
Зоология беспозвоночных

Тип Мухозоа

Специализированные паразиты, обычно со сменой хозяев: рыбы (иногда другие позвоночные) (промежуточные хозяева) — обычно кольчатые черви или мшанки (как окончательные хозяева)

сложные многоклеточные споры, в том числе клетки с полярными нитями

у ряда групп — два типа спор (микроспоры и актиноспоры)

Два класса, сходные по паразитическому образу жизни и строению спор.

Родство: сейчас несомненно родство Мухозоа и стрекающих. Большинство современных авторов рассматривает Мухозоа как класс в типе Cnidaria, хотя их филогенетическое положение остается под вопросом. Микроспоридии многие годы считались простейшими.

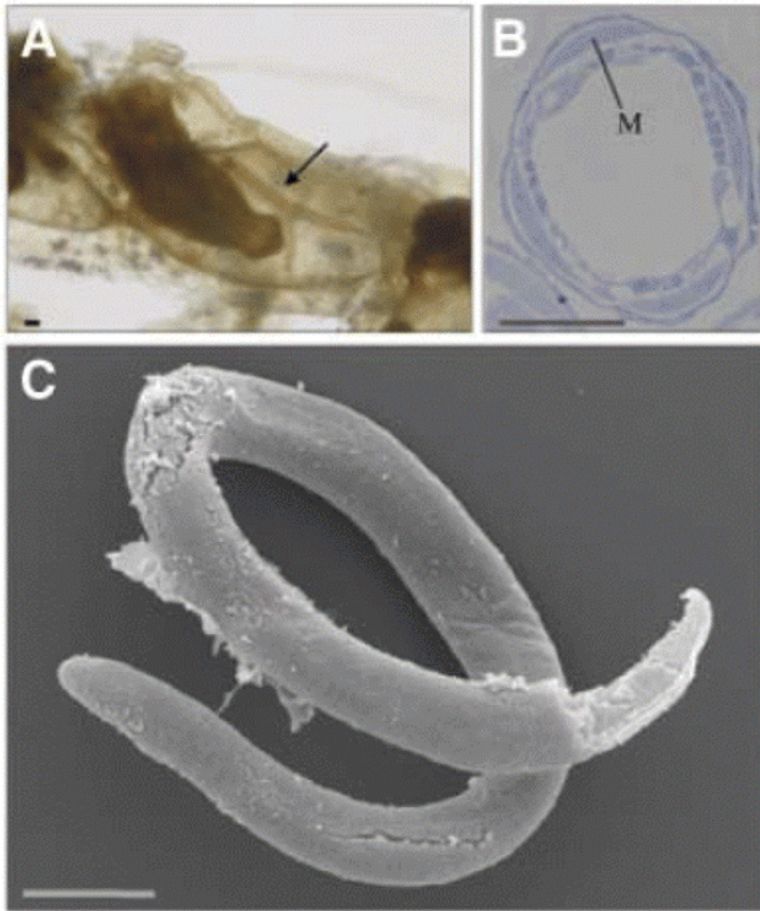


Fig. 1. (A) A zooid of the bryozoan *Plumatella* with *Buddenbrockia* worms (arrow) in the body cavity. Scale bar, 40 μm . (B) Cross section of an immature *Buddenbrockia plumatellae* worm. Note the presence of four longitudinal muscle blocks (M) and absence of gut. Scale bar, 20 μm . (C) Scanning electron microscopy image of a *Buddenbrockia plumatellae* worm. Scale bar, 100 μm .

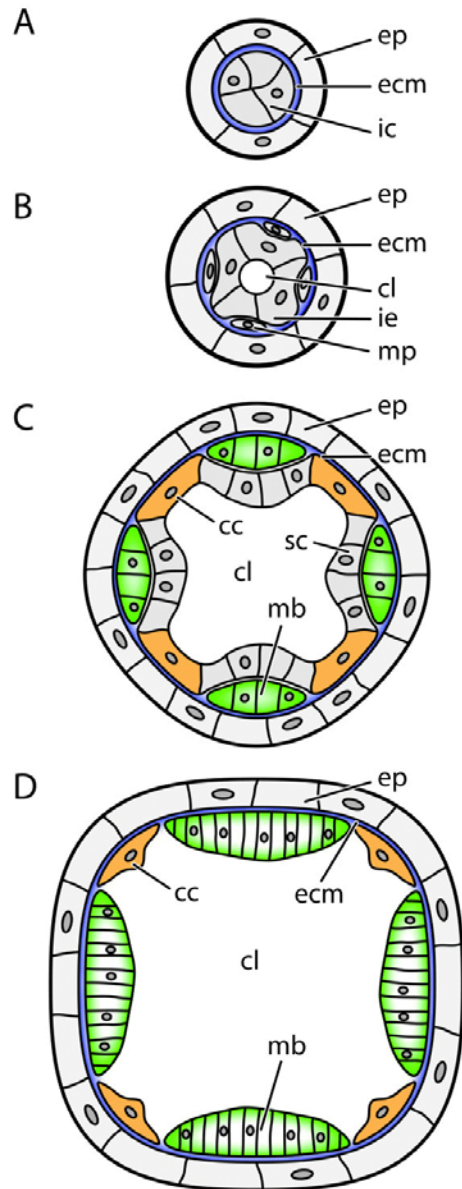
[Jimenez-Guri et al., 2007]

Класс Malacosporea

**Всего 3 вида
(паразиты мшанок)**

**Загадки Buddenbrockia -
червеобразное существо
с внутренней полостью,
но без пищеварительной
и нервной систем. В
действительности на
поперечных срезах
прослеживается 4-
лучевая симметрия**

Внутреннее строение *Buddenbrockia* (особи разного возраста)

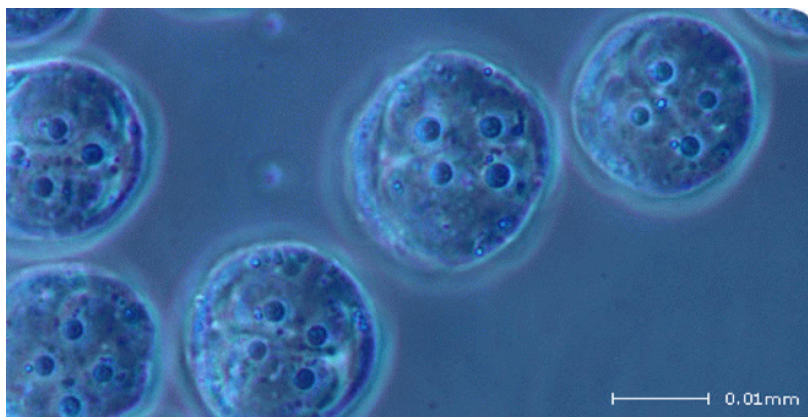


ep - эктодермальный
эпителий;
ecm - базальная мембрана
(?);
cc - соединительные клетки;
cl - центральная полость;
ie - энтодермальный
эпителий;
mb - мышечные клетки;
mp - их предшественники,
sc - спорогенные клетки

+ *Tetracapsuloides bryosalmonae*



Паразитические
особи



Споры

Класс Muxosporoea — Миксоспоридии

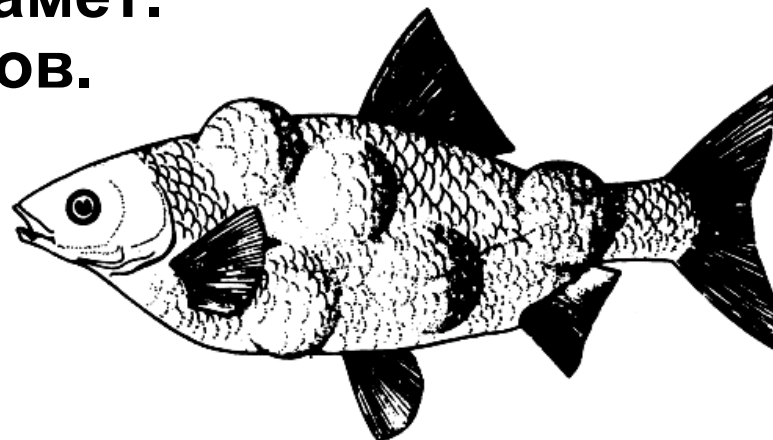
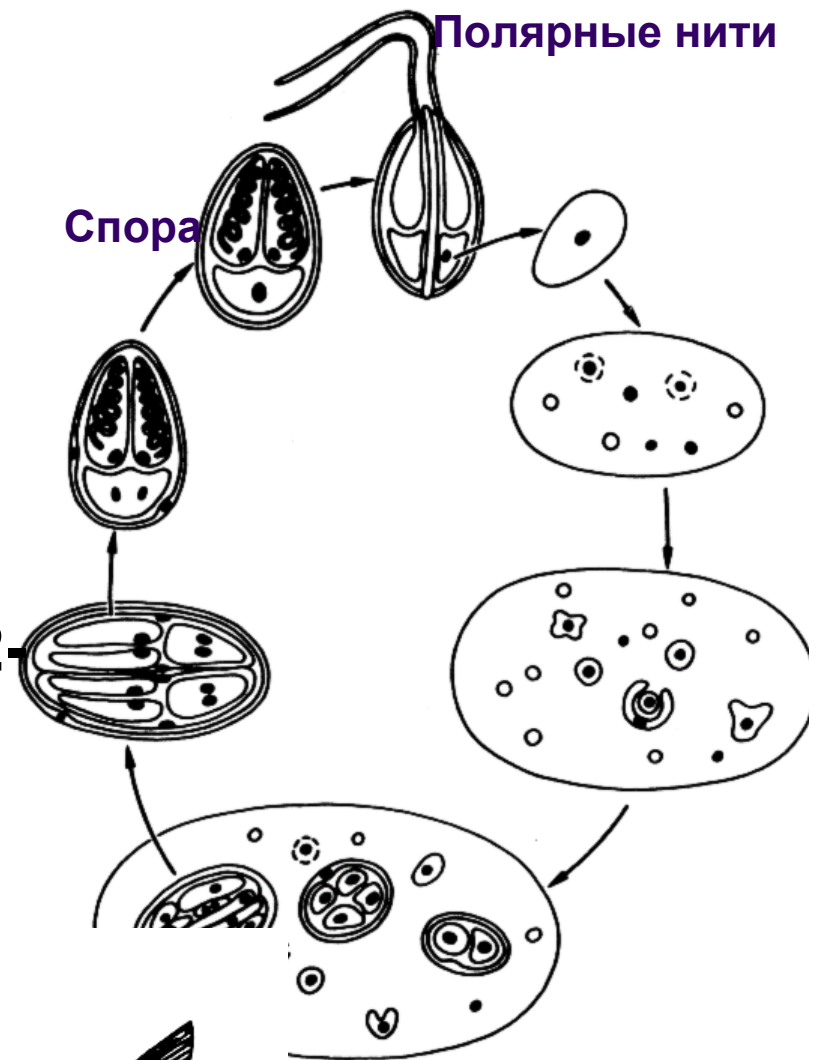
Паразитическая стадия (обычно плазмодий) с ядрами или клетками двух типов, причем дочерние клетки часто формируются внутри материнских.

Сложные споры, включающие несколько типов клеток — 1-7 полярные капсулы, от 1 до многих амебоидных клеток-зародышей, 2-7 клеток створок.

Митоз закрытый, внутриядерный.

Половой процесс — автогамия или копуляция гамет.

Свыше 1300 видов.



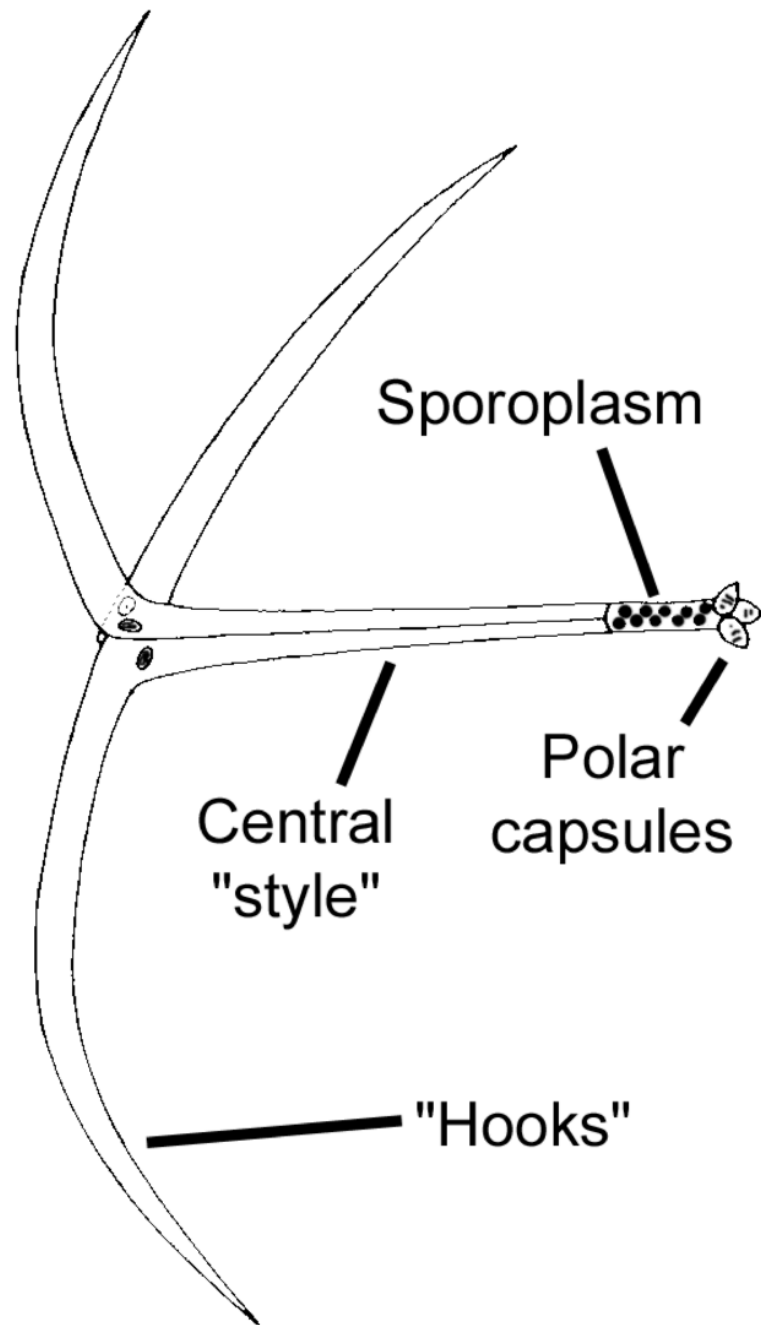
(Из Хаусмана, по Греллю)

(Из Хаусмана, рис.
Л.Дж. Митчелла)

© M.G. Sergeev, 2020

Многие годы миксоспоридии считались представителями простейших, хотя сложная организация их спор позволяла некоторым исследователям выдвигать гипотезу о том, что это вторично упрощенные многоклеточные животные.

Кроме того, расшифровка жизненных циклов некоторых миксоспоридий показала, что часть простейших, ранее включавшихся в состав так называемых ацетоспоридий, -представляют собой одну из стадий жизненного цикла миксоспоридий. В результате, представления об ацетоспоридиях существенно изменились, а многие виды, ранее включавшиеся в их состав, оказались синонимами соответствующих видов миксоспоридий.



[species.wikimedia.org]

Актиноспора

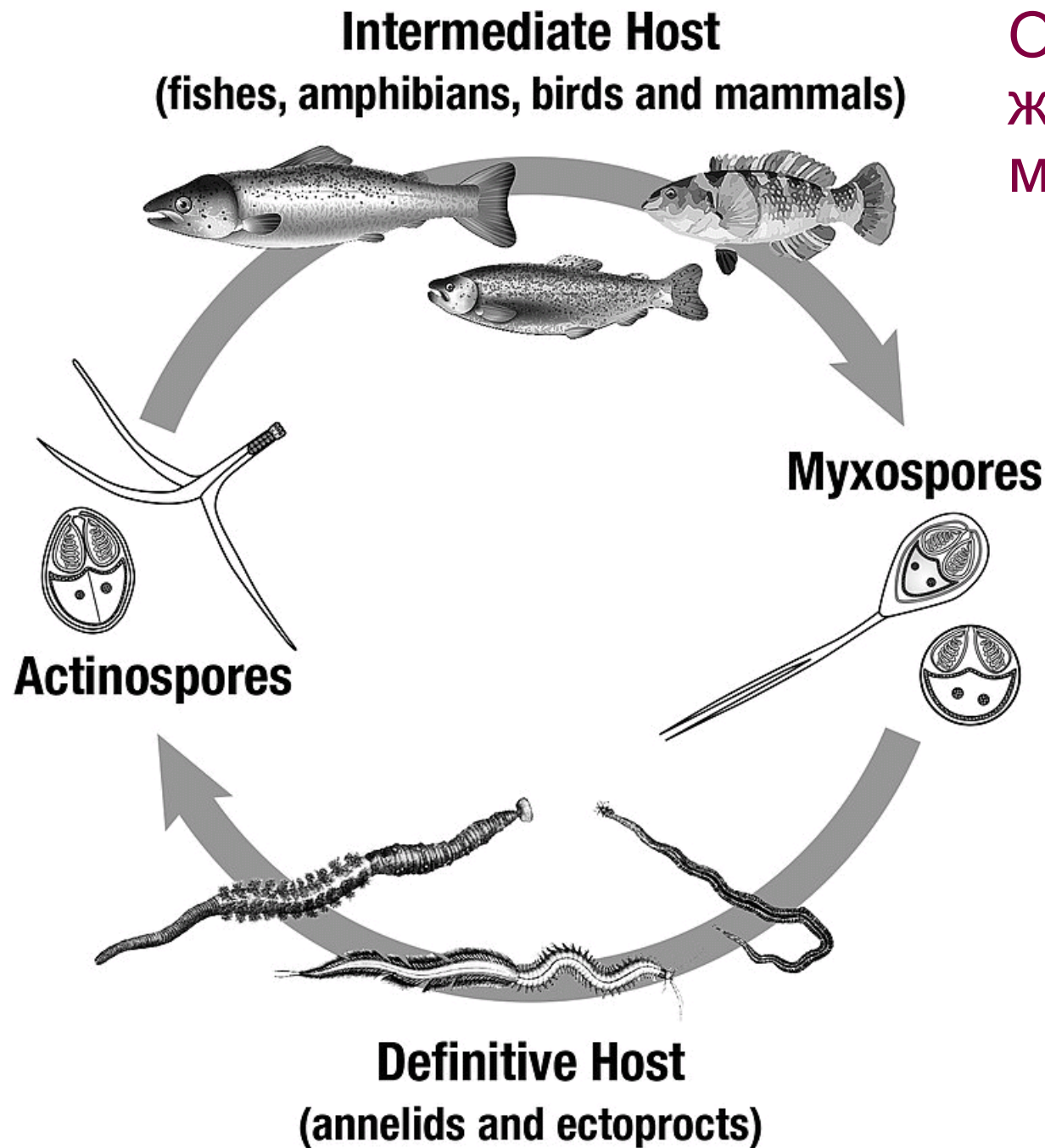
Muxobolus cerebralis

Споры, как правило, состоят из трех основных компонентов (типов клеток): створки, полярные капсулы, спороплазма (споропласт)

Актиноспоры, как правило, с 3 полярными капсулами и 3 створками, причем хвостовые отростки могут отсутствовать.

