

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/291825852>

# Phylum orthonectida: Morphology, biology, and relationships to other multicellular animals

Article in *Журнал общей биологии* · November 2008

---

CITATIONS

14

---

READS

1,340

1 author:



[George Slyusarev](#)

St Petersburg University

30 PUBLICATIONS 307 CITATIONS

SEE PROFILE

УДК 593.311:575.86:591.492.2:591.492.35:591.166.52:591.463.11

## ТИП ОРТОНЕКТИДА (ORTHONECTIDA): СТРОЕНИЕ, БИОЛОГИЯ, ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2008 г. Г. С. Слюсарев

С.-Петербургский государственный ун-т, биолого-почвенный факультет, кафедра зоологии беспозвоночных  
119034 С.-Петербург, Университетская наб., 7–9

e-mail: slyusarev@hotmail.com

Поступила в редакцию 18.06.2007 г.

Получены новые данные по строению ресничных клеток, половой поры, формированию кутикулы, строению спермия и строению плазмодия ортонектид. Ресничные клетки образуют однорядный эпителиальный слой с интердигитацией клеток, который подостлан межклеточным матриксом, однако формируемая матриксом базальная пластинка не сплошная. Показано наличие настоящей мышечной системы у ортонектид, состоящей из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. В расположении кольцевых мышц у *Intoshia linei*, *Rhopalura litoralis* и *Rhopalura philinae* обнаруживается метамерия, согласованная с метамерией покровов: кольцевые мышцы залегают под кольцами нересничных клеток. Продольные мышцы образуют у разных видов от четырех до шести стволов, расположенных билатеральносимметрично, без элементов радиальной симметрии. Мышечная система ортонектид обеспечивает изгибание тела при совершении поворотов в ходе ресничной локомоции, а также используется в процессах размножения: при копуляции, для выталкивания клеток генитальной поры, спермиев и личинок. В эмбриональном развитии формированию мышечных стволов предшествует стадия сплошного слоя презумптивных миобластов на границе наружного и внутреннего слоя клеток. Описан многоклеточный рецептор у половых особей ортонектид. Обнаружение мышечной системы и многоклеточного рецептора свидетельствует о наличии нервной системы у ортонектид. Вблизи от переднего конца ресничных особей обнаружена группа клеток, потенциально составляющих нервный узел. Кутикула ортонектид микровиллярного типа, напоминает кутикулу Annelida. Анализ строения половых особей ортонектид и дициемид показывает, что ортонектиды и дициемиды – два самостоятельных, филогенетически не связанных между собой типа животных (тип Orthonectida и тип Dicyemida), занимающих совершенно разное положение на филогенетическом древе Metazoa. Получены новые данные по строению и биологии плазмодия ортонектид. Описан механизм выхода ортонектид из хозяев, показано, что половые особи не самостоятельно покидают хозяина, перемещаясь через его ткани, а перемещаются по отросткам плазмодия, которые прорастают через ткани хозяина и контактируют с внешней средой. Показано, что плазмодий покрыт двумя мембранами. Подтверждено наличие многочисленных ядер плазмодия. Полученные данные свидетельствуют о паразитарной природе плазмодия ортонектид. Жизненный цикл ортонектид включает в себя чередование полового, бесполого и партеногенетического размножений и может быть охарактеризован как сочетание метагенеза и гетерогонии. Для обозначения жизненного цикла ортонектид предлагается термин метатетерогония. По совокупности морфологических признаков ортонектиды должны быть помещены в состав Spiralia.

Впервые ортонектиды (Orthonectida) были описаны и исследованы еще в 1877 г. французским зоологом Жиаром (Giard, 1877), но и по прошествии более 100 лет продолжают оставаться загадочной и одной из самых малоизученных групп животных. Положение Orthonectida в системе Metazoa совершенно не понятно, равно как и неясны их филогенетические связи. Традиционно ортонектид в ранге класса (кл. Orthonectida) наряду с классом Dicyemida включают в состав типа Mesozoa. Однако вопрос о филогенетических связях между Dicyemida и Orthonectida остается открытым. Родство этих двух таксонов давно вызывает сомнение исследователей, тем не менее их продолжают рассматривать в составе единого типа или как два отдельных типа, но находящихся на одном

уровне организации (Малахов, 1990; Ruppert et al., 2004; Adl et al., 2005). Ярким подтверждением сложившейся ситуации служит и то, что в самых последних учебниках (Brusca R., Brusca G., 2003) ортонектид относят к типам с неясным филогенетическим положением (“phyla of uncertain affinity”) и не рассматривают их филогенетические связи.

Ортонектиды, как и дициемиды, исключительно паразитическая группа организмов. В качестве хозяев они используют широкий круг морских беспозвоночных (плоские черви, немертины, полихеты, моллюски, иглокожие, асцидии). Жизненный цикл ортонектид включает паразитическую плазмодальную фазу, в которой развиваются и созревают свободноживущие половые особи. Покинув хозяина, во внешней среде самцы и самки копули-

руют. Личинки формируются внутри материнского организма и, выйдя из него, заражают нового хозяина.

Ортонектид принято считать крайне просто организованными животными с ресничным типом локомоции, лишенными нервной, осморегуляторной, пищеварительной и настоящей мышечной систем. Ряд исследователей относят ортонектид к организмам, вообще не имеющим настоящих тканей и стоящих на одном уровне организации с губками и плакозоа (Westheide, Rieger, 1996; Brusca R., Brusca G., 2003; Ruppert et al., 2004; Adl et al., 2005; Sperielle..., 1996), т.е. к числу самых примитивных многоклеточных. В то же время остается непонятным, исходная ли эта простота или она является следствием упрощения, обусловленного их паразитическим образом жизни.

Проведенные относительно недавно молекулярные исследования не внесли ясности в проблему филогенетических связей ортонектид и дициемид (Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996, Shmidt-Rhaesa, 2003). Так, при формализованном клади-стическом анализе, основанном на совокупности морфологических и молекулярных признаков (Winneperenninckx et al., 1998; Zrzavý et al., 1998), ортонектиды рассматриваются с равной вероятностью и как наиболее примитивные многоклеточные родственные дициемидам, и как сестринская группа Triploblastica.

Оригинальных работ, посвященных собственно ортонектидам, совсем немного – 29. И только 13 посвящено описанию их строения, а в 7 приводятся данные по их биологии. В то же время нет ни одного сколько-нибудь значимого учебника по зоологии или крупной сводки, так или иначе затрагивающих филогению таксонов высокого ранга или проблемы возникновения многоклеточности, где бы ни упоминались и не рассматривались ортонектиды. Это позволяет считать ортонектид одной из ключевых групп в понимании процесса становления многоклеточности.

Согласно традиционной точке зрения плазмодий – это паразитическая стадия жизненного цикла ортонектид (Giard, 1877, 1878, 1879, 1880; Metschnikoff, 1881, и др.). В то же время, по мнению Козлова (Kozloff, 1992, 1994, 1997), плазмодий ортонектид является модифицированной клеткой или клетками хозяина, в цитоплазме которых осуществляется пролиферация генеративных клеток и развитие эмбрионов полового поколения паразита. Характер жизненного цикла ортонектид не рассматривался в литературе, и обсуждение этого вопроса возможно лишь после решения проблемы природы плазмодия.

Полученные нами в ходе проведенных исследований новые данные позволяют вернуться к рассмотрению природы плазмодия ортонектид, ха-

рактеру жизненного цикла и положению ортонектид в системе многоклеточных.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами были исследованы представители четырех видов ортонектид: *Intoshia variabilis* Aleksandrov & Sljusarev, 1992, *Intoshia linei* Giard, 1877, *Rhopalura litoralis* Shtein, 1953, *Rhopalura philinae* Lang, 1954.

Сбор материала осуществлялся в летне-осеннее время с мая по октябрь в период с 1987 по 2006 гг. Сборы проводили на Белом, Баренцевом и Северном морях.

Ортонектида *I. variabilis* (Aleksandrov & Sljusarev, 1992) паразитирует в турбеллярии *Macrorhynchus crocea* (O. Fabricius, 1826) (Plathelminthes: Kalyptorhynchia). Турбеллярий собирали на Белом море, в районе Морской Биологической станции СПбГУ. Ортонектида *I. linei* (Giard, 1877) паразитирует в гетеронемертинах *Lineus ruber*, *L. viridis* (Muller, 1774) (Nemertina: Enopla: Heteronemertea). Ортонектида *I. linei* была собрана нами в 1987, 1990, 1999–2003 гг. на Баренцевом море в районе пос. Дальние Зеленцы (69°07' с. ш. и 36°05' в. д.). Ортонектида *Rh. litoralis* (Shtein, 1953) паразитирует в гастроподе *Onoba oculaeas* (Gould, 1841) (Gastropoda: Littorini-formes). Моллюски собраны нами в 1999–2001 гг. на Баренцевом море. Ортонектида *Rh. philinae* (Lang, 1954) паразитирует в моллюске *Philinae scabra* L. (Opisthobranchia: Philinidae). Хозяева были собраны в 1992–1993 гг. в Северном море в проливе Каттегат и Скагеррак.

Для получения живых ортонектид зараженных хозяев помещали в чашки Петри. Вышедших в воду половых особей использовали для фиксаций и прижизненных наблюдений. Последние проводили с помощью бинокляров МБС-9 и МБС-10. Ресничные клетки половых особей выявляли методом импрегнации серебром. Фотографии живых ортонектид получены на микроскопе Reichert Polyvar и Leica TCS SP с применением интерференционного и фазового контрастов.

Для изучения тонкого строения ортонектид применяли традиционные методы трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии. Полутонкие и ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме Reichert-Jung Ultracut E или OM U3. Срезы просматривали на электронных микроскопах JEOL JEM 100SX в лаборатории Клеточной биологии и анатомии Зоологического института университета Копенгагена, Дания, Hitachi H500H в Центральной лаборатории электронной микроскопии университета Южного Иллинойса, США и JEOL JEM 100SX, Leo CX 100 кафедры биологии факультета естественных наук университета Милана, Италия.

Для изучения топографии расположения мускульных стволов у ортонектид использовали метод выявления мышечного F-актина окрашиванием радомин-фаллоидином. Для этого ортонектид фиксировали фиксатором Стефанини, переводили в PBS, после чего следовала инкубация в течение 40 мин в родамин-фаллоидине (Molecular Probes Inc., R-415), разведенном на PBS в соотношении 1:20. Препараты заключали в глицерол-фенилендиамин, что предотвращало их выцветание при освещении ультрафиолетом. Препараты просматривали и фотографировали на микроскопе (Zeiss Axioskop 50) Leica DMRX, снабженном системой видеообработки изображений Q Fish.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Строение половых особей ортонектид

#### 1.1. Внешняя морфология

Самка *I. variabilis* имеет форму вытянутого овала, сужающегося к переднему концу. Длина 75–85 мкм, ширина в середине тела 15–20 мкм. Самец цилиндрической формы, длина 35–45 мкм, ширина 8–10 мкм. Длина самки *I. linei* 150–165 мкм, а ширина 31–33 мкм. Длина самца *I. linei* 40–43 мкм, ширина 23–25 мкм. Самка *Rh. littoralis* имеет 185–190 мкм в длину при ширине 60–65 мкм, у самца передний конец тела расширен, а задний сужен, длина самца составляет 180–190 мкм, ширина в средней части тела 53–55 мкм. Самка *Rh. philinae* овальной формы, ее длина 170–175 мкм, ширина 35–40 мкм, самец этого вида не был изучен.

Все особи полового свободноживущего поколения ортонектид имеют общий план строения: тело покрыто ресничными и нересничными эпителиальными клетками, образующими кольца, под которыми расположены пучки мышечных клеток. Вся центральная часть тела занята половыми клетками – ооцитами или спермиями.

#### 1.2. Расположение эпителиальных клеток

Чередование ресничных и нересничных колец нарушается на переднем и заднем концах тела, которые у всех изученных видов несут только ресничные клетки. Тело самки *I. variabilis* покрыто 24 кольцами эпителиальных клеток. Клетки 2, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18 и 20-го колец ресничек не несут. Клетки остальных колец являются ресничными. Общее количество эпителиальных клеток самки *I. variabilis* колеблется от 184 до 193. Клетки на самом переднем конце тела сходятся не полностью, так что между ними остается место еще для одной клетки, которую мы называем “терминальной”. Одна из клеток 14-го кольца несет половую пору. Общее число клеток, образующих половую пору, варьирует от 5 до 7 (Александров, Слюсарев, 1992).

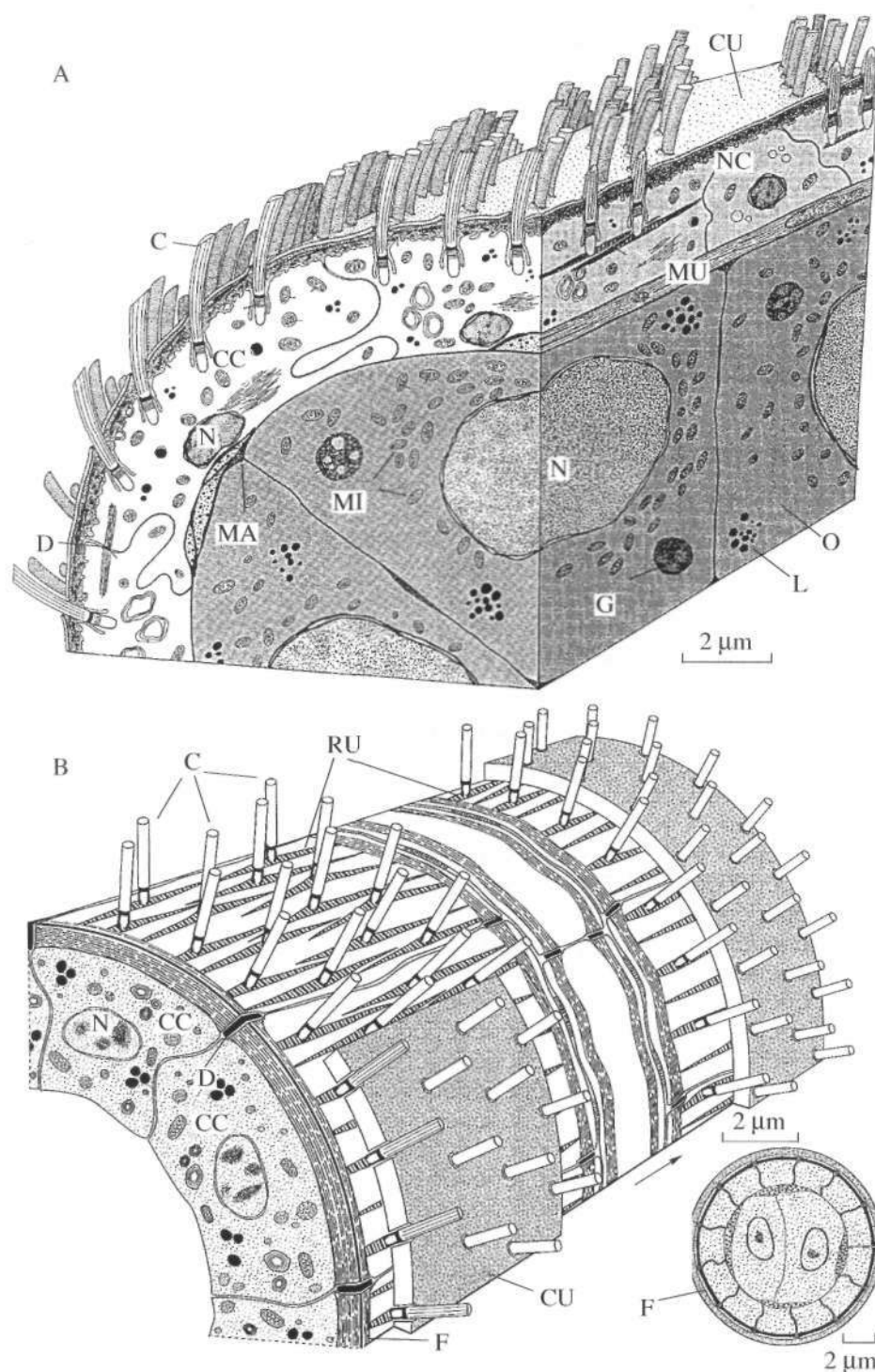
Тело самца *I. variabilis* покрыто 20 кольцами эпителиальных клеток. Ресничными являются клетки 1, 2, 3, 5, 9, 13, 15–20-го колец, клетки 4- и 14-го колец ресничек не несут. Всего у самца 77–83 эпителиальные клетки. У других видов эпителиальные клетки располагаются принципиально сходным образом. Отличия касаются количества колец и клеток в их составе.

