

Зоол.бесп.Л.6.

Возникновение многоклеточности.

Признаки многоклеточного организма

Теории происхождения многоклеточных
ЖИВОТНЫХ.

Уровни биологической организации:

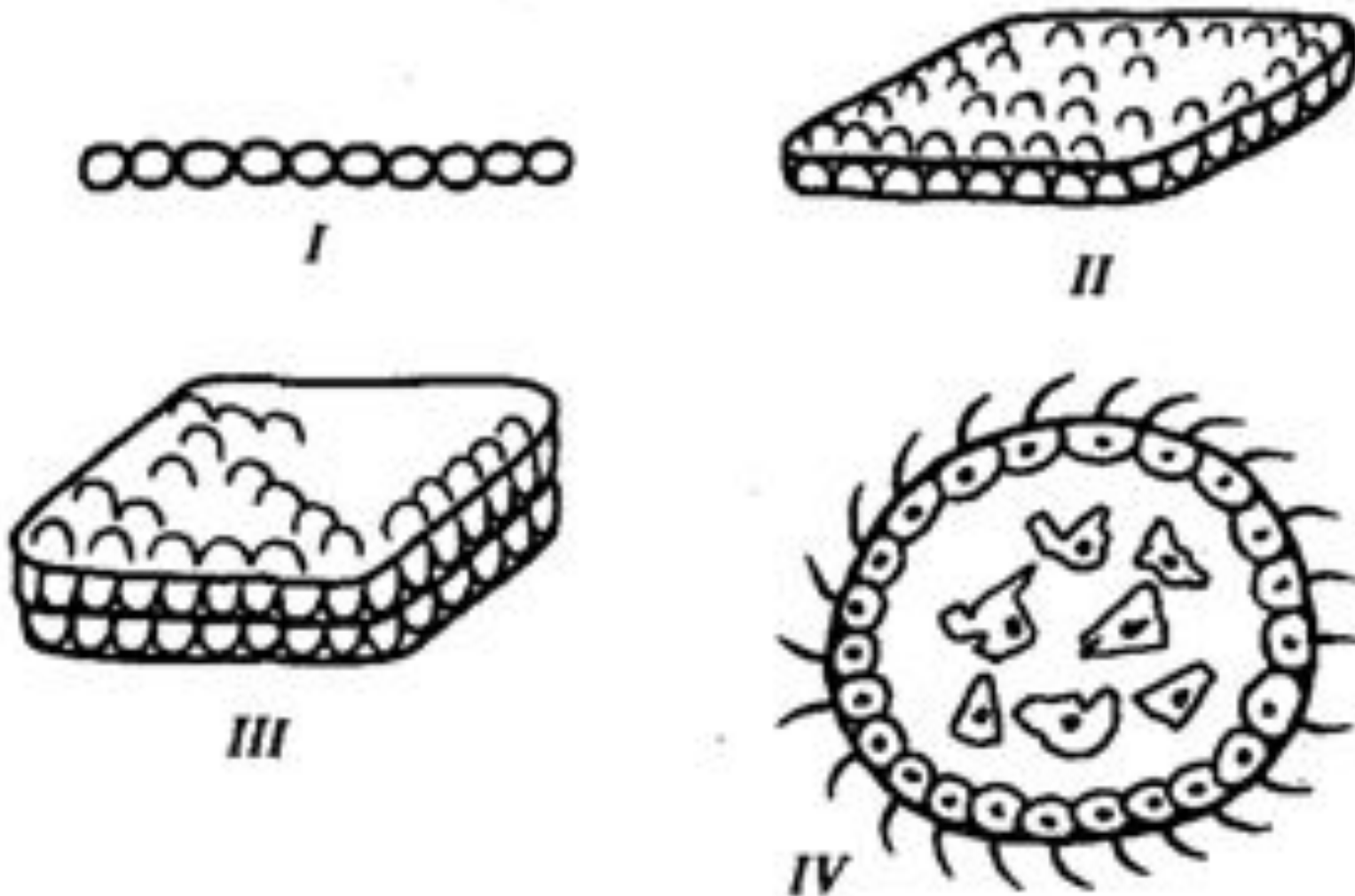
1. Доклеточный уровень:

органические соединения – объединение в коацерватные капли – сложные объединения – вирусы;

2. Клеточный уровень:

прокариоты – эукариоты – **одноклеточные (моно- и полиэнергидные) – колонии клеток (многоклеточные) – колонии одноклеточных организмов – *многоклеточные организмы: одиночные, колонии*** и популяции функционально разнокачественных особей одного вида – **разновидовые сообщества (формы симбиоза, биоценозы) – экосистемы** разного уровня.

однослойного пласта клеток, *III*—двуслойная колония клеток, *IV*—сферический многоклеточный организм с



Варианты объединения клеток в надклеточные образования:
I—нитевидная колония клеток, *II*—колония в виде однослойного пласта клеток, *III*—двуслойная колония клеток, *IV*—сферический многоклеточный организм с клетками разных типов

