

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Рецензия на книгу: *Г. Л. Атаев. Размножение партенит трематод. Обзор основных теорий.* Санкт-Петербург, Наука, 2017, 87 с. ISBN 978-5-02-039707-1

Книга Г. Л. Атаева посвящена наиболее сложной фазе многохозяинного (гетероксенного) жизненного цикла плоских паразитических червей — дигенетических сосальщиков (Plathelminthes: Trematoda, Digenea) — партеногенетическим поколениям (редиям и спороцистам), паразитирующим в первом промежуточном хозяине — моллюске. Автор поставил перед собой крайне сложную цель: связать все разнообразие концепций, накопившихся за длительную историю изучения этих червей, с современными данными, решив главный вопрос: осмысление природы жизненных циклов дигеней через анализ происхождения форм размножения их партеногенетических поколений (партенит).

Изложение в книге логично и очень конденсированно. Автор подробно анализирует все имеющиеся литературные источники от ранних исследований XIX в. до самых современных. Момент для такого обзора объективно назрел в связи с появлением новых экспериментальных данных по пересадке редий и спороцист, экспериментам по выращиванию этих стадий *in vitro*, а также детальным электронно-микроскопическим исследованиям половых зачатков, многие из которых выполнил сам автор, проверяя альтернативные гипотезы. Важное достоинство книги — рассмотрение каждого аспекта исследований в рамках всего разнообразия семейств трематод, заострение внимания на общих тенденциях и причинах частных отклонений.

Книга состоит из трех глав. В первой главе подробно описаны морфология и процессы формирования партенит: эмбриогенез, постэмбриогенез, внедрение в моллюска и миграции, переход инвазионной личинки (мирацидия) к паразитизму в моллюске. Автор описывает эволюционные вариации этих процессов, в том числе педогенез, т. е. переход от активно-плавающей личинки с ресничным аппаратом к пассивной личинке (мирацидию внутри яичевой оболочки), заглатываемой моллюском и внедряющейся в стенку кишечника хозяина. Увлекательно описаны эволюционные вставки и замены сочетаний поколений партенит (спороцисты — редии, материнские и дочерние), их морфологические отличия (наличие кишечника и глотки у редий, отсутствующих у спороцист) и особенности питания, включая агрессивное проедание редиями ходов в гонаде и гепатопанкреасе моллюска и их каннибализм. Даны подробные данные по различным поколениям спороцист и редий (материнские и дочерние), их вариации в разных филогенетических линиях трематод.

Вторая глава — наиболее важная в книге по насыщенности фактами, мнениями и логическому анализу. Исходя из цели книги — выявить гомологии бедных морфологическими структурами партенит для установления хода и этапов эволюции форм размножения, сравнение затронуло процесс формирования эмбрионов партенит и их потомков из генеративных клеток (ГК). В случае признания партенит поколениями жизненного цикла, ГК и их скопления в составе особых центров пролиферации — герминальных масс (ГМ), — это производные полового зачатка вылупляющихся из отложенных маридами яиц мирацидиев, т. е. инвазионных личинок материнского поколения партенит. В этом случае есть шанс найти в делении ГК следы мейоза. Этой точки зрения придерживаются автор и сторонники гипотезы гетерогонии. При этом деление ГК не обязательно должно включать классический мейоз, сторонников гетерогонии устраивает и партеногенез в любой форме, включая диплоидный амейотический.

Сторонники же альтернативной гипотезы (метагенеза) считают ГК плюрипотентными соматическими клетками, подобными необластам турбеллярий и стволовым клеткам высших организмов. Эти клетки пластичны и могут при делении производить как соматические, так и половые клетки, легко меняя программу развития, без ранней необратимой дифференцировки на половые и соматические клетки. Развитие по типу метагенеза трактуется, как почкование или апогенез, или индуцируемый исключительно условиями среды полиморфизм потомков — личинок мирацидиев, материнских и дочерних спороцист, редий, с завершающим метаморфозом от церкарий к яйцепродуцирующей половозрелой марите. Соответственно ряд: спороцисты—редии—церкария рассматриваются как полиморфные личинки на пути метаморфоза к марите.

Сторонники гетерогонии старались доказать наличие следов мейоза, исследуя клеточное деление и пloidность генома партенит, а также пытались обнаружить раннюю дифференцировку половых клеток. Наоборот, сторонники метагенеза указывали на широкую потенцию в линиях клеток. Выяснение истины уперлось в методические трудности: мейоз ГК не доказан, но и не удалось размножить ГК или их предшественников — зачатковых клеток в составе герминальных масс в культуре и модифицировать их линии *in vitro* для того, чтобы доказать их плюрипотентность. Однако автор и сторонники гетерогонии доказали, что существует клональный полиморфизм партенит и их потомков как поведенческий, так и генетический. Другим аргументом служит доказательство ранней дифференцировки зачатковых клеток герминальных масс на половые (ГК) и соматические клетки.