Эпителиальные клетки уплощены и в плане имеют почти прямоугольную форму. Их апикальная и базальная поверхности параллельны друг другу (рис. 1). На апикальной поверхности расположены короткие микровилли неправильной формы. Латеральные поверхности, которыми клетки контактируют друг с другом, имеют причудливо изогнутые профили, напоминающие соединение фрагментов детской мозаики – puzzle. Эпителиальные клетки ортонектид всегда расположены в один слой (рис. 1).

#### 1.3. Кутикула

Тело изученных нами ортонектид покрыто кутикулой (Слюсарев, 1994, 2000), толщина и строение которой у особей одного вида одинаковы на всех участках поверхности (рис. 1, 2). Различия в строении кутикулы самцов и самок отсутствуют. Реснички эпителиальных клеток пронизывают кутикулу. Детально нами изучена кутикула *I. variabilis*. Кутикула расположена над поверхностной мембраной клетки. Ее толщина 0.34–0.35 мкм. Кутикула состоит из четырех отличающихся по строению слоев. Самый наружный не структурирован и представлен рыхлым электронно-плотным веществом. Следующий за ним несколько толще и образован расположенными в один слой электронно-плотными гранулами. Третий состоит из фибрилл, ориентированных параллельно поверхности клетки. Его особенностью является то, что в том месте, где он окружает реснички, точно напротив дуэтов микротрубочек аксономы, располагаются точечные электронно-плотные участки кутикулы. Можно предположить, что с помощью этих структур кутикула крепится к основанию работающих ресничек. Фибриллы четвертого слоя образуют неправильную сеть. По полученным нами предварительным данным, кутикула *I. variabilis* не содержит хитина.

Ранее кутикула ортонектид была описана у видов *Rh. ophiocoma* и *C. sabellariae* (Kozloff, 1969, 1971). Правда, автор называет это образование не кутикулой, а секретированным слоем. Отличия в строении кутикулы у всех изученных ортонектид невелики и проявляются лишь в вариативности количества слоев и их толщины. Это позволяет говорить о том, что кутикула ортонектид характеризуется единым типом строения.

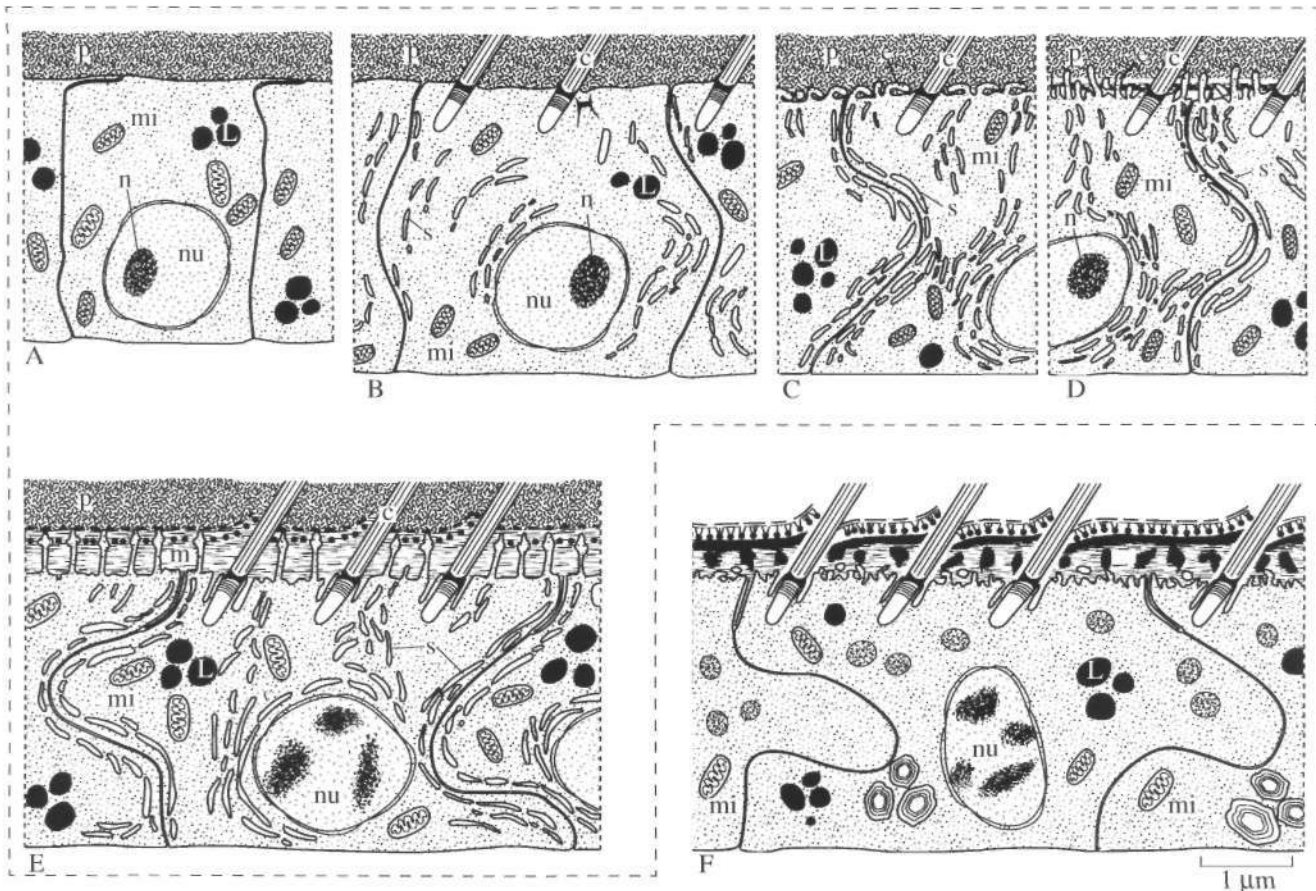


**Рис. 1.** Схема строения: А – эпителиальных клеток *I. variabilis*; В – ресничной клетки *I. variabilis* и ее цитоскелета. Обозначения: С – ресничка, СС – ресничная клетка, CU – кутикула, D – клеточный контакт, G – гранула, F – фибриллярный тяж, L – липидная гранула, MA – межклеточный матрикс, MU – мышечная клетка, MI – митохондрия, N – ядро, NC – нересничная клетка, O – ооцит, RU – корешок реснички.

#### 1.4. Формирование кутикулы

Формирование кутикулы осуществляется у особей полового поколения в период их развития в плазмодии (Slyusarev, 2000). Процессу образования

кутикулы предшествует формирование ресничек на эпителиальных клетках эмбриона, до этого момента поверхность клеток остается ровной. Формирование кутикулы начинается с появления на апикальной поверхности клеток коротких микро-



**Рис. 2.** Схема образования кутикулы у *I. variabilis*. А–Е – эмбриональные стадии, проходящие развитие в плазмодии, F – свободноживущая самка. Обозначения: с – ресничка, n – ядрышко, nu – ядро, m – микровилли, mi – митохондрия, e – выступы поверхности клетки, p – плазмодий, s – эндоплазматический ретикулум.

виллей. Вначале они прижаты к поверхности клетки, но позднее поднимаются и принимают вертикальное положение. В цитоплазме ресничных клеток в этот период сильно развита сеть гладкого эндоплазматического ретикулума. Поднявшиеся микровилли несколько вытягиваются и достигают в длину 0,7 мкм, а их дистальный конец расширяется (рис. 2). Микровилли густо покрывают поверхность ресничных клеток, расстояние между двумя соседними микровиллиями не превышает 0,3 мкм (рис. 3). Их рост сопровождается появлением между ними аморфного материала. Далее дифференцируются два верхних слоя кутикулы. В момент выхода ортонектид из хозяина в воду их кутикула приобретает окончательный вид.

### 1.5. Реснички

Реснички на поверхности клеток расположены продольными рядами, ориентированными вдоль переднезадней оси тела (Slyusarev, 1994; Slyusarev, Kristensen, 2003). В соседних рядах реснички лежат в шахматном порядке (рис. 1). Основание реснички

находится в своеобразном небольшом выросте поверхности клетки, который при этом сам заглублен в клетку (рис. 1). Аксонема реснички имеет типичное строение (9 + 2). Длина реснички составляет 6–7 мкм. Работа всех ресничек строго согласована, и при их движении хорошо видна метахрональная волна, пробегающая по телу ортонектиды. Ортонектиды способны менять направление эффективного удара ресничек на противоположное, что приводит к движению организма задним концом вперед. Акронемы ресничек сужены и напоминают кончик пипетки. На конце реснички находится электронноплотная глобула, в которой и заканчиваются две центральные микротрубочки. Длина акронемы составляет 0,3 мкм.

### 1.6. Кинетосома, корешки и переходная зона реснички

Для обозначения деталей строения переходной зоны кинетосомы реснички мы используем номенклатуру, предложенную Карповым и Фокиным (Karpov, Fokin, 1995) и С.А. Карповым (2000a,б)

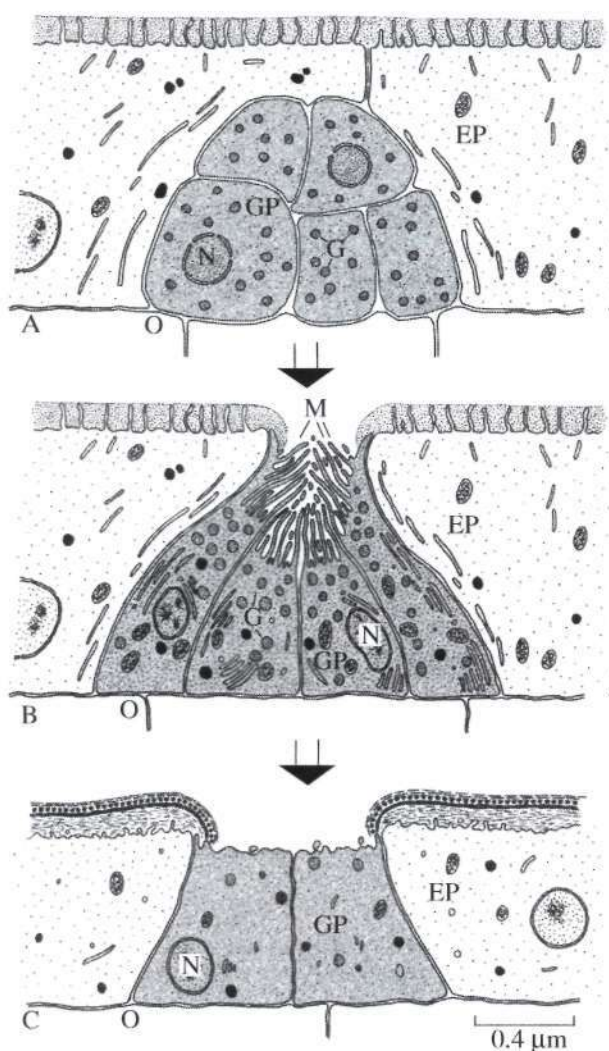


Рис. 3. Схема формирования и строения половой поры у *I. variabilis*. Обозначения: EP – эпителиальная клетка, G – гранулы, GP – клетки генитальной поры, M – микровилли, N – ядро, O – ооцит. А, В, С – последовательные стадии формирования половой поры.

для простейших (подобная номенклатура для многоклеточных фактически не разработана). Переходная зона была изучена у *I. variabilis* и может быть отнесена к типу длинных переходных зон (Слюсарев, Верулашвили, 2005; Slyusarev, Kristensen, 2003). Переходная зона содержит пробку из электронно-плотного вещества, связанную с поперечной пластинкой, которая расположена в основании центральных микротрубочек. Под ней залегает зона с поперечными слоями из фибриллярного материала. Далее находится цилиндрическая структура – тонкостенный полый цилиндр, погруженный в проксимальную часть кинетосомы. Кинетосома реснички связана с двумя фибриллярными корешками, вытянутыми в одну линию. Корешки отчетливо поперечно исчерчены, ориентированы па-

раллельно поверхности клетки, один направлен вперед, а другой назад. У изученного нами вида не обнаружена аксиальная гранула. По нашим данным, у *I. linei* и *Rh. littoralis* базальный аппарат ресничек имеет такое же строение.

Переходная зона ресничек ортонекид ранее специально не исследовалась, однако, судя по приводимым Козловым (Kozloff, 1969, 1971) фотографиям, у *Rh. ophiocomae* и *C. sabellaria* переходная зона тоже относится к длинному типу. Это позволяет предполагать, что по меньшей мере у трех из четырех родов ортонекид (*Rhopalura*, *Ciliocincta* и *Intoshia*) переходная зона имеет единое строение.

### 1.7. Строение эпителиальных клеток

В каждой клетке, входящей в состав одного кольца, имеется по два фибриллярных тяжа (рис. 1). Эти тяжи располагаются непосредственно под поверхностной мембраной и тянутся параллельно переднему и заднему краям клетки на уровне опоясывающей десмосомы, с которой они тесно ассоциированы и непосредственно крепятся к ней (Слюсарев, Kristensen, 2003). В месте контакта двух соседних клеток одного поперечного ряда их фибриллярные тяжи связаны друг с другом, в результате чего образуется функционально единое кольцо, проходящее через все клетки этого ряда. Соответственно в каждом поперечном ряду имеется по два фибриллярных кольца – одно проходит параллельно переднему краю клетки, другое – заднему (рис. 1). С кольцевыми фибриллярными тяжами связаны свободные концы корневых нитей, расположенных в непосредственной близости ресничек. Кроме этих тяжей в цитоплазме эпителиальных клеток проходят рыхлые пучки филаментов, образующие сеть, обычно называемую “cell web”. Эта сеть залегает посередине между апикальной и базальной поверхностями эпителиальной клетки.

