxozoa		±	-	-	
2. Mesozoa		±	±	±	
Kingdom Plantae					
Phylum					
1. Chlorophyta		±	±	±	
2. Charophyta		±	±	±	
3. Glaucophyta		-	-	-	
4. Rhodophyta		±	±	±	

видами, имеющими мейоз, обязательно есть виды, у которых он не найден, что и подчеркивается в соответствующих графах знаком ±. Ни из таблицы, ни из текста статьи Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995) нельзя понять, какое количество видов скрывается под верхним "плюсом", а какое - под ниже расположенным "минусом".

Так или иначе, но формы с половым процессом, согласно таблице Кавалье-Смита, имеются в подавляющем большинстве типов протистов, что, вроде бы, дает ему право говорить о высокой вероятности монофи-

летического происхождения мейоза и полового процесса. Во всяком случае этот автор пишет в резюме своей работы следующее: "It is argued that meiosis is monophyletic" (Cavalier-Smith, 1995, p. 189). Чтобы выяснить, прав или неправ Кавалье-Смит, рассмотрим встречаемость мейоза, кариогамии и сингамии не только по отдельным типам, а по входящим в их состав таксонам более низкого уровня.

На нашей таблице 4 самые примитивные типы протистов разбиты на подтипы или классы в соответствии с системой, принятой самим Кавалье-Смитом (Cavalier-Smith, 1993), и приведены данные по распространению среди них видов, обладающих половым процессом. Ссылки на необходимую литературу даются отдельно, в тексте работы.

В типе Metamonada (таблица 4) мейоз, кариогамия и сингамия отсутствуют в пределах классов Retortamonadea и Diplomonadea и появляются лишь у небольшой части более сложно организованных Oxymonadea. Об этом свидетельствуют работы разных исследователей (Honigberg et al., 1964; Levine et al., 1980; Vickerman, 1990; Dyer, 1990a; Margulis et al., 1993; Кусакин, Дроздов, 1998). Большинство протистологов, опираясь на данные по тонкому строению разных метамонад, с оговорками или без них, считают, что оксимонады произошли от ретортомонад или дипломонад и включают все три класса в единый тип (Corliss, 1984; Cavalier-Smith, 1987a, 1991, 1993; Puytorac et al., 1987; Dyer, 1990b, и др.). А если это так, значит формирование полового процесса осуществлялось в пределах только самого класса Oxymonadea.

Вайзер (Weiser, 1977) разделил тип Microsporidia на два класса - Metchnikovellidea и Microsporoidea, а Спрэг (Sprague, 1982) на классы Rudimicrosporea (с одним отрядом Metchnikovellida) и Microsporida. Система, предложенная Исси (1986), несколько отличается от двух предыдущих. Эта исследовательница считает, что тип Microsporidia включает всего один класс Microsporoidea, правда, с четырьмя подклассами, самый примитивный из которых - Metchnikovellidea. Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) разбил этот тип на два подтипа - Rudimicrospora и Polaroplasta (таблица 4). В состав первого из них входят классы

Таблица 4. Распространение мейоза, кариогамии и сингамии (цитогами) в пределах наиболее примитивных типов протистов *

Таксон	Мейоз	Кариогамия	Сингамия
Kingdom Archezoa			
Phylum 1, Archamoeba	-	-	-
Phylum 2. Metamonada			
Class 1. Retortamonadea	-	-	-
Class 2. Diplomonadea	-	-	-
Class 3. Oxymonadea	±	±	±
Phylum 3. Microsporidia			
Subphylum 1. Rudimicrosporea	-	-	-
Subphylum 2. Polaroplasta	±	±	±
Kingdom Protozoa			
Phylum 1. Percolozoa			
Class 1. Percomonadea	-	-	-
Class 2. Heterolobosea	-	-	-
Class 3. Lyromonadea	-	-	-
Class 4. Pseudociliata	-	-	-
Phylum 2. Parabasalia			
Class 1. Trichomonadea	-	-	-
Class 2. Hypermastigea	±	±	±

*Ссылки на литературные источники приведены в тексте.

Metchnikovella и Minisporea. Таким образом, как ни модифицировалась система микроспоридий, все авторы признавали исходным самый примитивный таксон (отряд, подкласс или класс в разных системах) метchnikовеллид. Действительно, эти протисты имеют примитивный экстрезивный аппарат, который состоит из полярного якорного диска с короткой и

незакрученной в спираль трубкой. Поляропласт, задняя вакуоль и эндоспора у них не развиты. Спороплазма одноядерная. Меровгамия и половой процесс отсутствуют (Исси, 1986). Более сложное строение, в частности появление диплокариона и спороносной вакуоли, а также полового размножения, происходит у микроспоридий лишь в процессе дальнейшей эволюции.

Анализируя тонкое строение разных микроспоридий и некоторые их физиологические аспекты, Хэйвуд и Мэйги (Heywood, Magee, 1976) пришли к выводу, что в неродственных таксонах этих протистов половой процесс мог возникать независимо и параллельно. К этой же мысли склоняется и Ларссон (Larsson, 1986). Данная идея нашла сильную поддержку в результате молекулярно-биологических исследований. Бэкер с соавторами (Backer et al., 1995) произвели сравнение нуклеотидных последовательностей 16S-подобной рДНК у 18 видов микроспоридий из разных отрядов и на основании полученных данных построили филогенетическое дерево. По мнению этих исследователей, филогения микроспоридий, основанная на молекулярно-биологических данных, оказалась весьма несогласующейся с традиционными взглядами протистологов. Выяснилось, что некоторые важнейшие морфологические признаки, например диплокариоз и спороносная вакуоль, а также мейоз возникали неоднократно и независимо в разных таксонах подтипа *Polaroplasta*.

Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) включает в состав типа *Percolozoa* 4 класса (таблица 4). Согласно литературным данным, у представителей класса *Percomonadea* никто из исследователей полового процесса не наблюдал (Fenchel, Patterson, 1986; Larsen, Patterson, 1990; Patterson, Zoffel, 1991; Кусакин, Дроздов, 1998). Нет сообщений о наличии мейоза у *Heterolobosea*, включая *Acrasida* (Olive, 1975; Corliss, 1984; Page, 1987, 1991; Blanton, 1990, Margulis et al., 1993; Кусакин, Дроздов, 1998). Отсутствуют сведения о половом размножении у *Lirimonadea* (Broers et al., 1990, 1993; Кусакин, Дроздов, 1998) и у *Pseudociliatea* (Raikov, 1982; Corliss, 1984; Margulis et al., 1993; Кусакин, Дроздов, 1998).

Кавалье-Смит несомненно ошибся, указывая в своей таблице существование мейоза у какого-то вида (или видов) *Percolozoa*. Никаких ссылок, подтверждающих это он в своей работе (Cavalier-Smith, 1995) не приводит, поэтому остается неясным, что послужило ему основанием для такого заключения. Правда, в книге "Illustrated Guide to Protoctista" в таблице 4 ошибочно указано, что акразиды имеют сложный половой процесс (Margulis et al., 1993). Однако там же, в таблице 6А, правильно сообщается, что о сексуальности этих протистов ничего не известно. Следует также напомнить, что было время, когда жгутиковые формы некоторых гетеролобозей (например, *Naegleria*) считали гаметами (см.: Fulton, 1970), однако позднее такая точка зрения не получила подтверждения (Fulton, 1993). Исследование различных изозимов в природных популяциях *Naegleria lovaniensis* привело Пернина с соавторами (Pernin et al., 1992) к мысли, что у этих протистов происходят генетические обмены между особями. Более того, они решили, что такие обмены осуществляются с помощью полового процесса. Однако прямой проверки своего предположения Пернин с коллегами не произвел, так что их работа не может служить доказательством существования мейоза и полового процесса у *Naegleria* как представителя *Percolozoa*. Таким образом, с полным основанием можно считать, что до сих пор не известно, существует ли половой процесс у протистов, относящихся к *Percolozoa*.

В состав типа *Parabasalia* входят два класса - *Trichomonadea* и *Hyermonadea* (таблица 4). Ни у одного из представителей первого из них не найдены мейоз, кариогамия или цитогамия (Гинецинская, Добровольский, 1978; Levine et al., 1980; Dyer, 1990b; Hausmann, Hulsman, 1996; Кусакин, Дроздов, 1998). Большинство гипермастигид обитает в кишечнике термитов и тоже лишено полового процесса. Однако небольшая часть видов является симбионтами кишечника тараканов рода *Cryptocercus*. У этих жгутиконосцев имеется половой процесс, причем в разных формах (автогамия, педогамия, изогамия и гетерогамия) (Гинецинская, Добровольский, 1978; Levine et al., 1980; Raikov, 1982; Dyer,

1990b; Кусакин, Дроздов, 1998). Словно здесь происходит становление полового процесса (Clevelend, 1947, 1951).

Существует другая точка зрения, согласно которой гипермастигиды первично обитали в тараканах и потеряли способность к половому процессу при переходе к симбиозу с термитами. Впервые Догель высказал предположение, что, возможно, у гипермастигид из кишечника термитов "отсутствие полового процесса представляет собой вторичное явление, возникшее на почве перехода их хозяев к общественному образу жизни..." (Догель, 1951, с.346). Особенно настойчиво эту идею проводит в своей работе Алексеев (1980), поскольку он придерживается гипотезы монофилетического происхождения полового процесса. Этот исследователь пишет: "Возможно, термиты и тараканы унаследовали свою кишечную фауну еще от общих предков Protoblattoidea..." (Алексеев, 1980, с.773). По его мнению, в процессе эволюции жгутиконосцы из термитов потеряли половой процесс, а обитающие в тараканах сохранили его. Подобной же точки зрения придерживается Бобылева (Bobyleva, 1975). Рассмотрим, сколь соответствует такой взгляд имеющимся фактам.

На основании сравнительно-анатомических и палеонтологических данных установлено, что отряд Isoptera (термиты) возник в нижнем мелу от древних таракановых; (отряд Coridioidea) (Родендорф, Расницын, 1980). Значительно позднее, в период среднего мела, от того же таксона взяло начало надсемейство Plattoidea, к которому принадлежит семейство Cryptocercidae с единственным родом *Cryptocercus*. В состав последнего входит всего три реликтовых вида: *C. puncturales*, обитающий в двух изолированных друг от друга регионах Северной Америки, *C. relictus*, живущий в лесах Приморского Края, и *C. primarius*, который был обнаружен на высокогорьях Центрального Китая. Все эти три вида являются бескрылыми. Следовательно, криптоцеркиды не являются примитивными среди надсемейства Plattoidea. Питаются все три вида, как и термиты, древесиной, хотя у них в кишечнике отсутствует фермент целлюлаза. Переваривание целлюлозы обеспечивают и у термитов, и у этих тараканов симбиотические жгутиконосцы *Hypermastigea*. Остальные представители надсемейства Coritioidea не питаются древесиной и, соответственно, лишены гипермастигид. Следовательно, такие тараканы не могли передать гипермастигид термитам. Обмен этими симбионтами мог произойти только между представителями отряда Isoptera непосредственно с представителями рода *Cryptocercus*, который, по-видимому, некогда занимал значительно большие ареалы, соприкасавшиеся с местами обитания термитов. Поскольку древесиноядные термиты возникли значительно раньше, чем древесиноядные тараканы, то несомненно, что гипермастигиды перешли от первых ко вторым. Следовательно, половой процесс возник у этих жгутиконосцев только тогда, когда они стали симбионтами кишечника криптоцеркусов.

Как мы уже упоминали выше, у представителей класса Trichomonadea не найдено цитогамии, кариогамии и мейоза (Гинецинская, Добровольский, 1978; Levine et al., 1980; Dyer, 1990b; Hausmann, Hulsmann, 1996; Кусакин, Дроздов, 1998). Между тем, благодаря ультраструктурным исследованиям, установлено, что в процессе эволюции гипермастигиды произошли от трихомонад (Brugerolle, Taylor, 1977; Brugerolle, 1991, 1993). А это означает, что половое размножение действительно возникло в пределах класса *Hypermastigea* заново, независимо от других типов протистов.

Следующим таксоном в таблице Кавалье-Смита расположен тип Euglenozoa (см. таблицу 3). Правда, многие протистологи не признают его единым и разделяют на два отдельных типа - Euglenophyta и Kinetoplastida (Карпов, 1990; Walne, Kivic, 1990; Starobogatov, 1995; Фролов, 1997; Кусакин, Дроздов, 1998). Мы придерживаемся такой же точки зрения. Поэтому далее мы проанализируем данные, приведенные в таблице Кавалье-Смита, рассматривая эвгленовых и кинетопластид отдельно.

Следующим таксоном в таблице Кавалье-Смита расположен тип Euglenozoa (см. таблицу 3). Правда, многие протистологи не признают его единым и разделяют на два отдельных типа - Euglenophyta и Kinetoplastida (Карпов, 1990; Walne, Kivic, 1990; Starobogatov, 1995; Фролов, 1997; Кусакин, Дроздов, 1998). Мы придерживаемся такой же точки зрения. Поэтому далее мы проанализируем данные, приведенные в таблице Кавалье-Смита, рассматривая эвгленовых и кинетопластид отдельно.

Добелл (Dobell, 1908) считает, что у эуглениды *Scytomonas* (= *Copromonas*) имеется половое размножение, поскольку исследователь видел слияние особей этих жгутиконосцев. Правда, мейоза он не наблю-

дал. Полвека спустя Уэйланд (Wayland, 1964) в очень кратких тезисах сообщил, не приводя ни единого конкретного факта, что у *S. pusilla* и *S. klebsi* есть половой процесс. Развернутой публикации на эту тему в печати так и не появилось.

По Кришенбауэру (Krichenbauer, 1937), в клетках *Phacus pyrum* в результате кариокинеза, не сопровождающегося цитотомией, может образовываться по два ядра, неравных по величине. Исследователь предполагает, что более мелкое ядро, которое он считает "мужским", сливается с более крупным ("женским"). При следующем делении в таком ядре происходит сближение хромосом, так что образуется нечто вроде бивалентов. Впрочем, такую картину удалось наблюдать только на одном препарате.

Лидэл (Leedale, 1962) обнаружил, что у некоторых особей *Hyalophacus ocellatus* в цитоплазме появляются необычные крупные ядра, в которых особенно четко видны хроматиновые нити. Позднее эти нити укорачиваются и группируются парами (образуется примерно 60 пар). В общем, возникает картина, напоминающая одну из фаз мейоза. Однако полной его картины, а также кариогамии и плазмогамии у гаплофакуса не наблюдается. Несомненно, что ядро этого жгутиконосца, содержащее около 120 хромосом, является полиплоидным. Как было показано в разделе 2.4., конъюгация хромосом при митозе - достаточно обычное явление для самых разных клеток. Возможно, подобное и происходит у *H. ocellatus*.

Рассмотрим, как протистологи оценивают только что изложенные факты. Попова в своей книге "Эвгленовые водоросли" пишет: "Половое размножение в порядке Euglenales с достоверностью не известно, а в порядке Peranemales описано у одного вида [*Scytomonas (Copromonas) pusilla*] и нуждается в переописании" (Попова, 1955, с.36). Корлисс (Corliss, 1984), давая характеристику типа Euglenophyta, подчеркивает, что половой процесс у этих протистов никем не был наглядно продемонстрирован. В книге "Кариология водорослей" (Седова, 1996) высказывается такое мнение: "Не исключено, что половой процесс как тако-

вой у эвгленовых действительно отсутствует или имеет место как редкий феномен..." (с. 161). Ко всему этому можно добавить следующее. Маргулис с соавторами (Margulis et al., 1993) считают, что у Euglenophyta половое размножение отсутствует, а Хаусман с Гюльсманом (Hausmann, Hulsmann, 1996) и Кусакин с Дроздовым (1998) отмечают в своих книгах, что оно у этих протистов не выявлено.

Таковы результаты исследования сингамии, кариогамии и мейоза за 90 лет (если вести счет от года выхода работы Добелла) у интенсивно изучаемого многими исследователями типа Euglenophyta, в состав которого входит около 600 видов (Corliss, 1984).

В типе Kinetoplastida, по Фролову (1997), имеется всего один класс Kinetoplastoidea, объединяющий три отряда - Bodonida, Cryptobiida и Trypanosomatida.

В книге "Филема органического мира" Кусакин и Дроздов (1998) сообщают, что у Bodonida встречается половой процесс и дают ссылку на статью Жукова (1981). Однако об этом в данной работе нет ни слова.

Рассматривая жизненный цикл хищной бодониды *Phyllomitus apiculatus*, Жуков и Мыльников (1987; см. также: Жуков, 1993) отмечают, что когда плотность протистов в культуре становится очень большой, они образуют на дне сосуда плотные скопления. Часть филломитусов начинает попарно сливаться друг с другом. Авторы в этом случае неосторожно пишут о копуляции протистов. К сожалению, они не выяснили, происходит ли в данном случае кариогамия. Не была прослежена и судьба продуктов слияния. Так что невозможно сказать, имели здесь место агамные слияния протистов или же осуществлялась гаметогамия. Никаких иных сведений о существовании полового или похожего на него процесса у бодонид в научной литературе найти не удалось.

У криптобий, как и у бодонид, никто не наблюдал ни сингамии, ни кариогамии, ни мейоза. Однако у *Dimastigella trypaniformis* штамма D в ядрах были обнаружены синаптонемальные комплексы (Vickerman, 1991; Breunig et al., 1993). В отличие от Euglenophyta, у которых деконденсации хромосом не происходит даже в период интерфазы, в ядрах всех

Kinetoplastida, включая Criptobiida, хроматин всегда деконденсирован, так что морфологически оформленных хромосом в процессе митоза не наблюдается (Vickerman, 1991; Skarlato, Lom, 1997; Фролов и др., 1997; Frolov, Skarlato, 1998). Поскольку мейоз пока не был найден ни у одного вида кинетопластид, то говорить о поведении хроматина при его протекании нет никакой возможности. У *D. trypaniformis* синаптонемальный комплекс располагается в ядре, в котором нет конденсированных хромосом, что хорошо видно на рис.25 в работе Бреунига с соавторами (Breunig et al., 1993). Как известно, основная функция этого комплекса заключается в том, чтобы образовывать биваленты из гомологичных хромосом. А для чего он может использоваться, когда морфологически выраженные хромосомы отсутствуют? Исследователи подчеркивают, что синаптонемальный комплекс постоянно встречается в ядрах *D. trypaniformis* штамма D и никогда не встречается в штамме U, который во всех других отношениях по тонкому строению идентичен штамму D (Breunig et al., 1993). В связи с этим следует отметить следующее. Фролов и Скарлато (Frolov, Skarlato, 1998) подробно изучили ультраструктуру всех основных фаз митоза у *D. mimosa*. Строение ее ядра в предварительную фазу (в профазу) идентично строению ядра у *D. trypaniformis* в период, когда в нем обнаруживаются синаптонемальные комплексы. Это хорошо выявляется при сравнении рис.3 в работе Фролова и Скарлато (Frolov, Skarlato, 1998) с рис.25 из статьи Бреунига с соавторами (Breunig et al., 1993). Единственное различие - отсутствие синаптонемальных комплексов в первом случае. Викерман (Vickerman, 1991), первым нашедший этот комплекс у штамма D *D. trypaniformis*, решил, что протисты этой линии имеют половой процесс. Однако в работе Бреунига с коллегами (а соавтором ее был и Викерман) сообщается, что синаптонемальный комплекс систематически встречается в ядрах *D. trypaniformis* штамма D и очень осторожно предполагается о возможности существования у них полового размножения. К тому же подчеркивается, что это надо проверить в будущих исследованиях. Памятуя о том, что синаптонемальный комплекс может формироваться при неклассических формах митоза (см.

раздел 2.4.), следует согласиться с таким мнением данной группы авторов. В общем, справедливо сделать вывод, что до сих пор ни для одного вида криптобий не доказано существование мейоза, а следовательно, и полового процесса.

В главе 1 уже говорилось о том, что агамные слияния особей встречаются у разных видов отряда Трипаносоматид. Старые авторы, наблюдая соматогамии у трипаносом, нередко сообщали о том, что они обнаружили у данных протистов половой процесс (см., например, сводку: Brener, 1973). Более поздние исследователи, однако, показывали, что их предшественники ошибались.

К настоящему времени накоплено много данных, которые рассматриваются в качестве косвенных доказательств существования полового процесса у паразитических трипаносоматид. Так, установлено для ряда представителей родов *Trypanosoma* и *Leishmania*, что при совместном существовании двух разных клонов одного вида в переносчике или в культуре (in vivo и in vitro) происходит рекомбинация их биохимических признаков (Tait, 1980, 1983, 1990; Glassberg et al., 1985; Painsavoine et al., 1986; Zampetti-Bosseler et al., 1986; Jenni et al., 1986; Wells et al., 1987; La Page et al., 1988; Schweizer et al., 1988; Sternberg et al., 1988; Tait et al., 1988, 1990; Gibson, 1989; Kooy et al., 1989; Lanotte, Rioux, 1990; Tait, Turner, 1990; Vickerman, 1990; Kelly, 1997; и др.). В некоторых из таких работ прямо утверждается, что полученные данные доказывают существование полового процесса у трипаносоматид. Одна из статей Тэйта (Tait, 1983), например, называется "Половые процессы у Kinetoplastida". В ней хорошо обосновано, что между особями *Trypanosoma brucei* существует генетический обмен, но не приведено ни одного факта, который свидетельствовал бы о том, что это действительно осуществляется с помощью полового процесса. В работе Турнера с соавторами (Turner et al., 1990), в которой, как они считают, приведены доказательства того, что в механизм обмена генов у *T. brucei* вовлекаются мейоз и сингамия, полностью отсутствуют прямые данные о сингамии и мейозе. Эти явления авторы даже не попытались обнаружить у изучаемых протистов.

Кроме биохимических данных, показывающих существование обмена генами между клонами *T. brucei*, в статье больше нет ничего.

