

УДК 576.895.135

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ORTHONECTIDA

© Г. С. Слюсарев

Анализ оригинальных и литературных данных позволяет заключить, что жизненный цикл *Orthonectida* может быть охарактеризован как однохозяйный (моноксенный), в процессе реализации которого чередуются несколько правильно сменяющих друг друга поколений. Паразитические поколения (первичные и вторичные плазмодии) размножаются агамным способом (почкованием) и партеногенетически. В результате почкования образуются новые генерации плазмодиев; из генеративных клеток (партеногенетических яиц) развиваются особи полового поколения, представленного свободноживущими и непитающимися самцами и самками или (реже) гермафродитами. Развитие особей первого паразитического поколения — первичных плазмодиев протекает с метаморфозом, для всех остальных характерно прямое развитие. Особи полового поколения имеют билатеральную симметрию, а паразитические особи (плазмодии) анаксонны. Таким образом, в жизненном цикле ортонектид имеют место агамное размножение, осуществляемое путем почкования плазмодиев, апомиктический партеногенез, дающий начало особям полового поколения и, наконец, половое размножение (амфимиксис), свойственное поколению самцов и самок. В процессе реализации жизненного цикла агамное размножение и апомиктический партеногенез закономерно сменяются амфимиксисом. Все это позволяет рассматривать жизненный цикл ортонектид как сочетание метагенеза и гетерогонии.

История изучения *Mesozoa* насчитывает уже более 125 лет. Тип *Mesozoa* был установлен Ван Бенеденом (Van Beneden) в 1876 г. для известных к тому времени дициемид. Первоописание дициемид принадлежит итальянскому исследователю Каволини (Cavolini, 1787; цит. по: Nouvel 1948). История изучения ортонектид начинается с работ французского зоолога Жиара (Giard, 1877, 1878). За прошедшее с тех пор время тип *Mesozoa* включал самые разные таксоны, однако сейчас в нем осталось всего 2 класса: ортонектиды — *Orthonectida* и дициемиды — *Dicyemida*. Многие зоологи считают это объединение искусственным. Сразу отметим, что, с нашей точки зрения, эти классы не имеют родства, но их филогенетические отношения представляют собой предмет отдельного анализа, требующего к тому же обширной дополнительной информации о биологии и строении дициемид, и ортонектид. Оба таксона — малоизученные и во многом загадочные группы беспозвоночных. В большей степени сказанное относится к ортонектидам.

Ортонектиды — исключительно паразитическая группа беспозвоночных животных. В качестве хозяев они используют широкий круг бентосных морских беспозвоночных. В пресноводных беспозвоночных ортонектиды не обнаружены. Хозяевами ортонектид могут быть турбеллярии, немуртины, полихеты (и седентарные, и эррантные), моллюски (*Gastropoda* и *Bivalvia*), а также асцидии. Практически исчерпывающий список хозяев приведен в работах Козлова (Kozloff, 1992, 1993). В хозяине паразитирует плазмодий — «стадия»,

природа которой до сих пор остается открытой (Slyusarev, Miller, 1998; Слюсарев и др., 2002). Плазмодий локализуется преимущественно в рыхлых тканях хозяина. В цитоплазме плазмодия находятся генеративные клетки, из которых формируются самцы и/или самки, а у представителей рода *Stoechoarthrum* — гермафродиты. Особи полового поколения покидают хозяина и копулируют во внешней среде. Личинка полностью завершает свое развитие внутри материнского организма и, покинув его, заражает нового хозяина.

Отметим, что во всех последних сводках и учебниках ортонекид и дициемид продолжают рассматривать вместе в составе одного типа, что заведомо подразумевает их большую или меньшую филогенетическую близость. Ответы на вопросы о месте ортонекид и дициемид среди остальных Metazoa, о степени их родства друг с другом, а также о правомерности их объединения в единый тип требуют решения целого ряда ключевых задач, касающихся биологии и морфологии представителей этих двух группировок. К числу этих задач несомненно относится и принципиальный вопрос о природе жизненного цикла ортонекид.