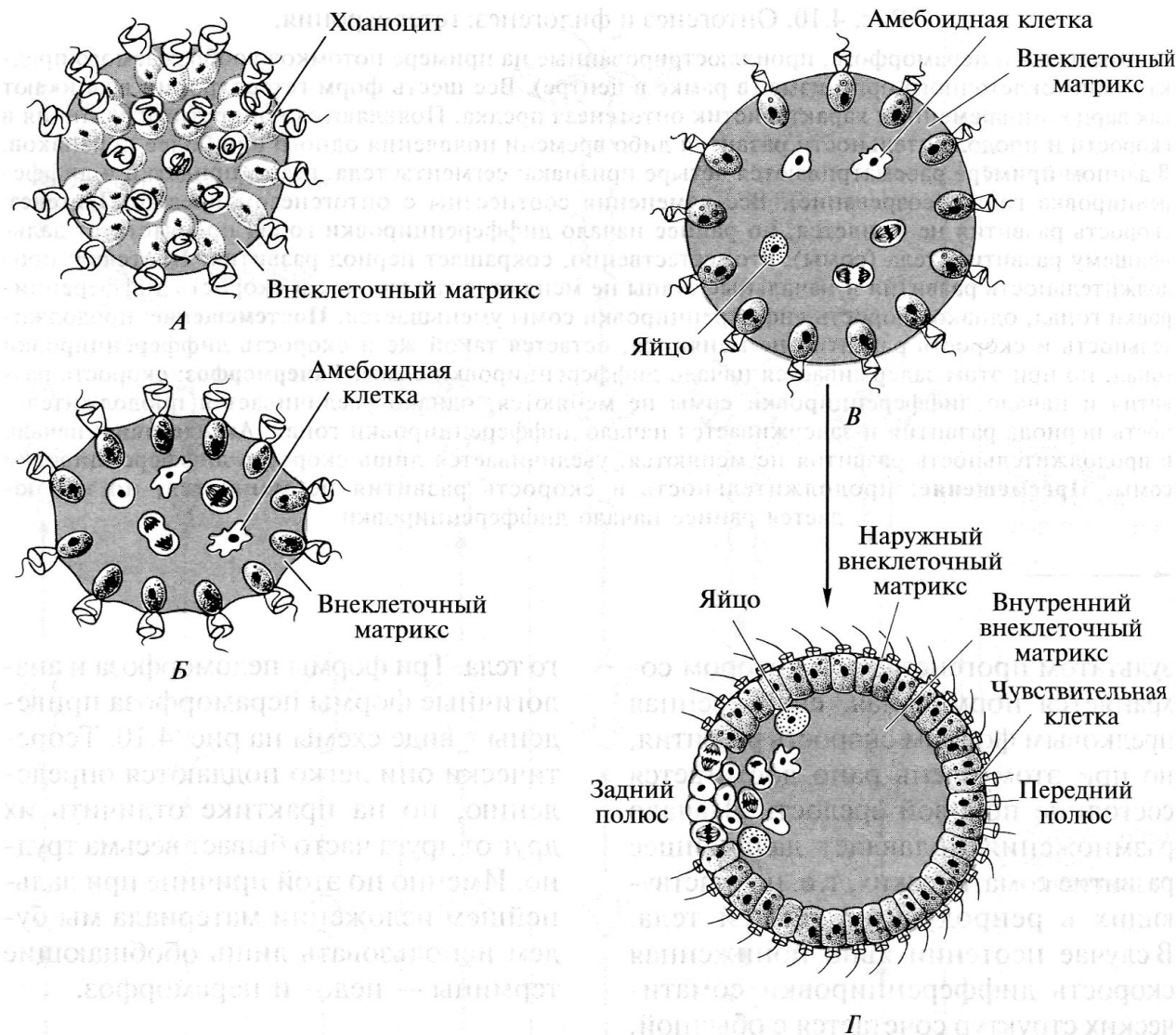
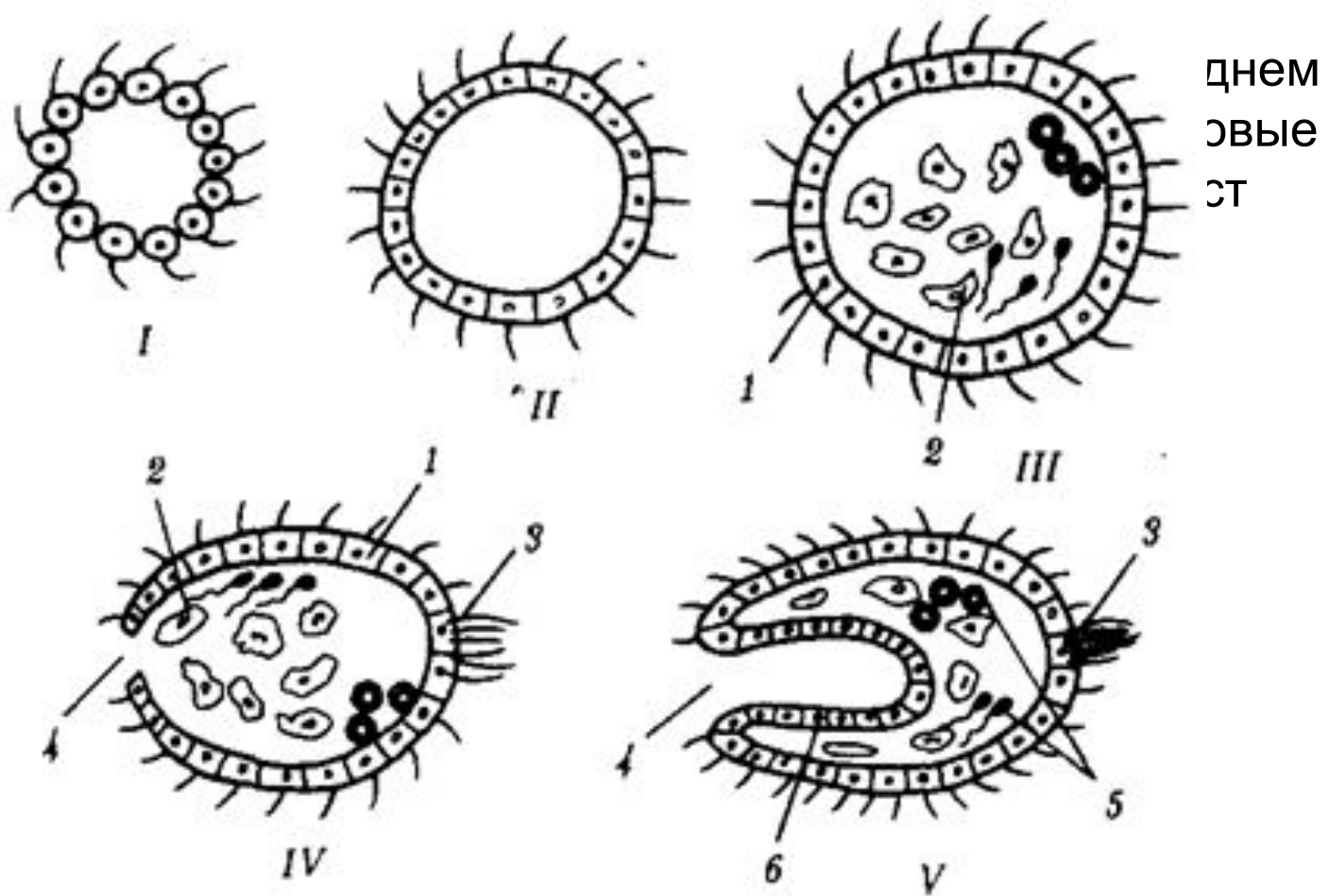


Рис. 4.11. Происхождение Metazoa, возникновение многоклеточных из колоний хоанофлагеллят:

А, Б — общий вид и срез колонии воротничкового жгутиконосца *Proterospongia haeckeli*; В — гипотетический преметазойный организм, реконструированный по образцу колоний воротничковых жгутиконосцев (А, Б); Г — гипотетический протометазойный организм, у которого уже произошла специализация клеток вдоль переднезадней оси. Клетки, расположенные на поверхности, тесно сближены и контактируют друг с другом, обеспечивая таким образом возможность физиологической регуляции* (см. примеч. ред. на с. 143) внутри тела



Этапы происхождения многоклеточности: I, II—сферические колонии жгутиковых, III—V—фагоцителлы разной степени сложности; 1—кинобласт, 2—рыхлый фагоцитобласт, 3—скопление чувствительных клеток на переднем конце тела, 4—ротовое отверстие, 5—половые клетки, 6—эпителизованный фагоцитобласт

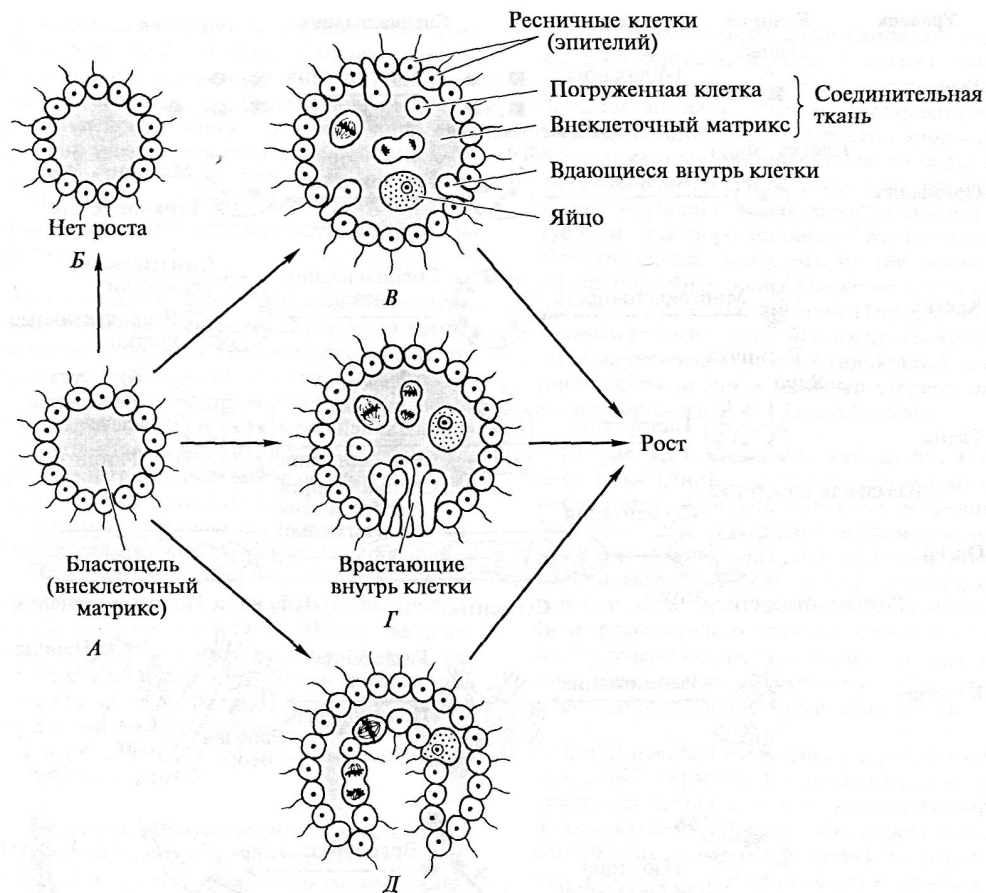


Рис. 4.13. Происхождение специализации клеток и тканей. Характер сегрегации клеток, обеспечивающих рост у гипотетических протометазойных организмов:

