

ЦИТОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *POLYPODIUM HYDRIFORME* И ПРОБЛЕМА ФИЛОГЕНИИ МУХОЗОА И CNIDARIA

© Е. В. Райкова

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург;
электронный адрес: Raikova@swipnet.se

В обзоре анализируются цитоморфологические признаки паразитической книдарии *Polypodium hydriforme* и выделяются таковые билатерально-симметричных (трехслойных) животных, общие признаки с Мухозоа и уникальные признаки. Обсуждаются проблемы статуса группы паразитических книдарий и класса Polypodiozoa. Делается вывод о том, что цитоморфологические признаки наряду с результатами анализа последовательностей 18S рДНК позволяют объединить Polypodiozoa и Мухозоа в группу паразитических книдарий (Endocnidozoa). Уникальные черты организации *P. hydriforme* позволяют предположить, что последние представляет собой не aberrantный вид типа Cnidaria, а остаток ранее существовавшей группы, возможно в ранге класса, претерпевшей редукцию в связи с приспособлением к паразитизму.

Polypodium hydriforme — единственный представитель типа Cnidaria, приспособившийся к внутриклеточному паразитизму в ооцитах осетрообразных рыб. Cnidaria — двухслойные животные, их тело состоит из эпидермиса и гастродермиса, разделенных студенистым слоем — мезоглеей. В большинстве своем это свободноживущие радиально-симметричные морские организмы. *P. hydriforme*, однако, будучи книдарией, помимо приспособления к паразитизму обладает еще целым рядом уникальных признаков, которые позволили выделить этот вид в ранг отдельного класса Polypodiozoa (Райкова, 1988).

В настоящее время с появления работы Сидделла с соавторами (Siddall et al., 1995) в литературе утвердилось понятие «паразитические книдарии», под которыми подразумевают не только *Polypodium*, но и Мухозоа (микоспоридий) — большую группу паразитических организмов (около 1100 видов и 40 родов — Lom, 1990), относимых ранее к простейшим. Вскоре для них был предложен специальный термин Endocnidozoa (цит. по: Zrzavý, Hupša, 2003). В зарубежной литературе идет оживленная дискуссия о филогенетических взаимоотношениях как Cnidaria—Мухозоа, так и Cnidaria—Bilateria, т. е. взаимоотношений Cnidaria и билатерально-симметричных (трехслойных) животных.

В исследованиях филогенетических отношений микоспоридий и книдарий молекулярно-биологическими методами показано, что, как правило, если в анализах последовательностей 18S rDNA среди книдарий отсутствует *P. hydriforme*, авторы приходят к выводу о близости Мухозоа к Bilateria (Smothers et al., 1994; Schlegel et al., 1996); если же *P. hydriforme* присутствует, то оказывается, что Мухозоа и *P. hydriforme* представляют собой сестринские группы (Siddall et al., 1995; Zrzavý et al., 1998). В то же время, по данным анализа последовательностей

18S rDNA, *P. hydriforme* никогда не вписывается в класс Hydrozoa (Zrzavý et al., 1998; Zrzavý, 2001; Collins, 2002) и даже в тип Cnidaria, помещаясь между двуслойными и трехслойными животными (Zrzavý, Hupša, 2003).

Многие авторы приняли результаты Сидделла и Зрзави с соавторами (Siddall et al., 1995; Zrzavý et al., 1998) как доказательные и, по давней гипотезе Вейла (Weill, 1938), рассматривают Мухозоа как деградировавших книдарий. Даже в учебниках по зоологии (Westheide, Rieger, 1996; Nielsen, 2001; Brusca, Brusca, 2003) Мухозоа фигурируют уже в разделе Cnidaria. Мнение о родстве книдарий и микоспоридий издавна разделяется также и Ломом с соавторами (Lom, de Puytorac, 1965; Lom, 1990; Lom, Дыková, 1997), а в последнее время к ним присоединяются и другие авторы (Bouillon, Воеро, 2000; Zrzavý, 2001; Zrzavý, Hupša, 2003). Мы также высказывали свое мнение о проблеме взаимоотношений этих групп (Успенская, Райкова, 2001), но с тех пор уже появились новые данные (Canning et al., 2002; Okamura et al., 2002; Okamura, Canning, 2003; Canning, Okamura, 2004), которые, как будет показано ниже, вопреки выводам самих авторов хорошо подтверждают возможное родство Мухозоа не с Bilateria, а все-таки с Cnidaria, и именно с *P. hydriforme*.

Нас интересует, чем же *P. hydriforme* столь сильно отличается от всех остальных книдарий, что его включение в филогенетический анализ резко меняет результаты последнего, и правомочна ли еще и теперь гипотеза Вейла (Weill, 1938), рассматривающая микоспоридий как деградировавших книдарий.

Мнения по этому последнему вопросу резко различны, потому что некоторые исследователи считают выводы филогенетического анализа последовательностей 18S rDNA (Siddall et al., 1995) некорректными, вызванными феноменом «long branch attraction» (Kim et al.,

1999), хотя Сидделл и Вайтинг (Siddall, Whiting, 1999) достаточно убедительно доказывают, что выводы Сидделла (Siddall et al., 1995) справедливы. Тем не менее группа английских авторов на основании новых молекулярно-биологических и морфологических данных снова склоняется к билатеральной природе Мухозоа (Canning et al., 2002; Okamura et al., 2002; Canning, Okamura, 2004). Нахождение у примитивной миксоспоридии *Buddenbrockia plumatellae* из мшанок мышечных клеток, не зависящих от эпителиальных, ее мешковидная (по билатеральному плану) форма тела наряду с наличием Нох-генов метазойного типа в группе Мухозоа (Anderson et al., 1998) кажутся авторам решающими свидетельствами в пользу родства Мухозоа с Bilateria (Okamura, Canning, 2003; Canning, Okamura, 2004).