Во всей имеющейся в настоящее время оригинальной литературе, посвященной ортонекидам, эта проблема упорно обходится стороной. В отношении природы жизненного цикла ортонекид никто не высказал никаких сколько-нибудь определенных предположений. Таким образом, этот вопрос продолжает оставаться открытым. В настоящей работе мы попытались суммировать результаты собственных оригинальных наблюдений и литературных данных и на этой основе обсудить вопрос о природе жизненного цикла ортонекид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные для представленной работы получены на основе многолетнего изучения двух видов ортонекид: *Intoshia variabilis* — паразита турбеллярии *Macrorhynchus crocea* (O. Fabricius, 1826) (Platyhelminthes: suborder Kalyptorhynchia) и *Intoshia linei* — паразита немуртин *Lineus ruber* и *L. viridis* (Nemertinea: Enoptla: Heteronemertea). Исследование ортонекид *Intoshia variabilis* проводится нами на Белом море, начиная с 1989 г. Наблюдения над *Intoshia linei* проводились в 1988, 1989 и в 1999—2002 гг. на Баренцевом море, в районе станции Мурманского морского биологического института РАН (пос. Дальние Зеленцы). Методика сбора, содержания и получения полового поколения в лабораторных условиях этих ортонекид подробно описана нами ранее (Slyusarev, 1994; Слюсарев, Черкасов, 2001). В нашем распоряжении были серии полутонких срезов зараженных немуртин и турбеллярий, электронограммы и препараты, окрашенные ДАПИ и радомин-фаллоидином. Особенности использованных методов фиксации и приготовления срезов и препаратов также описаны ранее (Slyusarev 1994; Слюсарев, Черкасов 2001; Слюсарев и др., 2002).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ОРТОНЕКТИД

Хозяин — беспозвоночное животное заражается личинкой, строение которой, равно как и сам механизм заражения изучены явно недостаточно. Личинки ортонекид были описаны только на светооптическом уровне. Они характеризуются небольшими размерами — их длина не превышает 20 мкм. Личинка покрыта ресничными локомоторными клетками, внутри ее находится группа из нескольких недифференцированных клеток. На переднем конце личинки компактно располагаются 2—4 специализированные клетки, заполненные светопреломляющим содержимым. Возможно, они имеют секреторную природу и выполняют функцию желез проникновения, аналогичную таковой

мирацидиев трематод. Точно установленным можно считать факт, что личинки *Rhopalura ophiocomae* заражают непосредственно офиур, т. е. тех же животных, в которых развивались отродившие их особи. Это означает отсутствие в жизненном цикле ортонекид промежуточных хозяев. Экспериментальное заражение, проведенное Коллери и Лавалее (Caullery, Lavallee, 1912), подтвердило справедливость данного положения, и у нас нет причин ставить под сомнение результаты этих опытов.

Работами этих авторов также бесспорно доказано, что заражение хозяина осуществляется через покровы (per cutum), половые или какие-либо другие отверстия, но не через рот (per os). Так, личинка *Rh. ophiocomae* заражает хозяина (офиуру) через бурсальные щели. Дальнейшее развитие личинки и превращение ее в плазмодий представляют пока полную загадку. Точно можно сказать лишь то, что поколение «личинка—плазмодий» развивается со сложным метаморфозом. Рост плазмодия сопровождается его проникновением в различные ткани хозяина, не исключая и нервную. Развитие плазмодия в тканях хозяина приводит к тому, что он принимает весьма причудливую форму, которая может быть охарактеризована как анаксонная (рис. 1).

«Тело» плазмодия снаружи ограничено поверхностной мембраной. На одних участках она может быть ровной и гладкой, в то время как на других образует многочисленные микровилли. Цитоплазма плазмодиев наряду с многочисленными ядрами содержит большое количество разнообразных включений и органоидов, присущих эукариотным клеткам. Кроме того, судя по литературным данным (Metschnikoff, 1881), плазмодии способны активно фагоцитировать окружающие их клетки (или фрагменты клеток) хозяина.

В цитоплазме плазмодиев *I. linei* и *I. variabli* обязательно присутствуют генеративные ядра (Слюсарев, Миллер, 1998; Слюсарев и др., 2002). Помимо ядер в плазмодии имеются генеративные клетки и эмбрионы особей полового поколения, находящиеся на разных стадиях развития, в том числе и практически зрелые самцы и самки (рис. 1). У *I. variabli* на начальных стадиях развития плазмодия все генеративные клетки активно делятся, и число их быстро растет. Однако с определенного момента этот процесс постепенно замедляется. Одновременно с этим постепенно созревающие генеративные клетки приступают к дроблению. В плазмодиях, в которых большая часть особей полового поколения завершает развитие, одиночные генеративные клетки встречаются редко.

Наши наблюдения показывают, что плазмодий отпочковывает от себя участки цитоплазмы, которые продолжают далее самостоятельный рост (рис. 1). Нам пока не удалось точно установить, отделяются ли участки цитоплазмы плазмодия, содержащие только генеративные ядра, или только генеративные клетки, или те и другие вместе. Кроме того, можно предполагать, что в зараженном хозяине реализуются все 3 перечисленных выше варианта. Тем не менее наличие самого процесса почкования не вызывает у нас сомнений.

