

ПРОТИСТОЛОГИЯ

**К. Хаусман
Н. Хюльсман
Р. Радек**

Перевод с английского
С.А. Карпова

Под редакцией
С.А. Корсуна

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2010

УДК 593.1
ББК 28.691р
Х 26

Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р. Протистология: Руководство / Под ред. С.А. Корсуна. Пер. с англ. С.А. Карпова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. — 495 с., ил.

Предлагаем читателю перевод третьего издания всемирно известного учебника по протистологии немецких авторов (2003 г.). Книгу отличает большое количество прекрасных иллюстраций. Она дает краткое и вместе с тем достаточно полное представление о каждой группе протистов. Общая часть включает историю протозоологии и характеристику клетки протистов. В третьей части учебника даны специальные главы по сравнительной морфологии и физиологии, размножению и морфогенезу, молекулярной биологии, поведению и экологии протистов.

Книга предназначена для студентов и преподавателей биологических факультетов вузов.

384 рис. 22 табл.

На обложке:

вверху — *Trypanosoma brucei* среди эритроцитов (СЭМ) (микрофотография Oliver Meckes и Nicole Ottawa, Reutlingen, Germany). Увел.: 1450×;

в середине — плазмодий из нескольких слившихся особей *Vampyrella ulothrichis* (фазовый контраст) (микрофотография Norbert Hülsmann, Berlin, Germany). Увел.: 450×;

внизу — *Paramecium bursaria* в процессе конъюгации; видны дегенерирующие макронуклеусы и приступившие к мейозу микронуклеусы с конденсированными хромосомами (окрашивание DAPI). Многочисленные красные точки — зоохлореллы (флюоресцентная микроскопия) (микрофотография Arthur Hauck, Pfalzgrafenweiler, Germany). Увел.: 500×.

ISBN 978-5-87317-662-5

© С.А. Корсун, С.А. Карпов (перевод), 2010
© Т-во научных изданий КМК, издание, 2010

Из предисловия авторов ко второму изданию

Первое издание Protozoology вышло на немецком языке 10 лет назад и имело большой успех. С тех пор авторы часто слышали пожелания от студентов и преподавателей за пределами Германии опубликовать эту книгу на английском языке, чтобы ее можно было использовать в курсах протозоологии во всем мире.

Цель книги — дать базовые знания о биологии простейших и познакомить студентов с поразительным миром этих потрясающих существ. Со времени первой публикации книги в 1985 году произошли огромные сдвиги в биологических исследованиях, особенно в клеточной и молекулярной биологии, а также филогении и экологии. Эти новые знания учтены во втором издании. Особенно сильно обновились наши тракто-

филогении и систематики. Возможно, впервые мы предлагаем в учебнике совершенно отличный от общепринятого, но вполне приемлемый подход к филогении эукариотных организмов. Мы сознаем, что некоторые наши коллеги будут резко возражать против этих новых идей, но мы также абсолютно уверены, что другие согласятся с нами. Более того, они смогут использовать их как основу для дальнейших умозаключений. В то же время мы осознаем, что еще далеки от полного понимания филогении простейших и эукариот в целом.

Мы также попытались представить современный синтез самых разных «срезов» биологии простейших и поэтому существенно дополнили учебник новыми иллюстрациями.

Берлин, сентябрь 1995

Клаус Хаусман
Норберт Хюльсман

Предисловие авторов к третьему изданию

После выхода в свет второго издания учебника *Protozoologie*, впервые опубликованного на немецком языке в 1985 году, мы опять столкнулись с пожеланиями студентов, преподавателей и коллег всего мира расширить его раздел, посвященный систематике и филогении. В связи с накоплением в последнее время множества новых данных по филогении эукариот мы включили в учебник все одноклеточные организмы, которые обычно не упоминаются при описании гетеротрофных простейших, например одноклеточные водоросли и низшие грибы. Поэтому нам пришлось изменить прежнее название учебника *Protozoology* на *Protistology*, что кажется вполне логичным. Мы используем термин «протисты» не в понимании Эрнста Геккеля, включавшего в них и бактерии, которые в то время еще не рассматривались как прокариоты, а считаем, что протисты включают всех одноклеточных эукариот, вне зависимости от того гетеротрофы они (простейшие), фототрофы (водоросли) или сапрофиты (грибы), реализующие одноклеточный стиль жизни.

Основательное расширение охвата материала за счет систематической части привело не только к увеличению текстовой части и, как следствие, иллюстративного материала, но и к кардинальному пересмотру представления о дисциплине протозологии как части классической зоологии. Карл Готфрид Грель (Karl Gottfried Grell) из Тюбингена писал в предисловии к первому изданию своего известного учебника по

протозологии в 1956 году: «Протозология не является особой наукой; это компиляция знаний об особой группе животных — простейших». Такое восприятие протозологии уходит в прошлое, что со временем становится все более и более очевидным. В будущем протозологи, или протистологи, станут экспертами во многих очень разных областях биологии. Этим специалистов объединяет круг объектов — протисты.

Мы еще раз благодарим всех коллег, предоставивших свои светооптические и электронно-микроскопические фотографии, а также диаграммы, что сделало возможным выход этой книги в свет. Источник иллюстрации указан в подписи к ней.

Среди множества людей, участвовавших в создании книги, некоторых следует отметить особо. Во-первых, искренне благодарим за сотрудничество Ганса Махемера (Hans Machemer), ранее работавшего в университете Бохума (Bochum), а сейчас проживающего на заслуженном отдыхе в Hallenberg, Sauerland, Марию Мулиш (Maria Mulisch) из университета Киля и Гюнтера Штайнбрюка (Gunter Steinbrück) из университета Тюбингена. Они написали главы: «Ядро и половое размножение» (ММ), «Морфогенез и размножение» (ММ), «Молекулярная биология» (ГШ) и «Поведение протистов» (ГМ).

Кроме того, мы благодарим Фредерика Бартлета (Frederic Bartlett), который помог нам сделать наш английский «читабельным» и вразумительным. Мы просто обязаны поблагодарить Петера

Адама (Peter Adam) — ответственного за научные иллюстрации в нашем институте, — взявшего на себя кропотливый труд по подготовке многочисленных рисунков и схем, обновленных к третьему изданию книги. Юлия Тосун (H. Tosun) (Берлин) выполнила большую часть работы, которую сделала с особым турецким шармом, по оцифровке иллюстраций и подготовке их окончательного варианта. Большую помощь оказала Стефания Кортфляйш (Stefanie Kortfleisch) из Берлина в подготовке и комплектации иллюстраций, так же как и специалист нашей группы Маркус Шобер (Marcus Schober). Он также был незаменим, когда наши компьютеры

решали жить собственной жизнью; ему всегда удавалось вернуть их на путь истинный.

Первое и второе издание было опубликовано издательством Georg Thieme Verlag Stuttgart. Мы также хотели бы поблагодарить Эрхарда Нагеле (Erhard Nägele) из Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung в Штутгарте, который рискнул опубликовать третье издание нашей книги. И, как водится, в конце (но не в последнюю очередь) мы благодарим наши семьи, которым долгое время пришлось обходиться без нашего внимания, отданного ненаглядным протистам в течение всего периода подготовки этого нового издания.

Берлин, август 2003

Клаус Хаусман
Норберт Хюльсман
Рената Радек

Предисловие к русскому переводу

Первое издание книги Клауса Хаусмана «Простейшие» перевел с немецкого в 1988 году И.Б. Райков. Второе, сильно обновленное издание этой книги опубликовано в 1996 году на английском языке и стало доступно многим студентам и преподавателям. И вот, спустя короткое время (в 2003) появилось третье издание также на английском языке. Оно уже называется «Protistology», и в нем охвачены не только простейшие, но также водоросли и низшие грибы.

Существуют две причины, по которым мы взялись за перевод книги на русский язык. Первая и главная — в России до сих пор нет достаточного количества учебников по протистологии. Английский вариант, в принципе, могут читать многие наши студенты, но он практически недоступен, поскольку его просто трудно приобрести; лишь несколько экземпляров имеется у преподавателей.

Вторая причина — великолепные иллюстрации книги, и их много. Авторы собирали рисунки и схемы длительное время и с большой любовью. Многие из иллюстраций оригинальны. Можно смело сказать, что здесь собраны наиболее показательные и качественные фотографии. В этом отношении трудно создать альтернативный вариант.

К сожалению, уровень текста не везде столь же высок. В этой связи мы должны признаться, что отредактировали неясные места, а в необходимых случаях дали сноски. Главной задачей при работе с текстом стало не строгое соответствие оригиналу, а стремление сделать его понятным и доступным для основного нашего читателя — студента.

Мы расширили список литературы, добавив в него русскоязычные учебные пособия и монографии по протистам, в том числе и вышедшие после 2003 года.

С некоторым усилием мы отказались от перевода словаря. Во-первых, многие термины не используются в отечественной литературе, во-вторых, определения практически всех терминов приведены в тексте, в-третьих, объяснение почти любого термина сейчас можно легко найти в Интернете.

Мы глубоко признательны всем специалистам, чьими разъяснениями и комментариями мы воспользовались при подготовке перевода: А.А. Добровольскому, К. Hausmann, А.Э. Вишнякову, А.И. Грановичу, А.В. Гудкову, В.В. Златогурскому, Н.А. Михайловой, Е.В. Сабанеевой, А.В. Смирнову, Г.Г. Паскеровой и С.И. Фокину.

Будем благодарны за комментарии и замечания (sakarpov4@gmail.com, s_korsun@ocean.ru).

С.А. Карпов
С.А. Корсун

Часть I. Введение и общие сведения о протистах

Терминология и история систематики

Эта книга об организмах, которых обычно называют простейшими или протистами. Начнем изложение с исключительно сложного вопроса: что такое протисты. Если последующие главы книги содержат информацию о конкретных группах протистов, то здесь мы обращаемся к фундаментальной — многогранной и противоречивой — проблеме: как определить всю группу в целом. Трудности частично сопряжены с быстрым накоплением знаний об этих организмах, но в основном обусловлены относительно недавним отказом от концепции, согласно которой протисты (или простейшие) представляют собой монофилетический таксон. Протистов следует считать парафилетической (или даже полифилетической¹) совокупностью мелких, преимущественно микроскопических организмов, которые не образуют единой, естественной группы.

В течение всех трех веков исследований протистов определения этой группы были, как правило, противоречивы. В 1818 году немецкий зоолог и палеонтолог Гольдфусс (Georg August Goldfuss, 1782–1848) ввел термин Protozoa. Почти все, что было в то время доподлинно известно о простейших, — это этимология самого термина: греческий пре-

фикс прото- (первый) и греческий суффикс -зоа (живые существа, животные). Этот термин сходен с их немецким названием — Ur-Thiere. Сейчас мы знаем, что протисты не были первыми живыми существами на Земле: роль первоходцев принадлежит одноклеточным с прокариотной организацией, возможно, гетеротрофным бактериям.

Термин «зоон» изменял свое смысловое наполнение по мере становления представлений о протистах. Корень «zoon» входит в названия таких дисциплин, как зоология, зоогеография и зоофизиология; и его проникновение в термин Protozoa сразу породило представление, что простейшие — это исключительно животные организмы, которые должны быть четко отделены от зеленых, похожих на растения протофитов (Ernst Haeckel, 1866). Это разделение стало традицией и порой отстаивалось с фанатичным упорством. Однако деление анималькулей («зверушек») на похожие-на-растения фототрофные и похожие-на-животных гетеротрофные организмы в последнее время сталкивается с трудностями. Это становится очевидным, когда такие монофилетические таксоны, как эвглениды или динофлагеллаты, позиционируются в зависимо-

¹ Полифилия протистов предполагает их происхождение от разных групп прокариот, что крайне маловероятно. Во всяком случае, эта тема не разработана в современной литературе. — *Прим. пер.*

сти от наличия или отсутствия пластид, т.е. как растительные или животные существа в рамках соответствующей зоологической или ботанической системы. В середине прошлого века это привело к попыткам сформировать принципиально новую систему, которая более четко и формально более правильно отразила бы положение низших эукариот на филогенетическом древе вне зависимости от зоологических или ботанических традиций.

Часто используемое определение протистов как одноклеточных эукариот, или просто одноклеточных, позволяет избежать таких проблем, но и оно неадекватно. Конечно, большинство протистов имеют тело, состоящее из одной клетки, но далеко не все сохраняют свой одноклеточный статус постоянно. Например, известны случаи, когда большее или меньшее количество особей одного вида либо временно объединяются для добычи пищи и пищеварения (например, солнечники), либо формируют более устойчивые синцитии (например, вампиреллиды). В других случаях дочерние клетки не расходятся после кариокинеза, во всяком случае, обособляются не полностью; они формируют колонии, как представители *Volvocida*, или в процессе роста образуют многоядерные плазмодии, как у *Mucogastrea*. Кроме того, существуют подозрительно сложно устроенные многоклеточные протисты со специализированными клетками (*Mucozoa*), но в настоящее время уже показана их принадлежность к *Metazoa*.

Трудности с определением понятия *Protista* возникают, однако, не в результате этимологических ограничений, а

ввиду того, что их известное ныне фантастическое разнообразие обязательно должно быть отражено в термине. В противоположность научным описаниям видов, родов и семейств, категории ранга выше семейства (соответственно и термины *Protozoa* и *Protista*) не регламентируются правилами номенклатуры. Они используются для описания самых крупных таксонов, состав которых часто неизвестен, так же как не указаны автор и год описания. Поэтому, как и в других дисциплинах, полезно дать исторический обзор основных терминов и концепций протистологии.

Наиболее важные термины представлены далее в хронологическом порядке. Они дают информацию о критериях разграничительной черты между протистами и другими организмами.

Зверушки — *Animalcula* (Антон Левенгук — Antoni van Leeuwenhoek, 1676): термин является уменьшительным от *Animalia*, т.е. животные, или звери, и был введен для обозначения водных насекомых и мелких животных. Этот собирательный термин охватывает все микроскопические существа, которые можно обнаружить в лужах, источниках, озерах, реках и т.д., а также в «жидкостях тела» высших животных. Даже сперматозоиды включались в эту категорию.

Монады (Готфрид Лейбниц — Gottfried Wilhelm Leibniz, 1714): термин пришел из математических и философских теорий греческих и римских классиков и стал популярен после первых наблюдений с помощью микроскопа. Первоначально используемый в метафизическом смысле, термин служил для обозначения мельчайших, неделимых и

вечных единиц, из которых, как тогда полагали, образованы все существа. Поскольку монады (по Лейбницу, происходящие от союза души и материи) удалось увидеть в реальности, например, сперматозоиды или жгутиконосцев, натуралисты использовали термин для названий таксонов жгутиконосцев: *Monas* O.F. Müller, 1786; *Cryptomonada* Ehrenberg, 1838; *Chrysomonadida* Engler, 1898; *Diplomonadida* Wenyon, 1926; *Trichomonadida* Kirby, 1947; *Proteromonadida* Grassé, 1952; *Prasinomonadea* Christensen, 1962. В настоящее время жгутиковая стадия в жизненном цикле некоторых групп водорослей и жгутиковая организация клетки в целом обозначаются как монадная.

Инфузории, или наливочные животные — **Infusoria**, или **Animalcula Infusoria** (Мартин Ледемюллер — Martin Frobenius Ledermüller, между 1760 и 1763): зверушки настоя сена, или наливочные животные (*Aufgußtierchen*). Первоначально к этой категории были причислены все организмы, способные формировать устойчивые к высыханию стадии (в том числе коловратки) и оживающие, если налить воды в сено, содержащее такие покоящиеся стадии. Жан Батист Ламарк (Jean Baptiste de Lamarck, 1744–1829) ввел зоологический таксон *Infusoria* в одном ряду с таксонами других беспозвоночных. Начиная с признания клеточной теории в XIX веке и вплоть до середины XX века (и даже еще позднее в русскоязычной литературе), термин использовали исключительно как синоним цилиат.

Urthiere (лат.) (Лоренц фон Окен — Lorenz von Oken, 1805): этот немецкий термин служил синонимом *Infusoria*, а

также для отграничения одноклеточных организмов от высших растений и животных. В филологическом смысле он является основой термина «простейшие» (нем. = *Urtiere*), но само название никогда не использовали в качестве имени таксона.

Простейшие — **Protozoa** (Георг Август Гольдфус — Georg August Goldfuß, 1818): простейшие включают помимо *Infusoria* Ледемюллера также некоторых кишечнополостных, губок и мшанок. Термин «простейшие» редко использовали до 1845 года, пока Карл фон Зибольд (Carl Theodor von Siebold) не сформулировал его определение: простейшие — это животные, которые уменьшены до уровня единственной клетки. Так клеточная теория вошла в новую ветвь биологической систематики.

Микроскопические животные — **Animalia Microscopica** (Жан Батист Бори де Сент-Винсент — Jean Baptiste Bory de Saint-Vincent, 1826): синоним *Animalcula Infusoria*. Однако для похожей на колокольчик вортицеллы (*Vorticella*) и ее родственников было создано новое царство (*règne psychodiale*).

Ооза — **Eithiere**, или **Oozoa** (Карл Густав Карус — Carl Gustav Carus, 1832): синоним *Animalcula Infusoria* Ледемюллера и простейших Гольдфуса. Этот термин не содержал того особого смысла, который можно было бы предположить из названия: ооза как организмы, сохранившие черты простейших на начальных стадиях развития, этикие вечные одноклеточные зародыши.

Archaezoa (Максимилиан Перти — Maximilian Perty, 1852): это этимологически замечательное выражение, обозначающее примитивные существа,

первоначально использовалось как синоним Protozoa. Такое значение термина не сохранилось. В настоящее время (в написании Archezoa) он обозначает примитивных гетеротрофных эукариот без митохондрий.

Microzoaires (Эмиль де Фроментель — Emile de Fromentel, 1874): этот термин был использован исключительно для микроскопических одноклеточных существ и не применяется в настоящее время.

В противовес этой более или менее зоологически ориентированной терминологии (несмотря на то что Петер Симон Паллас (Peter Simon Pallas — 1741–1811) и Феликс Дюжарден (Felix Dujardin — 1801–1860) пошли на компромисс, введя новые названия таксонов Zoophyta и Zoophytes Infusories соответственно) в середине XIX века возникли новые термины, которые появились из многоцарственных концепций, основанных на генеалогических принципах. На первом этапе Рудольф Лейкарт (Rudolf Leuckart — 1822–1898) исключил одноклеточные организмы из царства животных (1848).

Acrita (Ричард Оуэн — Richard Owen, 1861): царство так называемых недифференцированных особей, которое содержит не только протистов, но и некоторых мелких многоклеточных. Оно было сформировано наряду с уже существующими зоологическим царством (Animalia) и ботаническим царством (Vegetabilia). В настоящее время этот термин не используется.

Протоктисты — Protoctista (Джон Хогг — John Hogg, 1861): протоктисты

(греч. первые существа) были выделены в самостоятельное царство наряду с царствами животных, растений и слизей¹. В настоящее время термин используется в связи с пятицарственной системой Роберта Уиттекера (Robert H. Whittaker, 1959). Считается, что четыре царства эукариот: Растения, Животные, Грибы и Протоктисты — весьма изолированы от царства Прокариоты, или Монеры (Prokaryota = Monera). Определение термина очень точное, но негативное: протоктисты — это микроскопические и макроскопические эукариоты, которые остаются после исключения 1) всех животных, развивающихся из бластулы, 2) всех растений, которые имеют эмбриональные стадии в жизненном цикле, и 3) всех высших грибов, не имеющих жгутиковой стадии в жизненных циклах (Margulis et al., 1990). Таким образом, Protoctista включают не только простейших, но и Phaeophyta, Chytridiomycota, Oomycetes, Rhodophyta и другие таксоны.

Протисты — Protista (Эрнст Геккель — Ernst Haeckel, 1866): судя по данным самим Геккелем различным определениям, к таксону Protista отнесены многие одноклеточные организмы, но не только эукариоты. Из протистов были исключены все очевидные растения (в том числе одноклеточные зеленые водоросли, такие как *Closterium*) и явные животные — Metazoa и цилиаты. Тогда объем таксона четко задается уравнением: протофиты + простейшие = протисты. С современных позиций протисты — это эукариотные организмы с одноклеточной организа-

¹ К слизям, или слизевикам, относят миксомицетов и акразиевых. — Прим. пер.

цией. Таким образом, к протистам относят и классических простейших, и одноклеточных фототрофов (таких как диатомовые), и низшие грибы.

Как видно из этого списка терминов и их кратких характеристик, биологические концепции и их интерпретации включены даже в номенклатуру. Из всех перечисленных терминов только четыре встречаются в современной литературе: Protozoa, Archezoa, Protoctista и Protista¹.

Мы предпочитаем использовать как термин «протисты», так и термин

«простейшие»: первый при рассмотрении систематических или таксономических вопросов, второй — когда речь идет об облигатно гетеротрофных организмах. Вопрос приоритета здесь не так важен; основная причина в том, что другие термины не лучше. Следует подчеркнуть, что ни один из этих двух терминов не обозначает монофилетическую или голофилетическую группу организмов. В будущем ситуация, по-видимому, не изменится, т.к. ни простейшие, ни протисты не представляют эволюционную ветвь в филогенетическом смысле.

¹ Пятый термин «инфузории» используется в русскоязычной литературе. — *Прим. ред.*

Исторический обзор протистологических исследований

Поскольку протисты — это организмы преимущественно микроскопических размеров, они были открыты только после изобретения соответствующих увеличительных приборов. Тем не менее, многолинзовые микроскопы (включающие окуляр и объектив) появились задолго до того, как были открыты одноклеточные организмы. Один из таких микроскопов был построен датскими оптиками Гансом и Захариасом Янсенами (Hans & Zacharias Janssen) около 1590 года. Поначалу такие микроскопы не воспринимались как научные инструменты, а служили развлечением для высшего света. Лишь спустя 80 лет наступило время научной протозоологии.

Первооткрывателем одноклеточных организмов, а значит, и отцом протозоологии был голландец Антон Левенгук (рис. 1, 2а). В качестве хобби он собирал однолинзовые микроскопы собственной конструкции¹. Левенгук собственноручно вырезал и шлифовал линзы, дававшие большие увеличения, и вставлял их в специальные оправы (рис. 2а). В то время ходили слухи, что Левенгук построил порядка 400 микроскопов и не расстался ни с одним из них.

После обучения торговому делу в Амстердаме он вернулся в родной город Делфт (Delft), где работал продав-

цом текстиля и был избран в городской совет. Он не был профессиональным биологом, который занимается исследованиями потому, что получил соответствующее образование или занимает определенную должность. Исследования были для него хобби, которому он отдавался со всей энергией неудовлетворенного любопытства. Этот безусловно незаурядный человек изложил свои открытия в более чем 100 посланиях Лондонскому Королевскому обществу. Формально считается, что Левенгук начал свои наблюдения в 1676 году. Он был первым, кто увидел, зарисовал и описал простейших (преимущественно цилиат), называя эти маленькие создания *animalcula*. Двумя годами позже, в 1678 году, его открытия подтвердил известный голландский физик Кристиан Гюйгенс (Christian Huygens, 1629–1695). Это независимое свидетельство всколыхнуло интерес естествоиспытателей.

И Левенгук, и Гюйгенс полагали, что протисты, которых они наблюдали в стоячих водах или настоях сена, появлялись из так называемых воздушных семян, или зародышей. Вопрос о том, откуда возникают эти существа, оставался предметом оживленных дискуссий вплоть до середины XIX века.

¹ Английский термин «simple microscope» означает однолинзовый микроскоп и на русский язык переводится как «лупа»; а «compound microscope» означает двух- или многолинзовый микроскоп и переводится как просто «микроскоп». Оптические системы Левенгука в русской литературе традиционно называются микроскопами, но включали только одну линзу и, значит, формально представляли собой лупы. — *Прим. ред.*

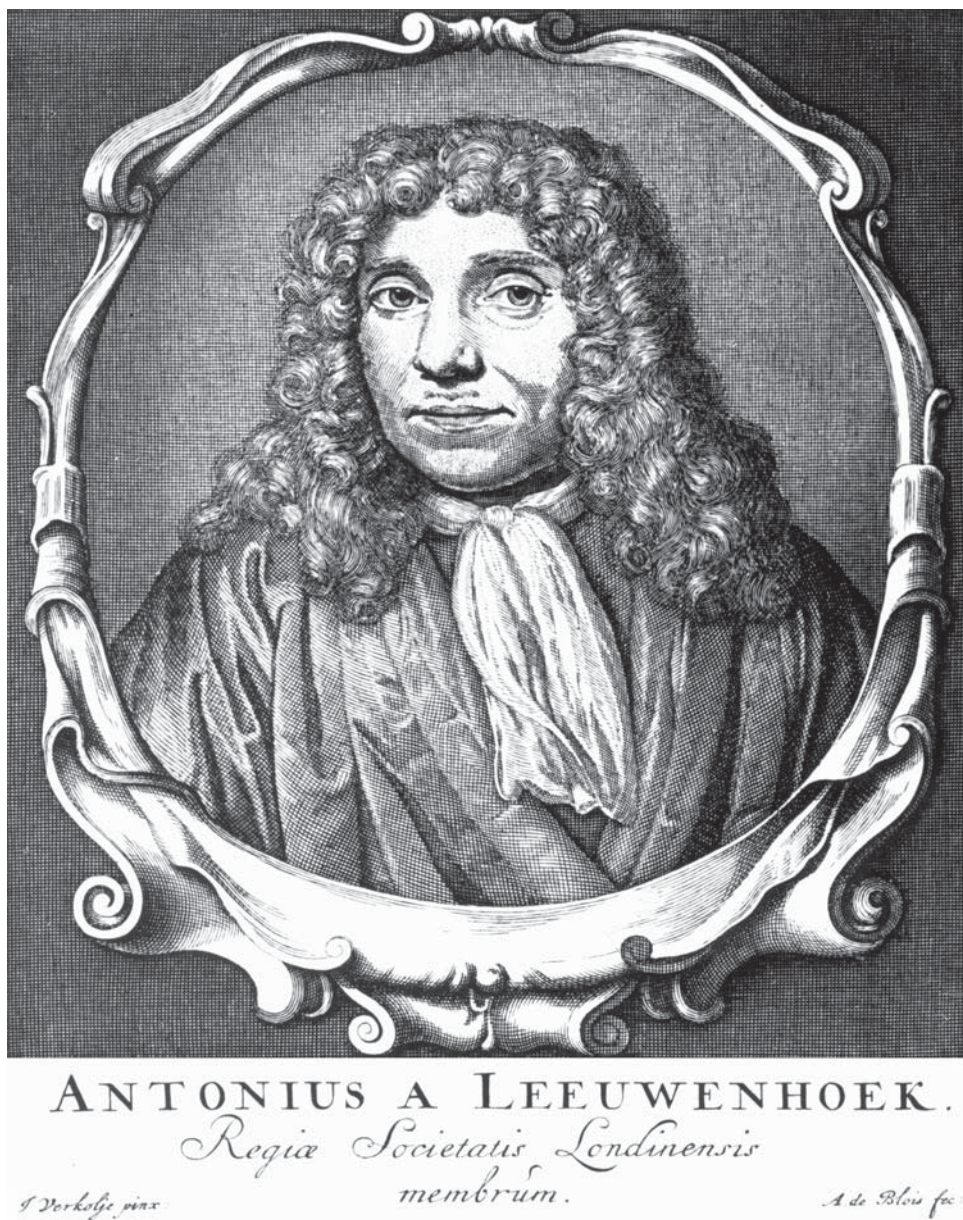


Рис. 1. Антон Левенгук, основатель научной микроскопии.

Следующая важная дата в протозологии и микроскопии — 1718 год, когда французский ученый Луи Жобло

(Louis Joblot) опубликовал книгу о применении микроскопа. В дополнение к описаниям различных типов микроско-

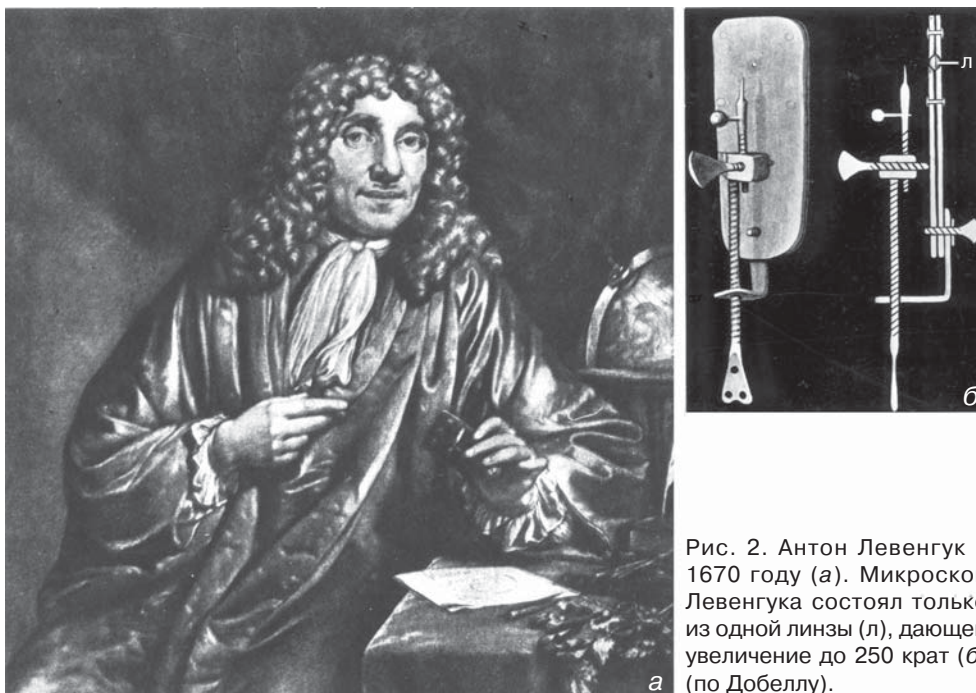


Рис. 2. Антон Левенгук в 1670 году (а). Микроскоп Левенгука состоял только из одной линзы (л), дающей увеличение до 250 крат (б) (по Добеллу).

пов, Жобло проиллюстрировал целый ряд протистов. Он привел одни из первых описаний субклеточных структур. В том числе, довольно детально были описаны ядра, сократительные вакуоли, цилиатура и даже кишечник у инфузорий. Естественно, он не мог объяснить назначение этих структур. Над чем он серьезно размышлял, так это над вопросом, как возникают зверушки в его настоях. Жобло полагал, что внутри у них есть яйца, которые проходят в своем развитии стадии эмбриона, плода и в конце концов вырастают в точные копии своих родителей. Такие представления об индивидуальном развитии протистов вполне простительны, т.к. в то время ничего не было известно о существовании клеток и их способности к делению. Как бы то ни было, он

провел эксперименты по зарождению протистов в кипяченых и некипяченых сенных настоях. Поскольку протисты не появлялись в кипяченых закрытых настоях, но развивались в некипяченых или открытых кипяченых настоях, он заключил, что яйца должны находиться в воздухе и при попадании в воду из них развиваются зверушки. Так возродилась теория воздушных зародышей Левенгука и Гюйгенса.

В 1727 году парижский лекарь, имя которого не сохранилось, высмеял эти идеи следующим образом. Он утверждал, что воздух полон зверушек и гомункулусов, которые вызывают различные болезни. Он дал этим существам различные имена, например: хандра-ист, диарея-ист, чума-ист, обморок-ист и т.д. Во второй публикации он продол-

жил описание теперь уже антагонистов тех существ: анти-хандрист, анти-диаррист, анти-чумист, анти-обморокист и т.д. Теперь он объяснил, что их можно использовать для лечения соответствующих болезней. Если считать зверушек и гомункулов патогенами, то эта пародия в определенном смысле предвосхитила современные представления о патогенезе многих заболеваний.

Гораздо более важными для научного сообщества оказались концепции абиогенеза, или самозарождения (*generatio spontanea*), выдвинутые в 1749 году независимо французским зоологом Жоржем Бюффеном (George Buffon, 1707–1788) и английским натуралистом Джоном Нидхемом (John Needham, 1713–1781). По Бюффону, растения и животные состоят из органических живых молекул, которые потребляются с пищей. При половом созревании избыток молекул накапливается в *Spermatozoa*, т.е. сперматозоидах. Зверушки являются доказательством наличия этих живых молекул, которые высвобождаются в результате смерти и разложения растений и животных. Эта теория принималась вплоть до XIX века, пока немецкий натурфилософ Л. Окен не написал в 1805 году, что формирование сперматозоидов, которые позднее он отнес к установленной им нетаксономической категории *Urthiere* (лат. простейшие), есть результат гниения в семенниках; после оплодотворения этот процесс продолжается у беременной женщины и приводит к образованию плода из продуктов разложения крови.

Абиогенез в трактовке Нидхема отличался от концепции Бюффона. Нидхем полагал, что в силу так называемо-

го свойства экспансии, органическая материя способна сама порождать жизнь при благоприятных условиях. В одних случаях этот процесс идет труднее, чем в других: степень затруднения зависит от некоего свойства сопротивления, которое имманентно присуще всей материи. Разложение же органической материи есть процесс, движимый свойством сопротивления, возобладавшем над свойством экспансии. Конечный продукт этого разложения — студенистая масса, которую он называл зооглеей и из которой со временем может возникнуть новая жизнь.

Для подтверждения своих постулатов Бюффон и Нидхем проводили эксперименты с кипячеными и некипяченными, закрытыми и открытыми настоями. По их сообщениям, *Animalcula* появлялись во всех без исключения случаях. Научное сообщество с энтузиазмом восприняло теорию самозарождения жизни.

Несколькими годами позже итальянский ученый Лазаро Спаланцани (Lazzaro Spallanzani, 1729–1799) обрушил страстную критику на эту догму. Свои доводы он надежно обосновал экспериментами, в которых показал, что организмы различаются по температурной резистентности. Его эксперименты и умозаключения, полностью подтвержденные последующим развитием науки, не принесли ему признания современников и славы ученого, окончательно развенчавшего теорию самозарождения. Бюффон, Нидхем, Окен и Ламарк так никогда и не приняли воззрения своего коллеги. Их теория была окончательно отвергнута только после работ Луи Пастера (Louis Pasteur, 1822–

1895) и Роберта Коха (Robert Koch, 1843–1910).

Стремлению ответить на такие общефилософские вопросы, как происхождение жизни и неизбежность смерти, сопутствовали более прагматичные попытки собрать и упорядочить сведения о микроскопических живых организмах. После Жобло было опубликовано множество статей по протистам.

В качестве примера можно упомянуть Генри Бейкера (Henry Baker) и его книгу 1754 года «Руководство для полезного и занимательного использования и усовершенствования микроскопа» (*Beiträge zu nützlichem und vergnügendem Gebrauch und Verbesserung des Microscopii*), а также первооткрывателя амёб (1755) Августа Розенгофа (August Johann Riesel von Rosenhof). Николас де Сосюр (Nikolas Theodore de Saussure) был первым, кто в 1769 году наблюдал

поперечное деление цилиат и выделил клональную культуру, т.е. совокупность клеток как результат бесполого размножения одной особи. Процесс инцистирования впервые был описан около 1775 года, и примерно в те же годы были выполнены первые экспериментальные исследования. Совокупно с описаниями новых видов они продолжают по настоящее время.

В 1768 году датский натуралист Отто Мюллер (Otho Fredericus Müller, 1730–1784) опубликовал первую систему наливочных животных (рис. 3). В его систему попали коловратки, планктонные многоклеточные, а также организмы, которые в настоящее время относят к протистам. Поскольку его книга появилась после 10-го издания «Системы природы» Карла Линнея (Carl von Linné, «Systema naturae», 1758), т.е. после введения бинарной номенклату-



Рис. 3. Титульная страница работы Отто Мюллера (а) и одна из таблиц его книги (б).

ры, названия многих валидных родов и видов имеют его авторство, например *Monas*, *Ceratium hirudinella*, *Bursaria truncatella*, *Euplotes patella*, *Lacrymaria olor*, *Stylonychia mytilus*.

Начало XIX века оказалось исключительно богатым событиями периодом для протозоологии. Именно тогда были введены понятийно важные термины и всерьез начались детальные таксономические исследования. Деятельность французского микропалеонтолога Альсида д'Орбиньи (Alcide d'Orbigny, 1802–1857) часто считают отправной точкой этой эпохи. Он ввел название таксона Foraminifera (организмы с многокамерной раковинкой и отверстиями между камерами).

В противоположность д'Орбиньи, который сосредоточил свои интересы только на раковинках, его соотечественник Феликс Дюжарден исследовал и живых фораминифер. Он нашел живое вещество внутри раковинки, обнаружил способность фораминифер выпускать псевдоподии и перемещаться. Живую субстанцию, которую он также описал у других одноклеточных организмов и которая, по его мнению, была гомологична во всех случаях, он назвал саркодой (от *греч.* мясopodobное). Так называемая доктрина саркоды, изложенная в его диссертации 1835 года, утверждает, что живая субстанция — это подвижная жидкость с вакуолями и гранулярными включениями. Однако термин «саркода», являющийся синонимом протоплазмы, в настоящее время не употребляется. Его еще можно встретить в названиях таксонов Sarcodina и Sarcotastigophora, но и они уже не используются.

После создания теории протоплазмы и клеточной теории в середине XIX века чехом Яном Пуркинью (Jan Evangelista Purkinje, 1787–1869) и немецкими учеными Теодором Шванном (Theodor Schwann, 1810–1882) и Матиасом Шлейденем (Matthias Jacob Schleiden, 1804–1881) для протозологов открылись новые горизонты. Можно ли применить к протистам результаты исследований клеток высших животных и растений? Ведь на первый взгляд казалось, что сложное строение инфузорий не согласуется с клеточной концепцией.

Особенности цилиат настолько поразили немецких ученых Э. Геккеля и Кристиана Эренберга (Christian Gottfried Ehrenberg, 1795–1876), что они не принимали их одноклеточную природу. Геккель сомневался, включать ли инфузорий в свои Protista, вплоть до 1873 года, а Эренберг настаивал, что одноклеточные организмы — это настоящие животные, отличающиеся от макроскопических форм только своими миниатюрными размерами. Эти воззрения суммированы в так называемой теории полигастреи. Если учесть эти убеждения Эренберга, не вызовет удивления то, что в своей замечательной книге «Наливочные животные как совершенные организмы» (Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen, рис. 4) он описывал у инфузорий желудок и кишечник (т.е. пищеварительные вакуоли), сосудистую систему, слюнные железы (специальные вакуоли или, возможно, зоохлореллы), семенники (микронуклеусы) с семенными пузырьками (сократительные вакуоли) и яичники (вероятно, макронуклеусы). Эти трактовки вполне простительны, и, вне вся-

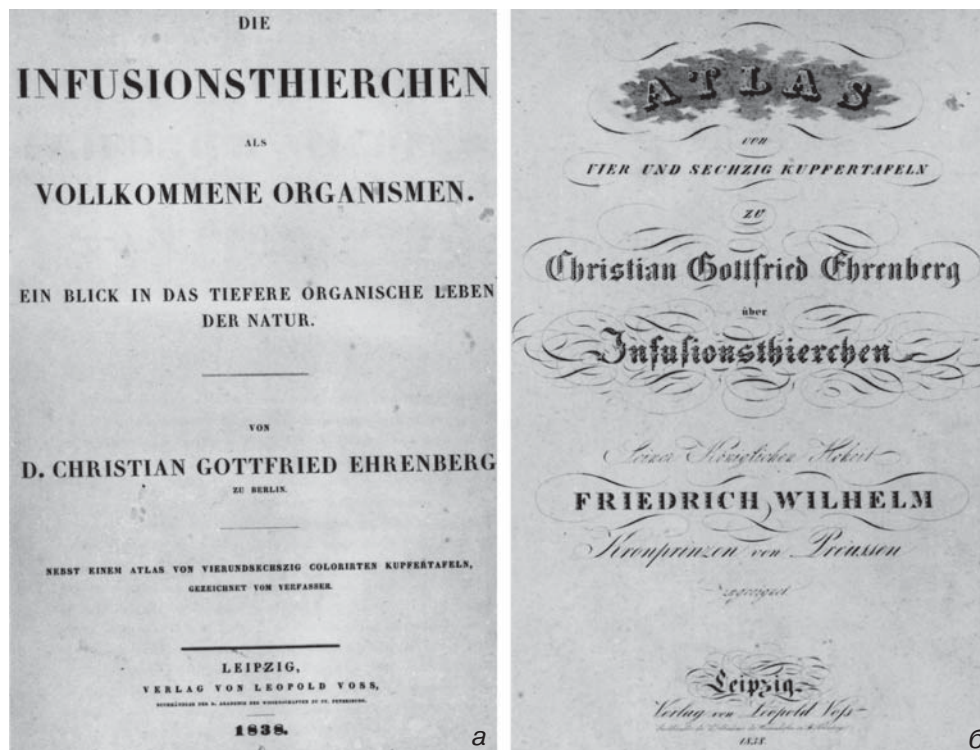


Рис. 4. Титульная страница наиболее известной книги Кристиана Эренберга (а) и атласа иллюстраций к ней (б).

кого сомнения, Эренберг является одним из столпов протистологии — настолько важен его вклад в зоологическую систематику и микропалеонтологию. Он показал, что меловые обрывы состоят из микроорганизмов — преимущественно диатомовых¹ — и описал множество свободноживущих протистов. Названия ряда хорошо известных родов — наследие его выдающейся научной продуктивности: *Actinophrys*, *Amoeba*, *Arcella*, *Bodo*, *Carchesium*,

Chlamydomonas, *Cryptomonas*, *Dinobryon*, *Euglena*, *Euplotes*, *Loxodes*, *Nassula*, *Peridinium*, *Prorodon*, *Spirostomum*, *Synura* и другие.

Около 1840 года воззрения Эренберга были подвергнуты резкой критике со стороны Дюжардена и немецкого зоолога Карла Зибольда, которые полагали, что животное может состоять из одной клетки. Зибольд пытался решить проблему переопределением простейших как животных, в которых различ-

¹ Опечатка в оригинале. Меловые залежи сформированы не силикатными, а известковыми фоссилиями. Среди последних преобладают раковинки фораминифер и чешуйки гаптомонад из отряда *Coccolithophorida*. — Прим. ред.

ные системы органов ярко не выражены и которые состоят из одной клетки. Со временем его концепция была принята, и он стал именно тем человеком, который впервые отделил простейших от многоклеточных животных. Интересно также отметить, что первое определение клетки было дано в результате изучения живых фораминифер. В 1861 году немецкий анатом Макс Шульце (Max Schultze, 1825–1874), который предложил четырехокись осмия в качестве фиксатора для клеток и тканей, дал классическое описание клетки как маленького комочка протоплазмы с расположенным в центре ядром.

Хотя в нашу задачу не входит перечисление всех ученых, оставивших свой след в протистологии, для завершения ретроспективы все же должны быть упомянуты следующие из них: немецкий ботаник Генрих де Бари (Heinrich Anton de Bary, 1831–1888), который изучал слизевиков; французский врач Чарльз Лаверан (Charles Louis Alphonse Laveran, 1845–1922), который открыл малярийных паразитов в Италии и в 1907 году стал лауреатом Нобелевской премии за свои работы о вызывающих заболевания простейших; швейцарский зоолог Эдуард Клапаред (Edouard Claparède, 1832–1871), который вместе со своим соавтором Иоганном Лахманом (Johannes Lachmann) выпустил впечатляющую монографию по инфузориям и ризоподам; английский зоолог Вильям Севилл Кент (William Savill Kent, 1845–1908) с его известным «Руководством по инфузориям» (Manual of the Infusoria); немецкий зоолог Рихард Гертвиг (Richard Hertwig, 1850–1937), который выяснил поведе-

ние ядер при конъюгации цилиат; русский протозоолог Владимир Тимофеевич Шевяков (1859–1930), который изучал акантарий; немецкий ботаник Георг Клебс (George Klebs, 1857–1918) с его исследованиями жизненного цикла жгутиконосцев; немецкий зоолог и паразитолог Рудольф Лейкарт (Rudolf Leuckart, 1822–1898), который установил таксон Sporozoa; немецкий специалист по солнечникам и кокцидиям Фриц Шаудинн (Fritz Richard Schaudinn, 1871–1906); немецкий зоолог Франц Шульце (Franz Eilhard Schulze, 1840–1917) с его исследованиями ризопод; эксперт по радиоляриям Э. Геккель, который описал более 4000 видов и сопровождал оные изящными иллюстрациями; французский зоолог Эдуард Бальбиани (Edouard Gerard Balbiani, 1823–1899) как первый протистолог-генетик; немецкий зоолог Отто Бючли (Otto Bütschli, 1848–1920), которого с легкой руки Клиффорда Добелла (Clifford Dobell, 1951) зовут «архитектором протистологии» и кто был первым, написавшим всеобъемлющий (в трех томах) учебник по протистологии.

Большинство ранних протистологических исследований проводилось в Европе, но к концу XIX века протистов стали изучать по всему миру. В 1879 году Жозеф Лейди (Joseph Leidy) и в 1888 году Альфред Стоукс (Alfred C. Stokes) написали монографии о простейших Северной Америки. Эти пионеры переоткрыли многих протистов, уже известных в Европе, и описали немало новых видов. На рубеже XX столетия были накоплены солидные знания о свободноживущих протистах и уже начали накапливаться сведения о

Таблица 1. Важные даты протистологии

Период 1: Использование микроскопов для обнаружения мелких невидимых организмов или клеток

А. Левенгук (1675)

Период 2: Таксономические исследования

Г. Гольдфус (G.A. Goldfuss) (1818): Protozoa

А. Д'Орбиньи (A. D'Orbigny) (1826): Foraminifera

Х. Эренберг (Chr. G. Ehrenberg) (1838):
свободноживущие и ископаемые простейшие**Период 3: Осознание протистов как одноклеточных организмов**С. Зибольд (C.T. von Siebold) (1845):
Животные с неопределенной формой и простой организацией, у которых различные системы органов нечетко дифференцированы, могут быть представлены одной единственной клеткой. Простейших можно разделить на ризопод и инфузорий.Доктрина саркоды и теория протоплазмы:
Ф. Дюжарден (F. Dugardin) (1835) и Х. Моль (H. von Mohl) (1846)Обоснование клеточной доктрины:
М. Шульце (M. Schultze) (1861, 1863): клетка — это маленький комочек протоплазмы с ядром в центре.

Изучение простейших объединяется с клеточной биологией и эмбриологией

Период 4: Объединение протозоологии с нарождающейся паразитологией

Простейшие как патогены

Е. Груби (E. Gruby) (1843): *Trypanosoma* (в лягушках)С. Нагели (C.W. von Naegeli) (1857): пембрина — нозематоз шелкопряда,
*Nosema bombycis*Ф. Лёш (F. Lösch) (1875): амебная дизинтерия (*Entamoeba histolytica*)

Р. Лейкарт (R. Leuckart) (1879): Sporozoa

А. Лаверан (A. Laveran) (1880): малярия и ее возбудитель (*Plasmodium*)

О. Бючли (O. Bütschli) (1881): Мухоспоридия (= Мухозоа)

Ж. Бальбиани (G. Balbiani) (1882): Microsporidia (= Microspora),
SarcosporidiaЖ. Даттон (J.E. Dutton) (1902): *Trypanosoma gambiense* —
возбудитель сонной болезни**Период 5: Организационное оформление науки протистологии****Основание зоологических лабораторий протозоологами Германии**

О. Бючли (O. Bütschli), Гейдельбергский университет (1878)

Таблица 1. Окончание

Ф.Е. Шульце (F.E. Schulze), Берлинский университет (1884)

Р. Гертвиг (R. Hertwig), Мюнхенский университет (1885)

Ф. Шаудин (F. Schaudinn) (1902): основатель и издатель первого протистологического журнала «Archiv für Protistenkunde», с 1988 года продолжается как «Protist».

Ф. Шаудин (1904): основание протозоологических лабораторий в Reichsgesundheitsamt в Berlin-Lichterfelde, в 1906 году основание кафедры протозоологических исследований в институте морских и тропических болезней (сейчас Bernhard-Nocht-Institute) в Гамбурге.

В.А. Догель (1908)¹: основание протистологической школы в С.-Петербурге.

М. Гартман (M. Hartmann) (1914): основание кафедры протистологии в Биологическом институте Кайзера Вильгельма в Berlin-Dahlem.

Организационное оформление протистологии на международном уровне

1947: в США основано Общество протозоологов — в настоящее время это международная организация с несколькими национальными секциями; с 1954 года издает журнал «Journal of Protozoology» (в 1993 переименован в «Journal of Eukaryotic Microbiology»).

1963: основан польский журнал «Acta Protozoologica»

1968: основан французский журнал «Protistologica» (в 1987 продолжает издаваться в Германии как «European Journal of Protistology»)

1972: основано Международное общество эволюционной протистологии (International Society of Evolutionary Protistology — ISEP)

1999: основан русский журнал «Protistology»².

1961, Прага: созван Первый международный конгресс протозоологов, после которого конгрессы собирались каждые 4 года: 1965 в Лондоне, 1969 в Ленинграде, 1973 в Клермон-Ферране, 1977 в Нью-Йорке, 1981 в Варшаве, 1985 в Найроби, 1989 в Цукубе, 1993 в Берлине, 1997 в Сиднее, 2001 в Иерусалиме/Зальцбурге, 2005 в Гуанчжоу, 2009 в Рио-де-Жанейро.

¹ Ошибочно помещен среди германских ученых. История российской протистологии начинается значительно раньше (см. Карпов, 2001; Fokin, 2001). — *Прим. пер.*

² С 1922 по 1929 год в Московском университете издавался журнал «Архив Русского общества протистологов» (Archives de la Societe Russe de Protistologie), который был закрыт по политическим причинам. Он был основан на базе Русского протистологического общества Г. Эпштейном и Ж. Леонтьевым. В состав зарубежной редакционной коллегии входили: M. Hartmann, A. Pascher, J. Oltmanns, E. Laveran, E. Chatton, R. Ross и P. Manson. — *Прим. пер.*

многих паразитических и патогенных формах. В ряде случаев была собрана значительная информация по сложным жизненным циклам некоторых из этих организмов.

К 1900 году было накоплено достаточно знаний, требующих обобщений и новых учебников, поэтому Гари Калкинс (Gary Natan Calkins, 1901 и 1933), Франц Дофляйн (Franz Doflein, 1901, 1909, 1911, 1916), а затем Эдуард Райхенов (Eduard Reichenov, 1929 и 1953) отреагировали текстами, не только содержащими необходимую описательную информацию, но и привнесшими знания по общей биологии протистов. Таким образом, протистология настолько пополнилась в общебиологическом отношении, что смогла влиться в другие биологические дисциплины, ориентированные на изучение организма (табл. 1).

Хотя описание новых видов продолжалось, было обнаружено, что протисты являются идеальной моделью для изучения общих принципов биологии. В частности, клеточная биология много выиграла от изучения особенностей одноклеточных организмов. Заметными преимуществами являются легкость культивирования этих организмов, которые обычно отличаются высокой скоростью роста и, соответственно, коротким периодом генерации. Как только научились получать массовые культуры протистов, они стали популярными объектами исследований в молекулярной биологии и биохимии. Существует, однако, ряд уникальных особенностей этих организмов, которые еще не были оценены в полной мере, и мы постараемся использовать страницы этой книги, чтобы их продемонстрировать.

Мы хотели бы завершить этот исторический обзор краткой историей наиболее важного прибора в развитии протистологии: микроскопа. У Левенгука он был довольно прост — немногим сложнее, чем обычное увеличительное стекло (см. рис. 2*б*). Некоторые из конструкций тех лет выглядели весьма экзотично (рис. 5). К концу XIX века микроскопы приняли внешний облик современных. Очевидно, однако, что для формирования четкого и информативного изображения важна не форма прибора, а оптика. Огромный прогресс был достигнут в первой половине XIX века: около 1830 года оптика была усовершенствована до такой степени, что опытный микроскопист мог получить разрешение изображения примерно 1 мкм. Теперь уже не нужно было иметь такой острый (возможно, экстраординарный) глаз, как у Левенгука. По сути именно прогресс в конструкции линз дал возможность наблюдать клеточное ядро; в Европе 1830-х годов клетка и субклеточные структуры стали известны благодаря использованию этих улучшенных приборов. Иммерсионные объективы стали обычными около 1880 года, что позволило получить большее увеличение при усилении яркости и высоком разрешении. Применение апохроматических объективов и соответствующих компенсирующих окуляров позволило скорректировать хроматическую аберрацию и приблизить степень разрешения микроскопа к современному уровню примерно в 1885 году. Позже, около 1932 года, были сконструированы первые фазово-контрастные микроскопы, позволившие наблюдать тонкие детали живых клеток. Это был настоящий прорыв для

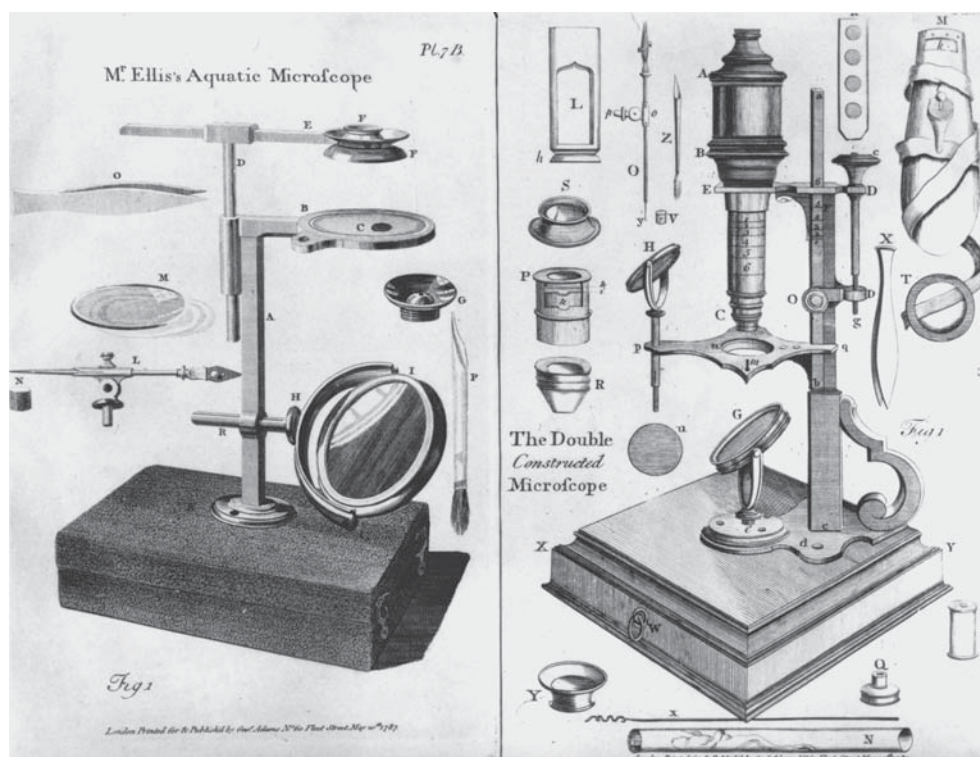


Рис. 5. Год 1787: две страницы из каталога британского изготовителя микроскопов.

протистологов и клеточных биологов, отмеченный Нобелевской премией голландскому изобретателю Фрицу Цернике (Frits Zernike). Сегодня мы располагаем различными приспособлениями для микроскопов — яркое поле, темное поле, фазовый контраст, флуоресцентная и дифференциально-интерференционная контрастная микроскопия, — которые являются рутинными инструментами при исследовании одноклеточных.

Особое значение в наше время имеют электронные микроскопы. Просвечивающий электронный микроскоп стал реальным инструментом для протозоологов в середине 1950-х, когда тех-

ника приготовления препаратов улучшилась до такой степени, что можно было получать значимые результаты. Это открытие также было отмечено Нобелевской премией, которую немецкий физик Эрнст Руска (Ernst Ruska) получил в 1986 году. Конструирование сканирующего электронного микроскопа немецким физиком Манфредом фон Арденом (Manfred von Ardenne) в середине 1960-х обеспечило получение графической информации об особенностях поверхности протистов и их общей морфологии. Эти электронные микроскопы обеспечили новый, небывалый размах в изучении протистов.

Клеточная организация протистов

Одноклеточные протисты имеют в целом такую же организацию, как и клетки других эукариот. При помощи электронной микроскопии можно найти некоторые отличия в структуре и количестве органелл у разных протистов, но можно обнаружить такие отличия и в клетках многоклеточных эукариот. Почти не известно органелл, которые присутствовали бы исключительно в клетках протистов.

Однако появляется все больше данных, что протисты представляют собой группу организмов с ярко выраженной тенденцией ко вторичному упрощению или даже полной утрате органелл. В ходе эволюции типичные для эукариотных организмов митохондрии и характерные для фототрофных эукариот пластиды могут редуцироваться, и об их былом наличии будут свидетельствовать лишь несколько генов, перенесенных и сохранившихся в ядерном геноме. Примечательно, что к таким протистам принадлежат медицински значимые паразиты, например *Entamoeba* и *Giardia*, которые вторично утратили митохондрии. Трипаносоматиды¹ и оомицеты утратили пластиды, типичные для их предков, а у *Apicomplexa* есть апикопласт — остаток бывшей пластиды.

Мембраны и компартменты

Одна из принципиальных характеристик эукариотной клетки — компарт-

¹ См. примечание 2 на с. 76. — *Прим. ред.*

ментализация цитоплазмы за счет мембран (рис. 6, 7). Как и любая живая клетка, протист отделен от внешней среды клеточной мембраной (рис. 8). Электронно-микроскопические исследования показывают, что она имеет типичное трехслойное строение, как любая биологическая мембрана. Скопления регулярно расположенных трансмембранных белков были обнаружены, например, у некоторых инфузорий (рис. 8e). Функция этих скоплений еще неизвестна.

Снаружи плазматическая мембрана обычно покрыта мукоидным слоем, или гликокаликсом (рис. 8). В его состав иногда входят более длинные филаменты, называемые гликостилиями, форма которых видоспецифична (рис. 8, в–д). Гликокаликс состоит из олигосахаридных цепочек гликопротеинов мембраны и гликолипидов. Порой гликокаликс обладает упорядоченной структурой, но она в этом случае не обязательно соответствует распределению трансмембранных белков. Он участвует в информационной системе клетки, ведь именно в этом слое находятся рецепторные молекулы. Более того, гликокаликс позволяет клетке избирательно поглощать растворенные вещества из окружающей среды. Захваченные молекулы транспортируются внутрь клетки при помощи различных механизмов, которые в настоящее время изучаются.

У некоторых цилиат из гипотрих и тинтинид на поверхности клетки есть мембраноподобная структура — перилемма (см. рис. 24e). Она выглядит как

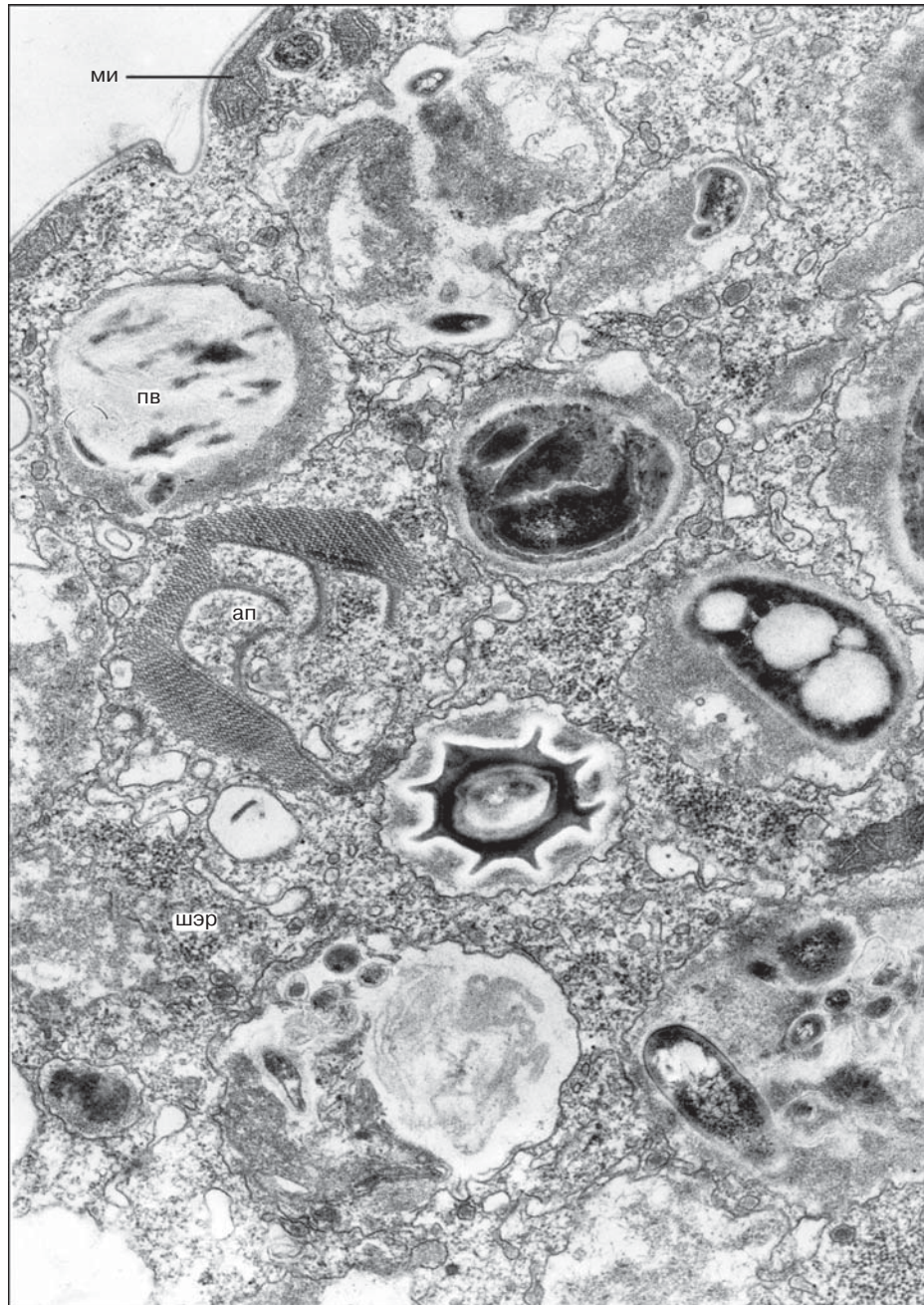


Рис. 6. Ультраструктурная организация эвглениды *Entosiphon sulcatum*: ап — ротовой аппарат, ми — митохондрия, пв — пищеварительная вакуоль, шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум. Увел.: 25 000х.



Рис. 7. Срез бесцветной криптомонады *Gonimonas*. Представлены основные элементы клетки простейшего (кроме жгутика): аг — диктиосома аппарата Гольджи, ми — митохондрия, пм — плазматическая мембрана, св — сократительная вакуоль, эж — эжектосомы, эр — эндоплазматический ретикулум, я — ядро. Увел.: 10 000х.

плазматическая мембрана, но на самом деле это наружная, внеклеточная покровная структура с неизвестной функцией. У диатомовых водорослей остатки клеточной мембраны окружают домик (см. рис. 71).

В дополнение к гликокаликсу у различных протистов встречаются чешуйки (рис. 9), фибриллярные образования и даже структуры, подобные клеточной стенке. Встречаются также внеклеточные панцири (лорики), иногда весьма замысловатой конструкции.

Внутриклеточные мембранные системы протистов, а именно эндоплазматический ретикулум, лизосомы, пероксисомы (микротельца) (рис. 10), аппарат Гольджи (рис. 11), митохондрии (рис. 12) и пластиды (рис. 13, 14), похожи на таковые клеток наземных растений и многоклеточных животных. Стоит заметить, что представители протистов имеют самое маленькое и самое большое среди эукариот количество цистерн в аппарате Гольджи: одна или две у *Tetrahymena* (Ciliophora) в период ве-

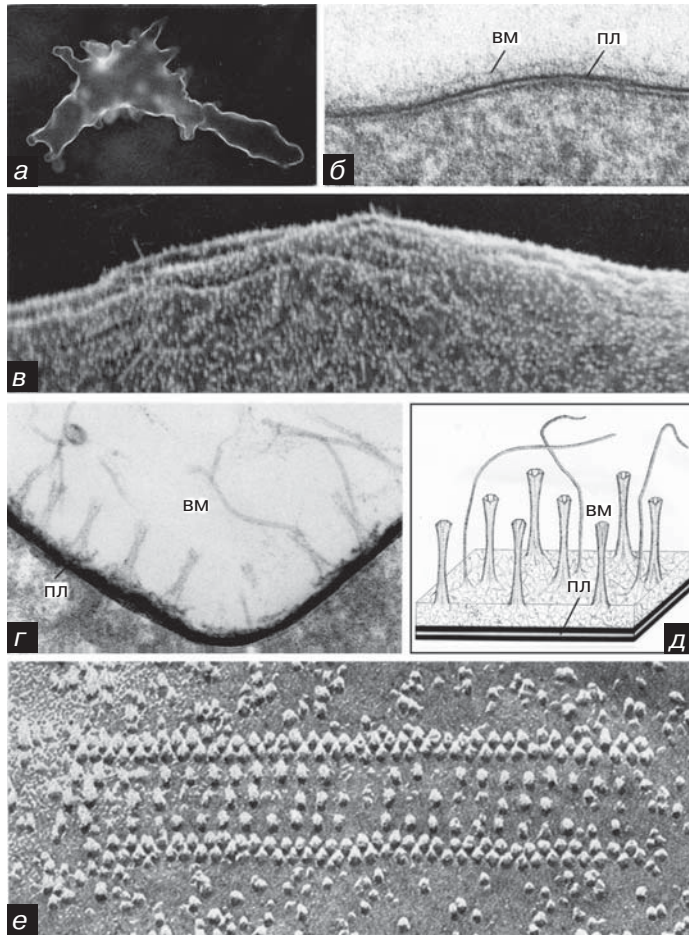


Рис. 8. Плазмалемма (пл) различных протистов. Гликокаликс *Amoeba proteus*, окрашенный FITC-Con A (а); амеба *Vampyrella lateritia* с войлокоподобным материалом (вм) на поверхности (б); поверхность *Vannella simplex* в сканирующем электронном микроскопе (в), поперечный срез ее плазмалеммы в просвечивающем электронном микроскопе (г) и схема строения структурированного гликокаликса с гликостильями (д). Упорядоченное расположение внутримембранных частиц у инфузории *Cyclidium* (е) (в и г — любезно предоставлены Э. Хаусман, Берлин; е — любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген). Увел.: а — 150х, б — 185 000х, в — 7 500х, г — 150 000х, д — 100 000х.

гетативного роста и до 30 и более у *Trichonympha* (Hypermastigida).

Три типа нестандартных органелл представлены гликосомами, гидрогеносомами и митосомами. **Гликосомы** — сферические или эллипсоидальные пузырьки размером 0,2–0,3 мкм, не обладающие отличительными морфологическими признаками, — встречаются только у трипаносоматид (рис. 15). Одна клетка *Trypanosoma brucei* содержит порядка тридцати таких органелл. Три-

паносоматиды, населяющие кровеносное русло хозяина, поглощают глюкозу и разлагают ее до пирувата, используя для этого семь гликолитических ферментов, которые содержатся в гликосомах. Гликолиз в этих органеллах идет эффективнее, чем в цитозоле, где он осуществляется у всех остальных эукариот. Возможно, гликосомы эволюционно связаны с пероксисомами, которые отсутствуют у трипаносоматид. По последним данным, гликосомы содержат бел-

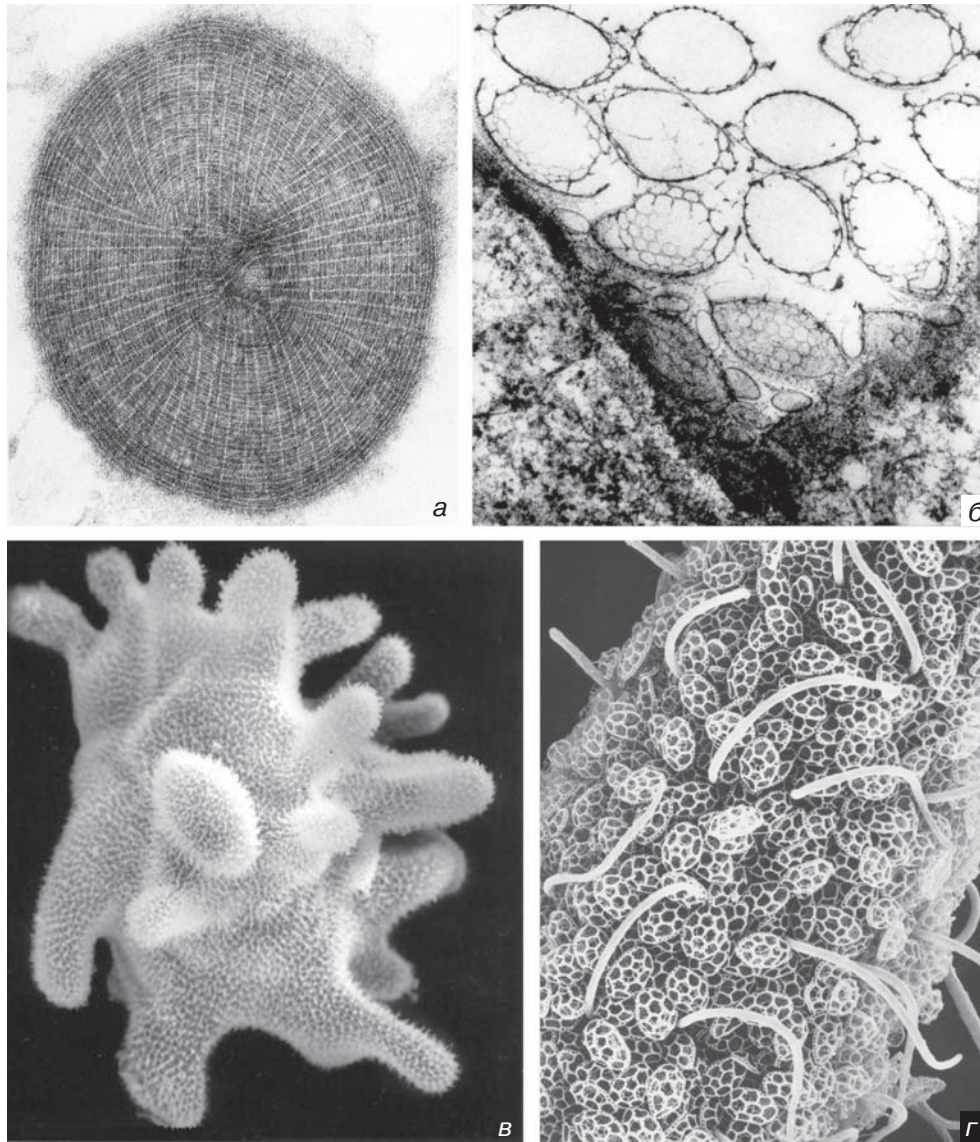


Рис. 9. Чешуйки на поверхности одноклеточных организмов. Чешуйка примнезиомонады *Pleurochrysis* (а); срез чешуек амебы *Cochliopodium* (б); *Dactylamoeba*, полностью покрытая чешуйками (в); чешуйки инфузории *Lepidotrachelophyllum* (г) (а — любезно предоставлен В. Герцем, Гейдельберг; в — любезно предоставлен В. Фойснером, Зальцбург; г — любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген). Увел.: а — 77 000х, б — 28 000х, в — 1 800х, г — 4 200х.

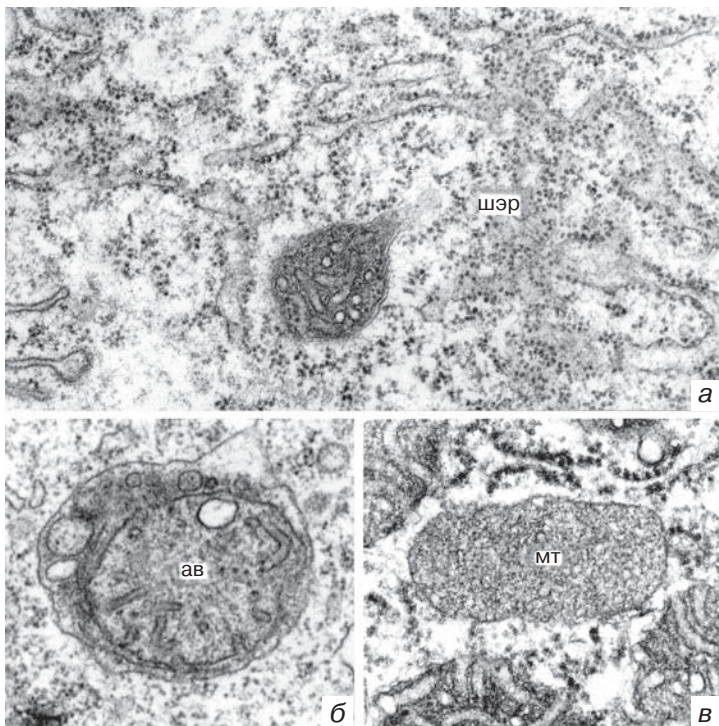


Рис. 10. Мембранные системы у инфузории *Paramecium*. Шероховатый эндоплазматический ретикулум (шэр) (а); автофагическая вакуоль (ав) с деградирующей митохондрией (б); микротельце (мт) (в). Увел.: а — 25 000х, б — 35 000х, в — 50 000х.

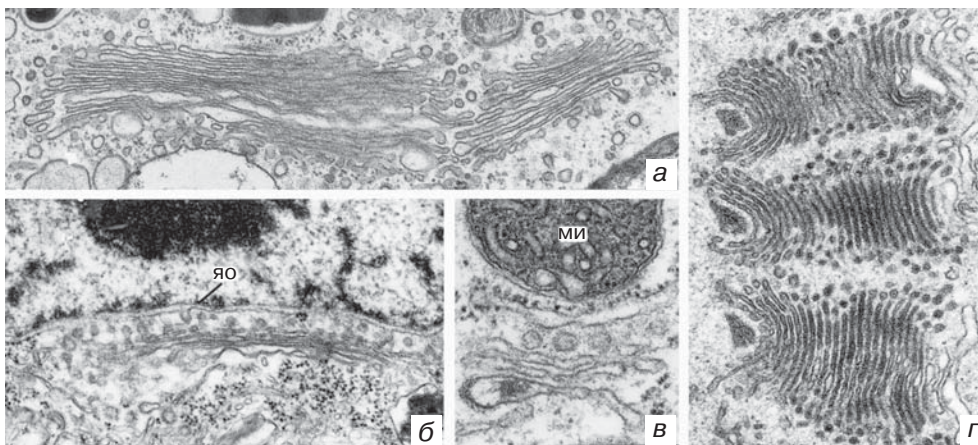


Рис. 11. Организация диктиосом у криптомонады *Rhodomonas* (а), у неидентифицированной амебы (б), у инфузории *Pseudomicrothorax* (в) и у гипермастигины *Joenia* (г). ми — митохондрия, яо — ядерная оболочка. Увел.: а — 25 000х, б — 25 000х, в — 50 000х, г — 30 000х.

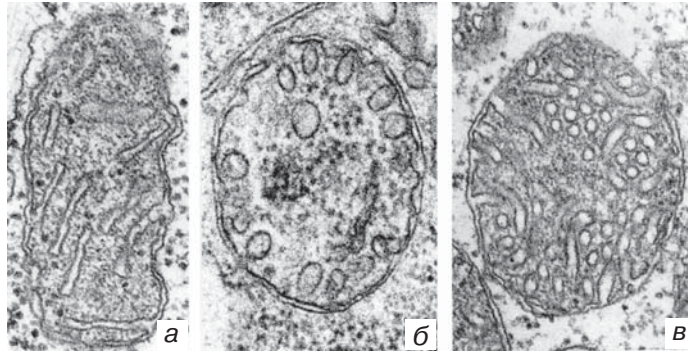


Рис. 12. Организация митохондрий с кристами различной формы у криптонады *Goniomonas* (а), филозной амебы *Vampyrella lateritia* (б) и инфузории *Paramecium caudatum* (в). Увел.: а — 55 000х, б — 40 000х, в — 60 000х.

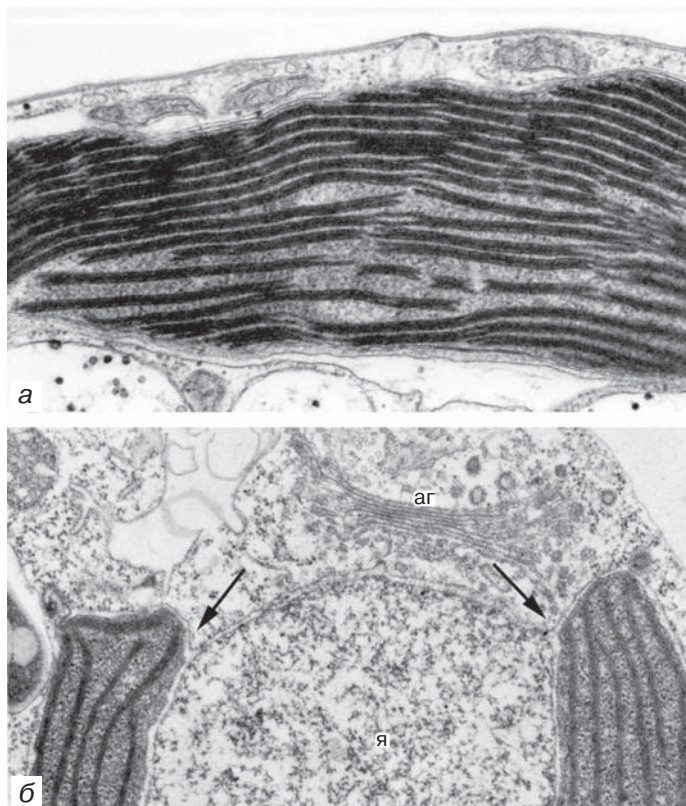


Рис. 13. Организация пластиды криптонады *Rhodomonas* (а): тилакоиды собраны в стопки по два. Продолжение наружной мембраны ядра в наружную мембрану хлоропласта (показано стрелками) у хризомонады *Ochromonas* (б). аг — диктиосома аппарата Гольджи, я — ядро. Увел.: а — 20 000х, б — 18 000х.

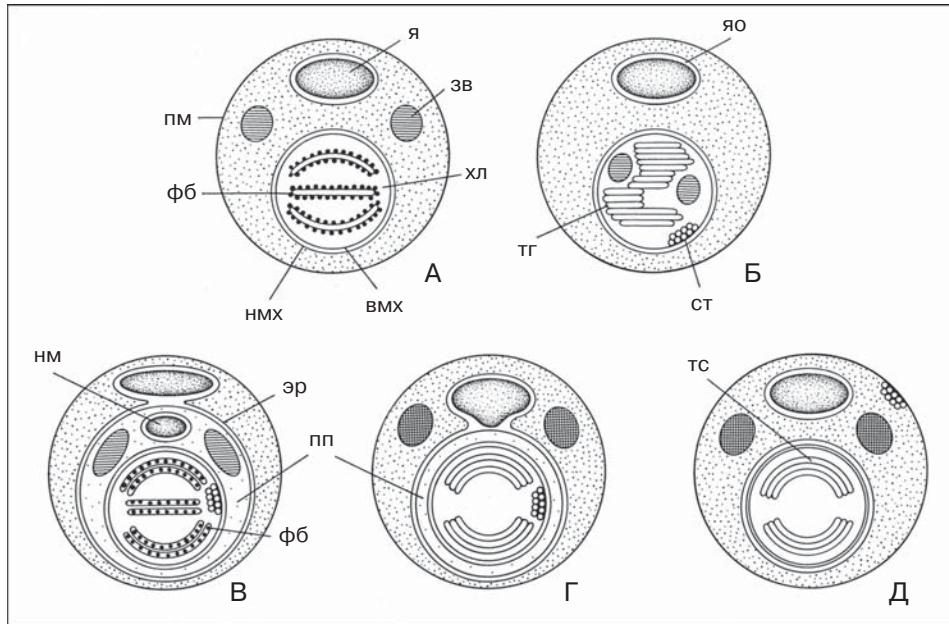


Рис. 14. Расположение мембран, связанных с хлоропластом (хл), состав и локализация запасных углеводов (зв) и местоположение стигмы (ст) в пяти группах водорослей: Biliphyta (А), Chlorophyta (Б), Cryptomonada (В), Chrysomonadea (Г) и Euglenida (Д). Зерна крахмала заштрихованы горизонтальными линиями, а лейкозин и парамилон заштрихованы сеточкой. Внутренняя мембрана хлоропластов (вмх) является дериватом прокариотной плазматической мембраны заглоченной бактерии, из которой эволюционно возник хлоропласт, тогда как его наружная мембрана (нмх) ведет происхождение от фагосомы эукариота. У хлоропластов, имеющих 4 мембраны в оболочке, самая наружная является продолжением наружной мембраны ядерной оболочки (яо), т.е. соответствует мембране эндоплазматического ретикулума (эр). Перипластидное пространство (пп) криптононад содержит нуклеоморф (нм) и гранулы запасных питательных веществ. Внутрипластидные мембраны организованы в тилакоиды гран (тг) и тилакоиды стромы¹ (тс). Гранулярные фикобилисомы (фб) лежат на поверхности тилакоидов у красных водорослей или внутри пространства тилакоида у криптофитовых². я — ядро, пм — плазматическая мембрана (по Сли).

ки, которые кодируются генами, перенесенными в геном хозяина из давно утраченной симбиотической водоросли³.

Гидрогеносомы (рис. 15) участвуют в метаболизме углеводов, который характерен для многих филогенетически

¹ Только в хлоропластах зеленых водорослей и наземных растений. — Прим. пер.

² У криптононад фикобилипротеины в тилакоидах находятся в дисперсном виде, а не собраны в фикобилисомы (см. рис. 13а). — Прим. пер.

³ Таким образом, предполагается, что гликосомы имеют симбиотическое происхождение. — Прим. пер.

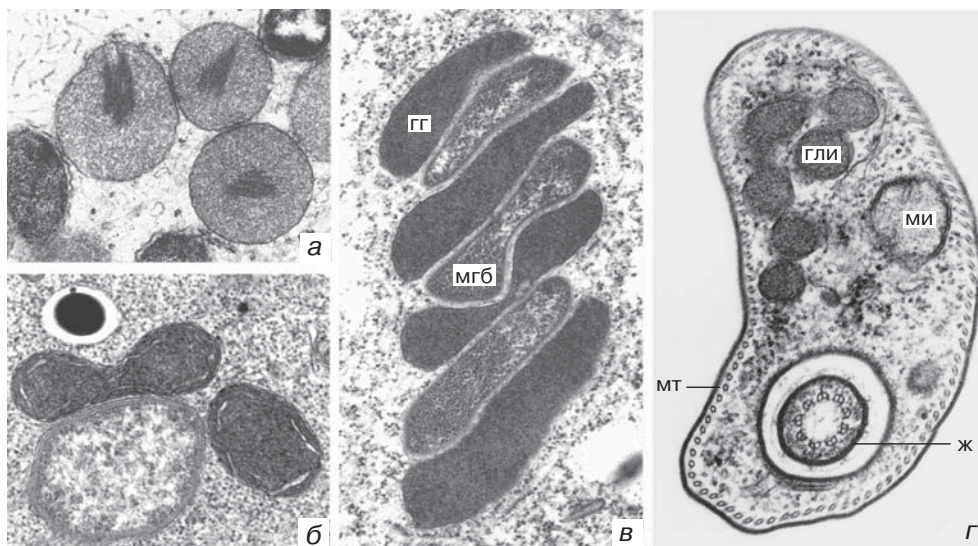


Рис. 15. Гидрогеносомы (гг) у гипермастигиды *Joenia annectens* (а) и у инфузорий *Metopus contortus* (б) и *Plagiopila frontata* (в). Гликосомы (гли) *Trypanosoma brucei* (г). ж — жгутик в жгутиковом кармане, мгб — метаногенная бактерия, ми — митохондрия, мт — субмембранные микротрубочки (б и в — из: Fenchel and Finley: Europ. J. Protistol. 26 [1991] 201). Увел.: а — 25 000 \times , б — 35 000 \times , в — 20 000 \times , г — 35 000 \times .

удаленных друг от друга микроаэробных протистов: трихомонад и гипермастигид, амебофлагеллат, свободноживущих и обитающих в рубце жвачных инфузорий, хитридиевых грибов. Перечисленные протисты разлагают получающийся в результате гликолиза пируват на ацетат, CO_2 и H_2 в ходе бескислородного процесса с использованием ферментов пируват-ферредоксин оксиредуктазы и гидрогеназы. В отношении производства АТФ этот метаболический путь существенно менее эффективен, чем процессы, протекающие в митохондриях. Гидрогеносомы окружены двойной мембраной, могут содержать паракристаллические структуры и размножаются путем деления на две; ДНК отсутствует. Гидрогеносомы и митохондрии, воз-

можно, имеют общее происхождение.

Митосома (= криптозома) — это органелла, имеющая определенное отношение к митохондрии. Встречается, например, у паразитической амебы *Entamoeba histolytica*. По-видимому, *Entamoeba* когда-то обладала митохондриями или эндосимбионтами, родственными предку митохондрии, но затем митохондрия или ее гомолог утратили многие функции в результате адаптации к анаэробному существованию. В процессе редукции был полностью утрачен геном, т.к. у амебы не обнаружена внеядерная ДНК. Основанием для предположения о том, что какой-то митохондриальный компартмент действительно существовал, послужило, во-первых, обнаружение ядерных генов,

кодирующих митохондриальные белки, во-вторых, тот факт, что антитела к рекомбинантному митохондриальному шаперонину метили эти органеллы. Физиологические функции митосомы неизвестны, но маловероятно, что в них идут процессы энергетического метаболизма.

Еще одна нестандартная органелла выявлена недавно у нескольких видов Аписомплекса. Органелла представляет собой пластиду по происхождению и, соответственно, получила название **апикопласт** (apicoplast) от английского apicomplexan plastid (пластида споровиков). Предковая пластида, скорее всего, была результатом вторичного эндосимбиоза с красной водорослью. Поскольку органеллу окружает до четырех мембран (рис. 16), ее называли толстостенной органеллой или вакуолью с толстой мембраной, пока не выяснилась ее пластидоподобная природа. Апикопласт располагается обычно спереди от ядра, рядом с аппаратом Гольджи¹. Имеются свидетельства в пользу однократного возникновения предковой пластиды Аписомплекса.

Каждый апикопласт содержит нуклеоид с относительно крупной, насчитывающей 35 т.п.н., кольцевой молекулой ДНК. Апикопласт претерпевает бинарное деление, и продукты расходятся в закладывающиеся дочерние комплексы на самых ранних стадиях деления клетки. Такие структуры, как «шапочки» на полюсах делящегося апикопласта, «кольцо» и «пероксисомоподобная гранула», возможно, участвуют в его делении. Апикопласт, безусловно,

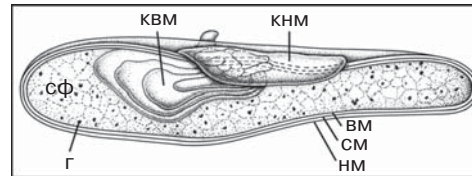


Рис. 16. Схема строения апикопласта мерозоида *Plasmodium falciparum*. Эта пластида окружена тремя мембранами — наружной, средней и внутренней (нм, см и вм), а также содержит внутренний и наружный мембранные комплексы (квм, кнм). Апикопласт содержит гранулы (г) и сеть филаментов (сф) (по Хопкинсу с соавторами).

не способен к фотосинтезу, но необходим для существования паразита. Хотя его функция еще точно не установлена, эксперименты дают основания полагать, что он отвечает за синтез жирных кислот. Поскольку многие споровики являются опасными патогенами человека и животных, есть надежда использовать эту вновь открытую органеллу в качестве мишени для лекарственных препаратов с целью подавления паразита. Например, вполне вероятно, что апикопласт может служить мишенью для антибиотиков группы макролидов у *Toxoplasma* и для рифампицина у *Plasmodium*.

Экструсомы — это, по существу, экзоцитозные пузырьки. Хотя родственные структуры присутствуют у некоторых низших многоклеточных, например, рабдиты у плоских червей, во всей их сложности и многообразии экструсомы характерны именно для протистов. Экструсомы — это ограниченные мембраной органеллы, расположенные обычно в эктоплазме, но их созревание про-

¹ Поэтому органеллу также называли Гольджи-адьюнкт. — Прим. ред.

исходит в эндоплазме. Функции экструсом разного типа различны, но всем присуще одно общее свойство: происходит выстреливание в ответ на воздействие широкого спектра раздражителей — механических, электрических и химических. В процессе выстреливания экструсома каждого типа претерпевает специфичную морфологическую перестройку. Наиболее известная разновидность экструсом — трихоциста *Paramecium* (рис. 17). В настоящее время известно около 15 типов экструсом.

Сократительная вакуоль — это особая система мембран, характерная для протистов, не обладающих клеточной стенкой. Эта органелла хорошо заметна в световой микроскоп, но обычно связана с другими клеточными эле-

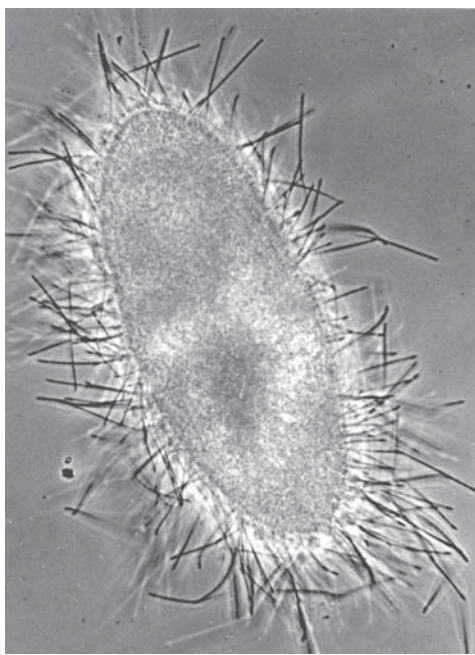


Рис. 17. Выстрелившие трихоцисты *Paramecium*. Увел.: 500х.

ментами, которые видны только в электронный микроскоп. Поэтому в настоящее время используют термин «комплекс сократительной вакуоли», подразумевая всю совокупность структур, ответственных за осморегуляцию одноклеточного организма.

Некоторые органеллы, например митохондрии и пластиды, обладают чертами организации, которые важны для понимания их эволюционной истории. В частности, значительный интерес у специалистов по мегасистематике вызвали сравнительные данные по организации стенки пластид и расположению тилакоидов у различных групп фотосинтезирующих жгутиконосцев (рис. 14).

Все протисты обладают по меньшей мере одним ядром (рис. 18). Нередко внутри одной клетки, особенно крупных протистов, обнаруживают множество одинаковых ядер. Некоторые фораминиферы и все инфузории имеют ядра двух типов: генеративный микронуклеус и вегетативный макронуклеус (см. рис. 112 и 306). Этот феномен называют ядерным диморфизмом или ядерным дуализмом. Наличие двух ядер в клетках мицелия у настоящих грибов — и, соответственно, у микроспоридий — известно как дикарион, или диплокарион. В той или иной таксономической группе ядра бывают гаплоидными или диплоидными. Способом ядерного деления, или кариокинеза, является митоз. Ядерное деление обычно сопровождается делением клетки, известным также как цитокинез. Существует несколько морфологических вариантов кариокинеза, например с внутренним и внешним веретеном, с интактной или фрагментирован-

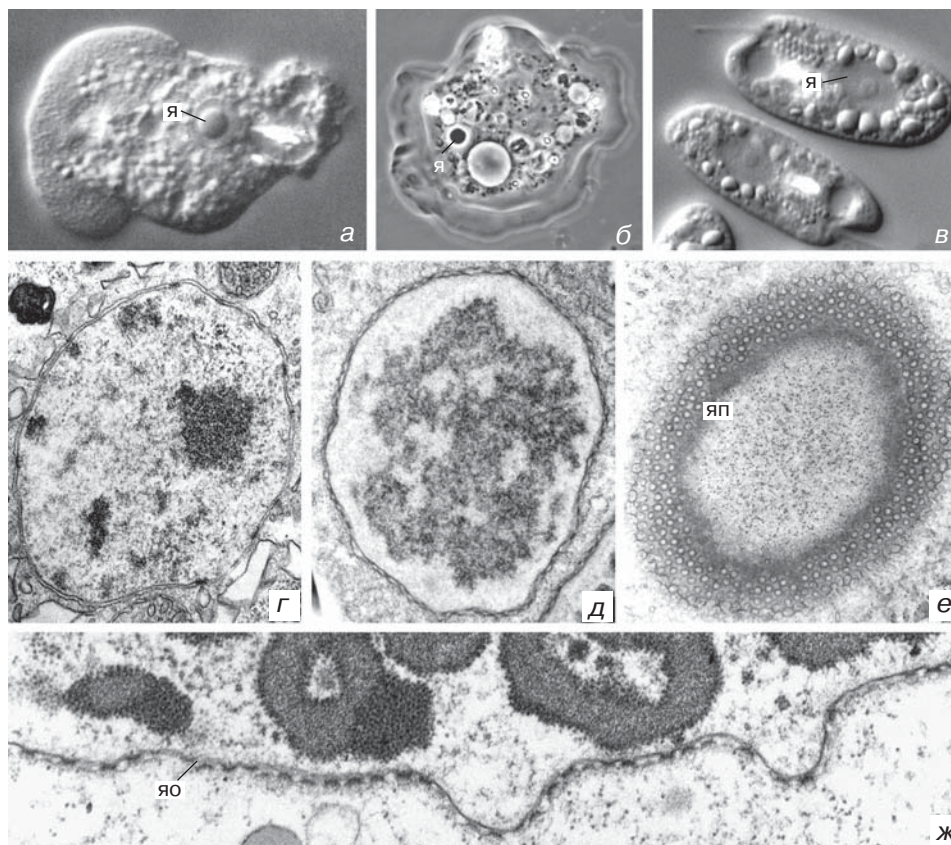


Рис. 18. Ядра (я) амёб *Vahlkampfia* (а) и *Thecamoeba* (б) и жгутиконосца *Chilomonas* (в) при наблюдении в световой микроскоп. Срезы ядер протистов в просвечивающем электронном микроскопе: амёбы *Vampyrella* (г), микронуклеуса инфузории *Pseudomicrothorax* (д), тангентальный срез ядерной оболочки обитающего в термитах жгутиконосца *Staurojoenina* (е), оболочка ядра (яо) макронуклеуса инфузории *Pseudomicrothorax* с многочисленными ядерными порами (яп) при большом увеличении (ж) (е — любезно предоставлен А. Мааса, Берлин). Увел.: а — 1800×, б — 360×, в — 1800×, г — 18 000×, д — 14 000×, е — 10 800×, ж — 22 500×.

ной ядерной оболочкой (см. рис. 300). Половой процесс, включающий слияние двух гамет с последующим мейотическим делением ядра, встречается у многих протистов. Детали этого процесса варьируют существенно, но в целом подчиняются общим правилам, известным для высших организмов.

Нельзя сказать, что половой процесс характерен для всех без исключения протистов, поскольку некоторые протисты размножаются, по-видимому, только бесполом путем.

Нуклеоморф — это ДНК-содержащий компартмент, обнаруженный у криптонад (рис. 19) и хлорархонид.

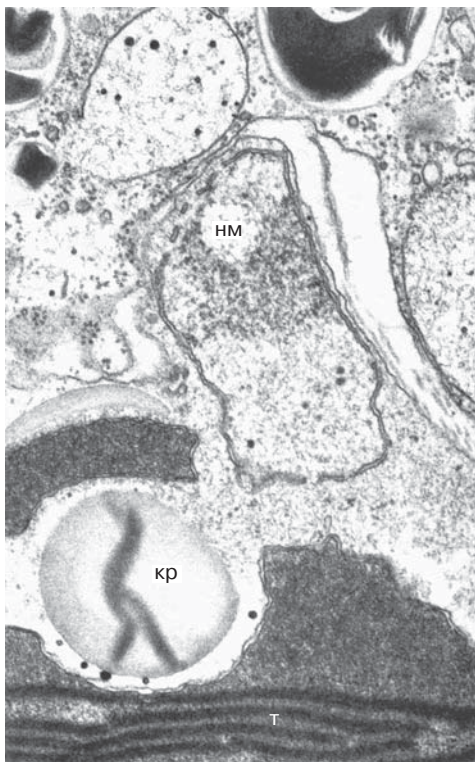


Рис. 19. Нуклеоморф (нм) у криптонады *Cryptomonas ovata*. кр — крахмал, т — тилакоиды. Увел.: 35 000х.

Составляющий его стенку комплекс из двух мембран, пронизанных поровыми комплексами, очень похож на ядерную оболочку. Эта органелла — остаток ядра эукариотного симбионта.

Микрофиламенты и микротрубочки

Для протистов характерны филаменты диаметром 4–10 нм, которые часто собраны в более толстые пучки и фибриллы. У некоторых амёб эти фибриллы представляют собой акто-миози-

новые комплексы, обеспечивающие движение клетки (рис. 20а). Такие системы из актиновых микрофиламентов и моторных белков участвуют и в делении клетки. У инфузорий они формируют в плоскости деления клетки сократимое кольцо, обеспечивающее разделение дочерних особей.

У протистов обнаружены и промежуточные филаменты. Функция этих компонентов цитоскелета еще неизвестна, но, по-видимому, они участвуют в поддержании формы клетки.

Другие филаменты, вероятно, имеют разный химический состав, но они также могут участвовать в сокращениях клетки. Например, обнаруженный в стебельке инфузорий перитрих белок спазмин обеспечивает исключительно быстрое его сокращение. Филаменты *Stentor* и некоторых разноресничных инфузорий участвуют в сокращениях тела клетки. В настоящее время еще не совсем понятно, как работают эти системы, но очевидно иначе, чем акто-миозиновые комплексы.

Важную роль в клетке протиста играют микротрубочки. Чаще всего они действуют как поддерживающие цитоскелетные элементы, придающие ригидность кортикальной зоне (рис. 21). Они стабилизируют определенные типы псевдоподий в сочетании с актиновыми микрофиламентами (рис. 22б, д) и армируют ротовой аппарат жгутиконосцев и инфузорий. Другая их функция — закрепление органелл в клетке в определенном положении, как в случае с комплексом сократительной вакуоли у *Paramecium*.

Кроме того, микротрубочки участвуют во многих внутриклеточных про-

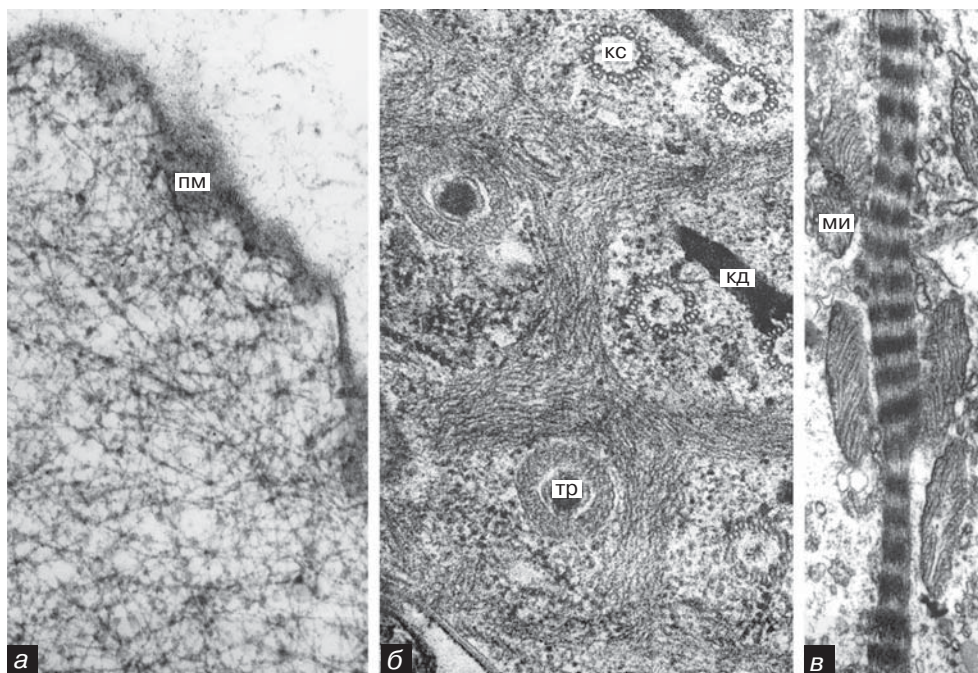


Рис. 20. Система филаментов у *Amoeba proteus* (а) и у инфузорий *Paramecium caudatum* (б) и *Loxophyllum meleagris* (в). кс — кинетосома, кд — кинетодесма, ми — митохондрия, пм — плазматическая мембрана, тр — трихоциста (а — любезно предоставлен М. Хаузер, Бохум). Увел.: а — 115 000х, б — 57 000х, в — 19 000х.

цессах. Показано, что вдоль пучков или лент микротрубочек могут перемещаться пузырьки (см. рис. 154г) или даже такие крупные органеллы, как митохондрии. Микротрубочки участвуют в процессе расхождения хромосом при митозе; детали этого процесса нуждаются в уточнении, поскольку еще неясно, только ли микротрубочки обеспечивают эти быстрые перемещения или в процесс вовлечены связанные с ними моторные белки, такие как динеин и кинезин. Возможно также, что определенные более медленные перемещения, например во время митоза, обеспечиваются сборкой и разборкой микротрубочек.

Псевдоподии (рис. 22, 23) характерны почти для всех эукариотных клеток. Среди протистов, особенно среди разнообразных и часто неродственных между собой амебoidных организмов, псевдоподии характеризуются значительной морфологической и функциональной гетерогенностью. Наиболее важные типы псевдоподий:

- цилиндрические выросты — **лобоподии** — с внутренними токами цитоплазмы (*Lobosa*: *Amoeba*, *Mayorella*, *Nebela*, *Saccamoeba*, *Stereomyxa*; *Heterolobosa*, *Conosa*, *Mesomycetozoa*);
- нитевидные выросты — **филоподии** — не содержат микротрубочек

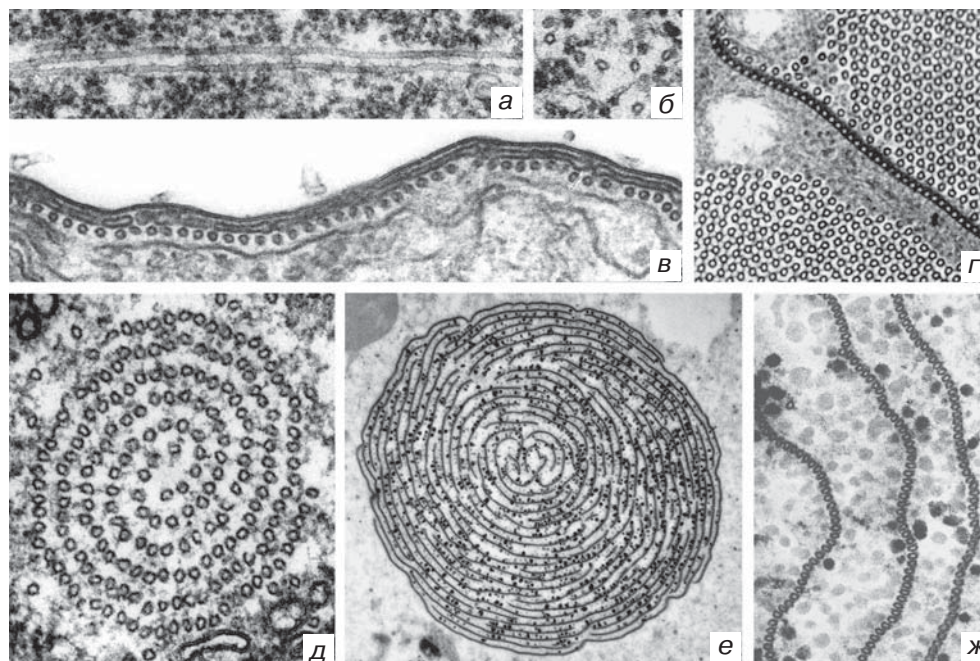


Рис. 21. Микротрубочки. Продольный (а) и поперечный (б) срезы цитоплазматических микротрубочек инфузории *Paramecium*. Субпелликулярные микротрубочки инфузории *Euplotes* (в). Микротрубочки нематодесмы у инфузории *Nassula* (г). Аксоподиальные микротрубочки солнечника *Actinophrys* (д). Микротрубочки аксостиля у жгутиконосца *Joenia* (е, ж). Увел.: а, б — 38 000х, в — 43 000х, г — 33 000х, д — 76 000х, е — 7500х, ж — 30 000х.

(Aconchulina: *Nuclearia*, *Hyalodiscus*; Protostelea; Cercozoa: *Cyphoderia*; Heterokonta: *Labyrinthulea*, *Chrysomonadea*; некоторые Chytridiomycota);

- радиально расходящиеся игловидные выросты — **аксоподии** — с осевыми микротрубочками (*Acantharea*, *Polycystinea*, *Phaeodarea*, солнечники: *Actinophrys*);

- сложно-разветвленная сеть — **ретикулоподии** — содержит микротрубочки (*Foraminifera*: *Allogromia*, *Reticulomyxa*);

- сильно уплощенные выросты — **ламеллиподии** (*Aconchulina*: *Hyalodiscus*; *Lobosa*: *Vannella*; пищевые псевдо-

подии-покрывала у некоторых динофлагеллат).

В определенных таксонах разные типы псевдоподий встречаются одновременно или последовательно сменяют друг друга: ламеллиподии + филоподии у *Hyalodiscus*, ретикулоподии + филоподии у *Foraminifera*, аксоподии + ламеллиподии у солнечныхников и аксоподии + филоподии у *Acantharea*, *Polycystinea* и некоторых солнечныхников.

Протисты отличаются высокой подвижностью за счет жгутиков и ресничек. Хотя их ультраструктура одинакова, характер биения может различаться.

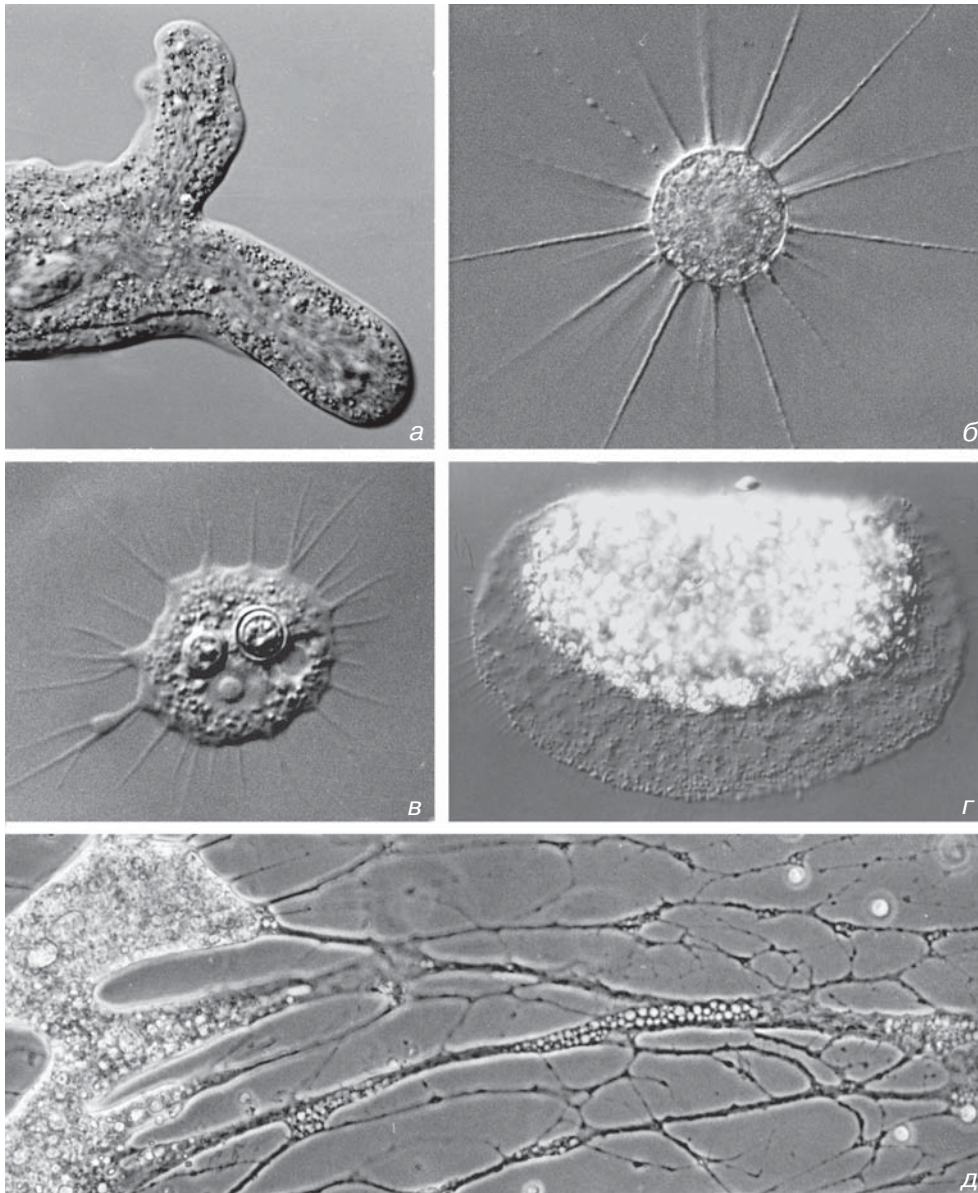


Рис. 22. Типы псевдоподий: лобоподии *Amoeba proteus* (а), аксоподии *Actinophrys sol* (б), филоподии *Nuclearia* (в), ламеллиподия *Hyalodiscus predatus* (г), ретикулоподии *Reticulomyxa filosa* (д) (в — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней). Увел.: а — 580х, б — 325х, в — 580х, г — 875х, д — 175х.

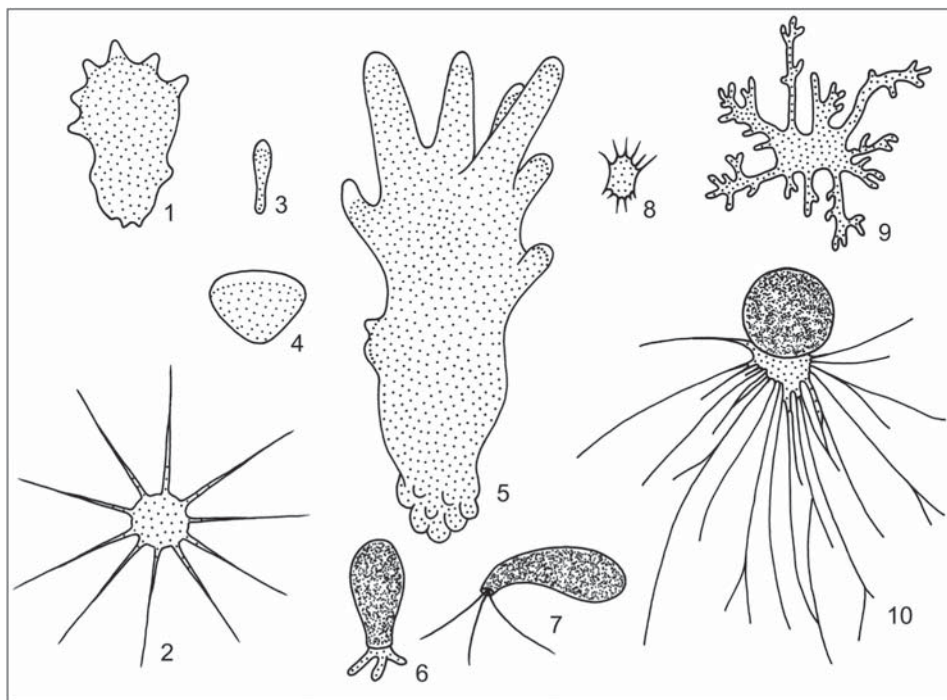


Рис. 23. Типы псевдоподий голых и раковинных (раковинки темные) амёб. 1 — конические (*Mayorella*), 2 — радиальные (*Actinophrys*¹), 3 — моноподиальная амёба с лобоподией (*Saccamoeba*), 4 — ламеллиподиальные (*Vannella*), 5 — полиподиальная амёба с пальцевидными лобоподиями (*Amoeba*), 6 — лобоподиальные (*Nebela*), 7 — нитевидные (*Cyphoderia*), 8 — нитевидные (*Nuclearia*), 9 — ветвящиеся (*Stereomyxa*), 10 — сетевидные (*Allogromia*²).

Одни участвуют в поглощении пищи, другие — в движении, третьи способны к обоим типам активности. Взаимное расположение, а также количество жгутиков и ресничек может быть специфично для той или группы протистов (см. рис. 36). У некоторых водорослей, фораминифер и ряда протистов с гри-

бободобной организацией наличие этих органелл приурочено к определенным стадиям жизненного цикла.

Хотя формула $9 \times 2 + 2$ указывает на консервативность аксонемы эукариотных клеток, не все жгутики и реснички даже одной клетки обязательно идентичны. Показано, что инфузория *Tetra-*

¹ Солнечник *Actinophrys* не относится ни к голым, ни к раковинным амёбам. — Прим. пер.

² У *Allogromia* нет раковины. Род *Allogromia* принадлежит к Foraminifera и, соответственно, не входит в состав ни голых, ни раковинных амёб. Псевдоподии, изображенные на этом рисунке, почти не имеют анастомозов, и, соответственно, совокупность таких псевдоподий не представляет собой сеть. Изображение, вероятно, относится к пресноводной *Gromia* или иной филозной амёбе. — Прим. ред.