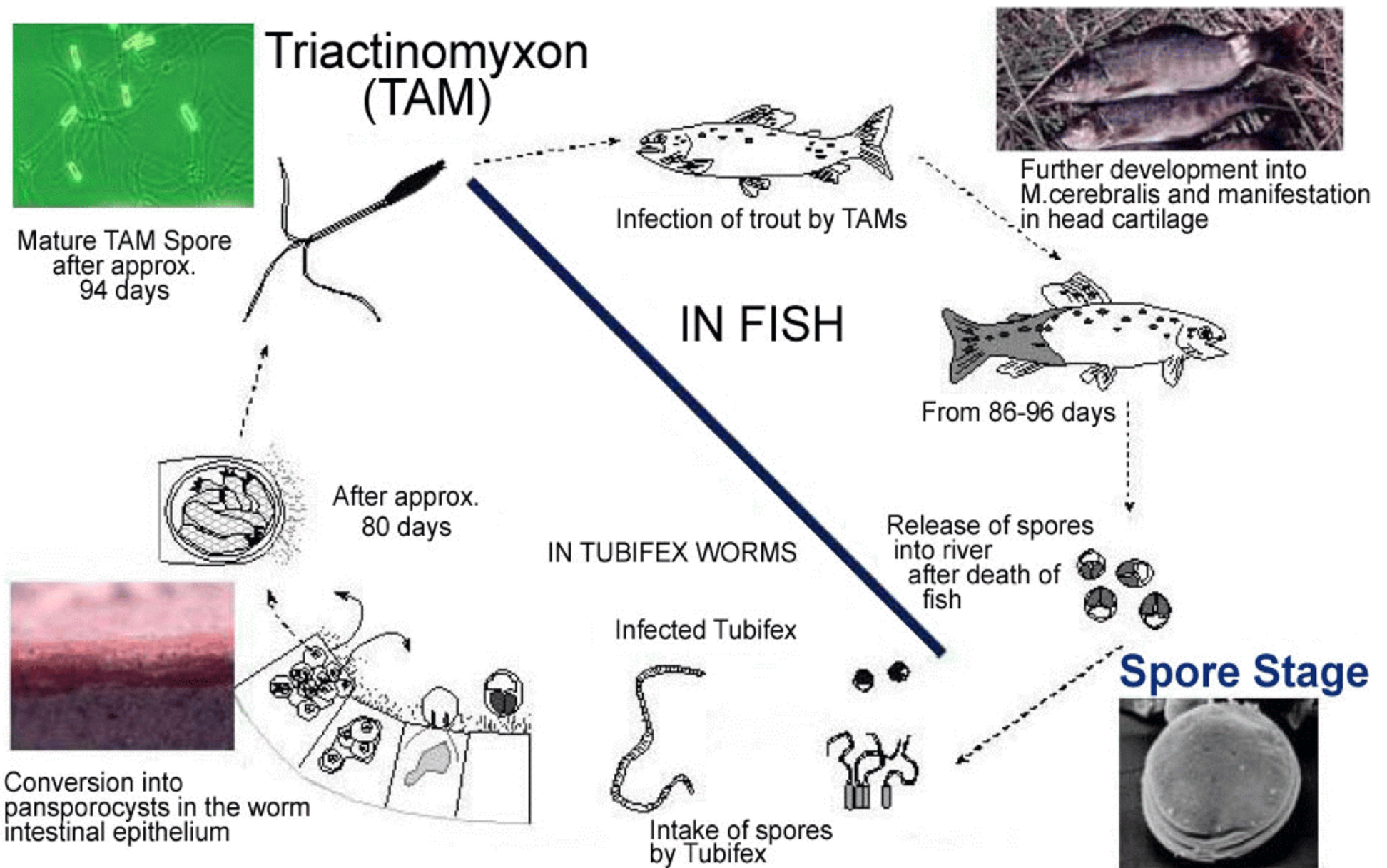
Микроспоры более разнообразны по строению (число створок (2-7), полярных капсул (1-7), спороплазм и развитость отростков варьирует)

Общая схема жизненного цикла микроспоридий



By Paulo Selke - Own work, CC BY-SA 4.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=87660143>

[<http://www.daff.gov.au/.../whirling/>]



Идет симитическое деление, затем гаметогония с образованием гаметоцитов и гаплоидных клеток. Затем зигота развивается в многоклеточную актиноспору.

Таким образом, сравнительно просто устроенные настоящие животные (так называемые двуслойные) весьма разнообразны - как по организации, так и по образу жизни.

сидячие ↔ подвижные
свободноживущие ↔ паразиты
радиальная симметрия ↔ диссимметрия ↔
билатеральная симметрия

Обычно предполагается, что сидячий образ жизни с проявлениями радиальной симметрии близок к исходному для настоящих животных. Вместе с тем некоторые современные исследователи предполагают, что все или только часть двуслойных (это стрекающие вместе с Mухozoa и Mesozoa) - это упрощенные представители каких-то групп трехслойных животных.

Сейчас очевидна очень хорошая обособленность (1) губок, (2) гребневиков. Положение Placozoa и Mesozoa) до сих пор вызывает вопросы.

Стрекающие явно родственны трехслойным животным, но при этом хорошо обособлены.

Многоклеточные животные: становление разнообразия

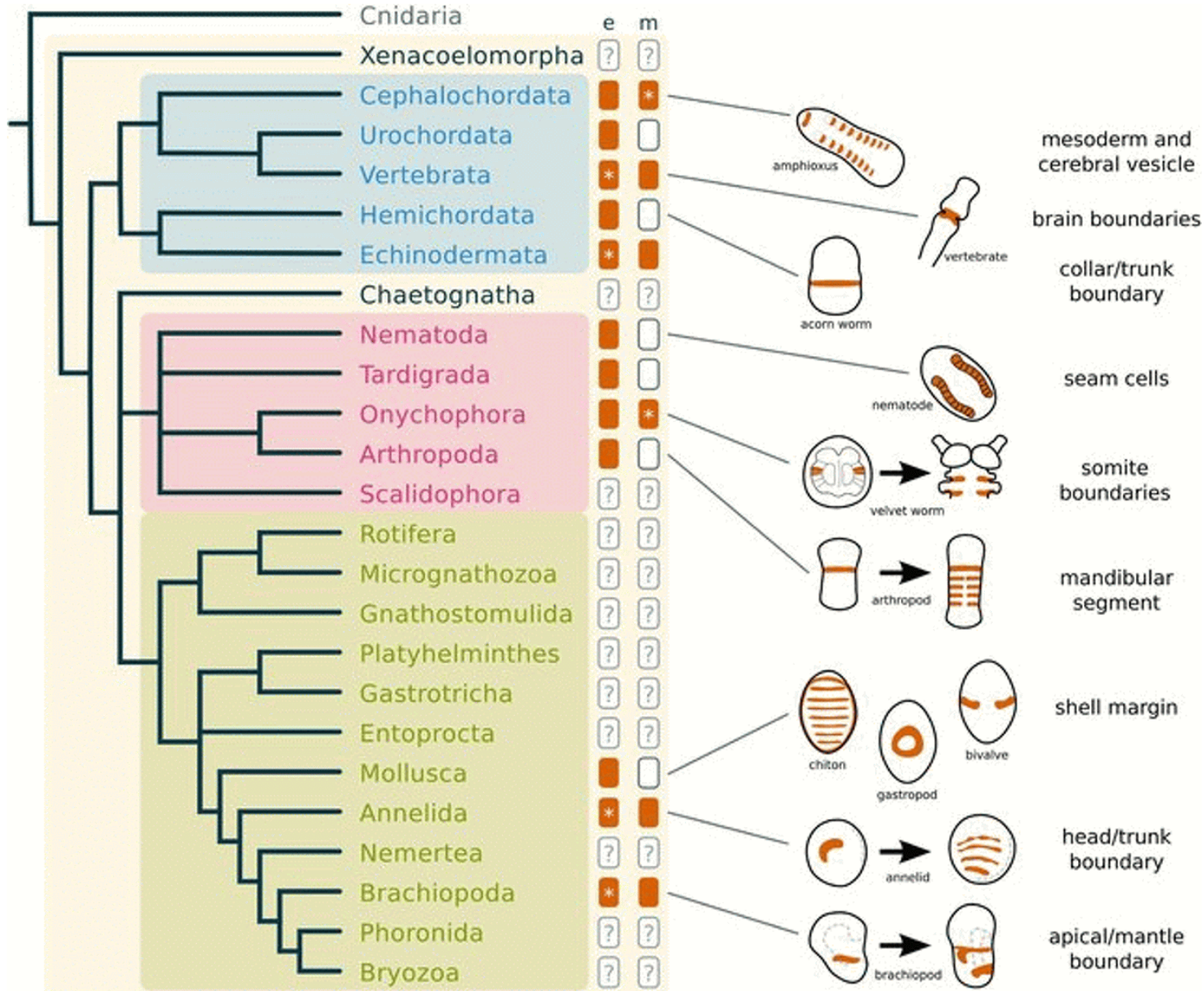


(Из Шаровой, по Иванову)

Основные признаки различий между губками, гребневиками, стрекающими и билатериями

	Porifera	Ctenophora	Cnidaria	Bilateria
Зародышевые листки	нет	2 или 3?	2 или 3?	3
Нервная система	нет	есть	есть	есть
Мышечная система	нет	миоэпителиальна>	эпителиомускулярна>	миоциты
МикроРНК	есть	нет	есть	есть
Гомеозисные гены	нет	нет	есть	есть
Пищеварительный тракт	нет	сквозная?	замкнутая	обычно сквозна>

[Vellutini, Hejnal, 2016]



Распределение экспрессии одного из генов, определяющих развитие сегментации, в эктодерме (e) и(или) мезодерме (m) разных групп настоящих животных. Звездочка - экспрессия в эмбриогенезе.

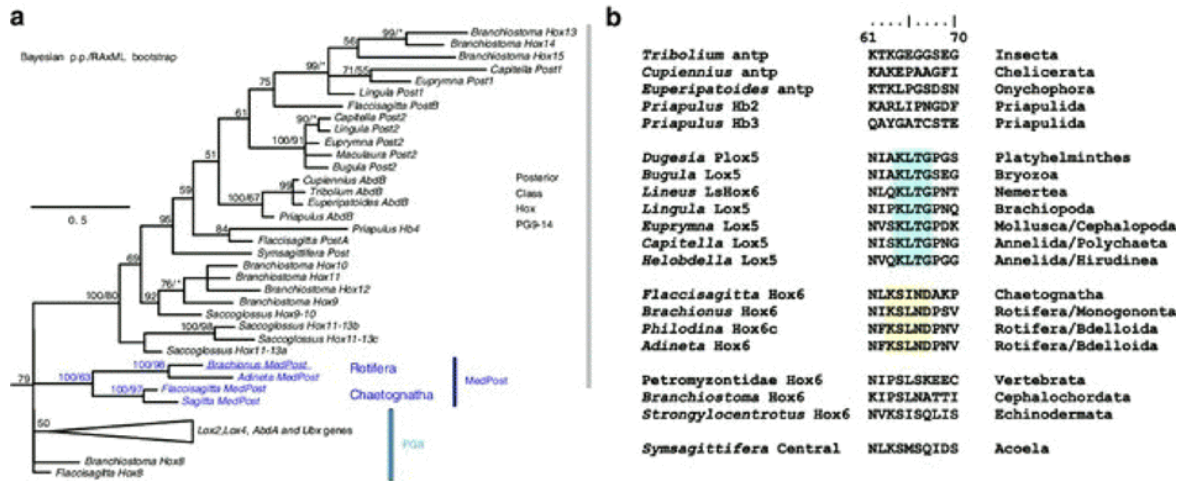
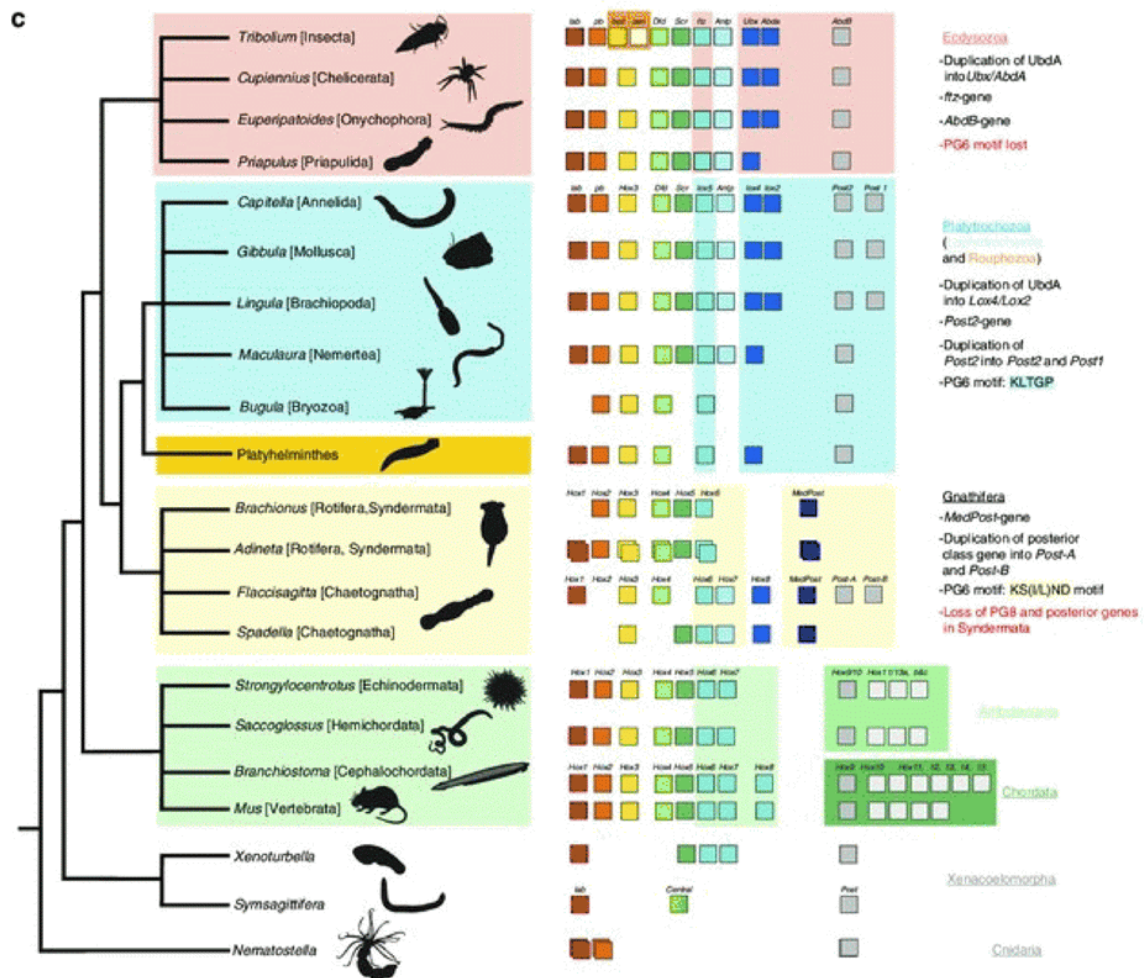


Схема распределения разных групп гомеозисных генов в настоящих животных



[Fröbius, Funch, 2017]

Bilateria

Билатеральная симметрия сопряжена со специализацией частей тела организма, чаще всего связана с двигательной активностью:

(1) специфика переднего конца тела - органы чувств + нервная система (головные ганглии/мозг), а также смещение вперед ротового отверстия, особенно после появления сквозной пищеварительной системы

(2) развитие ресничек (у более мелких и более просто устроенных форм) и мышечной системы, в том числе специализация клеток

(3) активное движение (крепление мышечных клеток), необходимость распределения внутри организма вещества и энергии, увеличение размеров - появление во многих группах скелетных образований

(4) необходимость распределения внутри организма вещества и энергии, увеличение размеров - появление во многих группах распределительных систем (пищеварительной, кровеносной, выделительной)



The team found more than 100 fossils of the tiny creatures in the outback in South Australia. Photograph: Sohail Wasif/UCR

Scott D. Evans, Ian V. Hughes, James G. Gehling, and Mary L. Droser “Discovery of the oldest bilaterian from the Ediacaran of South Australia” PNAS, 2020
<https://doi.org/10.1073/pnas.2001045117>

Только что описанный из эдиакария (примерно 555 млн лет назад) Южной Австралии *Icaria wariootia* - роющее существо размером до нескольких миллиметров с отчетливой билатеральной симметрией, хорошо различимыми передним и задним концами тела и сквозным пищеварительным трактом (!!!)