Подтверждением наших наблюдений могут служить результаты исследования Халоти и др. (Haloti e. a., 1992) по пересадке участков зараженной ортонекидами *I. linei* немуртины *Lineus ruber* здоровому хозяину. По данным этих авторов, в тканях экспериментально зараженной немуртины имеет место расселение паразита, т. е. формируется множественное заражение. Это свидетельствует о наличии в жизненном цикле ортонекид бесполого размножения плазмодия. По сути дела имеет место типичная эндогенная агломерация (Догель, 1947). В литературе неоднократно подчеркивалось, что этот процесс обеспечивает максимально полное заселение паразитом всего тела хозяина (рис. 1), что, в свою очередь, обеспечивает столь же полное использование ресурсного потенциала хозяина (Галактионов, Добровольский, 1998). Таким образом, плазмодий ортонекид способен к агамному размножению, осуществ-

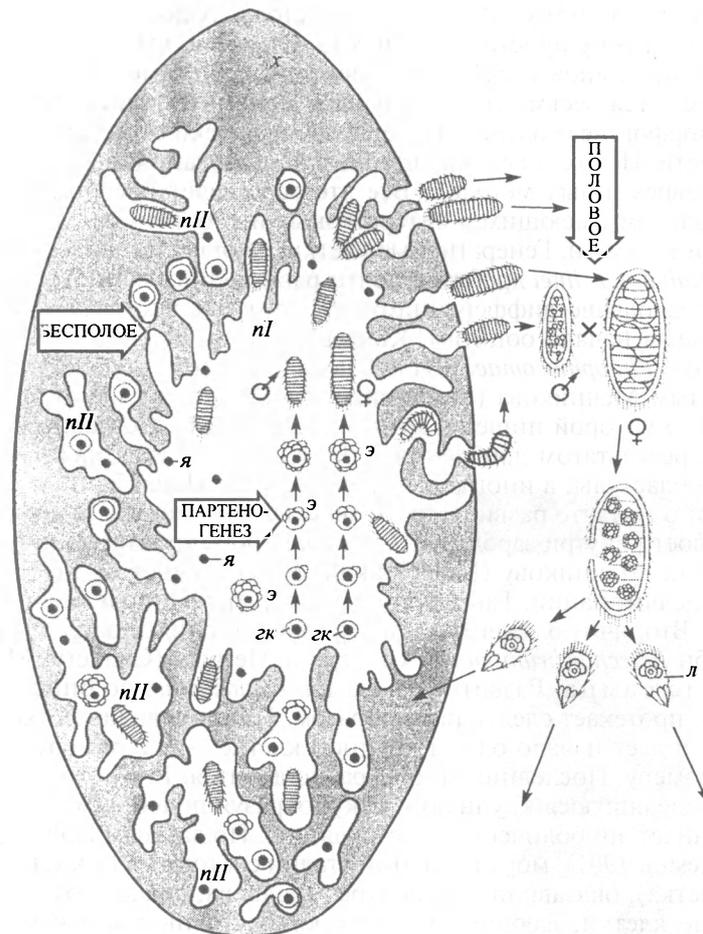


Рис. 1. Обобщенная схема жизненного цикла ортонектид на примере *Intoshia linei* и *I. variabli*. гк — генеративные клетки, л — личинка, n I — «первичный» плазмодий, n II — «вторичные» плазмодии, х — хозяин, э — эмбрион, я — ядра плазмодия. Клетки и стадии развития паразита — светлые; клетки и ткани хозяина — серые.

Fig. 1. Generalized scheme of the life cycle in Orthonectids based on examples of *I. linei* and *I. variabli*.

ляемому в виде достаточно обычного почкования, в результате которого образуются лишь плазмодии следующей генерации, которые мы предлагаем обозначать как «вторичные». Родительский по отношению к ним организм, развивающийся из заразившей хозяина личинки, соответственно обозначается нами как «первичный» плазмодий.

Значительно сложнее интерпретировать процесс размножения плазмодиев, в результате которого образуются особи следующего — полового поколения, в конечном счете, покидающие и плазмодий, и хозяина. Общепринято, что источником формирования половых особей являются упоминавшиеся выше генеративные клетки.