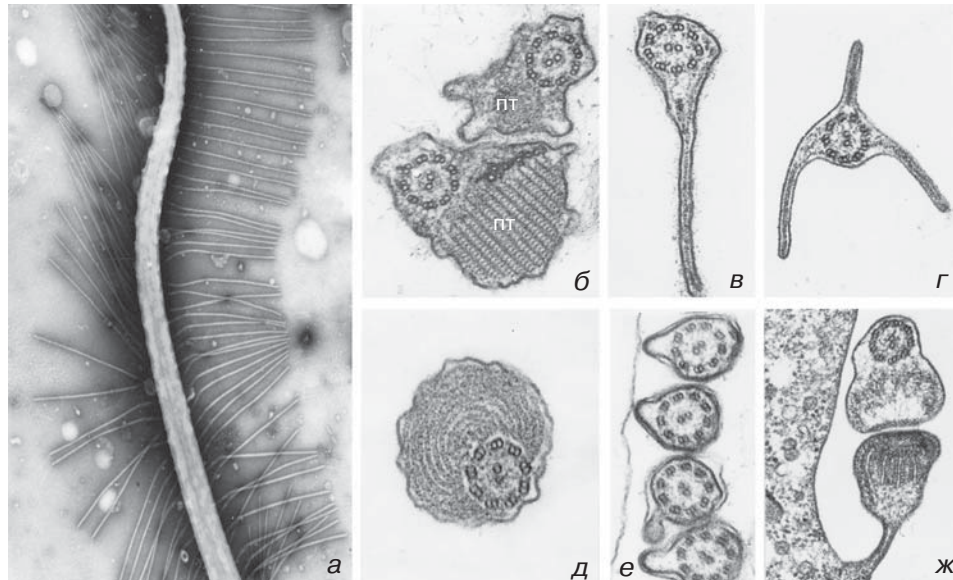


Рис. 24. Дополнительные структуры жгутиков и ресничек. Мастигонемы хризомнад (а), параксиальный тяж (пт) эвглениды *Entosiphon* (б), боковые гребневидные выросты жгутиков хищного жгутиконосца *Colponema loxodes* (в) и паразитического жгутиконосца *Retortamonas* (г). Параксиальные concentрические слои в жгутике трихомонады *Foaina* (д), перилемма вокруг ресничек инфузории *Stylonychia* (е) и ундулирующая мембрана жгутиконосца *Tritrichomonas angusta* (ж) (б — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней; в — любезно предоставлен Ж.-П. Миньо, Клермон-Ферран; е и ж — любезно предоставлены Г. Бружеродем, Клермон-Ферран). Увел.: а — 16 000х, б — 36 000х, в, г, е — 32 000х, д — 40 000х, ж — 28 000х.

hupena имеет по меньшей мере четыре типа ресничек, различающихся по ультраструктурному строению, а клетки многих жгутиконосцев несут жгутики различной, но вполне определенной длины. У некоторых жгутиконосцев они покрыты волосовидными придатками, или мастигонемами (рис. 24а), а также чешуйками (см. рис. 168).

И реснички, и жгутики покрыты плазматической мембраной. Аксонема заякоривается в цитоплазме при помощи базального тела, или кинетосомы. От базальных тел жгутиконосцев и ин-

фузорий отходят дополнительные корневые структуры. Они настолько своеобразны, что их строение имеет таксономическую ценность (рис. 25).

Форма и размеры протистов

Протистов традиционно идентифицируют по их форме, даже если она непостоянна и сбивает с толку (рис. 26). Характерные очертания клетки задаются внутри- и внеклеточными скелетны-

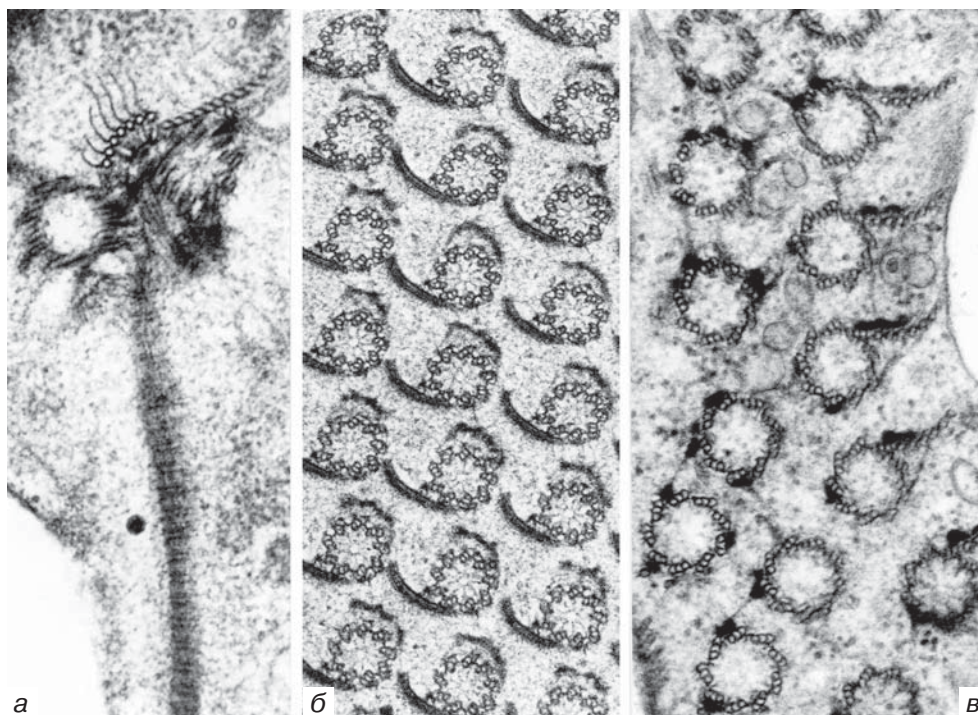


Рис. 25. Жгутиковые корешки и другие связанные с кинетосомами структуры у криптозоаны *Chilomonas* (а), гипермастигиды *Joenia* (б) и инфузории *Eufolliculina* (в). Увел.: а — 65 000 \times , б — 48 000 \times , в — 65 000 \times .

ми элементами. Широко варьируют размеры клеток протистов (рис. 27): самые мелкие одноядерные формы имеют всего несколько микрон в длину, в то же время встречаются особи размером в сотни микрометров. Многоядерные

формы могут достигать размеров в несколько сантиметров, а исключительные экземпляры — более метра (рис. 28). Между прочим, мицелии многих почвенных грибов покрывают значительно большие площади.

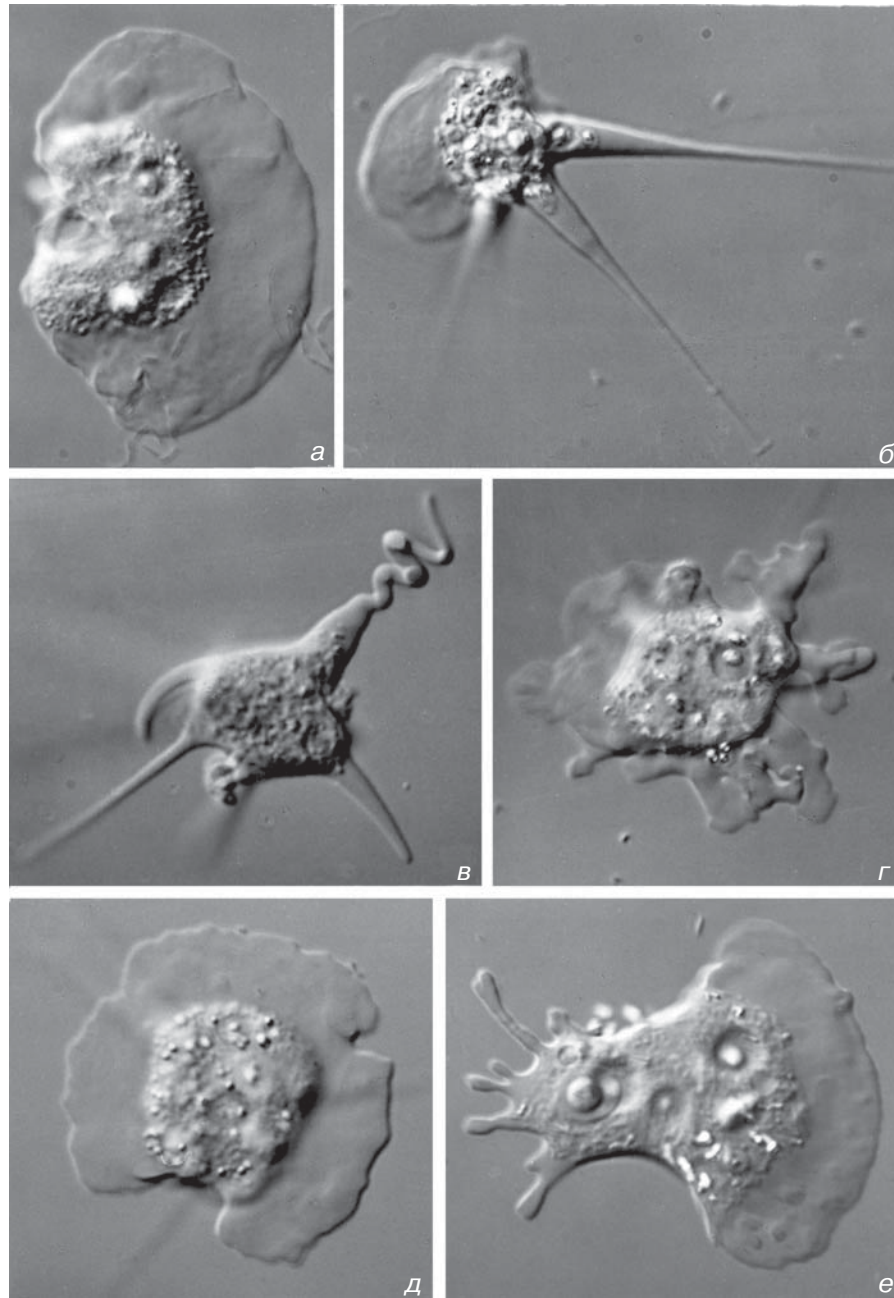


Рис. 26. Трансформация формы тела у амебы *Vannella simplex*. Локомоторная (а) и различные варианты так называемых «радиоэзных» форм с лучистыми псевдоподиями (б, в), возврат к нормальной локомоторной форме (г–е). Увел.: 930х.

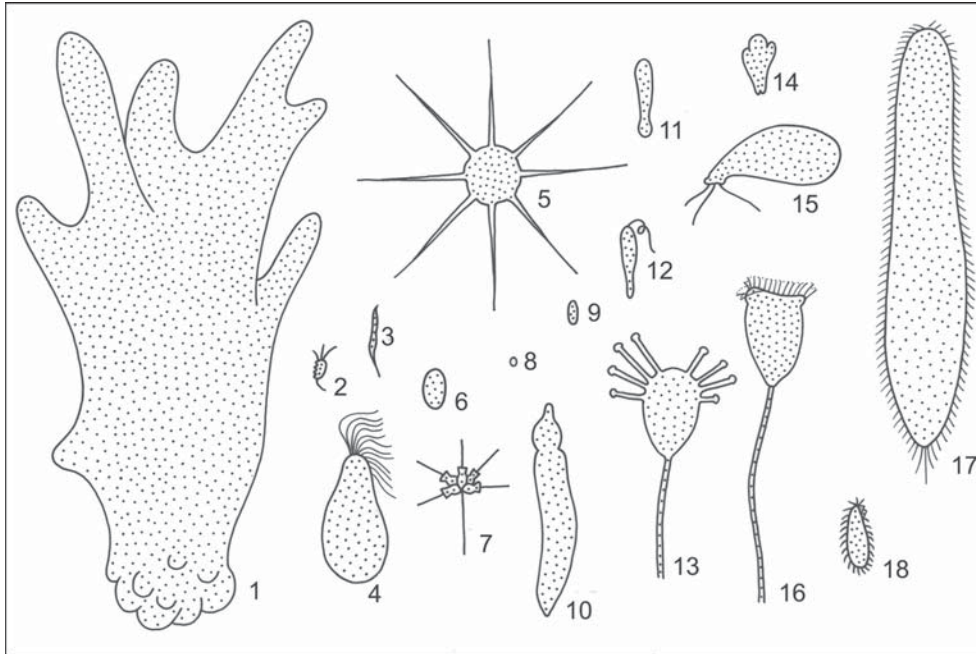


Рис. 27. Сравнительные размеры гетеротрофных протистов (все организмы в одном масштабе). 1 — *Амоeba*, 2 — *Trichomonas*, 3 — *Трипаносома*, 4 — *Joenia*, 5 — *Actinophrys*, 6 — *Eimeria*, 7 — *Codonosiga*, 8 — *Microspora*, 9 — Мухозоа, 10 — *Gregarina*, 11 — *Saccamoeba*, 12 — *Euglena*, 13 — *Discophrya*, 14 — *Entamoeba*, 15 — *Trinema*, 16 — *Vorticella*, 17 — *Paramecium*, 18 — *Tetrahymena*.



Рис. 28. Гигантский плазмодий миксомицета *Physarum polycephalum*, покрывающий площадь 5,54 м², с максимальной толщиной 1 мм (любезно предоставлен Ф. Ахенбахом, Бонн).

Часть II. Эволюция и таксономия

Эволюция одноклеточных эукариот

В соответствии с общепринятыми теориями, предки современных протистов следовали тем же эволюционным путем, что и предки других современных прокариот и эукариот. Примерно 2500–1500 миллионов лет назад их пути разошлись, приведя, с одной стороны, к эукариотным растениям, слизевикам и животным, а с другой — к современным прокариотам. Эти ранние этапы эволюции органического мира описаны здесь лишь вкратце.

Принимая возраст Земли порядка 4550 млн лет, первые микробные экосистемы возникли, вероятно, около 4000 млн лет назад. Их фоссильным наследием служат так называемые строматолитовые известняки. Соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в этих биогенных осадках служит индикатором существования процессов автотрофной фиксации углерода. Считается достаточно твердо установленным, что уже на этих ранних этапах эволюции биосферы вода служила восстановителем, и значительные количества кислорода выделялись в процессе формирования фотосинтетической первичной продукции органического вещества. Однако реальная концентрация кислорода в океане и его парциальное давление в атмосфере должны были быть очень низкими из-за чрезвычайно интенсивного потребления кислорода в процессах окисления двухвалентного

железа до трехвалентного и выветривания пород континентальной коры.

В то время только гидросфера была способна поддержать существование и эволюцию жизни. Предположительно, ее характеризовали следующие абиотические параметры:

- парциальное насыщение кислородом в непосредственной близости от фотосинтетиков (возможно, преимущественно предков современных цианобактерий);
- в обилии присутствовали CO_2 неорганического (вулканического) происхождения и калий — модель древнего «содового океана» («soda ocean»);
- содержание ионов Ca^{2+} в море было крайне низким (10^{-7} М по сравнению с современным 10^{-2} М), но все-таки достаточным для осаждения некоторого количества биогенного карбоната;
- pH океана была около 10 (в современном океане 7–8);
- растворимые соли двухвалентного железа в результате насыщения атмосферы кислородом постепенно переходили в нерастворимые трехвалентные соединения (железная руда);
- предположительно, температура была почти такая же, как сейчас, поскольку атмосферный углекислый газ вызывал парниковый эффект, который компенсировал меньшую светимость Солнца.

Поскольку многие ныне живущие прокариоты существуют в таких экстремальных условиях, можно предположить, что от некоторых из их предков произошли более продвинутые одноклеточные организмы. Их план строения был важнейшим эволюционным приобретением, но сами эти древние организмы не породили продвинутые формы. Эволюционный прорыв произошел в результате объединения двух и трех одноклеточных организмов в химерные конструкции. Теория стадийного симбиогенеза реконструирует цепь этих событий (рис. 29).

При реконструкции филогении всех животных и растительных организмов мы, безусловно, должны принять, что все эукариоты происходят от одного предкового вида и поэтому формируют монофилетическую группу Eukaryota. Отсюда следует, что современные одноклеточные эукариоты сходны только по одному плезиоморфному признаку — одноклеточности, или отсутствию соматической дифференцировки клеток — и что они не образуют монофилетический таксон.

По микропалеонтологическим данным, форма современных протистов существенно не изменилась по сравнению с одноклеточными организмами, жившими 2 миллиарда лет назад. Между протерозоем и первыми находками настоящих Metazoa и высших растений в палеозое (начиная с 550 млн лет назад) лежит эпоха, в течение которой сформировались типичные современные одноклеточные и многоклеточные организмы. Поскольку большинство ископаемых остатков протерозоя трудно интерпретировать, при реконструкции филогении следует сравнивать все дос-

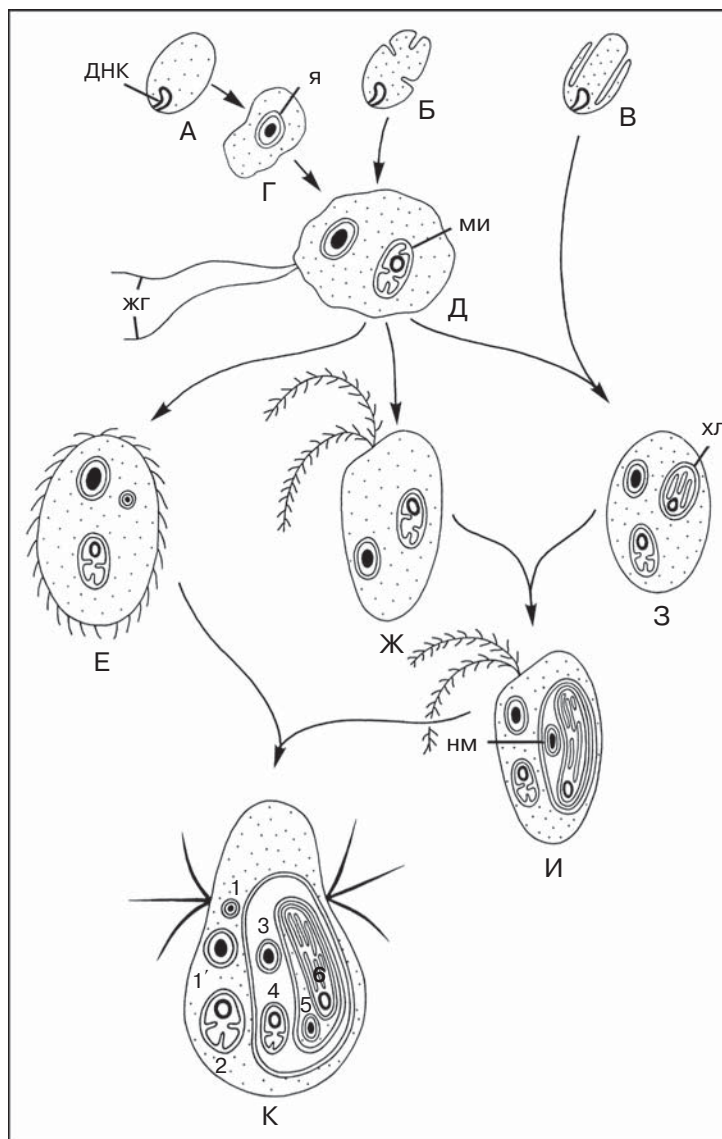
тупные морфологические, биохимические и молекулярно-биологические данные по современным организмам и исследовать гомологию признаков. Для этих целей очень важна хронология геобиохимических событий, т.к. она позволяет реконструировать экологические условия в палеозое.

Эволюция всех современных и вымерших типов сопровождалась радикальными изменениями в атмосфере, гидросфере и геосфере. Эти изменения были вызваны преимущественно деятельностью прокариот, особенно свободноживущих и симбиотических цианобактерий. Благодаря становлению оксигенного фотосинтеза (с фотолизом воды), содержание кислорода в атмосфере увеличилось с почти 0% до современной концентрации в 21%, которая стабилизировалась около 400 млн лет назад. Благодаря тем же фотосинтетическим реакциям уменьшилось содержание двуокиси углерода в океанах, что привело к экстенсивному формированию силикатных и карбонатных осадочных пород.

При реконструкции путей эволюции в тот период следует учитывать, что свободный кислород был ядом для живых организмов. Известно, что современные клетки решают эту проблему, задействуя процессы утилизации и дезактивации кислорода. Для этого они используют специальные органеллы: пероксисомы (или глиоксисомы), гидрогеносомы и митохондрии, — а также эндосимбиотических бактерий, свободно лежащих в цитоплазме или заключенных внутри вакуолей.

Ясно, что эволюция митохондрий — это результат симбиоза между эукари-

Рис. 29. Схема возникновения эукариот от прокариотных организмов (А–В) и эволюционного развития через просто устроенные эукариотные клетки к сложно устроенным (Г–К). (А) прокариотный организм 1 — родоначальник клетки-хозяина с ядром и парой жгутиков; (Б) прокариотный организм 2 — в будущем трансформируется в митохондрию; (В) прокариотный организм 3 — в будущем трансформируется в хлоропласт; (Г) первый эукариотный организм — клетка с ядром (я); (Д) первый эукариотный организм с двумя жгутиками (жг) и митохондрией (ми) (= эуцит); (Е) инфузория с макро- и микронуклеусом и митохондрией; (Ж) гетеротрофный жгутиконосец с мастигонемами (например, криптомонада); (З) одноклеточный организм с митохондрией и хлоропластом (хл) после утраты жгутиков (например, красная водоросль); (И) приобретение красной водоросли (с трансформацией ее в хлоропласт) гетеротрофным жгутиконосцем и становление в результате этого вторичного симбиоза таких фототрофных жгутиконосцев, как криптомонады, хризомонады или динофлагеллаты, нм — нуклеоморф; (К) инфузория *Myrionecta* (= *Mesodinium*) *rubra*, содержащая эндосимбионта криптомонаду, имеет шесть разных ДНК-содержащих компартментов: 1 — микронуклеус и 1' — макронуклеус инфузории, 2 — митохондрия инфузории, 3 — ядро криптомонады, 4 — митохондрия криптомонады, 5 — остаток ядра красной водоросли (нуклеоморф), 6 — хлоропласт красной водоросли; седьмой компартмент — митохондрия красной водоросли — полностью редуцирован (по нескольким авторам).

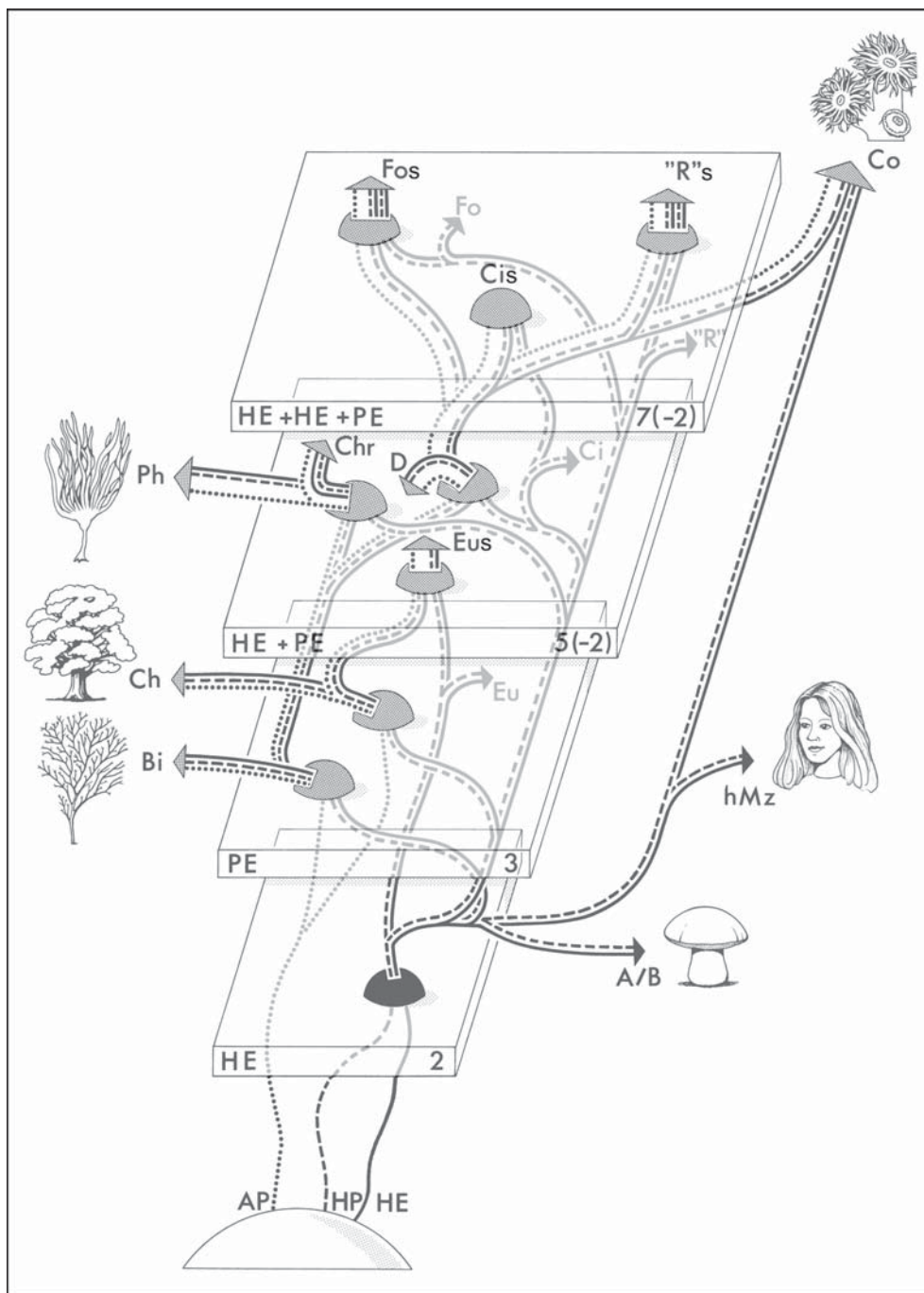


отной и прокариотной клеткой. Общая схема этого процесса описана в уже упомянутой теории стадийного эндосимбиоза, которая утверждает, что возникновение митохондрий от такой симбиотической ассоциации было реализовано только однажды. Вопрос о том, возникли ли гидрогеносомы (которые встречаются только у амитохондриальных протистов) в результате преобразования митохондрий или от эндосимбионтов, давших начало и митохондриям, и гидрогеносомам, пока не может быть решен однозначно. Существенно, что анаэробные инфузории с гидрогеносомами часто имеют близких родственников с митохондриями, и сейчас ясно, что эти анаэробные протисты филогенетически связаны с их аэробными предшественниками. Таким образом, вполне вероятно, что анаэробные свободноживущие

инфузории с гидрогеносомами эволюционировали от аэробных инфузурий с митохондриями. Однако есть основания полагать, что гидрогеносомы инфузурий из рубца жвачных эволюционировали независимо от гидрогеносом некоторых парабазалий, т.е. жгутиконосцев, живущих в термитах. В каждом случае гидрогеносомы оказываются вторичным приобретением, и это служит важным критерием для оценки монофилии той или иной группы. Кроме того, присутствие прокариотных симбионтов в комбинации с отсутствием митохондрий и гидрогеносом является полезным признаком для разграничения, например, парабазалий и архамеб.

Теория стадийного эндосимбиоза объясняет также и происхождение пластид. Безмитохондриальные протисты с хлоропластами не известны, поэтому

Рис. 30. Трехмерная схема (основанная на молекулярных и морфологических данных) эволюционных преобразований фототрофных эукариот. Индивидуальные геномы клетки хозяина и эндосимбионта показаны линиями: пути развития автотрофов (AP) — точками, гетеротрофных прокариот (HP) — пунктиром, гетеротрофных эукариот (HE) — сплошной линией. Уровень HE — это уровень гетеротрофных эукариот с двумя геномами (2), возникшими в результате эндосимбиоза между примитивным эукариотом и гетеротрофным прокариотом — предшественником митохондрий. PE — уровень фототрофного эукариота с тремя геномами, который сформировался в результате эндосимбиоза с фототрофным прокариотом (3). HE + PE — уровень вторичного эндосимбиоза между гетеротрофным эукариотом уровня HE и одним из фототрофных партнеров уровня PE, представляющих появление фототрофных организмов, таких как динофлагеллаты (D), хромисты (Chr), эвглены без симбионтов (Eu) и с симбионтами (Eus) и другие таксоны; первоначальное количество геномов 4 (+ 1 редуцированный митохондриальный геном). HE + HE + PE — уровень наиболее сложных ассоциаций: одноклеточные организмы уровня HE + PE симбионты гетеротрофных эукариот, что обнаружено у цилиат (Ci и Cis), фораминифер (Fo и Fos) и радиолярий («R» и «R»s), без симбионтов и с ними, соответственно; или многоклеточные животные (Co — кораллы). В таких случаях количество геномов может достигать семи, но обычно присутствует только 5. В пределах трех низших уровней организмы с одноклеточной организацией независимо эволюционировали в организмы с многоклеточной организацией, что показано стрелками влево и вправо: многоклеточные организмы возникают в филетических линиях Biliphyta (Bi), Chlorobionta (Ch), Phaeophyta (Ph), высших грибов (A/B — Ascomycota/Basidiomycota) и высших Metazoa (hMz) (по Хюльсману и Хаусману).



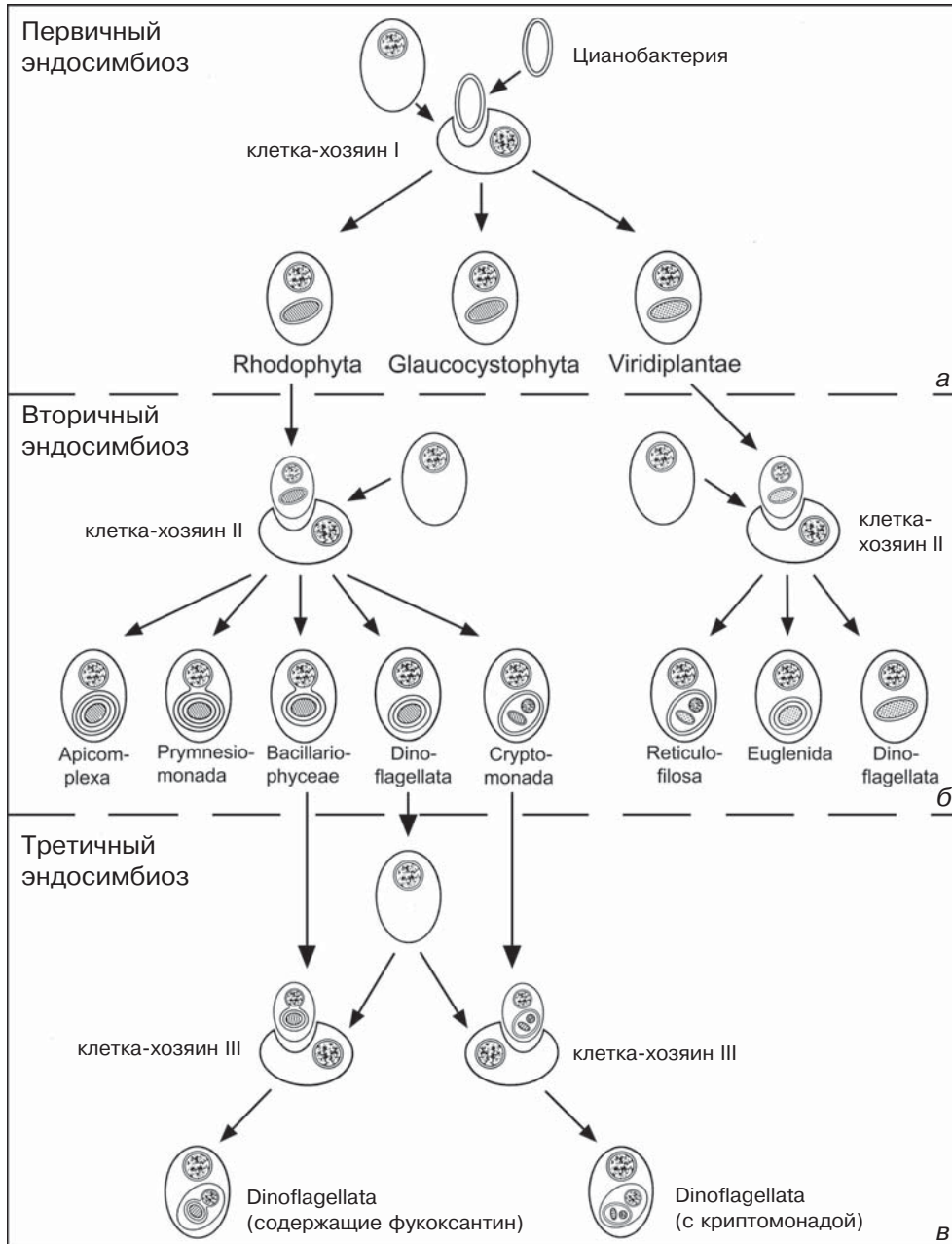


Рис. 31. Схема, объясняющая эволюцию и многообразие фототрофных протистов, возникших в результате первичного, вторичного и третичного эндосимбиозов. Первичный эндосимбиоз: поглощение путем фагоцитоза свободноживущей цианобактерии с последующей ее адаптацией, ведущей (после латерального переноса генов от симбионта в ядро

общепризнано, что только эукариотная клетка уже имеющая митохондрию могла приобрести хлоропласт. Пластиды генетически близки современным цианобактериям. По всей вероятности, единственная разновидность цианобактерий эволюционировала каждый раз независимым путем в настоящие двумембранные пластиды Chloophyta, Rhodophyta и Glaucocystophyta (рис. 30). Эти хлоропласты отличаются по составу основных и дополнительных пигментов: зеленые водоросли и их потомки имеют пластиды с хлорофиллами *a* и *b*, красные водоросли и их потомки — с хлорофиллами *a* и *c*¹. С другой стороны, обе группы эукариот имели одноклеточных представителей, которые оказались способны стать пластидоподобными симбионтами многих эукариотных хозяев. В частности, зеленые водоросли в лице своих потомков стали фотосимбионтами хлорарахниевых и эвгленовых, а красные водоросли — споровиков, криптононад, динофлагеллат, хризомонад, примнезиомонад и других. В некоторых случаях эти связи дестабилизировались, как, например, в случае бесцветных (гетеротрофных) эвгленовых или лабиринтул, и лишь сохранившийся глазок указывает на то, что в них когда-то присутствовал эндосимбионт. Пока еще неполные данные

о симбиотических ассоциациях между различными хозяевами и эндосимбионтами — от первичного эндосимбиоза ко вторичному (и даже к третичному) — суммированы на рисунке 31.

Возникновение эукариотного жгутика стало важнейшим эволюционным приобретением. Независимо от принятия той или иной гипотезы о происхождении этого двигательного аппарата (путем анагенеза от простых ассоциаций микротрубочек, используемых при кариокинезе, или, напротив, в результате маловероятного симбиоза со спирохетами), само по себе наличие жгутиков и различные типы их расположения на клетке служат важными признаками при поисках монофилетических таксонов. Таким образом, если бы отсутствие жгутика сопровождалось другими примитивными особенностями (отсутствием диктиосом или митохондрий), то такую конструкцию следовало бы считать исходной, но до сих пор такое сочетание признаков в современных таксонах не найдено. Вторичное отсутствие жгутика также служит апоморфным признаком, особенно когда имеются другие продвинутые признаки (например, наличие пластид). В качестве примера: утрата жгутика в процессе эволюции — это признак многих групп, обладающих амебной подвижностью или клеточ-

¹ У красных водорослей обнаружен только хлорофилл *a*. — *Прим. пер.*

хозяина) к пластиде со стенкой из двух мембран, которая характерна для Viridiplantae (= Chlorobionta), Rhodophyta и Glaucocystophyta. Вторичный эндосимбиоз зеленых и красных водорослей с гетеротрофными протистами приводит к формированию фототрофных клеток с пластидами, окруженными тремя или четырьмя мембранами. Третичный симбиоз становится возможным после редукции собственных пластид и нового симбиоза с фототрофным эукариотом (по Штобе и Майру).

ной стенкой, и может рассматриваться как адаптация к бентосному или, позднее в истории Земли, к наземному образу жизни.

К сходным рассуждениям прибегают при оценке наличия или отсутствия диктиосом. Удивительно, но эта ассоциация мембранных цистерн обнаруживается только в клетках с митохондриями или гидрогеносомами. Резонно предположить, что функциональные изменения в эволюции аппарата Гольджи, который продуцирует лизосомы, были обусловлены изменением типа питания среди одноклеточных эукариот: от осмотрофии и бактериотрофии к хищничеству. Кроме того, у многих протистов элементы стенки цисты и раковинки, а также экструсомы синтезируются при помощи аппарата Гольджи. Поэтому обладающие такой многофункциональной органеллой особи оказались способными вырабатывать лучшие стратегии выживания. С другой стороны, простота строения диктиосом у многих эукариот и удивительная сложность диктиосом у

Parabasalia приводят к заключению, что эта органелла развивалась в разных таксонах независимо из каких-то примитивных структур¹.

Сравнение и оценка примитивных и продвинутых морфологических признаков в совокупности с доступными биохимическими и молекулярно-биологическими данными позволяет сконструировать филогенетическое древо, которое пока еще в определенных аспектах гипотетично (см. рис. 33). В начальной точке видообразования находится одноклеточный организм, который характеризуется следующими основными функционально-морфологическими приобретениями: два жгутика, система внутриклеточных мембран (ядерная оболочка, шероховатый и гладкий эндоплазматический ретикулум, лизосомы), хромосомы, митотический и мейотический аппарат из микротрубочек, система микрофиламентов (актомиозин) для цитокинеза, а также для выполнения цитоскелетных функций и обеспечения подвижности, и 70S рибосомы.

¹ Трудно представить какие-то более примитивные структуры, чем аппарат Гольджи, состоящий из одиночных цистерн, как, например, у грибов. Вероятно, авторы имеют в виду образование диктиосом из отдельных цистерн, как основное направление в эволюции аппарата Гольджи. — *Прим. пер.*

Развитие систематики

Первоочередные цели зоологической систематики — установить родственные отношения между таксонами, смоделировать исторические фазы эволюции организмов (филогения) и дать рациональное объяснение фундаментальным процессам и причинам филогенетического развития (эволюционная биология).

Со времен Левенгука и вплоть до XXI века работы по систематике протистов осуществлялись преимущественно без выявления родственных связей; единственным доступным критерием принадлежности к одному таксону было морфологическое сходство организмов. Например, малый размер бактерий, одноклеточных эукариот, а также некоторых растений и животных послужили основанием для объединения их в группу Animalcula, или Infusoria. Изучение строения протистов и анализ их филогении были начаты Эренбергом и Дюжарденом. Первые генеалогические деревья были построены под влиянием теории происхождения видов Чарльза Дарвина (с 1842 года), которую Геккель активно применил к протистам. В то время были созданы таксономические термины, многие из которых используются и по настоящее время: Polycystinea Ehrenberg, 1838; Rhizopoda von Siebold, 1845; Ciliata Perty, 1852; Flagellata Cohn, 1853; Radiolaria J. Müller, 1858; Suctoria Claparède et Lachmann, 1858/59; Mycetozoa de Bary, 1859; Heliozoa Haeckel, 1866; Mastigophora Diesing, 1866; Sarcodina Schmarda, 1871; Filosea Leidy, 1879;

Sporozoa Leuckart, 1879; Acantharea Haeckel, 1881; Myxosporidia Bütschli, 1881. Бючли был первым, кто предложил систему Protozoa (табл. 2).

Таблица 2. Система Бючли 1889 года

Тип	Класс	Подкласс
Protozoa	Sarcodina	Rhizopoda
		Heliozoa
		Radiolaria
	Sporozoa	Gregarinida
		Myxosporidia
		Sarcosporidia
Mastigophora		
Infusoria	Ciliata	
	Suctoria	

Благодаря ее простоте, эта схема все еще используется — преимущественно в учебниках по общей зоологии. Однако накопление новых знаний, включая переоценку значения признаков, подвигло Хонигберга и десять его соавторов к созданию более современной системы в 1964 году. Эта схема приведена в таблице 3.

Таблица 3. Система Хонигберга с соавторами 1964 года

Тип	Подтип	Класс
Protozoa	Sarcomastigophora	Sarcodina
		Mastigophora
		Opalinata
	Sporozoa	Telosporea
		Toxoplasmea
	Cnidospora	Myxosporidia
		Microsporidia
Ciliophora	Ciliatea	

Ее отличия от системы Бюкли заключались преимущественно в разделении старого таксона Sporozoa на Cnidospora (споры с филаментом) и так называемых новых Sporozoa (споры без филамента), а также в слиянии Mastigophora и Sarcodina с образованием нового подтипа Sarcomastigophora.

Новые ультраструктурные исследования в последующие десятилетия позволили достичь нового уровня понимания проблемы. Осознание огромного многообразия одноклеточных организмов привело к идее о независимых филогенетических путях развития. В 1980 году комитет по номенклатуре (Ливайн и 15 соавторов) предложил систему, в которой эта гетерогенность отражена в признании семи типов вместо типа Protozoa (табл. 4).

Таблица 4. Система Ливайна с соавторами 1980 года

Подцарство: Protozoa
1. Тип Sarcomastigophora Honigberg & Balamuth, 1963
2. Тип Labyrinthomorpha Page, 1980
3. Тип Apicomplexa Levine, 1970
4. Тип Microspora Sprague, 1977
5. Тип Ascetospora Sprague, 1978
6. Тип Myxozoa Grassé, 1970
7. Тип Ciliophora Doflein, 1901

Опубликованный Обществом протозоологов в 1985 году «Иллюстрированный атлас простейших» (The Illustrated Guide to the Protozoa) содержит в подцарстве Protozoa только 6 типов с 28 классами (табл. 5). Новые по сравнению с системой Ливайна с соавторами (1980) таксоны приведены здесь в круглых скобках, а классы с новыми названиями отмечены квадратными скобками.

«Руководство по протистам» (Handbook of Protoctista), опубликованное в 1990 году Маргулис, Корлисом, Мелконьяном и Чапменом, насчитывает в пределах Protoctista, наряду с двумя сомнительными, 35 более или менее реальных типов (табл. 6). В список типов вошли новообразованные таксоны, разбитые на части прежние типы Protozoa, классические подцарства и отделы водорослей (Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta) и некоторых грибов (Hyphochytridiomycota, Plasmodiophoromycota, Chytridiomycota и Oomycota). Эта (неформальная) система уже отчасти филогенетически ориентирована, но основана просто на наличии жгутика или присутствии/отсутствии сложных жизненных циклов.

Авторы системы подчеркивают гетерогенность одноклеточных существ введением непривычно большого количества таксонов высокого ранга. Была проведена также радикальная ревизия хорошо известных групп. В особенной степени это коснулось прежних Rhizopoda, которые были разделены на девять типов. С другой стороны, некоторые таксоны мало изменились, например Ciliophora и преемники Sporozoa.

Во втором издании нашего пособия (1996), используя, помимо морфологических, молекулярные данные и эволюционные гипотезы того времени, мы предложили систему простейших, подчеркивающую филогенетические связи (табл. 7). Система Кавалье-Смита (1998) и схема, представленная во втором издании «Иллюстрированного атласа простейших» (The Illustrated Guide to the Protozoa, 2000), каждая из которых от-

Таблица 5. Система, принятая в первом издании «Иллюстрированного атласа простейших» 1985 года

Подцарство Protozoa (Goldfuß, 1818) von Siebold, 1846	
Тип Sarcomastigophora	Honigberg & Balamuth, 1963
Подтип Mastigophora	Diesing, 1866
Класс Phytomastigophorea	Calkins, 1909
Класс Zoomastigophorea	Calkins, 1909
Подтип Oralinata	Corliss & Balamuth, 1963
Класс Opalinatea	Wenyon, 1926
Подтип Sarcodina	Schmarda, 1871
Надкласс Rhizopodea	von Siebold, 1845
Класс Lobosea	Carpenter, 1861
Класс Acarпомухеа	Page, 1976
(Класс Acrasea	Schröter, 1886)
Класс Mycetozoea	de Bary, 1859
(Класс Plasmodiophorea	Cook, 1928)
Класс Filosea	Leidy, 1879
Класс Granuloreticulosea	de Saedeler, 1934
(Класс Xenophyphorea	Schulze, 1904)
Надкласс Actinopodea	Calkins, 1902
Класс Acantharea	Haeckel, 1881
Класс Polycystina	(Ehrenberg, 1838) Riedel, 1967
Класс Phaeodarea	Haeckel, 1879
Класс Heliozoa	Haeckel, 1866
Тип Labyrinthomorpha	Page, 1980
(Класс Labyrinthulea	Levine & Corliss, 1963)
Тип Apicomplexa	Levine, 1970
Класс Perkinsida	Levine, 1978
Класс Sporozoasida	Leuckart, 1879
Тип Microspora	Sprague, 1969
Класс Metchnikovellidea	Weiser, 1977
[Класс Rudimicrosporea	Sprague, 1977]
Класс Microsporididea	Corliss & Levine, 1963
[Класс Microsporea	Delphy, 1963]
Тип Мухозоа	Grasse, 1970
Класс Мухоспореа	Bütschli, 1881
Класс Actinosporea	Noble, 1980
Тип Ciliophora	Doflein, 1901
Подтип Postciliodesmatophora	Gerassimova & Seravin, 1976
Класс Karyorelictea	Corliss, 1974
Класс Spirotrichea	Bütschli, 1889
Подтип Rhabdophora	Small, 1976
Класс Prostomatea	Schewiakoff, 1896
Класс Litostomatea	Small & Lynn, 1981
Подтип Cytrophora	Small, 1976
Класс Phyllopharyngea	de Puytorac et al., 1974
Класс Nassophorea	Small & Lynn, 1981
Класс Oligohymenophorea	de Puytorac et al., 1974
Класс Colpodea	de Puytorac et al., 1974

Таблица 6. Схема Маргулис с соавторами 1990 года

Царство Protoctista (Hogg, 1861) Margulis & Schwartz, 1988	
Тип	Класс
Секция I Типы без жгутиковых стадий и сложных жизненных циклов	
1. Rhizopoda	Lobosea Filosea
2. Haplosporidia	Haplosporea
3. Paramyxia	Paramyxidea Marteiliidea
4. Мухозоа	Мухоспореа Actinosпореа
5. Microspora	Rudimicrosporea Microsporea
Секция II Типы без жгутиковых стадий, но со сложными жизненными циклами	
6. Acrasea	Acrasida
7. Dictyostelida	Dictyostelida
8. Rhodophyta	Rhodophyceae
9. Conjugatophyta	Conjugatophyceae
Секция III Типы со жгутиковыми стадиями, но без сложных жизненных циклов	
10. Xenophyophora	Psamminida Stanomida
11. Cryptophyta	Cryptophyceae
12. Glaucocystophyta	Glaucocystophyceae
13. Karyoblastea	Karyoblastea
14. Zoomastigina	Amoebomastigota
	Bicoecida Choanomastigota Diplomonadida Pseudociliata Kinetoplastida Opalinata Proteromonadida Parabasalia Retortamonadida Pyrsonymphida
15. Euglenida	Euglenophyceae
16. Chlorarachnida	Chlorarachniophyceae
17. Prymnesiophyta	Prymnesiophyceae
18. Raphidophyta	Raphidophyceae
19. Eustigmatophyta	Eustigmatophyceae
20. Actinopoda	Polycystina Phaeodaria Heliozoa Acantharia
21. Hyphochytriomycota	Hyphochytrida
22. Labyrinthulomycota	Labyrinthulida Thraustochytrida
23. Plasmodiophoromycota	Plasmodiophorida
Секция IV Типы со жгутиковыми стадиями и сложными жизненными циклами	
24. Dinoflagellata	Dinophyceae Syndiniophyceae
25. Chrysophyta	Chrysophyceae Pedinellophyceae Dictyochophyceae (= Silicoflagellata)
26. Chytridiomycota	Chytridiomycetes
27. Плазмодияльные слизевики	Protostelida Myxomycotina

Таблица 6. Окончание

28. Ciliophora Karyorelictea Spirotrichea Prostomatea Litostomatea Phyllopharyngea Nassophorea Oligohymenophorea Colpodea 29. Granuloreticulosa Athalamea Foraminifera 30. Apicomplexa Gregarina Coccidia Haematozoa 31. Bacillariophyta Coscinodiscophyceae	Fragilariophyceae Bacillariophyceae 32. Chlorophyta Prasinophyceae Chlorophyceae Ulvophyceae Charophyceae и 4 другие группы ранга порядка 33. Oomycota Saprolegniomycetidae Peronosporomycetidae 34. Xanthophyta Xanthophyceae 35. Phaeophyta Phaeophyceae 36. incertae sedis: Ellobiopsida Ebriida
---	--

Таблица 7. Система Хаусмана и Хюльсмана, опубликованная в 1996 году во втором издании учебника

Империя	Царство	Подцарство	Надтип	Тип	
Eukaryota	Microspora				
	Mastigota	Archamoebaea			
		Dimastigota	Tetramastigota	Retortamonada	
			Metakaryota	Axostylata	
				Euglenozoa	
				Heterolobosa	
				Dictyostela	
				Protostela	
				Myxogastrea	
				Chromista	
				Alveolata	
				Choanoflagellata	
				Chlorophyta	
			incertae sedis	Amoebozoa	
				Granuloreticulosa	
Actinopoda					
Ascetospora					
		Myxozoa			

Таблица 8. Система Кавалье-Смита 1998 года

Царство Protozoa
Подцарство Archezoa Cavalier-Smith, 1983
Тип Metamonada (Grassé, 1952) Cavalier-Smith, 1981
Подтип Eopharyngia Cavalier-Smith, 1993
Подтип Axostylaria (Grassé, 1952) Cavalier-Smith, 1997
Тип Trichozoa Cavalier-Smith, 1997
Подтип Anaeromonada Cavalier-Smith, 1997
Подтип Parabasala (Honigberg, 1973) Cavalier-Smith, 1997
Подцарство Neozoa Cavalier-Smith, (1993), 1997
Инфрацарство Sarcostomata Cavalier-Smith, 1983
Тип Neomonada Cavalier-Smith, 1997
Подтип Apusozoa Cavalier-Smith, 1997
Подтип Isomita Cavalier-Smith, 1997
Подтип Choanozoa Cavalier-Smith, (1981), 1983
Тип Cercozoa Cavalier-Smith, (1995, 1997), 1998
Подтип Phytomyxa Cavalier-Smith, 1997
Подтип Reticulofilosa Cavalier-Smith, 1997
Подтип Monadofilosa Cavalier-Smith, 1997
Тип Foraminifera (d'Orbigny, 1826) (Eichwald, 1830), Margulis 1974
Тип Amoebozoa Lühe, 1913
Подтип Lobosa (Carpenter, 1861) Cavalier-Smith, 1997
Подтип Conosa Cavalier-Smith, 1998
Инфратип Archamoeba Cavalier-Smith, 1983
Инфратип Mycetozoa de Bary, 1859
Надкласс Eumyxa Cavalier-Smith, 1993
Надкласс Dictyostelia Lister 1909
Инфрацарство Discicristata Cavalier-Smith, 1998
Тип Percolozoa Cavalier-Smith, 1991
Подтип Tetramitina Cavalier-Smith, 1993
Подтип Pseudociliata Cavalier-Smith, 1993
Тип Euglenozoa Cavalier-Smith, 1981
Подтип Plicostoma Cavalier-Smith, 1998
Подтип Saccostoma Cavalier-Smith, 1998
Инфрацарство Alveolata Cavalier-Smith, 1991
Надтип Miozoa Cavalier-Smith, 1987
Тип Dinozoa Cavalier-Smith, 1981
Подтип Protalveolata Cavalier-Smith, 1991
Подтип Dinoflagellata (Bütschli, 1885) Cavalier-Smith, 1991
Тип Sporozoa (Leuckart, 1879) Cavalier-Smith, 1981
Подтип Gregarinae (Haeckel, 1866) Cavalier-Smith, 1998
Подтип Coccidiomorpha (Doflein, 1901) Cavalier-Smith, 1993
Подтип Manubrispora Cavalier-Smith, 1998
Надтип Heterokaryota (Hickson, 1903) Cavalier-Smith, 1993
Тип Ciliophora (Doflein 1901, Copeland 1956) Cavalier-Smith, 1998
Подтип Tubulicorticata de Puytorac et al., 1992
Подтип Epiplasmata de Puytorac et al., 1992
Подтип Filocorticata de Puytorac et al., 1992
Инфрацарство Actinopoda (Calkins 1902) Cavalier-Smith, 1997
Тип Heliozoa (Haeckel, 1886) Margulis, 1974
Тип Radiozoa Cavalier-Smith, 1987
Подтип Spasmaria Cavalier-Smith, 1993
Подтип Radiolaria (Müller, 1858) Cavalier-Smith, 1993

Таблица 9. Систематические группы во втором издании «Иллюстрированного атласа простейших» 2000 года

Группы	Родственные таксоны или группы	Ранг таксона
Группы, близкие к многоклеточным	Choanoflagellata Microsporida Myxozoa Volvocida	класс тип тип отряд
альвеолаты	Apicomplexa Colpodellidae Ciliophora Dinozoa	тип семейство тип тип
страминопилы	Бикозоециды Chryomonada Pelagophyceae Raphidomonadida «Остальные гетеротрофные страминопилы» Slopalinida Synurophyceae Silicoflagellata	отряд класс класс отряд «группа» отряд класс класс
амебодные протисты	Acantharia «Амебы с неопределенными родственными связями» Arcellinida Heliozoa Granuloreticulosea Mycetozoa Phaeodaria Polycystina «Амебы с ветвящимися кристами» Schizocladidae «Раковинные амебы с филоподиями» Trichosidae Xenophyophorea	класс «группа» отряд тип тип тип класс тип «группа» семейство «группа» семейство класс
амебодные и жгутиковые протисты	Pelobiontida Heterolobosea	отряд класс
жгутиковые протисты	Cryptomonadida Diplomonadida Euglenozoa Hemimastigophora Oxymonada Parabasalia Pedinophyceae Prasinophyceae Prymnesiida «Остальные гетеротрофные жгутиконосцы» Retortamonadida	отряд отряд тип тип тип отряд тип класс класс отряд «группа» отряд
другие	Haplospora Plasmodiophora	тип тип

ражает знания того времени, приведены в таблицах 8 и 9. Сейчас мы, авторы, вынуждены обобщить в этой книге результаты последнего десятилетия научных исследований и предложить значительно модифицированные взгляды на систему протистов.

Следует подчеркнуть, что в настоящее время можно предложить только предварительные классификации протистов. Они будут меняться по мере выявления апоморфных признаков, случаев конвергенции (рис. 32) и с прогрессом в калибровке молекулярных часов. В этом контексте удобную иерархическую классификацию протистов,

предложенную Корлисом в 1994, можно считать лишь переходной. Она не может удовлетворительно учесть, например, непрерывное увеличение объема информации по нуклеотидным последовательностям гена рРНК малой субъединицы рибосом (рис. 33). Последний подход чрезвычайно перспективен в отношении протистов, поскольку вариабельность этого гена в пределах Protista много выше, чем в пределах любого прокариотного таксона или таксона многоклеточных организмов. Филогенетические деревья строят на основе компьютерных расчетов с использованием методов дистанционного анали-

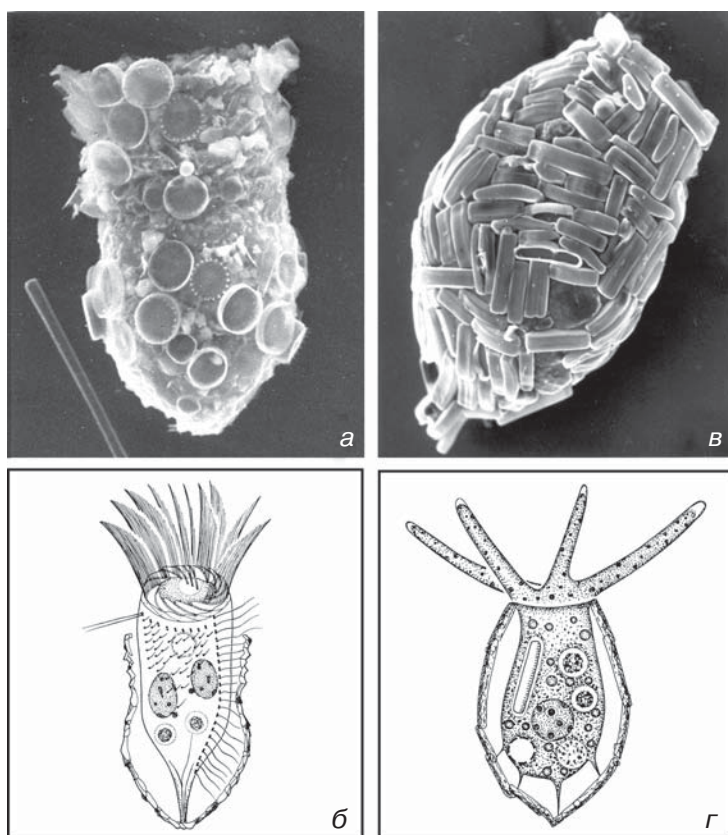


Рис. 32. Примеры конвергентно возникших раковин в неродственных таксонах протистов. а, б — *Codo-nella cratera* (инфузория); в, г — *Diffflugia* (раковинная амеба) (из: Foissner and Hausmann: *Microcosmos* 76 [1987] 258). Увел.: а — 1 400х, б — 700х, в — 400х, г — 200х.

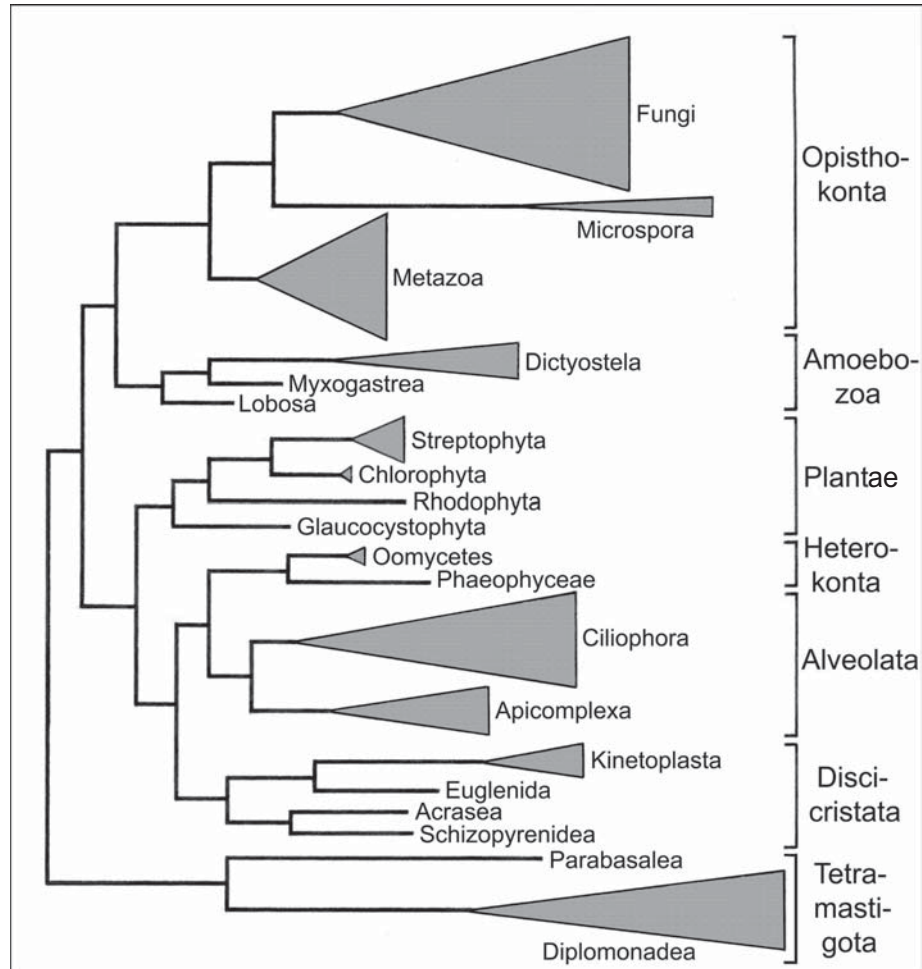


Рис. 33. Филогения эукариот, основанная на совмещении данных по сиквенсам генов следующих белков: фактор элонгации 1α , актин, α -тубулин и β -тубулин. Супергруппы обозначены справа за квадратными скобками. Группы таксонов даны как равнобедренные треугольники, у которых длина основания пропорциональна количеству таксонов, а высота пропорциональна усредненной для группы длине ветви (по Балдаф и др.).

за (distance matrix), максимальной экономии (maximum parsimony) и максимального правдоподобия (maximum likelihood) и таких дополнительных программ, как бутстрэп-анализ.

Возрождение таких терминов, как Protoctista или Protozoa, в качестве имен

монофилетических таксонов представляется необоснованным. Более фундаментальная задача — свести независимые правила ботанической, микробиологической и зоологической номенклатуры в единые, что позволило бы нам переименовать многие хорошо извест-

ные роды и виды. Однако основная проблема — это даже не терминология сама по себе, а то, что эти термины объединяют парафилетические или даже полифилетические группы организмов, что неприемлемо для трактовки генеалогических связей. Их можно использовать (как используются термины «простейшие» или «протисты» в этой книге) только в качестве неформальных, не несущих таксономического смысла.

Требуют ревизии и конкретные таксоны протистов. Так, основным критерием при установлении таксонов *Flagellata* Cohn, 1853 и *Mastigophora* Diesing, 1866 было наличие или отсутствие у одноклеточных организмов постоянных жгутиков. В основанных на системе Бючли классических схемах дополнительное требование для правильной классификации гласило, что жгутики должны присутствовать на главных стадиях жизненного цикла, т.е. во время питания и роста. Благодаря этому ограничению удалось разграничить так называемых настоящих жгутиконосцев и тех, которые имеют только кратковременную жгутиковую стадию в виде гамет или зооспор. Однако уже Бючли понимал, что такой подход был лишь попыткой провести хотя бы условные границы в пределах одноклеточных эукариот. До самой своей кончины он пытался доказать существование генеалогической связи между ризоподами и жгутиконосцами и подчеркнуть гомологию жгутиков и медленно изгибающихся псевдоподий настоящих

амеб. В 1910 году он даже ввел новый термин «ундулиподия», чтобы подчеркнуть происхождение жгутиков и псевдоподий от общей предковой структуры. Позднее этот термин применили также к жгутикам прокариотных организмов. Принципиальные морфологические различия между эукариотным и прокариотным жгутиками обнаружались после первых же ультраструктурных исследований, и термин вышел из употребления¹ (по крайней мере, в Европе и, в меньшей степени, в Америке).

Принципиальное единообразие строения аксонемы (9×2+2) у жгутиков и ресничек во всех типах протистов представляется апоморфным признаком и служит аргументом в поддержку таксона *Mastigota*. Однако попытки доказать монофилетический статус *Mastigophora* или *Flagellata*, используя какой-либо исходный (плезиоморфный) признак, сталкивались с трудностями даже во времена Бючли. Такое утверждение подрывается и постулатом о том, что многоклеточные животные, слизевики, тканевые растения и жгутиконосцы — все произошли от общего жгутикового предка. Однако даже таксон *Phytomastigophorea* нельзя считать монофилетическим, если принять, что они конвергентно приобрели активных эндосимбионтов-фотосинтетиков. *Zoomastigophorea* — парафилетическая группировка, поэтому таксон должен быть заменен описательным термином — гетеротрофные жгутиконосцы. В следующей главе традиционные названия *Sarcodina* и *Rhizopoda* более не исполь-

¹ Термин «ундулиподия» используется в русскоязычной литературе для обозначения свободной части жгутика или реснички. — *Прим. пер.*

зуются, потому что не удалось продемонстрировать ранее предполагаемую гомологию псевдоподий разных типов (лобоподий, филоподий, ретикулоподий и аксоподий). В конструкции любой псевдоподии задействованы универсальные цитоскелетные системы — актомиозиновая и тубулиновая, — которые имеются у всех эукариотных организмов. Поэтому неудивительно, что амебодная организация возникла по-

чти в каждом крупном таксоне протистов. Однако из дидактических соображений термины «жгутиконосец», «амеба», «ризопода», «гетеротрофный жгутиконосец» и «фототрофный жгутиконосец» следует оставить, рассматривая их как удобное обозначение определенного плана организации клетки. Еще раз подчеркнем, что эти термины не используются для обозначения таксономических групп.

Система протистов

Империя **EUKARYOTA** Chatton, 1925 (Eucarya) — **ЭУКАРИОТЫ**

Важнейшая черта организации эукариотной клетки — это подразделение ее на специфические отделы (компарменты). С морфологических позиций, главный разграничитель компарментов — это эндоплазматическая сеть, которая отделяет, например, цитозоль от кариоплазмы. Еще одна существенная черта организации эукариотной клетки — наличие цитоскелета, построенного из микрофиламентов (актиновых и иных) и микротрубочек. Цитоскелет отвечает за поддержание формы клетки и за ее локомоцию и также обеспечивает внут-



Рис. 34. Продольный срез передней части гетеротрофного жгутиконосца *Diphyllia rotans* (= *Aulacomonas submarina*), иллюстрирующий характерную геометрию элементов жгутикового аппарата у двужгутиковых клеток (из: Brugerolle and Patterson: Europ. J. Protistol. 25 [1990] 191). Увел.: 20 000×.

риклеточный транспорт, в том числе расхождение хроматид в митозе. Тот факт, что даже самые просто устроенные из ныне живущих эукариот весьма и весьма изменчивы, наталкивает на мысль, что половой процесс (мейоз и кариогамия), который и обеспечивает высокий уровень изменчивости, был присущ эукариотной клетке уже на самых ранних этапах ее эволюции.

Жгутик эволюционировал из аппарата митотического веретена, которое, как известно, и структурно и функционально связано с ядром. Поэтому неудивительно, что у большинства современных Eucarya жгутиковый аппарат связан с ядром.

Снабженная жгутиком клетка приобретает дополнительные возможности: она плавает активно и облавливает больший объем среды. В соответствии с гидродинамическими законами, для наиболее эффективного взаимодействия с окружающей жидкостью число жгутиков должно коррелировать с размерами клетки. Следует полагать, что первые свободноплавающие жгутиконосцы обладали одним или немногими жгутиками и принадлежали к низшему размерному классу эукариот (2–10 мкм); в современной биоте к этой размерной градации относится нанопланктон.

По современным представлениям, предок всех существующих эукариот уже имел два жгутика и две кинетосомы, ориентированные более или менее перпендикулярно друг другу (рис. 34). Все отклонения от этой комбинации, обнаруживаемые в современных таксонах — от четырех-, восьми- и многожгутиковых протистов до одножгутиковых, трехжгутиковых и безжгутиковых

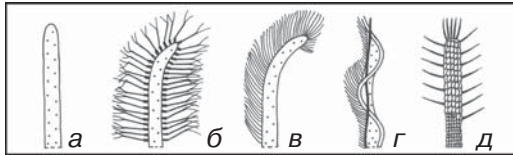


Рис. 35. Особенности организации свободной части жгутика у хлорофитов (а), хризомонад (б), эвгленовых (в), динофлагеллат (г) и прازیномонад (д).

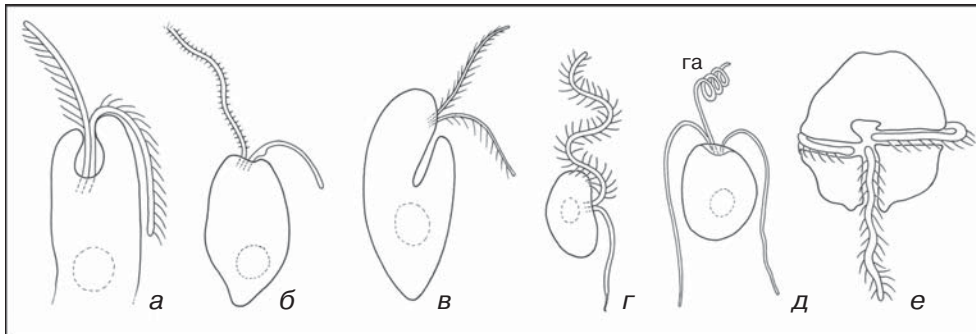


Рис. 36. Варианты организации двужгутиковых клеток. а — Euglenida, оба жгутика опушены и выходят из апикального углубления; б — Chrysoomonadea, гетероконт с одним опушенным жгутиком; в — Cryptomonada, анизоконт с двумя по-разному опушенными жгутиками (дорсальный с двумя рядами мастигонем, вентральный — с одним); г — Labyrinthulea, гетероконтная зооспора; д — Prymnesiomonada (= Haptomonada), изоконт с гаптонемой (га); е — Dinoflagellata с поперечным и рулевым опушенными жгутиками (по Маргулис с соавторами).

форм, — следует считать производными от базовой модели.

Сдвоенные жгутиковые структуры прослеживаются у всех эукариот вплоть до многоклеточных животных и наземных растений: кинетосомы (или центриоли) всегда парные (рис. 34), если только не утрачены вторично, как у некоторых слизевиков и стрептофитов. Среди эукариот известны единичные примеры редукции числа кинетосом до одной¹: у гамет *Chlorarachnion*, ризопидиального организма, относящегося к Cercozoa, и у некоторых представителей архамеб (*Conosa*). На примере жгутиконосцев можно проследить пути эволю-

ции, ведущие к усложнению поверхности жгутика (рис. 35), а также к увеличению числа жгутиков (например, четыре кинетосомы с четырьмя жгутиками). Таким путем сформировалось несколько типов организации жгутиковой клетки (рис. 36). Разумно предположить, что исходный тип организации жгутиконосцев был изоконтный (с морфологически идентичными жгутиками), причем жгутики были гладкими (без мастигонем). Парность жгутиков служит предпосылкой возникновения гетероконтности, то есть «разножгутиковости», которая проявляется в их морфологической и функциональной дифференцировке. Часто

¹ Более полный список таких таксонов с одиночными кинетосомами см. Карпов (1990). — Прим. пер.

один жгутик специализируется как локомоторный, а другой как пищедобывающий.

Другим принципиальным признаком эукариотной клетки является наличие митохондрий и, соответственно, способность к окислительному фосфорилированию. Даже в случаях вторичного перехода к микроаэробному образу жизни, при котором митохондрии преобразуются в гидрогеносомы, а цитохромы не выявляются, гены митохондриальных шаперонинов присутствуют в ядре, указывая на то, что предки этих организмов обладали митохондриями.

Кроме того, уникальна генетическая организация эукариот. В противоположность тому, что мы встречаем у Archaea и Eubacteria, ранние предки эукариот развили сложно организованную систему сплайсинга (см. рис. 328).

Тип **TETRAMASTIGOTA** Hülsmann & Hausmann, 1994

Жгутиконосцы, относящиеся к Tetramastigota, несут две пары жгутиков. Один из жгутиков направлен назад (поэтому он называется рекуррентным или рулевым). Этот жгутик со специфичными для него микротрубочковыми корешками считается ключевой гомологией группы. Однако таксоны этого надтипа демонстрируют глубокие различия по ряду признаков, поэтому определенные сомнения в монофилетичности группы все же остаются. Многие Tetra-

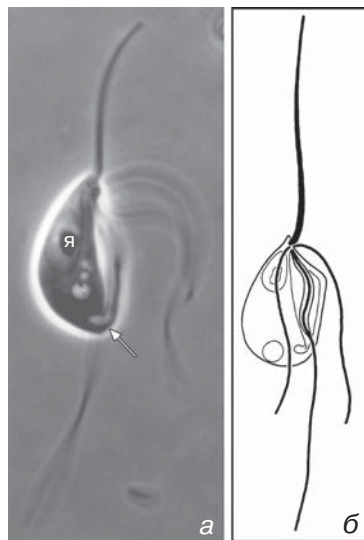


Рис. 37. Tetramastigota. а — *Trimastix marina*, вид сбоку. Видны глотка и связанный с ней язычок (стрелка), ядро (я). б — внешний вид *T. marina*, на схеме показаны вентральная бороздка и четыре крестообразно расположенных жгутика (из: Bernard et al.: *Ophelia* 52 [2000] 113). Увел.: а — 1 600х.

mastigota имеют вентральную бороздку для поглощения пищевых частиц, поднятых во взвесь токами жидкости, которые создает рекуррентный жгутик (рис. 37). Края вентральной бороздки укреплены двумя главными микротрубочковыми корешками, отходящими от кинетосом. Гомологичны и многие другие детали кинетиды¹. Организмы, обладающие перечисленными признаками, были объединены в не имеющую таксономического статуса группу, получившую название Excavata — экскава-

¹ Кинетида — морфо-функциональная единица ресничного или жгутикового аппарата протистов. Чаще всего представлена парой кинетосом (дикинетиды) с единой системой корешков; при этом жгутиком снабжены либо обе кинетосомы, либо только одна из них. Монокинетиды (одна кинетосома) встречаются весьма редко. — *Прим. пер.*

ты (от *англ.* excavate — раскапывать). В дополнение к ретортамонадам, дипломонадам и *Heterolobosa* в *Excavata* была включена небольшая группа, называемая якобиды (*Jakoba*, *Histiona*, *Reclinomonas*), а также близкие к последним *Trimastix*, *Carpediemonas* и *Malawimonas*. К экскаватам также принадлежат организмы, известные лишь по их нуклеотидным последовательностям, и некоторые паразиты. В состав *Excavata* входят виды с простым и сложным жизненным циклом, с митохондриями и гидрогеносомами и без них. По-видимому, группы, составляющие *Excavata*, имеют очень древнее происхождение, и их дальнейшее изучение прольет свет на начальные этапы эволюции эукариот. Последние данные по рДНК малой субъединицы рибосом и ультраструктуре показывают, что оксимонады, парабазалии и *Euglenozoa* также близки к определенным таксонам экскават и что они утратили пищевую бороздку после отделения от общего ствола. Таким образом, отсутствие митохондрий и гидрогеносом у оксимонад может быть вторичным. Таксон *Tetramastigota* включает преимущественно те же группы, что и экскаваты, за исключением *Heterolobosa*.

Класс **RETORTAMONADEA** Grassé, 1952 — **РЕТОРТАМОНАДЫ**

Эти мелкие (обычно 5–20 мкм) клетки имеют большой цитостом и четыре кинетосомы на переднем полюсе клетки недалеко от ядра. Кинетосомы

либо все сближены и образуют крестообразную фигуру, либо расположены парами (рис. 38). От каждой пары отходит хотя бы один жгутик (*Retortamonas*); у *Chilomastix* — по два: соответственно, представители этого рода несут четыре жгутика. Один жгутик всегда отрастает в основании цитостомальной бороздки. Он выходит из клетки вертикально, а затем резко отгибается назад. Этот жгутик, несущий килевидные выросты, которые усиливают эффективность биения, обеспечивает взмучивание пищевых частиц. Цитостомальная бороздка ограничена по бокам двумя перекрывающимися парусовидными цитостомальными губами. Они укреплены, как и вся остальная поверхность клетки, пелликулярными¹ микротрубочками. Другие жгутики часто направлены назад и функционируют как локомоторные. У жгутиконосцев этой группы встречаются и сложные фибриллярные корешки (ризопласты), тогда как митохондрии и диктиосомы отсутствуют.

Паразитические ретортамонады образуют цисты покоя, которые служат для заражения новых беспозвоночных или позвоночных хозяев. Активно питающиеся эксцистированные стадии (трофозоиты) живут в кишечнике и питаются бактериями. Хотя многие из них — безвредные комменсалы, имеются и патогенные формы, которые вызывают диарею (*Chilomastix mesnili* у человека, *Chilomastix gallinarum* у домашней птицы).

Примеры: *Chilomastix*, *Retortamonas*.

¹ Покровы ретортамонад образованы не пелликулой, а плазмалеммой, которую подстилают микротрубочки. Поэтому такие микротрубочки следует называть субмембранными. — *Прим. пер.*

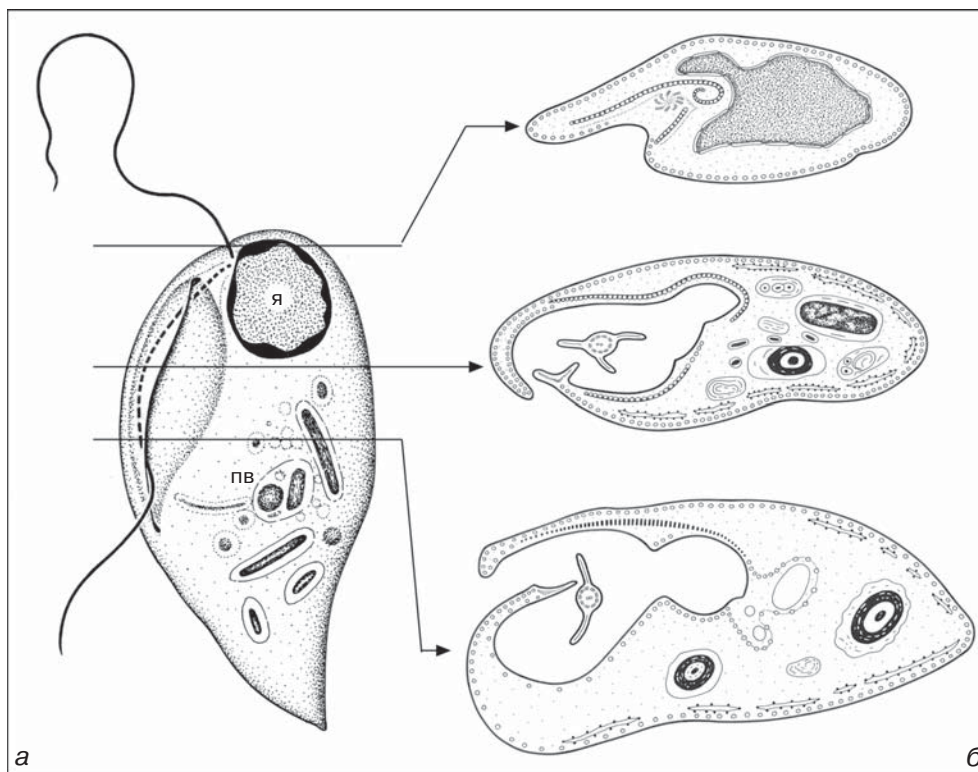


Рис. 38. Tetramastigota, Retortamonadea: *Retortamonas*, схема строения клетки (а) с обозначением уровней срезов, показанных на б. Рекуррентный жгутик с продольными гребнями проходит в бороздке, ограниченной губами цитостомы. пв — пищеварительная вакуоль, я — ядро (по Бружеролю). Увел.: а — 7 000х, б — 15 000х.

Класс **DIPLOMONADEA** Wenyon, 1926 — **ДИПЛОМОНАДЫ**

Дипломонады — аэротолерантные анаэробы, которые лишены митохондрий и диктиосом. Продвинутых представителей этой группы можно представить себе, как удвоенные организмы. Филогенетическое положение дипломонад неопределенно. Большинство авторов полагают, что эта группа очень рано отделилась от общего ствола. Возможно, это сестринская группа парабазалий. К дипломонадам относят 9 или

близкое количество родов, которые подразделены на две группы: Enteromonadida и Diplomonadida.

Отряд **Enteromonadida** Brugerolle, 1975 — **Энтеромонадида**

Особи Enteromonadida несут до четырех жгутиков. Биение трех жгутиков не ограничено, а четвертый направлен назад вдоль вентральной поверхности тела, обычно в бороздке, которая служит цитостомом. Такая схема строения напоминает организацию ретортамонад.

Однако кинетосомы энтеромонадид, так же как и вся микротрубочковая и фибриллярная система, образуют вместе с ядром морфологически обособленный комплекс — кариомастигонт. Признаками такой системы являются как бы подвешенные в корзинке ядро и кинетосомы и мощные ленты микротрубочек, отходящие от кинетосомы рекуррентного жгутика. Энтеромонадида насчитывают в настоящее время не более 15 видов. Они являются непатогенными паразитами кишечника человека (например, *Enteromonas hominis*) и других позвоночных. Цисты выводятся с фекалиями и заражают других хозяев. В пределах группы часто наблюдается редукция свободных жгутиков.

Примеры: *Caviomonas*, *Enteromonas*, *Trimitus*.

Отряд **Diplomonadida** Wenyon, 1926 — **Дипломонадида**

Для представителей второго отряда, входящего в Diplomonadea, характерен набор из двух кариомастигонтов (рис. 39). Поэтому клетки имеют не только два цитостома, но также два ядра и восемь жгутиков. Клетка аксиально симметрична: морфологически она соответствует двум одноядерным формам, которые соединяются дорсальными сторонами, подобно сямским близнецам. Цитостом дипломонадид имеет форму воронки, открытой назад; вход в цитостом иногда смещен на задний полюс клетки. Представители *Giardia* (= *Lambliа*, рис. 39) имеют прикрепительный диск, а также характеризуются тем, что длинные участки аксонем идут внутри тела клетки.

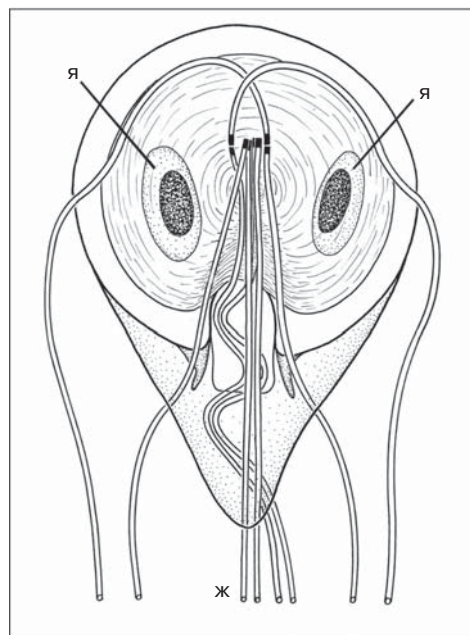


Рис. 39. Diplomonadea: *Giardia* (= *Lambliа*) с двумя ядрами (я) и восьмью жгутиками (ж) (по разным авторам). Увел.: 6 000х.

В этой группе около 100 видов. Это свободноживущие обитатели бескислородных пресных вод, а также эндозойные формы: комменсалы или облигатные паразиты беспозвоночных и позвоночных животных. Патогенные формы имеют специальные механизмы прикрепления к эпителию определенных зон кишечника. Они затрудняют или нарушают всасывание питательных веществ хозяином и при массовом развитии, что бывает при иммунодефиците (СПИД и др.), вызывают кровавый понос.

Giardia питается содержимым кишечника при помощи пиноцитоза. Трофозоиты инцистируются при дегидратации фекальных масс в прямой кишке; заражение происходит при заглатыва-

нии таких цист. В состав рода входит около 50 видов. По морфологическим признакам различить их практически невозможно. Для идентификации привлекаются тесты на специфичность к хозяину и молекулярный анализ. Заражение нового хозяина осуществляется при помощи цист.

Примеры: свободноживущие и эндобионтные: *Hexamita*, *Trepomonas*, *Trigonomonas*; паразитические: *Giardia*, *Octomitus*, *Spironucleus*.

Класс **OXYMONADEA** Grassé,
1952 — **ОКСИМОНАДЫ**

К оксимонадам принадлежат морфологически несходные группы. Представители Oxymonadidae обладают эластичным передним выростом под названием ростеллум, который служит для прикрепления к стенке кишечника. Небольшая прикрепительная органелла Pyrsonymphidae является временной

структурой; все жгутики прикреплены к поверхности тела по спирали, что придает клетке специфичный облик — клетка как бы «скручена». Polymastigidae выглядят как мелкие свободноживущие жгутиконосцы; только один из четырех жгутиков прикреплен к клеточной поверхности на небольшом протяжении. Эти жгутиконосцы обычно имеют 4 жгутика на переднем конце тела клетки или в основании ростеллума. Паракристаллический преаксостиль, состоящий из микротрубочкового и филаментозного слоев, связывает обе пары кинетосом. Многоядерные представители Oxymonadidae имеют несколько мастигонтных комплексов, количество которых соответствует числу ядер. Цитостом отсутствует. Для оксимонад характерно наличие одной или нескольких палочковидных органелл — аксостилей, — которые состоят из поперечно связанных микротрубочек, отходящих от кинетосом (рис. 40). У представителей некоторых родов

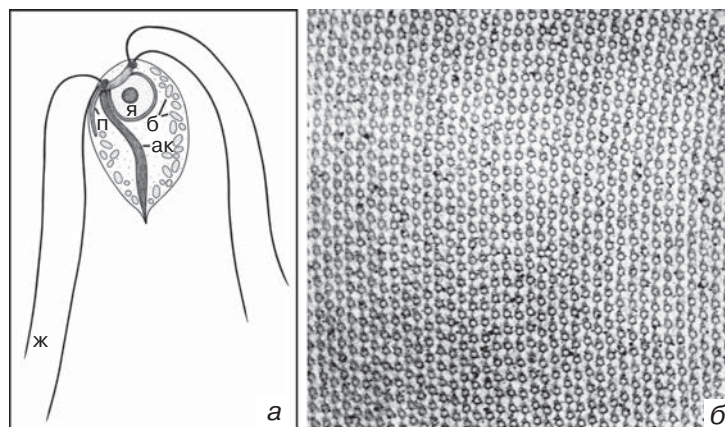


Рис. 40. Охумоналеа: а — *Monocercomonoides hausmanni* с четырьмя жгутиками (ж), ядром (я), внутриклеточными бактериями (б), пельтой (п) и аксостилем (ак). б — поперечный срез аксостиля, состоящего из множества микротрубочек (а — из: Radek: Arch. Protistenk. 144 [1994] 373; б — любезно предоставлен Р.А. Бладгуд, Шарлотсвилль). Увел.: а — 2 000×, б — 32 000×.

аксостиль подвижен, благодаря наличию динеиноподобных мостиков между микротрубочками. Аксостиль ундулирует; волны идут от переднего полюса клетки к заднему, и клетка волнообразно изгибается. Аксостиль, кинетосомы и ядро образуют морфо-функциональную единицу. При митозе ядерная оболочка остается интактной, а митотическое веретено полностью внутриядерное. Описан половой процесс.

Оксимонады, как облигатные анаэробы, населяют заднюю кишку многих насекомых, а также амфибий, рептилий и млекопитающих. Они зачастую многочисленны и составляют значимую часть населяющего кишечник сообщества, к которому относятся также Parabasalea (см. ниже), грибы и бактерии. Фагоцитоз частичек древесины идет на заднем конце клетки. В настоящее время неизвестно, обладают ли они собственной целлюлазной активностью или за расщепление клетчатки ответственны внутриклеточные бактерии и прикрепленные к поверхности клетки спирохеты.

Молекулярные данные по оксимонадам скудны. По-видимому, они принадлежат к филогенетической ветви, которая рано отделилась от общего древа, но позже, чем ветвь дипломонад. Имеются свидетельства в пользу того, что оксимонады не состоят в близком родстве с парабазалиями.

Примеры: *Monocercomonoides*, *Oxymonas*, *Pyrsonympha*, *Saccinobaculus*.

Класс **PARABASALEA** Honigberg, 1973 — **ПАРАБАЗАЛИИ**

Парабазалии представлены преимущественно одноядерными жгутиконос-

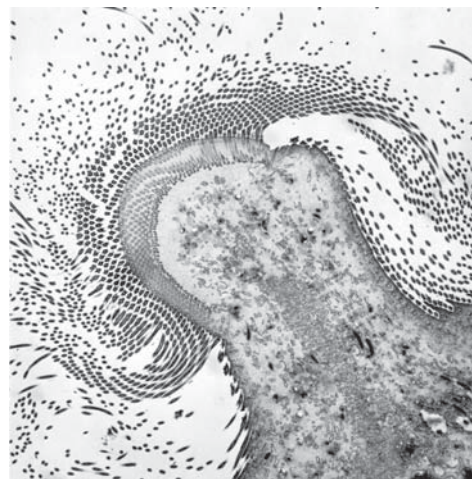


Рис. 41. Parabasalea: апикальная часть клетки *Koruga bonita*. Увел.: 1 800x.

цами. Таксон гетерогенен; лишь разброс в количестве жгутиков составляет от нуля до нескольких десятков тысяч на клетку (рис. 41, 44). Для парабазалий наиболее типична клетка с четырьмя жгутиками, три из которых направлены вперед (как у оксимонад), а один работает как рекуррентный (*Monocercomonas*-тип). Такая конструкция клетки считается исходной. В ходе эволюции у одних видов число жгутиков увеличилось, у других — уменьшилось. Апоморфный признак всех представителей — наличие так называемых парабазальных тел, которые образованы очень крупными диктиосомами и связанными с кинетосомами фибриллами (парабазальными филаментами). Морфологические особенности диктиосом, в частности, необычно большое количество цистерн (20–30) в разных таксонах парабазалий, интерпретируются как результат конвергенции. Другой диагностический признак Parabasalea — непод-

вижный аксостиль, состоящий из спирально свернутых лент микротрубочек. В эволюционно продвинутых группах количество аксостилей увеличивается или же, напротив, происходит его редукция и даже полная утрата. Митохондрии отсутствуют, но гидрогеносомы имеются, вероятно, у большинства парабазалий. Митотическое веретено расположено вне ядра. Ядерная оболочка при митозе не разрушается и полуверетена располагаются относительно друг друга под определенным углом; соответственно, этот тип деления ядра называется закрытым плевромитозом¹. Оформленного цитостома нет, и фагоцитоз идет почти по всей поверхности клетки. Parabasalea — почти исключительно эндобионтные формы; питаются содержимым кишечника: преимущественно бактериями и частичками пищи хозяина. Некоторые из них — широко распространенные паразиты; однако механизм и степень патологического воздействия на хозяина еще не вполне ясны.

Молекулярные исследования позволяют предположить, что Parabasalea представляют собой одну из самых рано сформировавшихся групп эукариот.

Отряд **Trichomonadida** Kirby, 1947 — **Трихомонады**

Трихомонады сравнительно малы — обычно 5–25 мкм. У большинства трихомонад клетка несет от 4 до 6 жгутиков. Представители некоторых родов снабжены многими жгутиками, у других же, напротив, их только два. Суще-

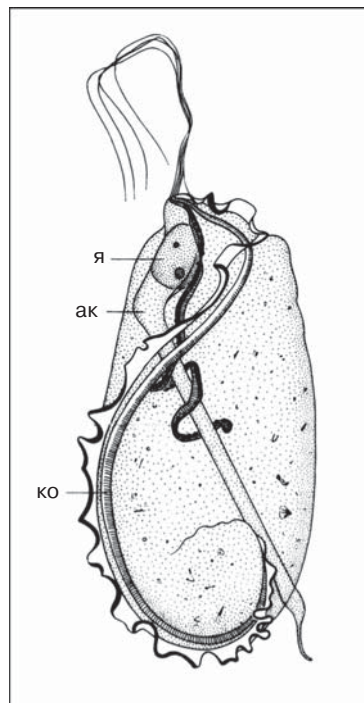


Рис. 42. Trichomonadida: *Trichomitopsis* (= *Trichomonas*) *termopsidis*. ак — аксостиль, ко — коста, я — ядро (по Грелю). Увел.: 3 500х.

ствуют и безжгутиковые формы, которые передвигаются, как амёбы (*Histomonas*, вызывающий гепатит и энтерит у птиц; *Dientamoeba*, обитающая в прямой кишке и аппендиксе человека). Аксостиль часто удлинён и тогда формирует каудальный отросток. Представители семейства Trichomonadidae обладают поперечно исчерченной палочкой (костой), поддерживающей ундулирующую мембрану, которая образована рекуррентным жгутиком и поверхностью

¹ Более точное название этого типа деления ядра — закрытый внеядерный плевромитоз. — Прим. пер.

клетки (рис. 24ж, 42). У некоторых видов коста подвижна. В других таксонах найдена только небольшая треугольная структура (креста), расположенная в основании рекуррентного жгутика. Иногда и коста, и креста отсутствуют. Trichomonadida представляют собой монофилетическую группу.

Род *Trichomonas* включает несколько патогенных видов: *Trichomonas vaginalis* живет, часто в устойчивой ассоциации с патогенной бактерией *Mycoplasma hominis*, в урогенитальной системе человека и иногда вызывает воспаление с последующим отслоением слизистого эпителия. Единственный обитающий в кишечнике человека вид *T. hominis* часто является причиной хронической диареи; *T. foetus* вызывает чумку у скота.

На поверхности крупных трихомонад *Mixotricha paradoxa*, обитающих в термитах, упорядоченно расположены спирохеты и бациллы. Координированное биение спирохет обеспечивает перемещение клетки-хозяина, а его четыре коротких жгутика выполняют лишь рулевую функцию.

Семейство Calonymphidae представлено трихомонадами, которые обладают множественными наборами мастигонтов, т.е. для них характерна полимонадная организация. Каждый мастигонт состоит из группы кинетосом с корешками и связанного с ними аксостилья. В состав мастигонта может входить ядро (кариомастигонт), или оно не связано с ним (акариомастигонт). Калонимфиды живут исключительно в кишечнике термитов и древоядных тараканов.

Недавно некоторые члены семейства Cochlosomatidae были перенесены в отряд Trichomonadida. Виды рода *Cochlosoma* были обнаружены в кишечнике птиц, летучих мышей и землероек. В дополнение к типичным структурам парабазалий они имеют прикрепительный диск и латеральную бороздку.

Примеры: *Dientamoeba* (нет жгутиков), *Monocercomonas* (3+1 жгутик), *Pentatrichomonas* (5+1 жгутик), *Tritrichomonas* (3+1 жгутик), *Calonympha* и *Coronympha* (множество жгутиков).

Отряд **Hypermastigida** Grassi & Foa, 1911 — Гипермастигиды

Представители гипермастигид характеризуются наличием множества жгутиков, расположенных в передней части тела (рис. 43, 44). Жгутики отходят от пластинок¹, выстраиваясь продольными, горизонтальными или спиральными рядами. Парабазальные тела представлены множеством отдельных структур или одним кустовидно ветвящимся телом, видимым даже в световой микроскоп. В клетке находится одно ядро и, как правило, один аксостиль. Обычно во время клеточного деления компоненты мастигонта почти полностью разбираются, а позднее восстанавливаются за счет репликации оставшихся четырех так называемых привилегированных кинетосом. Иногда дезинтеграция и не происходит, и элементы мастигонта распределяются между дочерними клетками. Половой процесс есть, по крайней мере, у некоторых видов.

¹ Длинные фибриллярные пластинки тянутся по периферии клетки, служа опорой для многочисленных кинетосом. — Прим. пер.

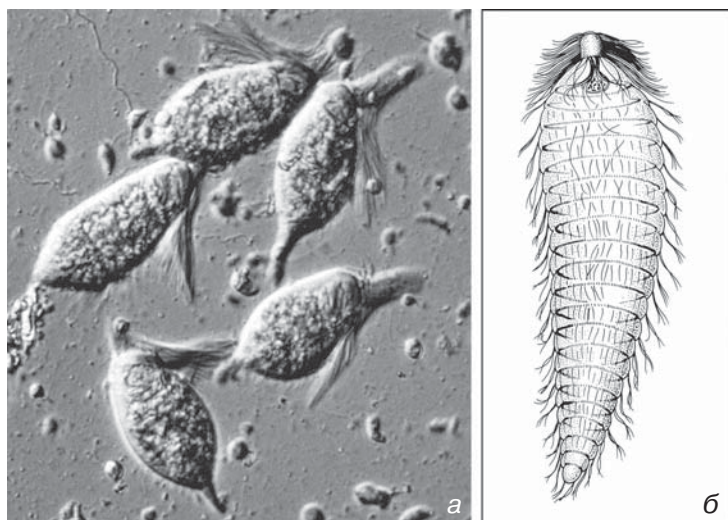


Рис. 43. Гипермастигида: а — крупная гипермастигида (*Joenia annectens*) из кишечного тракта термита *Kaloterms flavicollis*, б — *Teratonympha mirabilis* (по Грелю). Увел.: а — 200х, б — 280х.

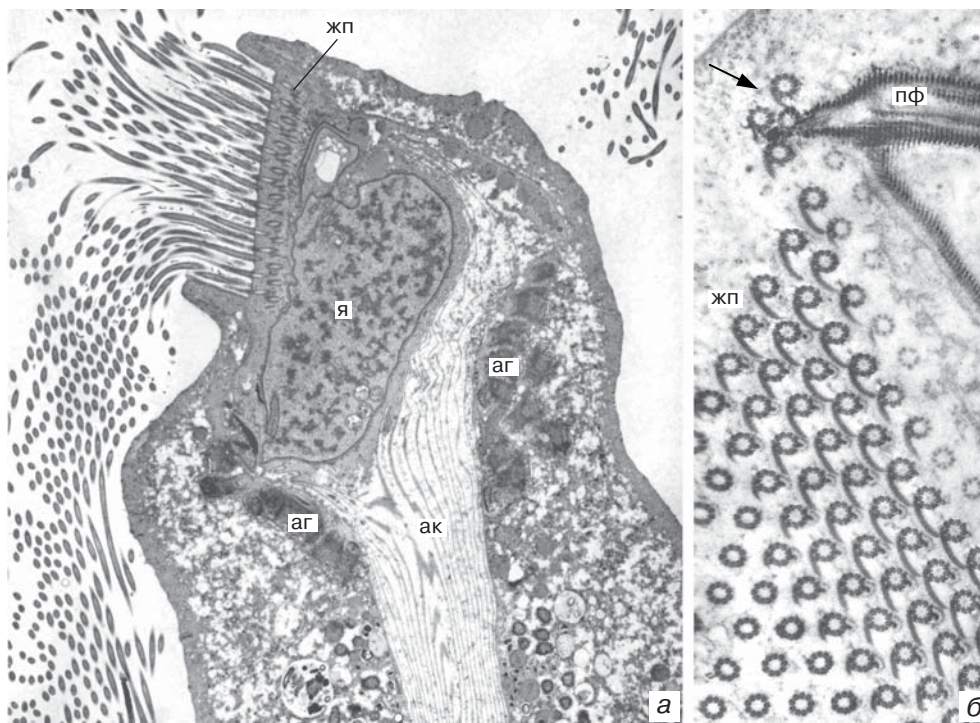


Рис. 44. Гипермастигида: а — апикальная часть клетки *Joenia annectens* с акостилем (ак), жгутиковыми пластинками (жп), ядром (я) и диктиосомами аппарата Гольджи (аг). б — четыре привилегированные кинетосомы (стрелка) *J. annectens* рядом со жгутиковой пластинкой (жп). пф — парабазальный филамент (а — из: Radek and Hausmann: BIUZ 21 [1991] 160). Увел.: а — 3 000х, б — 13 300х.

Гипермастигиды живут исключительно в кишечнике питающихся древесиной насекомых (низших термитов и тараканов рода *Cryptocercus*), обычно в специальных отделах задней кишки. Они являются хозяевами многочисленных эндо- и эктобионтных бацилл и спирохет, которые, вероятно, участвуют в переваривании заглоченной целлюлозы.

Предполагается, что гипермастигиды эволюционировали от трихомонад *Devescovinidae*, а в процессе становления группы произошло увеличение количества жгутиков. Это предположение справедливо, по меньшей мере, для некоторых гипермастигид. Молекулярные исследования последних лет дают основания полагать, что *Hypermastigida* — парафилетический таксон, который включает как минимум три филетические линии: *Eucomonymphidae*, *Trichonymphidae* и *Spirotrichonymphidae* + *Holomastigotidae*. Надо отметить, что такое разделение на группы не противоречит традиционной классификации, основанной на морфологии. По молекулярным данным, первые две группы отделились от предка парабазалий ранее других, еще до трихомонад, а *Spirotrichonymphidae* и *Holomastigotidae* эволюционировали позднее в составе большого кластера, включающего и трихомонад.

Представители: *Barbulanympha*, *Joenia*, *Lophomonas*.

Тип **DISCICRISTATA** Cavalier-Smith, 1998

Тип включает два подтипа: *Euglenozoa* и *Heterolobosa*. Основной морфологический аргумент в пользу родства

этих таксонов — наличие крист митохондрий в форме дисковидных инвагинаций. Современные молекулярные данные по генам рРНК и тубулина, с одной стороны, указывают на родство двух групп, а с другой — подтверждают правомерность проведения четкой границы между ними.

Подтип **EUGLENOZOA** Cavalier-Smith, 1981

У *Euglenozoa* кристы митохондрий дисковидные или производные от дисковидных. Ленты кортикальных микротрубочек придают ригидность поверхности клетки и обеспечивают относительное постоянство формы тела. В жгутике параллельно аксонеме обычно располагаются белковые структуры, в частности, параксиальный тяж (см. рис. 24б, 45); поэтому часто диаметр ун-

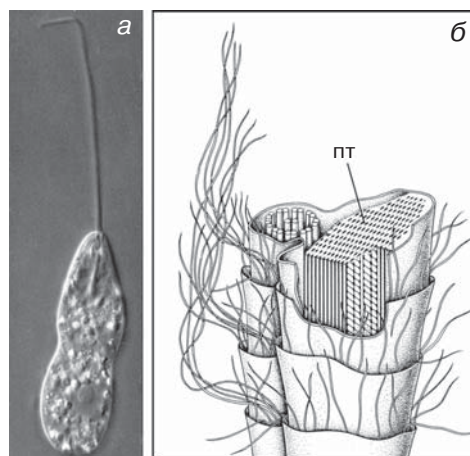


Рис. 45. *Discicristata*, *Euglenida*: а — *Pera-nema* с отчетливо утолщенным жгутиком; б — опушенный простыми мастигонемами жгутик *Anisonema*. пт — параксиальный тяж (б — по Миньо). Увел.: а — 500×, б — 40 000×.

дулиподии больше обычного. Ядрышко сохраняется во время митоза. Крестовидные экструсомы имеются у некоторых представителей обоих подтипов. Клетки одноядерны. Исходные Euglenozoa, вероятно, были гетеротрофами (фаготрофами и осмотрофами). Однако все ныне существующие таксоны, по-видимому, произошли от предка, вступившего в симбиоз с водорослью^{1,2}. Остаток этого фотосимбионта сохранился в виде хорошо развитых пластид у фототрофных Euglenida, а специфичные кодирующие последовательности прослеживаются в ядерном геноме гетеротрофных Kinetoplasta.

Кроме главных таксонов — Euglenida и Kinetoplasta — тип Euglenozoa включает две небольшие группы: диплономид и *Postgaardi*. Отметим, что *Nemimastigophora*, *Stephanopogon* и *Bordnamonas* недавно были выведены из состава Euglenozoa.

Надкласс **EUGLENIDA** Bütschli, 1884 — **ЭВГЛЕНОВЫЕ**

Эвглениды насчитывают в своем составе около 1000 видов. У большинства представителей клетка несет два гетероконтных жгутика. Один из них бывает настолько коротким, что обнаружить его можно лишь с помощью электронного микроскопа. Существует не-

сколько паразитических видов, клетка которых снабжена многочисленными жгутиками. Жгутики выходят из апикального углубления — так называемого жгутикового кармана, или жгутикового резервуара³ (рис. 46). Более длинный, выходящий за пределы резервуара жгутик обычно утолщен за счет параксиального тяжа, поэтому он иногда в пять раз толще обычного жгутика диаметром около 0,2 мкм. По этому признаку эвглениды можно легко узнать под световым микроскопом. Этот жгутик несет один ряд волосовидных нитей — мастигонем (см. рис. 45), а у фототрофных форм образует вздутие в основании, которое называют парафлагеллярным телом. Считается, что эта органелла вместе с внепластидной стигмой (глазком) составляют аппарат фоточувствительной ориентации клетки. Если второй жгутик достаточно длинный и выходит за пределы жгутикового резервуара, он обычно выполняет рулевую функцию, а также обеспечивает захват пищи, скольжение по субстрату или прикрепление к субстрату. Большинство фототрофных форм предпочитает плавать, скольжение чаще встречается у гетеротрофных видов.

Клеточная мембрана обычно подстлана белковыми лентами, которые, частично перекрываясь, идут по винтовой спирали вдоль тела (см. рис. 262).

¹ Считается, что хлоропласт эвглениды образовался в результате симбиоза гетеротрофной эвглениды и одноклеточной зеленой водоросли. — *Прим. пер.*

² В заключительном абзаце раздела Euglenida авторы пособия, напротив, утверждают, что в составе эвглениды имеются первично гетеротрофные формы, в частности, *Peranema*. Вторая версия совпадает с воззрением, господствующим среди специалистов по Euglenozoa. — *Прим. ред.*

³ Жгутиковый карман, характерный для многих групп жгутиконосцев, у Euglenida достигает больших размеров и поэтому носит специальное название «жгутиковый резервуар». В составе жгутикового резервуара выделяют «ампулу» и «канал». — *Прим. пер.*

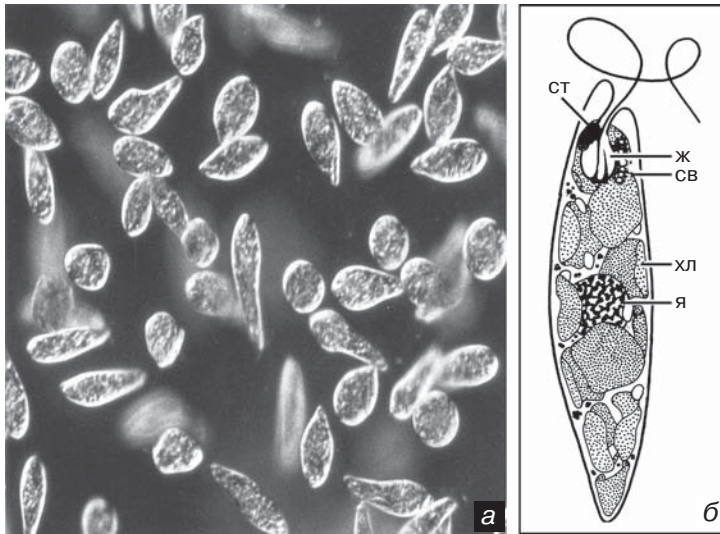


Рис. 46. Euglenida: а — метаболические изменения формы тела у *Euglena gracilis*. б — схема строения клетки *E. gracilis*. ж — жгутик, св — сократительная вакуоль, ст — стигма, хл — хлоропласт, я — ядро (б — по Лидлу). Увел.: а — 300×, б — 1 200×.

По всей вероятности, благодаря присутствующим здесь микротрубочкам, эти ленты скользят друг относительно друга и обеспечивают так называемое эвгленоидное, или метаболизирующее, движение. Этот тип «ползающего» движения особенно часто обнаруживается у видов, способных резорбировать свои жгутики и переходить к обитанию на субстрате, а также видов, постоянно живущих на субстрате в качестве фаготрофов или паразитов. У некоторых представителей (например, *Phacus*) клетки абсолютно ригидны. Другие имеют ограниченную подвижность, поскольку обладают клеточной стенкой (*Trachelomonas*) или живут как прикрепленные организмы, иногда на стебельках (*Colacium*). Субмембранные слизеобразные тела (мукоцисты) выделяют слизь, которая тонким слоем покрывает клетку снаружи и часто используется клеткой при инцистировании и формировании пальмеллоидных стадий. У голых пресноводных видов имеется сокра-

тительная вакуоль, которая при сокращении изливает свое содержимое в пространство жгутикового кармана.

Интерфазные хромосомы конденсированы, что хорошо видно на живых клетках. Целостность ядерной оболочки не нарушается во время митоза. В метафазе хроматиды ориентированы параллельно внутриядерному веретену. Размножаются эвгленовые продольным делением; половой процесс обнаружен, но наблюдается редко.

Только у трети эвгленовых есть хлоропласты, и большинство этих фототрофных видов живет в пресных водах. Пластиды ограничены тремя мембранами, которые не соединяются с эндоплазматической сетью или ядерной оболочкой. Они весьма разнообразны по форме (пластинки, ленты), количеству (от одной до нескольких сотен) и размеру (2–20 мкм). Помимо других пигментов, пластиды содержат хлорофиллы *a* и *b*, окрашивающие клетки в цвет зеленой травы. Таким образом, они

сравнимы с хлоропластами Chlorophyta. Совершенно очевидно, что эти пластиды — реликт эукариотического фотосимбионта, вероятно, зеленой водоросли. Помимо липидов, в качестве основного запасного вещества откладываются глюканы — парамилон. Он собран в частицы пластинчатой или гранулярной формы и хранится в цитоплазме. Следует заметить, что с филогенетической точки зрения предполагаемый вторичный эндосимбиоз между двумя эукариотами был возможен только после возникновения зеленых водорослей.

Остальные две трети Euglenida являются либо сапрофитами, либо фаготрофами бактерий и протистов. Некоторые фаготрофы имеют сложно устроенный ротовой аппарат. Гетеротрофный образ жизни — как у *Peranema* — считается для эвгленовых первичным. Однако есть указания на то, что некоторые виды, когда-то в процессе эволюции получившие способность фотосинтезировать в результате приобретения пластид, конвергентно вернулись к животному образу жизни, утратив пластиды и вторично перейдя к осмотрофии. К таким формам относятся все *Astasia*. Встречаемость окрашенных Euglenida ограничена пресноводными биотопами и солоноватыми бассейнами. В Европе значительное количество видов было описано из озера Нойзидль (Neusiedl, соленое озеро в Австрии). Массовое развитие фототрофных форм наблюдается преимущественно в эвтрофированных прудах. Фаготрофные эвгленовые — важная составляющая морского мелководного бентоса.

Примеры фототрофов: *Euglena*, *Eutreptia*, *Phacus*; примеры гетеротро-

фов: *Anisonema*, *Astasia*, *Entosiphon*, *Peranema*.

Надкласс **KINETOPLASTA** Honigberg, 1963 — **КИНЕТОПЛАСТИДЫ**

Кинетопластиды (около 800 видов) представлены как свободноживущими бактериотрофами, так и эндобионтными комменсалами и опасными паразитами. В клетке всегда присутствует специфическая структура — кинетопласт (рис. 47), отчего таксон и получил свое название. Кинетопласт — не самостоятельная органелла, а участок уникальной митохондрии, который содержит необычайно большое количество кинетопластной ДНК, сокращенно кДНК (рис. 48). Эта область фельген-положительна и поэтому видна в световой микроскоп. Термин «кинетопласт» появился до электронно-микроскопических исследований: он указывает на расположенные поблизости две кинетосомы. Синтез кинетопластной и ядерной ДНК идет синхронно. Кинетопластная ДНК



Рис. 47. Kinetoplasta, Bodonea: передняя часть клетки *Bodo* с кинетопластом (кп) внутри митохондрии. д — диктиосома, ра — ротовой аппарат. Увел.: 7 200×.

представляет собой скопление кольцевых молекул ДНК, которое морфологически связано с основаниями жгутиков через мембраны митохондрии (рис. 49, 50). В единственной митохондрии клетки находятся два типа кДНК: несколько макси-колец (в количестве 25–50, по 20–38 т.п.н. каждое) и большое количество мини-колец (5000–27000, по 0,46–2,5 т.п.н.). Макси-кольца содержат гены таких существенных для функционирования митохондрии белков, как ферменты дыхательной цепи, т.е. макси-кольца сходны с митохондриальной ДНК других эукариот. Мини-кольца транскрибируются на короткие молекулы РНК (гид-РНК, guide RNA), которые исправляют дефекты в генах макси-колец. Этот процесс называется РНК-редактированием. Он идет не только у паразитических трипаносоматид, но и у свободноживущих кинетопластид. Было высказано предположение, что РНК-редактирование возникло у факультативно анаэробных бодонид, у которых пролонгированный анаэробный гликолиз приводил к накоплению вредных мутаций в митохондриальной ДНК. РНК-редактирование, вероятно, прогрессивно для тех организмов, которые вернулись к аэробным условиям жизни; наиболее вероятным местом его происхождения могла быть такая мультигеномная органелла, как кинетопласт.

Клетка одноядерна и обладает двумя жгутиками, один из которых часто редуцирован. Они выходят из апикального углубления (жгутикового кармана). Обычно оба жгутика усилены параксиальными тяжами, а один жгутик часто формирует ундулирующую мембрану, которая особенно полезна при плавании

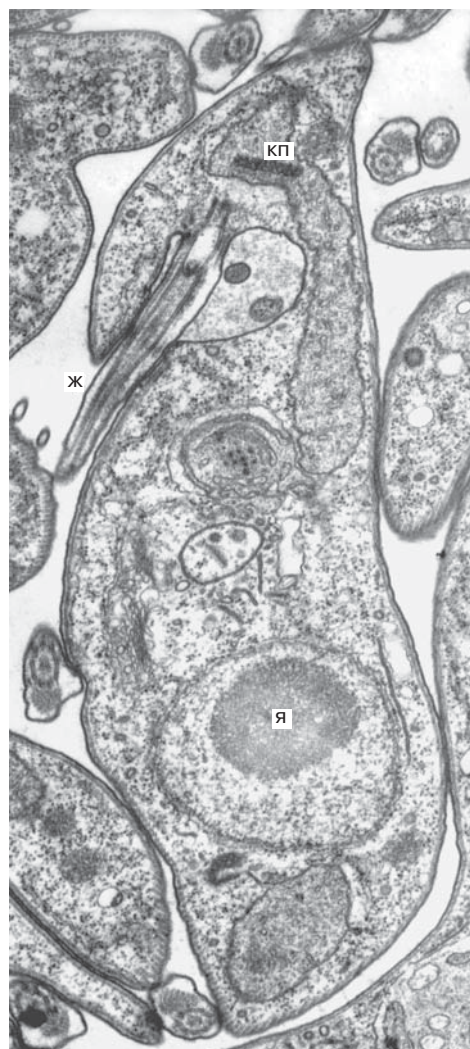


Рис. 48. Kinetoplasta, Trypanosomatidea: кровяная стадия *Trypanosoma brucei* на продольном срезе. ж — жгутик, кп — кинетопласт, я — ядро (любезно предоставлен К. Викерманом, Глазго). Увел.: 20 000×.