А — бластулуподобная стадия развития гипотетического организма; Б — гипотетический бластулуподобный организм, который не растет, так как его клетки несут функционирующие локомоторные жгутики и поэтому не могут делиться; В—Д — рост за счет погружения внутрь лишенных жгутиков митотически активных клеток у трех просто устроенных гипотетических многоклеточных. Это также отражает три основные формы гастрюляции у реально существующих животных: В — мультиполярную ингрессию; Г — униполярную ингрессию; Д — инвагинацию (или эмболию). Обратите внимание, насколько бластоцель (внеклеточный матрикс) (см. примеч. 4 гл. 4) соответствует соединительной ткани взрослой особи (на основе идей Buss L. W. 1987. *The evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 201 pp.)

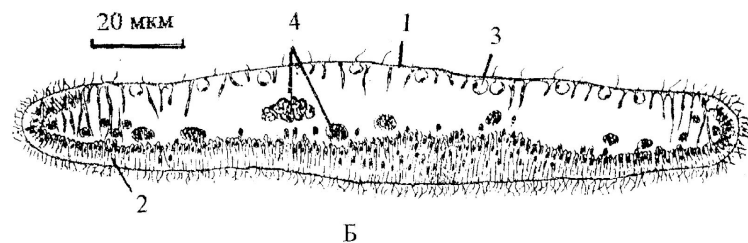
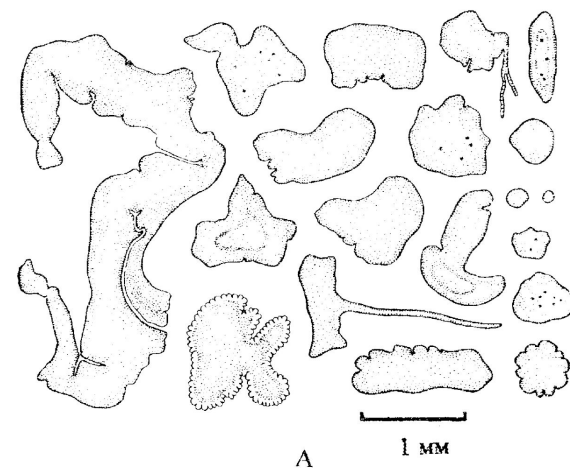


Рис.12. *Trichoplax adhaerens* Schulze, 1883 (по: Д.Л.Иванов с соавт., 1980)

А — формы тела (срисовано с живых экземпляров); Б — поперечный срез через тело трихоплакса:

1 — дорсальные клетки; 2 — вентральные клетки; 3 — клетки «блестящих шаров»; 4 — бурые тела.

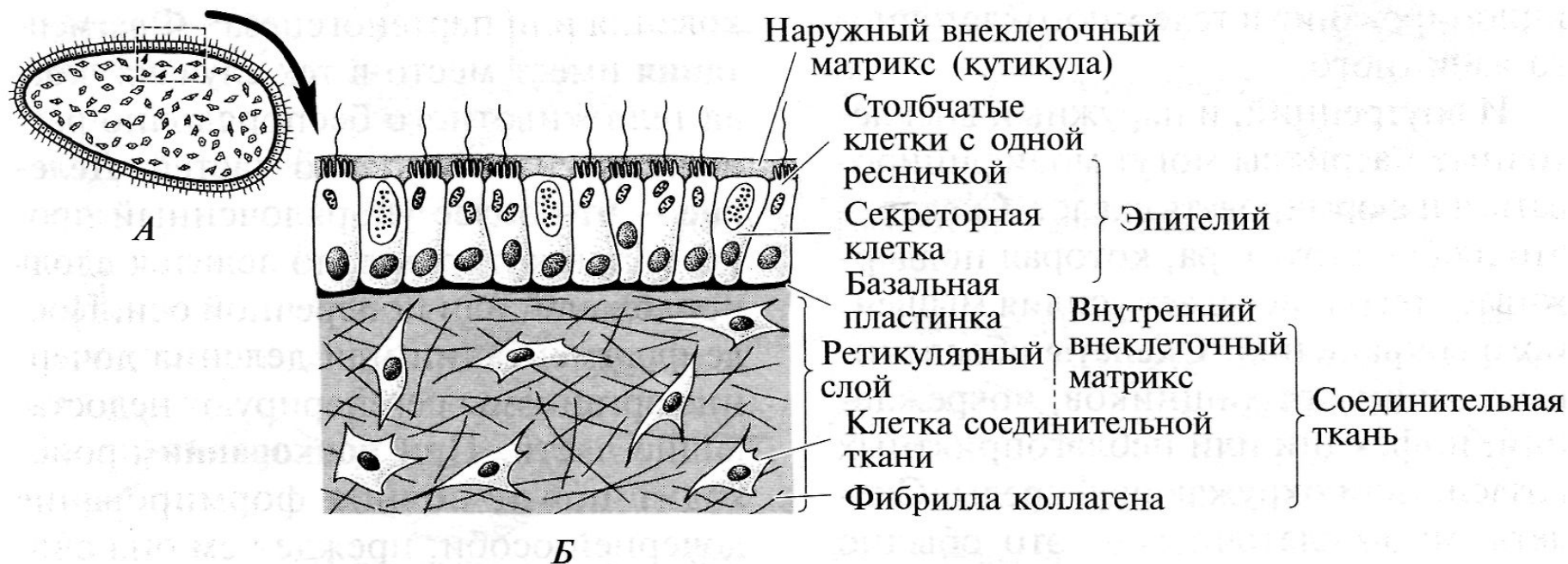


Рис. 4.1. Клетки, ткани и скелеты:

А — гипотетический многоклеточный организм, тело которого построено из двух первичных тканей, свойственных многоклеточным: столбчатого ресничного эпителия, лежащего поверх соединительной ткани; Б — увеличенный фрагмент А. Эпителий — это непрерывный слой клеток, который обеспечивает физиологический барьер между внутренней средой организма и внешней средой. Эпителий прикреплен к базальной пластинке (базальной мембране), которая подстилает его снизу, а сверху покрыт защитной кутикулой, которая им же и секретируется. Секреторные клетки распределены между одножгутиковыми клетками. Соединительная ткань состоит из геля, образованного протеогликанами и содержащего коллагеновые фибриллы, и отдельных свободно лежащих в нем соединительнотканых клеток. И кутикула, и внутренний внеклеточный матрикс выполняют опорную функцию

• Происхождение многоклеточных животных

• Относительно происхождения многоклеточных животных существует несколько гипотез. Гипотезы подразделяются на две группы: колониальные и полиэнергидные.

• Колониальные гипотезы базируются на признании предками многоклеточных колониальных простейших. Ими являются:

• 1. Гипотеза «гастреи» Э.Геккеля (1874 г.). В процессе эволюции происходит втягивание стенки однослойного бластулоподобного предка.

• Такой двухслойный организм плавал, питался и стал предком кишечнополостных животных.

• 2. Гипотеза «плакулы» О.Бючли (1884 г.). Согласно его представлениям предком была пластинчатая колония одноклеточных животных. Путем расщепления пластинки на два слоя возникает плакула, а гастрея образуется путем прогибания двухслойной пластинки.

• 3. Гипотеза «фагоцителлы» И.И.Мечникова (1882г.). Многоклеточные возникли из колоний жгутиконосцев, образование внутреннего пласта происходит вследствие вползания отдельных клеток стенки колонии в ее внутреннюю полость. Этот процесс связан с внутриклеточным пищеварением. Такой организм напоминает паренхимулу губок.