Развитие особей полового поколения ортонектид изучалось Мечниковым (Metschnikoff, 1881), Жулином (Julin, 1881, 1882), Коллери и Менилем (Caullery, Mesnil, 1901), Коллери и Лавалле (Caullery, Lavallee, 1908). Процесс дробления и последующего развития генеративных клеток описывается различными

ми авторами по-разному. Различия эти столь существенны, что привести обобщенную картину просто невозможно. Отметим, что, по данным этих авторов, развитие самцов и самок ортонектид также заметно различается. Все это представляется весьма сомнительным. Ясно, что наши представления об эмбрио- и морфогенезе ортонектид еще очень далеки от исчерпывающей полноты и ясности. Необходимы масштабные исследования, выполненные с применением современных методов. Все это заставляет нас пока ограничиться кратким анализом имеющихся литературных и собственных данных.

Развитие самки. Генеративные клетки, дающие начало самкам *Rh. ophiocomae*, *I. variabili* и *I. linei* дробятся почти равномерно. В многоклеточном шарообразном зародыше дифференцируется центральная масса клеток, в дальнейшем дающая начало ооцитам. Коллери и Мениль (Caullery, Mesnil, 1901) отметили это у *Rh. ophiocomae*. Мы наблюдали аналогичную картину у *I. variabili*. По данным Мечникова (Metschnikoff, 1881), имеет место эпиболическая гастрюляция, о которой пишет и Жулин (Julin, 1881). Согласно наблюдениям Мечникова, результатом дробления генеративных клеток является формирование стерробластулы, а иногда и целлобластулы. Наши данные, скорее, свидетельствуют о том, что развивается «равномерная» морула: мы никогда не наблюдали полости внутри зародыша *I. variabili*. Формирование внутреннего слоя происходит, по Мечникову (Metschnikoff, 1881), за счет процесса близкого к смешанной деляминации. Так же описывает гастрюляцию и Жиар (Giard, 1877, 1878, 1880). Вторичную деляминацию описывают при дроблении гермафродитной особи *Stoecharthrum giardi* Коллери и Мениль (Caullery, Mesnil, 1901).

Развитие самца. Развитие самца *Rh. ophiocomae*, по описанию Жулина (Julin, 1881), протекает следующим образом. Генеративная клетка делится неравномерно и дает начало одной крупной клетке — макромеру и одной мелкой — микромеру. Последний многократно делится. Его потомки постепенно обрастают неделяющуюся крупную клетку, образуя подобие морулы. Этот процесс напоминает эпиболическую гастрюляцию. По данным Коллери и Мениля (Caullery, Mesnil, 1901), морула на этой стадии состоит из 12 клеток. Макромер (крупная клетка), оказавшийся в центре зародыша, сначала отделяет вперед и назад мелкие клетки, дающие начало промежуточным клеткам, от которых впоследствии, вероятно, берут начало сократимые клетки. Затем сам макромер начинает делиться, образуя клеточную массу семенника. С дифференцировкой клеток наружного ресничного слоя и мускулатуры заканчивается формирование самца *Rh. ophiocomae*. Различия, проявляющиеся на ранних этапах эмбрионального развития самцов и самок ортонектид, — факт весьма странный и не отмеченный ни у каких других многоклеточных животных. Однако по предварительным результатам наших наблюдений развитие самцов и самок *I. variabili* на ранних этапах эмбриогенеза практически не отличается.

Дробление генеративных клеток плазмодия приводящее к образованию самцов и самок ортонектид очень сходно с типичным дроблением оплодотворенных яйцеклеток, продуцируемых самками. Правда, в рассматриваемом случае оплодотворение отсутствует. Не происходит и делений созревания генеративных клеток плазмодия. Во всяком случае этот феномен никогда не упоминался в литературе; не удалось его наблюдать и нам.

Биология особей полового поколения. Половое размножение. Перед началом эмиссии самцов и самок из хозяина плазмодий начинает образовывать выросты, или «галереи», — термин, предложенный Козловым (Kozloff, 1997), — направленные к поверхности тела хозяина, по которым и осуществляется выход особей полового поколения. «Галереи» направлены к поверхности не прямолинейно, а причудливо извиваются. Достигнув поверхности тела хозяина, они, прежде чем вступить в контакт с внешней средой, на

каком-то протяжении располагаются параллельно покровам. Наиболее ярко это выражено у *I. linei*, паразитирующей у немертины *L. ruber*. У *I. variabili* эти «галереи» короче и не столь извилисты, что связано с небольшими размерами хозяина — турбеллярии *Macrorhynchus crocea*.