В дискуссии о происхождении самих книдарий выдвигаются доводы, позволяющие рассматривать их либо как дериваты Triploblastica (Boero et al., 1998; Boero, 2003), либо как имеющих общего предка с ними (Gröger, Schmid, 2001; Piraino et al., 2003). Идея о «билатеральности» книдарий не нова: еще Беклемишев (1964) дал глубокий анализ симметрии Cnidaria и в каждой группе нашел яркие примеры билатеральной симметрии. Теперь же у авторов, обсуждающих эту проблему, появились дополнительные аргументы, основанные и на морфологических, и на молекулярно-биологических данных.

Нам кажется, что сравнительный анализ морфологических признаков и молекулярно-биологических характеристик книдарий без привлечения данных по *P. hydriforme* оказывается явно неполным при обсуждении названных проблем. Поэтому цель настоящей работы — проанализировать уникальные особенности *P. hydriforme* и выделить как «миксозойные» признаки, так и признаки билатеральности и трехслойности, которые не всегда упоминаются в дискуссиях о филогенетических отношениях Мухозоа и Cnidaria и, как правило, совсем не рассматриваются при обсуждении «трехслойности» книдарий.

Цикл развития *Polypodium hydriforme*

P. hydriforme — единственный из всех книдарий внутриклеточный паразит, инфицирующий икру осетровых рыб. Все эмбриональное развитие *Polypodium* проходит внутри развивающихся ооцитов и длится несколько лет (Raikova, 1987). Начальная стадия заражения — двудерная клетка с большим и малым ядрами. Затем вокруг малого ядра путем эндоцитокинеза обособляется участок цитоплазмы, и внутри клетки с большим ядром и большей частью цитоплазмы (будущей клетки-трофамниона) образуется гораздо меньшая клетка с малым ядром, которая погружается внутрь обволакивающей ее большой клетки. Получается стадия «клетка в клетке». Эта стадия у *Polypodium* лежит в основе архитектоники всех паразитических стадий. В системе «клетка в клетке» внутренняя генеративная клетка и ранние бластомеры (вплоть до 16-клеточной стадии) сохраняют гаплоидное количество ДНК, унаследованное от предшествующих им постмейотических прегамет, образующихся в гонадах свободноживущих полиподиев (Райкова, 1965; Райкова, 1987). Это состояние гаплоидности генеративного ядра и продуктов его деления — бластомеров — длится довольно долго у всех одноклеточных стадий развития и ранних многоклеточных, т. е. несколько лет. Из внутрен-

ней гаплоидной клетки образуются бластомеры, затем формируется длительно существующая морула; после гастрюляции путем деляминации образуется двухслойная планулообразная личинка, имеющая изначально обратное расположение зародышевых листков. Все дальнейшие стадии развития в конечном счете суть дериваты малой клетки: столоны без щупалец и со щупальцами развиваются в полости, образуемой большой клеткой с большим ядром. Большая клетка — гомолог направительного тельца второго мейотического деления (Raikova, 1980). Начиная со стадии «клетка в клетке» она становится клеткой-оболочкой и выполняет защитную и трофическую функции. Ядро этой клетки разветвляется и достигает высокой степени полиплоидности — более 400с (Райкова, 1965; Raikova, 1987). В конце паразитической фазы цикла в трофамнионе прослеживаются явные признаки апоптоза (Wyllie et al., 1980) — пикнотическое ядро с шапочками хроматина по краям, появление в нем кристаллоидов и множество мембранных профилей в цитоплазме (Raikova, 1984). Перед нерестом рыбы столон, находясь внутри зараженного ооцита, выворачивается эктодермой наружу; клетка-трофамнион при этом разрушается. Во время нереста рыбы столон с нормальным расположением зародышевых листков выметывается в воду. Начинается свободноживущая часть цикла.

Столон с наружными щупальцами после выхода в воду последовательно фрагментируется, пока не образуются одиночные формы с количеством щупалец, кратным 6, из которых два щупальца опорные и четыре — сенсорные. Свободноживущие особи ведут придонный образ жизни. Обычно они стоят на щупальцах или медленно передвигаются по дну с их помощью. Они лишены зонтика, бирадиально-симметричны, рот обращен вверх и не окружен щупальцами; органы чувств у них не обнаружены. Преобладают обычно 12-щупальцевые особи, которые делятся продольно, начиная с аборального полюса. Перед делением в середине аборальной поверхности тела закладываются два комплекта новых щупалец, так что 12-щупальцевая особь становится на какое-то время 24-щупальцевой. Борозда деления проходит между молодыми щупальцами, углубляясь в сторону ротового полюса; рты разделяются последними. После деления каждая особь получает комплект из 6 старых щупалец на одной стороне тела, а на другой, ориентированной к плоскости деления, — комплект из новых 6 щупалец, которые подрастают до размера имевшихся. Таким образом, свободноживущие особи практически всегда в той или иной степени асимметричны. Они совершенно не способны к регенерации.