Интерпретацию полученных на трипаносомах данных затрудняет их противоречивость. Тэйт (Tait, 1980) приводит биохимические доказательства в пользу диплоидности трипаносом. Несколько позднее появляется работа (Zampetti-Bosseler et al., 1986), в которой приводятся также биохимические данные, доказывающие гаплоидность метациклических (находящихся в мухе це-це) форм *T. brucei*. Еще три года спустя в статье других авторов (Kooy et al., 1989) говорится о том, что метациклические формы африканских трипаносом (то есть, и *T. brucei*) диплоидны. А поскольку генетический обмен происходит в тот период, когда трипаносомы находятся в переносчике, делается вывод, что тогда же осуществляется у них и половой процесс, т.е. жгутиконосцы проходят временную фазу гаплоидизации. Хотя подобной версии придерживается большинство авторов, которые занимались генетическими обменами у этих протистов, она плохо согласуется с данными, полученными при изучении изменения количества ДНК у *T. brucei* при совместном нахождении двух клонов этих жгутиконосцев в мухе це-це (см.: Paindavoine et al., 1986). Исходные диплоидные штаммы во время пребывания в переносчике становились тетраплоидными (точнее, субтетраплоидными, ибо тетраплоидность была несколько неполной). Авторы этого исследования полагают, что, вероятно, во время пребывания в переносчике происходит слияние трипаносом и их диплоидных ядер. В дальнейшем, возможно, происходит мейоз и ядра становятся диплоидными (или даже субдиплоидными). Предположение о существовании мейоза у таких трипаносом опровергается данными, которые излагаются в работе самими исследователями. Тетраплоидные (или субтетраплоидные) формы, выделенные в виде клонов в культуру *in vitro*, нестабильны и постепенно снижают содержание ДНК в ядрах, достигая диплоидного или почти диплоидного состояния без всякого мейоза, постепенно теряя часть ДНК. Кстати, авторы отмечают, что слияние диплоидных трипаносом в мухе - не обязательный процесс и не вовлекает всех особей, а только часть их.

Штернберг и Тэйт (Sternberg, Tait, 1990) попытались обобщить не всегда стыкующиеся, как мы видели, данные по рекомбинации биохимических признаков у *T. brucei*. В результате они предложили три модели, точнее три версии, генетических обменов у этих жгутиконосцев.

1. Трипаносомы сливаются попарно, происходит кариогамия их диплоидных ядер, так что образуются тетраплоидные формы, которые постепенно теряют хромосомы, что приводит к восстановлению диплоидности. (Как можно видеть, ни о каком половом процессе в данном случае нет и речи.)
2. В исходных диплоидных клонах, совместно находящихся в мухе це-це, трипаносомы осуществляют мейоз; образовавшиеся гаплоидные клетки сливаются попарно, давая начало диплоидным потомкам.
3. Две или даже несколько трипаносом сливаются друг с другом, так что образуются полиплоидные жгутиконосцы, которые через мейоз формируют гаплоидные ядра. Гаплоидные формы, осуществляя сингамию и кариогамию, восстанавливают диплоидность.

Штернберг и Тэйт (Sternberg, Tait, 1990) полагают, что, скорее всего, у *T. brucei* осуществляются все три эти модели.

Генетическая рекомбинация между особями отсутствует у *T. cruzi* (Tait, 1990). Это невольно вызывает удивление, поскольку, как уже было показано в главе 1, особи данного вида способны сливаться друг с другом, как попарно, так и "коллективно", образуя иногда большие неподвижные плазмодиоподобные массы (Brenner, 1973). По-видимому, кариогамия в таких случаях - достаточно редкое явление.

Казалось бы, в пользу существования полового процесса у некоторых трипаносоматид говорят исследования бразильских ученых (Sousa et al., 1993, 1997; Sousa, 1994, 1997). Ими показано, что у *Herpetomonas sp.*, *H. magaseliae*, *Leishmania major* и *Phytomonas davidi* происходит слияние особей с последующей кариогамией. Посмотрим, как это осуществляется, на примере *Herpetomonas sp.* (Sousa et al., 1997). Простейших культивировали в аксеничных условиях. При наблюдениях использовали видеосъемку. Было установлено, что некоторые герпетомонасы, соединя-

ясь попарно, сливаются задними концами тела. Затем ядро из одной особи перемещается в другую, а позднее происходит кариогамия. Иногда задними концами сливаются не два, а три или даже четыре герпетомонаса, напоминая множественную псевдоконъюгацию протистов (см. главу 1). Что в этом случае происходит с их ядрами, не выяснено. Не прослежена и судьба особей, которые обладают слившимися ядрами. Пока также не было сделано попыток выяснить, происходит ли у этих протистов мейоз. И хотя авторы утверждают в своей статье, что они получили в своей работе морфологические доказательства существования полового процесса у трипаносоматид, с ними нельзя согласиться. Вспомним, что среди трех моделей, с помощью которых Штернберг и Тэйт (Sternberg, Tait, 1990) пытаются объяснить генетические взаимодействия у клонов *Trypanosoma brucei*, есть и такая, которая не требует полового процесса: достаточно слияния клеток и их диплоидных ядер, а мейоз совсем не обязателен. Возможно, что и в рассматриваемом случае происходит нечто подобное.

Для корректного доказательства существования полового размножения у *Herpetomonas sp.*, а также и у других видов трипаносоматид, у которых Соус с коллегами (Sousa et al., 1993, 1997; Sousa, 1994, 1997) наблюдали слияние клеток и кариогамии, обязательно следует показать существование в их жизненном цикле этапа мейоза.

В одной из своих позднейших сводок Викерман (Vickerman, 1994) полагает, что накопленных к этому времени косвенных данных, возможно, достаточно для того, чтобы считать, что у *Trypanosoma brucei* имеется половой процесс. Существование же сексуальности у других трипаносоматид остается недоказанным.

Гибсон и Бингл (Gibson, Bingle, 1998), обсудив имеющиеся многочисленные данные, считают, что факты действительно свидетельствуют о существовании генетического обмена между особями *Trypanosoma brucei*. Однако они подчеркивают, что механизм этого обмена пока неизвестен. По-прежнему остается неясным, участвует ли в нем мейоз.

Мы считаем, опираясь на изложенные факты по эвгленовым и кинетопластидам, что Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) совершенно напрасно указал в своей таблице на наличие видов в пределах его типа Euglenozoa, осуществляющих мейоз. Соответствующих данных пока еще нет и, следовательно, существование полового процесса у этих жгутиконосцев никем не доказано.

Фролов произвел тщательный сравнительный анализ тонкого строения разных кинетопластид, опираясь на собственные и литературные данные. Он пришел к выводу, что эти жгутиконосцы составляют следующий филогенетический ряд: Bodonida → Cryptobiida → Trypanosomatida (Фролов, 1993, 1997; Frolov, Карпов, 1995). Молекулярно-биологические данные, основанные на сравнении нуклеотидных последовательностей 16-18S-подобных рРНК, фактически, подтверждают правильность этого ряда (Berchtold et al., 1994; Maslov et al., 1996; Hollar, Maslov, 1997; Hollar et al., 1998). Как уже было показано, у бодонид нет полового процесса. Следовательно, если предположить, что среди криптобий и трипаносоматид действительно имеются виды, обладающие им, то мейоз и половое размножение возникли у них заново в пределах типа Kinetoplastida, т.е. независимо от метамонад, микроспоридий и парабазалий.

Следующий макротаксон в таблице Кавалье-Смита - тип Mycetozoa (см. таблицу 3). Исследователь включает в его состав три класса - Protostelea, Muxogastrea и Dictyostelea. Для представителей двух последних характерно половое размножение (Olive, 1975; Мюллер, Леффлер, 1995).

При электронно-микроскопическом исследовании у протостелиды *Ceratomyxa fruticulosa* был обнаружен синаптонемальный комплекс (Furtado, Olive, 1971). Поэтому принято считать, что у этого протиста имеется половой процесс (Olive, 1975; Мюллер, Леффлер, 1995), хотя так и не было проверено, связано ли появление у цератомиксы этого комплекса с мейозом. У других протостелид половое размножение вообще никто не наблюдал (Кусакин, Дроздов, 1998).

Олайв (Olive, 1975) полагает, что Dictyostelea и Мухогастреа произошли от Protostelea. Он аргументирует это тем, что примитивные представители миксогастрей, относящиеся к роду *Echinostelium*, по своей организации очень близки к протостелиде *Cavostelium bisporum*. В то же самое время миксамебы диктиостелид рода *Acytostelium* имеют много общего с безжгутиковыми протостелидами. Следует отметить и тот факт, что миксамебы видов рода *Protostelium* легко агрегируют друг с другом, образуя временные неподвижные "многоклеточные организмы" (Olive, Stoianovitch, 1969; Olive, 1975). Если действительно Dictyostelea и Мухогастреа произошли независимо от агамных Protostelea, то мейоз и половое размножение в этих двух классах возникли также независимо.

Ультраструктурные исследования, проведенные Мыльниковым и Карповым, показали, что корешковые системы жгутиков *Hyperamoeba flagellata*, жгутиконосцев отряда Cercomonadida, жгутиковых клеток Protostelea и Мухогастреа обладают высокой степенью гомологии, что свидетельствует о родстве этих протистов (Мыльников, 1989; Карпов, 1990; Карпов, 1997; Karpov, Mylnikov, 1997). Исследователи установили, что все эти таксоны можно расположить в следующий филогенетический ряд: *Hyperamoeba* → Cercomonadida → Protostelea → Мухогастреа. У *Hyperamoeba* и Cercomonadida мейоз и половое размножение отсутствуют. Это еще раз подтверждает, что они возникли у Мухогастреа и Dictyostelea в пределах типа Мухозоа независимо от других протистов.

К сожалению, молекулярно-биологические данные, относящиеся к миксомицетам, весьма противоречивы и пока на них невозможно достаточно уверенно опереться. Так, согласно филогенетическим деревьям, построенным исследовательской группой Согина (Sogin et al., 1989, 1996; Leipe et al., 1993; Gunderson et al., 1995) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей 16S-подобных рРНК у разных протистов, Мухогастреа (*Physarum polycephalum*) возникли значительно раньше и независимо от Dictyostelea (*Dictyostelium discoideum*). На подобных же деревьях, представленных Кавалье-Смитом, в одних случаях Мухогастреа возникли раньше, чем Dictyostelea (Cavalier-Smith, 1995; Cavalier-Smith,

Chao, 1996), а в других - эти классы являются сестринскими группами (Cavalier-Smith, 1993, 1996/97).

Шпигель с соавторами (Spiegel et al., 1995) включили в число объектов, у которых сравнивали 16S-подобные рРНК, помимо *Physarum polycephalum* и *Dictyostelium discoideum*, еще и *Protostelium mycophaga*. Построенное в результате филогенетическое дерево показывает, что тип Mucetozoa является единым, т.е. монофилетичным таксоном. При этом Protostelea и Мухогастреа фактически оказываются сестринскими группами.

Еще более интересные данные были получены при сравнении последовательностей аминокислот в белке фактора элонгации-1а. Филогенетическое дерево эукариот, построенное на основании этого сравнения, показывает, что класс Protostelea (*Planoprotostelium*) возник раньше, чем класс Мухогастреа (*Physarum polycephalum*) и класс Dictyostelea (*Dictyostelium discoideum*), которые являются сестринскими группами. Общий предок этих трех классов был, по видимому, близок по организации к протостелидам. Таким образом, молекулярно-биологические данные, имеющие отношение к филогении таксонов внутри типа Mucetozoa, все более и более сближаются с данными по тонкому строению этих организмов, т.е. и они начинают подтверждать ту точку зрения, что половой процесс возник независимо в пределах классов Mucetozoa.

Следующий таксон в таблице 3 - тип Entamoebia⁸⁾; такой ранг придал Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) бывшему семейству голых амёб Entamoebidae. Нет никаких сомнений, что у всех представителей этого таксона сексуальность отсутствует первично, а не утрачена вторично в процессе эволюции.

Далее мы выборочно рассмотрим встречаемость сингамии, кариогамии и мейоза у типов, находящихся в средней части таблицы 3 (что соответствует их положению на филогенетическом дереве его середине и верхней части ствола до "кроны").

⁸⁾ Свой новый тип Entamoebia Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) относит к созданному им же малому царству (parvkingdom) Entamoebia.

Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) разделил тип Apicomplexa на два подтипа - Apicomonada, куда включены жгутиконосцы, обладающие неполным апикальным комплексом, и Gamontozoa, который объединяет давно известных споровиков (от Gregarinida до Piroplasmida). Только представители последнего подкласса обладают половым процессом. Апикомонады, т.е. виды отрядов Spiromonadida и Perkinsida - лишены его (Foissner, Foissner, 1984; Corliss, 1984; Крылов, Мыльников, 1986; Vivier, Desportes, 1990; Кусакин, Дроздов, 1998). Несомненно, что свободноживущие бесполое спиромадины были предками остальных протистов, входящих в тип Apicomplexa. Таким образом, мейоз и сексуальность возникли в пределах этого макротаксона независимо от других протистов.

В типе Heliozoa известно не менее 175 видов (Corliss, 1984). Мейоз и половой процесс (в форме педогамии) обнаружен только у солнечников рода *Actinophrys*, причем корректно его существование доказано лишь для одного вида *A. sol* (Mignot, 1979, 1980; Fevre-Chevalier, 1990; Margulis et al., 1993). Поскольку агамные слияния широко распространены среди солнечников (см. главу 1), не исключена возможность, что мейоз и половой процесс будет обнаружен и у представителей других родов этих протистов. Однако это не затушает того факта, что половой процесс возник внутри типа Heliozoa, а не был передан от его предковых таксонов.

К типу Radiozoa (бывшие Radiolaria) Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) относит 4 класса: Acantharea, Sticholonchea, Polycystinea и Rheodarea. Он отмечает в своей таблице, что сингамия и кариогамия у них отсутствует, но у каких-то видов имеется мейоз. На самом деле пока неизвестно ни одного вида среди радиолярий, у которого он был бы обнаружен (Raikov, 1982; Петрушевская, 1986; Cachon et al., 1990; Margulis et al., 1993). Указывая в своей таблице на существование мейоза у радиолярий, Кавалье-Смит, к сожалению, не дает никаких ссылок на соответствующие литературные источники. Можно полагать, что он имеет в виду работы французских авторов, показавших, что у феодарии *Aulocantha scolyantha* в ядре может появляться синаптонемальный комплекс (Cachon

et al., 1973; Lecher, 1978). Однако те же авторы показали, что у данного протиста этот комплекс формируется во время митотического деления ядра, играя роль в его депполиплоидизации. Поэтому у Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995) не было никаких оснований для указания в его таблице на то, что у радиолярий имеется половой процесс. Такие факты пока отсутствуют.

В типе Amoebozoa в последнее время Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1996/97) выделяет три подтипа - Lobosa, Holomastigida и Archamoeba. Последний из них дублирует уже рассмотренные нами типы Archamoeba и Entamoeba, которые, как справедливо отмечено в таблице 3, лишены полового процесса. К подтипу Holomastigida этот исследователь относит род Multicilia, в который объединено несколько видов своеобразных многожгутиковых протистов, для которых половое размножение неизвестно (Doflein, 1928; Foissner et al., 1988; Patterson, Zolffel, 1991). Его подтип Lobosa включает два класса - Amoebaea и Testacelobosea. Лобозные амебы не имеют мейоза и не обладают половым процессом (Corliss, 1984; Page, 1987, 1991; Schuster, 1990; Margulis et al., 1993). Есть только одна работа, четко доказывающая, что у тестацелобозеи *Arcella vulgaris* осуществляется полный половой цикл с нормальным мейозом (Mignot, Raikov, 1992). Поскольку агамные слияния весьма распространены среди раковинных амебидных протистов (см. главу 1), можно ожидать, что среди них будут в дальнейшем найдены и другие виды, обладающие сексуальностью. Но пока известен только один вид. Несомненно, что Testacelobosea произошли в процессе эволюции от Амобеаеа, для которых известно только бесполое размножение. Это показывает, что мейоз и кариогамия у Testacelobosea (арцелла) возникли независимо от других протистов.

Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) вполне справедливо отмечает, что у видов, входящих в состав типа Choanozoa, не найдено сингамии, кариогамии и мейоза. Между тем, строя свои филогенетические деревья и схемы, он показывает, что Metazoa (Animalia) происходят именно от хоанофлагеллат (Cavalier-Smith, 1993, 1996/97; и др.). Отсюда следует про-

стой логический вывод, что сексуальность возникла в процессе эволюционного формирования низших многоклеточных животных независимо от протистов. Впрочем, именно такой точки зрения давно уже придерживаются многие исследователи, разрабатывающие гипотезы происхождения Metazoa (см., например, Иванов, 1968).

Однако продолжим дальнейший анализ таблицы из работы Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995). Он отмечает в ней, что в типе Cryptista (=Cryptophyta) есть виды, у которых доказано наличие сингамии, кариогамии и мейоза. Правда, никаких ссылок на соответствующие литературные источники Кавалье-Смит не приводит. Существует всего три работы, в которых затрагивается вопрос о половом размножении этих протистов. Прежде всего, это две статьи Уарвика (Wawrik, 1969, 1971). В которых он сообщил, что у двух видов криптонад (*Cryptomonas sp.* и *Chroomonas acuta*) существует половой процесс, поскольку особи у них могут сливаться попарно. Вот, что пишет по этому поводу Седова (1996): "Долгое время половой процесс у этих водорослей обнаружить не удалось. Он описан лишь в 70-х гг. (Wawrik, 1969, 1971), но мейоз пока остается неисследованным" (с. 162). Другими словами, пока еще не доказано, в самом ли деле у этих видов имеет место половой процесс, а не агамное слияние особей.

Хилл и Уэзерби (Hill, Wetherbee, 1986) установили, что у криптонады *Proteomonas sulcata* в жизненном цикле существуют две различные морфологические формы: крупная диплоидная и мелкая гаплоидная. Хотя авторы не исследовали, каким образом у этого протиста осуществляется гапло-диплоидный цикл, они делают заключение, что *P. sulcata* обладает половым процессом. Это нельзя признать достаточно серьезным, поскольку такой цикл может протекать с помощью неклассического митоза или постепенной потери части хромосом (см. главу 2). Мелконян (Melkonian, 1989) справедливо критикует Хилла и Уэзерби за их вывод, указывая, что прежде всего надо доказать наличие мейоза у протеомонаса, только тогда можно говорить о существовании сексуальности у этого жгутиконосца.

Не случайно, что большинство авторов считает, что у видов типа Cryptophyta половое размножение отсутствует (Corliss, 1984; Вассер, 1989; Gillott, 1990; Саут, Уиттик, 1990; Margulis et al., 1993). Безусловно, Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) не имел права указывать в таблице, что криптофитовые имеют сингамию, кариогамию и мейоз.

В единый тип Heterokonta Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) включил в качестве классов такие таксоны, которые давно считаются самостоятельными типами - Chloromonadophyta (=Raphidophyta), Eustigmatophyta, Xanthophyta, Chrysophyta, а также Vicosoecida и др.

Известно, что у хлоромонадовых, эустигматофитовых и бикозоецид половой процесс отсутствует (Corliss, 1984; Вассер, 1989; Dyer, 1990c; Heywood, 1990; Hibberd, 1990a; Саут, Уиттик, 1990; Margulis et al., 1993; Седова, 1996; Кусакин, Дроздов, 1998). Правда, Сабрахманьян (Subrahmanyam, 1954) единожды наблюдал слияние клеток у хлоромонады *Chattonia subsulba* (= *Hornellia marina*), однако он не сумел проследить судьбу продукта слияния и не выяснил, происходит ли мейоз в жизненном цикле этого протиста. Поэтому осталось неизвестным, произошла ли в этом случае гаметогамия или же соматогамия. У других видов хлоромонад ничего подобного не наблюдалось.

У низших представителей типа Xanthophyta, имеющих таллом в виде отдельных клеток или колоний клеток (классы Xanthopodophyceae, Xanthomonadophyceae, Xanthocapsophyceae и Xanthococcophyceae), размножение происходит только бесполом путем. Лишь у некоторых видов рода *Tribonema* из класса Xanthotrichophyceae, для которого характерны водоросли с нитчатым или пластинчатым талломом, а также для ряда видов родов *Bothridium* и *Vaucheria* из класса сифоновых ксантофицей (Xanthosyphonophyceae) известны сингамия, кариогамия и мейоз (Дедусенко-Щеглова, Голлербах, 1962; Догадина, Матвиенко, 1977; Вассер, 1989; Hibberd, 1990c; Margulis et al., 1993). Таким образом, сексуальность появляется лишь у небольшого числа высших представителей класса ксантофитовых.

Половое размножение не часто, но встречается в типе Chrysophyta. Однако оно характерно для типов Bacillariophyta и Rhoophyta (Голлербах, 1977; Виноградова, 1980a; Gayal, Frensel, 1983; Вассер, 1989; Margulis et al., 1993; Кусакин, Дроздов, 1998).

Имеющиеся данные свидетельствуют в пользу того, что у связанных филогенетически типов, которые Корлисс (Corliss, 1984) объединил в несистематическую группу Chromobionta, а Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1993) соединил в единый тип Heterokonta, происходит формирование полового процесса, при этом в крупных таксонах независимо и параллельно.

Тип Rhodophyta - красные водоросли - принято делить на два класса: Bangiophyceae и Floridiophyceae. Самые примитивные бангиевые водоросли (одноклеточные и колониальные) относятся к порядку Porphyridiales; они лишены полового процесса (Голлербах, 1977; Виноградова, 1980b; Вассер, 1989; Gabrielson et al., 1990; Кусакин, Дроздов, 1998). В порядке Bangiales, включающем виды с нитчатными и паренхиматозным талломом, он появляется только у самых высших форм. Для флоридиевых, которые в процессе эволюции возникли от бангиевых, половое размножение характерно для большинства видов. Основываясь на этих данных, можно полагать, что у Rhodophyta сингамия, кариогамия и мейоз возникли и сформировались независимо от других типов протистов.

Таблица 1 в статье Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995) составлена так, что создается впечатление, будто мейоз и половое размножение весьма широко распространены среди протистов, а типы, включающие только асексуальные виды, весьма редки и расположены на филогенетическом древе разрозненно. Поэтому, мысль о том, что в таких таксонах мейоз и половой процесс потеряны вторично, кажется вполне обоснованной. Вместо гипотезы Полифилетического происхождения пола исследователь предлагает гипотезу полифилетической потери его в разных макротаксонах протистов. Он пишет: "... sex was lost polyphyletically in different protists and was never able to reevolve" (Cavalier-Smith, 1995,

p.202). Однако только что проведенный нами анализ распространения сексуальности среди низших эукариот показывает совершенно иную картину.