в вязкой среде (кровь, сок растений). Несмотря на сходство в строении, жгутики гетероконтны и гетеродинамны; передний жгутик свободноживущих

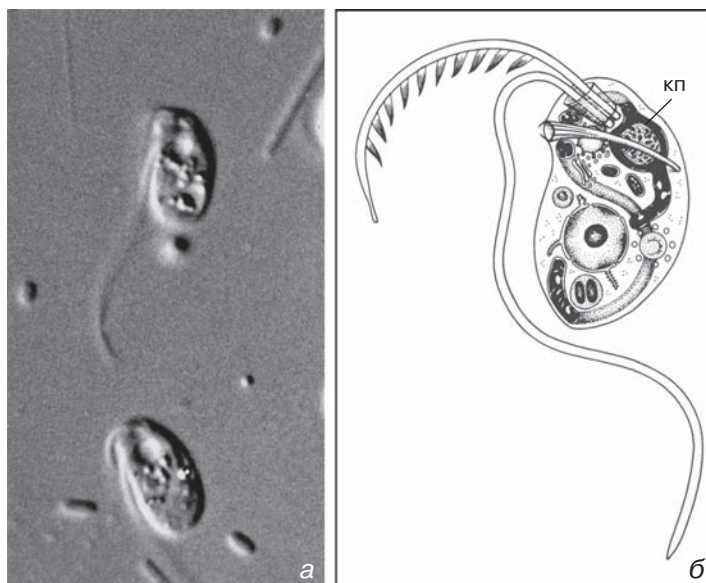


Рис. 49. *Bodonea*: живые клетки *Bodo* (а) и схема строения клетки (б). кп — кинетопласт (б — по Викарману). Увел.: а — 1 000×, б — 2 200×.

Bodonea несет один ряд мастигонем, задний жгутик гладкий, иногда в нескольких точках прикреплен к телу клетки (рис. 49). Эндо- и экзоцитоз, а также встраивание мембранного материала в клеточную поверхность происходит только внутри жгутикового кармана. Покровы большей части тела клетки, как и края ротового аппарата, стабилизированы микротрубочковым цитоскелетом.

Данные по аминокислотной последовательности цитохромов *b* и *c*, а также последовательность нуклеотидов гена 18S рРНК свидетельствуют, что кинетопластиды должны были отделиться от их сестринской группы —

эвгленовых — более миллиарда лет назад.

Многие бодониды и моноксенные трипаносоматиды имеют бактериальных эндосимбионтов, которые снабжают их питательными веществами, такими как гемин¹.

Половой процесс, по-видимому, спорадически происходит у кинетопластид, т.к. в некоторых случаях было четко показано наличие синаптонемальных комплексов (что предполагает мейоз). И все-таки жизненный цикл успешно реализуется и без спаривания. Ядро содержит большое количество хромосом, которые не деконденсируются после митоза².

¹ Химическое производное гемоглобина, образующееся в результате удаления белковой части молекулы, окисления атома железа и его соединения с кислотой с образованием соли. — *Прим. пер.*

² Особенностью митоза кинетопластид, который существенно отличается от деления ядра остальных эукариот, является, в частности, то, что хромосомы деспирализуются во время митоза. — *Прим. пер.*

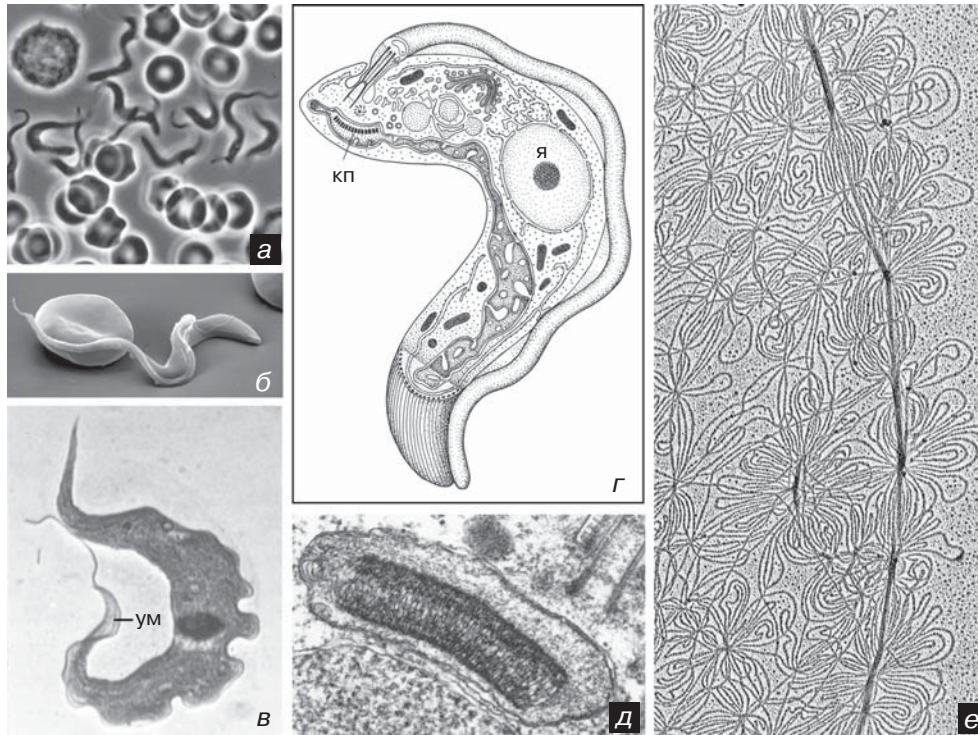


Рис. 50. Trypanosomatida: кровяные формы *Trypanosoma brucei* среди эритроцитов (а — световая микроскопия; б — сканирующая электронная микроскопия); в — тотальный препарат *T. fallisi*; г — схема ультраструктурной организации *T. congolense*; д — кинетоласт *Blastocrithidia triatomae*; е — распластанная кинетоластная ДНК *Crithidia fasciculata*. кп — кинетоласт, ум — ундулирующая мембрана, я — ядро (б — любезно предоставлен О. Мекеш и Н. Оттава, Ретлингген; в — из: Martin and Desser: J. Protozool. 37 [1990] 199); г — по Викерману; д — любезно предоставлен Мельхорном, Дюссельдорф; е — из: Perez-Morga and Englund: J. Cell Biol. 123 [1993] 1069). Увел.: а — 800х, б — 2 000х, в — 3 200х, г — 7 200х, д — 36 000х, е — 85 000х.

Класс **BODONEA** Hollande, 1952 — **БОДОНИДЫ**

Клетка бодонид гетероконтна; оба жгутика выходят из жгутикового кармана (рис. 49). У всех видов, которые захватывают оформленную пищу, цитостом хорошо развит и снабжен заметным преоральным выступом в виде рострума. Кинетоластная ДНК разных представителей бодонид по-разному распре-

делена в митохондрии: вся в одном участке вблизи базальных тел (эукинетоластия), в нескольких идентичных вздутиях (поликинетоластия) или неравномерно распределена в виде диффузных масс (панкинетоластия). Характер распределения кДНК служит диагностическим признаком некоторых родов.

Бодониды широко распространены и часто встречаются в богатых органикой биотопах, где пищей им служат бак-

терии. Представители некоторых родов способны формировать цисты. Из-за их малого размера бодонид зачастую не замечают в пробах. Однако некоторые обильные в эвтрофированных водоемах виды легко узнаваемы по их поведению и морфологии, например *Bodo saltans* (с танцующе-рыскающим движением) и *Rhynchomonas nasuta* (с хоботковидным выростом). Некоторые бодониды являются гистофагами — экто- и эндопаразитами пресноводных рыб.

Примеры: *Bodo* (свободноживущие), *Cryptobia* (паразитические), *Ichthyobodo* (эктопаразиты рыб).

Класс **TRYPANOSOMATIDEA** Kent, 1880 — **ТРИПАНОСОМАТИДЫ**

Исключительно паразитические формы, трипаносоматиды характеризуются наличием уникальных органелл — гликосом (см. рис. 15z). Клетка обладает единственным гладким жгутиком, который гомологичен переднему опущенному простыми мастигонемами жгутику бодонид. Он или бьет свободно, или прикреплен к поверхности клетки в нескольких точках, формируя таким образом ундулирующую мембрану (рис. 50). Выделяют несколько морфотипов (или морф, форм) трипаносоматид. Их различают по форме клетки и по расположению комплекса кинетопласт — кинетосомы — жгутиковый карман (рис. 51). Каждый морфотип строго привязан к определенным стадиям жизненного цикла определенных родов трипаносоматид. Ниже приведены диагнозы морфотипов.

- криптомастигота, или амастигота (= лейшманиальная форма): короткий

жгутик находится в жгутиковом кармане апикальной части шаровидной клетки и не выходит за ее пределы, поэтому не виден в световой микроскоп;

- промастигота (= лептомонадная форма): жгутик отходит от переднего полюса удлинённой клетки;

- эпимастигота (= критидиальная форма): жгутик отходит от середины удлинённой клетки;

- трипоммастигота (= трипаносомная форма): жгутик отходит от заднего полюса удлинённой клетки;

- опистоммастигота: длинный жгутиковый карман пронизывает всю клетку удлинённой формы; жгутик берет начало на дне кармана в заднем конце и выходит из кармана на переднем полюсе клетки;

- хоаноммастигота: край жгутикового кармана выступает наружу в виде воротничка;

- сфероммастигота: жгутик выходит из клетки, имеющей сферические очертания.

Трипаносоматиды широко распространены в субтропических и тропических регионах Старого и Нового Света. Это процветающая группа паразитов теплокровных и холоднокровных позвоночных, беспозвоночных, протистов и растений; ряд из них вызывают опасные болезни (табл. 10). Помимо моногенетических (моноксенных) форм, которые имеют только одного хозяина, есть также гетероксенные виды, имеющие несколько хозяев (рис. 51, 52). Гетероксенные жизненные циклы, по-видимому, в эволюции возникали от однохозяинного неоднократно в различных ветвях филогенетического древа. Для важных в медицинском и ветеринарном

Таблица 10. Виды *Trypanosoma* и *Leishmania*, паразитирующие в человеке и домашних животных (по Мельхорну)

Вид	Хозяева	Болезни	Симптомы	Переносчики	Географическое распространение
<i>T. brucei brucei</i>	лошадь, свинья, крупный рогатый скот, грызуны	нагана	спышкающаяся походка, лихорадка, лимфаденит, менингоэнцефалит	<i>Glossina</i> spp.	Тропическая Африка
<i>T. brucei gambiense</i>	человек, обезьяна, собака, свинья, антилопа	сонная болезнь (хроническая форма)	лихорадка, лимфоидная гиперплазия, менингоэнцефалит, кома	<i>Glossina</i> spp.	Западная и Центральная Африка
<i>T. brucei rhodesiense</i>	человек, дикие звери, свинья, крыса (в эксперименте)	сонная болезнь (острая форма)	паразитемия, миокардит, менингоэнцефалит, кома	<i>Glossina</i> spp.	Восточная и Центральная Африка
<i>T. congolense</i> ¹	дикие и домашние животные, африканский слон, верблюд	трипаносомоз	лихорадка, анемия	<i>Glossina</i> spp.	Заир, КваЗулу
<i>T. cruzi</i>	человек, домашние и дикие животные	болезнь Чагаса	гипертрофия сердца, расширение пищевода, расширение толстой кишки, миокардит, энцефалит	<i>Triatoma</i> и <i>Rhodnius</i> spp.	Южная и Центральная Америка
<i>T. equinum</i>	лошадь, крупный рогатый скот, водосвинка	болезнь Кадераса	лихорадка, анемия	<i>Tabanus</i> spp.	Южная и Центральная Америка
<i>T. equiperdum</i>	лошадь	дурина	опухоль гениталиев, анемия, нервные расстройства	через половой контакт	Средиземноморские страны, Индия, Ява, Африка
<i>T. evansi</i>	жвачные животные, лошадь, собака	сурра	лихорадка, отеки, анемия	<i>Tabanus</i> и <i>Stomoxys</i> spp.	Индия, Африка, Сибирь, Австралия, Средняя и Центральная Америка
<i>L. braziliensis</i>	человек	эспундия, кожно-слизистый лейшманиоз	изъязвление, поражение кожи, эпителиев и хрящей	<i>Lutzomyia</i> spp.	Бразилия, Мексика, Перу
<i>L. donovani</i>	человек, хомяк (в эксперименте)	кала азар, висцеральный лейшманиоз	гепатомегалия, спленомегалия, лейкопения	<i>Phlebotomus</i> spp.	Африка, Азия, Ближний Восток, Южная Америка, Индия
<i>L. tropica</i>	человек	кожный лейшманиоз, восточная язва	изъязвление, поражения кожи	<i>Phlebotomus</i> spp.	Ближний Восток

¹ Хозяева и название болезни скорректированы. — Прим. пер.

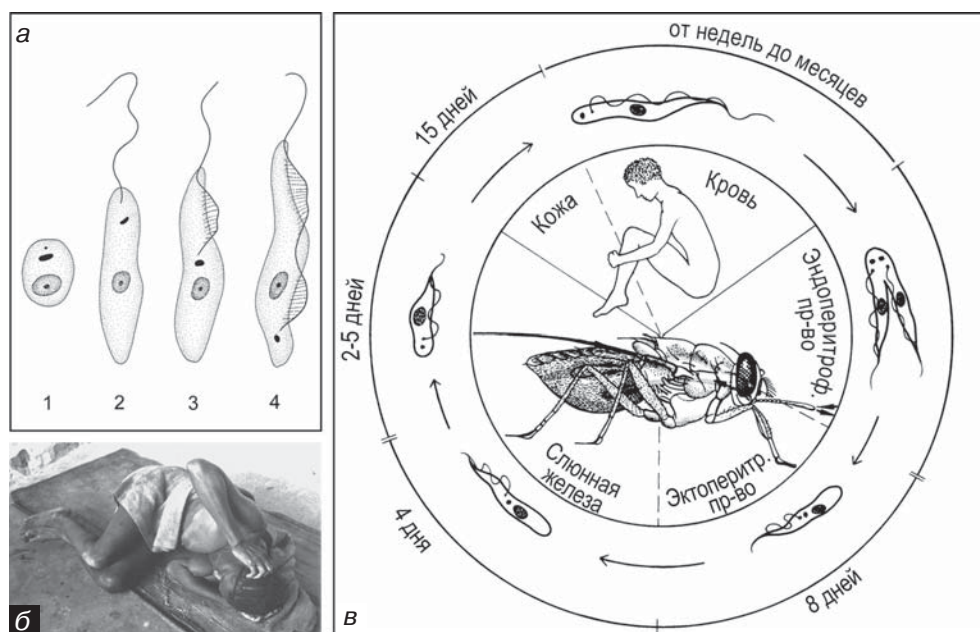
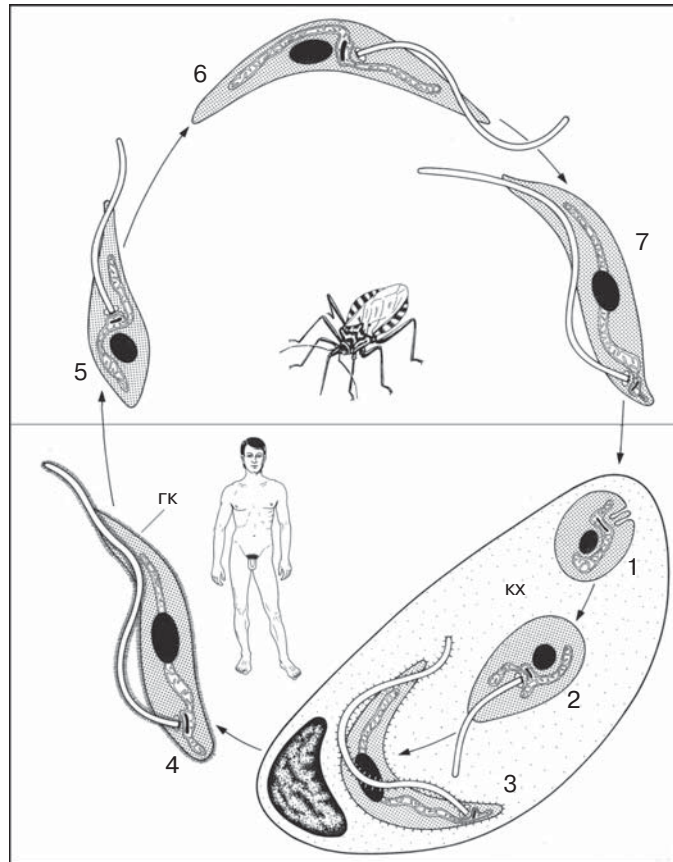


Рис. 51. Trypanosomatidea. а — морфотипы трипаносоматид: 1 — амастигота (= криптомастигота, лейшманиальная форма), 2 — промастигота (= лептомонадная форма), 3 — эпимастигота (= критидиальная форма), 4 — трипаносоматид (= трипаносомная форма); б — больная африканским трипаносомозом (сонной болезнью); в — жизненный цикл возбудителя сонной болезни *Trypanosoma brucei gambiense*. Снаружи круга показана продолжительность каждого периода в днях (б — любезно предоставлен WHO-TDR Image Library, Женева; в — по Донгес).

отношении родов *Trypanosoma* и *Leishmania* переносчиками и промежуточными хозяевами служат несколько групп насекомых: (*Tabanus* [Tabanidae — слепни], *Glossina* = муха це-це [Muscidae — настоящие мухи], москит *Phlebotomus* [Psychodidae — бабочницы], *Triatoma* и *Rhodnius* [Reduviidae — клопы-хищницы]), а также слизывающие кровь летучие мыши вампиры (Desmodontidae). Некоторые виды, например *Trypanosoma brucei* (рис. 51), проходят в этих переносчиках особые стадии развития, которые характеризуются не только сменой морфотипов или трансформацией мито-

хондриальных крист из трубчатых в дисковидные, но и радикальной перестройкой метаболизма. В частности, удлиненная размножающаяся стадия *T. brucei* (в хозяине-млекопитающем) получает энергию путем гликолиза, который идет в специальных органеллах — гликосомах, тогда как митохондрия неактивна и кристы в ней отсутствуют. В неделящихся укороченных формах, которые появляются из удлиненных, митохондрия активируется и формирует трубчатые кристы, а в качестве источника энергии использует сукцинат и аминокислоту пролин. Это яв-

Рис. 52. Трипаносоматидеа: жизненный цикл возбудителя болезни Чагаса *Trypanosoma cruzi*: 1 — амастигота внутри клетки-хозяина (кх), 2 и 3 — трансформация в эпимастиготу (2) и затем в трипомастиготу (3), 4 — кровяная стадия с развитым гликокаликсом (гк), 5 — трансформация в эпимастиготу в кишечном тракте поцелуйных клопов *Reduviidae*, 6 — деление эпимастигот в прямой кишке с образованием трипомастигот (7), накапливающихся в прямой кишке и фекалиях клопа (по Мельхорну).



ляется преадаптацией к обитанию в средней кишке мухи це-це, где для получения энергии используется только пролин. Здесь митохондрия имеет уже дисковидные кристы. В слюнных железах мухи це-це митохондрия снова инактивируется; эта метациклическая форма теперь уже подготовлена к обитанию в кровеносном русле млекопитающего.

Передача паразитов новому позвоночному хозяину осуществляется при попадании слюны или отрыгнутого содержимого в кровь при укусе, перорально при заглатывании частично инцисти-

рованных стадий, выделяемых с фекалиями, перкутанно из экскрементов переносчика через повреждения кожи, половым путем или при переливании крови.

Помимо уже известных гликосом у трипаносом и лейшманий недавно был обнаружен еще один тип необычных органелл — ацидокальцисома. Она участвует в регуляции кальциевого обмена и поддержании рН и, возможно, в осморегуляции. Эта органелла содержит пиррофосфат, который, вероятно, служит источником энергии. Сходные ацидокальцисомы обнаружены у неродствен-

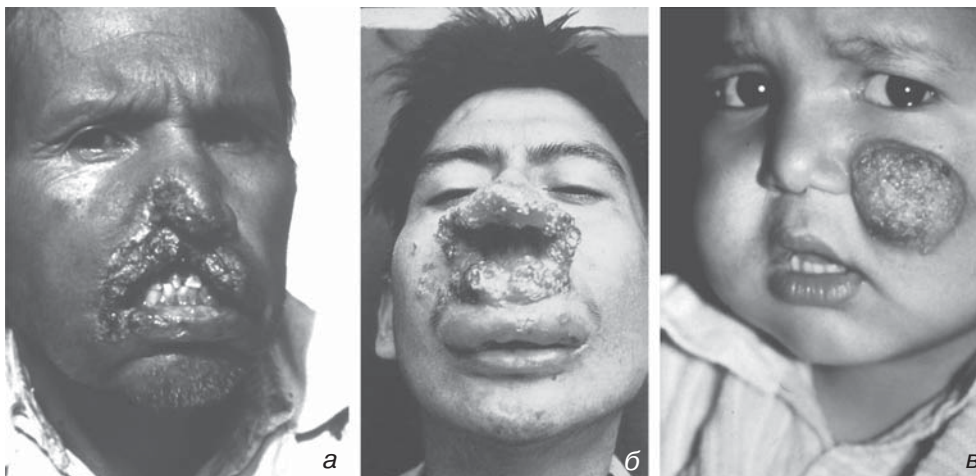


Рис. 53. Трипаносоматидеа: клинические проявления кожного лейшманиоза со значительными поражениями лица у взрослых (а и б) и у маленького ребенка (в) (любезно предоставлены WHO-TDR Image Library, Женева).

ных паразитов *Toxoplasma* и *Pneumocystis*.

Клеточная мембрана большинства трипаносоматид покрыта толстым (около 15 нм) слоем гликопротеинов. Эта шуба гликокаликса имеется только у трипаносоматид, обитающих в млекопитающем-хозяине, чья иммунная система высокоэффективна (рис. 52). Антигенный репертуар гликокаликса меняется со временем. Изменчивость поверхностных гликопротеинов контролируется несколькими сотнями (возможно, более 1000) генов, которые составляют до 40% ядерного генома и рекомбинируют в ходе полового процесса. Некоторые из этих генов экспрессируются в особых фазах жизненного цикла. В первых после заражения генерациях паразита сохраняется единообразие его особей по составу антигенов. Созревшие антитела хозяина уничтожают большую

часть жгутиконосцев. Однако некоторые клетки успевают сменить состав антигенов, что позволяет им ускользнуть от иммунной атаки. Возникают новые и новые антигенные варианты, гетерогенность популяции паразита нарастает. Хозяин продолжает вырабатывать новые антитела, но не способен взять под контроль всю популяцию паразита. Заболевание переходит в хроническую форму, и, соответственно, увеличивается вероятность того, что муха-це-це получит паразитов при укусе и перенесет их другому млекопитающему.

Патогенность трипаносоматид обусловлена главным образом токсичностью побочных продуктов метаболизма, когда речь идет об инвазии кровяного русла; внутриклеточные же паразиты повреждают клетки и ткани (рис. 53). Возбудитель кала-азара (висцерального лейшманиоза) *Leishmania donovani*

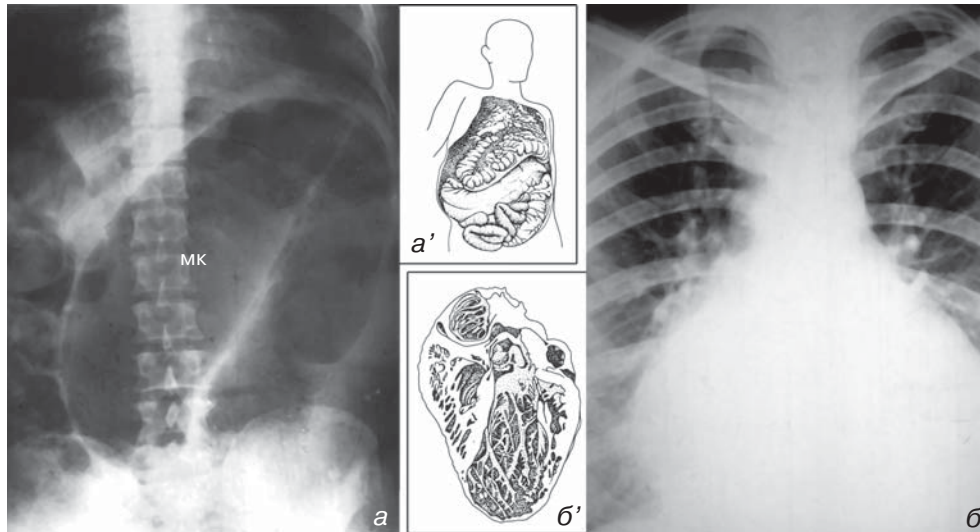


Рис. 54. Трипаносоматиды: клинические проявления хронической болезни Чагаса, вызванной *Trypanosoma cruzi*. а, а' — аномалии кишечного тракта (мегаколон — МК); б, б' — миокардит (фиброз миокарда) (а и б — любезно предоставлен WHO-TDR Image Library, Geneva 1990, а' и б' — по Сторху и Велшу).

главным образом поражает макрофаги печени, клетки головного мозга и костный мозг, что приводит к летальной анемии. *Leishmania infantum* вызывает детский висцеральный лейшманиоз, который распространен в Средиземноморье. Некоторые заболевания практически неизлечимы и вызывают тяжелые поражения органов: такова болезнь Чагаса (рис. 54). Некоторые виды рода *Phytomonas*, которые патогенны для растений и также паразитируют в растительоядных клопах, являются серьезными вредителями кокосовых пальм и кофейных деревьев.

Известно около 700 видов трипаносоматид, из которых примерно 500 относятся к роду *Trypanosoma*.

Примеры: *Leishmania*, *Phytomonas*, *Trypanosoma*.

Надкласс **DIPLONEMIDA** Cavalier-Smith, 1993

Диплонемиды включают только 2 рода: *Diplonema* (синоним *Isonema*) и *Rhynchopus*. Они обнаруживаются в пресных водах и морских местообитаниях (в планктоне, в бентосе, эпибионтно), питаются фаготрофно и осмотрофно. Трофонты передвигаются путем скольжения или ползания; их неподвижные жгутики едва выходят за пределы жгутикового кармана. Только расселительные стадии некоторых видов имеют развитые жгутики. Оба жгутика обычно равной длины, без параксиальных тяжей. Единственная ветвящаяся митохондрия не содержит кинетопласта.

Примеры: *Diplonema*, *Rhynchopus*.

Подтип **HETEROLOBOSA** Page & Blanton, 1985 — **ГЕТЕРОЛОБОЗНЫЕ АМЕБЫ**

В этот таксон включены некоторые представители прежних Sarcodina, характеризующиеся наличием гладких жгутиков. Сюда же перенесены часть слизевиков, формирующих псевдоплазмодии.

Класс **SCHIZOPYRENIDEA** Singh, 1952 — **ШИЗОПИРЕНИДЫ**

Таксон насчитывает около 100 видов. В зависимости от условий среды одни и те же виды встречаются в форме амёб либо жгутиконосцев. Поэтому в прошлом систематическое положение этой группы было неясно: трудно было решить, относятся они к амёбам или жгутиконосцам, поскольку такие важные проявления жизненной активности, как деление и питание, имели место и на жгутиковой, и на амёбной стадии.

В настоящее время полагают, что они близки к Acrasea. Аутопоморфными признаками обеих групп являются способность формировать эруптивные псевдоподии, образовывать жгутики, а также способность к инцистированию.

Возможно, некоторые роды этого класса (*Tetramitus*) образуют независимую группу, поскольку на жгутиковой стадии имеют постоянное ротовое отверстие.

Шизопирениды — обычно почвенные организмы, но также встречаются в морских и пресноводных осадках. Это монопоидальные амёбы с одним ядром (рис. 55). Формирование двух или четырёх гладких жгутиков происходит в течение нескольких минут после резких изменений условий окружающей среды, таких как понижение температуры или снижение концентрации электролитов. В условиях недостатка пищи и при обезвоживании формируются цисты.

Помимо бактериофагов и таких безвредных эндобионтов, как *Vahlkamfia* и *Tetramitus*, в составе класса имеются и факультативно патогенные формы, в первую очередь в роде *Naegleria*. Потенциально опасные виды (*Naegleria fowleri* и, возможно, *Naegleria australiensis*) термофильны и предпочитают естественно или искусственно подогретую воду (например, в бане). Их температурный оптимум около 40 °С (см. табл. 19). При купании в зараженной воде инфекция может проникнуть через эпителий носовых пазух в мозг, где начинается массовое развитие неглерии,

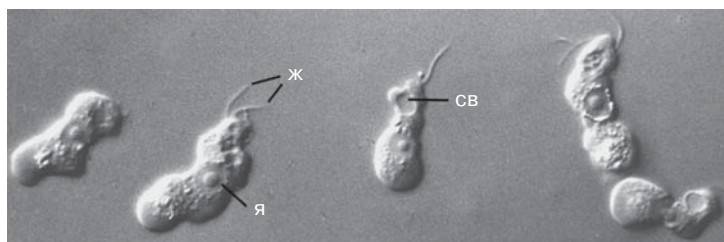


Рис. 55. Heterolobosa, Schizopyrenidea: жгутиковая стадия *Naegleria*. ж — жгутики, св — сократительная вакуоль, я — ядро. Увел.: 1 000х.

которое может привести к смертельному исходу в течение нескольких дней (амёбный менингоэнцефалит).

Молекулярно-биологические данные указывают, что виды рода *Naegleria* имеют гораздо большие межвидовые генетические различия, чем представители многоклеточных. Причем часто морфологические отличия между видами не выявляются, поэтому их определяют главным образом по иммуно-цитохимическим показателям.

Примеры: *Naegleria* (с двумя жгутиками), *Tetramitus* (с четырьмя жгутиками), *Vahlkampfia* (жгутики не обнаружены), *Willaertia*.

Класс **ACRASEA** Blanton, 1990 — **АКРАЗИЕВЫЕ**

Представители этого класса продуцируют плодовые тела (сорокарпы), которые развиваются из псевдоплазмодиев (рис. 56). Миксамебы Acrasea демонстрируют признаки, гомологичные признакам шизопиренид: эруптивные лобоподии и сходные стадии жизненного цикла (в некоторых родах, например, формирование жгутиковых стадий).

Примеры: *Acrasis*, *Pocheina*.

Тип **HEMIMASTIGOPHORA** Foissner et al., 1988

Пока известно около 20 видов. Длинной 10–60 мкм, от червеобразной до яйцевидной формы, эти бесцветные организмы имеют два ряда жгутиков, расположенных по слабо выраженной спирали в более или менее отчетливых бороздках (рис. 57а). В основании каждой кинетосомы находится небольшое

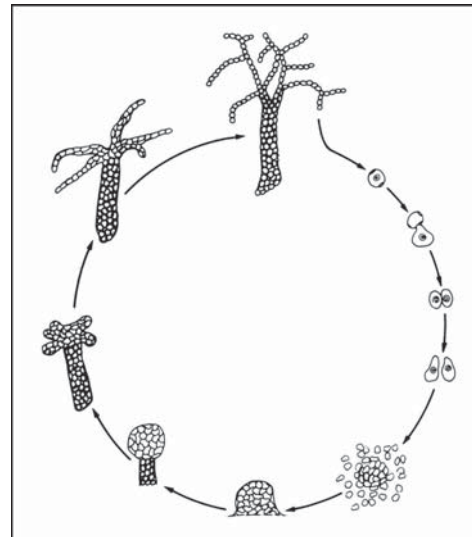


Рис. 56. Acrasea: жизненный цикл *Acrasis rosea* (из: Olive et al.: J. Protozool. 8 [1961] 467).

углубление, от нее отходят два микротрубочковых корешка и девять филаментов, которые вместе с подстилающей основой кинетосомы пластинкой формируют похожую на корзинку структуру (рис. 57б). Имеются сложно устроенные бутылковидные экструсомы. Организация кортикальных элементов весьма сходна с таковой эвгленовых, а диагональная симметрия клеточной организации хорошо видна на поперечных срезах (рис. 57в). Типичное для ряда эвгленовых метаболизирующее движение было показано для одного вида гемимастигофор. С другой стороны, жгутиковые корешки напоминают таковые опалин, а некоторые другие особенности указывают на их раннее ответвление от Discicristata на филогенетическом древе.

Примеры: *Hemimastix*, *Paramastix*, *Spironema*, *Stereonema*.

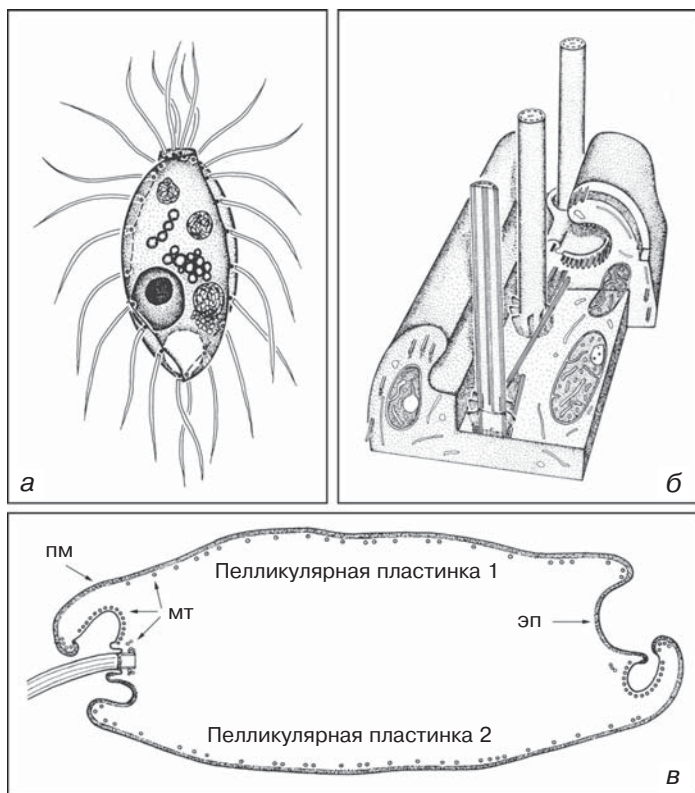


Рис. 57. Hemimastigophora: а — *Hemimastix amphikineta*. б — схема строения пелликулярных и субпелликулярных органелл в средней части клетки *H. amphikineta*. в — схема *H. amphikineta* на поперечном срезе, выделены пелликулярные пластинки, чтобы показать их соответствие кортикальным конструкциям эвгленовых. эп — эпиллазма, мт — микротрубочки, пм — плазматическая мембрана (из: Foissner et al.: Europ. J. Protistol. 23 [1988] 361). Увел.: а — 2 200х.

Тип **PSEUDOCILIATA** Corliss & Lipscomb, 1985

Таксон включает только 4 вида, относящихся к единственному роду *Stephanopogon* (рис. 58). Внешне эти организмы очень похожи на инфузорий, но ядерный дуализм отсутствует. Поэтому долгое время их считали наиболее примитивными инфузориями (Primociliata). Однако электронно-микроскопические исследования выявили необычные для цилиат черты их орга-

низации, что послужило основой для выведения *Stephanopogon* из состава Ciliophora. Например, у *Stephanopogon apogon* только расположение ротового аппарата и равномерно покрывающие тело реснички напоминают равноресничных инфузорий, а такие наиболее характерные признаки цилиат, как альвеолы и инфрацилиатура¹, не были обнаружены. В то же время, субмембранные структуры более напоминают кортекс кинетопластид и эвгленовых, у которых клеточная мембрана подо-

¹ Совокупность всех кинетосом и связанных с ними корешков из микротрубочек и микрофиламентов у инфузорий. — Прим. пер.

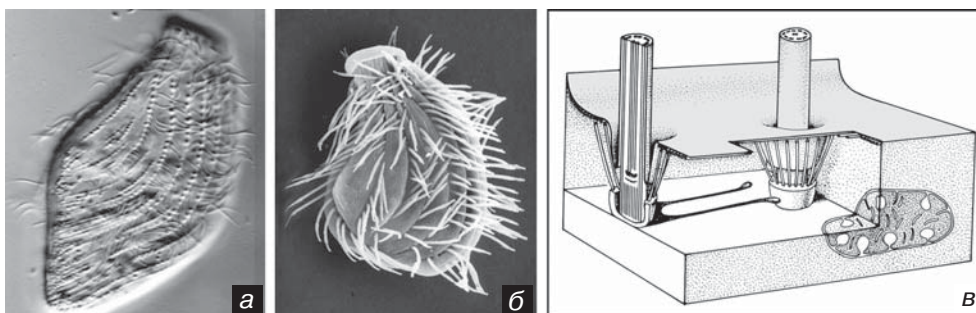


Рис. 58. Pseudociliata. *Stephanopogon*: световая микроскопия (а), сканирующая электронная микроскопия (б) и схема кортекса (в) (а — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней; б — любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген; в — по Липском и Корлис). Увел.: а и б — 800×, в — 8 000×.

стлана множеством продольно расположенных микротрубочек. Жгутики гладкие; выходят из воронковидных углублений поверхности клетки, которые укреплены радиально расходящимися от кинетосомы микротрубочками (рис. 58в).

Клетка содержит от 2 до 16 идентичных ядер. Деление клетки происходит внутри цисты. Половое размножение для этой группы неизвестно.

Псевдоцилиаты — мелкие (20–50 мкм) организмы, обитающие в морской бентали до глубины около 100 м. Они питаются диатомовыми водорослями, жгутиконосцами и бактериями.

Единственный род: *Stephanopogon*.

Тип **CHROMISTA** Cavalier-Smith, 1987 — **ХРОМИСТЫ**

Этот тип включает очень разнообразные организмы, для которых характерна исходная гетероконтность; синапоморфным признаком служит наличие на жгутике трехчленных мастигонем, или других продуктов [чешуек. —

Прим. пер.] аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума. Первоначально их представители были гетеротрофными хищниками, но большинство современных форм (после предполагаемого симбиоза с красными водорослями или другими фотосинтезирующими эукариотами) — ярко окрашенные фотосинтетики. Хлоропласты хромистов являются производными эволюционно продвинутых эукариотных эндосимбионтов, поэтому пигментированные виды считаются филогенетически более молодыми (см. рис. 31). Трубочатые кристы в митохондриях — еще один объединяющий их признак, однако родственные связи между тремя подтипами хромистов еще неясны.

Подтип **PRYMNESIOMONADA** Hibberd, 1976 (Haptomonada, Haptophyta) — **ПРИМНЕЗИОМОНАДЫ, ГАПТОФИТЫ**

Таксон, называемый также Haptophyta или Haptomonada, представлен преимущественно морскими жгутико-

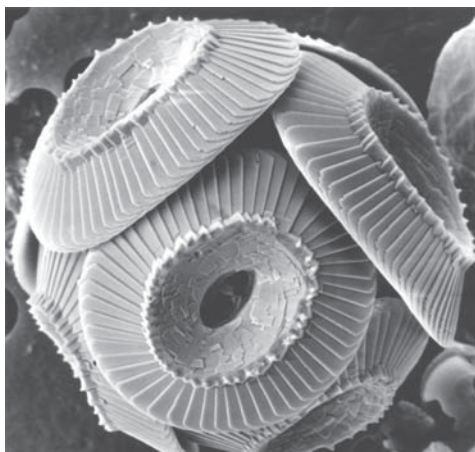


Рис. 59. Chromista, Prymnesiomonada: известковые чешуйки на поверхности клетки *Coccolithus pelagicus* (любезно предоставлен К. Калаган, Мельбурн). Увел.: 4 300х.

носцами. Велико палеонтологическое и экологическое значение группы, а особенности строения клетки примнезиомонад важны для понимания филогении эукариот. В настоящее время известно около 500 видов.

Клетки одноядерны; почти вся их поверхность покрыта целлюлозными и часто обызвествленными чешуйками (рис. 59). Чешуйки видоспецифичны и формируются в эндоплазматическом ретикулуме. Клетки несут на апикальном полюсе два (реже четыре) гетероконтных или анизоконтных жгутика. Опушение на жгутиках отсутствует¹. Третья нитевидная, похожая на жгутик структура — гаптонема — выходит между двумя жгутиками (рис. 60). Она служит для адгезии, локомоции и захвата пищи и имеет совершенно отлич-

ное от жгутика внутреннее строение. На поперечных срезах она выглядит как пучок из 6–8 микротрубочек, окруженных цистерной эндоплазматического ретикулума. Гаптонема способна медленно изгибаться или быстро скручиваться в спираль. Ее функциональное значение не всегда очевидно: некоторые виды используют ее для прикрепления к субстрату или для скольжения по поверхности, другие для захвата пищи (см. рис. 277). У некоторых видов гаптонема длиннее жгутиков почти на 100 мкм, у других она укорочена, похожа на пенек или полностью редуцирована.

Как и у многих других окрашенных жгутиконосцев (например, хризомонад), пластиды примнезиомонад окружены мембраной эндоплазматического ретикулума. Опоясывающая ламелла отсутствует. Пластиды содержат хлорофилл *a* и *c*, а также фукоксантин или диатоксантин, которые придают клеткам желто-коричневую окраску. Полисахариды парамилон и хризоламинарин служат запасными веществами, которые накапливаются в вакуолях вне хлоропласта. Немногие представители лишены пигментов и питаются фаготрофно.

Некоторые виды дают вспышки цветения. Весной и летом *Phaeocystis* очень часто развивается в массе в Ла-Манше, а также в Северном море, образуя токсичную для рыб слизистую пену (см. рис. 353). Кроме того, представители *Chrysochromulina* вызывают летальное заболевание рыб, двустворчатых моллюсков и тюленей, как это слу-

¹ У некоторых видов жгутики покрыты простыми волосками и мелкими чешуйками. — Прим. пер.

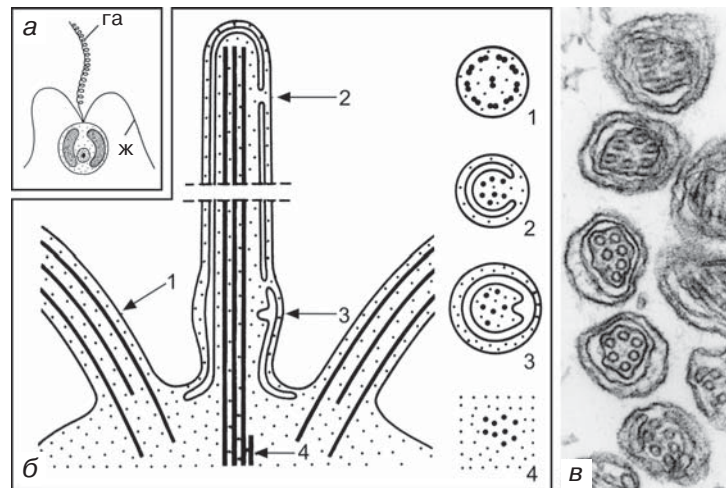


Рис. 60. *Prymnesiomonada*: а — рисунок клетки со скрученной в спираль гаптонемой (га) между двумя жгутиками (ж); б — схема апикальной части клетки: 1 — поперечный срез жгутика с типичным набором микротрубочек $9 \times 2 + 2$; 2–4 — поперечные срезы гаптонемы с беспорядочно лежащими микротрубочками, которые окружены цистерной ЭПР; в — поперечные и косые срезы скрученной гаптонемы (а и б — по разным авторам, в — любезно предоставлен О. Мёstrupом, Копенгаген). Увел.: в — 65 000х.

чилось в начале лета 1988 года на побережьях Дании и Германии в Северном море. Кокколитофориды (примнезиофиты с известковыми чешуйками. — *Прим. пер.*) в обилии развиваются в наннопланктоне океанов. Они играют исключительно важную роль в фиксации углерода и по меньшей мере с юрского периода участвуют в формировании осадочных толщ.

Основные таксономические группы различаются по наличию или отсутствию гаптонемы и ее длине, анизоконтности или гетероконтности жгутиков и составу чешуек. Возможно, они не составляют естественных группировок.

Примеры: *Emiliana*, *Pleurochrysis* (изоконты, гаптонема редуцирована или отсутствует); *Coccolithus*, *Umbellosphae-*

ra (с кокколитами, гаптонема присутствует у ряда видов); *Chrysochromulina*, *Prymnesium* (гетероконты с выраженной гаптонемой); *Diacronema*, *Pavlova* (гетероконты с редуцированной гаптонемой).

Подтип **CRYPTOMONADA** Senn, 1900 — **КРИПТОМОНАДЫ**

Криптомонады имеют два жгутика, различающихся по длине и строению. Более длинный жгутик несет два ряда мастигонем, каждая из которых снабжена апикальным филаментом и имеет 1,5 мкм длины. У короткого жгутика только один ряд мастигонем, но с двумя апикальными филаментами (рис. 61). Оба жгутика отходят от возвышения на краю инвагинации (вестибулума), которая находится на переднем

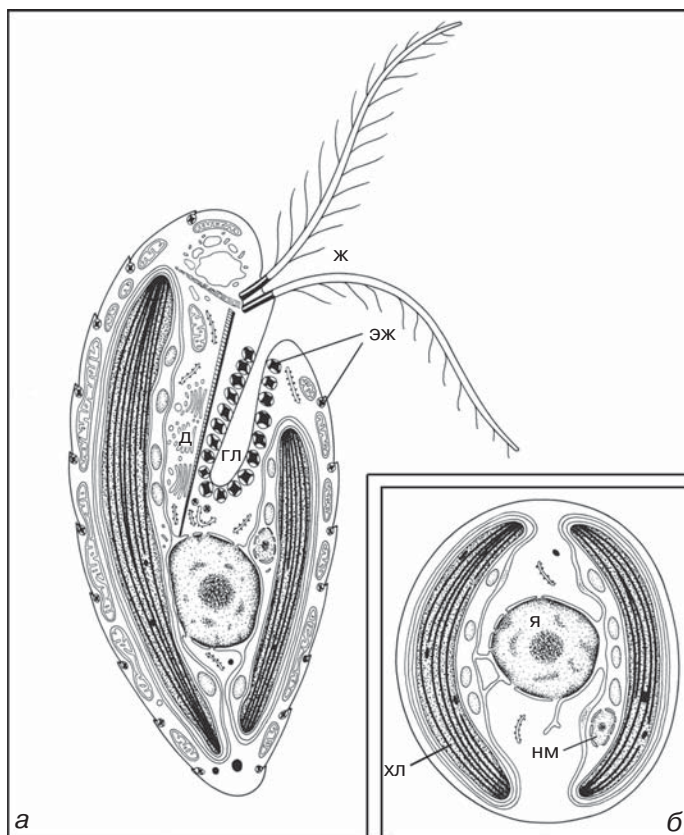


Рис. 61. Chromista, Cryptomonada: продольный (а) и поперечный (б) срезы *Cryptomonas ovata*, на которых показано взаимное расположение нуклеоморфа (нм) и пластид (хл). гл — глотка, или вестибулум, д — диктиосома, ж — опушенные жгутики, эж — эжектосома, я — ядро (по разным авторам). Увел.: 5 500х.

конце клетки. Особи одноядерны и имеют характерную форму: они почти овальные или бобовидные с косо срезанным передним концом. Постоянство формы тела обеспечивается почти непрерывным слоем органических белоксодержащих пластинок (перипластом). Пластинки сопровождают плазматическую мембрану либо изнутри, либо снаружи; в результате поверхность клетки несет рельефный рисунок из гексагональных или прямоугольных фигур. Экструзомы представлены двумя вариантами эжектосом: небольшие в углах пластинок перипласта и крупные по

краю вестибулума. Пресноводные виды имеют сократительную вакуоль, которая открывается в пространство вестибулума (см. рис. 242).

Хроматофоры криптонад содержат хлорофилл *a* и *c*, а также дополнительные пигменты (каротиноиды, аллоксантин, фикоцианин и фикоэритрин). Соотношение пигментов видоспецифично и обеспечивает разную окраску клетки: от оливково-зеленой до коричнево-красной и даже голубой. Встречаются также бесцветные формы с деградировавшими пластидами и, соответственно, ведущие гетеротрофный

образ жизни. В противоположность Chlorophyta или Rhodophyta, хлоропласты криптофитовых¹ не лежат свободно в цитоплазме, а связаны с другими органеллами: пиреноидом или вакуолями и нуклеоморфом. Эти органеллы окружены дополнительной оболочкой из двух мембран, так называемым пластидным ЭПР; следовательно, общее количество мембран, окружающих хлоропласт, — четыре (рис. 61). Таким образом, весь комплекс состоит из хлоропласта с двумя мембранами, внепластидного пиреноида, вакуолей, нуклеоморфа и третьей наружной мембраны, которая является остатком редуцированного эукариотного симбионта. Нуклеоморф (см. рис. 19) можно интерпретировать как редуцированное ядро бывшей симбиотической красной водоросли, третью мембрану — как ее плазмалемму. Четвертая и самая наружная представляет собой мембрану ЭПР клетки хозяина. Недавний анализ всех четырех геномов *Guillardia theta* показал, что три небольшие хромосомы в крошечном геноме нуклеоморфа содержат не более 551 264 п.н. ДНК. Для сравнения, в ядерном геноме этого вида около 350×10^9 п.н., в пластидном — 121 000 п.н., в митохондриальном — 48 000 п.н.

Криптомонады демонстрируют замечательную морфологическую и экологическую пластичность. Среди них имеется несколько гетеротрофных и весьма прожорливых видов. Сложный ротовой аппарат, показанный на рисунке 62, — иллюстрация глубокой специализации вида, ведущего хищный образ жизни.

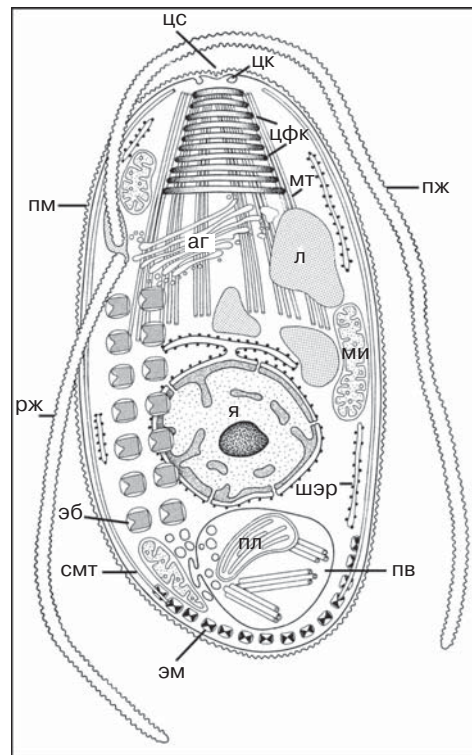


Рис. 62. Cryptomonada: обобщенная схема строения клетки *Katablepharis remigera*. Клетка несет два жгутика: передний (пж) и рулевой (рж), плазматическая мембрана с особым наружным покровом (пм) укреплена субмембранными микротрубочками (смт). Апикальный цитостом (цс) поддерживается цитостомальным кольцом (цк) и цитофарингальными кольцами (цфк), к которым снаружи прилегают пучки микротрубочек (мт). аг — диктиосома аппарата Гольджи, л — липидное тело, ми — митохондрия, пв — пищеварительная вакуоль с перевариваемыми пластидами (пл), шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум, эб и эм — большие и малые эжектосомы, я — ядро (по Клэй и Кюгрэнс). Увел.: 8 500×.

¹ Под хлоропластом здесь понимается простой, или собственно хлоропласт, как у наземных растений (оболочка из двух мембран и то, что внутри них). — Прим. пер.

Примеры: *Chilomonas*, *Cryptomonas*, *Guillardia*, *Katablepharis*, *Pyrenomonas*, *Rhodomonas*.

Подтип **НЕТЕРОКОНТА** Luther, 1899 — **ГЕТЕРОКОНТЫ**

Основные группы этого таксона реализуют эволюционные крайности. С одной стороны, здесь типичные «растения», такие как бурые водоросли и диатомовые; с другой, сюда включены грибоподобные организмы и ризоподивальные протисты с классическим для животных поведением и пищевой стратегией. Сходство между этими столь различными формами становится понятным, когда мы обнаруживаем, что все их жгутиковые стадии (включая зооспоры и гаметы эволюционно продвинутых таксонов) на ультраструктурном уровне устроены одинаково.

Если оставить в стороне устройство пластид, то признаки гетероконтов таковы:

- билатеральная симметрия подвижных одиночных клеток;
- гетероконтная организация жгутиковой клетки со спиралью в переходной зоне (иногда утраченной) (см. рис. 249d), трехчленными трубчатыми мастигонемами на двигательном жгутике (см. рис. 254e) и вздутием в основании рулевого жгутика (не у всех форм);
- формирование мастигоном в цистернах аппарата Гольджи¹;
- мембрана ЭПР облекает пластиду;
- сходное взаиморасположение ядра, диктиосом и жгутиковых корешков.

Рассматривая отдельные классы гетероконтов, мы уделяем внимание только их одноклеточным представителям или жгутиковым клеткам. Поскольку бурые водоросли (Phaeophyta) представлены только многоклеточными формами, предлагаем читателю обратиться к какому-либо ботаническому учебнику.

Среди одноклеточных гетероконтов есть организмы с трехчленными мастигонемами (страминопилы — strameporiles), которые расположены на поверхности переднего жгутика и сквозь его мембрану связаны с прилежащим дуплетом микротрубочек аксонемы (см. рис. 254e). Задействованы два диаметрально расположенных дуплета, и, соответственно, мастигонемы выстроены двумя продольными рядами. Мастигонемы формируются в цистернах ЭПР или аппарате Гольджи, после экзоцитоза выделяются на поверхность клетки и транспортируются по клеточной мембране по направлению к жгутику. Наличие таких мастигоном считается аутапоморфным признаком всех гетероконтов, поэтому для них было предложено название страминопилы. Другой общий для них признак — наличие так называемой переходной спирали, белкового комплекса в переходной зоне между кинетосомой и свободной частью жгутика (см. рис. 249d).

Исходной в эволюционном плане, очевидно, следует считать группу жгутиконосцев, у которых мастигонемы расположены не на жгутике, а на поверхности задней части клетки. Эти структуры называют соматонемами; их нали-

¹ Они формируются преимущественно в перинуклеарном пространстве и каналах ШЭР. — *Прим. пер.*

чие считают синапоморфным признаком. От такой близкой к современным протеромонадам группы могли произойти как фототрофные, так и гетеротрофные гетероконты.

Класс **PROTEROMONADEA** Grassé, 1952 — **ПРОТЕРОМОНАДЫ**

Таксон содержит только два рода, которые различаются по наличию одной или двух пар гетеродинамных жгутиков, расположенных на переднем конце особи. Клетка длиной 10–30 мкм несет одно ядро. Утолщенное основание более длинного переднего жгутика содержит помимо аксонемы рыхлый пучок переплетающихся филаментов. Эта конструкция связана при помощи щелевого контакта с основанием рулевого жгутика. Мастигонемы отсутствуют, но переходная зона жгутика, как и у хризомонад, имеет характерную переходную спираль. Лентовидный ризопласт из микротрубочек и микрофиламентов связывает кинетосомы с поверхностью единственной митохондрии, попутно пронизывая кольцевую диктиосому и ядро. В состав цитоскелета также входят микротрубочки, которые армируют поверхность клетки. Они располагаются по одной или нескольку в ленте и обуславливают типичную для протеромонад продольную или косую исчерченность покровов. Задняя поверхность клетки *Proteromonas* (рис. 63) несет волосовидные придатки — уже упоминавшиеся соматонемы. Эти структуры гомологичны мастигонемам жгутика хризифитовых; они также синтезируются в пузырьках аппарата Гольджи и закорены на микротрубочках,

как в жгутике хризомонад. Сильно развитый цитоскелет из подстилающих плазмалемму микротрубочек считается примитивным признаком, который не характерен для более продвинутых таксонов, таких как хризомонады.

Протеромонады являются космополитами и в качестве эндобионтов населяют кишечный тракт амфибий, рептилий и млекопитающих. Передача к новому хозяину осуществляется цистами, которые выделяются с фекалиями. Патогенное воздействие на хозяина не установлено.

Примеры: *Karotomorpha*, *Proteromonas*.

Класс **OPALINEA** Wenyon, 1926 — **ОПАЛИНЫ**

До эпохи электронной микроскопии этот таксон, насчитывающий 4 рода и около 400 видов, относили к инфузориям. Однако отсутствие ядерного дуализма, альвеол и характерных для инфузорий признаков цилиатуры у *Opaline* послужили основанием для выведения их за пределы цилиат. Сходство с протеромонадами в строении кортекса указывает на близкое родство обеих групп.

Многоядерные, часто уплощенные и крупные (иногда до 3 мм) клетки опалин покрыты тысячами коротких, похожих на реснички жгутиков. Они организованы в продольные ряды (кинететы) и при биении создают метахрональные волны. Расположение ундулиподий и характер биения напоминают таковые инфузорий (рис. 64). Однако кинетиды расположены по спирали и обычно начинаются от сближенных рядов жгутиков (фалькса) на переднем полюсе клет-

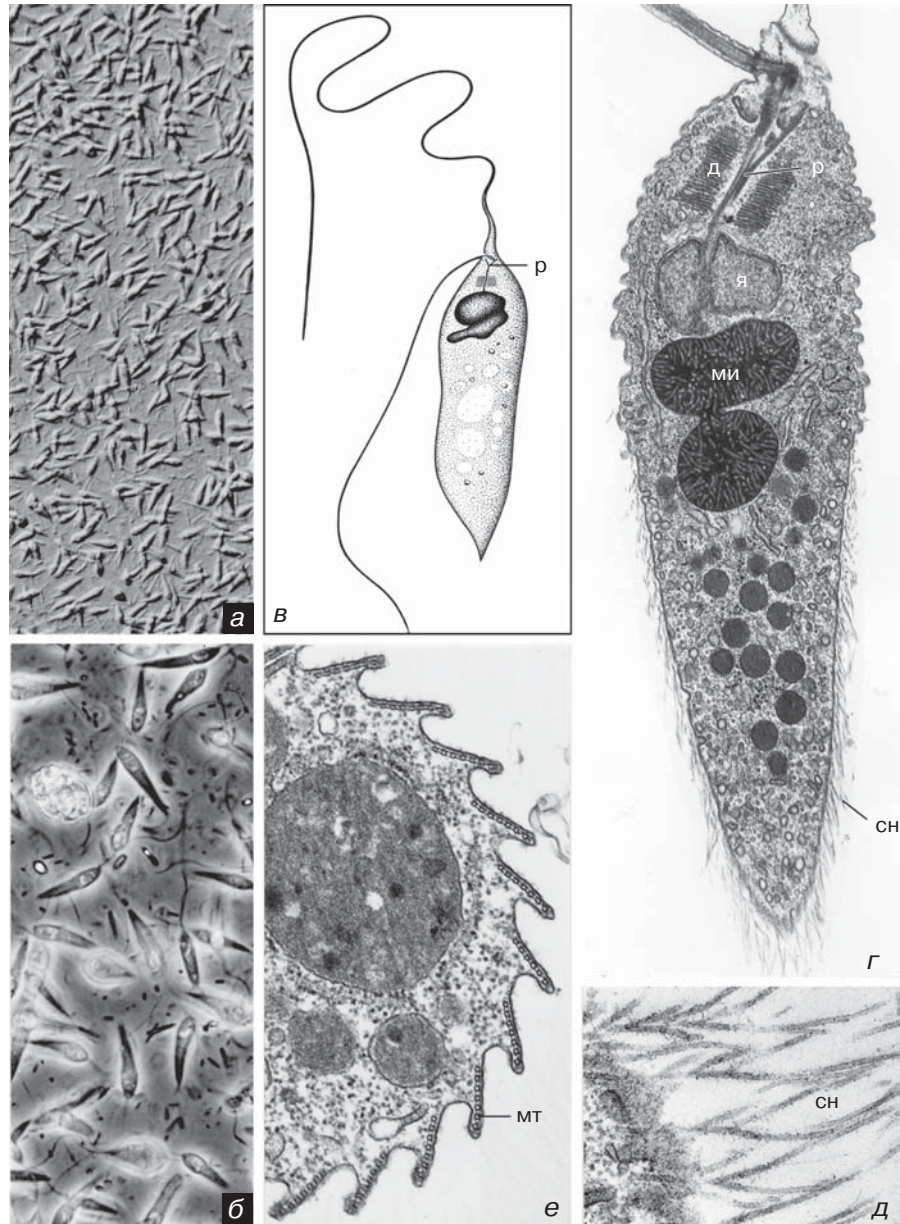


Рис. 63. Chromista, Heterokonta, Proteromonadea: *Proteromonas lacertae-viridis* (а-д): живые клетки (а, б), схематический рисунок (в) и ультратонкие срезы (г, д); е — поперечный срез *Karotomorpha bufonis* с субмембранными лентами микротрубочек (мт). д — диктиосома, ми — митохондрия, р — ризопласт, сн — соматонемы, я — ядро (в-е — любезно предоставлены Г. Бружеродем и Ж.П. Миньо, Клермон-Ферран). Увел.: а — 350х, б — 850х, в — 3 500х, г — 10 000х, д — 50 000х, е — 40 000х.

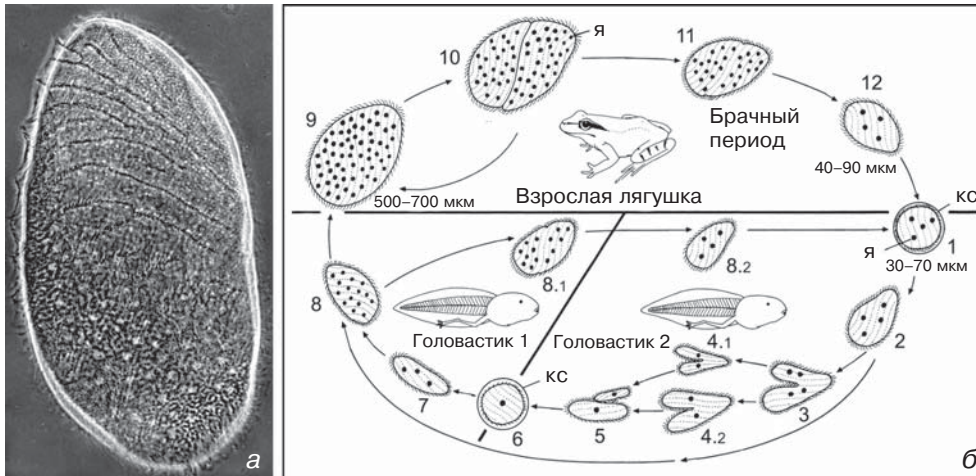


Рис. 64. Heterokonta, Opalineae: а — *Opalina ranarum* из прямой кишки лягушки; б — жизненный цикл *O. ranarum*: лягушка выделяет цисты (1); после заглатывания цисты головастиком из нее выходит молодой гамонт (2); формирование микро- и макрогамет (3, 4); слияние гетерогамет (5); инцистирование зиготы и выделение ее в среду вместе с фекалиями (6); после попадания цист в другого головастика клетки *Opalina* эксцистируются, превращаясь в мелких трофонтов, которые поселяются в клоаке и начинают расти (7, 8); мелкие трофонты способны делиться, инцистироваться и заражать других головастиков (8.1, 8.2); если же головастик уже претерпевает метаморфоз, то они не делятся, а развиваются в крупных многоядерных трофонтов (агамонтов) (9); последние размножаются бинарным делением (10), но с наступлением брачного сезона лягушек многоядерные трофонты претерпевают палинтомическое деление, в результате которого формируется множество мелких клеток с 2–12 ядрами (11, 12); мелкие клетки инцистируются (1), выходят во внешнюю среду с фекалиями и становятся инвазионными для головастиков. КС — клеточная стенка, я — ядро (по Мельхорну). Увел.: а — 300х.

ки. Между кинетами поверхность клетки образует гребни, которые укреплены множеством микротрубочек. Специальный цитофаринкс или иное приспособление для заглатывания частиц пищи отсутствует; питательные вещества поглощаются путем пиноцитоза по всей поверхности клетки. Плоскость бинарного деления проходит между кинетами и делит фалькс на две равные части. В целом цитокинез продольно-симметричен, хотя есть определенные геометрические усложнения. Этот тип цитокинеза существенно отличается от таково-

го у Ciliophora, где деление идет поперек кинет.

Другая характерная особенность Opalineae — их строгая приуроченность как эндобионтов к пойкилотермным позвоночным, преимущественно лягушкам, иногда также тритонам или рыбам, редко рептилиям. Они живут в заднем отделе кишечника, являясь непатогенными эндокомменсалами. Передача опалин от хозяина к хозяину осуществляется цистами.

Жизненный цикл опалин довольно сложен (рис. 64б). Крупные многоядер-

ные трофонты обнаруживаются у взрослых особей постоянно. В сезон спаривания лягушек численность опалин быстро нарастает за счет следующих одно за другим продольных или косых делений без периода роста. Образовавшиеся мелкие особи (так называемые малоядерные трофонты) имеют лишь несколько ядер и фрагменты кинет. Считается, что гормоны хозяина индуцируют это палинтомическое деление.

Малоядерные трофонты (с тремя–шестью ядрами) инцистируются, и цисты выводятся с фекалиями во внешнюю среду. Они сохраняют жизнеспособность в пресной воде до нескольких недель. Из заглоченных головастиками цист выходят подвижные клетки (мало-

ядерные трофонты). В кишечнике эти особи претерпевают несколько делений, включая мейоз, и в результате формируются узкие микрогаметы и более крупные макрогаметы. Образовавшаяся при слиянии гамет диплоидная зигота инцистируется и покидает пищеварительный тракт при дефекации. Затем, если она попадает в головастика, развивается новая генерация гамет, а если во взрослую лягушку, то происходит созревание крупных многоядерных трофонтов. Альтернативный путь реализации жизненного цикла в головастиках обеспечивает эффективное заражение новых хозяев.

Примеры: *Cepedia*, *Opalina*, *Protoopalina*, *Zelleriella*.

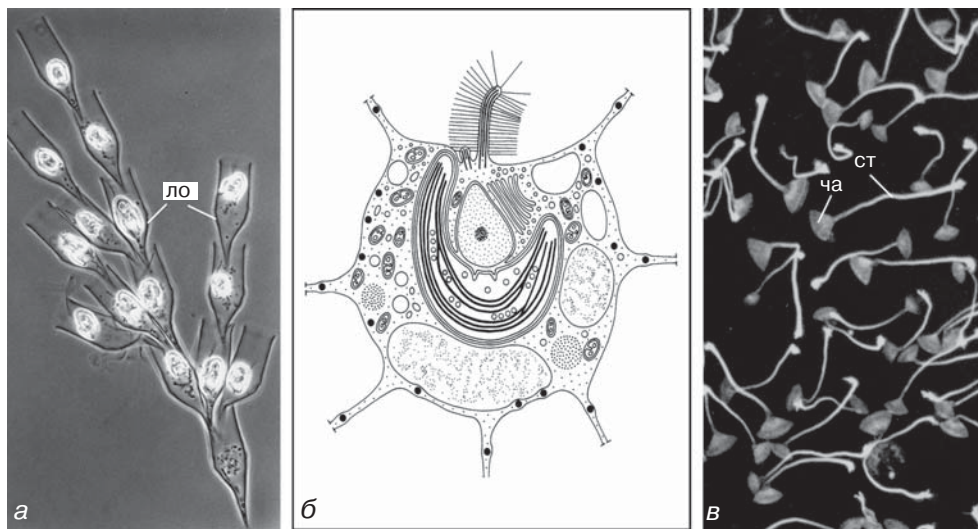


Рис. 65. Heterokonta, Chrysomonadea: а — колония *Dinobryon*, в которой каждая клетка имеет собственную лорику (ло); б — *Chrysamoeba radians* с типичной хризомонадной организацией и филоподиями; в — лорики *Poterioochromonas malhamensis* в форме чашечки (ча) со стебельком (ст) (а и в — любезно предоставлены В. Герцем, Гейдельберг; б — по Хибберду). Увел.: а — 450×, б — 6 000×, в — 750×.

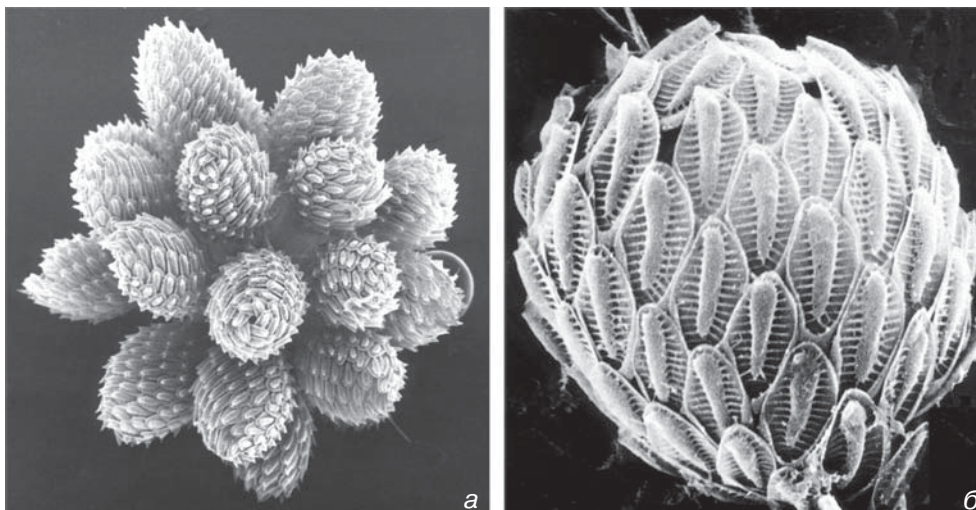


Рис. 66. Chrysomonadea: кремнеземные чешуйки *Synura petersenii*. а — колония; б — одиночная клетка (а — любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген; б — любезно предоставлен Б. Ледбитером, Бирмингем). Увел.: а — 500×, б — 3 000×.

Класс **CHRYSOMONADEA**¹ Engler, 1898 — **ХРИЗОМОНАДЫ, ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ**

Описано приблизительно 1000 видов фототрофных и гетеротрофных хризомонад. Они невелики и редко превышают 5–20 мкм (рис. 65). Встречаются преимущественно в пресных водах. Типичные хризомонады имеют два гетероконтных жгутика, выходящих на переднем полюсе клетки. Длинный жгутик направлен вперед и выполняет двигательную функцию; он снабжен двумя рядами жестких трехчленных мастигонем, и поэтому его часто называют плевронемным. Второй жгутик (если присутствует) гладкий и значительно короче; он направлен назад вдоль тела клетки и

несет базальное вздутие, обращенное в сторону небольшой ямки на поверхности клетки. В этом районе внутри хлоропласта располагаются красные липидные гранулы глазка.

Единственное ядро связано с кинетосомой переднего жгутика поперечно-исчерченным корешком (ризопластом). Рядом с ядром располагаются одна или две сократительные вакуоли, а также одна крупная или несколько мелких диктиосом, где идет синтез мастигонем². Клетки обычно голые, но в некоторых родах (*Synura*, *Mallomonas*, *Paraphysomonas*) на поверхности клеток обнаружены тонко скульптурированные кремниевые чешуйки (рис. 66). Они формируются внутри вакуолей на по-

¹ В отечественной литературе чаще используются варианты с корнем rhycos — Chrysophyceae и phyton — Chrysophyta. Сказанное относится ко всем группам окрашенных жгутиконосцев. — Прим. ред.

² Мастигонемы хризифитовых синтезируются в шероховатом ЭПР. — Прим. пер.

верхности хлоропластов. Представители *Dinobryon* и некоторых других родов живут в домиках. Из экстремом чаще других встречаются дискоболоцисты. Для некоторых родов (например, *Dinobryon*) характерен половой процесс в форме изогамии. Две одиночные клетки, не образуя гамет, сливаются друг с другом и формируют зиготу¹. Зигота покрывается кремнистой оболочкой, переживая неблагоприятные условия в виде так называемой эндогенной кремнистой цисты, или стоматоцисты. Такой же процесс инцистирования претерпевают и вегетативные клетки.

Фотосинтезирующие хризомонады обычно имеют один или два хлоропласта характерной золотисто-желтой или золотисто-бурой окраски (отсюда название золотистые водоросли). Она получается в результате наложения цветов дополнительного пигмента фукоксантина и хлорофиллов *a* и *c*. В строме хлоропласта находятся стопки тилакоидов (ламеллы) по три в каждой, а по периферии идет опоясывающая ламелла также из трех тилакоидов. Запасными питательными веществами служат хризоламинин и другие липиды, накапливающиеся в вакуолях. Хлоропласт охватывает ядро и лежит фактически в перинуклеарном пространстве. Таким образом, хлоропласты окружены дополнительной системой мембран: в области контакта с ядром внутренней ядерной мембраной, а на остальном протяжении — наружной ядерной мембраной. Эта морфологическая картина интерпретируется как результат симбиоза с прежде независимой эукариотной клеткой.

Типичные представители класса обладают монадной организацией. Часто такие клетки объединяются в колонии (рис. 67). Среди хризомонад также есть таксоны, являющиеся переходными формами к иным, эволюционно продвинутым планам строения эукариотной клетки. Наиболее интересна с филогенетической точки зрения тенденция к становлению амебоидной организации. На этом эволюционном пути у хризомонад происходит утрата хлоропластов, вторичный переход к фаготрофии, редукция жгутикового аппарата, приобретение постоянно присутствующих псевдоподий различной конструкции. Амебоидные представители *Chrysomonadea* — в основном одиночные формы, например *Chrysamoeba*, но есть и настоящие плазмодии — *Chrysarachnion*.

Основное экологическое значение хризомонад в том, что, составляя существенную долю наннопланктона, их фототрофные представители вносят большой вклад в первичную продукцию пресноводных и морских экосистем. Хризомонады зачастую дают обильные вспышки «цветения» (преимущественно в течение прохладного сезона); при этом накопление в воде продуктов их метаболизма — кетонов и альдегидов — наносит ущерб рыболовным хозяйствам. Отмирание большой массы хризифитовых водорослей после «цветения» часто приводит к эвтрофикации пресноводных водоемов.

Хризифитовые подразделяются на три систематические группы: *Chrysomonadida*, *Pedinellida* и *Silicoflagellida*.

¹ Такая копуляция называется не изогамной, а гологамной. — Прим. пер.

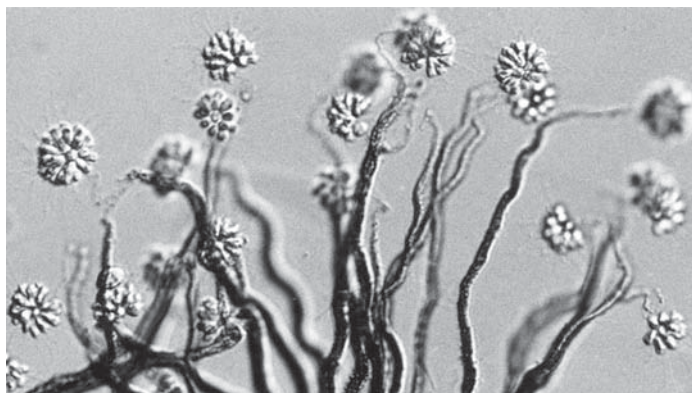


Рис. 67. Chrysomonadea: колония *Anthophysa* (из: Zollfel and Hausmann: *Microcosmos* 76 [1987] 353). Увел.: 230х.

Отряд **Chrysomonadida** Pascher, 1912

Отряд включает все свободноплавающие и прикрепленные монадные формы, а также представителей с амeboидной организацией.

Примеры: жгутиковые: *Anthophysa*, *Dinobryon*, *Ochromonas*, *Synura*; амeboидные: *Chrysamoeba*, *Chrysarachnion*, *Chrysostephanosphaera*.

Отряд **Pedinellida** Pascher, 1910 — Пединеллиды

Обычно прикрепленные формы на стебельках, с хлоропластами¹, имеют длинный жгутик, окруженный ригидными выростами в апикальной части клетки² в виде воротничка. У некоторых видов есть рудиментарный рулевой жгутик. Пединеллиды внешне напоминают

воротничковых жгутиконосцев, но сходство в данном случае — результат конвергентного развития³.

Примеры: *Oikomonas*, *Pedinella*, *Pteridomonas*.

Отряд **Silicoflagellida** Borgert, 1891 (Dictyochales) — Силикофлагеллаты

Этот отряд, включающий всего несколько современных видов, имеет огромное значение с геологической точки зрения, поскольку их силикатные скелеты участвовали в накоплении осадочных толщ древних морей. Самые ранние из известных ископаемых находок относятся к меловому периоду; расцвета силикофлагеллаты достигли в третичном периоде. Те немногие виды, что дожили до современности, несут один жгутик и множество тонких

¹ Ряд представителей (например, *Pteridomonas*) не имеет пластид. — *Прим. пер.*

² Эти выросты (аксоподии) у некоторых представителей отходят по всей поверхности клетки. — *Прим. пер.*

³ Сходство действительно чисто внешнее: выросты хоанофлагеллат представлены микровиллями, а у пединеллид — аксоподиями. Поэтому можно говорить о конвергенции с аксоподиями солнечных, а не с микровиллями хоанофлагеллат. — *Прим. пер.*

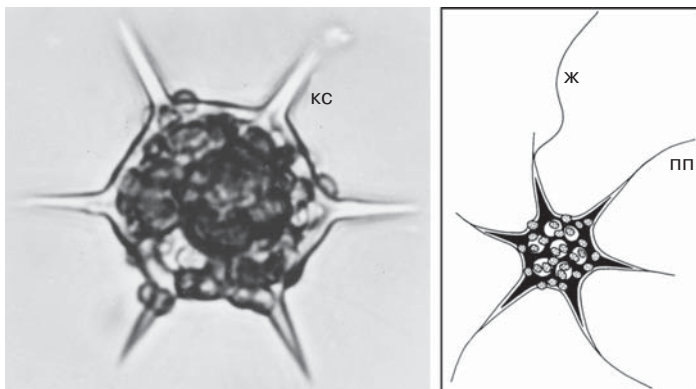


Рис. 68. Chrysomonadea, Silicoflagellida: *Distephanus speculum* с кремнеземным скелетом (КС) (а), жгутиком (ж) и псевдоподиальными выростами (пп) (б) (а — любезно предоставлен Г. Дребес, Лист/Зилт). Увел.: а — 400х.

псевдоподий (рис. 68). Внутриклеточные и внеклеточные скелетные элементы имеют форму звезды. Обосновывая их родство с хризмонадами, указывают на способность утилизировать силикаты и на сходство строения хлоропластов. Последний довод, учитывая эндобионтную природу пластид, остается сомнительным.

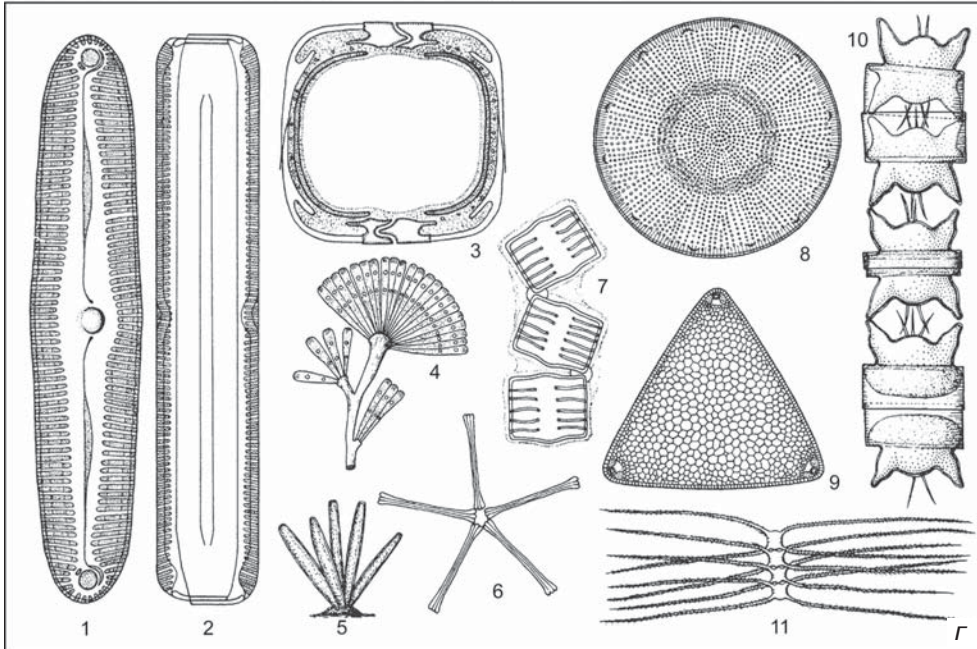
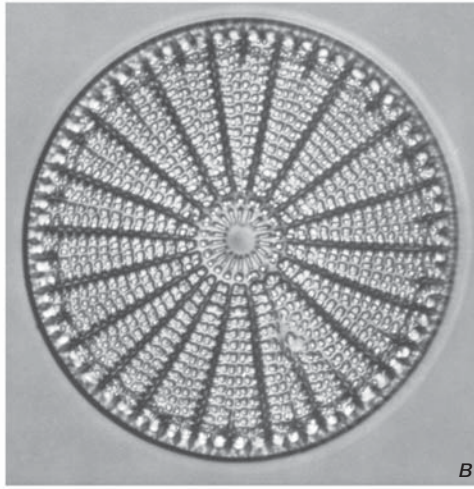
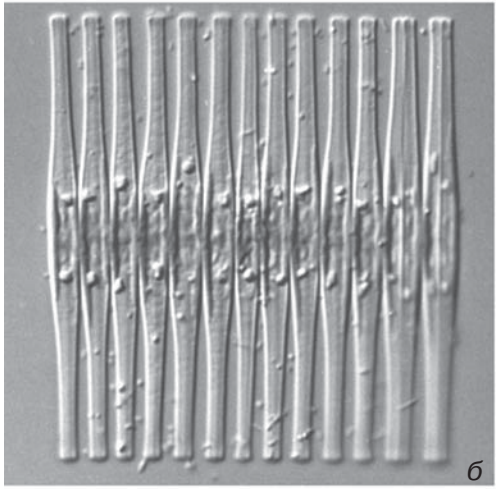
Примеры: *Dictyocha*, *Distephanus*.

Класс **BACILLARIOPHYCEAE** Naechel, 1878 (Diatomeae) — **ДИАТОМОВЫЕ**

Эти одноклеточные протисты с силикатным панцирем распространены повсеместно и насчитывают более 100 000 видов (рис. 69). Виды с половым размножением имеют диплофазный жизненный цикл с гаметической редукцией числа хромосом. Филогенетическая бли-

зость диатомовых к другим гетероконтам обнаруживается при рассмотрении одножгутиковых гамет, имеющих в жизненном цикле некоторых центральных диатомей. Жгутик несет столь характерные для гетероконтов два ряда трехчленных мастигонем (рис. 70). Большинство диатомовых — фототрофы золотисто-коричневого цвета, что обусловлено наличием дополнительного пигмента фукоксантина. Единичным видам присуще гетеротрофное питание; они обычно обитают на разлагающейся органике. Диатомовые процветают как в пресных, так и в морских местообитаниях, а также встречаются на влажной почве и даже на деревьях. Особенно обильны в прибрежных зонах в прохладное время года, где доминируют в фитопланктоне (особенно в океанах в зонах апвеллинга), по меньшей мере, до тех пор, пока доступны кремний и био-

Рис. 69. Heterokonta, Bacillariophyceae: а — цепочка клеток *Tabellaria*, б — колония *Fragilaria*, в — *Arachnoidiscus*, г — многообразие форм: 1–7 — пеннатные диатомеи; 8–10 — центрические диатомеи; 1–3 — *Pinnularia viridis*, 4 — *Licmophora flabellata*, 5 — *Synedra gracilis*, 6 — *Asterionella formosa*, 7 — *Tabellaria flocculosa*, 8 — *Coscinodiscus pantocseki*, 9 — *Triceratium distinctum*, 10 — *Odontella* (= *Biddulphia aurita*), 11 — *Chaetoceros castracanei* (г — по Ситу с соавторами). Увел.: а — 200х, б — 600х, в — 800х, г: 1–2 — 500х, 3 — 1 000х, 4–6 — 165х, 7 — 335х, 8–9 — 165х, 10 — 335х, 11 — 210х.



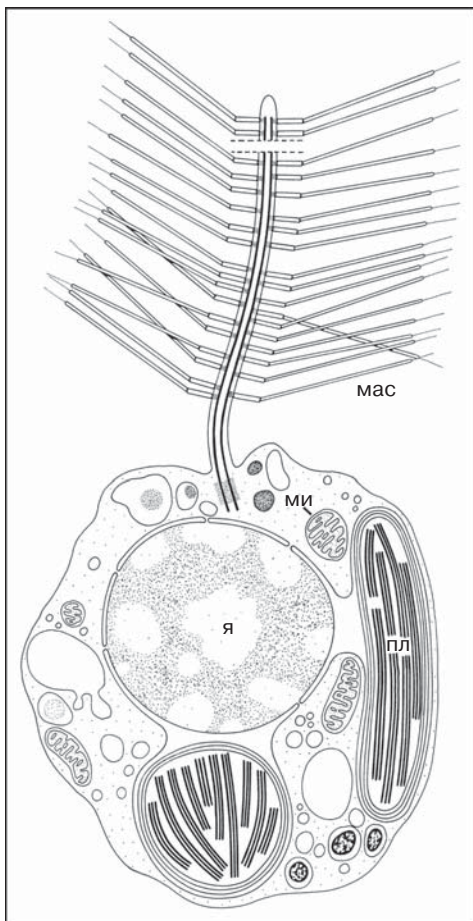


Рис. 70. Bacillariophyceae: схема строения мужской гаметы центрической диатомеи *Lithodesmium undullatum* с типичным для гетероконтов жгутиком. мас — трехчленные мастигонемы, ми — митохондрия, пл — пластида, я — ядро (по Мантон и фон Штох). Увел.: 7 000х.

генные элементы (азот и фосфор. — *Прим. ред.*). При дефиците азота многие виды диатомовых формируют покоящиеся стадии (споры), которые способны переживать неблагоприятные условия на дне.

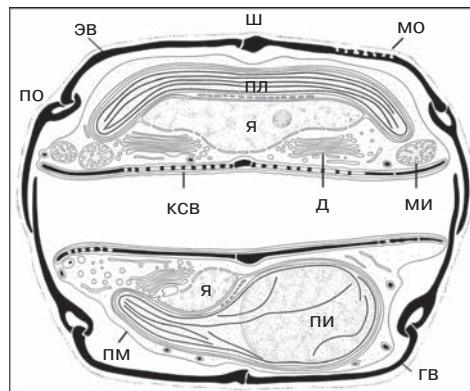


Рис. 71. Bacillariophyceae: схема делящейся клетки пеннатной диатомеи *Amphipleura pellucida*, на которой отмечены элементы развивающегося панциря. гв — гиповальва, д — диктисома, ксв — везикулы, в которых накапливается кремнезем, ми — митохондрия, мо — остатки мембраны, окружающей панцирь, пи — пиреноид, пл — пластида, по — поясок, ш — шов, эв — эпивальва, я — ядро (по Штормеру с соавторами). Увел.: 10 000х.

Диатомовые обладают внеклеточной раковинной, или панцирем, построенным из опала (обводненный силикат. — *Прим. ред.*). Этот панцирь имеет весьма характерную форму. Он включает два структурных элемента: эпитеку (которая служит крышечкой) и соответствующую ей гипотеку (которая похожа на коробочку). Каждая тека состоит из створки, или вальвы (соответственно, эпивальвы или гиповальвы) и пояса, или плевро (эпиплевро и гипоплевро, соответственно), которые прикрепляются крючками к краю створки (рис. 71). В простейшем случае имеется четыре компонента: эпивальва, эпиплевро (или эписингулум), гипоплевро (или гипосингулум) и гиповальва. Строение панциря часто усложняется за счет развития вста-

вочных ободков (копул) между эпи- и гипоплеврой. При митозе обе дочерние клетки формируют новые гиповальвы и новые пояски. Таким образом, гиповальва родительской клетки становится эпивальвой одной из дочерних клеток. Следовательно, обе створки вегетативной клетки диатомовых имеют разный возраст. Часто, но не всегда этот своеобразный способ деления сопровождается уменьшением диаметра створки, поскольку гипотека с неэластичным пояском обычно меньше эпивальвы. В таких случаях уменьшение размеров в каждом последующем поколении рано или поздно компенсируется за счет формирования так называемых ауксоспор (оплодотворенных макрогамет) без панциря, при котором зигота вырастает до исходных, максимальных для вида размеров. Панцири большинства диатомовых имеют скульптурный орнамент с видоспецифичным расположением пор, утолщений и бороздочек, а также бугорков и шипов на наружной поверхности створок. Поры, по-видимому, способствуют переносу питательных веществ, газов и метаболитов, а шипы на панцирях увеличивают способность клетки к парению в толще воды.

Помимо аморфного силиката (обводненного SiO_2), в состав панциря входят белки, липиды и полисахариды. Формирование двух новых фрустул после митоза идет при участии белков, которые принадлежат к недавно открытым семействам (фрустулинов, плевралинов и силаффинов). После цитокинеза, но пока еще внутри фрустулы роди-

тельской клетки в уплощенных пузырьках под плазмалеммой формируются новые компоненты двух гиповальв. Эти накапливающие силикат везикулы являются производными диктиосом. Внешняя мембрана везикул (т.е. наружная силикалемма) и клеточная мембрана в области отложения силиката подвергаются изменениям и даже дегенерации, а новая клеточная мембрана в этом месте образуется из внутренней силикалеммы. Остатки наружной силикалеммы, участки периферической цитоплазмы и прежняя клеточная мембрана еще долгое время видны на поверхности дочерней клетки как ее временная оболочка. После разделения дочерних протопластов¹ в каждой фрустуле сходным образом формируется новый поясок.

Вспышки цветения диатомовых иногда приводят к появлению в воде токсичных соединений. Определенные виды *Pseudo-nitzschia* (*P. multiseries*, *P. australis*, *P. pseudodelicatissima*, *P. pungens* и *P. seriata*) выделяют домоевую кислоту — сильный морской биотоксин, который является действующим началом при вызывающих потерю памяти отравлениях моллюсками. Накопление этого яда по пищевым цепям приводило к тяжелым отравлениям человека и животных. В течение последних двух десятилетий наблюдалось несколько вспышек заболевания на побережьях Северной Америки и Австралии. Другие диатомеи, такие как *Thalassiosira* и *Chaetoceros convolutes*, могут серьезно вредить рыбе и моллюскам, забивая их жабры.

¹ Протопласт — устаревший термин, означающий внутреннее содержимое клетки без оболочки. Обычно соответствует голый, т.е. покрытой только плазмалеммой, клетке. — *Прим. пер.*

Некоторые лишённые фрустулы диатомовые обитают как облигатные эндосимбионты в морских протистах (например, в крупных фораминиферах) и в тканях многоклеточных животных. Их и динофлагеллат рода *Symbiodinium* называют зооксантеллами. Зооксантеллы играют важную роль в карбонатной биоминерализации при строительстве известковых раковин.

Диатомовых традиционно подразделяют на два порядка: Centrales и Pennales. Однако известно, что Centrales, скорее всего, не является монофилетическим таксоном, поэтому в дальнейшем будем использовать только неформальные названия: центрические диатомовые и пеннатные диатомовые.

Центрические диатомовые

Створки центрических диатомовых имеют радиальную симметрию. Большинство — не обладающие подвижностью одиночные или колониальные планктонные формы. Половой процесс в форме оогамии. Сперматозоид несёт единственный жгутик аббератного строения: отсутствуют центральная пара микротрубочек и переходная спираль, кинетосома состоит из девяти дуплетов вместо триплетов (рис. 70).

Примеры: *Biddulphia*, *Coscinodiscus*, *Odontella*, *Rhizosolenia*.

Пеннатные диатомовые

Пеннатные диатомовые имеют вытянутый в плоскости шва билатерально симметричный панцирь¹. Преимуще-

ственно бентосные формы, но некоторые колониальные виды обитают и в толще воды. Жгутиковые стадии неизвестны. Половой процесс изогамный, гаметы амебоидные, всегда с пластидами. Эпивальва и гиповальва часто несут продольную щель («шов»), которая играет определенную роль в локомоции — быстром скольжении по субстрату. Биомеханическая основа этой формы подвижности еще неизвестна; ключевую роль, по-видимому, играет выделение через шов полисахаридов.

Примеры: *Bacillaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Pleurosigma*, *Pseudo-nitzschia*.

Класс **HETEROMONADEA** Leedale, 1983 (Xanthophyceae) —
**ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ,
КСАНТОФИТЫ**

Жгутиковые клетки ксантофитовых очень похожи на хризомонад по ультраструктурным признакам и гетероконтному расположению жгутиков. Похожий на пенек укороченный рулевой жгутик совершенно гладкий и оканчивается терминальной нитью, акронемой. Как и у хризомонад, этот жгутик имеет базальное утолщение напротив расположенного в хлоропласте глазка. Существенное отличие от хризомонад — полное отсутствие фукоксантина, что в сочетании с наличием β-каротина и ксантофиллов дает более желто-зеленую окраску клеток. Кроме этого, они отличаются и по строению эндогенных цист. Желто-зеленые водоросли с нитчатыми талломами (*Tribonema*, *Vaucheria*) хорошо извест-

¹ Авторы пособия не различают билатеральную симметрию и двулучевую симметрию. В данном случае следует говорить о двулучевой симметрии. Билатеральная симметрия присуща очень немногим протистам. Таковы, например, дипломонады и некоторые из высших феоцарий. — *Прим. ред.*

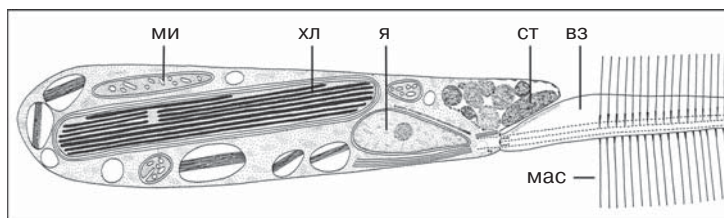


Рис. 72. Heterokonta, Eustigmatophyceae: схема строения зооспоры эустигматофита на продольном срезе. вз — вздутие в основании жгутика, мас — мастигонемы, ми — митохондрия, хл — хлоропласт, ст — стигма, я — ядро (по Нибберду). Увел.: 4 400х.

ны; имеется также несколько жгутиковых видов. В настоящее время наиболее интенсивно изучаются амебоидные формы. Ксантофитовые имеют невысокую численность и ограниченное распространение; их экологическое значение, по-видимому, невелико.

Примеры: жгутиконосцы: *Chloromonas*; амебоидные: *Chlamydomyxa*, *Rhizochloris*, *Reticulosphaera*.

Класс EUSTIGMATOPHYCEAE
Hibberd & Leedale, 1971 —
ЭУСТИГМАТОФИТОВЫЕ

Эустигматофитовые представляют собой небольшой таксон, включающий 6 родов и около 15 видов. Все являются фототрофными коккоидными формами. Некоторые виды образуют зооспоры (10–15 мкм длиной) с одним или (редко. — *Прим. пер.*) двумя неравными жгутиками (рис. 72). Уникальная особенность жгутикового аппарата заключается в том, что вдоль основания переднего жгутика идет Т-образное вздутие, которое формирует тесный контакт с передним концом зооспоры

(рис. 72), где расположен очень крупный лежащий вне хлоропласта глазок (стигма)¹. Единственный пластидный компартмент окружен тремя мембранами и содержит продольные ламеллы из трех неплотно прилегающих друг к другу тилакоидов. Наличие трехчленных мастигонем и спирали в переходной зоне жгутика указывает на близкое родство с типичными гетероконтами.

Примеры: *Eustigmatos*, *Chlorobotrys*, *Monodopsis*.

Класс LABYRINTHULEA Cienkowski,
1867 (Labyrinthulomycota) —
ЛАБИРИНТУЛЫ

Этот таксон содержит лишь один отряд Labyrinthulida с двумя семействами Labyrinthulidae и Thraustochytriidae, в которых насчитывается около 40 видов. Эти организмы встречаются преимущественно в морских прибрежных и эстуарных местообитаниях, реже в пресных водах или в засоленных почвах. Их можно обнаружить на водорослях и остатках сосудистых растений или в органическом детрите. Считает-

¹ В отличие от хризомонад, жгутиковое вздутие фоторецепторного аппарата находится на двигательном, а не на рулевом жгутике. — *Прим. пер.*

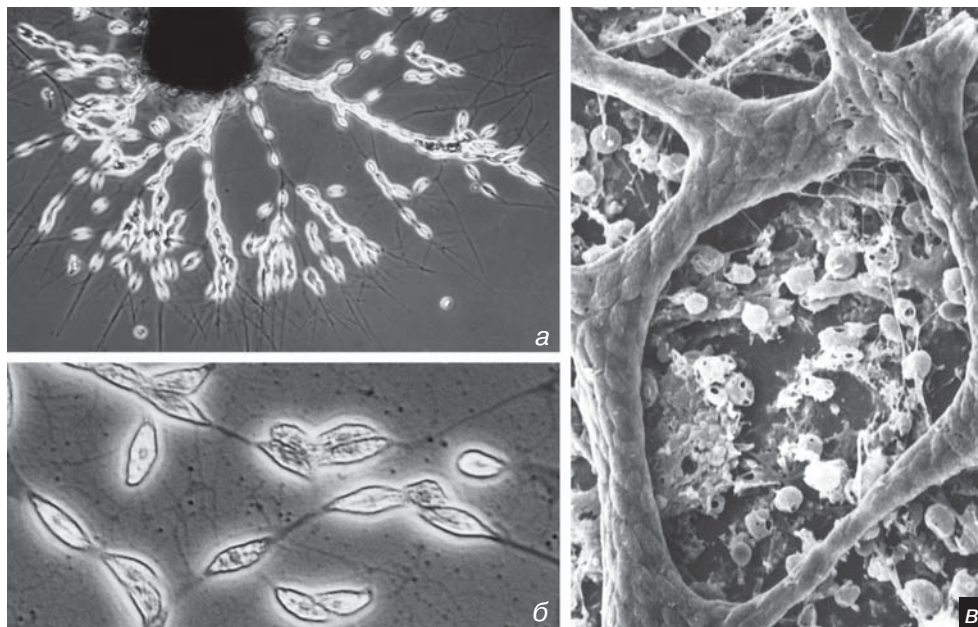


Рис. 73. Heterokonta, Labyrinthulea: а — плазмодиальная сеть *Labyrinthula coenocystis*; б — веретеновидные ядросодержащие тела, мигрирующие внутри округлых в сечении нитей филоподиальной сети; в — плотно упакованные ядросодержащие тела внутри цилиндрических филоподий — сканирующая электронная микроскопия (а и б — из: Stey: Zellforsch. Mikrosk. Anat. 102 [1969] 387). Увел.: а — 190×, б — 800×, в — 330×.

ся, что два вида: *Labyrinthula zosterae* и *L. macrocystis* — вызывают карликовость нескольких видов морских трав из семейства zostеровых. Эти и некоторые другие представители рода *Labyrinthula* способны пронизывать клеточную стенку у наземных растений, грибов, диатомовых и других организмов.

На стадии трофонта лабиринтулы представляют собой блуждающие плазмодии (рис. 73). Веретеновидные ядросодержащие тела («клетки») постоянной формы или меняющие свои очертания каким-то образом скользят внутри составляющих сеть тяжей, которые напоминают псевдоподии. Совокупность тяжей называется эктоплазматической

сетью. Покровом эктоплазматической сети служит плазмалемма. Каждая веретеновидная «клетка» одета уплощенной цистерной, которая на электронограммах читается как оболочка из двух параллельных мембран с небольшим просветом между ними. В просвете располагаются чешуйки. Цистерна, охватывающая «клетку», не сплошная: в одной или нескольких точках внешняя и внутренняя ее мембраны соединяются, формируя пору. Через эту пору цитоплазма «клетки» сообщается с цитоплазмой сети (рис. 74). На ультраструктурном уровне пора весьма сложно организована. Она получила название ботросома, или сагеногенетосома, сагеноген. Бот-

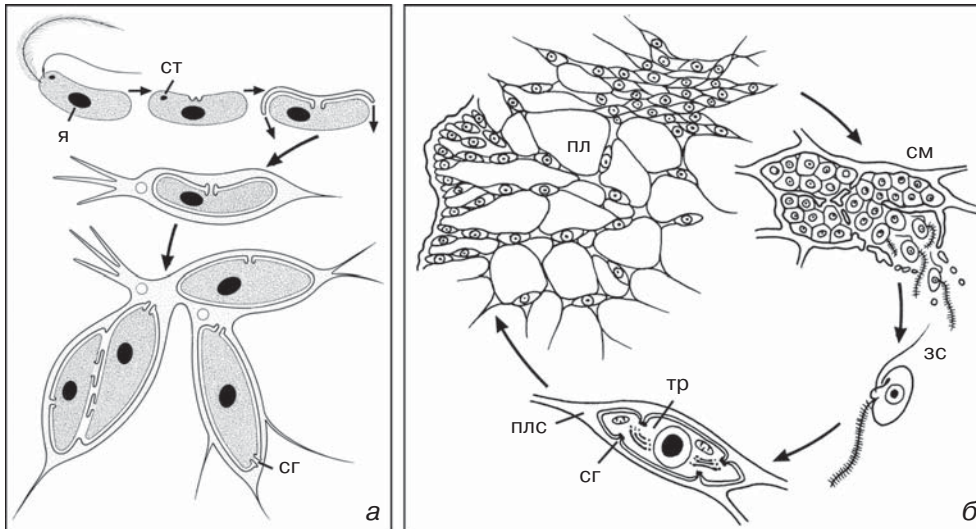


Рис. 74. *Labyrinthulea*: а — модель развития эктоплазматической сети у лабиринтулид. ст — глазок, я — ядро, сг — сагеногенетосома (= ботросома). б — жизненный цикл *Labyrinthula*: плазмодии (пл), содержащие веретеновидные «клетки»-трофонты, формируют спорогенные массы (см), в которых клетки претерпевают мейоз; выходящие зооспоры (зс), по-видимому, развиваются в новые клетки-трофонты (тр), плс — плазмодиальная сеть (по Портеру).

росомы и та оболочка из двух мембран, которую они принизывают, в совокупности представляют собой апоморфный признак лабиринтул. Следует вновь подчеркнуть, что «клетки» не являются истинными клетками. Каждый ядродержащий участок цитоплазмы лишь частично отграничен от обобщенной сети цитоплазматических тяжей. Саму же сеть вполне допустимо рассматривать как своеобразную псевдоподиальную конструкцию.

Механизм движения неизвестен. Ультраструктурные исследования позволяют предположить, что задействованы расположенные в тяжах сети актиновые микрофиламенты.

Размножение идет за счет бинарного деления «клеток» внутри сети или путем плазмотомии плазмодия. Не до

конца понятный жизненный цикл несомненно включает половой процесс; у наиболее изученных видов отмечены многоклеточные цисты, спорангии (сорусы), а также и двужгутиковые зооспоры (рис. 74). Для понимания родственных связей лабиринтул особенно важны признаки строения зооспор. Последние представлены гетероконтными клетками с трехчленными мастигонемами на переднем жгутике. Эти морфологические черты зооспоры выдают принадлежность лабиринтул к Heterokonta. Имеющееся у зооспор пигментное пятно, подстилающее рулевой жгутик, — тоже признак, характерный для способных к фотосинтезу жгутиконосцев из состава гетероконтов.

Примеры: *Labyrinthula*, *Labyrinthuloides*, *Thraustochytrium*.

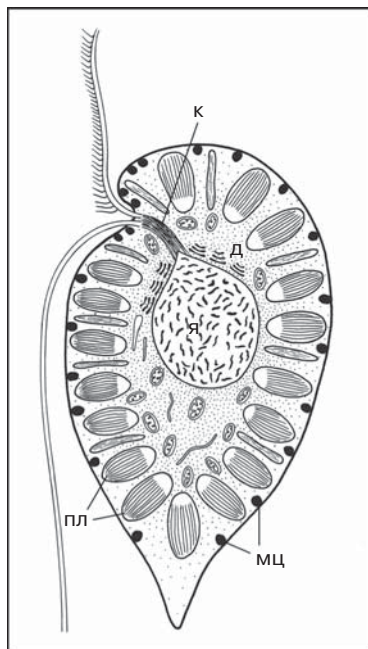


Рис. 75. Heterokonta, Raphidomonadea: схема строения клетки *Chattonella* sp. с характерными кольцевыми диктиосомами (д) у поверхности ядра (я). к — корешок, мц — мукоцисты, пл — пластиды (по Хейвуду). Увел.: 3 700х.

Класс **RAPHIDOMONADEA**
(Chloromonadea) Heywood &
Leedale, 1983 — **РАФИДОМОНАДЫ**

Рафидомонады (около 20 видов) — исключительно монадные, обычно дорсовентрально уплощенные организмы (рис. 75). Их клетки, лишенные чешуек и клеточной стенки, достигают нетипично большого для фитофлагеллат размера, до 90 мкм. Форма клетки относительно постоянна благодаря наличию упругой пелликулы. Мукоцисты и несколько вариантов веретеновидных трихоцист с невыясненной функцией

располагаются в поверхностной зоне цитоплазмы. Гетероконтные жгутики выходят из вентрального углубления на переднем полюсе клетки; их кинетосомы связаны корешковыми структурами с поверхностью ядра. Длинный направленный назад и преимущественно пассивный гладкий жгутик не имеет базального вздутия. Более короткий и очень быстро вращающийся передний жгутик несет трубчатые мастигонемы, которые синтезируются в цистернах эндоплазматического ретикулума или диктиосомах. Стигма отсутствует. К передней поверхности крупного ядра прилегает слой диктиосом, что является характерной чертой рафидофитовых. Ряд крупных везикул, производных аппарата Гольджи, постоянно трансформируется в сократительные вакуоли, по крайней мере, у пресноводного рода *Vacuolaria*.

Рафидомонады — фототрофы, но возможно имеют филогенетические связи с гетеротрофными тауматомонадами (из Cercozoa). Многочисленные пластиды ярко-зеленого цвета с хлорофиллами *a* и *c*, а также с дополнительными пигментами из группы каротиноидов — ксантофиллами и фукоксантинами. Хлоропласты содержат стопки из трех тилакоидов и опоясывающую ламеллу. Питательные вещества представлены липидами и запасаются в виде капель.

Массовое развитие *Heterosigma akaishiwo*, *Chattonella antiqua*, *Ch. marina*, *Fibrocapsa japonica* в рыбоводных хозяйствах и естественных биотопах может приводить к гибели рыбы в результате воздействия выделяемых водорослями полиэфирных токсинов, совокупно называемых бревитоксин.

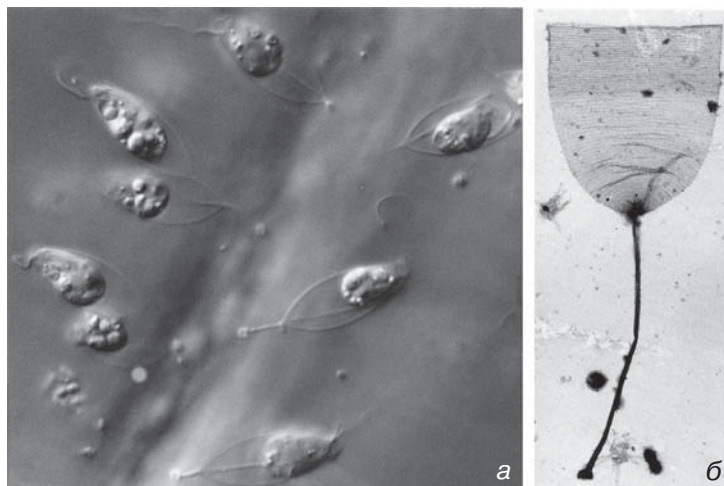


Рис. 76. Heterokonta, Bicosoecidea: живые особи (а) и препарат отдельного домика (б) *Bicosoeca* (= *Bicoeca*). (а — любезно предоставлен Х. Шнайдер, Ландау). Увел.: а — 800х, б — 2 400х.

Примеры: *Chattonella*, *Heterosigma*, *Gonyostomum*, *Fibrocapsa*, *Vacuolaria*.

Класс **BICOSOECIDEA** Grassé & Deflandre, 1952 — **БИКОЗОЕЦИДЫ**

Около 40 видов этого таксона представлены одиночными клетками или колониями и характеризуются наличием бокаловидной раковинки, или лорики, построенной из хитина¹ (в противоположность силикатным домикам хоанофлагеллат и хризомонад). Все бикозоециды — одноядерные гетероконтные жгутиконосцы. Гладкий жгутик идет назад в ложбинке тела и служит для прикрепления клетки к основанию домика. Этот жгутик спосо-

бен сокращаться и втягивать клетку внутрь лорики. Второй, более длинный жгутик направлен вперед. Он несет один или два ряда трубчатых мастигонем и служит для собирания частиц пищи, в первую очередь бактерий (рис. 76, 273e). Размер клеток около 5 мкм. Они ведут свободно-подвижный или сидячий образ жизни, в последнем случае прикрепляясь лорикой к субстрату. Бикозоециды входят в состав гетеротрофного нанопланктона морских и пресных вод² и, очевидно, представляют собой одну из ключевых в трофическом отношении групп микроскопических организмов.

Примеры: *Bicosoeca* (= *Bicoeca*), *Cafeteria*, *Pseudobodo*.

¹ По последним данным, эта группа включает около 60 видов, отнесенных к 12 родам. Многие не имеют раковинки. — *Прим. пер.*

² Известны и почвенные бикозоециды. — *Прим. пер.*

Класс **HYPHOCHYTRIOMYCETES**
Patterson, 1982 —
ГИФОХИТРИДИЕВЫЕ

Гифохитридиевые — небольшой и не слишком известный таксон, включающий на сегодняшний день примерно 25 видов. Название группы — производное от имени одного из пяти ее родов. Это сапрофиты, некрофаги или паразиты, которые обильно развиваются в морских, пресноводных и наземных биотопах на самых различных органических субстратах: ракообразных, водорослях, оомицетах, разлагающихся растительных остатках, мелких яйцах беспозвоночных, пыльце и т.д. Гифохитридиевые, по-видимому, не способны контролировать численность популяции хозяина и не являются серьезными вредителями. Таким образом, их экологическое значение невелико.

Жизненный цикл включает подвижные зооспоры и неподвижные многоядерные талломы. Зооспоры длиной 4–6 мкм (рис. 77а) несут единственный жгутик, занимающий апикальное положение; второй жгутик редуцирован до кинетосомы. Как и в других классах Heterokonta, жгутик несет мастигонемы. Отличительная черта устройства клетки гифохитридиевых — это неравномерное распределение рибосом. Все рибосомы сосредоточены исключительно вокруг ядра, и эта зона отграничена от остальной цитоплазмы цистернами ЭПР.

После оседания в подходящем месте в тканях хозяина или на мертвой органике, зооспора инцистируется и затем трансформируется в проросток.

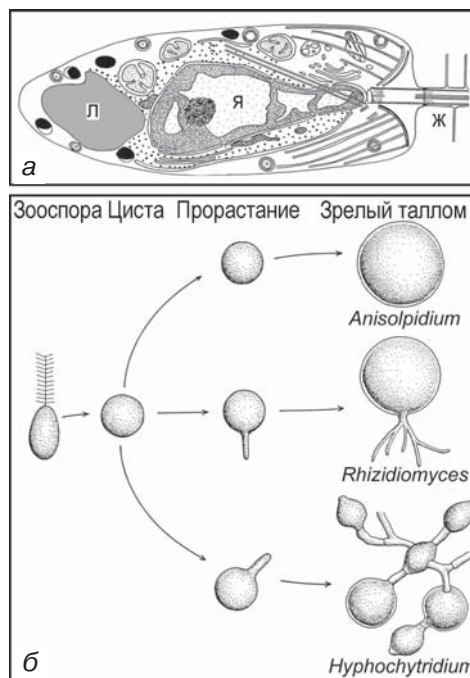


Рис. 77. Heterokonta, Hyphochytriomycetes: схема строения зооспоры *Hyphochytrium* (а) и схема стадий жизненного цикла с тремя различными типами таллома (б). ж — жгутик, л — липидные капли, я — ядро. Точки вокруг ядра в цитоплазме обозначают рибосомы (а — по Уэллсу, б — по Фулеру). Увел.: а — 5 000х.

Он окружен клеточной стенкой из целлюлозы и хитина, по крайней мере, у наиболее изученного *Rhizidiomyces*. Как показано на рисунке 77б, эти проростки формируют специфичные для семейства трубки, а позднее систему ризоидов. Ризоиды часто несут продолговатые вздутия, в частности, у рода *Hyphochytrium*. Ризоиды прорастают сквозь стенку клетки хозяина и поглощают ее содержимое. В экспериментах по культивированию выделение следующей

генерации зооспор начинается через 18–48 часов. Зооспорогенез идет посредством отделения многоядерных фрагментов зрелого таллома, которые выходят из общей материнской оболочки. Половой процесс и формирование цист покоя также имеют место.

Примеры: *Anisulpidium*, *Hyphochytrium*, *Rhizidiomyces*.