В середине лета у свободноживущих особей появляются энтодермальные гонады двух типов. Полиподию свойствен половой диморфизм: различаются женские и мужские особи. Сначала закладываются половые комплексы из двух желез с половыми протоками, открывающимися в гастральную полость, особь становится «женской». Затем образуются более просто устроенные гонады (обычно 4) типа энтодермальных складок, выпячивающиеся в гастральную полость (Липин, 1915; Lorin, 1925). Они могут закладываться как у «женских» особей — тогда последние становятся гермафродитными, так и у бесполой — тогда такие особи становятся «мужскими» (Райкова, 1961б, 1963). Гонады первого типа напоминают женские по своей анатомии, наличию высокополиплоидных (до 37с — Райкова, 1965) питающих клеток и ходу гаметогенеза (Липин, 1915), но,

по-видимому, не дают зрелых яиц (Райкова, 1963; Raikova, 1994).

Гаметогенез в гонадах второго типа вначале напоминает сперматогенез, а затем оогенез (Райкова, 1961б, Raikova, 1994) и оканчивается образованием двуядерных клеток, заполняющих всю гонаду. К мейоцитам 1-го порядка иногда присоединяются одна-две соматические клетки наподобие шапочки (Райкова, 1961б). И в первом, и во втором мейотических делениях веретено сдвинуто к периферии клетки. Первое мейотическое деление заканчивается образованием 2-го мейоцита и полярного тельца. Цитокинез при втором мейотическом делении происходит с задержкой, возможно в несколько лет, уже только после попадания двуядерной клетки в ооцит хозяина (Raikova, 1980, 1987). Благодаря тому что оба мейотических деления в «мужской» гонаде идут по типу оогенеза, с образованием направительных телец, и главным образом потому, что следующее поколение развивается из двуядерных клеток, образующихся именно в этих гонадах, мы пришли к выводу о переориентации пола мужских гонад в эволюции полиподия на женский пол (Райкова, 1985; Raikova, 1994).

После окончания гаметогенеза и заполнения полости гонады двуядерными клетками сама гонада становится гаметофором, ибо снизу она закупоривается эктодермальной пластинкой, несущей стрекательные клетки. Свободноживущие полиподии активно откладывают такие гонады на покровы предличинок северюги (Смолянов, Райкова, 1961).

Таким образом, двуядерные клетки попадают на кожу предличинок, а после откладки гаметофоров на покровы будущего хозяина сами особи *Polypodium* погибают.

Книдом (совокупность стрекательных клеток) у *P. hydriforme* представлен изоризами двух категорий: *atrichous isorhiza* на концах опорных щупалец и *holotrichous isorhiza* нескольких морфологических и размерных категорий, находящихся вокруг рта и на сенсорных щупальцах. Стрекательные нити капсул *holotrichous isorhiza* несут лишь два ряда шипов, чем отличаются от прочих капсул этого типа (Ибрагимов, 1999, 2002; Ibragimov, Raikova, 2004). Книдоциты *Polypodium* характеризуются уникальным, радиально-симметричным книдоцильным аппаратом, в котором книдоциль локализуется непосредственно над крышечкой стрекательной капсулы (Raikova, 1990).

Цитологические особенности

Эктодермальные клетки *P. hydriforme* не имеют жгутиков и характеризуются апикальными кисломукополисахаридными гранулами; в них отсутствуют миофибриллы; гастродермальные клетки имеют по одному жгутику, миофибриллы в них также отсутствуют. Глоточный отдел гастродермиса у свободноживущих форм образован воротничковыми клетками (Raikova, 1995).

В мезоглее под эпидермисом располагаются продольные мускульные клетки, независимые от эпителиальных. Над ними, примыкая к эпидермису, находится нервная сеть (Lipin, 1911). Мускульные клетки образуются из интерстициальных клеток, мигрирующих из эктодермы в мезоглею (Райкова, 1961а; Райкова, Напара, 1999). В мезоглее ротового конуса встречаются амебоциты (Lipin, 1911; Напара, Райкова, 2003). В мезоглее столона обнаружены внеклеточные микротрубочки (Райко-

ва, Каменева, 1996, 1997). У половозрелых особей *P. hydriforme* в гонадах-гаметофорах в полости, соответствующей мезоглее, развиваются половые клетки.

Для эктодермальных клеток характерны септированные и щелевые контакты; в энтодерме — септированные контакты между апикальными частями клеток и интердигитации в базальных частях (Raikova, 1984), а между мускульными клетками контакты похожи на интеркалярные диски в сердечной мышце позвоночных (Raikova, 1984; Райкова, Напара, 1999).

Митоз в клетках полиподия типично метазойного типа, характерного и для книдарий. Центриоли во всех клетках, лишенных жгутика (в эктодермальных, интерстициальных и их производных — мускульных и стрекательных), представлены диплосомами, лежащими в специальном кармашке, образованном ядерной оболочкой с четкими поровыми комплексами, в тесном контакте с ядром клетки (Raikova, 1984). При митозе, а также в процессе книдогенеза центриоли приобретают обычный вид без окружающих их фрагментов ядерной оболочки.

Иногда в книдогенезе вместо центриоли наблюдается структура, соответствующая ЦОМТ (центру организации микротрубочек; Райкова, 1978). Центриоли в энтодермальных клетках входят в состав жгутикового аппарата. Все клетки *Polypodium* на всех стадиях цикла имеют митохондрии с трубчатыми кристами (Сервин, Райкова, 1994).

Итак, отметим уникальные особенности *P. hydriforme* по сравнению с другими книдариями.