• 4. Гипотеза «синзооспоры» А.А.Захваткина (1949г.). Многоклеточные возникли из колониальных простейших с голозойным типом питания и имели гаметиическую редукцию хромосом. Фагоцителла И.И.Мечникова является личинкой многоклеточного – синзооспорой. Взрослые являлись сидячими колониальными животными, подобными губкам.

• 5. А.В.Иванов (1967г.) за основу принимает гипотезу фагоцителлы. Предком многоклеточных является колония воротничковых жгутиконосцев с голозойным способом питания. Моделью фагоцителлы является трихоплекс. Фагоцителла дала начало двум типам: губкам и пластинчатым животным.

• Полиэнергидные гипотезы.

• 1. Гипотеза «целлюляризации» И.Хаджи (1963г.). Впервые высказана Иорингом. Многоклеточные животные возникли из одноклеточных полиэнергидных животных (типа инфузорий) путем образования клеточных границ вокруг ядер и прилегающих к ним участков цитоплазмы.

Прообразом предка многоклеточного организма может служить Volvox, у которого есть сфера из жгутиковых клеток, есть половые клетки и процесс развития зиготы очень похож на развитие зародыша у губок, инкурвация и экскурвация. В свою очередь считается, что Volvox произошёл от каких-то хламидомонад, которые могли образовывать плоские и округлые колонии клеток.

Некоторые учёные считают, что предком многоклеточного могли быть воротничковые жгутиконосцы, которые тоже могут образовывать плоские однорядные, двухрядные и округлые колонии. Во всяком случае большинством учёных принимается колониальная теория происхождения многоклеточных животных.

Volvox не мог быть предком многоклеточных, т.к. он возник примерно 300 млн. лет назад, а многоклеточные уже были около 1 млрд лет назад.

Теория Гастреи

- Впервые контуры проблемы возникновения многоклеточности были сформированы **Эрнстом Геккелем** в его монографии «Известковые губки» в **1872** году. В течение следующих трех лет вышло еще несколько его работ, в которых он развивал **теорию** так называемой **Гастреи**.
- В основу этой теории легли достижения сравнительной эмбриологии того времени, в первую очередь учение о так называемых **зародышевых листках**. За сто лет до Геккеля их впервые описал российский академик Каспар-Фридрих Вольф, а вслед за ним и другие эмбриологи.
- Геккель распространил уже сложившиеся представления о зародышевых листках на отдельные стадии эмбрионального развития низших и высших животных. Это подтверждалось так называемым **биогенетическим законом, рекапитуляцией**, сформулированным незадолго до этого Францем Мюллером и самим Геккелем.

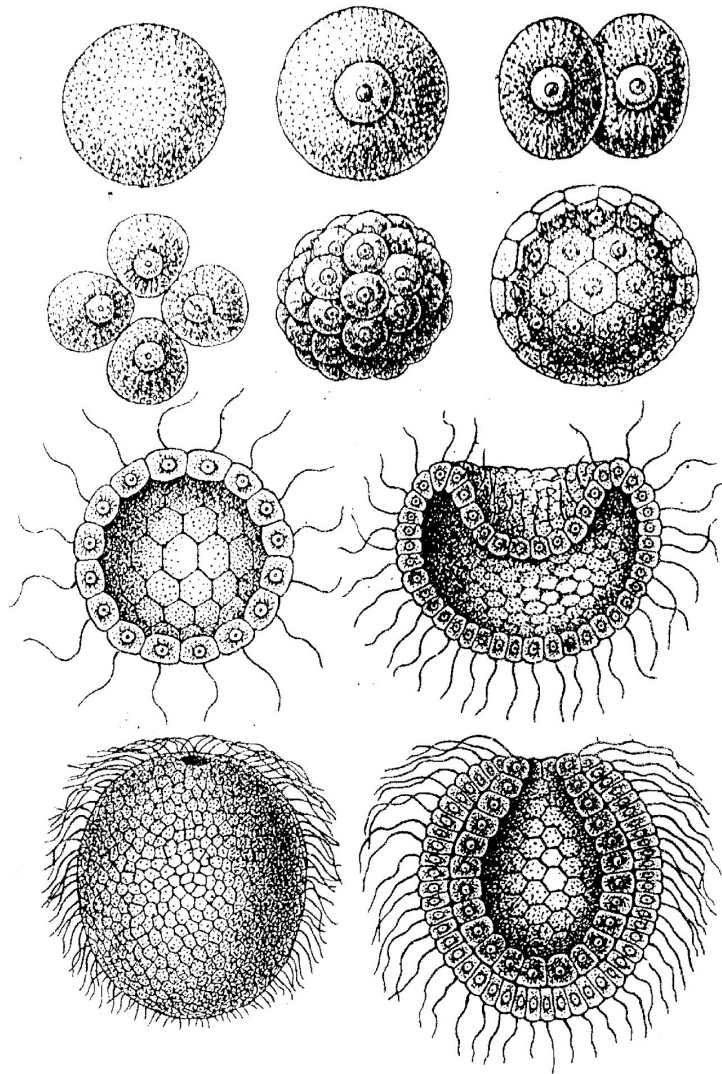
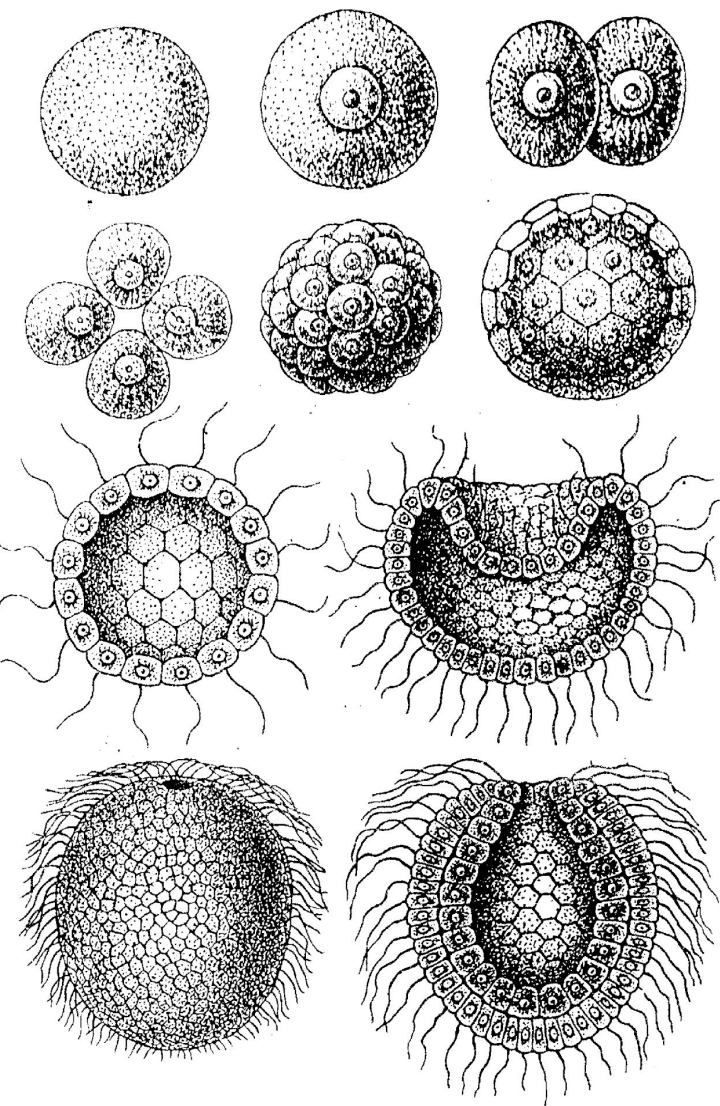


Рис. 1. Стадии эмбрионального развития кораллового полипа по Э.Геккелю, рекапитулирующие основные этапы филогенеза многоклеточных животных (Из А.В.Иванова, 1968, с изменениями).