Тип Xenacoelomorpha

Свободноживущие обитатели морей
либо соленых озер.

Тело уплощено дорсо-вентрально.

Ресничный эктодермальный
эпителий.

Есть кожно-мускульный мешок,
обычно есть ротовое отверстие, но
нет кишечника или он
мешкообразный.

Нервная система очень простая -
без мозговых ганглиев.

Мезодерма в основном
паренхиматозная. Протонефридиев
нет.

Более 100 видов.



By Marco Curini-Galletti, Tom Artois, Valentina Delogu, Willem H. De Smet, Diego Fontaneto, Ulf Jondelius, Francesca Leasi, Alejandro Martínez, Inga Meyer-Wachsmuth, Karin Sara Nilsson, Paolo Tongiorgi, Katrine Worsaae, M. Antonio Todaro - Patterns of Diversity in Soft-Bodied Meiofauna: Dispersal Ability and Body Size Matter. PLOS ONE, 2012, CC BY 2.5, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=40980647>

Подтип Xenoturbellida

- два эпителиальных слоя, ротовое отверстие, мешковидный “желудок”
- нервная система без ганглиев + простойстатоцист
- без специализированных гонад

несколько видов в основном на больших глубинах



[<https://www.mbari.org/wp-content/uploads/2016/02/x-monstroa-crop-400.jpg>]

Подтип Acoelomorpha

- два эпителиальных слоя, ротовое отверстие, иногда с мешковидным “желудком”
- нервная система с простыми ганглиями + простойстатоцист + иногда простые глазки
- без специализированных гонад

около 100 видов в основном на мелководьях, часто с фотосинтезирующими симбионтами



By Stevie Smith -
<https://www.flickr.com/photos/68769579@N07/8479480795/>, CC BY 2.0,
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=35405748>

Современные исследования поддерживают выделение данного типа и его положение по отношению к другим билатериям: считается, что данный тип отделился от других билатерий очень давно, до появления других групп, и близок к исходным формам билатерий, то есть Xenacoelomorpha рассматриваются как сестринская группа по отношению к остальным билатерия (так называемые Nephrozoa - с выделительной системой).

Тип Плоские черви — Platyhelminthes

Либо свободноживущие обитатели водных (редко — наземных) экосистем, либо специализированные паразиты со сложным жизненным циклом, обычно со сменой хозяев.

Тело уплощено дорсо-вентрально. Есть кожно-мускульный мешок, обычно есть ротовое отверстие и кишечник.

Нервная система с хорошо выраженными ганглиями и органами чувств.

Мезодерма в основном паренхиматозная. Полости тела между эктодермой и энтодермой нет.

Выделительная система — протонефридиальная.

Спермии - с 1 или 2 жгутиками, либо без них.

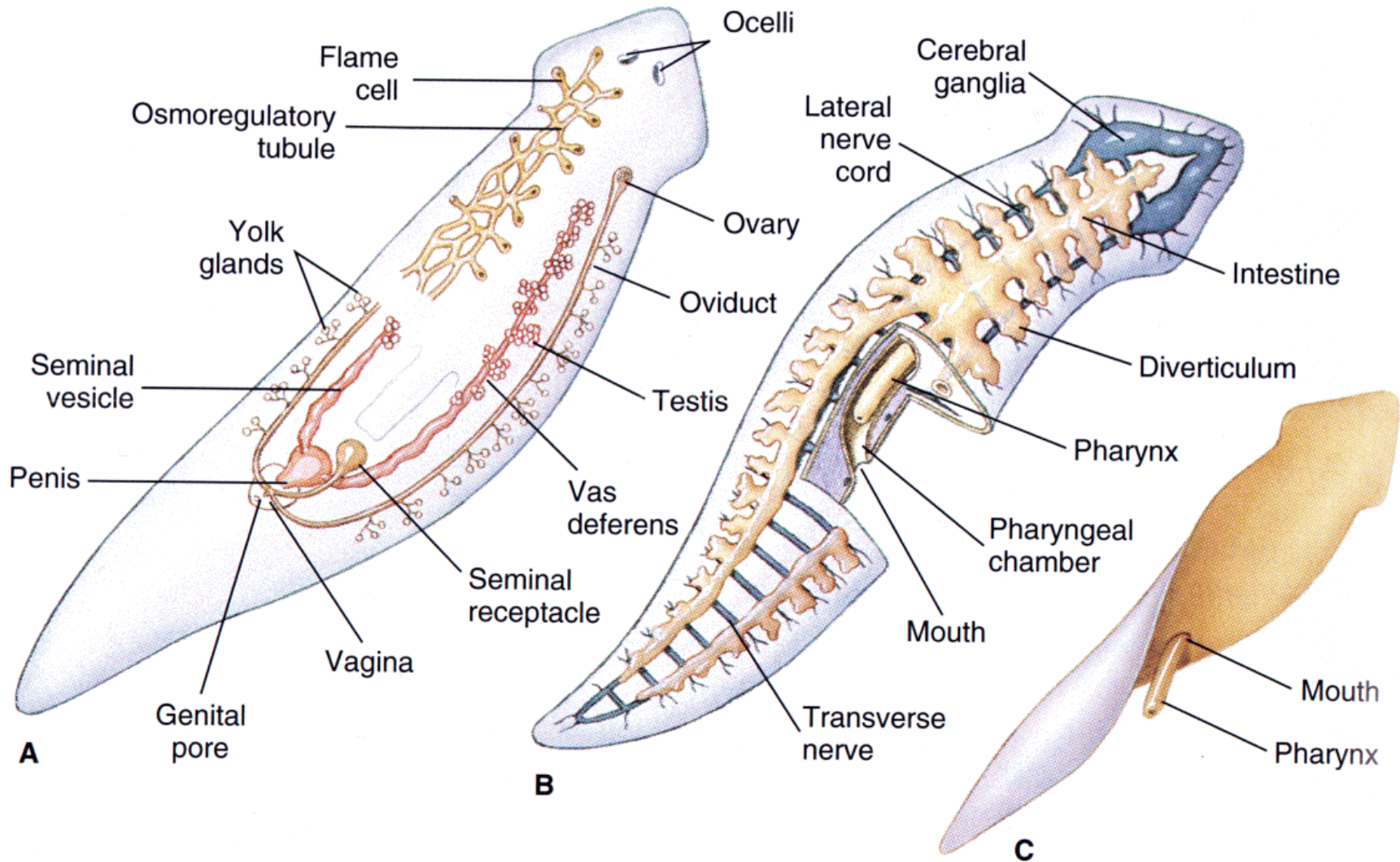
Более 25 000 видов.



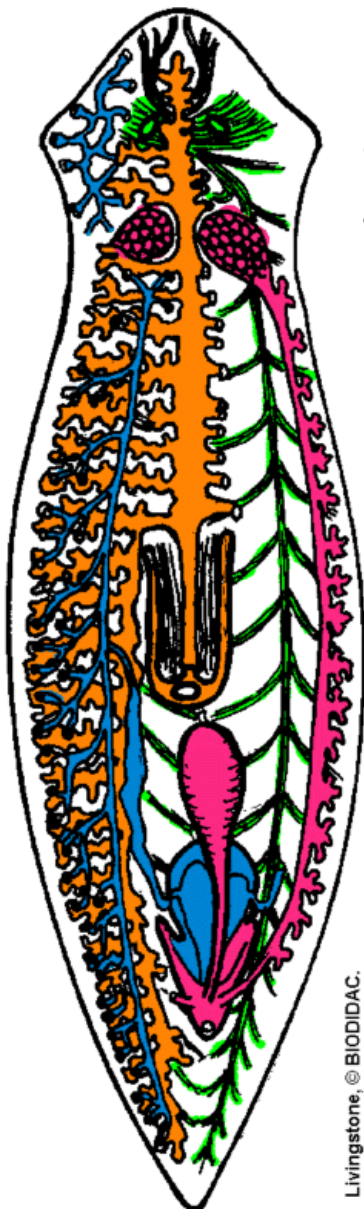
BIODIDACTIC e. J. Nouzeffman, Univ. d'Ontario

Dugesia

Общие особенности организации плоских червей > см. Учебник Догеля!!!

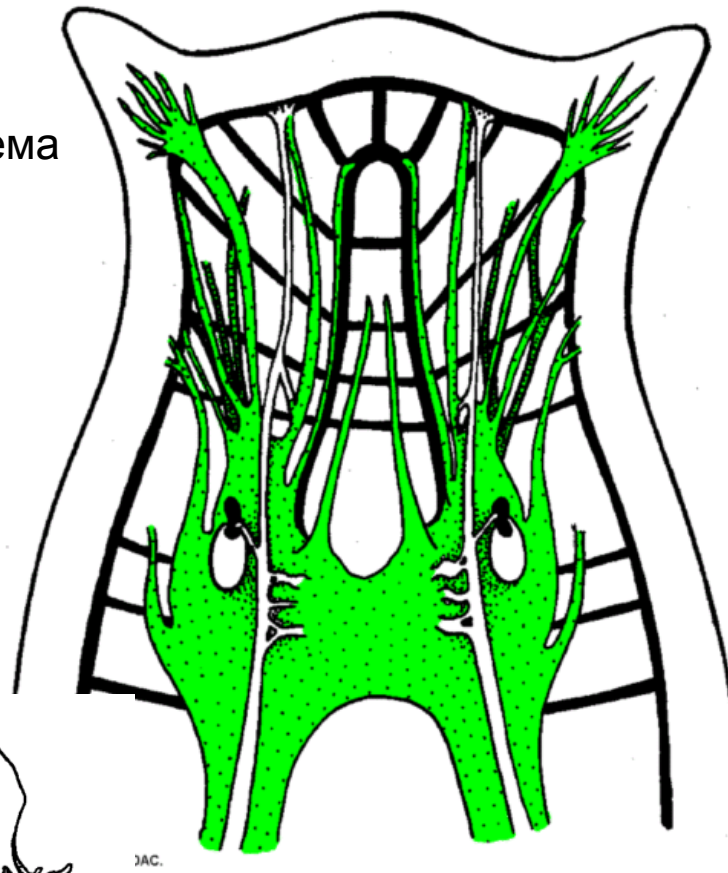


(По Hickman et al., 2000)

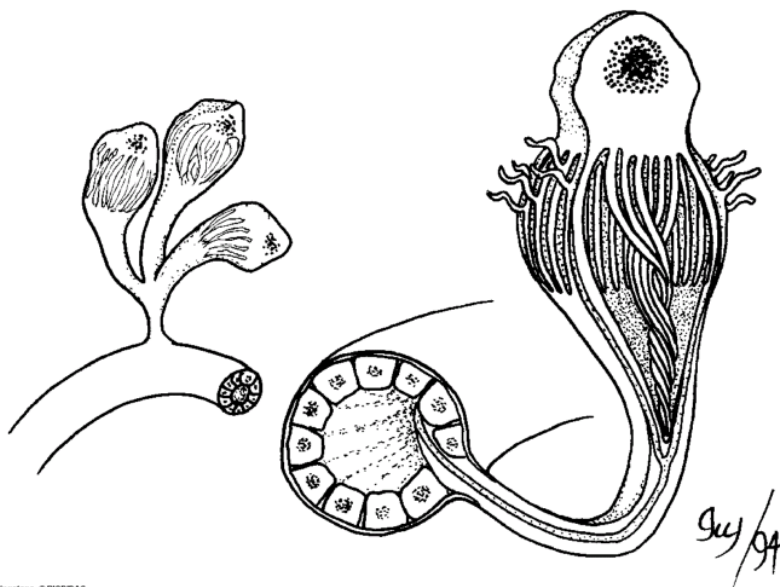


Livingstone, © BIODIDAC.

Нервная система
в передней
части тела



JAC.

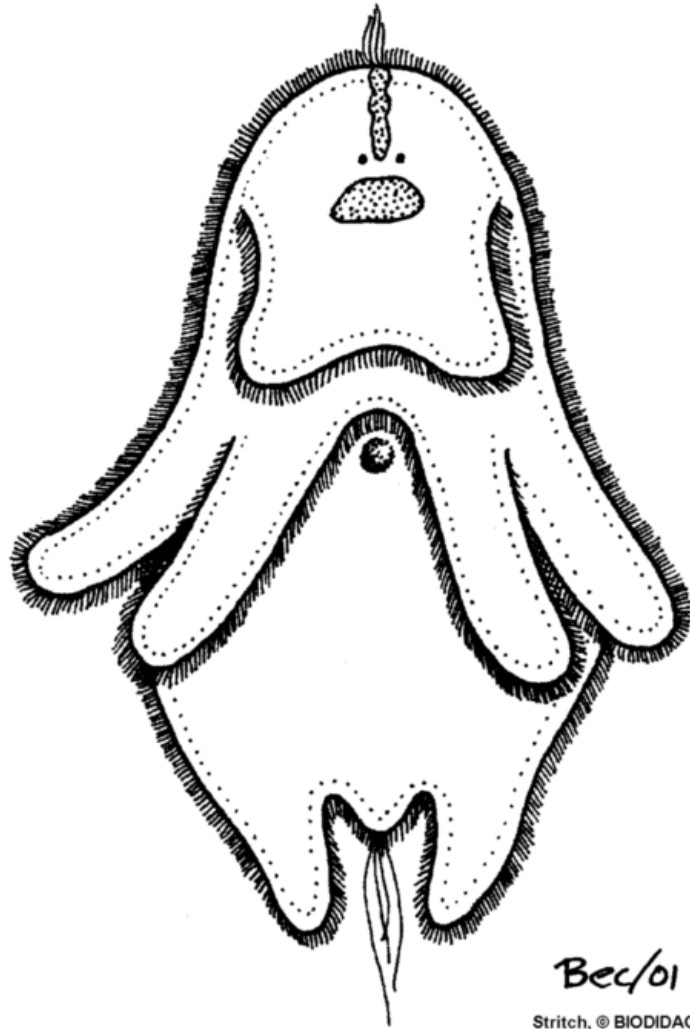


Протонефридий с
мерцательными клетками

9/94

Livingstone, © BIODIDAC

© M.G. Sergeev, 2020

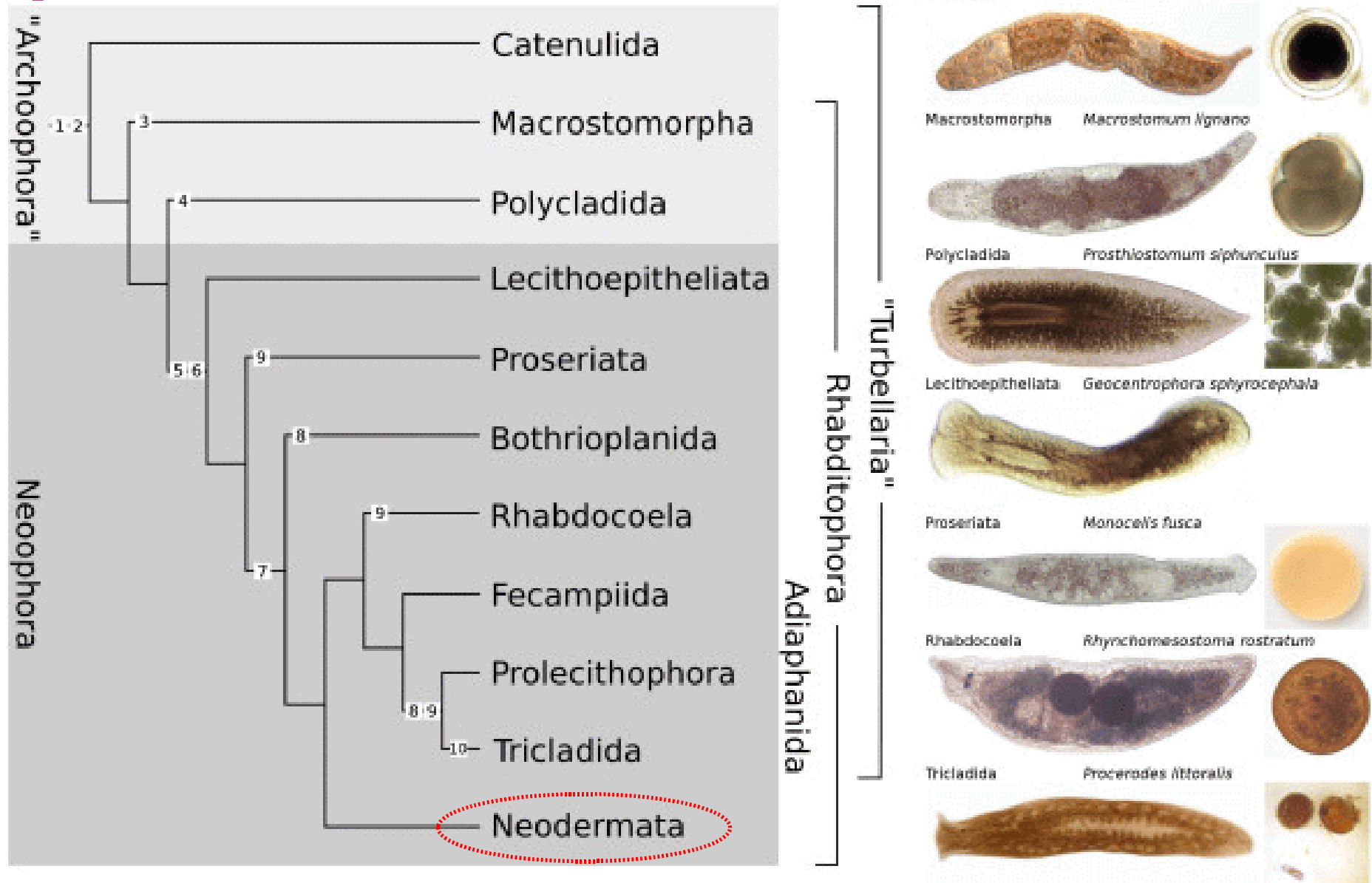


Мюллеровская личинка
поликладид (с
элементами радиальной
симметрии - основание
связывать происхождение
плоских червей со
стрекающими)

Схема классификации плоских червей, распространенная до конца XX века

- Класс Turbellaria — Ресничные черви
 - ▶ Подкласс Archoophora (яйца с желтком)
(Polycladida (многоветвистокишечные))
 - ▶ Подкласс Neophora (яйца - яйцевые капсулы - без желтка, но с желточными клетками)
 - Seriata (в том числе трехветвистокишечные)
- Класс Trematoda — в том числе дигенетические сосальщики (эндопаразиты)
- Класс Monogeneoidea — Моногенетические сосальщики (эктопаразиты)
- Класс Cestoda — Ленточные черви (эндопаразиты)

Обобщенная современная схема родственных отношений плоских червей



[https://www.researchgate.net/publication/221722608_Developmental_diversity_in_free-living_flatworms/figures?lo=1]

Сравнительно-морфологические и молекулярно-генетические исследования последних лет позволили:

(1) перенести бескишечных - Acoelomorpha в Xenacoelomorpha

(2) разделить собственно плоских червей на несколько групп, одна из которых Neophora, у представителей последней после оплодотворения образуются яйцевые капсулы с зиготой (может быть не одной) и желточными клетками (до нескольких десятков).