- Внутриклеточный паразитизм
- Инверсия зародышевых пластов на паразитических стадиях цикла
- Бирадиальная симметрия
- Паратомия, начинающаяся с аборального полюса
- Аномальное расположение рта на месте отрыва почки от столона
- Отсутствие органов чувств
- Наличие сложно устроенных гонад с гонодуктами
- Переориентация пола гонады в ходе эволюции
- Партеногенез (андрогенез)
- Отсутствие настоящих яиц и настоящих спермиев
- Неспособность к регенерации
- Отсутствие мускульных фибрилл как в эпидермисе, так и в гастродермисе
- Полное разделение мускульных и эпителиальных клеток на всех стадиях цикла; происхождение мускульных клеток от интерстициальных клеток эктодермы, их локализация в мезоглее под эпидермисом
- Книдоциль над крышечкой стрекательной капсулы
- Два ряда мелких шипов на стрекательных нитях капсул типа *holotrichous isorhiza*
- Центриоли клеток эктодермального происхождения в контакте с ядром в компартментах, окруженных фрагментами ядерной оболочки
- Экстрацеллюлярные микротрубочки в мезоглее
- Митохондрии с трубчатыми кристами у всех клеток на всех стадиях цикла
- Функционирование полярного тельца в качестве питающей клетки
- Высокая клеточная дифференцировка; наличие высокополиплоидных клеток: клетки-трофамниона на паразитических стадиях и питающих клеток в «женской» гонаде
- Длительная задержка цитокинеза во втором мейотическом делении

Перечисленные уникальные черты организации и позволили нам обосновать целесообразность выделения

P. hydriforme в ранг отдельного класса типа Cnidaria — Polypodiozoa Raikova, 1988 (Райкова, 1988; Raikova, 1994).

«Миксозойными» являются следующие признаки.

Паразитизм в рыбах
Заражение хозяина с помощью стрекательных клеток
Общий тип стрекательных капсул atrichous isorhiza
Сходство книдогенеза
Двуядерные клетки
Ассоциация половых клеток с соматическими
Эндоцитокinesis
Погружение генеративной клетки в обволакивающую ее трофическую
Стадия «клетка в клетке»
Клетка-трофамнион, внутри которой развиваются паразитические стадии
Отсутствие настоящих яиц и спермиев
Митохондрии с трубчатыми кристами

Polypodium hydriforme и Мухозоа

Вейл (Weill, 1938) впервые указал на возможное родство Мухозоа (книдоспоридий) именно с *P. hydriforme*, основываясь в основном на сходстве их стрекательных капсул типа atrichous isorhiza (Weill, 1934), на паразитическом образе жизни и на сходных чертах книдоспоридий с таковыми ларвальных стадий паразитических наркомедуз (куда относился и *Polypodium*). И на сегодняшний день «книдарное происхождение Мухозоа — наиболее обоснованная гипотеза в настоящее время» (Zrzavý, 2001).

Поясним, однако, некоторые детали, основываясь на наших морфологических данных по *Polypodium*. Сходство книдогенеза и зрелых книд у сравниваемых групп несомненно (Lom, de Puylorac, 1965; Lom, 1990), хотя у полиподия все капсулы только круглой формы, среди них есть не только atrichous, но и holotrichous isorhiza, а у Мухозоа, судя по электронограмме, представленной в работе Сидделла с соавторами (Siddall et al., 1995), есть не только atrichous isorhiza, но и капсулы другого типа, имеющие «shaft» (электронограмма стрекательной капсулы в данной работе не соответствует atrichous isorhiza, как это сказано, ибо на ней видна эта структура «shaft»), и полярные капсулы могут быть как круглой, так и удлиненной формы (Успенская, 1984; Lom, 1990; Canning et al., 2000). Различия касаются также книдоциля: у полярных капсул Мухозоа типичный книдоциль до сих пор не описан, хотя на фото 38 и 39 в работе Лома и Дыковой (Lom, Dykova, 1997) «конус на верхушке капсулы у *Aurantiactinomyxon*, покрытый микротрубочками», похож на книдоциль и, как и в книдоцитах полиподия, расположен также над крышечкой капсулы и крепится на конусообразной структуре, о природе которой авторы не высказываются. Не вполне ясно, сходен ли механизм выстреливания полярных капсул и книдоцист. Данные по этому вопросу противоречивы (Успенская, 1984; Cannon, Wagner, 2003; Uspenskaya, Raikova, 2004), а у *P. hydriforme* механизм выстреливания изучен недостаточно.

Межклеточные контакты у *Polypodium* разнообразнее, чем у Мухозоа, у которых отмечены лишь септированные и щелевые контакты (Siddall et al., 1995; Zrzavý, 2001).

Из книдарий только у *Polypodium* все клетки имеют митохондрии с трубчатыми кристами (Серавин, Райкова,

1994), а у Мухозоа это типичный признак (Lom, Dykova, 1997).

Все черты организации *P. hydriforme*, связанные с паразитизмом, оказались присущи и миксоспоридиям. Это двуядерная клетка — самая ранняя стадия заражения, похожая на двуядерную спороплазму у миксоспоридий, но только всегда с ядрами неравной величины; ее способность к миграции внутри организма хозяина; при этом способ обособления маленькой клетки внутри большой путем эндоцитокinesis очень напоминает «эндогенное дробление» у Мухозоа (Lom, 1990; Lom, Dykova, 1997). Это также стадия «клетка в клетке», которая достигается в результате погружения генеративной клетки в обволакивающую ее соматическую (Raikova, 1973).

Трофамнион полиподия морфологически сходен с плазмодиями миксоспоридий: в обоих случаях это трофическая клетка, в которой развиваются генеративные клетки, имеющая микроворсинки, полярно организованная, с четкими компартментами экто- и эндоплазмы, с одинаковым набором органоидов и способностью к фагоцитозу (Успенская, 1984; Успенская, Райкова, 2001).