Важным аргументом гетерогонии послужило электронно-микроскопическое исследование центров пролиферации в партенитах, эти центры представлены герминальными массами (ГМ). В последних выявлены разные типы клеток — недифференцированные (стволовые), способные к пролиферации, собственно ГК на разных этапах дифференциации (половые клетки — гомологи клеток полового зачатка мирацидиев), так и соматические клетки. Клетки эти распределены по зонам: от центров ГМ к периферии идут зоны: пролиферации недифференцированных клеток, созревания типичных ГК и формирования эмбрионов на периферии ГМ, где преобладают соматические звездчатые клетки.

В двух разделах главы проанализирована судьба ГК материнских спороцист и партенит дочерних генераций: дочерних спороцист и дочерних редий. Главную проблему анализа автор видит в степени потенции к дифференцировке ГК. Автор доказывает сужение потенции ГК, относительно необратимость процесса дифференцировки в ряду спороциста—редия—церкария. Доказательства дают опыты по пересадке партенит из зараженного моллюска в незараженного. Сочетание методик пересадки и культивирования спороцист и редий *in vitro* позволяет автору сделать важнейший вывод. Потенции ГК в герминальных массах по продукции дочерних редий или церкарий закладываются не в самих продуцирующих редиях, а в их материнских редиях или еще раньше, в материнских спороцистах, т. е. в предшествующих генерациях, во время эмбрионального развития. Поэтому сигнал к формированию эмбрионов редий или церкарий поступает не непосредственно к продуцирующей дочерней редии, а к ее материнской редии или к предшествующей редиям материнской спороцисте. Этот вывод вносит ясность в различие данных об обратимости механизма смены от преимущественного продуцирования церкарий и возврата к преимущественному продуцированию редий, полученных в опытах по пересадке. Вывод однозначно соответствует выводу из опытов *in vitro* с молодыми дочерними редиями, они продуцировали только редий в условиях изобилия питания, не переходя к продуцированию церкарий. Также в опытах *in vitro* не было фактов обратного возврата от дочерних редий, уже продуцирующих церкарий, к продукции редий, по той простой причине, что специализация дочерних эмбрионов на стадии ГК закладывается заранее, еще в эмбрионе продуцента внутри организма его материнской редии или спороцисты.

Третья глава посвящена анализу инфрапопуляций партенит в моллюске. Автор разделяет развитие в моллюске на пролонгированный (древний) и лимитированный по числу поколений партенит (продвинутый) типы, показывая параллелизмы этой генеральной тенденции в эволюции разных линий трематод. Автор рассматривает эту эволюционную тенденцию как реализацию двух эволюционно перспективных альтернативных адаптаций: у высших трематод происходит сокращение числа поколений партенит, тогда как архаичные трематоды как раз используют большое число генераций партенит в моллюске, как эволюционное преимущество устойчивых гармоничных отношений в системе паразит—хозяин, позволяющих очень долго поддерживать источник заражения. Именно устойчивость этой системы превращает моллюска в природный резервуар инвазии, что крайне важно для поддержания циркуляции паразита в экосистеме и в создании природных очагов паразитозов. Подход автора к инфрапопуляции с точки зрения внутренних энергетических ресурсов, обоснованный его экспериментальными исследованиями, приводит Г. Л. Атаева к аргументированному выводу о причинах лабильности числа поколений партенит в моллюске.

Книга, несомненно, найдет своего читателя среди ученых гельминтологов и преподавателей зоологии и паразитологии в вузах. Ввиду небольшого тиража и быстрого накопления новых данных весьма желательно ее переиздание в будущем. Для последующих изданий хотелось бы рекомендовать автору проиллюстрировать текст морфологическими и логическими

диаграммами основных концепций и морфогенетических процессов. Во вступительной части желательны иллюстрации основных типов циклов трематод и кладограммы современного филогенетического древа с разметкой типов жизненных циклов на этом древе. Тогда читателю будет легче ориентироваться в названиях семейств, столь широко использованных в аналитических главах книги. Текст книги плотно насыщен терминами из разных альтернативных концепций. Это обычно в обсуждении концепций паразитологии с ее двухсотлетней историей и неизбежно при столь тщательном анализе публикаций. Желательно поэтому в последующих изданиях сделать приложение в виде перечня терминов с определениями и пояснениями смысла и привязке каждого термина к конкретной концепции. Это облегчит текст и расширит круг читателей этой успешной книги от опытных специалистов к многочисленным студентам и начинающим зоологам и паразитологам.

© А. Ю. Рысс

Зоологический институт РАН,
С.-Петербург

Поступила 02.11.2017