Класс **ООМЫЦЕТЫ** Dick, 1976 — **ООМИЦЕТЫ, ВОДНЫЕ ПЛЕСЕНИ**

Оомицеты насчитывают в своем составе около 800 видов и 65 родов и

представляют собой одну из основных групп гетеротрофных гетероконтов. Они распространены всеветно и встречаются практически во всех водных и наземных экосистемах. Если упомянутые выше гифохитридиевые безвредны, то продвижение оомицетов зачастую опустошительно. В частности, к оомицетам относятся: *Phytophthora infestans* — возбудитель фитофтороза картофеля, вызвавший Великий голод в Ирландии, также называемый Ирландский картофельный голод (The Great Irish Potato Famine), в

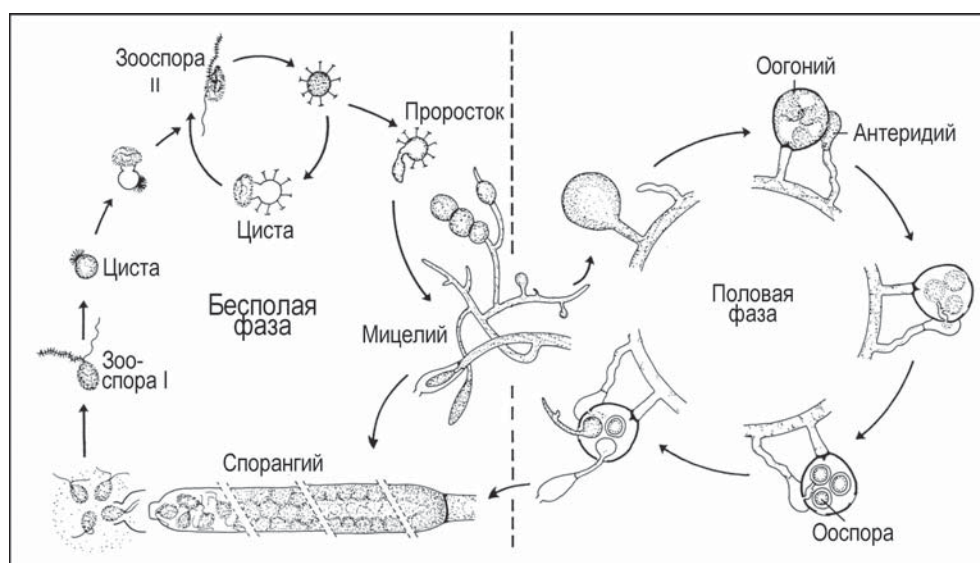


Рис. 78. Heterokonta, Oomycetes: бесполое и половое стадии в жизненном цикле *Saprolegnia*; заметим, что другие роды Oomycetes существенно отличаются по особенностям жизненного цикла. При бесполом размножении деление цитоплазмы внутри спорангия приводит к образованию зооспор. Первичные зооспоры (I) с апикально расположенными жгутиками превращаются в цисты, которые затем дают инфекционные вторичные зооспоры (II) с боковыми жгутиками. Они могут снова инцистироваться или формировать герминативную трубку (проросток), которая развивается в гифы (мицелий). При половом размножении на гифах образуются многоядерные антеридии и оогонии; они развиваются в контакте друг с другом, и в них синхронно идет мейоз. После оплодотворения формируются толстостенные устойчивые ооспоры, которые затем прорастают в мицелий (по Фулеру).

1840-е годы¹; *Pythium* spp., основной патоген рассады многих культурных растений; *Plasmopara viticola* — паразит винограда; *Saprolegnia* spp. и *Achlya* spp., которые поражают лососевых рыб в садковых хозяйствах. Помимо большой группы облигатных и в высшей степени патогенных паразитов, в том числе перечисленных выше, среди оомицетов есть и сапрофиты (см. рис. 238).

Жизненный цикл (описанный здесь для *Saprolegnia*) включает бесполое стадии: подвижные зооспоры и неподвижные несептированные гифы с верхушечным ростом, на которых формируются зооспорангии; а также половые стадии с образованием гаметангиев: женских оогониев и мужских антеридиев (рис. 78). Как зооспорангий, так и гаметангий отделяется от ценоцитической гифы поперечной стенкой (септой). Мейоз идет при формировании гамет; все другие стадии жизненного цикла диплоидны. Первичные зооспоры — клетки яйцевидной формы с двумя апикальными жгутиками — высвобождаются группами из зооспорангиев и быстро инцистируются. После эксцистирования они претерпевают серию цик-

лов репродукции, которые включают стадию бобовидных вторичных зооспор с теперь уже вентрально выходящими жгутиками и стадию шиповатых цист². В ходе созревания цисты формируется зародышевая трубка, которая затем прорастает сквозь покровы хозяина или в разлагающуюся органику и развивается в так называемый спорангиофор — мицелий с ветвящимися несептированными гифами и апикальными зооспорангиями. После выхода зооспор в пустой зооспорангий вырастает несущая его гифа, которая формирует внутри новый зооспорангий, но уже меньшего размера. С наступлением половой репродуктивной фазы в оогониях (отсюда и название класса) развиваются гаплоидные ооциты. Они оплодотворяются через оплодотворительные трубки, прорастающие из антеридия в оогоний. Высвободившиеся из него толстостенные зиготы (ооспоры) устойчивы к высыханию и перепадам температуры и представляют собой стадию покоя. Они распространяются животными-переносчиками (птицами, насекомыми и др.) или ветром. При благоприятных условиях ооспора прорастает, формируя новую заро-

¹ Фитофтороз опустошал картофельные поля Европы в 1840-е годы. Самыми разрушительными последствиями были для Ирландии, где картофель был главной сельскохозяйственной культурой и всецело доминировал в рационе жителей. Последовавший голод привел к высокой смертности населения и спровоцировал массовую эмиграцию ирландцев в США. Численность населения сократилась на четверть в период с 1845 по 1852 г. — *Прим. ред.*

² Вторичная зооспора (бобовидная форма, латеральные жгутики) оседает на субстрат и превращается в форму, называемую «шиповатая циста». Если субстрат неподходящ, она трансформируется обратно во вторичную зооспору, которая переплывает на новый субстрат. Этот обратимое преобразование может осуществляться несколько раз. Когда подходящий субстрат найден, шипы «цисты» замыкаются на нем, а сама «циста» дает начало таллону. Эта цепь событий не ведет к увеличению количества репродуктивных единиц и потому здесь нельзя говорить о размножении. Вторичная зооспора обеспечивает расселение сапролегнии в водной среде, а ооспора (см. ниже) — в воздушной среде. — *Прим. ред.*

дышевую трубку и затем трехмерную сеть мицелия с зооспорангиями.

В жизненном цикле других представителей этого класса процесс формирования первичных и вторичных зооспор, да и сама стадия зооспор, может отсутствовать. Если зооспоры имеются, они несут латерально выходящие жгутики. Зооспорангии распространяются преимущественно ветром, что можно считать адаптацией к наземному образу жизни.

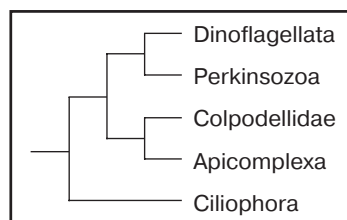
Стенка гиф состоит из β -1,3- и β -1,6-глюканов с небольшими вставками целлюлозы; у некоторых представителей также имеется хитин в составе стенки. Поглощение питательных веществ из клеток хозяина идет осмотрофно. Характерные запасные питательные вещества — гликоген и миколамфарин. Последний сходен с запасными веществами бурых водорослей и диатомовых. Эта специфика метаболизма и последние молекулярные исследования указывают на то, что оомицеты произошли от водорослеподобного предка, который утратил пластиды и стал гетеротрофом.

Примеры: *Achlya*, *Albugo*, *Haptoglossa*, *Plasmopara*, *Phytophthora*, *Pythium*, *Saprolegnia*.

Тип **ALVEOLATA** Cavalier-Smith, 1992 — **АЛЬВЕОЛЯТЫ**

Молекулярные данные (в первую очередь, построение матриц генных расстояний для рРНК и белков) показали, что три крупных таксона — Ciliophora, Apicomplexa и Dinoflagellata, — а также часть бывшего таксона Ascetosporea (Naplosporea) и две небольшие

Таблица 11. Предполагаемые филогенетические отношения между группами Alveolata (по разным авторам)



группы жгутиконосцев (Perkinsozoa и семейство Colpodellidae) составляют единый монофилетический таксон (табл. 11). Таким образом, те структурные комплексы, которые, согласно прежним воззрениям, имели независимое происхождение, сейчас считаются гомологичными, унаследованными от общего предка. Так, три разительно различные по внешней морфологии группы — инфузории с множественными ресничками, динофлагелляты с двумя жгутиками и лишённые жгутиков Apicomplexa — несут в кортикальной цитоплазме гомологичную структуру, называемую соответственно: пелликулярные альвеолы, амфиесмальные пузырьки и внутренний мембранный комплекс. Эта структура унаследована от жившего порядка 1200 млн лет назад общего предка, который, имея два жгутика, походил на современного *Perkinsus*; специфическая же особенность его субмембранных покровов состояла в присутствии слоя вакуолей. Кроме того, гомологичными структурами, несущими сходные функции, вероятно, являются парасомальные мешочки цилиат, окаймленные ямки динофлагеллат и микропоры Apicomplexa (рис. 79).

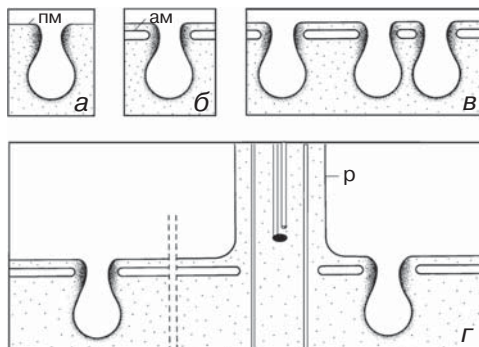


Рис. 79. Структуры для осуществления пиноцитоза в различных таксонах Alveolata: а — микропора *Perkinsus*; б — микропора типичных Apicomplexa; в — воротничковые ямки динофлагеллат; г — пелликулярная пора (слева) и парасомальный мешочек (справа) у цилиат. ам — альвеолярная мембрана, пм — плазматическая мембрана, р — ресничка (по разным авторам).

Жгутики гипотетического вида-основателя были гетероконтными и, по-видимому, с мастигонемами — признак, который сохранился только у динофлагеллат, *Perkinsozoa* и *Colpodella*. Картина филогенетических связей между пятью подгруппами в настоящее время является предметом оживленного научного спора. По одной из гипотез, *Perkinsozoa* следует считать сестринской группой динофлагеллат, а *Colpodellidae* — сестринской группой Apicomplexa.

Подтип **DINOFLAGELLATA** Bütschli, 1885 (Dinozoa, Dinophyta) —
**ДИНОФЛАГЕЛЛАТЫ,
ПАНЦИРНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ**

Динофлагеллаты в большинстве своем представлены одиночными клет-

ками, несущими жгутики. В жизненном цикле полиморфных видов встречаются также коккоидные, пальмеллоидные, амебоидные, нитчатые и даже многоядерные формы. Подвижные стадии обычно имеют два гетероморфных и гетеродинамных жгутика. Считается, что у примитивных представителей жгутики расположены на переднем полюсе клетки. У эволюционно продвинутых видов жгутики выходят вентрально, причем один расположен в экваториальном желобке (сингулум, поясок), а другой проходит в продольной бороздке (сулькус), которая тянется по вентральной поверхности от экватора до заднего полюса клетки (рис. 80). Этот так называемый диноконтный тип жгутиконосцев (с одним поперечным и одним рулевым жгутиком) встречается также у многоядерных и многожгутиковых динофлагеллат. Поперечный ундулирующий жгутик волнообразно изгибается вокруг клетки, формируя волну против часовой стрелки¹; он имеет исчерченный параксиальный тяж и один ряд простых мастигонем. Рулевой жгутик обычно выступает за пределы заднего конца клетки; он гладкий или снабжен двумя рядами простых мастигонем. Морфофункциональные особенности жгутиков обуславливают вращательное движение клетки при плавании.

Известно более 2500 современных и около 4000 ископаемых видов динофлагеллат. Большинство из них обитает в морях, лишь немногие обнаружены в пресных водах. Морфологически они очень разнообразны. Форма одноядер-

¹ Если смотреть на клетку с переднего конца. — Прим. пер.

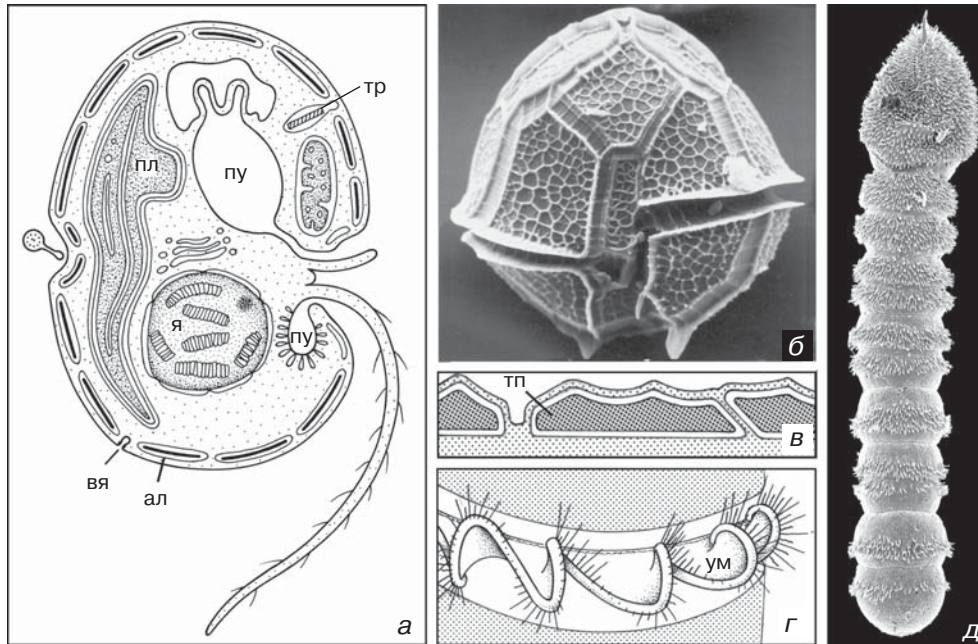


Рис. 80. Alveolata, Dinoflagellata: а — схема строения клетки; б — текальные пластинки *Peridinium bipes*; в — альвеолярные (амфиесмальные) пузырьки с целлюлозными пластинками (тп); г — в поперечной бороздке жгутик с мастигонемами, формирующий ундулирующую мембрану (ум) за счет своего продольного гребня; д — формирование цепочки клеток у паразитического *Haplozoon axiothellae*. ал — альвеола, вя — воротничковая ямка, пл — пластида, пу — пузула, тр — трихоциста, я — ядро (а — по Тэйлору; б — любезно предоставлен Р.М. Кроуфордом, Бристоль; в и г — по Гэйнс и Тэйлору; д — из: Leander et al.: *Europ. J. Protistol.* 38 [2002] 287). Увел.: б — 1 000×, д — 800×.

ных клеток варьирует от шаровидной до палочковидной или звездчатой; многоядерные же клетки бывают цилиндрическими; различают также голых и армированных динофлагеллат. Защитная функция покровов (рис. 80б) обеспечивается слоем целлюлозных пластинок, лежащих непосредственно под плазмалеммой в уплощенных везикулах (последние также называются альвеолами, амфиесмальными или текальными пузырьками). Плотнo сомкнутые пластинки формируют теку, которая состоит из двух полуфер, сходящихся в области

пояска. Задняя полусфера называется гипотеккой, передняя — эпитекой. Амфиесмальные пузырьки обнаружены и у голых клеток. Панцири многих видов несут выросты в форме рогов, крыльев, чешуй, которые значительно увеличивают поверхность клетки (рис. 81).

Ядро трофонта называется динокарионом. Оно обычно гаплоидно и имеет определенные черты организации, которые в прошлом расценивались, как признаки глубокой архаичности динофлагеллат, но в настоящее время считаются продвинутыми признаками, или

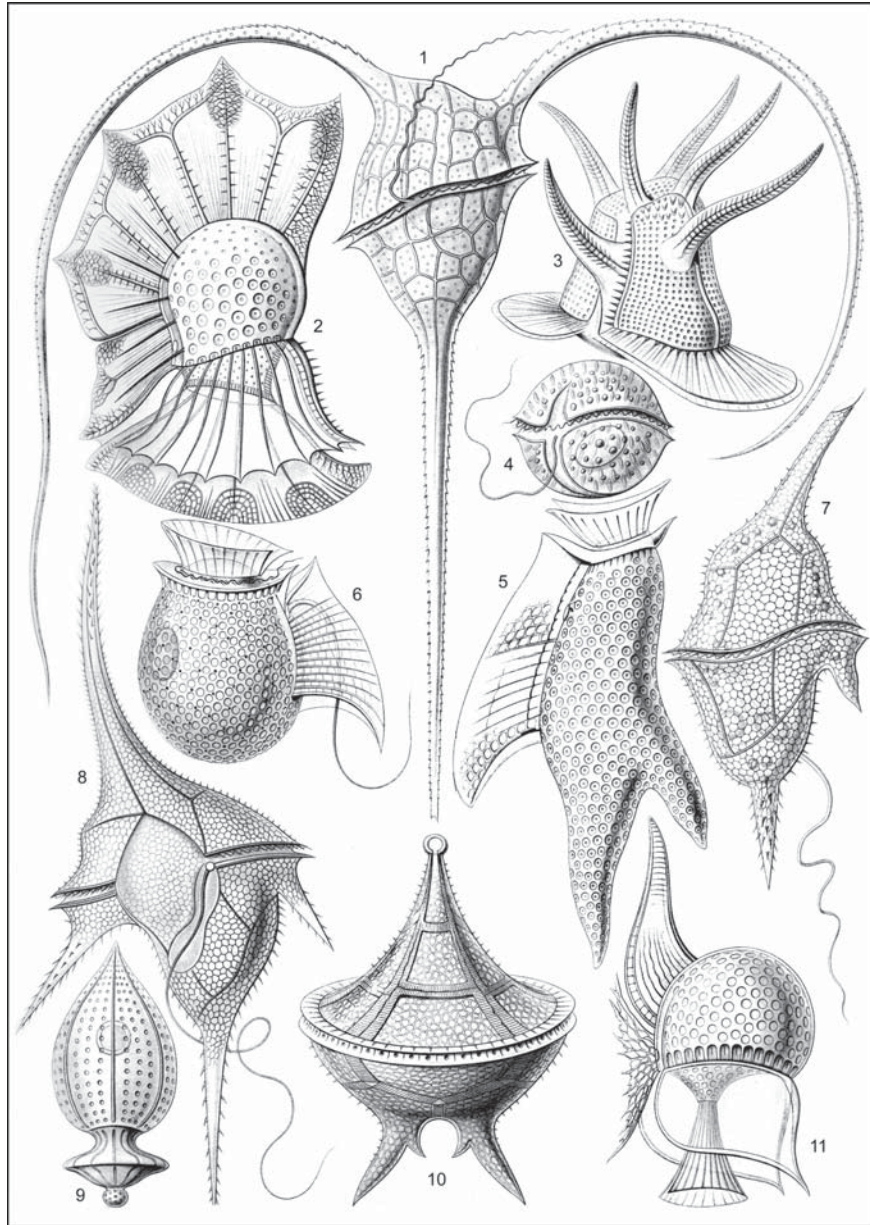


Рис. 81. Dinoflagellata: морфологическое разнообразие панцирных динофлагеллат (Peridinea). 1 — *Ceratium tripos*, 2 — *Ornithocercus magnificus*, 3 — *Ceratocorys horrida*, 4 — *Goniodoma acuminatum*, 5 — *Dinophysis homunculus*, 6 — *D. sphaerica*, 7 — *Ceratium cornutum*, 8 — *C. macroceros*, 9 — *Pyrgidium pyriforme*, 10 — *Peridinium divergens*, 11 — *Histioneis remora* (из: Haeckel: Kunstformen der Natur. Verlag des Bibliographischen Instituts, Leipzig 1899–1904).

аутапоморфиями. Хромосомы конденсированы даже в интерфазе и видны в световой микроскоп как четкие структуры. На ультраструктурном уровне они имеют фибриллярное строение. В противоположность хромосомам остальных протистов, хромосомы динофлагеллат, если и содержат основные ядерные белки (гистоны), то в очень небольшом количестве. Хромосомы не имеют прямого контакта с микротрубочками митотического веретена; они прикреплены к сохраняющейся на протяжении всего митоза ядерной оболочке¹. Однако эти особенности ядерного аппарата характерны не для всех динофлагеллат или не для всех стадий жизненного цикла. Например, они не обнаружены у *Noctiluca* и *Oodinium*.

Пластиды динофлагеллат в высшей степени разнообразны. Для большинства разновидностей характерны общие черты строения: оболочка состоит из трех мембран, в состав которой не входит эндоплазматический ретикулум (в отличие, например, от криптомонад); тилакоиды собраны в стопки по три². Как и по отношению к уже рассмотренным таксонам, пластиды динофлагеллат интерпретируются как предельно редуцированные фототрофные эндосимбионты. Среди предполагаемых древних и относительно недавно приобретенных эндосимбионтов динофлагеллат отмечены (см. рис. 31):

- цианобактерии — например, у *Ornithocercus magnificus*, *Citharistes regius*;

- красные водоросли — у всех содержащих перидинин динофлагеллат с тремя мембранами в оболочке пластиды, например у пресноводных и морских видов рода *Ceratium*;

- гаптомонады — например, у *Gymnodinium mikimotoi*, *G. breve* и *G. galatheanum*;

- криптомонады — например, у *Gymnodinium eucyaneum* и *G. acidotum*;

- прازیномонады — например, у *Lepidodinium viride*, *Gymnodinium chlorophorum*;

- диатомовые — например, у *Peridinium balticum*, *P. foliaceum*;

- предполагаемые силикофлагеллаты — например, у *Podolampas bipes*.

То, что динофлагеллаты все еще сохраняют способность к приобретению эндосимбионтов, подтверждается интересным фактом: внутри вакуолей в общем-то гетеротрофных особей *Noctiluca scintillans* иногда обнаруживаются свободноплавающие прازیномонады. Последние филогенетические исследования показали, что некоторые таксоны динофлагеллат, особенно не содержащих перидинина в хлоропластах, имеют более длительную историю взаимных отношений с эндосимбионтами: приобретение красной водоросли, затем утрата ее и новое приобретение уже гаптомонады (или диатомеи, криптомонады, прازیномонады, силикофлагеллаты) указывает на возможность неоднократного симбиоза (см. рис. 31). Соответственно, пигменты и их распре-

¹ Митотическое веретено внеядерное. Кинетохорные микротрубочки подходят снаружи к ядерной оболочке в точках крепления хромосом. — *Прим. ред.*

² Охарактеризована основная разновидность пластид, предположительно ведущая происхождение от эндосимбиотической красной водоросли; остальные разновидности перечислены в списке ниже. — *Прим. ред.*

деление в различных таксонах динофлагеллат очень разнообразны: помимо хлорофиллов *a* и *c₂* типичные пигменты динофлагеллат включают ксантофилл, перидинин, а также β-каротин и диноксантин. Эти пигменты придают динофлагеллатам желто-коричневую или красновато-коричневую окраску. Запасными питательными веществами являются крахмал и масло, которые накапливаются вне пластид.

Некоторые фототрофные динофлагеллаты живут как внутриклеточные симбионты в широком круге хозяев. Таких фотосимбионтов — например, *Zooxanthella*, *Symbiodinium* — обобщенно называют зооксантеллами. Они окрашивают хозяев в коричневатый цвет и обеспечивают их продуктами фотосинтеза. Хозяевами зооксантелл выступают определенные радиолярии, фораминиферы, губки, моллюски, медузы, актинии; особенно известны рифообразующие (склерактиниевые) кораллы. Начиная с Эль-Ниньо 1998 года, эти динофлагеллаты-симбионты подвержены всё возрастающему стрессу под воздействием изменений климата. Потеря симбионтов — процесс, носящий название «обесцвечивание кораллов» (coral bleaching) — ведет к необратимой деградаци и омертвлению коралловых построек¹. Помимо фототрофных родов

динофлагеллат, существует много гетеротрофных, представители которых являются фаготрофами, например *Noctiluca* и *Protoperidinium* (см. рис. 285). Кроме того, среди них есть паразиты протистов, водорослей, копепод и рыб (например, *Blastodinium*, *Oodinium*). Большинство динофлагеллат, вероятно, является потомками содержащих перидинин фототрофных предков.

Сократительные вакуоли отсутствуют, но имеются инвагинации поверхностной мембраны (пузулы, см. рис. 244) соответствующих размеров, которые расположены по соседству с основаниями жгутиков и сообщаются с внешней средой. Предполагается, что они выполняют осморегуляторную функцию. Экструсомы представлены в типичном случае веретеновидными трихоцистами, но также и нематоцистами (например, у *Polykrikos*), которые напоминают книдоцисты книдарий (см. рис. 237). У некоторых видов имеются стигмы, которые различаются по форме (разрозненные глобулы или лежащие слоями) и локализации (внутри и снаружи хлоропластов). Своеобразная редуцированная пластида в семействе Warnowiidae по устройству напоминает глаз многоклеточных. Однако экспериментально не показано, что она способна функционировать как зрительная система.

¹ Ярко выраженные события Эль-Ниньо случаются с перерывом от нескольких до десяти или чуть более лет. Последнее мощное событие этого ряда имело место в 1997–1998 гг. и тогда привлекло к себе повышенное общественное и научное внимание. Хронологически тот Эль-Ниньо совпал с началом массового обесцвечивания кораллов. Соответственно, было выдвинуто предположение, что потеря зооксантелл обусловлена ростом температуры поверхностных вод, который, в свою очередь, есть проявление глобальной тенденции к потеплению климата. К настоящему времени показано, что, помимо увеличения температуры воды, еще несколько антропогенных и естественных факторов (в частности, изменения в интенсивности и спектральном составе солнечного излучения) вызывают обесцвечивание и гибель колоний фотосимбионтсодержащих Scleractinia. — Прим. ред.

Экологическое значение динофлагеллат — как позитивное, так и негативное — очень велико. В экосистеме коралловых рифов зооксантеллы являются наиболее важными первичными продуцентами. В период гидрологического лета в прибрежных водах морей динофлагеллаты часто представляют собой главный компонент фитопланктона, и таким образом занимают важнейшую позицию в морских пищевых цепях. Они также вызывают природное явление, называемое «красный прилив», при котором обильно цветущие водоросли сбиваются в плотные скопления, растягивающиеся полосами на километры. Такие вспышки цветения регулярно случаются в зонах апвеллинга, особенно вдоль атлантического побережья Африки, у тихоокеанских побережий Америки и Японии, а иногда летом в европейских прибрежных водах. Около 30 видов потенциально опасны, например, *Alexandrium tamarense*, *A. catenella*, *Gambierdiscus toxicus*, *Gonyaulax tamarense* и *Gymnodinium catenatum*. Они продуцируют нейротоксины, блокирующие ионные каналы: в частности, таксоны производные сакситоксина или бревветоксина, а также сигуатера-токсин (*ciguatera*). Эти яды накапливаются в рыбе, моллюсках, ракообразных и иногда вызывают отравление этих животных. Употребление последних в пищу может привести к необратимому параличу. Особенно опасен гетеротрофный *Pfiesteria piscicida* и близкие виды. Эти динофлагеллаты, встречающиеся в нескольких ограниченных акваториях вдоль Атлантического побережья Север-

ной Америки, питаются микроводорослями и тканями костистых рыб, которых убивают своими водорастворимыми токсинами. Эти токсины переходят в аэрозоль и вызывают амнезию у жителей побережья. И все-таки не все вспышки массового развития динофлагеллат вредны; некоторые влекут за собой удивительное природное зрелище — яркое свечение ночного моря. Свет генерируется системой биолюминесценции люциферин-люцифераза, компоненты которой локализованы во внутриклеточных сферических компартментах. К люминесценции способны преимущественно гетеротрофные динофлагеллаты; в частности, в Северном море обычны *Noctiluca scintillans* и виды *Gonyaulax*.

Многие динофлагеллаты переживают неблагоприятные условия, формируя цисты покоя (гипнозиготы), которые накапливаются на дне. Такие цисты обнаружены в ископаемом состоянии. Самые ранние появились, возможно, уже в протерозое, но более достоверные находки относятся к силуру, 440 млн лет назад.

Подтип Dinoflagellata разделяют на два класса: Diniferea и Syndinea. Все перечисленные выше продвинутые признаки динофлагеллат относятся к классу Diniferea. Представители класса Syndinea — это внутриклеточные¹ паразиты, у которых покровы не имеют армирующих пластинок, хромосомы содержат гистоны, а во время митоза формируется внеядерное веретено деления с центриолями.

Примеры: *Alexandrium*, *Amoebophrya*, *Blastodinium*, *Ceratium*, *Dinophysis*,

¹ Они преимущественно полостные паразиты ракообразных. — Прим. пер.

Gambierdiscus, *Gymnodinium*, *Lepidodinium*, *Noctiluca*, *Oodinium*, *Ornithocercus*, *Pfiesteria*, *Podolampas*, *Prorocentrum*, *Proto-peridinium*, *Symbiodinium*, *Syndinium*, *Zooxanthella*.

Подтип **PERKINSOZOA** Noreen et al. 1999 — **ПЕРКИНСИДЫ**

Перкинсиды сочетают признаки динофлагеллат и споровиков. Чтобы подчеркнуть их особый статус, необходимо поднять ранг этой группы до того же уровня. Их филогенетическое положение установлено преимущественно на основе сопоставления последовательностей нуклеотидов гена 18S рРНК и в гораздо меньшей степени на основании данных по ультраструктуре. Из морфологических аргументов отметим, что передний жгутик перкинсид паразитально похож на поперечный жгутик дино-

флагеллат; оба имеют специальные крючки на одной стороне жгутика. И строение корешковой системы жгутика, и закрытый митоз похожи на таковые у динофлагеллат. С Apicomplexa их сближает наличие апикального комплекса (рис. 82) и характерных фибрилл между кинетосомами жгутиков.

У Perkinsozoa есть признаки, общие с кольподеллидами: подвижные стадии имеют пару выходящих под прямым углом друг к другу жгутиков, пузырьковидные кристы митохондрий, альвеолы и микропоры. Более того, в обеих группах есть незамкнутый коноид и мешковидные экструсомы, или роптрии, тянущиеся по всей длине клетки. По завершении процесса питания, *Perkinsus* и *Colpodella* резорбируют жгутики, принимают сферическую форму, формируют большую вакуоль в центре клетки, инцистируются и делятся.

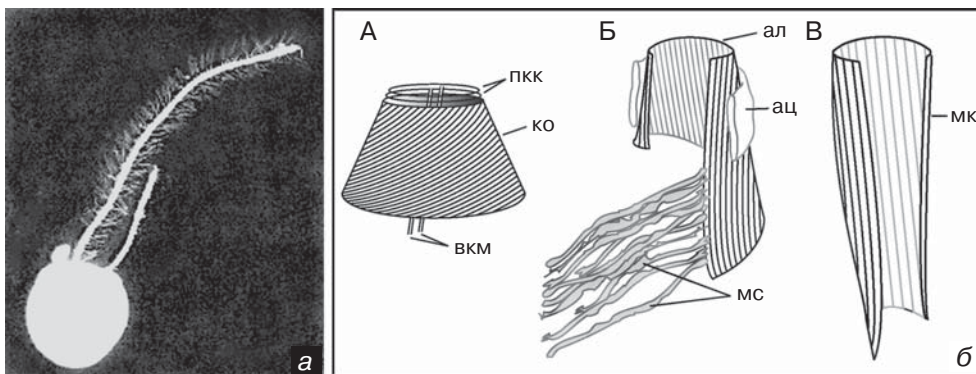


Рис. 82. Alveolata, Perkinsozoa: а — тотальный препарат зооспоры *Perkinsus marinus*; б — схемы строения апикальных структур из микротрубочек у Apicomplexa (А), Perkinsozoa (Б) и Dinoflagellata (В). Коноид Apicomplexa (А, ко) построен из поперечно закрученных трубочек, образующих усеченный конус, он снабжен парой преконоидальных колец (пкк) и двумя внутриконоидальными микротрубочками (вкм). *Perkinsus* (Б): апикальная лента (ал) из почти продольно ориентированных трубочек не замкнута в конус, эта лента микротрубочек охвачена альвеолярной цистерной (ац) и связана с мембранными структурами (мс). Корзинка из микротрубочек (мк) пищевого хоботка *Amphidinium poecilochroum* (В) (а — любезно предоставлена Ф.О. Перкинсом, Глочестер Пойнт, б — по Сиддлу с соавторами). Увел.: а — 4 500×.

Представители рода *Perkinsus* часто инфицируют моллюсков и вызывают формирование видимых молочно-белых вздутий на жабрах, ноге, кишке, печени, почке, гонаде или мантии хозяина. Клетки *Perkinsus* и гемоциты моллюска иногда собираются в крупные агрегаты, которые вызывают патологические изменения органов, препятствуя дыханию и росту и снижая жизнеспособность хозяина. Таким образом, паразит наносит ущерб марикультуре, например, вызывает гибель устриц. Трофонт в тканях устрицы после периода роста претерпевает множественное бесполое деление. Мелкие дочерние клет-

ки становятся трофонтами, и цикл замыкается. В лабораторных условиях клетки *Perkinsus* из тканей зараженного моллюска увеличиваются в размере и формируют толстостенные зооспорангии, в которых созревает множество двужгутиковых зооспор. Функция зооспор в жизненных циклах, протекающих в природе, пока неизвестна. Единственный представитель рода *Parvilucifera* (*P. infectans*) заражает динофлагеллат из рода *Alexandrium*, которые известны тем, что вырабатывают паралитический нейротоксин.

Примеры: *Parvilucifera*, *Perkinsus*, *Rastrimonas*.

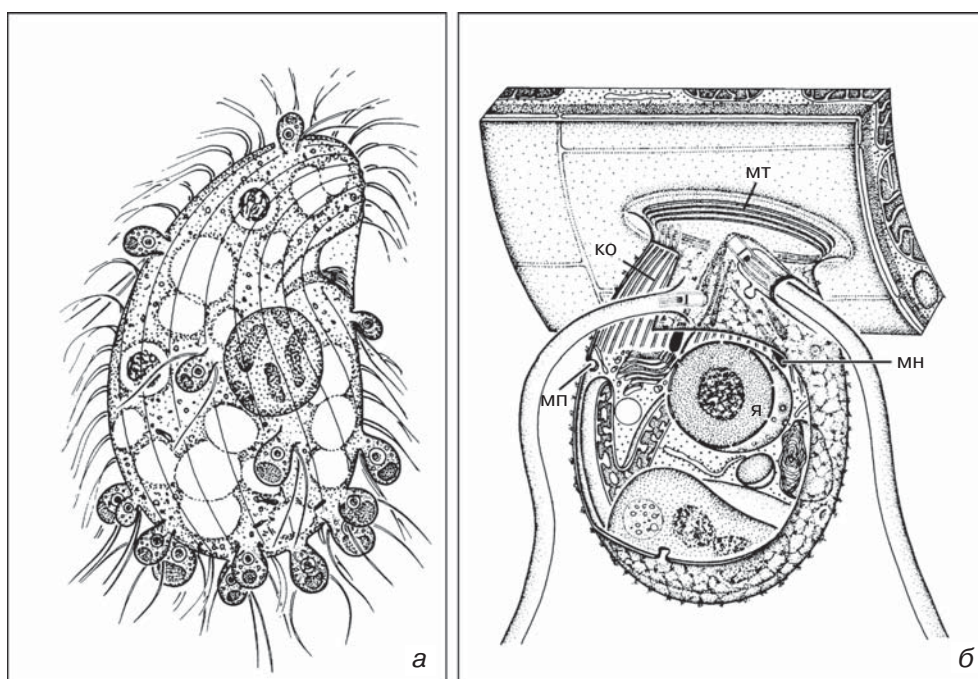


Рис. 83. Alveolata, Colpodellidae: а — несколько особей *Colpodella gonderi* (= *Spiromonas*) атакуют свободноживущую инфузорию (*Colpoda*); б — схема строения клетки с организованными в виде кольца апикальными микротрубочками (мт), коноидоподобной структурой (ко), микропорой (мп), микронемой (мн) и ядром (я) (из: Foissner and Foissner: *Protistologica* 20 [1984] 635). Увел.: а — 750×, б — 7 000×.

Семейство **Colpodellidae** Simpson & Patterson, 1996

Все пять свободноживущих видов рода *Colpodella* (ранее *Spiromonas*) — прожорливые хищники, нападающие на свободноживущих протистов (рис. 83). При помощи рострума они прободают клеточную мембрану, а потом медленно поглощают содержимое своей жертвы, полностью опустошая ее. Как упоминалось ранее, *Colpodella* имеют общие с Perkinsozoa морфологические признаки. Анализ гена рРНК малой субъединицы рибосом не выявил, однако, их филогенетической близости: *Perkinsus* стоит ближе к Dinoflagellata, а Colpodellidae, видимо, является сестринским таксоном Apicomplexa (табл. 11).

Только один род: *Colpodella*.

Подтип **APICOMPLEXA** Levine, 1970 — СПОРОВИКИ

Как и все представители прежнего таксона Sporozoa, Apicomplexa также являются облигатными паразитами. Всех Apicomplexa объединяет ультраструктурное сходство подвижных рас-



Рис. 84. Alveolata, Apicomplexa: пример жизненного цикла, состоящего из трех фаз: шизогонии (= мерогонии), гамогонии и спорогонии.

селительных стадий жизненного цикла, формирующихся в результате бесполого размножения этих организмов. На сегодня в составе споровиков насчитывают по меньшей мере 4800 видов. Большинство из них патогенны, причем многие по-настоящему опасны для человека и животных. В жизненных циклах происходит двух- или трехфазное чередование — мерогония, гамогония и спорогония (рис. 84). Каждое поколение имеет стадию для заражения, питания и размножения. Заражение вызывают спорозоиты, которые попадают в новых хозяев внутри спороцист или ооцист (рис. 85) или при помощи переносчика. Ход жизненного цикла у разных родов может сильно различаться. Этимология названия таксона восходит к так называемому апикальному комплексу — набору органелл в передней части спорозоида или мерозоида.

Спорозоит или мерозоит — это веретеновидная клетка длиной от 2 до 20 мкм, обычно снабженная апикальным комплексом, который состоит из четко обособленных структур (рис. 86, 87):

- конусовидный коноид из расположенных по спирали микротрубочек и часто одной пары внутренних микротрубочек, ориентированных продольно, с одним или (чаще) двумя лежащими впереди от него преконоидальными кольцами;
- полярное кольцо, интерпретируемое как ЦОМТ, с отходящими от него назад субпелликулярными микротрубочками;
- от 2 до 8 бутылковидных секретирующих органелл, так называемых

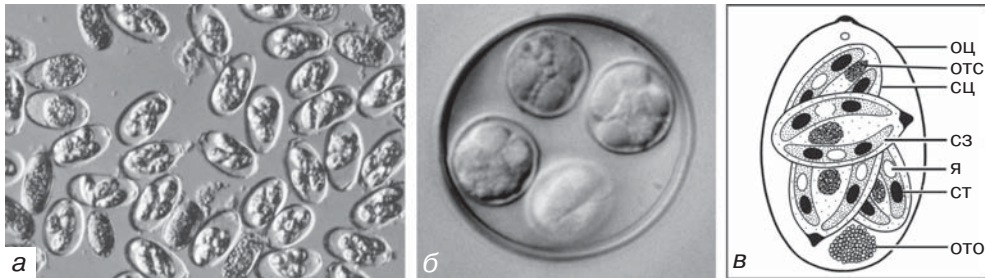


Рис. 85. Аписомплекса: а — ооцисты *Eimeria stiedae*; б — ооциста *Eimeria* sp., выделенная из прямой кишки геккона; в — схематическое изображение ооцисты. ото — остаточное тело ооцисты, отс — остаточное тело спорозоисты, оц — оболочка ооцисты, ст — светопреломляющее тело, сз — спорозоит, сц — спорозоиста, я — ядро (б — любезно предоставлена Б. Банерт, Берлин). Увел.: а — 300 \times , б — 1 600 \times .

роптрий, которые проходят сквозь полярное кольцо и коноид и высвобождают свое содержимое на переднем полюсе клетки;

- нитевидные микронемы — производные аппарата Гольджи, наполненные ферментами.

Кроме того, инфицирующие стадии содержат в цитоплазме плотные тела¹, которые изливаются в паразитофорную вакуоль. Вся эта сложная система считается аппаратом проникновения, позволяющим паразиту попасть в клетку хозяина (рис. 87, 88, 98). Поверхностные белки клеточной мембраны паразита, взаимодействуя с поверхностными белками клеток хозяина, обеспечивают распознавание клетки, подходящей для инвазии, и присоединение к ней. Затем паразит разворачивается передним полюсом к клеточной мембране хозяина, выдвигает коноид, и между клетками формируется плотный кольцевой кон-

¹ Вакуоли с электронно-плотным матриксом; содержимое характеризуется присутствием белков, обогащенных гистидином (histidine rich proteins). — Прим. ред.

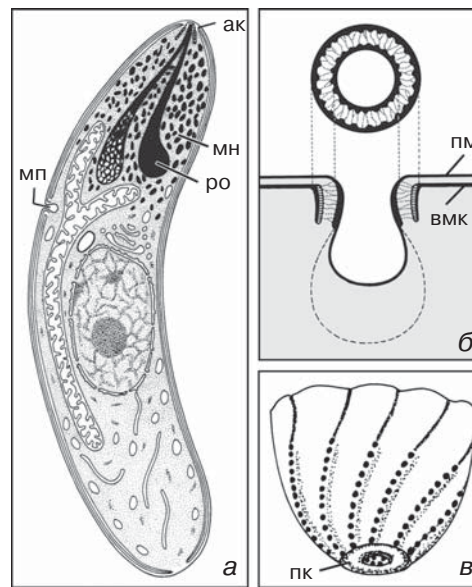


Рис. 86. Аписомплекса: а — схема строения спорозоита. ак — апикальный комплекс, мн — микронема, мп — микропора, ро — роптрия. б — схема микропоры на поперечном срезе (вверху) и на продольном срезе (внизу). вмк — внутренний мембранный комплекс (альвеолы), пм — плазматическая мембрана. в — схема заднего конца спорозоита с полярным кольцом (пк) (а — по Шолтизеку и Мелхорну; б и в — по Мелхорну и Пекарски).

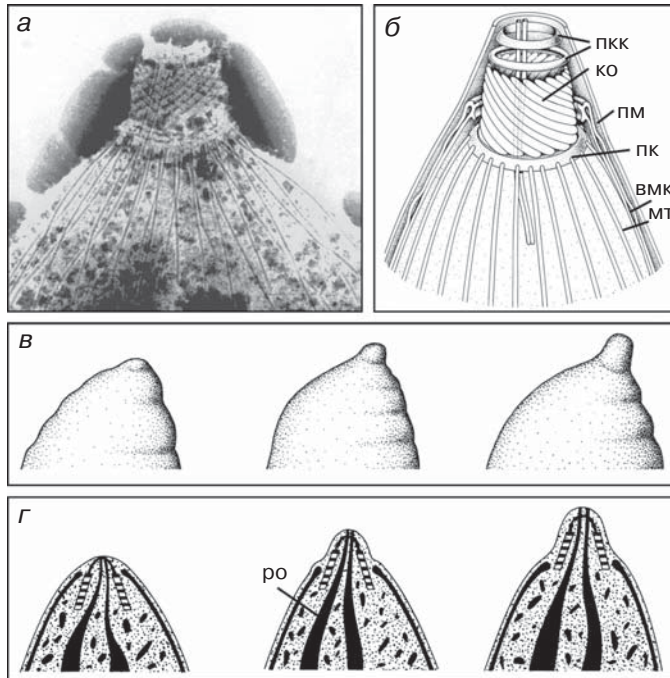


Рис. 87. Аписомплекса: коноид спорозойта: а — тотальный препарат изолированного коноида и сопряженных структур; б — схема; в и г — морфологические изменения апиального комплекса при проникновении в клетку хозяина, внешний вид (в) и продольный срез (г). ко — коноид, вмк — внутренний мембранный комплекс (= альвеолы), мт — микротрубочки, пкк — преконоидальные кольца, пк — полярное кольцо с отходящими микротрубочками, ро — роптрии, пм — плазматическая мембрана (а — из: Nichols et al.: J. Protozool. 34 [1987] 217; б–г — по Шолтизеку и Мелхорну). Увел.: а — 35 000х.

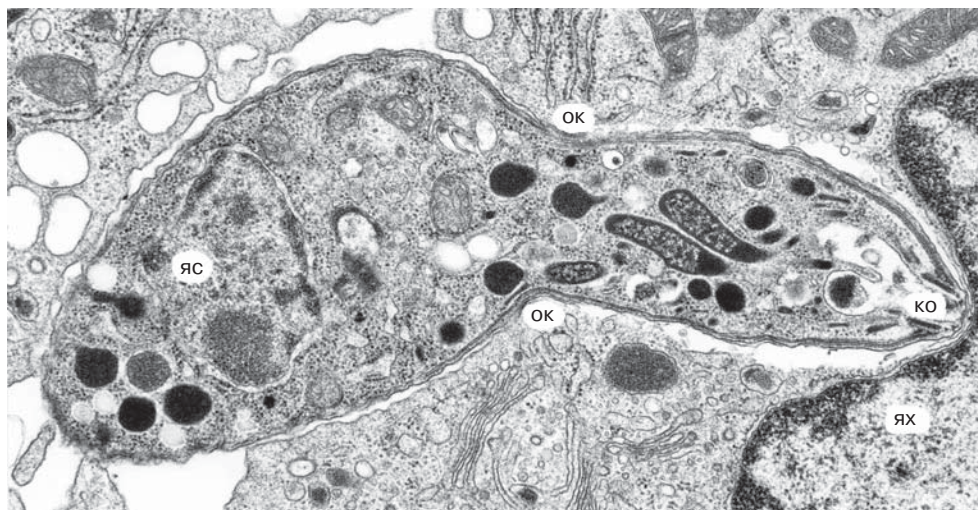


Рис. 88. Аписомплекса: спорозойт *Toxoplasma gondii* во время проникновения в клетку хозяина. ко — коноид, ок — кольцевой скользящий контакт спорозойта с клеткой хозяина, яс — ядро спорозойта, ях — ядро клетки хозяина (из: Nichols and O'Connor: Lab. Invest. 44 [1981] 324). Увел.: 20 000х.

такт¹. Контакт продвигается назад по поверхности проникающего паразита, а экскретируемое содержимое роптрий (липиды и белки) и микронем (белки) способствует процессу проникновения². Микротрубочки и микрофиламенты, по-видимому, участвуют в обеспечении необходимой для инвазии подвижности. Через 10 секунд паразит полностью погружается в паразитофорную вакуоль и клеточная мембрана хозяина замыкается. Поскольку мембрана паразитофорной вакуоли лишена белков, маркирующих мембрану клетки хозяина, она не может сливаться с другими мембранами, и таким образом предотвращается слияние с лизосомами. Белковый материал экскретируемых плотных тел встраивается в мембрану паразитофорной вакуоли и каким-то образом участвует в формировании трубочек, идущих от паразитофорной вакуоли вглубь цитоплазмы клетки хозяина.

Нужно отметить, что, во-первых, не у всех ныне живущих споровиков есть полный набор элементов апикального комплекса (пример — вторичная утрата коноида), и, во-вторых, некоторые примитивные Apicomplexa, паразитирующие внеклеточно, используют апикальный комплекс только для прикрепления.

Относительно недавно у нескольких видов споровиков была обнаруже-

на новая органелла — пластида Apicomplexa, названная, соответственно, апикопластом (см. рис. 16). Она не обладает способностью к фотосинтезу, но необходима для жизнедеятельности паразита. Апикопласт содержит ДНК и с высокой точностью дублируется при делении клетки. Другая недавно открытая органелла — ацидокальцисома, — которая обнаружена также у трипаносоматид, имеет среду с кислой реакцией и содержит в высокой концентрации кальций, магний, натрий, цинк и полифосфаты. В ее мембране обнаружены различные помпы и транслокаторы, среди которых протон-транслоцирующая пиррофосфатаза, похожая на таковую растений.

Кортикальные структуры у всех Apicomplexa устроены одинаково. Помимо системы продольных микротрубочек, берущих начало от полярного кольца, к ним относятся три мембраны: наружная клеточная и две под ней. Последние обозначаются как «внутренний мембранный комплекс» и представляют собой систему уплощенных цистерн, т.е. систему альвеол, которая считается гомологичной амфиесмальным везикулам динофлагеллат и альвеолам инфузорий. Внутренний мембранный комплекс подстилает почти всю клеточную поверхность. В нем есть небольшие просветы:

¹ Паразит начинает вдвигаться в растущую паразитофорную вакуоль, и лишь тогда плотный контакт, который сохраняет позицию в плоскости поверхности клетки хозяина, становится кольцевым. — *Прим. ред.*

² Секрет микронем конформирует трансмембранные белки хозяина; присоединенные к ним изнутри филаментозные структуры дезинтегрируются, и плазмалемма хозяина, лишившись кортикального цитоскелета, становится достаточно эластичной, что позволяет паразиту инвагинировать ее и начать строить паразитофорную вакуоль. Часть секрета роптрий является мембранным материалом, который встраивается в мембрану растущей паразитофорной вакуоли; таким образом, мембрана паразитофорной вакуоли создана паразитом, а не хозяином. — *Прим. ред.*

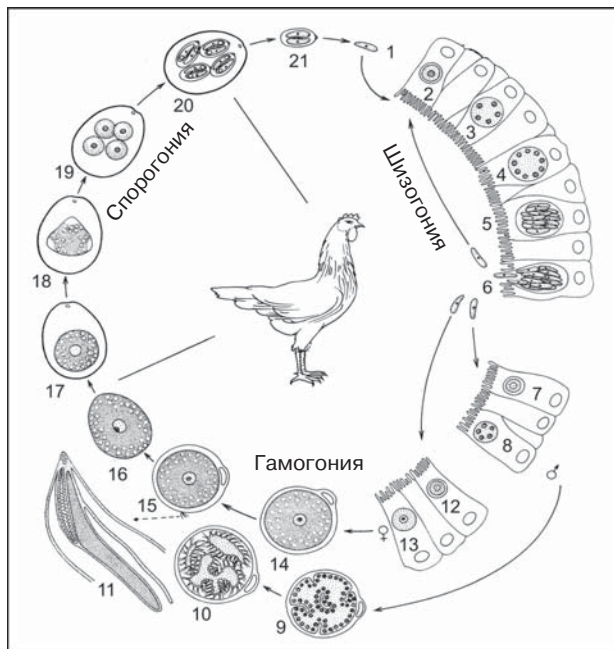


Рис. 89. Apicomplexa: жизненный цикл *Eimeria maxima*. 1 — заражение хозяина спорозоитами, 2–6 — шизогония в кишечном эпителии цыпленка, 7–15 — гамогония, 12–14 — развитие макрогамет, 8–11 — развитие микрогамет, 16 — зигота (ооциста), 17–20 — спорогонез в оболочке ооцисты, 21 — спороциста с двумя спорозоитами (по Грелю).

для экзоцитоза — на переднем и заднем полюсах клетки — и для процессов эндоцитоза — на боковой поверхности, где находятся одна или более латеральных инвагинаций клеточной мембраны, которые называются микропорами. Шейку этих инвагинаций окружают одно или два кольца электронно-плотного материала. Микропоры служат для поглощения пищи путем рецепторного эндоцитоза. При этом формируются окаймленные клатрином везикулы.

Жизненный цикл Apicomplexa весьма сложен. Обобщенную и упрощен-

ную схему жизненного цикла можно представить следующим образом (рис. 89)¹. Заражение осуществляют одноклеточные спорозоиты. Они развиваются в процессе спорогонии, который включает редукционное деление зиготы и серию последующих митотических делений. В кишечнике хозяина спорозоиты заражают эпителиальные клетки и растут. В простейшем случае они развиваются в гамонтов². В ходе гамогонии гамонты делятся несколько раз до трансформации в гаметы³, которые затем сливаются, образуя зиготы. После такого

¹ На рисунке показан цикл кокцидий рода *Eimeria*, в то время как описанная ниже обобщенная схема цикла споровиков скомпонована из спорогонии *Eimeria* и гамогонии эугрегарин. — Прим. ред.

² То есть за спорогонией немедленно следует гамогония, а мерогония первично отсутствует. Согласно другой концепции, исходный цикл споровиков включает все три фазы — спорогонию, мерогонию и гамогонию. — Прим. ред.

³ Здесь за модель взят цикл грегариин: гамонт, претерпевая прегамные деления, формирует гаметы. У кокцидий женский гамонт не претерпевает делений и в ходе созревания целиком преобразуется в макрогамету. — Прим. ред.

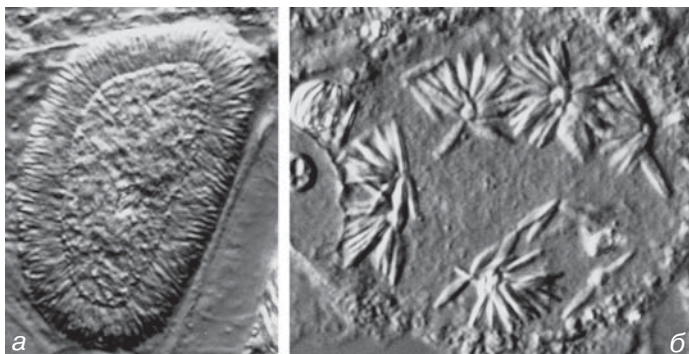


Рис. 90. Апикомплекса: ранняя (а) и поздняя (б) стадии шизогонии *Eimeria canadensis* (из: Müller et al.: J. Protozool. 20 [1973] 293). Увел.: а — 800×, б — 1 000×.

двухфазного метагенеза из зигот развивается новая генерация гаплоидных спорозоитов.

В эволюционно продвинутых родах между спорогонией и гамогонией включаются дополнительные стадии бесполого размножения (шизогония, мерогония¹), в ходе которых формируются многочисленные мерозоиты (рис. 90). Начало этой фазы ознаменовано дифференциацией спорозоитов в меронты. Спорозоиты проникают в клетки хозяина и вырастают в крупных многоядерных или высокополиплоидных меронтов, которые обычно характеризуются редукцией апикального комплекса. Меронты формируют дополнительные микрорпоры или даже ротовые аппараты и чрезвычайно активно питаются. В конце фазы роста эти клетки трансформируются в шизонтов (меронтов) и в процессе множественной плазмотомии (шизогонии) дают одноядерных мерозоитов. В мерозоитах снова восстанавливается апикальный комплекс; они атакуют

клетки хозяина и снова развиваются в меронтов, что в конечном счете приводит к тяжелой паразитемии хозяина. Мерозоиты также способны к заражению в начале гамогонии, если случайно попадут в другого хозяина. Накопление мерозоитов инициирует начало следующей фазы цикла — гамогонии. Переход от мерогонии к гамогонии у ряда споровиков сопряжен со сменой хозяина. У большинства споровиков гамогония идет в форме оогамии²: макрогамонт трансформируется в макрогамету без митозов, тогда как созревание микрогамонта сопровождается серией митотических делений, и формируется много микрогамет. Каждая стадия жизненного цикла характеризуется определенным набором цитологических признаков (см. рис. 303).

Апикальный комплекс формируется только в ходе спорогонии или шизогонии (мерогонии), и поэтому он проявляется в своей типичной конфигурации только в спорозоитах и мерозоитах.

¹ Шизогония — множественное деление, мерогония — множественное почкование. Мерогония — частный случай шизогонии. Здесь подразумевается, что оба термина — полные синонимы, когда речь идет о жизненном цикле Апикомплекса. — Прим. ред.

² У кокцидий — оогамия, у грегариин — изогамия или слабо выраженная анизогамия. — Прим. пер.

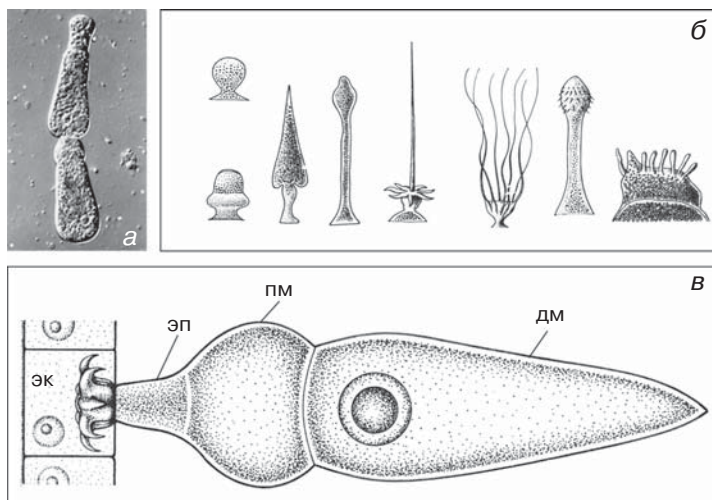


Рис. 91. Apicomplexa, Gregarina: *а* — пара гамонтов, сформировавших сизигий; *б* — разновидности эпимерита; *в* — характерный облик клетки, состоящей из эпимерита (эп), протомерита (пм) и дейтомерита (дм), и ее заякоривание в эпителиальной клетке (эк) при помощи эпимерита (*б* и *в* — по Леже). Увел.: *а* — 85х.

Спорогония служит для восстановления гаплоидного набора хромосом, а также, за счет дополнительной пролиферации, позволяет паразиту более уверенно обосноваться в новом хозяине. Однако деления в процессе шизогонии и гамогонии увеличивают число гамет и зигот и, следовательно, ооцист, что таким образом увеличивает вероятность новых заражений.

Система Apicomplexa не устоялась. Чаще их подразделяют на три класса: Gregarina, Coccidea и Haematozoa. Для двух первых групп характерно наличие коноида, поэтому их объединяют в Conoidasida; у Haematozoa коноид отсутствует — их называют Aconoidasida.

Класс **GREGARINEA** Dufour, 1828 — **ГРЕГАРИНЫ**

Всего насчитывается 1465 видов грегариин¹. Главная отличительная черта этого таксона, которая считается примитивным признаком, — мужской и женский гамонты подвергаются множественному делению и поэтому продуцируют почти одинаковое количество гамет. Гаметы могут быть морфологически различными (анизогамия) или одинаковыми (изогамия). У примитивных форм гамонты развиваются независимо друг от друга; гамонты эволюционно продвинутых таксонов объединяются и образуют сизигий еще до окончания фазы индивидуального роста (рис. 91а),

¹ После того как этот учебник вышел из печати, в работах по валовому секвенированию проб морских донных отложений было выявлено колоссальное разнообразие организмов-призраков. Значительная доля полученных геномных последовательностей попадает в кластер Apicomplexa и, скорее всего, принадлежит неизвестным мелким грегариинам. Кроме того, довольно узкая специализация Neogregarinida по отношению к видам насекомых-хозяев дает основания полагать, что здесь также содержится большой резерв еще не описанных видов грегариин. — *Прим. ред.*

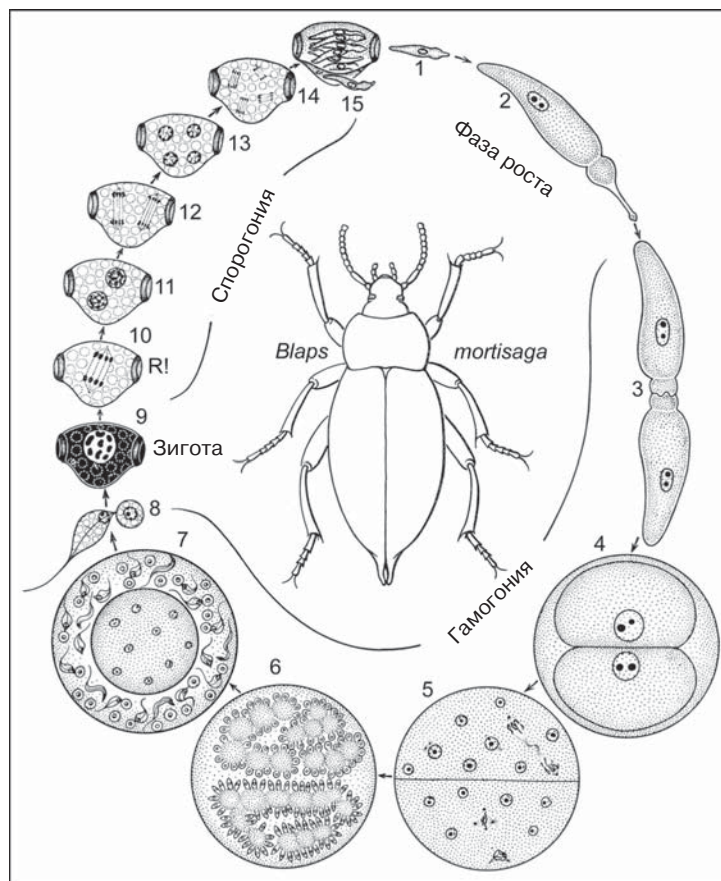


Рис. 92. Gregarina: жизненный цикл *Stylocephalus longicollis*. Развитие в кишечнике жука *Blaps mortisaga* (1–4) и вне хозяина (5–14). Заражение жука происходит перорально; в средней кишке из споры выходят спорозоиты (1); там же они вырастают в гамонтов (2). Зрелые гамонты отбрасывают эпимериты и объединяются в пары (3). Пара гамонтов окружается общей оболочкой цисты (4). Гамонтоцисты выделяются наружу с фекалиями жука. В каждом гамонте происходит увеличение числа ядер (5), после чего образуются гаметы (6, 7). Оставшаяся цитоплазматическая масса формирует окруженное мембраной остаточное тело (7). Гаметы сливаются (7, 8), образуя зиготу, которая развивается в спору, имеющую форму кошелька (9). Первое деление зиготы редукционное (10). В ходе спорогонии формируются 8 спорозоитов (11–15). Стадии развития показаны при разных увеличениях. Диплоидна только зигота (зачернена) (по Грелю).

а затем инцистируются, секретировав общую оболочку (гамонтоцисту). После гамонтогамии происходит формирование гамет и, соответственно, зигот. Из зигот формируются ооцисты (спорозо-

иты отсутствуют), которые содержат 4–16 гаплоидных спорозоитов.

Трофические стадии развиваются из спорозоитов и вырастают в крупных (иногда до 10 мм длиной) гамонтов.

Для них характерно скользкое движение, чему способствуют многочисленные продольные складки, или гребни поверхности тела, укрепленные микрофиламентами (см. рис. 269). Клетка гамонта подразделяется на два отдела, которые отделены друг от друга перегородкой: передний протомерит и задний более крупный и содержащий ядро дейтомерит. Передний конец протомерита часто несет специальный вырост — либо эпимерит, либо мукрон; форму последнего задает расположенный внутри коноид. Эпимериты бывают разного строения (рис. 91б) и служат для закоривания организма в эпителиальных клетках хозяина. Они отбрасываются после формирования сизигия, когда задняя клетка (сателлит) своим протомеритом прикрепляется к дейтомериту передней клетки (примита).

За исключением ранних стадий развития, грегарины живут преимущественно как внеклеточные паразиты. Они населяют кишечник и полости тела артикулят, моллюсков, иглокожих и оболочников. Чаще всего они встречаются в членистоногих (рис. 92). Однако патогенное воздействие отмечено лишь для немногих насекомых. Все циклы моноксенные (однохозяйные).

Класс объединяет три систематические группы (Archi-, Eu- и Neogregarinida). Эти группы различаются по следующим морфологическим признакам: наличию или отсутствию гамонтоцист,

специфике подразделения клетки трофонта на отделы и строению эпимерита. В отличие от эугрегаринов, архигрегарины и неогрегарины (шизогрегарины) развиваются преимущественно внутриклеточно и обладают шизогонией¹. Архигрегарины — паразиты морских червей²; неогрегарины — преимущественно насекомых. Примеры: *Gregarina*, *Mattesia*, *Monocystis*, *Selinidioides*, *Stylocephalus*, *Siedleckia*.

Класс COCCIDEA Leukart, 1879 — КОКЦИДИИ

Жизненный цикл кокцидий отличается от цикла грегаринов по нескольким признакам. Макрогамонты развиваются в макрогаметы без деления. Микрогамонты делятся и формируют, как правило, трехжгутиковые микрогаметы (рис. 89). Зигота преобразуется в ооцисту и делится в ходе спорогонии обычно на 4–32 (или более) споробластов. Споробласт выделяет собственную оболочку (образуется спороциста) и, претерпевая митотические деления, преобразуется в 2–8 (или более) спорозоитов.

Все кокцидии — внутриклеточные паразиты; исключения известны только в пределах отряда Protococcida. Подразделение на отряды базируется на сопоставлении жизненных циклов. При выделении таксономических единиц более низкого уровня (семейств и родов), особенно в крупных отрядах, претерпев-

¹ Авторы имеют в виду, что в отношении жизненного цикла различия между тремя таксонами грегаринов состоят в следующем: архи- и неогрегарины имеют шизогонию в цикле, и потому их иногда объединяют в нетаксономическую группировку шизогрегарины, а у центрального отряда грегаринов — Eugregarinida — цикл проходит без шизогонии. — *Прим. ред.*

² «Морские черви» в данном случае — это несколько семейств седентарных полихет, Sipunculida и Enteropneusta. — *Прим. ред.*

ших мощную адаптивную радиацию, основным признаком является количество спорозоитов в спороцисте и количество спороцист в ооцисте.

Отряд **Agamococcida** Levine, 1979 — **Агамококцидии**

Мерогония и гаметогония отсутствуют. После заражения хозяина спорозоиты соединяются попарно и сливаются, формируя зиготу. Агамококцидии паразитируют в морских аннелидах и кишечнополостных.

Примеры: *Rhytidocystis*, *Gemmocystis*.

Отряд **Protococcida** Kheisin, 1956 (Coelotrophida) — **Протококцидии**

В жизненном цикле протококцидий отсутствует стадия шизогонии. Трофонты, как и гамонты, созревают внеклеточно. Эти паразиты обнаружены в пищеварительном тракте и полости тела морских аннелид.

Примеры: *Eleutheroschizon*, *Grellia*.

Отряд **Adeleida** Léger, 1911 — **Аделеиды**

Подобно гамонтам грегаринов, гамонты аделеид в ходе своего созревания соединяются попарно, формируя сизигий. Однако здесь гамонты разного размера, поэтому подразделяются на макро- и микрогамонты, демонстрируя половой диморфизм. Микрогамонты соединяются с макрогамонтами латерально и обычно дают от 2 до 4 микрогамет. Перед тем как мерозоиты дифференцируются в гамонтов, они проходят

один или несколько циклов пролиферации в форме мерогонии. Первое поколение меронтов дает крупных мерозоитов, а второе — мелких: по-видимому, предшественников гамонтов.

Жизненный цикл бывает как гомоксенным, так и гетероксенным. Для многих гетероксенных видов, паразитирующих в беспозвоночных животных, дефинитивный хозяин и переносчик неизвестны. Особенно часто аделеиды встречаются в кишечном эпителии, а также железистых и жировых клетках беспозвоночных (нематод, аннелид, членистоногих, моллюсков и сипункулид). Некоторые виды рода *Haemogregarina* поражают клетки крови рыб и амфибий, иногда нанося экономический ущерб. Передача паразита новым особям хозяина происходит при участии кровососущего переносчика — пиявки или клеща. Представители рода *Klossia* обнаружены также в почках млекопитающих.

Примеры: *Adelea*, *Haemogregarina*, *Karyolysus*, *Klossia*.

Отряд **Eimeriida** Léger, 1911 — **Эймерииды**

В жизненном цикле Eimeriida сизигий отсутствует, микро- и макрогамонты развиваются отдельно. Микрогамонты всегда производят большое количество микрогамет. Зигота в большинстве случаев неподвижна. Спорогония проходит в два этапа: сначала формируются ооцисты со споробластами, затем из последних формируются спорозисты со спорозоитами. Количество спорозист и спорозоитов, формируемых в ооцисте, меньше, чем у аделеид. Роды отличают

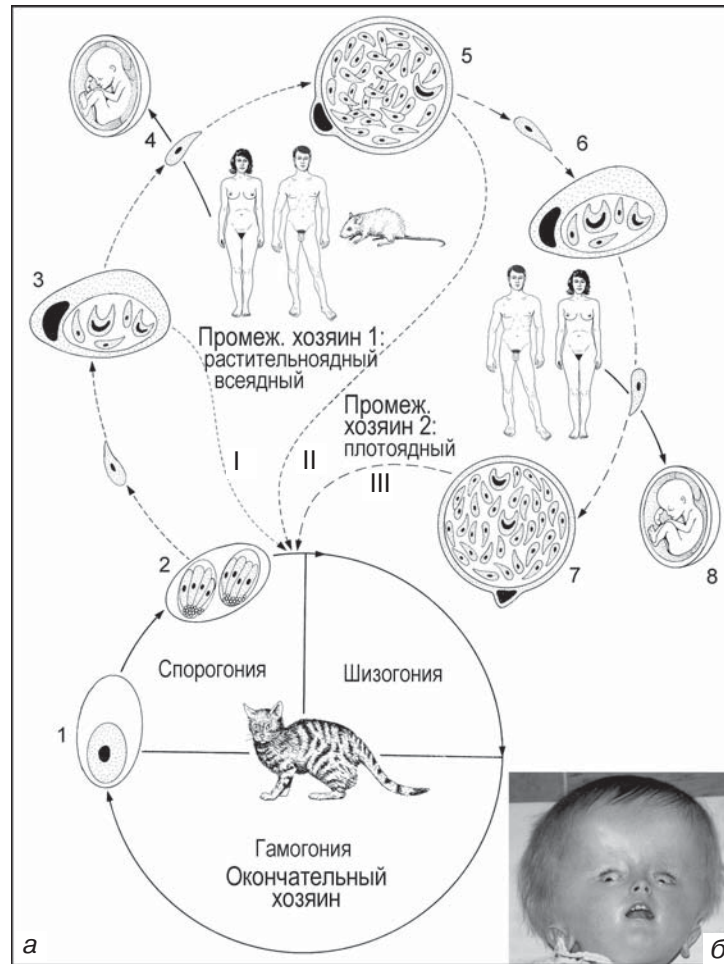


Рис. 93. Apicomplexa, Coccidia: а — жизненный цикл *Toxoplasma gondii*. 1 — неспорулированная ооциста в фекалиях кошки; 2 — развитие двух спороцист, содержащих по четыре спорозоида, которые высвобождаются в кишечнике промежуточного хозяина; 3 — развитие внутриклеточных псевдоцист, наполненных мерозоидами; 4 — вышедшие из лопнувших псевдоцист мерозоиты (тахизоиты) вызывают заражение плода или формируют устойчивые тканевые цисты (5) с покоящимися мерозоидами (которых называют бради-зоитами) в мышцах или мозге; 6 — повторение стадий 3–5 в плотоядном хозяине, которое сочетается с формированием тканевых цист (7) или вызывает конгенитальный токсоплазмоз у плода (8); в кошке продолжительность развития ооцист зависит от способа заражения: после заглатывания псевдоцист (I) — 9–11 дней, после заглатывания тканевых цист типа 1 (II) — 21–24 дня и после заглатывания тканевых цист типа 2 (III) — 3–5 дней; б — 14-месячная девочка с гидроцефалией, вызванной пренатальным токсоплазмозом (а — по Мельхорну, б — по Симон и Яннер).

друг от друга по наличию или отсутствию смены хозяев, но таксономические связи многих родов еще не определены. Свыше 450 видов родов *Eimeria* (в ооцисте 4 спороцисты, каждая с 2 спорозоидами, см. рис. 89) и *Isospora* (2 спороцисты, каждая с 4 спорозоидами) имеют моноксенный цикл и, как правило, высокоспецифичны к хозяину. Заражение происходит контаминативным путем через экскременты, которые заглатываются очередным хозяином. Двойная оболочка, образованная стенками ооцисты и спороцисты, обеспечивает паразиту надежную защиту от внешних воздействий. Она хорошо предохраняет паразита от высыхания и позволяет ему пройти спорогонию вне хозяина. Ооцисты сохраняют инвазионность в течение нескольких месяцев. Так же проходит спорогония у гетероксенных видов, жизненный цикл которых характеризуется факультативной или облигатной сменой хозяев (*Toxoplasma*, *Sarcocystis*, *Frenkelia*).

Для *Toxoplasma gondii* (2 спороцисты с 4 спорозоидами каждая) дефинитивным хозяином являются представители кошачьих. Все три фазы развития паразита завершаются у них в кишечном эпителии (рис. 93). Не только другие кошки, но также всеядные и травоядные млекопитающие заражаются при поедании ооцист. В перечень факультативных промежуточных хозяев *Toxoplasma gondii* входят объекты охоты кошачьих и человек. Попав в промежуточного хозяина, спорозоида прободают кишечный эпителий и поражают в первую очередь клетки лимфатической системы. Бинарное деление токсоплазмы очень своеобразно и носит название

эндодииогении (что означает внутриклеточное парное почкование. — *Прим. ред.*). После серии таких делений количество клеток паразита внутри паразитофорной вакуоли («псевдоцисты») увеличивается. На более поздних стадиях развития инфекции в мозгу или мышечной ткани формируются так называемые тканевые цисты, отделенные от тканей толстой стенкой. Они содержат многочисленных банановидных «цистомерозоитов», которые также формируются посредством эндодииогении и представляют собой стадии покоя. Когда такую мышечную ткань с тканевыми цистами поглощает другой промежуточный хозяин, эндодииогения возобновляется. Однако повторение шизогонии в промежуточных хозяевах не замыкает цикл; гамогония не начнется, пока псевдоцисты или тканевые цисты не попадут в кишечник окончательного хозяина (т.е. кошки).

Человек заражается токсоплазмой в основном при контакте с кошачьими экскрементами или через сырое мясо. У взрослых редко проявляются патологические симптомы — разве что набухают лимфатические узлы. Однако плацентарное заражение плода часто ведет к тяжелому или даже летальному заболеванию (детскому токсоплазмозу). Эта разновидность токсоплазмоза развивается только тогда, когда первое заражение происходит во время беременности. Инфицирование в ходе первого триместра обычно приводит к потере плода. На более поздних сроках беременности вероятность отторжения плода становится все ниже, но существует риск, что у младенца возникнут такие дефекты, как гидроцефалия, отложение



Рис. 94. Coccidea: шизогония *Sarcocystis suis hominis*. Стрелками отмечены закладываемые пары апикальных комплексов (из: Heydorn and Mehlhorn: Zentralbl. bakt. Microbiol. Hyg. 1. Abtl., Orig. A, 240 [1978] 123).

солей кальция в мозге или хориоретинит.

Облигатная смена хозяев характерна для многих эймериид, в частности, для *Sarcocystis*, *Aggregata* и *Frenkelia*. Промежуточными хозяевами служат животные-жертвы (или забиваемый человеком скот). Стадии гамогонии и спорогонии, однако, протекают только в плотоядных и всеядных (человек, хищные млекопитающие и птицы, змеи, головоногие моллюски) и обычно с менее выраженными симптомами. Для видовых имен паразитов этимологической основой зачастую служат названия обоих хозяев, например, *Sarcocystis suis hominis* (свинья – человек), *S. equicanis*

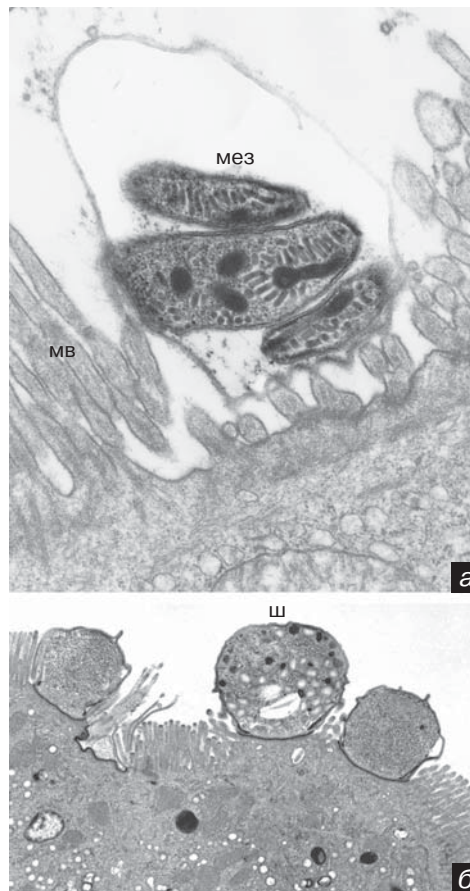


Рис. 95. Coccidea: ультраструктура *Cryptosporidium parvum*: а — три мерозоида (мез) внутри общей оболочки, прикрепленной к микровилям (мв) кишечного эпителия крысы; б — клетки эпителия с прикрепившимися шизонтами (ш) (а — любезно предоставлен Х. Мельхорном, Дюссельдорф; б — любезно предоставлен С. Пирс и С. Ципори, Сев. Графтон). Увел.: а — 20 000×, б — 4 500×.

(лошадь – собака) или *S. ovifelis* (корова – кошка). В ходе шизогонии в результате множественного деления трофонтов, обладающих единственным и, возможно, полиплоидным гигантским ядром, формируются мерозоицы, которые

затем также претерпевают шизогонию (рис. 94). Мерозоиты второй генерации называются метроцитами; они инвазируют мышечную ткань, где формируют посредством эндодиогении крупные, видимые невооруженным взглядом тканевые цисты, содержащие огромное количество особей паразита.

Cryptosporidium parvum вызывает диарею у животных и человека, в основном новорожденных (рис. 95). Весь жизненный цикл проходит в кишечнике млекопитающего. Благодаря быстрой оборачиваемости жизненного цикла паразита, в течение нескольких дней кишечник колонизирует огромное количество этих организмов. *Cryptosporidium* распространен в реках и озерах и встречается всесветно. Стандартное хлорирование водопроводной воды не убивает его толстостенные ооцисты. Для людей с сильно ослабленным иммунитетом заболевание криптоспоридиозом может стать смертельным.

Примеры: *Cryptosporidium*, *Eimeria*, *Frenkelia*, *Isospora*, *Sarcocystis*, *Toxoplasma*.

Класс **НАЕМАТОЗОЕА** Vivier, 1982

Апикальный комплекс спорозоитов и мерозоитов Naematozoea редуцирован; коноид, а иногда и коноидальные кольца, утрачены; только оокинеты некоторых видов имеют коноид. Поэтому некоторые авторы называют эту группу Aconoidina или Aconoidasida. Из под-

вижных зигот (= оокинет) образуются не спороцисты, а непосредственно спорозоиты¹. Инцистированные стадии отсутствуют, а инвазионное начало передается к промежуточным хозяевам только в жидкой среде, например через слюну. Naematozoea — кровяные паразиты с облигатно диксенным циклом, где позвоночные выступают в роли промежуточных хозяев, а артроподы — окончательных. Деление на отряды Haemosporidia и Piroplasmida основано главным образом на систематическом положении как окончательных, так и промежуточных хозяев.

Отряд **Haemosporidia** Danilewsky 1885 — **Гемоспоридии, кровяные споровики**

Кровососущие двукрылые передают промежуточному хозяину спорозоитов Haemosporidia со слюной во время укуса. Круг промежуточных хозяев рода *Plasmodium* (возбудителя малярии) составляют пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие (преимущественно грызуны и приматы). Окончательными хозяевами малярийного плазмодия служат комары родов *Anopheles*, *Aedes* и *Culex*; в них проходят фазы гамогонии и спорогонии.

При инфицировании промежуточного хозяина спорозоиты *Plasmodium* атакуют гепатоциты печени (рис. 96), где и развиваются в крупных (до 1 мм) шизонтов. Шизонты генерируют до не-

¹ Эти споровики никогда не выходят во внешнюю среду и, соответственно, в их жизненном цикле отсутствуют защищенные плотной оболочкой стадии, такие как спороциста. Оокинета уходит из пищеварительного тракта в полость тела дефинитивного хозяина, где питается и растет. Эта тонкостенная неподвижная стадия называется ооцистой. Она путем множественного почкования отрождает спорозоитов. — *Прим. ред.*

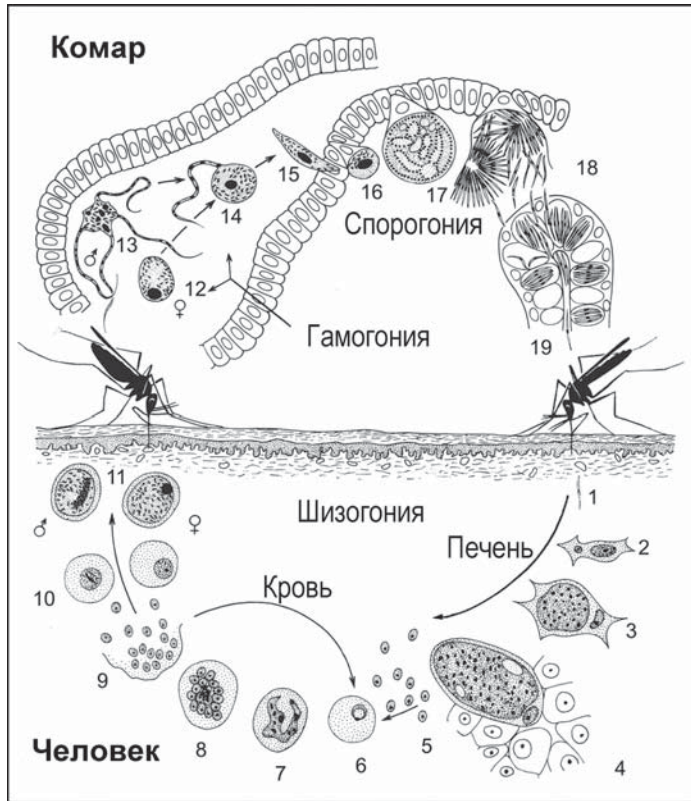


Рис. 96. Apicomplexa, Naematozoa: жизненный цикл *Plasmodium vivax*. В организме человека: 1–5 — шизогония в гепатоцитах, 6–9 — шизогония в эритроцитах, 10–11 — формирование гамет; в организме комара *Anopheles*: 12 — трансформация в макрогамету, 13 — формирование микрогамет, 14 — оплодотворение, 15 — оокинета, 16–18 — спорогония, 19 — миграция спорозоитов в слюнные железы (по Грелю).

скольких тысяч мерозоитов — это так называемая первичная, или экзо-эритроцитарная, шизогония. Некоторые спорозоиты не растут, а сохраняются в печени в неактивной форме (гипнозоиты) и могут приступать к росту через годы, вызывая рецидив заболевания. Вышедшие из печени мерозоиты внедряются в эритроциты (рис. 97, 98), где размножаются путем шизогонии, которая отличается от предыдущей (в печени) тем, что выходит меньшее количество мерозоитов. Эта вторичная, или эритроцитарная, шизогония повторяется многократно. Через несколько дней деления

внутри красных кровяных телец становятся синхронными, таким образом, промежуточный хозяин страдает от периодических массивных атак паразита. Находясь в паразитофорной вакуоли, паразиты удовлетворяют свою потребность в белковой пище, поглощая гемоглобин при помощи фагоцитоза¹ через микропоры. При выходе нового поколения мерозоитов эритроциты подвергаются лизису и в кровь попадают фрагменты клеток и непереваренные продукты деградации гемоглобина (так называемый пигмент, или гемозоин). Это вызывает характерное лихорадоч-

¹ Скорее, это пиноцитоз. — Прим. пер.

ное состояние, периодически возникающее у больного, которое называется малярией или болотной лихорадкой. Примерно через 10 дней в промежуточном хозяине из мерозоитов начинают развиваться первые мужские и женские гамонты, однако процесс гамогонии дальше не идет, пока гамонты не попадут в кишечник комара. Там из микрогамонтов формируются микрогаметы, которые сливаются с макрогаметами. Оокинеты (подвижные зиготы) внедряются в ткани кишечника, где инкапсулируются внутри оболочки, выделяемой клетками кишечника. В таких тонкостенных ооцистах развиваются спорозоиты. Оболочка ооцисты разрывается, зрелые спорозоиты мигрируют с током гемолимфы и накапливаются в слюнных железах хозяина, где обретают инвазионность. Для завершения гамогонии нужна температура выше 16 °С, поэтому малярия встречается преимущественно в теплых районах планеты. В настоящее время известно около 160 видов *Plasmodium*, но только 11 из них патогенны для человека или вызывают эпизоотии. Некоторые характеристики четырех наиболее опасных для человека видов перечислены в таблице 12.

Малярия (от *староитал.*: mala agia — дурной воздух) характерна преимущественно для районов Африки к югу от Сахары, обширных областей Ближнего Востока, Южной Азии, Юго-Восточной Азии, Океании, Гаити, Центральной и Южной Америки, а также частично Мексики, Северной Африки и Доминиканской республики. В совокупности эта болезнь встречается или была отмечена ранее в более чем 100 странах. Иногда она прорывается в умерен-

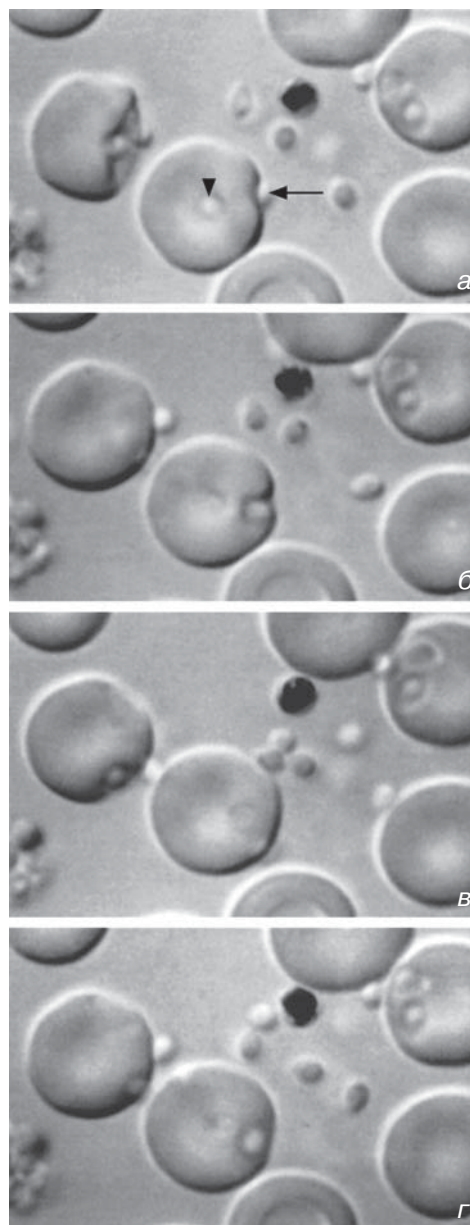


Рис. 97. Haematozoa: а–г — стадии внедрения спорозои́та (длинная стрелка) *Plasmodium* в предварительно зараженный эритроцит (короткая стрелка) (любезно предоставлен Б. Эндерс, Марбург и Г. Керлен, Геттинген). Увел.: 4 000х.

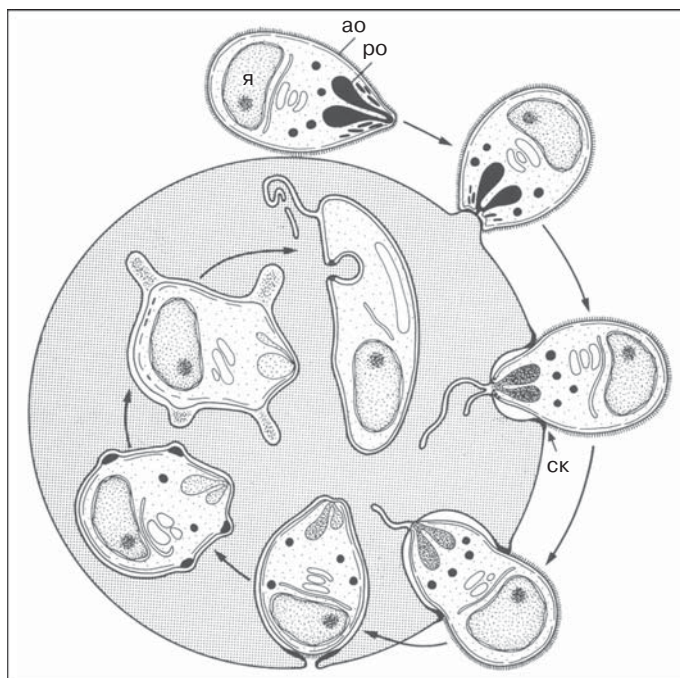


Рис. 98. Наematozоеа: схема внедрения мерозоида *Plasmodium knowlesi* в эритроцит и его дальнейших трансформаций внутри эритроцита. ао — антигенное опущение, ро — роптрии на разных стадиях своего опустошения, ск — кольцевой скользящий контакт, перемещающийся спереди назад по внедряющемуся паразиту, я — ядро (по Баннистеру).

Таблица 12. Особенности патогенных для человека видов *Plasmodium*

Возбудитель	Разновидность малярии	Латентный период	Периодичность лихорадки	Летальность
<i>P. vivax</i>	трехдневная	8–16 дней	48 часов	–
<i>P. ovale</i>	трехдневная	Около 15 дней	48 часов	–
<i>P. malariae</i>	четырёхдневная	20–35 дней	72 часа	+/-
<i>P. falciparum</i>	тропическая, или злокачественная	7–12 дней	нерегулярная	+

ные широты; 300 лет назад мощные эпидемии распространялись на север вплоть до Полярного круга. Свидетельство тому — сохранившиеся упоминания: «холодная лихорадка», «перемежающаяся лихорадка», «болотная лихорадка». В Центральной Европе люди заболевали в Голландии и Германии в прибрежных и болотистых районах. По-видимому, заболевания были вызваны *P. vivax* и имели характер эпидемии, т.к.

между 1858 и 1869 годами во время строительства германского морского порта Вильгельмсхафен было поражено 18 000 человек. Только в XX веке распространение малярии удалось взять под контроль в районах с умеренным климатом и в Средиземноморье, главным образом за счет осушения болот и использования репеллентов и пестицидов. Однако очаги малярии возникают из-за больных, вернувшихся в умерен-

ные широты из типично малярийных районов. В Германии в течение 1996–1997 годов было отмечено 2000 случаев завезенной малярии.

Малярия все еще чрезвычайно распространена и в тропических районах остается главным инфекционным заболеванием, причем ее удельный вес имеет тенденцию к увеличению. Основная причина неудач борьбы с малярией в тропической зоне — быстрое появление устойчивых к терапии штаммов *Plasmodium falciparum*. По-видимому, 300–500 млн человек в настоящее время страдают от злокачественной малярии. По данным Всемирной организации здравоохранения в Африке ежегодно умирает около миллиона инфицированных малярией детей в возрасте до 5 лет и более 2 млн по всему миру. Развитие естественного иммунитета возможно только в районах, где возбудитель присутствует постоянно и заражение происходит достаточно часто, причем вырабатывается он медленно и не бывает абсолютным. Поэтому большие усилия прилагаются для создания вакцины.

Примеры: *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Plasmodium*.

Отряд **Piroplasmida** Wenyon, 1926 — Пироплазмиды

Пироплазмиды распространены всесветно. У мерозоитов и спорозоитов коноид, частично полярные кольца, субпелликулярные микротрубочки, микрономы и роптрии присутствуют лишь в рудиментарной форме или полностью утрачены. Ооцисты, споры или псевдоцисты и жгутиковые стадии также отсутствуют. Пироплазмиды паразитиру-

ют в лимфоцитах, эритроцитах и других кровяных или кроветворящих клетках холоднокровных и теплокровных позвоночных. При питании в эритроцитах они, в отличие от гемоспоридий, не производят гемозоин и вообще какой-либо пигмент. Они способны как к множественному, так и к бинарному делению. В процессе гамогонии возникают безжгутиковые микрогаметы; функцию жгутиков выполняют похожие на аксоподии выросты клеточной поверхности.

Жизненный цикл сходен с таковым *Haemosporidia*. Насколько известно, заражение промежуточных хозяев происходит через слюну иксодовых клещей (*Ixodidae*). В их кишечном эпителии, а также в альвеолах слюнных желез протекают стадии гамогонии и спорогонии.

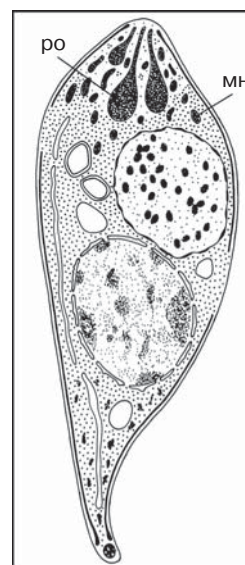


Рис. 99. Наematozoea: *Babesia bigemina*, схема строения эритроцитарного мерозоида, не имеющего коноида; мн — микрономы, ро — роптрии (по Шолтизеку). Увел.: 14 000×.

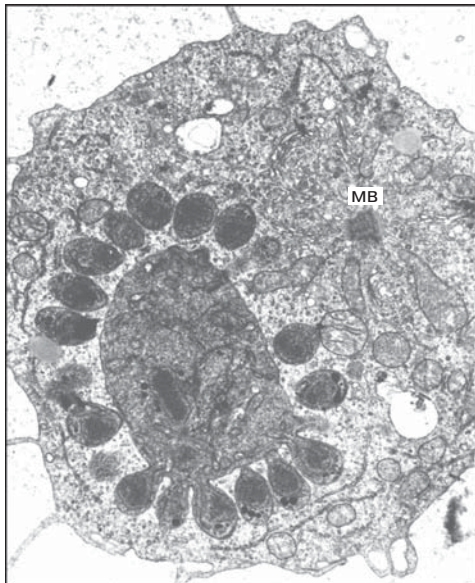


Рис. 100. Наematozoea: шизонт мерозонта *Theileria annulata* внутри лимфоцита коровы. Присутствие паразита стимулирует деление клетки хозяина. mv — митотическое веретено (любезно предоставлен Х. Мельхорном, Дюссельдорф). Увел.: 5 700×.

Зиготы некоторых видов *Babesia* способны проникать не только в слюнные железы, но и в другие органы клеща. Если они поражают яичники и яйца, открывается новый путь заражения следующего поколения — трансвариальная передача. В этом случае даже молодые нимфы, которые еще ни разу не сосали кровь позвоночных, становятся переносчиками. Из-за этой особенности их биологии многие иксодовые клещи представляют собой серьезную угрозу как переносчики тяжелых заболеваний человека и сельскохозяйственных животных. Например, смертность крупного рогатого скота от тexasской лихорадки, вызываемой *Babesia bigemina*

(рис. 99), достигала 50%. Три вида *Babesia* (*B. bovis*, *B. divergens* и *B. microti*) заражают также и человека, вызывая тяжелое или даже смертельное заболевание; особенно уязвимы ВИЧ-инфицированные пациенты.

Считается, что пироплазмиды — по крайней мере, некоторые из них — заполняют экологическую нишу, недоступную *Plasmodium*, — поражают жвачных животных, невосприимчивых к малярии. Это утверждение, видимо, особенно справедливо по отношению к представителям рода *Theileria* (рис. 100). Вызываемые ими болезни наводят ужас на скотоводов; тейлериозы вызывают массовый падеж крупного и мелкого рогатого скота. Примеры тейлериозов: лихорадка Восточного Берега (восточная и центральная Африка), средиземноморский тейлериоз.

Примеры: *Babesia*, *Dactylosoma*, *Piroplasma*, *Theileria*.

Подтип **CILIOPHORA** Doflein, 1901 — **ИНФУЗОРИИ, ЦИЛИАТЫ**

Ранее этот таксон называли Ciliata (Perty, 1952) и Infusoria (Bütschli, 1887). В настоящее время известно более 8000 видов. Основные отличительные признаки инфузорий сводятся к особенностям их морфологической организации и жизненного цикла. Помимо наличия, как правило, многочисленных ресничек (рис. 101), общая характеристика может быть сведена к трем признакам: (1) особенности строения кортекса, (2) наличие ядерного дуализма и (3) конъюгации во время половой фазы жизненного цикла. Необходимо подчеркнуть, что только сочетание всех трех признаков

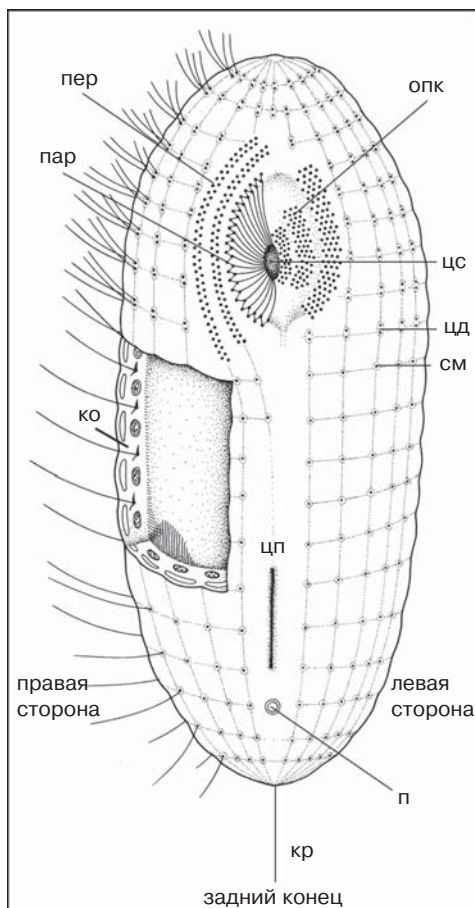


Рис. 101. *Alvelolata*, Ciliophora: схема строения вентральной стороны идеализированной инфузории. ко — кортикальный слой, где показаны альвеолы, митохондрии и сеть филаментов, кр — каудальная ресничка, опк — оральные поликинетиды, пар — пароральные кинеты, пер — периоральные кинеты, п — пора сократительной вакуоли, сд — соматические дикинетиды, см — соматические монокинетиды, цп — цитопрокт, или порошица, цс — цитостом (по Линну и Смолу).

очерчивает цилиат как монофилетический таксон.

Кортекс (рис. 102, 103), также называемый кортикальным слоем, обеспечи-

вает относительное постоянство формы тела каждого вида. При общей толщине 1–4 мкм он состоит из двух компонентов: (1) пелликулы и (2) корешков ресничек, которые формируют так называемую инфрацилиатуру. Встречаются и дополнительные структурные элементы.

К пелликуле относится клеточная мембрана (плазмалемма) и в некоторых случаях дополнительная перилемма как внеклеточный компонент. В основании ресничек расположены углубления (парасомальные мешочки), в которых идет пиноцитоз. Непосредственно под плазмалеммой находится система альвеол. Эти уплощенные вакуоли расположены мозаично, и почти всегда их расположение видоспецифично. В ряде случаев внутри вакуолей откладываются белковые (*Euplotes*, рис. 104) или обызвествленные полисахаридные пластинки (*Coleps*, рис. 134), которые повышают стабильность кортикальной цитоплазмы. По некоторым данным, они играют важную роль в ионной регуляции. Пелликула в самом широком смысле включает также белковый слой под альвеолами, называемый эпиплазмой (рис. 105), и идущие над ней и под ней продольные ленты микротрубочек (супра-эпиплазматические и суб-эпиплазматические микротрубочки). Оба компонента, вероятно, выполняют стабилизирующую функцию, а также играют определенную роль в морфогенезе кортекса.

Инфрацилиатура состоит из кинетид. Каждая кинетида включает либо одиночную кинетосому (монокинетид), либо пару связанных (дикинетид), либо много сближенных кинетосом (поликинетид) и отходящую от кинетосом

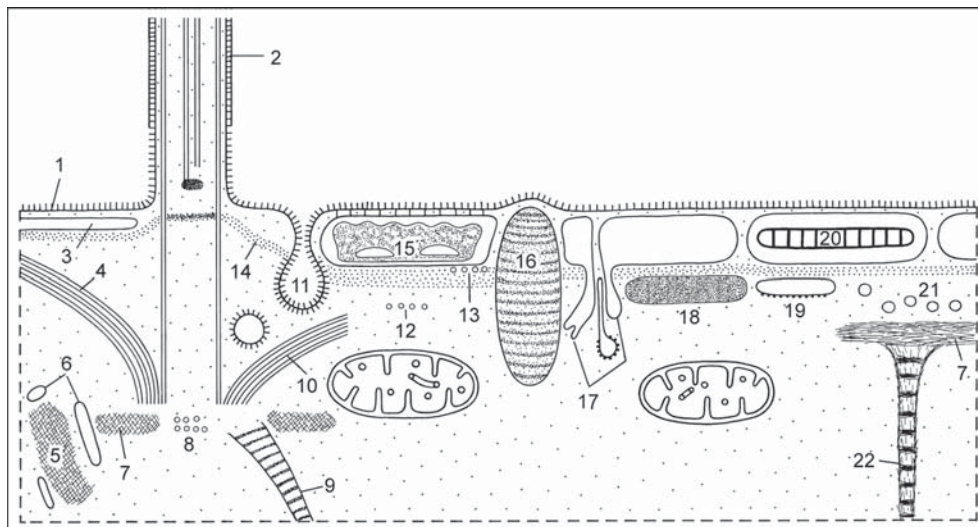


Рис. 102. Ciliophora: обобщенная схема кортикальных структур цилиат: 1 — плазматическая мембрана, 2 — перилемма, 3 — альвеола, 4 — постцилиарные микротрубочки, 5 — мионема, 6 — цистерны эндоплазматического ретикулума, 7 — филаментозный слой, 8 — субкинетальные микротрубочки, 9 — кинетодесма, 10 — трансверсальные микротрубочки, 11 — парасомальный мешочек, 12 и 13 — продольные микротрубочки, 14 — эпиплазма, 15 — обызвествленная альвеолярная пластинка, 16 — экстросома, 17 — альвеолоцита, 18 — полисахаридная пластинка, 19 — цистерна шероховатого ЭПР, 20 — гликопротеиновые пластинки в альвеоле, 21 — везикулы, 22 — поперечно исчерченный пучок микрофиламентов (по Барделю).

систему корешков. Необязательно каждая кинетосома несет собственную ресничку. К корешковым структурам относятся три компонента: состоящая из филаментов кинетодесмальная фибрилла (кинетодесма), которая у почти всех инфузорий направлена вперед, и две ленты микротрубочек — трансверсальная, ориентированная вбок и постцилиарная, направленная наискось назад (рис. 106). Относительные размеры и ориентация корешков и иных структурных элементов в составе соматических кинетид являются таксономическими признаками: каждый класс характеризуется уникальной конфигурацией (см. рис. 115).

Кинетосомы часто связаны друг с другом базальными (субкинетальными) лентами микротрубочек, постцилиарными микротрубочками или кинетодесмальными фибриллами, которые обеспечивают точную продольную ориентацию кинетосом и ресничек. Таким образом, служащие для локомоции реснички — соматические реснички — организованы в продольные ряды (кинететы). Их порядок нарушается так называемыми периральными кинетами только в околоротовой области (рис. 107). В некоторых особых случаях группы ресничек расположены очень близко друг к другу, но без каких-либо явных признаков слияния (рис. 108);

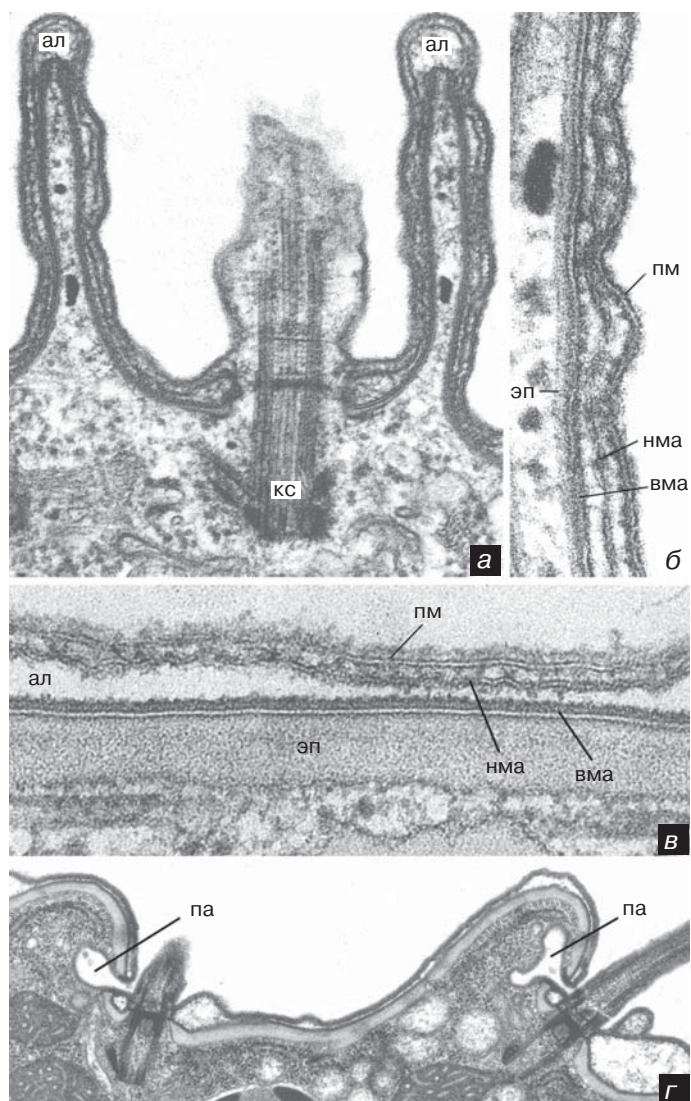


Рис. 103. Ciliophora: электронограммы кортекса *Paramecium* (а, б) и *Pseudomicrothorax* (в, г). ал — альвеола, вма — внутренняя мембрана альвеолы, кс — кинетосома, нма — наружная мембрана альвеолы, па — парасомальный мешочек, эп — эпиллазма. Увел.: а — 50 000×, б — 150 000×, в — 160 000×, г — 25 000×.

единственное известное исключение — *Glaucoma ferox*; у этой инфузории кончики ресничек, составляющих мембранеллу, связаны специальными контактами. Реснички могут формировать кластеры (цирры) или группы в форме пластинки (мембранеллы). Цирры напоминают конечности и служат для

«шагания» по субстрату, мембранеллы — в основном для подгонки пищевых частиц.

Кортекс содержит и другие органеллы, в первую очередь экструсомы и сократимые фибриллы (мионемы), а также митохондрии, цистерны ЭПР и несколько типов везикул. Между кор-

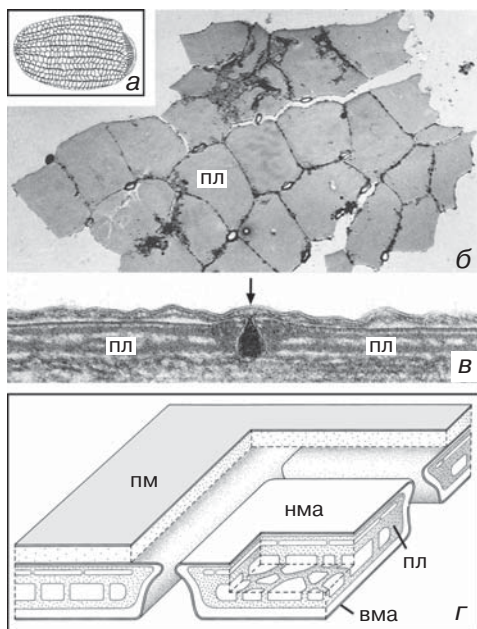


Рис. 104. Ciliophora: альвеолярные пластинки у эуплотесов. а — система аргентофильных линий; б — изолированные пластинки, сохранившие свое взаимное расположение; в — поперечный срез пластинок (пл), расположенных внутри двух альвеол, граница между которыми указана стрелкой; г — схема устройства пелликулы. вма — внутренняя мембрана альвеолы, пм — плазматическая мембрана, нма — наружная мембрана альвеолы (из: Hausmann and Kaiser: J. Ultrastruct. Res. 67 [1979] 15). Увел.: а — 250х, б — 2 200х, в — 85 000х.

тексом и эндоплазмой иногда существует пограничный слой, образованный поперечно исчерченными пучками филаментов, организованными в виде плотного слоя или относительно рыхлой сети.

Сложное строение кортекса и наличие в его составе сетчатых структур отнюдь не препятствует сократимости клетки, но существенно затрудняет обмен с внешней средой. Поэтому для

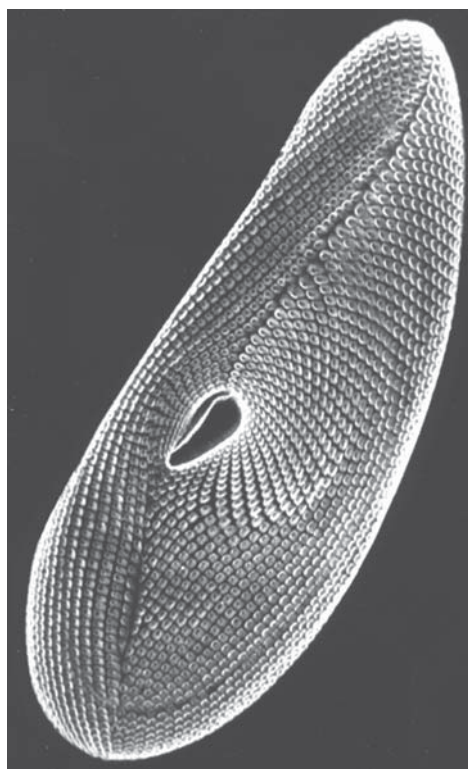


Рис. 105. Ciliophora: эпиплазматические белковые пластинки *Parametium*, выявленные при помощи иммунофлуоресцентной конфокальной микроскопии (из: Jeanmaire et al.: Europ. J. Protistol. 29 [1993] 311). Увел.: 600х.

импорта и экспорта веществ на вентральной поверхности многих инфузорий имеется удлиненная зона, в которой кинеты отсутствуют. Типичные цилиаты часто имеют в этой области глубокую инвагинацию — ротовую воронку (цитостом), — дно которой участвует в фагоцитозе и формировании пищеварительной вакуоли. Специальные структурные комплексы имеются также и для экзоцитоза, они обеспечи-

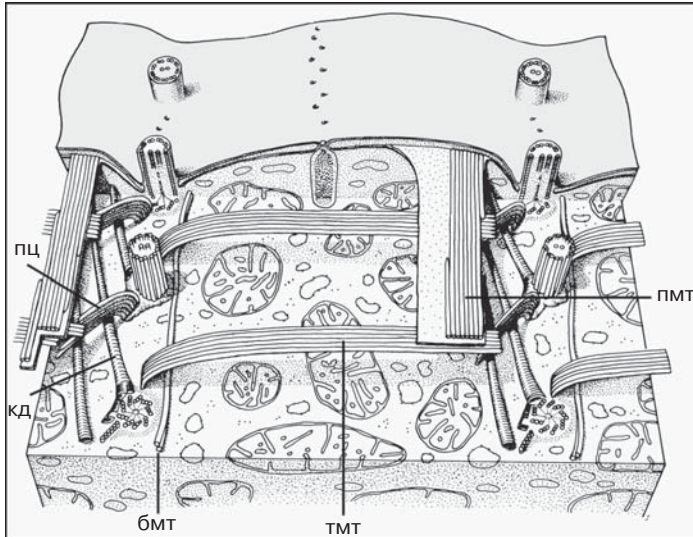


Рис. 106. Ciliophora: схема корешковых структур кинетосом *Tetrahymena*. бмт — базальные микротрубочки, кд — кинетодесма, пмт — продольные микротрубочки, пц — постцилиарные микротрубочки, тмт — трансверсальные микротрубочки (по Аллену).

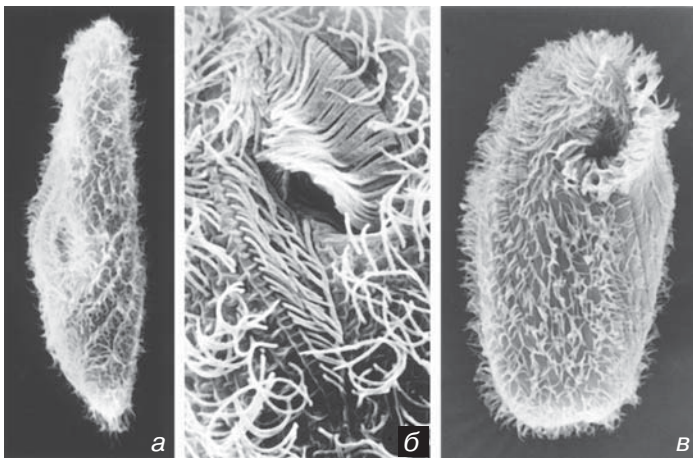


Рис. 107. Ciliophora: ресничный покров у *Paramecium* (а), *Frontonia* (б) и *Climacostomum* (в) (сканирующая электронная микроскопия). Увел.: а — 270х, б — 1 400х, в — 200х.

вают слияние мембран вакуоли с плазмалеммой: цитопрокт (цитопиг) для выведения оформленных остатков пищи; одна или более пор для выведения жидкого содержимого сократительных вакуолей. Особенности строения кортекса определяют и форму бинарного деления, поскольку борозда деления обычно проходит поперек кинет. В ходе этого процесса задняя часть клет-

ки (опист) формирует новую околотовую область, в то время как передняя часть клетки (протер) — новую зону цитопрокта.