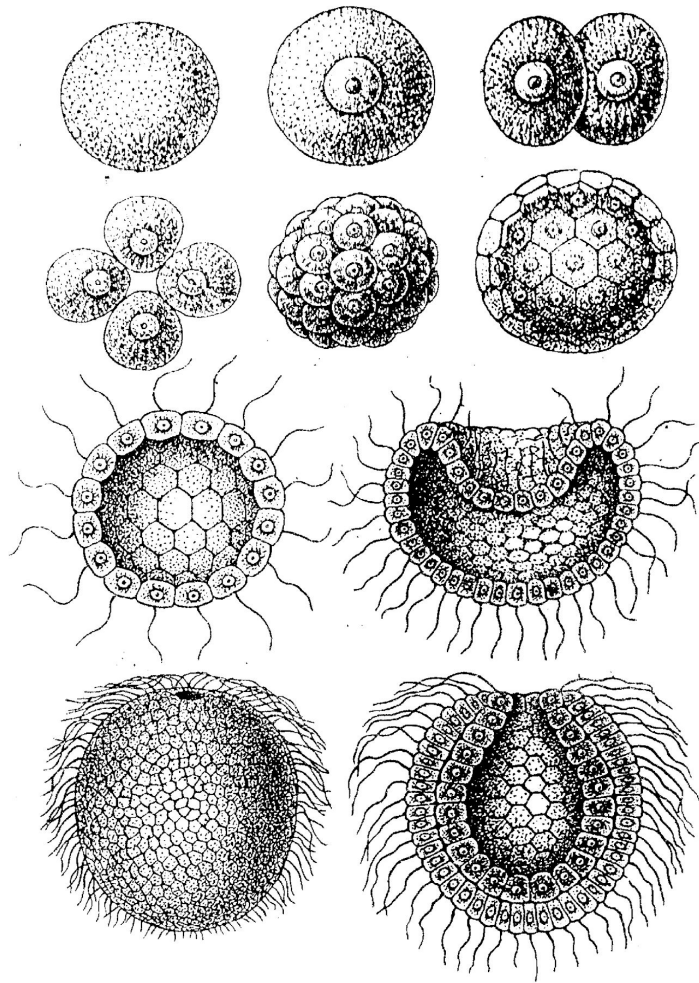
- Исходя из того, что онтогенез вкратце повторяет филогенез предков, он предположил, что каждой стадии эмбриогенеза соответствует реально существовавший предок. Так, яйцу, или **цитуле**, соответствует одноклеточный предок **Cytea**, стадии **морулы** — **Moraea** и т.п. Особенно важной и широко распространенной среди животных рекапитуляцией Геккель считал двухслойную зародышевую стадию — **гастроу**.

- Именно по ее образу и подобию он и создал общего прародителя всех Metazoa.
- По представлениям Геккеля, первой филогенетической стадией был одноклеточный амебообразный организм, сначала безъядерный. От него произошли все животные. Колония подобных клеток рекапитулируется **морулой**. Вытеснением клеток на периферию жидкостью, накапливающейся внутри морулы, образуется свободноплавающая **Blastea** (ей соответствует в онтогенезе **бластула**), клетки Бластеи сперва покрыты псевдоподиями, которые позднее приобретают способность быстро изгибаться и превращаются в жгутики (?!).



- Следующей очень важной стадией является Гастрея, образовавшаяся из Бластеи путем впячивания (инвагинации) стенки тела на переднем полюсе последней. Наружный клеточный слой Гастреи был снабжен жгутиками и сохранял функцию движения, внутренний слой стал кишечником. В центральной, кишечной, полости, сообщавшейся ртом с наружной средой, происходило переваривание захваченной добычи. Два эпителиальных слоя Гастреи — **экто-** и **энтодерма** — представляли собой первичные органы, из которых у потомков Гастреи возникли все органы и ткани.

1. Стадии эмбрионального развития кораллового полипа по
 скелету, рекапитулирующие основные этапы филогенеза
 многоклеточных животных
 (А.В.Иванова, 1968, с изменениями).



- Гастрея и ее ближайшие родственники были названы Геккелем Гастреадами. Современные Cnidaria и губки рассматривались им как мало изменившиеся потомки Гастреи, а гастрюла — как рекапитуляция Гастреи. Своеобразной моделью этого процесса представлялся, например, эмбриогенез кораллового полипа (рис. 1).
- Сущность своей теории Геккель видел в том, что все многоклеточные имеют монофилетическое (то есть от одного предка) происхождение и развились от одной прародительской формы — Гастреи.

Рис. 1. Стадии эмбрионального развития кораллового полипа по Э.Геккелю, рекапитулирующие основные этапы филогенеза многоклеточных животных
(Из А.В.Иванова, 1968, с изменениями).

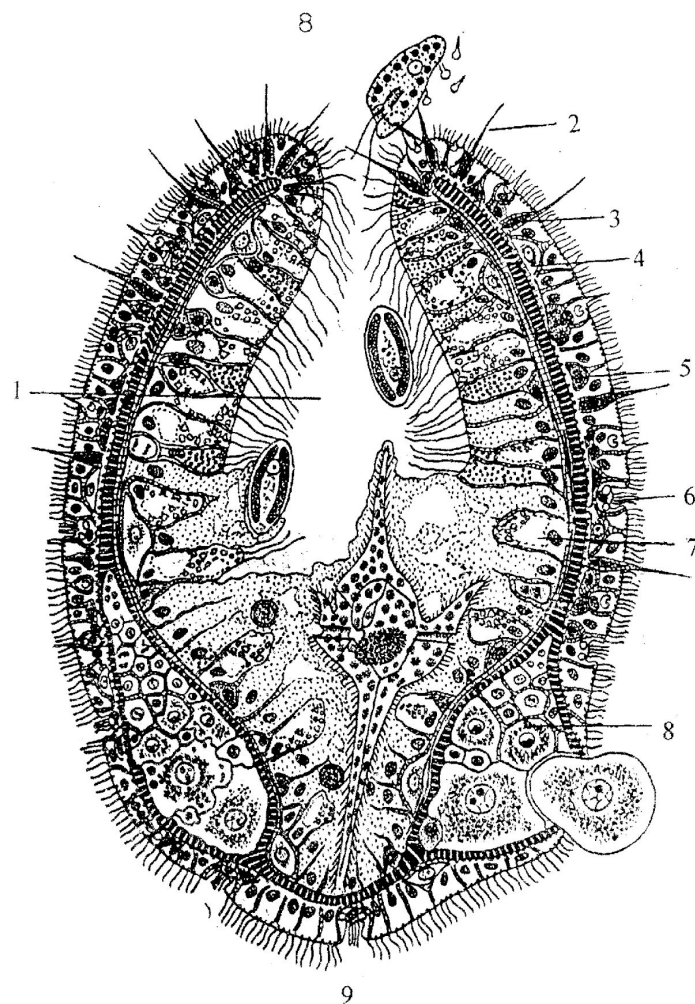


Рис. 2. Гипотетическое строение Гастреи (По А.Лангу, из Иванова, 1968):

1 — кишечная полость; 2 — книдоциль (чувствительная щетинка стрекательной клетки); 3 — стрекательная клетка с книдоцилем; 4 — интерстициальная клетка; 5 — ганглиозная клетка; 6 — экскреторная ресничная клетка; 7 — клетка гастральной полости; 8 — яичник; 9 — аборальный полюс.

Среди клеток кишечника видны фагоциты, объекты питания (в том числе *Ceratium* из *Dinoflagellata*).

- Однако уже в 1874 году русский эмбриолог В. В. Заленский подробно рассмотрел первые стадии эмбрионального развития различных животных с точки зрения соответствия их теории Гастреи и тут же отметил, что *инвагинационная гастрюла* вовсе не имеет такого широкого распространения, которое ей приписывают. Образование двухслойного зародыша путем инвагинации — явление явно вторичное. Куда распространенней такие способы гастрюляции, как *иммиграция* или *деляминация*. С его точки зрения общий предок Метазоа скорее должен был обладать признаками наиболее распространенной среди низших многоклеточных Планулы, чем Гастреи.