Свободноживущие самки и самцы ортонектид — микроскопические организмы, вполне сопоставимые по размерам с протистами. Анализ строения самцов и самок (в первую очередь такие признаки, как локализация генитальной поры, положение рецептора, а также особенности организации мышечной системы) показывает, что для половых особей характерна билатеральная симметрия (особенно наглядно это проявляется в организации мышечной системы, как например у *I. variabili* — Slyusarev, Manylov, 2001). В ряде случаев бывает хорошо выражена двулучевая симметрия.

Покинув хозяина, они практически немедленно начинают копулировать. Биологически это легко объяснимо, так как половые особи не только *I. variabili* и *I. linei*, но и всех прочих ортонектид не способны питаться. Соответственно максимальные сроки их жизни не превышают нескольких дней. Реальная продолжительность их жизни определяется конкретными условиями существования, и в первую очередь температурой воды. Половые клетки созревают внутри половых особей еще в период нахождения последних в плазмодии. Копуляция у *I. variabili* и *I. linei* занимает примерно 30 с, после чего ортонектиды расходятся. Спермии проникают внутрь самки через генитальную пору.

Развитие личинок *I. variabili* и *I. linei*, по нашим данным и результатам исследований Халоти и Верне (Haloti, Vernet, 1995), полностью протекает внутри самки. Это же относится и к другим исследованным видам ортонектид. Коллеры и Лавалле (Caullery, Lavallee, 1908), подробно изучавшие развитие личинки *Rh. ophiocotae*, пишут, что оно занимает 20—24 ч. Деление созревания происходит после попадания мужского пронуклеуса в цитоплазму ооцита. По нашим данным, в цитоплазму ооцита попадает несколько мужских пронуклеусов. Результатом этого является то, что после первого деления созревания в цитоплазме ооцита можно наблюдать резорбирующиеся головки «лишних» спермиев.

Оплодотворенная яйцеклетка претерпевает неравномерное дробление. Первые две клетки зародыша личинки хорошо отличаются по своим размерам: более крупная — макромер и более мелкая — микромер. В дальнейшем микромер делится равномерно, а макромер неравномерно. В результате дробления один из потомков макромера, представляющий собой самую крупную клетку эмбриона личинки, оказывается окруженным мелкими клетками. Таким образом, при формировании личинки образуется неравномерная морула. В дальнейшем крупная клетка, расположенная внутри зародыша, дает начало генеративным клеткам личинки. Наши наблюдения показывают, что зрелая личинка *I. variabili* через генитальную пору самостоятельно покидает самку.

Таким образом, приведенные выше факты говорят о том, что в жизненном цикле ортонектид действительно имеет место полноценное половое размножение (амфимиксис). Образующаяся зигота претерпевает настоящее эмбриональное развитие, включающее дробление и последующий морфогенез, в результате чего формируется свободноживущая расселительная личинка. Последняя находит и заражает хозяина, что обеспечивает замыкание цикла (рис. 1).

ПРИРОДА ПЛАЗМОДИЯ ОРТОНЕКТИД

Прежде чем перейти к общей характеристике жизненного цикла ортонектид, необходимо хотя бы кратко рассмотреть вопрос о природе плазмодия. Без этого анализ жизненного цикла будет неполным.

Начиная с Жиара (Giard, 1877, 1878, 1880) и Мечникова (Metschnikoff, 1881) все последующие исследователи, изучавшие ортонектид, предполагали, что плазмодий (спороциста, по терминологии Жиара) — это самостоятельный паразитический организм. Он развивается из личинки после того, как последняя проникает в организм животного-хозяина. Таким образом, длительное время природа плазмодия не вызвала вопросов и дискуссий. Это положение дел сохранялось вплоть до появления работ Козлова (Kozloff, 1992, 1994, 1997).

Впервые Козлов (Kozloff) пишет о том, что плазмодий — это измененные ткани хозяина, в 1992 г. во введении к статье, посвященной ревизии родов ортонектид. Дальнейшее развитие эта идея получила в его работах 1994 и 1997 гг. По мнению Козлова (Kozloff), работавшего с ортонектидами *Rh. ophiocomae* и *C. sabellaria*, плазмодий ортонектид является модифицированной клеткой или клетками хозяина, в цитоплазме которых происходит деление генеративных клеток и развитие эмбрионов полового поколения (рис. 2, А). Он предлагает в дальнейшем не использовать термин «плазмодий» по отношению к ортонектидам, а называть это образование «матриksom». Плазмодий ортонектид, по Козлову, возникает в результате проникновения в ткани хозяина личинки ортонектид. Присутствие паразита вызывает гипертрофию клетки или клеток хозяина, что и приводит к формированию структуры, обычно обозначаемой как «плазмодий». Отметим важную деталь: Козлов (Kozloff, 1994, 1997) считает, что в клетку хозяина проникает не личинка целиком, а лишь отдельные генеративные клетки. Однако это положение до сих пор не может считаться строго доказанным и документированным. Как в действительности протекает процесс заражения животных-хозяев [обнаружение и идентификация личинкой хозяина, механизм проникновения и миграции, развитие начальных стадий плазмодия (= матрикса)] остается совершенно неясным.