Цитоплазма ресничных клеток содержит обычный набор клеточных органелл. Прежде всего это митохондрии с пластинчатыми кристами. У *I. variabilis* и *I. linei* митохондрии часто имеют гантелеобразную форму, возможно, свидетельствующую о процессе их деления. Имеются ЭПС, свободные рибосомы. Диктиосомы аппарата Гольджи особенно многочисленны у особей, готовых к выходу из хозяина, но еще находящихся в плазмодии. В цитоплазме присутствуют многочисленные крупные и мелкие гранулы с электронно-плотным содержанием и ламеллярные тела (рис. 1). Каждая клетка имеет небольшое ядро (диаметр 1–1.5 мкм). Ядра пузырьковидного типа содержат деконденсированный гетерохроматин и небольшое ядрышко. В нересничных клетках существенно меньше органелл, чем в ресничных, и их цитоплазма часто выглядит электронно-светлой и “пустой”.

Ресничные клетки одного ряда соединены между собой плотными контактами, смещенными в сторону апикальной поверхности, что характерно для эпителиев многоклеточных. Базальная поверхность эпителиальных клеток лежит или непосредственно на ооцитах и спермиях, или на мышечных клетках. Межклеточный матрикс, хотя и имеется у всех изученных нами видов, но развит слабо и не образует сплошной пограничной пластинки между эпителиальными клетками и половыми клетками и мускулатурой.

### 1.8. Половая пора

С эпителием связана генитальная пора (= половая пора), которая всегда расположена на кольце, образованном нересничными клетками.

Полностью сформированная генитальная пора самки состоит из 6–7 мелких компактно расположенных клеток (Slyusarev, 2004). Собственно половое отверстие как таковое у *I. variabilis* отсутствует, и клетки плотно прилегают друг к другу (рис. 3, С). Апикальная поверхность клеток генитальной поры никогда не покрыта кутикулой.

Наблюдения над живыми самками показывают, что через генитальную пору личинки покидают материнский организм. Первая выходящая личинка выталкивает клетки генитальной поры, не нарушая целостности окружающих покровных клеток. Через образовавшееся отверстие поочередно выходят и все остальные личинки. Выход личинок иногда растягивается на 20–30 мин, при этом самка продолжает плавать.

Клетки генитальной поры закладываются у самки *I. variabilis* после того, как полностью сформирован наружный эпителий. Сначала под наружными эпителиальными клетками появляется плотная группа небольших клеток (рис. 3, А). В процессе роста совокупность верхних поверхностей клеток генитальной поры образует углубление на теле ортонектиды (рис. 3, В). В это время на апикальной поверхности клеток формируются многочисленные микровилли длиной 0.5 мкм и диаметром 0.01 мкм. У оплодотворенных самок клетки генитальной поры укорачиваются и принимают почти кубическую форму с несколько расширенной базальной частью (рис. 3, С). На их поверхности исчезают длинные микровилли, а ядра подвергаются пикнозу. Нам не удалось обнаружить между клетками генитальной поры специализированных клеточных контактов. Формирование генитальной поры завершается до выхода самки *I. variabilis* из плазмодия.

Генитальная пора самца *I. variabilis* и *I. linei* устроена так же, как и у самок этих видов. Во время копуляции клетки генитальной поры самцов выталкиваются наружу, и через образовавшееся отверстие выходят спермии.

### 1.9. Мышечная система ортонектид

Для половых особей ортонектид характерна только ресничная локомоция. Самки *I. variabilis* плавают прямолинейно, вращаясь вдоль продольной оси, по часовой стрелке. Для поворота самка во время движения изгибает передний конец тела.

Нами впервые было показано методом выявления F-актина наличие настоящих мышечных клеток у половых особей ортонектид (Slyusarev, Manylov, 2001).

**Мышечная система самки *Intoshia variabilis*.** Мышечная система самки *I. variabilis* представлена продольными и кольцевыми мышцами (рис. 4). Кольцевые мышцы располагаются над продольными. И кольцевые, и продольные мышцы залегают под эпителием – между ним и ооцитами. Продольные мышцы начинаются на переднем конце тела и тянутся до заднего. Два ствола расположены дорсально, два – латерально и два – вентрально. В середине тела все стволы могут раздваиваться или даже расходиться на три или четыре ветви, которые дальше снова сливаются в единый ствол (рис. 4). Толщина продольных мышц одинакова по всей длине и составляет 1.5–2.0 мкм. Два дорсальных ствола расположены параллельно друг другу и не соединяются на концах тела. Латеральные стволы, образуя дугу, переходят один в другой на заднем конце тела. Вентральные стволы соединяются на переднем конце. На переднем же конце все продольные стволы раздваиваются, образуя характерные V-образные вилочки (рис. 4). Дистальные концы ветвей вилочек очень тонкие и глубоко погружены в ресничные клетки.

Кольцевые мышцы *I. variabilis* располагаются только в передней трети тела. У всех изученных экземпляров кольцевые мышцы образуют два скопления. Каждое состоит из 4–6 тонких колец (рис. 4). Скопления расположены не параллельно друг другу, а под углом.

**Мышечная система самки *Intoshia linei*.** Продольные мышцы представлены двумя парами симметрично расположенных стволов, тянущихся от переднего до заднего конца тела (рис. 5). Дорсальный и вентральный стволы имеют одинаковое строение и расположены симметрично. На переднем конце тела от каждого из этих стволот отходит по одному поперечно ориентированному отростку, в совокупности образующими кольцо, которое охватывает с наружной стороны концы латеральных стволот. Терминальные концы дорсального и вентрального стволот образуют тонкий отросток, направленный строго вперед. На заднем конце тела от каждого дорсального и вентрального стволот один за другим отходят два отростка, формирующие два последних мышечных кольца – эти отростки, обходя снаружи латеральные стволы, соединяются друг с другом (рис. 5). На самом заднем конце тела каждый спинной ствол соединя-

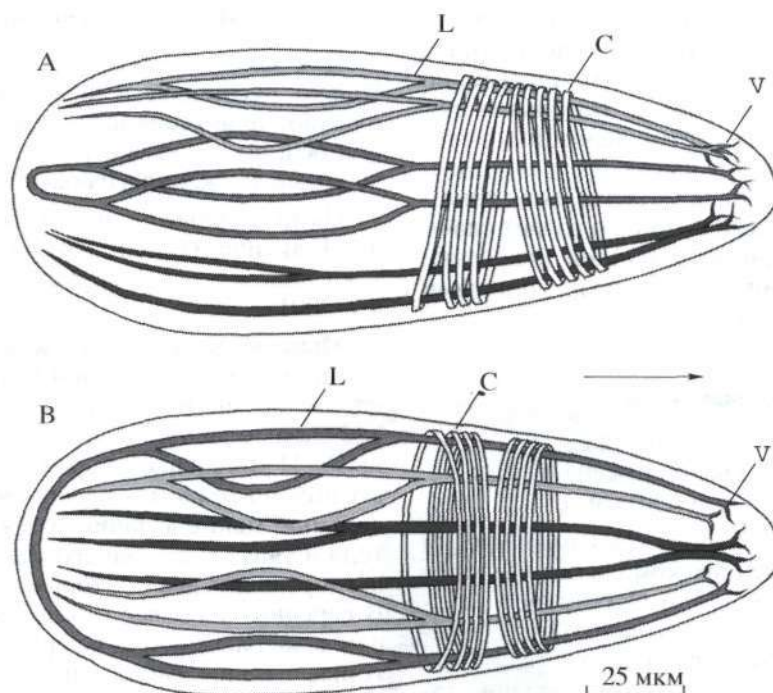


Рис. 4. Схема расположения мускулатуры у самки *I. variabilis*. А – вид с латеральной стороны, В – вид с дорзальной стороны. Обозначения: С – кольцевые мышцы, L – продольные мышцы, V – раздвоение продольных мышц на переднем конце тела самки. Стрелка указывает направление движения ортонектиды.

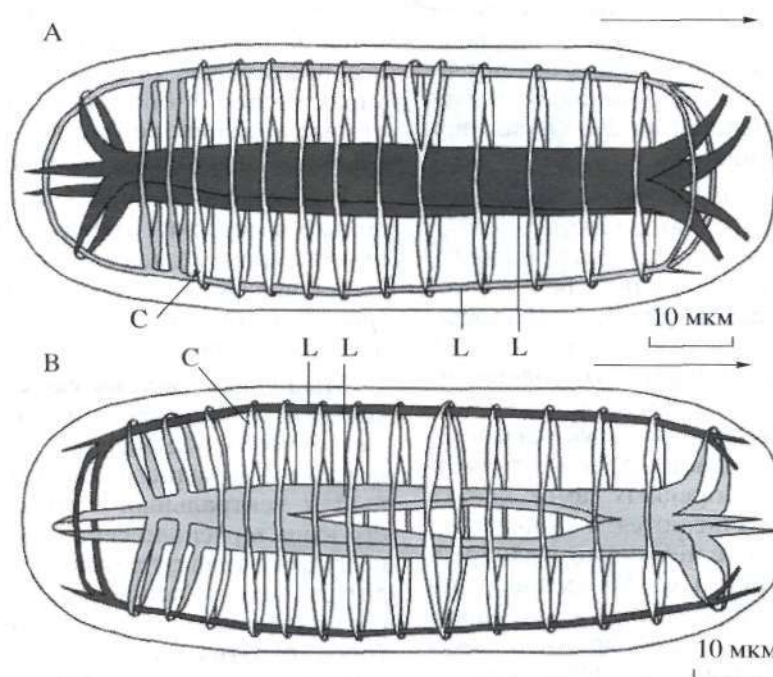


Рис. 5. Схема расположения мускулатуры у самки *I. linei*. А – самец, вид с латеральной стороны, В – самка, вид с вентральной стороны. Обозначения: С – кольцевые мышцы, L – продольные мышцы. Стрелка указывает направление движения ортонектиды.

ется с соответствующим брюшным с помощью дуги. В поперечном сечении все стволы уплощены. Правый и левый латеральные стволы на переднем

конце тела раздваиваются, образуя вилку. Самые задние участки латеральных ствол образуют вытянутое тонкое окончание. На заднем конце те-

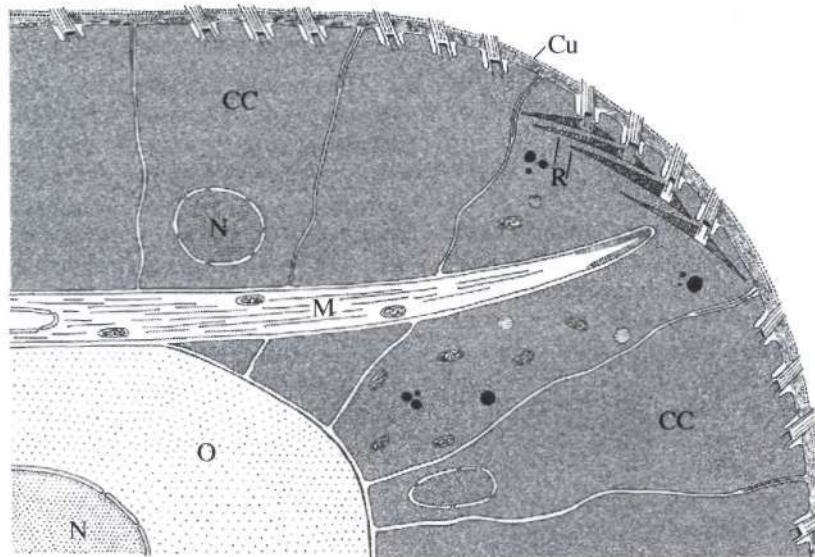


Рис. 6. Схема крепления мышечной клетки самки *I. variabilis*. Обозначения: СС — ресничная клетка, Cu — кутикула, М — мышечная клетка, N — ядро, О — ооцит, R — корешок реснички.

ла от латеральных стволов отходят мышечные отростки, из которых формируется кольцо, охватывающее снаружи спинной и брюшной продольные стволы (рис. 6).

У самки *I. linei* насчитывается 11–12 настоящих кольцевых мышц, не связанных непосредственно с продольными. Кольцевые мышцы располагаются почти строго перпендикулярно к продольным и параллельны друг другу по всей длине тела (рис. 5). По нашим наблюдениям, кольцевые мышцы расположены под кольцами из нересничных клеток.

**Мышечная система самцов.** Мышечная система самца *I. linei* в общих чертах устроена так же, как у самок этого вида. У самца и самки *Rh. litoralis* план строения мышечной системы аналогичен описанному выше.

**Мышечные клетки.** Мышечные клетки длинные: и у *I. linei*, и у *I. variabilis* их длина составляет от 12 до 30 мкм. Они веретеновидной формы и в поперечном сечении уплощены. Сократимые элементы мышечных клеток представлены тонкими и толстыми фибриллами, неупорядоченное расположение которых напоминает гладкую мускулатуру (Slyusarev, 2003). Мышечные фибриллы залегают преимущественно по периферии клетки под ее наружной мембраной. Вытянутые в продольном направлении ядра залегают в центральной части клеток.

Своеобразно крепление концов продольных стволов: терминальная клетка, которой заканчивается продольный ствол, образует длинный истончающийся отросток. Он пронизывает от 2 до 5 ресничных клеток: в первых образуется выстланной мембраной сквозной канал, а в последней — глубокая инвагинация наружной мембраны (рис. 6).

Отросток мышечной клетки изгибается и доходит в ресничной клетке практически до ее апикальной поверхности (рис. 6).

Таким образом, мышечная система ортонекид характеризуется следующими особенностями.

1. Мускулатура ортонекид представлена кольцевыми и продольными мышцами.
2. Кольцевые мышцы всегда располагаются над продольными.
3. Продольные мышцы, идущие по противоположным сторонам тела, на переднем и/или заднем концах тела соединяются.
4. Все мышечные образования ортонекид представлены гладкомышечными клетками.
5. Миофибриллы в мышечных клетках располагаются преимущественно по периферии, а ядро — в центральной части клетки, так что эти клетки могут быть отнесены к циркумиарному типу.
6. Крепление мышечных стволов осуществляется за счет длинных концевых отростков, которые глубоко погружаются в ресничные клетки.
7. У всех изученных ортонекид спиральные и дорсовентральные мышцы отсутствуют.
8. В расположении мышечных структур отчетливо проявляется билатеральная симметрия. Признаков радиальной симметрии в организации мышечной системы ортонекид обнаружить не удалось.

Наблюдения над живыми ортонекидами показали, что участие их мышечной системы в локомоции ограничено лишь изгибанием тела при совершении поворотов. Более значимую роль мышцы играют в процессах размножения — во-первых, во время копуляции самка обязательно сгибается по-

полам вокруг самца, во-вторых, сокращение мышц у самки облегчает выход личинок, а у самцов обеспечивает выталкивание клеток генитальной поры и выброс спермиев.