(3) разделить так называемых ресничных червей (в том числе бывший подкласс Archophora) на несколько таксонов ранга класса

(4) объединить специализированных паразитов в один класс Neodermata.

[Общие характеристики Polycladida и Tricladida (планарий) читаем в учебнике Догеля]

Класс (?) Neodermata Специализированные паразиты.

У взрослых червей синцитиальный эпителий без ресничек (причем корешковый аппарат последних сохраняется!) с погруженными под базальную пластинку и мышечный слой так называемыми *цитонами*, в которых располагаются ядра клеток (то есть на поверхности - синцитий, обычно с хорошо развитым гликокаликсом и плотно расположенными приповерхностными компонентами цитоскелета, под ним базальная пластинка, дальше - мышечный слой, а глубже, причем на разной глубине, -цитоны).

Такой синцитиальный эпителий с цитонами называют *неодермисом* (или тегументом - в случае Neodermata).

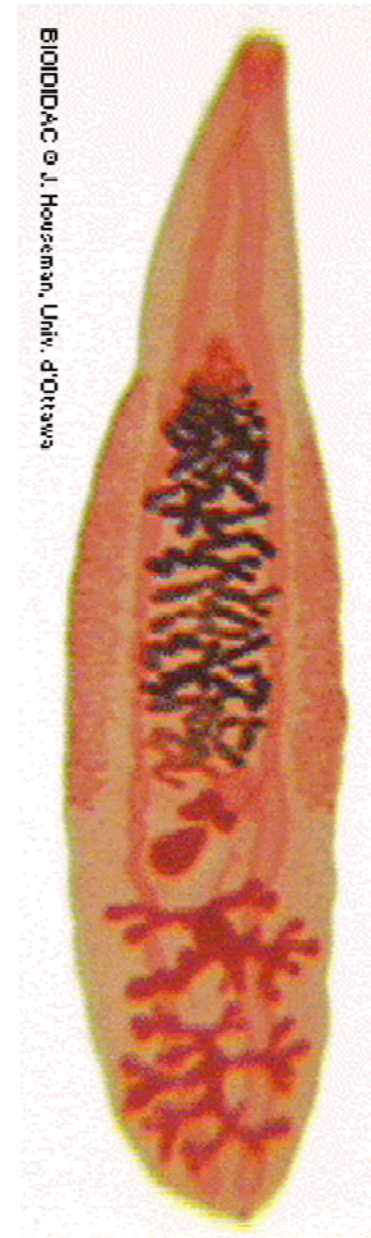
При этом считается, что исходный ресничный эпителий личинок многих Neodermata утрачивается и замещается на неодермис. По некоторым представлениям, клетки неодермиса имеют мезодермальное происхождение!

Подкласс Trematoda —

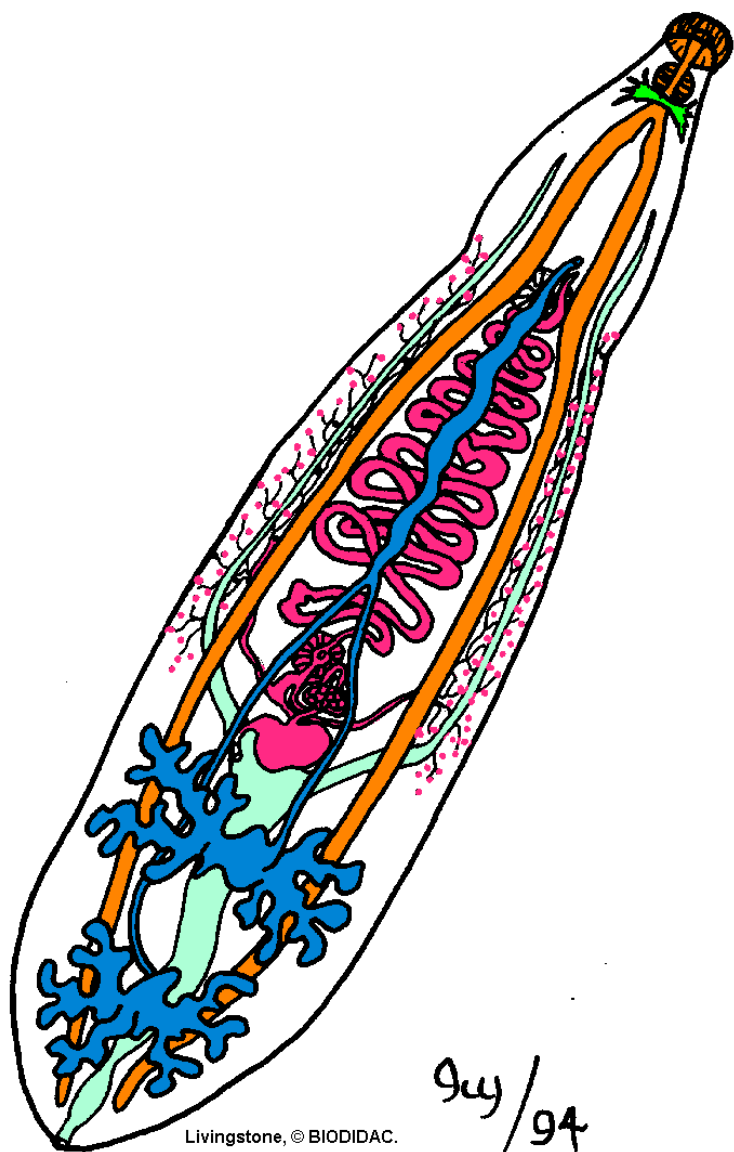
группа Digenea —

Дигенетические сосальщики
[развернутая характеристика > в учебнике]

В основном гермафродиты со сложным жизненным циклом с чередованием поколений и со сменой хозяев. Один из промежуточных хозяев — обычно представитель моллюсков (мягкотелых).



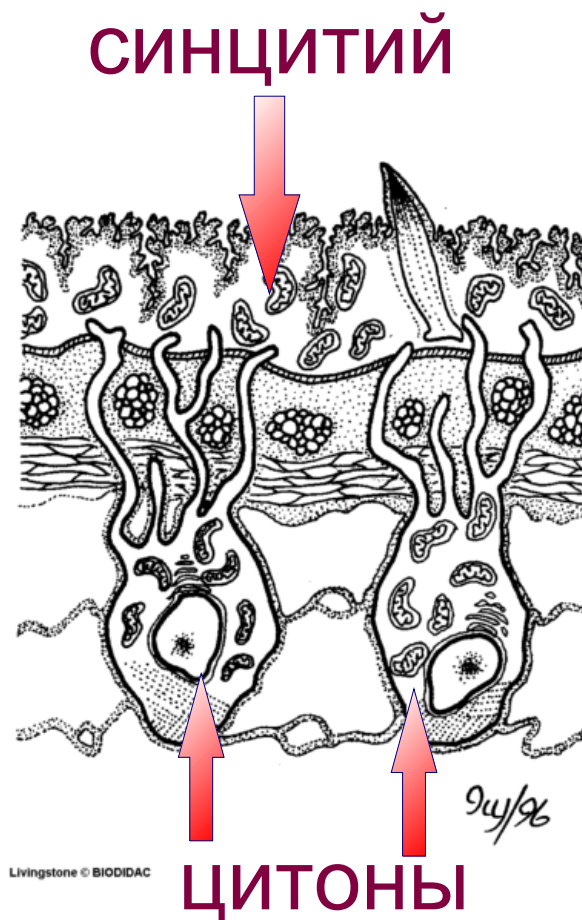
БИОЛОГИЯ С. Л. НОУЗЕМАН, УИИ, РОСТОВ



Livingstone, © BIODIDAC.

94/94

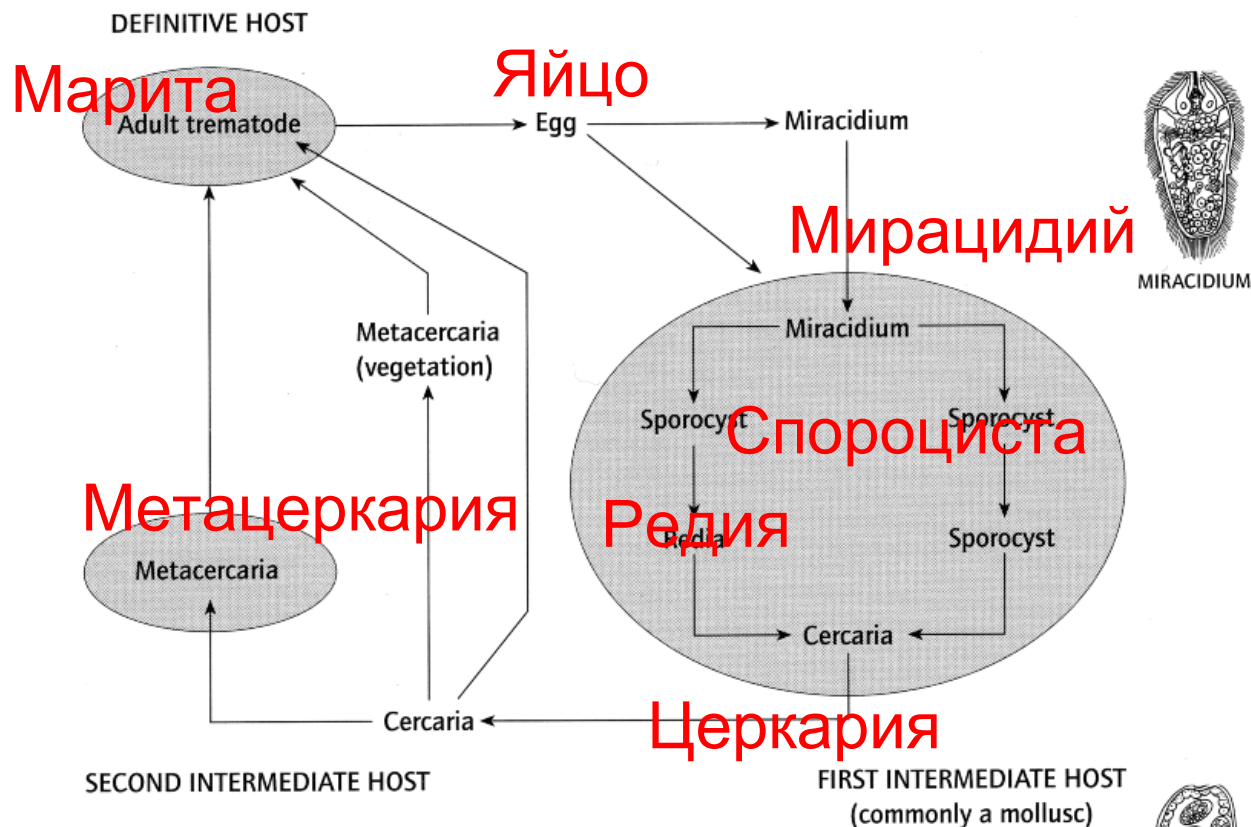
Clonorchis chinensis



СИНЦИТИЙ

ЦИТОНЫ

Livingstone © BIODIDAC



→ Indicates parasite is consumed by host
 → Indicates parasite actively penetrates host

Церкария

Спороциста



Метацеркария

Редия



(По McArthur, 1996 и Noble, Noble, 1976 из Barnes et al., 2001)

У дигенетических сосальщиков обычно выделяют несколько вариантов жизненных циклов, но все они включают стадии, проходящие в промежуточных хозяевах (как минимум, одном -тогда это обычно брюхоногие моллюски) в водной среде (за редкими исключениями) и в окончательном хозяине (позвоночное):

(1) мирацидий появляется в воде и после этого внедряется в ткани моллюска либо моллюск проглатывает яйцевую капсулу, а мирацидий вылупляется в пищеварительной системе моллюска

(2) в моллюске мирацидий развивается в спороцисту, при этом у части групп спороцисты продуцируют редии (с провизорной пищеварительной системой), а у других - новые поколения спороцист

(3) редии или новые поколения спороцист (см. 2) продуцируют церкарии, покидающие ткани моллюска, это расселительная стадия (обычно плавающая)

(4) у части сосальщиков церкарии плавают в воде и находят сразу окончательного хозяина, в которого внедряются через кожные покровы; у других - они цистируются на поверхности водных растений; в третьих - внедряются в ткани второго промежуточного хозяина и превращаются в метацеркарию

Соответственно, в жизненном цикле дигенетических сосальщиков обычно есть несколько стадий, на которых происходит размножение:

- (1) взрослые (мариты), обычно гермафродиты, продуцирующие яйцевые капсулы
- (2) спороцисты
- (3) у части групп - редии.

Большая часть русскоязычных источников считает, что спороцисты и редии размножаются партеногенетическим путем. В англоязычной литературе обычно считается, что это бесполое размножение, близкое к почкованию.

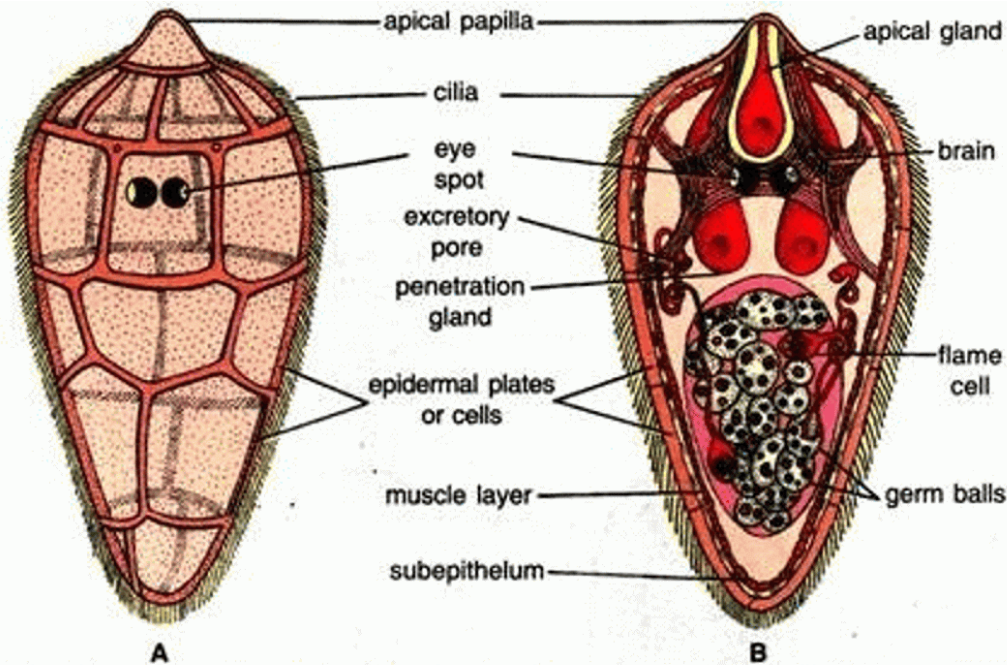


Fig. 41.15. *Fasciola hepatica*. Miracidium larva. A—External structure; B—Internal structure.

[<http://www.biologydiscussion.com/invertebrate-zoology/phyllum-platyhelminthes/fasciola-hepatica-habitat-structure-and-life-history/28888>]

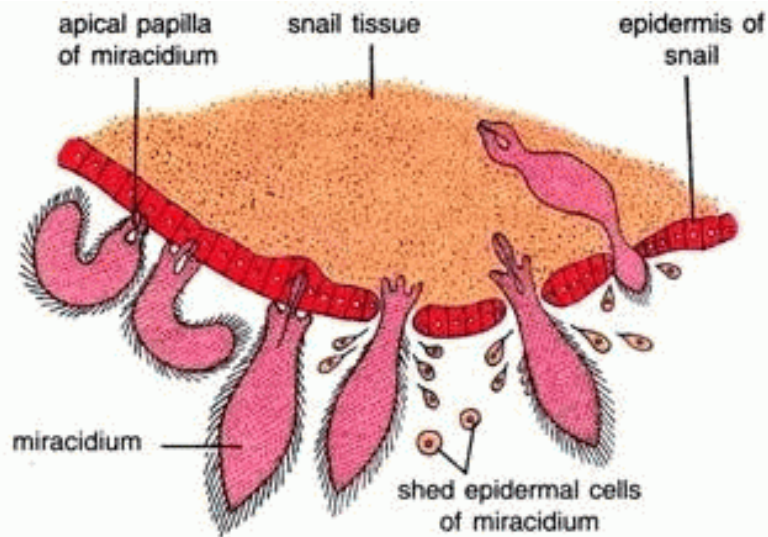


Fig. 41.16. Miracidium of *Fasciolopsis buski*. Stage of penetration through snail epidermis.