Признание гипотезы Козлова автоматически заставляет признать и несколько вытекающих из нее положений. 1. Ортонектиды должны рассматриваться как внутриклеточные паразиты. Заметим, что внутриклеточный паразитизм — явление весьма редкое среди многоклеточных животных. 2. Паразитической стадией в жизненном цикле ортонектид является не плазмодий, а генеративные клетки и развивающиеся эмбрионы. Таким образом, в этом случае мы имеем дело с яйцевым и эмбриональным паразитизмом. 3. Термин «плазмодий» в своем традиционном понимании действительно не может быть более использован применительно к ортонектидам и должен быть заменен термином «матрикс». 4. Жизненный цикл ортонектид включает в себя смену двух поколений. Первое представлено половыми особями, для которого характерен яйцевой и эмбриональный паразитизм. Взрослые, генеративно зрелые эндотрофные организмы покидают хозяина и ведут свободный образ жизни. Именно они реализуют генеративную функцию в форме амфимиксиса. Особи второго поколения, ранее традиционно обозначавшиеся как «личинки», таковыми на самом деле не являются. Они выполняют расселительную функцию и обеспечивают заражение новых животных-хозяев. При этом они продуцируют «генеративные» клетки, из которых и развиваются особи следующей (половой) генерации. Необходимо еще раз обратить внимание на то обстоятельство, что эти отрождаемые зрелыми самками свободноживущие эндотрофные организмы не могут считаться личинками, ибо ни во что не превращаются: обеспечив заражение хозяина, они по сути дела продуцируют клетки, инвазирующие матрикс.

К сожалению, предлагая свою трактовку природы «плазмодия», Козлов (Kozloff, 1992, 1994, 1997) практически не затрагивает перечисленных выше вопросов. А они неизбежно возникают, как только мы начинаем разбираться в структуре жизненного цикла ортонектид.

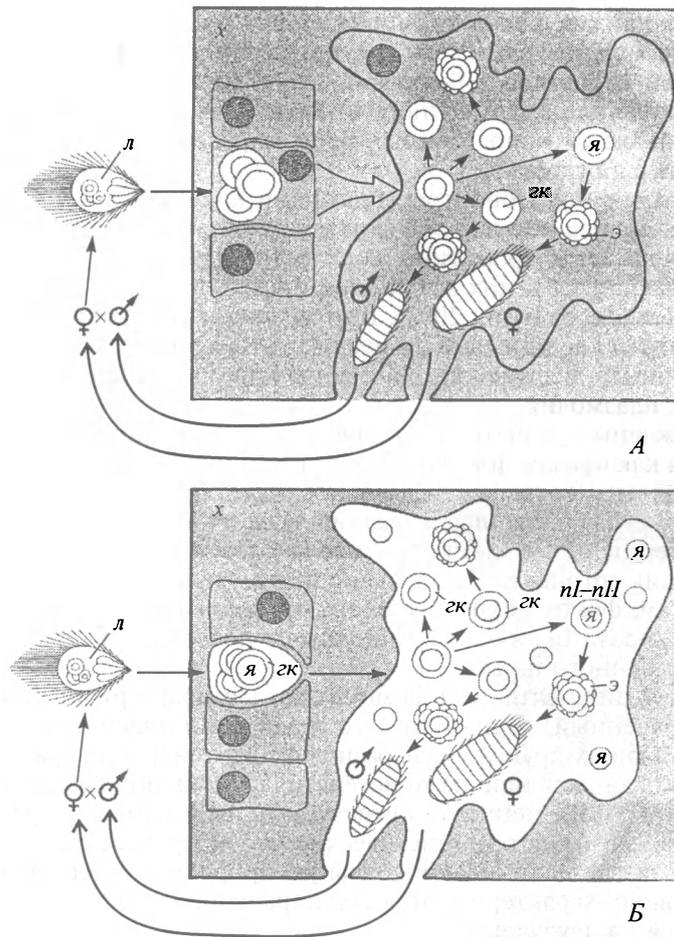


Рис. 2. Схема жизненного цикла ортонектид.