### 1.10. Формирование мускулатуры

После завершения формирования двухслойного зародыша, состоящего из наружного (первый) и внутреннего (второй) слоев, начинается процесс образования третьего, промежуточного слоя клеток, который расположен между наружным и внутренним слоями. В свое время Мечников (Metschnikoff, 1881), Жулин (Julin, 1881, 1882), Коллери и Мениль (Caullery, Mesnil, 1901a,b), Коллери и Лавалле (Caullery, Lavallée, 1908a,b) уделили большое внимание проблеме зародышевых листков ортонектид, однако единое мнение так и не было сформировано. Поэтому мы намеренно не используем эмбриологические термины (экто-, эндо- и мезодерма) для обозначения зародышевых листков. Образование клеток третьего слоя у зародыша *I. variabilis* связано с делением клеток наружного слоя, у которых борозда деления располагается в тангентальной плоскости (Слюсарев, 2003а). В самом начале третий слой не является сплошным, а образующие его клетки располагаются изолированными группами. У более зрелых эмбрионов третий клеточный слой приобретает непрерывность. Сформированный третий слой образован слегка уплощенными клетками с крупными (2–3 мкм) центрально расположенными пузырьковидными ядрами. Клетки наружного слоя преобразуются в процессе развития в наружный эпителий, клетки внутреннего слоя – в гаметы (спермии или ооциты), а клетки промежуточного слоя дают начало мышцам.

Одновременно с завершением образования сплошного третьего слоя, клетки наружного слоя начинают приобретать трапециевидные контуры, постепенно уплощаются, а их соприкасающиеся боковые поверхности приобретают сложный, складчатый профиль. Клетки третьего слоя фактически распластываются и начинают налегать краями друг на друга. Постепенно они группируются в обособленные продольные стволы. У самки *I. variabilis* закладывается четыре продольных ствола. Это приводит к тому, что на определенных участках восстанавливается непосредственный контакт клеток наружного (клетки эпителия) и внутреннего (половые клетки) слоев. В это же время на отдельных участках между эпителиальными клетками и ооцитами появляются островки межклеточного матрикса. На поверхности эпителиальных клеток интенсивно идут процессы репликации кинетосом и формирования ресничек. На завершающих этапах развития осуществляется формирование обособленных продольных мышечных стволов из клеток третьего слоя. В этот

же период на поверхности ресничных клеток эмбриона окончательно формируется кутикула.

Полученные данные позволяют реконструировать исходный план строения мышечной системы, исходно свойственной ортонектидам. Очевидно, что у предковой формы кольцевые мышцы располагались равномерно вдоль всего тела, а продольные тоже были расположены равномерно, и число их, как и кольцевых, было достаточно велико. Можно также предполагать, что обнаруженное у современных форм соединение на переднем или заднем концах продольных мышечных стволов, идущих по противоположным сторонам тела, представляет собой архаичный признак.

### 1.11. Строение спермия

У самцов ортонектид весь внутренний объем под эпителием и мышечными клетками заполнен спермиями. Спермии образуют компактную массу, в которой головки спермиев располагаются по периферии, а их хвосты направлены в центр. У тех видов ортонектид, спермии которых были нами изучены, все они построены по единому плану и имеют округло-вытянутую головку и хвост. Тонкое строение спермия описано нами у ортонектиды *Rh. litoralis* (Слюсарев, Ferraguti, 2002). Спермий маленький, его головка незначительно вытянута в продольном направлении (длина – 1.25, ширина – 0.6–0.7 мкм). Почти весь объем головки занят ядром. Сбоку и снизу от ядра несколько асимметрично располагается единственная митохондрия с пластинчатыми кристами (рис. 7). Под ядром спермия находятся две центриоли, проксимальная и дистальная, которые расположены в одну линию, одна под другой. От ядерной оболочки центриоли отделены ядерным углублением – ядерной фоссой. Проксимальная центриоль несет поперечно исчерченный корешок, он направлен вперед к переднему концу спермия и, располагаясь вдоль ядра, доходит до его середины (рис. 7). Проксимальная центриоль снабжена дополнительным закоривающим аппаратом. У спермия отсутствует акросома. По нашим данным, спермии самцов *I. linei* и *I. variabilis* имеют такое же строение.

В работах Козлова (Kozloff, 1969) приводятся иллюстрации с изображением зрелых спермиев *Rh. ophiocoma*. Анализ этих фотографий показал, что спермии этого вида также не имеют акросомы, а их центриоли расположены в одну линию вдоль оси спермия.

Спермии ортонектид могут быть отнесены к наружно-водному (ect-aquasperm) типу по терминологии, предложенной Джемиесоном (Jamieson, 1999). Этот тип спермиев считается примитивным и исходным для многоклеточных. По классификации А.Л. Дроздова и В.Н. Иванкова (2000) спермии ортонектид так же должны быть отнесены к спер-

миям примитивного типа. В то же время нельзя не отметить, что спермиям ортонектид присущи и некоторые признаки вторичной специализации: отсутствие акросомы и наличие поперечно исчерченного корешка.

### 1.12. Строение рецептора

У самок *I. variabilis* и *I. linei* на переднем конце тела между ресничными клетками находятся клетки, которые мы относим к рецепторным (Слюсарев, 1994). Рецептор у *I. variabilis* состоит из трех плотно прилежащих друг к другу клеток причудливой конфигурации. Базальные, содержащие ядра участки рецепторных клеток расположены над самым передним ооцитом. Вперед к концу тела от ядросодержащего участка тянется тонкий отросток. Отростки соседних клеток тесно прилегают друг к другу. В самой терминальной части рецептора отростки расширяются и образуют структуру, напоминающую по форме коньячный бокал (рис. 8). На внутренних стенках этого бокала расположено 14–15 ресничек, собранных в компактный пучок. Последний направлен к отверстию бокала, через которое немного выступают свободные концы ресничек. Кинетосомы ресничек имеют один короткий поперечно исчерченный корешок. Рецептор не имеет прямого контакта с внешней средой, так как над отверстием бокала расположена одиночная маленькая ресничная клетка (рис. 8). Строение рецептора позволяет предполагать, что он выполняет фоторецепторную функцию.

### 1.13. Метамерия

Во внешнем строении ортонектид довольно четко прослеживаются черты метамерии (Слюсарев, Верулашвили, 2003). Эпителиальные клетки и самцов, и самок расположены правильными чередующимися метамерными кольцами. Еще более подчеркивает эту метамирию то, что у ортонектид чередуются кольца, образованные ресничными и нересничными клетками. Помимо упорядоченного расположения колец эпителиальных клеток метамерия прослеживается и в строении мускулатуры. Кольцевые мышцы расположены через равные промежутки у *I. linei*. У *Rh. litoralis* кольцевые мышцы расположены тоже метамерно, причем наиболее ярко это выражено у самцов. По предварительным данным, строго метамерно располагаются кольцевые мышцы и у самцов и самок *Rh. philinae*.

### 1.14. Нервная система ортонектид

Общепризнано, что ортонектиды – это беспозвоночные, не имеющие нервной системы. Именно эта особенность их организации служила аргу-

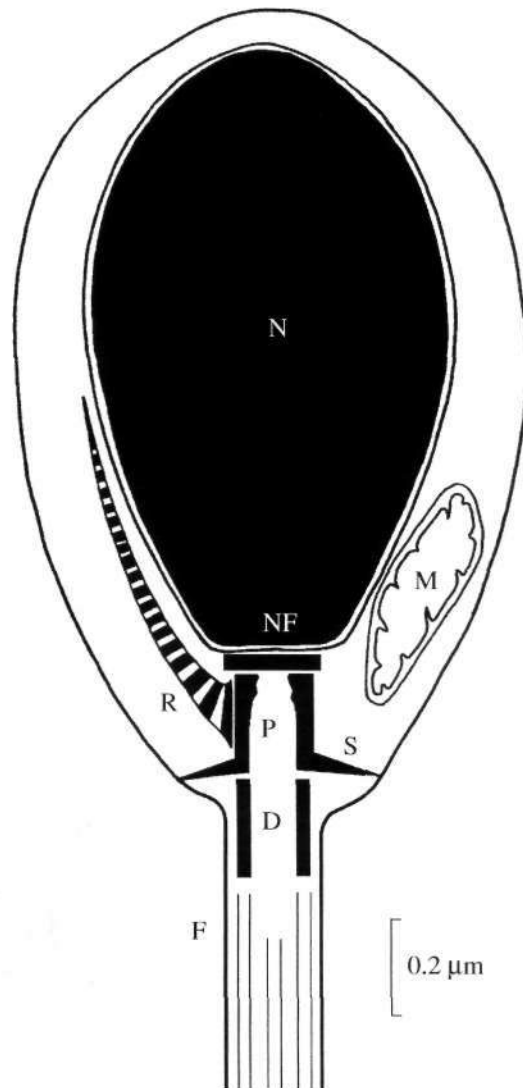


Рис. 7. Схема строения спермия *Rh. litoralis*. Обозначения: D – дистальная центриоль, F – жгутик, M – митохондрия, N – ядро, NF – ядренная пластинка, P – проксимальная центриоль, R – корешок, S – сателлит.

ментом для сближения ортонектид с наиболее примитивными Metazoa, такими, как Porifera и Placozoa. Ортонектид и дициемид часто относят к одному таксону Mesozoa, который не включают в состав Eumetazoa. Даже те исследователи, которые считали и считают ортонектид вторично упрощенными животными, признавали, что это очень примитивные организмы, лишенные нервной системы.

Совокупность полученных данных позволяет усомниться в справедливости общепринятой точки зрения. Во-первых, у ортонектид есть мышечная система и терминальный рецептор. Во-вторых, на переднем конце тела половых особей изученных нами ортонектид имеется группа мелких клеток, которые не могут быть отнесены ни к эпителиаль-

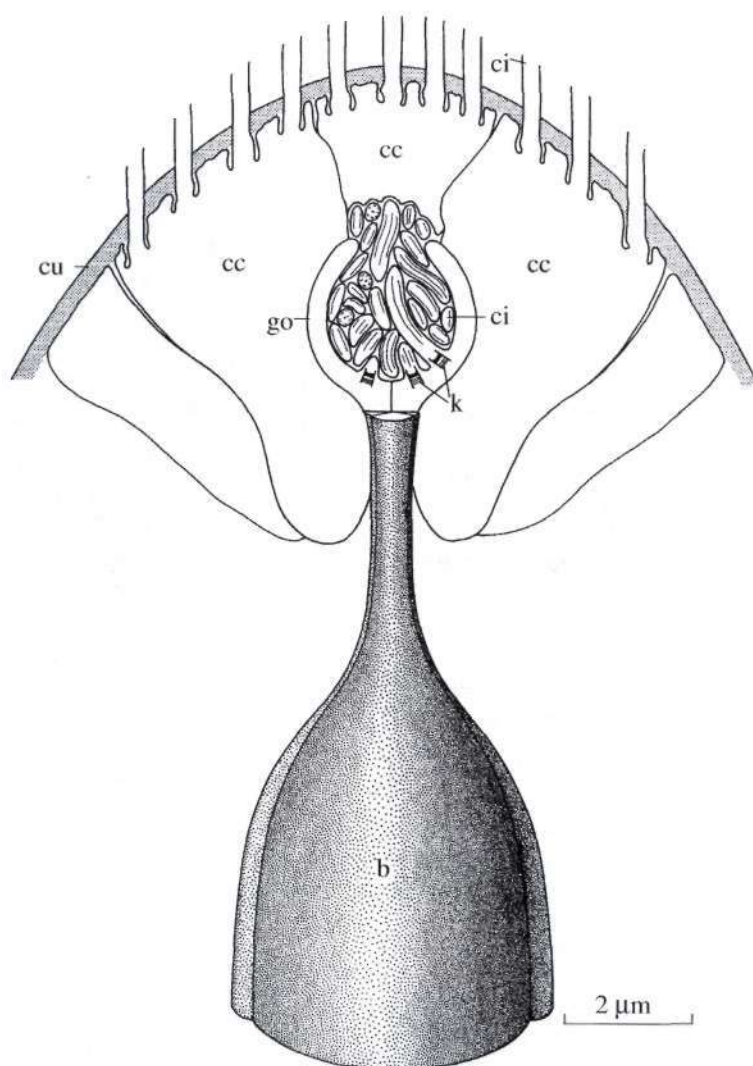


Рис. 8. Схема строения рецептора у самки *I. variabilis*. Обозначения: b – основание рецептора, cc – ресничная клетка, ci – ресничка, cu – кутикула, go – бокал рецептора с ресничками, k – кинетосома.

ным, ни к мышечным, ни к половым. Ранее подобное образование было описано у самок *Rh. ophiocoma* и *Rh. granosa* (Caullery, Mesnil, 1901a,b; Atkins, 1933; Kozloff, 1969). На электронограммах видно, что клетки, входящие в состав этого скопления, снабжены отростками, контакты между которыми являются типичными синапсами. Вся эта структура напоминает просто устроенный нервный узел.

Известны организмы, имеющие нервную систему и рецепторы, но не имеющие мышц. Это характерно для ряда расселительных личинок, у которых мышцы формируются в процессе последующего онтогенеза. С другой стороны, нам не известны организмы, имеющие развитую мышечную систему и рецепторы и не имеющие нервной системы. Прямые доказательства наличия у ортонекид нервной системы пока отсутствуют. Тем не менее

на основании вышеизложенных соображений мы полагаем, что у ортонекид нервная система есть. Четко выявляемая группа клеток на переднем конце половых особей скорее всего представляет собой нервный узел.

Завершая описание строения половых особей ортонекид, необходимо подчеркнуть, что у всех изученных нами видов отсутствуют пищеварительная и осморегуляторная системы и какая-либо полость тела.

#### 1.15. Сравнение организации половых особей ортонекид с представителями разных таксонов

Ортонекиды характеризуются настолько своеобразным строением, что непосредственное сравнение их организации с организацией других таксонов беспозвоночных практически невозмож-

но. Это заставляет нас проводить сравнение по отдельным системам. Кутикула Nematoda и Cephalorhyncha имеет принципиально иное строение, чем описанная выше кутикула ортонектид. В полной мере это относится и к покровам Acanthocephala и Rotifera. Среди асгельминтов кутикулу, подобную ортонектидам, имеют Gastrotricha (Ruppert, 1991a,b). Правда, у последних кутикула полностью одевает ресничку, что никогда не встречается у ортонектид. Кутикула ортонектид также напоминает кутикулу некоторых полихет, это сходство особенно заметно, когда речь идет о мелких червях (менее 1 мм в длину) (Storch, 1988; Gardiner, 1992). Есть некоторое сходство в строении кутикулы ортонектид и Entoprocta, особенно оно заметно у одиночных форм из рода *Loxosomella* (Nielsen, Jespersen, 1997).

У ортонектид кутикула закладывается в промежутках между микровиллиями. Нечто похожее описано и у некоторых других групп беспозвоночных (Rieger, 1984; Yushin et al., 2002). Но образование кутикулы ортонектид более всего напоминает аналогичный процесс у полихет (Storch, 1988; Gardiner, 1992).

Строение переходной зоны – признак, широко и эффективно используемый для анализа филогении протистов. Правомочность такого подхода вытекает из концепции эволюционного консерватизма клеточных структур (Lynn, 1981). Переходная зона ресничек, описанная у *I. variabilis*, чрезвычайно редко встречается у простейших. Это не позволяет судить о возможных филогенетических связях между ортонектидами и каким-либо таксоном протистов.

Переходная зона ресничек дициемид специально не изучалась, тем не менее на опубликованных в литературе фотографиях (Bresciani, Fenchel, 1967; Ridley, 1968, 1969) видно, что она имеет иное строение и более похожа на переходные зоны ресничек инфузорий.