Впечатление о сложности кортекса можно плучить даже на светооптическом уровне, используя метод импрегнации серебром (рис. 109). И хотя не всегда ясно, какие элементы кортекса при этом выявляются, результаты сереб-

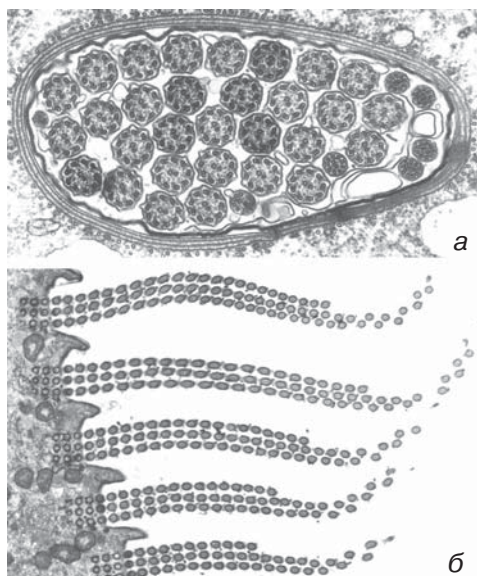


Рис. 108. Ciliophora: *a* — поперечный срез основания цирри *Euplotes vannus*; *б* — мембранеллы *Euplotes vannus* (*a* — из: Hausmann and Kaiser: J. Ultrastruct. Res. 67 [1979] 15). Увел.: *a* — 24 000 \times , *б* — 1 700 \times .

рения воспроизводимы и видоспецифичны. Анализ рисунка серебрения остается надежным методом таксономических и морфогенетических исследований (рис. 110). Однако во всей полноте строение кортекса можно выявить только электронно-микроскопическими исследованиями ультратонких срезов¹; для нескольких видов существуют очень точные трехмерные реконструкции организации кортекса (рис. 106, 111, 215).

Следующий в высшей степени характерный признак инфузорий — наличие ядер двух типов. В клетке инфузории содержится одно или более соматических ядер (макронуклеусов), а также

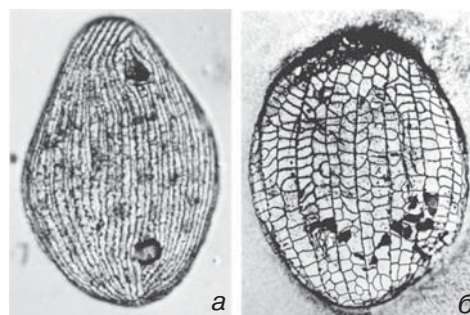


Рис. 109. Ciliophora: система аргентофильных линий у *Colpidium* (*a*) и *Euplotes* (*б*) (*a* — любезно предоставлен В. Фойснером, Зальцбург). Увел.: *a* и *б* — 450 \times .

от одного до нескольких генеративных ядер (микронуклеусов) (рис. 112). Микронуклеусы диплоидны и относительно невелики (2–5 мкм), в то время как макронуклеусы характеризуются высоким уровнем амплификации генов, имеют более крупный размер и разнообразны по форме (рис. 113). Макронуклеусы — это место синтеза РНК; они ответственны за нормальный клеточный метаболизм. В микронуклеусах идет генетическая рекомбинация. Форма макронуклеусов очень изменчива: эти ядра бывают округлыми, ветвящимися, четковидными и даже фрагментированными. Нормальное митотическое или мейотическое деление с внутриядерным веретеном претерпевает только микронуклеус (рис. 114). Кариокинез макронуклеуса происходит без участия веретена, и его механизм не вполне понятен. В ходе полового процесса (*a* у *Karyorelictida* и во время обычного бинарного деления) старые макронуклеусы обычно дегенерируют, а новые затем развиваются пу-

¹ Также находят применение методы иммуно-цитохимического окрашивания и конфокальной микроскопии. — *Прим. ред.*

Рис. 110. Ciliophora: многообразие систем аргентофильных линий (I–III) сведено к основным типам, которые могут дать ключ к филогенетическим взаимоотношениям инфузорий (любезно предоставлен В. Фойснером, Зальцбург).

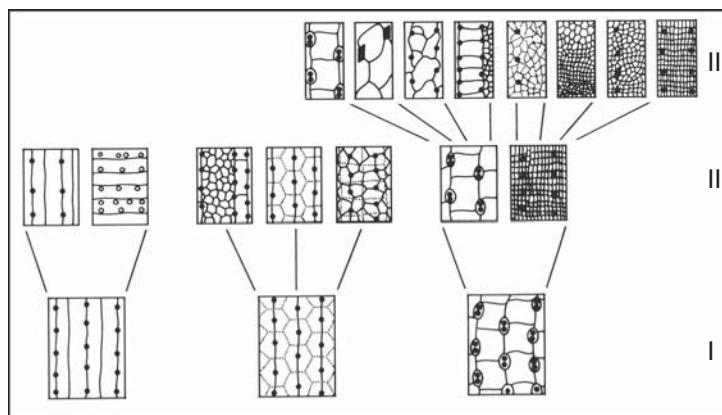
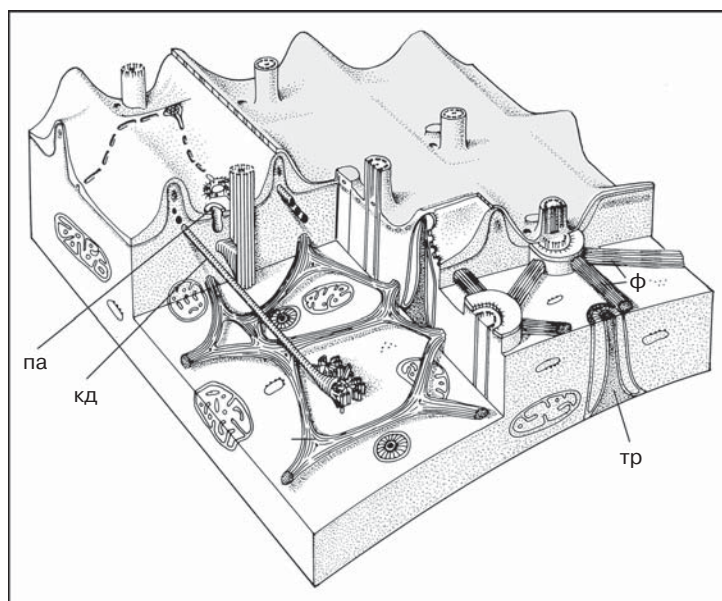


Рис. 111. Ciliophora: схема кортекса *Paramecium caudatum*. кд — кинетодесма, па — парасомальный мешочек, тр — трихостиста, ф — филаменты (по Аллену).



тем модификации микронуклеусов. Конъюгация — частичное и преходящее слияние двух особей одного вида — центральное событие в половом процессе Ciliophora (рис. 114б). Находясь в состоянии частичного слияния, которое может продолжаться несколько часов, клетки обмениваются гаплоидными ядрами — дериватами микронуклеусов. После миграции ядер партнеры разде-

ляются. Теперь они называются эконъюгантами и, размножаясь далее агамно, становятся родоначальниками новых клональных линий.

Система Ciliophora неоднократно подвергалась изменениям со времен Бючли (Bütschli) и Каля (Kahl), заложивших ее основы. Исходно главным критерием был тип цилиатуры. Базируясь на нем, было довольно легко под-

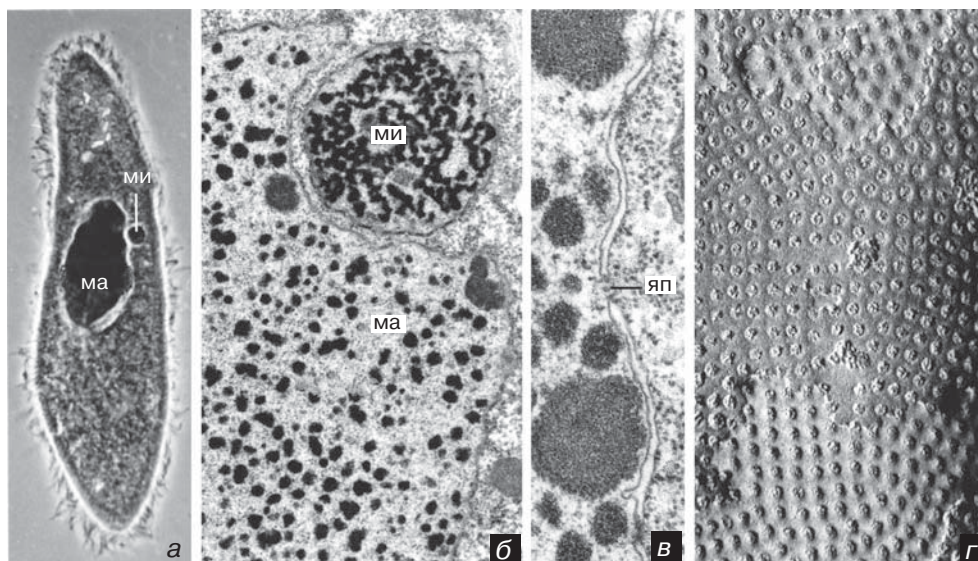


Рис. 112. Ciliophora: ядерный дуализм *Paramecium* (а) и *Colpidium* (б, в); г — упорядоченное расположение и многочисленность ядерных пор макронуклеуса *Paramecium*. ма — макронуклеус, ми — микронуклеус, яп — ядерная пора (г — любезно предоставлен Р.Д. Алленом, Гонолулу). Увел.: а — 400х, б — 15 000х, в — 60 000х, г — 40 000х.

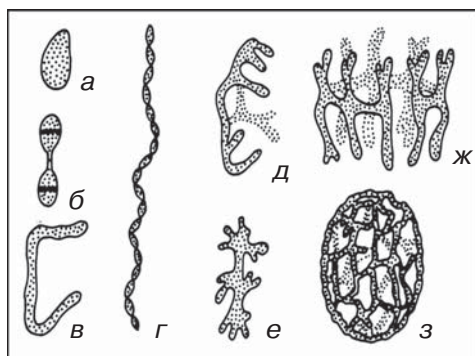


Рис. 113. Ciliophora: многообразие форм макронуклеуса: а — *Paramecium*, б — *Stylonychia*, в — *Vorticella*, г — *Spirostomum*, д — *Ophryodendron*, е — *Conchophthirius*, ж — *Epherota*, з — *Metaphrya* (по Грелю).

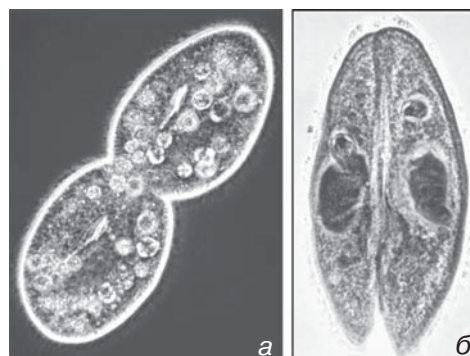


Рис. 114. Ciliophora: *Paramecium* во время деления (а) и конъюгации (б). Увел.: а — 250х, б — 290х.

разделять инфузорий на такие крупные группировки, как Holotricha, Chonotricha, Peritricha, Spirotricha и Suctoria. Примерно с 1970-го года стали учиты-

вать особенности морфогенеза ротового аппарата. В системе Ливайна с соавторами, опубликованной в 1980 году, инфузории были разделены на три клас-

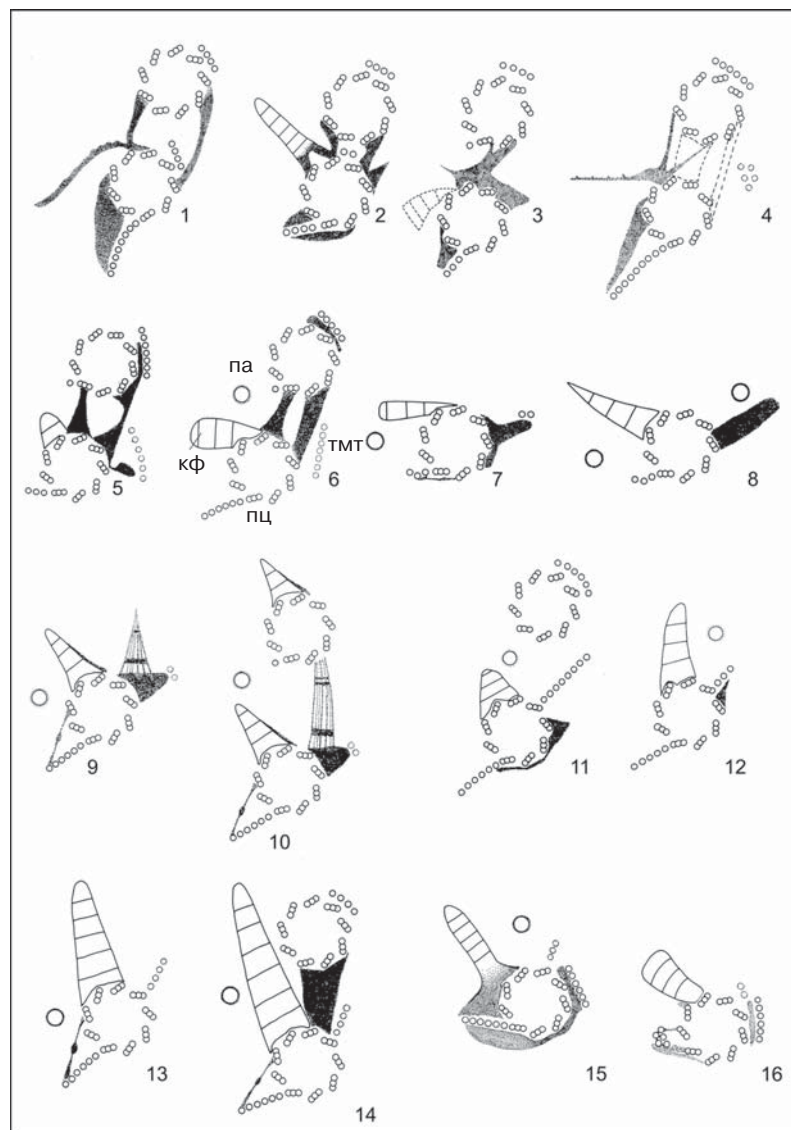


Рис. 115. Ciliophora: схемы строения соматических кинетид нескольких классов инфузорий. С кинетосомами связаны: направленные вперед кинетодесмальные фибриллы (кф), направленные назад постцилиарные (пц) и отходящие вправо трансверсальные ленты микротрубочек (тмт), а также парасомальный мешочек (па). Karyorelictea: *Geleia* (1) и *Protocruzia* (2); Spirotrichea: *Stylonychia* (3) и *Climacostomum* (4); Colpodea: *Sorogena* (5) и *Pseudoplatyophrya* (6); Phyllopharyngea: *Hypocoma* (7) и *Trichophrya* (8); Nassophorea: монокинетид (9) и дикинетид (10) *Nassula*; Oligohymenophorea: *Colpidium* (11) и *Ichthyophthirius* (12); Prostomatea: монокинетид (13) и дикинетид (14) *Coleps*; Litostomatea: *Lepidotrachelophyllum* (15) и *Isotricha* (16) (по Линну и Гвелфу).

Таблица 13. Классификация типа Ciliophora по Линну и Смолу 2000 года

<p>Тип CILIOPHORA Doflein, 1901</p> <p>Подтип POSTCILIODESMATOPHORA Gerassimova & Seravin, 1976</p> <p>Класс Karyorelictea Corliss, 1974</p> <p>Класс Heterotrichea Stein, 1859</p> <p>Подтип INTRAMACRONUCLEATA Lynn, 1996</p> <p>Класс Spirotrichea Bütschli, 1889</p> <p>Подкласс Protocruziidia de Puytorac et al., 1984</p> <p>Подкласс Phacodiniidia Small & Lynn, 1985</p> <p>Подкласс Hypotrichia Stein, 1859</p> <p>Подкласс Choreotrichia Small & Lynn, 1985</p> <p>Подкласс Stichotrichia Small & Lynn, 1985</p> <p>Подкласс Oligotrichia Bütschli, 1887</p> <p>Класс Litostomatea Small & Lynn, 1981</p> <p>Подкласс Haptoria Corliss, 1974</p> <p>Подкласс Trichostomatia Bütschli, 1889</p> <p>Класс Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974</p> <p>Подкласс Phyllopharyngia de Puytorac et al., 1974</p> <p>Подкласс Rhynchodia Chatton & Lwoff, 1939</p> <p>Подкласс Chonotrichia Wallengren, 1895</p> <p>Подкласс Suctoria Claparède & Lachmann, 1858</p> <p>Класс Nassophorea Small & Lynn, 1981</p> <p>Класс Colpodea Small & Lynn, 1981</p> <p>Класс Prostomatea Schewiakoff, 1896</p> <p>Класс Plagiopylea Small & Lynn, 1985</p> <p>Класс Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974</p> <p>Подкласс Peniculia Faure-Fremiet in Corliss, 1956</p> <p>Подкласс Scuticociliatia Small, 1967</p> <p>Подкласс Hymenostomatia Delage & Herouard, 1896</p> <p>Подкласс Apostomatia Chatton & Lwoff, 1928</p> <p>Подкласс Peritrichia, Stein, 1859</p> <p>Подкласс Astomatia Schewiakoff, 1896</p>

са: Kinetophragminophorea (ротовая цилиатура производна от соматической), Oligohymenophorea (ротовая цилиатура состоит из немногих мембранелл) и Polyhymenophorea (ротовая цилиатура включает множество мембранелл). Сегодня предпочтение отдается системе, которая учитывает признаки как соматической, так и окологротовой инфрацилиатуры (рис. 115). Эта система опирается в первую очередь на признаки ульт-

траструктурной организации кортекса, но также учитывает строение ротового аппарата и другие морфологические детали, особенности жизненного цикла и имеющиеся молекулярные данные. С получением новых молекулярно-генетических и ультраструктурных данных, которые накапливаются сравнительно медленно, следует ожидать новых изменений в системе. Тем не менее, уже сегодня кажется вполне очевидным, что

организмы с соматическими дикинетидами и слабо выраженным ядерным дуализмом представляли собой начальную точку радиации. От таких организмов эволюционировал целый спектр таксонов, недавно сгруппированных в два надкласса и десять классов (табл. 13).

Надкласс
POSTCILIODESMATOPHORA
Gerassimova & Seravin, 1976

Оба класса этого таксона обладают идентичными соматическими дикинетидами. Кинетодесма отходит только от задней кинетосомы. Она хорошо развита у большинства представителей надкласса и обычно направлена к переднему полюсу клетки (но иногда и к заднему, подобно тому как она ориентирована у *Oligotrichia* и *Stichotrichia*). Последовательные кинетодесмальные фибриллы не сливаются в общий тяж в пределах кинеты. Лента длинных постцилиарных микротрубочек идет назад, при этом она накладывается на такие же ленты, отходящие от последующих дикинетид в ряду. Объединенные таким образом тяжи микротрубочек (постцилиодесмы) хорошо видны даже под световым микроскопом, и именно они являются наиболее важным морфологическим признаком надкласса. Помимо кинет, состоящих из дикинетид, имеются также поля ресничек с монокинетидными рядами. Парасомальные мешочки и альвеолы иногда слабо развиты. Наиболее часто встречаются такие экстру-

сомы, как мукоцисты, пигментоцисты и рабдоцисты. Макронуклеус или не делится (*Karyorelictea*), или делится при помощи внеядерных микротрубочек (*Heterotrichea*).

Класс **KARYORELICTEA** Corliss,
1974 — **КАРИОРЕЛИКТИДЫ**

Ныне живущие представители этого класса (рис. 116) обладают примитивным ядерным аппаратом. Микронуклеусы и макронуклеусы содержат почти одинаковый диплоидный набор ДНК (подобно *Protocruzia* из *Spirotrichea*). Кроме того, квазидиплоидные макронуклеусы, которых в клетке обычно два, не в состоянии делиться. В процессе бесполого размножения они полностью дегенерируют и формируются заново из дочернего микронуклеуса после его дополнительного деления. Такое поведение макронуклеуса представляет собой замечательное исключение из общего правила, так как здесь, в отличие от всех инфузорий, воспроизводство макронуклеуса идет при помощи настоящего митоза с развитым веретеном.¹ Оральные поликинетиды отсутствуют. Таксон объединяет три отряда: *Protostomatida*, *Loxodida* и *Protoheterotrichida*.

Karyorelictida (которых в прошлом часто относили к *Holotricha*) имеют удлиненное тело, обычно равномерно покрытое ресничками. Большинство из них живет в морской интерстициали. Немногие пресноводные представители относятся к *Loxodida*; они имеют уникальные органеллы, так называемые

¹ Имеется в виду, что при каждом бинарном делении инфузории микронуклеус претерпевает дополнительное митотическое деление и затем один из дочерних микронуклеусов преобразуется в макронуклеус. — *Прим. ред.*

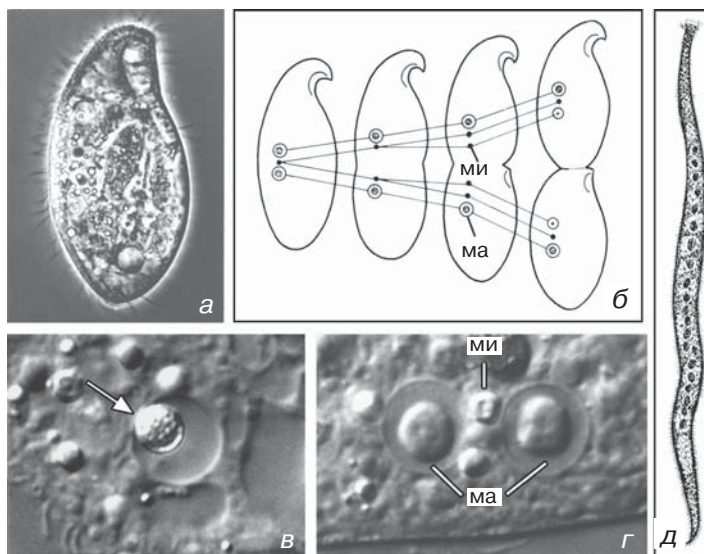


Рис. 116. Ciliophora, Postciliodesmatophora, Karyorelictea: а — *Loxodes*; б — при делении клетки макронуклеус (ма) не делится, а новый развивается из микронуклеуса (ми); в — тельце Мюллера в цитоплазме *Loxodes* (стрелка); г — макронуклеусы и микронуклеусы *Loxodes*; д — *Trachelocerca* (б — по Райкову; в — по Фенчелю и Финлею; д — из: Dragesco: Trav. Biol. Roscoff 12 [1960] 1). Увел.: а — 220х, в и г — 2 000х, д — 170х.

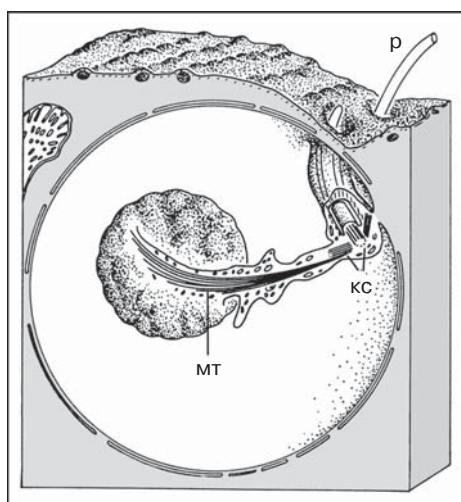


Рис. 117. Postciliodesmatophora, Karyorelictea: схема строения тельца Мюллера у *Loxodes*. Это большая везикула, содержащая шаровидную структуру из нескольких ограниченных мембранами минеральных гранул (образованных сульфатом бария или стронция). Цитоплазматический упругий стебелек связывает стенку вакуоли с шаровидной структурой. Он укреплен пучком микротрубочек (мт), идущих от одной из пары кинетосом (кс). р — ресничка (по Фенчелю и Финлею).

тельца Мюллера (рис. 117), которые, вероятно, представляют собой гравирепторы, сравнимые со статоцистами многоклеточных.

Примеры: *Trachelocerca*, *Trachelonema*, *Tracheloraphis* (Protostomatida); *Loxodes*, *Remanella* (Loxodida); *Avelia*, *Geleia* (Protoheterotrichida).

Класс **НЕТЕРОТРИЧЕА** Stein, 1859 — **ГЕТЕРОТРИХИ, РАЗНОРЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ**

Heterotrichea (прежде подкласс в составе Spirotrichea) характеризуются соматическими дикинетидами или поликинетидами и адоральными правозакрученными мембранеллами (рис. 118). Это сочетание разных ресничных образований в составе цилиатуры дало название группе: гетеротрихи — разноресничные инфузории. Оральные поликинетиды формируются преимущественно на передней левой стороне тела. Таксон де-

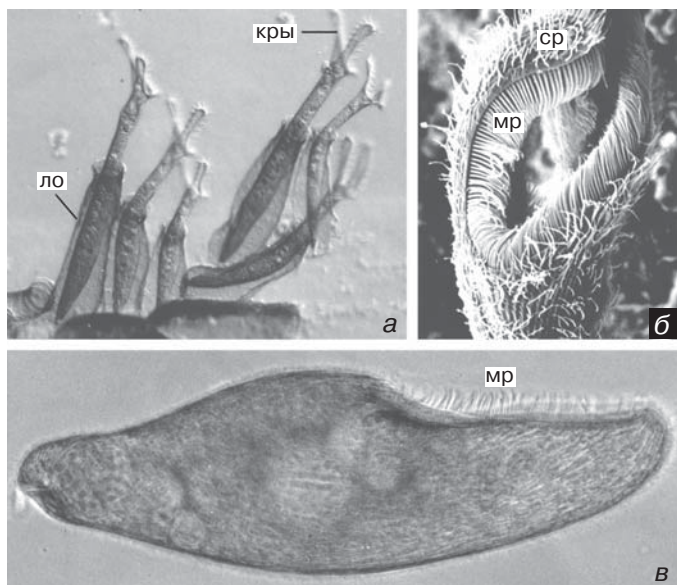


Рис. 118. Postciliodesmatophora, Heterotrichea: а — *Eufolliculina* сидит в лорике (ло) и направляет поток пищевых частиц в ротовое отверстие при помощи мембранелл, расположенных на крыловидном выросте перистома (кры); б — соматические реснички (ср) *Eufolliculina* короче ресничек мембранелл (мр); в — *Blepharisma*. Увел.: а — 75х, б — 2 500х, в — 300х.

лится на два отряда (Licnophorida и Heterotrichida), из которых здесь охарактеризован только последний.

Отряд **Heterotrichida** Stein, 1859

В составе отряда есть довольно крупные представители, достигающие длины более 2 мм; в таких случаях цитоплазма сильно вакуолизирована. Представители таких родов, как *Stentor* и *Spirostomum*, обладают хорошей сократимостью, которая обеспечивается сократительной системой, отличной от актомиозиновой. Такая же система обуславливает сократимость стебельков сидячих Peritricha (см. рис. 264). Клетки обычно ярко окрашены пигментными гранулами. Определенные виды *Blepharisma* розового или красного цвета; *Stentor coeruleus* имеет голубоватые пигменты, а *Stentor igneus* — красно-фиолетовые. Heterotrichida широко распространены в морских и пресных водах.

Некоторые гетеротрихи, в частности Folliculinidae, являются сидячими формами и живут в построенном ими домике. У членов этого семейства перистомальное поле выступает наружу в виде двух лопастей, окаймленных мембранеллами; фолликулины часто образуют колониальные поселения (рис. 118).

Примеры: *Blepharisma*, *Condylostoma*, *Folliculina*, *Peritromus*, *Spirostomum*, *Stentor*.

Надкласс **INTRAMACRONUCLEATA** Lynn, 1996

Этот большой по объему надкласс включает всех остальных цилиат. Объединяющий апоморфный признак — особый тип деления макронуклеуса, при котором микротрубочки веретена лежат внутри ядра (а не снаружи, как у Postciliodesmatophora). Представители надкласса морфологически чрезвычай-

но разнообразны; этот таксон подразделяется на восемь классов (табл. 13).

Класс **SPIROTRICHEA** Bütschli, 1889 — **СПИРОТРИХИ, СПИРАЛЬНОРЕСНИЧНЫЕ ИНFUЗОРИИ**

Соматическая цилиатура спиротрих состоит из кинет и цирр. Кинеты образованы расположенными в ряд дикинетидами или поликинетидами. В дикинетиде обе кинетосомы несут реснички, или только одна (передняя). Цирры обычно располагаются на вентральной стороне. Постцилиодесмы в целом хорошо развиты. Вокруг цитостома по правой спирали располагается серия поликинетид — так называемая адоральная зона мембранелл. По этому признаку спиротрих легко отличить даже под световым микроскопом. Обычно принято деление этого класса на шесть подклассов, но также в пределах него есть таксоны, которые классифицируются как *sedis mutabilis*¹ (*Armophorida*, *Odontostomatida* и *Clevelandellida*). Если у *Protocruziidia* макронуклеусы, часто собранные в кластеры, более или менее диплоидны², то в других подклассах макронуклеусы полиплоидны и значительно крупнее. Репликационные полоски (см. рис. 299) — полоски, пробегающие через макронуклеус перед его удвоением, — характерны для подклассов *Hypotrichia*, *Choreotrichia*, *Stichotrichia* и *Oligotrichia* и не встречаются в двух

других классах (*Protocruziidia* и *Phacodiniidia*), а также в таксонах *sedis mutabilis*.

Подкласс **Protocruziidia** de Puytorac et al. 1987

Таксон включает только один род с несколькими видами; клетки мелкие, яйцевидные; кинеты распределены по телу клетки неравномерно. Обычно шесть оральных поликинетид (ундулирующих мембран) ведут в ротовое углубление. Ядерный аппарат состоит из одного или более макронуклеусов, окруженных кластером мелких квази-диплоидных макронуклеусов.

Единственный род: *Protocruzia*.

Подкласс **Phacodiniidia** Small & Lynn, 1985

Тело клетки уплощено с боков. Соматическая цилиатура состоит из рядов тесно сближенных поликинетид (рис. 119).

Пример: *Phacodinium*.

Подкласс **Hypotrichia** Stein, 1859 — **Гипотрихи, брюхоресничные инфузории**

Это единственный таксон среди *Spirotrichea*, у представителей которого десмозы, приуроченные к постцилиарным лентам микротрубочек, явно рудиментарны. Их кинетиды очень похожи на таковые *Nassophorea* (см. ниже), что

¹ *Sedis mutabilis* — связанный с более чем одной центральной группой или слабо связанный с одной центральной группой. — *Прим. ред.*

² Разумеется, ядро не может быть приблизительно диплоидным или квазидиплоидным. Авторы пособия подразумевают, что макронуклеус мало отличается от макронуклеуса по морфологическим характеристикам и количеству содержащейся ДНК. — *Прим. ред.*

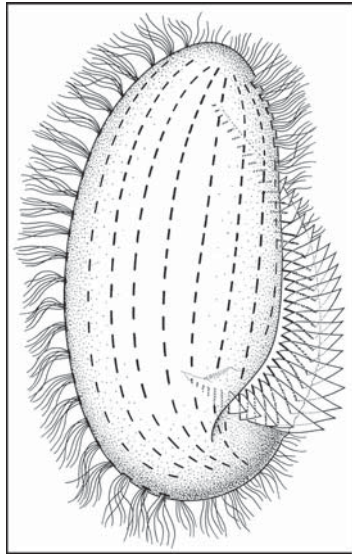


Рис. 119. Ciliophora, Intramacronucleata, Spirotrichea: схема расположения ресничек у *Phacodinium metchnikoffi* (по Дражеско). Увел.: 540х.

в предшествующий период развития систематики инфузорий служило основой для объединения обеих групп. Другие морфологические признаки делают гипотрих похожими на Stichotrichia: собранные в группы вентральные цирры и дорсальные дикинетиды (рис. 120, 121). Ротовой аппарат, включающий мощные адоральные мембранеллы, также сходен в обеих группах. Предполагается, что Hypotrichia, с одной стороны, и Stichotrichia и Oligotrichia, с другой стороны, — сестринские группы. В ранних системах Stichotrichia и Hypotrichia включались в состав малоресничных инфузорий (Oligotrichia).

Гипотрихи — преимущественно бактериофаги. Некоторые из них чрезвычайно обильны в осадках сточных вод.

Примеры: *Aspidisca*, *Euplotes*, *Uronychia*, *Urostyla*.

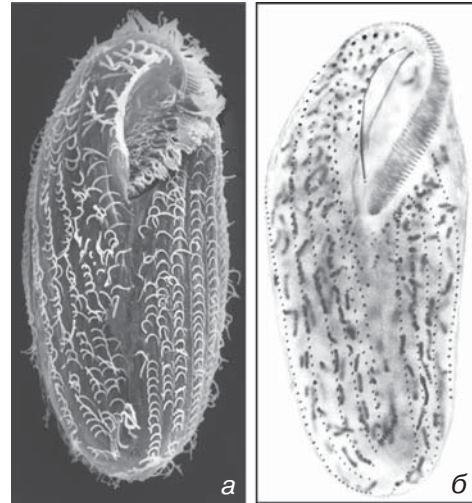


Рис. 120. Spirotrichea: вентральная сторона *Urostyla grandis*: изображение, полученное методом сканирующей электронной микроскопии (а) и световая микрофотография после импрегнации протарголом (б) (любезно предоставлены В. Фойснером, Зальцбург). Увел.: а и б — 190х.



Рис. 121. Spirotrichea: *Euplotes* с циррами (ци) и мембранеллами (мб). Увел.: 260х.

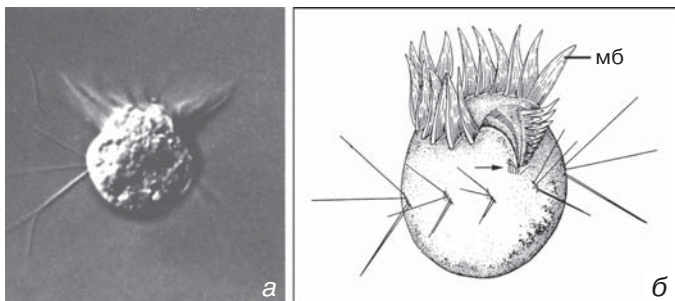


Рис. 122. Spirotrichea: *Halteria* живая (а) и ее схематический рисунок (б). Крупные мембранеллы (мб) служат для плавания, маленькие для создания токов жидкости, приносящих пищевые частицы ко рту (стрелка) (б — по Маккинон и Хэйвс). Увел.: а — 500х, б — 700х.

Подкласс **Oligotrichia** Bütschli, 1889 — **Олиготрихи, малоресничные инфузории**

У малоресничных инфузорий крупные (до 40 мкм в длину) мембранеллы вокруг занимающей апикальное положение апертуры используются для собирания пищи и плавания. Соматическая цилиатура почти полностью редуцирована. Цитопрокт отсутствует, возможно, потому, что многие из этих инфузорий являются полуфототрофами, или миксотрофами, сохраняющими хлоропласты заглоченных водорослей.

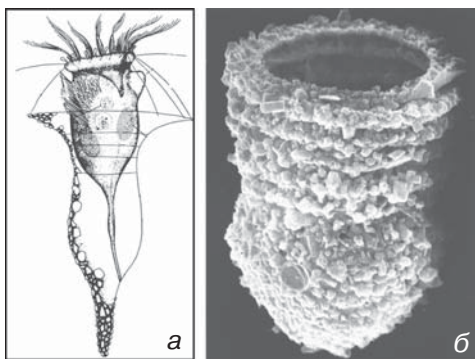


Рис. 123. Spirotrichea: а — *Tintinnopsis* в лорике, изображенной с прозрачными стенками; б — лорика *Codonella* (а — по Маккинону и Хавсу; б — из: Barnatzky et al.: Zool. Scripta 10 [1981] 81) Увел.: а — 650х, б — 720х.

Почти все олиготрихи лишены раковины. Лента мембранелл разделена на две части; одна часть выполняет локомоторную функцию, другая обеспечивает добычу пищи (рис. 122). Остаток соматической цилиатуры — пучки ресничек, напоминающие цирры. Олиготрихи в большинстве своем малого размера, но их легко распознать по характерному рыскающему движению.

Примеры: *Halteria*, *Strombidium*, *Tontonia*.

Подкласс **Choreotrichia** Small & Lynn, 1985

Поликинетиды окружают околоротовую область клетки в виде венчика. Плавающие клетки при перемещении как бы танцуют вокруг своего ротового углубления. Существует несколько пресноводных видов, но большинство представителей *Choreotrichia* обитают в пелагиали океана. Виды, относящиеся к *Tintinnina*, имеют лорику, построенную из органического материала, армированного инородными частицами (рис. 123). В палеонтологической летописи окаменевшие раковинки тинтиннид присутствуют начиная с ордовика. Помимо тинтиннид, в состав *Choreotrichia*

входят также формы без домика (*Strombidinopsis*, *Strobilidium*).

Примеры: *Codonella*, *Favella*, *Tintinnidium*.

Подкласс **Stichotrichia** Small & Lynn, 1985

Эти инфузории, как правило, дорсовентрально уплощены. Многочисленные цирры, организованные в продольные прямые или зигзагообразные ряды, составляют соматическую цилиатуру вентральной поверхности клетки (рис. 124). Дикинетиды с постцилиодесмами расположены на дорсальной стороне. Их кинетодесмы направлены не вперед, как у остальных спиротрих, а поворачивают к заднему концу, как у некоторых олиготрих. Ротовой аппарат расположен на левой стороне переднего полюса клетки.

Множество родов и видов *Stichotrichia* обнаружено в морских, пресноводных и наземных биотопах.

Примеры: *Keronopsis*, *Stichotricha*, *Stylonychia*, *Urostyla*.

Класс **LITOSTOMATEA** Small & Lynn, 1981

У *Litostomatea* корешковая система своеобразна. Лента трансверсальных микротрубочек в месте отхождения от кинетосомы развернута к ней плоскостью. Кинетодесмальная фибрилла направлена не вперед, как у большинства инфузорий, а влево. Микротрубочки в составе постцилиарного корешка формируют не ленту, а пучок. Два подкласса: один объединяет свободноживущих и хищных *Haptoria* (с токсистами),

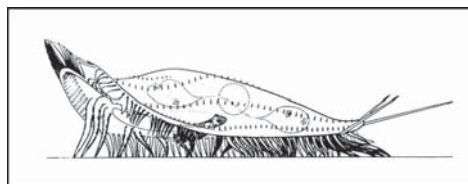


Рис. 124. Spirotrichea: *Stylonychia*, вид сбоку (любезно предоставлен Х. Махемером, Бохум). Увел.: 200х.

другой — преимущественно эндобионтных *Trichostomatia* (без токсист).

Подкласс **Haptoria** Corliss, 1974

Цитостом располагается латерально, вентрально или сзади. Ротовой аппарат скрыт под поверхностью клетки и не имеет выраженных дополнительных структур. К этому таксону относятся преимущественно хищные инфузории (рис. 125). Однако *Myrionecta* (= *Mesodinium*) *rubra*, иногда вызывающая «красные приливы», ведет полуфототрофный образ жизни, используя лежащие в цитоплазме пластидосодержащие фрагменты криптоноад.

Примеры: плевростомные: *Amphileptus*, *Litonotus*, *Loxophyllum*; гипостомные: *Dileptus*, *Trachelius*; простомные: *Didinium*, *Homalozoon*, *Lacrymaria*, *Lepidotrachelophyllum*, *Myrionecta* (= *Mesodinium*).

Подкласс **Trichostomatia** Bütschli, 1889 — **Трихостоматы**

Для этого таксона характерна густо усеянная ресничками околоротовая область. Соматическая цилиатура приурочена лишь к определенным зонам и часто организована в виде лент или пуч-

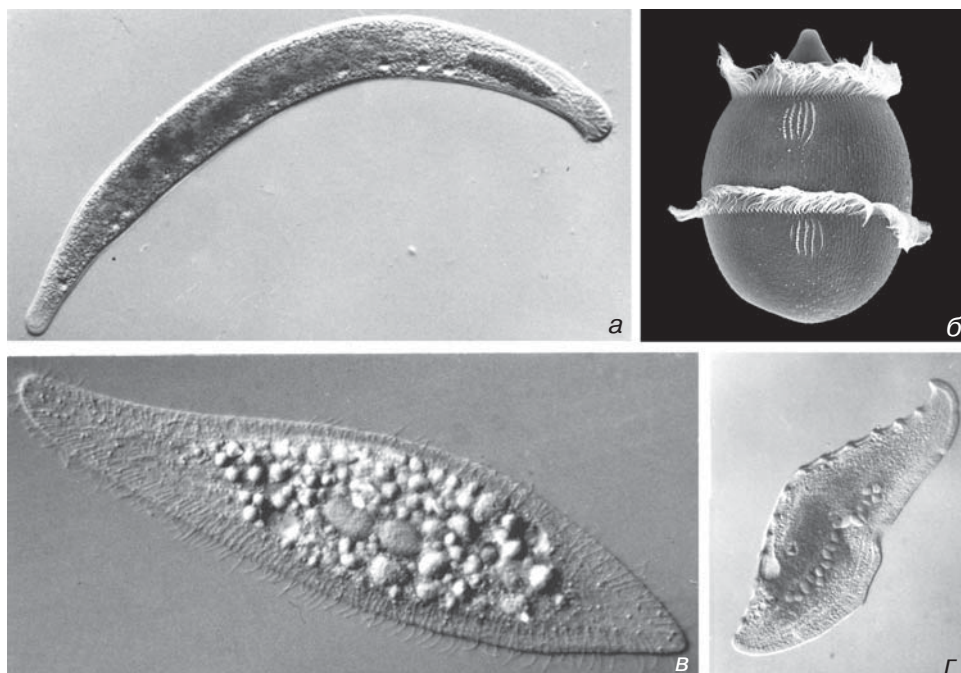


Рис. 125. Intramacronucleata, Litostomatea: а — *Homalozoon*; б — *Didinium*; в — *Litonotus*; г — *Loxophyllum* (б — любезно предоставлен Ж. Трёгером, Берлин). Увел.: а — 190×, б — 290×, в — 590×, г — 150×.

ков (рис. 126). Мощный слой микрофиламентов стабилизирует часто весьма причудливую форму тела.

Представители трихостомат являются эндобионтами кишечника многих животных; в частности, они обитают в рубце жвачных, где питаются бактериями, частичками целлюлозы и инфузориями. Переваривание целлюлозы идет при помощи эндобионтных бактерий. Фауна цилиат передается следующей генерации жвачных, когда новый хозяин поглощает отрыгнутое содержимое рубца родителя. Ни один представитель *Trichostomatia* не имеет митохондрий; вместо них клетка содержит гидрогеносомы, которые, вероятно, произошли из митохондрий.

Примеры: *Balantidium*, *Entodinium*, *Ophryoscolex*, *Troglodytella*.

Класс **PHYLLOPHARINGEA** de Puytorac, 1974

Относящиеся к этому таксону инфузории характеризуются соматическими монокинетидами. Ленты поперечных микротрубочек рудиментарны. Хорошо развитые кинетодесмальные фибриллы отходят латерально. Расположенные продольно и связывающие соседние кинетосомы друг с другом субкинетальные микротрубочки обеспечивают продольную ориентацию кинет. Вокруг цитофаринкса концентрически расположены ленты микротрубочек, формируя

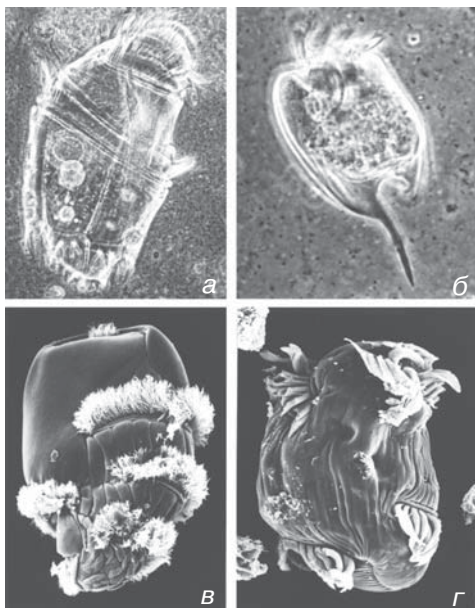


Рис. 126. Litostomatea: а — *Ophryoscolex*; б — *Entodinium*; в — *Trogloditella gorillae*; г — *Tetratouxum parvum* (в и г — любезно предоставлены С. Имаи, Токио). Увел.: а — 190х, б — 360х, в — 220х, г — 440х.

на поперечных срезах рисунок лепестков (phyllae), откуда и название таксона. Эти ленты могут быть окружены нематодесмами, отходящими от кинетосом и образующими основу похожего на корзинку аппарата захвата пищи (циртос). Этот морфологический комплекс, по-видимому, гомологичен соответствующей структуре Nassophorea. Различают четыре подкласса.

Подкласс **Pyllopharingia** de Puytorac et al., 1974

К этому таксону относятся и свободноплавающие, и сидячие (или эндобионтные) организмы. Цилиатура присутствует преимущественно на вент-



Рис. 127. Intramacronucleata, Phyllopharyngea: *Chilodonella* с заглоченными цианобактериями (любезно предоставлен Д. Дж. Паттерсоном, Сидней) Увел.: 680х.

ральной стороне. Клетки часто уплощены дорсовентрально, имеют настоящий ротовой аппарат с лепестками и палочковидными нематодесмами. *Chilodonella* (рис. 127) живет главным образом в детрите.

Примеры: *Chlamydodon*, *Chilodonella*, *Chitonella*, *Dysteria*.

Подкласс **Rhynchodia** Chatton & Lwoff, 1937

Представители этого таксона либо хищники, которые питаются другими инфузориями, либо эндобионты морских и пресноводных двустворчатых моллюсков и других морских беспозвоночных. Они используют для питания

реснички и ротовой аппарат в виде трубки (как у сукторий), укрепленной лепестками.

Примеры: *Hypocoma*, *Crebricoma*.

Подкласс **Chonotrichia** Wallengren, 1895 — **Хонотрихи**

Соматическая цилиатура отсутствует у взрослых и сидячих представителей этого таксона. Только ювенильные подвижные особи (бродяжки), которые почкуются от материнской клетки, временно несут сплошной покров ресничек, как у равноресничных инфузорий, который используют для миграции к новому местообитанию. Взрослые особи живут почти исключительно на ракообразных, например на жаберных пластинках гаммарид. Они имеют спирально закрученный в форме воронки гребень, выстланный изнутри несколькими рядами ресничек. Реснички генерируют ток жидкости, при помощи которого пищевые частицы направляются к цитофаринксу (рис. 128).

Примеры: *Heliochona*, *Spirochona*, *Stilochona*.

Подкласс **Suctoria** Claparède & Lachmann, 1858 — **Суктории, сосущие инфузории**

Суктории представляют собой аберрантный таксон, но жизненный цикл выдает их принадлежность к инфузориям (рис. 129). Как и *Chonotrichia*, суктории несут реснички только после отделивания (посредством внутреннего или наружного почкования) от материнской клетки, которая ведет неподвижно прикрепленный образ жизни. В течение этого короткого периода свободно подвижного существования они перемещаются и оседают на новый, как правило, видоспецифичный субстрат. Однако внутренние особенности (выявляемые только под электронным микроскопом), такие как инфрацилиатура, альвеолы и ядерный диморфизм, остаются неизменными. Поэтому не возникает сомнений в отношении систематического положения сукторий.

Взрослые особи — хищники, специализирующиеся на питании инфузориями. Для поимки и поглощения жертвы у них есть щупальца (рис.

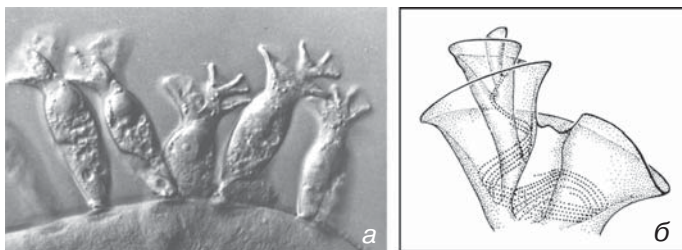


Рис. 128. Phyllopharyngea: *a* — *Spirochona gemmipara* на жаберных пластинках гаммаруса, *б* — схема сложно устроенной оральной области (*a* — любезно предоставлен Ж. Фарни, Женева; *б* — по Грелю). Увел.: *a* — 200х.

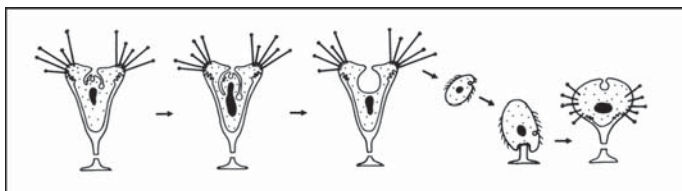


Рис. 129. Phyllopharyngea: внутреннее почкование и метаморфоз у сосущей инфузории *Acineta* (по Барделю).

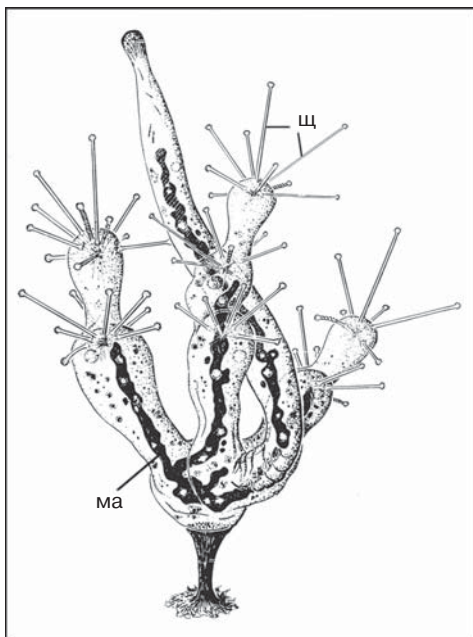


Рис. 130. Phyllopharyngea: ветвящийся трофонт *Dendrosomides grassei*, обитающий на конечностях краба. ма — макронуклеус, щ — щупальца (из: Batisse: Protistologica 22 [1986] 11) Увел.: 550х.

130). Каждое щупальце несет на конце булавовидное утолщение, где расположены гаптоцисты, служащие для контакта, удерживания и обездвиживания жертвы. Щупальца содержат трубчатую структуру, состоящую из лент микротрубочек, которая гомологична нематесмальным фибриллам циртоса (рис. 131). Транспорт пищи осуществляется при помощи микротрубочек; внешне это выглядит как высасывание, откуда и название группы (суктории — сосущие инфузории). Однако нельзя считать, что транспорт обеспечивается перепадом давления, поскольку диаметр трубки слишком мал. Движущая сила, вероятно, генерируется на границе между микротрубочками и формируемой пищеварительной вакуолью.

Большинство видов встречается в пресных водах. Два вида населяют кишечник теплокровных позвоночных.

Примеры: *Dendrocometes*, *Discophrya*, *Ephelota*, *Tokophrya*.

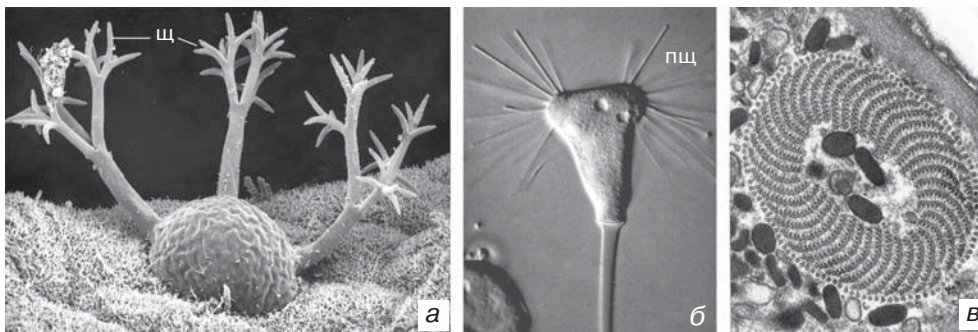


Рис. 131. Phyllopharyngea: а — *Dendrocometes* с ветвящимися щупальцами (щ); б — *Tokophrya* с пучками щупалец (пщ); в — внутреннее строение ловчего щупальца *Acinetopsis* на поперечном срезе (а — любезно предоставлен К.Ф. Барделем, Тюбинген; б — любезно предоставлен Ж. Фарни, Женева; в — из: Grell and Meister: Protistologica 18 [1982] 67). Увел.: а — 450х, б — 320х, в — 22 000х.

Класс NASSOPHOREA Small & Lynn, 1981

Соматическая цилиатура состоит из моно- и дикинетид. Наиболее характерная для них черта — основания лент трансверсальных микротрубочек ориентированы тангентально вдоль кинетосом. В дикинетиде эта лента отходит только от передней кинетосомы. Кинетосомальные фибриллы обычно хорошо развиты и идут вдоль кинет, перекрывая друг друга. В области ротового аппарата обнаружено несколько нематодесмальных фибрилл, которые отходят от кинетосом околоротового поля и окружают цитофаринкс. Иногда нематодесмы формируют корзинковидный циртос.

После исключения *Nypotrichia*, которые сейчас являются подчиненным таксоном в *Spirotrichia*, *Nassophorea* охватывает только три отряда в составе единственного подкласса *Nassophoria*.

Отряд Synhymeniida de Puytorac et al., 1974

К этому отряду относится всего семь родов. Все представители обладают мощно развитым циртосом. Дикинетиды или небольшие поликинетиды образуют ленту (синхимениум), тянущуюся от поверхности правой посторальной области до левой дорсальной зоны.

Пример: *Synhymenia*.

Отряд Nassulida Jankowski, 1967

Отряд насчитывает десять родов. Большинство представителей относительно крупные (>100 мкм) и густо по-

крыты ресничками. Циртос, образованный частоколом нематодесм, четко выражен и легко распознается под световым микроскопом (рис. 132).

Примеры: *Furgasonia*, *Nassula*.

Отряд Microthoracida Jankowski, 1967

В противоположность *Nassulida*, обычно менее крупные *Microthoracida* имеют лишь сравнительно немного ресничных рядов, разделенных широкими промежутками. Сзади расположенный циртос также хорошо развит (см. рис. 279, 281).

Примеры: *Microthorax*, *Pseudomicrothorax*.

Класс COLPODEA Small & Lynn, 1981 — **КОЛЬПОДЫ**

Colpodea названы по наиболее известному их представителю типовому роду *Colpoda* O.F. Müller, 1773. Все 150 видов объединены в этот класс на основе их ультраструктурных особенностей (см. рис. 115). Типичными признаками соматической цилиатуры являются спиральные кинеты, состоящие из дикинетид, и трансверсальные микротрубочки, которые отходят от задней кинетосомы, отгибаются назад и, накладываясь друг на друга, образуют так называемые трансверсо-десмальные фибриллы. В ходе стоматогенеза реснички ротового аппарата развиваются из соматических ресничек материнской клетки. Деление идет преимущественно в цистах.

Форма клетки у *Colpodea* обычно бобовидная. Они представляют собой

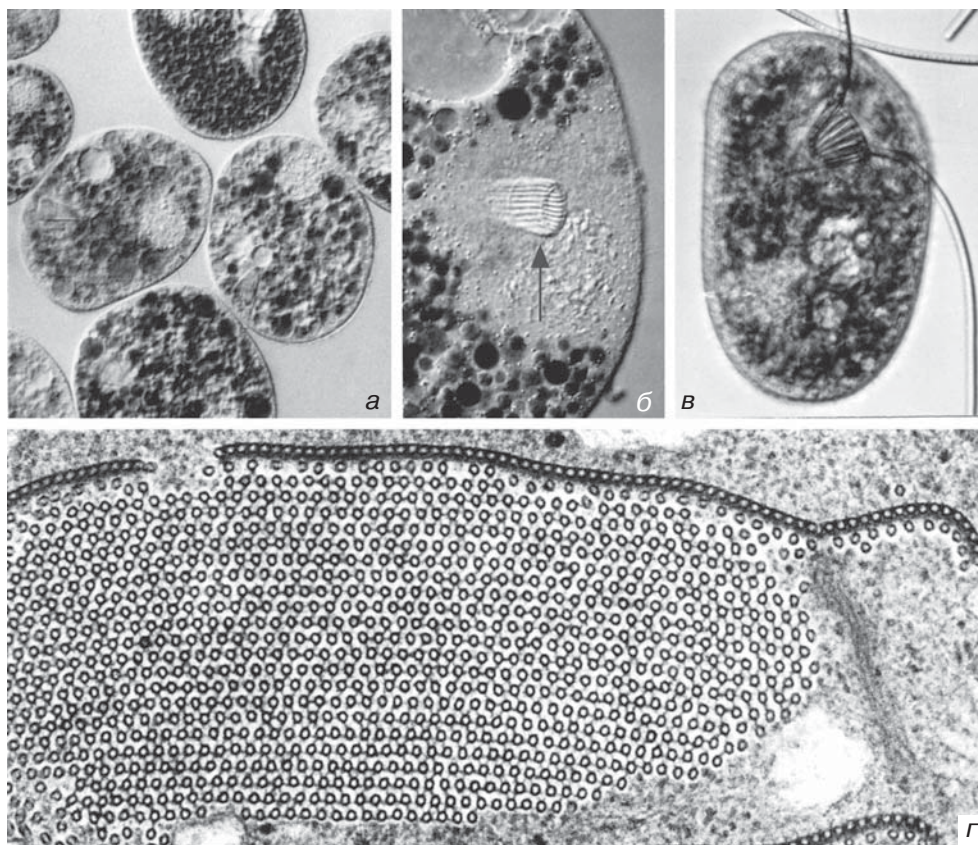


Рис. 132. Intramacronucleata, Nassophorea: тотальный препарат *Nassula ornata* (а), ее нематодесмальная корзинка, или циртос, при большем увеличении (б, стрелка). Клетка во время поглощения пищи (в). г — плотно упакованные микротрубочки составляют нематодесму. Увел.: а — 120х, б — 350х, в — 240х, г — 47 000х.

относительно гомогенный таксон (рис. 133), однако их ротовой аппарат крайне изменчив. По форме цитостома кольподо зачастую напоминают представителей других таксонов инфузорий. К примеру, крупная (до 2 мм) *Bursaria truncatella* долгое время считалась представителем спиротрих.

Кольподо обитают преимущественно в наземных и пресноводных биотопах. В зависимости от своего размера,

они питаются бактериями, спорами, протистами и даже коловратками.

Примеры: *Bresslaua*, *Bursaria*, *Colpoda*, *Hausmanniella*, *Sorogena*.

Класс **PROSTOMATEA** Schewiakoff, 1896

Как можно предположить из названия таксона, ротовое отверстие у представителей Prostomatea расположено на

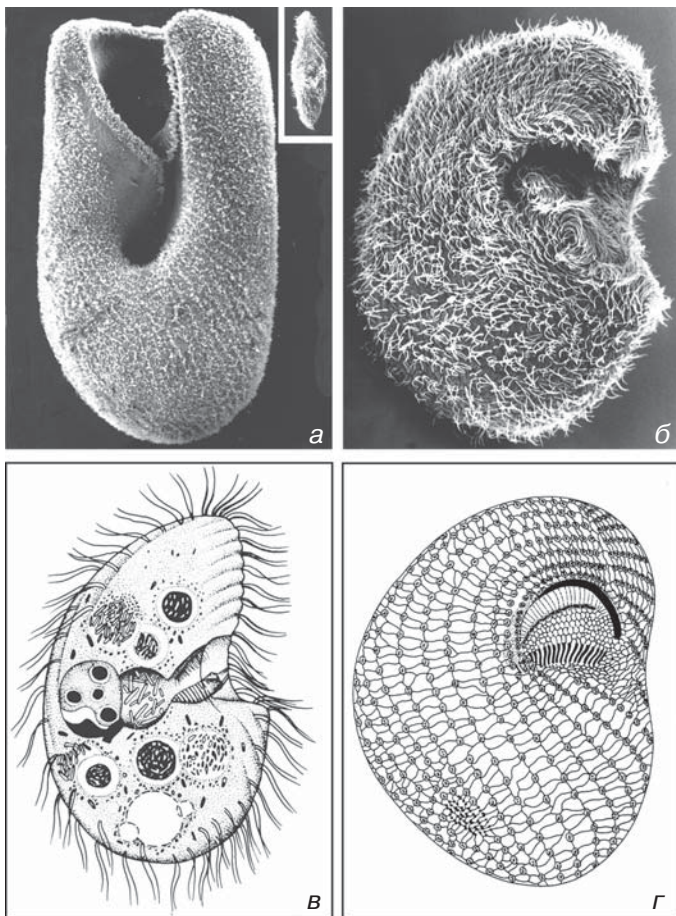


Рис. 133. Intramacronucleata, Colpodea: а — *Bursaria truncatella* (во врезке для сопоставления показана *Paramecium*); б — *Bresslauides australis*; в — рисунок *Colpoda* (реснички вне плоскости оптического среза не показаны); г — *Hausmanniella* (рисунок с препарата после импрегнации протарголом) (а — любезно предоставлен В. Фойснером, Зальцбург; б — из: Platt and Hausmann: Arch. Protistenk. 143 [1993] 297; в и г — по Фойснеру). Увел.: а — 90х, б — 480х, в — 550х, г — 500х.

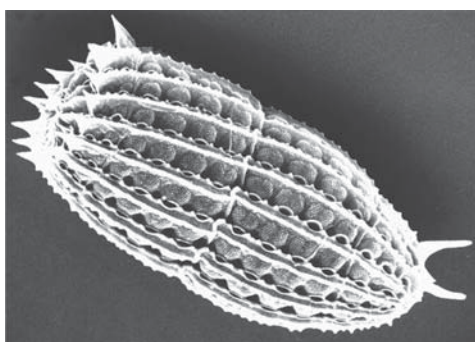


Рис. 134. Intramacronucleata, Prostomatea: *Coleps hirtus* (любезно предоставлен И. Хаттенлаух, Бремен). Увел.: 1 000х.

переднем полюсе клетки или вблизи него (рис. 134). Соматическая цилиатура состоит из монокинетид. Основания трансверзальных лент микротрубочек отходят от кинетосом радиально.

Примеры: *Coleps*, *Holophrya*, *Protrodon*.

Класс **PLAGIOPYLEA** Small & Lynn, 1985

У представителей этого класса соматическая цилиатура представлена

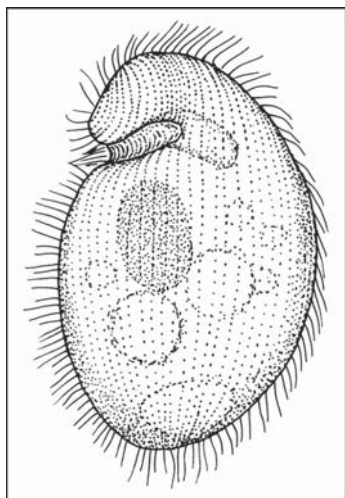


Рис. 135. Intramacronucleata, Plagiopylea: рисунок *Plagiopyla frontata* (по Фенчелу и Финлею). Увел.: 900х.

монокинетидами, а микротрубочки, составляющие постцилиарный корешок, веерообразно расходятся. Околоротовая зона может быть в виде мелкого углубления или бороздки, или же глубокого впаивания; цитостом окружен одним или двумя рядами дикинетид (рис. 135).

Примеры: *Plagiopyla*, *Sonderia*.

Класс **OLIGOHYMENOPHOREA** de Puytorac et al., 1974

Этот таксон обладает самым широким географическим диапазоном и содержит наиболее известные виды. Название таксона отражает наличие немногих (максимум трех) оральных поликинетид, которые расположены на левой стороне ротового аппарата, где

они обращены к «ундулирующей мембране» (пароральной кинете) (см. рис. 137б). Обычно цитостом расположен на дне более или менее глубокой вентральной выемки клеточной поверхности. Соматические реснички преимущественно организованы в продольные ряды, состоящие из моно- или дикинетид. В противоположность Nassophorea, трансверсальные ленты микротрубочек отходят от кинетосом не тангентально, а почти радиально. Кинетодесмальные фибриллы направлены вперед, тогда как постцилиарные фибриллы идут к заднему концу.

Жизненный цикл часто содержит полиморфные стадии. Например, в нем последовательно могут появляться: трофонты (питающиеся клетки), томонты (делящиеся стадии, формирующие цисты), томиты (непитающиеся клетки после деления) и теронты (эксцистирующие расселительные стадии, позднее превращающиеся в трофонтов). Класс делится на шесть подклассов.

Подкласс **Peniculia** Fauré-Fremiet, 1956

Ротовой аппарат *Peniculia* представляет собой небольшую, но очень эластичную щель, которая окружена слева тремя оральными поликинетидами (пеникулюсами), а справа пароральной дикинетидой¹. Последняя иногда подвергается редукции. Этот ротовой комплекс напоминает таковой некоторых *Oligohymenophorea*: в прошлом это сход-

¹ Крайне неудачное использование преокупированного термина «дикинетиды» (см. характеристику типа *Ciliophora*). Эта структура — пароральная кинета, или парорале, — представляет собой два ряда тесно сближенных кинетосом (из которых один несет реснички) и по определению является поликинетидой. — *Прим. ред.*

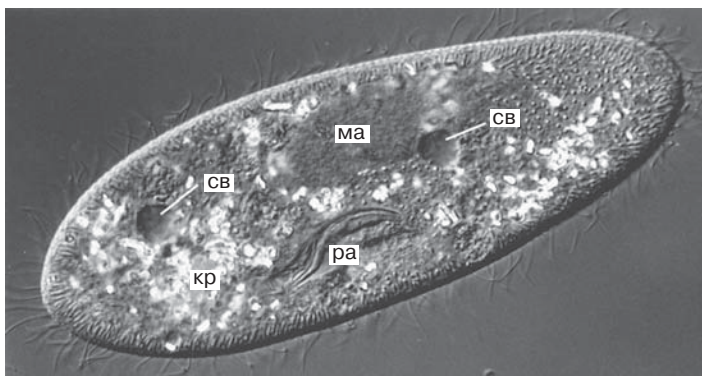


Рис. 136. Intramacronucleata, Oligohymenophorea: *Paramecium caudatum*. кр — кристаллы, ма — макронуклеус, ра — ротовой аппарат, св — сократительная вакуоль. Увел.: 450х.

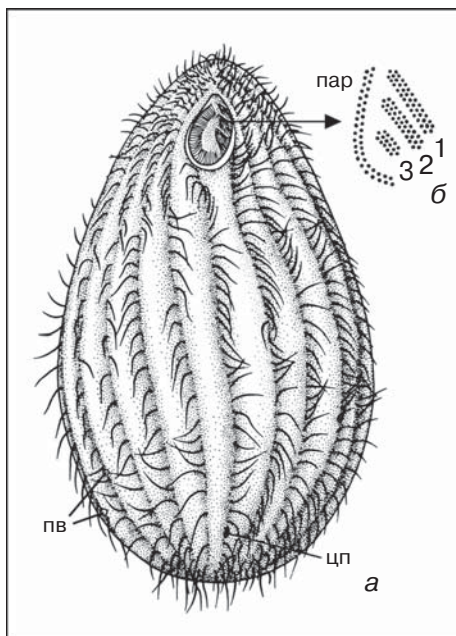


Рис. 137. Oligohymenophorea: рисунок *Tetrahymena*. а — соматическая цилиатура; б — оральная цилиатура из трех поликинет (1–3) и ундулирующей мембраны (пароральная кинета) (пар). пв — поры сократительной вакуоли, цп — цитопрокт (по Грелю). Увел.: а — 1 200х.

ство считалось гомологией, указывающей на прямую эволюционную связь между *Paramecium* (рис. 136) и, напри-

мер, *Tetrahymena* (рис. 137). Оформленный циртос отсутствует; однако есть нематодесмальные фибриллы, поддерживающие околоротовую область. К этому таксону относятся как крупные хищники, так и несколько бактериофагов.

Наиболее известный представитель — инфузория-туфелька *Paramecium caudatum*. Она распространена повсеместно и легко культивируется. Примеры: *Frontonia*, *Paramecium*.

Подкласс **Scuticociliata** Small, 1967

В противоположность Hymenostomatia, соматическая цилиатура у Scuticociliata состоит из дикинетид, а пароральная кинета составлена из трех сегментов; однако под световым микроскопом видны лишь немногие морфологические отличия. В процессе стоматогебеза возникает временная скутика — крюковидная или бичевидная структура, которая расположена вблизи заднего окончания будущего основания пароральной мембраны как у протера, так и у опиета.

Примеры: *Cyclidium*, *Orchitophrya*, *Philasteria*, *Pleuronema*, *Uronema*.

Подкласс **Hymenostomatia** Dellage & Hérouard, 1896

Цилиатура ротового аппарата Hymenostomatia имеет типичную для класса организацию: обычно три косо расположенные мембранеллы, организованные как поликинетиды, флангом прилегают к одно- или трехсегментной оральной дикинетиде (= ундулирующей мембране, = эндоральной мембране, = пароральной кинете). Мембранеллы и пароральная кинета вызывают вихревое движение жидкости, которое приносит пищевые частицы в цитостомальную область (рис. 137). Соматическая цилиатура организована по равноресничному типу. Жизненный цикл обычно включает полиморфные стадии, например, у *Ophryoglena* обнаруживаются трофонты, претомонты, томонты, томиты и теронты.

Hymenostomatia широко распространены. Среди них есть свободноживущие виды, экто- и эндобионты. Экологически наиболее значимы входящие в этот таксон бактериофаги. Встречаются также эктопаразиты-гистофаги (*Ichthyophthirius*) и хищники-гистофаги (*Ophryoglena*)¹ (рис. 138). Наиболее известными представителями свободноживущих форм являются *Tetrahymena pyriformis* (рис. 137) и *T. thermophila*: высокая скорость размножения и простота культивирования сделали оба вида излюбленными объектами физиологических, биохимических и молекулярно-биологических исследований. *Ichthyophthirius* вызывает болезнь пресноводных рыб, так называемую манку, или белую пятни-

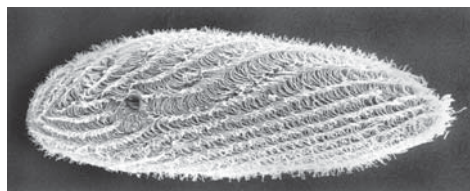


Рис. 138. Oligohymenophorea: *Ophryoglena atra* (любезно предоставлен К.Ф. Барделем, Тюбинген). Увел.: 320х.

тость; инфузория поражает кожный эпителий хозяина, где образует цисты размножения (рис. 139). При сильном заражении повреждения велики и ведут к гибели рыбы. Аквариумные рыбки также иногда страдают от этого заболевания.

Примеры: *Colpidium*, *Ichthyophthirius*, *Ophryoglena*, *Tetrahymena*.

Подкласс **Apostomatia** Chatton & Lwoff, 1928 — **Апостоматы**

Апостоматы являются эпи- и эндобионтами ракообразных, аннелид и кишечнополостных. Цитостом и цитофаринкс редуцированы. Три поликинетиды присутствуют только у томитов. Другой специфический признак, так называемая розетка, представляет собой очень сложную органеллу с неизвестной функцией. Соматические реснички располагаются спиральными рядами (рис. 140).

В ходе сложного жизненного цикла эндобионтные стадии (трофонты, томонты и томиты) сменяются эктобионтными (форонты). Возможна, но не обязательна смена хозяев.

Примеры: *Foettingeria*, *Hyalophysa*, *Spirophrya*.

¹ Инфузории, характеризующиеся как хищники-гистофаги, поедают ткани раненого или иным образом ослабленного животного — рыбы, моллюска и т.д. — Прим. ред.

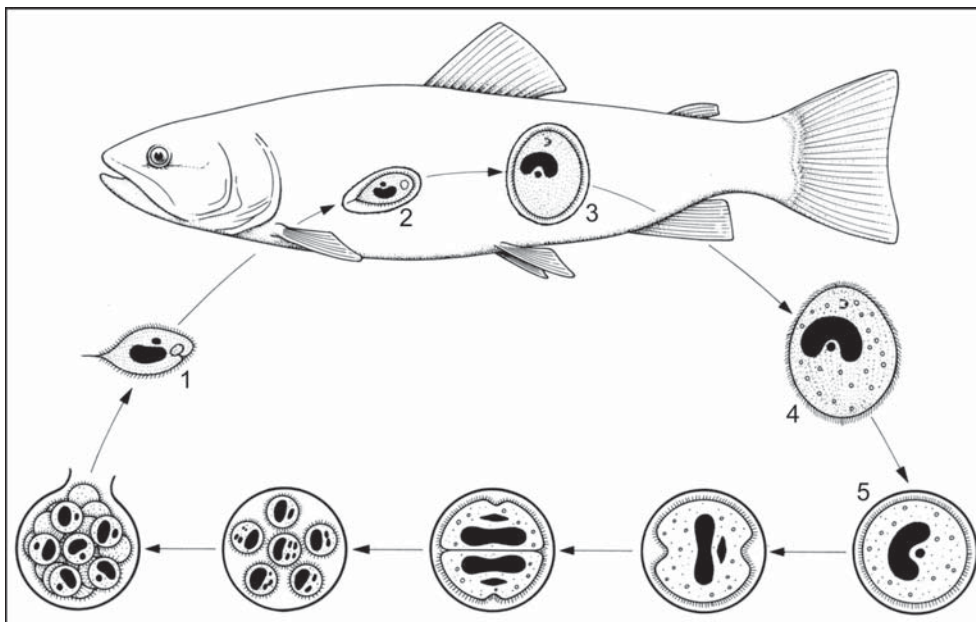


Рис. 139. Oligohymenophorea: схема жизненного цикла *Ichthyophthirius multifiliis*: 1 — бродяжка (теронт), 2 — инцистирование в тканях хозяина, 3 — циста трофозоида, 4 — выход во внешнюю среду, 5 — инцистирование в донном осадке и последующие деления (по Мельхорну).

Подкласс **Peritrichia** Stein, 1859 —
Перитрихи, кругоресничные инфузории

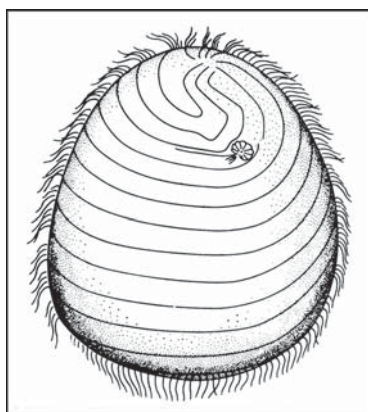


Рис. 140. Oligohymenophorea: рисунок *Foettingeria* (из: Corliss: Trans. Amer. Microsc. Soc. 97 [1978] 419). Увел.: 480x.

В составе перитрих насчитывают примерно 1000 видов. Диагностический признак — кольцо адоральной цилиатуры, составляющей поликинету. Она делает полный левый оборот по краю околоротового поля (= перистомы) до цитостомы и расщепляется внутри ротовой воронки на три мембранеллы (рис. 141). Соматические реснички более или менее редуцированы и встречаются только в виде особого аборального пояса (телотроха), который служит для локомоции. Содержимое сократительных вакуолей изливается в ротовую воронку и затем удаляется от клетки биением ресничек.



Рис. 141. Oligohymenophorea: колония *Epistylis*, у особей видна оральная цилиатура (любезно предоставлен Х. Шнайдер, Ландау-Годрамштайн). Увел.: 180х.

Отряд **Sessilida** Kahl, 1933

Питающиеся стадии (трофонты) ведут прикрепленный образ жизни и иногда обитают на таких многоклеточных, как веслоногие рачки, улитки и водные жуки. У многих представителей, например *Vorticella* и *Carchesium* (рис. 142), имеются сократимые стебельки, которые используются для быстрого втягивания клеток при неблагоприятной ситуации. Есть также много родов с ригидным стебельком (например, *Epistylis*); у них сокращается только тело клетки. Стебельки развиваются из специальной органеллы — скопулы.

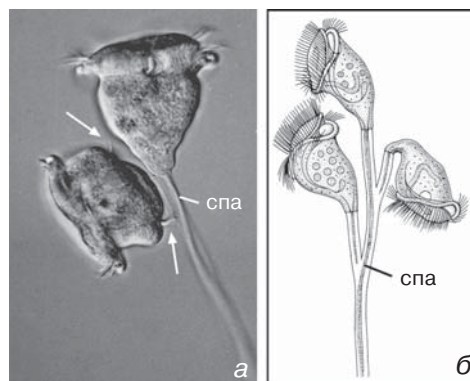


Рис. 142. Oligohymenophorea: а — *Vorticella* после деления; дочерняя клетка (слева) еще связана с материнской небольшим мостиком, но уже имеет маленькое ресничное кольцо, или телотрох (стрелки), для плавания. б — рисунок колонии *Carchesium*. спа — спазмомема (б — по Грелю). Увел.: а — 140х.

Некоторые сидячие перитрихи живут в домиках (*Vaginicola*, *Cothurnia*) или погружены в гелеобразный матрикс (*Ophrydium*, рис. 143). Широко распространены колониальные формы (рис. 144). Аборальный ресничный пояс (телотрох) формируется как при неблагоприятных условиях, так и во время деления или конъюгации. После отделения от стебелька клетка перемещается при помощи телотроха и заселяет новый субстрат. Размножение идет путем модифицированного продольного деления или почкованием. Наличие эффективного фильтрующего аппарата и способность к массовому развитию ставят *Peritricha* в ряд важнейших агентов биологической очистки сточных вод.

Примеры: *Carchesium*, *Cothurnia*, *Epistylis*, *Ophrydium*, *Vaginicola*, *Vorticella*.

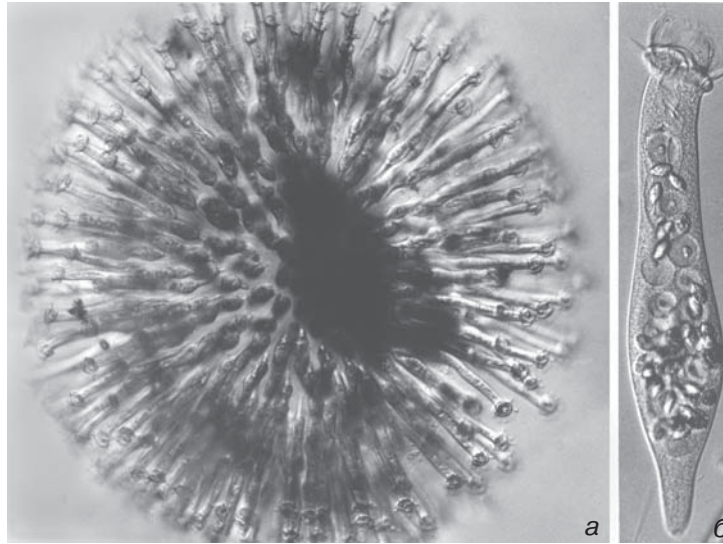


Рис. 143. Oligohymenophorea: колония (а) и одиночная клетка (б) *Ophrydium* (из: Hausmann and Ostwald: Mikrokosmos 76 [1987] 129). Увел.: а — 35х, б — 160х.

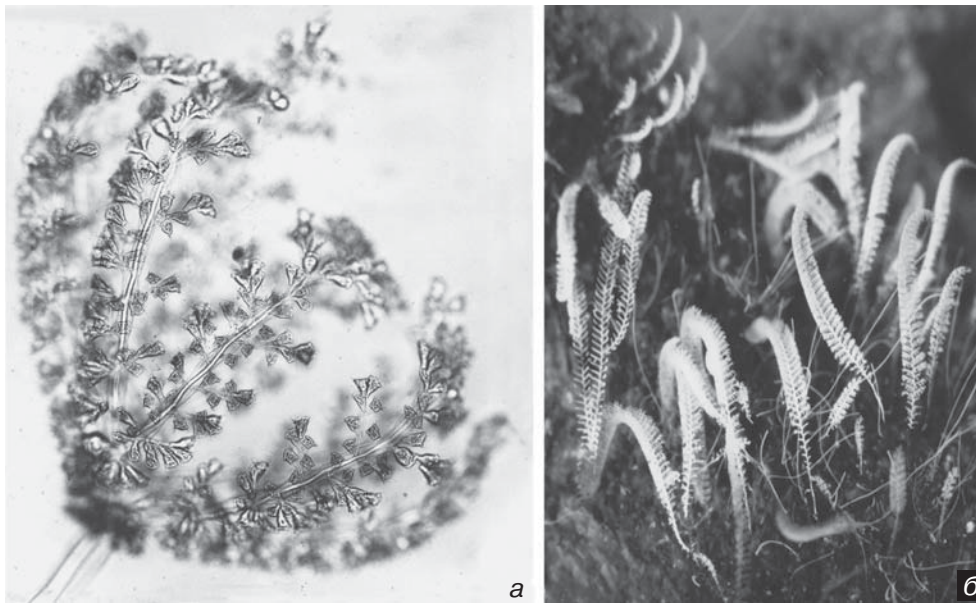


Рис. 144. Oligohymenophorea: а — колония *Zoothamnium arbuscula*; б — *Z. niveum*, перистые колонии на опаде мангровых деревьев, Карибы. Белый цвет обусловлен лежащими на поверхности колоний симбиотическими хемоавтотрофными сульфидокисляющими бактериями (а — любезно предоставлен М. Мюллер, Бергиш Гладбах; б — любезно предоставлен Дж. Отт, Вена). Увел.: а — 80х, б — 4х.

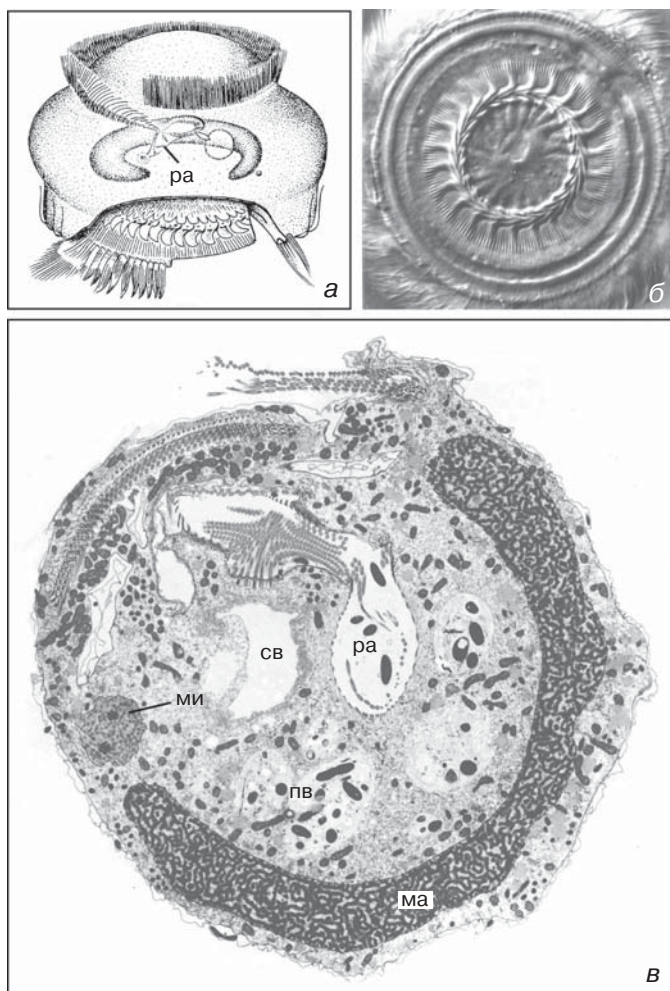


Рис. 145. Oligohymenophorea: *Trichodina*. *a* — схема организации клетки; *б* — адгезивный аппарат (прикрепительный диск); *в* — поперечный срез клетки, на котором видны сократительная вакуоль (св), пищеварительная вакуоль (пв), макронуклеус (ма), микронуклеус (ми) и ротовой аппарат (ра) (*a* — по Маккинон и Хэйвс; *в* — из: Hausmann and Hausmann: J. Ultrastruct. Res. 74 [1981] 131). Увел.: *a* — 800 \times , *б* — 1 000 \times , *в* — 2 600 \times .

Отряд **Mobilida** Kahl, 1933

Подвижно прикрепленные Peritricha объединены в отряд Mobilida. У них телотрох присутствует постоянно и связан с внутриклеточным прикрепительным диском (рис. 145). Этот диск обеспечивает временное прикрепление к эпителию при перемещении по хозяину. Инфузории *Trichodina pediculus* обитают на таких пресноводных многокле-

точных, как кишечнополостные, мшанки, личинки амфибий и рыбы.

Питаются они обычно бактериями, но своим прикрепительным диском иногда повреждают эпителиальные клетки. *T. pediculus* и другие триходины, например *T. cyprinis*, иногда вызывают тяжелые поражения кожи хозяина, особенно в области жабр. Это может вызывать вторичное инфицирование грибами и бактериями, ведущее в кон-

це концов к так называемому триходиниазу — типичной болезни культивируемых рыб.

Примеры: *Trichodina*, *Urceolaria*.

Подкласс **Astomatia** Schewiakoff, 1896 — **Астоматы**

Астоматы — не имеющие рта эндобионты (рис. 146) — безвредные комменсалы кишечника водных и наземных животных. Наиболее часто их хозяевами являются кольчатые черви, но иногда также турбеллярии, брюхоногие моллюски и земноводные. Принадлежность к Oligohymenophorea обнаруживается при рассмотрении расположения соматических ресничек.

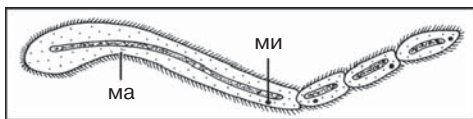


Рис. 146. Oligohymenophorea: формирование цепочки клеток при почковании *Radiophrya*. ма — макронуклеус, ми — микронуклеус (по Кудо). Увел.: 75х.

Астоматы поглощают растворенные органические вещества всей поверхностью тела. Представители некоторых родов обладают сложным прикрепительным аппаратом. Деление клетки преимущественно почкованием, которое иногда приводит к образованию цепочки из нескольких клеток.

Примеры: *Anoplophrya*, *Haplophrya*, *Radiophrya*.

Следующие два отряда обычно относят к надклассу Intramacronucleata (*sedis mutabilis*¹).

¹ См. сноску на с. 158.

Отряд **Clevelandellida** de Puytorac & Grain, 1976

Это эндосимбионты кишечника членистоногих и некоторых позвоночных. В состав кинетиды входят дополнительные филаментозные фибриллы. Обычно присутствуют две шовные зоны.

Примеры: *Clevelandella*, *Nyctotherus*.

Отряд **Odontostomatida** Sawaya, 1940

Клиновидное тело Odontostomatida сплющено латерально и часто орнаментировано шиповидными выростами, одиночными или в форме венчика (рис. 147). Соматическая цилиатура редуцирована до нескольких полей, и даже адоральная зона мембранелл имеет только 8–10 поликинетид. Odontostomatida являются анаэробами и часто встречаются в донном осадке пресных водоемов.

Примеры: *Discomorphella*, *Epalxella*, *Mylestoma*, *Saprodinium*.

Подтип **HAPLOSPORA** Caulery & Mesnil, 1889 — **ГАПЛОСПОРИДИИ**

Представители этого подтипа, который был назван по типовому роду *Haplosporidium* (рис. 148), имеют одноклеточные орнаментированные споры с отверстием. Отверстие может быть закрыто снаружи крышечкой на шарнире или прикрыто с внутренней стороны язычком. Полностью жизненный цикл не прослежен ни у одного вида. Возможно, споры рассеиваются с фекалиями и захватываются следующим беспозвоночным хозяином вместе с пищей. В кишечнике из спор выходят мелкие

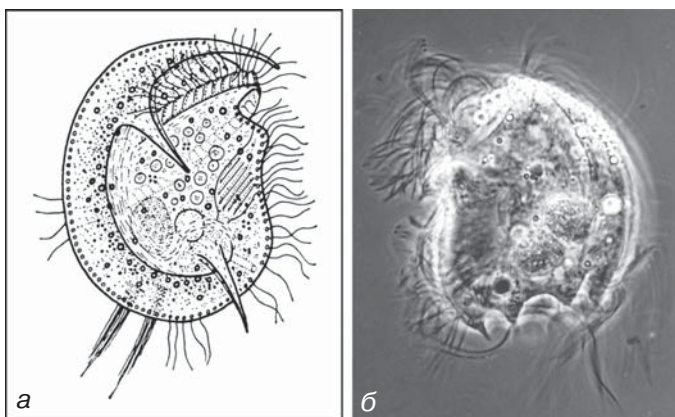


Рис. 147. Oligohymenophorea: рисунок *Discomorpha pectinata* (а) и микрофотография *Saprodinium putrinium* (б) с крупными клеточными выростами (а — по Стребле и Краутеру; б — любезно предоставлен Г. Шренком, Тюбинген). Увел.: а — 500х, б — 450х.

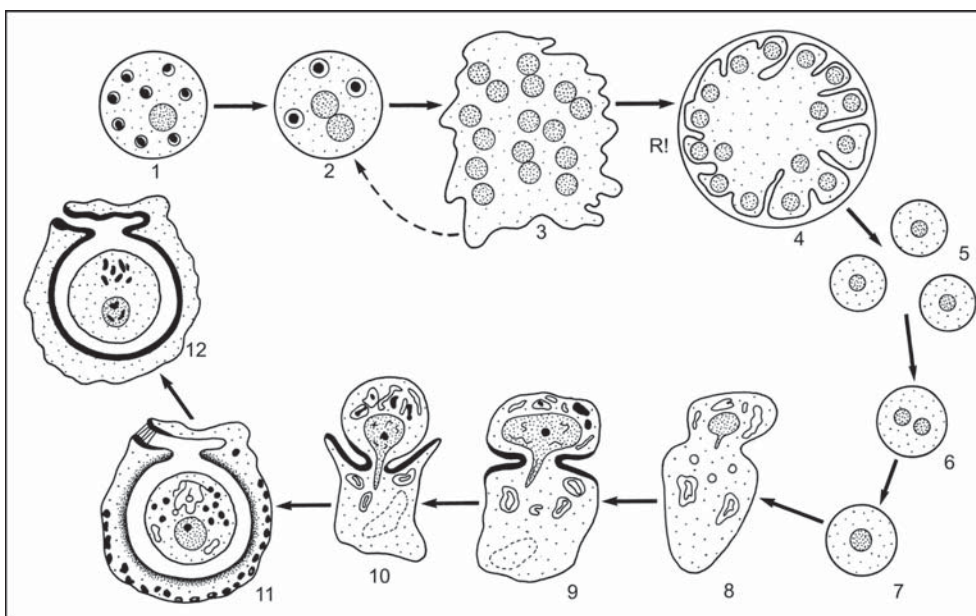


Рис. 148. Alveolata, Haplospora: схема жизненного цикла *Haplosporidium*. 1 — инфекционная стадия с гапლოსпоросомами, 2 — двуядерная стадия, 3 — многоядерный плазмодий с диплокарионами, 4 — деление плазмодия, 5 — одноядерная клетка, 6 — двуядерная клетка, 7–12 — дифференцировка споры. R! — мейоз (по Пюторак и др.).

амебодные зародыши; они проникают в соединительную ткань или эпителиальные пласты и вырастают в многоядерные плазмодии. Достигнув большого размера, такой плазмодий фрагмен-

тируется на более мелкие плазмодии с непостоянным числом ядер. Ядра часто расположены парами. Цикл деления повторяется, что обеспечивает накопление инвазионного начала. Паразит ло-

кализуется внеклеточно в соединительной ткани и эпителиальных пластах. В начале споруляции клеточная стенка формируется вокруг большого многоядерного плазмодия, который становится затем споронтом. Кариогамия, возможно, идет в молодых споронтах между парами ядер каждого диплокариона, в результате чего образуются крупные ядра. Эти диплоидные ядра подвергаются затем мейозу, что подтверждается наличием синаптонемальных комплексов. Считается, что последующие стадии жизненного цикла гаплоидны. Позднее споронты делятся на одноядерные споробласты. Согласно некоторым авторам, два споробласта сливаются,

образуя зиготу, которая вскоре принимает форму песочных часов; диплоидное же состояние сохраняется до конца жизненного цикла. Пока неясно, оба варианта предполагаемого жизненного цикла или только один из них соответствуют действительности. Как бы то ни было, безъядерная часть клетки споробласта (эписпороплазма) обрастает ядродержащую часть (спороплазму), и они разделяются. В результате этого своеобразного автофагоцитоза, или самоаглоатывания, ядродержащая клетка локализуется в вакуоли внутри безъядерной клетки. Эписпороплазма выделяет материал стенки споры и затем дегенерирует. В ходе этого процесса со-

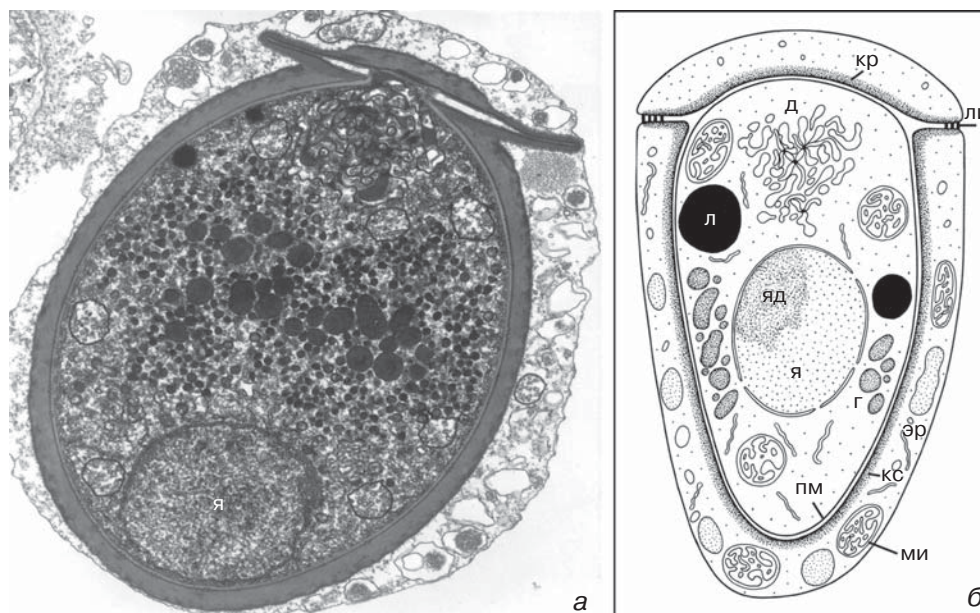


Рис. 149. *Nauplopora*: а — продольный срез споры *Minchinia louisiana* с оперкулумом (в верхнем правом углу); б — схема строения незрелой споры *Minchinia nelsoni*. г — гаплоспороосома, д — диктиосома, кр — крышечка, кс — клеточная стенка, л — липиды, ли — лигамент, ми — митохондрия, пл — плазмалемма, эр — эндоплазматический ретикулум, я — ядро, яд — ядрышко (а — любезно предоставлен Ф.О. Перкинсом, Глочестер Пойнт; б — по Перкинсу). Увел.: а и б — 11,000х.

здается как специфическая орнаментация стенки (в форме жгутов, нитей или лент), так и складка крышечки в районе будущей апертуры споры (рис. 149). О других деталях жизненного цикла нельзя ничего сказать с определенностью. Предполагается, что есть промежуточный хозяин. Культуры паразита не были получены.

Гаплоспоросомы обнаруживаются в цитоплазме споронта и споробласта. Они представляют собой сферические ограниченные мембраной электронноплотные пузырьки диаметром 70–250 нм. Внутри находится мембрана или мембраноподобная структура, а также аморфный матрикс из гликопротеинов. Функция гаплоспоросом неизвестна. За исключением нескольких временных производных аппарата Гольджи (сферулы, сферулосомы), которые располагаются на переднем конце споры и набухают при эксцистировании, другие органеллы не имеют какой-либо специализации. Кристы митохондрий трубчато-везикулярного типа. Митотическое веретено внутриядерное, ядерная оболочка при митозе сохраняется.

Гаплоспоридии являются тканевыми паразитами таких беспозвоночных, как полихеты, ракообразные, иглокожие, асцидии и особенно моллюски; распространены всемирно. Представители *Haplosporidium* порой наносят значительный ущерб устричным хозяйствам.

Haplospora вместе с *Paramyxia* ранее помещались в несуществующий ныне тип *Ascetospora*. Выполненный недавно филогенетический анализ последовательности нуклеотидов гена малой субъединицы рРНК придал вес ги-

потезе, согласно которой тип *Haplospora* представляет собой монофилетическую группу в пределах *Alveolata*. Морфологические синапоморфии — трубчатые кристы митохондрий, внутренний мембранный комплекс и слой микротрубочек, подстилающий плазмалемму.

Примеры: *Haplosporidium*, *Minchinia*, *Urosporidium*.

Тип **CERCOZOA** Cavalier-Smith, 1998

Недавно сформированный монофилетический таксон объединяет жгутиковые и ризоподияльные организмы, ранее относившиеся к *Rhizopoda sensu von Siebold, 1845* и страминопилам (*Heterokonta*) или к таксонам неопределенного таксономического положения. По общей организации они представлены одноклеточными фаготрофами и свободноживущими аэробами с митохондриями, диктиосомами и анизоконтными жгутиками. Псевдоподии, если есть, представлены филоподиальными выростами (см. рис. 181a). Тип содержит по меньшей мере три крупных субтаксона: *Phytomyxa*, *Reticulofilosa* и *Monadofilosa*.

Подтип **PHYТОМУХА** Cavalier-Smith, 1998 (*Plasmodiophorea*) — **ПЛАЗМОДИОФОРИДЫ**

Плазмодиофориды ответвляются в основании кластера *Cercozoa*, и их можно рассматривать как сестринскую группу к двум другим подтипам: *Reticulofilosa* и *Monadofilosa*. Этот таксон ранее относили к одной из групп

гетероконтов или к так называемым зооспоровым грибам. Они являются облигатными внутриклеточными паразитами корней сосудистых растений, где формируют многоядерные плазмодии и сорусы. Плодовые тела содержат споры, которые попадают в почву после того, как растение-хозяин перегниет. Диплоидные плазмодии следующей генерации развиваются после полового слияния зооспор¹. Они гетероконтные и двужгутиковые, но не несут мастигонем, в отличие от настоящих страминопиллов. При инвазии клеток хозяина развиваются особые органеллы: наконечник и трубка. Их можно интерпретировать как модифицированный эндоплазматический ретикулум (рис. 150). Во время кариокинеза в ядрах плазмодия появляются характерные внутриядерные кресты (известны как кресты плазмодиофорид), образованные хроматидами, собранными в метафазную пластинку, и вытянутым к полюсам ядрышком. В настоящее время для плазмодиофорид уже не предполагается филогенетического родства с какими-либо гифообразующими организмами из состава так называемых низших грибов.

Примеры: *Plasmodiophora*, *Sorosphaera*, *Spongospora*, *Tetramyxa*.

Подтип **RETICULOFILOSA**

Cavalier-Smith, 1998

(Chlorarachnida) —

ХЛОРАРАХНИДЫ

В настоящее время этот небольшой таксон считается сестринским *Monadofilosa*. К нему относятся всего пять видов; все обитают в умеренных или теплых морях. Их значимость для филогении эукариот обусловлена необычным строением клетки, совмещающим черты криптоноад и некоторых ксантофитов (таких как *Reticulosphaera*). Хлорарахниды — химеры, состоящие из эукариотного хозяина и эндобionта, потомка зеленой водоросли. В целом, клетка хозяина похожа на других филозных амёб. Они могут соединяться друг с другом, формируя общую плазмодиальную сеть — так называемый сетчатый плазмодий (рис. 151). В полном жизненном цикле имеются также коккоидные (инцистированные, покрытые стенкой) и жгутиковые стадии, но все три стадии присутствуют

¹ В почве покоящаяся спора *Plasmodiophora brassica* прорастает в первичную зооспору с двумя анизоконтными жгутиками. Зооспора прикрепляется к корневому волоску растения, втягивает жгутики и образует адгезорий в виде изогнутой трубки с наконечником. Под давлением увеличивающейся внутри зооспоры вакуоли наконечник пробивает клеточную стенку хозяина. Цитоплазма паразита переливается по трубке в клетку эпидермиса, где гаплоидные одноядерные клетки сливаются в плазмодий. Он растет и затем делится на одноядерные клетки. Последние округляются, одеваются тонкой стенкой и превращаются в зооспорангии, в которых формируются 4–8 гетероконтных гамет (вторичных зооспор). Гаметы выходят в почву, где попарно сливаются (без слияния ядер). Образовавшаяся двуядерная клетка (планозигота) заражает корень растения. В клетке паренхимы корня планозигота дает начало вторичному плазмодию с многочисленными ядрами, которые затем попарно сливаются. После этого диплоидные ядра претерпевают мейоз, плазмодий распадается на одноядерные гаплоидные клетки, которые превращаются в покоящиеся споры. — *Прим. пер.* — Цит. по: Протисты. 1. 2000.

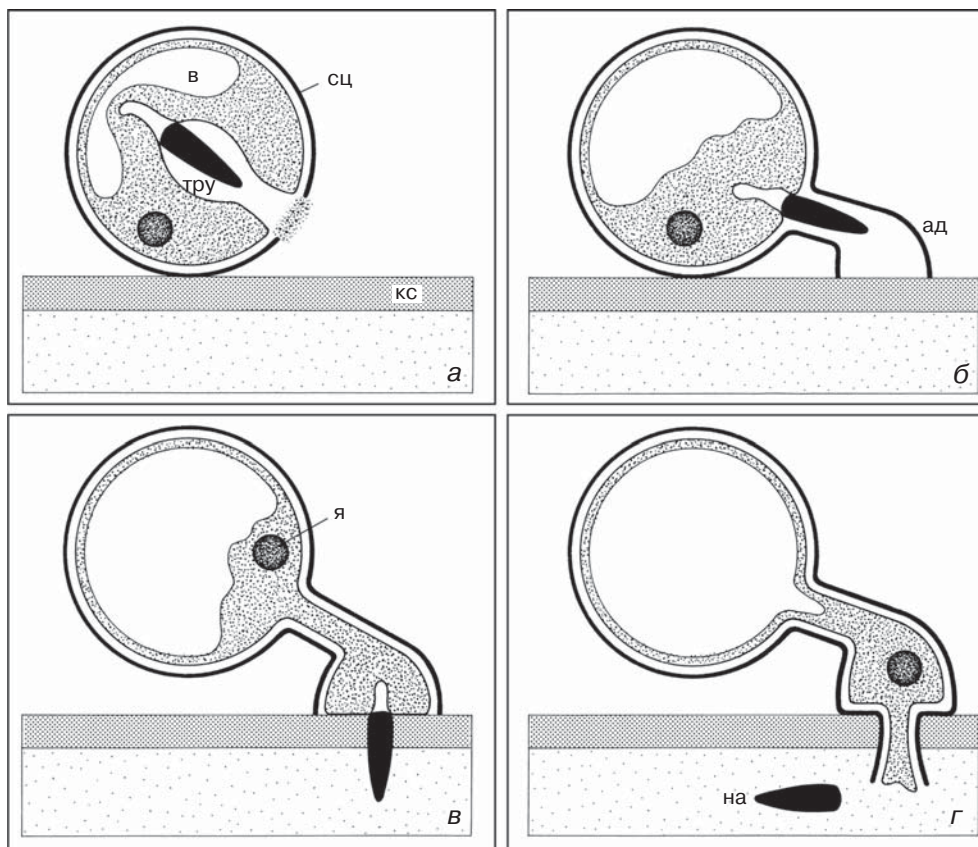


Рис. 150. Cercozoa, Фитомуха: схема этапов проникновения *Plasmodiophora* в клетку корня растения (а–г). ад — адгезорий, в — вакуоль, кс — клеточная стенка клетки хозяина, на — наконечник, сц — стенка цисты плазмодиофоры, тру — трубка, я — ядро (по Кескин и Фуксу).

только у *Chlorarachnion reptans* и *Lotharella amoebiformis*. Бесполое размножение осуществляется за счет бинарного деления амёб или при зооспорогенезе (когда из одной амёбы образуется четыре зооспоры, или тетрада. — Прим. пер.). Сообщалось также об изогамии (между амёбидными клетками) и анизогамии (между мужскими амёбидными и неподвижными женскими коккоидными клетками). На стадии зооспоры жгутик обвивается вокруг задней

части плывущей клетки. Он несет тонкие латеральные волоски и отходит от единственной вторично непарной кинетосомы, как у некоторых архамёб.

Эндобионт характеризуется наличием рудиментарного ядра, называемого нуклеоморфом. В противоположность криптомонадам, у которых произошло объединение с красной водорослью, здесь была захвачена зеленая водоросль, которая и сохранилась как полуавтономная пластидная органелла. Пла-

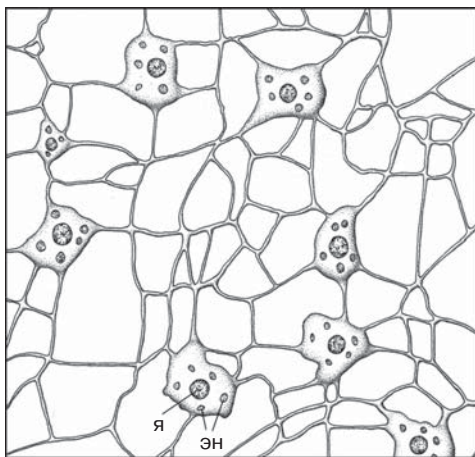


Рис. 151. Cercozoa, Reticulofilosa: фрагмент плазмодия *Chlorarachnion*: сеть ризоподий связывает между собой цитоплазматические островки, содержащие ядро (я) и эндобионтов (ЭН) (по Хибберду). Увел.: 1 500×.

стиды окружены, по меньшей мере, частично, четырьмя мембранами, а нуклеоморф лежит в пространстве между второй и третьей мембранами. Параллельная эволюция нуклеоморфов криптонад и хлорарахнид, которые у тех и у других имеют сильно редуцированный набор собственных генов, считается очень важной для понимания приобретения хлоропластов и латерального переноса генов из генома хлоропласта в геном хозяина. Однако систематическое положение предка симбионта до сих пор неясно: в качестве кандидатов рассматриваются прازیномонады, ульвофитовые и требуксиевые. Несмотря на приобретение хлоропластов, амёбы хлорарахнид продолжают свой фаготрофный образ жизни и способны заглатывать других протистов.

Примеры: *Chlorarachnion*, *Lotharella*, *Gymnochlora*.

Подтип **MONADOFILOSA** Cavalier-Smith, 1998

В этот подтип входят раковинные филозные амёбы, или тестаии (отряд Gromiida) прежнего класса Filosea Leidy, 1879 (кроме голых и безраковинных представителей, которые сейчас помещены вблизи ответвления Fungi/Metazoa), а также саркомонады. Это еще раз подтверждает, что наличие филоподий больше не указывает на общее филогенетическое происхождение. Тестаии, обладающие филоподиями, встречаются в морских и пресноводных биотопах и являются важным компонентом наземных экосистем, особенно часто обнаруживаются во мху. Раковинки могут быть органическими (*Lecythium*), агглютинированными (*Pseudodiffugia*) или силикатными (*Euglypha*, рис. 152). Наиболее примитивный (первый ответвившийся) род в пределах группы содержит вид *Paulinella chromatophora* с

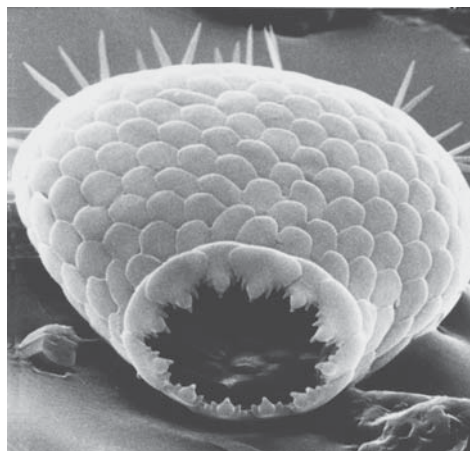


Рис. 152. Cercozoa, Monadofilosa: раковинка *Euglypha* (любезно предоставлен К. Раенбуш, Эрланген). Увел.: 980×.

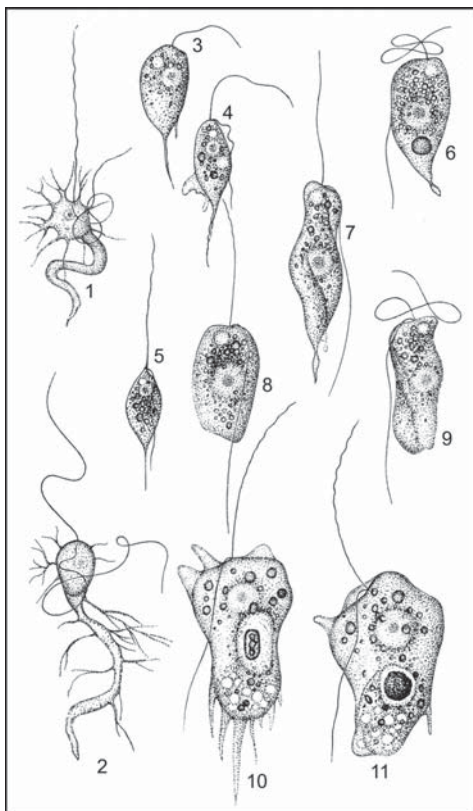


Рис. 153. Monadofilosa: рисунки церкомонад; 1 и 2 — ползающие формы *Cercobodo draco* с многочисленными псевдоподиями; 3–5 — *C. varians*; 6–9 — *C. norrvicensis*; 10 и 11 — *C. pyriformis* (по Скуя). Увел.: 1–11 — 1 000х.

первичными эндосимбионтами, которые похожи на цианеллы глаукофитовых.

Монадные формы (Sarcomonadea) представлены родами *Cryothecomonas*, *Thaumatomonas* (покрытыми кремневыми чешуйками) и *Cercomonas* (голые

формы). Последний таксон объединяет виды с ярко выраженной способностью к амебoidному движению (рис. 153).

Примеры: *Cyphoderia*, *Euglypha*, *Lecythium*, *Paulinella*, *Pseudodifflugia*, *Trinema* (раковинные амёбы); *Cercomonas*, *Cryothecomonas*, *Thaumatomonas* (жгутиконосцы).

Тип **FORAMINIFERA** d'Orbigny, 1828 (Granuloreticulosa) — **ФОРАМИНИФЕРЫ**

В соответствии с последними данными молекулярной филогении по гену актина, фораминиферы, вероятно, должны быть помещены рядом с Cercozoa в качестве сестринской группы. Все представители этого безусловно монофилетического таксона строят сеть псевдоподий, диаметр которых постепенно уменьшается в направлении от центра к периферии до <math><1\text{ мкм}</math> (рис. 154).² Опорными и локомоторными элементами в них служат одиночные микротрубочки и группы рыхло расположенных микротрубочек. Апоморфный признак гранулоретикулоподий (см. рис. 22d, 23 10) — это особый тип движения внутри псевдоподий: одновременный двунаправленный поток цитоплазмы, в который обычно вовлечены все клеточные органеллы за исключением ядер. Клетки или плазмодии содержат от одного до многих тысяч ядер. Ядра лежат либо внутри толстых центрально расположенных в пределах плазмодия тяжях

¹ Название рода *Cercobodo* невалидно, поскольку является младшим синонимом *Cercomonas*. — Прим. пер.

² Диаметр самых тонких псевдоподий фораминифер составляет 0,035–0,040 мкм, т.е. это одна микротрубочка, одетая мембраной. — Прим. ред.

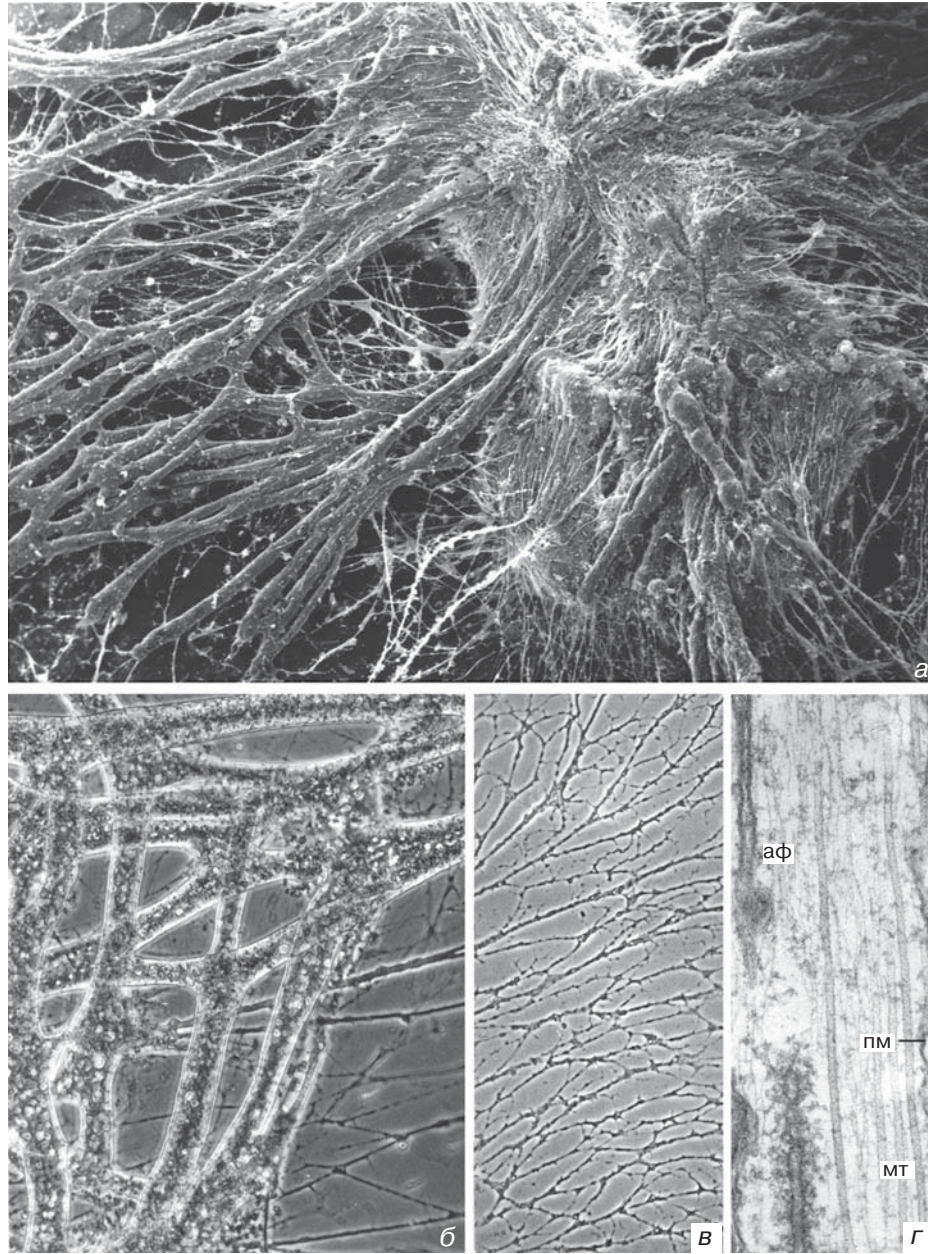


Рис. 154. Foraminifera: плазмодий *Reticulomyxa filosa*. *a* — ретикулоподии (сканирующая электронная микроскопия); *б* — псевдоподиальные стволы с ядрами в центральной зоне; *в* — периферические псевдоподии без ядер; *г* — микротрубочки (мт) и актиновые филаменты (аф) на продольном срезе ретикулоподии. пл — плазмалемма. Увел.: *a* — 100х, *б* — 200х, *в* — 330х, *г* — 70 000х.