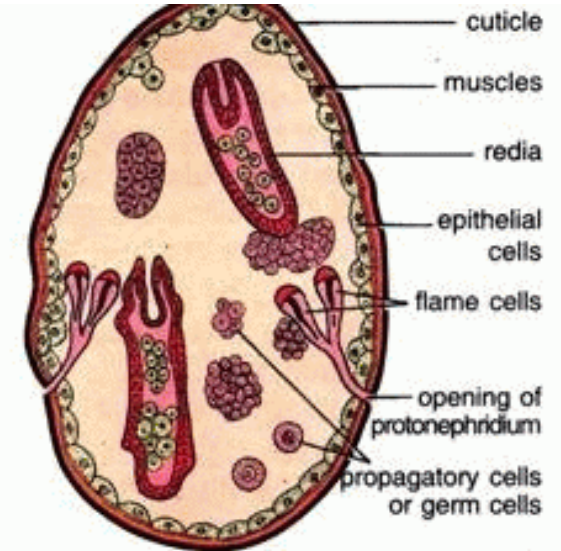


Fig. 41.17. *Fasciola hepatica*. Sporocyst.

Описторхоз и клонорхоз

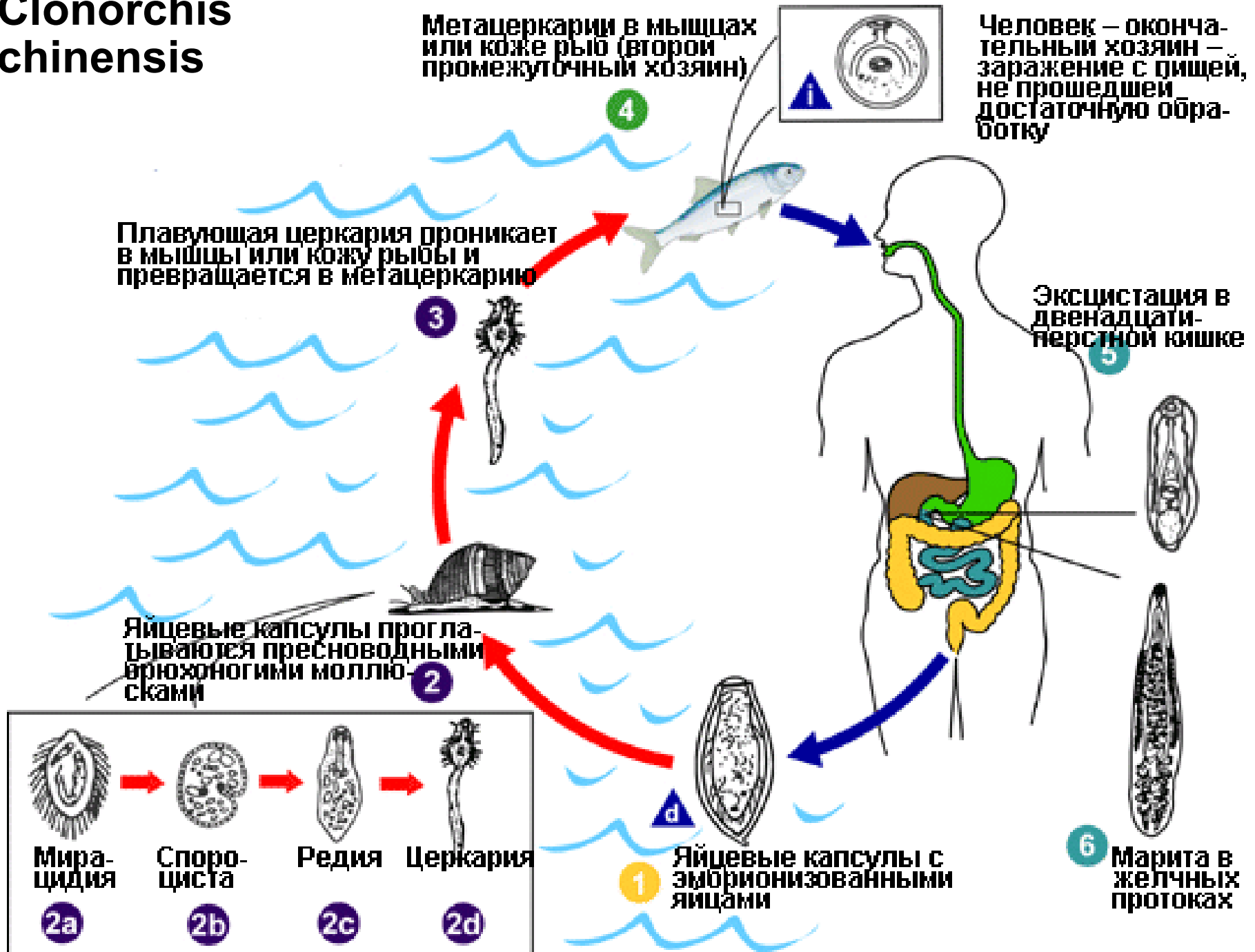


Opistorchis felinus —
Двуустка кошачья



Clonorchis chinensis
(=*Opistorchis chinensis*) —
Двуустка китайская

Clonorchis chinensis



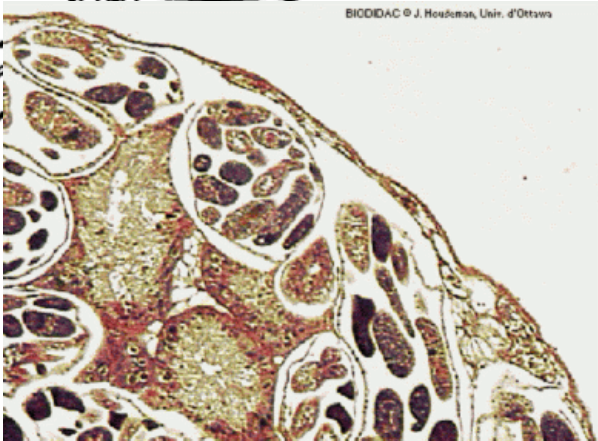


BIODIDAC © J. Houseman

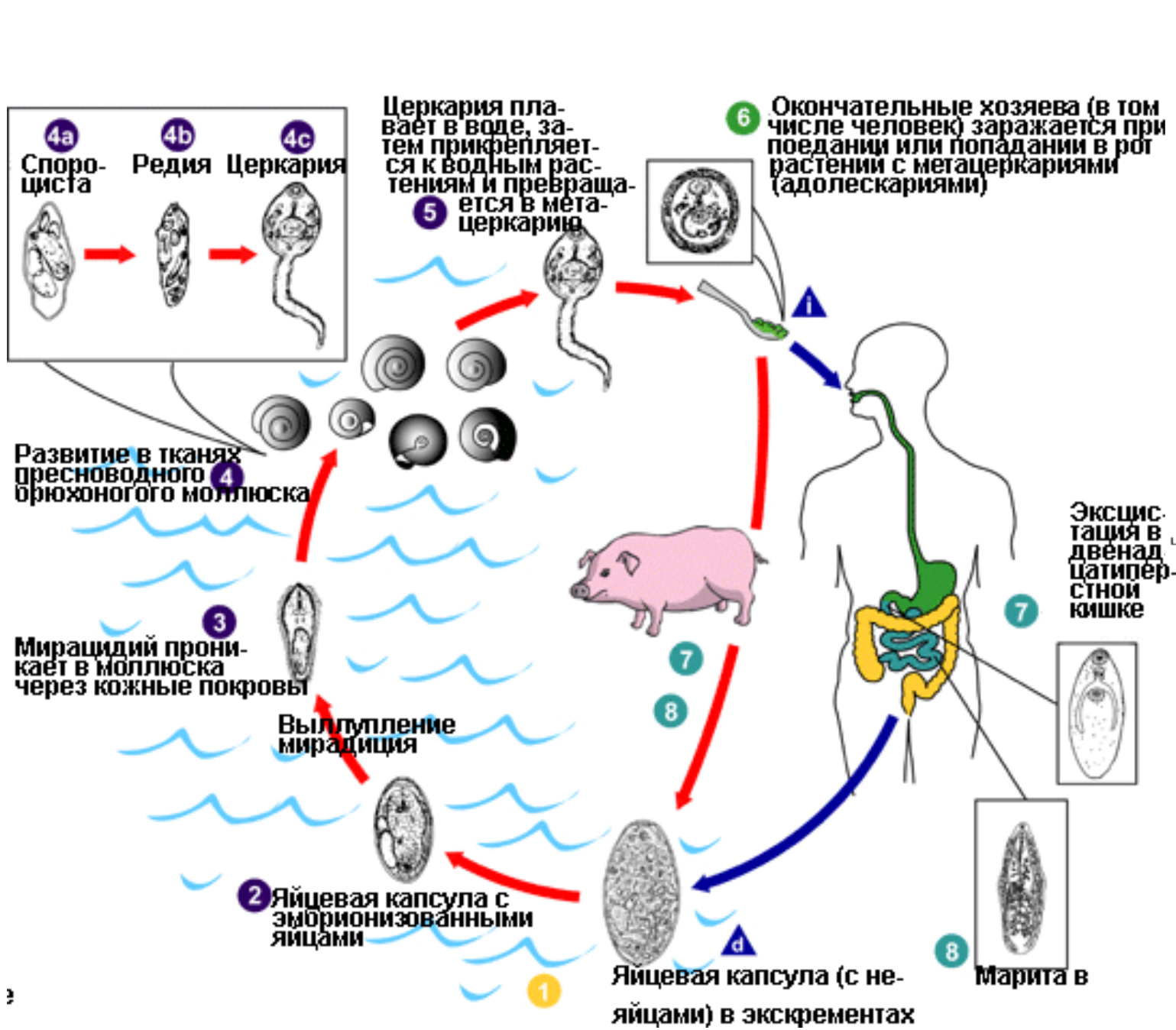


BIODIDAC © J. Houseman

AC



BIODIDAC © J. Houseman, Univ. d'Ottawa



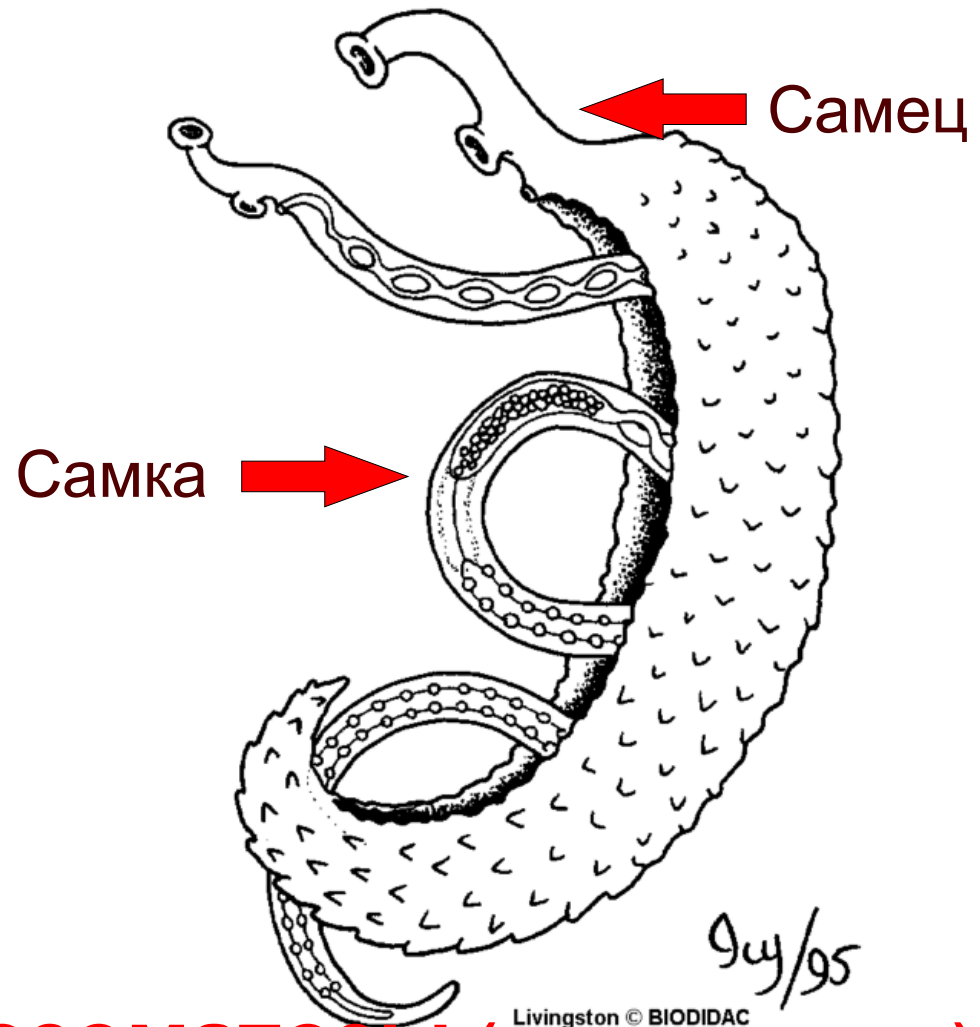
Livingston © BIODIDAC

Fasciola hepatica

Своеобразное семейство Schistosomatidae:
раздельнополые, церкарии с вилочкообразным хвостиком,
внедряются в окончательного хозяина (паразиты
кровеносной системы)



BIODIDAC © J. Houseman, Univ. d'Ottawa

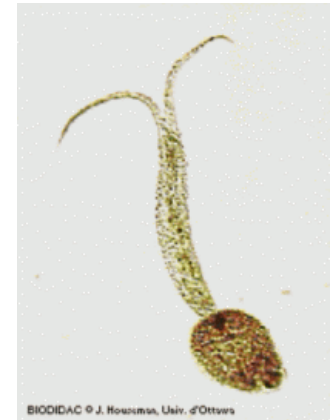
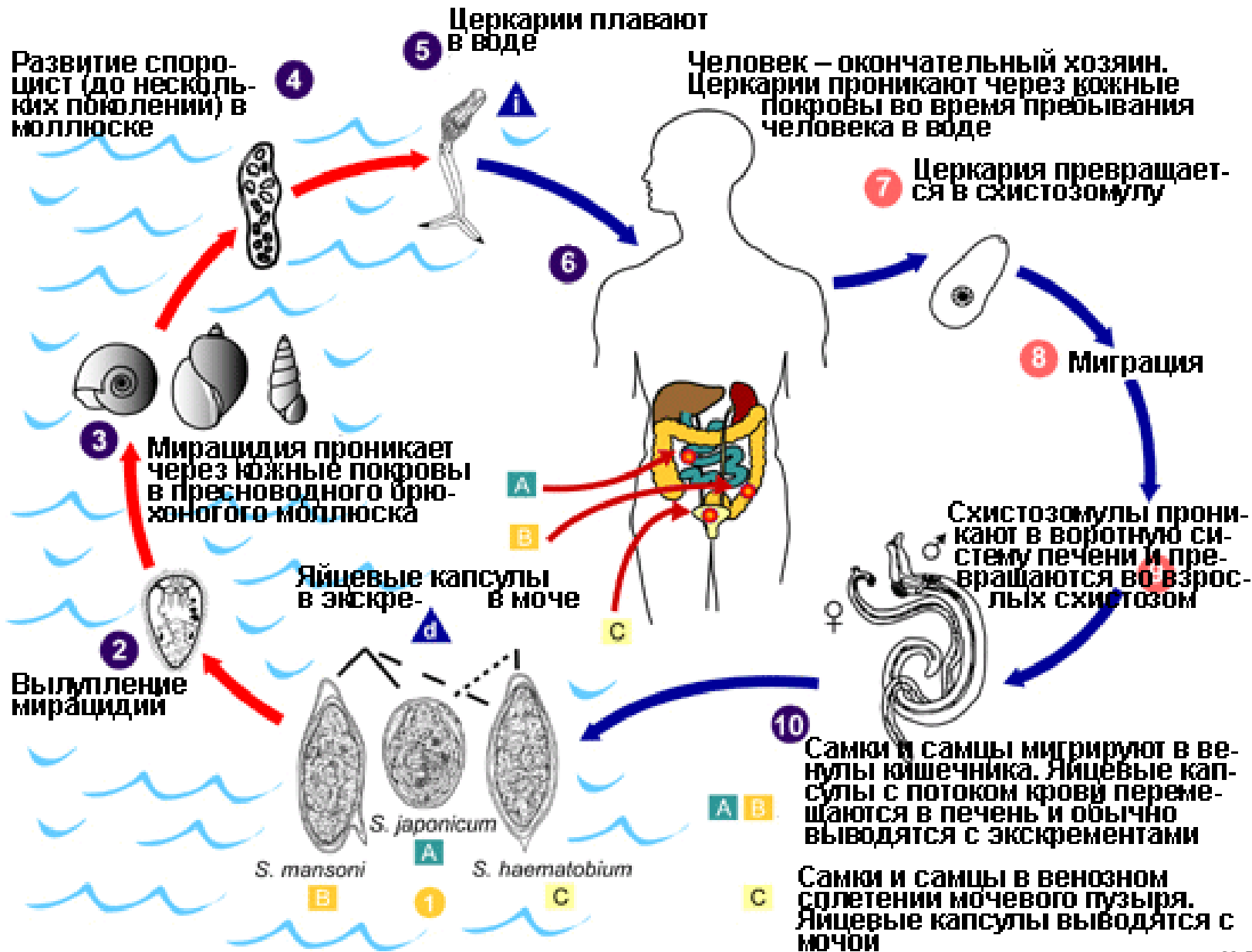


Шистозоматозы (шистосомозы)

Заражено около 200 млн человек.