Согласно Кавалье-Смиту, половой процесс отсутствует у 5 типов протистов из 33. Это - Archamoebae, Entamoebia, Paramyxia, Choanozoa и Glaucophyta. К ним, правда, следует добавить еще Haplosporidia, у которых сексуальность (и мейоз) никогда никем не была обнаружена (Perkins, 1990; Margulis et al, 1993). Тем не менее Кавалье-Смит в графе "мейоз" в своей таблице для гаплоспоридий указывает знак \pm , правда под вопросом. В отношении нескольких типов протистов этот исследователь, как уже было показано, дает просто неверные сведения о существовании у них сексуальности и мейоза. Они отсутствуют или, по крайней мере, не доказаны у представителей Percolozoa, Euglenozoa, Radiozoa и Cryptista. Следовательно, по имеющимся данным, которые мы обсудили ранее, мейоз и половой процесс отсутствует не у 5-6, а у 10 типов протистов. К этому следует добавить, что в типах Amoebozoa и Heliozoa известно всего по одному виду, у которых исследователи смогли достоверно доказать способность к половому размножению. Разве в этом случае справедливо утверждать, что представителям данных макротаксонов присуща сексуальность? Такие типы, по нашему мнению, следует отнести к агамным. Следовательно, сколько-нибудь серьезно говорить о существовании мейоза и полового процесса можно лишь в отношении 20 типов протистов, внесенных Кавалье-Смитом в его таблицу. Продолжим ее анализ. Он показывает, что агамные типы, за исключением лишь Glaucophyta, расположены в стволовой части филогенетического дерева. 10 типов, которые Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) относит к царствам Fungi, Animalia и Plantae, являются его "кроной". И они, если не считать Glaucophyta, все включают виды, большей частью обладающие половым процессом. Таким образом, в стволовой части филогенетического дерева практически половина типов имеет только бесполоых представителей. Проведя более подробный анализ, мы выявили следующую закономерность. В тех типах, у которых мейоз и половой процесс имеется

только у части видов, они присущи более высокоорганизованным, эволюционно более подвинутым таксонам (подтипам, классам, отрядам), входящим в состав этих типов, и отсутствуют у более примитивных исходных групп. Это было выявлено у *Metamonada*, *Microsporidia*, *Parabasalia*, *Apicomplexa*, *Rhodophyta* и некоторых *Heteroconta* (а именно, у *Xanthophyta*). Следовательно, во всех этих макротаксонах мейоз и сексуальность возникли независимо и параллельно.

Правда, сторонники монофилетического происхождения мейоза и полового размножения (Алексеев, 1980; Самовар, 1990; Cavalier-Smith, 1995) полагают, что в более примитивных таксонах протистов в процессе эволюции происходит вторичное исчезновение сексуальности. Однако никаких достаточно достоверных фактов в пользу своей точки зрения они не приводят. Зато имеются данные противоречащие ей. Так, в типе *Rhodophyta* действительно может в процессе эволюции вторично исчезать половой процесс, но это наблюдается только у высших, наиболее высокоорганизованных представителей класса *Floridiophyceae* (Виноградова, 19806). Кстати, Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) относит красные водоросли к царству *Plantae* (см. таблицу 3). В связи с этим сообщим следующее. Хорошо установлено (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998), что потеря мейоза и полового процесса, а также полный переход к вегетативному размножению - так называемый апомиксис - широко распространены среди покрытосеменных, т.е. цветковых растений (*Angiospermae* = *Magnoliophyta*). Это явление достоверно установлено для 1112 видов 381 рода из 97 семейств. В то же время у голосеменных (тип *Gymnospermae*) апомиксис пока вообще не обнаружен, а среди папоротниковидных (тип *Polypodiophyta*) найден у довольно небольшого числа видов (Кашин, Куприянов, 1993).

Как мы видим, имеются хорошо обоснованные данные, которые вопреки мнению сторонников монофилетической концепции происхождения мейоза и полового процесса, свидетельствуют о том, что в результате эволюции именно наиболее подвинутые, сложно устроенные организмы могут терять и мейоз, и сексуальность. Однако нам не удалось

найти достоверных фактов, которые позволили бы утверждать подобное в отношении низкоорганизованных таксонов протистов (или других организмов).

Другой аргумент, который в своих рассуждениях используют сторонники монофилетической концепции таков. Эти исследователи (Алексеев, 1980; Самовар, 1990; Cavalier-Smith, 1995) говорят, что с каждым годом половой процесс обнаруживают все у большего и большего количества видов протистов. Со временем окажется, что он будет открыт и в тех таксонах, в которых пока числятся одни асексуальные представители. Чтобы показать справедливость такого предположения, Кавалье-Смит в своей таблице (см. здесь таблицу 3) отметил звездочкой те типы протистов, в которых, по его мнению, за последние 20 лет были сделаны открытия по интересующему нас вопросу. Рассмотрим действительную ценность этих открытий.

Первой звездочкой отмечен тип *Percolozoa* и в соответствующей графе знаком \pm показано, что у какого-то вида (или видов) этих протистов обнаружен мейоз, хотя сингамия и кариогамия отсутствуют. К сожалению, ссылки на литературные источники в таблице отсутствуют (нет их и в тексте статьи). По-видимому, у какого-то представителя (или представителей) данного типа был обнаружен синаптомемальный комплекс. Но его наличие не обязательно свидетельствует о том, что имеет место мейоз (а тем более половой процесс). Как уже говорилось, СК нередко образуется при неклассических формах митозов (см. главу 2). Наше предположение по поводу СК не является случайным. Следующая звездочка поставлена Кавалье-Смитом у типа *Euglenozoa* (*Euglenophyta* + *Kinetoplastida*) (таблица 3). В данном случае дается ссылка на работу Бреунига с соавторами (Breunig et al., 1993). Однако на самом деле в ней сообщается лишь, что у криптобии *Dimastigella trypaniformis* в ядрах обнаружен СК. Как уже говорилось, остается неизвестным, связан он с мейозом или же неклассическим митозом. Кавалье-Смит показывает в своей таблице, что у представителей *Euglenozoa* встречается не только мейоз, но также сингамия и кариогамия. Ранее мы подробно обсудили,

прав или не прав этот исследователь, сообщая такие сведения, и показали, опираясь на многочисленные литературные источники, что для Euglenozoa пока не доказано как наличие мейоза, так и сингамии с кариогамией.

Более 20 лет назад Лоблих (Loeblich III, 1976) отметил в своей работе 10 видов из типа Dinozoa (помеченного в таблице Кавалье-Смита звездочкой), которые имеют половой процесс. 12 лет спустя Бхауд с соавторами (Bhaud et al., 1988) расширили этот список вдвое. Сейчас известно не менее 30 таких видов. Напомним, что общее количество видов в типе Dinophyta (=Dinozoa) около 2200 (Corliss, 1984). Следовательно, никакого принципиального прорыва в изучении полового процесса у этих жгутиконосцев в действительности не произошло.

За 20 лет в типе Rhizopoda, тоже отмеченном звездочкой, произошло, по мнению Кавалье-Смита, событие: Ропсторф с соавторами (Ropstorf, Hulsmann, 1992; Ropstorf et al., 1993) установили, что у одного из представителей этого типа имеется мейоз, кариогамия и сингамия. В действительности же эти исследователи, изучая тонкое строение вампиреллиды *Lateromyxa gallica*, нашли в ее ядре СК; слияние клеток и кариогамии у этого организма они не наблюдали. До сих пор неизвестно, связано или нет в данном случае появление СК с мейозом.

Зато Миньо и Райков (Mignot, Raikov, 1992) действительно показали наличие у тестацелобозе и *Arcella vulgaris*, кариогамии и мейоза (с присутствием СК). И это можно признать открытием в пределах типа Amoebozoa (=Lobosea) (также отмеченного звездочкой в таблице), не только за 20 прошедших лет, но и за все время изучения протистов, входящих в состав этого таксона.

Тип Cryptista Кавалье-Смит также отметил звездочкой, но совершенно напрасно: как уже было показано ранее, существование мейоза и полового процесса не доказано ни у одного из видов этого таксона.

Сказанного, мы считаем, вполне достаточно, чтобы понять, что с помощью своей таблицы (см. таблицу 3), Кавалье-Смит, приводя в ней множество неточных или неверных сведений, вводит читателя в заблуж-

дение. Никаких принципиальных открытий, за исключением обнаружения полового процесса у *Arcella vulgaris*, по интересующей нас проблеме не совершено. Видимо, следует добавить и то, что за 20 и более последних лет так и не был найден половой процесс у Retortamonadea, Diplomonadea (из типа Metamonada), Trichomonadea (тип Parabasalia), представителей типа Euglenozoa и т.д.

Все сказанное нами ранее можно резюмировать так: наблюдения и эксперименты, проводимые многими исследователями в течение последних 20-25 лет, не изменили принципиально давно уже выявленную протистологами ситуацию, а именно ту ситуацию, которая свидетельствует о Полифилетическом происхождении мейоза и полового процесса у протистов. И вряд ли она изменится в будущем. Хотя, безусловно, картина распределения таксонов, обладающих половым процессом, будет уточняться и, конечно же, несколько изменится. Однако, повторим, общая ситуация, которая нарисована нами на основе уже известных фактов, сохранится.

Маргулис и Саган (Margulis, Sagan, 1986) считают, что сексуальность возникла в разных таксонах эукариот независимо и параллельно не менее 12 раз. Полностью соглашаясь с тем, что половое размножение (и мейоз) возникало у разных протистов многократно и независимо, мы не будем называть определенную цифру, поскольку не исключена возможность, что даже в пределах одного и того же типа протистов оно появлялось неоднократно.

Необходимо отметить, что и в дальнейшем эволюция полового процесса шла в разных макротаксонах параллельно и в одинаковом направлении: от изогамии к гетерогамии и далее - к оогамии. Соответствующие данные в отношении водорослей и грибов приведены в таблице 5. На примере 6 классов типа Chlorophyta мы показываем, что и в этих таксонах формирование гетерогамии и оогамии происходило независимо и параллельно. Во всех приведенных в этой таблице случаях у протистов осуществляется сложный процесс превращения морфологически равных сексуальных партнеров в разнокачественные (мужские и жен-

Таблица 5. Распространение изогамии, гетерогамии и оогамии среди грибов и водорослей, обладающих половым процессом (по: Горленко, 1976; Голлербах, 1977; Виноградова, 1980а, 1980б; Саут, Уиттик, 1990).

Таксон	Изогамия	Анизогамия	Оогамия
Phylum 1. Dinophyta	+	+	-
Phylum 2. Rhodophyta	-	-	+
Phylum 3. Chlorophyta	+	+	+
Class 1. Volvocidophyceae	+	+	+
Class 2. Protococcophyceae	+	+	+
Class 3. Ulotrichophyceae	+	+	+
Class 4. Conjugatophyceae	+	+	-
Class 5. Siphonophyceae	+	+	-
Class 6. Charophyceae	-	-	+
Phylum 4. Oomycetes	+	+	-
Phylum 5. Chrysophyta	+	+	+
Phylum 6. Xanthophyta	-	+	+
Phylum 7. Primmnesiophyta	+	-	-
Phylum 8. Bacillariophyta	+	-	+
Phylum 9. Pheophyta	+	+	+
Phylum 10. Chytridiomycota	+	+	+
Phylum 11. Zygomycota	+	+	+
Phylum 12. Trichomycota	+	-	-
Phylum 13. Ascomycota	+	+	+
Phylum 14. Basidiomycota	+	+	-

кие) гаметы, которые различаются на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях, а также по своему поведению. Такой процесс эволюционной трансформации не менее прост (а может быть, и более сложен), чем эволюционная трансформация митоза в мейоз.

Ранее в нашей работе уже было показано, что независимо и параллельно, т.е. сходным образом, в разных таксонах может возникать Многоядерность протистов, повышение ploидности их ядер, способность к конъюгации хромосом и кроссинговеру, а также к деплоиплоидизации и гаплоидизации этих эукариот. Накапливающиеся в биологии факты все отчетливее показывают, что существует направленность эволюционного процесса (Huxley, 1957, 1963; Северцов, 1990), причем параллельно и независимо сходные признаки возникают как у близкородственных, так и филогенетически весьма далеких друг от друга организмов. Морфологические параллелизмы широко распространены на молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом и органном уровнях у протистов, высших растений и многоклеточных животных и служат предметом оживленного обсуждения среди исследователей (Шмальгаузен, 1969; Гиляров, 1970а, 1970б; Мейен, 1975; Воробьева, 1980; Любищев, 1982; Заварзин, 1986; Хрущев, Харазова, 1986; Вавилов, 1987; Серавин, 1987; Татаринов, 1987; Северцов, 1990; и др.). Исследователи, занимающиеся изучением этих явлений, небезуспешно доказывают, что к их возникновению имеет отношение естественный отбор (Татаринов, 1987; Северцов, 1990), однако и они не могут полностью затушевать тот факт, что независимое появление сходных структур и процессов у разных видов определяются также какими-то внутренними факторами. Так, Татаринов (1987), обсуждая вопрос о различии параллелизмов и конвергенции, подчеркивает, что в параллельной эволюции внутренняя организация меняющихся сходным образом организмов имеет большее значение, чем влияние среды, которое несомненно при конвергенциях. Некоторые высказывания Северцова (1990) можно понять так: при параллелизмах степень сходства может оказаться выше, чем степень родства. Все это показывает, что результат морфологической эволюции сильно зависит не только от внешних обстоятельств (например, естественного отбора), но и от внутренних причин.

Как известно, любые живые существа (и клетки) представляют собой иерархические системы взаимосвязанных (но относительно независи-

мых) морфо-функциональных блоков. По Уголеву (1982а, 1982б, 1985), эти блоки на одном уровне живой системы являются молекулами, на другом - группами молекул, на третьем - надмолекулярными структурами и т.д. Органеллы и ядро - особо крупные блоки клетки (или протиста). По мнению исследователя, подкрепляемому многими фактами, в процессе эволюции клетки происходит комбинация, рекомбинация и транспозиция простых блоков, что приводит к формированию более сложных. Естественно, что клетки (организмы вообще), имеющие гомологичные простые блоки, в процессе эволюции могут путем такой комбинаторики (на уровне генома) создавать независимо одинаковые сложные блоки (хотя бы под прессом естественного отбора).

Фолсом (1982) полагает, что все биологические системы используют одинаковые пути метаболизма и одинаковые молекулы и не потому только, что происходят от одной исходной популяции первичных существ. Дело в том, что во Вселенной существует порядок, и у разных организмов (и клеток) независимо возникают сходные пути метаболизма. При этом используются только пригодные молекулы.

Современная биология все больше и больше внимания уделяет внутренним факторам (как генетическим, так и эпигенетическим), ведущим к параллельной эволюции живых систем. Благодаря молекулярной биологии в геноме самых различных существ открыта способность некоторых генов перемещаться; такие перемещения могут приводить к направленным наследственным адаптациям организмов и клеток (Хесин, 1984).

Появились работы, которые посвящены изучению так называемых адаптивных мутаций у эубактерий. В них показано, что в условиях действующего естественного отбора в микроорганизмах могут возникать полезные, т.е. направленные мутации генов (Harris et al., 1994; Thaler, 1994).

Одной из особенностей эукариот является наличие в их геноме многочисленных повторов, образующих так называемые мультигенные семейства. Эволюция генов в них происходит особым образом. Ратнер с соавторами (1985) сообщают в связи с этим: "Мультигенные семейства

(МС) эукариотических геномов Эволюционируют по особым механизмам и стохастическим принципам, главным итогом которых является согласованная (параллельная) эволюция" (с.246). "Иногда даже возникает впечатление номогенетичности таких вариантов эволюции..." (Ратнер и др., 1985, с.202).

В последнее время на основе компьютерного моделирования исследованы некоторые аспекты морфологической эволюции организмов. В результате показана большая роль самоорганизации живых систем в прогрессивной и адаптивной эволюции. Обобщая полученные данные, Кауфман (1991) пишет следующее: "На основании математических моделей биологических систем, проявляющих самоорганизацию, уже можно делать предсказания, которые согласуются с наблюдаемыми свойствами организмов. По-видимому, мы подходим к пониманию эволюции как органического взаимодействия между отбором и самоорганизацией" (с.58).

В течение многих лет Меклер и Идлис (1993) разрабатывают концепцию общего стереохимического кода, которая объясняет самоорганизацию белковых макромолекул, клеток и многоклеточных организмов. Практическая проверка многими научными комиссиями предсказаний, которые делает эта концепция, подтвердили ее правильность (Кнорре, Мокульский, 1993; Замятин, 1993).

Можно уверенно сказать, что самоорганизация играет большую роль на всех структурных уровнях живых систем - от молекулярного до организменного, клеточного, органного и организменного.

Современные представления теоретической биологии о самоорганизации живых систем, о способности простых структурных блоков объединяться, комбинироваться и перекомбинироваться друг с другом, образуя более сложные морфо-функциональные системы, служат хорошей базой для понимания того, как классический тип митоза модифицируется в неклассические его типы и далее трансформируется в классический мейоз. Они же хорошо объясняют, почему все эти эволюционные превращения могут происходить в разных таксонах эукариот независимо и параллельно.

ГЛАВА 4. ОБОБЩЕННАЯ ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛОВОГО ПРОЦЕССА

Как уже говорилось ранее, классический половой процесс состоит из трех главных этапов: мейоза, гаметогамии и кариогамии. Для старых авторов, пытавшихся объяснить возникновение сексуальности у протистов, главным было выявить, как возникает слияние особей, ибо казалось, что два разных ядра, появившиеся в одной цитоплазме, рано или поздно сольются друг с другом, а мейозу тогда еще не придавали серьезного значения.

Румблер (Rhumbler, 1898), наблюдавший агамные слияния особей у некоторых раковинных ризопод, считал, что соматогамия (правда, этот автор употреблял другие термины - плазмогамия и пластогамия) - первый шаг на пути формирования полового процесса. Несколько ранее Ру (Roux, 1894) установил, что изолированные клетки лягушки (*Rana fused*) и тритона (*Triton apolestris*) в искусственной среде двигаются навстречу друг другу и, в конечном итоге, контактируя между собой, образуют единый пласт. Взаимное привлечение клеток, ведущее к образованию единого агрегата, этот исследователь назвал цитотропизмом, (В настоящее время употребляется более точный термин - цитотаксис). Румблер сообщает, что особи *Amoeba verrucosa* обладают подобной же способностью и, сползаясь, образуют плотные агрегаты, состоящие из нескольких десятков особей. По его мнению, некоторые амебы в таких условиях могут сливаться друг с другом; это и привело в процессе эволюции к возникновению полового процесса.

Однако взгляды Румблера не получили поддержки со стороны других исследователей. Вот что пишет по этому поводу Шимкевич (1923): "Румблер (1898) думает, что плазмогамия, как и образование плазмодиев, есть первый шаг к возникновению конъюгации, сопровождающейся в своей типичной форме кариогамией. Однако другие думают, что оба эти процесса стоят в связи с питанием и не имеют никакого отношения к половому акту" (с. 111). В главе 1 мы неоднократно подчеркивали, что во мно-

гих случаях агамные слияния протистов явно связаны с их "коллективным питанием". При таких слияниях иногда наблюдается и кариогамия. Можно думать, что в процессе эволюции это могло привести к возникновению диплоидии у таких протистов, а через агамный плоидный цикл и к формированию мейоза. Нам кажется, что предположение Румблера о том, что агамные слияния протистов - первый шаг на пути к половому процессу, является правильным.

Другая гипотеза, призванная объяснить возникновение у эукариот кариогамии и полового процесса была предложена Данжером (Dangereard, 1901; см. также: Wenrich, 1954). По мнению этого исследователя, появление сексуальности у протистов связано с каннибализмом. В условиях голодания простейшие, считает он, начинают питаться особями своего вида. При этом ядро заглоченной жертвы переваривается не всегда и может сохраняться в цитоплазме "хищника". Кариогамия, сначала случайная, в процессе эволюции становится закономерной, а заглывание сменяется слиянием особей и становится гаметогамией. Как мы видим, если Румблер считал началом формирования сексуальности агамные слияния протистов, то по Данжеру, первым этапом ее становится кариогамия.

Взгляды Данжера принято называть, "гипотезой голода" (Wenrich, 1954; Алексеев, 1980). Из современных исследователей ее придерживаются Маргулис и Саган (Margulis, Sagan, 1986). К настоящему времени каннибализм достаточно хорошо изучен у ряда видов инфузорий и амебидных организмов (Lapage, 1922; Gelei, 1925; Dawson, 1929; Weyer, 1930; Giese, 1938; Giese, Alden, 1938; Hirshfield, Pecora, 1955; Tulchin, Hirshfield, 1960, 1962; Padmavathi, 1961; Tartar, 1961; Devei, 1964; Афонькин, Гудков, 1989).

Уже Гелеи (Gelei, 1925) в опытах на *Stentor coeruleus* экспериментально доказал, что голод не является причиной каннибализма. Это позднее было подтверждено и другими исследователями (Tartar, 1961; Devei, 1964; Афонькин, Гудков, 1989). У *Blepharisma nudulans* ядра заглоченных особей того же вида перевариваются за 3-6 часов, хотя полная утилизация

жертв осуществляется за 12 часов. В случае инфузории *Frontonia leucas* у заглоченного "собрата" прежде всего переваривается цитоплазма; на это уходит 4 часа; ядра пока выглядят на светооптическом уровне интактными. Через 15-16 часов утилизируются микронуклеусы, а полное переваривание жертвы завершается лишь через 24 часа.

Из согласованного результата целого ряда работ выпадает только статья Вайнера (Weyer, 1930). По данным этого автора, в отличие от *Blepharisma*, *Stylonychia*, *Stentor* и *Frontonia*, у инфузории *Gastrostyla steini* при каннибалистическом питании переваривается только цитоплазма заглоченной особи, тогда как макронуклеусы и микронуклеусы жертвы сохраняются. Они каким-то образом инкорпорируются в ядерный аппарат каннибала, изменяя его генотип, что сказывается на потомках этого хищника. К сожалению, данная работа никем не была перепроверена. Однако учитывая методический уровень, на котором были проведены Вайнером основные исследования ядерных аппаратов каннибалов и их жертв, можно уверенно говорить, что автор не сумел убедительно доказать сохранение ядер от заглоченной особи и их слияние с ядрами хищника.

Проанализировав многие работы, посвященные изучению каннибализма у протистов, Афонькин и Гудков (1989) убедительно показали, что в большинстве случаев его возникновение можно рассматривать как результат нарушения клеточных механизмов распознавания особей своего вида, в результате чего они воспринимаются и утилизируются как обычные пищевые объекты.

Кливленд (Clevelend, 1947, 1951), опираясь на свои обширные исследования жизненных циклов симбиотических жгутиконосцев, в первую очередь гипермастигид и оксимонад, выдвинул свою гипотезу происхождения полового процесса. У некоторых видов рода *Holomastigotoides* путем эндомитоза возникает диплоидность и даже полипloidность. У некоторых *Saccinobaculus* и *Urinympha* отсутствует гаметогенез, однако мейоз осуществляется. Благодаря эндомитотической дупликации, гаплоидное ядро жгутиконосцев становится диплоидным и остается тако-

вым в течение 10 дней, после чего происходит мейоз и осуществляется редукция до гаплоидного состояния. У ряда *Barbulanympha*, а иногда и у *Saccinobaculus* наблюдается следующий эволюционный шаг - ядро делится, а цитотомия отсутствует. Два гаплоидных ядра сливаются, число хромосом удваивается. Затем следует два деления мейоза, сопровождаемые цитотомией. Так возникает половой процесс в форме автогамии. У видов рода *Trichonympha* (и некоторых других гипермастигид) после деления ядра происходит деление клетки, так что образуются две гаметы, которые затем могут сливаться с другими гаметами.