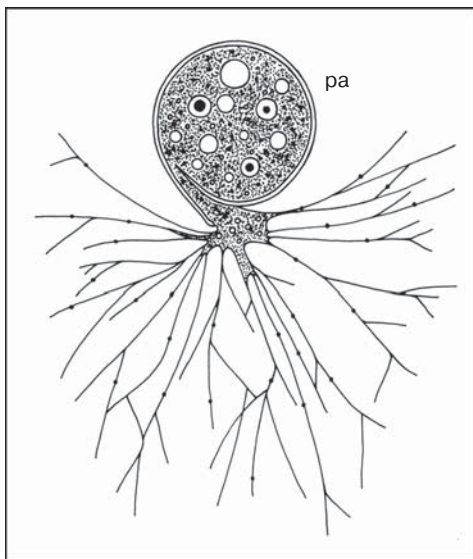


Рис. 155. Foraminifera: рисунок *Lieberkuhnia*. ра — раковинка (по Ферворну). Увел.: 220х.

цитоплазмы, либо в участке цитоплазмы, укрытом раковинкой¹.

В ранних схемах классификации *Granuloreticulosa sensu de Saedeleer* наличие раковинки и особенности их строения использовали в таксономии. На этой основе выделяли три подгруппы: *Athalamea* (без раковинки), *Monothalamea* (с однокамерной органической раковинкой, рис. 155) и *Foraminifera* (в основном с многокамерными раковинками). Такое подразделение более не считается валидным, т.к. неизвестно с определенностью, является ли отсутствие раковины у многих ныне живущих гранулоретикулозных амёб (*Biomyxa*, *Pontomyxa*, *Reticulomyxa*) примитивным признаком. В случае гигантской пресноводной ризоподиальной амёбы

Reticulomyxa (рис. 154) было показано молекулярно-генетическими методами, что этот вид относится к группе фораминифер *Allogromiida*, объединяющей преимущественно однокамерные виды морского происхождения. Считается, что и однокамерные роды (*Lieberkuhnia*, *Microgromia*) относятся к аллогромиидам. Этот отряд представляет в настоящее время таксон с широчайшим экологическим многообразием среди *Foraminifera*: его представители встречаются не только в морских, но и в пресноводных и влажных наземных биотопах. Остальные фораминиферы — исключительно морские формы.

Фораминиферы представляют собой крупный таксон. Их часто обывательные раковинки переходят в окаменевшее состояние и сохраняются в напластованиях горных пород. В настоящее время известно более 36 тысяч вымерших видов. Среди современных фораминифер насчитывают около 4000 морских видов и примерно 50 пресноводных. Большинство морских представителей бентосные, немногие являются планктонными формами. Отдельные особи могут жить несколько месяцев и даже лет, при этом их раковина достигает размера до 20 см в диаметре.

Раковинка фораминифер часто перфорирована множественными порами или несет орнаментацию. Некоторые раковинки состоят из одной камеры, другие являются многокамерными. Раковинка имеет одно или, реже, много крупных отверстий (апертур), через которые выходят псевдоподии. Многока-

¹ Первый вариант характеризует лабораторные культуры безраковинной фораминиферы *Reticulomyxa filosa*, второй — всех раковинных фораминифер. — Прим. ред.

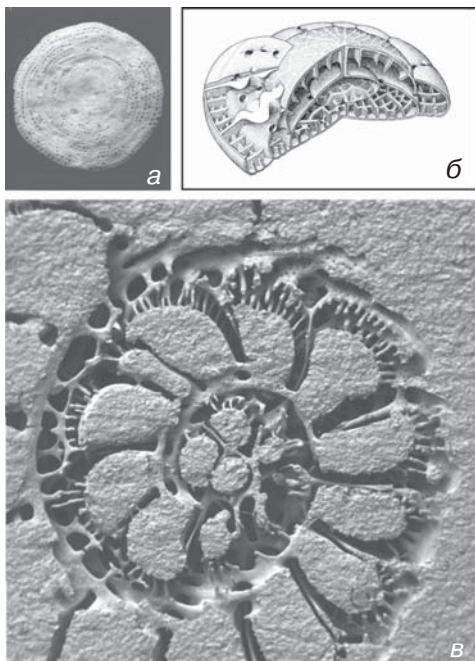


Рис. 156. Foraminifera: а — слегка абради- рованная раковинка *Sorites*; б — схема стро- ения раковинки *Orbitolina*; в — аралдитовый слепок внутренних полостей раковинки *Parrellina hispidula* (б — любезно предостав- лен Л. Хоттингером, Басл; в — из: Hottinger: Schweizerische Paläont. Abh. 101 [1980] 115). Увел.: а — 20×, б — 3×, в — 140×.

мерные раковинки формируются за счет построения новой камеры спереди от старых камер или рядом с ними. Полости соседних камер сообщаются через отверстия — форамены (отсюда назва- ние таксона). Форамены представляют собой бывшие апертуры. Стенки камер некоторых фораминифер пронизаны лабиринтом каналов (рис. 156), которые заполнены цитоплазмой. Цитоплазма заполняет также и полость камер, за исключением одной или двух последних. Псевдоподии охватывают площадь суб-

страта вокруг раковины в сотни квад- ратных сантиметров. Они служат для питания, локомоции, собирания частиц для построения раковинки и транспор- та мелких расселительных стадий.

Ископаемые фораминиферы служат надежными индикаторами в таких стра- тиграфических исследованиях, как раз- ведка нефти. Это объясняет, почему столь хорошо изучены детали строения раковинки, используемые в таксономии. По микроструктуре и составу стенки различают следующие основные конст- рукции раковинок:

- органическая раковинка (иногда с одиночными включениями инородного материала);
- агглютированная раковинка, построенная из различных сцементированных между собой инородных частиц (например, минеральных зерен песча- ной или пылевой размерности, фрагментов разных скелетных образований, игл губок и т.д.), заключенных в органический матрикс. Цемент может содержать также железо или кремний;
- известковые раковинки, состоя- щие из карбоната кальция, который от- кладывается на органическую основу.

В классических системах эти харак- теристики строения раковинки часто используются для подразделения всех вымерших и современных Foraminifera на пять субтаксонов (два с необызвест- ленными и три с известковыми рако- винками), которые названы по имени типичных родов:

- Allogromiida (раковинка однока- мерная органическая, форма преимуще- ственно трубчатая или округлая, иног- да раковинка вторично утрачена). Изме- стны с кембрия до современности.

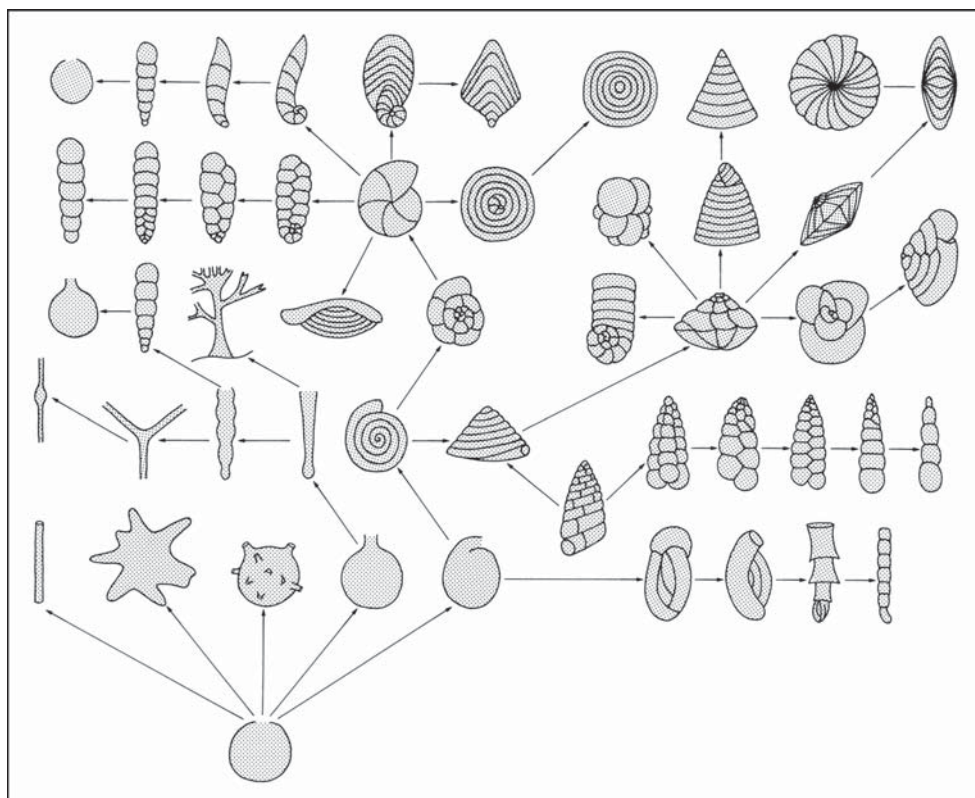


Рис. 157. Foraminifera: морфологические ряды, иллюстрирующие геометрию раковины некоторых фораминифер (по Покорный).

- *Textulariida* (агглютинированные раковинки). К этой группе принадлежат фораминиферы размером до нескольких сантиметров. Предварительно сюда также отнесены *Xenophyophorea* (слабо изученный таксон крупных глубоководных организмов). Известны с кембрия до современности.

- *Fusulinida* (преимущественно с веретеновидной раковинкой из микрогранулярного кальцита). Вымершая группа; с каменноугольного до пермского периода.

- *Miliolida* (с неперфорированной раковинкой из блестящего фарфоровид-

ного кальцита). Известны с каменноугольного периода, но в основном с юрского периода до современности.

- *Rotaliida* (бентосные формы обладают многокамерной спирально закрученной раковинкой, а планктонные — раковинкой с пузыревидными камерами, расположенными по расходящейся спирали; те и другие из гиалинового [прозрачного] кальцита [или арагонита. — Прим. ред.]). Известны с пермского периода до современности.

Представления о филогении фораминифер, базирующиеся на палеонтологической летописи и на сиквенсах рДНК

малой субъединицы рибосом, в целом совпадают. Согласно сопоставлению сиквенсов, два из четырех ныне существующих таксонов фораминифер (*Textularia* и *Allogromiida*) оказались парафилетическими, а два другие (*Rotaliida* и *Miliolida*), судя по всему, являются монофилетическими. С одной стороны, подтвердились более ранние воззрения, согласно которым состав стенки раковины эволюционирует от органической через агглютинированную к гиалиновой известковой. С другой стороны, появились дополнительные свидетельства того, что геометрические планы строения раковинки возникали в разных филогенетических линиях конвергентно. Нелишне заметить, что отдельные линии эволюции вели не только от простой раковинки к сложной, но и в противоположном направлении вплоть до полной утраты раковинки (рис. 157).

При классификации таксонов фораминифер низкого ранга используется полный арсенал признаков: строение раковинки (в том числе взаимное расположение камер, микроструктура стенки, организация септ [внутренних сте-

нок], количество и расположение апертур, форма камер и разнообразие их скульптуры), место обитания, а также цитоплазматические и генетические признаки.

Несколько планов строения раковинки одинаковы у агглютинирующих и известковых фораминифер (рис. 157, 158): однокамерная, трубчатая (одна вытянутая в длинную трубку камера), древовидная (ветвящаяся трубка), унисериальная (камеры выстроены в линию), бисериальная и трисериальная (камеры выстроены в 2 или 3 линии), планоспиральная (камеры надстраиваются по спирали в одной плоскости, обе стороны идентичны; центр навивания называется пупок), планоспиральная инволютная (видны камеры только последнего витка), планоспиральная эволютная (все камеры видны), трохоспиральная (трехмерное спиральное расположение камер с инволютной пупочной стороной и эволютной спиральной стороной), милиолиновые (камеры продолговатые длиной во всю раковину; каждая последующая камера расположена под углом 144° или более к предыду-

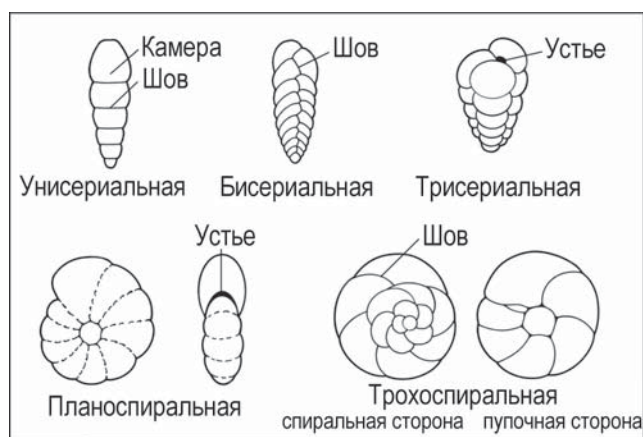


Рис. 158. Foraminifera: схемы раковинок различного плана строения (по Бордману и др.).

шей), нерегулярные (без определенного порядка в расположении камер).

Эндосимбиотические зоохлореллы и зооксантеллы часто встречаются в псевдоподиях и во внутрираковинной цитоплазме крупных бентосных фораминифер с тропических мелководий (рис. 159) и планктонных фораминифер из центральноокеанических акваторий (рис. 160). При бесполом размножении каждый потомок наследует несколько симбионтов от родительской клетки. Напротив, при половом размножении зигота должна захватить новые клетки водоросли из воды. То есть, зооксантеллы сохраняют независимость по отношению к хозяину и, соответственно, не имеют статуса органеллы. Количество эндобионтов в клетке хозяина может достигать 3000 и более. Каждое семейство симбионтсодержащих фораминифер специфично по отношению к таксону симбионта. В качестве симбионтов выступают красные водоросли, зеленые водоросли, динофлагеллаты и диатомовые. Симбионтсодержащие планктонные фораминиферы (рис. 160) служат хозяевами для хризомонад и динофлагеллат; среди последних — *Gymnodinium beii* и несколько видов *Symbiodinium*. Во всех этих случаях раковинка прозрачна и фораминиферы живут в поверхностных, хорошо освещенных водах. Современные симбионтсодержащие фораминиферы, подобно своим вымершим предкам, вносят существенный вклад в осадконакопление на морском дне и на пляжах. Согласно недавним исследованиям, в олиготрофных мелководных районах бентосные фораминиферы ежегодно продуцируют до 5 кг CaCO_3 на квадратный метр дна. Ог-



Рис. 159. Foraminifera: *Heterostegina depressa* с планоспиральной раковинкой (любезно предоставлен Р. Рёттгером, Киль). Увел.: 5х.

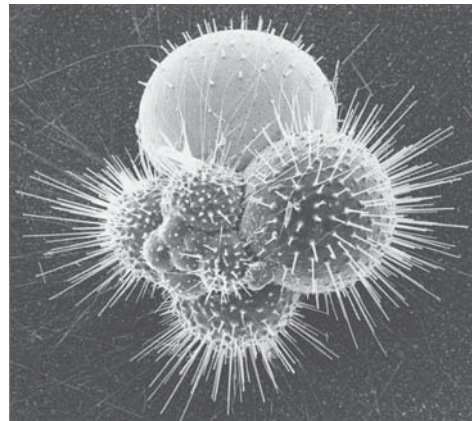


Рис. 160. Foraminifera: раковинка планктонной фораминиферы *Globigerina bulloides* (любезно предоставлен С. Хемлебенем, Тюбинген). Увел.: 170х.

ромные площади океанического дна покрыты осадками, состоящими преимущественно из раковинок фораминифер (глобигериновый ил). Помимо

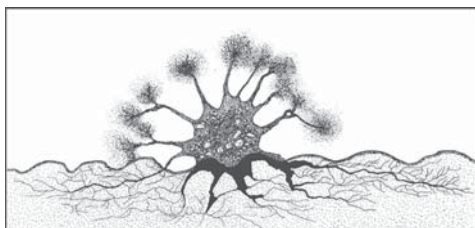


Рис. 161. Foraminifera: *Astrorhiza limicola* из осадков Северного моря (любезно предоставлен Т. Седхагеном, Орхус). Увел.: 5х.

столь эффективных примеров фотосимбиоза, описаны случаи, когда бентосные фораминиферы, обитающие ниже фотической зоны в воде с умеренной температурой 4–14 °С, сохраняли в цитоплазме клептопластиды — хлоропласты переваренных динофлагеллат¹.

Не содержащие фотосимбионтов фораминиферы питаются детритом, протистами и мелкими многоклеточными и при этом проявляют большую трофическую пластичность. Исходя из повсеместной встречаемости и высокой численности фораминифер, можно утверждать, что они играют важную роль в пищевых цепях соответствующих сообществ, особенно коралловых рифов, маршей, абиссальных осадков и антарктического побережья (рис. 161).

В жизненном цикле наиболее изученных видов присутствуют половое и бесполое поколения. Хотя не во всех случаях это доказано, считается, что гетерофазная смена поколений (рис. 162) — общий признак всех фораминифер. Стадии гамонта и агамонта бывают гетероморфными или изоморфными. Гаметы обычно двужгутиковые, но

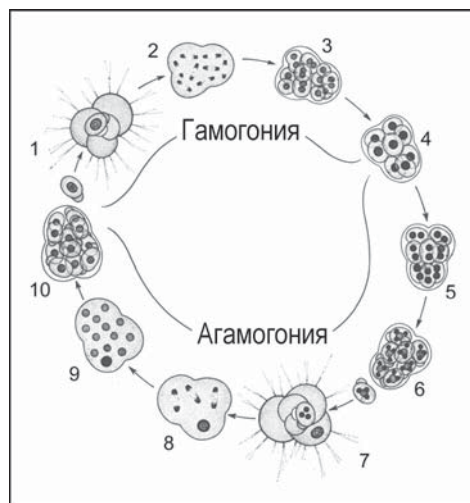


Рис. 162. Foraminifera: схема жизненного цикла фораминифер на примере *Rotaliella heterokaryotica*. 1 — взрослый гамонт, 2 — последний митоз гамогонии, 3 — автогамная копуляция безжгутиковых гамет в раковинке гамонта, 4 — зиготы, 5 — двуядерные агамонты, 6 — агамонты с одним соматическим и тремя генеративными ядрами, 7 — взрослый агамонт, 8 — первое мейотическое деление, 9 — конец второго мейотического деления, 10 — агаметы (молодые гамонты) (по Грелю).

встречаются и амебоидные. Ядерный дуализм имеет место на некоторых стадиях жизненного цикла.

Примеры: *Allogromia*, *Globigerina*, *Hastigerina*, *Heterostegina*, *Lieberkuhnia*, *Orbitolina*, *Reticulomyxa*, *Rotaliella*, *Schwagerina*, *Textularia*, *Triloculina*.

Тип **BILIPHYTA** Cavalier-Smith, 1981

Таксон содержит две фототрофные группы Rhodophyta и Glaucocystophyta,

¹ Это устоявшееся заблуждение. Все надежно идентифицированные клептопластиды фораминифер — это хлоропласты диатомовых. — *Прим. ред.*

которые считаются монофилетическими. Их филогенетическая близость обосновывается устройством пластид, которые содержат фикобилисомы, а из хлорофиллов обладают только хлорофиллом *a*.

Подтип **RHODOPHYTA** Wettstein, 1901 — **КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ**

Красные водоросли — большая монофилетическая группа, включающая около 6000 видов. Они встречаются преимущественно в морских биотопах, где приурочены к побережью. Очень немногие обитают в пресных водах и на суше. Почти все — фототрофы, но некоторые виды частично или полностью утратили пигментацию и живут в качестве экто- и эндопаразитов в других красных водорослях, проявляя при этом высокую степень специфичности к хозяину.

Клетка красной водоросли содержит обычный набор органелл. Цитологические признаки, специфичные для таксона, — комплексы митохондрий с диктиосомами и так называемые поровые пробки. Последние состоят из белкового материала, который откладывается вокруг пор¹ в клеточной стенке между соседними клетками. Отсутствие центриолей и жгутикового аппарата — основной признак таксона — вероятно, следствие того, что клетки полностью окружены клеточной стенкой. При кариокинезе аппарат веретена развивается из ЦОМТов (до сих пор наблюдали только полужакрытый митоз). Репродуктивные стадии, лишённые клеточной стенки, передвигаются как амёбы.

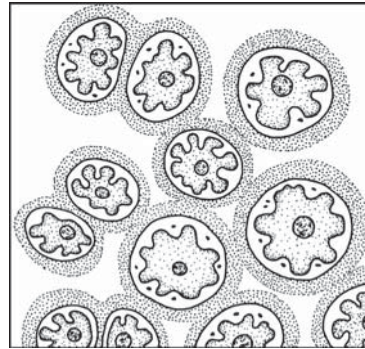


Рис. 163. Biliphyta, Rhodophyta: рисунок клеток *Porphyridium cruentum*, погруженных в желатиновую оболочку (по ван ден Хуку и др.). Увел.: 550х.

Другие типичные признаки красных водорослей: (1) запасной продукт — багрянквый крахмал, лежит в цитоплазме; (2) имеются фикобилисомы; в их состав входят фикоэритрин, фикоцианин и аллофикоциан, которые функционируют как дополнительные фотопигменты; (3) тилакоиды одиночные; (4) оболочка хлоропласта состоит из двух мембран; (5) из хлорофиллов присутствует только хлорофилл *a*.

За исключением нескольких видов с коккоидной организацией (рис. 163), красные водоросли — многоклеточные организмы и поэтому не рассматриваются в этой книге в полном объеме.

Благодаря их обилию в разных географических зонах, определенные красные водоросли имеют большое экологическое и коммерческое значение. Их потомки стали пластидами широкого спектра вымерших и современных таксонов эукариот (в частности, криптозоон, примнезиомонад, хризомонад и некоторых динофлагеллат), и в этом

¹ Материал пробки откладывается внутри поры, а не снаружи. — *Прим. пер.*

смысле Rhodophyta вносят огромный вклад в биоразнообразие простейших и водорослей. Апикопласт, имеющийся у *Alveolata* и, возможно, у некоторых других *Alveolata*, представляет собой остаток пластиды, ведущей происхождения от красной водоросли.

Пример: *Porphyridium* (свободноживущий).

Подтип **GLAUCOCYSTOPHYTA** Kies & Kremer, 1986 — **ГЛАУКОФИТЫ**

Глаукофиты — это организмы со жгутиковыми, коккоидными или пальмеллоидными стадиями в жизненном цикле. Они характеризуются несколькими анцестральными признаками. Анализ сиквенсов рДНК малой субъединицы рибосом показывает, что они представляют собой монофилетическую группу, сестринскую криптомонадам. В противоположность криптомонадам с их вторичными пластидами, глаукофиты (как хозяева) содержат первичные пластиды, окруженные только двумя мембранами. Остаточная клеточная стенка из пептидогликанов, расположенная между внешней и внутренней мембранами пластиды, указывает на то, что акт захвата цианобактерии произошел относительно недавно. Предполагаемый анцестральный статус этих органеллоподобных компартментов послужил основанием для введения специального термина — цианелла. Термин означает, что это эндобионтная цианобактерия с редуцированной клеточной стенкой, функционирующая как пластида и, вероятно, находящаяся в процессе эволюционной трансформа-

ции в настоящую пластиду. Основные пигменты представлены только хлорофиллом *a*; дополнительные пигменты — фикоцианин, зеаксантин и β -каротин. Запасной продукт — крахмал — образуется и хранится в цитоплазме. Примечательно, что цианеллы эволюционировали по меньшей мере от двух разных цианобактериальных предков. Плоские пузырьки под клеточной мембраной, подостланные микротрубочками и иногда содержащие пластинки или фибриллы, напоминают кортикальные альвеолы *Alveolata*, но не гомологичны им. У подвижных клеток имеется два анизоконтных жгутика; оба несут два ряда тонких волосков. Корешковая система жгутиков крестовидная, аналогична таковой *Viridiplantae* (= *Chlorobionta*, зеленые растения).

Всего известно 13 видов (4 рода) из пресных водоемов. У наиболее детально изученного вида *Cyanophora paradoxa* голые подвижные клетки сплюснуты дорсовентрально и несут один короткий передний и более длинный рекуррентный жгутики, выходящие из апикальной бороздки. *Glaucocystis* с наиболее известным видом *G. nostochinearum* (рис. 164) сохраняет два рудиментарных жгутика, которые остаются под целлюлозной клеточной стенкой, в противоположность, например, жгутику *Trachelomonas* (*Euglenida*). Такое сочетание клеточной стенки с утрачивающими функциональность жгутиками иллюстрирует интересный в филогенетическом смысле переход от монадной организации к коккоидной (с клеточной стенкой). Возможно, сами глаукофиты (а более вероятно, предшественники их цианелл) стали эндосимбионтами в

вая (многоядерная) организация. Ранее форма таллома служила основой классификации зеленых водорослей. Однако появление методов электронной микроскопии и техники секвенирования ДНК привело к возникновению иных взглядов на их эволюционную историю. Мы по-прежнему считаем, что наиболее древней является монадная организация; что же касается безжгутиковых форм, то, скорее всего, они возникали независимо в разных эволюционных ветвях.

Недавно выполненный синтез имеющихся данных позволяет реконструировать предка современных зеленых водорослей и наземных растений: билатерально-симметричная клетка с двумя субапикально выходящими жгутиками, один или два хлоропласта со стенкой из двух мембран; тело клетки и жгутики покрыты органическими чешуйками. Некоторые из этих плезиоморфных признаков сохранились в консервативных группах прازیнофитовых водорослей с монадной организацией и у *Mesostigma* (а также у зооспор коккоидных и нитчатых водорослей); у других потомков эти признаки были замещены или модифицированы. Соответствующие эволюционные новоприобретения включают:

- утрату чешуек и формирование голых клеток,
- замену чешуек либо органической текой, либо клеточной стенкой с квазикристаллической упаковкой целлюлозных фибрилл,
- смещение основания жгутиков с субапикальной на апикальную часть клетки,
- удвоение и увеличение числа жгутиков или полную их утрату,
- формирование характерной для зеленых водорослей корешковой системы.

К общим признакам зеленых водорослей относятся: (1) более или менее изоконтные жгутики без типичных мастигонем (но иногда с тонкими волосками), (2) звездчатая структура в переходной зоне жгутика (см. рис. 249) и (3) специфичные хлоропласты (стенка из двух мембран, хлорофиллы *a* и *b*, стопки тилакоидов [похожие на грани высших растений], крахмал в качестве запасного полисахарида и другие менее существенные признаки). Клеточная стенка состоит преимущественно из целлюлозных фибрилл, погруженных в полисахаридный матрикс (пектин). Пресноводные виды без типичной клеточной стенки и безжгутиковые апланоспоры (автоспоры) имеют сократи-

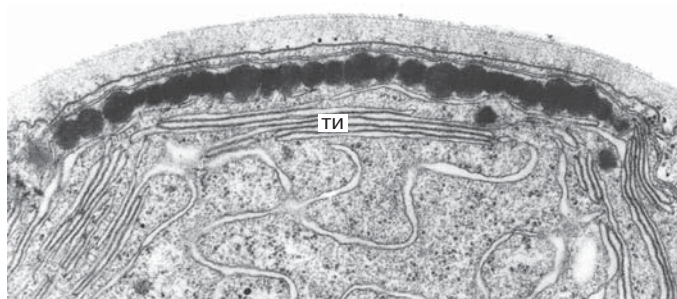


Рис. 165. Viridiplantae: глазок, или стигма, в хлоропласте *Chlorogonium* на ультратонком срезе. ти — тилакоиды (любезно предоставлен Д. Фишер-Дефо, Висбаден). Увел.: 35 000×.

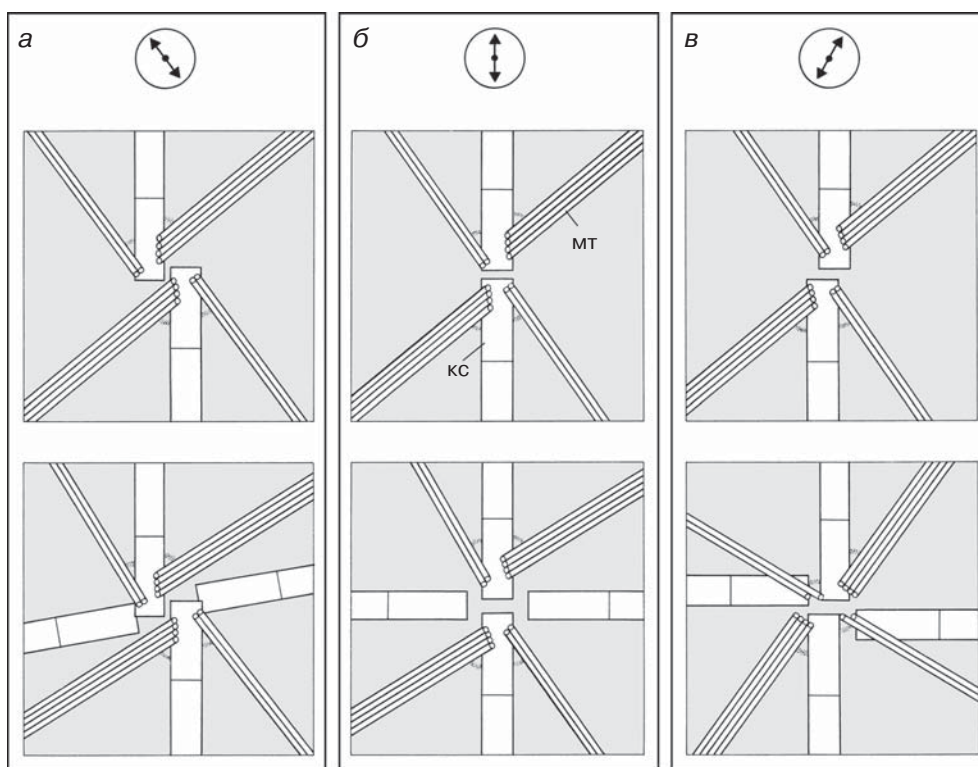


Рис. 166. Viridiplantae: схемы крестовидного расположения жгутиковых корешков у различных хлоробионтов (если смотреть на клетку снаружи. — Прим. пер.). В центре: переходное примитивное¹ состояние с двумя кинетосомами (верхний ряд) или четыре ортогонально ориентированные кинетосомы (КС) (нижний ряд) с отходящими от них микротрубочками (МТ). Слева: ориентация кинетосом против часовой стрелки (левовращающая), справа: ориентация кинетосом по часовой стрелке (правовращающая) (по Маттоксу).

тельные вакуоли. Стигма, если присутствует, находится внутри хлоропласта (рис. 165). Половое размножение типично, но часто подавлено.

В современной систематике используются следующие морфологические признаки: (1) локализация основания

жгутиков (субапикальная или апикальная), (2) количество жгутиков, (3) архитектура жгутиковых корешков, (4) клеточные покровы, (5) особенности цитокинеза. В современных системах выделяют две основные линии в пределах Viridiplantae: Chlorophyta и Streptophyta,

¹ Примитивная корешковая система состоит из двух кинетосом, одна из которых несет два корешка (как у гамет харовых). В результате ее удвоения формируется крестовидная корешковая система с 4 кинетосомами и 4 корешками (празиофитовые). Следующий этап эволюции — утрата кинетосом без корешков и переход, таким образом, к более продвинутой системе из 2 кинетосом и 4 корешков (хлорофитовые). — Прим. пер.

в основании обеих групп стоят одноклеточные двужгутиковые формы. Стрептофиты включают таксоны, которые сохранили примитивное субапикальное положение жгутиков (если они есть); Chlorophyta представлены формами с более продвинутой апикальной позицией жгутиков и с удвоенной корешковой системой (рис. 166)¹. В таблице 14 представлены все основные таксоны одноклеточных представителей.

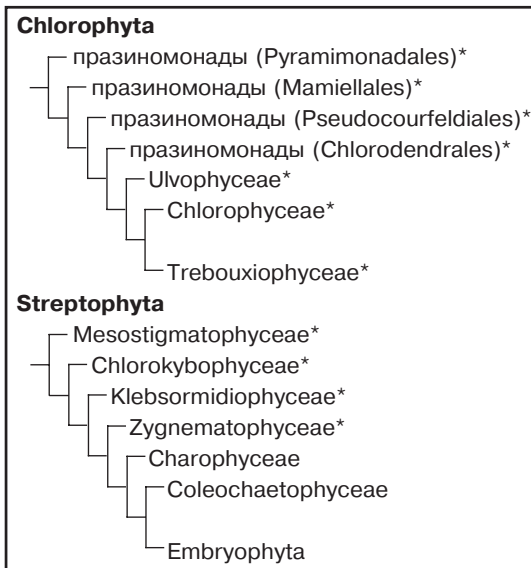
Подтип **CHLOROPHYTA** Pascher, 1914

По типу расположения жгутиков и строению их корешковой системы Chlorophyta объединяют таксоны как с примитивными признаками (празиномонады), так и с эволюционно продвинутыми (Ulvophyceae, Trebouxiophyceae, Chlorophyceae). Апоморфные признаки — смещение жгутиков из субапикального положения в апикальное и развитие новой корешковой системы (рис. 166).

ПРАЗИНОМОНАДЫ

Как следует из таблицы 14, прازیномонады, или прازیнофиты, образуют парафилетическую группировку жгутиконосцев. Прежний таксон Prasinomnadaea отличался только плезиоморфны-

Таблица 14. Предполагаемые связи между основными группами Viridiplantae. Звездочками обозначены таксоны, обсуждаемые в тексте (по разным авторам)



ми признаками, главным образом наличием квадратных чешуек (размером 40–50 нм), покрывающих поверхность тела клетки, и жгутиков у большинства видов. Поскольку похожие чешуйки встречаются также у зооспор и гамет стрептофитов, такие покровы должны считаться плезиоморфными и анцестральными признаками всех так называемых зеленых водорослей.

В отличие от Volvocida, изоконтные жгутики прازیномонад выходят из апикального углубления на поверхности клетки, а их количество варьирует от

¹ У жгутиковых клеток всех зеленых растений корешковая система образована крестовидно расположенными корешками из микротрубочек. Существенные отличия касаются лишь взаимного расположения кинетосом. Поэтому при описании того или иного таксона мы решили более не упоминать «крестовидность» расположения корешков, а указать только ориентацию кинетосом: левовращающая, если они смещены против часовой стрелки (при взгляде извне клетки), или правовращающая, если смещены по часовой стрелке. — *Прим. пер.*

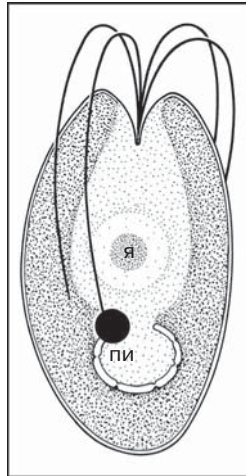


Рис. 167. Viridiplantae, Chlorophyta, прازیнонады: рисунок *Tetrastelmis bichlora*. я — ядро, пи — пиреноид (по Эттлу). Увел.: 1600х.

1 до 16, но в большинстве случаев составляет 4 (рис. 167). Жгутики покрыты упомянутыми ранее мелкими и тонко скульптурированными чешуйками или органическими волосками, которые отличны от мастигонем (рис. 168). Бо-

лее того, поверхность клетки также несет один или более слоев субмикроскопических чешуек, которые синтезируются или развиваются в цистернах диктиосом. В некоторых случаях, как у *Tetrastelmis*, секретлируемые чешуйки слагают компактный покров (теку). Некоторые виды наиболее примитивных Pyramimonadales имеют экструсомы, сравнимые с эжектосомами криптоноид, таких как *Katablepharis* (см. рис. 62). Прازیнонады обитают преимущественно в морских биотопах; лишь несколько видов встречаются в пресных водах. Один вид (*Tetrastelmis convolutae* = *Platymonas convolutae*) является тканевым симбионтом морской турбеллярии *Convoluta roscoffensis*, которая приобретает его на раннем этапе онтогенеза, а позднее становится полностью физиологически зависимой от своего фотосимбионта.

Примеры: *Pyramimonas*, *Cymbomonas* (Pyramimonadales), *Mamiella*, (Mamiellales), *Nephroselmis*, *Pseudo-*

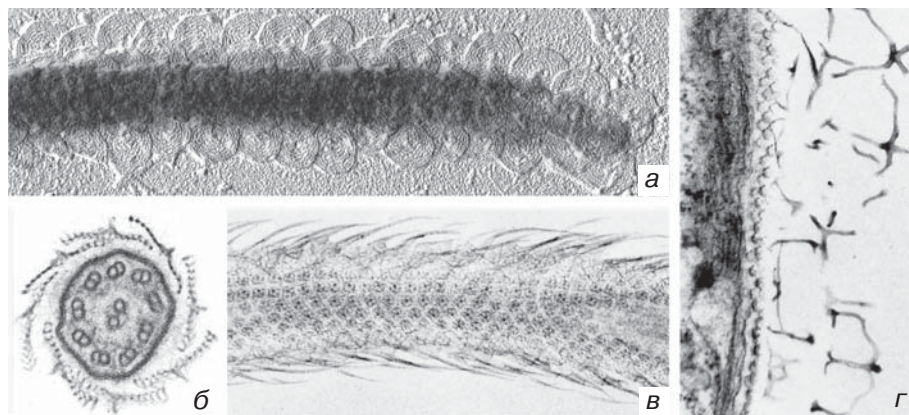
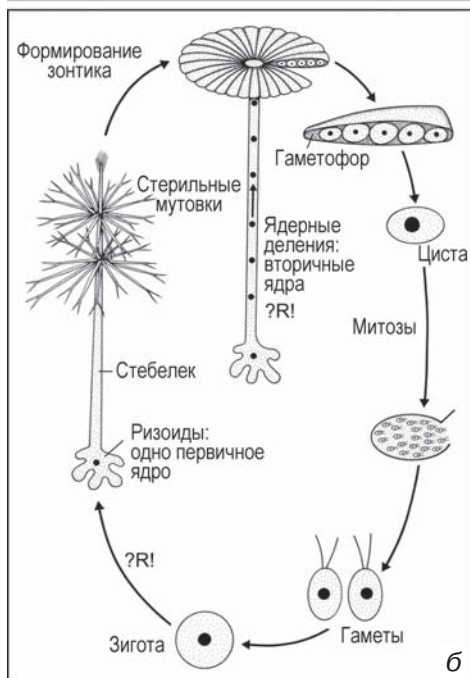
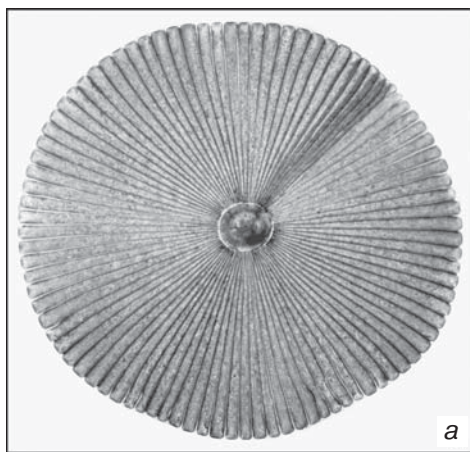


Рис. 168. Chlorophyta, прازیнонады: чешуйки на жгутиках (а-в) и на поверхности клетки (г). а — *Mantiella squamata*; б — *Mamiella gilva*; в, г — *Pyramimonas tetrahyunchus* (любезно предоставлены О. Мёструпом, Копенгаген). Увел.: а — 47 000х, б и в — 68 000х, г — 63 000х.

scourfeldia (Pseudoscourfeldiales), *Tetraselmis* (Chlorodendrales), *Prasinomonas*.

Класс **ULVOPHYCEAE** Mattox & Stewart, 1984 — **УЛЬВОВЫЕ**

В состав класса входит несколько хорошо известных подгрупп многокле-



точных водорослей, преимущественно нитчатых, иногда ветвящихся (*Ascophonia*, *Cladophora*, *Derbesia*, *Ulothrix*) и даже с тканеподобной организацией таллома (*Ulva*, *Caulerpa*, *Halimeda*). Имеются также и одноклеточные многоядерные представители (*Dasycladales*). Гаметы имеют два жгутика, а мейоспоры — четыре. Группа характеризуется левовращающей ориентацией кинетосом (см. рис. 166).

Отряд *Dasycladales* в основном включает роды с сифональным (многоядерным) талломом, состоящим из одной гигантской клетки с длинной (до нескольких сантиметров) центральной осью и апикальной мутовкой (рис. 169). Клеточная стенка состоит из маннана и целлюлозы и часто инкрустирована белыми слоями карбоната кальция. Наиболее известный вид — *Acetabularia acetabulum* — используется как модельный объект в экспериментах по изучению феномена движения цитоплазмы. Этот организм встречается на скалах и ракушке вдоль побережий Средиземного моря. В состав отряда входят исключительно морские обитатели.

Примеры: *Acetabularia*, *Dasycladus*.

Класс **TREBOUXIOPHYCEAE** Friedl, 1995 — **ТРЕБУКСИОФИЦИВЫЕ**

Жгутиковые стадии (зооспоры, гаметы) представителей этого таксона имеют такую же левовращающую ориентацию кинетосом, как ульвовые, но их митоз и цитокинез отличны. Да и

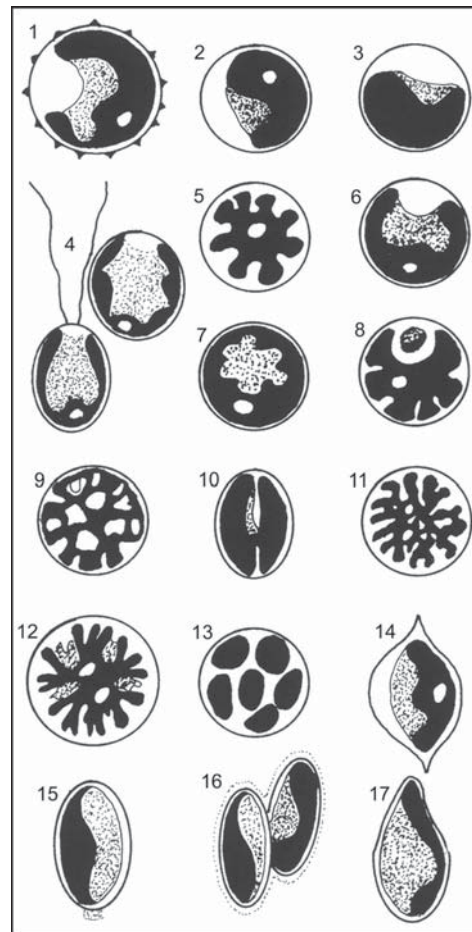
Рис. 169. Chlorophyta, Ulvophyceae: *Acetabularia*: а — зонтик, б — схема жизненного цикла (по Лютге). Увел.: а — 8х.

обитают они обычно в пресных водах. Все *Trebouxiophyceae* — это коккоидные одноклеточные, не имеющие жгутиковых стадий в жизненном цикле (рис. 170). Они формируют сарциноидные пакеты, ветвящиеся нитчатки и многоклеточные талломы. В экологическом и эволюционном смысле четыре вида коккоидного рода *Chlorella* (и несколько других видов зеленых водорослей неопределенного систематического положения, условно относимых к роду *Chlorella*) играют очень важную роль. Повсеместно они обильны в пресных водоемах, а также формируют водорослевую пленку на увлажненной коре деревьев, стенах домов и т.п. Они же выступают эндобионтами ряда многоклеточных и простейших (например, пресноводных губок и кишечнополостных, инфузорий, голых и раковинных амёб, солнечников и фораминифер). Близкий род *Trebouxia* — преобладающая водоросль в составе многих лишайников. Протисты, живущие в симбиозе с одноклеточными зелеными водорослями, с большой вероятностью обнаружатся в экосистеме, дефицитной по биогенным элементам (например, в сообществе сфагнового мха), и в этом случае сим-

биоз будет обусловлен трофической взаимозависимостью; либо таких симбионтсодержащих протистов можно встретить в дизаэробном биотопе (например, в воде покрытого льдом пруда, где почти весь кислород израсходован гниющей растительностью). Симбиоз может быть облигатным (как у *Paramecium bursaria*) или факультативным.

Недавно полученные данные по нуклеотидным последовательностям генов тубулина, актина и рРНК показали, что описанный еще в 1912 году *Heli-*

Рис. 170. Chlorophyta: рисунки аэрофильных зеленых водорослей, обитающих на коре деревьев: 1 — *Trochiscia*, 2 — *Chlorella*, 3 — *Palmellococcus*, 4 — *Chlamydomonas* (жгутиковая и покоящаяся стадии), 5 — *Radiosphaera*, 6 — *Chlorococcum*, 7 — *Neochloris*, 8 — *Trebouxia*, 9 — *Spongiochloris*, 10 — *Myrmecia*, 11 — *Dictyochloropsis*, 12 — *Macrochloris*, 13 — *Bracteacoccus*, 14 — *Scotiellopsis*, 15 — *Pseudococcomyxa*, 16 — *Coccomyxa*, 17 — *Choriocystis* (из: Kremer: Mikrokosmos 87 [1998] 25). Увел.: 1–11 и 15–17 — 1 000×, 12 — 350×, 13 и 14 — 550×.



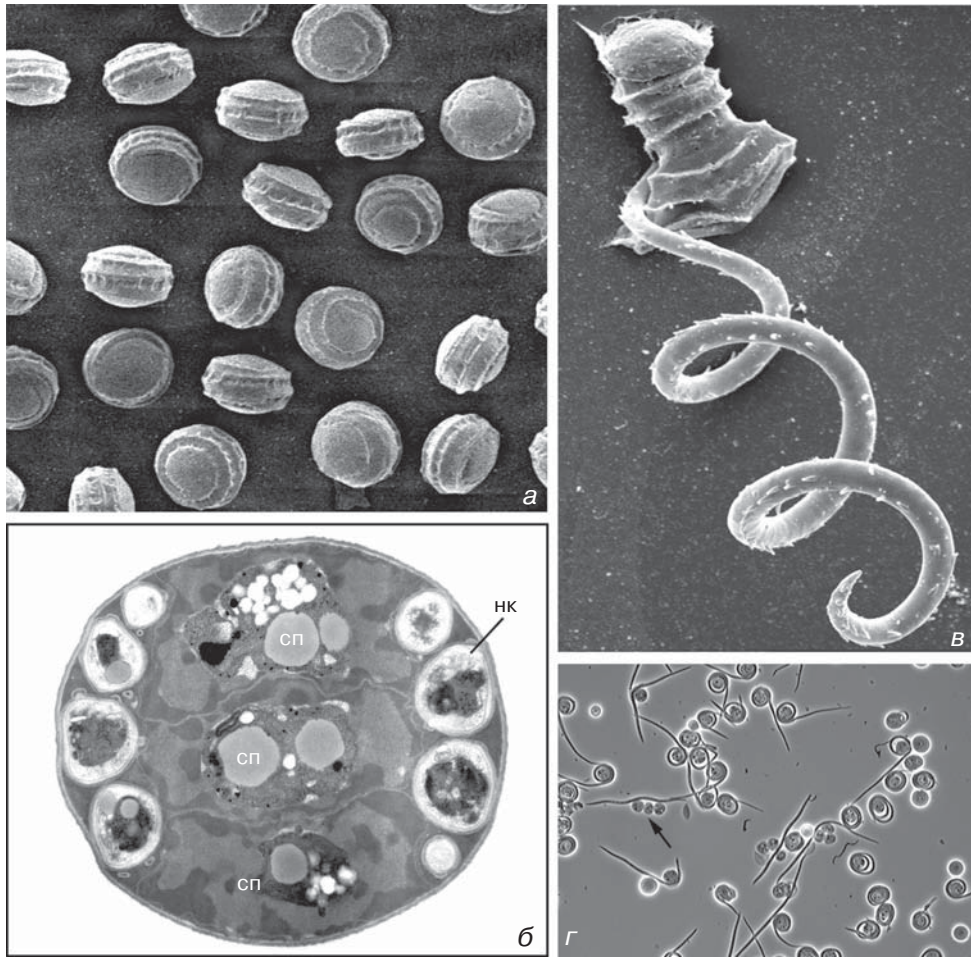


Рис. 171. Требухиорфусеае: *Helicosporidium* sp.: а — зрелые цисты; б — продольный срез зрелой цисты, которая состоит из трех спороплазм (сп), навивающейся вокруг них нитевидной клетки (нк) и одевающей всю конструкцию многослойной оболочки; в — циста геликоспоридиума после выстреливания нитевидной клетки: видны развернутая спираль нитевидной клетки и комплекс спороплазм; г — изолированные цисты; заметно разрушение оболочки, вздутие спороплазм и раскручивание нитевидных клеток в результате повышения давления; уже освободившиеся от оболочки нитевидная клетка и три спороплазмы показаны стрелкой (из: Voucias et al.: J. Eukaryot. Microbiol. 48 [2001] 460). Увел.: а — 2 800х, б — 3 200х, в — 5 100х, г — 600х.

cosporidium parasiticum с большой долей вероятности принадлежит к Требухиорфусеае. Этот патогенный вид ранее относили к *Cnidospora* (невалид-

ный таксон, объединявший Мухозоа и *Microspora*) или к *Ascomycetes*. Впервые его обнаружили в двукрылых насекомых. Специфичность к хозяину, по-ви-

димому, невысока; паразит может инфицировать бабочек, ногохвосток, жуков, клещей, ветвистоусых рачков и трематод. *Helicosporidium* имеет характерные цисты (споры), образованные несколькими клетками. Дискоидальные цисты состоят из четырех клеток. Три одноядерные клетки (спороплазмы) уложены плотно в столбик. Длинная (нитевидная) четвертая клетка, делая три-четыре витка, служит им обкладкой (рис. 171). Снаружи всю конструкцию одевает гладкая полупрозрачная оболочка. Диаметр спор варьирует от 5 до 9 мкм, а их толщина составляет от половины до $\frac{3}{4}$ диаметра. В процессе эксцистирования скрученная спиралью клетка распрямляется и, по-видимому, разрушает наружную оболочку.

Жизненный цикл *Helicosporidium* охарактеризован на основании опытов по заражению хозяев. Загложенные цисты (споры) высвобождают свое содержимое в просвете кишечника. Вышедшие из цист яйцевидные клетки (спороплазмы) недолго остаются в кишечнике насекомого и с помощью нитевидной клетки проникают в стенку кишки. Через 24 часа после заражения в гемоцеле обнаруживаются «удлиненные» клетки. Они формируют оболочку и делятся под ней, образуя четыре дочерние клетки. Последние, по-видимому, высвобождаются из оболочка, становясь «сферическими» клетками диаметром 3,5 мкм, которые появляются в гемоцеле через 72 часа после заражения. «Сферические» клетки размножаются бинарным делением и поражают все ткани насекомого. Развитие в насекомом завершается спорогонией: «сферические» клетки секретируют толстую

стенку цисты и дифференцируются (по-видимому, в результате двух последовательных делений) на нитевидную клетку и три спороплазмы. Зрелые цисты выходят из насекомого (часто уже на стадии куколки) через разрывы покровов и, по-видимому, какое-то время переживают во влажных биотопах, пока не будут заглочены хозяином. Цисты *Helicosporidium* обнаружены в пробах воды из прудов.

Примеры: *Chlorella*, *Nanochlorum*, *Trebouxia* (свободноживущие фототрофы), *Helicosporidium* (утратившие пластиды паразиты) и реликты, по-видимому, уже вымерших свободноживущих видов, которые встречаются сейчас только как пластиды эвгленовых и хлорарахрид.

Класс **CHLOROPHYCEAE**
Christensen, 1994 (Phytomonadea) —
ХЛОРОФИЦИЕВЫЕ

Этот монофилетический таксон объединяет, с одной стороны, Volvocida (Volvocales) и Chlorococcales, все представители которых одноклеточны, и с другой — Chaetophorales и Oedogoniales, все представители которых обладают нитчатыми (или нитчатými ветвящимися) талломами. Зооспоры и иные жгутиковые стадии имеются не у всех видов. Эти жгутиконосцы не покрыты чешуйками, их жгутики отходят апикально, расположение кинетосом характеризуется правовращающей ориентацией. Часто встречаются дву-, четырех- или восьмижгутиковые клетки. Зооспоры Oedogoniales стефаноконтного типа; их многочисленные жгутики собраны в корону на переднем полюсе клетки.

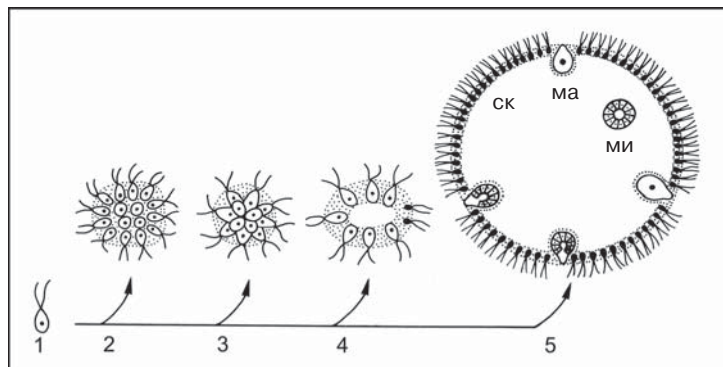


Рис. 172. Chlorophyta, Chlorophyceae: схема возможной эволюции от монад типа *Chlamydomonas* (1) через *Gonium* (2), *Pandorina* (3) или *Eudorina* (4) к таким крупным колониям, как *Volvox* (5). У *Eudorina* и *Volvox* черным цветом показаны соматические клетки (ск). ма — макрогаметы, ми — микрогаметы (по Пикет-Хипсу).

Отряд **Volvocida** France, 1894 (Volvocales) — **Вольвоксовые**

Volvocida — единственный таксон класса, представители которого постоянно имеют жгутики. Два, четыре или (редко) восемь гладких жгутиков выходят на переднем полюсе клетки. Хлоропласт преимущественно чашевидный, занимает характерное пристеночное положение и обеспечивает специфический травянисто-зеленый цвет клетки. Отряд включает как одноклеточных представителей (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium*), так и виды с явно выраженной тенденцией к многоклеточности. Колониальные формы можно представить в виде ряда таксонов с увеличивающимся числом клеток в колонии: *Gonium*, *Eudorina*, *Pleodorina* и *Volvox* (рис. 172). Их клетки расположены в общем желатиновом матриксе и часто соединены клеточными выростами (плазмодесмоподобными структурами). Большин-

ство представителей населяют пресные водоемы. Вольвоксовые порой дают бурные вспышки цветения. Некоторые из них, например *Polytoma* и *Hyalogonium*, утратив хлоропласты, стали гетеротрофами и ведут хищный образ жизни.

Примеры: *Chlamydomonas*, *Chlorogonium*, *Dunaliella*, *Pandorina*, *Volvox*.

Отряд **Chlorococcales** Marchand, 1895 — **Хлорококковые**

В состав отряда входит почти 1000 одноклеточных и многоклеточных видов, большинство из которых обитает в пресноводных и наземных биотопах. Для хлорококковых типична коккоидная, колониальная, сарциноидная, нитчатая и сифональная организация; жгутики же имеются только у репродуктивных клеток. Клеточная стенка построена из рыхло упакованных целлюлозных волокон; у некоторых представителей

отряда в состав стенки входит спорополлениноподобный материал¹. Безжгутиковые клетки часто несут рудиментарный жгутиковый аппарат, состоящий из кинетосом и связанных с ними корешков. Эта группа, вероятно, происходит от похожего на *Chlamydomonas* предка.

Примеры: *Chlorococcum*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*.

Подтип **STREPTOPHYTA** Jeffrey, 1982

В этой книге детально рассматриваются только таксоны с одноклеточным планом строения тела. Для знакомства с группами, обладающими тканевой и тканеподобной организацией (*Charales*, *Coleochaetales* и *Embryophyta*), читателю следует обратиться к учебникам по ботанике. Определенные черты организации рано дивергировавших таксонов (*Mesostigmatales*, *Chlorokybophyceae*, *Klebsormidiophyceae* и *Conjugatophyceae*) оказываются плезиоморфными для наземных растений, и потому изучение примитивных таксонов принципиально для понимания того, как шло становление продвинутых планов строения тела. К таким цитологическим новоприобретениям относятся: синтез целлюлозных фибрилл посредством розеткоподобных мультиферментных комплексов, а также особый тип цитокинеза, при котором формируется фрагмопласт (клеточная стен-

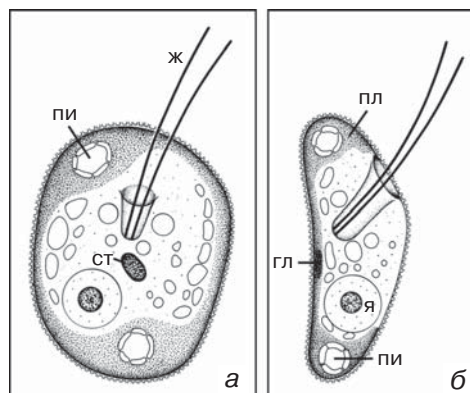


Рис. 173. Viridiplantae, Streptophyta, Mesostigmatophyceae: схема строения *Mesostigma viride*: вид сверху (а) и сбоку (б). ж — жгутик, пл — пластида, пи — пиреноид, ст — стигма, я — ядро (по Мантон и Этгл). Увел.: 2 200×.

ка между дочерними особями нарастает центробежно за счет слияния везикул со строительными компонентами, а микротрубочки расположены перпендикулярно к формирующейся стенке).

Класс **MESOSTIGMATOPHYCEAE** Marin & Melkonian, 1999

Эта клада состоит всего из нескольких пресноводных видов, по-видимому, представляя собой анцестральную группу. Она включает двужгутиковых одноклеточных (рис. 173), а также нитчатые формы, гаметы и зооспоры которых несут по одному жгутику. Эти зеленые водоросли размножаются бинарным

¹ Спорополленин — биополимер, политерпен по своей химической природе, входит в состав клеточной стенки пыльцы и спор наземных растений и оболочки цист динофлагеллат, обеспечивая их высокую устойчивость к биодеградации. Благодаря устойчивости спорополленина, именно эти растительные остатки наиболее полно представлены в палеонтологической летописи флоры Земли. — *Прим. ред.*

делением или зооспорами. Их жгутик покрыт асимметричными чешуйками с тремя выростами в форме кленового листа. Таким образом, они отличаются от более симметричных чешуек прازیнонад. У монадных форм оба жгутика расположены субапикально или латерально и снабжены крестовидной корешковой системой, с которой связаны две многослойные структуры¹. Тело клетки жгутиконосцев покрыто двумя слоями чешуек разной формы, а зооспор — только одним слоем.

Примеры: *Mesostigma* (жгутиконосцы), *Chaetosphaeridium* (нитчатые формы).

Класс **CHLOROKYBOPHYCEAE** Bremer, 1985

Chlorokybophyceae представлены только одним, причем редко встречающимся в природе видом. На колониальной стадии он представляет собой кубическое по форме скопление эллипсоидальных клеток, которые погружены в общий прозрачный мукоидный матрикс. Таким образом, колония характеризуется сарциноидной организацией. Каждая клетка в составе колонии порождает одну зооспору, которая высвобождается из родительской клетки через разрушенную стенку. Зооспора имеет два жгутика, выходящих латерально из углубления. Вид встречается на поверхности влажных камней в высокогорье.

Только один вид: *Chlorokybus atmophyticus*.

Класс **KLEBSORMIDIOPHYCEAE** van den Hoek et al., 1995

Класс Klebsormidiophyceae состоит из примерно 15 видов наземных или пресноводных водорослей, встречающихся преимущественно на камнях во влажных и затененных местах. Таллом в основном представлен неветвящимися нитями, которые могут фрагментироваться на короткие отрезки, называемые гормогониями. Каждая клетка несет одну или две маленькие пристеночные пластиды, лишённые стигмы, и — у рода *Klebsormidium* — способна трансформироваться в зооспору с двумя латерально расположенными жгутиками. Зооспора покидает оболочку через округлое отверстие, называемое оперкулюм. Так называемое интерзональное веретено (митотическое веретено из микротрубочек в телофазе. — Прим. пер.) сохраняется во время цитокинеза.

Примеры: *Klebsormidium* (с зооспорами), *Raphidonema*, *Stichococcus*.

Класс **CONJUGATOPHYCEAE** Engler, 1892 (Zygnematophyceae) — **КОНЬЮГАТЫ, ЗИГНЕМОВЫЕ** **ВОДРОСЛИ**

У всех представителей класса жгутиковые стадии отсутствуют на протяжении всего жизненного цикла. Вегетативные клетки гаплоидны и размножаются агамно бинарным делением. Для конъюгат характерен половой процесс, называемый здесь конъюга-

¹ Проксимальную часть микротрубочкового корешка подстилают фибриллярные пластинки, которые на поперечных срезах дают картину многослойной структуры. — Прим. пер.

цией¹, в ходе которого образуются амебоидные гаметы, сливающиеся с образованием зиготы. Одиночные клетки, колонии и нитчатые структуры, соединяясь, составляют неповторимые симметричные конструкции. Некоторые одноклеточные представители *Conjugatorphyseae* (десмидиевые) показаны на рис. 174.

Примеры: *Closterium*, *Micrasterias*.

Тип **АМОЕВОЗОА** Luhe, 1913

Протисты, собранные в этой реформированной ныне группе, образуют псевдоподии, в которых не обнаруживаются микротрубочки в качестве их опорных или двигательных элементов. Более того, цитоплазматические микротрубочки появляются, по-видимому, только в связи с веретеном деления ядра. У всех представителей типа за исключением *Acarpomyxa* псевдоподии формируются достаточно быстро (за секунды или минуты). Все представители *Amebozoa* перемещаются, используя амебоидное движение. Такой же тип локомоции характерен для *Cercozoa* и *Schizopyrenidea*. Жгутики и центриоли у большинства представителей типа отсутствуют; имеются они только у рода *Multicilia* и некоторых *Conosa*. Бесполое размножение осуществляется делением надвое, множественным делением (шизогонией) или плазмотомией. Половое размножение известно для некоторых представителей. Хотя изменчивость формы те-

ла — яркая черта *Amebozoa*, их морфотипы вполне узнаваемы и различимы. Тип подразделяется на *Lobosa* и *Conosa*.

Подтип **LOBOSA** Carpenter, 1861 — **ЛОБОЗНЫЕ АМЕБЫ**

Представители этой группы характеризуются наличием псевдоподий в форме лобоподий, иногда имеющих заостренный конец. Моноподиальные формы имеют одну псевдоподию, полиподиальные — две и более. Некоторые виды обладают раковинкой. Многие раковинные формы, обитающие во мхах и почве, способны инцистироваться. У других цисты встречаются редко. Выделяют три подгруппы: две без раковинки (*Gymnamoebae*, *Acarpomyxa*) и одну с раковинкой (*Testacealobosea*).

Класс **GYMNAMOEBAE** Haeckel, 1862 — **ГОЛЫЕ АМЕБЫ**

Клетка голых амеб не несет таких заметных внеклеточных структур, как раковинка (рис. 175). Однако на поверхности у них иногда имеются мелкие чешуйки (рис. 176a) или гликостили (*Vannella*, см. рис. 8). Голые амебы населяют все водные и наземные биотопы, часто выступают в качестве эндобионтов; питаются бактериями, в том числе цианобактериями, другими протистами, а также мелкими многоклеточными (например, коловратками).

¹ У всех *Conjugatorphyseae* слияние гамет — это обычная гологамная копуляция. Никакого отношения к конъюгации инфузорий этот половой процесс не имеет. Название процесса — конъюгация — лишь дань альгологической традиции и отражает тот факт, что перед трансформацией в амебоидные гаметы две вегетативные клетки-предшественницы формируют между собой мостик. Позже по этому мостику одна из гамет переползает к другой, и происходит их слияние, то есть гологамная копуляция. — *Прим. ред.*

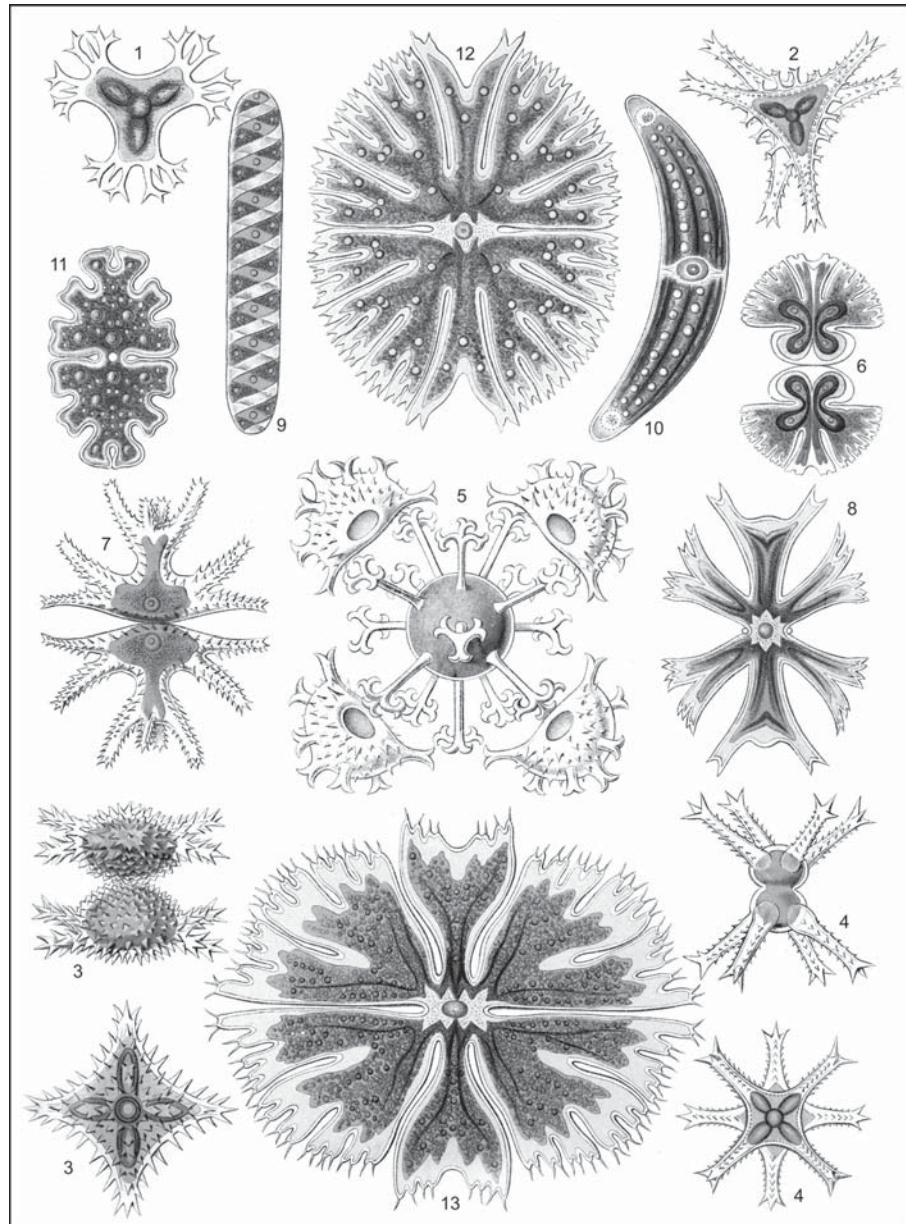


Рис. 174. Streptophyta, Conjugatophyceae: рисунки характерных для десмидиевых орнаментированных и симметричных форм: 1 — *Staurastrum furcatum*, 2 — *S. vestitum*, 3 — *S. aculeatum*, 4 — *S. paradoxum*, 5 — *S. spinosum*, 6 — *Micrasterias denticulata*, 7 — *M. trigemina*, 8 — *M. melitensis*, 9 — *Spirotaenia condensata*, 10 — *Closterium costatum*, 11 — *Euastrum pecten*, 12 — *E. agalma*, 13 — *E. apiculatum* (из: Haeckel: *Kunstformen der Natur*. Verlag des Bibliographischen Instituts, Leipzig 1899–1904).

Рис. 175. Амoebozoa, Lobosa, Gymnamoebea: *Amoeba proteus*: изображения, полученные методом световой (а) и сканирующей электронной микроскопии (б). Увел.: а и б — 180х.

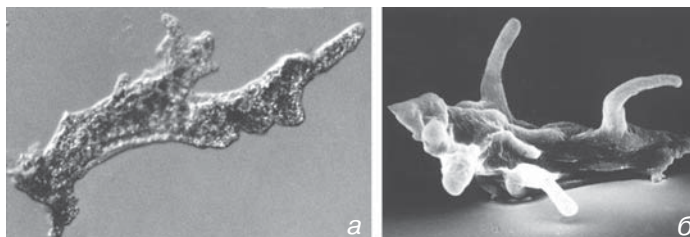
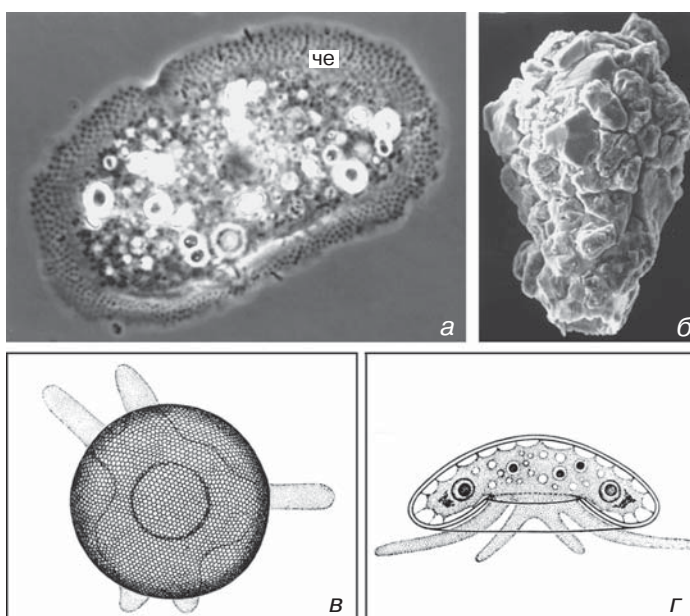


Рис. 176. Gymnamoebea (а) и Testacealobosea (б–г): а — *Cochliopodium*, покрытый слоем чешуек (че); б — раковинка *Diffflugia*; в, г — рисунки *Arcella vulgaris*, вид сверху (в) и сбоку (г) (а — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней; в и г — по Грелю). Увел.: а — 800х, б — 450х, в и г — 220х.



Перемещение осуществляется как при помощи направленного тока цитоплазмы (см. рис. 259), так и путем перекатывания. Как правило, для перемещения особи необходим контакт с субстратом и течение эндоплазмы, которое сопровождается превращением эктоплазмы в эндоплазму в заднем отделе клетки и эндоплазму в эктоплазму в переднем. Размер одноядерных или многоядерных клеток варьирует от всего лишь нескольких микрометров, как у мелких видов *Vannella* и *Hartmannella*, до 5 миллиметров, как у *Chaos caroli-*

nense. Флотирующие клетки отличаются по размерам и форме от своих субстратных форм (см. рис. 26). Псевдоподии преимущественно цилиндрические пальцевидные или уплощенно-лопастные, но у некоторых форм в виде коротких шипов (*Acanthamoeba*). Кроме того, у *Multicilia* есть тонкие, длинные и очень активные жгутики. Наиболее известен и наиболее изучен вид *Amoeba proteus*.

Некоторые формы опасны для человека при определенных условиях. Ярким примером служит *Acanthamoeba*. Целый ряд видов этого рода — безвред-

ные бактериофаги, населяющие влажную почву и пресные водоемы. Однако для людей с ослабленным иммунитетом эти амёбы крайне опасны в качестве условно-патогенных паразитов. О факультативных паразитах, таких как *Acanthamoeba*, говорят, что им присущ амфизойный образ жизни. *Acanthamoeba castellanii*, *A. culbertsoni* и *A. polyphaga* вызывают тяжелые формы энцефалита (грануломатозный амёбный энцефалит), а также акантамёбный кератит и акантамёбный увеит. Вдобавок, *Acanthamoeba* служит переносчиком многих патогенных бактерий. Цисты *Acanthamoeba* обладают высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды (см. рис. 221а).

Примеры: *Acanthamoeba*, *Amoeba*, *Chaos*, *Cochliopodium*, *Dactylamoeba*, *Hartmannella*, *Mayorella*, *Multicilia*, *Saccamoeba*, *Thecamoeba*, *Vannella*.

Класс **ACARPOMYXEA** Page, 1976

Представители этого таксона одноядерны или обладают плазмодиальной организацией. Некоторые внешне похожи на слизевиков. Особи всегда имеют сильно ветвящиеся псевдоподии, поэтому крайне полиморфны (см. рис. 23, 9). Для образования псевдоподий требуется значительное время: изменения формы тела можно заметить лишь спустя несколько часов. У этих организмов не были обнаружены ни раковинки, ни плодовые тела. Знания о биологии Асагротухеа все еще фрагментарны.

Примеры: *Corallomyxa*, *Leptomyxa*, *Stereomyxa*.

Класс **TESTACEALOBOSEA** de Seadeleer, 1934 — **ЛОБОЗНЫЕ РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ, ТЕСТАЦИИ**¹

Эта группа представлена лобозными амёбами, тело которых частично покрыто раковинкой. Они обитают в пресных и морских водоемах и в почве. Чешуйки на поверхности голой амёбы *Cochliopodium* (рис. 176а) можно расценивать как переходный в эволюционном смысле тип покровов от голых амёб к раковинным. Похожая, но не гомологичная раковинка встречается у фораминифер.

Раковинка — это оболочка из органического вещества, которое иногда смешивается с неорганическим материалом и такими инородными частицами, как песчинки (рис. 176б, см. рис. 32в, з) и домики диатомовых, имеет устье, через которое выдвигаются одна или более лобозных псевдоподий (рис. 176в, з). Ряд видов обитает во влажной почве или мху, где раковинка предохраняет их от высыхания или механических воздействий. Часто внутри раковинки формируются цисты.

Примеры: *Arcella*, *Diffugia*, *Hyalosphenia*, *Nebela*.

Подтип **CONOSA** Cavalier-Smith, 1998

Все представители таксона — амёбоидные организмы. У некоторых есть жгутиковые стадии в жизненном цикле. Среди Conosa есть и свободноживущие, и паразитические формы. Некоторые

¹ Термином «тестации» обозначают как лобозных, так и филозных раковинных амёб. — Прим. пер.

виды исключительно одноядерны, другие формируют плазмодии. Подтип подразделяется на архамеб и миксомицетов.

Инфратип **АРЧАМОЕВА** Cavalier-Smith, 1983

Архамебы, по-видимому, вторично упрощены, поскольку у них утрачены митохондрии и диктиосомы, слабо развит шероховатый эндоплазматический ретикулум, а также имеются только одиночные и, даже если их несколько, всегда непарные кинетосомы. Аксонемы жгутиков, если последние имеются, редуцированы, а клетки перешли к амебодному движению.

Для архамеб характерен своеобразный цитоскелетный комплекс, который состоит из жгутиковой кинетосомы и отходящего от нее конуса микротрубочек, охватывающего ядро (рис. 177). Фактически, эта система представляет собой кариомастигонт¹. В клетке может быть от одного до нескольких жгутиковых аппаратов, каждый из которых состоит из одного жгутика и одной кинетосомы.

В эту группу входит *Pelomyxa palustris* (рис. 178), которая относилась ранее к специально созданному в пределах Rhizopoda отряду Pelobiontida Page, 1976. Этот вид известен примерно с середины XIX века, однако лишь в последние годы были установлены детали строения этих мешковидных клеток размером 1–5 мм. Оказалось, что в хвостовой части клетки (уроиде) имеет-

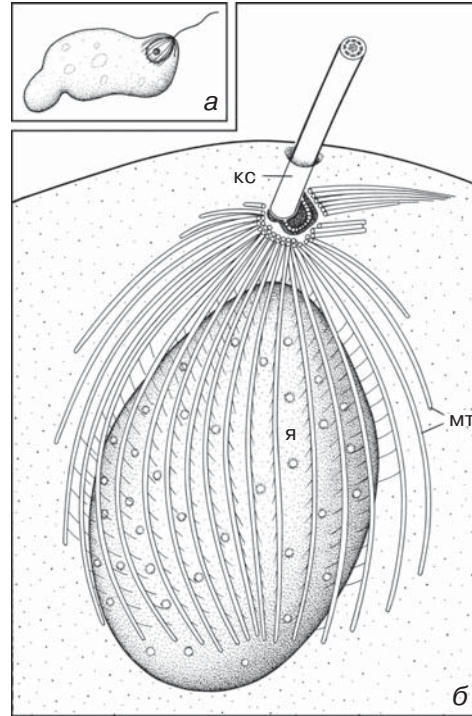


Рис. 177. Амoebozoa, Conosa, Archamoeba: кариомастигонт у *Mastigina* (а), схема морфо-функционального комплекса кинетосомы (КС) и ядра (я) (б), МТ — микротрубочки (по Бружеролю). Увел.: а — 250х, б — 12 000х.

ся несколько голых неподвижных, но, в общем, типичных для эукариот жгутиков². Как у классических амeб, движение пеломиксы связано с субстратом и является результатом взаимодействия потока эндоплазмы с трансформацией эктоплазмы в эндоплазму в хвостовой части и эндоплазмы в эктоплазму во фронтальной зоне (см. рис. 259). Гигантские клетки содержат сотни ядер и не-

¹ Связь кинетосомы с ядром отсутствует у *Mastigella* и *Pelomyxa*. — Прим. пер.

² Эти жгутики обычно имеют нестандартный, отличный от формулы $9 \times 2 + 2$ набор микротрубочек в аксонеме. — Прим. пер.

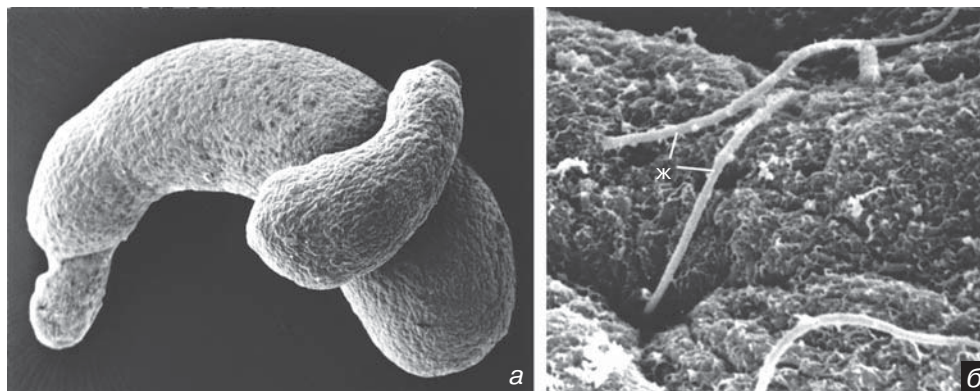


Рис. 178. Archamoeba: две клетки *Pelomyxa palustris* (а) и жгутики (ж) в области уроида (б). Сканирующий электронный микроскоп. Увел.: а — 100х, б — 8 000х.

сколько простых кариомастигонтов. Митохондрии и диктиосомы отсутствуют, не обнаружены и гидрогеносомы. Помимо крупных гликогеновых гранул, в цитоплазме присутствуют эндобионтные бактерии, относящиеся к трем различным группам (грамположительные, грамотрицательные или грамвариабельные), одна из которых определенно представлена метаногенными бактериями. Они обычно лежат в вакуолях вокруг ядер. Для пеломиксы характерен очень сложный жизненный цикл, фазы которого сопряжены с сезонами. Известны мелкие двуядерные особи, образующиеся в результате плазмотомии, и цисты с четырьмя ядрами. В ходе жизненного цикла меняются диаметр ядер, количественное соотношение между популяциями симбиотических бактерий и устойчивость к растворенному кислороду. Взрослых особей можно обнаружить летом и осенью в обедненных кислородом и богатых органикой осадках пресных водоемов.

Аксонемы с нерегулярным расположением микротрубочек отмечены и у *Mastigina*. В то же время, одноядерные виды родов *Mastigella* и *Mastigamoeba* имеют нормальный жгутиковый аппарат¹, правда, ритм биения жгутика очень низок.

Амебная дизентерия, возбудителем которой является *Entamoeba histolytica*, — серьезная проблема в странах с жарким климатом. Безжгутиковые формы способны поражать ткани кишечника, вызывая обширные язвы. Наиболее заметный симптом — диарея в сочетании с жаром и истощением. Инвазионные цисты энтамебы попадают в организм человека с пищей, которая контактировала с фекалиями. Клетка содержит дериваты митохондрий, так называемые митосомы, что свидетельствует о вторично упрощенной организации *Entamoeba*.

Примеры: *Entamoeba*, *Mastigella*, *Mastigina*, *Pelomyxa*, *Mastigamoeba* (= *Phreatamoeba*).

¹ В аксонеме отсутствуют наружные динеиновые ручки. — *Прим. пер.*

Инфратип MYCETOZOA de Bary, 1859

Название этого классического таксона недавно после ревизии вернулось в систематику. Сейчас из него выведены гетеролобозные Acrasea, и он включает миксомицетов, или так называемых настоящих слизевиков (Protostelea, Muxogastrea и Dictyostela) и группу одноклеточных и многоклеточных голых филоподиальных амёб (Aconchulina). Их филогенетическая связь доказана на основании недавно полученных молекулярных данных.

Надкласс EUMYXA Cavalier-Smith, 1998

Eumyxa подразделяется на два класса: Protostelea и Muxogastrea, которые различаются по строению псевдоподий. У первых преимущественно филоподии, а у вторых цилиндрические псевдоподиальные выросты, в том числе соединяющиеся в сеть.

Класс PROTOSTELEA Olive, 1970 — **ПРОТОСТЕЛИДЫ**

Трофическая стадия жизненного цикла протостелид представлена миксамебами с филоподиями, такими же, как у диктиостелид. Однако, в противоположность диктиостелидам, миксамебы протостелид способны сливаться друг с другом и формировать истинный мно-

гоядерный плазмодий. Плодовые тела относительно невелики; они созревают из одиночных амёб или фрагментов плазмодия и редко содержат более одной споры. Протостелиды обитают в почве, на растениях и во мху. Возможно, некоторые морские представители Асарпомухеа также относятся к этому таксону.

Примеры: *Cavostelium*, *Ceratiomyxa*, *Protostelium*.

Класс MYXOGASTREA Olive, 1970 — **МИКСОГАСТРИДЫ**

Миксогастриды обитают во влажном гумусе почв, на листовом опаде и мертвой древесине. У миксогастрид плазмодий истинный¹. Это макроскопическое образование (см. рис. 28), часто окрашенное в желтый или красноватый цвет. При благоприятных условиях (например, в условиях культивирования) он вырастает до нескольких дециметров и даже метров в поперечнике. Плазмодий имеет сетчатое строение, напоминающее сетчатое жилкование или сеть кровеносных сосудов, и характеризуется сравнительно небольшой толщиной (максимум 1–2 мм) (рис. 179). Внутри этих цитоплазматических сосудов наблюдается особое, так называемое челночное движение цитоплазмы. Плазмодии служат моделью при изучении клеточной подвижности и амёбоидного движения.

¹ Ложный плазмодий, или псевдоплазмодий (например, у диктиостелид), представляет собой компактное скопление клеток, часто одноклеточных, цитоплазма которых не сливается. Истинный плазмодий — это единое цитоплазматическое тело, содержащее много ядер. Истинный плазмодий формируется либо путем слияния клеток, либо путем роста одной клетки, в которой количество ядер нарастает за счет их делений, а сама клетка не делится. — *Прим. ред.*



Рис. 179. Conosa, Mycetozoa, Myxogastrea: стадия плазмодия *Physarum confertum* (из: Stiemerling: Cytobiologie 1 [1970] 399). Увел.: 2х.

Плазмодии диплоидны. Они образуются в результате слияния двух амeboидных или двужгутиковых гаплоидных клеток. В ходе следующих за этим синхронных ядерных делений они вырастают в сетчатые плазмодии¹. При неблагоприятных условиях (высыхание, недостаток пищи) плазмодии формируют спорангии на стебельках. В спорангиях образуются мейоспоры. Вышедшие из спор гаплоидные одиночные амобы способны размножаться бинарным де-

лением, а диплоидные плазмодии могут делиться и давать дочерние организмы путем плазмотомии. Таким образом, у миксогастрид гетерофазный жизненный цикл.

Примеры: *Echinostelium*, *Physarum*, *Trichia*.

Надкласс **DICTIOSTELA** Olive, 1970 — **ДИКТИОСТЕЛИДЫ**

Представители этого таксона утратили все элементы жгутиконосной организации. Диктиостелиды имеют сложный жизненный цикл (рис. 180, 316). Началом цикла считают появление голых филоподиальных клеток, часто называемых миксамебами. Они питаются бактериями, которые развиваются на гумусовых почвах и листовом опаде. Обладая коротким периодом генерации, они быстро достигают высокой численности. На следующем этапе жизненного цикла миксамебы собираются в агрегаты, где уже заметна дифференцировка клеток. При этом амобы выделяют так называемые акразины (в роли которых выступают цАМФ и другие органические вещества), под воздействием которых и происходит агрегация отдельных клеток. Крупный агрегат — псевдоплазмодий — состоит из тысяч миксамеб и виден невооруженным глазом (рис. 180а). Стадия псевдоплазмодия завершается формированием многоклеточного, содержащего целлюлозу плодового тела (сорокарпа, спорангия).

¹ Амeboидная зигота питается и растет, ее ядро претерпевает несколько синхронных делений, и формируется так называемый микроплазмодий. Микроплазмодии растут и могут сливаться друг с другом; ядра на этой стадии цикла уже делятся асинхронно. Формирующийся крупный сетчатый плазмодий обозначают специальным термином — фанероплазмодий. — Прим. ред.

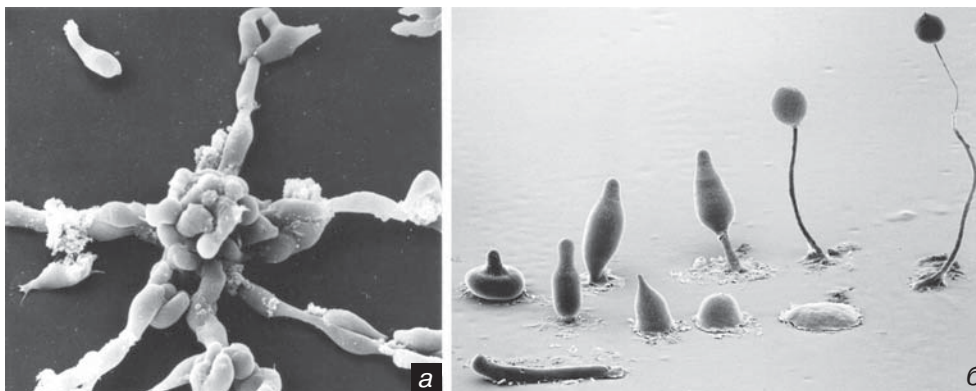


Рис. 180. Mycetozoa, Dictyostela: а — одноядерные амёбы в процессе агрегации; б — стадии жизненного цикла *Dictyostelium* (а — любезно предоставлен Г. Клавье, Мартинсруд; б — любезно предоставлен Гримсоном и Блантоном, Любок). Увел.: а — 620х, б — 40х.

После образования плодового тела составляющие основание стебелька клетки подвергаются некрозу и отмирают, а оставшиеся клетки инцистируются. Миксамебы при определенных условиях физиологически трансформируются в безжгутиковые гаметы и, сливаясь, дают зиготу. Эти зиготы активно питаются, иногда как каннибалы, растут и превращаются в гигантских особей, после чего инцистируются, становясь макроцистами. Последние претерпевают мейоз и дают начало гаплоидным миксамебам.

Примеры: *Acytostelium*, *Dictyostelium*, *Polysphondylium*.

Надкласс **ACONCHULINA** de Saedeleer, 1934

К этому подклассу относятся те голые филозные амёбы, которые ранее формировали (в качестве отряда Aconchulinida) сестринскую группу раковинных амёб Gromiida. Последние теперь относятся к Cercozoa. Для Aconchulina

и Gromiida характерно наличие филоподий, которые, несомненно, возникли конвергентно (рис. 181, см. рис. 22в). Филоподии отличаются от псевдоподий Lobosa (*Gymnamoebae*, *Acanthamoeba* и *Testacealobosea*) крайне малым диаметром и наличием осевых микрофиламентов толщиной 6 нм, возможно, образованных актином. Обычно они высовываются из устья и втягиваются очень быстро, иногда за секунды. Благодаря такой сократимости филоподий клетка передвигается по субстрату. Помимо филоподий, Aconchulina способны формировать в передней части клетки парусовидные псевдоподии (см. рис. 22г), которые, вероятно, построены на той же основе, что и филоподии. Эти так называемые ламеллиподии часто служат для захвата пищи (см. рис. 283), приобретая при этом форму чашевидных выростов. Такие псевдоподии используются и для медленного перемещения, становясь похожими на ламеллиподии фибробластов многоклеточных. Для некоторых групп, таких как Vampyrellidae, харак-

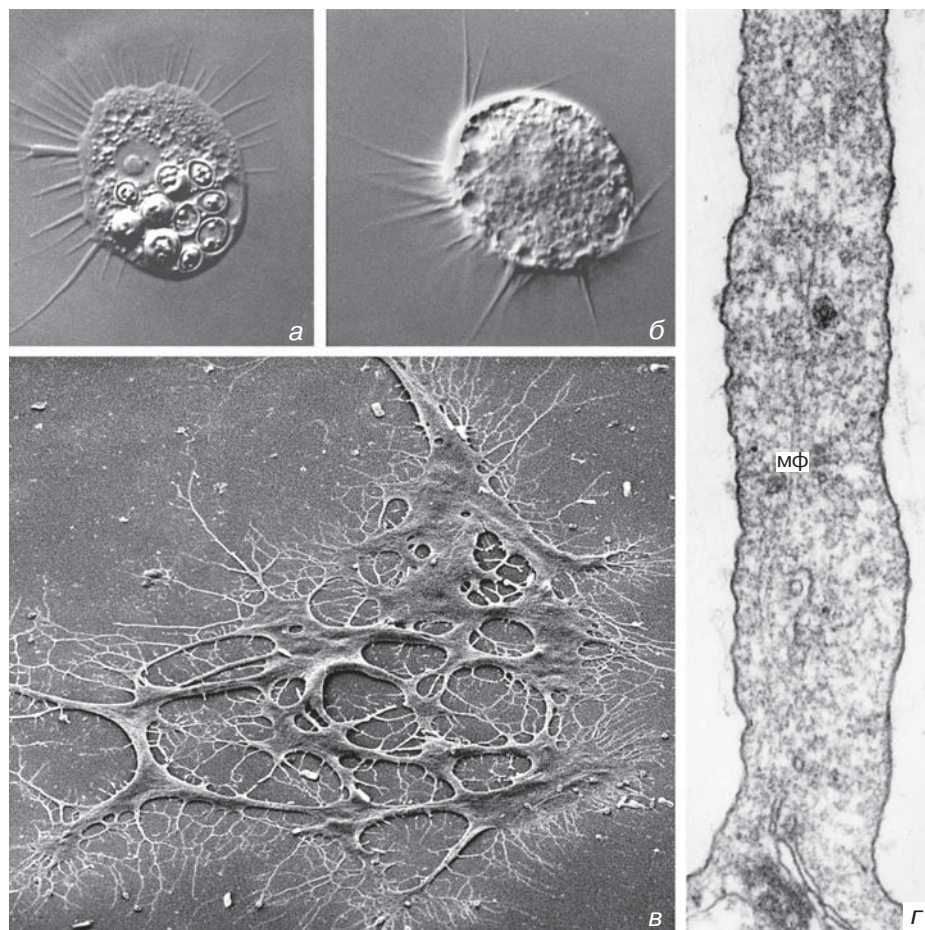


Рис. 181. Mycetozoa, Aconchulina: *a* — *Nuclearia*; *б* — одноклеточная клетка *Lateromyxa gallica*; *в* — сетчатый плазмодий *Thalassomyxa australis*; *г* — филоподия *Vampyrella lateritia* на продольном срезе. мф — микрофиламенты (*a* — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней; *б* — из: N. Hülsmann: J. Eukaryot. Microbiol. 40 [1993] 141; *в* — из: Grell: Protistologica 21 [1985] 215). Увел.: *a* — 500×, *б* — 800×, *в* — 160×, *г* — 37 000×.

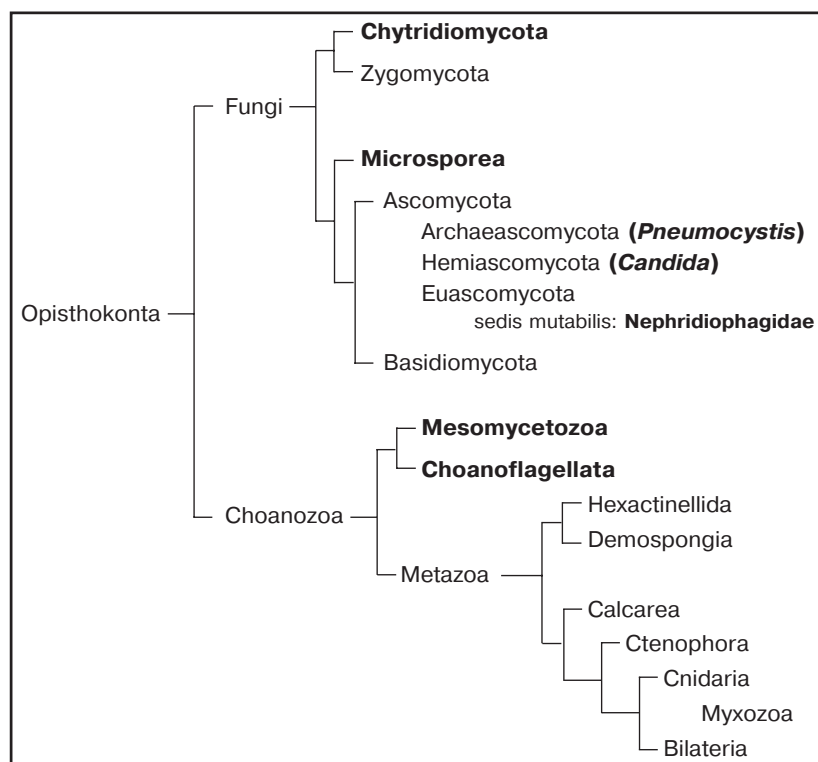
терно образование цист. Aconchulina населяют морские, пресноводные и почвенные биотопы. Они играют экологически важную роль, разрушая гифы и конидии грибов и нити водорослей.

Примеры: *Arachnula*, *Gobiella*, *Hyalodiscus*, *Lateromyxa*, *Nuclearia*, *Thalassomyxa*, *Vampyrella*.

Тип **ОПИСТОКОНТА** Cavalier-Smith & Chao, 1995 —
ОПИСТОКОНТЫ

В состав опистоконтов входят две группы из кроны филогенетического древа эукариотных организмов: животные и высшие грибы. Название таксо-

Таблица 15. Предполагаемые филогенетические связи протистов (выделены жирным), многоклеточных животных и грибов (по разным авторам). Все эти группы ведут происхождение от опистоконтных жгутиконосцев



на отражает черту организации жгутиконосных клеток хитридиомицетов: жгутик расположен на заднем конце клетки. К этому типу относятся как многоклеточные организмы, так и первично и вторично одноклеточные. Он содержит крупные монофилетические таксоны Animalia, Fungi, а также несколько малых групп (Mesomycetozoa, Nephridiophagidae), которые состоят с первыми в родстве, но порядок ветвления филогенетического древа пока непонятен (табл. 15).

Подтип **FUNGI** Nees, 1817 — **НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ**

Грибы распространены повсеместно, и их роль в экосистемах, где они являются редуцентами и паразитами, исключительно велика. Известно около 100 000 видов грибов, 100 из которых патогенны для человека и животных и около 10 000 вызывают болезни растений. Грибы делятся на три подтипа: Chytridiomycota (хитридиевые), Zygomycota (зигомицеты) и Eumycota (Micro-

spora, Ascomycota и Basidiomycota)¹. Для подтипа Fungi характерны следующие признаки: хитиновая клеточная стенка, наличие гликогена в качестве запасного полисахарида; в экосистеме грибы выступают в качестве сапротрофов и паразитов, фототрофы среди них отсутствуют. Для грибов характерно и половое, и бесполое размножение. У ряда представителей клетки обладают уникальной чертой организации — постоянно несут два ядра; такое состояние называется диплокарион. Тело гриба представлено мицелием, состоящим из септированных (поделенных на клетки) или несептированных гиф; некоторые грибы на определенном этапе жизненного цикла строят плодовые тела. Существуют грибы, у которых наряду с мицелием гифального строения имеется и так называемый дрожжевой — представленный отдельными клетками. Размножение осуществляется при помощи спор. По молекулярным данным, аскомицеты и базидиомицеты являются сестринскими группами, а их отщепление от ствола, ведущего к животным (их ближайшим родственникам), произошло около 1 миллиарда лет назад. Здесь мы сосредоточим внимание на одноклеточных представителях грибов.

Инфратип **CHYTRIDIOMYCOTA**
de Bary, 1863 —
ХИТРИДИОМИЦЕТЫ,
ХИТРИДИЕВЫЕ

Известно примерно 900 видов хитридиомицетов. Форма талломов пред-

ставителей варьирует от одноклеточной до мицелиальной. Хитридиомицеты обитают во влажных наземных местообитаниях, пресных и соленых водах. Подавляющее большинство из них — факультативные и облигатные паразиты самых разных организмов: протистов, растений и животных (преимущественно насекомых и амфибий). Представители некоторых родов, например *Neocallimastix*, *Piromyces* и *Sphaeromonas*, обитают в рубце или слепой кишке травоядных. Основной компонент клеточной стенки — хитин, тогда как целлюлоза не обнаружена. Гаметы и зооспоры имеют единственный жгутик с акрономой, расположенный на заднем конце клетки. Этот признак послужил обоснованием при выделении группировки Opisthokonta. Хитридиомицеты — единственная группа настоящих грибов со жгутиковыми стадиями в жизненном цикле. Половое размножение изогамное, анизогамное и оогамное. Подтип содержит единственный класс Chytridiomycetes с 5 отрядами.

Представители отряда Chytridiales обычно имеют одноклеточный таллом, который может вырастать до определенных размеров, но его, конечно, нельзя считать мицелием (рис. 182). Гифальные клетки ценоцитные (т.е. многоядерные), за исключением тех, из которых развиваются репродуктивные структуры. В состав отряда входят и лишённые стенки организмы (*Polyphagus*); они удивительно похожи на филоподиальные амёбы Aconchulina. Chytridiales являются наиболее примитивными предста-

¹ В 2007 году международный комитет микологов опубликовал новую систему грибов (Hibbett et al., 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycol. Res.* 111 (5): 509–547). — Прим. пер.

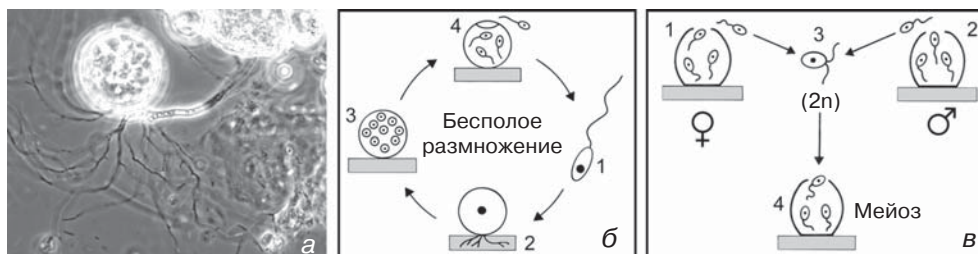


Рис. 182. Opisthokonta, Fungi, Chytridiomycota: а — одноклеточная вегетативная клетка с гифами; б — схема бесполого размножения у одноклеточных хитридиомицетов; все стадии гаплоидны; 1 — зооспора, 2 — вегетативная клетка, 3 — многоядерная клетка, 4 — зооспорангий с выходящими зооспорами; в — половое размножение у одноклеточных хитридиомицетов: одногугуиковые гаметы из женских (1) и мужских (2) гаметангиев сливаются и образуют диплоидную зиготу (3); зигота трансформируется в покоящийся зооспорангий, в котором после мейоза образуются гаплоидные зооспоры (4) (а — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней). Увел.: а — 2 000х.

вителями Chytridiomycota. В частности, в отличие от других хитридиевых, их рибосомы слабо агрегированы вокруг ядра¹. Примером просто устроенного одноклеточного представителя этого отряда может служить *Rhizophyidium sphaerotheca*, который повсеместно встречается на пыльце и растительных остатках.

Специализированная группа Chytridiomycota процветает в рубце травоядных животных. Эти грибы, например *Neocallimastix frontalis*, расщепляют целлюлозу и таким образом занимают ключевую позицию в структуре сложного сообщества микроорганизмов рубца. От подавляющего большинства грибов эту группу хитридиевых отличает их облигатно анаэробный метаболизм. Они сбраживают сахара с образованием смеси формиата, ацетата, лактата, этанола, CO_2 и H_2 .

¹ Здесь авторы допустили неточность. Агрегация рибосом вокруг ядра — это как раз признак, в полной мере присущий примитивному отряду Chytridiales. Равномерное распределение рибосом в цитоплазме чаще обнаруживается у представителей продвинутых отрядов Spizellomycetales и Neocallimastigales. — Прим. пер.

Некоторые представители отряда Spizellomycetales являются переносчиками вирусов — патогенов растений. К таковым относится *Olpidium*, который распространяет вирусы на зооспорах, а иногда и на покоящихся спорах.

Примеры: *Neocallimastix*, *Olpidium*, *Piromyces*, *Polyphagus*, *Sphaeromonas*.

Инфратип **ZYGOMYCOTA** Barr, 1982 — **ЗИГОМИЦЕТЫ**

Зигомицеты насчитывают около 1000 видов и являются настоящими грибами. В их жизненном цикле отсутствуют подвижные клетки. Несептированный многоядерный мицелий сформирован длинными гаплоидными гифами, которые покрыты клеточной стенкой из хитина или хитозана. Половое размножение идет путем слияния ядер гаметангиев (не дифференцированных

на гаметы клеток), отрастающих от гифов различного типа спаривания («зигос» по-гречески — присоединение, объединение — откуда и название таксона). В результате формируется толстостенная покоящаяся зигоспора, в которой идет мейоз и из которой затем формируется спорангий. Спорангий прорастает в гаплоидные гифы, и цикл замыкается. Бесполое размножение осуществляется посредством гаплоидных тонкостенных спор. В составе *Zygomycota* два таксона: *Zygomycetes* и *Trichomycetes*.

Инфратип **EUMYCOTA** Cavalier-Smith, 1998 (*Dikaryomycota*) — **ЭУМИЦЕТЫ**

Eumycota — это классические грибы (аскомицеты и базидиомицеты), а также *Microsporea*. В прежних классификациях микроспориций помещали в полифилетический таксон *Sporozoa* или расценивали как примитивных амитохондриальных архезоев.

Надкласс **MICROSPORA** Sprague, 1982 — **МИКРОСПОРИДИИ**

Таксон включает только один класс *Microsporea*.

Класс **MICROSPOREA** Sprague, 1982 — **МИКРОСПОРИДИИ**

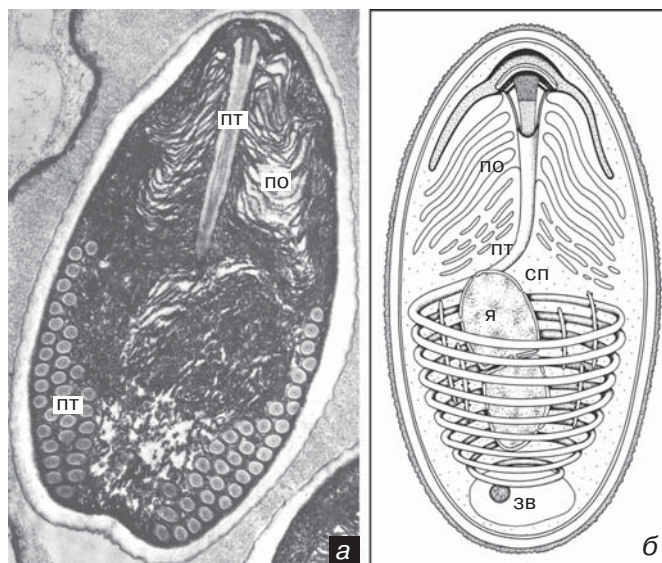
Это очень мелкие одноклеточные организмы без жгутиков. Диаметр спор варьирует от 1 до немногим более 20 мкм. Все без исключения микроспориции — внутриклеточные паразиты. Обычно их трофонты свободно лежат в

цитоплазме клетки хозяина, но иногда — внутри паразитофорной вакуоли. Всего известно 1200 видов в составе 144 родов. В состав хозяев микроспориций входят как одноклеточные организмы (*Apicomplexa*, *Ciliophora*), так и многоклеточные (микроспориции, кишечнополостные, плоские черви, нематоды, мшанки, кольчатые черви, моллюски, членистоногие и позвоночные). В наибольшей мере микроспориции освоили членистоногих и костных рыб. Среди млекопитающих они поражают преимущественно грызунов, хищников и некоторых приматов. Как ни странно, микроспориции не инфицируют растения.

Долгое время предполагалось, что *Microsporea* являются наиболее примитивными эукариотами, поскольку для них характерны такие примитивные (плезиоморфные) признаки, как 70S рибосомы (с 16S и 23S рРНК), и некоторые другие прокариотные черты. Жгутики, центриоли и настоящие, содержащие более трех цистерн, диктиосомы также отсутствуют. У нет никаких дыхательных органелл. Однако результаты недавних исследований позволяют предположить, что микроспориции утратили митохондрии в процессе эволюции.

Микроспориции имеют самый маленький из всех известных ядерный геном, однако плотность генов очень высока. Филогенетический анализ генов некоторых белков определенно указывает на принадлежность микроспориций к грибам. Таким образом, они считаются не примитивными эукариотами, которых следует выделять в отдельное царство, а эволюционно продвинутыми и специализированными грибами.

Рис. 183. Fungi, Eumycota, Microspora: а — продольный срез споры *Pleistophora hyphessobryconis* со спирально уложенной полярной трубкой (пт) и пластинчатым полярoplastом (по). б — схема строения споры. зв — задняя вакуоль, сп — спороплазма, я — ядро (а — из: Lom and Corliss: J. Protozool. 14 [1967] 141). Увел.: 16 000х.



Крошечные споры микроспорициев обычно имеют овоидную форму, а у видов, паразитирующих в беспозвоночных, стенки споры покрыты снаружи орнаментом. Стенка споры состоит из электронно-прозрачной содержащей хитин эндоспоры (150–200 нм толщиной) и белковой электронно-плотной экзоспоры (толщиной 15–100 нм). В качестве апоморфных признаков микроспорициев указывают: диплокарион (парные ядра) и своеобразный аппарат экструзии (рис. 183).

У спор в состоянии покоя этот аппарат содержит белковую полярную трубку, которая утолщена в основании (манубрий¹) и закручена в плотную или рыхлую спираль (в среднем 11 витков) на всем протяжении. Полярная трубка бывает одинаковой толщины по всей длине (изофилярная) или имеет сужен-

ную дистальную часть (анизофилярная). Находящееся на переднем полюсе споры основание трубки погружено в якорный диск, который одет складкой мембраны в форме шляпки гриба, называемой «полярный мешок». Манубрий окружен полярoplastом, состоящим из плотно или рыхло упакованных складок мембраны. Вся система развивается как инвагинация подстилающей стенку споры клеточной мембраны. Результаты недавних исследований показывают, что полярная трубка лежит в складках плазматической мембраны и по отношению к спороплазме находится снаружи, т.е. вне цитоплазмы. Этим можно объяснить, почему спороплазма остается интактной, когда полярная трубка с силой выталкивается наружу. На заднем полюсе споры находится задняя вакуоль (постериосома), которая часто содержит

¹ Манубрий — толстый прямой участок трубки — характерен только для семейства Mrazekidae и еще нескольких родов. — Прим. пер.

включения. Поскольку мембраны полярного мешка, поляропласта и полярной трубки переходят друг в друга¹, то можно считать, что эта ассоциация представляет единую органеллу — аппарат экстрюзии. Большинство исследователей полагают, что мембрана задней вакуоли не является продолжением мембран этих структур. Участок цитоплазмы, который покинет спору, называется амeboидный зародыш или спороплазма. Он содержит одно или два ядра, шероховатый ретикулум, свободные рибосомы и плоские мембранные цистерны, похожие на аппарат Гольджи.

Механизм заражения не до конца понятен. Процесс изучают, используя в качестве мишеней эукариотные клетки, выведенные в культуру. Заражение *in vivo* обычно происходит при попадании в организм спор, получаемых с пищей. В принципе, возможна и трансвариальная передача. Попав в кишечник хозяина, спора начинает набухать: ее внутреннее давление возрастает, возможно, за счет увеличения объема задней вакуоли и поляропласта. Факторами, стимулирующими набухание, являются щелочная реакция среды и присутствие таких полианионов, как полиглутамат и муцин. Это как раз те условия, которые существуют у поверхности эпителия кишечника хозяина. Ионы кальция, по-видимому, также участвуют в этом процессе. Быстрый приток воды в активированную спору микроспоридии, вероятно, опосредован аквапоринами. Повышенное давление внутри споры вызывает выворачивание полярной трубки (рис. 184). Сила, с ко-

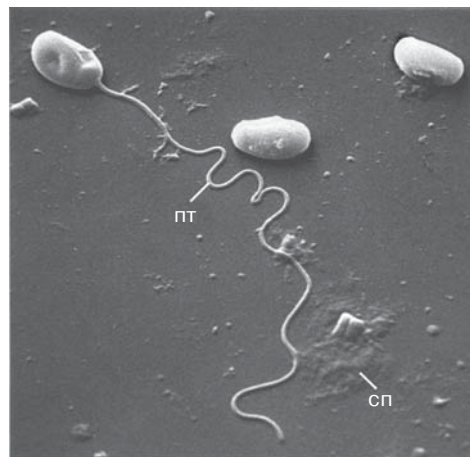


Рис. 184. Microspora: выстрелившая полярная трубка (пт) и свободно передвигающаяся амeboидная спороплазма (сп) *Nosema tractabile* (из: Larsson: Protistologica 17 [1981] 511). Увел.: 2 900х.

торой трубка выбрасывается наружу, настолько велика, что трубка может пробивать клеточную мембрану, целую клетку и даже стенку цисты. Спороплазма впрыскивается в клетку хозяина (обычно эпителиальную) через эту длинную (до нескольких сотен микрон) трубку в течение 5–30 секунд. Создается впечатление, что мембрана поляропласта обтягивает спороплазму в процессе экстрюзии, и именно из нее происходит клеточная мембрана спороплазмы, находящейся в цитоплазме клетки хозяина. Внутри клетки хозяина паразит трансформируется в меронт с довольно простой организацией. Он обычно претерпевает несколько этапов бесполого размножения (которые называют шизогонией или мерогонией). Меронты представляют собой мелкие округлые

¹ Мембраны этих структур не являются продолжением одна другой. — Прим. пер.