И у *Polypodium*, и у Мухозоа нет ни настоящих яиц, ни спермиев, а заражение хозяина происходит при участии стрекательных капсул (Успенская, Райкова, 2004).

Для нас оказалось неожиданным, что не связанный с паразитизмом уникальный признак *Polypodium* — мускульные клетки, отдельные от эпителиальных, оказался присущ и Мухозоа в лице aberrантной миксоспоридии *Buddenbrockia plumatellae* (Canning et al., 2002; Okamura et al., 2002), Гранулы секрета, обнаруженные в клетках этой миксоспоридии (Okamura et al., 2002), очень похожи на секреторные гранулы эктодермальных клеток *Polypodium*, а полярные капсулы — тоже круглые и встречаются не только в спорах, но и в эпителии. Таким образом, именно примитивная *Buddenbrockia* из группы Malacosporaea имеет наибольшее количество общих, по-видимому симплезиоморфных, признаков с *Polypodium*. Такое же мнение высказывают и чешские исследователи (Zrzavý, Hupša, 2003). Возможно, более продвинутые группы Мухозоа — Bivalvulida и Multivalvulida — утратили мускульные клетки в процессе эволюции. Возможно также, что мускульные клетки у *Polypodium* и *Buddenbrockia* — синапоморфный признак.

Однако вслед за Ломом и Дыковой (Lom, Dykova, 1997) мы считаем серьезным аргументом против близкого родства Мухозоа и *Polypodium* их различие в отношении типа митоза. У *Polypodium* типично метазойный открытый митоз. У Мухозоа же совсем не обнаружено центриолей, митоз примитивный, с сохранением ядерной оболочки, т. е. криптомитоз (Marquès, 1987; цит. по: Lom, Dykova, 1997). Правда, Каннинг и соавторы (Canning et al., 2002) считают, что такой тип примитивного протозойного митоза мог сохраниться у Мухозоа как стратегия, облегчающая быстрое деление ядер.

Мы полагаем, что присутствие в цитоплазме клеток *Polypodium* околядерных центриолей, локализованных в кармашках — фрагментах ядерной оболочки, есть тоже примитивный признак, поскольку сходные образования — аморфные центросферы — встречаются в митозе у фораминифер (Schwab, 1973).

Мухозоа освоили в качестве хозяев большой круг животных (Lom, 1990; Kent et al., 2001), хотя преимущественно это паразиты костистых рыб — как полостные, так и внутриклеточные (Успенская, 1984). *Polypodium* же известен как внутриклеточный паразит только осетрооб-

разных рыб, у которых микоспоридии, по-видимому, не встречаются.

Следует сказать и о черве-олигохете тубифексе как обязательном промежуточном хозяине двухфазного жизненного цикла Мухозоа (Wolf, Markiv, 1984). Еще совершенно неясно, играет ли какую-либо роль эта олигохета в жизненном цикле полиподия. Однако при культивировании *Polypodium* тубифекс используется нами как эффективный и удобный корм. Также и в рыбоводстве тубифекс часто служит кормом для рыб. Поскольку в цикле *P. hydriforme* не раскрыт еще самый важный отрезок — путь двуядерной клетки из гаметофора, откладываемого полиподием на покровы предличинки осетровых рыб (Смольянов, Райкова, 1961), до ооцита в рыбе, неизвестна и продолжительность этого пути, нельзя отвергать и «кандидатуру» тубифекса как возможного участника событий в процессе заражения осетровых рыб.

Итак, проведенный сравнительный анализ цитоморфологической организации *P. hydriforme* и Мухозоа показывает, что они имеют множество сходных морфологических признаков, совпадение которых не может быть случайным. Данные филогенетического анализа 18S рДНК (Siddall et al., 1995; Zrzavý et al., 1998; Zrzavý, Нурша, 2003) свидетельствуют о сестринском родстве Мухозоа и *Polypodium*. По-видимому, гипотеза Вейла (Weill, 1938) об их родстве вполне правомочна. Конечно, для окончательного решения проблемы родства микоспоридий и книдарий необходимы прежде всего углубленные молекулярно-биологические исследования именно *P. hydriforme*, его митохондриального генома, Нох-генов. В настоящее время мы считаем, что Мухозоа вместе с паразитическими книдариями могут представлять собой отдельный таксон животных (Endocnidozoa). Мы полагаем, что этот таксон может иметь ранг класса, включающего в себя группы животных, претерпевших регрессивную эволюцию в связи с адаптацией к паразитизму. Если принять во внимание то обстоятельство, что для *Polypodium* характерны признаки как типичной книдарии, так и миксозойные и признаки Bilateria-Triploblastica, все молекулярно-биологические несоответствия сравнительных анализов Мухозоа и Cnidaria вполне объяснимы (Zrzavý, Нурша, 2003).

Поскольку не только аберрантные черты организации полиподия, связанные с его паразитическим образом жизни, оказались сходными с признаками микоспоридий, но и один его уникальный признак, отличающий его от остальных книдарий, — обособленные мускульные клетки — тоже оказался присущ микоспоридиям (мускульные клетки *Buddenbrockia* — Canning et al., 2002), родственные отношения *Polypodium* и Мухозоа особенно хорошо подтверждаются. Поэтому данные по секвенированию 18S рДНК, свидетельствующие о большей близости Мухозоа к Bilateria, чем к Cnidaria, полученные при исследовании других книдарий, а не полиподия (Smothers et al., 1994; Schlegel et al., 1996), также становятся понятными.