Среди многоклеточных длинные переходные зоны с пробкой описаны у некоторых Polychaeta (Gardiner, 1978). При этом они совпадают с описанной нами переходной зоной не только в общих чертах, но и в мелких деталях. Длинные переходные зоны имеются и у Gastrotricha (Ruppert, 1991a,b), но у гастротрих никогда не бывает “пробки”. У других многоклеточных подобные длинные переходные зоны не известны.

Как правило, представителям каждого таксона высокого ранга присущ вполне определенный тип организации мышечной системы. Это в полной мере относится и к ортонектидам, которых в разное время сближали с самыми различными таксонами беспозвоночных, в том числе с плоскими червями (Hartmann, 1925; Winnepeninckx et al., 1998). В целом кольцевые и продольные мышцы ортонектид образуют мышечную “корзинку” подобную той,

что имеется у плоских червей. Однако ни у кого из исследованных ортонектид нет спиральных и dorso-ventральных мышц, присущих многим плоским червям (Reiter et al., 1996). Принципиально различается и строение мышечных клеток ортонектид и плоских червей.

Ортонектид сближают и с нематодами (Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996). Общеизвестно, что у нематод нет туловищной кольцевой мускулатуры, и это состояние, вероятно, исходно для них. Кроме того, мышечные клетки круглых червей имеют цитоны и посылают свои отростки к нервным стволам, что совершенно не характерно для ортонектид.

На основании характера взаиморасположения мускулатуры можно говорить о некотором сходстве ортонектид с аннелидами. У мелких форм полихет туловищная мускулатура представлена наружными кольцевыми мышцами и лентами продольных мышц. Кроме того, аннелиды демонстрируют большое разнообразие строения мышечных клеток. Особенно оно велико среди полихет (Gardiner, 1992). У небольших полихет мышечные клетки часто характеризуются наличием периферических миофибрилл и центральным положением ядра.

Данные о строении спермиев широко используются при анализе филогении многоклеточных. В настоящее время строение спермиев изучено практически у всех групп беспозвоночных. Наличие двух центриолей в средней зоне характерно для спермиев представителей многих таксонов: Porifera (Boury-Esnault, Jamieson, 1999), Cnidaria (Harrison, Jamieson, 1999), Nemertea (Franzen, Afzelius, 1999), Polychaeta (Rouse, 1999) и Mollusca (Healy, 1999), однако в большинстве случаев расположены они иначе – перпендикулярно одна другой. Ориентация обеих центриолей вдоль продольной оси спермия отмечена у ряда Porifera (Boury-Esnault, Jamieson, 1999) и Hydrozoa (Harrison, Jamieson, 1999), но чаще встречается у Polychaeta (Rouse, 1999). Отметим, что две центриоли никогда не встречаются у Nematoda (Jamieson, 1999).

Присутствие поперечно исчерченного корешка у зрелого спермия – черта крайне необычная для многоклеточных. Такой корешок описан у Siphonophora (Harrison, Jamieson, 1999) и у представителей рода *Schistosoma* (Plathelminthes: Trematoda) (Justine et al., 1993). Корешок обычно имеется в сперматидях в процессе спермиогенеза у различных паразитических плоских червей (Justine et al., 1993), но после завершения спермиогенеза корешок исчезает.

Акросома отсутствует в спермиях ряда беспозвоночных: у Plathelminthes, у некоторых Porifera (Boury-Esnault, Jamieson, 1999), Cnidaria (Harrison, Jamieson, 1999) и Mollusca (Healy, 1999). Отсутствие акросомы у всех вышеперечисленных групп считается вторичным.

Спермии ортонекид и дициемид разительно отличаются друг от друга. У спермиев дициемид отсутствует жгутик, вокруг ядра имеется лишь тонкий ободок цитоплазмы, лишенный клеточных органелл (Short, Damian, 1966; Ridley, 1969). Спермии дициемид не покидают ромбогенов, а спермии ортонекид выходят из самцов.

Подводя итог сказанному выше, следует отметить, что на основании данных о строении спермиев ортонекид могут быть сближены с губками, кишечнополостными или аннелидами. В то же время спермии ортонекид сильно отличаются от спермиев асгельминтов и плоских червей.

## 2. Ортонекиды и дициемиды

Филогенетические связи ортонекид и дициемид неоднократно обсуждались в литературе. Традиционно считалось, что это родственные группы, и их соответственно объединяли и часто продолжают объединять в один таксон. Наиболее полно эта позиция отразилась в работах А.В. Иванова (1983). Свою статью он заключает словами: "Таким образом, детальное сравнение *Orthonectida* и *Rhombzoa* не оставляет сомнений в их филогенетической близости, достаточной для включения в один тип" (Иванов, 1983, с. 81).

Однако уже более века существует и альтернативная точка зрения. Первым, кто еще в 1881 г. высказал сомнение в родстве ортонекид и дициемид, был Мечников (Metschnikoff, 1881). В.А. Догель (1937), а позже Козлов (Kozloff, 1969) полагали, что сходство между двумя таксонами есть результат независимого приспособления к паразитизму. Мы полагаем, что ортонекиды и дициемиды не только не родственные группы, но и занимают совершенно разное положение на филогенетическом древе.

Полученные нами и содержащиеся в литературе данные позволяют утверждать, что между ортонекидами и дициемидами имеются весьма существенные различия.

1. Свободноживущие половые стадии ортонекид одеты кутикулой. У дициемид ни на одной стадии жизненного цикла кутикулы нет.

2. Ортонекиды имеют развитую мускулатуру со специализированными мышечными клетками. У дициемид на всех стадиях жизненного цикла мышечная система отсутствует.

3. У ортонекид всегда присутствуют пограничные образования в виде структурированного межклеточного матрикса, хотя он и слабо развит; у дициемид же нет пограничных образований, и межклеточный матрикс не развит.

4. Ортонекиды имеют нервную систему. У дициемид нет нервной системы.

5. Переходные зоны ресничек ортонекид и дициемид существенно различаются.

6. В строении спермиев ортонекид и дициемид не обнаруживаются общих черт.

А.В. Иванов (1983) считал, что для представителей обоих классов характерна двухслойность. Однако, как было показано выше, в процессе развития ортонекид обособливаются три клеточных слоя. Проявление этой трехслойности сохраняется и у взрослых половых особей. Не подтвердилась и предложенная А.В. Ивановым гомологизация аксиальной клетки дициемид и плазмодия ортонекид. Представляющая собой всего лишь часть организма аксиальная клетка кардинально отличается от плазмодия – целостного организма, самостоятельно паразитирующего в животном-хозяине. Многоядерность плазмодия, являющаяся результатом митотического деления его ядер, не сопоставима с последствиями фрагментации ядра аксиальной клетки. Сравнивая организацию плазмодия и дициемид, А.В. Иванов использует данные о строении плазмодия ортонекиды *Pematosphaera polycirri*, который, по данным Коллери и Менили (Caulery, Mesnil, 1901b), окружен тонким синцитием. Наличие подобной "оболочки" не получило подтверждения при описании плазмодиев других видов ортонекид, в том числе и при использовании методов электронной микроскопии. Возможно, что речь идет о видоизмененных, сильно уплощенных клетках хозяина, окружающих зрелые плазмодии *I. variabilis* и *I. linei*. При использовании методов световой микроскопии этот тонкий слой распластаных клеток легко может быть принят за пограничный синцитий.

Нет серьезных оснований и для гомологизации расселительных личинок ортонекид и дициемид, как это делает А.В. Иванов. Сходства между ними не больше, чем между ними и расселительными личинками *Neodermata* (мирацидиями, корацидиями, ликофорами и т.п.). Тот факт, что личинки ортонекид и дициемид развиваются из оплодотворенных яиц, также не может служить доводом в пользу их гомологичности, ибо у всех *Neodermata* имеет место то же самое.

Таким образом, основные аргументы А.В. Иванова (1983) в пользу родства ортонекид и дициемид на современном уровне наших представлений об этих двух группах не могут быть приняты.

Все сказанное выше вполне согласуется с данными молекулярно-биологических исследований, которые не выявили непосредственного родства между ортонекидами и дициемидами (Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996; Алёшин и др., 1999).

Таким образом, сложившееся в литературе мнение о чрезвычайной простоте организации ортонекид (отсутствие пищеварительной, мышечной и нервной систем), что долгое время служило основным аргументом для объединения их с дициемидами, не соответствует действительности. Ортонекиды – это скорее всего вторично упрощен-

ные под влиянием древнего паразитизма организмы, которые приобрели ряд признаков глубокой вторичной специализации (дифференцировка эпителиальных клеток, наличие кутикулы и генеративной поры, специализированная мышечная система, наличие рецептора и нервной системы). Вторично упрощенные ортонектиды, несомненно, относятся к Eumetazoa.

Дициемиды по совокупности всех присущих им признаков характеризуются иным, значительно более примитивным уровнем организации и скорее близки к губкам и плакозоа. Исходя из этого, мы считаем, что объединение ортонектид и дициемид в один таксон Mesozoa на современном уровне знаний невозможно. На наш взгляд, это два самостоятельных, филогенетически не связанных между собой типа животных (тип Orthonectida и тип Dicyemida), занимающих совершенно разное положение на филогенетическом древе Animalia.

### 3. Плазмодий ортонектид

#### 3.1. Морфология плазмодия

Нами были изучены плазмодии 3 видов ортонектид – *Intoshia linei*, *I. variabilis* и *Intoshia* sp. (Slyusarev, Miller, 1998; Слюсарев и др., 2002). Плазмодии ортонектид не имеют постоянной формы, и она может быть определена как анаксонная. В теле одного хозяина могут паразитировать несколько самостоятельных плазмодиев. Границы плазмодия при светооптическом наблюдении практически не видны или видны в очень редких случаях. Зрелый развитый плазмодий может располагаться почти по всей длине тела хозяина, это дает основание говорить, что максимально в длину плазмодий может достигать у *I. variabilis* 1 мм, а у *I. linei* 2–3 см.

Паразитируя в тканях хозяина, плазмодий образует многочисленные способные ветвиться и анастомозировать отростки. Отростки плазмодия можно подразделить на три группы. Одни отростки – тонкие и вытянутые, их диаметр у *I. linei* и *Intoshia* sp. составляет 20–30 мкм, но зато в длину они могут достигать 800–900 мкм. В них отсутствуют эмбрионы и взрослые особи, а помимо набора оргanelл и ядер самого плазмодия имеются генеративные клетки. Скорее всего с помощью этих отростков осуществляется заселение плазмодием организма хозяина путем отпочковывания дочерних плазмодиев. Отростки второго типа – толстые, диаметром 50–300 мкм, их цитоплазма содержит многочисленных эмбрионов и развивающихся половых особей. Отростки третьего типа появляются в период выхода половых особей из плазмодия и содержат полностью сформированных самцов и самок, способных самостоятельно двигаться в цитоплазме. Эти отростки служат для выхода особей полового поколения ортонектид в воду.

Основным местом поселения плазмодия у турбеллярий и немертин служит паренхима и гонады. Зрелый плазмодий проникает и в нервную систему. Отростки плазмодия *I. linei* помимо головного мозга немертины проникают и в продольные нервные стволы. Лишь пищеварительная система хозяина остается непораженной.

Ткани хозяина плотно прилегают к растущему плазмодию. Окружающие паразитов клетки буквально распластываются по поверхности плазмодиев *I. linei* и *I. variabilis*. У зрелого плазмодия, в котором подавляющее большинство половых особей полностью сформировано, появляются участки, на которых между поверхностью плазмодия и тканями хозяина образуются просветы или лакуны. Особенно ярко это проявляется у *I. linei*. Создается впечатление “разрыхления” тканей хозяина: у зараженных немертин *L. rubber*, *L. viridis* и турбеллярий они становятся настолько непрочными, что легко распадаются при малейшем механическом воздействии.

Плазмодии *I. linei* и *I. variabilis* целиком покрыты двумя мембранами, расстояние между ними по всей площади поверхности остается одинаковым. Наличие двух мембран однозначно подтверждается множеством полученных нами электронограмм. Эта особенность строения плазмодия уникальна и требует дальнейшего отдельного исследования и анализа. Поверхность плазмодия на достаточно большом протяжении может быть гладкой и не несет микровилл. В то же время и у *I. variabilis* и у *I. linei* отдельные участки поверхности несут хорошо различимые микровиллы. Они могут быть прижаты к поверхности плазмодия, но чаще всего занимают вертикальное положение. Диаметр микроворсинок – 0.01, а длина 0.03–0.07 мкм.

Наиболее многочисленны в цитоплазме плазмодия разнообразные гранулы, размер и структура которых сильно варьируют. Имеются митохондрии с пластинчатыми кристами и единичные диктиосомы аппарата Гольджи. Особенностью цитоплазмы плазмодия является присутствие в ней очень мощно развитой тубулярной сети, которая напоминает гладкий эндоплазматический ретикулум. Эта сеть приурочена к кортикальной зоне плазмодия и наиболее хорошо развита в его отростках.

При прижизненных наблюдениях ядра плазмодия выявляются с большим трудом. У живых зараженных хозяев они вообще не видны. Мелкие ядра паразита удается наблюдать только на временных давленных препаратах, изготовленных из небольших фрагментов плазмодия. Многочисленные ядра равномерно распределены по всему объему цитоплазмы. Все ядра имеют одинаковые размеры и строение независимо от того, в каком участке плазмодия они расположены. Диаметр ядер составляет 2 мкм. Только в участках, где идет деление генеративных клеток, ядер больше. На окра-

шенных ДАПИ препаратах отчетливо видно, что все ядра плазмодия существенно меньше (как минимум в 4–5 раз), чем ядра хозяина. Кроме того, интенсивность свечения ядер клеток хозяина значительно превышает интенсивность свечения ядер плазмодия, что позволяет с большой долей уверенности утверждать, что количество ДНК, оцененное цитофотометрически при окраске ДАПИ, в ядрах клеток хозяина существенно больше, чем в ядрах паразита. Отличаются ядра и своим строением, о чем свидетельствуют данные электронной микроскопии. Ядра плазмодия относятся к типу мелких пузырьковидных и заполнены преимущественно эухроматином, в то время как ядра хозяина имеют овальную форму и содержат главным образом тяжи гетерохроматина. В ядрах плазмодия содержится по два ядрышка, которые располагаются на противоположных полюсах ядра.

По нашим предварительным данным, хромосомы ортонектид чрезвычайно малы, а их количество не превышает двух пар.

В цитоплазме плазмодия *I. linei* и *I. variabilis* содержатся многочисленные генеративные клетки. Они лежат поодиночке или образуют группы по 5–10 клеток. Для них характерны почти правильная сферическая форма и центрально расположенное ядро. Их диаметр составляет 10–12 мкм. Цитоплазма гомогенна, бедна включениями, в ней присутствуют митохондрии и эндоплазматический ретикулум. В плазмодии генеративные клетки активно делятся. После деления они не сразу расходятся, а какое-то время остаются рядом, образуя дуэт. Иногда генеративные клетки одновременно содержат два ядра, что свидетельствует о том, что ядра поделились, а деление цитоплазмы еще не произошло.