- Е.Коршельт и К.Хайдер, обратили внимание на то, что ротовое отверстие у личинок и взрослых представителей низших многоклеточных лежит не на переднем, как считал Геккель, а на заднем конце тела. Это объясняется образованием там мертвой зоны во время движения личинки. Там поэтому зависают пищевые частицы, облегчая этим их захват. Вслед за ними Н.А.Ливанов в 50-х годах привлек это явление для объяснения причин появления так называемой *униполярной иммиграции* клеток эктодермы бластулы в бластоцель и образования таким образом двухслойного зародыша. Это наблюдение, подтвержденное в последние годы экспериментами Л.Н.Серавина, сыграло позднее важную роль.

Фагоцителла Мечникова

- На таком фоне контрастно выглядела **гипотеза Фагоцителлы И.И.Мечникова**. В отличие от остальных, он исходил не из умозрительных построений, а из наблюдений над пищеварением у низших беспозвоночных — губок и ресничных червей турбеллярий. В 1877 г в статье «О пищеварительных органах пресноводных турбеллярий». Мечников пришел к выводу, что турбелляриям и губкам свойственно *внутриклеточное пищеварение*.

- Мечников обнаружил, что у личинок низших многоклеточных *первичная энтодерма* представлена сначала в виде сплошной массы внутренних клеток, как это наблюдается у многих губок и низших червей — турбеллярий и во взрослом состоянии. Позднее Мечников глубоко исследует все тогда известные примеры образования двуслойного зародыша с помощью инвагинации и доказывает, что они всегда вторичны (рис. 4).
- **По Мечникову** *первичный метазоон* был шаровидным и имел сначала однослойное строение. Поскольку у всех Metazoa полость дробления появляется очень быстро, то, вероятно, **предком Metazoa была бластулообразная колония жгутиконосцев.** Иными словами, **Бластея** сохраняется, и в этом совпадение с гипотезой Геккеля.

Питание такого первичного метазоона совершалось теми же клетками, отвечающими за передвижение — **кинобласт**, и на внутреннюю клеточную массу — **фагоцитобласт**. Данное дифференцирование закрепилось в эволюции. Так, по Мечникову, возник компактный организм — **Parenchimella**, или, как позднее он ее назвал — **Phagocitella**, общий предок всех многоклеточных. Такое явление тоже известно у жгутиконосцев, это, по Мечникову, послужило причиной появления первой дифференцировки и специализации клеток в колонии первичного метазоона на наружный слой клеток, отвечающих за передвижение — **кинобласт**, и на внутреннюю клеточную массу — **фагоцитобласт**. Данная дифференцировка закрепилась в эволюции. Так, по Мечникову, возник компактный организм — **Parenchimella**, или, как позднее он ее назвал — **Phagocitella**, общий предок всех многоклеточных.

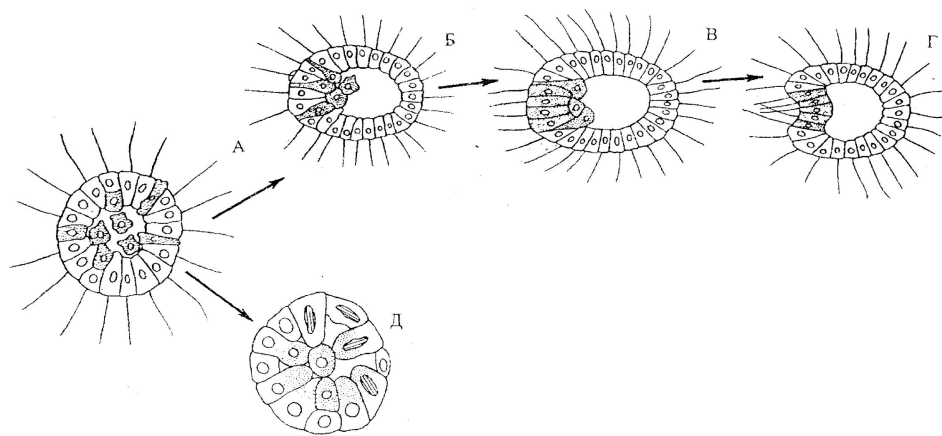


Рис.4. Типы гастрюляции, выстроенные в порядке их эволюции у Cnidaria по представлениям И.И.Мечникова (из Иванова, 1968)
 А — смешанная деляминация (*Polyxenia leucostyla*); Б — униполярная иммиграция; В — концентрированная униполярная иммиграция (*Laodice cruciata*); Г — инвагинация (сцифоидная медуза *Nausithoe marginata*); Д — деляминация (*Liriope mucronata*).

- В дальнейшем, по Мечникову, **одни** потомки Фагоцителлы перешли к **сидячему образу жизни, дав начало губкам, другие — к ползанию по субстрату, приобретя билатеральную симметрию и ротовое отверстие. От них произошли плоские черви. Наконец, третьи, сохранив плавающий образ жизни, превратились в первичных кишечнополостных.**

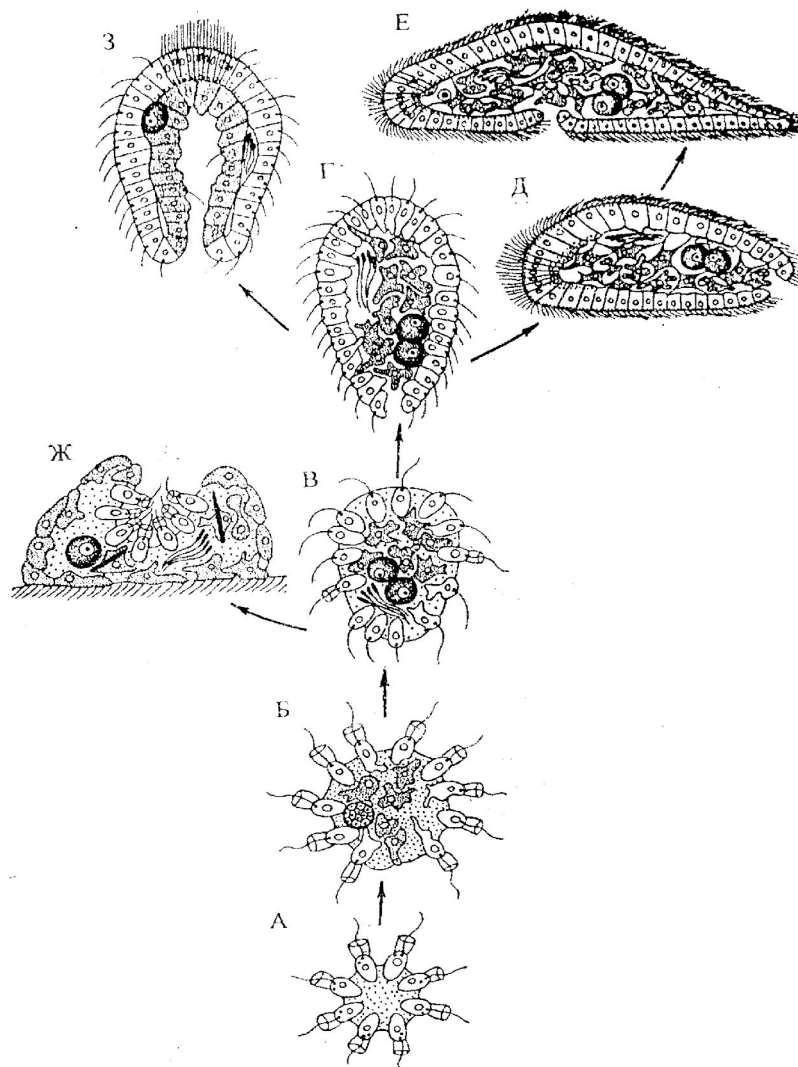


Рис. 9. Главнейшие предполагаемые стадии филогенеза Metazoa по А.В.Иванову (из Иванова, 1968)
 А — колония Craspedomanadina типа Sphaeroeca; Б — колония Craspedomanadina типа Proterospongia; В — ранняя Фагоцителла; Г — поздняя Фагоцителла; Д — первичная турбеллярия — появление рта и билатеральной симметрии; Е — примитивная бескишечная турбеллярия — усиление дифференциации клеток, смещение рта на брюшную сторону; Ж — примитивная губка — переход к сидячему образу жизни, замена локомоторной функции киноцитов гидрокинетической; З — первичное кишечнополостное типа Гастрей — образование, эпителизация фагоцитобласта.