Черты билатеральной симметрии и трехслойности у *Polypodium*

Полностью разделяя взгляды Беклемишева (1964) на ярко выраженные признаки билатеральной симметрии у книдарий и соглашаясь с современными доводами Боеро

и Грегера с соавторами (Boero et al., 1998; Gröger, Schmid, 2001; Boero, 2003), мы считаем, что Polypodiozoa, как ни один другой класс Cnidaria, морфологически ближе всех к Bilateria-Triploblastica, потому что не только паразитические планула и столон полиподия, но и свободноживущие особи имеют бирадиальную симметрию. Эта билатеральность (бирадиальность) особенно заметна у делящихся свободноживущих форм и у полиподиев с «женскими» гонадами. Сложно устроенные эндодермальные «женские» гонады с выводными протоками располагаются согласно билатеральному плану, а не радиально (Липин, 1915; Райкова, 1963; Raikova, 1994), а само их наличие вообще не вписывается в характеристику типа Cnidaria. Так же ярко у *Polypodium* выражены и признаки «трехслойности». Начиная от стадии столона, когда в мезоглее появляются мускульные клетки, вплоть до половозрелых особей *Polypodium* — по существу трехслойное животное. Независимые от эпителиальных гладкие мускульные клетки образуют цепочки под эпидермисом. Субэпителиально, на границе с мезоглеей, лежат нервные отростки, которые могут пересекать мезоглею. На стадиях свободноживущих форм полиподия в мезоглее могут присутствовать амебоциты, а у половозрелых особей — развивающиеся половые клетки.

Отмеченные выше уникальные морфологические признаки *P. hydriforme*, наличие гонад с половыми протоками, необычайно высокая по сравнению с другими книдариями клеточная дифференцировка и неспособность к регенерации, отсутствие типичных эпителиально-мускульных клеток при наличии самостоятельных мускульных клеток в мезоглее, внутриклеточный паразитизм и связанная с ним зависимость эмбрионального развития от хода оогенеза хозяина (Raikova, 1987), инверсия зародышевых листков, редукция органов чувств у свободноживущих форм, переход к партеногенезу (вторичному андрогенезу), необычный облик свободноживущих *P. hydriforme*, у которых объединены признаки и полипов, и медуз (не имеющих зонтика и ходящих на щупальцах, продольно делящихся, образующих гонады и погибающих после откладки гонад-гаметофоров), — все это основательно подкрепляет наше мнение о более сложной структуре типа Cnidaria, чем это считалось до сих пор. Вероятно, в целом тип Cnidaria исходно гораздо более многообразен, и, возможно, *P. hydriforme* скорее представляет собой реликтовый вид этого типа (однако в ранге отдельного класса, но вне Hydrozoa), чем аберрантного представителя ныне признанных классов.

Недавно класс Polypodiozoa получил признание ведущих специалистов по книдариям Буйона и Боеро (Bouillon, Boero, 2000), которые поместили его, однако, в составе надкласса Hydrozoa. Последнее нам не кажется удачным, поскольку и цитоморфологические (Raikova, 1994), и молекулярно-биологические данные (Zrzavý, Нурша, 2003) свидетельствуют против этого.

Учитывая яркие признаки трехслойных животных, обнаруженные у *Polypodium*, «еретическая» идея о происхождении книдарий от Triploblastica (Boero et al., 1998; Boero, 2003) не кажется абсурдной, а рассуждения о наличии общего предка у Cnidaria и Bilateria (Gröger, Schmid, 2001; Piraino et al., 2003; Малахов, 2004) представляются также обоснованными.

Мы согласны с мнением Зрзави и Хипса (Zrzavý, Нурша, 2003) о том, что эволюционная ветвь (клад) животных, обладающих нематоцистами (Cnidaria, *Polypodium* и Мухозоа), возможно, представляет собой ступень,

объединяющую глубокие различия в структуре и развитии между билатеральными и более примитивными двухслойными животными.