© M.G. Sergeev, 2020

Schistosoma



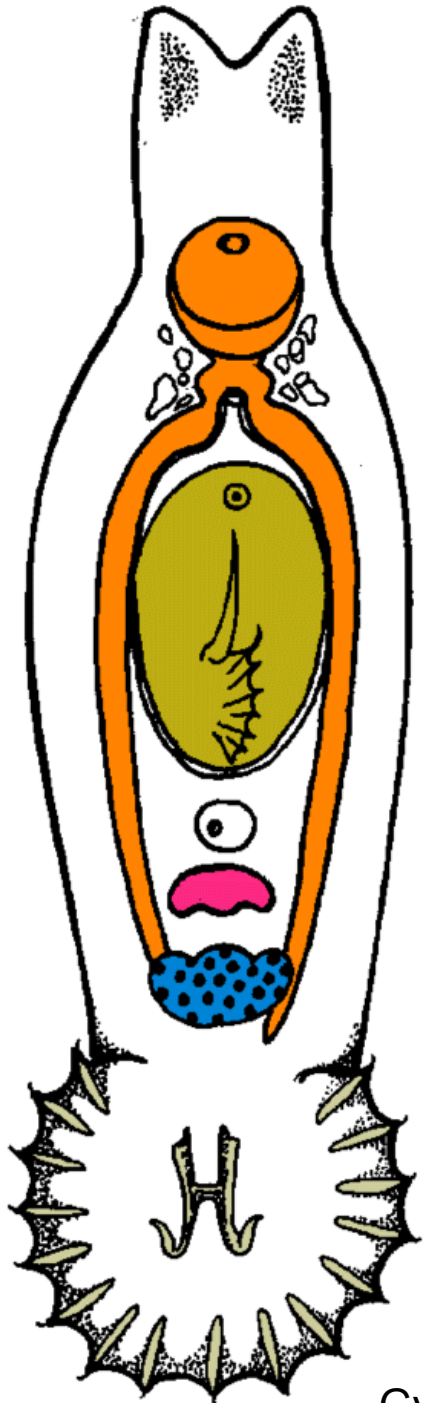
Группа Aspidogastrea с очень характерной крупной брюшной присоской и очень сложной нервной системой



Паразиты двустворчатых моллюсков и рыб, а также черепаха. Промежуточные хозяева — различные моллюски.

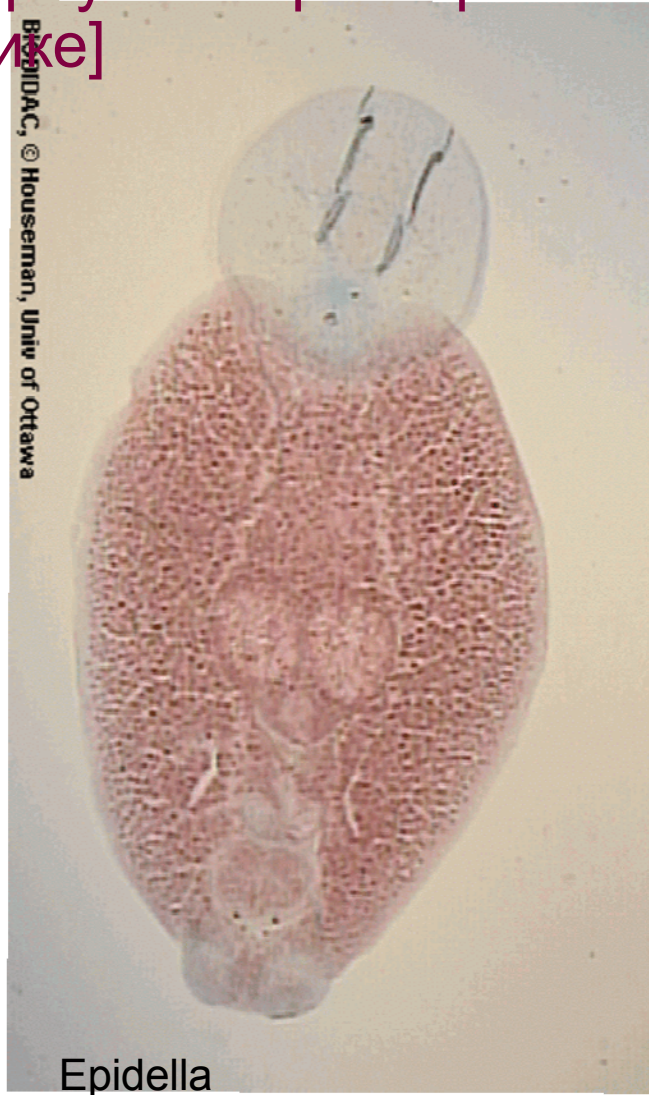
[tolweb.org by Klaus Rohde]

[развернутая характеристика > в учебнике]



Gyrodactylus

Livingstone, © BIODIDAC.

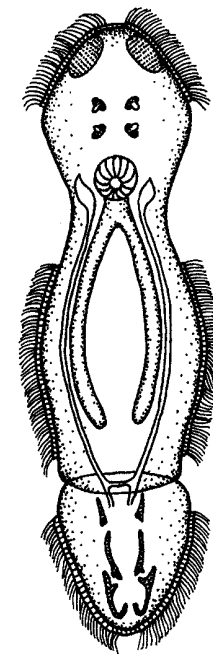


Epidella

BIODIDAC, © Houseman, Univ of Ottawa

Подкласс Monogenoidea — Моногенетические сосальщики

Онкомирацидий



Бес/01
Stitch, © BIODIDAC

Подкласс Cestoidea — Ленточные черви
Облигатные эндопаразиты позвоночных и беспозвоночных. Взрослые особи почти исключительно паразиты кишечника.
Тело обычно состоит из 3 отделов: головки (сколекса) с разнообразными органами прикрепления, шейки и стробилы из многих члеников (проглоттид). Каждый членик, как правило, содержит один или два набора половых систем, граница между сегментами обычно образована складкой или перетяжкой, то есть до какой-то степени условна.

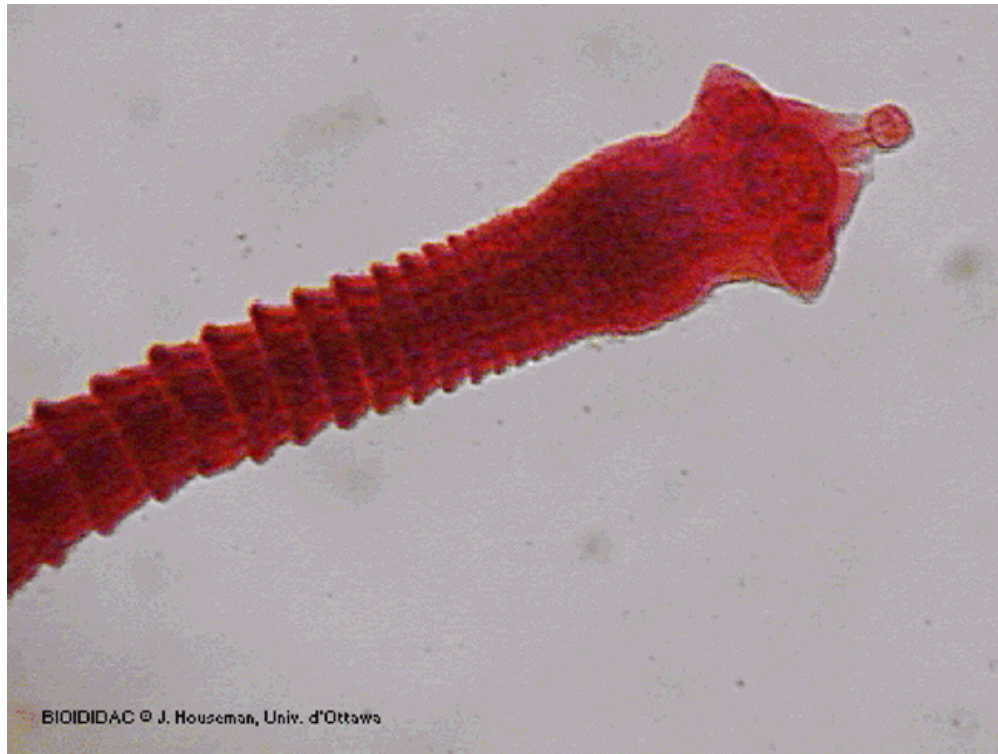
Пищеварительной системы нет.

Гермафродиты со сложным жизненным циклом, нередко со сменой хозяев, некоторые способны размножаться на личиночной стадии.



I Livingstone © BIODIDAC

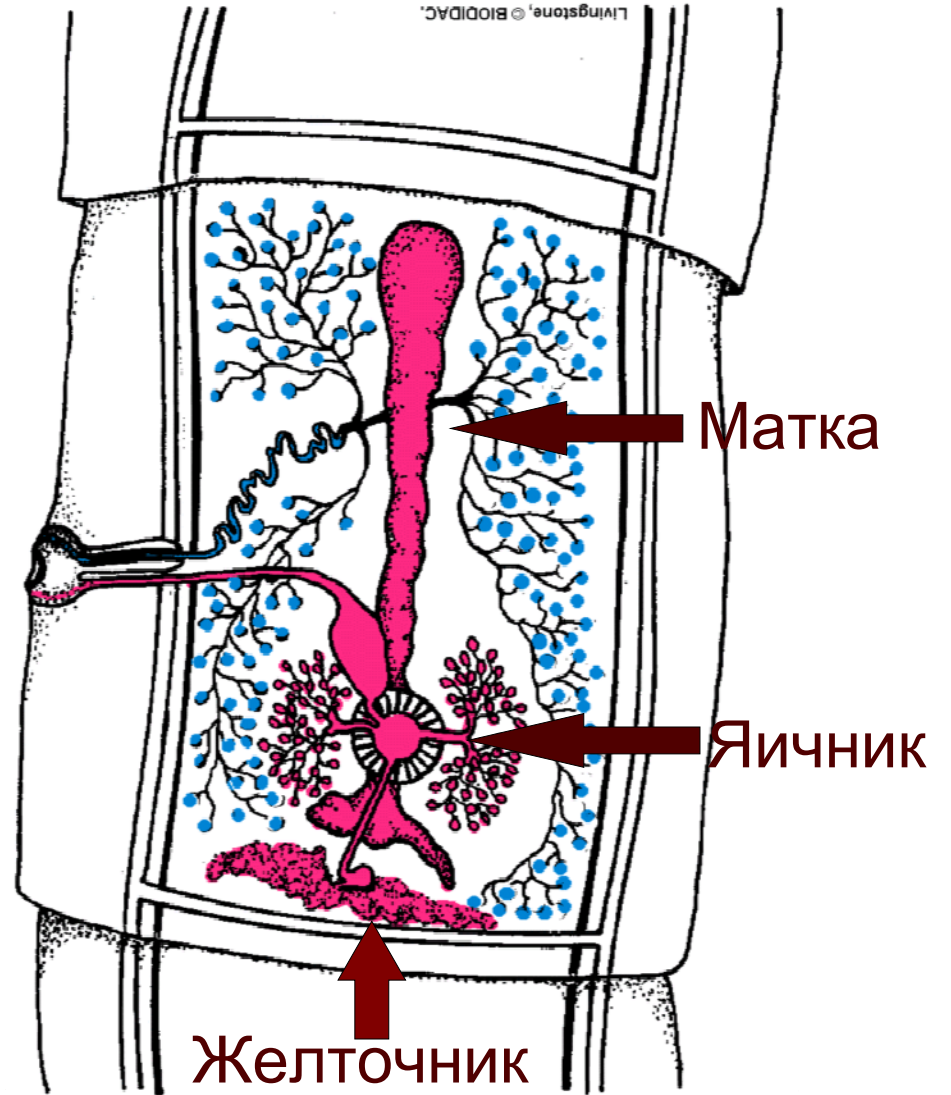
[развернутая характеристика > в учебнике]



Livingstone, © BIODIDAC.



Livingstone, © BIODIDAC.





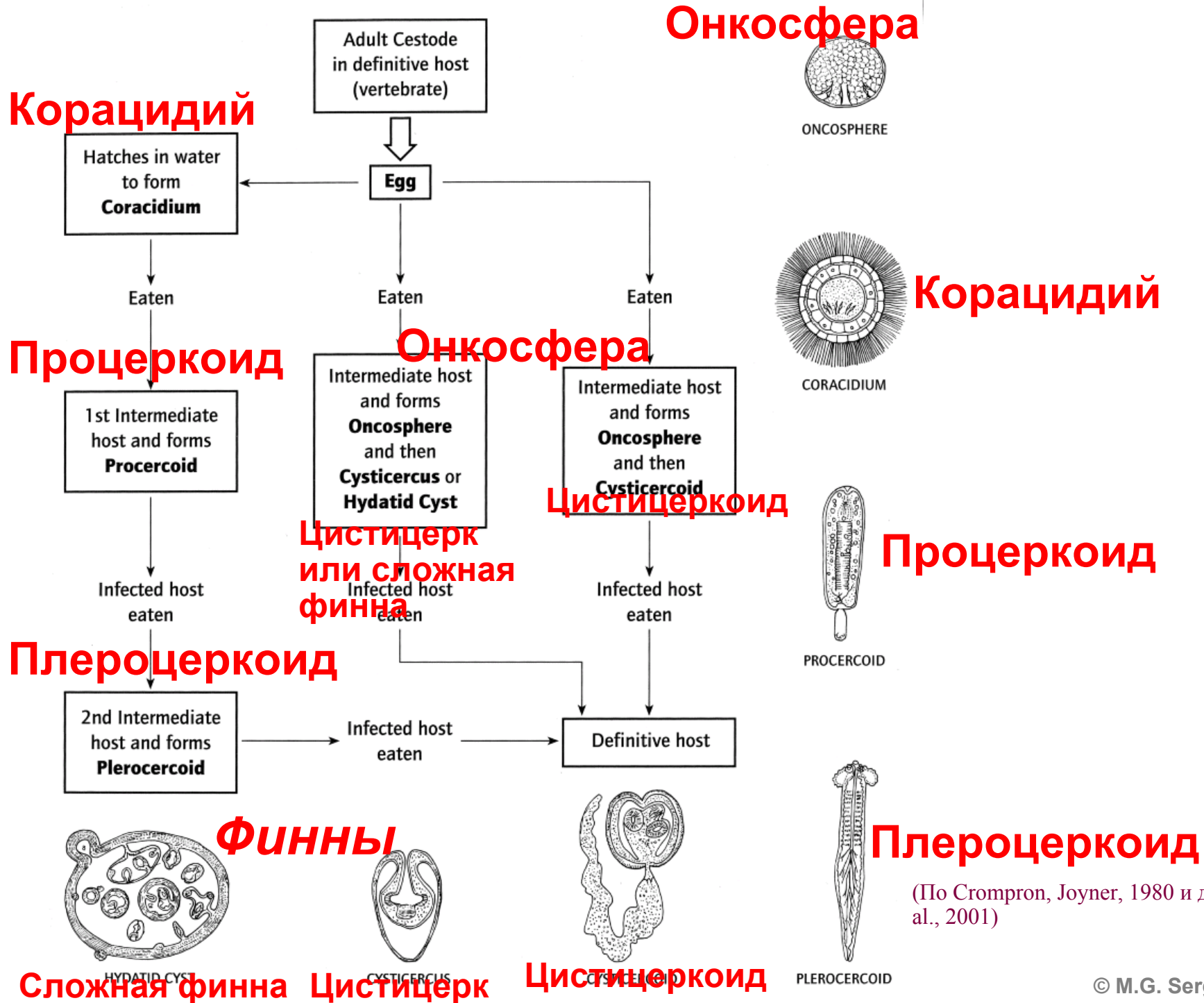
9/4/95

I. Livingstone © BIODIDAC



BIODIDAC © J. Houseman, Univ. d'Ottawa

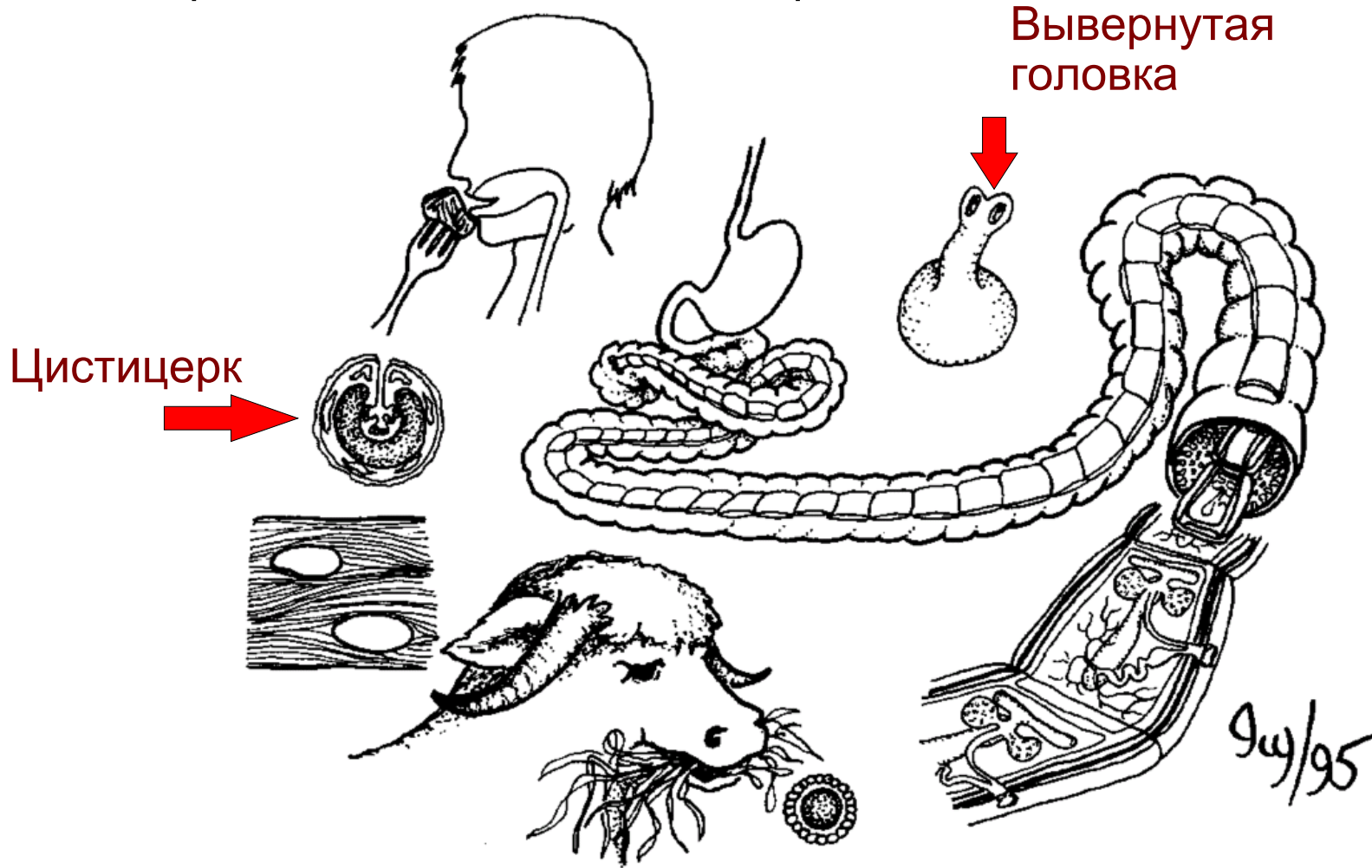
© M.G. Sergeev, 2020



В жизненных циклах ленточных червей, как правило, нет смены поколений, но есть смена хозяев (промежуточного и окончательного). Есть два основных типа жизненных циклов: (1) связанный с водой, когда после попадания яйцевой капсулы в воду появляется личинка -короцидий (с ресничками); эту личинку должен проглотить представитель веслоногих ракообразных, в рачке она превращается в личинку следующего возраста -процеркоид, затем обычно рачка съедает второй промежуточный хозяин -рыба, в которой развивается плероцеркоид; окончательный хозяин должен съесть промежуточного.