- Гипотеза Мечникова выгодно отличалась от других опорой на существующие и сейчас формы простейших и личинок низших многоклеточных, на сохранившиеся и сейчас примитивные формы добывания и усвоения пищи, что позволило ему физиологически обосновать начало клеточной дифференцировки и возникновение первичных органов многоклеточных — киобласта и фагоцитобласта как прообраза первых зародышевых листков. **В обиход науки было введено представление о колониальном предке многоклеточных.** В результате удалось объяснить большое количество филогенетических и сравнительно-анатомических фактов, необъяснимых с позиций других гипотез.

- Серьезнейший шаг к теории колониальности в возникновению метазойности сделал А.А. Захваткин, который занимался исследованием жизненных циклов колониальных простейших и низших Metazoa и на этом основании сформулировал свою **гипотезу Синзооспоры**. Захваткин первым вышел за пределы организменного подхода, установив: **эволюционируют не особи, а жизненные циклы целиком**. Он пришел к выводу, что жизненный цикл простейших, от которых взяли начало многоклеточные, должен был состоять из следующих четырех периодов:

- 1. Метагамного периода, когда происходит *палинтомическое* образование жгутиковых клеток-расселительниц (зооспор).
- 2. Вегетативного периода, представленного питающимися жгутиконосцами, размножающимися *монотомически* (трофозоитов).
- 3. *Прогамного* периода, в течение которого проходит мейоз и формируются гаметы,
- 4. *Сингамного* периода, т.е. процесса оплодотворения и образования зиготы.

- Оказалось, что жгутиконосцы с подобным типом жизненного цикла не так уж и редки. Процесс перехода к многоклеточности Захваткин представлял себе по аналогии с формированием колоний у жгутиконосцев-*вольвоцид*. Такой переход осуществился в результате объединения отдельных зооспор в единую «синзооспору», вследствие чего и все последующие монотомические поколения перестали существовать как самостоятельные индивидуумы. Соответственно *метагамный* и *сингамный* периоды стали частью онтогенеза многоклеточного организма.
- Он обнаружил также важнейшее эволюционное значение *палинтомического* дробления, естественным следствием которого является *эффект эмбрионизации*.

- Все теории Геккеля, Мечникова и Захваткина сходны в том, что принимают за отдаленных предков многоклеточных животных колонии простейших. Существует, однако, гипотеза, предполагающая, что в процессе эволюции одиночные простейшие целиком превращались в многоклеточные существа.
- Переход от одноклеточного состояния к многоклеточному, якобы, совершился в теле инфузории сразу путем образования клеточных границ вокруг отдельных ядер и прилегающих к ним участков цитоплазмы. Этот предполагаемый процесс называется целлюляризацией (от лат. cellula - клетка), а сама гипотеза - теорией целлюляризации.

Теории целлюляризации (выведение многоклеточных из инфузорий)

- В 1877 Г.Ихеринг заявил о возможности происхождения плоских червей турбеллярий непосредственно от инфузорий. В течение 80-х годов прошлого века эта гипотеза, названная гипотезой целлюляризации, была довольно популярной. Ихеринг возражал против идеи Геккеля о происхождении Metazoa от колониальных простейших. Он считал, например, что цитостом инфузорий гомологичен рту метазоа, а их система сократительной вакуоли — выделительной системе последних. Параллельно с Ихерингом или вслед за ним появились аналогичные гипотезы англичанина Сэвила Кента, москвича А.А.Тихомирова и, наконец, упомянутая выше гипотеза француза Шадфо.

- В 1936 г. появилась своеобразная гипотеза М. Шадфо. По его мнению, предками Metazoa были представители большой группы простейших, названных им “*Protistes Trichocistiferes*”, для которых характерно наличие специальных экструзивных органелл — трихоцист и особой вестибулярной ямки, из которой у многоклеточных сформировался инвагинационный (т. е. образовавшийся путем впячивания — инвагинации) кишечник (рис. 6). Шадфо считает гомологами внутриклеточную органеллу многих простейших и их цитостом соответственно стрекательным капсулам и гастральной полости кишечнополостных.
- Гипотезу Шадфо можно отнести к разряду многочисленных оригинальных гипотез, которые могут быть объединены под общим названием гипотез целлюляризации.

- Эта идея, высказанная впервые Ихерингом, пропагандируется югославским зоологом Иованом Хаджи (1944). По его мнению, многоклеточные произошли от многоядерных инфузорий. Эта идея, высказанная впервые Ихерингом, пропагандируется югославским зоологом Иованом Хаджи (1944). По его мнению, многоклеточные произошли от многоядерных инфузорий, которые обладают довольно сложным строением. Их цитоплазма представлена двумя слоями - периферической эктоплазмой и центральной эндоплазмой, в которой совершается внутриклеточное пищеварение. В эктоплазме залегают трихоцисты. Эта идея, высказанная впервые Ихерингом, пропагандируется югославским зоологом Иованом Хаджи (1944). По его мнению, многоклеточные произошли от многоядерных инфузорий, которые обладают довольно сложным строением. Их цитоплазма представлена двумя слоями - периферической эктоплазмой и центральной эндоплазмой, в которой совершается внутриклеточное пищеварение. В эктоплазме залегают трихоцисты, мионемы и другие характерные клеточные органеллы. Инфузории имеют клеточный рот, глотку, а также пульсирующие вакуоли с их приводящими канальцами. Все эти различно дифференцированные части одноклеточного организма - органеллы - Хаджи считает гомологичными органам многоклеточного животного, несущим сходные с ними функции. Так, он думает, что кожные покровы Metazoa произошли из эктоплазмы, их кишечник - из эндоплазмы, мышцы - из мионем, органы выделения - из пульсирующих вакуолей, наконец, их половые железы - из микронуклеуса. Эта идея, высказанная впервые Ихерингом, пропагандируется югославским зоологом Иованом Хаджи (1944). По его мнению, многоклеточные произошли от многоядерных инфузорий.

- Хаджи много лет занимался изучением стрекающих — Cnidaria — и верно подметил у всех представителей этого типа те или иные признаки двусторонней симметрии. Это обстоятельство послужило для него основанием считать предками Cnidaria плоских червей Convoluta, от которых произошли коралловые полипы, а наиболее примитивными многоклеточными — бескишечных плоских червей Acoela, которые в свою очередь, по Хаджи, есть видоизмененные потомки каких-то инфузорий. Однако вывести организацию многоклеточных Acoela из строения одиночного простейшего можно, только допустив процесс так называемой целлюляризации.

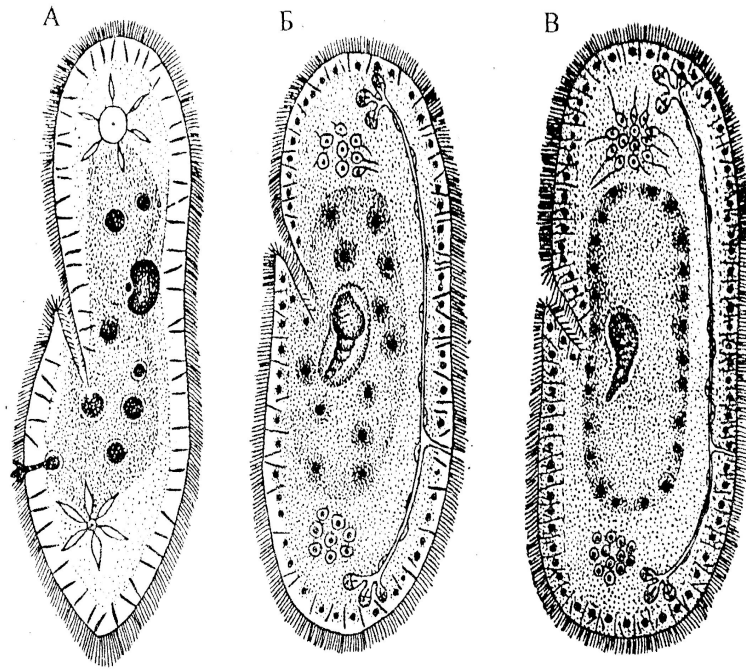


Рис. 7. Гипотетическое превращение ресничной инфузории в примитивную турбеллярию (по Хаджи, из Иванова, 1968)
А-В — три последовательные стадии эволюции.