А — по гипотезе Козлова (Kozloff, 1992, 1994, 1997), реконструкция; Б — реконструкция по данным разных авторов. Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Schemes of the life cycle in Orthonectids

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашей собственной многолетней работы с ортонектидами не позволяют нам принять гипотезу Козлова (Kozloff, 1992, 1994, 1997). По нашему мнению, по крайней мере 4 факта, полученные при изучении плазмодиев *I. variabilis* и *I. linei*, не согласуются с ней и могут рассматриваться как аргументы в пользу традиционной точки зрения.

1. Плазмодии способны к бесполому размножению. При этом специально следует подчеркнуть, что речь идет не просто о фрагментации плазмодиального цитоплазматического тела (подобное вполне возможно и с «матриksom», формирующимся за счет клеток хозяина), а о настоящем почковании. Отделяющиеся почки обеспечивают интенсивную эндогенную агломерацию и постепенно заселяют практически все тело животного-хозяина.

2. О паразитарной природе плазмодия свидетельствует, на наш взгляд, и способность плазмодия к фагоцитозу клеточных элементов хозяина.

3. Развивающимся плазмодиям присущи морфологические изменения, которые вполне можно трактовать как проявления морфогенеза. Речь идет о формировании отростков («галерей»), предназначенных для выхода особей полового поколения из зараженного хозяина. Характерной особенностью этого процесса является направленный рост, определяющий видоспецифичную форму и размеры отростков.

4. У достаточно подробно изученных нами *I. variabli* и *I. linei* многочисленные ядра плазмодиев по всем основным характеристикам (размер, форма, характер упаковки гетерохроматина, количество ДНК) практически идентичны ядрам развивающихся в них эмбрионов и зрелых половых особей (Slyusarev, Miller, 1998; Слюсарев и др., 2002). В то же время эти ядра по перечисленным выше параметрам кардинально отличаются от ядер клеток хозяина. Количество ДНК, например, в ядрах клеток хозяина на порядок превышает количество ДНК в ядрах плазмодия.

Мы вынуждены признать, что приведенные выше аргументы не могут рассматриваться как прямое доказательство истинности традиционной точки зрения. Окончательный ответ на этот вопрос может быть получен лишь в результате экспериментального исследования всех этапов заражения и развития плазмодия. Тем не менее мы склоняемся в пользу гипотезы паразитарной природы плазмодия ортонектид, ибо она не требует признания перечисленных ранее допущений, фактически выводящих ортонектид из круга остальных многоклеточных паразитов, и более рационально позволяет трактовать природу их сложного жизненного цикла.

Жизненный цикл *Orthonectida* может быть охарактеризован как однохозяинный (моноксенный). В процессе его реализации правильно чередуются несколько сменяющих друг друга паразитических генераций, размножающихся агамно (почкованием) или партеногенетически, и половое, представленное свободноживущими и непитающимися самцами и самками (реже гермафродитами). Агамные и партеногенетические особи представлены анаксонными организмами, имеющими плазмодияльную природу. Особи полового поколения, как правило, характеризуются билатеральной симметрией, которая иногда заменяется на двулучевую.

Первичные плазмодии, развивающиеся непосредственно из проникших в хозяина личинок, сначала размножаются агамным путем, отпочковывая от себя большое количество вторичных плазмодиев. Последние расселяются по телу животного-хозяина. Позднее и первичные, и вторичные плазмодии приступают к размножению с помощью специальных генеративных клеток. Так как эти клетки внутри плазмодия претерпевают типичное дробление, их можно рассматривать как партеногенетические яйца, а сам процесс размножения как апомиктический (диплоидный) партеногенез. Размножение особей полового поколения представляет собой типичный амфимиксис. С нашей точки зрения, жизненный цикл ортонектид можно рассматривать как сочетание метагенеза и гетерогонии. Подобная комбинация пока не описана ни в одной группе многоклеточных паразитов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 01-04-49788)

Список литературы

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 288 с.
Слюсарев Г. С., Черкасов А. С. Анализ возможных механизмов выхода ортонектид из их хозяев // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 338—343.