### 3.2. Питание плазмодия

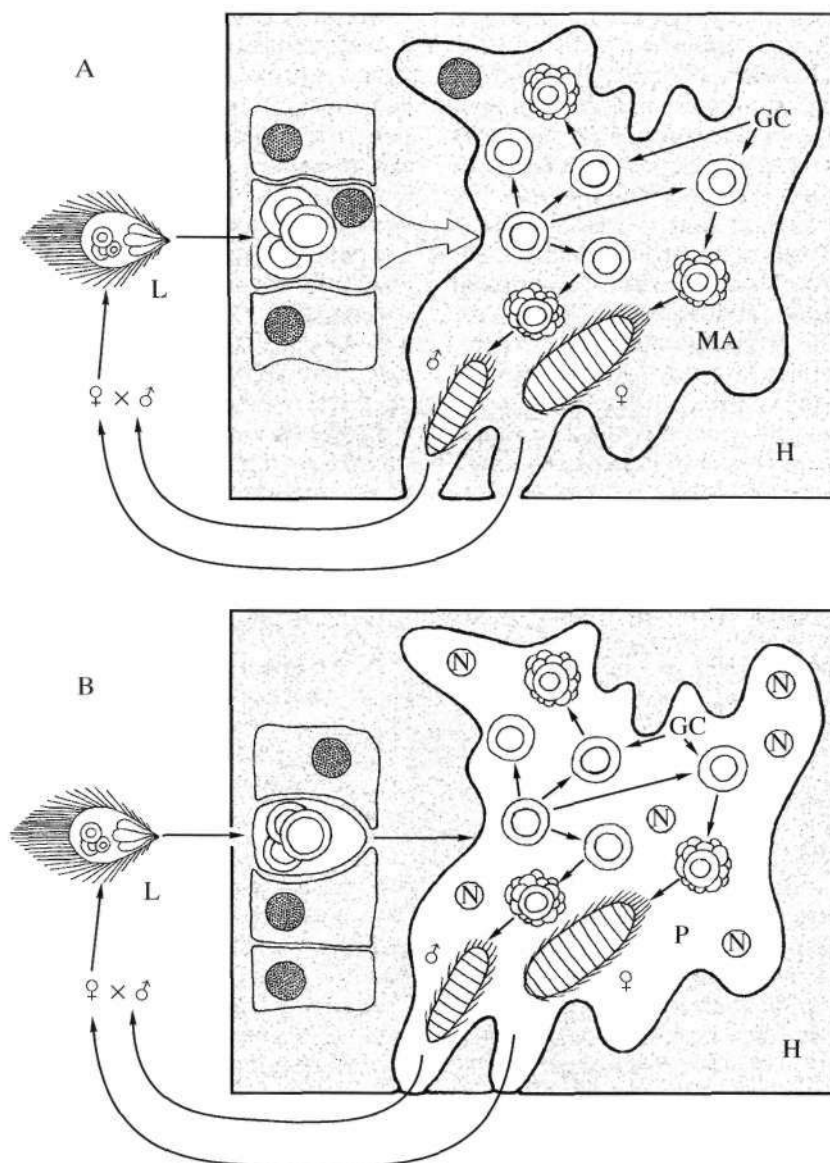
Специально механизм питания плазмодиев не изучался, однако Мечников (Metschnikoff, 1881) высказал предположение, что плазмодии ортонектид способны фагоцитировать окружающие их клетки хозяина. Наши данные подтверждают это предположение. Процесс питания был изучен у *I. linei*. Поглощение пищевых веществ осуществляется как путем фагоцитоза, так и пиноцитоза. Сходным образом питаются плазмодии *I. variabilis*. Образование фагосом у плазмодия происходит только на участках, лишенных микроворсинок. Фагосома всегда вначале одета двумя мембранами, потом остается одна мембрана. На участках плазмодия, лишенных микроворсинок, образуются пузырьки, подобные пиноцитозным. По-видимому, одни участки поверхности плазмодия специализированы к фагоцитозу, а другие – к пиноцитозу.

### 3.3. Механизм выхода ортонектид из плазмодия

В литературе этот вопрос детально не обсуждался. Считается, что особи полового поколения ортонектид покидают плазмодий, самостоятельно проходят через ткани хозяина, откуда и выходят во внешнюю среду (Caullery, 1961). На самом деле освобождение половых особей *I. linei* и *I. variabilis* из хозяина протекает более сложно (Слюсарев, Черкасов, 2001). Выходу ортонектид предшествуют морфологические перестройки плазмодия. К моменту, когда в цитоплазме плазмодия созревают самцы и самки, на его поверхности начинают формироваться выросты, направленные в сторону покровов хозяина. Эти выросты образуют сложную систему извилистых “ходов”. В цитоплазме растущих выростов формируется мощная тубулярная сеть и накапливаются секреторные гранулы. Отростки плазмодия прорастают через мускулатуру хозяина, достигают поверхности тела и, наконец, пронизывают ресничный эпителий таким образом, что небольшой участок поверхности плазмодия вступает в контакт с внешней средой. При этом диаметр отростков увеличивается, что позволяет половым особям перемещаться по ним. Движение половых особей по цитоплазме отростков осуществляется за счет активной работы ресничек, при этом периоды активности сменяются периодами покоя. Процесс выхода во внешнюю среду занимает от 2 до 10 мин.

### 3.4. Плазмодии ортонектид и миксоспоридий

Среди Metazoa, а тем более среди Eumetozoa подобные плазмодии, как правило, не встречаются. Плазмодияльная паразитическая стадия имеется только у миксоспоридий (Muxozoa). В настоящее время этот таксон относят к настоящим многоклеточным. По одной точке зрения (более распространенной) его включают в состав книдарий, по другой он рассматривается как родственный настоящим трехслойным животным. Плазмодий миксоспоридий хорошо изучен (Uspenskaya, 1966, 1982; Успенская, 1981, 1984). Между плазмодиями ортонектид и миксоспоридий легко обнаруживаются черты сходства. И те, и другие анаксонны, обладают сходным набором типичных клеточных органоидов, характеризуются ядерным диморфизмом – дифференцировкой ядер на вегетативные и генеративные, причем последние обособливаются в виде генеративных клеток, и, наконец, плазмодии обоих таксонов способны к агамному размножению путем наружного почкования. Однако между плазмодиями миксоспоридий и ортонектид имеются и существенные различия, касающиеся в первую очередь отрождаемого ими потомства. В плазмодиях миксоспоридий из генеративных клеток формируются панспоробласты, в которых закладываются споробласты, в свою очередь дающие начало многоклеточным спорам. В плазмоди-



**Рис. 9.** А – жизненный цикл ортонектид по Козлову (Kozloff, 1994, 1997). В – жизненный цикл ортонектид по различным авторам. Обозначения: Н – ткани хозяина, GC – генеративная клетка, N – ядро, L – личинка, MA – матрикс, P – плазмодий.

ях же ортонектид генеративные клетки претерпевают дробление и превращаются в многоклеточные эмбрионы, из которых со временем развиваются особи полового поколения. Остальные стадии жизненных циклов этих двух таксонов различаются еще более существенно.

О возможном родстве ортонектид и Мухозоа уже писали в литературе (Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996). Но микоспоридии, как уже говорилось выше, сближаются с книдариями. В то же время никаких признаков, свидетельствующих о родстве ортонектид и книдарий, не существует.

### 3.5. Природа плазмодия ортонектид

Начиная с Жиара (Giard, 1877, 1878, 1880) и Мечникова (Metschnikoff, 1881) все исследователи ортонектид предполагали, что плазмодий – это “самостоятельный” паразитический организм. Он развивается из личинки после того, как она проникает в организм животного-хозяина. Таким образом, природа плазмодия не вызывала вопросов и дискуссий. Это положение вещей сохранялось вплоть до появления работ Козлова (Kozloff, 1992, 1994, 1997).

Впервые Козлов (Kozloff, 1992) пишет о том, что плазмодий представляет собой измененные ткани хозяина, в 1992 г. во введении к статье, по-

священной ревизии родов ортонекид. Дальнейшее развитие эта идея получила в его работах 1994 и 1997 гг. По мнению Козлова (Kozloff, 1994, 1997), плазмодий ортонекид является модифицированной клеткой или клетками хозяина, в цитоплазме которых происходит деление генеративных клеток и развитие эмбрионов полового поколения. Он предлагает в дальнейшем не использовать термин “плазмодий” по отношению к ортонекидам, а называть это образование “матриксом”. Плазмодий ортонекид, по Козлову, возникает в результате проникновения в ткани хозяина личинки ортонекид. Присутствие паразита вызывает гипертрофию клетки или клеток хозяина, что и приводит к формированию структуры, обычно обозначаемой как “плазмодий” (рис. 9). Отметим важную деталь, Е.Н. Козлов 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 неясным.

Одним из ключевых аргументов Е.Н. Козлова является то, что в плазмодии нет собственно ядер плазмодия. Он пишет, что не обнаружил ядер в цитоплазме плазмодия *Rh. ophiocoma* и *C. sabellaria*, которые ранее находили Мечников (Metschnikoff, 1879a,b, 1881), Коллери и Лавалле (Caullery, Lavalée, 1908b, 1912), Коллери (Caullery, 1961). Козлов считает, что в плазмодии находится всего одно или несколько ядер, принадлежащих клетке хозяина. Те напоминающие ядра структуры, которые он обнаружил, относят к артефактам. Таким образом, по мнению Козлова, отсутствие ядер плазмодия является важным фактом, подтверждающим то, что плазмодий – это модифицированная клетка или ткань хозяина.

Признание гипотезы Е.Н. Козлова автоматически заставляет признать и несколько вытекающих из нее положений.

1. Ортонекиды должны рассматриваться как внутриклеточные паразиты. Заметим, что внутриклеточный паразитизм – явление весьма редкое среди многоклеточных животных.

2. Паразитической стадией в жизненном цикле ортонекид 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 не может быть более использован применительно к ортонекидам и должен быть заменен термином “матрикс”.

4. Жизненный цикл ортонекид включает в себя смену двух поколений. Первое представлено по-

ловыми 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.

5. Цитоплазма плазмодия содержит одно ядро, которое и обеспечивает его жизнедеятельность.

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 ортонекид.

Результаты нашей собственной многолетней работы с ортонекидами не позволяют нам принять точку зрения Козлова (Слюсарев, 2003б). По нашему мнению, по крайней мере четыре группы фактов, полученные при изучении плазмодиев *I. variabilis* и *I. linei*, не согласуются с гипотезой Козлова и могут рассматриваться как аргументы в пользу традиционной точки зрения.

1. Плазмодии способны к бесполому размножению, осуществляемому как почкованием, так и, возможно, выселением генеративных клеток. При этом специально следует подчеркнуть, что речь идет не просто о фрагментации плазмодиального цитоплазматического тела (подобное вполне возможно и с “матриксом”, формирующимся за счет клеток хозяина), а о настоящем почковании. Отделяющиеся почки обеспечивают интенсивную эндогенную агломерацию паразита.

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. variabilis* 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. В то же время эти ядра по перечисленным выше параметрам кардинально отличаются от ядер клеток хозяина. Количество ДНК, например, в ядрах клеток хозяина существенно превышает количество ДНК в ядрах плазмодия.

Таким образом, приведенные выше факты, на наш взгляд, свидетельствуют о паразитарной природе плазмодия. 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.

### 3.6. Жизненный цикл ортонектид

В оригинальной литературе, посвященной ортонектидам, эта проблема обходится стороной. Мы попытались проанализировать результаты собственных наблюдений и литературные данные и на этой основе обсудить вопрос о природе жизненного цикла ортонектид.

Точно установленным можно считать факт гомотексности ортонектид, жизненный цикл которых осуществляется с участием одного хозяина. Экспериментальное заражение, проведенное Коллери и Лавалее (Caulleury, Lavallée, 1912), подтвердило справедливость данного положения, и у нас нет причин ставить под сомнение результаты этих опытов.

Развитие личинки, проникшей в хозяина, и ее превращение в плазмодий пока в деталях не прослежены. Растущий плазмодий проникает в самые разные ткани и органы хозяина. Его рост сопровождается увеличением числа соматических и генеративных ядер, а позднее и обособленных генеративных клеток. Последние способны самостоятельно делиться, находясь в материнском плазмодии. Возможно, это один из механизмов пополнения их числа.

Размножение плазмодиев осуществляется двумя принципиально различными способами. Для осуществления эндогенной агломерации, обеспечивающей максимальное использование ресурсного потенциала хозяина, используется почкование. Отделяющиеся на концах тонких отростков небольшие участки цитоплазмы, по-видимому, со-

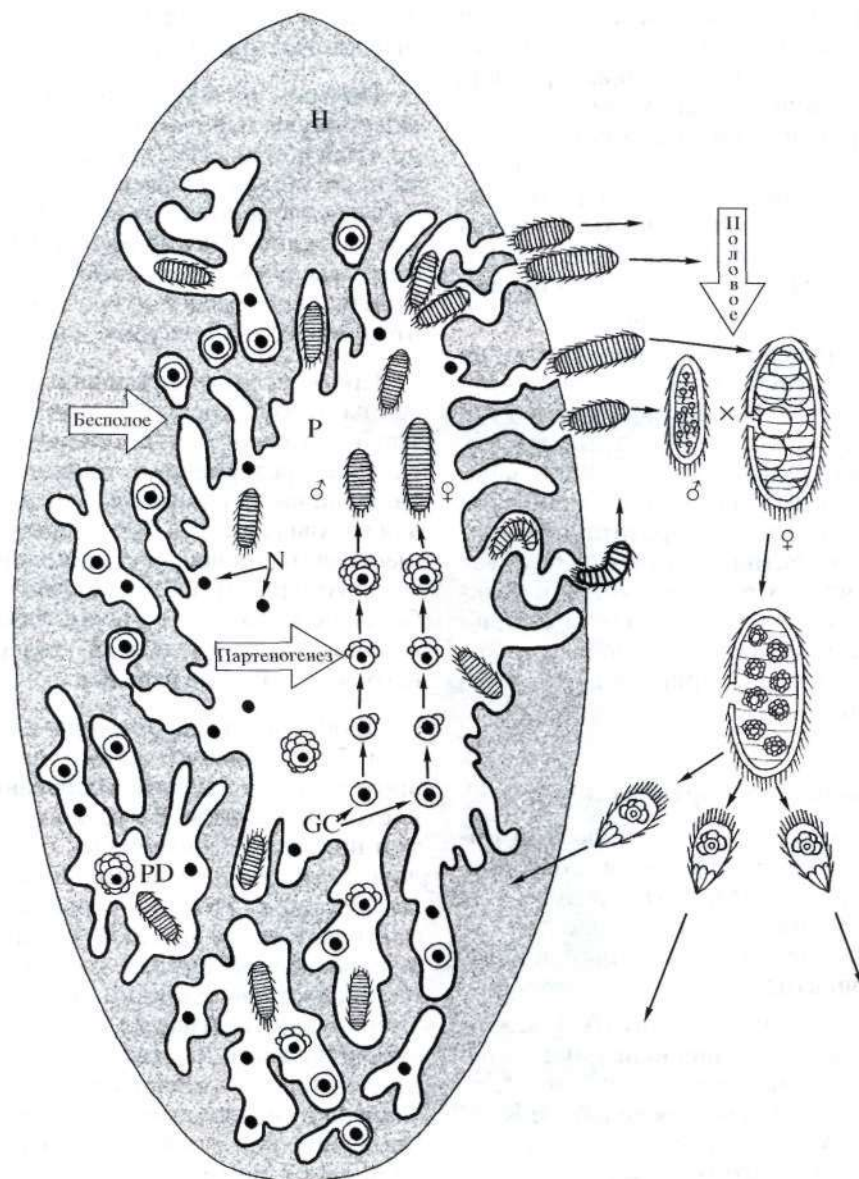
держат оба типа ядер, а, возможно, и генеративные клетки (рис. 10).