- Он считал полностью гомологичными ряд структур и аппаратов инфузорий и многоклеточных. Например, сократительные вакуоли инфузорий и выделительную систему турбеллярий, стрекательные элементы тех и других (трихоцисты инфузорий и рабдиты турбеллярий) (рис. 7).
- Тело бескишечных турбеллярий целиком или отчасти состоит из плазмодия, т. е. лишено внутриклеточных границ. Это дало основание Хаджи утверждать, что целлюляризация их по сравнению с другими многоклеточными еще не закончена.

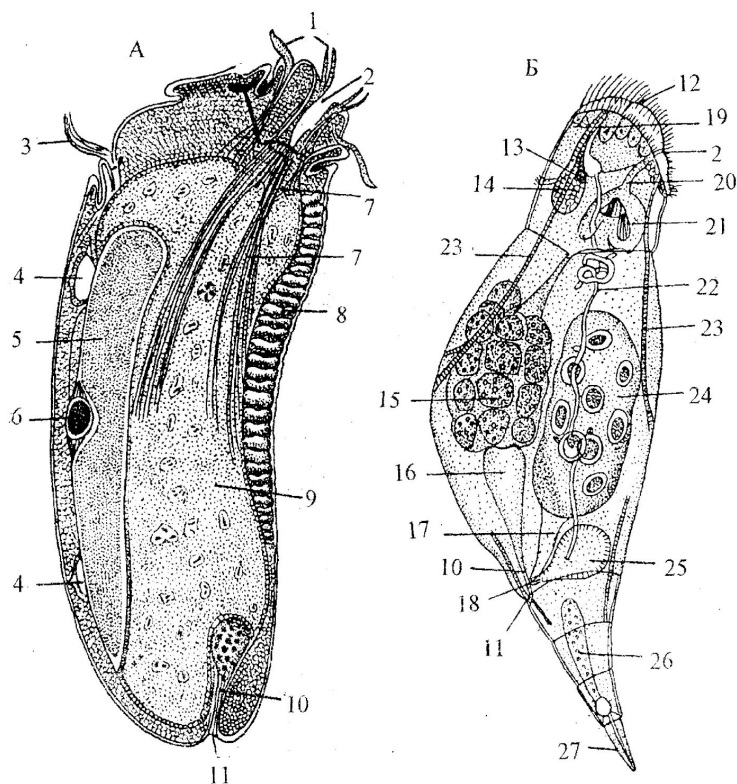


Рис. 5. Сравнение элементов анатомии инфузории и коловратки (из Иванова, 1968).

А – продольный разрез инфузории *Diplodinium escaudatum*; Б – схема строения коловратки, вид сбоку:

1 – околоротовые цирри; 2 – цитостом и ротовое отверстие коловратки; 3 – спинные цирри; 4 – сократительная вакуоль; 5 – макронуклеус; 6 – микронуклеус; 7 – микрофиламенты глотки; 8 – скелетная пластинка; 9 – эндоплазма; 10 – задняя кишка и ее клеточный аналог у инфузории; 11 – анальное отверстие коловратки и цитопрокт инфузории; 12 – коловращательный аппарат; 13 – мозг; 14 – ретроцеребральный орган; 15 – желудок; 16 – кишечник; 17 – яйцевод; 18 – клоака; 19 – проток ретроцеребрального органа; 20 – пищевод; 21 – глотка (мастакс); 22 – протонефридий; 23 – мышца-ретрактор; 24 – яичник; 25 – мочевой пузырь; 26 – цементные железы; 27 – пальцы.

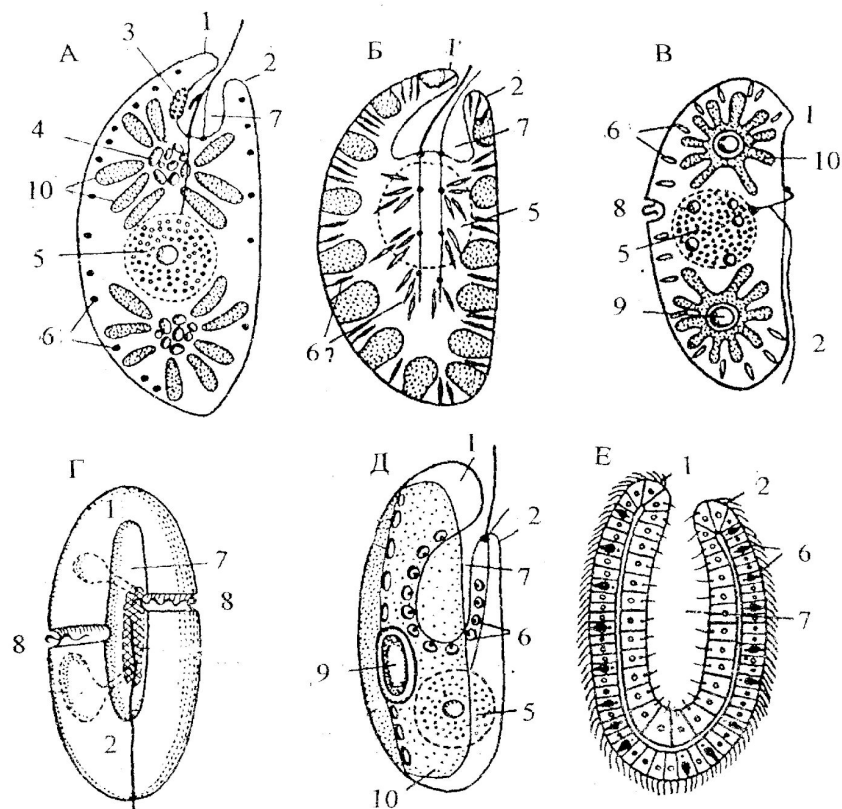


Рис. 6. Выведение гастрей из жгутиконосцев, по М.Шадфо (из Иванова, 1968).

А — схема организации Euglenoida; Б — то же Chloromonadida; В и Г — то же Dinoflagellata; Д — то же Cryptomonadida; Е — гастрей: 1 и 2 — края вестибулярного отверстия (бластопор у Гастреи); 3 — стигма; 4 — зерна парамиллона; 5 — ядро; 6 — книдоциты; 7 — вестибулярная впадина (архэнтерон у Гастреи); 8 — жгутиковый желобок; 9 — пиреноид; 10 — пластида;

- Эта концепция не выдерживает критики прежде всего потому, что принцип, лежащий в ее основе, не согласуется с основными положениями клеточной теории. Теория целлюляризации приравнивает части отдельной клетки тканям и органам Metazoa, т.е. многоклеточным образованиям. Теория целлюляризации Хаджи не имеет никакой опоры и в эмбриологии низших многоклеточных.

- Сегодня для любой гипотезы, кроме признания происхождения многоклеточных животных от каких-то простейших, никем уже не ставящегося под сомнение, требуется ответ на следующие вопросы.
- Во-первых, почему все-таки возникла многоклеточность? Простейшие до сих пор представляют собой процветающую в наших водоемах группу.
- Во-вторых, о какой многоклеточности идет речь?
- В третьих, какие условия были необходимы для возникновения настоящих многоклеточных животных?
- В четвертых, где, среди каких простейших нужно искать возможных предков и какими свойствами должны были обладать эти гипотетические предки Metazoa?
- Наконец, в-пятых, как же возникла та форма индивидуальности, что характерна для настоящих Metazoa?
- Ответ на первый вопрос лежит в одном из свойств материи как таковой. Его можно назвать тенденцией к самоорганизации, к возникновению порядка из хаоса, тенденцией к возникновению все более сложных систем, т.е. все более сложных связей между организмом и средой обитания.