Таким образом, по Кливленду (Clevelend, 1947, 1951, 1956), имеются следующие этапы формирования полного полового процесса. Его появлению предшествует эндомитотическая диплоидизация ядер и возникновение механизма Митотической гаплоидизации таких диплоидов. Затем возникает мейоз, сопровождаемый автогамией (гаметы не образуются). Позднее формируется гаплоидный гаметогенез и мейоз после оплодотворения (зиготическая редукция). Заключительный этап прогрессивной эволюции полового процесса - образование разнородных (мужских и женских) гамет и появление у протистов вторичных половых признаков.

В очень краткой форме Кливленд (Clevelend, 1947) суммировал свои данные так: "Evolution of meiosis has been directed: Holomastigotoides, haploidy to diploidy; Barbulanympha, diploidy to haploidy and vice versa; Saccinobaculus, fusion of nuclei; Trichonympha, cytoplasmic division producing gametes. In each stage after the first one additional step forward is taken" (с.289). Исследователь (Clevelend, 1951) подчеркивает, что мейоз возник раньше, чем гаметогенез (и половой процесс вообще).

Кливленд полагал, что его гипотеза может быть распространена и на других эукариот. Однако Райков (1975, 1978; Raikov, 1982) полагает, что если теория этого исследователя и верна, то только для тех жгутиконосцев (Охумонатеа и Гипермастигида), которых Кливленд изучал. Она не применима ко всем остальным протистам. Приведем аргументацию Райкова (1978), который пишет о гипермастигидах следующее: "Тщатель-

ные исследования Кливленда показали, что мейоз у перечисленных выше жгутиконосцев заметно отличается от классической схемы. Прежде всего обращает на себя внимание сравнительно поздняя конъюгация гомологов в мейотической профазе... Например, у *Trichonympha* (Clevelend, 1949b) микроскопически видимая редупликация хромосом наступает еще до спаривания гомологов. Поздняя конъюгация гомологов, по-видимому, исключает возможность типичного кроссинговера, так как в мейотической профазе нет стадии сильно деспирализованных четырехнитчатых бивалентов. Вторая особенность мейоза у *Hypertmastigida* касается способа образования хиазм. Рассмотрим предварительно две основные гипотезы кроссинговера и хиазмообразования у эукариот (см. обзоры: Swanson, 1960; Кушев, 1975). Согласно первой, "классической", гипотезе (Sax, 1932) хиазмы возникают раньше, чем имеет место кроссинговер. Кроссинговер происходит довольно поздно (в диплотене); образование хиазм является причиной кроссинговера, но не всякая хиазма ведет к кроссинговеру. Согласно второй гипотезе - гипотезе хиазмотипии Янссена-Дарлингтона (Darlington, 1937), кроссинговер предшествует образованию хиазм и происходит в зиготене-пахитене, причем образование хиазм является следствием кроссинговера. В настоящее время гипотеза хиазмотипии в применении к высшим эукариотам общепризнана, а гипотеза Сакса практически оставлена. Однако исследования Кливленда (Clevelend, 1954) на *Barbulanympha* показали, что у гипермастигид хиазм все-таки идет в соответствии с гипотезой Сакса" (с. 142-143).

Учитывая своеобразие мейоза у представителей *Hypertmastigidea*, было высказано предположение (Maguire, 1986, 1992), что у этих жгутиконосцев он, вероятно, имеет лишь поверхностное сходство с мейозом. Так или иначе, имеющиеся данные позволяют утверждать, что половой процесс появился у *Hypertmastigidea* независимо от всех остальных эукариот. Следовательно, гипотеза Кливленда имеет ограниченное значение. Кроме того, она не объясняет, как и почему возникла гаметогамия (сингамия).

Рассмотрим далее, как представляет происхождение сексуальности Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978). Для этого воспользуемся прямым цитированием нужного участка текста из русского перевода его книги (Мэйнард Смит, 1981): "Принимая в качестве исходной популяцию гаплоидных одноклеточных организмов, можно представить себе следующую последовательность основных этапов эволюционного процесса и действующих на них факторов отбора. На первой стадии гаплоидные клетки, попарно сливаясь, образуют гетерокариотические клетки с двумя гаплоидными ядрами, происходящими от разных родительских клеток. Селективное преимущество такого слияния может быть аналогичным преимуществам, известным под названием "гибридной силы"; в частности, в результате комплементации может компенсироваться ущерб, причиняемый вредными генами. Как и при рекомбинации, первая стадия процесса должна не создавать нечто новое, а компенсировать возможный ущерб.

Для того, чтобы из гетерокариотической клетки возникла диплоидная, требуется лишь чтобы в митозе использовалось одно веретено для обоих ядер. Такой механизм обладает явным преимуществом, поскольку в каждую клетку заведомо попадает по одному набору от каждого из двух ядер родительской клетки, и при этом сохраняется преимущество, связанное с "гибридной силой". Если же при делении используются два веретена, то всегда существует опасность, что в результате митоза возникнут две диплоидные "гомозиготные" клетки.

Итак, пока все ясно. Однако почему же после того, как возникли успешно делящиеся диплоидные клетки, наблюдается слияние гомологичных хромосом, образование хиазм, редукционное деление и сингамия? Можно представить себе, за счет чего возникает селективное преимущество образования пар гомологичных хромосом на стадии четырех хроматид, сопровождающееся образованием хиазм (соответствующие гены уже должны существовать) между несестринскими хроматидами. Следствием такого "соматического кроссинговера" будет возникновение новых генетических вариантов в рамках клона. Однако соматический

кроссинговер создает новые генетические варианты за счет генетической гомозиготности. На этом этапе последнее редукционное деление, сопровождающееся сингамией, может быть выгодно, поскольку оно снова восстанавливает утраченную генетическую гетерозиготность...

Я ни в коей мере не собираюсь настаивать на таком объяснении происхождения полового размножения. Не говоря уже о других недостатках, оно представляет собой замкнутый круг: сначала генетическая изменчивость приносится в жертву гибридной силе; затем генетическая изменчивость предполагается предпочтительнее гибридной силы; и, наконец, в результате редукционного деления и возникновения сингамии снова обретается гибридная сила. Такая гипотеза противоречит также ортодоксальной точке зрения, согласно которой у размножавшихся половым путем примитивных эукариот основная часть жизненного цикла приходилась на гаплоидную фазу. Однако она может по меньшей мере стимулировать появление других, более совершенных гипотез" (с. 19-21).

Мэйнард Смит не скрывает, что его гипотеза является чисто спекулятивной, но в отличие от Кливленда, он пытается представить, как возникла сексуальность в результате агамных слияний клеток (протистов), ведущих к появлению гетерокарионов в общей цитоплазме. Он, фактически, призывает исследователей идти по этому пути, совершенствуя его представления и не придерживаясь гипотезы предварительной эндополиплоидизации ядра.

Кондратов (Kondrashov, 1994) в своей статье "The asexual ploidy cycle and the origin of sex" делает попытку создать более общую гипотезу происхождения полового процесса. Поскольку у целого ряда агамных протистов из разных макротаксонов эукариот после увеличения пloidности (все равно - в результате эндомитозов или за счет кариогамии), некоторое время спустя происходит митотическая редукция числа хромосом, это ведет к возникновению закономерно повторяющегося гапло-диплоидного (или гапло-полиплоидного) цикла. С помощью математических расчетов исследователь показал, что редукция пloidности, осуществля-

емая в таком цикле, ведет к освобождению протистов от груза вредных мутаций, так что она полезна даже в отсутствии генетической рекомбинации (кроссинговера). Правда, ради истины, здесь следует отметить, что впервые такое значение гаплоидизации в жизненном цикле живых систем предположил Кроу (Crow, 1988). Он полагает, что многоклеточные организмы потому периодически возвращаются к одноклеточному состоянию, чтобы избежать накопления мутаций в их клетках.

Кондрашов (Kondrashov, 1994), опираясь на собранные им факты, пришел к выводу, что "плоидный цикл у предковых форм, вероятно, облегчил возникновение пола, обеспечив их предшествующим механизмом регулярной редукции" (с. 215). Иными словами, по его мнению, агамный плоидный цикл предшествовал появлению полового размножения, благодаря мутациям и отбору накапливая генетические механизмы, необходимые для формирования и регуляции настоящей сексуальности у протистов. Впрочем, заканчивает он свою работу примерно такими словами: дальнейшие исследования плоидных циклов у одноклеточных эукариот прольют больше света на происхождение пола. Действительно, Кондрашов в своей статье не осветил ряд вопросов, связанных с проблемой возникновения сексуальности у протистов, в том числе такой принципиально важный - однократно или многократно в процессе их эволюции происходило формирование полового процесса. Может быть, именно по этой причине он избежал рассмотрение своеобразного асексуального плоидного цикла (парасексуального цикла) у оомицетов и высших грибов, т.е. выяснения пути формирования пола у этих протистов. В конечном итоге предлагаемая Кондрашовым концепция оказалась и неполной, и незавершенной. Впрочем, как показывает приведенная нами последняя фраза из его статьи, автор сам хорошо сознает это. Однако несомненно, что концепция агамного плоидного цикла весьма продуктивна и полезна для понимания путей, приводящих к формированию полового процесса.

Теперь следует рассмотреть гипотезу возникновения сексуальности у эукариот, предложенную Кавалье-Смитом (Cavalier-Smith, 1995), кото-

рую он изложил в статье под названием "Cell cycles, diplokaryosis and archezoan origin of sex". Этот исследователь полагает, что впервые мейоз и полный половой процесс появились в процессе эволюции у микроспоридий. Кавалье-Смит напоминает, что у метамонад класса Diplozoa и у многих Microsporidia в каждой клетке имеется по два гаплоидных ядра, которые тесно связаны морфологически в единый дикарион, и считает его уникальным, встречающимся только у представителей царства Archezoa. Microsporidia, по мнению исследователя, унаследовали диплокарион от более древних (как он считает) метамонад. Одноядерность у других протистов возникла вторично. Оба ядра в диплокарионе в результате эндомитозов могли становиться диплоидными (или полиплоидными). В процессе эволюции возникал диплоидно-гаплоидный цикл, на основе которого формировался мейоз. Позднее появилась кариогамия благодаря слиянию ядер, входящих в состав диплокариона. Проблемы сингамии, которая формируется в процессе эволюции позднее кариогамии, не существует, ибо когда прокариоты лишались поверхностной оболочки, сливаться клеткам становилось легко и просто (Cavalier-Smith, 1975, 1987b). Как можно видеть, Кавалье-Смит комбинирует взгляды Кливленда (Cleveland, 1947, 1956) и Кондрашова (Kondrashov, 1994), но практически не опираясь на факты, касающиеся полового цикла и эволюции микроспоридий. Следует также отметить, что, по мнению этого исследователя, мейоз возник в процессе эволюции одиножды, т.е. он монофилетичен, тогда как половой процесс, связанный с кариогамией, формировался на основе мейоза неоднократно и в разных группах независимо.

Мы будем анализировать основные положения гипотезы Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995) не в той последовательности, в которой они изложены в его работе и, соответственно, в предыдущем абзаце. Прежде всего рассмотрим вопрос о происхождении соматогамии как предтечи сингамии. К частичному и реже полному слиянию при определенных условиях способны уже прокариотные организмы. Так, при обмене плазмидами или частями нуклеоидов между особями зубактерий образуется

цитоплазматический мостик (Громов, 1985). В опытах на *Escherichia coli* и *Pseudomonas putida* было установлено, что при действии невысоких концентраций катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} и Ba^{2+} происходит агрегация бактерий, а затем у них наблюдается (правда, с невысокой частотой - 10^{-2} - 10^{-3}) сначала образование мостиков между рядом лежащими клетками, а затем их частичное или полное слияние (Тараховский и др., 1986). И это у двух зубактерий, обладающих мощной оболочкой! Тараховский с соавторами (1986) пишут: "Наблюдаемые образования межклеточных контактов и слияние клеток в процессе индукции катионзависимой компетентности бактерий может в действительности представлять более общее биологическое явление" (с. 1476). С таким мнением следует согласиться.

Хорошо известно, что зубактерии микоплазмы (класс Mollicutes) лишены оболочки, их тело покрывает лишь поверхностная мембрана, однако никаких сведений о возможном слиянии этих организмов не имеется (Борхсениус, Чернова, 1989). Так что дело вовсе не в наличии толстой бактериальной оболочки.

Рассмотрим далее, что способствует и препятствует агамным слияниям протистов друг с другом и с изолированными фрагментами собственного тела. По последнему вопросу имеются многочленные данные, в частности, старых авторов, которые проводили тщательнейшие наблюдения за движением и поведением различных амебидных протистов. Было обнаружено, что во многих случаях (например, у ризопод *Orbitolites*, *Amphistegnia*, *Heliophys*, *Difflugia*) фрагменты псевдоподий, по тем или иным причинам случайно отделившиеся от материнского организма, могут обратно сливаться с ним, а иногда и с другими особями того же вида, находящимися поблизости (Verworm, 1892; Jensen, 1896, 1901; Генкель, Симановский, 1913; Kepner, Reynolds, 1923);

Подобного рода наблюдения послужили основанием для экспериментального исследования слияния протистов с искусственно отделенными от них участками тела, а позднее - и для изучения слияния целых особей. Так, Ферворн (Verworm, 1892; Ферворн, 1897) отрезал у *Orbitolites*

большие участки ретикулоподий и установил, что такие безъядерные фрагменты длительное время сохраняют подвижность. При контакте друг с другом они могут сливаться, даже если были изолированы от разных особей. Однако рано или поздно их движение прекращается, клеточные фрагменты округляются и теряют способность объединяться друг с другом. Тем не менее даже спустя несколько дней эти шарообразные фрагменты еще могут сливаться с ретикулоподиями интактной особи *Orbitolites*.

Иенсен (Jensen, 1896, 1901) в своих экспериментах с *Orbitolites* и *Amphistegnia* подтвердил данные Ферворна о том, что изолированные участки псевдоподий фораминифер способны сливаться с материнским организмом или другой особью того же вида. Однако он отмечает, что это происходит только до тех пор, пока изолированный фрагмент сохраняет способность к движению. Кроме того, Иенсен показал, что слияние этих протистов с изолированными участками ретикулоподий другого вида не происходит.

Более подробные эксперименты подобного рода были выполнены Кепнером и Рейнольдсом (Кернер, Reynolds, 1923) на 5 видах лобозных раковинных амёб рода *Diffugia*: *D. acuminata*, *D. corona*, *D. pyriformis*, *D. spiralis* и *D. vulgaris*. У всех этих организмов отрезанный участок псевдоподии оказывается способным сливаться с материнской особью. Это происходит только до тех пор, пока изолированный фрагмент сохраняет способность к самостоятельной двигательной активности. Авторы специально отмечают, что слияние изолята с особями того же вида, но другого штамма происходит далеко не всегда.

Как установил Рейнольдс (Reynolds, 1924), раковинная лобозная амёба *Arcella polypora* обычно легко сливается с отрезанным кусочком своего тела. Возможно слияние такого фрагмента и с другими особями того же клона. Однако с представителями других клонов, даже при плотном контакте амёбы с фрагментом, их слияния не происходит.

Когда две линии *A. polypora* одного клона содержатся в одинаковых условиях, то они могут взаимно сливаться с фрагментами друг друга

даже после 22 дней раздельного культивирования. Однако этого не наблюдается, если эти линии культивируются в разных условиях. Способность к перекрестному слиянию в этом случае утрачивается через 6-16 дней. Тем не менее эту способность легко восстановить, причем двумя способами: помещением арцелл в одинаковые условия культивирования или произведя взаимный обмен порциями культуральной жидкости.

Как показали исследования Шваба и Шваб-Стея (Schwab, Schwab-Stey, 1980), при контакте ретикулоподий двух интактных особей фораминиферы *Muxotheca arenilega*, никакого их слияния не происходит. Однако если простейших освободить от раковинки механическим путем (надавливая тонкой стеклянной иглой), "голые" протопласты способны выпускать ретикулоподии, которые, входя в контакт друг с другом, образуют между собой цитоплазматические мостики, а спустя некоторое время происходит полное объединение организмов. Иногда таким способом последовательно сливаются воедино несколько особей. Полное объединение двух миксотек можно получить, одновременно надавливая на их раковинки так, чтобы из них навстречу друг другу выдавливались значительные участки цитоплазмы. В этом случае объединенный организм, образующийся в результате слияния клеток, несет на себе две раковинки. Используя механические методы воздействия, Шваб и Шваб-Стей (Schwab, Schwab-Stey, 1980) также осуществили попарное слияние особей ряда других однокамерных фораминифер: *Allogromia laticollaris*, *A. laticollaris* линия GF и *Boderia albicollaris*.

По всей видимости, естественным барьером для слияния протистов служат свойства и состояние плазмалеммы. Очевидно, в норме поверхностная мембрана одних видов может быть компетентной (способной) к слияниям и некомпетентной в этом отношении у других. К настоящему времени разработано много методик преодоления такой некомпетентности, при этом используются различные физические (механические, электрические, температурные) воздействия и химические способы или их комбинации (Попов, 1977; Ringertz, 1979; Рингерц, Сэвидж, 1979; Klebe, Mancuso, 1981; Черномордик, 1984; Zimmermann, Stopper, 1987;

Glassy, 1988; и многие другие), с помощью которых удается осуществить слияние практически любых клеток, сколь угодно неродственных. Так, например, получено объединение бактериальных протопластов с цитоплазмой клеток позвоночных (Rassoulzadegan et al., 1982).

Как показали опыты Кепнера и Рейнольдса (Kepner, Reynolds, 1923), а также Рейнольдса (Reynolds, 1924), о которых уже говорилось выше, раковинные амёбы объединяются с изолированными фрагментами тела только в пределах определенного штамма простейших, да еще при условии, что все организмы культивировались в сходных условиях. Это позволяет утверждать, что у этих амёб в плазмалемме имеются специфические рецепторы узнавания "своей" клетки. Только "включение" таких рецепторов запускает механизмы, делающие поверхностные мембраны взаимодействующих протистов (или протиста и его изолированного фрагмента тела) способными (компетентными) к слиянию.

Очевидно также, что у клеток (протистов) должна существовать система блокировки, которая связана с химическим ингибитором рецепторов узнавания. Моделью, обладающей такой бинарной системой, может служить *Dictyostelium discoideum*. Когда в культуре этого простейшего у амёбозидов возникает компетентность поверхностных мембран к слиянию и действительно начинается массовое их объединение, в среду выделяется химический аутоингибитор, который препятствует образованию (в результате объединения многих клеток) гигантских плазмодиообразных особей, возникающих при его отсутствии (O'Day et al., 1981).

В пользу существования такой бинарной системы говорят также следующие факты и соображения. Как известно, имеются некоторые типы соматических клеток, обладающие естественной способностью к слиянию друг с другом *in vivo* и *in vitro*. Поэтому логично предположить, что в данном случае с помощью различного рода воздействий можно добиться блокировки компетентности поверхностной мембраны, подобно тому, как в экспериментах на других типах клеток удается преодолеть их естественную некомпетентность. Действительно, такие факты имеются. Так, например, под влиянием некоторых веществ (ряд которых явля-

ется антагонистами Ca^{2+}) полностью подавляется способность моноцитов к слиянию *in vivo* и *in vitro* (Papadimitriou, Sforcina, 1975). Индуцированная блокировка естественной компетентности плазмалеммы миобластов достигается применением ингибитора кальмодулина (Bar-Sagi, Prives, 1983) и других химических агентов (Nameroff, Trotter, 1972; Olden et al., 1981). Сенешал с соавторами (Seneschal et al., 1984) на основании своих экспериментальных данных приходят к выводу о рецепторной природе компетентности поверхностной мембраны миобластов.

Таким образом, имеющиеся факты свидетельствуют в пользу того, что у протистов (и клеток вообще) существует бинарная система регуляции компетентности поверхностной мембраны к слиянию. В процессе эволюции способность некоторых протистов к периодическим агамным слияниям типа псевдокопуляции и плазмодизации становится обязательным явлением в жизненном цикле организмов (см. главу 1). У таких видов формируются временные или постоянные гетерокарионы, а в ряде случаев возникает диплоидность вследствие спонтанной кариогамии. Все это в процессе эволюции могло привести к появлению сначала агамного плоидного цикла, а позднее, на его основе, мейоза и полного полового процесса. В таком случае необходимость в эндомитозе и диплокариозе отпадает.

Конечно, для того, чтобы окончательно доказать существование такого пути возникновения полового процесса, требуются дальнейшие исследования. Как можно видеть, он близок к тому, который предполагал еще Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978). Правда, этот автор в своей работе даже не упоминает об агамных слияниях протистов, и в этом нет ничего удивительного: о них почему-то забыло большинство современных биологов. Рассматриваемая нами гипотеза возможного пути формирования сексуальности не совпадает с гипотезами Кливленда (Cleveland, 1947, 1951) и Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995), поскольку она не требует эндомитотического происхождения диплоидии протистов и опирается на предположение, что эволюционно сингамия (первоначально соматогамия) и кариогамия предшествовали мейозу. Однако, как уже

было показано в главе 3, половой процесс возникал в разных типах эукариот независимо и параллельно, поэтому, несомненно, он мог формироваться несколькими разными путями.

Продолжим анализ гипотезы Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995). Для этого рассмотрим жизненные циклы некоторых видов микроспоридий, чтобы выяснить, действительно ли в происхождении у них мейоза сыграл свою роль эндомитоз.