Прямым подтверждением наших наблюдений могут служить результаты исследований Халоти и др. (Haloti et al., 1992) по пересадке участков зараженной ортонектидами *I. linei* немуртины *Lineus ruber* к здоровому хозяину. По данным этих авторов, в тканях экспериментально зараженной немуртины формируется множественное заражение. В результате бесполого размножения образуются вторичные, или дочерние плазмодии.

Кроме агамной пролиферации, плазмодии способны отрождать особей полового поколения, которые развиваются из генеративных клеток. Последние претерпевают типичное дробление и последующий морфогенез, что обычно характерно для половых клеток. Все развитие зародышей осуществляется непосредственно внутри материнского плазмодия. В зрелых плазмодиях, содержащих большое количество заканчивающих свое формирование половых особей, генеративные клетки встречаются лишь изредка.

Дробление генеративных клеток осуществляется без предварительного оплодотворения. Не происходит и делений созревания генеративных клеток плазмодия. Во всяком случае, этот феномен никогда не упоминался в литературе; не удалось его наблюдать и нам. По своим генетическим последствиям этот тип размножения должен рассматриваться как агамный (клонирование, или тиражирование генетических копий). Однако, учитывая, что генеративные клетки претерпевают настоящее эмбриональное развитие, ничем не отличающееся от эмбрионального развития оплодотворенных яиц, мы считаем возможным рассматривать их как "партеногенетические яйца", а сам процесс размножения плазмодиев как апомиктический (диплоидный) партеногенез. Полученные нами данные по ДАПИ окрашиванию позволяют говорить о диплоидности ядер генеративных клеток. По своей природе процесс отрождения плазмодиями самцов и самок принципиально ничем не отличается от размножения партенит трематод (Dobrovolskij, Ataev, 2003).

Перед началом эмиссии самцов и самок из зараженного хозяина плазмодий формирует выросты, или "галереи", направленные к поверхности тела хозяина, по которым и осуществляется выход половых особей (рис. 10). Покинув хозяина, самцы и самки практически немедленно начинают копулировать. Биологически это легко объяснимо, так как половые особи не только *I. variabilis* и *I. linei*, но и всех прочих ортонектид не способны питаться. Половые клетки созревают внутри половых особей еще в период нахождения последних в плазмодии. Копуляция у *I. variabilis* и *I. linei* занимает примерно 30 с.



**Рис. 10.** Схема жизненного цикла ортонектид. Обозначения: Н – ткани хозяина, GC – генеративная клетка, N – ядро, Р – плазмодий, PD – дочерний плазмодий.

В отличие от анаксоновых плазмодиев, самцы и самки ортонектид характеризуются отчетливо выраженной билатеральной симметрией.

Развитие личинок *I. variabilis* и *I. linei*, по нашим данным и результатам исследований Халоти и Верне (Haloti, Vernet, 1995), полностью протекает внутри самки. Оплодотворенная яйцеклетка претерпевает неравномерное дробление. Наши наблюдения показывают, что сформированные личинки через генитальную пору самостоятельно покидают самку.

Таким образом, суммируя все сказанное выше, в жизненном цикле ортонектид можно выделить как минимум три поколения (рис. 10). Первое –

первичный плазмодий, развивается с метаморфозом и соответственно, включает две фазы: активно плавающую инвазионную личинку и паразитическую, достигающую стадии генеративной зрелости фазу плазмодия. Первичные плазмодии размножаются путем почкования, давая начало вторичным плазмодиям. Количество циклов агамного размножения, по-видимому, жестко не регламентировано. И первичные, и вторичные плазмодии представляют собой партеногенетические поколения, размножающиеся путем апомиктического партеногенеза.

Отрождаемые ими особи полового поколения развиваются без метаморфоза. Они выходят в во-

ду и размножаются путем обычного амфимиксиса, включающего созревание половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов) и копуляцию гамет. Хотя у самцов отсутствуют копулятивные органы, сам процесс осеменения самок осуществляется таким образом, что оплодотворение фактически становится внутренним.

Развитие оплодотворенных яиц (эмбрио- и морфогенез) полностью завершаются в материнском организме формированием инвазионных личинок. Последние покидают самок и после короткого периода существования во внешней среде заражают специфических животных-хозяев.

Таким образом, в процессе реализации жизненного цикла агамное размножение и апомиктический партеногенез строго закономерно сменяются амфимиксисом. Хорошо известны животные, в чьем жизненном цикле чередуется агамное размножение и амфимиксис. Их жизненный цикл определяется как метагенез. Это кишечнополостные и некоторые цестоды. Так же хорошо изучены таксоны беспозвоночных, в чьих жизненных циклах чередуются апомиктический партеногенез и амфимиксис – такие циклы характерны для трематод, и для них используется термин гетерогония. Все это позволяет рассматривать жизненный цикл ортонектид как сочетание метагенеза и гетерогонии. Для такого жизненного цикла мы можем предложить термин **метатегетерогония**.

#### 4. Положение ортонектид в системе многоклеточных

Научная литература содержит множество различных предположений о положении ортонектид в системе животных и их филогенетических связях. Вопрос о возможных связях между ортонектидами и дициемидами рассмотрен выше. Остальные гипотезы сводятся к трем основным вариантам: 1 – ортонектиды происходят от простейших “напрямую”, независимо от других многоклеточных; 2 – ортонектиды происходят от “планулообразного” или “фагоцителлообразного” предка, общего для всех примитивных многоклеточных; 3 – филогенетические связи, происхождение и место ортонектид в системе совершенно не ясны и требуют дополнительных исследований.

Принятие первой и третьей точек зрения исключает необходимость поиска групп, родственных ортонектидам среди Metazoa. Сторонники же второй точки зрения вот уже несколько десятилетий не могут достичь единства во взглядах. Ортонектид сближали с самыми различными группами животных: простейшими, кишечнополостными, плоскими червями, нематодами, аннелидами, кольчатками, т.е. со всеми “низшими” многоклеточными за исключением губок.

Прежде всего следует дать ответ на вопрос, являются ли ортонектиды настоящими многоклеточными (Eumetazoa) или их следует относить к низшим многоклеточным, как это полагали А.В. Иванов (1983) и В.В. Малахов (1990). Последний предлагал выделить особое подцарство Prometazoa, в состав которого входят четыре типа: Placozoa, Orthonectida, Dicyemida, Porifera.

Согласно недавно опубликованной системе эвкариотов (Adl et al., 2005), ортонектиды и дициемиды образуют тип Mesozoa, который не входит в состав настоящих или истинных многоклеточных. По мнению этих авторов, ортонектиды и дициемиды находятся на одном уровне организации с губками и плакозоями.

Полученные нами данные однозначно свидетельствуют о принадлежности ортонектид к Eumetazoa. Прежде всего, у них есть настоящие ткани. По сути дела, даже только наличие у них специализированной мышечной и нервной систем требует помещения ортонектид среди настоящих или истинных многоклеточных. В то же время дициемид, у которых нет настоящих тканей, включать в состав Eumetazoa нельзя.

Далее естественно возникает вопрос о положении ортонектид среди Eumetazoa. К кому их следует относить – к Diploblastica или к Triploblastica? Традиционно ортонектид чаще всего сближали с Diploblastica (Caullery, Mesnil, 1901a,b; Hartmann, 1925; Kozloff, 1990). Однако нам кажется, что характер закладки мускулатуры у особей полового поколения ортонектид свидетельствует в пользу отнесения их к трехслойным животным. На это же указывают и данные молекулярной филогенетики (Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996).

К сожалению, эмбриональное развитие ортонектид изучено поверхностно, что не позволяет использовать эти данные в процессе последующего анализа. Однако целый комплекс признаков, анализ которых был приведен нами ранее (строение переходной зоны реснички, строение ресничной эпителиальной клетки, особенности формирования и строение кутикулы, следы метамерии, обций для всех ортонектид план строения мускулатуры, строение спермия, особенности закладки и формирования мускулатуры в процессе эмбрионального развития) позволяет нам рассматривать ортонектид как один из таксонов Spiralia. И если принимать существование таксона Lophotrochozoa, то помещать ортонектид надо среди них. Однако сближение ортонектид с каким-либо определенным таксоном, входящим в состав Spiralia, представляется нам преждевременным. Мы можем лишь высказать предположение, что ортонектиды, возможно, ближе всего стоят к примитивным аннелидам. В пользу этого говорит ряд признаков, таких, как строение переходной зоны, способ закладки кутикулы, некоторые следы метамерии.

Несомненно и то, что ортонектиды, подобно плоским червям, относятся к числу крайне просто организованных Spiralia. Мы полагаем, что ортонектиды очень рано отделились от общего ствола развития спиральных животных.

На наш взгляд, какие-либо морфологические признаки, свидетельствующие о близости ортонектид и нематод, а еще шире Ecdisozoa (Aguinaldo et al., 1997), отсутствуют. На возможность подобного сближения пока в не очень ясной форме указывают лишь данные молекулярной филогенетики (Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996). Во всяком случае, для ортонектид не характерны линьки кутикулы, мускулатура не обнаруживает общих черт с нематодами, спермии ортонектид разительно отличаются от спермиев нематод.

Выведение организации ортонектид непосредственно из мечниковской фагоцителлы, как это предлагает В.В. Малахов (1990), в свете полученных нами данных представляется весьма проблематичным, так как ортонектиды скорее всего трехслойные животные. И если наружный слой эпителиальных клеток может быть гомологизирован с киобластом, то внутренний слой не содержит недифференцированных паренхиматозных клеток и не может быть принят за фагоцителлобласт.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя все полученные нами данные по строению и биологии ортонектид, мы можем привести следующую характеристику типа Orthonectida.

Ортонектиды – это паразитические организмы, жизненный цикл которых включает одно или несколько паразитических поколений плазмодиев и поколение свободноживущих половых или гермафродитных особей. Плазмодий представляет собой анаксонную форму, а для половых особей характерна билатеральная симметрия. Плазмодии размножаются агамно, путем почкования, и партеногенетически. Особи полового поколения развиваются из специализированных генеративных клеток (партеногенетических яиц), дифференцирующихся в плазмодии. Половое поколение размножается во внешней среде путем амфимиксиса. Выходу половых особей во внешнюю среду предшествуют морфогенетические преобразования плазмодия – формирование и направленный рост специальных каналов, достигающих поверхности тела хозяина и вступающих в контакт с внешней средой.

Половые особи ортонектид покрыты кольцами из ресничных и нересничных эпителиальных клеток. Под эпителиальными клетками имеются небольшие участки плотного межклеточного матрикса (участки базальной пластинки). Имеются

мускулатура и нервная система. Мускулатура ортонектид представлена кольцевыми и продольными мышцами. Кольцевые мышцы расположены над продольными, а продольные соединяются на одном или на обоих концах тела. Вся мышечная система образована гладко-мышечными клетками. Все свободно живущие особи не способны питаться и лишены пищеварительной и осморегуляторной систем.

Личинка ортонектид полностью проходит свое развитие внутри самки и, покинув ее, заражает нового хозяина, в котором развивается новый плазмодий.

Жизненный цикл ортонектид может быть охарактеризован как метатетерогония.

Круг хозяев ортонектид широк и охватывает разных морских беспозвоночных (плоские черви, немертины, аннелиды, моллюски, иглокожие, оболочники).

Финансовая поддержка работы была осуществлена РФФИ – гранты 07-04-00192 и 07-04-10080.

## СПИСОК ЛИТЕРАКТУРЫ

- Александров К.Е., Слюсарев Г.С., 1992. Ортонектида *Rhopalura variabili* sp. n. (Mesozoa) из турбеллярии *Macrorhynchus crocea* // Паразитология. Т. 16. № 4. С. 347–351.
- Алёшин В.В., Владычевская Н.С., Кедрова О.С., Милотина И.А., Петров Н.Б., 1999. Вторичная структура шпильки 17 низшего многоклеточного животного *Rhopalura ophiocoma* (Mesozoa: Orthonectida) как пример “прерываемого равновесия” в эволюции 18S рибосомальной РНК // Молекуляр. биология. Т. 33. № 2. С. 319–332.
- Догель В.А., 1937. Добавление к низшим беспозвоночным // Руководство по зоологии. М.; Л.: Биомедгиз. С. 370–383.
- Дроздов А.Л., Иванков В.Н., 2000. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики. М.: Издательский дом “Круглый год”. 458 с.
- Иванов А.В., 1983. О систематическом положении Mesozoa // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л.: Наука. С. 76–89.
- Карпов С.А., 2000а. Система протистов. СПб.; Омск: ОмГПУ. 216 с.
- Карпов С.А., 2000б. Система протистов: история и современность. СПб.: Тесса. 73 с.
- Малахов В.В., 1990. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ. 144 с.
- Слюсарев Г.С., 2003а. Формирование мускулатуры у особей полового поколения *Intoshia variabili* (Orthonectida) // Паразитология. Т. 37. № 3. С. 216–220.
- Слюсарев Г.С., 2003б. Жизненный цикл ортонектид // Паразитология. Т. 37. № 5. С. 418–427.
- Слюсарев Г.С., Черкасов А.С., 2001. Анализ возможных механизмов выхода ортонектид из их хозяев // Паразитология. Т. 35. № 4. С. 338–343.
- Слюсарев Г.С., Верулашвили Ю.Т., 2003. Симметрия у ортонектид и дициемид // Паразитология. Т. 38. № 6. С. 535–540.