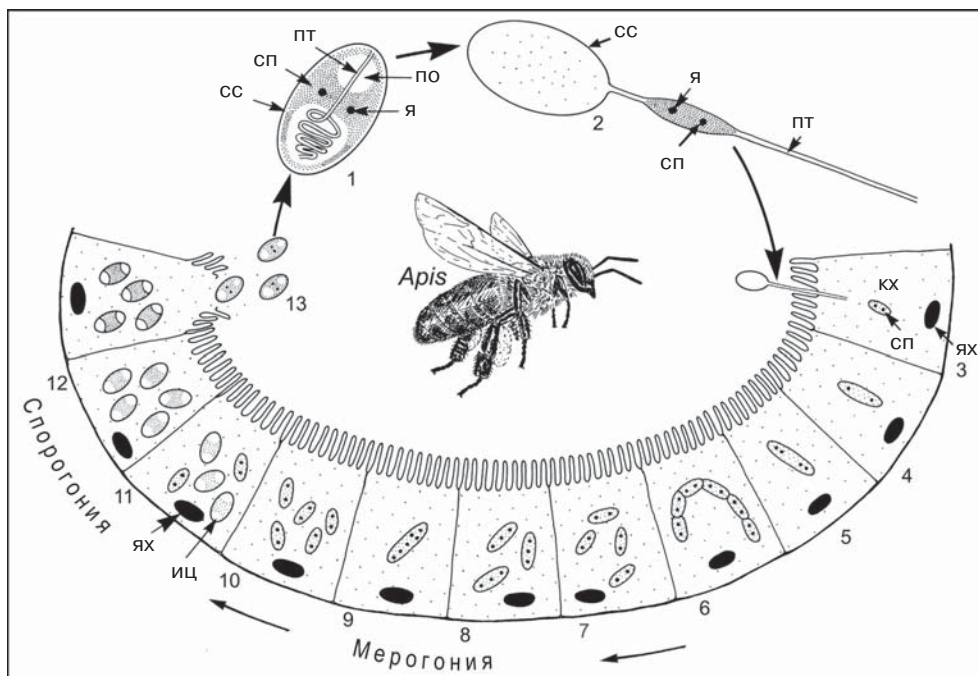


Рис. 185. *Microspora*: схема жизненного цикла *Nosema apis*, возбудителя дизентерии пчел (нозематоза). 1 — инвазионная спора с диплокарионом. 2, 3 — после заглатывания споры в кишечнике пчелы полярная трубка выстреливает и пробивает перитрофическую мембрану и плазмалемму клетки кишечника. Спороплазма впрыскивается в клетку хозяина сквозь полярную трубку. 4–10 — мерогония: спороплазма растет и делится, проходя четырехъядерную стадию. 11–12 — спорогония: последнее деление приводит к диплокариотической стадии (10), и начинается инцистирование, которое инициирует формирование спор. 13 — зрелые споры. Инвазионные споры выходят из разрушенной клетки хозяина в пространство кишки. После нескольких циклов все органы пчелы оказываются пораженными паразитом. иц — инцистирование, кх — клетка хозяина, по — полярoplast, пт — полярная трубка, сп — спороплазма, сс — стенка споры, я — ядро паразита, ях — ядро клетки хозяина (по Мельхорну).

или лентовидные клетки с несколькими ядрами или крупные многоядерные плазмодии. Они размножаются бинарным делением, плазмотомией или множественным делением (рис. 185). Строение меронта и особенности его деления — видовые признаки в систематике некоторых родов микроспоридий. Интересно, что некоторые пораженные клетки хозяина усиливают свой метабо-

лизм и увеличивают количество ядершек, чтобы обеспечить меронта необходимым количеством белка. В других случаях меронты питаются за счет соседних, неинфицированных клеток ткани; в этом случае формируются опухоли до нескольких миллиметров в диаметре.

Деление ядер меронтов идет по типу внутриядерного митоза, как у большинства низших эукариот. Мерозо-

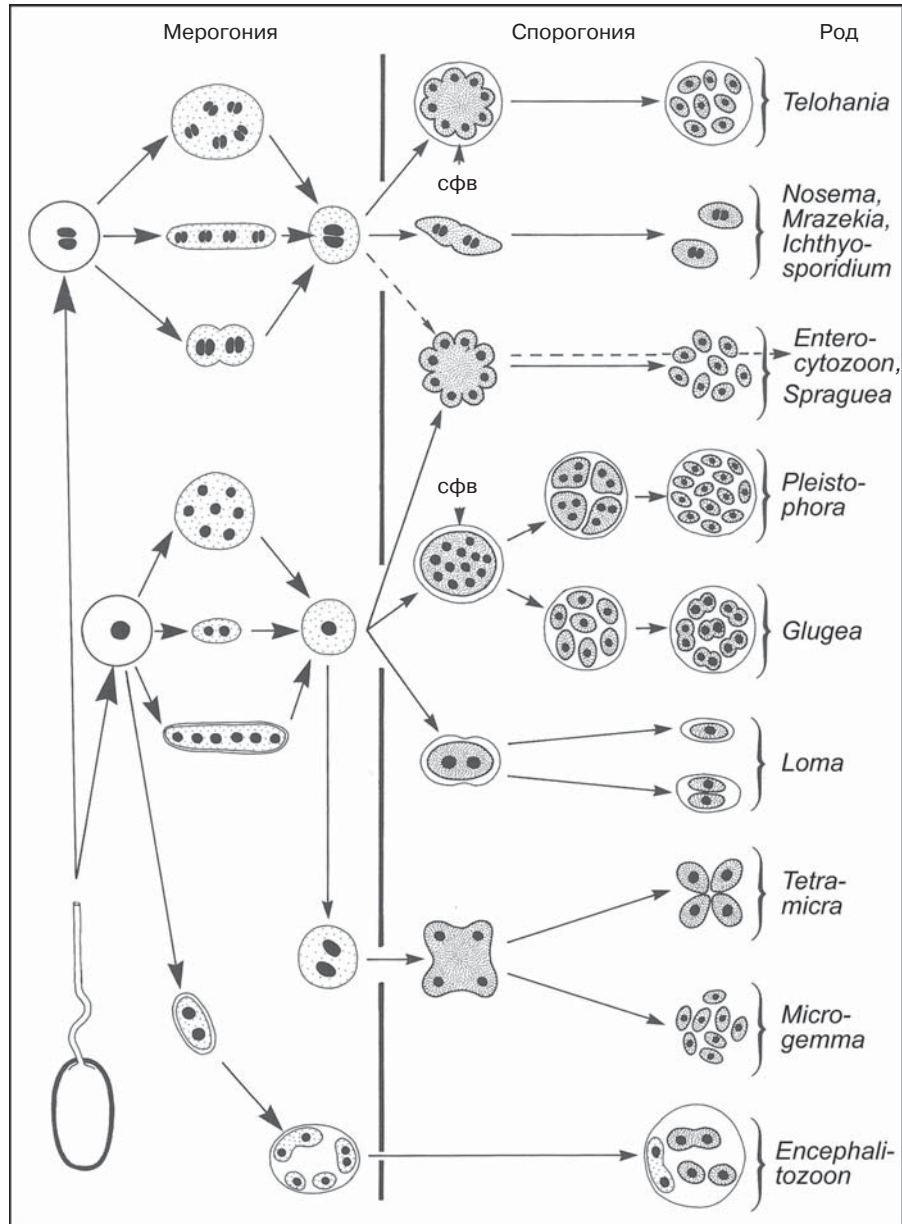


Рис. 186. Microspora: стадии развития (включая мерогонию и спорогонию) некоторых представителей микроспоридий. Спороплазма не заштрихована, стадии мерогонии отмечены редкими точками, стадии спорогонии густо покрыты точками и очерчены более толстой линией. Все стадии *Encephalitozoon* заключены в вакуоль клетки зооина, тогда как у других микроспоридий стадии мерогонии свободно лежат в цитоплазме или внутри спорофорной вакуоли (сфв) (по Мельхорну).

ит, вставший на путь спорогонии, строит вокруг себя вторую мембрану и начинает выделять в образовавшуюся вакуоль материал клеточной стенки; между ней и плазмалеммой затем формируется зазор. Структура, форма и длительность существования сформировавшейся клеточной стенки считаются диагностическими признаками. Эта фаза развития паразита называется споронт. У некоторых видов в споронте идет мейоз (обнаружены синаптонемальные комплексы). Когда споронт становится многоядерным и делится на споробласты, его мембрана и клеточная стенка образуют инвагинации, которые охватывают каждый споробласт. Количество производимых споронтом споробластов является родовым признаком (рис. 186). В конечном итоге споробласты развиваются в инфекционные споры, которые попадают в окружающую среду либо при дефекации, либо после гибели хозяина. В более сложных жизненных циклах имеются гетероморфные стадии, что связано со сменой хозяев (гетероксенность). Иногда в процессе спорогонии формируются морфологически и физиологически различные споры. В некоторых родах рано сформированные споры распространяют инфекцию в том же хозяине, тогда как более поздние споры приступают к развитию только в новом хозяине и служат, таким образом, для расселения. Способ распространения паразита внутри зараженного хозяина неизвестен.

Организация ядерного аппарата разнится в пределах Microsporea. У одних видов клетки одноядерны на протяжении всего жизненного цикла. У других — пара плотно прилегающих друг

к другу ядер (диплокарион) характеризует все фазы развития. У третьей группы микроспоридий на стадии мерогонии клетки диплокариотны, а на стадии спорогонии — одноядерны.

Практическое значение Microsporea определяется их паразитическим образом жизни. Являясь возбудителями нозематоза шелкопряда, который вызывает *Nosema bombycis*, дизентерии пчел (*Nosema apis*) и некоторых инфекций рыб (несколько видов *Glugea*), они наносят большой экономический ущерб. С другой стороны, было предпринято несколько попыток задействовать микроспоридий для борьбы с вредителями: *Vairimorpha necatrix* против гусениц, *Nosema locustae* против саранчи на полях США. Известны случаи заражения людей, причем как с ослабленной, так и со здоровой иммунной системой. Представители родов *Encephalitozoon* и *Enterocytozoon* условно патогенны; они в массе развиваются в разных органах и тканях у пациентов с синдромом приобретенного иммунодефицита. Фоновый симптом такого микроспориоза — диарея; кроме того, у разных пациентов отмечены кератоконъюнктивит, гепатит, миозит, синусит, а также поражения мочевыделительной системы, включая почки.

Систематика Microsporea основана на особенностях строения аппарата экструзии.

Подкласс **Rudimicrospora** Sprague, 1977

Микроспоридии этого подкласса (например, *Metchnikovellidae*) имеют рудиментарный (вторично упрощен-

ный) аппарат экстрезии без поляропласта и без задней вакуоли. Их распространение ограничено грегаридами, паразитирующими в кольчатых червях.

Примеры: *Amphiacantha*, *Desportesia*, *Metchnikovella*.

Подкласс **Microsporia** Delphy, 1963

Это *Microsporea sensu stricto*, которые обычно имеют сложный аппарат экстрезии (с поляропластом). Многослойная стенка споры содержит хитин и другие компоненты.

Примеры: *Amblyostoma*, *Encephalitozoon*, *Enterocytozoon*, *Glugea*, *Nosema*, *Pleistophora*, *Vairimorpha*.

Надкласс **ASCOMYCOTA** Berkeley, 1857 — **АСКОМИЦЕТЫ, СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ**

Аскомицеты составляют 75% всех описанных видов подтипа Fungi. К ним же принадлежит и большинство видов, входящих в состав лишайников. Аскомицеты обладают мицелиальным талломом (гифальные, нитчатые) или одноклеточным (дрожжи), а иногда сочетают оба типа талломов (диморфные). Дрожжи нарастают почкованием (почкующиеся дрожжи) или делением (делящиеся дрожжи), а для гиф характерен верхушечный рост и боковое (не дихотомическое) ветвление. Гифы поделены септами через регулярные интервалы; их клеточная стенка состоит из хитина и глюканов. Подвижные клетки у аскомицетов отсутствуют. Отличительный морфологический признак сумчатых грибов — похожая на сумку клетка (аск), в которой идут кариогамия и мей-

оз и внутри которой развиваются продукты полового размножения — аскоспоры (обычно 8). У многих аскомицетов сумки развиваются внутри плодового тела, построенного из стерильных гиф. Бесполое размножение осуществляется конидиями. Ascomycota гаплоидны, но некоторые виды, например *Saccharomyces cerevisiae*, диплоидны.

Надкласс Ascomycota подразделяется на три таксона: Archaeascomycota, Nemiascomycota и Euascomycota. Наибольшее видовое разнообразие характерно для Euascomycota (90% всех видов). В основном это многоклеточные организмы, которые обладают настоящими плодовыми телами. Представители Archaeascomycota и Nemiascomycota преимущественно одноклеточны, лишь вокруг сумок они формируют тканеподобные структуры.

В составе Archaeascomycota в первую очередь заслуживает упоминания *Pneumocystis carinii* (отряд Pneumocystidales) (рис. 187). В настоящее время *P. carinii* считается нетипичным одноклеточным грибом в составе Ascomycota. Его таксономический и филогенетический статус обсуждается со времени первого описания в 1912 году. Возможно, за этим названием скрываются несколько видов, поскольку удалось выявить значительную генетическую гетерогенность, причем каждый генотип проявляет приуроченность к определенному виду хозяев. Родовое название дано по характерным цистам, которые обнаруживаются в легких (пневма) млекопитающих. Случаи заражения человека были единичны, однако с распространением СПИДа пневмоцистоз стал одной из основных причин смер-

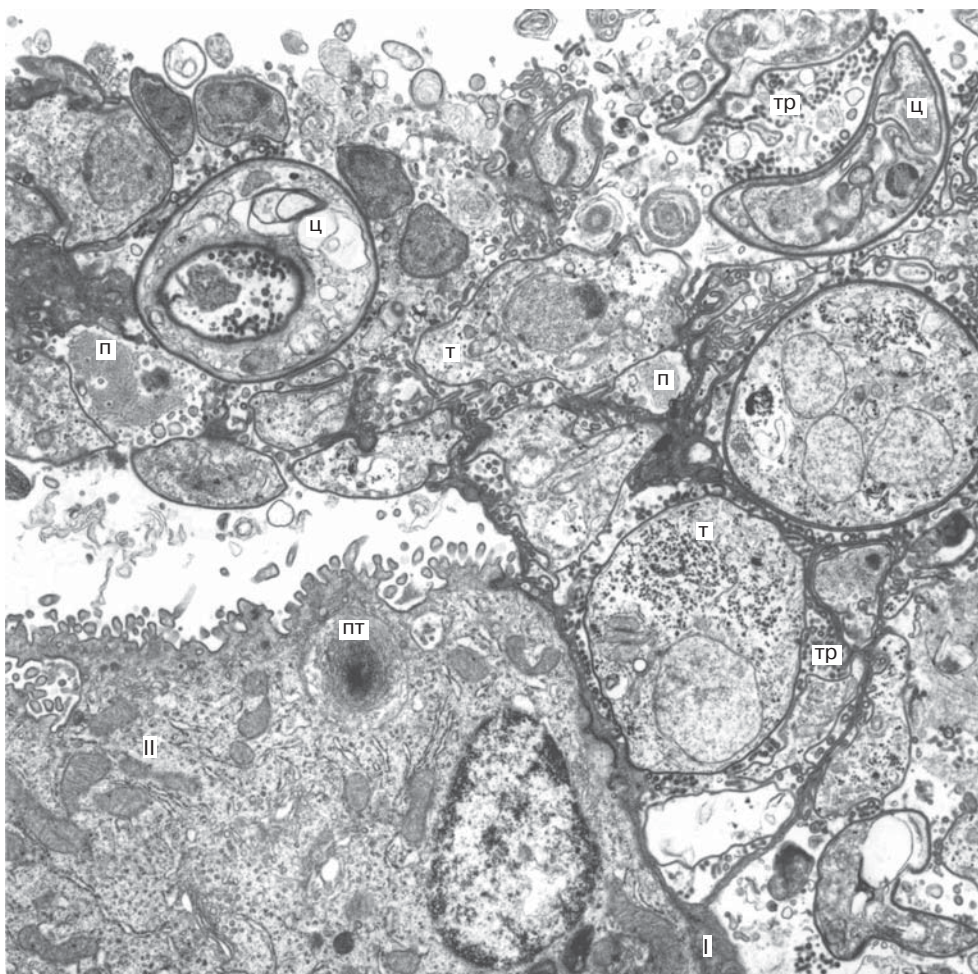


Рис. 187. Eumycota, Ascomycota: электронограмма легких крысы, зараженной *Pneumocystis carinii*. Паразиты прилежат к пневмоцитам типа I (I) и друг к другу, но не к пневмоцитам типа II (II). Клетки паразита в несколько слоев располагаются вокруг пневмоцита типа II, некоторые из них обращены в пространство альвеолы. Рыхлое пластинчатое тело (пт), по-видимому, вот-вот будет секретировано пневмоцитом II в просвет альвеолы. Среди трофозоитов (т) и цист (ц) *Pneumocystis* заметны внеклеточные поверхностно-активные вещества (п). тр — трубчатые выросты трофозоитов и цист (из: Kaneshiro et al.: J. Eukaryot. Microbiol. 40 [1993] 805). Увел.: 8 000х.

ти ВИЧ-инфицированных больных. Заражение происходит при вдыхании зрелых цист. В клетках пневмоциста обнаружена ацидокальцисома — содер-

жащая кальций и имеющая кислую среду органелла.

Часть жизненного цикла *Pneumocystis carinii*, которая протекает в легких

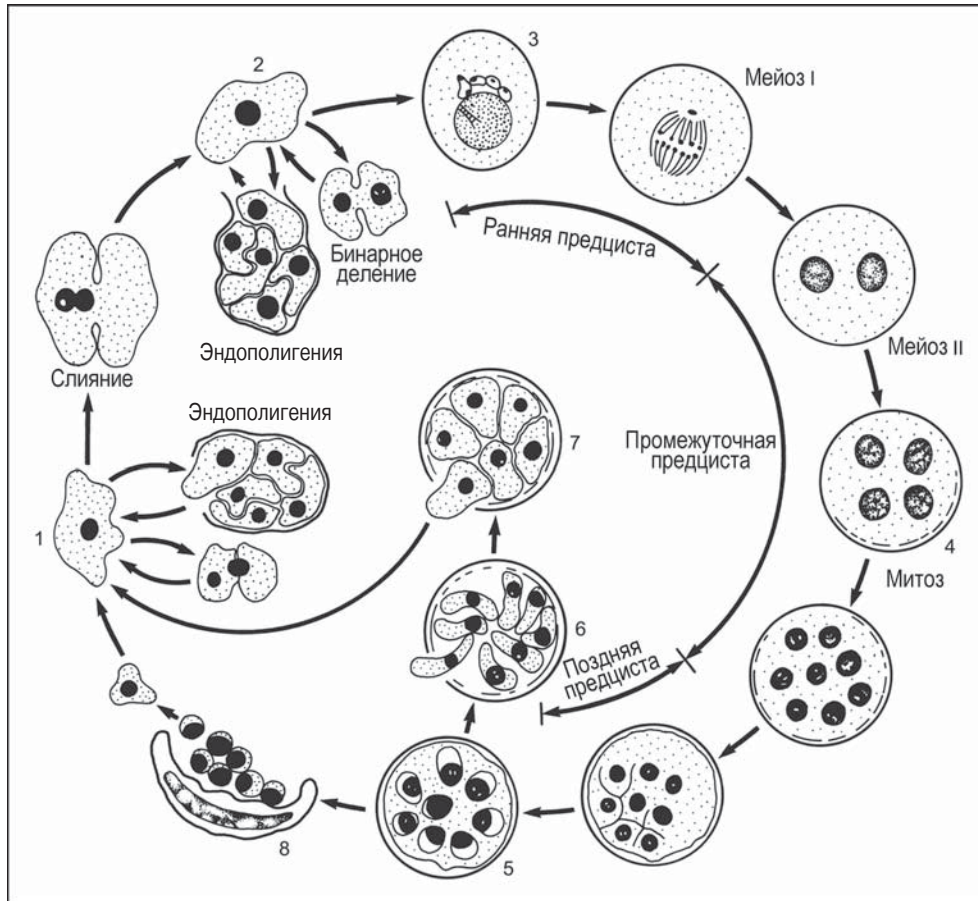


Рис. 188. Ascomycota: схема внутрилегочного клеточного цикла *Pneumocystis carinii*. 1 — гаплоидные трофозоиты размножаются бинарным делением или посредством эндополигении, и некоторые сливаются попарно, 2 — диплоидные трофозоиты пролиферируют такими же способами, 3 — некоторые трофозоиты становятся ригидными предцистами, в которых идет мейоз, 4 — все ядра четырехъядерной клетки претерпевают митотическое деление, и клетка формирует толстую стенку; начинается цитокинез. Зрелая циста содержит восемь одноядерных сферических (5), или банановидных (6), или амебоидных внутрицистных тел, или клеток (7). 8 — внутрицистные тела освобождаются из вскрывшейся цисты (по Йошиде).

у млекопитающих (другие хозяева пока неизвестны), включает несколько морфологически различных стадий (рис. 188). Из спор развиваются мелкие гаплоидные трофозоиты, которые, предположительно, размножаются бинарным

делением. Некоторые из этих трофозоитов сливаются попарно, формируя зиготу, из которой со временем развивается крупный диплоидный трофозоит, также размножающийся бинарным делением. В дальнейшем диплоидные трофо-

зоиты трансформируются в предцисты — шаровидные или овальные клетки с упругими покровами, — в которых идет мейоз с последующим митозом. В ходе этого процесса (спорогенеза) образовавшаяся многоядерная клетка формирует толстую стенку и превращается таким образом в цисту. Внутри этой толстостенной цисты вокруг каждого ядра обособляется клетка, и в результате формируется восемь одноядерных банановидных или округлых тел. Помимо толстостенных, обнаруживаются также и тонкостенные цисты с внутрицистными телами разной формы. Цисты сохраняют инвазивность и во внешней среде. Последовательность стадий жизненного цикла еще не полностью ясна, поскольку культивировать *P. carinii* в лабораторных условиях пока не удается.

Другой таксон из Archaeascomycota — отряд Schizosaccharomycetales — объединяет виды делящихся дрожжей (например, *Schizosaccharomyces pombe*).

Диморфный гриб *Candida albicans* развивается при температуре 37 °С. Это нормальные условия для поверхности

слизистой человека и других теплокровных животных, где этот гриб существует в дрожжевой форме, вызывая небольшие повреждения или совсем не нанося вреда. Фактически, его можно выделить у 50% людей со слизистой рта, глотки, влагалища или, реже, с поверхности кожи. Однако при определенных условиях те же штаммы *C. albicans* становятся патогенными, внедряясь в слизистую и вызывая значительные ее повреждения. В этих случаях дрожжи прорастают гифами, которые проникают сквозь мембраны слизистой оболочки, вызывая раздражение и отслоение тканей.

Hemiascomycota объединяет все почкующиеся дрожжи, в том числе и самый известный из всех грибов *Saccharomyces cerevisiae*, в быту называемый пекарскими дрожжами (рис. 189, 190). Хотя большинство представителей в основном одноклеточные, некоторые рано ответвившиеся от основного ствола таксоны характеризуются обильным гифообразованием. Гемиааскомицеты не имеют плодовых тел. При размножении у них

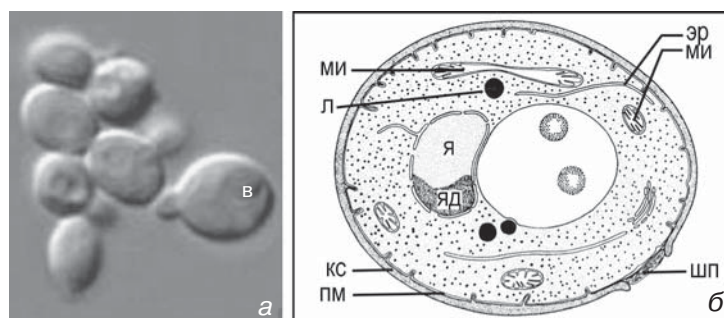


Рис. 189. Ascomycota: *Saccharomyces*. а — почкование дрожжей; в — вакуоль. б — схема строения клетки дрожжей. кс — клеточная стенка, л — липиды, ми — митохондрия, пм — плазматическая мембрана, шп — шрам почкования, эр — эндоплазматический ретикулум, я — ядро, яд — ядрышко (а — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней; б — по Шлегелю). Увел.: а — 2 000х.

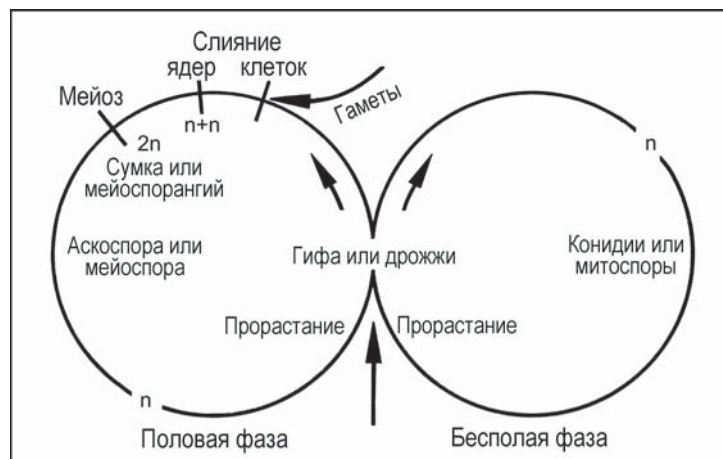


Рис. 190. Половое и бесполое размножение в жизненном цикле Ascomycota (упрощенная схема). Одноклеточные дрожжи, размножающиеся почкованием или делением, и нитчатые (гифальные) аскомицеты с верхушечным ростом и боковым ветвлением, продуцируют в большинстве случаев гаплоидные митоспоры (n), которые могут служить для бесполого размножения, или, в некоторых случаях, функционировать как гаметы. Мейоспоры (или аскоспоры) развиваются из зиготы ($2n$) после мейоза и последующих митотических делений (по Алексополусу и др.).

сначала формируются небольшие почки, которые затем увеличиваются в размерах и отделяются септой от материнской клетки. Другие почкующиеся дрожжи — *Cryptococcus*. Клетка окружена типичной для этого рода ригидной полисахаридной капсулой. Виды криптококка обычно встречаются на поверхности листьев. Для человека наиболее важный вид — *C. neoformans*. Он поражает легкие, где, в зависимости от силы иммунитета больного, вызывает заболевание в легкой форме или хроническую пневмонию. Поэтому он наиболее опасен для людей с ослабленным иммунитетом, вызывая криптококкоз. Это заболевание отмечено у примерно 7–8% больных СПИДом в США и несколько меньше (3–6%) в Западной Европе.

Семейство **Nephridiophagidae** Sprague, 1970

Nephridiophagidae (рис. 191) — это спорообразующие протисты, которые в основном инфицируют мальпигиевы сосуды членистоногих, особенно тараканов и жуков. Первый описанный вид *Nephridiophaga apis* разрушает мальпигиевы клетки или питается ими, и отсюда происходит название семейства Nephridiophagidae (от греч. «фаг» — поглощать, и «нефрос» — почка). Некоторые авторы используют в качестве синонима название Coelosporidiidae, но от этого неверного термина следует отказаться, так как типовой вид рода *Coelosporidium* является гаплоспоридией¹, т.е. относится к совсем другому типу эукариот.

¹ Положение этого рода в системе эукариот неизвестно. — Прим. пер.



Рис. 191. Ascomycota, Nephridiophagidae: споры *Nephridiophaga blattellae*: спорогенный плазмодий со зрелыми порами (с) в световом микроскопе (а) и просвечивающем электронном микроскопе (б); вегетативные ядра (я) и митохондрии (ми) сохраняются в остаточном теле плазмодия. с — зрелая спора; в — споробласт (незрелая спора) с тонкой клеточной стенкой (кс), одним ядром (я), митохондриями (ми) и эндоплазматическим ретикуломом (эр). Увел.: а — 1 800х, б — 4 000х, в — 5 300х.

Nephridiophagidae обитают преимущественно внеклеточно, в просвете мальпигиевых сосудов, но могут поражать и эпителиальную выстилку (рис. 192). У некоторых видов на ранних этапах развития мерогония протекает внутриклеточно. Многоядерные плазмодии делятся, давая особей с одним или несколькими ядрами. Со временем формируются спорогенные плазмодии, в которых посредством внутреннего почкования закладываются споры. В этом случае обособление ядер и прилегающей к ним цитоплазмы обеспечивают цистерны эндоплазматического ретикулума. В результате в спорогенной цитоплазме плазмодия остается несколько соматических ядер, которые не участвуют в образовании спор. Деление ядер идет по типу криптомитоза¹. Хотя наличие мейоза не доказано, при созревании спор, например, у *Nephridiophaga blattellae*, были обнаружены ранние двуядерные стадии, тогда как зрелые спо-

ры большинства видов одноядерны. Зрелые споры обычно овальной уплощенной формы, размер их составляет 5–10 × 2–4 мкм; имеется отверстие, через которое выходит инфицирующая стадия. Оболочка споры, видимо, содержит хитин. Все стадии жизненного цикла имеют митохондрии с трубчатymi кристами и эндоплазматический ретикулум. Систематическое положение нефридиофагид не до конца выяснено. Молекулярно-филогенетические построения скорее указывают на их принадлежность к грибам, с которыми они сходны и по наличию хитина.

Примеры: *Nephridiophaga*, *Oryctospora*, *Coleospora*.

Надкласс **BASIDIOMYCOTA** de Bary, 1866 — **БАЗИДИОМИЦЕТЫ**

К этому таксону принадлежат, с одной стороны, виды, называемые в обиходе «грибами», с другой — патогены

¹ Под криптомитозом принято понимать закрытый внутриядерный митоз. — Прим. пер.

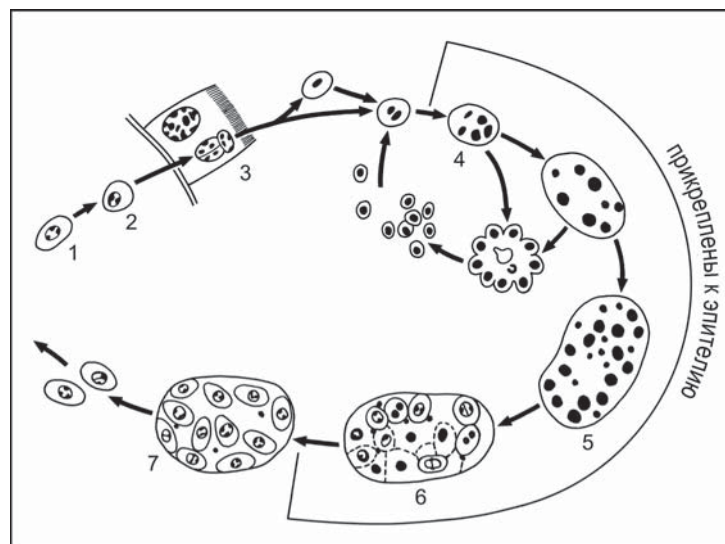


Рис. 192. Nephridiophagidae: схема жизненного цикла *Nephridiophaga blattellae*. После поглощения споры (1) рыжим тараканом спороплазма (2) выходит из нее и проникает в эпителиальную клетку мальпигиева сосуда (3), где трофозоит делится, затем выходит из клетки в пространство сосуда. Полостные трофозоиты (4) прикрепляются к поверхности эпителиальной клетки, растут, после многократных митозов у них увеличивается число ядер, а затем следует шизогония, которая в одном случае дает множество новых трофозоитов, в другом (5) — ведет к спорогонии (6). В процессе созревания споры проходят стадию двуядерных споробластов; зрелые же споры одноядерны. Они покидают хозяина с фекалиями (7) (по Вулеверу).

растений, в частности, ржавчинные грибы. Диагностическая структура базидиомицетов — базидий — клетка, в которой происходят кариогамия и мейоз, и которая впоследствии отпочковывает продукты полового размножения — базидиоспоры. Среди базидиомицетов нет одноклеточных форм, поэтому их подразделения не рассматриваются в этой книге.

DEUTEROMYCETES — НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ, ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ

К несовершенным относят любой гриб до тех пор, пока не охарактеризо-

ван его половой процесс. Классификация дейтеромицетов искусственная, а сама группа, разумеется, не монофилетична. Большинство дейтеромицетов, видимо, являются аскомицетами.

Подтип CHOANAZOA Cavalier-Smith, 1981

По результатам молекулярно-биологических исследований многоклеточные животные (Metazoa), воротничковые жгутиконосцы и Mesomycetozoa (группировка паразитических протистов — см. ниже) составляют монофилетический таксон. Апоморфным призна-

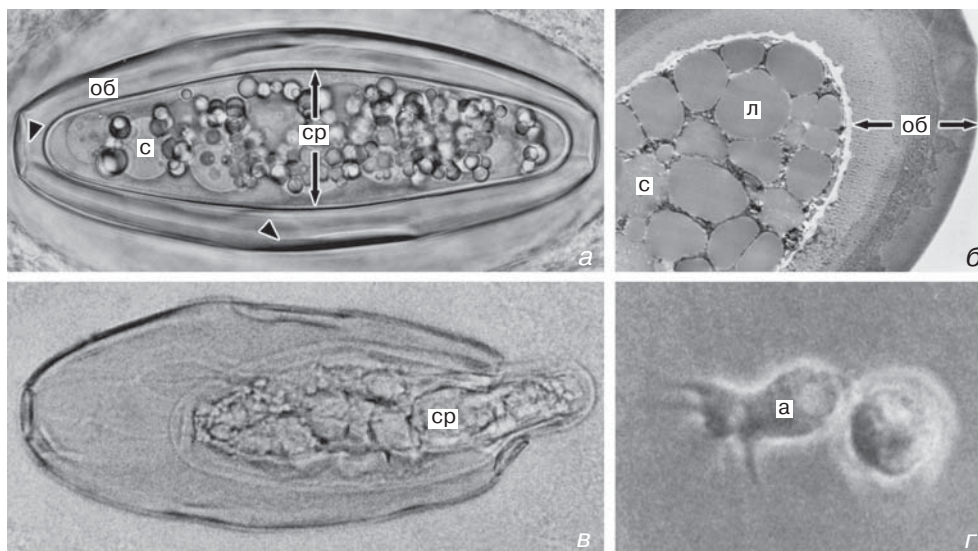


Рис. 193. Opisthokonta, Choanozoa, Mesomycetozoa: стадии жизненного цикла *Psorospermum haeckeli* при наблюдении в световой (а, в, г) и просвечивающий электронный микроскоп (б). а — тотальный препарат зрелой спорцисты, образованной трехслойной оболочкой (об) и споровой рецептакулой (сп), содержащей липидные глобулы (л) и споры (с); треугольные стрелки указывают пластинки в составе оболочки. б — созревающая спорциста, в оболочке которой уже заметна слоистость (об), с липидными глобулами (л) и спорами (с). в — выход рецептакулы из спорцисты в пресной воде; г — высвобождение спор из разрушенных рецептакул и их трансформация в подвижные амебы (а) с псевдоподиями (из: Vogt and Rug: J. Exp. Zool. 283 [1999] 31). Увел.: а — 600х, б — 1 600х, в — 530х, г — 1 600х.

ком группы считается наличие воротничка у хоанофлагеллат и у хоаноцитов губок. Choanozoa подразделяются на два таксона: один содержит Mesomycetozoa и Choanoflagellata, другой представлен Metazoa.

Надкласс **MESOMYCETOZOA** Herr et al., 1999

По результатам филогенетического анализа гена малой субъединицы рРНК группа паразитов ракообразных и рыб образует четкую ветвь на молекулярно-филогенетическом древе вблизи развет-

вления животных и грибов. Ранее эта группа называлась DRIP-клада — акроним имен входящих в нее родов: *Deremocystidium*, rosette agent, *Ichthyophonus* и *Psorospermium* (рис. 193). Позднее этот таксон называли Ichthyosporea. В связи с добавлением к этой группе *Rhinosporidium seeberi* акроним DRIP оказался непригоден. В 1999 году он был заменен названием Mesomycetozoa («между грибами и животными»). Считается, что эти паразиты формируют на филогенетическом древе самую базальную ветвь животных. Mesomycetozoa таксономически близки к Choanofla-

gellata, которые до этого считались самой примитивной группой Animalia¹. Ранее представителей Mesomycetozoa относили к самым разным таксонам; чаще предполагали их родство с грибами. Жизненный цикл неизвестен почти для всех включенных в эту группу видов; также не получено прямых доказательств наличия промежуточных хозяев. Можно заразить хозяина, скармливая ему ткани со спороцистами *Psorospermium haeckeli* или *Ichthyophonus hoferi*; однако *Dermocystidium* таким способом не передается. Некоторые стадии жизненного цикла были обнаружены в экспериментах с культурами *in vitro*, например, при инкубации содержащей спороцисты ткани в водопроводной воде в течение нескольких недель.

Наиболее основательно изученные *Psorospermium*, *Ichthyophonus* и *Dermocystidium* имеют несколько общих признаков: сочетание тканевых спороцист и свободноживущих стадий в жизненном цикле, просто организованные споры (показано на ультраструктурном уровне), наличие ядер с хорошо выраженными ядрышками и сильно деспирализованным хроматином, осмотрофия, несомненно, присущая всем стадиям жизненного цикла (рис. 194). Конечно, морфологически все эти роды существенно различаются. На основании филогенетических деревьев по рДНК малой субъединицы Mesomycetozoa делятся на две группы, одна из которых содержит все виды с амебоидной стадией в жизненном цикле.

Известны более 20 видов *Dermocystidium*; одни вызывают общее заражение всего организма, другие обнаруживаются только в виде цист на жабрах или коже рыб, тритонов и лягушек. В жизненном цикле всех видов имеется характерная внеклеточная стадия: клетка сферической формы с содержащей светопреломляющие включения вакуолю, которая оттесняет цитоплазму и ядро к периферии. У некоторых видов отмечены септальные гифы и одножгутиковые зооспоры. Митохондрии с пластинчатыми кристами.

Организм, именуемый *rosette agent*, — это внутриклеточный патоген лососевых рыб; обнаружен в различных органах. Размер паразита составляет 2–6 мкм. Клетка одноядерная, снаружи порята трехслойной клеточной стенкой, содержит митохондрии с пузырьковидными кристами. Заболевание встречается в рассеянной форме, когда паразит локализуется внутри кроветворных, эпителиальных и мезенхимных клеток, и в узелковой форме в виде многоочаговой грануломы того или иного органа. Устойчивые спороцисты отсутствуют.

Ichthyophonus hoferi вызывает общее заражение (сепсис) у более чем 80 видов морских и пресноводных рыб, которое обычно сопровождается гибелью рыбы, и, соответственно, наносит значительный экономический ущерб. Этот паразит формирует внеклеточные стадии — спороцисты. В жизненном цикле *I. hoferi* отсутствуют жгутиковые

¹ Авторы используют термин Animalia в данном случае не в качестве синонима Metazoa, а для обозначения клады, включающей Metazoa, после ее отщепления от общего с Fungi ствола. — Прим. ред.

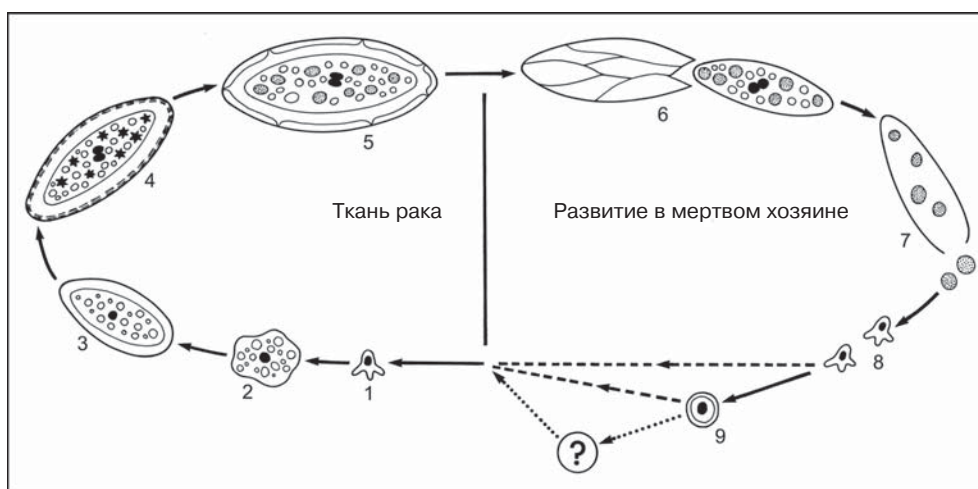


Рис. 194. Choanozoa, Mesomycetozoa: схема предполагаемого жизненного цикла *Psorospermium haeckeli*. 1 — амeboидная стадия, 2 — тонкостенная стадия, 3 — спороциста с примордиальной оболочкой на ранней стадии созревания, 4 — спороциста на стадии формирования слоистой оболочки, 5 — зрелая покоящаяся спороциста, 6 — выход споровой рецептакулы из спороцисты, 7 — высвобождение спор из разрушенной споровой рецептакулы, 8 — подвижные амeбы, 9 — инцистированные амeбы, ? — дальнейшие стадии жизненного цикла; —> установлено, - - -> вероятно,> возможно (из: Vogt and Rug: J. Exp. Zool. 283 [1999] 31).

стадии. Из цитологических особенностей отмечают электронно-плотные тела на полюсах митотического веретена (как у Eumycota) и трубчато-везикулярные кристы митохондрий.

Psorospermium haeckeli поражает соединительную ткань пресноводных раков и порой наносит значительный ущерб их промышленным запасам. Паразит обнаруживается в тканях в форме неподвижной вытянутой или овоидной спороцисты длиной около 100–200 мкм, содержащей два ядра и липидные глобулы и одетой сложно устроенной оболочкой. Это единственный представитель Mesomycetozoa, чей жизненный цикл удовлетворительно изучен. Считается, что у *P. haeckeli* двухфазный жизненный цикл, включающий тканевую и

свободноживущую стадии (рис. 193, 194). Недавно было показано, что рецептакулы с находящимися внутри спорами вылупляются из спороцист, которые обычно обнаруживаются в разлагающихся в пресной воде мертвых тканях. Рецептакулы со временем прорываются, и из них выделяются споры. Эти споры затем превращаются в подвижных одноядерных амeб с филозными псевдоподиями. Амeбы, по-видимому, питаются осмотрофно; они размножаются бинарным делением и могут инцистироваться. Вероятно, именно они заражают раков. Спороцисты и амeбы имеют митохондрии с пластинчатыми кристами.

Количество родов, причисляемых к Mesomycetozoa, продолжает расти.

В последние годы к этому таксону отнесены *Amoebidium parasiticum*, *Anurofeca richardsi*, *Sphaeroforma arctica* и *Rhinosporidium seeberi*. Последний известен у человека и животных. Паразит проникает под кожу. Поражение чаще всего проявляется как опухолеподобное, медленно увеличивающееся в размере разрастание слизистой носа или конъюнктивы глаза. Против него пока нет эффективных препаратов. Случаи заражения этим паразитом отмечены в разных частях света и всегда связаны с купанием в прудах, озерах и реках. Зрелые стадии представлены крупными толстостенными шаровидными капсулами, в которых содержатся меньшие по размеру дочерние клетки (эндоспоры). Во внешней среде стадии *Rhinosporidium seeberi* не обнаружены, а его естественный хозяин неизвестен.

Примеры: *Amoebidium*, *Anurofeca*, *Dermocystidium*, *Ichthyophonus*, *Rhinosporidium*, *Psorospermium*, *Sphaeroforma*.

Надкласс **CHOANOFAGELLATA**
Kent, 1880 — **ВОРОТНИЧКОВЫЕ**
ЖГУТИКОНОСЦЫ,
ХОАНОФЛАГЕЛАТЫ

Воротничковые жгутиконосцы — это мелкие одноядерные протисты; размеры их редко превышают 10 мкм. Они входят в состав бентоса и планктона морских и пресных водоемов; встречаются как одиночные особи, так и плавающие колонии. Самый важный отличительный признак воротничковых жгутиконосцев — выступающий вперед воронковидный воротничок, образованный десятками тонких микровиллей. Такой воротничок неизвестен в других

группах протистов и считается апоморфным признаком (рис. 195, см. рис. 273a). Клетка Choanoflagellata несет только один жгутик. Второй (несомненно, имевшийся у предка) редуцирован; сохранилась только его кинетосома. Жгутик выступает над воротничком, а его биение порождает токи жидкости, которые приносят пищевые частицы на внешнюю поверхность воротничка. Отфильтрованные частицы продвигаются к основанию микровиллей, где и заглатываются клеткой. В масштабах мирового океана воротничковые жгутиконосцы играют важную экологическую роль, поглощая в огромном количестве взвешенных в воде бактерий.

Прикрепленные виды бывают представлены одиночными формами (*Monosiga*) или образуют ветвящиеся колонии (*Codonocladium*); некоторые живут в домиках, которые прикреплены непосредственно к субстрату или приподняты на стебельках (*Salpingoeca*). У морских видов каркас домика построен из кремнеземных палочек (рис. 195б). Сходство конструкции воротничка и его функции у хоанофлагеллат и хоаноцитов губок позволило заключить, что наличие воротничка — синапоморфный признак обеих групп. Другие аргументы, поддерживающие теорию об их происхождении от одного предка, — это способность представителей обоих таксонов, во-первых, утилизировать кремний и, во-вторых, использовать сократительные вакуоли для удаления из клетки поступающей в нее в результате осмоса воды. Переходными формами можно считать шаровидные колонии *Sphaeroeca volvox* (диаметр 300–500 мкм) или колонии *Proterospongia*

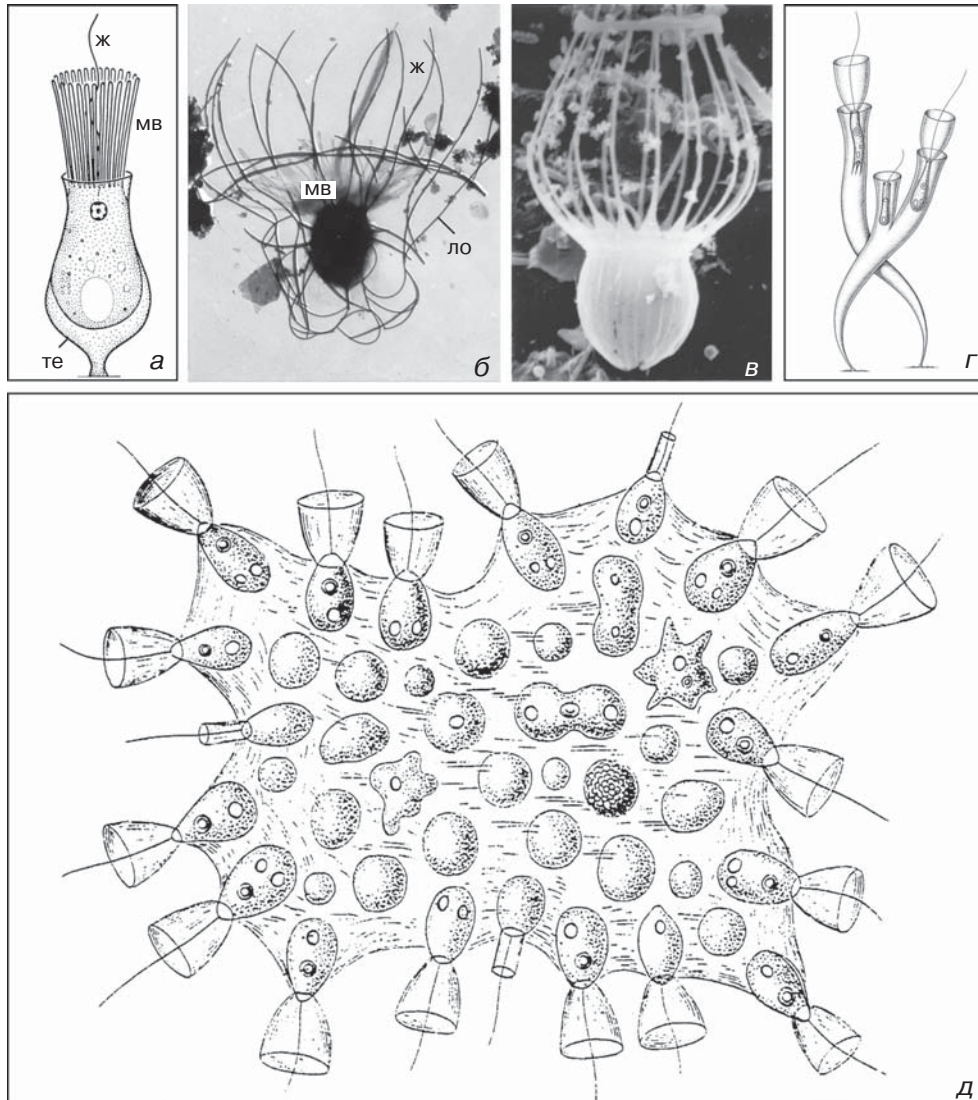


Рис. 195. Choanozoa, Choanoflagellata: а — рисунок *Salpingoeca amphoridium* внутри теки (те); б — *Acanthoecopsis apoda* в лорике (ло), построенной из кремнеземных палочек. ж — жгутик, мв — микровилли воротничка. в — *Diplothea costata*; г — рисунок *Salpingoeca cornuta*, клетки прикрепляются к своей удлиненной теке при помощи задних псевдоподиальных выростов; д — колония *Proterospongia haeckeli* из примерно 40 клеток (а — по Грелю, в и г — любезно предоставлены Б. Лэдбитером, Бирмингем; г и д — по Кенту). Увел.: а — 1 700х, б — 2 100х, в — 2 900х, г — 380х, д — 1 200х.

(рис. 195d). Если бы была доказана их эпителиальная организация, то такие колонии можно было бы представить как геккелевскую бластему и в эволюционном плане считать их организмами-мостиками от одноклеточных к многоклеточным. Однако направление эволюции могло быть и противоположным. Следует заметить, что долгоживущие фрагменты настоящих губок (так называемые редукционные тела) в прошлом довольно часто идентифицировались ошибочно как хоанофлагеллаты. Поэтому можно предположить, что современные воротничковые жгутиконосцы возникли в результате дегенеративной эволюции многоклеточных.¹ Согласно еще одной версии, воротнички можно считать аналогичными структурами, образовавшимися конвергентно под эволюционным давлением прикрепленного образа жизни и одинаковой трофической стратегии.

Примеры: *Codonosiga*, *Parvicorbicula*, *Salpingoeca*.

Инфратип **METAZOA** Haeckel, 1874 — **МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ**

Metazoa — это диплоидные организмы, для которых характерны дифференцированные клетки, организованные в ткани и органы; эти организмы развиваются из зиготы — единственной одноклеточной стадии в жизненном цикле. Таксон по определению не может включать одноклеточные организмы, если только они не вторично упрощены.

Примеры столь кардинального упрощения организации — до уровня зиготы — пока неизвестны, но среди Metazoa есть существа, состоящие лишь из нескольких клеток: Мухозоа. Их филогенетические связи были предметом оживленной научной дискуссии в последние десятилетия; утверждение, что Мухозоа — потомки многоклеточных животных, перестало быть шокирующим.

Надкласс **МУХОЗОА** Grassé, 1970 — **МИКСОСПОРИДИИ**

Миксоспоридии — группа микроскопических многоклеточных паразитов. Они охарактеризованы в этой книге по протистам, с одной стороны, по традиции, с другой — поскольку большинство сводок по многоклеточным животным упускают эту группу. Надкласс включает около 1350 видов, относящихся к 52 родам. Миксоспоридии являются тканевыми или внутриклеточными паразитами рыб, реже плоских червей, рептилий и амфибий. Недавно появилось сообщение, что миксоспоридиоз обнаружен у кротов.

Ранее миксоспоридий объединяли с микроспоридиями в таксон Cnidospora на том основании, что и те и другие формируют выстреливающие нити. Однако полярные нити Мухозоа (рис. 196) служат не для инъекции спороплазмы, а только для закоривания споры в тканях хозяина. Кроме того, миксоспоридии отличаются особенностями морфогенеза полярных нитей, а также

¹ Недавние молекулярно-филогенетические исследования свидетельствуют против происхождения хоанофлагеллат от Metazoa. — *Прим. ред.*

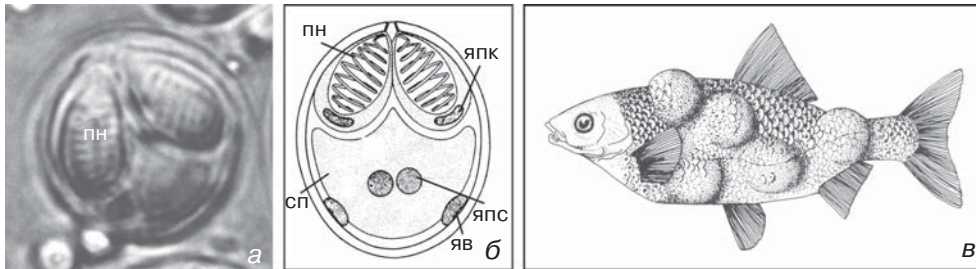


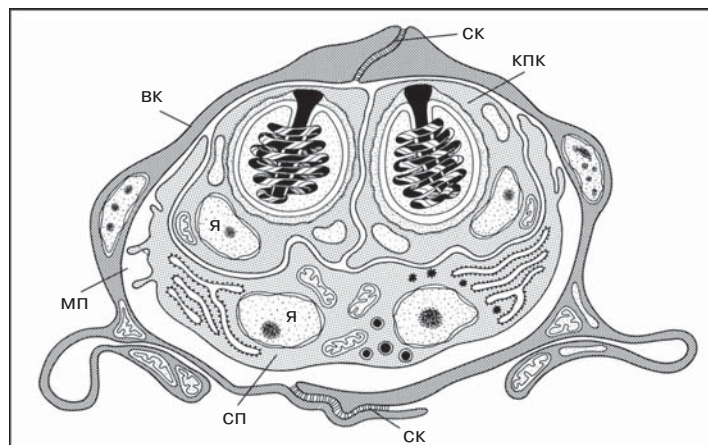
Рис. 196. Choanozoa, Metazoa, Мухозоа: зрелая спора (а) и схема строения споры (б) у *Mucobolus*; в — плотва с опухолями, которые вызваны *Mucobolus*. пн — полярная нить, сп — спороплазма, яв — ядро вальвогенной клетки, япк — ядро полярной капсулы, ясп — ядро спороплазмы (а — из: Schmahl et al.: Eur. J. Protistol. 25 [1989] 26; б и в — по Грелю). Увел.: а — 2 200х.

наличием митохондрий и диктиосом. Недавние успехи молекулярной систематики привели к кардинальному пересмотру их филогенетических связей с другими таксонами. Филогенетические построения на основе сиквенсов 18S рДНК показывают, что Мухозоа являются сестринским таксоном *Narcomedusa* в типе *Cnidaria*. На родство с *Metazoa* и, в частности, с *Cnidaria* указывают и морфологические признаки. Так, у миксоспоридий отчетливо проявляется клеточная специализация: имеются

генеративные клетки и три типа соматических клеток (рис. 197). Клетки соединены десмосомоподобными контактами. Полярные капсулы миксоспоридий чрезвычайно похожи на нематоцисты кишечнорастворимых, как в отношении строения, так и морфогенеза.

Жизненный цикл Мухозоа оставался не до конца расшифрованным вплоть до 1980-х, когда было установлено, что завершение развития *Mucobolus cerebralis* происходит через стадию актиноспоры в олигохете *Tubifex tubifex*

Рис. 197. Мухозоа: схема развивающейся споры *Leptotheca elongata*. мп — межклеточное пространство между спороплазмой (сп) и вальвогенными клетками (вк), кпк — клетка полярной капсулы, ск — септированные клеточные контакты между вальвогенными клетками, я — ядро (по Деспорте-Ливаж и Николя). Увел.: 3 200х.



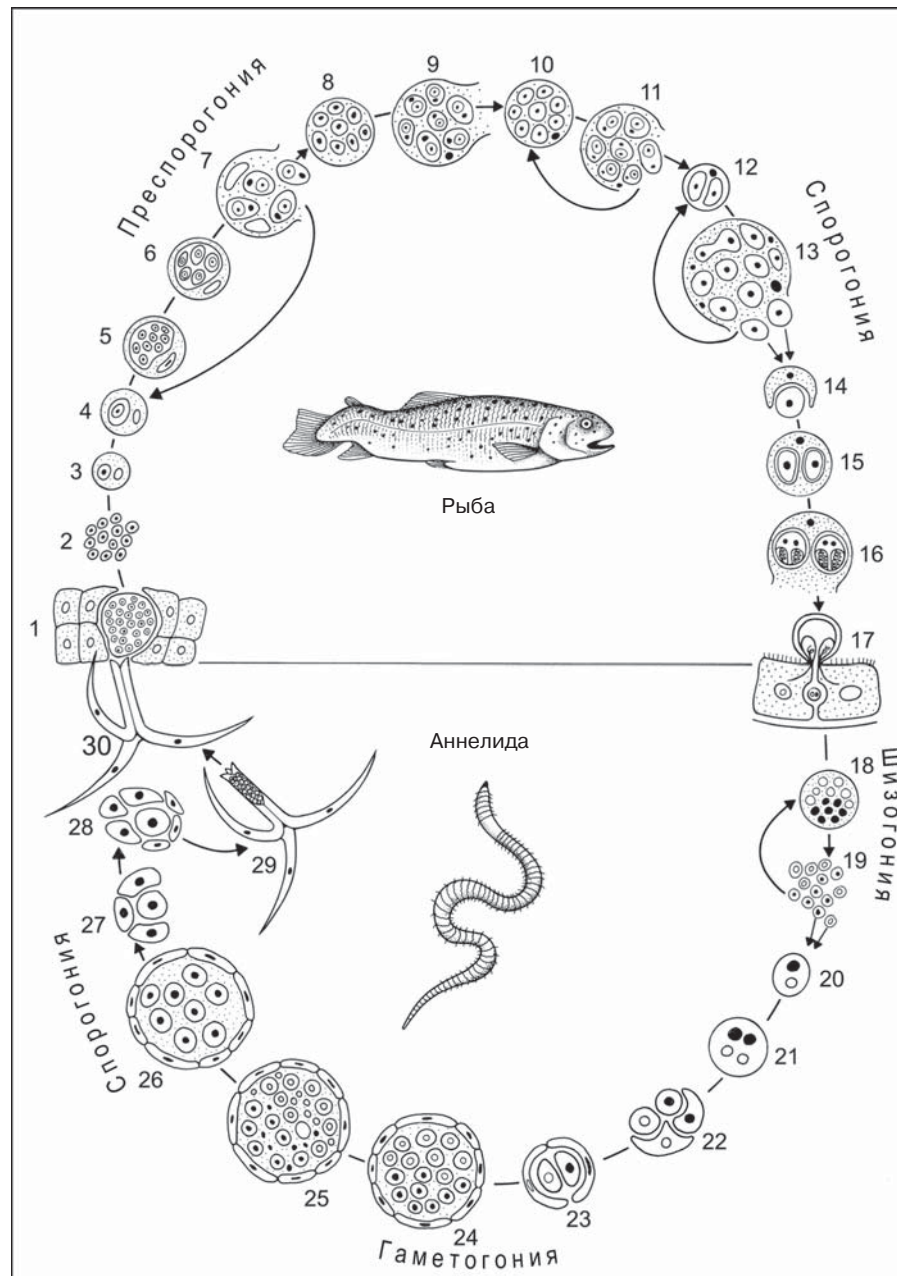


Рис. 198. Мухозоа: обобщенная схема жизненного цикла Мухозоа, основанная преимущественно на данных по *Myxobolus cerebralis*. 1–16 — развитие микоспоридий в рыбе; 17–30 — развитие актиноспоридий в аннелиде. 1 — прикрепление актиноспоры к эпидермису рыбы и внедрение спороплазмы в хозяина; 2 — деление спороплазмы путем эндоге-

(рис. 198). Это открытие привело к пересмотру жизненных циклов других микроспоридий. С этой целью провели лабораторные заражения, позволившие полнее описать их циклы развития. В итоге этих исследований стало понятно, что две группы паразитических организмов — *Muxosporaea* (хозяева позвоночные; споры мелкие, большей частью билатерально симметричные) и *Actinosporaea* (хозяева аннелиды; споры более крупные, орнаментированные, характеризующиеся радиальной симметрией 6-го — 12-го порядка) — представляют собой стадии единого жизненного цикла. Эти две группы были сведены в единый таксон Мухозоа. На практике оказалось довольно трудно соотнести морфотипы актиноспоридий и микроспоридий. Поэтому было принято решение, что все таксоны в составе бывшего класса *Actinosporaea* подлежат упразднению и все диагнозы таксонов должны быть даны по микроспоридийным фазам цикла. Приведем описание типичного жизненного цикла Мухозоа, базирываясь, главным образом, на данных по *Muxobolus cerebralis* (рис. 198).

Развитие в рыбе

Рыбы заражаются при контакте с находящимися в воде актиноспорами или при заглатывании зараженных аннелид. Актиноспоры выбрасывают полярные нити, чтобы прикрепиться к эпителиальным клеткам (эпидермису, ротовой полости, жаберному эпителию) и предоставить возможность спороплазме проникнуть в тело хозяина (рис. 198, 1–2; 199).

После проникновения спороплазмы в ткани хозяина паразит проходит стадии преспорогонии (рис. 198, 3–13). Сначала спороплазма мигрирует по межклеточным пространствам к месту окончательной локализации — этот процесс занимает около часа. Затем из спороплазмы выходят амебоидные зародыши и проникают в клетки хозяина. Эти первичные клетки за счет внутреннего почкования отделяют внутрь себя так называемые вторичные клетки, которые затем пролиферируют в ходе серии синхронных делений. В первичной клетке оказывается множество вторичных клеток. Каждая вторичная клетка

нии; 3–13 — преспорогония: бесполое размножение клеток; 14–16 — споруляция с формированием многоклеточных спор в плазмодиях; 17 — полностью сформированные микроспоры выходят из рыбы, и их заглатывают аннелиды. 18–20 — шизогония в кишечном эпителии кольчатого червя. Сформировавшиеся клетки двуядерны; каждая несет одно α - и одно β -ядро; позже, в конце гамогонии, эти ядра попадут в комплементарные гаметы. 21–26 — гамогония. Внутренние клетки в панспороцистах претерпевают три митотических и одно мейотическое деление; 24–25 — получившиеся гаметы сливаются, и внутри панспороцисты образуется 8 зигот. 27–29 — спорогония. Формируются многоклеточные споры, которые состоят из трех клеток-створок, трех полярных капсул и спороплазмы. Набухшие споры (29) выделяются с фекалиями червя, оказываются взвешенными в воде и заражают рыбу (30); жизненный цикл, таким образом, замыкается (из: Kent et al.: J. Eukaryot. Microbiol. 48 [2001] 339).

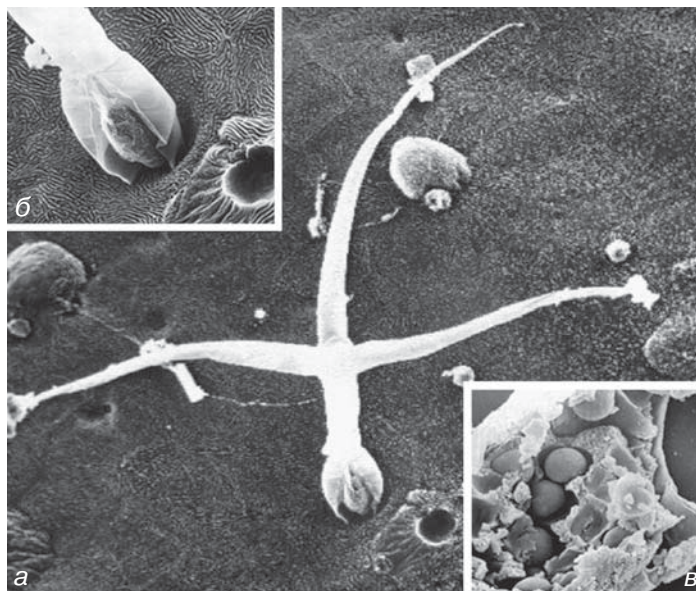


Рис. 199. Мухозоа: взаимодействие между актиноспорами *Myxobolus cerebralis* и радужной форелью. *a* — через минуту после внесения актиноспор в среду одна из них прикрепляется к отверстию слизистой клетки спинного плавника; *б* — проникновение в это отверстие показано при большем увеличении; *в* — сломанный луч плавника; внутренние клетки спороплазмы погружены в цитоплазму соматической клетки спороплазмы. Увел.: *a* — 700х, *б* — 1 100х, *в* — 3 200х.

претерпевает еще одно деление, которое является внутренним почкованием. Формируется двуклеточная кассета, где «внутренняя» клетка помещена внутрь «покровной». Эти двуклеточные кассеты разрывают мембраны первичной клетки и клетки хозяина и выходят в межклеточное пространство. Они способны мигрировать и заражать новые клетки, где цикл размножения повторяется. В течение нескольких дней поражаются разные органы, в том числе центральная нервная система.

Затем паразит переходит к спорогонии (рис. 198, 13–16). Из двуклеточной кассеты развивается плазмодий, когда она попадает в определенную ткань. У *M. cerebralis*, например, развитие плазмодия идет в хрящевой ткани рыбы. Ядро растущей покровной клетки делится, и все эти ядра становятся вегетативными. Одновременно внутренняя клетка, претерпев многократные деле-

ния, дает начало генеративным клеткам. Плазмодиальная (бывшая внешняя) клетка разрывается, высвобождая многочисленные внутренние клетки. Последние либо повторяют цикл, приумножая количество плазмодиев, либо же объединяются попарно, формируя панспоробласты. В составе панспоробласта одна клетка, называемая теперь перичитом, охватывает вторую — спорогенную. В дальнейшем перичит дегенерирует и образует покровы, а спорогенная клетка претерпевает ряд дополнительных делений. Ее потомки дифференцируются в две вальвогенные клетки (превращаются в створки), две капсулогенные клетки (идут на построение стрекательных капсул) и одного двуядерного или двух одноядерных споробластов. Из споробластов после мейоза формируются гаплоидные амeboидные зародыши, которые продолжают развитие в следующем хозяине. Вальвогенные

клетки образуют вокруг зародыша двустороннюю прочную оболочку. Внутри капсулогенной клетки дифференцируется стрекательная капсула, содержащая свернутую полярную нить, способную к выстреливанию. Зрелые микоспоры выходят из рыбы в воду и служат источником инфекции для аннелид.

Развитие в аннелидах

Начальную стадию развития *Мухоболус* в кольчатом черве называют шизогонией (рис. 198, 17–20). Заглоченные микоспоры выбрасывают полярные нити и прикрепляются к кишечному эпителию аннелид. Двухъядерная спороплазма покидает спору и внедряется между клеток эпителия. Оба ядра спороплазмы многократно делятся, и образовавшаяся многоядерная клетка дает большое количество одноядерных особей. Образовавшиеся клетки еще несколько раз могут повторить этот цикл: увеличение числа ядер и затем множественная цитотомия. В конце концов, одноядерные клетки сливаются попарно, формируя двухъядерные клетки, и начинается гаметогония.

На стадии гаметогонии (рис. 198, 20–25) из двухъядерных клеток в результате деления ядер формируются четырехъядерные, которые делятся и образуют ранние панспороцисты из четырех клеток. Две клетки становятся соматическими, совместно они обрастают две другие (генеративные) клетки, обозначаемые α и β . В результате трех митотических делений двух генеративных клеток образуются 16 диплоидных гаметоцитов, которые затем подвергаются мейотическому делению и продуци-

руют 16 гаплоидных гаметоцитов и 16 направительных телец. Каждый гаметоцит из линии α сливается с одним из линии β , и таким образом формируются 8 зигот. В это время покровные (соматические) клетки делятся дважды, и их становится восемь.

При переходе к спорогонии (рис. 198, 27–29) каждая из 8 зигот в панспороблесте дважды делится, давая агломерат из четырех клеток — одной центральной и трех периферических. Каждая из периферических клеток делится один раз, формируя капсулогенную и вальвогенную клетки. Центральная клетка, после того как ее ядро многократно разделится митотически, формирует спороплазму актиноспоры. Капсулогенные клетки и спороплазма оказываются в оболочке из трех клеток створок. Последние при созревании спор формируют столбик и три выроста (рис. 200). Панспороциста содержит 8 (или 4, как у *Tetraspora*) актиноспор. Весь про-

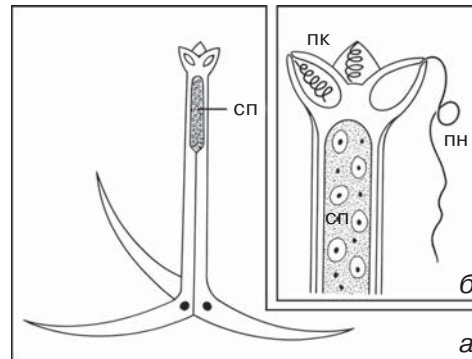


Рис. 200. Мухозоа: а — схема строения актиноспоры *Мухоболус cerebralis*, содержащей спороплазму (сп) с ядрами и внутренними клетками; б — увеличенный передний конец с полярными капсулами (пк) и одной выстрелившей полярной нитью (пн) (по нескольким авторам).

цесс развития в черве занимает три месяца. Вышедшие в воду актиноспоры сохраняют жизнеспособность до двух недель.

Мухозоа наносят большой ущерб стадам промысловых рыб. *Mухobolus pfeifferi*, например, вызывает шишечную болезнь усачей (Cyrprinidae) (см. рис. 196); опухоли на теле рыбы достигают диаметра 7 см. У радужной форели *Mухobolus cerebralis* вызывает так называемый вертеж. Даже если эти заболевания не ведут к немедленной гибели рыбы, недостаточный размер и поврежденность ткани придают зараженной рыбе нетоварный вид.

Примеры: *Henneguya*, *Mухobolus*, *Sphaerosoma*.

EUKARYOTA incertae sedis

(группы, которые в будущем должны быть распределены по другим таксонам)

В последующих разделах описаны группы, которые имеют только два общих с другими эукариотами признака: они обладают митохондриями и развитой системой аппарата Гольджи. Эти группы невозможно отнести к какому-либо из представленных выше таксонов, т.к. у их представителей еще нет или уже нет постоянного жгутикового аппарата, по признакам которого их можно было бы сравнить с другими эукариотами. Однако некоторые группы имеют кратковременные жгутиковые стадии в жизненном цикле, поэтому можно обсуждать их связи с определенными таксонами жгутиконосцев. Ранее это было проделано с некоторыми низшими группами прежних Sarcodina (см.

главу 1. — *Прим. пер.*). Так же можно поступить с солнечниками и радиоляриями.

Наличие псевдоподий в различных таксонах прежних Sarcodina (см. рис. 22) все чаще рассматривается как результат конвергентной эволюции. Сейчас это оценивается даже как общее свойство эукариот. Поэтому мы не можем использовать способность формировать псевдоподии как главный признак монофилетических таксонов, кроме, разве что, очень маленьких групп.

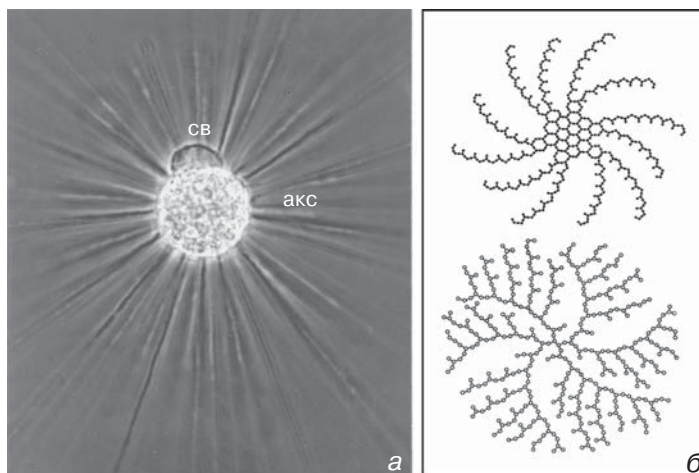
Звездочкой (*) помечены группы, монофилетическое происхождение которых сомнительно.

АКТИНОПОДА* Calkins, 1902 — АКТИНОПОДЫ, ЛУЧЕВИКИ

Псевдоподии всех представителей этого полифилетического таксона укреплены аксиальными пучками высокоупорядоченных микротрубочек и называются аксоподиями (рис. 201). Рисунок расположения микротрубочек — специфичный для каждой подгруппы — может быть и совсем простым, и геометрически сложным (рис. 202). Аксоподии радиально симметричны и обычно несут экструсомы (например, кинетоцисты). Удлинение аксоподий происходит относительно медленно. Они служат как для локомоции, так и для захвата пищи, а также способствуют парению в толще воды.

За исключением солнечников, которые встречаются также в пресных водоемах и во мху (например, на сфагновых болотах), актиноподы — исключительно морские планктонные организмы. Форма и состав минерализованных чешуек,

Рис. 201. Actinopoda, Heliozoa: структура аксоподий: *a* — *Actinophrys sol* с расходящимися в виде лучей аксоподиями (акс), св — сократительная вакуоль; *б* — схемы таксоноспецифичных паттернов микротрубочек в аксоподиях полицистин на поперечном срезе (*б* — по Кашон и Баламут). Увел.: *a* — 300х.



игл и других скелетных элементов учитываются в систематике и таксономии соответствующих групп (рис. 203).

В прошлом Actinopoda делили на Heliozoa и Radiolaria. Однако новые исследования их тонкой организации, развития и химического состава скелетных элементов выявили такое многообразие, что от этих таксонов пришлось отказаться. Имя Radiolaria сохранилось в названии минерала радиоларита. Основу его составляет кремнезем, произведенный радиолариями-полицистинами (см. рис. 205, 206); отложение его идет уже с протерозоя¹. В ходе диагенеза накопленный кремнезем преобразуется в кристаллический кварц.

Приведенное здесь подразделение актинопод на 4 группы не имеет филогенетической основы по причине недостаточности соответствующих знаний и выполнено для удобства классификации².

Acantharea Haeckel, 1881 — **Акантарии**

Акантарии (50 мкм — 1 мм) имеют 10 диаметральных или 20 радиальных игл (спикул), состоящих из сульфата стронция (целестина) (рис. 204). Поскольку этот минерал довольно быстро растворяется в морской воде, ископаемые остатки акантарий отсутствуют.

¹ Действительно, просто устроенные скелеты радиоларий, вероятно, принадлежавшие полицистинам, известны из кембрийских отложений, но более ранние, протерозойские находки отсутствуют. — *Прим. ред.*

² Молекулярно-биологические исследования, опубликованные после 2003 г., отчасти устранили неопределенность. Акантарии, полицистины и таксоподиды составляют монофилетический таксон (который пока не назван). Этот таксон является сестринским по отношению к Cercozoa. Из актинопод в состав Cercozoa входят феодарии и десмоторацидные солнечники. Цилиофридные и актинофридные солнечники — гетероконты. Центрохелидные солнечники остаются обособленной филогенетической группой. — *Прим. ред.*

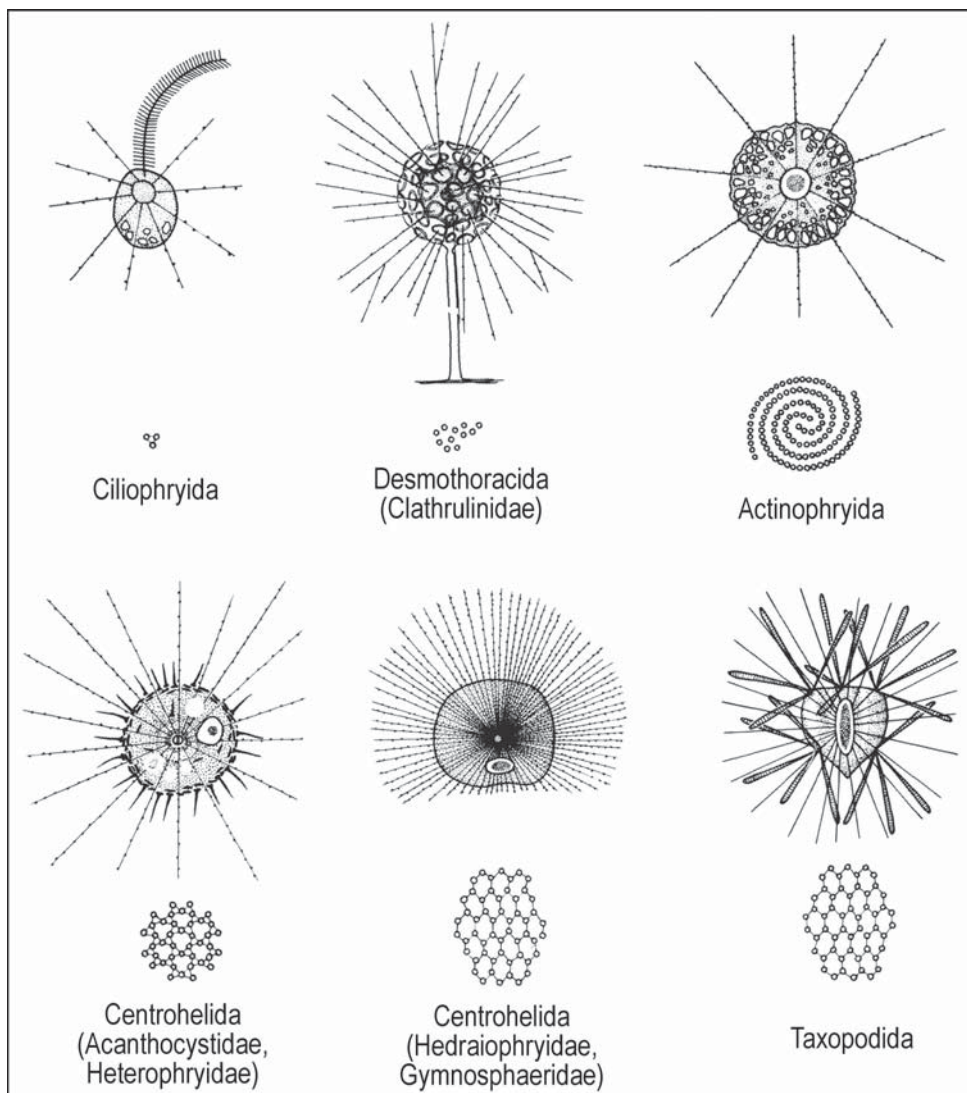


Рис. 202. Различные таксоны солнечников ранга семейства: внешний вид и паттерн микротрубочек на поперечном срезе аксоподии (любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген).

Центральная цитоплазма (эндоплазма) обычно содержит многочисленные ядра и другие органеллы. Эндоплазму отделяет от эктоплазмы перфорированная капсула, состоящая преимущественно

из фибриллярного материала; аксоподии и другие цитоплазматические выросты выходят наружу через ее поры. Эктоплазма представлена цитоплазматическими тяжами, между которыми на-

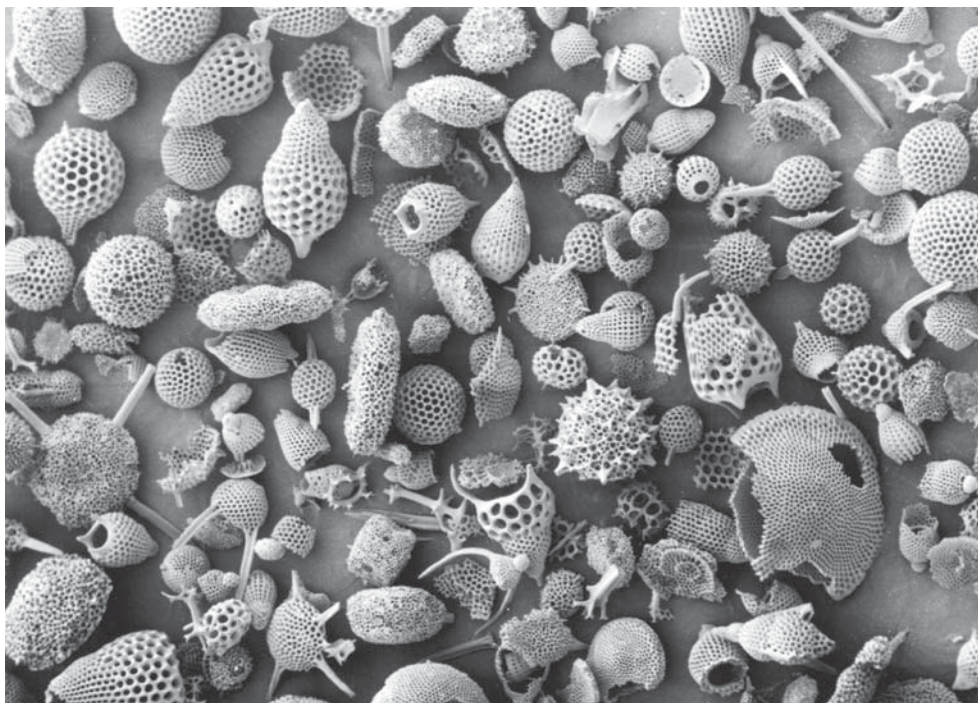
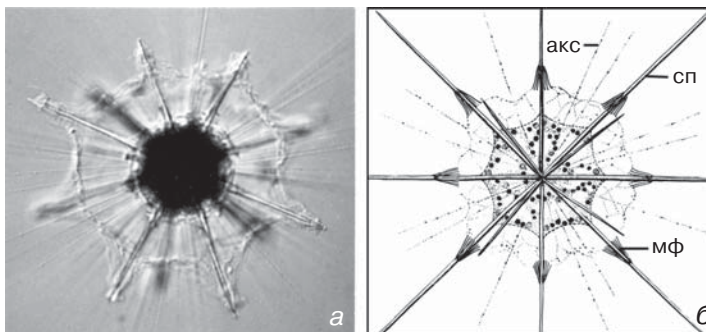


Рис. 203. Polycystinea: скелеты спумеллярий и населярий из пробы донного осадка у острова Барбадос. Увел.: 200х.

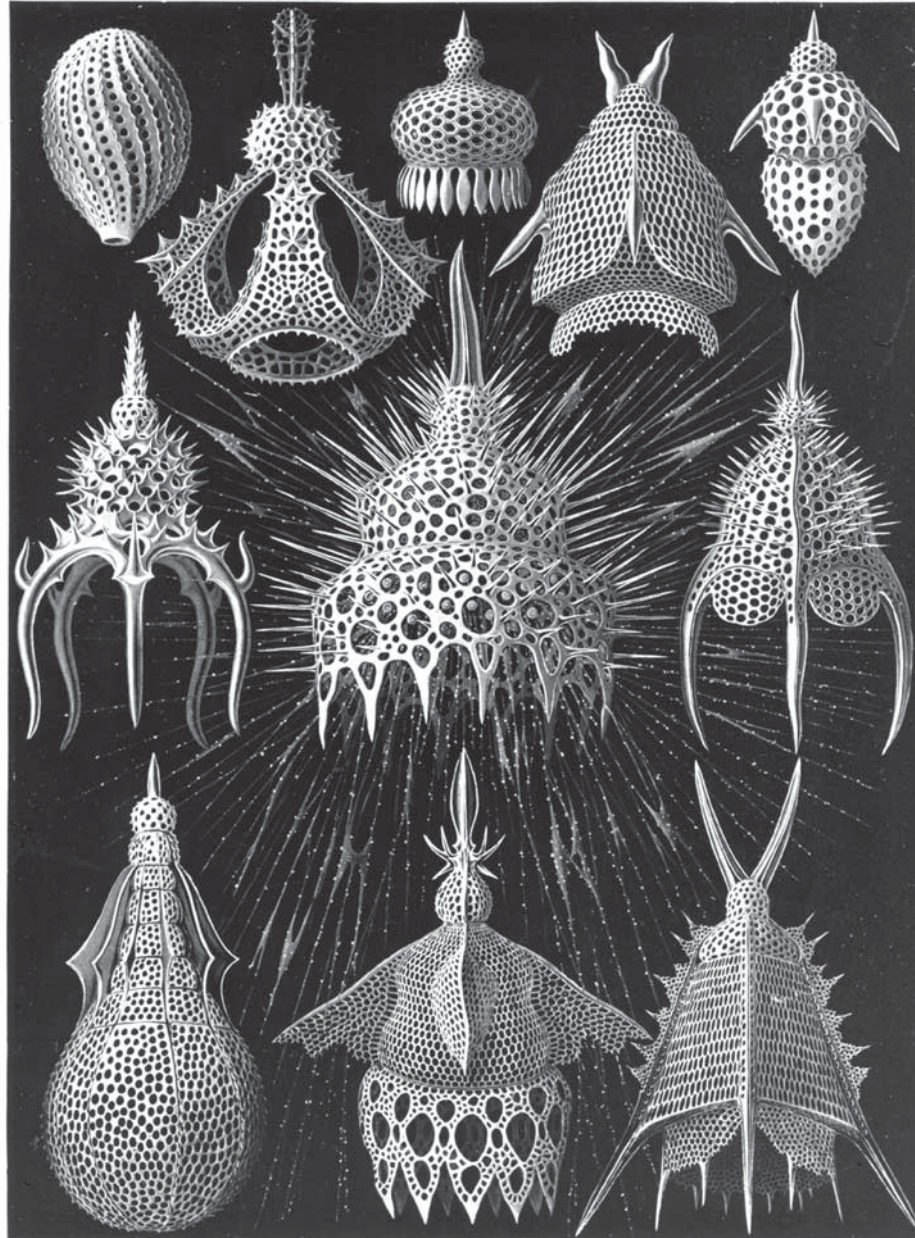
Рис. 204. Acantharea: а — живая акантария; б — схема строения клетки; акс — аксоподия, мф — миофриск, сп — спикула (а — любезно предоставлен М.П. Кэйж, Вайзенштайн; б — по Грелю). Увел.: а и б — 40х.



ходится множество лакун. Снаружи она покрыта периплазматическим кортексом, который также перфорирован для прохождения аксоподий. Кортекс связан с выступающими наружу концами спикул при помощи сократимых фибрилл (миофрисков). Аксоподии характеризу-

ются гексагональной (на поперечном срезе) упаковкой микротрубочек, составляющих аксонему. В эндоплазме часто поселяются зооксантеллы.

Жизненный цикл еще не до конца понятен. Кроме трофической стадии, описаны еще две: цисты и жгутиконосцы.



Cyrtioidea. — Flaschenstrahlänge.

Рис. 205. Polycystinea: скелеты Nassellarida (из: Haeckel: *Kunstformen der Natur*. Verlag Bibliogr. Inst., Leipzig and Wien, 1899–1904).

В настоящее время общепринято деление на 4 отряда: *Holocanthida* (10 спикул), *Symphycanthida*, *Chaunacanthida* и *Arthracanthida* (каждый с 20 спикулами), — основанное на различных типах взаимного расположения оснований спикул.

Примеры: *Acanthocola*, *Acantholithium*, *Acanthometra*, *Amphiacon*.

Polycystinea Ehrenberg, 1838 — **Полицистины**

Одиночные клетки размером от 30 мкм до 2 мм, как и значительно более крупные колонии, характеризуются сложно устроенным кремнеземным скелетом из игл и ажурных сфер, который хорошо сохраняется в ископаемом состоянии (рис. 205). В цитоплазме клетки ясно различимы две зоны: оптически плотная эндоплазма с ядром и периферическая рыхлая и часто населенная симбиотическими динофлагеллатами эктоплазма. Эти зоны разделены внутриклеточной и достаточно четко выраженной центральной капсулой, построенной из мукопротеинов. Капсула (ее не следует путать со скелетом) состоит из

полигональных пластинок, края которых смыкаются неплотно, обеспечивая сообщение эндоплазмы с эктоплазмой. Пластинки центральной капсулы содержат сложные апертуры (фузулы), которые несут аксопласты или обеспечивают проход для аксоподиальных микротрубочек из эндоплазмы в эктоплазму. Пучки связанных друг с другом микротрубочек организованы в форме расположенных по кругу лопастей или упакованы в гексагональные группы по 6 или по 12 штук; часто они заходят глубоко в эндоплазму и даже в углубления ядра. Кроме аксоподий, у полицистин имеются и филоподии.

Цисты и двужгутиковые клетки отмечены в жизненном цикле у наиболее изученных *Polycystinea*; стадии, соответствующие половому размножению, неизвестны.

Раковинка изысканной формы присуща большинству полицистин. Однако у живых особей этот минеральный скелет скрыт цитоплазмой (рис. 206а).

Формы с изученной ультраструктурой классифицируются по строению

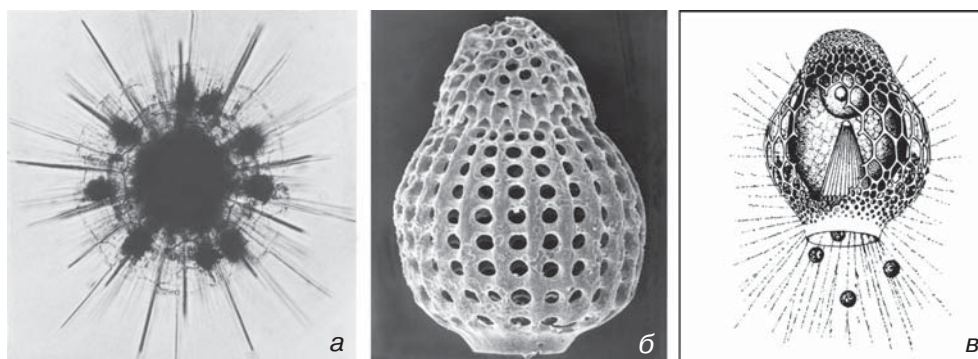


Рис. 206. *Polycystinea*: а — живая спумеллария; б — скелет населларии; в — рисунок *Cyrtocalpis urceolus* (а — любезно предоставлен М.П. Кэйж, Вайзенштайн; в — из: K.G. Grell: *Protistology*, Springer, Heidelberg 1973). Увел.: а — 200×, б — 400×, в — 260×.

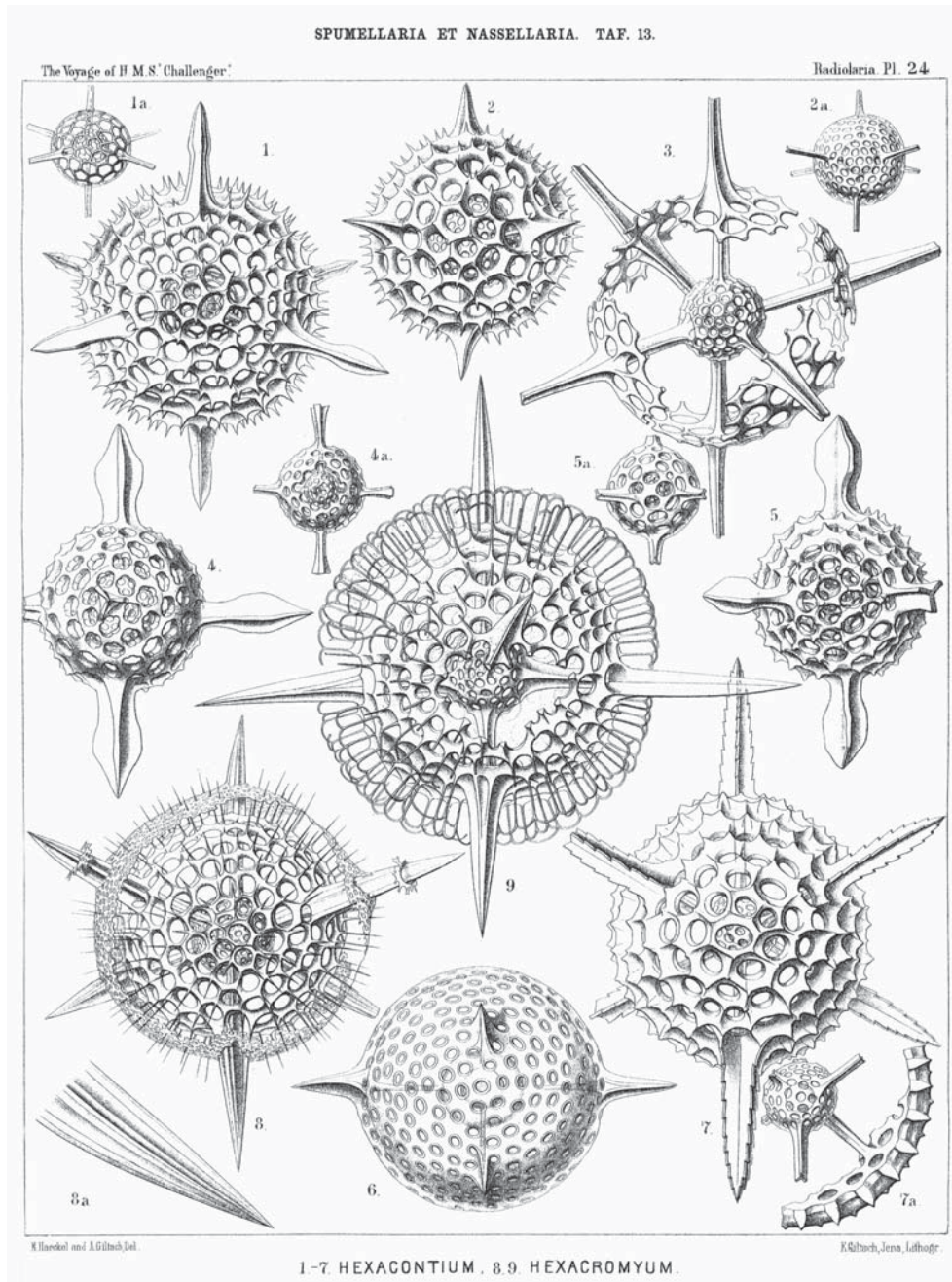


Рис. 207. Polycystinea: рисунки скелетов (из: Haeckel: Die Radiolarien (Rhizopoda, Radiolaria), 2. Theil. Berlin, 1887).

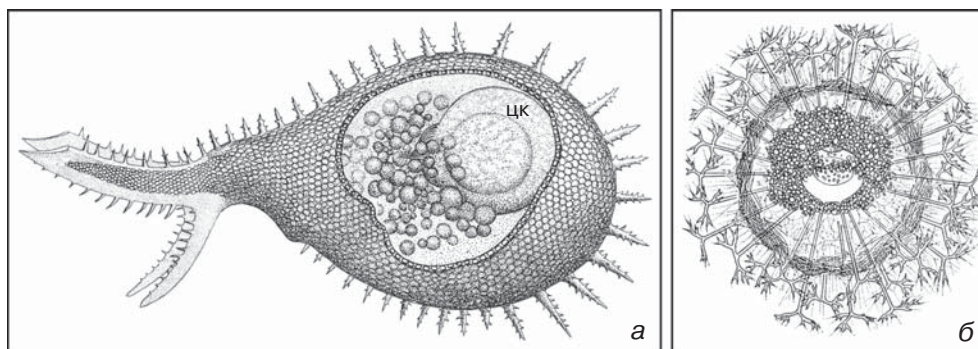


Рис. 208. Phaeodarea: а — рисунок *Challegeron wyvillei*: часть стенки раковины удалена, внутри показана центральная капсула с ядром (цк) и феодиум; б — рисунок *Auloceros elegans* (а — по Грелю, б — по Геккелю). Увел.: а — 260х, б — 20х.

аксопласта и структуре центральной капсулы. Кроме того, начиная с Геккеля, важное значение придается архитектуре минерального скелета. Отряд Spumellaria содержит радиально симметричные формы с равномерно перфорированной центральной капсулой, а также колонии, объединяющие в студенистом матриксе тысячи особей. Представители отряда Nasselaria имеют конический минеральный скелет, похожий на корзинку, с одной крупной апертурой (рис. 206б, в). Внешний вид некоторых Spumellaria и Nasselaria показан на рисунках 205 и 207.

Примеры: *Collozoum*, *Eucoronis*, *Thalassicolla*.

Phaeodarea Haeckel, 1881 — Феодарии

Скелетные иглы и раковинки Phaeodarea образованы аморфным кремнеземом с примесью магния, кальция и

меди; в них также присутствует органическая составляющая. Иглы феодарий большей частью полые. Обычно феодарии имеют центральную капсулу; если же она отсутствует, строят наружную оболочку из инородного материала. Биология этих глубоководных организмов практически не изучена.

Центральная капсула имеет три отверстия: одна — астропиле, которое функционирует как ротовой аппарат, и два парапиле, из которых выходят аксоподии. Снаружи перед астропиле расположена желто-бурая масса, которую называют феодий (рис. 208). Возможно, он участвует в метаболизме кремния¹. Основой подразделения феодарий на семь отрядов (Phaeocalpida, Phaeoconchida, Phaeocystida, Phaeodendrida, Phaeogromida, Phaeogymnocellida и Phaeosphaerida) служит морфология скелета.

Примеры: *Astracantha*, *Aulacantha*, *Coelodendrum*, *Phaeodina*.

¹ Феодий — это, прежде всего, зона цитоплазмы, где сконцентрированы пищеварительные вакуоли, глобулы запасных питательных веществ и непереваренные остатки. — *Прим. пер.*

HELIOZOEА* Naeskel, 1866 —
СОЛНЕЧНИКИ

К этому полифилетическому таксону относятся актиноподы, которые по их внешнему виду часто называют солнечниками. Можно выделить по меньшей мере пять групп, каждая из которых отличается компоновкой микротрубочек в аксонеме (см. рис. 202), а также количеством и расположением центров организации микротрубочек (ЦОМТов).

Actinophryida Kühn, 1926 —
Актинофриидные солнечники, актинофрииды

Микротрубочки аксонемы на поперечном срезе составляют рисунок из двух вложенных одна в другую спиралей (см. рис. 202). Аксонемы всегда отходят от ядерной оболочки (рис. 209). Актинофрииды способны инцистироваться. В цисте материнская клетка делится, давая две гаметы, которые снова сливаются и формируют зиготу. Этот тип автогамии называется педогамией. Клетка содержит одно или несколько ядер. Актинофрииды населяют морские и пресноводные биотопы, а их наземные предшественники входят в состав сообщества сфагновых мхов.

Примеры: *Actinophrys*, *Actinosphaerium*, *Camptonema*.

Desmothoracida Hertwig & Lesser, 1874 — **Десмоторацидные солнечники, десмоторациды**

Тело клетки этих сидячих солнечников одето перфорированной капсулой,

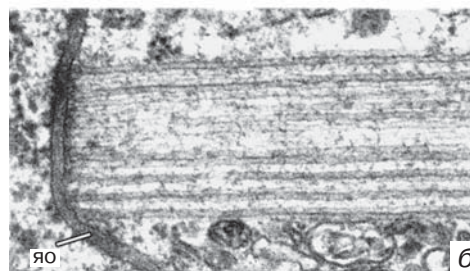
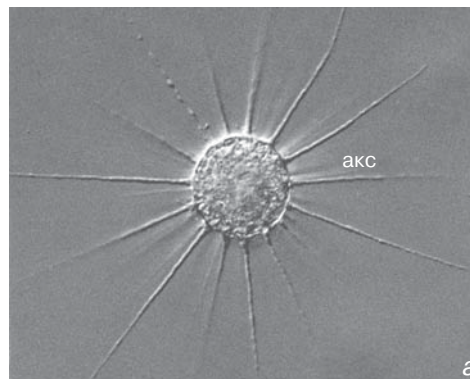


Рис. 209. Heliozoa: а — *Actinophrys sol* с аксоподиями (акс); б — аксоподиальные микротрубочки, отходящие от ядерной оболочки (яо). Увел.: а — 330×, б — 58 000×.

которая состоит из органического материала или кремнезема и обычно снабжена стебельком. Псевдоподии представлены аксоподиями и филоподиями. Микротрубочки аксоподий собраны в неупорядоченные пучки (см. рис. 202). При половом размножении образуются одно- или двужгутиковые клетки, которые передвигаются подобно амебам¹. Осев на субстрат, солнечник строит полый или сплошной стебелек. При этом сначала он формирует большую, укрепленную сотнями микротрубочек псевдоподию, которая секретирует материал стебелька. Амебоид формирует

¹ Неясно, на чем основано это утверждение. У десмоторацид не описаны ни половой процесс, ни одножгутиковые зооспоры, ни амебоидное движение зооспор. — Прим. ред.

новую капсулу, и, таким образом, жизненный цикл замыкается (рис. 210).

Примеры: *Clathrulina*, *Hedriocystis*, *Orbulinella*.

Ciliophryida Febvre-Chevalier, 1985 — **Цилиофриидные солнечники, цилиофрииды**

Эти солнечники лишены экзоскелета и напоминают актинофриид, однако клетка цилиофриид снабжена жгутиком, а их аксоподии содержат лишь несколько микротрубочек (см. рис. 202). Имеются расселительные стадии, несущие от одного до четырех жгутиков.

Примеры: *Actinomonas*, *Ciliophrys*, *Pteridomonas*.

Taxopodida Fol, 1883 — **Таксоподиды**

Билатерально-симметричные клетки этих морских солнечников несут на поверхности крупные кремнеземные спикулы, собранные в розетки (см. рис. 202). Аксоподии массивные, способные совершать гребные движения. На поперечном срезе аксоподии микротрубочки составляют рисунок из шести-гранников.

Только один род: *Sticholonche*.

Centrohelida Hartmann, 1913 — **Центрохелидные солнечники, центрохелиды**

Аксоподии тонкие и длинные; их микротрубочки берут начало от единственного ЦОМТа — центропласта (рис. 211). Ядро обычно расположено эксцентрично и в этом случае не имеет каких-либо морфологических особен-

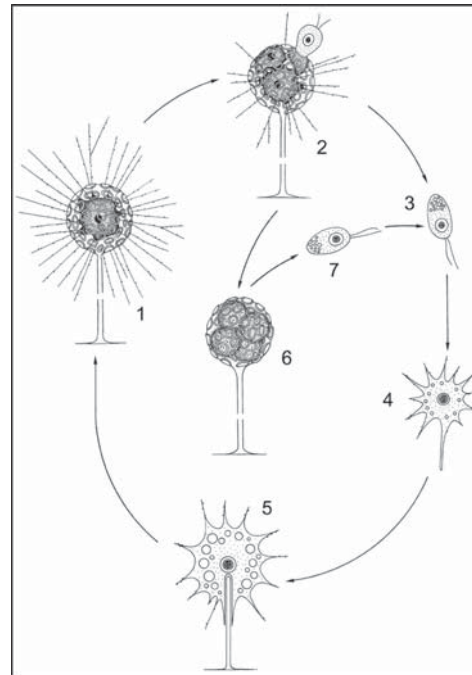


Рис. 210. Heliozoa, Desmothoracida: схема жизненного цикла *Clathrulina elegans*. Взрослый сидячий организм (1) делится внутри капсулы (2) и формирует двужгутиковую зооспору (3), которая трансформируется в амeboидную стадию (4). Амеба формирует длинную псевдоподию — основу будущего стебелька (5) и позднее секретировывает собственную капсулу (1). При неблагоприятных условиях клетка делится и продукты деления инцистируются (6). При попадании в благоприятные условия из цист выходят двужгутиковые зооспоры (7), которые превращаются в амeб (4), и жизненный цикл замыкается (по Барделе).

ностей; однако в ряде случаев оно охватывает центропласт, и тогда его пронизывают туннели для аксоном. В аксоподиях имеются экструсомы — кинетоцисты и мукоцисты, — которые участвуют в захвате пищи. Микротрубочки на поперечном срезе аксоподии упоря-

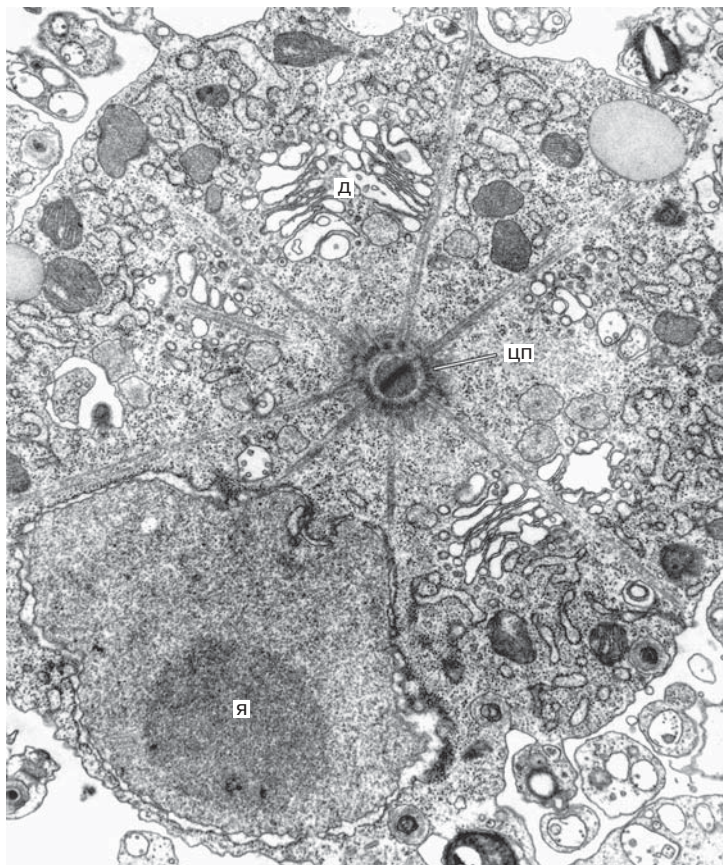


Рис. 211. Centrohelida: *Heterophrys marina*; микротрубочки аксонем отходят от центропласта (цп). д — диктиосома, я — ядро (из: Bardele: Cell Tiss. Res. 161 [1975] 85). Увел.: 40 000х.

дочены в виде треугольников и шестиугольников (см. рис. 202). Для центрохелидных солнечников характерны внеклеточные кремнеземные шипы или чешуйки.

Примеры: *Acanthocystis*, *Gymnosphaera*, *Hedraiphrys*, *Heterophrys*.

ПАРАМУХЕА Levine, 1979 —
ПАРАМИКСИДЫ

К этому таксону относятся представители четырех родов, для которых ха-

рактерны многоклеточные споры. Они формируются внутри родоначальной амебной клетки путем внутреннего почкования. В результате образуется «матрешка» из клеток нескольких генераций (рис. 212). Внутреннее, или эндогенное почкование идет следующим образом: после завершения кариокинеза участок цитоплазмы, содержащий меньшее дочернее ядро, отделяет себя от остальной цитоплазмы материнской клетки цистернами эндоплазматическо-

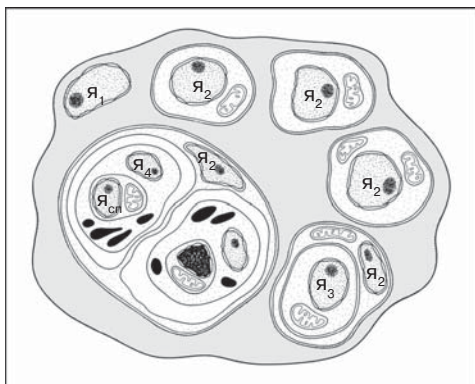


Рис. 212. Парамухеа: стадии жизненного цикла *Paramarteilia orchestiae*. я₁ — ядро родоначальной клетки, я₂ и я₃ — ядра вторичной и третичной клеток, я₄ — ядро первичной клетки споры, я_{сп} — ядро спороплазмы (по Деспорте).

го ретикулума. Слияние цистерн приводит к обособлению дочерней клетки, которая теперь лежит внутри вакуоли. Эти дочерние, так называемые вторичные, клетки в некоторых случаях также проходят один или два дополнительных цикла бинарного деления. В результате образуется от 1 до 4 вторичных клеток, каждая из которых находится внутри своей вакуоли. Клетка-родоначальница при этом продолжает расти. Внутри вторичных клеток, которые теперь уже считаются споронтами, опять же путем внутреннего почкования развиваются третичные клетки. Они делятся на две одинаковые так называемые наружные споровые клетки. От каждой наружной споровой клетки отделяется внутрь, снова в результате эндогенного почкования, дефинитивная репродуктивная единица — внутренняя споровая клетка, называемая спороплазмой. Это наиболее простой путь формирования спор, который характерен для представителей

рода *Paramarteilia*. В других родах процесс идет сложнее и может сочетаться с мейотическими делениями. Споры выделяются в пространство кишечного тракта и выводятся наружу с фекалиями. Полный жизненный цикл неизвестен. Экспериментальные наблюдения позволяют предположить, что в жизненном цикле этих паразитов должны присутствовать промежуточный или альтернативный хозяин или свободноживущие стадии, поскольку экспериментально заразить одного хозяина от другого не удается. Кроме стандартных внутриклеточных органелл (рибосом, митохондрий с трубчатыми кристами), обнаружены структуры, похожие на гаплоспоросомы *Harpospora*. Кроме того, найдены центриоли, образованные девятью одиночными микротрубочками (9×1+0). Последняя особенность позволяет заключить, что у этой группы были жгутиковые предки.

Все известные парамиксиды являются внутриклеточными или тканевыми паразитами морских полихет, ракообразных и моллюсков. Большинство видов паразитирует в органах пищеварения беспозвоночных хозяев; наиболее часто они обнаруживаются в печени. В течение последних 30 лет виды *Marteilia* были основной причиной массовой гибели промышленно разводимых моллюсков в Европе и Австралии. Например, на атлантическом побережье Франции часто поражалась популяция устрицы (*Ostrea edulis*).

Систематическое положение Парамухеа довольно долго было предметом дискуссий. Их помещали в Chytridiomycota, Microsporea, низшие грибы, относили к *Labyrinthomyxa*, Мухозоа и

(вместе с *Naplospora*) включали в таксон *Ascetospora*. Недавний филогенетический анализ гена рРНК малой субъединицы рибосом *Marteilia refringens* указывает на то, что они не связаны близко ни с одним типом эукариот, включая *Naplospora*. Поэтому *Paramu-*

хеа должны считаться самостоятельным типом. Роды различают по количеству спор и спорных клеток внутри споронтов, а также по таксономической принадлежности хозяина.

Примеры: *Marteilia*, *Paramarteilia*, *Paramуха*.

Часть III. Избранные главы общей протистологии

Сравнительная морфология и физиология протистов

В этих главах описаны структурные, функциональные и физиологические особенности клетки, которые характерны преимущественно для одноклеточных организмов, но встречаются и у других эукариот.

Скелетные элементы

Форма клетки протиста обеспечивается внутри- и внеклеточными скелетными элементами, которые могут быть как органическими, так и неорганическими. Органические элементы — это клеточные мембраны, вакуоли, а также пучки или иные скопления микрофиламентов или микротрубочек (рис. 213); задействованы также и другие, пока плохо изученные системы филаментов.

Кортекс

Кортикальная цитоплазма большинства инфузорий обладает сложной организацией, которая в настоящее время охарактеризована детальнейшим образом. Сложность строения кортекса очевидна уже на уровне световой микроскопии, особенно когда объекты импрегнированы серебром (рис. 214); эта методика по-прежнему незаменима, когда

необходимо разграничить близкие виды инфузорий. Однако лишь электронный микроскоп позволяет выявить компоненты кортекса, в первую очередь мембранные, филаментозные и микротрубочковые структуры (рис. 215).

Помимо инфузорий, некоторые жгутиконосцы, например *Euglenozoa* (см. рис. 262), динофлагеллаты (см. рис. 80) и криптомонады (рис. 216), поддерживают форму клетки за счет мощных кортикальных структур.

Внутри- и внеклеточные скелеты

Помимо кортекса или наряду с ним, встречаются и другие внутриклеточные и внеклеточные скелетные элементы. Они состоят из неорганического или органического материала, а в некоторых случаях из комбинации обоих¹. Особенно сложна геометрия неорганических внутриклеточных элементов у акантарий и полицистин. Таксономическая ценность скелетных образований показана в разделе, посвященном систематике протистов.

Поддерживающую роль органического скелета легко продемонстрировать на примере солнечников. Их аксо-

¹ Скелеты всех организмов содержат органический компонент. — *Прим. ред.*

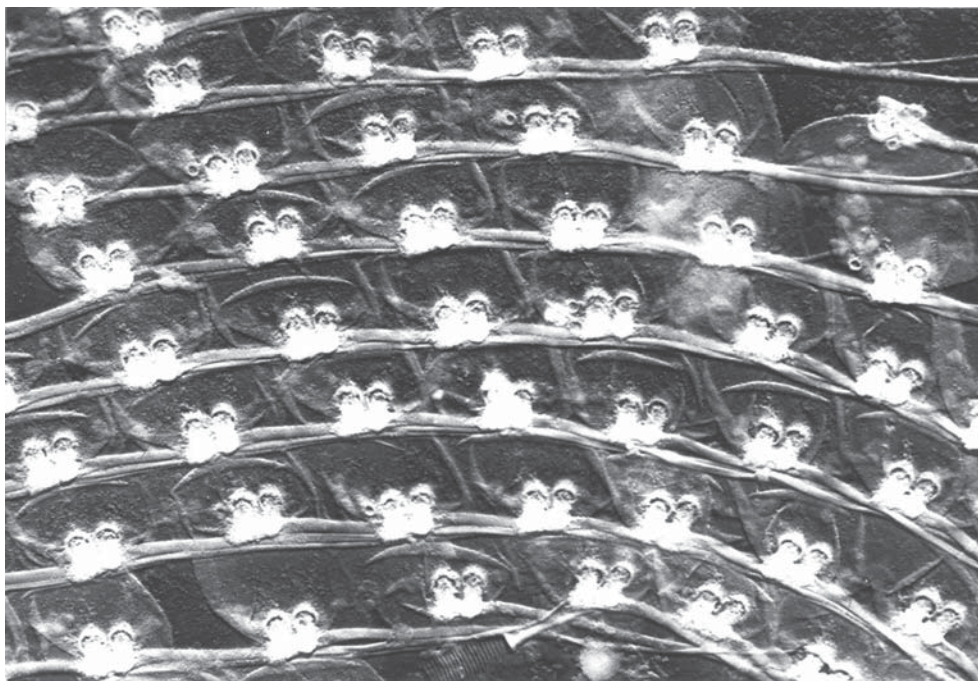


Рис. 213. Фрагмент пелликулы *Paramecium* после отенения напылением. Вид изнутри клетки. Увел.: 12 000х.

подии укреплены пучками регулярно расположенных микротрубочек, которые при резком охлаждении разрушаются, т.к. происходит разборка микротрубочек на тубулиновые субъединицы. Когда организм возвращают в комнатную температуру, наблюдается процесс восстановления аксоподий за счет реполимеризации микротрубочек. Если в этот момент подействовать ингибирующими агентами (например, колхицином) или стимуляторами роста микротрубочек (например, таксолом), нарушения формирования скелета можно наблюдать в световой микроскоп (рис. 217).

Чешуйки и домики (лорики)

Чешуйки и домики, или лорики, — наружные формообразующие и защитные элементы. Чешуйки часто встречаются у жгутиконосцев (см. рис. 168), но имеются у некоторых ризоподидальных организмов¹ (см. рис. 9, 176). Чешуйки изначально закладываются в диктиосомах² (рис. 218) и выделяются на поверхность клетки посредством экзоцитоза. Обычно они состоят из полисахаридов (хитина или целлюлозы), которые иногда инкрустированы карбонатом кальция. В некоторых случаях было показа-

¹ А также на поверхности некоторых инфузорий. — Прим. пер.