(2) связанный с наземной средой: эмбрионизированное яйцо обычно должно попасть в пищеварительную систему промежуточного хозяина, в котором (в зависимости от таксона) развивается личинка - цистицеркоид либо цистицерк либо гидатидная циста (сложная финна); заражение окончательного хозяина происходит в результате поедания частей промежуточного хозяина, в которых обитают личинки паразита. Гидатидная циста может образовывать внутри себя дочерние и даже внучатые цисты.

Общая схема жизненного цикла



Livingston © BIODIDAC

Паразиты человека в основном представлены в двух группах:

лентецы

сколекс с ботриями

жизненный цикл связан с водой

яйцевые капсулы

выводятся через яйцевыводящие протоки

цепни

сколекс с

присоскам и (или) крючьями

жизненный цикл не связан с водой

яйцевые капсулы

выводятся через разрывы

стенок членика

Дифиллоботриоз

Diphyllobothrium latum —
Лентец широкий (до 10 м)

Заражение второго промежуточного хозяина при съедании веслоногого ракообразного с процеркоидом. Во вторичном хозяине развивается плероцеркоид

Возможно попадание плероцеркоида в третьего промежуточного хозяина (хищные рыбы)

Окончательный хозяин (в том числе человек) заражается при употреблении рыбы, не прошедшей достаточную обработку

Процеркоид в полости тела веслоногого

Развитие процеркоида

Веслоногие ракообразные

Веслоногие ракообразные проглатывают корацидиев

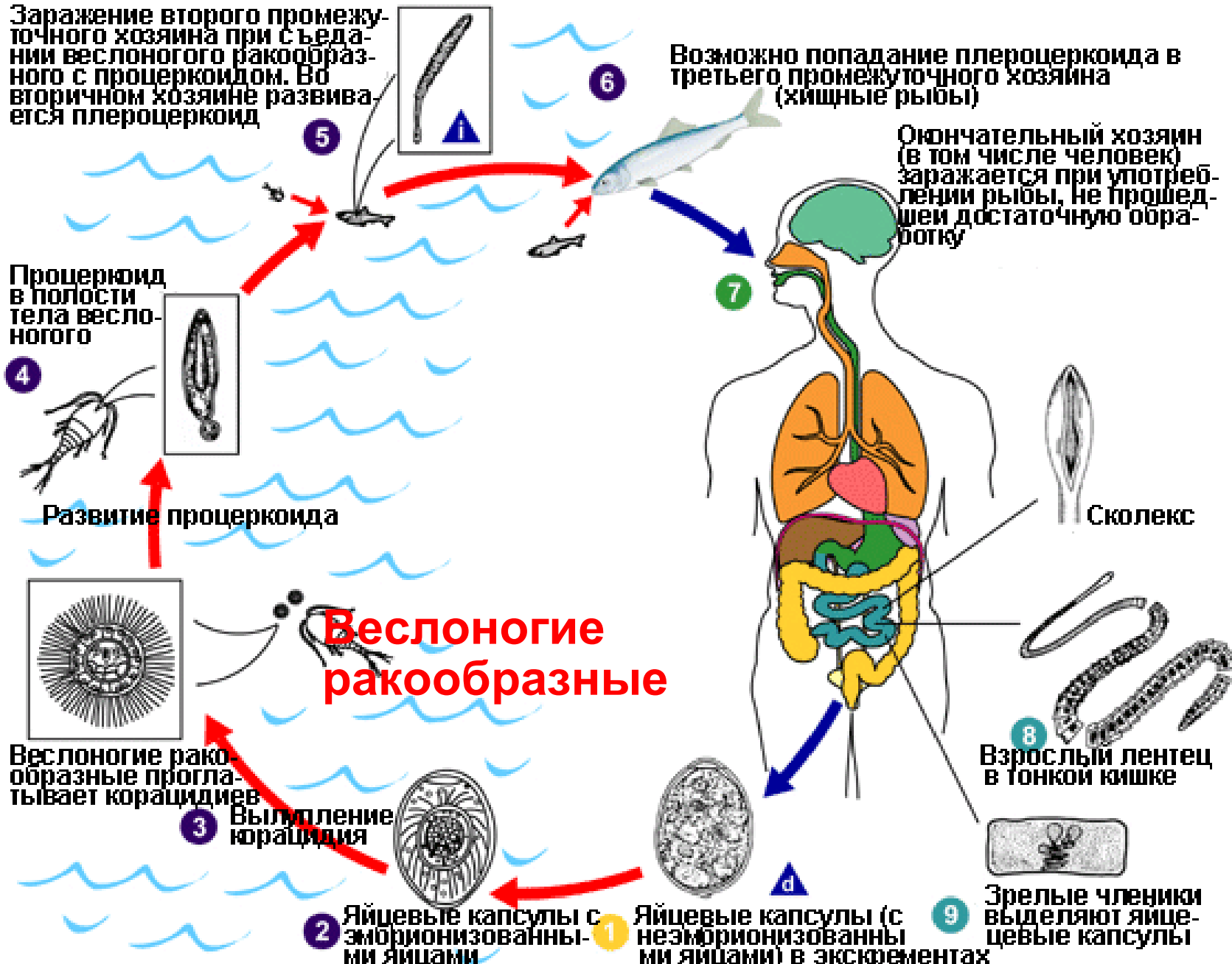
Вылупление корацидия

Яйцевые капсулы с эмбрионизованными яйцами

Яйцевые капсулы (с незморионизованными яйцами) в экскрементах

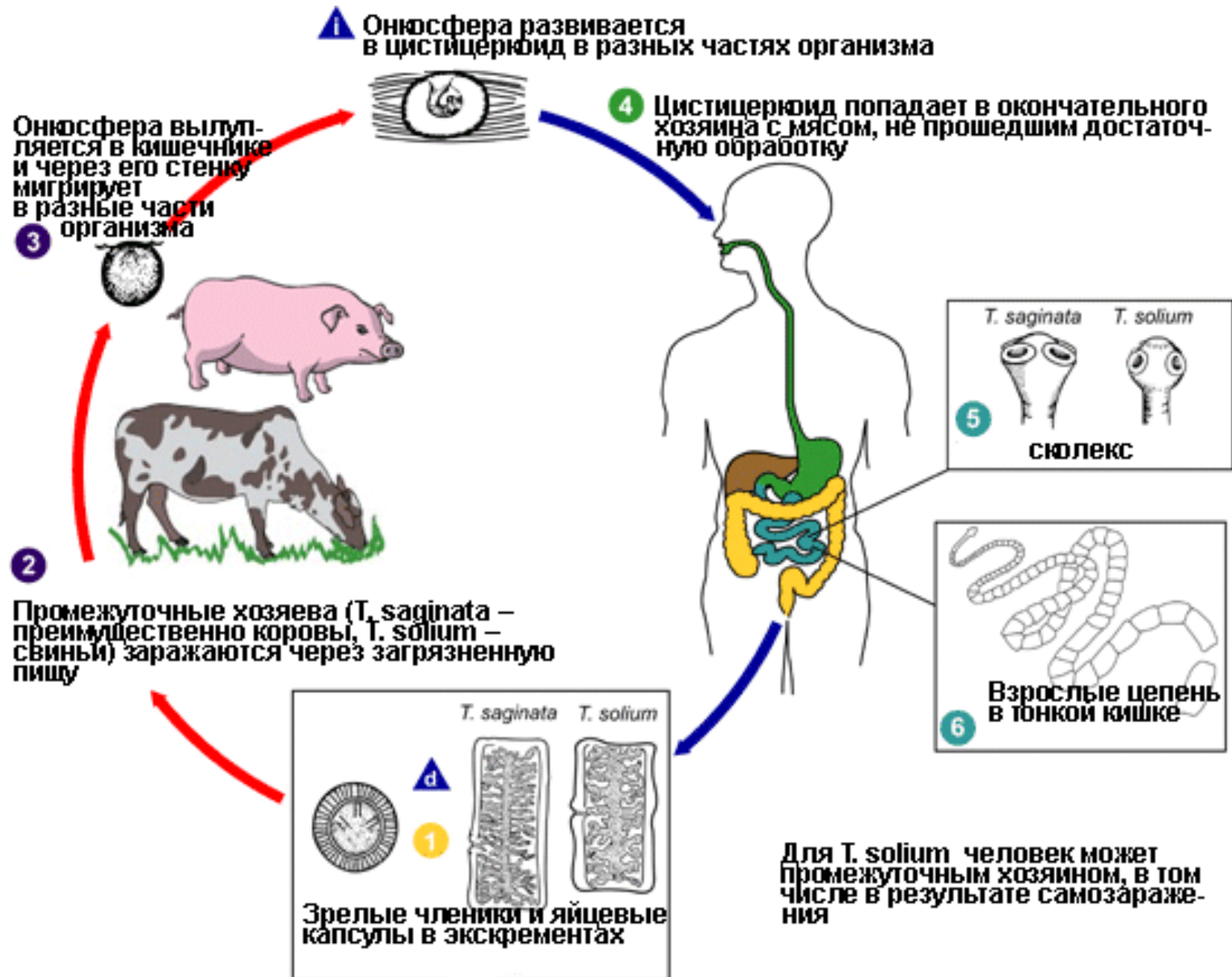
Взрослый лентец в тонкой кишке

Зрелые членики выделяют яйцевые капсулы



Тениаринхоз

Цепни



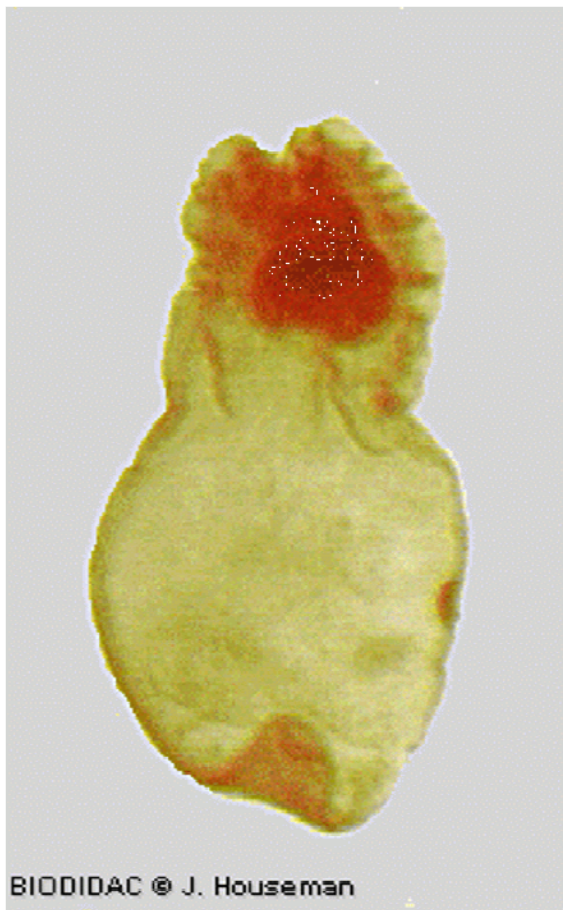
Taenia (Taeniarhynchus) saginatus —
Цепень невооруженный, или бычий (до 10 м)

(Из Miller, Harley, 1996)

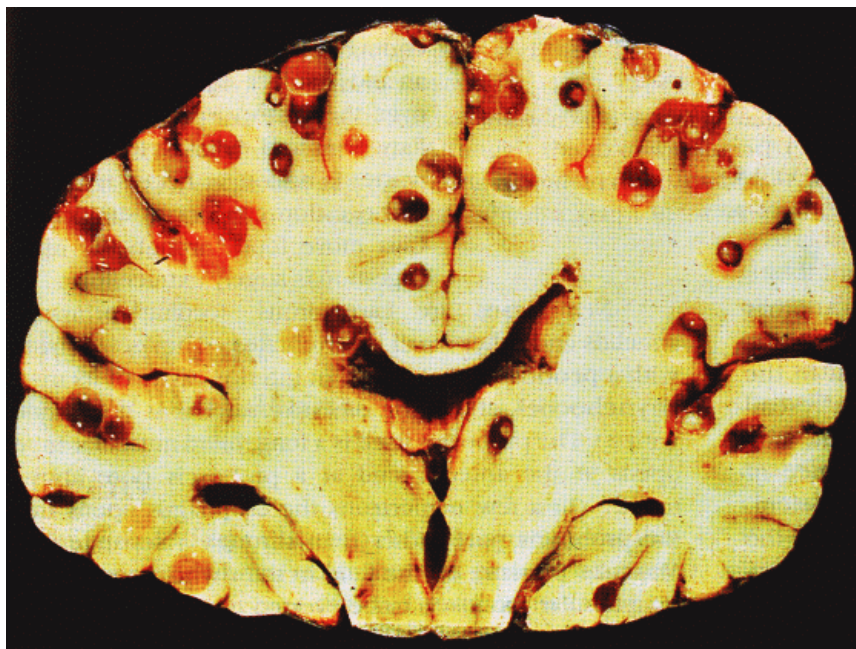
© M.G. Sergeev, 2020

- *Taenia solium* — Цепень вооруженный, или свиной (до 3 м) — тениоз и цистицеркоз
 - ▶ Промежуточный хозяин — свинья (финны — цистицерки) и человек (самозаражение яйцами, а также члениками при забросе в желудок)
 - ▶ Тонкий кишечник
 - ▶ Повсеместно

- *Hymenolepis nana* — Цепень карликовый (до 4,5 см) — гименолепидоз
 - ▶ Развитие обычно без промежуточных хозяев (исходно промежуточные хозяева - насекомые), в том числе возможны повторные заражения
 - ▶ Кишечник
 - ▶ Повсеместно

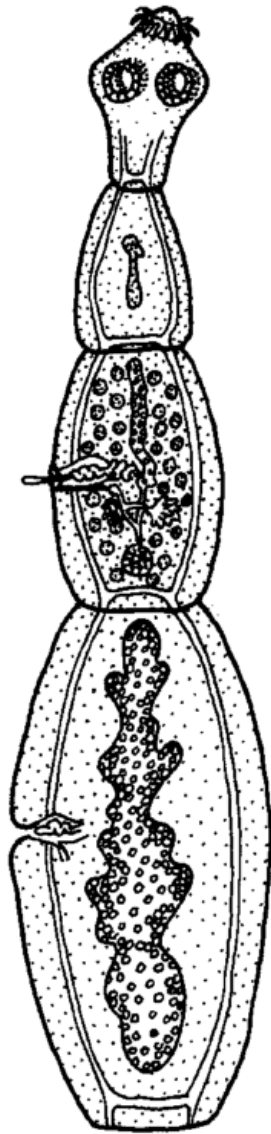


Цистицерки *Taenia pisiformis*

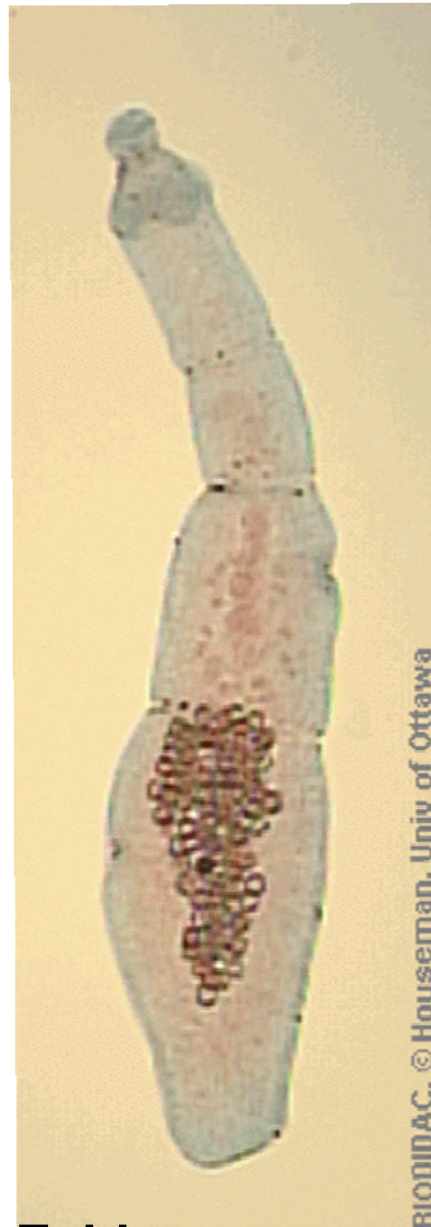


Цистицерки *Taenia solium* в
ГОЛОВНОМ МОЗГЕ (Из Hickman et al., 2000)