- Слюсарев Г.С., Верулашвили Ю.Т., 2005. Переходная зона реснички ортонектиды *Intoshia variabilis* // Паразитология. Т. 39. № 6. С. 166–170.
- Слюсарев Г.С., Манылов О.Г., Черкасов А.С., 2002. Выявление ядер плазмодия *Intoshia linei* (Orthonectida) методом ДАПИ окрашивания // Паразитология. Т. 36. № 3. С. 192–194.
- Успенская А.В., 1981. Исследование ультратонкого строения поверхности, способов питания и типов обмена у плазмодиев миксоспоридий из разных мест обитания // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 108. С. 46–51.
- Успенская А.В., 1984. Цитология миксоспоридий. Л.: Наука. 112 с.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson R.A., Barta J., Bowser S., Brugerolle G., Fensome R., Fredericq S., James T.Y., Karpov S.A., Kugrens P., Krug J., Lane C., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup O., Mozey-Stundridge S.E., Nerad T.A., Shearer C., Smirnov A.V., Spiegel F., Taylor F.J.R., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. V. 52. № 5. P. 399–432.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A., 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. V. 387. № 6632. P. 489–493.
- Atkins D., 1933. *Rhopalura granosa* sp. nov., an orthonectid parasite of a lamellibranch *Heteranomia squamula* L., with a note on its swimming behaviour // J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom. V. 19. P. 233–252.
- Boury-Esnault N., Jamieson B.G.M., 1999. Porifera // Reproductive Biology of Invertebrates. Progress in Mail Gamete Ultrastructure and Phylogeny. V. 9. Pt A / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. N.Y.: John Wiley & Sons. P. 1–20.
- Bresciani J., Fenchel T., 1967. Studies on Dicyemid Mesozoa II. The fine structure of the infusoriform larva // Ophelia. V. 4. P. 1–18.
- Brusca R.C., Brusca G.J., 2003. Invertebrates. Sunderland, Mass.: Sinauer. 936 p.
- Caulley M., 1961. Classe des Orthonectides (Orthonectida Giard, 1877) // Traité de Zoologie. T. IV. F. 1/Ed. Grasse de P.-P. Paris: Masson & Cie. P. 342.
- Caulley M., Lavallée A., 1908a. La fécondation et le développement des l'oeufs chez un Orthonectide (*Rhopalura ophiocimae*) // C. R. Acad. Sci. T. 146. P. 40–43.
- Caulley M., Lavallée A., 1908b. La fécondation et le développement de l'oeuf des orthonectides. I. *Rhopalura ophiocimae* // Arch. Zool. exp. gen. V. 4. № 6. P. 421–469.
- Caulley M., Lavallée A., 1912. Recherches sur le cycle évolutif des Orthonectides // Bull. Sci. T. 46. P. 139–171.
- Caulley M., Mesnil F., 1901a. Le cycle évolutif des Orthonectides // C. R. Acad. Sci. T. 132. P. 1232–1234.
- Caulley M., Mesnil F., 1901b. Recherches sur les Orthonectides // Arch. Anat. Micr. T. 4. P. 381–470.
- Dobrovolskij A.A., Ataev G.D., 2003. The nature of Digenea redia and sporocysts // Taxonomy, Ecology and Evolution of Metazoan Parasites. V. 1 / Eds Combes C., Jourdan J., Ducreux-Modat A., Pages J. R. Perpignan: Univ. Perpignan Press. P. 249–273.
- Franzen A., Afzelius B. A., 1999. Nemertea // Reproductive Biology of Invertebrates. Progress in Mail Gamete Ultrastructure and Phylogeny. V. IX. Pt A/Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. N.Y.: John Wiley & Sons. P. 143–156.
- Gardiner S.L., 1978. Fine structure of the ciliated epidermis on the tentacles of *Owenia fusiformis* (Polychaeta, Oweniidae) // Zoomorphology. V. 91. P. 37–48.
- Gardiner S.L., 1992. Polychaeta: General organization, integument, musculature, coelom and vascular system // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 7/Ed. Harrison W.E. N.Y.: Wiley-Liss. P. 11–17.
- Giard A., 1877. Sur les Orthonectida, classe nouvelle d'animaux parasites des Echinodermes et des Turbellaries // C. R. Acad. Sci. T. 85. P. 812–814.
- Giard A., 1878. On the Orthonectida, a new class of animals parasitic on Echinodermata and Turbellaria // Ann. Mag. Nat. Hist. V. 1. P. 181–183.
- Giard A., 1879. On the organisation and classification of the Orthonectida // Ann. Mag. Nat. Hist. V. 4. № 5. P. 471–473.
- Giard A., 1880. The Orthonectida, a new class of the phylum of the worms // Micr. Sci. V. 20. P. 225–240.
- Haloti S., Vernet G., 1995. The sexual reproduction of *Intoshia linei* (Orthonectida) endoparasite of *Lineus ruber* (Heteronemertea) // Invert. Reprod. Dev. V. 25. № 1. P. 73–76.
- Haloti S., Vernet G., Bierne J., 1992. Reproduction asexuée de l'endoparasite *Rhopalura linei* (Orthonectides) au cours de la contamination expérimentale de l'hôte, l'Hétéronémerte *Lineus ruber* // Bull. Soc. Zool. Fr. V. 117. № 2. P. 174–175.
- Hanelt B., Schyndel D., van, Adema C.M., Lewis L.A., Loker E.S., 1996. The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocimae* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis // Mol. Biol. Evol. V. 13. № 9. P. 1187–1191.
- Hartmann M., 1925. Mesozoa // Handbuch der Zoologie. Bd. 1 / Eds Hrsg. Kükenthal W., Kükenthal T. Berlin; Leipzig: Fünfter Band, Erste Hälfte, Erste Lieferung. S. 996–1014.
- Harrison P.L., Jamieson B.G.M., 1999. Cnidaria and Ctenophora // Reproductive Biology of Invertebrates. Progress in Mail Gamete Ultrastructure and Phylogeny. V. X. Pt A / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. N.Y.: John Wiley & Sons. P. 21–95.
- Healy J.M., 1999. Mollusca: relict taxa // Reproductive Biology of Invertebrates. Progress in Mail Gamete Ultrastructure and Phylogeny. V. IX. Pt A/Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. N.Y.: John Wiley & Sons. P. 21–79.
- Jamieson B.G.M., 1999. Preference to Volume IX // Reproductive Biology of Invertebrates. Progress in Mail Gamete Ultrastructure and Phylogeny. V. IX. Pt A / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. N.Y.: John Wiley & Sons. P. 9–11.
- Julin C., 1881. Observations sur le développement des Orthonectides // Bull. Sci. Dep. Du Nord. T. 13. P. 309–318.
- Julin C., 1882. Contribution à l'histoire des Mesozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides // Arch. Biologie. T. 3. P. 1–54.
- Justine J.-L., Jamieson B.G.M., Southgate V.R., 1993. Homogeneity of sperm structure in six species of schistosomes (Digenea, Platyhelminthes) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. V. 68. P. 185–187.
- Karpov S.A., Fokin S.I., 1995. The structural diversity of the flagellar transition zone in heterotrophic flagellates and other protists // Цитология. Т. 37. № 11. С. 1038–1052.

- Kozloff E.N., 1969. Morphology of the orthonectid *Rhopalura ophiocomae* // J. Parasitol. V. 55. № 1. P. 171–195.
- Kozloff E.N., 1971. Morphology of the orthonectid *Ciliocincta sabellariae* // J. Parasitol. V. 57. № 3. P. 585–597.
- Kozloff E.N., 1990. Invertebrates. N.Y.: Wiley-Liss. 357 p.
- Kozloff E.N., 1992. The genera of the phylum Orthonectida // Cah. Biol. Mar. V. 33. P. 377–406.
- Kozloff E.N., 1994. The structure and origin of the plasmodium of *Rhopalura ophiocomae* (phylum Orthonectida) // Acta Zool. V. 75. P. 191–199.
- Kozloff E.N., 1997. Studies on the so-called plasmodium of *Ciliocincta sabellariae* (phylum Orthonectida) with notes on an associated microsporean parasite // Cah. Biol. Mar. V. 38. № 3. P. 151–159.
- Lynn B.P., 1981. The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated Protozoa // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. V. 56. P. 234–292.
- Metschnikoff E., 1879a. Zur Naturgeschichte der Orthonectiden // Zool. Anz. Bd. 2. S. 547–549.
- Metschnikoff E., 1879b. Nachtragliche Bemerkungen über Orthonectiden // Zool. Anz. Bd. 2. S. 618–620.
- Metschnikoff E., 1881. Untersuchungen über Orthonectiden // Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. 35. S. 282–303.
- Nielsen C., Jespersen A., 1997. Entoprocta // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 13 / Ed. Harrison F.W. N.Y.: Wiley-Liss. P. 13–43.
- Pawlowski J., Montoya-Burgos J.-I., Fahrni J. F., Wuest J., Zaninetti L., 1996. Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences // Mol. Biol. Evol. V. 13. № 8. P. 1128–1132.
- Reiter D., Boyer B., Ladurner P., Mair G., Salvenmoser W., Rieger R.M., 1996. Differentiation of the body wall musculature in *Macrostomum hystricinum marinum* and *Hoploplana inquilina* (Plathelminthes), as models for muscle development in lower Spiralia // Roux's Arch. Develop. Biol. V. 205. № 7/8. P. 410–423.
- Rouse G.W., 1999. Polychaeta, including Pogonophora and Myzostomida // Reproductive Biology of Invertebrates. Progress in Moll Gamete Ultrastructure and Phylogeny. V. 4. Pt B / Eds Adiyodi K.G., Adiyodi R.G. N.Y.: John Wiley & Sons. P. 81–124.
- Ridley R.K., 1968. Electron microscopic studies on Dicyemid Mesozoa. 1. Vermiform stages // J. Parasitol. V. 54. P. 975–998.
- Ridley R.K., 1969. Electron microscopic studies on Dicyemid Mesozoa. 1. Infusorigen and Infusoriform stages // J. Parasitol. V. 55. P. 779–793.
- Rieger R.M., 1984. Evolution of the cuticle in the lower Eumetazoa // Biology of the Integument V. 1. P. 389–399.
- Ruppert E.E., 1991a. Introduction to the aschelminth phyla: A consideration on the mesoderm: Body cavities and cuticle // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 4 / Ed. Harrison W.E. N.Y.: Wiley-Liss. P. 1–17.
- Ruppert E.E., 1991b. Gastrotricha // Microscopic Anatomy of Invertebrates. V. 4 / Ed. Harrison W.E. N.Y.: Wiley-Liss. P. 41–109.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D., 2004. Invertebrate zoology a functional evolutionary approach. 7 ed. Thomson Brooks/Cole. P. 263–267.
- Schmidt-Rhaesa A., 2003. Old trees, new trees – is there any progress? // Zoology. V. 106. P. 291–301.
- Short R.B., Damian R.T., 1966. Morphology of the Infusoriform larva of *Dicyema aegira* (Mesozoa: Dicyemidae) // J. Parasitol. V. 52. P. 746–751.
- Slyusarev G.S., 1994. Fine structure of the female *Intoshia variabli* (Alexandrov & Slyusarev) (Mesozoa: Orthonectida) // Acta Zool. (Stockholm). V. 75. № 4. P. 311–321.
- Slyusarev G.S., 2000. Fine structure and development of the cuticle of *Intoshia variabli* (Orthonectida) // Acta Zool. (Stockholm). V. 81. P. 1–8.
- Slyusarev G.S., 2003. The fine structure the muscle system in the female of the orthonectid *Intoshia variabli* (Orthonectida) // Acta Zool. (Stockholm). V. 84. P. 107–111.
- Slyusarev G.S., 2004. Fine structure and function of the genital pore of the female of *Intoshia variabli* (Orthonectida) // Folia Parasitol. V. 51. P. 287–290.
- Slyusarev G.S., Ferraguti M., 2002. Sperm structure of *Rhopalura litoralis* (Orthonectida) // Invert. Biol. V. 121. № 2. P. 91–94.
- Slyusarev G.S., Kristensen R.M., 2003. Fine structure of the ciliated cells and ciliary rootlets of *Intoshia variabli* (Orthonectida) // Zoomorphology. V. 122. P. 33–39.
- Slyusarev G.S., Manylov O.G., 2001. General morphology of the muscle system in the female orthonectid, *Intoshia variabli* (Orthonectida) // Cah. Biol. Mar. V. 42. P. 239–242.
- Slyusarev G.S., Miller D.M., 1998. Fine structure of the mature plasmodium of *Intoshia variabli* (Orthonectida), a parasite of the platyhelminth *Macrorhynchus crocea* // Acta Zool. (Stockholm). V. 79. № 4. P. 319–327.
- Spezielle Zoologie, 1996. Teil 1. Einzeller und Wirbellase Tiere / Eds Hrsg Westheide W., Rieger R.M. Stuttgart: G. Fischer Verlag. 909 S.
- Storch V., 1988. Integument // Microfauna marina. V. 4 / Ed. Ax P. P. 13–36.
- Uspenskaya A.V., 1966. On the mode of nutrition of vegetative stages of *Myxidium lieberkuhni* (Butschli) // Acta Protozool. V. 4. P. 81–89.
- Uspenskaya A.V., 1982. New data on the life cycle and biology of Myxosporidia // Arch. Protistenkd. V. 126. P. 309–338.
- Winnepenninckx B.M.H., de Peer Y., van, Backeljau T., 1998. Metazoan relationships on the basis of 18S rRNA sequences: a few years later... // Am. Zool. V. 38. P. 888–906.
- Yushin V.V., Coomans A., Borgonie G., Malakhov V.V., 2002. Ultrastructural study of cuticle formation during embryogenesis of the free-living marine nematode *Enoplus demani* (Enoplida) // Inv. Repr. Develop. V. 42. № 2–3. P. 189–203.
- Zrzavý J., Mihulka S., Kepka P., Bezděk A., Tietz D., 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence // Cladistics. V. 14. P. 249–285.

## Phylum Orthonectida: morphology, biology, and relationships to other multicellular animals

G. S. Slyusarev

Dept. of Invertebrate Zoology, Biology-Soil Faculty, St. Petersburg State University  
Universitetskaya nab., 7–9, 119034 St. Petersburg  
e-mail: slyusarev@hotmail.com

New data on morphology of the ciliary cells, sex pore, cuticle formation, sperm cell, and plasmodium in the Orthonectida were obtained. Interdigitating ciliary cells constitute a single-row epithelial layer underlied by the intercellular matrix but the basal plate formed by the matrix is not solid. Orthonectids are shown to possess the genuine muscle system consisting of the outer circular and inner longitudinal muscles. Metameric arrangement of the circular muscles in *Intoshia linei*, *Rhopalura litoralis*, and *Rhopalura philinae* corresponds to the integument netamery, the circular muscles underlying the circles of non-ciliary cells. In different species the longitudinal muscles form 4 to 6 bilateral cords. The longitudinal muscles provide body bending during pivots of the ciliary locomotion; they are also involved in the copulation as well as in the extrusion of genital pore cells, sperm cells, and larvae. Formation of the muscle cords in the embryogenesis is preceded by the stage of a solid layer of presumptive myoblasts at the boundary between outer and inner cell layers. Multicellular receptor in adult orthonectids is described. Finding both the muscle system and the multicellular receptor evidences for the existence of the nervous system in the orthonectids. A group of cells forming a putative ganglion is revealed in the anterior part of the ciliary individuals. Orthonectid cuticle is of microvillar type resembling that of Annelida. Comparison of reproductive individuals in Orthonectida and Dicyemida indicates that these taxa are distinct phyla belonging to quite separate branches of the Metazoan phylogenetic tree. New data on morphology and biology of the orthonectid plasmodium are obtained. The mechanism of the orthonectid leaving their hosts is described: the reproductive individuals move within the plasmodium processes that grow through the host tissues and contact with the environment. The plasmodium is shown to be covered with two membranes and is proved to contain multiple nuclei. The data obtained evidence for the parasitic nature of the orthonectid plasmodium. The orthonectid life cycle includes alternation of the sexual, asexual, and parthenogenetic reproduction phases and can be characterized as a combination of the metagenesis and heterogony. The term “metaheterogony” is suggested to denote the orthonectid life cycle. By the entire set of the morphological characters, the orthonectids are to be allocated to the Spiralia.