Жизненный цикл *Hazardia aedis* достаточно сложный и протекает со сменой двух генераций хозяина - комара *Aedes aegypti* (Hazard et al., 1985). При первой, родительской генерации, когда личинка комара заглотит споры протиста, из них выходят одноядерные гаплоидные Спороплазмы, которые проникают в разные клетки хозяина. Здесь происходит формирование меронтов. Путем деления ядра, не сопровождаемого цитотомией, меронт дает начало плазмодиальному организму - гамонту. Тот распадается на множество одноядерных грушевидных гамет. В поздней личинке, куколке или взрослом комаре происходит попарное слияние гамет, но при этом осуществляется лишь плазмагамия, не сопровождаемая кариогамией. Два ядра, оказавшиеся в одной цитоплазме, объединяются в диплокарион. Далее следует вторая мерогония, в результате которой могут появляться не только две отдельные клетки, но и маленькие плазмодии с 4-мя диплокарионами. Из них формируются споробласты, дающие начало двуядерным спорам. Они нужны для трансвариальной передачи паразита, ибо жизненный цикл его заканчивается в организме другой особи комара. Собственно, в ооциты проникают не сами споры, а вышедшие из них одноядерные Спороплазмы. В организме новой, молодой личинки, возникшей из зараженного яйца, происходит третья мерогония. Затем наступает споруляция, которая может идти двумя путями. Первый связан с диссоциацией диплокариона на два отдельно лежащих гаплокариона. Благодаря цитокинезу образуется два одноядерных споробласта. Они многократно делятся; их продукты превращаются в споры. Подобное, например, наблюдается у микроспоридии *Culicospora magna* (Vecnel et al., 1987).

Второй способ споруляции сопряжен с кариогамией и мейозом. В этом случае у меронта осуществляется слияние двух ядер диплокариона. Образуется зигота, которую обычно называют споронтом. В споронте происходит восстановление диплокариона. В каждом ядре, входящем в его состав, начинается мейоз I, причем формируются синаптонемальные комплексы. В ходе мейоза I ядра диплокариона вновь объединяются. В результате мейоза II и дополнительного деления образовавшихся клеток возникает 8 мейоспор, которые по окончании их формирования образуют 8 одноядерных гаплоидных спор типичного строения и готовых к заражению.

Часть жизненного цикла, связанного с кариогамией и мейозом, еще раньше Хазард и Брукбэнк (Hazard, Brookbank, 1984) исследовали у микроспоридии *Amblyspora sp.*, развитие которой без смены особи хозяина протекает в личинке комара *Culex salinarius*. Диплокариотические меронты размножаются путем деления в кровяных клетках хозяина настолько сильно, что разрывают их. Освободившиеся меронты мигрируют в клетки жирового тела. Здесь у них одно из ядер диплокариона становится более плотным, чем другое. Перегородка между ядрами исчезает; исследователи считают, что происходит кариогамия. Позднее перегородка вновь восстанавливается, правда, ядра в новом диплокарионе крупнее в два раза, чем были прежде. Вскоре они диссоциируют, хотя и не расходятся далеко. В них одновременно начинается мейозоподобный процесс (так его называют авторы), который быстро проходит через стадии лептотены и зиготены, но надолго задерживается на стадии пахитены. В этот период ядра сближаются друг с другом и сливаются. Затем происходит редукционное деление, за которым следуют митотические деления, приводящие к образованию дву-, четырех- и восьмиядерных споронтов. Последние распадаются на 8 одноядерных гаплоидных споробластов, а из них формируется 8 типичных спор со стрекательным аппаратом.

На всех рассмотренных этапах жизненного цикла Хазард и Брукбэнк (Hazard, Brookbank, 1984) осуществляли микрофотометрию содержания

ДНК в ядрах микроспоридий. Выяснилось, что оба ядра в диплокарионе меронта, находящегося в кровяном тельце личинки, гаплоидны. Когда они сливаются первый раз у меронтов, проникших в клетки жирового тела, то образуют единое диплоидное ядро. После восстановления диплокариона оба его нуклеуса оказываются диплоидными. Слияние ядер во время протекания мейоза делает ядро тетраплоидным. Только восьмиядерный споронт вновь имеет гаплоидные ядра, что дает возможность сформировать одноядерные гаплоидные споры. В тех случаях, когда исследователи употребляют термин "мейоз", они берут его в кавычки. А заканчивают они свою статью такой фразой: "All things considered, we can only postulate that the process is a meiosis-like phenomenon, dramatically unlike classical meiosis" (Hazard, Brookbank, 1984, p. 10). Как мы показали выше, в более сложном жизненном цикле *Hazardia aedis* наблюдаются те же самые трансформации ядерного аппарата, что и у *Amblyspora sp.* Однако здесь во всех случаях понятие "мейоз" употребляется авторами уже без кавычек (Hazard et al., 1985).

У микроспоридий *Microsporidium sp.*, также как у *Hazardia milleri* и *Culicospora magna*, паразитирующих в личинках комара *Aedes aegypti*, гамонты локализуются в кровяных клетках, а когда выходят в гемолимфу, то сливаются попарно. Их сингамия не сопровождается кариогамией. Ядра "зиготы" сближаются и образуют диплокарион. Диплокариотические меронты превращаются в двуядерные споронты, которые проникают в жировое тело личинки. Здесь у одних форм происходит спорогенез, связанный с мейозом, который протекает точно так же, как у *Amblyspora sp.*, а у других форм споронты образуют одноядерные споры без мейоза.

Имеющиеся данные четко показывают, что мейоз и половой процесс у *Microsporidia* совершается весьма и весьма необычно, что подтверждает независимое их происхождение в пределах данного макротаксона. Несомненно, что у этих протистов прежде всего возникла сингамия, поскольку именно благодаря ей происходит формирование диплокариона, состоящего из гаплоидных ядер. Позднее появилась кариогамия, обес-

печившая возможность возникновения диплокариона с двумя диплоидными ядрами. Это создало условия для возникновения мейоза. Иными словами, вопреки мнению Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995), не эндомитоз сыграл роль в формировании мейотического процесса у микроспоридий, а кариогамия, приводящая к появлению диплоидного (или даже тетраплоидного) ядра.

Согин с соавторами (Sogin et al., 1989) построили молекулярно-филогенетическое дерево эукариот, основанное на сравнении нуклеотидных последовательностей (НП) 16-18S-подобной рРНК. В соответствии с полученными результатами, самой древней группой эукариот являются метамонады; позднее возникли микроспоридии. Подобные же данные получали и последующие исследователи (см., например: Cavalier-Smith, 1993; Keuen et al., 1993). Однако коллектив Согина (Leipe et al., 1993) при новом анализе НП 16-18S-подобной рРНК установил, что самыми древними являются *Microsporidia*, а не *Metamonada*. Подобного рода "филогенетические перевертыши" довольно обычное явление, когда родственные отношения между разными типами эукариот устанавливаются только на основании молекулярно-биологических данных (см.: Серавин, 1997). Их возникновение и существование одни авторы объясняют тем, что малая субъединица рибосомальной РНК не информативна, когда речь идет о родственных связях тех типов эукариот, которые возникли очень давно, сотни миллионов лет назад (Rodrigo et al., 1994). По мнению других авторов, построение верных филогенетических деревьев на основании сравнения НП у одной только молекулы рРНК вообще невозможно (Willmer, 1990; Halanuch, 1991; Hasegawa, Hashimoto, 1993). Но в рассматриваемом нами случае, а именно при выяснении того, какой тип возник раньше, *Microsporidia* или *Metamonada*, оказалось, что причина противоречий лежит глубже и имеет принципиальный характер. Было установлено (Vossbrinck, Woese, 1986; Vossbrinck et al., 1987), что у микроспоридий еще отсутствует 5,8S рРНК, которая характерна для всех остальных, без исключения, эукариот (в том числе и для *Metamonada*). У *Microsporidia*, как у прокариот, нуклеотидные последовательности, со-

ответствующие 5,8S рРНК, еще составляют неотъемлемую концевую часть большой субъединицы рибосомальной РНК, в данном случае 23S рРНК. Поскольку у метамонад 5,8S рРНК уже отделилась от 23S рРНК, эти протисты никак не могут быть предками микроспориций, какие бы сведения не получали разные исследователи при сравнении 16S рРНК. Кроме того, все Microsporidia - преимущественно внутриклеточные паразиты, имеющие необычайно широкий спектр хозяев: от протистов до человека. В то же время, Metamonada являются в основном паразитами кишечника насекомых, и позвоночных (Гинесинская, Добровольский, 1978; Исси, 1986; Larsson, 1986; Крылов, 1994).

По этим двум причинам (молекулярно-биологической и паразитологической) метамонад, вопреки представлениям Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1995), невозможно представить в качестве предков микроспориций. Впрочем, у нас нет также никаких оснований считать, что Metamonada произошли от Microsporidia. Более того, имеющиеся данные позволяют думать, что если даже эти два типа протистов произошли от какой-то общей предковой группы, то, несомненно, совершенно независимо⁹⁾. Следовательно, независимо же у них появились диплокариоз, мейоз и классический половой процесс (соответствующие данные, подтверждающие последнее утверждение, уже были нами приведены ранее в главе 3).

Наконец, Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1995) считает, что диплокариоз — явление уникальное и свойственно только микроспорициям и метамонадам. Однако это не совсем так. Диплокарионы есть, например, у амебы *Sappinia diploidea* (Goodfellow et al., 1974) и криптобии *Tripanoplasma borreli* (Skarlato, Lom, 1997). Таким образом, имеющиеся данные показывают, что все основные положения гипотезы происхождения полового процесса, предложенной Кавалье-Смитом, не находят подтверждения. Следовательно, и сама гипотеза неверна.

⁹⁾ Кусакин и Дроздов (1994), учитывая своеобразие строения, жизненных циклов и отсутствие 5,8S рРНК, выделяют микроспориций в особое царство эукариот - царство Microsporobiontes.

Среди Metamonada диплокарионы имеются лишь у представителей класса Diplozoa. Однако ни у одного вида из этого таксона не были обнаружены ни мейоз, ни половой процесс. Они появляются только у части видов класса Ochromonadea, но как у асексуальных представителей его, так и у форм, обладающих половым процессом, диплокариоз неизвестен. Более того, благодаря исследованиям Кливленда (Cleveland, 1947, 1951, 1956), установлено, что у оксимонад сексуальность возникает примерно так же, как у Hypermastigidea, принадлежащих, как известно, к другому типу эукариот - Parabasalia. Первым этапом следует считать появление неклассической формы митоза, с помощью которого осуществляется снижение ди- или полиплоидности ядра, возникающих в результате эндомитоза (см. главу 3). Таким образом, если в случае микроспориций мы наблюдали такую последовательность формирования полового процесса (через диплокариоз): сингамия (соматогамия) —> диплокарион —> кариогамия —> мейоз, то у оксимонад и гипермастигид совсем иную, а именно (через эндомитоз): мейоз —> кариогамия —> сингамия.

В главе 3 было показано, как, согласно Понтекорво (Pontecorvo, 1956), протекает парасексуальный процесс у высших грибов, и высказано предположение, что этот цикл является предтечей полового процесса. Если это так, то у данных протистов сначала возникла сингамия (соматогамия), затем кариогамия (через гетерокариоз, без образования диплокарионов), парамейоз и, наконец, мейоз. Современные грибы сохранили способность к осуществлению агамного плоидного цикла с использованием парамейоза. Причем этот цикл наблюдается и у тех видов, у которых периодически происходит половой процесс (Zygomycota, Ascomycota и Basidiomycota).

Уже в пределах данной главы мы предположили, что у протистов, обладающих способностью к агамным слияниям типа псевдокопуляции и плазмодизации, формирование сексуальности могло идти по такой схеме: сингамия (соматогамия) —> кариогамия —> мейоз.

Конечно, во всех случаях возникновению мейоза, несомненно, предшествовало становление агамного плоидного (обычно гапло-диплоидного) цикла (см.: Kondrashov, 1994).

Поскольку формирование полового процесса происходило у протистов многократно, возможно, будут найдены и другие пути становления его, еще пока неизвестные нам.

Объединив теоретические представления ряда исследователей (Rhumbler, 1898; Clevelend, 1947, 1951; Pontecorvo, 1956; Stack, Brown, 1969; Maynard Smith, 1978; Maguire, 1992; Kondrashov, 1994; Cavalier-Smith, 1995 и др.), в нужных случаях модифицируя их, а также добавляя свои (ранее высказанные в этой работе) соображения, мы предлагаем новую **обобщенную гипотезу происхождения полного (классического) полового процесса**. Суть ее может быть изложена в следующих положениях.

1. Полный половой процесс (и мейоз) возникал в процессе эволюции неоднократно и независимо в разных макротаксонах эукариот.
2. Основой для его формирования служил агамный плоидный (обычно гапло-диплоидный) цикл. Диплоидия (и полиплоидия) появляется у агамных гаплоидных протистов благодаря эндомитозу или в результате кариогамии ядер, оказавшихся в одной цитоплазме после слияния (соматогамии) двух или нескольких особей. Снижение плоидности первоначально осуществляется с помощью гаплоидизирующего митоза или же парамейоза. В процессе эволюции они могут трансформироваться в мейоз.
3. Первичная функция мейоза - гаплоидизация ядерного аппарата.
4. В ядрах современных агамных протистов существуют механизмы, способные осуществлять конъюгацию хромосом и кроссинговер, однако в процессе митоза они действуют с низкой частотой и обычно не взаимосвязаны. Мейоз объединяет их работу воедино, резко повышая их эффективность. Поэтому полный половой процесс осуществляет (благодаря классическому мейозу), помимо гаплоидизации, также функции репарации поврежденной ДНК и рекомбинации генов.

5. Имеющиеся факты позволяют предполагать существование четырех разных способов возникновения полового процесса.

- а) У Oxymonadea и Hypermastigidea, согласно данным Кливленда (Clevelend, 1947, 1951), в процессе эволюции прежде всего формируется мейоз, обеспечивающий гаплоидизацию ядра после эндомитотической его диплоидизации. Затем возникает кариогамия - сливаются два сестринских ядра, образовавшиеся в результате однократного мейотического деления исходного нуклеуса. Позднее всего появляется сингамия и двуступенчатый мейоз.
- б) Анализ данных по жизненному циклу Microsporidia (см.: Hazard, Brookbank, 1984; Hazard et al., 1985; Vecnel et al., 1987, 1989) дает основания предполагать, что у этих протистов сначала возникла сингамия (сперва в форме соматогамии). У двух слившихся особей в процессе эволюции произошло морфологическое объединение ядер в единый диплокарион. Затем в результате слияния ядер, входящих в его состав, появилась соматокариогамия. Возникновение мейоза (через агамный плоидный цикл) завершило формирование полного полового процесса.
- в) У высших грибов выявлен парасексуальный процесс (Pontecorvo, 1956) - аналог агамного гапло-диплоидного цикла других протистов. После соматогамии и соматокариогамии (осуществляющейся с очень низкой частотой) у этих организмов протекает растянутый во времени и пространстве гаплоидизирующий процесс, аналогичный мейозу - парамейоз. Благодаря ему в диплоидных ядрах с низкой частотой происходит конъюгация хромосом и кроссинговер. Гаплоидизация осуществляется в результате постепенной потери одного набора хромосом в серии последовательных митозов. Есть все основания полагать, что в процессе эволюции парамейоз может трансформироваться в классический мейоз.
- г) В разных таксонах жгутиконосцев и ризопод достаточно часто встречаются агамные слияния особей в форме псевдокопуляции и плазмодизации (Серавин, Гудков, 1984б; см. главу 1). Изредка у объеди-

нившихся таким образом организмов наблюдается кариогамия. Логично предположить, что у некоторых видов в подобных случаях в процессе эволюции сформировался агамный гапло-диплоидный цикл, который мог привести к возникновению мейоза и полного полового процесса.

Следует подчеркнуть, что из четырех предполагаемых путей возникновения полового процесса в трех случаях его формирование связывается с появлением у протистов агамных слияний особей. Авторы основных гипотез происхождения сексуальности, как правило, рассматривают один путь ее возникновения. Обобщенная гипотеза опирается на идею существования нескольких таких путей - в этом ее принципиальная особенность. Она нацеливает исследователей искать разные способы формирования полового процесса в разных макротаксонах протистов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ф.Е. Эволюция полового процесса и проблема происхождения многоклеточных. Журн. Общ. Биол. 1980. 41. 768-779,
- Альберте Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Роберте К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. Т. 4. М. Мир. 1987.
- Афонькин С.Ю., Гудков А.В. Каннибализм и проблема самораспознавания у простейших. Успехи Соврем. Биол. 1989. 108. 152-160.
- Блинова М.И., Абрамян Д.С., Игнатова Т.Н., Блинова Г.И. Кариологическая характеристика смешанной популяции при спонтанной гибридизации клеток китайского хомячка и мыши. Цитология. 1972. 14. 873-883.
- Богданов Ю.Ф. Синаптонемальный комплекс. Цитология. 1971. 13. 760-767.
- Богданов Ю.Ф. Ультраструктура хромосом в мейозе и синаптонемальный комплекс. В кн.: Цитология и генетика мейоза. М. Наука. 1975. 58-137.
- Богорад В.Б., Нехлюдова А.С. Краткий словарь биологических терминов. М. Госиздат. 1963.
- Борхсениус С.Н., Чернова О.А. Микоплазмы: молекулярная и клеточная биология, патогенность, диагностика. Л. 1989.
- Бродский В.А., Урываева И.В. Клеточная полиплоидия. Пролиферация и дифференцировка. М. Наука. 1981.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л. Наука. 1987.
- Вассер С.П. (Ред.). Водоросли. Справочник. Киев. Наукова Думка. 1989.
- Бахтин Ю.Б. Генетика соматических клеток. Цитология. 1964. 6. 537-552.
- Бахтин Ю.Б. Генетика соматических клеток. Л. Наука. 1974.
- Видадь Г. Древнейшие эукариотические клетки. В Мире Науки. 1984.4. 14-24.
- Виноградова К.Л. Класс Сифоновые (Siphonophyceae). В кн.: Жизнь растений. Т. 3. М. Просвещение. 1977. 297-308.

- Виноградова К.Л. Бурые водоросли. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Л. Наука. 1980а. 232-237.
- Виноградова К.Л. Красные водоросли. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Л. Наука. 1980б. 153-231.
- Воробьева Э.И. Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб. В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М. Наука. 1980. 7-28.
- Ганин А.Ф. Многоядерность и митозы в клеточных культурах млекопитающих и человека. В кн.: Докл. Моск. о-ва испытат. прир. Общая биол. 1973. Секция антропол., биофиз., геронтол. М. Изд-во МГУ. 1975. 82-84.
- Генкель А.Г., Симановский Н.А. К истории развития и биологии *Heliophrys variabilis*. Бот. Записки. 1913. 29. 131-144.
- Герасимов И.И. Некоторые замечания о функции клеточного ядра. Бюлл. Моск. Об-ва Испытат. Природы. 1890. 1. 548-554.
- Гершензон СМ. Сродство гомологичных хромосом и его значение для некоторых вопросов оплодотворения и пола. Часть П. Зоол. Журн. 1935. 14. 9-18.
- Гершензон СМ. Происхождение и эволюция пола. Природа. 1991. 1. 24-30.
- Гиляров М.С. Закономерности и направления филогенеза. Журн. Общ. Биол. 1970. 31. 179-188.
- Гиляров М.С. (Ред.). Биологический энциклопедический словарь. М. Советская энциклопедия. 1986.
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. Т.1. Паразитические простейшие и плоские черви. М. Высшая школа. 1978.
- Гоби Х. Монография семейства Vampyrellaceae. Бот. Зап. 1915. 16. 1-463.
- Голлербах М.М. (Ред.). Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники. М. Просвещение. 1977.

- Гольдфарб Д.М. Генетическая коммуникация у бактерий. Плазмиды и транспозоны и их возможная роль в эволюции генома бактерий. Журн. Всесоюзн. Хим. Об-ва Им. Д.И. Менделеева. 1980. 25. 372-382.
- Горбунова Н.П. Альгология. М. Высшая школа. 1991.
- Горленко М.В. (Ред.). Жизнь растений. Т. 2. Грибы. М. Просвещение. 1976.
- Горленко М.В. (Ред.). Курс низших растений. М. Высшая школа. 1981.
- Громов Б.В. Микроорганизмы - паразиты водорослей. Л. Изд-во Ленингр. ун-та. 1976.
- Громов Б.В. Строение бактерий. Л. Изд-во ЛГУ. 1985.
- Гудков А.В., Серавин Л.Н. Независимое возникновение основных типов агамных слияний клеток в разных группах протистов. Вестник Ленингр. ун-та. 1987. Сер. 3. 83-84.
- Дедусенко-Щеглова И.Т., Голлербах М.М. Желтозеленые водоросли - Xanthophyta. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5). М.-Л. Изд-во АН СССР. 1962.
- Догадина Т.В., Матвиенко А.М. Отдел Желто-зеленые водоросли (Xanthophyta). В кн.: Жизнь растений. Т. 3. Водоросли и лишайники. М. Просвещение. 1977. 251-258.
- Догель В.А. Общая протистология. М. Советская наука. 1951.
- Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. Общая протозология. М., Л. 1962.
- Дубинин Н.П. Общая генетика. М. Наука. 1986.
- Жинкин Л.Н. Амитоз. В кн.: Руководство по цитологии. Т. 2. М., Л. 1966. 269-274.
- Жуков Б.Ф. Ультраструктура клетки и некоторые вопросы систематики свободноживущих зоофлагеллат. Зоол. Журн. 1981. 60. 341-347.
- Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев. Рыбинск. 1993.
- Жуков Б.Ф., Мыльников А.П. Новые и редкие виды бесцветных жгутиконосцев в фауне Европейской части СССР. В кн.: Фауна и биология пресноводных организмов. Л. Наука. 1987. 70-86.

Завадский К.М. Вид и видообразование, Л. Наука. 1968.

Заварзин А.А. Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей. Л. Наука. 1986.

Заварзин А.А., Харазова А.Д., Молитвин М.Н. Биология клетки: общая цитология. СПб. Изд-во СПбГУ. 1992.

Замятин А.А. Протоколы испытаний нового кода. Природа. 1993. 5. 65-66.

Заурер Л.М. Зеленые водоросли: Сифоновые. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Л. Наука. 1980. 90-152.

Зыбина Е.В. Цитология трофобласта. Л. Наука. 1986.

Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Л. Наука. 1968.

Инге-Вечтомов С.Г. Введение в молекулярную генетику. М. Высшая школа. 1983.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. М. Высшая школа. 1989.

Исси И.В. Микроспоридии как тип паразитических простейших. В кн.: Микроспоридии. Л. Наука. 1986. 6-136.

Калкинс Г.Н. Протозоология. М. Наука. 1912.

Каменева С.В. Гибридизация активных штаммов *Penicillium chrysogenum* (Автореф. канд. дисс). М. 1962.

Карпов С.А. Система протистов. Омск. 1990.

Карпов С.А., Мыльников А.П. Биология и ультраструктура бесцветных жгутиконосцев *Arusomonadida* ord. n. Зоол. Журн. 1989. 68. 5-17.

Кауфман С.А. Антихаос и приспособление. В Мире Науки. 1991. 10.

Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых. Журн. Общ. Биол. 1998. 59. 171-191.

Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратовский ГУ. 1993.

Квитко К.В., Чемерилова В.И. Адаптивное значение полиплоидии у водорослей на примере хламидомонад. В кн.: Эволюционная генетика. Л. Из-во ЛГУ. 1982. 117-137.

Кнорре Д.Г., Мокульский М.А, Уникальная концепция. О работах Л.Б.Меклера и Р.Г.Иддис. Природа. 1993. 5. 63-65.

Константинов А.В. Цитогенетика. Минск. Высшая школа. 1971.

Крылов М.В. Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека. Т. 1. С.-Петербург. Зоол. Инст. РАН. 1994.

Крылов М.В., Мыльников А.П. Новые таксоны в типе *Sporozoa*, *Spiromonadomorpha* subcl. nov. *Spiromonadida* ord. nov. Паразитология. 1986. 20. 425-430.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Часть 1. Прологомены к построению филемы. СПб. Наука. 1994.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Часть 2. СПб. Наука. 1998.

Кушев В.В. Кроссинговер. В кн.: Цитология и генетика мейоза. М. Наука. 1975. 202-231.

Левитин М.М., Федорова И.В. Генетика фитопатогенных грибов. Л. Наука. 1972.

Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М. Наука. 1982.

Ляпунова Н.А., Богданов Ю.Ф. Физиология и биохимия мейоза. В кн.: Цитология и генетика мейоза. М. Наука. 1975. 138-201.

Масюк Н.П. Строение тела особи. В кн.: Водоросли. Справочник. Киев. Наукова Думка. 1989. 63-74.

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции. В кн.: Зоология позвоночных. (Итоги науки техники. Вып. 7). М. ВИНТИ. 1975. 66-117.

Михайловская Э.В. Клеточные взаимодействия в культуре лимфатического узла. Цитология и Генетика. 1975. 9. 201-204.

Мыльников А.П. Корешковая система жгутиконосцев церкомонадид. В кн.: Информ. бюлл. Ин-та биологии внутренних вод. Л. Наука. 1989. 52-54.

Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М. Мир. 1981.

Мюллер Э., Леффлер В. Микология. М. Мир. 1995.

Овчинникова Л.П., Суханова К.М. Содержание ДНК и гистонов в ядрах *uglena gracilis* в норме и при адаптации к экстремальным факторам среды (цитофотометрическое исследование). Цитология. 1976. 18. 482-489.

Осипов Д.В. Проблемы гетероморфизма ядер у одноклеточных организмов. Л. Наука. 1981.

Петрушевская М.Г. Радиоляриевый анализ. Л. Наука. 1986.

Пехов А.П. Генетика бактерий. М. Медицина. 1977.

Полянский Ю.И. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших. Вестник ЛГУ. 1957. 21. 45-64.

Полянский Ю.И. Некоторые генетические аспекты проблемы структуры вида и видообразования у агамно размножающихся простейших. В кн.: Кариология и генетика простейших. Л. Наука. 1976. 5-18.

Полянский Ю.И., Райков И.Б. Полимеризация и олигомеризация в эволюции простейших. Журн. Общ. Биол. 1977. 38. 325-335.

Попов А.С. Клеточная инженерия: слияние клеток животных и растений. Природа. 1977. 5. 127-128.

Попова Т.Г. Эвгленовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. М. Советская наука. 1955.

Райков И.Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л. 1978.

Ратнер В.А., Жарких А.А., Колчанов Н.А., и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск. Наука. 1985.

Рингерц Н., Сэвидж Р. Гибридные клетки. М. Мир. 1979.

Родендорф Б.Б., Расницын А.П. Историческое развитие класса насекомых. М. Наука. 1980.

Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л. Наука. 1989.

Самовар А.Г. Проблема происхождения и эволюции полового процесса у протистов. Цитология. 1990. 32. 543-566.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М. Мир. 1990.

Северцов А.С. Направленность эволюции. М. Изд-во МГУ. 1990.

Седова Т.В. Кариология водорослей. СПб. Наука. 1996.

Серавин Л.Н. О параллелизмах на субклеточном уровне живых систем. Вестник ЛГУ 1987. Сер. 3. 3-10.

Серавин Л.Н. Основной тип питания первичных организмов (протобионтов) и его дальнейшая эволюция. В кн.: Эволюционная биология. (Труды СПб Об-ва естествоиспыт. Т. 90. Вып. 1). СПб. 1995. 94-102.

Серавин Л.Н. Паразитарная (эндосимбиотическая) гипотеза происхождения инфузорий. Зоол. Ж. 1996. 75. 643-652.

Серавин Л.Н. Современные представления о месте губок в системе эукариот. Вестник СПбГУ. 1997. Сер. 3. 34-41.

Серавин Л.Н., Гудков А.В. Новый парасексуальный процесс у саркодовых - паракопуляция. В кн.: Современные проблемы протозоологии (Материалы III съезда Всесоюзного общества протозологов). 1982. Вильнюс. 1982. 327.

Серавин Л.Н., Гудков А.В. Спонтанные слияния клеток в культуре морской амебы *Hyperamoeba fallax*. Цитология. 1983. 25. 194-199.

Серавин Л.Н., Гудков А.В. Возможные формы агамных генетических взаимоотношений у протистов и пути становления полового процесса. Цитология. 1984а. 26. 1224-1236.

Серавин Л.Н., Гудков А.В. Основные типы и формы агамных слияний клеток у простейших. Цитология. 1984б. 26. 123-131.

Сидорова И.И. Класс несовершенные грибы (Fungi imperfecti), или дейтеромицеты (Deuteromycetes). В кн.: Жизнь растений. Т. 2. Грибы. М. Просвещение. 1976. 370-376.

Скарлато С.О., Малышева М.Н. Ультраструктура гигантских многоядерных клеток паразитических жгутиконосцев *Crithidia oncopelti*. Цитология. 1987. 29. 1337-1342.

Скобло И.И. Эксконъюгантные клоны *Paramecium caudatum* со многими микронуклеусами. Цитология. 1968. 10. 218-226.

Смирнов В.Г. Цитогенетика. М. Высшая школа. 1991.

Соколов И.И. О явлениях слияния клеточных ядер. Арх. Анат., Гистол., Эмбриол. 1955. 32. 54-62.

Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. Мир микробов. Т. 2. М. Мир. 1979.

Тараховский Ю.С., Сабельников А.Г., Ильяшенко Б.Н., Боровягин А.Н. Слияние клеток грамотрицательных бактерий при действии двухвалентных катионов. ДАН СССР. 1986. 287. 1474-1477.

Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М. Наука. 1987.

Терци М. Генетика и животная клетка. М. Мир. 1977.

Тимофеев Б.В. Микрофоссилии раннего докембрия. Л. Наука. 1982.

Тимофеев-Ресовский В.Н., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М. Наука. 1969.

Трошин А.С. (Ред.). Руководство по цитологии. Т. 2. М., Л. Наука. 1966.

Уголев А.М. Гипотеза о возможности и специализации функций на основе рекомбинации и транспозиции элементарных функциональных блоков. Журн. Эволюц. Биохим., Физиол. 1982а. 18. 11-26.

Уголев А.М. Некоторые общие закономерности эволюции функций на примере эволюции пищеварения. В кн.: Развитие научного наследия академика Л.А.Орбели. Л. Наука. 1982б. 194-212.

Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л. Наука. 1985.

Ферворн М. Общая физиология. Основы учения о жизни. Вып. 2. М. Типография высоч. утвержд. Т-ва И.Ф.Сытина. 1897.

Фолсом К. Происхождение жизни. М. Мир. 1982.

Фролов А.О. Происхождение трипаносоматид. Паразитология. 1993. 27. 97-107.

Фролов А.О. Новая гипотеза происхождения трипаносоматид (Автореф. докторской дисс.). СПб. 1997.

Фролов А.О., Малышева М.Н., Подлипаев С.А., Скарлато С.О. Электронно-микроскопическое исследование ядер промастигот трипаносоматид *Endotripanum monterogei*, *Leishmania tarentolae* и *Phytomonas* sp. в интерфазе и митозе. Цитология. 1997. 39. 278-284.

Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М. Наука. 1984.

Хомерики С.Г., Морозов И.А. К вопросу о существовании «цитоплазматических мостиков» между эндокринными клетками желудка. Цитология. 1984. 26. 605-607.

Хрущев Н.Г., Харазова А.Д. Принципы параллелизмов в эволюции тканей. Природа. 1986. 4. 54-61.

Хэм А.В., Кормак Д.Х. Гистология. Т. 2. М. Мир. 1983.

Чемерилова В.И. Изучение модифицирующих пигментацию мутаций у штаммов *hlamy omonas reinhar tii*. Сообщение II. Генетика. 1978. 14. 154-158.

Чемерилова В.И., Квитко К.В., Максимов А.Г. Диплоиды хламидомонады, их рост и размножение. В кн.: Роль низших организмов в круговороте веществ в замкнутых экологических системах. Киев. Наукова думка. 1979. 176-179.

Черномордик Л.В. Электростимулируемое слияние клеток. Успехи Соврем. Биол. 1984. 98. 395-408.

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

Ширкина Н.И. Морфология и жизненный цикл *haumatomonas lauterborni* De Saedeleer (Mastigophora Diesing). В кн.: Фауна и биология пресноводных организмов. Л. Наука. 1987. 87-107.

Ширкина Н.И., Селиванова Г.В. Особенности жизненного цикла бесцветного жгутиконосца *haumatomonas lauterborni* (Kinetoplastida, Thaumatomonadidae). Зоол. Журн. 1982. 61. 929-933.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л. 1969.

Эпштейн Г.В. Паразитические амёбы. М., Л. Медгиз. 1941.

Юдин А.Л. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия и клеточная наследственность у амёб. Л. Наука. 1982.

Янковский А.В. Инфузории. Т. 2. Вып. 1. Подкласс Chonotricha. Л. Наука. 1973.

Afon'kin S.Yu. Spontaneous «depolyplodization» of cells in *Amoeba* clones with increased DNA content. Arch. Protistenk. 1986. 131. 101-112.

Backer M.D., Vossbrinck C.R., Didier E., Maddox J.H., Shadduck J. Small subunit ribosomal phylogeny of various Microsporidia with emphasis on AIDS related forms. *J. Euk. Microbiol.* 1995. 42. 564-570.

Bailey J., Anderson R.W., Dee J. Growth and development in relation to the cell cycle in *Physarum polycephalum*. *Protoplasma.* 1987. 141. 101-111.

Bar-Sagi D., Prives J. Trifluoperazine, a calmoduline antagonist, inhibits muscle cell fusion. *J. Cell Biol.* 1983. 97. 1375-1380.

Bardele C.F. The fine structure of the centrohelidian heliozoan *etero hrys marina*. *Ceil Tiss. Res.* 1975. 161. 85-102.

Barlow P.W. Endopolyploidy: towards an understanding of its biological significance. *Acta Biothectica.* 1978. 27. 1-78.

Barrett J.M. Some observations on *Actinosphaerium nucleofilum* n. sp., a new fresh water actinophryid. *J. Protozool.* 1958. 5. 205-209.

Bayer R.J. Evolution and phylogenetic relationships of the Antennaria (Asteraceae: Inuleae) polyploid agamic complexes. *Biol. Zbl.* 1987. 106. 683-698.

Becnel J.J., Hazard E.J., Fucuda T., Sprague V. Life cycle of *ulicos ora magna* (Kudo, 1920) (Microsporidia: Culicosporidae) in *Culex restuans* Theobald with special reference to sexuality. *J. Protozool.* 1987. 34. 313-322.

Becnel J.J., Sprague V., Fucuda T., Hazard E.J. Development of *Edhazardia aedis* (Kudo, 1930) n. g., n. comb. (Microsporidia: Amblyosporidae) in the mosquito *Ae es aegy ti* (L.) (Diptera: Culicidae). *J. Protozool.* 1989. 36. 119-130.

Bengston B.O. Biased gene conservation as the primary function of recombination. *Genet. Res.* 1985. 47. 77-80.

Berchtold M., Philippe H., Breunig A., Brugerolle G., Konig H. The phylogenetic position of *Dimastigella trypaniformis* within the parasitic kinetoplastids. *Parasitol. Res.* 1994. 80. 672-679.

Bernstein H. Germline recombination may be primarily a manifestation of DNA repair process. *J. Theor. Biol.* 1977. 69. 371-380.

Bernstein H. Recombinational repair may be an important function of sexual reproduction. *BioScience.* 1983. 33. 325-331.

Bernstein H., Byerly H.C., Hopf F.A., Michod R.E. Genetic damage, mutation and the evolution of sex. *Science.* 1985. 229. 1277-1281.

Bernstein H., Hopf F., Michod R.E. Is meiotic recombination an adaptation for repairing DNA, producing genetic variation, or both. In: *The evolution of sex.* Sunderland, Mass. Sinauer Associates Inc. 1988. 139-160.

Bhaud J., Soyer-Gobillard M.-0., Salmon J.H. Transmission of gametic nuclei through a fertilization tube during mating in primitive dinoflagellate, *Prorocentrum micans* Ehr. *J. Cell. Sci.* 1988. 89. 197-206.

Blanton R.L. Phylum Acrasea, In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 75-87.

Bobyleva N.N. Morphology and evolution of intestinal parasitic flagellates of the Far-Eastern roach *Cryptocercus relictus*. *Acta Protozool.* 1975. 14. 109-160.

Bogdanov Yu.F. Formation of synaptonemal like polycomplexes at leptotene and normal synaptonemal complexes at zygotene in *Ascaris suum* male meiosis. *Chromosoma.* 1977. 61. 1-21.

Bouchard R.A. Characterization of expressed meiotic prophase repeat transcript clones of *ilium* meiotic specific expression, relatedness, and affinities to small heat shock protein genes. *Genome.* 1990. 33. 68-79.

Bowser S.S., McGee-Russel S.M., Reider C.L. Multiple fission in *Allogromia* sp., strain NF (Foraminiferida): release, dispersal, and ultrastructure of offspring. *J. Protozool.* 1984. 31. 272-275.

Brener Z. Biology of *ry anosoma cru i*. *Ann. Rev. Microbiol.* 1973. 27.

Breunig A., Koning H., Brugerolle G., Vickerman K., Hertel H. Isolation and ultrastructural features of a new strain of *imastigella try ani ormis*

Sandon 1928 (Bodonida, Kinetoplastida) and comparison with a previously isolated strain. *Europ. J. Protistol.* 1993. 29. 416-424.

Brodsky W.Y., Uryvaeva J.V. Genomic multiplication in growth and development. L. Cambridge Univ. Press. 1985.

Brody T., Williams K.L. Cytological analysis of the parasexual cycle in *Dictyostelium discoideum*. *J. Gen. Microbiol.* 1974. 82. 371-383.

Broek D., Barlett R., Crawford K., Nurse P. Involvement of p34^{cdc2} establishing the dependency of S phase on mitosis. *Nature.* 1991. 349. 388-393.

Broers C.A.M., Meyers H.H.M., Symens J.C., Brugerolle G., Stumm C.K., Vogels G.D. Symbiotic association of *Psalteriomonas vulgaris* n. spec, with *Methanobacterium formicicum*. *Europ. J. Protistol.* 1993. 29. 98-105.

Broers C.A.M., Stumm C.K., Vogels G.D., Brugerolle G. *Psalteriomonas lanterna* gen. nov., sp. nov., a free-living amoeboflagellate isolated from freshwater anaerobic sediments. *Europ. J. Protistol.* 1990. 25. 369-380.

Brooks L.D. The evolution of recombination rates. In: The evolution of sex. Sunderland, Mass. Sinauer Associates Inc. 1988. 87-105.

Brugerolle G. Flagellar and cytoskeletal systems in amitochondrial flagellates: Archamoeba, Metamonada and Parabasalia. *Protoplasma.* 1991. 164. 70-90.

Brugerolle G. Evolution and diversity of amitochondrial zooflagellates. *J. Euk. Microbiol.* 1993. 40. 616-618.

Brugerolle G., Taylor F.J.R. Taxonomy, cytology and evolution of the Mastigophora. In: The fifth Intern. Congr. of Protozoology. 1977. N.Y 1977. 14-28.

Buxton E.W. Heterokaryosis and parasexual recombination in *Penicillium chrysogenum*. *J. Gen. Microbiol.* 1956. 15. 133-139.

Byers T.J., Rudick V.L., Rudick M.J. Cell size, macromolecular composition, nuclear number, oxygen consumption and cyst formation during

growth phases in unagitated cultures of *Acanthamoeba castellanii*. *J. Protozool.* 1969. 16. 693-699.

Cachon-Enjumet M. L'evolution sporogenetique des Phaeodaries (Radiolaries). *C.R. Acad. Sci. Paris.* 1964. 259. 2677-2679.

Cachon J., Cachom-Enjumet M., Lecher P. Nouvelle interpretation de la division nucleaire des Phaeodaries (Actinopodes). *C.R. Acad. Sci. Serie D.* 1973.276.3311-3314.

Cachon J., Cachon M., Estep K.W. Polycystina and Phaeodaria. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 334-346.

Cavalier-Smith T. The origin of nuclei and of eukaryotic cells. *Nature.* 1975. 256. 463-468.

Cavalier-Smith T. Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of DNA C-value paradox. *J. Cell. Sci.* 1978. 34. 247-268.

Cavalier-Smith T. DNA replication and the evolution of genomic size. In: Evolution of genomic size. John Wiley and Sons, Ltd. 1985. 211-251.

Cavalier-Smith T. Eukaryotes with no mitochondria. *Nature.* 1987a. 326. 332-333.

Cavalier-Smith T. The origin of eukaryote and archaebacterial cells. *Endocytobiology.* 1987b. 3. 17-54.

Cavalier-Smith T. The evolution of prokaryotic and eukaryotic cells. In: Fundamentals of medical cell biology. Greenwich. JAJ Press Inc. 1991.218-272.

Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiol. Rev.* 1993. 57. 953-994.

Cavalier-Smith T. Cell cycles, diplokaryosis and the archezoan origin of sex. *Arch. Protistenkd.* 1995. 145. 189-207.

Cavalier-Smith T. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new subkingdoms Eozoa and Neozoa. *Arch. Protistenk.* 1996/97. 147. 237-258.

Cavalier-Smith T., Chao E.E. Molecular phylogeny of the free-living archezoan *Treptomonas agilis* and the nature of the first eukaryote. *J. Mol. Evol.* 1996.43.551-562.

Ceccatty de P., Georges M.M. Genese et evolution des interconnexions syncytiales et cellulaires chez une Eponge Hexactinellidae en cours de reagregation apres dissociation in vitro. *C. r. Acad. Sci.* 1982. Ser. 3. 294. 939-944.

Cleveland L.R. The origin and evolution of meiosis. *Science.* 1947. 105.287-289.

Cleveland L.R. The whole life cycle of chromosomes and their coiling systems. *Trans. Amer. Philos. Soc.* 1949a. 39. 1-100.

Cleveland L.R. Hormone-induced sexual cycle of flagellates. I. Gametogenesis, fertilization and meiosis in *Trichonympha*. *J. Morphol.* 1949b. 85. 197-296.

Cleveland L.R. Hormone-induced sexual cycles of flagellates. VII. One-division meiosis and autogamy without cell division in *Urinympha*. *J. Morphol.* 1951. 88. 385-439.

Cleveland L.R. Studies on chromosomes and nuclear division. III. Pairing, segregation, and crossing-over. *Trans. Amer. Philos. Soc.* 1953a. 43. 809-869.

Cleveland L.R. Hormone-induced sexual cycles of flagellates. IX. Haploid gametogenesis and fertilization in *Barbulanympha*. *J. Morphol.* 1953b. 93. 371-404.

Cleveland L.R. Hormone-induced sexual cycles of flagellates. XII. Meiosis in *Barbulanympha* following fertilization, autogamy, and endomitosis. *J. Morphol.* 1954. 95. 557-619.

Cleveland L.R. Brief accounts of the sexual cycles of the flagellates *Cryptocercus*. *J. Protozool.* 1956. 3. 161-180.

Cleveland L.R. Pairing and segregation in haploids and diploids *Holomastigotoides*. *Arch. Protistenk.* 1961. 105. 163-172.

Cleveland L., Day M. Spirotrichonymphidae of Stolotermes. *Arch. Protistenk.* 1958. 103. 1-53.

Corliss J.O. The kingdom Protista and its 45 phyla. *BioSystems.* 1984. 17. 87-126.

Crow J.F. The importance of recombination. In: *The evolution of sex.* Sunderland, Mass. Sinauer Associates Inc. 1988. 56-73.

Dangereard P.A. Etude comparative de la zoospore et du spermatozoide. *Comp. Rend. Acad. Sci., Paris.* 1901. 132. 859.

Darlington C.D. *Recent advances in cytology.* L. Churchill. 1937.

Dawson J.A. Cannibalism in a ciliate, *Blepharisma*. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.* 1929. 26.

Dean M.P., Milder R. A process of reproduction of *Trypanosoma conorhini* different from binary or multiple fission. *J. Protozool.* 1966. 13. 553-569.

Dean M.P., Milder R. Ultrastructure of the «cyst-like» bodies of *Trypanosoma conorhini*. *J. Protozool.* 1972. 19. 28-42.

Denward T. Differentiation in *Phytophthora infestans*. II. Somatic recombination in vegetative mycelium. *Hereditas.* 1970. 58. 191-220.

Devei R.V. Cannibalism in *Frontonia leucas* Ehr. *J. Protozool.* 1964. 11. 304-307.

Dobell C.C. The structure and life-history of *Copromonas subtilis* nov. gen. et nov. spec. *Quart. J. Microscop. Sci.* 1908. 52. 75-120.

Dobzansky T. *Genetics and the origin of species.* New York. Columb. Univ. Press. 1937.

Doflein F. *Lehrbuch der Protozoenkunde.* Jena. 1909.

Doflein F. *Lehrbuch der Protozoenkunde.* Jena. Verlag von Gustav Fisher. 1928.

Dyer B.D. Phylum Zoomastigina, class Pyrsynyniphida. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990a. 266-269.

Dyer B.D. Phylum Zoomastigina, class Parabasalia. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990b. 252-258.

Dyer B.D. Phylum Zoomastigina, Bicoecids. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990c. 191-193.

Dylewski D. P. Phylum Plasmodiophoromycota. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 399-416.

Ellis D.S., Evans D.A., Stamford S. Studies by electron microscopy of the giant forms of some African and South American trypanosomes found other than within their mammalian hosts. *Folia Parasitol.* 1982. 29. 5-11.