- Слюсарев Г. С., Манылов О. Г., Черкасов А. С. Выявление ядер плазмодия *Intoshia linei* (Orthonectida) методом DAPI окрашивания // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 192—194.
- Caullery M., Lavallee A. La fecondation et le developpement de l'oeuf des Orthonectides. I. *Rhopalura ophiocomae* // Arch. Zool. Exp. Gen. 1908. T. 4, N 6. P. 421—469.
- Caullery M., Lavallee A. Recherches sur le cycle evolutif des Orthonectides // Bull. Sci. France—Belgique. 1912. T. 46. P. 139—171.
- Caullery M., Mesnil F. Le cycle evolutif des Orthonectides // C. R. Acad. Sci. Paris. 1901. T. 132. P. 1232—1234.
- Giard A. Sur les Orthonectida, classe nouvelle d'animaux parasites des Echinodermes et des Turbellaries // C. R. Acad. Sci. Paris. 1877. T. 85. P. 812—814.
- Giard A. On the Orthonectida, a new class of animals parasitic on Echinodermata and Turbellaria // Ann. Mag. Nat. Hist. 1878. Vol. 1, N 5. P. 181—183.
- Giard A. The Orthonectida, a new class of the phylum of the worms // Micr. Sci. 1880. Vol. 20. P. 225—240.
- Julin C. Observations sur le developpement des Orthonectidees // Bull. Sci. Dep. Du Nord. 1881. T. 13. P. 309—318.
- Julin C. Contribution a l'histoire des Mesozoaies. Recherches sur l'organisation et le developpement embryonnaire des Orthonectides // Arch. Biol. 1882. T. 3. P. 1—54.
- Haloti S., Vernet G., Bierne J. Reproduction asexuee de l'endoparasite *Rhopalura linei* (Orthonectides) au cours de la contamination experimentale de l'hote, l'Heteronemerte *Lineus ruber* // Bull. Soc. Zool. Fr. 1992. T. 117, N 2. P. 174—175.
- Haloti S., Vernet G. The sexual reproduction of *Intoshia linei* (Orthonectida) endoparasite of *Lineus ruber* (Heteronemerte) // Invert. Repr. Develop. 1995. Vol. 25, N 1. P. 73—76.
- Kozloff E. N. The genera of the phylum Orthonectida // Cah. Biol. Mar. 1992. T. 33. P. 377—406.
- Kozloff E. N. Three new species of *Stoecharthrum* (phylum Orthonectida) // Cah. Biol. Mar. 1993. T. 34, N 4. P. 523—534.
- Kozloff E. N. The structure and origin of the plasmodium of *Rhopalura ophiocomae* (phylum Orthonectida) // Acta Zool. 1994. Vol. 75. P. 191—199.
- Kozloff E. N. Studies on the so-called plasmodium of *Cilioconcta sabellariae* (phylum Orthonectida) with notes on an associated microsporan parasite // Cah. Biol. Mar. 1997. T. 38, N 3. P. 151—159.
- Metschnikoff E. Untersuchungen über Orthonectiden // Zeitschr. Wiss. Zool. 1881. Bd 35. S. 282—303.
- Nouvel H. Les Dicyemids (pt 2) // Arch. Biol. 1948. T. 59. P. 147—223.
- Slyusarev G. S. Fine structure of the female *Intoshia variabili* (Alexandrov & Slyusarev) (Mesozoa: Orthonectida) // Acta Zool. 1994. Vol. 75, N 4. P. 311—321.
- Slyusarev G. S., Miller D. M. Fine structure of the mature plasmodium of *Intoshia variabili* (Orthonectida), a parasite of the plathyhelminth *Macrorhynchus crocea* // Acta Zool. 1998. Vol. 79, N 4. P. 319—327.
- Slyusarev G. S., Manylov O. G. General morphology of the muscle system in the female orthonectid, *Intoshia variabili* (Orthonectida) // Cah. Biol. Mar. 2001. T. 42. P. 239—242.
- Van Beneden E. Contribution a l'histoire des Dicyemids // Arch. Biol. 1882. T. 6. P. 27—40

СПбГУ, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.02.2003

LIFE CYCLE ORTHONECTIDA

G. S. Slyusarev

Key words: Orthonectida, life cycle, heterogony.

SUMMARY

Analysis of original and literary data permits to conclude that the life cycle in Orthonectida may be characterized as a monohost — monoxenous one, including regular interchange of three generations: asexual and parthenogenetic ones, which are represented by parasitic plasmodiums, and sexual generation, represented by free living and non-feeding males and females or, rarely, hermaphrodites. The sexual individuals are bilateral, while the parasitic ones are anaxonic. The life cycle of Orthonectida includes the agamic reproduction, apomictic parthenogenesis and sexual reproduction regularly following one another. The life cycle of Orthonectida can be considered as a combination of metagenesis and heterogony. So far, such combination has not been described in any group of metazoan parasites.