Эхинококкоз

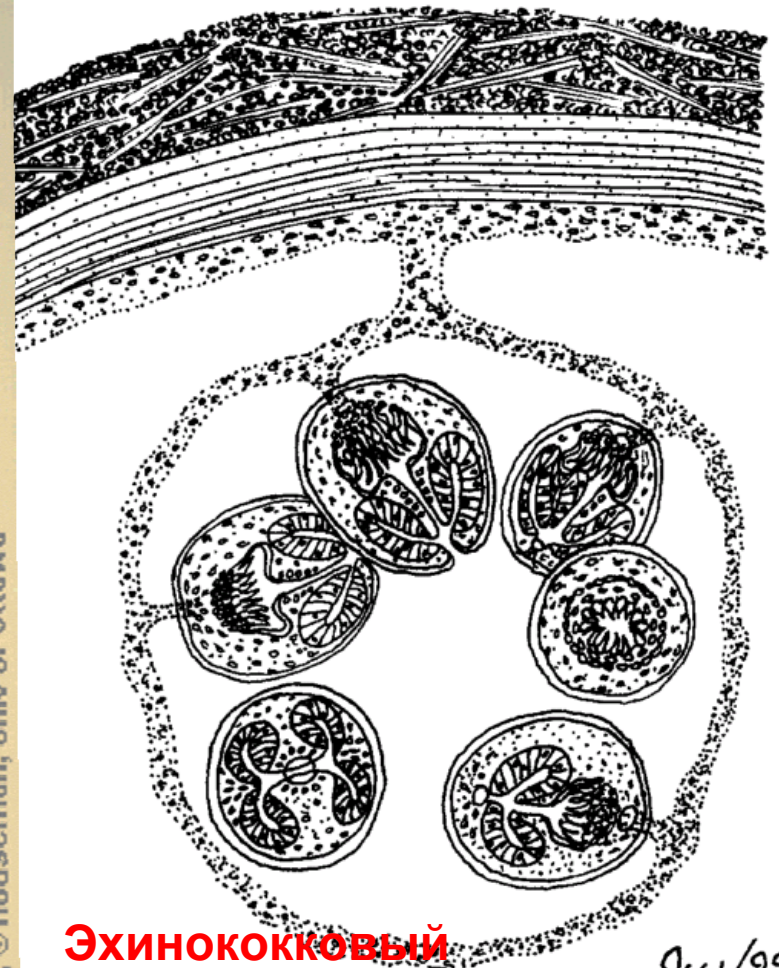


9cy/99
© BIODIDAC, Livingstone



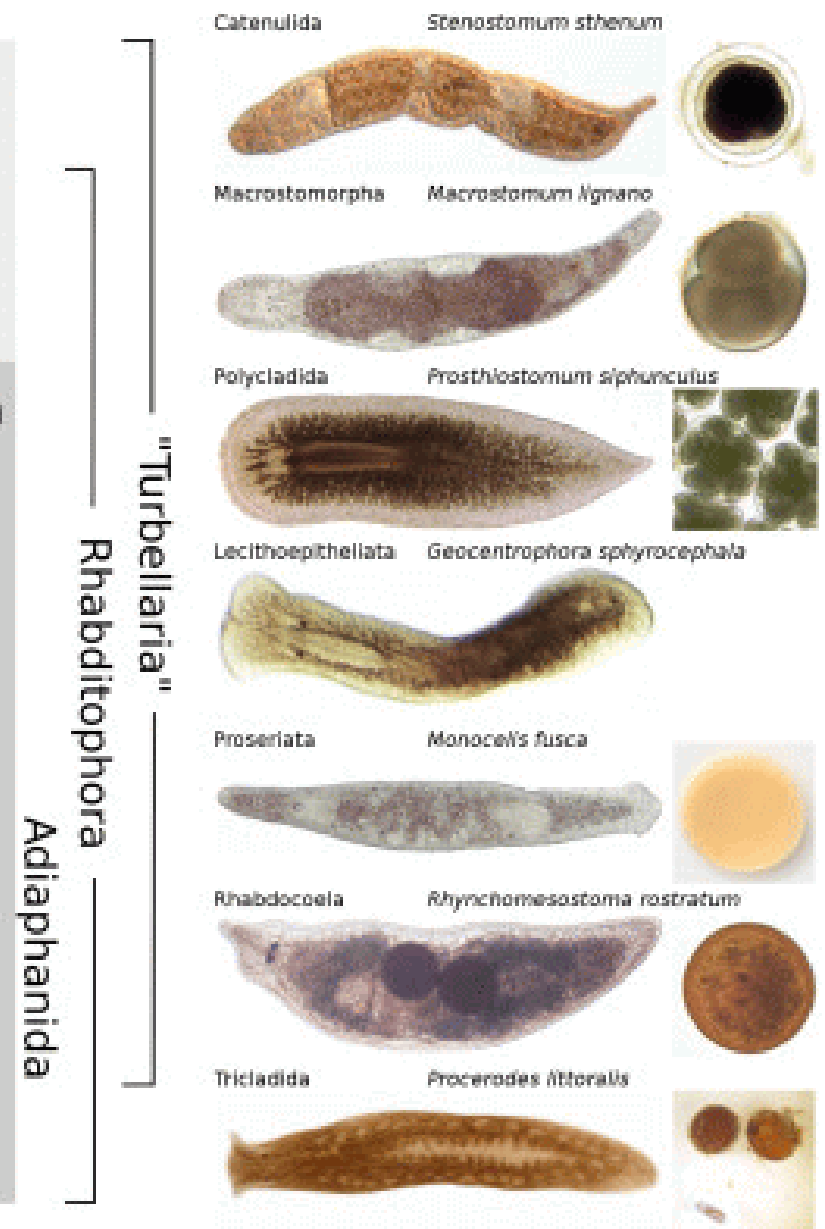
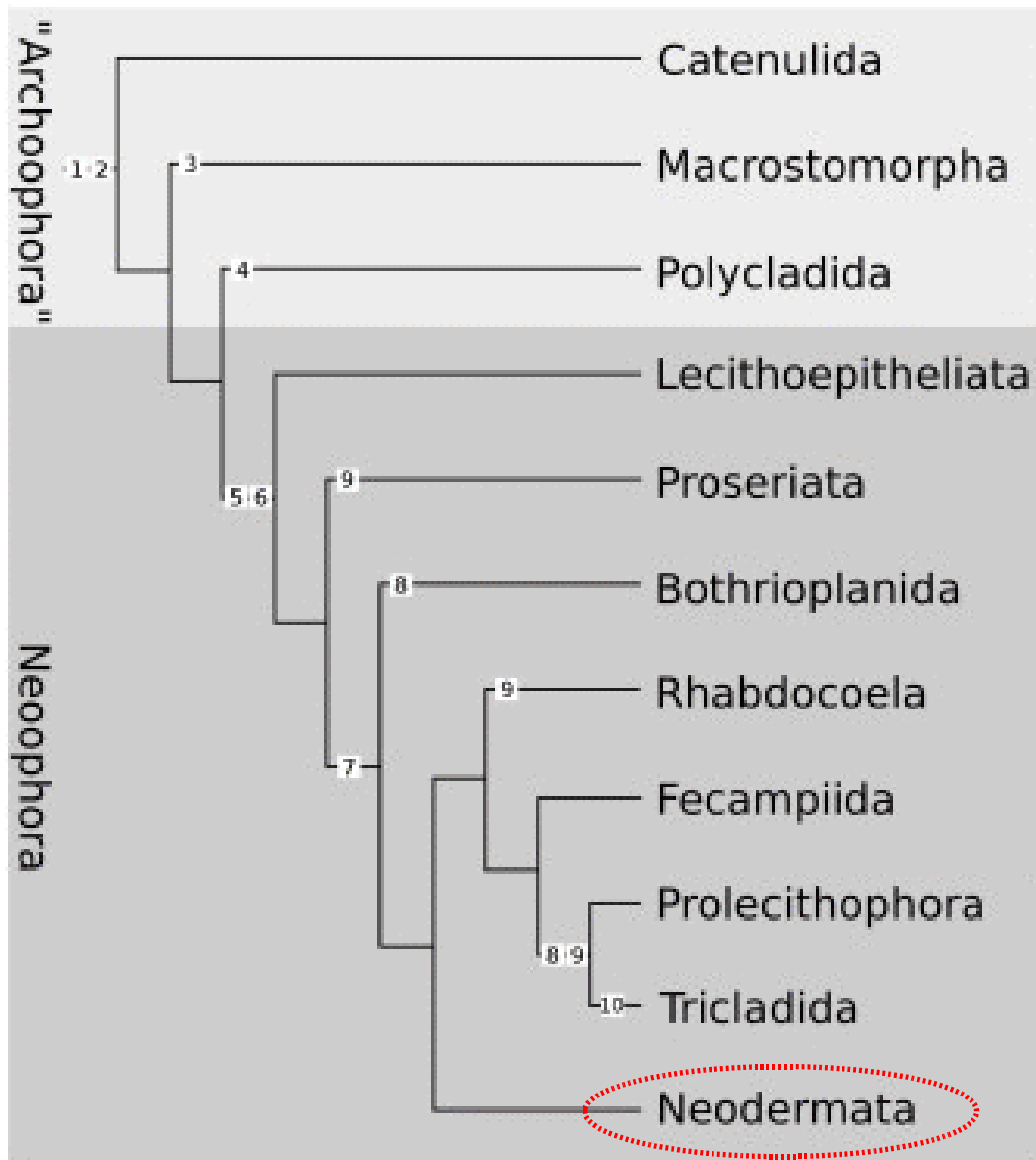
BIODIDAC, © Houseman, Univ of Ottawa

**Echinococcus granulosus —
ЭХИНОКОКК**



**Эхинококковый
пузырь с дочерними
финнами**

9cy/99
© BIODIDAC, Livingstone



[https://www.researchgate.net/publication/221722608_Developmental_diversity_in_free-living_flatworms/figures?lo=1]

Родство плоских червей

возможные предки

— происхождение от гребневиков

(Арнольд Ланг) (очень сомнительно с современной точки зрения)

— планулообразные предки (Л. фон Графф)

— фагоцителлообразные предки

(Валентин Александрович Догель и др.)

ближайшие сородичи - тип Gastrotricha,

Platyhelminthes + Gastrotricha сейчас обычно сближают с Lophotrochozoa

Тип *Gastrotricha* - брюхоресничные

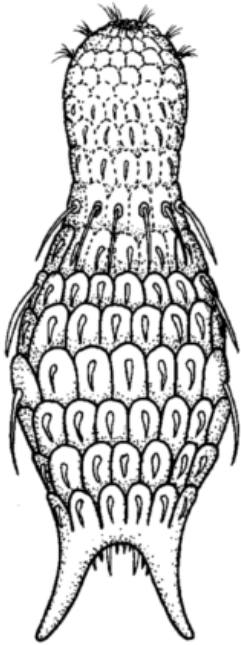
Свободноживущие водные формы.

Эктодермальный эпителий часто ресничный. Есть отдельные пучки продольных мышц. Есть слабо выраженная первичная полость тела. Пищеварительный тракт сквозной, пищеварение внутриклеточное.

Протонефридии без типичных пламенных клеток.

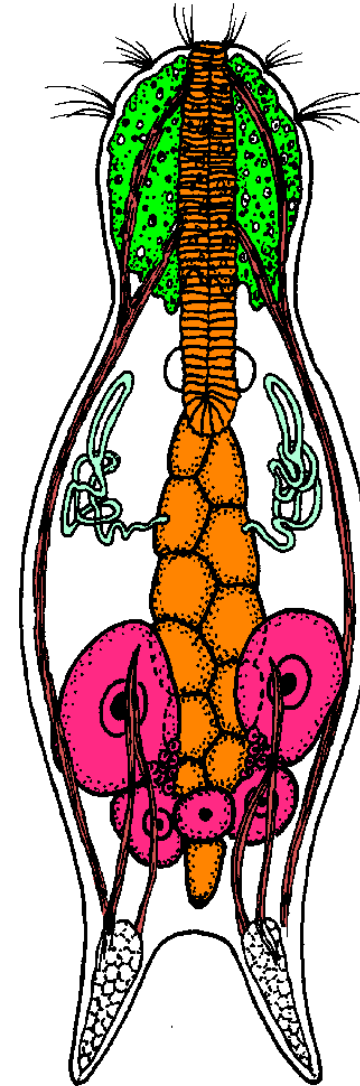
На конце тела грушевидные железы.

Обычно гермафродиты с прямым развитием [см. также учебник - класс в круглых червях]



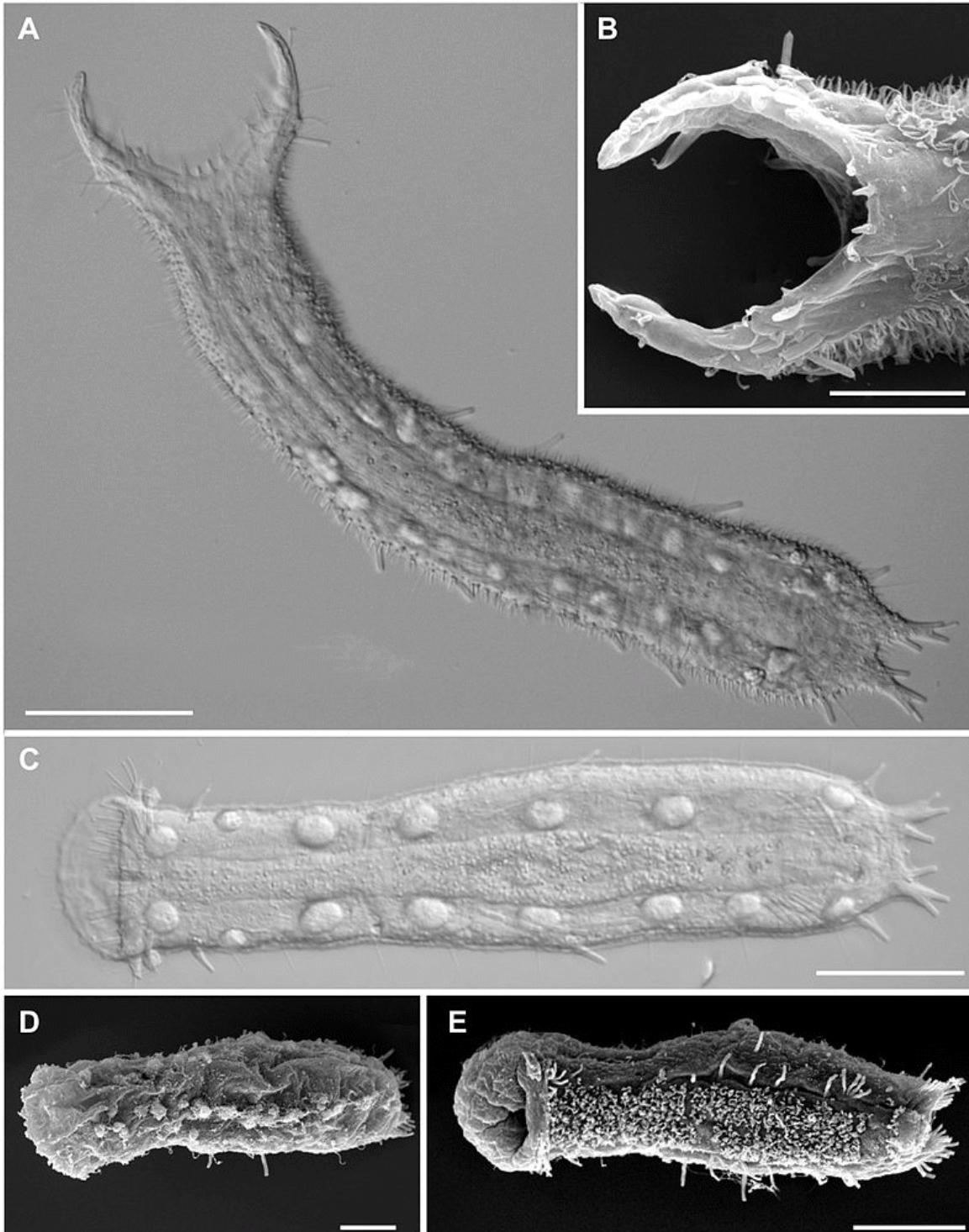
Livingstone, © BIODIDAC

9/95



Livingstone, © BIODIDAC

9/95



By M. Antonio Todaro,
Tobias Kånneby, Matteo
Dal Zotto, Ulf Jondelius -
Todaro, M. A., Kånneby, T.,
Dal Zotto, M., Jondelius, U.
(2011). Phylogeny of
Thaumastodermatidae
(Gastrotricha:
Macrodasysida) inferred
from nuclear and
mitochondrial sequence
data. PLoS ONE 6 (3):
e17892.
doi:10.1371/journal.pone.00
17892, CC BY 2.5,
[https://commons.wikimedia.
org/w/index.php?curid=154
56675](https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=15456675)