Ellis D.S., Maudlin J., Sachus R. The behaviour of trypanosomes in Liberian tsetse. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* 1985. 79. 883.

Engbrecht J., Hirsch J., Roeder G.S. Meiotic gene conversion and crossing over: their relationship to each other and to chromosome synapsis and segregation. *Cell.* 1990. 62. 927-937.

Erth M. Zur Kenntnis der Testaceenfauna der slowakischen Reisfelder. *Hydrobiologia.* 1965. 26. 13-20.

Esposito R., Holliday R. The effect of 5-fluorodeoxyuridine on genetic replication and mitotic crossing-over in synchronised cultures *Ustilago maydis*. *Genetics.* 1964. 50. 1009-1017.

Evans C.W., Bergquist P.R. Initial cell contact in sponge aggregates. *J. Microscopie (France).* 1974.21. 185-188.

Evans D.A., Ellis D.S. Development of *Trypanosoma brucei* and *T. congolense* in Glossina. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 1979. 73. 126-134.

Fan J.-B., Korman S.H., Cantor C.R., Smith C.L. *Giardia lamblia*: haploid genome size determined by pulsed field gel electrophoresis is less than 12 Mb. *Nucleic Acid Res.* 1991. 19. 1905-1908.

Febvre-Chevalier C. Phylum Heliozoa. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 347-361.

Felsenstein J. Sex and the evolution recombination. In: The evolution of sex. Sunderland, Mass. Sinauer Associates Inc. 1988. 74-86.

Fenchel T., Patterson D.J. *Percolomonas cosmopolitus* (Ruinen) n. gen., a new type of filter feeding flagellate from marine plankton. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1986. 66. 465-482.

Fincham J.R.S., Day P.R. Fungal genetics. Oxford. Brackwell Sci. Publ. 1965.

Fincham J.R.S., Day P.R., Radford A. Fungal genetics. Oxford. Brackwell Sci. Publ. 1979.

Fogel S., Hurst D.D. Coincidence relations between gene conversion and mitotic recombination in *Saccharomyces*. *Genetics.* 1963. 48. 321-328.

Foissner W., Blatterer H., Foissner J. The Hemimastigophora (*Hemimastix amphikineta* nov. gen., nov. spec), a new protistan phylum from Gondwanian soils. *Europ. J. Protistol.* 1988. 23. 361-383.

Foissner W., Foissner J. First record of an ectoparasitic flagellate on ciliates: an ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov. spec. (Zoomastigophora, Spiromonadidae) invading the pellicle of ciliate of the genus *Colpoda* (Ciliophora, Colpodidae). *Protistologica.* 1984. 20. 635-648.

Fokin S. Morphological diversity of the micronuclei in *Paramecium*. *Arch. Protistenk.* 1997. 148. 375-387.

Frolov A.O., Karpov S.A. Comparative morphology of kinetoplastids. *Cytology (Russia).* 1995. 37. 1072-1096.

Frolov A.O., Skarlato S.O. Unusual pattern of mitosis in the free-living flagellate *Dimastigella mimosa* (Kinetoplastida). *Protoplasma.* 1998. 201. 101-109.

Fulton C. Amoeba-flagellates as research patterns: the laboratory biology of *Naegleria* and *Tetramitus*. In: Methods in cell physiology. Vol. 4. N.Y. Acad. Press. 1970. 341-476.

Fulton C. *Naegleria*: a research partner for cell and developmental biology. *J. Euk. Microbiol.* 1993. 40. 52-532.

Furtado J.S., Olive L.S. Ultrastructural evidence of meiosis in *Ceratiomyxa fruticulosa*. *Mycologia.* 1971. 63. 413-416.

Gabrielson P.W., Garbary D.J., Sommerfeld M.R., Townsend R.A., Tyler P.L. Rhodophyta. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 102-118.

- Gayral P., Frensel J. Description, sexualite et cycle de developement d'une nouvelle coccolitophoracee (Prymnesiophyceae): *Pleurochrysis pseudoroscoffensis* sp. nov. *Protistologica*. 1983. 19. 245-261.
- Geitler L. Ein grünes Filarplasmodium und andere neue Protisten. *Arch. Protistenkd.* 1930. 69. 615-636.
- Gelei J.V. Über der Kannibalismus bei Stentoren, *Arch. Protistenk.* 1925. 52. 404-417.
- German J. Cytological evidence for crossing over in vitro in human lymphoid cells. *Science*. 1964. 144. 298-301.
- Gibson W.C. Analysis of a genetic cross between *T. brucei rhodesiense* and *T. b. brucei*. *Parasitology*. 1989. 99. 391-401.
- Gibson W., Bingle L. Genetic exchange in trypanosomes. In: *The flagellates* (Abstr. Intern. Symp. Univ. Birmingham. Sept. 7-10, 1998). Birmingham. 1998. 8.
- Giese A.C. Cannibalism and gigantism in *Blepharisma*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 1938. 57. 245-255.
- Giese A.C., Alden R.H. Cannibalism and giant formation in *Stylonychia*. *J. Exp. Zool.* 1938. 78. 117-134.
- Gillies C.B. The nature and extent of synaptonemal complex formation in haploid barley. *Chromosoma*. 1974. 48. 441-453.
- Gillott M. Cryptophyta. In: *Handbook of Protoctista*. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 139-151.
- Glassberg J., Miyazaki L., Rifkin M.R. Isolation and partial characterization of mutants of the trypanosomatid *Crithidia fasciculata* and their use in detecting genetic recombination. *J. Protozool.* 1985. 32. 118-125.
- Glassy M. Creating hybridomas by electrofusion. *Nature*. 1988. 333. 579-580.
- Godward N.B.E. The Chlorophyceae. In: *The chromosomes of the algae*. L. Edward Arnold Publ. 1966. 1-77.
- Goff L.J., Coleman A.W. Elucidation of fertilization and development in a red alga by quantitative DNA microspectrofluorometry. *Development. Biol.* 1984. 102. 173-194.
- Goff L.J., Coleman A.W. A novel pattern of apical cell polyploidy, sequential polyploidy reduction and intracellular nuclear transfer in the red alga *Polysiphonia*. *Am. J. Bot.* 1986. 73. 1109-1130.
- Golubovskaya I.N. Genetic control of meiosis. *Int. Rev. Cytol.* 1979. 58. 247-290.
- Goodfellow L.P., Belcher J.H., Page F.C. A light- and electron-microscopical study of *Sappinia diploidea*, a sexual amoeba. *Protistologica*. 1974. 10. 207-216.
- Grasse P.P. Remarques sur la note de M.A.Hollande et Mm J.Carruette-Valentin: Le role possible des complex synaptonematiques. *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. D.* 1970. 270. 2554-2555.
- Grasse P.P., Hollande A. Les flagelles des genres *Holomastigotoides* et *Rostronympha*. Structure et cycle despiralisation des chromosomes chez *Holomastigotoides psammotermidis*. *Ann. Sci. Natur. Zool. Ser. 12.* 1963. 5. 749-792.
- Grell K.G. *Protozoology*. Berlin e.a. Springer. 1973.
- Grell K.G. Der Formwechsel des Plasmodialen Rhizopoden *Thalassomyxa australis* n. g., n. sp. *Protistologica*. 1985. 21. 215-233.
- Grell K.G. The life-cycle of the marine protist *Reticulosphaera socialis* Grell. *Arch. Protistenk.* 1989. 137. 177-197.
- Grell K.G. Some light microscope observations on *Chlorarachnion reptans* Geitler. *Arch. Protistenk.* 1990. 138. 271-290.
- Grell K.G. *Corallomyxa nipponica* n. sp. and the phylogeny of plasmodial protists. *Arch. Protistenk.* 1991a. 140. 303-320.
- Grell K.G. *Leucodictyon marinum* n. gen., n. sp., a plasmodial protist with zoospore formation from the Japanese coast. *Arch. Protistenk.* 1991b. 140. 1-21.
- Griffin J.L. Microfilaments, microtubules, pseudopods, villi, cilia, and cytoplasm of various amoebae. *J. Cell Biol.* 1972. 55. 96a.
- Gunderson J., Hinkle G., Leipe D., Morrison H.G., et al. Phylogeny of trichomonads inferred from small-subunit rRNA sequences. *J. Euk. Microbiol.* 1995.42.411-415.

- Haig D. Alternatives to meiosis: the unusual genetics of red algae, microsporidia, and others. *J. Theor. Biol.* 1993. 163. 15-31.
- Halanych K.M. 5S ribosomal RNA sequence inappropriate for phylogenetic reconstruction. *Mol. Biol. Evol.* 1991. 8. 249-253.
- Halverson H.O., Monroy A. (Eds.). *The origin and evolution of sex.* N.Y. Alan R. Liss. 1985.
- Harris M. Polyploid series of mammalian cells. *Exp. Cell Res.* 1971. 66.
- Harris R.S., Longeirich S., Rosenberg S.M. Recombination in adaptive mutation. *Science.* 1994. 264. 258-260.
- Hasegawa M., Hashimoto T. Ribosomal RNA trees misleading? *Nature.* 1993. 361.23.
- Hastie A.C. The parasexual cycle in *Verticillium albo-atrum*. *Genet. Res. Camb.* 1964. 5. 305-315.
- Hausmann K., Hulsmann N. *Protozoology.* Stuttgart, N.Y. Georg Thieme Verlag. 1996.
- Hazard E.J., Brookbank J.W. Kariogamy and meiosis in an *Amblyospora* sp. (Microsporidia) in the mosquito *Culex salinarius*. *J. Invertebr. Pathol.* 1984.44.3-11.
- Hazard E. J., Fucuda T., Becnel J.J. Gametogenesis and plasmogamy in certain species of Microspora. *J. Invertebr. Pathol.* 1985. 46. 63-69.
- Hedley R.H., Ogden C.G. Biology and fine structure of *Euglypha rotunda* (Testacea; Protozoa). *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool.* 1973. 25. 121-137.
- Heywood P. Raphidophyta. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990.318-325.
- Heywood P., Magee P.T. Meiosis in protists; some structural and physiological aspects of meiosis in algae, fungi, and protozoa. *Bacter. Rev.* 1976. 40. 190-240.
- Hibberd D.J. Observations on the cytology and ultrastructure of *Chrysamoeba radians* Klebs (Chrysophyceae). *Br. Phycol. J.* 1971. 6. 207-223.
- Hibberd D.J. Eustigmatophyta. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990a. 326-333.
- Hibberd D.J. Phylum Chlorarachnida. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990b. 288-292.
- Hibberd D.J. Xanthophyta. In: *Handbook of Protoctista.* Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990c. 686-697.
- Hibberd D.J., Norris R.E. Cytology and ultrastructure of *Chlorarachnion reptans* (Chlorarachniophyta divisio nova, Chlorarachniophyceae classis nova). *J. Phycol.* 1984. 20. 310-330.
- Hill D.R.A., Wetherbee R. *Proteomonas sulcata* gen. et sp. nov. (Cryptophyceae), a cryptomonad with the morphologically distinct and alternating forms. *Phycologia.* 1986. 25. 521-543.
- Hirono Y., Redel G.P. Somatic recombination in *Arabidopsis*. In: *Proc. 11-th Intern. Congr. Genetic.* Vol. 1. 1963. 15.
- Hirshfield H.J., Pecora P. Reconstitutive events in *Blepharisma undulans* as effected by colchicine. *Exp. Cell Res.* 1955. 9. 414-427.
- Hollande A., Carruette-Valentin J. Appariement chromosomique et complexes synaptonematiques dans les noyaux en cours de depolyploidisation chez *Pyronympha flagellata*: le cycle evolutif des Pyronymphines symbiontes de *Reticulitermes lucimigus*. *C.R. Acad. Sci., Paris.* 1970. 270. 2550-2555.
- Hollar L., Lukes J., Maslov D.A. Monophyly of endosymbiont containing trypanosomatids: phylogeny versus taxonomy. *J. Euk. Microbiol.* 1998. 45. 293-297.
- Hollar L., Maslov D.A. A phylogenetic view on the genus *Phytomonas*. *Mol. Biochem. Parasitol.* 1997. 89. 295-299.
- Holliday R. Induced mitotic crossing-over in *Ustilago maydis*. *Genet. Res.* 1961.2.231-248.
- Holliday R. Mutation and replication in *Ustilago maydis*. *Genet. Res.* 1962. 3. 472-477.
- Holliday R. The induction of mitotic recombination by mitomycin C in *Ustilago* and *Saccharomyces*. *Genetics.* 1964. 50. 323-335.

Holliday R. Induced mitotic crossing-over in relation to genetic replication in synchronously dividing cells of *Ustilago maydis*. Genet. Res. 1965. 6. 104-120.

Honigberg B.M., Balamuth W., Bovee E.C., Corliss J.O., et al. A revised classification of the phylum Protozoa. J. Protozool. 1964. 11. 7-20.

Huffman D.M., Kahn A.J., Olive L.S. Anastomosis and fusions in *Dictyostelium*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. 1962. 48. 1160-1164.

Huffman D.M., Olive L.S. Engulfment and anastomosis in the cellular slime molds (Acrasiales). Amer. J. Bot. 1964. 51. 465-471.

Hurst D.D., Fogel S. Mitotic recombination and heteroallelic repair in *Saccharomyces cerevisiae*. Genetics. 1964. 50. 435-458.

Hurst L.D., Hamilton W.D., Ladle R. Covert sex. Trends in Ecology and Evolution. 1992. 7. 144-145.

Hurst L.D., Nurse P. A note on the evolution of meiosis. J. Theor. Biol. 1991, 150.561-563.

Huxley J. Three types of evolution. Nature. 1957. 180.454-455.

Huxley J. Evolution, the modern synthesis. N.Y. Rev. Harper. 1963.

Ibbotson K.I., Roodman G.D., McManus L.M., Munday G.R. Identification and characterization of osteoclast-like cells and their progenitors in cultures of feline marrow mononuclear cells. J. Cell Biol. 1984. 99. 471-480.

Ilgern E.B., Evans E.R., Burtenshaw M.D. Origin of the multinucleate decidual cell of the mouse. Cytologia. 1983. 48. 313-322.

Ingram D.S., Tommerup I.C. The life history of *Plasmodiophora brassicae* Woron. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1972. 180. 103-112.

Ishitani C. A high frequency of heterozygous diploids and somatic recombination produced by ultraviolet light in imperfect fungi. Nature. 1956. 178.706.

Jenni L., Marti S., Schweizer J., Betschart B., Le Page R.W.F., Wells J.M., et al. Hybrid formation between African trypanosomes during cyclical transmission. Nature. 1986.322. 173-175.

Jensen P. Uber individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Pflugers Arch. 1896. 62. 172-200.

Jensen P. Untersuchungen uber Protoplasma-mechanik. Pfluger's Arch. 1901. 87. 361-417.

Kaczanowski A. Mitosis and polyploidy of nucleus of *Opalina ranarum*. Experientia. 1968. 24. 846-847.

Kafer E. High frequency of spontaneous and induced somatic segregation in *Aspergillus nidulans*. Nature. 1960. 186. 619-620.

Kafer E. The process of spontaneous recombination in vegetative nuclei of *Aspergillus nidulans*. Genetics. 1961. 46. 1581-1609.

Karpov S.A. Cercomonads and their relationship to the Myxomycetes. Arch. Protistenk. 1997. 148. 297-307.

Karpov S.A., Mylnikov A.P. Ultrastructure of the colourless flagellate *Hyperamoeba flagellata* with special reference to the flagellar apparatus. Europ. J. Protistol. 1997. 33. 349-355.

Kelly J.M. Genetic transformation parasitic Protozoa. In: Adv. Parasitol. Vol.39. 1997.228-270.

Kepner W.A., Reynolds B.D. Reactions of cell bodies and pseudopodial fragments of *Diffugia*. Biol. Bull. 1923. 44. 22-47.

Keuen H. van, Gutell R.R., Gates M.A., Campbell S.R., et al. Unique phylogenetic position of Diplomonadid base on the complete small subunit ribosomal RNA sequence of *Giardia ardea*, *G. muris*, *G. duodenalis* and *Hexamita* sp. FASEB J. 1993. 7. 223-231.

Kirk D., McKeen W.E., Smith R. Cytoplasmic connections between *Dictyostelium discoideum* cells. Can. J. Bot. 1971. 49. 19-20.

Klebe R.J., Mancuso M.G. Chemicals which promote cell hybridization. Somat. Cell Genet. 1981. 7. 473-488.

Kole A.P. A contribution to the knowledge of *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerch., the cause of powdery scab of potatoes. Tijdschr. Planterziekten. 1954. 60. 1-65.

Kondrashov A.S. The asexual ploidy cycle and the origin of sex. Nature. 1994. 370. 213-216.

- Kooy R.F., Hirumi H., Moloo S.K., Nantulya V.M., Dukers P., Van der Linden P.M., et al. Evidence for diploidy in metacyclic forms of African trypanosomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1989. 86. 5469-5472.
- Kraus B. Mehrkemige riesenzellen in granulomen. *Zbl. Allg. Pathol. Und Pathol. Anat.* 1981.125.219.
- Krichenbauer H. Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen Euglena und Phacus. *Arch. Protistenk.* 1937. 90. 88-123.
- Kurgens P., West J.A. Synaptonemal complex in red algae. *J. Phycol.* 1972. 8. 187-191.
- La Page R.F.W., Wells J., Prospero T.D., Sternberg J. Genetic analysis of hybrid *Trypanosoma brucei*. In: Current communications in molecular biology. Molecular genetics of parasitic Protozoa. Cold Spring Harbor Lab. 1988. 65-71.
- Lanotte G., Rioux J.-A. Formation de «zygomastigotes» chez les *Leishmania*. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.* 1990. 8. 196.
- Lapage G. Cannibalism in *Amoeba vespertilio* (Penard). *Quart. J. Microscop. Sci.* 1922. 66. 669-710.
- Larsen J., Patterson D.J. Some flagellates (Protista) from tropical marine sediments. *J. Nat. Hist.* 1990. 24. 801-837.
- Larsson R. Ultrastructure, function, and classification of Microsporidia. In: Progress in Protistology. Vol. 1. 1986. 325-390.
- Lecher P. The synaptonemal complex in the bipartition division of the radiolarian *Aulocantha scolyantha*. *Can. J. Genet. Cytol.* 1978. 20. 85-95.
- Leedale G.F. The evidence for a meiotic process in the Eugleninae. *Arch. Microbiol.* 1962. 42. 237-245.
- Leedale G.F. Euglenoid flagellates. New Jersey, Prentice-Hall. Englewood Cliffs. 1967.
- Leidy J. Freshwater rhizopods of North America. Rept. U.S. Geol. Surv. Territ. 1879. 12. 1-324.
- Leipe D.D., Gunderson J.H., Nerad T.A., Sogin M.L. Small subunit ribosomal RNA of *Hexamita infiata* and quest for the first branch in the eukaryote tree. *Mol. Biochem. Parasitol.* 1993. 59. 41-48.
- Leupold U. Methodisches zur Genetik von *Schizosaccharomyces pombe*. *Schweiz. Z. Allg. Path. Bakt.* 1955. 18. 1141-1149.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., et al. A new revised classification of the Protozoa. *J. Protozool.* 1980. 27. 37-58.
- Loeblich A.R.III. Dinoflagellate evolution: speculation and evidence. *J. Protozool* 1976.23. 13-28.
- Maguire M.P. «Semi-meiosis» as the first step in the evolution of meiosis. *J. Theor. Biol.* 1986. 120. 503-505.
- Maguire M.P. The evolution of meiosis *J. Theor. Biol.* 1992. 154. 43-55.
- Margulis L. Origin of eukaryotic cells. New Haven. Yale Univ. Press. 1970.
- Margulis L. Symbiosis in cell evolution. Life and its environment on the early Earth. San Francisco. W.H.Freeman and Co. 1981.
- Margulis L., McKhanan H.J., Olendzenski L. (Eds.). Illustrated glossary of Protoctista. Boston, London. Jones and Barlet Publ. 1993.
- Margulis L., Sagan D. Origins of sex: three billion years of genetic recombination. New Haven, London. Yale Univ. Press. 1986.
- Martin G.M., Sprague C.A. Parasexual cycle in cultured human somatic cells. *Science.* 1969. 166. 761-763.
- Maslov D.A., Luces J., Jirku M., Simpson L. Phylogeny of trypanosomes as inferred from the small and large rRNAs: implications for the evolution of parasitism in the trypanosomatid protozoa. *Mol. Biochem. Parasitol.* 1996.75. 197-205.
- Maynard Smith J. The evolution of sex. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 1978.
- Mayr E. Populations, species and evolution. Cambridge. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. 1970.
- McInnes D.E. A strange foraminiferan found at Black Rock, Port Phillip Bay. *Victorian Natur.* 1983. 100. 251-255.

Melkonian M. Systematic and evolution of algae. In: Progress in botany. Vol. 50. 1989. 214-245.

Mello M.L.S. Mechanism of polyploidisation in the malpighian tubes of blood-sucking reduviid hemipterans. Rev. Brasil. Genet. 1978. 1. 97-102.

Menzel M.Y., Price J.H. Fine structure of synapsed chromosomes in *F₁ Lycoperscium esculentum - Solanum lycopersicoides* and its parents. Am. J. Bot. 1966. 53. 1079-1086.

Michel R., Smirnov A.V. The genus *Flamella* Schaeffer, 1926 (Lobosea, Gymnamoebia), with description of two new species. Europ. J. Protistol. 1999. 35. 403-410.

Michod R.E., Levin B.R. (Eds.). The evolution of sex. Sunderland, Mass. Sinauer Assoc. Inc. 1988.

Mignot J.-P. Etude ultrastructurale de la pedogamie chez *Actinophrys sol* (heliozaire). La division progamique. Protistologica. 1979. 15. 387-406.

Mignot J.-P. Etude ultrastructurale de la pedogamie chez *Actinophrys sol* (heliozaire). 3. Gametogenese, fecundation, enkystement. Protistologica. 1980. 16. 533-547.

Mignot J.-R., Raikov I.B. Evidence for meiosis in the testate amoeba *Arcella*. Eur. J. Protistol. 1992. 39. 287-289.

Morpurgo G. Induction of mitotic crossing-over in *Aspergillus nidulans* by bifunctional alkylating agents. Genetics. 1963. 48. 1259-1263.

Nagl W. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution. Amsterdam. North Holland. 1978.

Nameroff M., Trotter J. Inhibition of myoblast fusion by phospholipase C. J. Cell Biol. 1972. 55. 186.

Nishi T., Gotow T., Kobayashi M. Changes in electrical connection during cell fusion in the heliozoan, *Echinosharium akamae*. J. Exp. Biol. 1988. 135. 183-191.