Список литературы

- Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. 432 с.
- Ибрагимов А. Ю. 1999. Стрекательные клетки книдарии *Polypodium hydriforme* — паразита ооцитов осетрообразных рыб. Цитология. 41 (2) : 200—209.
- Ибрагимов А. Ю. 2002. Особенности строения стрекательных нитей нематоцист паразитической книдарии *Polypodium hydriforme*. Цитология. 44 (1) : 24—32.
- Литин А. Н. 1915. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение *Polypodium hydriforme* Ussov. Тр. О-ва естествоиспытателей при Казанском императорском ун-те. 47 : 1—146.
- Малахов В. В. 2004. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria). Журн. общ. биол. 65 (5) : 371—388.
- Напара Т. О., Райкова Е. В. 2003. Амебоциты в мезоглее у *Polypodium hydriforme*. Цитология. 45 (11) : 1094—1099.
- Райкова Е. В. 1961а. Цитологические особенности свободноживущих стадий развития *Polypodium hydriforme*. Цитология. 3 (4) : 396—408.
- Райкова Е. В. 1961б. Развитие мужских гонад и сперматогенез у *Polypodium hydriforme*. Цитология. 3 (5) : 528—544.
- Райкова Е. В. 1963. Цитоморфологическое изучение женских гонад кишечного паразита *Polypodium hydriforme*. Цитология. 5 (4) : 391—403.
- Райкова Е. В. 1965. Цитофотометрическое изучение содержания ДНК в ядрах клеток *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) на разных стадиях его жизненного цикла. Журн. общ. биол. 26 (6) : 546—552.
- Райкова Е. В. 1978. Электронно-микроскопическое исследование развития стрекательных капсул у паразитического столона *Polypodium hydriforme*. Цитология. 20 (4) : 384—390.
- Райкова Е. В. 1985. Цитологические парадоксы в цикле развития кишечного паразита *Polypodium hydriforme* — внутриклеточного паразита из ооцитов осетровых рыб. Цитология. 27 (4) : 391—401.
- Райкова Е. В. 1988. О систематическом положении *Polypodium hydriforme* Ussov (Cnidaria). В кн.: Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследования. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 116—122.
- Райкова Е. В., Каменева Т. О. 1996. Электронно-микроскопическое исследование столона *Polypodium hydriforme* — паразита ооцита осетрообразных рыб — в период становления нормального расположения зародышевых листков. Цитология. 38 (4/5) : 542—550.
- Райкова Е. В., Каменева Т. О. 1997. Внеклеточные микротрубочки в мезоглее книдарии *Polypodium hydriforme*. Докл. РАН. 352 (2) : 265—267.
- Райкова Е. В., Напара Т. О. 1999. Ультраструктурное исследование мышечных клеток паразитической книдарии *Polypodium hydriforme*. Цитология. 41 (5) : 425—431.
- Серавин Л. Н., Райкова Е. В. 1994. Клетки *Polypodium hydriforme* (тип Cnidaria) имеют митохондрии с трубчатыми кристами. Докл. РАН. 336 (3) : 418—420.
- Смольянов И. И., Райкова Е. В. 1961. Нахождение половозрелых *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) на личинках осетровых рыб. ДАН СССР. 141 (5) : 1271—1274.
- Успенская А. В. 1984. Цитология микоспоридий. Л.: Наука. 112 с.
- Успенская А. В., Райкова Е. В. 2001. Цитологические аспекты сходства и различия микоспоридий и книдарий. Цитология. 43 (3) : 284—309.
- Anderson C. L., Canning E. U., Okamura B. 1998. A triploblast origin for Myxozoa? Nature. 392 : 346—347.
- Boero F. 2003. Born to be triploblastic (and bilateral). 7th Intern. conf. on Coelenterate biology: Abstracts. No 1 : 10.
- Boero F., Gravili C., Pagliara P., Piraino S., Bouillon J., Schmid V. 1998. The cnidarian premises of metazoan evolution: from triploblasty, to coelom formation, to metamerism. Italian J. Zool. (Modena). 65 : 5—9.
- Bouillon J., Boero F. 2000. The Hydrozoa: a new classification in the light of old knowledge. Thalassia Salentina, Università degli Studi di Lecce, Dipartimento di biologia, Porto Cesario (Lecce). 24 : 3—296.
- Brusca R. C., Brusca G. J. 2003. Invertebrates. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc. 880 p.
- Canning E. U., Okamura B. 2004. Biodiversity and evolution of the Myxozoa. Adv. Parasitol. 56 : 43—131.
- Canning E. U., Tops S., Curry A., Wood T. S., Okamura B. 2002. Ecology, development and pathogenicity of *Buddenbrockia plumatellae* Schröder, 1910 (Myxozoa, Malacosporea) (syn. *Tetracapsula bryozoides*) and establishment of *Tetracapsula* n. gen. for *Tetracapsula bryosalmonae*. J. Eukaryot. Microbiol. 49 : 280—295.
- Cannon Q., Wagner E. 2003. Comparison of discharge mechanisms of Cnidarian cnidae and myxozoan polar capsules. Rev. Fisheries Sci. 11 : 185—219.
- Collins A. G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles. J. Evol. Biol. 15 : 418—432.
- Gröger H., Schmid V. 2001. Larval development in Cnidaria: a connection to bilateria? Genesis. 29 : 110—114.
- Ibragimov A. Yu., Raikova E. V. 2004. Nematocysts of *Polypodium hydriforme*, a cnidarian parasite of acipenseriform fishes. Hydrobiologia. 530/531 : 165—167.
- Kent M. L., Andree K. B., Bartholomew J. L., El-Matbouli M., Desser S. S., Devlin R. H., Feist S. W., Hedrick R. P., Hoffmann R. W., Khattra J., Hallett S. L., Lester R. J. G., Longshaw M., Palenzeula O., Siddall M. E., Xiao C. 2001. Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. J. Eukaryot. Microbiol. 47 : 456—468.
- Kim J., Kim W., Cunningham C. 1999. New perspective on lower Metazoan relationships from 18s rDNA sequences. Mol. Biol. 16 : 423—427.
- Lipin A. N. 1911. Die Morphologie und Biologie von *Polypodium hydriforme* Uss. Zool. Jahrb. (Anat.). 31 : 317—426.
- Lipin A. N. 1925. Geschlechtliche Form, Phylogenie und systematische Stellung von *Polypodium hydriforme* Uss. Zool. Jahrb. (Anat.). 47 : 541—635.
- Lom J. 1990. Phylum Myxozoa. In: Handbook of Protozoa: the structure, cultivation, habitats and life histories of the eucaryotic microorganisms and their descendants exclusive of animals, plants and fungi: a guide to the Algae, Ciliates, Foraminifera, Sporozoa, water molds, slime molds and other Protozoists. Boston, MA: Jones and Bartlett Publ. 36—52.
- Lom J., Dycova I. 1997. Ultrastructural features of the Actinosporian phase of Myxosporia (phylum Myxozoa): a comparative study. Acta protozool. 36 : 83—103.
- Lom J., de Puytorac P. 1965. Studies on the myxosporidian ultrastructure and polar capsule development. Protistologica. 1 : 33—66.
- Nielsen C. 2001. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. 2nd ed. Oxford: Oxford Univ. Press. 568 p.
- Okamura B., Canning E. U. 2003. Orphan worms and homeless parasites enhance bilaterian diversity. Trends Ecol. Evol. 18 : 633—639.
- Okamura B., Curry A., Wood T. S., Canning E. U. 2002. Ultrastructure of *Buddenbrockia* sp. identifies it as a myxozoan and verifies the bilaterian origin of the Myxozoa. Parasitology. 124 : 215—223.
- Piraino S., Schmich J., Schmid V., Boero F. 2003. Further evidence of bilaterality in planula larvae. Int. Workshop on Hydra and evolution of signalling pathways. Evangelische Akademie Tutzing, Germany, 15—18 Sept. 2003. P. 88.
- Raikova E. V. 1973. Life cycle and systematic position of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a cnidarian parasite of the eggs of Acipenseridae. Publ. of the Seto marine biological lab. 20 : 165—173.
- Raikova E. V. 1980. Morphology, ultrastructure and development of the parasitic larva and its surrounding trophamnion of *Poly-*