Nishi T., Kobayashi M., Isomura M., Ishida H., Shigenaka Y. Direct evidence for axopodial fusion preceding cell-to-cell contact in a heliozoan *Echinosharium*. Zool. Sci. 1988. 5. 179-182.

Nobili R., Banchetti R., Ricci N., Seyfert H.M. Paraconjugation in *Oxytricha hymenostoma* (Stokes): macronuclear DNA content. In: Progress in Protozoology. Proc. 6-th Int. Congr. Protozool. 1981. Warszawa. Warszawa. 1981. 271.

O'Day D.H., Szabo S.P., Chagla A.H. An auto-inhibitor of zygote giant cell formation in *Dictyostelium discoideum*. Exp. Cell. Res. 1981. 131. 456-458.

Olden K., Law J., Hunter V.A., Romain R., Parent J.B. Inhibition of fusion of embryonic muscle cells in culture by tunicamycin is prevented by leupeptin. J. Cell. Biol. 1981. 88. 199-204.

Olive L.S. The Mycetozoa. A revised classification. Bot. Rev. 1970. 36. 59-89.

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

Olive L.S., Stoianovitch C. Monograph of the genus *Protostelium*. Amer. J. Bot. 1969. 56. 979-988.

Ono B., Ishino-Arao Y., Tagasugi K., Taniguchi M., Fukuda M., Fukui M., et al. «Alternative self-diploidisation» or «ASD» homotallism in *Saccharomyces*: isolation of mutant, nuclear-cytoplasmic interaction and endomitotic diploidisation. Genetics. 1990. 125. 729-738.

Ono H., Kobayashi S., Yanagisawa K. Cell fusion in the cellular slime mold, *Dictyostelium discoideum*. Cell Biol. 1972. 54. 665-666.

Padmavathi P.B. Giant cannibals in *Blepharisma undulans* (Protozoa: Ciliata). Arch. Protistenk. 1961. 105. 341-344.

Page F.C. *Rhizamoeba polyura* n. g., n. sp., and uroidal structures as a taxonomic criterion for amoebae. Trans. Am. Microsc. Soc. 1972. 91. 502-513.

Page F.C. A further study of taxonomic criteria for limax amoebae, with description of new species and a key to genera. Arch. Protistenk. 1974. 116. 149-184.

Page F.C. The fine structure of *Vexillifera bacillipedes* (Amoebida, Paramoebidae). Arch. Protistenk. 1979. 122. 9-19.

Page F.C. Marine Gymnamoebae. Cambridge. Institute of Terr. Ecology. 1983.

Page F.C. *Gruberella flavescens* (Gruber, 1889), a multinucleate lobose marine amoeba (Gymnamoebia). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1984. 64. 303-316.

Page F.C. The classification of "naked" amoebae (Phylum Rhizopoda). Arch. Protistenk. 1987. 133. 199-217.

Page F.C. A new key to Freshwater and Soil Gymnamoebae. Ambleside. Freshwater Biol. Ass. 1988.

Page F.C. Nacte Rizopoda. In: Nacte Rizopoda und Heliozoa (Protozoenfauna Band 2). Stuttgart, New York. Gustav Fisher Verlag. 1991. 3-170.

Paindavoine P., Zampetti-Bosseler F., Pays E., Schweizer J., Guviaux M., Jenni L., et al. *Trypanosome hybrids* generated in tsetse flies by nuclear fusion. EMBO J. 1986. 5. 3631-3636.

Papadimitriou J.M., Sforcina D. The effects of drugs on monocytic fusion in vivo. Exp. Cell Res. 1975. 91. 233-236.

Patterson D.J., Fenchel T. Insights into the evolution of heliozoa (Protozoa, Sarcodina) as provided by ultrastructural studies on a new species of flagellate from the genus *Pteridomonas*. Biol. J. Linnean Soc. 1985. 34. 381-403.

Patterson D.J., Hausmann K. Feeding by *Actinophrys sol* (Protista, Heliozoa): I. Light microscopy. Microbios. 1981. 31. 39-55.

Patterson D.J., Zolffel M. Heterotrophic flagellates of uncertain taxonomic position. In: The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford. Clarendon Press. 1991. 427-475.

Penard E. Les Heliozaires d'eau douce. Geneve. 1904.

Perkins F.O. Phylum Haplosporidia. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 19-29.

Pernin P., Ataya A., Cariou M.L. Genetic structure of natural populations of the free-living amoeba, *Naegleria lovaniensis*. Evidence for sexual reproduction. Heredity. 1992. 68. 173-181.

Poljansky G.I. The problem of species and interspecific variation in protozoology. In: Progress in Protozoology. Proc. 6 Int. Congr. Protozool. Special Congr. Vol. Acta Protozool. 1982. 23-30.

Polne-Fuller M. A multinucleated marine amoeba which digests seaweeds. J. Protozool. 1987. 34. 159-165.

Pontecorvo G. The genetics of *Aspergillus nidulans*. Adv. Genet. 1953. 5. 141-238.

Pontecorvo G. The parasexual cycle in fungi. Ann. Rev. Microbiol. 1956. 10. 393-408.

Pontecorvo G., Kafer E. Genetic analysis based on mitotic recombination. Adv. Genet. 1958. 9. 71-104.

Pontecorvo G., Sermonti G. Parasexual recombination in *Penicillium chrysogenum*. J. Gen. Microbiol. 1954. 11. 94-104.

Pritchard R.H. Mitotic recombination in fungi. In: Methodology in basic genetics. San Francisco. 1963. 228-243.

Pussard M., Pons R. Etude des genres *Leptomyxa* et *Gephiramoeba* (Protozoa, Sarcodina). I. *Leptomyxa reticulata* Goodey, 1915. Protistologica. 1976a. 12. 151-168.

Pussard M., Pons R. Etude des genres *Leptomyxa* et *Gephiramoeba* (Protozoa, Sarcodina). II. *Leptomyxa flabellata* Goodey, 1915. Protistologica. 1976b. 12. 307-319.

Raikov LB. The protozoan nucleus. Morphology and evolution. Wien. Springer. 1982.

Rainer H. Urtiere, Protozoa; Wurselfussler, Rhizopoda; Sonnentierchen, Heliozoa. Die Tierwelt Deutschlands, 56. Jena. 1968.

Rassoulzadegan M., Binetruy B., Cuzin F. High frequency of gene transfer after fusion between bacteria and eukaryotic cells. Nature. 1982. 295. 257-259.

Reynolds B.D. Interactions of protoplasmic masses in relation to the study of heredity and environment in *Arcella polypora*. Biol. Bull. 1924. 46. 106-142.

Reynolds B.D. Observations on the clumping of *Arcella* into plasmodial clumps. Proc. Wash. Acad. Sci. 1939. 29. 1938-1939.

Rhumbler L. Zelleib, Schalen- und Kern - Verschmelzungen bei Rhizopoden. Biol. Zentralbl. 1898. 18. 21-26, 33-38, 69-86, 113-130.

Ringertz R. Analysis of cell differentiation by cell fusion methods. Verh. Anat. Ges. 1979. 73. 345-351.

Rodrigo A.G., Bergquist P.R., Bergquist P.L., Reeves R.A. Are sponges animals? An investigation into the vagaries of phylogenetic inference. In: Sponges in time and space. Rotterdam. 1994. 47-54.

Roper J.A. Production of heterozygous diploids in filamentous fungi. Experientia. 1952. 8. 14-19.

Ropstorf O., Hulsmann N., Hausmann K. Karyological investigations on the vampyrellid filose amoeba *Lateromyxa gallica* Hulsmann 1993. Europ. J. Protistol. 1993. 29. 302-310.

Ropstorf P., Hulsmann N. Sexual stages in the life cycle of Vampirellidae (Rhizopoda). Europ. J. Protistol. 1992. 28. 355.

Roux W. Ueber den Cytotropismus der Furchungscellen des Grasfrosches. Arch. Entwicklungmech. 1894. 1. 43-49.

Samuels R. Studies of *Tritrichomonas batrachorum*. 3. Abnormal mitosis and morphogenesis. Trans. Amer. Microsc. Soc. 1959. 78. 49-65.

Sawyer T.K. Marine amoebae from clean and stressed bottom sediments of the Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. J. Protozool. 1980. 27. 13-32.

Sax K. The Cytological mechanism of crossing over. J. Arnold Arboretum. 1932. 13. 180-212.

Schaudinn F. Ueber die Kopulation von *Actinophrys sol* Ehrb. Sitzungsber. K. Preuss. Acad. Wiss., Berlin. 1890. 83-89.

Schaudinn F. Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium Sieboldi* Schn. Abh. K. Preub. Akad. Wiss. Berlin. 1899. Anh. S.1.

Schidlowski M. A 3800-million-years isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks. Nature. 1988. 333. 313-318.

Schonborn W. Beschalte Amoben (Testaceae). Wittenberg, Lutherstadt. A. Ziemsen Verlag. 1966.

Schopf J.W. (Ed.). Earth's earliest biosphere: its origin and evolution. Princetom Univ. Press. 1983.

Schuster F.L. Phylum Rhizopoda. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 3-18.

Schwab D., Schwab-Stey H. Induced cell fusion if foraminifera. Protoplasma. 1980. 102. 141-146.

Schweizer J., Tait A., Jenni L. A timing and frequency of hybrid formation in African trypanosome during cyclical transmission. Parasitol. Res. 1988.75.98-101.

Senechal H., Wahrmann J.P., Delain D., Macieira-Coelho A. Modulation of differentiation in vitro. II. Influence of cell spreading and surface events on myogenesis. In Vitro. 1984. 20. 692-698.

Seravin L.N., Goodkov A.V. *Euhyperamoeba fallax* Seravin et Goodkov, 1982 (Lobosea, Gymnamoebia) - multinucleate marine limax amoeba - morphology, biological peculiarities and systematic position. Acta Protozoologica. 1987. 26. 267-284.

Sheath R.G., Cole K.M., Hymes B.J. Ultrastructure of polysporogenesis in *Plenosporum vancouverianum* (Ceramiaceae, Rhodophyta). Phycologia. 1987. 26. 1-8.

Shields W.M. Sex and adaptation. In: The evolution of sex. Sonderland, Mass. Sinauer Associates Inc. 1988. 253-269.

Shigenaka L., Ogura T., Maraoka T. Studies on the cell fusion of heliozoans. I. Light-microscopical observation of the fusion process. Zool. Mag. Tokyo. 1976. 85. 65-69.

Siemensma F.J., Roijackers R.M.M. The genus *Raphidiophrys* (Actinopoda, Heliozoa): scale morphology and species distinctions. Arch. Protistenk. 1988. 136. 237-248.

Simchen G. Cell cycle mutants. Ann. Rev. Genet. 1978. 12. 161-191.

- Sinha U., Ashworth J.M. Evidence for the existence of elements of a parasexual cycle in the cellular slime mold *Dictyostelium discoideum*. Proc. Roy. Soc. 1969. Ser. B. 531-540.
- Skarlato S.O., Lom J. Mitosis in the flagellate *Trypanoplasma borreli* (Kinetoplastida: Bodonida). Europ. J. Protistol. 1997. 33. 77-86.
- Smirnov A.V. An illustrated survey of gymnamoebae isolated from anaerobic sediments of the Niva Bay (the Sound) (Rhizopoda, Lobosea). Ophelia. 1999. 50. 113-148.
- Sogin M.L., Gunderson J.H., Elwood H.J., Alonso R.A., Peatie D.A. Phylogenetic meaning of the kingdom concept: an unusual ribosomal RNA from *Giardia lamblia*. Science. 1989. 243. 75-77.
- Sogin M.L., Silberman J.D., Hinkie G., Morrison H.G. Problems with molecular diversity in the Eukarya. In: Evolution of microbial life. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 1996. 167-183.
- Sondheim M. Uber *Actinophrys oculata* Stein. Arch. Protistenk. 1916. 36. 52-66.
- Sonnebom T. Breeding systems, reproductive methods and species problems in Protozoa. In: The species problem. Washington. Amer. Assoc. Advanc. Sci. 1957. 155-324.
- Sousa M.A. Cell-to-cell interactions suggesting a sexual process in *Herpetomonas magaseliae* (Kinetoplastida: Tripanosomatidae). Parasitol. Res. 1994. 80. 112-115.
- Sousa M.A. Cytological findings suggesting sexuality in *Phytomonas davidi* (Protozoa, Kinetoplastida). Met. Inst. Oswaldo Cruz. 1997. 92. 165-170.
- Sousa M.A., Corte-Real S., Pereira M.C.S., Garcia L. *Leishmania major*: Cytological events suggesting sexuality. Met. Inst. Oswaldo Cruz. 1993. 88. 121.
- Sousa M.A., Pereira M.C., Chebabo R. Brasil R.P. Morphological features suggesting a sexual process in a trypanosomatid of the genus *Herpetomonas*. Europ. J. Protistol. 1997. 33. 356-359.
- Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes. Michigan. 1960.
- Spiegel F.W., Lee S.B., Rusk S.A. Eumycetozoans and molecular systematics. Canad. J. Bot. 1995. 75. S738-S746.
- Stack S.M., Brown W.V. Somatic pairing, reduction and recombination: an evolutionary hypothesis of meiosis. Nature. 1969. 222. 1275-1276.
- Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae. Jena. Gustav Fischer Verlag. 1985.
- Starobogatov Y.I. The position of flagellated protists in the system of lower eukaryotes. Cytologia (Russia). 1995. 37. 1030-1037.
- Stern C. Somatic crossing-over and segregation in *Drosophila melanogaster*. Genetics. 1936. 21. 625-634.
- Sternberg J., Tait A. Genetic exchange in African trypanosomes. Trends. Genet. 1990. 6. 317-322.
- Sternberg J., Tait A., Haley S., Wells J.M., La Page R.W.F., Schweizer J., et al. Gene exchange in African trypanosomes: characterization of a new hybrid genotype. Mol. Biochem. Parasitol. 1988. 27. 191-200.
- Subrahmanyam. On the life-history and ecology of *Hornellia marina* gen. et sp. nov. (Chloromonadineae), causing green discoloration of the sea and mortality among marine organisms of the Malabar coast. Indian J. Fish. 1954. 1. 182-203.
- Surek B., Melkonian M. The filose amoeba *Vampyrellidium perforans* nov. sp. (Vampyrellidae, Aconchulinida): axenic culture, feeding behaviour and host range specificity. Arch. Protistenk. 1980. 123. 166-191.
- Sussman R.R., Sussman M. Ploidal inheritance in the slime mould *Dictyostelium discoideum*: haploidization and genetic segregation of diploid strains. J. Gen. Microbiol. 1963. 30. 349-355.
- Swanson C.P. Cytology and cytogenetics. New Jersey. Englewood Cliffs, Prentice-Hall Inc. 1960.
- Tait A. Evidence for diploidy and mating in trypanosomes. Nature. 1980. 287. 536-540.
- Tait A. Sexual process in the Kinetoplastida. Parasitology. 1983. 86. 29-57.

- Tait A. Genetic exchange and evolutionary relationships in protozoan and helminth parasites. *Parasitology*. 1990. 100. 75-87.
- Tait A., Sternberg J., Turner C.M.R. Genetic exchange in *Trypanosoma brucei*; allelic segregation and reassortment. In: Current communications in molecular biology. Molecular genetics of parasitic Protozoa. Cold Spring Harbor Lab. 1988. 58-64.
- Tait A., Turner C.M.R. Genetic exchange in *Trypanosoma brucei*. *Parasitology Today*. 1990. 6. 70-75.
- Tartar V. The biology of *Stentor*. N.Y. Pergamon Press. 1961.
- Thaler D.S. The evolution of genetic intelligence. *Science*. 1994. 264. 224-225.
- Tibayrenc M., Kjellberg R., Arnaud J., Oury B., Breniere S.F., Darde M.-L., et al. Are eukaryotic microorganisms clonal or sexual? A population genetics vantage. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1991. 88. 5129-5133.
- Tinline R.D. *Cochliolobus sativus*. V. Heterokaryosis and parasexuality. *Canad. J. Bot.* 1962. 40. 425-437.
- Tinline R.D. *Cochliolobus sativus*. VII. Nutritional control of the pathogenicity of some auxotrophs to wheat seedlings. *Canad. J. Bot.* 1963. 41. 489-497.
- Tinline R.D., MacNeill B.H. Parasexuality in plant pathogenic fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1969. 7. 147-170.
- Tommerup I., Ingram D.S. The life-cycle of *Plasmodiophora brassicae* Woron. in *Brassica* tissue cultures and in intact roots. *New Phytol.* 1971. 70. 327-332.
- Tulchin N., Hirshfield H.J. Studies on cannibal giant *Blepharisma undulans*. *Biol. Bull.* 1960. 119. 345.
- Tulchin N., Hirshfield H.J. Nucleic acid digestion and macronuclear form in cannibal *Blepharisma*, New York University strain. *J. Protozool.* 1962. 9. 200-203.
- Turner C.M.R., Sternberg J., Smith E., Buchanan N., Hide G., Tait A. Evidence that the mechanism of gene exchange in *Trypanosoma brucei* involves meiosis and syngamy. *Parasitology*. 1990. 101.377-386.

- Verworn M. Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. *Pfluger's Arch.* 1892.51. 1-118.
- Vickerman K. Phylum Zoomastigina, class Diplomonadida. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 200-210.
- Vickerman K. Organization of the bodonid flagellates. In: The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford. Clarendon Press. 1991. 159-176.
- Vickerman K. The evolutionary expansion of the trypanosomatid flagellates. *Inter. J. Parasitol.* 1994. 24. 1317-1331.
- Vivier E., Desportes J. Apicomplexa. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 549-573.
- Vossbrinck C.R., Maddox J.V., Friedman S., Debrunner-Vossbrinck B.A., Woese C.R. Ribosomal RNA sequence suggest that microsporidia are extremely ancient eukaryote. *Nature*. 1987. 326. 411-414.
- Vossbrinck C.R., Woese C.R. Eukaryotic ribosomes that lack a 5,8S RNA. *Nature*. 1986. 320. 287-288.
- Walker J. The evolution of sexual reproduction as a repair mechanism. I. A model for self-repair and its biological implications. *Acta Biotheoretica*. 1978. 27. 133-158.
- Walne P.L., Kivic P.A. Phylum Euglenida. In: Handbook of Protoctista. Boston. Jones and Burlett Publishers. 1990. 270-287.
- Wawrik F. Sexualitat bei *Cryptomonas* sp. und *Chlorogonium maximum*. *Nova Hedwigia*. 1969. 17. 283-292.
- Wawrik F. Zygoten und Cysten bei *Stenocalyx klarnetii* (Bourr.) Fott, *Stenocalyx inconstans* Schmid and *Chroomonas acuta* Utern. *Nova Hedwigia*. 1971. 21. 599-604.
- Wayland F.C. Some observations on *Scytomonas pusilla* and *S. klebsi*. *J. Protozool.* 1964.11.39.
- Weiser J. Contribution of the classification of Microsporidia. *Vestn. Cs. Spolec. Zool.* 1977.41.308-320.

Wells J.M., Prospero T.D., Jenni L., La Page R.W.F. DNA contents and molecular karyotypes of hybrid *Trypanosoma brucei*. Mol. Biochem. Parasitol. 1987.24. 103-116.

Wenrich D.H. Comments on the origin and evolution of «sex». In: Sex in microorganisms. Washington. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. 1954. 335-346.

Wetzel A. Zur Morphologie und Biologie von *Raphidocystis infestans* n. sp., einem temporar auf Ciliaten parasitierenden Heliozoon. Arch. Protistenk. 1925. 53. 135-182.

Weyer G. Untersuchungen uber die Morphologie and Physiologic des Formweschels der *Gastrostyla steini* Engelmann. Arch. Protistenk. 1930. 73. 139-228.

Wichterman R. The biology of *Paramecium*. N.Y., L. Plenum Press. 1986.

Wigglesworth V.B. Polyploidy and nuclear fusion in the fat body of *Rhodnius* (Hemiptera). J. Cell Biol. 1967. 2. 603-616.

Wilkie D., Lewis D. The effect of ultraviolet light on recombination in yeast. Genetics. 1963.48. 1701-1716.

Willmer P. Invertebrate relationship. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 1990.

Zambonin Z., Teti A., Primavera M.V. Monocytes from circulating blood fuse in vitro with purified osteoclasts in primary culture. J. Cell Sci. 1984. 66. 335-342.

Zampetti-Bosseler F., Schweizer J., Pays E., Jenni L., Steinert M. Evidence for haploidity in metacyclic forms of *Trypanosoma brucei*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1986. 83. 6063-6064.

Zickler D. Fine structure of chromosome pairing in ten Ascomycetes. Meiotic and premeiotic (mitotic) synaptonemal complexes. 1973. 1940.4.

Zimmermann U., Stopper H. Elektrofusion und Elektropermeabilisierung von Zellen. Phys. Unserer Zeit. 1987. 18. 163-177.

Zuelzer M. Beitrage zur Kenntniss von *Diffflugia urceolata* Carter. Arch. Protistenk. 1904. 4. 240-295.

SERAVIN L.N. and GOODKOV A.V.
 AGAMIC FUSIONS OF PROTISTS AND THE ORIGIN OF SEXUAL,
 PROCESS
 St.-Petersburg, Omsk, 1999.

The book shows agamic fusions of protists to be widely distributed in nature. Three types of fusions are outlined - pseudocopulation, plasmodization and pseudoconjugation. Hypotheses of meiosis and the origin of sexual process, suggested by different authors, are considered, their advantages and drawbacks are discussed. On the basis of some existing theories, united and modified, if necessary, and their own theoretical concepts, the authors elaborate a new generalized hypothesis of the origin of meiosis and sexual process. According to it, both meiosis and sexual process originated in the process of evolution repeatedly and independently in different eukaryotic macrotaxons. In most cases it was agamic fusions of protists that preceded the origin of sexual process.

Bibliography 487 names. Pages 155.

**Лев Николаевич Серавин,
Андрей Владимирович Гудков**

**АГАМНЫЕ СЛИЯНИЯ ПРОТИСТОВ
И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛОВОГО ПРОЦЕССА**

Технический редактор
Луценко А.Ю.

Лицензия на издательскую деятельность ЛР N 020074 выдана Министерством печати и массовой информации РСФСР издательству ОГПИ 10.10.91 г.

Подписано в печать 21.12.98

Формат А5

Бумага типогр. №1

Способ печати оперативный

Объем 9,25 п.л.

Тираж 500 экз.

ОмГПУ, 644099, Омск, Набережная Тухачевского, 14

ЛММ, 644099, Омск, ул. Партизанская, 4а