podium hydriforme Ussov (Coelenterata). Cell Tissue Res. 206 : 487—500.

Raikova E. V. 1984. Ultrastructure of the stolon of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) parasitic in oocytes of acipenserid fishes. Monitore Zool. Italiano. 18 : 1—24.

Raikova E. V. 1987. Peculiarities of the embryonic development of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a parasite of acipenserid oocytes. Gegenbaurs morphol. Jahrb. 133 : 99—121.

Raikova E. V. 1990. Fine structure of the nematocytes of *Polypodium hydriforme* Ussov (Cnidaria). Zool. Scr. 19 : 1—11.

Raikova E. V. 1994. Life cycle, cytology, and morphology of *Polypodium hydriforme*, a coelenterate parasite of the eggs of Acipenseriform fishes. J. Parasitol. 80 : 1—22.

Raikova E. V. 1995. Occurrence and ultrastructure of collar cells in the stomach gastrodermis of *Polypodium hydriforme* Ussov (Cnidaria). Acta zool. 76 : 11—18.

Schlegel M., Lom J., Stechmann A., Bernhard D., Liepe D., Dycova I., Sogin M. L. 1996. Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxidium lieberkühni*: evidence that Myxozoa are Metazoa and related to Bilateria. Arch. Protistenk. 147 : 1—9.

Schwab D. 1973. Centrosomal bodies during meiosis in the fo-raminifer *Myxotheca arenilega* Schaudinn. Protoplasma. 78 : 339—341.

Siddall M. E., Martin D. S., Bridge D., Desser S. S., Co-
ne D. K. 1995. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria. J. Parasitol. 81 : 961—967.

Siddall M. E., Whiting M. F. 1999. Long branch abstractions. Cladistics. 15 : 9—24.

Smothers J. F., von Dohlen C. D., Smith L. H., Jr., Spall R. D. 1994. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazo-ans. Science. 265 : 1719—1721.

Uspenskaya A. V., Raikova O. I. 2004. F-actin and beta-tubulin localization in the myxospore stinging apparatus of *Myxobolus pseudodispar* Gorbunova, 1936 (Myxozoa, Myxosporaea). Цитология 46 (8) : 748—754.

Weill R. 1934. Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. Trav. Stat. Zool. Wimereux. 10—11 : 1—701.

Weill R. 1938. L'interprétation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidome. Leur cycle comparée à la phase larvaire des Narcoméduses Cuninides. Trav. Stat. Zool. Wimereux. 13 : 727—744.

Westheide W., Rieger R. 1996. Spezielle Zoologie. T. 1. Einzeller und wirbellose Tiere. Stuttgart. etc.: Gustav Fischer Verlag. 944 S.

Wolf K., Markiw M. E. 1984. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. Science. 225 : 1449—1452.

Wyllie A. H., Kerr J. F. R., Currie A. R. 1980. Cell death: the significance of apoptosis. Int. Rev. Cytol. 68 : 251—306.

Zrzavý J. 2001. The interrelationships of metazoan parasites: a review of Phylum and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses. Folia parasitol. 48 : 81—103.

Zrzavý J., Hypša V. 2003. Myxozoa, *Polypodium*, and the origin of the Bilateria: the phylogenetic position of «Endocnidozoa» in light of the rediscovery of *Buddenbrockia*. Cladistics. 19 : 164—169.

Zrzavý J., Mihulka S., Kepka P., Bezděk A., Tietz D. 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. Cladistics. 14 : 249—285.

Поступила 22 II 2005

CYTOMORPHOLOGICAL CHARACTERS OF *POLYPODIUM HYDRIFORME* AND PROBLEMS OF MYXOZOAN AND CNIDARIAN PHYLOGENY

E. V. Raikova

Institute of Cytology RAS, St. Petersburg;
e-mail: Raikova@swipnet.se

The present review analyses cytomorphological characters of the parasitic cnidarian *Polypodium hydriforme*, discriminating between those of bilateral (triploblastic) animals, common characters shared with the Myxozoa, and the unique characters of this species. Phylogenetic position of the group of parasitic cnidarians and of the class Polypodiozoa is discussed. A conclusion is made that the cytomorphological characters as well as 18S rDNA analysis of *P. hydriforme* and Myxozoa justify establishment of a new taxonomic group (a clade) of parasitic cnidarians (Endocnidozoa) uniting Polypodiozoa and Myxozoa (Zrzavý, Hypša, 2003). The unique characters of *P. hydriforme* suggest that the phylum Cnidaria is more diverse than commonly supposed, and that *P. hydriforme* is not an aberrant cnidarian species but a relic organism, which might originally belong to the cnidarian class Polypodiozoa, which underwent reduction in the course of adaptation to parasitism.