² У многих протистов чешуйки формируются в каналах ЭПР. — Прим. пер.

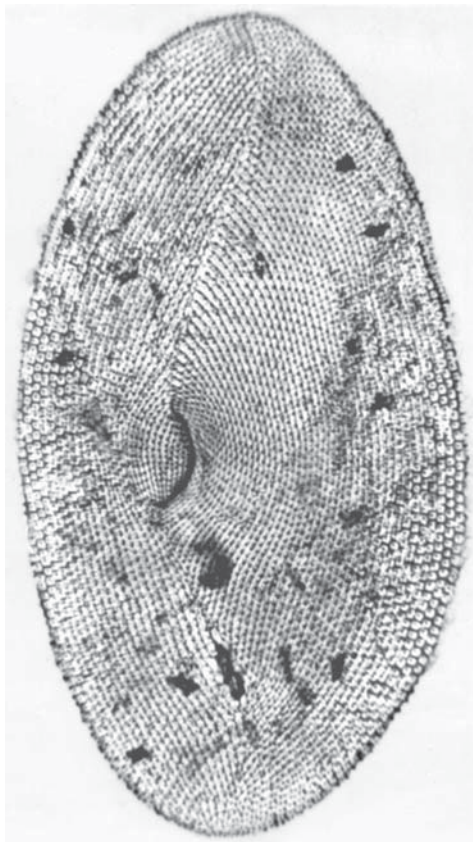


Рис. 214. Система аргентофильных линий *Paramecium* (любезно предоставлен В. Фойснером, Зальцбург). Увел.: 600х.

но, что упорядоченное расположение чешуек на поверхности клетки достигается за счет особых движений: например, гаптомонада *Pleurochrysis* вращается вокруг своей продольной оси.

Лорика жгутиконосцев, амёб и инфузорий обычно состоит из органической основы, на которую откладываются либо синтезированные в цитоплазме органические элементы, либо собран-

ные вонне инородные частицы, как правило, неорганической природы. Форма домика зачастую видоспецифична. Как достраивается новая или реорганизуется старая лорика в ходе бинарного деления, остается в значительной степени непонятным (рис. 219).

Несколько стадий формирования лорики известны у морской инфузории *Eufolliculina uhligi* (рис. 220). Сидячая стадия жизненного цикла имеет органическую лорика, состоящую преимущественно из хитина. Кроме того, стенка лорики содержит белковые компоненты и пигменты, а также незначительные количества неорганических веществ, в том числе соединения металлов.

Цисты

Многие протисты образуют цисты (рис. 221). Зачастую циста выступает облигатной стадией жизненного цикла. Таковы, например, цисты питания и цисты размножения. Иногда цисты образуются в результате полового процесса, например, у *Actinophrys*. Наконец, цисты покоя формируются в ответ на наступление неблагоприятных условий среды. Цисты успешно распространяются при участии ветра, водяных брызг и мигрирующих организмов, таких как птицы. Поскольку в инцистированном состоянии особи сохраняют жизнеспособность 15 и более лет¹, цисты представляют собой важный механизм расселения.

Почвенные протисты и некоторые грибоподобные организмы живут в таких биотопах, где содержание воды по-

¹ Жизнеспособные цисты возрастом 40 000 лет обнаружены в сибирской вечной мерзлоте. — Прим. ред.

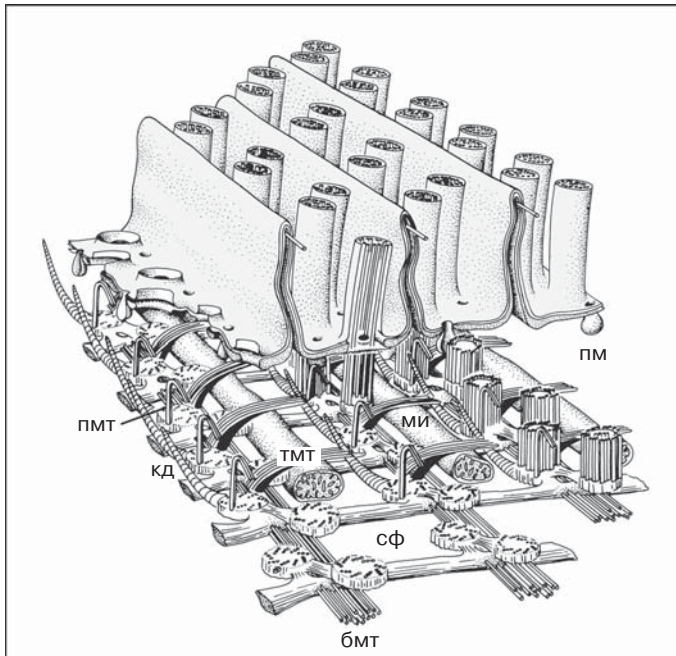


Рис. 215. Трехмерная реконструкция кортикальных структур механочувствительной зоны инфузории *Conchophthirus curtus*. бмт — субкинетальные, или базальные микротрубочки, кд — кинетодесма, ми — митохондрия, пм — парасомальный мешочек, пмт — постцилиарные микротрубочки, сф — сеть из пучков микрофиламентов, тмт — трансверсальные микротрубочки (по Антипа).

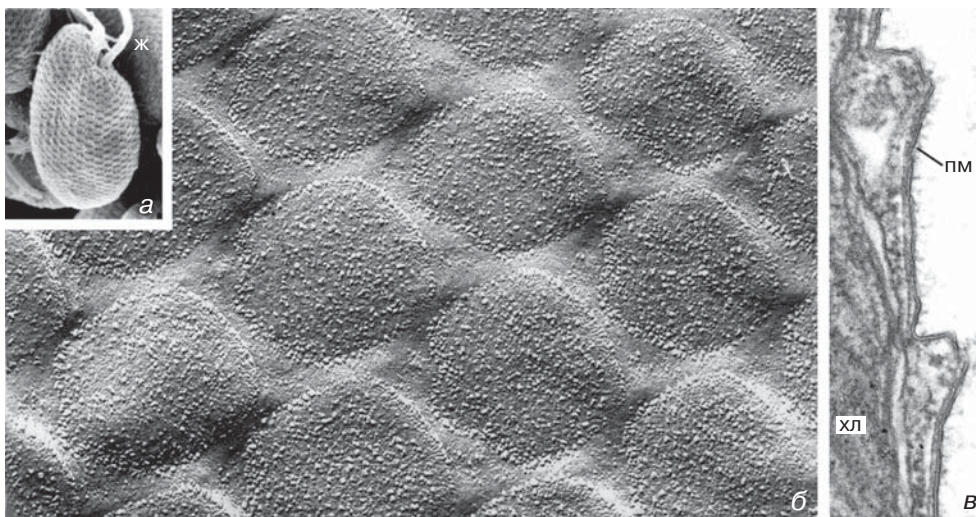


Рис. 216. Кортикальные структуры (перипласт) криптомонады *Rhodomonas*: а — дорсальная поверхность клетки, б — реплика со скела и в — поперечный срез. ж — жгутик, хл — хлоропласт, пм — плазмалемма (из: Hausmann and Walz: Protoplasma 101 [1979] 349). Увел.: а — 2 800×, б — 48 000×, в — 80 000×.

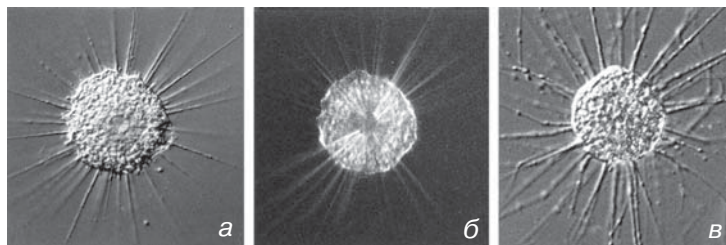


Рис. 217. Аксоподии *Actinophrys sol* (а); яркие нити в клетке — пучки микротрубочек (б); количество микротрубочек значительно увеличилось после применения таксола — стабилизатора микротрубочек (в). Увел.: 300х.



Рис. 218. Диктиосома примнезиомонады *Pleurochrysis* с чешуйками (че) внутри цистерн (любезно предоставлен В. Герцем, Гейдельберг). Увел.: 27 000х.

рой меняется стремительно. Поэтому они могут быстро инцистироваться и эксцистироваться, а стенка цисты способна противостоять высыханию. Сход-



Рис. 219. Бинарное деление раковинной амёбы *Diffflugia*; во время деления формируется новая раковинка (слева) из инородных частиц, которые прошли через цитоплазму и встраиваются в аморфный матрикс. Увел.: 270х.

ные адаптации имеют цисты паразитических форм. Для других протистов характерны менее устойчивые цисты — требуется определенная влажность, чтобы клетка не страдала от обезвоживания. Цистами можно считать пальмеллоидные стадии эвглен и других фотосинтезирующих жгутиконосцев. В этом случае клетки резорбируют жгутики и окружают себя толстым слоем слизи.

Исследования химического состава стенок цист показали, что большинство из них содержит хитин; реже основным компонентом является целлюлоза, а у некоторых цист стенка содержит плас-

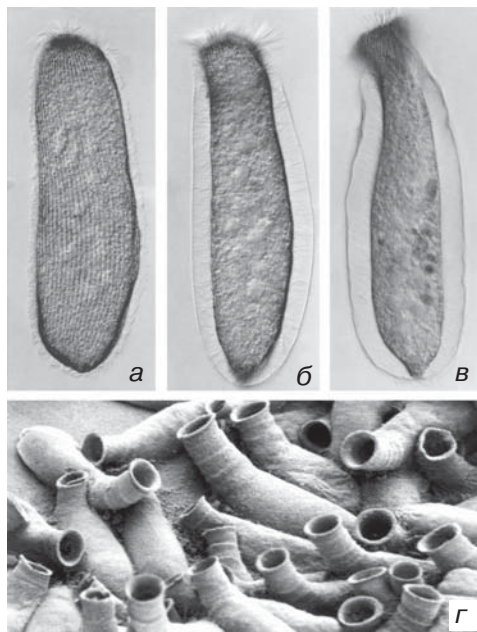


Рис. 220. Бродяжка инфузории *Eufolliculina* (а) в процессе секреции материала новой лорики (б, в). Лорика имеет вид колбы с изогнутым горлом (г) (из: Mulisch and Hausmann: J. Protozool. 30 [1983] 97). Увел.: а-в — 140х, г — 80х.

тинки кремнезема. Почти ничего не известно о том, как формируются стенки цист, и лишь немного известно о факторах, вызывающих инцистирование. Установлено, что процесс инцистирования запускается при изменении температуры и рН, испарении, пониженном или повышенном уровне кислорода, накоплении метаболитов, высокой плотности популяции, при нехватке или избытке пищи. Действие этих внешних факторов на внутриклеточные системы, контролируемые инцистирование, пока не изучено.

Эксцистирование вызывают различные внешние факторы, такие как обновление культуральной среды, а также

добавление гипо- или гипертонической среды, определенных органических веществ и бактерий к культуре протистов. В связи с этим очевидно, что должен существовать поток информации через стенку цисты.

В процессе эксцистирования организм выделяет ферменты, разрушающие стенку цисты. В некоторых случаях клетка покидает цисту через специальное отверстие с крышечкой (оперкулюм), заложенное при формировании цисты.

В ранней литературе описаны процессы инцистирования и эксцистирования у *Paramecium*. Сообщалось, что именно таким образом парамеции разводятся в сенном настое. Однако многочисленные более поздние эксперименты не подтвердили наличие этих процессов у *Paramecium*. То же касается и *Amoeba proteus*.

Прикрепление к субстрату

Помимо протистов, которые способны прикрепляться к субстрату своим домиком, существует немало одноклеточных организмов, формирующих для постоянного или временного прикрепления специальный аппарат фиксации. У свободноживущих форм обнаружен целый набор различных способов прикрепления. *Stentor* секретирует слизь; некоторые другие инфузории используют внутри- и внеклеточные стебельки (*Vorticella*, *Carchesium*, *Tokophrya*) (см. рис. 141, 142, 144), выросты клетки в виде ножек (рис. 222) или похожие на присоску органеллы (*Tricho-*

Рис. 221. Формирование цист у *Acanthamoeba* (а), *Climacostomum* (б), *Actinosphaerium* (в), у сидячей перитрихи (г) и у инфузории *Frontonia* (д) (а и в — любезно предоставлены Д. Паттерсоном, Сидней; б — любезно предоставлен Д. Фишер-Дефо, Висбаден; г — из: Hausmann and Rambow: *Mikrokosmos* 74 [1985] 208; д — из: Hausmann and Foissner: *Mikrokosmos* 75 [1986] 193). Увел.: а — 500х, б — 250х, в — 700х, г — 600х, д — 400х.

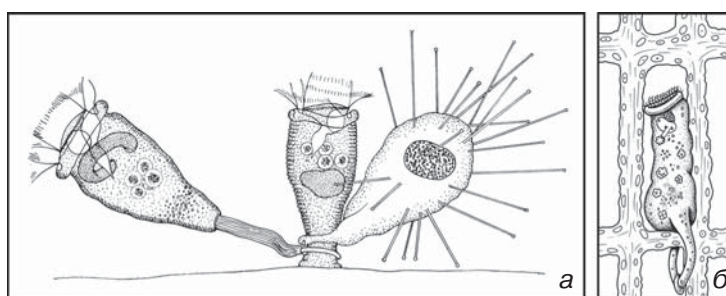
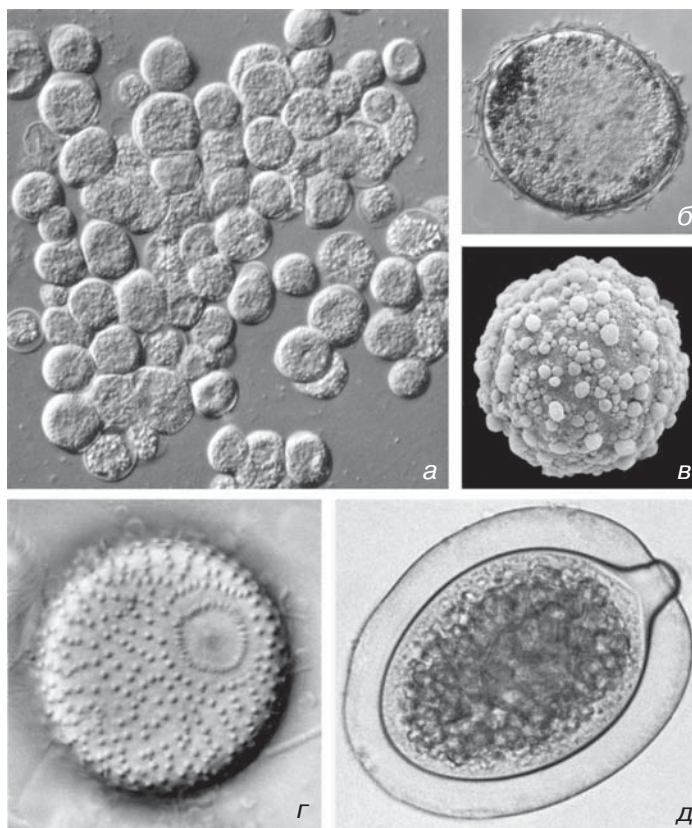


Рис. 222. Прикрепительные приспособления: а — перитриха *Epistylis lwoffii* (слева) и суктория *Erastophrya chattoni* (справа), удерживаются на перитрихе *Amoeba*; б — перитриха *Ellobiophrya donacis*, охватившая жаберную перегородку двустворчатого моллюска *Donax vittatus* (а — по Матте; б — по Шаттон и Львов). Увел.: а — 550х, б — 450х.

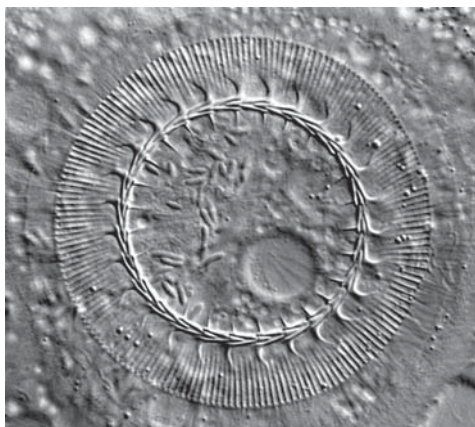


Рис. 223. Прикрепительный диск *Trichodina* (из: Hausmann and Hausmann: J. Ultrastruct. Res. 74 [1981] 144). Увел.: 850х.

dina) (рис. 223). Полостные эндобионты нередко имеют органеллу или специализированную зону клетки для прикрепления к эпителию хозяина: ventральный диск диплоноад (см. рис. 39), эпимерит грегариин (см. рис. 91) и ростеллум (хоботок) некоторых оксимонад.

Стебельки

Стебельки встречаются, как правило, у прикрепленных стадий полиморфных видов, хотя некоторые из одноклеточных организмов способны формировать стебелек практически на любой стадии жизненного цикла. Протисты строят стебелек различными способами. Некоторые хризомонады, например *Poteriochromonas*, формируют задний цитоплазматический вырост, на поверхность которого выделяются хитиновые фибриллы. Из них образуется стебелек с бокаловидным расширением в верх-

ней части, которое служит жгутиконосцу домиком. После завершения постройки задний цитоплазматический вырост резорбируется, и жгутиконосец без какой-либо прикрепительной органеллы живет в бокаловидном домике (рис. 224), всегда готовый покинуть его при неблагоприятных условиях. Процесс формирования стебелька у этого жгутиконосца показан на рисунке 225.

Свободноплавающая расселительная стадия сидячих солнечников десмоторацид при оседании сначала формирует большую псевдоподию, которую поддерживают сотни микротрубочек. Псевдоподия выделяет наружу органическую фиброзную оболочку, которая в конечном итоге становится полым стебельком. Особь живет на вершине этого стебелька внутри шара с решетчатой стенкой из силиката¹ (см. рис. 210).

Среди инфузорий наиболее известны перитрихи и суктории как формы, ведущие сидячий образ жизни и обладающие стебельками. У перитрих стебельки имеют внутриклеточный и внеклеточный компонент и обладают сильной сократимостью, тогда как у сукторий они внеклеточные и несократимы.

Перитрихи секретируют материал стебелька при помощи специальной органеллы — скопулы. Это чашевидное впячивание клетки, покрытое короткими неподвижными ресничками. В прилегающей цитоплазме часто присутствуют парасомальные мешочки. У некоторых перитрих скопула функционирует непосредственно как прикрепительная органелла. У тех же видов, которые строят стебелек, парасомальные

¹ У десмоторацид капсула состоит из органического материала; наличие силиката лишь предполагается. — *Прим. пер.*

Рис. 224. Напыленный тотальный препарат лорики *Poterioochromonas malhamensis* (Chrysomonadea) (а) и общий вид на схеме (б) (из: Schnepf et al.: Planta 125 [1975] 45). Увел.: а — 4,000х.

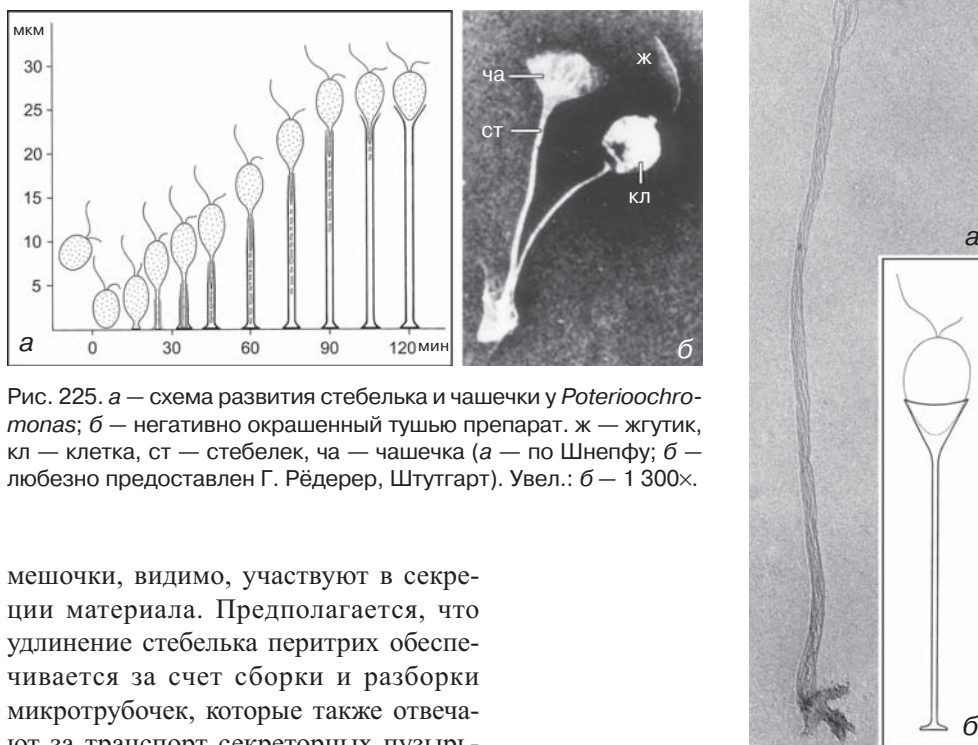


Рис. 225. а — схема развития стебелька и чашечки у *Poterioochromonas*; б — негативно окрашенный тушью препарат. ж — жгутик, кл — клетка, ст — стебелек, ча — чашечка (а — по Шнепфу; б — любезно предоставлен Г. Рёдерер, Штутгарт). Увел.: б — 1 300х.

мешочки, видимо, участвуют в секреции материала. Предполагается, что удлинение стебелька перитрих обеспечивается за счет сборки и разборки микротрубочек, которые также отвечают за транспорт секреторных пузырьков в область скопулы.

У сукторий секретирующая стебелек область клетки отчасти напоминает скопулу перитрих. Однако на самом деле она, по-видимому, отличается, а имеющийся у них внеклеточный стебелек, вероятно, не гомологичен стебельку перитрих. Таким образом, чтобы избежать путаницы, эту область лучше называть скопулоидной.

Особый тип формирования стебелька у цилиат был описан у кольподы *Sorogena* (рис. 226). При дефиците пищи клетки уменьшаются в размерах и приобретают удлиненную форму. Хо-

рошее освещение — обычно ранним утром — стимулирует начало их агрегации. Сначала особи формируют плоский слой клеток, который затем становится более компактным, т.к. клетки придвигаются ближе друг к другу. Приблизительно через три часа после начала агрегации они покрываются общей оболочкой. В течение последующих 30–60 минут оболочка вытягивается и формирует вертикальный стебелек, который поднимается над поверхностью воды. На верхнем конце стебелька образуется шар из инцистированных ци-

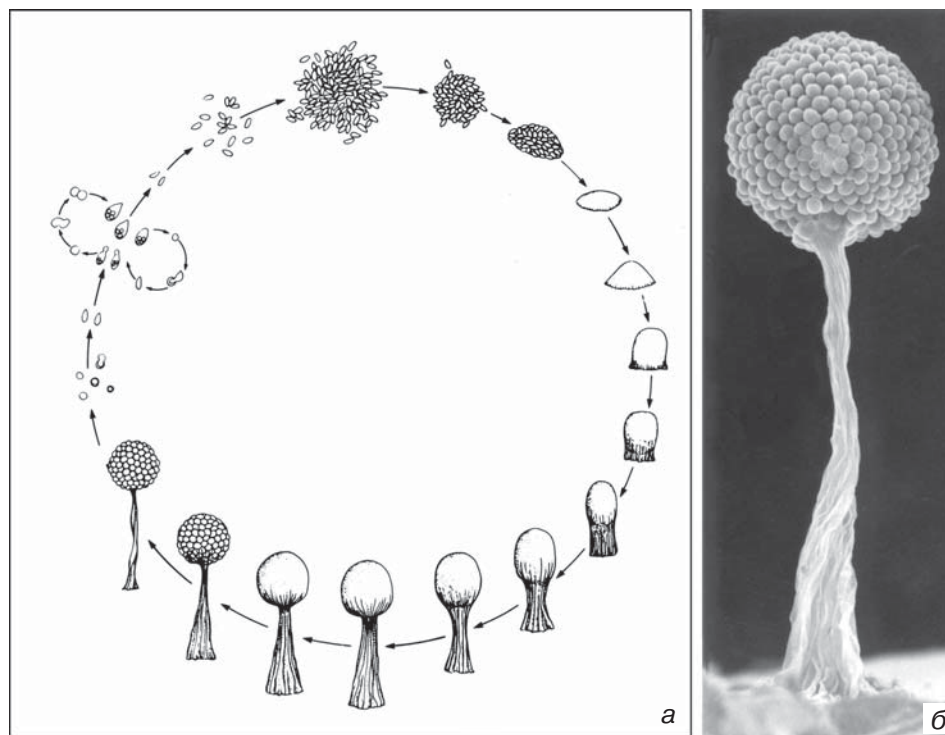


Рис. 226. а — схема жизненного цикла инфузории *Sorogena*; б — сорокарп *Sorogena* (а — по Блантон и Олив; б — из: Olive and Blanton: J. Protozool. 27 [1980] 293). Увел.: б — 120х.

лиат. Вся эта структура — сорокарп — напоминает плодовое тело низших грибов. При попадании цист в воду инфузории экцистируются, и цикл начинается снова.

Прикрепительные аппараты

Прикрепительные органеллы подвижных представителей перитрих и некоторых эндобионтных простейших функционируют как присоски. Это приспособление позволяет организму быстро прикрепляться к субстрату или покидать его при необходимости.

Основу вентрального диска дипломонад составляют микротрубочки. Сложно устроенный адгезивный диск некоторых подвижных перитрих (*Trichodina*) состоит из нескольких сотен массивных белковых элементов, которые формируют круглую радиально-симметричную присоску (см. рис. 223). Количество и форма основных элементов присоски, а также их взаиморасположение служат важными диагностическими признаками этих перитрих.

У микроспоридий прикрепительный аппарат представлен полярной нитью (рис. 196, 197), выстреливание которой обеспечивает закоривание споры в тка-

ни хозяина. Рыбы заражаются при контакте со взвешенными в воде актиноспорами или при поедании зараженных аннелид. Актиноспоры выстреливают свои полярные нити и прикрепляются к эпителиальным клеткам (коже, эпидермису ротовой полости, жаберному эпителию), что обеспечивает проникновение спороплазмы в ткани хозяина (рис. 198–200).

Экструсомы

Уже первые микроскописты обнаружили необычные особенности поведения простейших: некоторые выстреливали имеющиеся в цитоплазме структуры, не изменяя при этом форму клетки. Причем это явление не всегда связано с какой-либо заметной активностью организма. В настоящее время все такие структуры называют экструсомами.

Экструсома — это пузырек, содержащий особую структуру, которая обычно изменяет конформацию при экзоцитозе. Экструсомы обычно расположены в кортикальной зоне цитоплазмы. Наиболее известны веретеновидные трихоцисты *Paramecium* (см. рис. 17, 227). Разные типы экстрюзивных органелл отличаются друг от друга морфологически, а иногда и функционально. Однако для всех характерна одна особенность: механические, химические или электрические раздражители вызывают их выстреливание в течение очень короткого времени (долей секунды). В процессе экзоцитоза размеры и структура выстреливаемого материала меняются специфичным для данного типа экструсом образом.

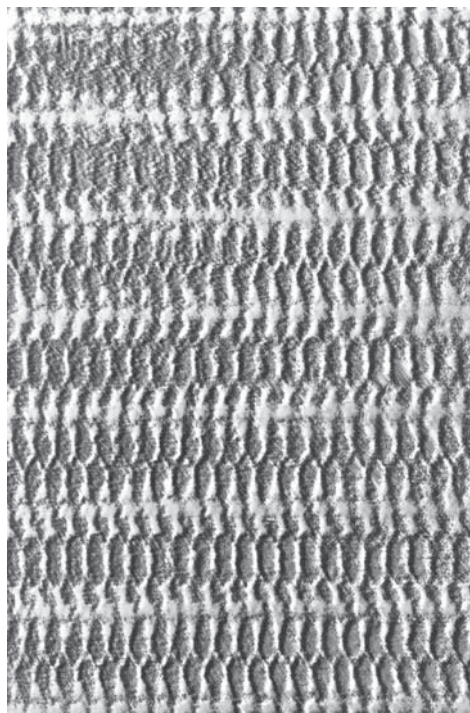


Рис. 227. Сеть белковых нитей в трихоцисте *Paramecium* (из: Hausmann: Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse 7 [1973] 331). Увел.: 260 000х.

Известно приблизительно 15 типов экструсом. Они обнаружены у жгутиконосцев, амёб и инфузорий, хотя частота их встречаемости в этих группах варьирует. Все особи вида всегда имеют одинаковый набор экструсом. В таблице 16 приведены сравнительные данные по экструсомам, которые различаются по строению и типу выстреливания.

Веретеновидные трихоцисты

Веретеновидные трихоцисты — самые известные экструсомы. Их часто демонстрируют в рамках вводных био-

Таблица 16. Типы экструсом (в алфавитном порядке) и их характеристики

Название	В состоянии покоя	Выстрелившая	Способ выстреливания	Группы протистов
Веретеновидная трихоциста	Веретеновидное паракристаллическое тело, иногда снабжено кончиком специальной конструкции	Паракристаллическая структура того же диаметра, что и в состоянии покоя, но в несколько раз длиннее	Моментальное (несколько миллисекунд) разворачивание трехмерной сети белковых нитей	жгутиконосцы, инфузории
Гаптоциста	Бутылковидная органелла со сложной внутренней структурой из нескольких компонентов	Частично вывернута, экскреция ядовитого (?) материала	Быстрый экзоцитоз	инфузории
Дискоболациста	Сферическое тело с дисковидным кольцом на одном полюсе	Твердое кольцо того же размера, что и в состоянии покоя, с длинным хвостом	Неизвестно (удлинение?)	жгутиконосцы
Кинетоциста	Составная органелла, состоящая из центрального элемента и кольцевидного кожуха	Центральный элемент лежит перед раскрытым кожухом	Секреция, как при экзоцитозе	солнечники
Мукоциста	Многогранное паракристаллическое тело	Многогранное паракристаллическое тело многократно превышает его диаметр и длину в состоянии покоя	Секреция в течение нескольких секунд, расправляется сеть филаментов	жгутиконосцы, инфузории
Нематоциста	Веретеновидная капсула со свернутой трубкой внутри	Капсула с вывернутой трубкой	Выворачивание трубки	динофлагеллаты
Пигментоциста	Пузырек с аморфным ядовитым содержимым	Излитая в окружающую среду жидкость	Секреция жидкости обычным экзоцитозом	инфузории
Рабдоциста	Палочковидная органелла	Трубочка той же длины и диаметра, что и в состоянии покоя	Телескопическое выталкивание	инфузории
Роптрия	Булавовидная органелла	Аморфный материал, выделенный в пространство между паразитом и хозяином	Секреция содержимого обычным экзоцитозом	споровики
Слизистое тело	Мешковидный пузырек, наполненный аморфным материалом	Аморфная слизь	Секреция слизи через пору в покровах	жгутиконосцы

Таблица 16. Окончание

Название	В состоянии покоя	Выстрелившая	Способ выстреливания	Группы протистов
Токсициста	Трубка, ввернутая внутрь капсулы	Капсула с вывернутой трубкой той же толщины и длины, что и в состоянии покоя; секретирует ядовитый материал	Моментальное выворачивание или телескопическое выталкивание трубки	жгутиконосцы, инфузории
Трихит	Сложно устроенная палочковидная органелла	Трубовидная структура в несколько раз длиннее, чем в состоянии покоя	Телескопическое (?) выталкивание трубок	инфузории
Эжектосома	Свернутая в рулон лента, обычно из двух частей	Трубовидная конструкция меньшего диаметра и длиннее, чем в состоянии покоя	Лента моментально раскручивается и, свернувшись продольно, формирует трубку	жгутиконосцы
Эпиксеносома	Внеклеточная структура с плотно скрученной лентой, прикрепленная к поверхности некоторых цилиат	Длинная трубовидная конструкция, как у эжектосомы	Моментальное раскручивание, за которым следует продольное скручивание	инфузории

логических курсов в качестве специальной органеллы протистов, поскольку их легко показать посредством светового микроскопа и они встречаются в большом количестве.

Веретеновидная трихоциста синтезируется в цитоплазме и в покоем состоянии доставляется в кортекс, где занимает определенную позицию: вершина трихоцисты располагается между соседними альвеолами, а ее мембрана примыкает к плазматической мембране (рис. 228). Содержимое зрелой трихоцисты *Paramecium* имеет поперечную исчерченность с периодом 7 нм. В момент выстреливания мембрана трихоцисты сливается с плазматической мембраной клетки, и материал экструсомы в течение миллисекунд высвобождается наружу. После этого оставшаяся в цитоплазме мембрана трихоцисты отделя-

ется от плазмалеммы и распадается на мелкие пузырьки. Это явление, по-видимому, сопровождается выстреливанием всех типов экструсом и представляет собой общий механизм их экстрезии.

Выстрелившие трихоцисты примерно в 8 раз длиннее, чем в состоянии покоя; поперечная исчерченность сохраняется, но уже с периодом 56 нм (рис. 229). Эту периодичность дает особая трехмерная организация соединенных друг с другом филаментов. Была составлена трехмерная модель макромолекулярной структуры веретеновидной трихоцисты. С помощью этой модели удалось показать, что сердцевина трихоцисты имеет принципиально одинаковую структуру, хотя взаиморасположение узлов филаментозной решетки различно у разных видов инфузорий. Движущие силы экстрезии трихоцист,

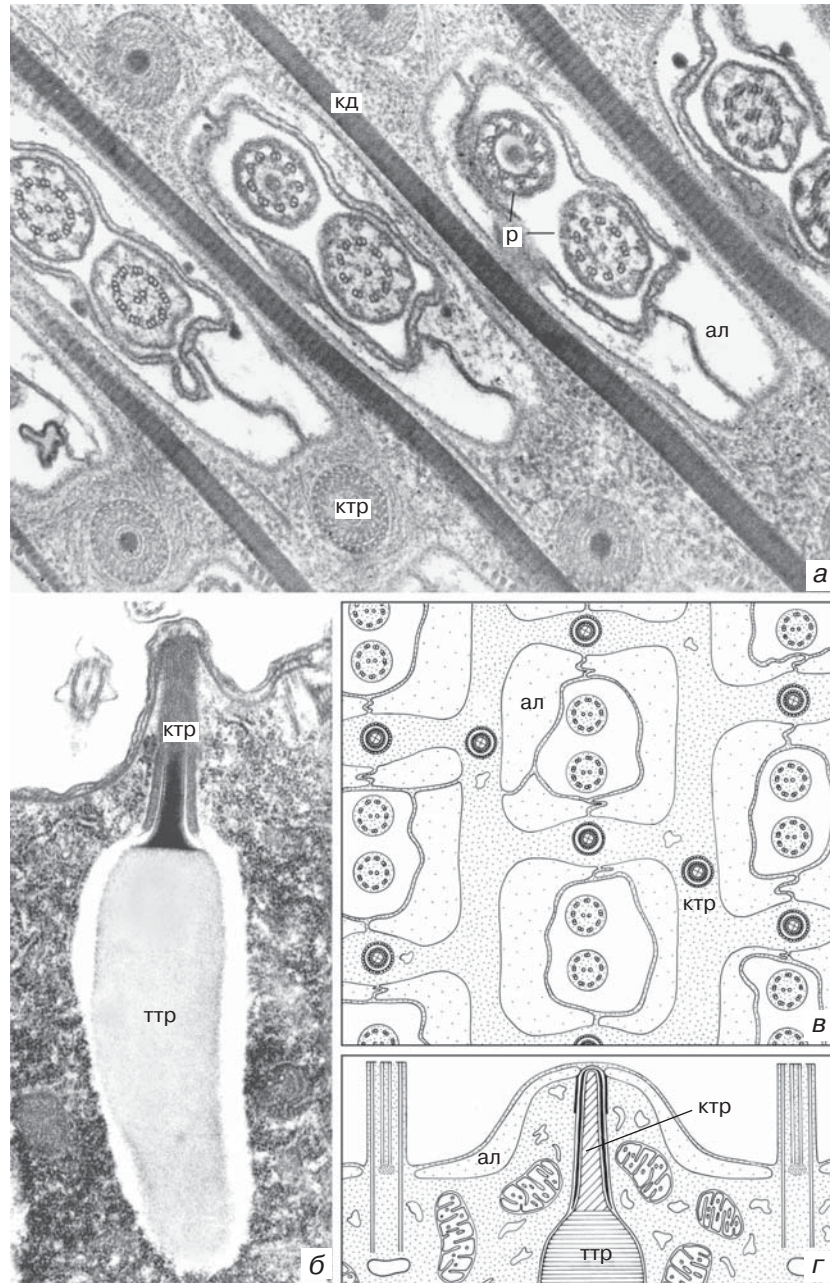


Рис. 228. Трихоцисты *Paramecium*: состояние покоя на поперечном (а) и продольном (б) срезах и на соответствующих схемах (в, г). ал — альвеола, ктр — наконечник трихоцисты, кд — кинетодесма, р — ресничка, ттр — тело трихоцисты (из: Hausmann: Int. Rev. Cytol. 52 [1978] 197). Увел.: а — 52 000×, б — 24 000×.

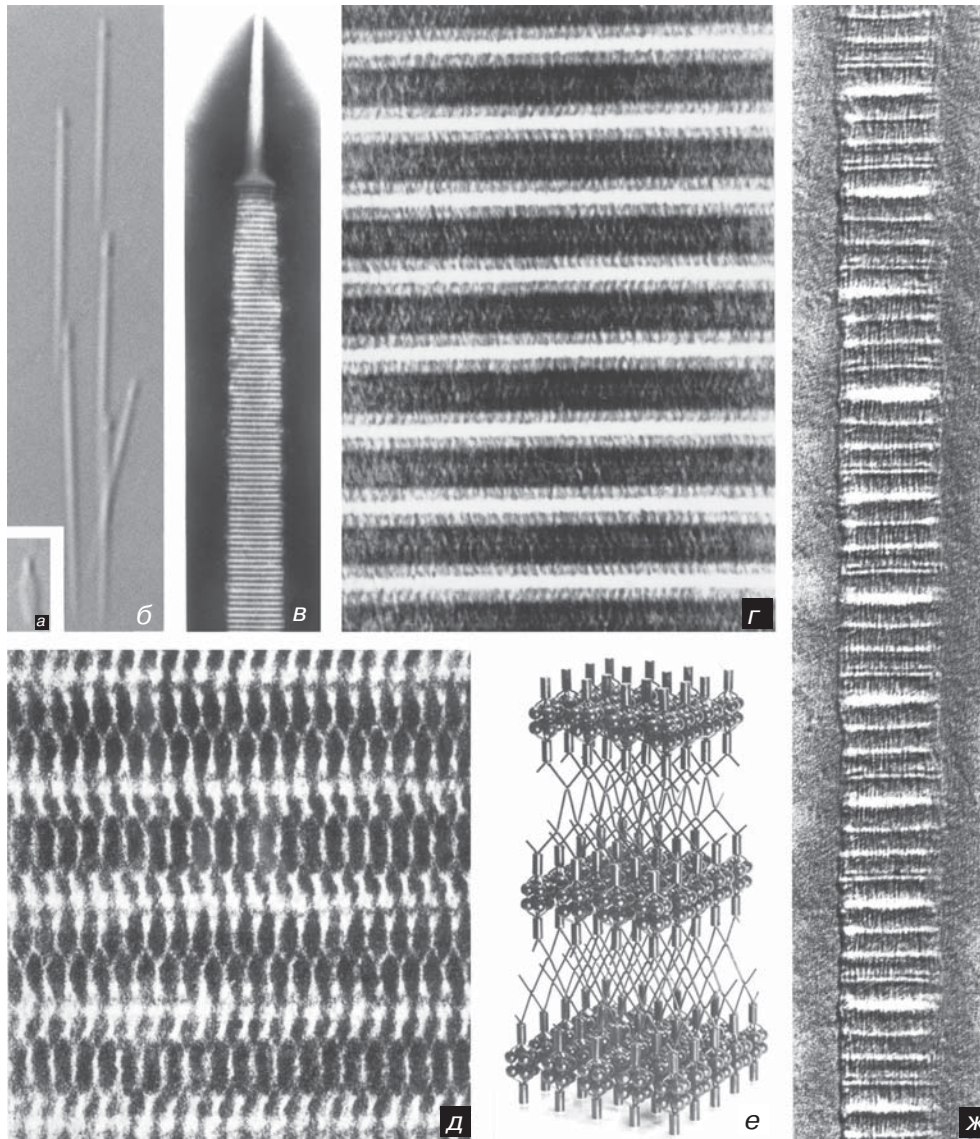


Рис. 229. Трихоцисты *Paramecium* (а–е) и динофлагеллаты *Oxyrrhis* (ж): а — состояние покоя; б–д — выстрелившие трихоцисты с постепенным увеличением изображения (б — световой, в–д — просвечивающий электронный микроскоп); е — реконструкция сети белковых нитей трихоцисты, которая показана на рисунке д; ж — выстрелившая трихоциста динофлагеллаты (из: Hausmann: Int. Rev. Cytol. 52 [1978] 197). Увел.: а — 900х, б — 900х, в — 11 000х, г — 220 000х, д — 330 000х, ж — 200 000х.

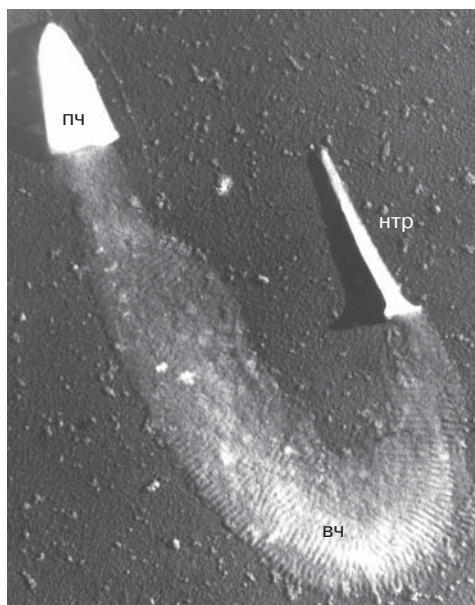


Рис. 230. Выстрелившая (частично ингибированная) трихоциста *Paramecium*. вч — выстрелившая часть, нтр — наконечник трихоцисты, пч — не выстрелившая часть трихоцисты (из: Hausmann: Int. Rev. Cytol. 52 [1978] 197). Увел.: 15 500×.

так же как и связанные с этим процессом молекулярные перестройки, пока непонятны. Изучение трихоцист, зафиксированных в момент выстрела, позволяет предполагать, что заранее сформированная сеть микрофиламентов в ходе экстрюзии растягивается (рис. 230). Количество поперечных полосок одинаково в состоянии покоя и выстреливания, а ширина полосок изменяется пропорционально увеличению длины трихоцисты. Известно также, что экстрюзия не требует затрат АТФ, однако необходима определенная концентрация ионов кальция. Веретеновидные трихоцисты жгутиконосцев в целом имеют такое же строение, как и у *Paramecium*.

Веретеновидная трихоциста по своему устройству и механизму действия является уникальной белоксодержащей органеллой. Своей поперечной исчерченностью она напоминает коллаген, но коллаген не обладает динамическими свойствами белка трихоцист и существенно отличается по аминокислотному составу.

Если в эксперименте из клетки *Paramecium* удалить все ее тысячи трихоцист, она сможет восстановить их через 5–8 часов. Это свидетельствует о важной функции этих органелл, которая в данном случае заключается в отпугивании хищников.

Мукоцисты

В некоторых отношениях мукоцисты напоминают трихоцисты. Они располагаются непосредственно под плазмалеммой, имеют паракристаллическую организацию филаментов в стадии покоя (рис. 231), и эта готовая решетка филаментов расширяется при экстрюзии. Однако, в противоположность трихоцистам, расширение идет во всех трех измерениях и для этого требуется несколько секунд. Мукоцисты, помимо белка, содержат углеводы. Они встречаются у жгутиконосцев, инфузорий и в модифицированной форме у амёб. У инфузорий (например, у *Didinium*) они участвуют в процессе инцистирования, хотя вряд ли это их основная функция.

У солнечников мукоцисты называют кинетоцистами за их характерное перемещение. Существует вполне правдоподобное предположение, что мукоцисты этих протистов обеспечивают «липкость» клеточной поверхности, которая участвует в захвате пищи.

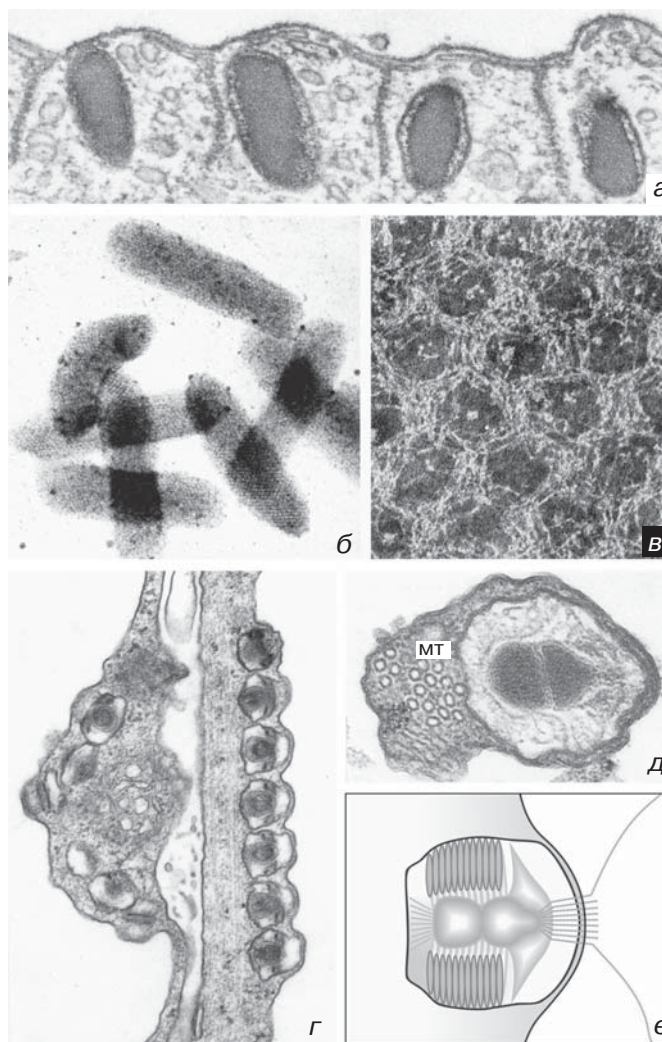


Рис. 231. Мукоцисты инфузории *Loxophyllum* в состоянии покоя (а) и выстрелившие (б, в); филаменты выстреливших мукоцист при большом увеличении (в). г и д — кинетоцисты солнечников *Clathrulina* (г) и *Acanthocystis* (д), е — схема строения кинетоцисты *Raphidiophrys contractilis* перед выстреливанием. мт — микротрубочки (а–в — из: Hausmann: Int. Rev. Cytol. 52 [1978] 197; г и д — из: Bardele: Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 130 [1972] 219; е — из: Sakaguchi et al.: Europ. J. Protistol. 37 [2002] 453). Увел.: а — 57 000х, б — 7 200х, в — 132 000х, г — 38 000х, д — 73 000х.

Возможно, мукоцисты — это единственный тип экструсом, которые встречаются также и у многоклеточных животных. Они похожи на органеллы оомицетов, которые участвуют в формировании первичных цист¹, и на кортикальные гранулы яиц морского ежа,

участвующие в формировании оболочки оплодотворения, которая образуется сразу после проникновения сперматозоида и предотвращает полиспермию.

Слизистые тельца *Euglenida* постоянно выделяют слизь на поверхность тела через поры в покровах. Предпола-

¹ В этом параграфе Оомыцеты рассматриваются как многоклеточные организмы, обладающие органеллами, которые присущи в основном одноклеточным. — Прим. К. Хаусмана.

гается, что этот материал облегчает эвгленоидное движение.

Зооспоры некоторых оомицетов имеют сферические так называемые К-тела, связанные с кинетосомами. К-тела содержат заполненные трубочками полусферы углеводной природы и гранулярный белковый матрикс. По-видимому, предшественники К-тел возникают из ЭПР или пузырьков аппарата Гольджи, а затем транспортируются в периферическую цитоплазму, где сливаются друг с другом. Зрелые К-тела перемещаются в область развития жгутиковых корешков. Их функция состоит в прикреплении инцистирующихся зооспор, т.к. высвобождаемое ими содержимое формирует клейкое вещество.

Многие красные водоросли накапливают в цитоплазме пузырьки со слизью, которые на определенных стадиях развития или размножения выделяют слизь наружу. Например, мужские гаметы (спермации) во время выхода выделяют слизь из расположенных на заднем конце клетки больших пузырьков. Считается, что эти пузырьки выполняют несколько функций: формирование покровов спермаций, обводнение содержимого, что приводит к выталкиванию спермаций, прикрепление к женским растениям, прикрепление к трихогине женской гаметы. Многие высшие красные водоросли продуцируют пузырьки адгезии, которые содержат клейкую субстанцию, высвобождающуюся в ходе прикрепления спор.

Роптрии

Эти мукоцистоподобные экструсомы представителей Apicomplexa имеют

булавовидную форму с электронно-плотным содержимым и расположены на переднем конце спорозоида (рис. 86, 87). Спорозоид разных видов споровиков содержит от двух до восьми роптрий. При контакте паразита с поверхностью клетки хозяина (рис. 88, 98) роптрии, открываясь сквозь коноид, высвобождают свое содержимое, которое способствует проникновению паразита в клетку хозяина. Предполагается, что выделяемые ими белки встраиваются в мембрану клетки хозяина и обеспечивают рост мембраны паразитофорной вакуоли. Кроме сложных белков с высокой долей цистеина и большим количеством дисульфидных связей, в состав роптрий входят липиды. Скорее всего, роптрии формируются в диктиосомах.

Пигментоцисты

Пигментоцисты — это экстрезивные пигментные гранулы, которые встречаются у некоторых разноресничных инфузорий (например, *Blepharisma* и *Stentor*) и почти всех кариореликтид (например, *Loxodes* и *Trachelonema*). Красные пигментоцисты *B. japonicum* представлены сотнями и тысячами сферических пузырьков размером 0,3–0,6 мкм, которые расположены в кортексе непосредственно под мембраной клетки. Они содержат токсичный блефаризмин — производное гиперина. Когда на клетку нападает такой хищник, как *Dileptus*, пигментоцисты выбрасывают свое содержимое и хищник ретируется. Очищенный блефаризмин высоко токсичен для разных инфузорий, но не для самой блефаризмы. Имеющийся у *Stentor coeruleus* голубой пигмент,

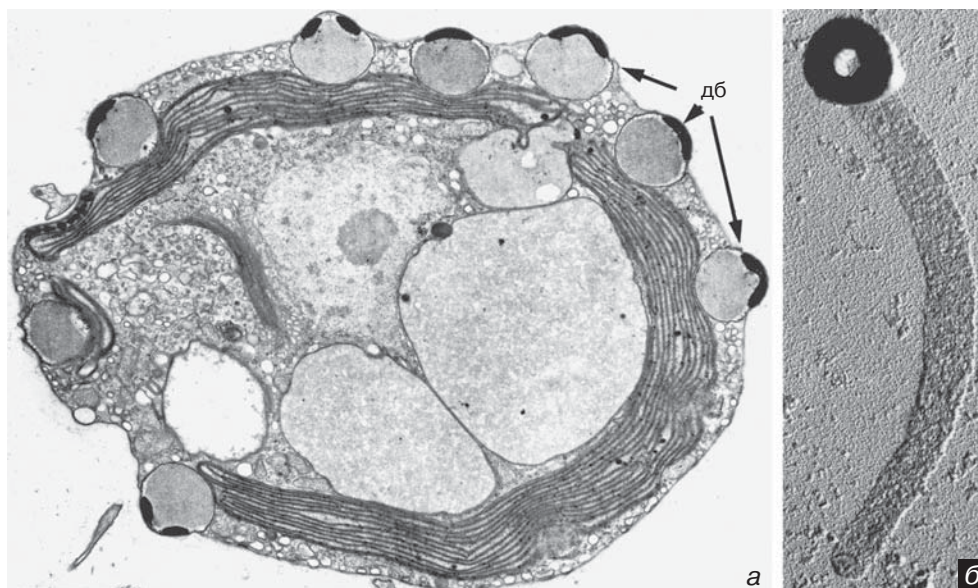


Рис. 232. Дискоболоцисты: а — *Ochromonas tuberculatus* с покоящимися дискоболоцистами по периферии клетки (дб); б — выстрелившая дискоболоциста (из: Hibberd: Brit. J. Phycol. 5 [1970] 119). Увел.: а — 7 000х, б — 11 000х.

называемый стенторин, также химически близок к гиперцину и оказывает сходное воздействие на хищника. Таким образом, пигментоцисты — это, в первую очередь, средство химической защиты.

Вторая их функция — фоторецепция. Показано, что блефаризмин и стенторин участвуют в реакции избегания света. Когда клетка *Blepharisma* или *Stentor* подвергается сильному освещению в присутствии кислорода, происходят сложные химические реакции, при которых пигменты действуют как фотосенсибилизаторы. Поскольку токсичные продукты этих реакций могут погубить клетку, отрицательный фототаксис, вероятно, позволяет избежать как яркого освещения, так и снижения защитной способности организма в результате

утраты пигмента. Защита от ультрафиолетовой радиации, по-видимому, является третьей функцией пигментов.

Некоторые гетеротрихи имеют бесцветные кортикальные гранулы — гомологи пигментоцист. Например, кортикальные пузырьки *Climacostomum virens* содержат токсичный субстрат (климакостол), который биохимически близок к стенторину и также обеспечивает химическую защиту от хищников.

Дискоболоцисты

Дискоболоцисты найдены у ряда жгутиконосцев, в частности, хризомнад. В состоянии покоя эти сферические органеллы обладают полярностью: прилегающий к мембране участок содержит электронно-плотный диск. Пос-

ле экстрюзии диск сохраняет свою форму, а остальная часть органеллы трансформируется в длинный филаментозный тяж (рис. 232). Этот механизм выстреливания напоминает таковой трихист и мукоцист. Функция этих органелл неясна.

Токсицисты

Относительно функций токсицист сомнений не возникает. Они служат для

защиты от хищников и особенно важную роль выполняют при захвате жертвы. Этот тип экстрюсом обнаружен преимущественно у хищных организмов (в основном инфузорий), но встречается также и у некоторых фаготрофных жгутиконосцев.

Токсициста представляет собой окруженную мембраной капсулу. Внутри капсулы находится длинная трубка, которая, в зависимости от типа токсицист, при экстрюзии либо телескопически

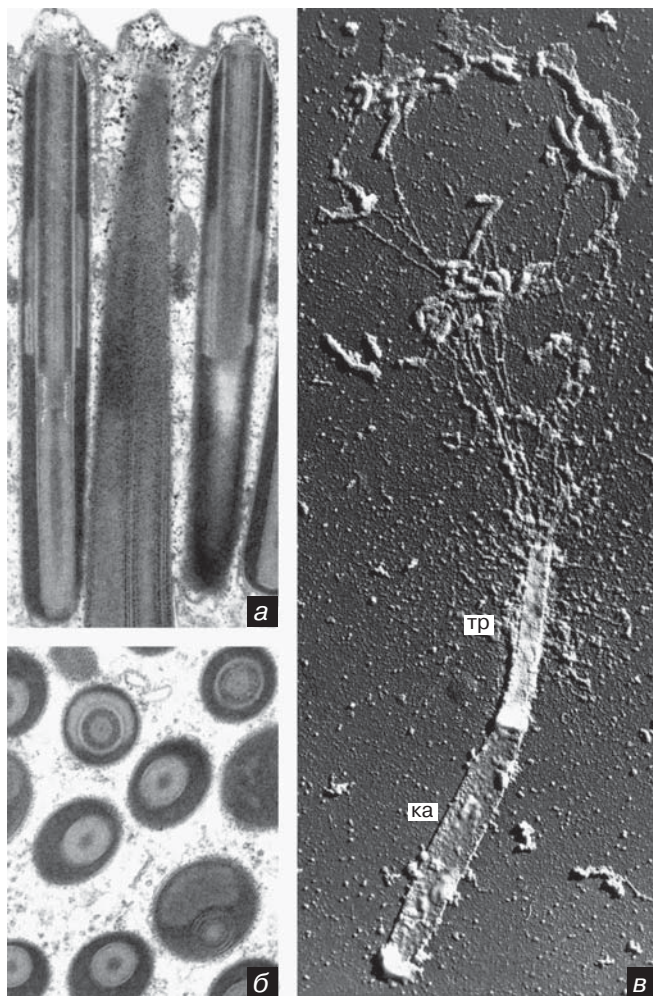


Рис. 233. Токсицисты инфузорий *Homalozoon* (а, б) и *Loxophyllum* (в): в покое на продольном (а) и поперечном (б) срезах; в — выстрелившая токсициста. ка — капсула, тр — трубочка (а и б — из: Kuhlmann and Hausmann: *Protistologica* 16 [1980] 125; в — из: Hausmann and Wohlfarth-Bottermann: *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 140 [1973] 235). Увел.: а — 35 000×, б — 35 000×, в — 15 000×.

выдвигается, либо выворачивается (рис. 233). В последнем случае токсицисты похожи на книдоциты книдарий, хотя значительно уступают им в размере.

При экстрюзии трубка токсицисты проникает в организм жертвы, как игла шприца. Действие токсицисты парализует или убивает жертву — обычно одноклеточный организм, но иногда и многоклеточный, например коловратку. Токсицисты повреждают жертву механически, но очевидно также, что они впрыскивают яд.

Обычно токсицисты концентрируются в определенной зоне клетки. У инфузорий *Parthotia* они чаще всего встречаются около ротового аппарата. У иных инфузорий они зачастую скапливаются во вздутиях кортекса. Концентрация токсицист на одном участке клетки обеспечивает, вероятно, их согласован-

ную работу в качестве батареи одновременно стреляющих экстрюсом.

Токсицисты на кончиках щупалец сукторий известны как гаптоцисты. Это узкоспециализированные экстрюсомы, которые выстреливают при контакте с жертвой и обеспечивают с ней прочную связь. Считается, что они участвуют в слиянии плазматической мембраны двух организмов (рис. 234).

Рабдоцисты

Рабдоцисты — это палочковидные экстрюсомы. Насколько известно, они встречаются только у инфузорий кариореликtid, например *Trachelonema sulcata* и *Tracheloraphis dogieli*. Механизм экстрюзии у них такой же, как у телескопически выдвигающихся токсицист: рабдоциста выстреливает, как стрела из духовой трубки.

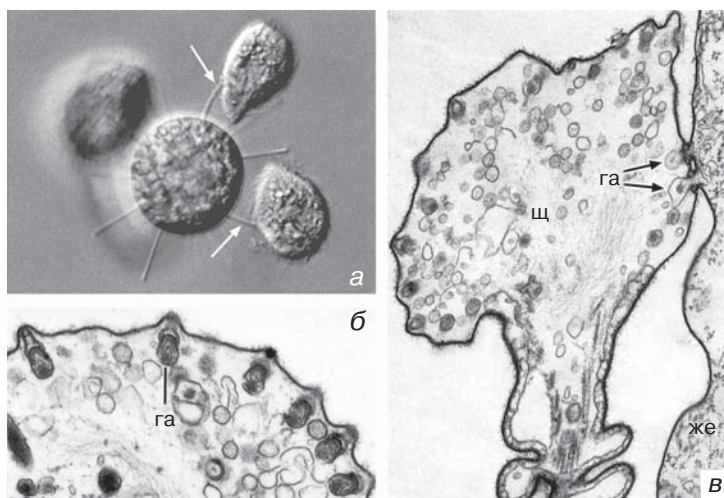


Рис. 234. Гаптоцисты у сосущих инфузорий: а — жертвы прилипли к щупальцам суктории (стрелки) под действием гаптоцист; б — гаптоцисты в состоянии покоя (га) в апикальном вздутии щупальца; в — выстрелившие гаптоцисты (указаны стрелками) образовали мостик между жертвой (же) и щупальцем суктории (щ) (б и в — из: Bardele and Grell: Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 80 [1967] 219). Увел.: а — 250×, б — 22 000×, в — 22 000×.

Эжектосомы

Эжектосомы — это экструсомы, которые встречаются только у криптомонад и прازیномонад, а их функция неясна. В состоянии покоя это компактные органеллы, напоминающие плотно свернутые ленты, обычно состоящие из двух отделов. Выстрелившие и полностью развернутые экструсомы представляют собой очень длинные трубки (рис. 235). Выстреливание эжектосом отбрасывает этих жгутиконосцев от опасности.

Структуры, морфологически неотличимые от эжектосом, — так называемые R-тельца (refractory, светопреломляющий) — содержатся внутри каппа-частиц — эндосимбиотических бактерий *Paramecium*. В эксперименте можно наблюдать, что R-тельца действуют как эжектосомы: они раскручиваются и затем складываются продольно, образуя длинную трубку.

Трудно представить, как конвергентная эволюция привела к формированию таких необычных и таких сходных структур в столь разных организмах, но еще сложнее вообразить, что бактериальная структура, R-тельце, может быть филогенетически связана с органеллой жгутиконосцев — эжектосомой.

Эпиксеносомы

По ультраструктуре и функции эпиксеносомы некоторых брюхожесничных инфузорий похожи на эжектосомы жгутиконосцев (рис. 236). Эпиксеносомы также содержат плотно свернутую ленту, которая при выстреливании рас-

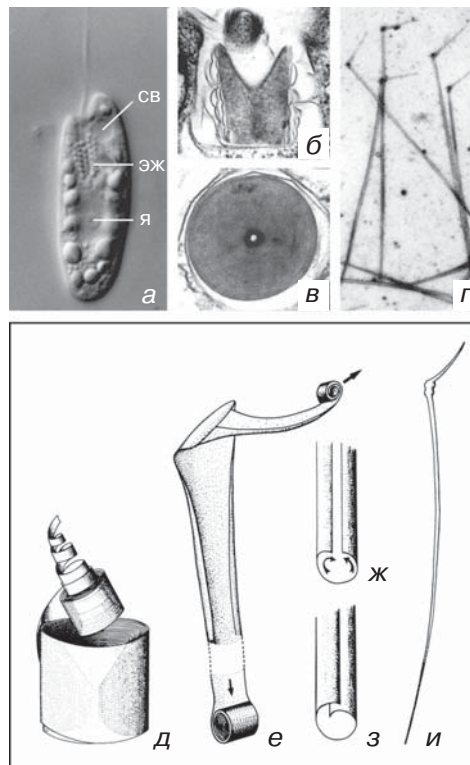
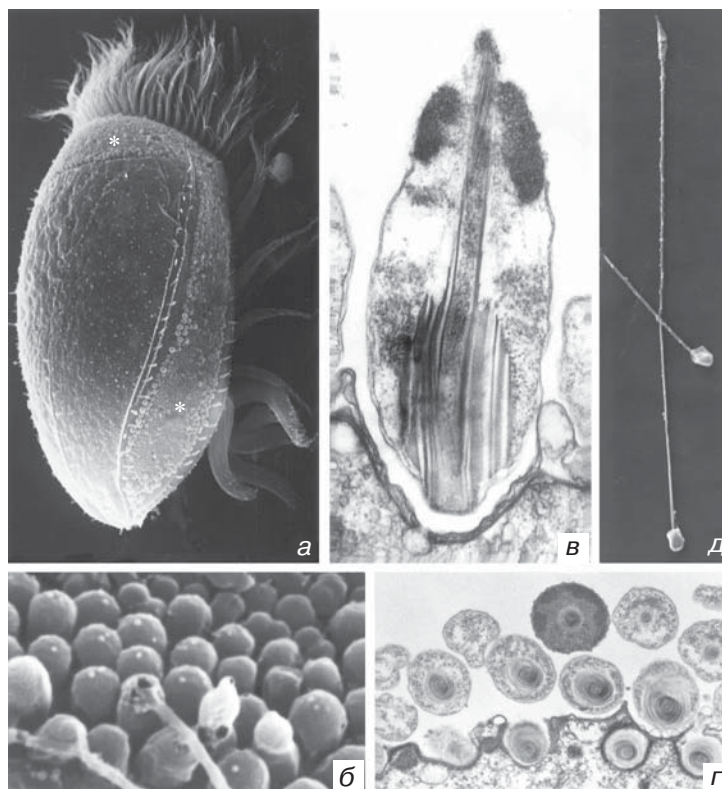


Рис. 235. Эжектосомы у криптомонады *Chilomonas paramecium*: а — эжектосомы (эж) в глотке живой клетки, а также сократительная вакуоль (св) и ядро (я); б, в — продольный и поперечный срезы невыстреливших эжектосом; г — выстрелившие эжектосомы; д-и — схема строения эжектосомы в состоянии покоя (д) и в процессе выстреливания (е-и) (из: Hausmann: Int. Rev. Cytol. 52 [1978] 197). Увел.: а — 2 600×, б — 19 000×, в — 30 000×, г — 5 000×.

кручивается и складывается продольно, формируя трубку. Однако эти структуры — не органеллы, а внеклеточные элементы, плотно прилегающие к плазматической мембране. Считается, что эпиксеносомы имеют прокариотную природу.

Рис. 236. Эпиксеносомы: *а, б* — *Euplotidium itoi* с эпиксеносомами (*); ультраструктурная организация на продольном (*в*) и поперечном (*г*) срезах; *д* — нити выстреливших эпиксеносом (из: Verni and Rosati: J. Protozool. 37 [1990] 337). Увел.: *а* — 580х, *б* — 6 000х, *в* — 20 000х, *г* — 7 000х, *д* — 2 000х.



Нематоцисты

Нематоцисты обнаружены у некоторых динофлагеллат. Как и токсицисты, они похожи на книдоцисты книдарий. Это небольшие капсулы с уложенной внутри трубкой, которая выворачивается наизнанку при выстреливании (рис. 237). Функция нематоцист неясна. По некоторым признакам структурной специализации и особенностям развития их можно считать уникальным типом экструсом. Возможно, они являются не настоящими органеллами, а сильно специализированными эндобионтами неизвестного происхождения.

Аппараты проникновения

В нескольких группах патогенных протистов, например у вампиреллид, оомицетов (*Haptoglossa*), плазмодиофорид и микроспоридий, обнаружены специальные приспособления для проникновения сквозь покровы (плазматическую мембрану, клеточную стенку, кутикулу и т.д.) жертвы. Одни (вампиреллиды) просверливают отверстия в клеточной стенке и других покровах жертвы или организмов-хозяев, по-видимому, с помощью ферментов (см.

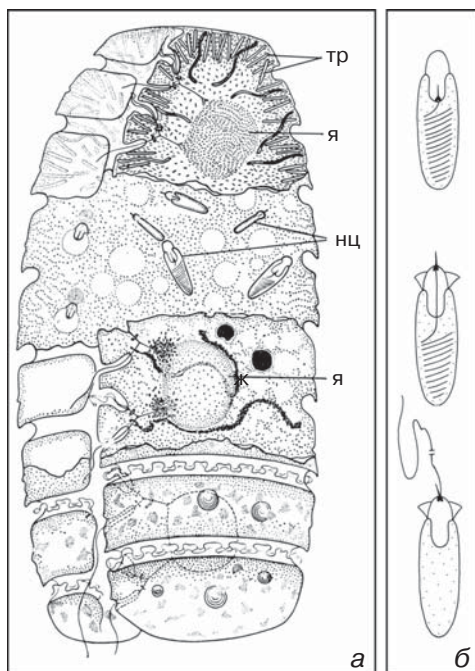


Рис. 237. Нематоцисты: а — различные стадии развития в клетке динофлагеллаты *Polykrikos*. я — ядро, нц — нематоциста, тр — трихоциста. б — этапы выстреливания нематоцисты (1–3) (а — из: Chatton and Grasse: C. R. Soc. Biol. 100 [1929] 281). Увел.: а — 600х.

рис. 238), другие используют механическую энергию. Хотя эти механизмы и соответствующие структурные элементы эволюционировали независимо, у всех этих протистов имеется задняя вакуоль, которая способна быстро увеличиваться в размерах и обеспечивать выталкивание внутриклеточного содержимого или внеклеточных частиц.

Два механизма частично описаны в соответствующих систематических главах (см. рис. 150, 183, 184). У микроспоридий в этот процесс вовлечены полярный филамент, поляропласт и задняя вакуоль; у плазмодиофорид сходные структуры представлены трубкой, накопником и вакуолью.

Оомицет *Haptoglossa mirabilis* инфицирует коловраток рода *Adineta* и некоторые виды нематод. Зрелый таллом этого оомицета, находящийся внутри зараженного и почти опустошенного хозяина, выделяет двужгутиковые зооспоры. Через некоторое время эти зооспоры прикрепляются к субстрату,

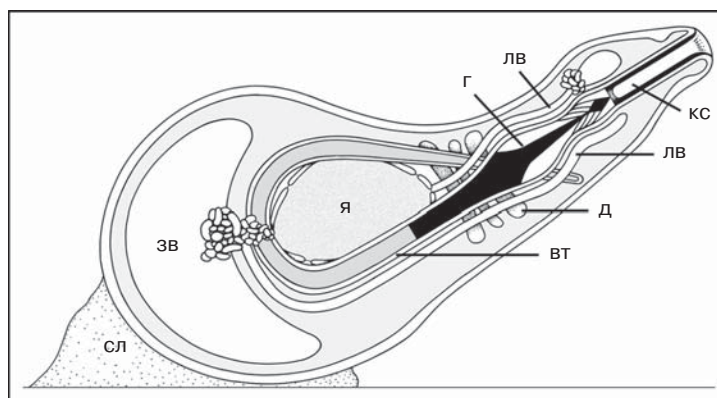


Рис. 238. Схема строения клетки-пушки оомицета *Haptoglossa mirabilis*. вт — выстреливающая путем выворачивания трубка, г — гарпун, д — диктиосома, зв — задняя вакуоль, кс — канал ствола, лв — латеральная вакуоль, сл — прикрепляющий слой слизи, я — ядро (по Робу и Ли). Увел.: 6 000х.

где часто образуют скопления. Каждая зооспора инцистируется и в течение короткого времени прорастает, формируя так называемую клетку-пушку, действительно напоминающую по форме миниатюрную пушку с наклонным стволом (рис. 238). Зрелая клетка-пушка длиной около 15 мкм остается связанной с пустой цистой и прикреплена к субстрату при помощи слизи. После контакта с проплывающей мимо коловраткой или ползущей нематодой пушка выстреливает, и гарпуновидный наконечник пробивает кутикулу хозяина. Это становится предпосылкой заражения. Аппарат проникновения состоит из одного внеклеточного компонента (плотный гарпуновидный наконечник внутри выстреливающей трубки) и внутриклеточной системы вакуолей. Предполагается, что механизм заражения работает следующим образом: быстрое нарастание осмотического давления в клетке вызывает мгновенное выворачивание трубки и выброс гарпуна; дальнейшее расширение вакуолей выдавливает зародыш, называемый с этого момента споридий, в ткани хозяина, где он позднее прорастает в таллом. Весь процесс от контакта до инвазии занимает около 100 миллисекунд.

Этот процесс очень похож на выброс наконечника у плазмодиофорид и также внешне напоминает выстреливание экструсом — токсист и нематоцист. Фундаментальное отличие от экструсом заключается в том, что здесь отсутствует экзоцитозная активность. Кроме того, гарпун и наконечник распо-

лагаются внеклеточно, причем задолго до созревания клетки-пушки, а впрыскивающая трубка представляет собой дериват инвагинации клеточной поверхности. Помимо этих структурных различий, несходны и движущие силы: неизвестный молекулярный механизм разворачивания у экструсом и осмотическое давление у клетки-пушки плазмодиофорид.

Сократительные вакуоли

Сократительные вакуоли встречаются преимущественно у пресноводных протистов, не имеющих клеточной стенки (см. рис. 239), и у некоторых пресноводных губок. Обычно сократительная вакуоль медленно наполняется жидкостью (диастола), а затем быстро выбрасывает содержимое во внешнюю среду путем сокращения (систола). Частота сокращения варьирует от секунд до часов у разных видов.

В большинстве случаев клетка простейшего имеет одну сократительную вакуоль. Однако существует ряд организмов с двумя — например, *Paramecium* (рис. 240) — или значительно большим количеством (15–20) сократительных вакуолей, как у *Dileptus* и *Homalozoon*¹. Некоторые инфузории, например *Loxophyllum* и *Spirostomum*, содержат только одну крупную вакуоль, но она связана с длинным приводящим каналом, простирающимся от переднего до заднего конца клетки.

¹ Пресноводная фораминифера *Reticulomyxa* имеет многие тысячи сократительных вакуолей. — Прим. ред.

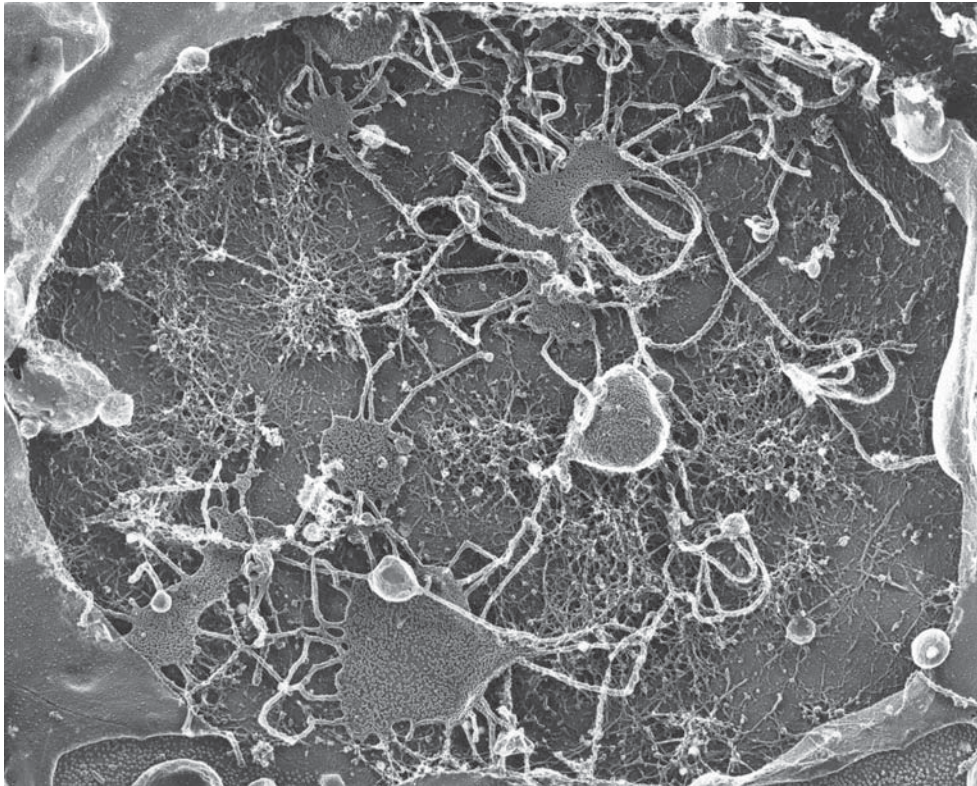


Рис. 239. Разветвленная система сократительной вакуоли внутри амебной клетки *Dictyostelium*. Вздутые цистерны частично наполнены (из: Heuser et al.: J. Cell Biol. 121 [1993] 1311). Увел.: 19 000 \times .

Комплекс сократительной вакуоли

Сократительную вакуоль легко заметить в световой микроскоп, т.к. она прозрачна и регулярно сокращается. При наблюдении в электронный микроскоп становится ясно, что собственно сократительная вакуоль — только часть большой системы, которая именуется комплексом сократительной вакуоли. Этот комплекс включает резервуар сократительной вакуоли (саму вакуоль), спонгиом и пору сократительной вакуо-

ли, через которую жидкость выбрасывается наружу. У инфузорий комплекс имеет, по-видимому, наиболее сложное строение. Резервуар вакуоли у них связан с радиально расположенными ампулами, которые переходят в длинные узкие приводящие каналы (рис. 240). Комплекс зафиксирован в определенном месте клетки и укреплен отходящими от стенки поры пучками микротрубочек. В самой стенке поры также обнаружены спирально идущие микротрубочки. Они тянутся вдоль каждой ампу-

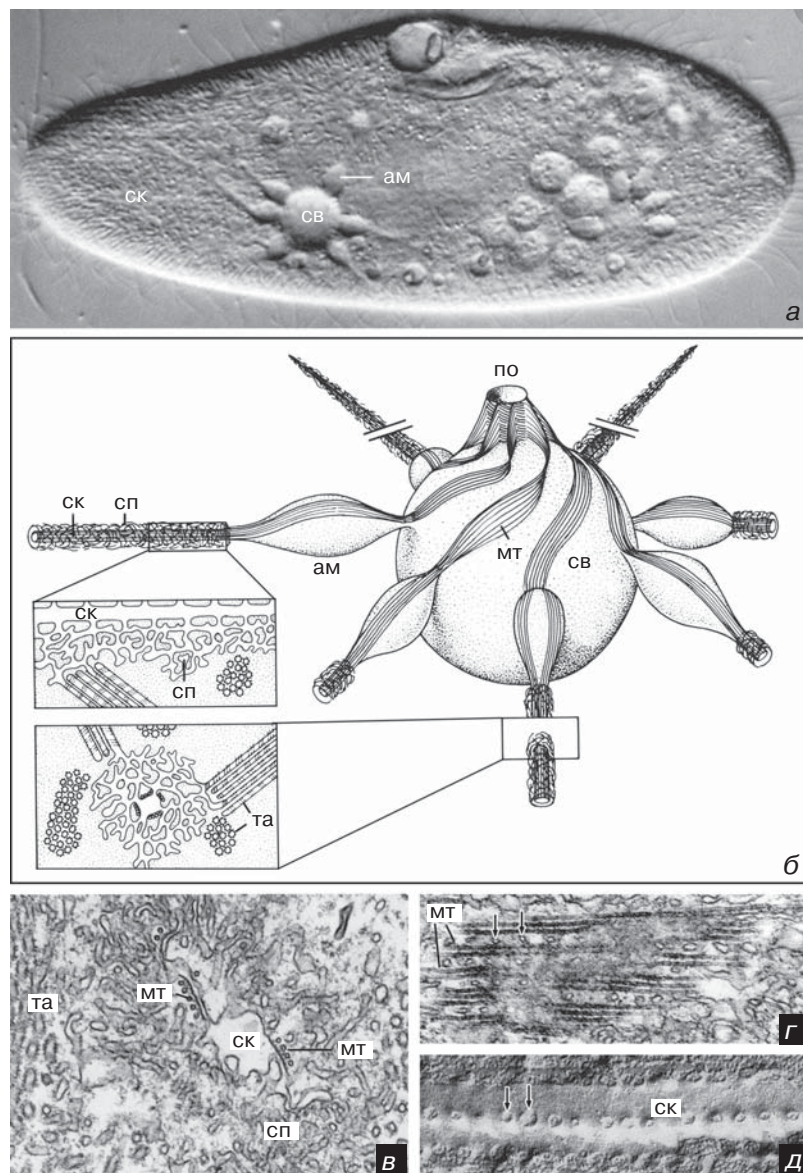


Рис. 240. Комплекс сократительной вакуоли *Paramecium*: а — в живой клетке; б — схема; в-д — детали ультраструктуры. Комплекс состоит из ампул (ам), собирающих каналов (ск), резервуара сократительной вакуоли (св) и поры (по). Собирающие каналы связаны с беспорядочно лежащими вокруг них трубочками спонгиома (сп). Агрегаты трубочек (та) находятся на некотором расстоянии от собирающих каналов. Весь комплекс стабилизирован несколькими лентами микротрубочек (мт). На тангентальных срезах собирающих каналов видна их связь с трубчатым спонгиомом (стрелки) (а, в, г, д — из: Hausmann and Allen: Cytobiologie 15 [1977] 303). Увел.: а — 650х, в-д — 40 000х.

лы и проходят до самого конца приводящих каналов.

Сократительные вакуоли хлоромонад отходят непосредственно от цистерн диктиосом. Этот пример является исключением, поскольку у остальных протистов не обнаружена структурная связь комплекса сократительной вакуоли с другими мембранными органеллами клетки.

Спонгиом

Спонгиом состоит из мелких пузырьков или трубочек. Обычно он расположен в непосредственной близости к сократительной вакуоли, поэтому предполагается, что его мембраны участвуют в сегрегации жидкости, предназначенной для выведения из клетки. У представителей разных таксонов протистов организация спонгиома различна. Простейший тип спонгиома — везикулярный, в котором многочисленные мелкие пузырьки окружают большую вакуоль (рис. 241а). Этот тип широко представлен у организмов с нефиксированным положением сократительной вакуоли в клетке, как у некоторых жгутиконосцев и многих амёб. Спонгиом этих организмов обычно состоит из двух типов пузырьков: одни имеют гладкую мембрану, а другие опушены — предположительно клатрином, — так же как окаймленные ямки и окаймленные пузырьки, детально изученные на модельных объектах клеточной биологии (рис. 241б). Предполагается, что окаймленные пузырьки участвуют в от-

делении воды из цитозоля, а гладкие обеспечивают увеличение и уменьшение мембраны сократительной вакуоли.

Во время диастолы сократительная вакуоль формируется за счет слияния гладких пузырьков или расширения трубочек, а во время систолы она фрагментируется на отдельные пузырьки или складывается в трубочки. Поскольку сливающиеся везикулы или трубоч-

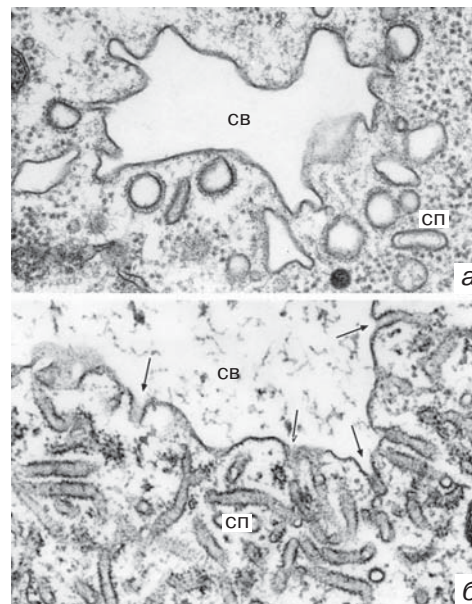


Рис. 241. Сократительная вакуоль (св) и спонгиом (сп) криптомонады *Goniomonas* (а) и инфузории *Pseudomicrothorax* (б). У жгутиконосцев обычен везикулярный спонгиом, а у инфузорий чаще встречается трубчатый спонгиом; его трубочки постоянно открыты в просвет сократительной вакуоли¹ (отмечено стрелками) (а — из: Hausmann and Patterson: Exp. Cell Res. 135 [1981] 449; б — из: Hausmann: Arch. Protistenk. 127 [1983] 319). Увел.: а — 35 000×, б — 40 000×.

¹ У *Paramecium* (рис. 240) трубочки открываются в просвет собирающего канала. По-видимому, у других инфузорий комплекс сократительной вакуоли может быть устроен проще. — Прим. пер.

ки в совокупности имеют большую площадь мембраны, чем исходная вакуоль, можно предположить, что существует механизм перераспределения мембран, либо не все пузырьки и трубочки вовлечены в каждый цикл пульсации вакуоли.

Трубчатый спонгиом (рис. 241б) обнаружен у некоторых амёб и жгутиконосцев, а также у большинства инфузорий, где он устроен особенно сложно. Трубочки спонгиома диаметром 40–60 нм являются постоянными структурами, которые прямо или опосредованно связаны с сократительной вакуолью. У инфузорий с радиальными приводящими каналами, например у *Paramecium*, спонгиом окружает каждый канал и постоянно с ним связан (см. рис. 240).

В начале 1960-х годов на основе электронно-микроскопических наблюдений было выдвинуто предположение, что связь между спонгиомом и приводящими каналами прерывается во время каждой систолы, что должно препятствовать возврату жидкости в спонгиом при сокращении вакуоли. По этой гипотезе, тысячи связей между спонгиомом и приводящими каналами должны быстро восстанавливаться сразу после систолы. Эта гипотеза казалась разумной и воспроизводилась до недавнего времени в учебниках, однако данные, полученные при помощи более совершенных методик подготовки образцов, ее не поддерживают. Нет указаний на то, что спонгиом периодически соединяется и разъединяется с приводящими каналами, как, впрочем, и само существование такого механизма не представляется необходимым. Из-за маленького диаметра трубочек спонгиома давление,

необходимое для возвратного движения воды, должно быть нереально высоким. Фаза максимального наполнения сократительной вакуоли и слияния ее мембраны с плазмалеммой длится лишь долю секунды, и возникающее обратное давление, очевидно, компенсируется высоким гидростатическим давлением в спонгиоме. Однако непосредственно перед слиянием сократительной вакуоли с плазматической мембраной для выброса жидкости, ампулы (например, у *Paramecium*) отсоединяются от сократительной вакуоли. После извержения жидкости они присоединяются вновь.

Пучки гексагонально упакованных трубочек диаметром около 50 нм иногда видны на периферии спонгиома. Эти трубочки покрыты грибовидными структурами, которые расположены по спирали, и имеют непосредственную связь с гладкими элементами спонгиома. Предполагается, что жидкость поступает из цитозоля в эти декорированные трубочки, из них она направляется в гладкие элементы спонгиома и затем в ампулы. Из ампул жидкость перекачивается в сократительную вакуоль.

Отделение жидкости

Спонгиом, по всей вероятности, участвует в отделении жидкости. В ранних работах по сопоставлению качественного состава цитоплазмы и жидкости сократительной вакуоли было показано, что в последней содержится намного меньше ионов. В более поздних исследованиях утверждается обратное: сократительная вакуоль на самом деле гипертонична по отношению к цитозо-

лю. Молекулярный механизм сегрегации жидкости еще не до конца понятен. Наиболее вероятно, что в мембранах спонгиома есть помпы, которые закачивают протоны в полость трубочек спонгиома, где эти ионы замещаются другими ионами. В результате устанавливается гипертоический (осмотический) градиент, обеспечивающий поступление воды в сократительную вакуоль за счет осмоса. Более того, показано, что этими протонными помпами служат грибовидные структуры. Было обнаружено, что сходные декорированные мембранные системы являются частью спонгиома почти всех детально изученных комплексов сократительной вакуоли. Такие системы есть и у многоклеточных животных. Например, они присутствуют в апикальной мембране эпителиальных клеток мочевого пузыря жабы, в плазматической мембране остеокластов, на том участке, где идет секреция протонов для растворения костной ткани, и в апикальных мембранах вставочных клеток дистального канальца нефрона позвоночных, которые секретируют протоны. Сама сократительная вакуоль не содержит таких протонных помп, а те мембраны, в которых есть протонные насосы, не могут сливаться с плазмалеммой. Следовательно, в сократительном мембранном комплексе можно выделить две четко различающиеся популяции мембран.

Другие теоретически предполагаемые механизмы для движения воды сквозь мембраны могут быть вариантами водных насосов, которые перекачивают одновременно сотни молекул воды при помощи ионофорных каналов или аквапориноподобных белков.

Выведение жидкости

У протистов с нефиксированным положением сократительной вакуоли, в частности, у большинства амёб, она может сливаться с плазмалеммой почти в любом месте, хотя чаще всего в районе уроида и никогда на лидирующей псевдоподии. Обычно это происходит путем экзоцитоза, однако есть исключения. У хлоромонады *Chlamydomonas* выведение жидкости происходит, по видимому, не в результате слияния мембран, а через гидрофильные каналы в плазмалемме. У некоторых трипаносоматид только небольшой участок сократительной вакуоли сливается с плазмалеммой, формируя канал для выведения жидкости.

Постоянные и специально организованные выводящие поры присущи, в первую очередь, инфузориям, но также встречаются у других протистов. Эти поры необходимы протистам с кортексом, поскольку он препятствует слиянию мембраны сократительной вакуоли с плазмалеммой. Резкое падение электрического потенциала мембраны сократительной вакуоли во время выведения жидкости указывает на то, что генераторы этого потенциала (протонные насосы) отсоединяются от вакуоли перед открытием поры.

Осморегуляторная функция

Долгое время считалось, что комплекс сократительной вакуоли участвует в осморегуляции. Известно, что осмотическое давление цитоплазмы простейшего (45–117 мОсм/кг) намного выше, чем окружающей среды (моляльность пресной воды менее 7 мОсм/кг);

следовательно, вода постоянно поступает в клетку. Она также попадает в клетку в процессе жизнедеятельности, например, из пищеварительных вакуолей. При отсутствии противодействующих структур, таких как клеточная стенка, или других механизмов контроля объема клетки и ее внутреннего давления, она бы лопнула от переполнения водой. Это легко продемонстрировать уменьшением или увеличением осмотического давления в окружающей среде, что приводит к соответствующему увеличению или уменьшению активности сократительной вакуоли. Однако в тех клетках, которые адаптированы к изменению осмомолярности, соответственно меняются проницаемость клеточной мембраны и тоничность цитозоля. Цитозоль всегда поддерживается гипертоничным по отношению к окружающей среде, другими словами, внутреннее давление клетки повышено. Поэтому после адаптации клетки и создания гипертоничной внутренней среды сократительная вакуоль возобновляет свою деятельность. Таким образом, ее функция, вероятно, состоит не только в регуляции водного баланса, но и также, к примеру, в удалении продуктов обмена или выведении определенных продуктов на поверхность клетки.

Осморегуляторная роль комплекса сократительной вакуоли единодушно признана; кроме того, высказывались предположения о дополнительных функциях комплекса. При определенных условиях сократительная вакуоль может активно выделять катионы натрия и кальция. Цитозоль клетки протиста имеет относительно высокую концентрацию ионов калия и низкую — натрия.

Обычно секретируемая сократительной вакуолью жидкость имеет даже более высокие концентрации натрия и хлора, чем цитозоль. Однако активное выведение натрия и кальция через сократительную вакуоль еще предстоит доказать.

Механизм регуляции объема клетки

Активность сократительной вакуоли представляет собой, по-видимому, лишь один из механизмов, посредством которых простейшее регулирует свой объем. Сократительная вакуоль, вероятно, обеспечивает кратковременный ответ на изменение тоничности среды. Так, если простейшее поместить в гипертоничную среду, оно сразу же уменьшается в размерах, а сократительная вакуоль перестает работать. Если осмотический шок не был летальным, клетка постепенно восстановит свои нормальные размеры и вакуоль снова начнет сокращаться. Эта регулировка обусловлена повышением концентрации свободных аминокислот, моновалентных катионов и, возможно, сахаров в цитоплазме, что компенсирует увеличение ионной силы среды.

Механизм сокращения вакуолей

Некоторые ученые считают, что сократительную вакуоль лучше называть пульсирующей вакуолью или выводящей воду везикулой, поскольку термин «сократительная вакуоль» подразумевает, что она активно сокращается. Однако собственная сократимость этих вакуолей окончательно не доказана; напро-

тив, были получены данные, что сократительные вакуоли опорожняются просто под воздействием внутриклеточного давления.

Вместе с тем, имеются достаточно убедительные аргументы в пользу их собственной сократимости. Помимо обнаружения на периферии сократительных вакуолей небольших количеств актина, α -актинина и миозина, известно, что непосредственно перед систолой сократительные вакуоли различных протистов немного сжимаются и округляются. Более того, если отверстие сократительной вакуоли цилиат искусственно заблокировать, прижав покровным стеклышком, то сократительная вакуоль увеличивается в размерах и последовательно сокращается в том же ритме, как если бы ее содержимое выбрасывалось наружу. Самое простое объяснение этих наблюдений таково: сократительные элементы действуют по всей поверхности вакуоли.

Недавние исследования изолированных сократительных вакуолей показали, однако, что сама мембрана способна осуществлять циклы округления и расслабления вакуоли без помощи окружающей сократимой сети. При округлении сократительной вакуоли формирование мембранных трубочек уменьшает эффективную площадь поверхности вакуоли, и натяжение мембраны *in vitro* увеличивается в 35 раз. *In vivo* ассоциация мембраны вакуоли с лентами микротрубочек, по-видимому, запускает или усиливает образование мембранных трубочек и таким образом увеличивает натяжение мембраны вакуоли. Этот процесс требует затрат АТФ. Повышенное натяжение мембраны не-

обходимо для слияния с плазмалеммой, для регуляции скорости выведения жидкости путем изменения размеров выводящей поры и для отделения резервуара вакуоли от армированных микротрубочками ампул приводящих каналов.

Цикл пульсации

Типичный цикл пульсации в примитивном комплексе сократительной вакуоли показан на рисунке 242. После систолы сама вакуоль не видна, но вокруг места ее локализации заметны мелкие пузырьки. Во время диастолы они увеличиваются в размерах, сливаются друг с другом и наконец формируют сократительную вакуоль. Непосредственно перед выбрасыванием своего содержимого вакуоль округляется и окружается мелкими пузырьками.

Более сложные процессы наблюдаются у *Paramecium caudatum* (рис. 243). После систолы сократительная вакуоль не видна под световым микроскопом; в ходе сокращения она преобразуется в один или несколько конгломератов взаимосвязанных трубочек. Затем наполняются ампулы (диастола ампул) и появляется сократительная вакуоль, которая заполняется из ампул (систола ампул). На следующем этапе сократительная вакуоль становится сферической и выбрасывает свое содержимое наружу через пору (систола сократительной вакуоли). Тем временем ампулы наполняются снова. Жидкость, по-видимому, поступает в ампулы из приводящих каналов непрерывно. Таким образом, ампулы выступают в роли буфера, который обеспечивает периодичность на-

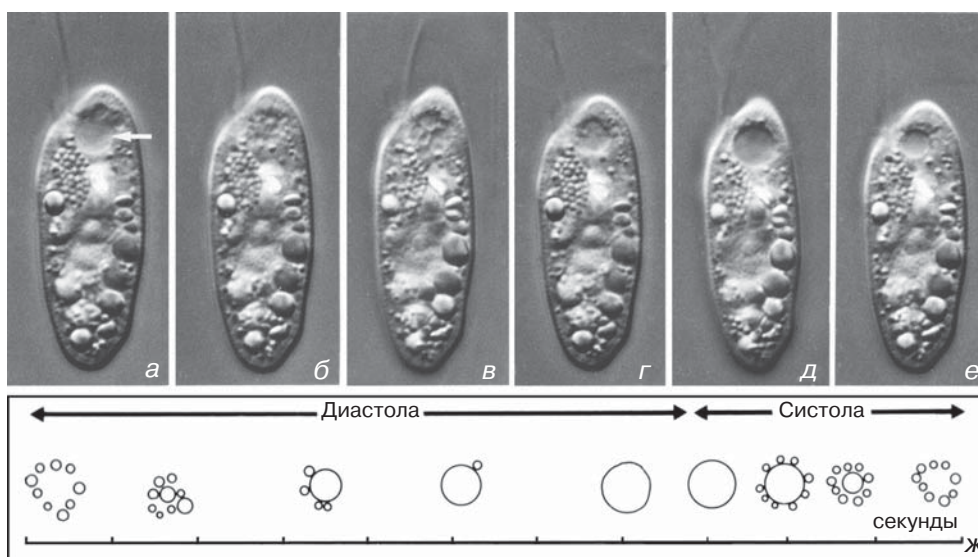


Рис. 242. Цикл пульсации сократительной вакуоли (стрелка) у криптомонады *Chilomonas* (а–е); цикл пульсации длится около 10 секунд (ж) (из: Patterson and Hausmann: Br. phycol. J. 16 [1981] 429). Увел.: а–е — 3 000х.

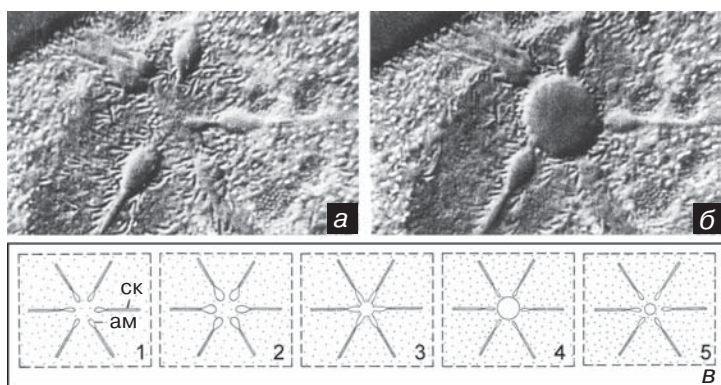


Рис. 243. Цикл пульсации сократительной вакуоли у *Paramecium*: а — систола; б — диастола; в — схема некоторых промежуточных стадий (1–5) цикла, который у *P. caudatum* обычно длится 8 секунд. ам — ампула собирающего канала, ск — собирающий канал. Увел.: а и б — 750х.

полнения вакуоли при непрерывном процессе сегрегации воды.

Пузулы

У динофлагеллат нет сократительных вакуолей, однако предполагается, что сходную функцию у них выполня-

ют пузулы, расположенные в основании жгутиков. Пузула представляет собой трубковидную ветвящуюся инвагинацию клеточной мембраны, тесно связанную с системой внутриклеточных вакуолей. В отличие от сократительных вакуолей, пузулы постоянно сообщаются с окружающей средой (рис. 244).

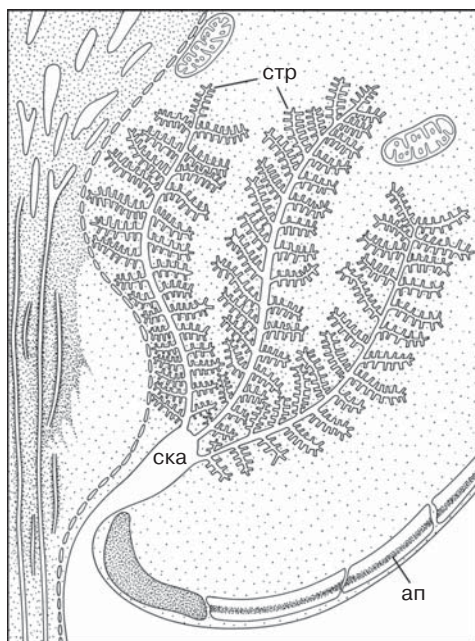


Рис. 244. Каналы пузулы у динофлагеллаты *Oodinium*. ап — альвеолярные пластинки (= амфиесмальные пластинки), ска — собирающая камера, стр — собирающие трубочки (по Кашону).

Пузулы, возможно, выполняют осморегуляторную функцию, но они не сокращаются или делают это только спорадически. Поэтому существуют сомнения, что пузулы вообще имеют отношение к осморегуляции; для подтверждения этой их функции необходимы убедительные доказательства, которые пока отсутствуют.

Подвижность

Все протисты подвижны на той или иной стадии жизненного цикла (рис. 245). Подвижность включает перемещение, создание токов воды и внутрикле-

точные движения. Основные типы подвижности являются результатом активности ресничек или жгутиков (плавание, потоки жидкости и т.д.). Процессы, лежащие в основе подвижности протистов, известны в общих чертах, детальные объяснения фундаментальных механизмов или неудовлетворительны, или в значительной мере спекулятивны. Особенно это касается таких специализированных форм движения, как скольжение и определенные изменения формы тела.



Рис. 245. Траектории движения и скорость плавающих клеток *Paramecium* в отсутствие стимулов (интерпретация видеозаписи продолжительностью 2,5 секунды). Траектории имеют форму левозакрученной винтовой спирали длиной до 4 мм. * = реверсия биения ресничек (попятное движение) (любезно предоставлен Г. Махемером и Р. Брокером, Бохум).

Реснички и жгутики

Реснички и жгутики — это нитевидные структуры длиной от 0,3 до нескольких микрон. Они отходят от кинетосом, которые обычно расположены в кортексе. Стержень жгутика и реснички (аксонема) покрыт плазматической мембраной (рис. 246). Поэтому реснички и жгутики эукариот являются внутриклеточными органеллами, в противоположность внеклеточным жгутикам прокариот. Большинство наших знаний о строении и функции аксонемы основано на изучении жгутиков и ресничек протистов.

Биение ресничек и жгутиков — бросающееся в глаза явление, которое было обнаружено уже на заре исследований инфузорий и жгутиконосцев. На первый взгляд, движение ресничек сильно отличается от движения жгутиков. Кажется, что жгутики формируют при биении трехмерную волну, а реснички бьют в одной плоскости (рис. 247). Однако более детальные исследования выявили, что реснички также формируют при биении трехмерную волну, а некоторые жгутики двигаются только в одной плоскости.

Поперечные срезы ресничек и жгутиков выявляют аксонему с характерным набором микротрубочек, расположенных согласно формуле $9 \times 2 + 2$; аксонема окружена плазматической мембраной (рис. 248). В аксонеме девять периферических двойных микротрубочек (дуплетов) и две отдельные центральные микротрубочки (синглеты). Каждый дуплет состоит из полной мик-

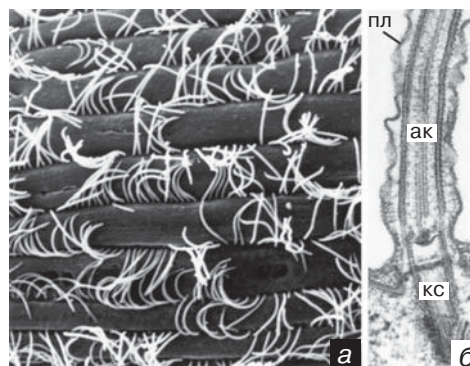


Рис. 246. Реснички на поверхности инфузории *Homalozoon* (а) и на продольном срезе *Paramecium* (б). ак — аксонема, кс — кинетосома, пл — плазмалемма. Увел.: а — 1 200×, б — 32 000×.

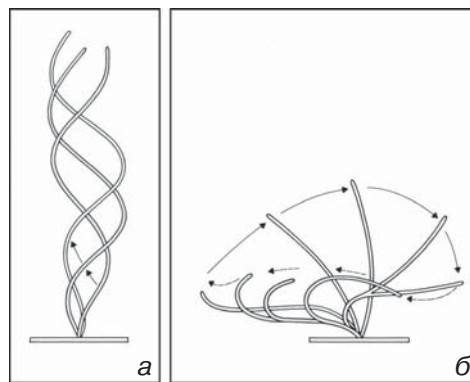


Рис. 247. Схема ундулирующего движения жгутика (а) и реснички (б) (по Сатиру).

ротрубочки (А-трубочка¹) с 13 протофиламентами и прилегающей неполной микротрубочки (В-трубочка) с 10 протофиламентами, так что у них 3 протофиламента общие.

От каждой А-трубочки отходят парные, похожие на руки структуры (динеиновые ручки), которые направлены к

¹ Кинетосома и аксонема ресничек и жгутиков, конечно, образована микротрубочками, однако по традиции их принято называть просто трубочками. — Прим. пер.

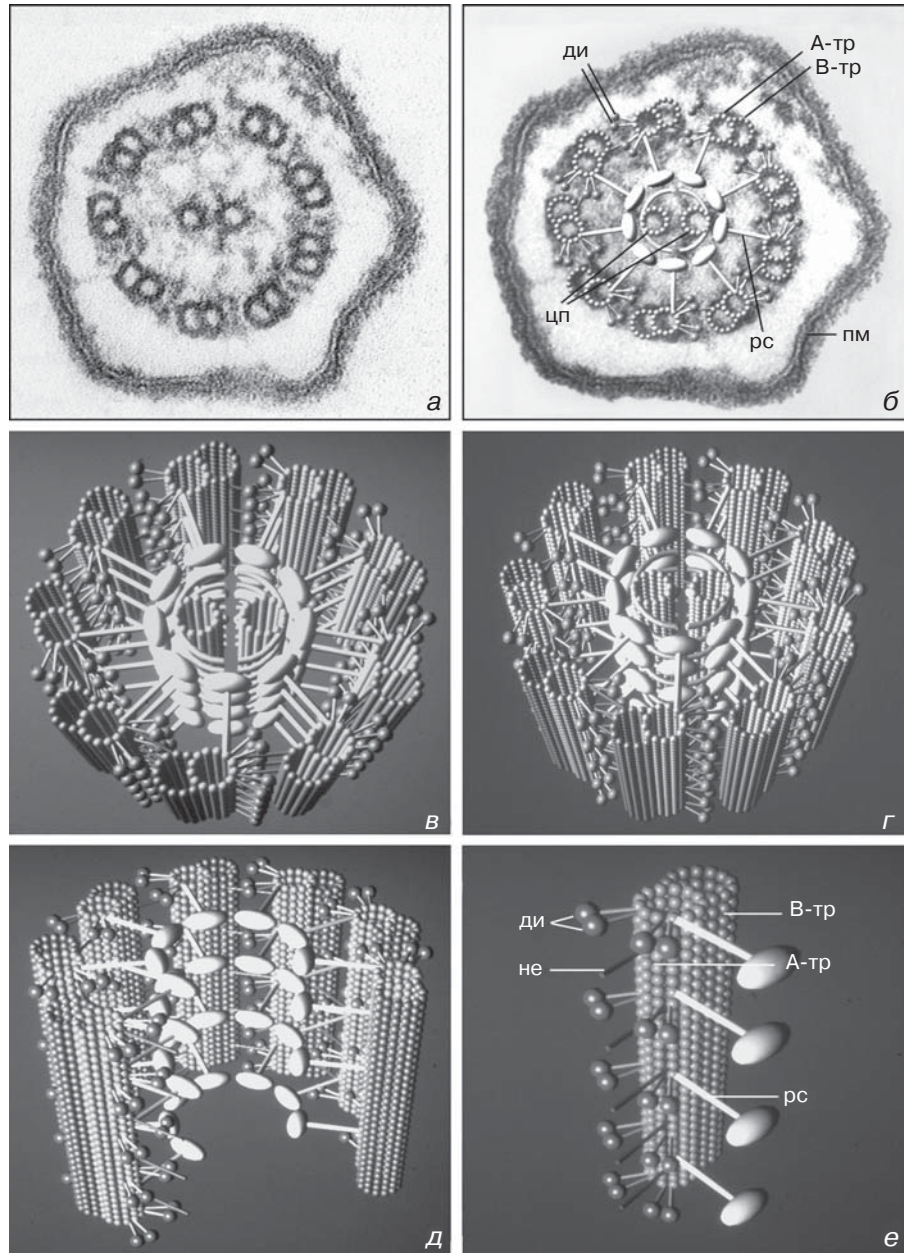
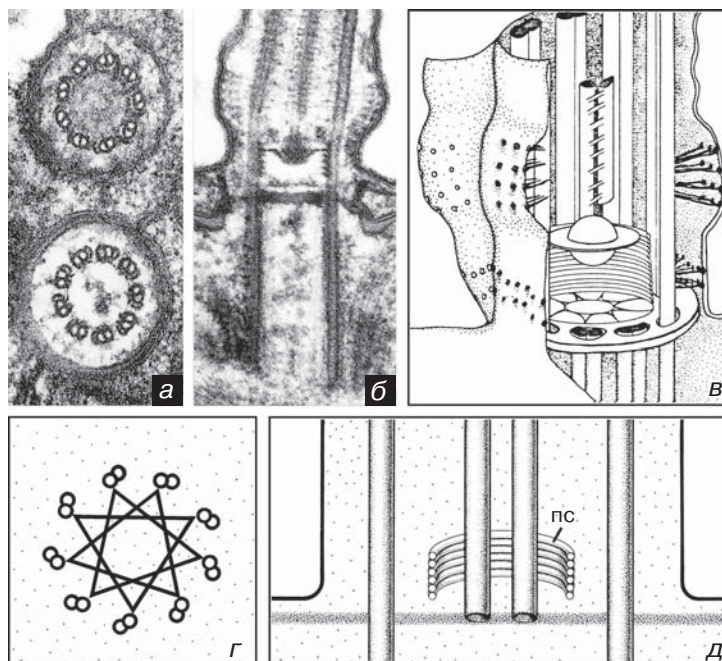


Рис. 248. Ресничка на поперечном срезе (а) и на комбинированной схеме (б); в–е — трехмерные модели аксономы (в–д) и дуплета периферических микротрубочек (е). А-тр — А-трубочка, В-тр — В-трубочка, ди — динеиновые ручки, не — нексиновый мостик между дуплетами, пм — плазматическая мембрана, рс — радиальная спица, цп — центральная пара микротрубочек (б–е — по Хаусману и Градиасу). Увел.: а — 200 000х.

Рис. 249. Основание реснички: *а* — поперечный срез переходной зоны между аксонемой и кинетосомой; в верхней части видны дуплеты аксонемы, в нижней триплеты кинетосомы; *б* — продольный срез переходной зоны и кинетосомы; *в* — схема строения переходной зоны; *г* — звездчатая структура в переходной зоне Chlorophyta на поперечном срезе¹; *д* — переходная спираль (пс) Heterokonta (*в* — из: Dentler: Int. Rev. Cytol. 72 [1982] 1). Увел.: *а* и *б* — 60 000х.



В-трубочке соседнего дуплета. Дуплеты связаны друг с другом нексиновыми мостиками, которые соединяют А-трубочку одного дуплета с В-трубочкой соседнего. Центральные трубочки окружены материалом центральной оболочки, от которой отходят радиальные спицы. Они направлены к дуплетам и соединяются с А-трубочкой. Все эти структуры расположены вдоль аксонемы с определенной периодичностью.

Организация кинетосомы иная. Центральные микротрубочки реснички упираются в аксиальную гранулу²; пе-

риферические же дуплеты продолжают-ся в кинетосому, где дополняются С-трубочкой. Как и В-трубочка, С-трубочка представляет собой неполную микротрубочку, которая имеет общие протофиламенты с В-трубочкой (рис. 249). У инфузорий часто встречаются кинетосомы без ресничек, которые образуют пары с имеющими реснички. Кинетосомы жгутиконосцев и инфузорий связаны с микротрубочковыми и филаментозными структурами, которые имеют видоспецифичную организацию³. Количество, место расположения

¹ Схема содержит неточность: мостики соединяют дуплеты через один, а не через два и, таким образом, формируют одну замкнутую ломаную линию, а не три треугольника. — Прим. пер.

² Вместо аксиальной гранулы, или аксосомы, здесь могут располагаться и другие структуры; а у многих протистов и вовсе отсутствуют какие-либо образования в основании центральных трубочек. — Прим. пер.

³ Видоспецифичность корешков показана для очень немногих протистов. Эти элементы весьма эволюционно консервативны и служат филогенетическими маркерами на уровне макро- и мегатаксонов. — Прим. пер.

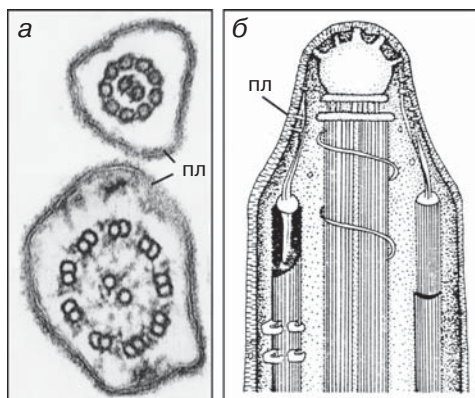


Рис. 250. Дистальный конец реснички: *а* — сверху поперечный срез кончика реснички с двумя центральными и А-трубочками; *б* — схема кончика реснички: закоривание центральной пары микротрубочек на мембране реснички. пл — плазмалемма (*б* — из: Dentler: Int. Rev. Cytol. 72 [1982] 1). Увел.: 85 000 \times .

на кинетосоме и организация этих элементов используются для определения филогенетического родства между различными группами цилиат и жгутиконосцев. Поскольку все реснички и жгутики имеют общее происхождение, вполне вероятно, что и некоторые из ассоциированных с ними структур также гомологичны. Это помогает находить гомологичные жгутики в различных таксономических группах протистов.

При делении клетки происходит так называемая трансформация жгутиков: в дочерних клетках один из жгутиков двужгутиковой клетки (длинный и активный) переходит в другое состояние (короткий и неподвижный); трансформируются также и ассоциированные с базальными телами корешковые структуры. Например, в процессе деления клетки гетероконтов опущенный двига-

тельный жгутик превращается в гладкий рулевой.

Кончик жгутика или реснички устроен весьма специфично: В-трубочки короче А-трубочек, а периферические дуплеты короче центральной пары синглетов. Таким образом, срез через самый кончик жгутика или реснички выявит либо две центральные трубочки, либо две центральные трубочки и девять периферических А-трубочек (рис. 250*а*). Центральные трубочки прикрепляются к плазматической мембране различными способами; способ крепления видоспецифичен (рис. 250*б*).

Конфигурация микротрубочек аксонемы $9 \times 2 + 2$ чрезвычайно консервативна. Диаметр аксонемы всегда 0,25 мкм, и расположение таких дополнительных элементов, как динеиновые ручки, нексиновые мостики и радиальные спицы, всегда имеет одинаковую периодичность вдоль аксонемы. Однако есть и отклонения от нормы. Жгутики гамет некоторых грегариин и диатомовых имеют необычный набор микротрубочек в аксонеме: $9 \times 2 + 5$, $9 \times 2 + 0$, $6 \times 2 + 0$ или $3 \times 2 + 0$. Клетки с такой абберантной аксонемой еще подвижны, но гораздо менее активны, чем протисты с нормальным набором микротрубочек.

Асимметрия микротрубочек на срезах кончика реснички и жгутика порождает предположение, что их активность определяется скольжением периферических дуплетов друг относительно друга (рис. 251). Доказательства скольжения микротрубочек были получены при ультраструктурных исследованиях изогнутых в разных направлениях ресничек. Конструкция из периферических дуплетов и центральной пары микро-

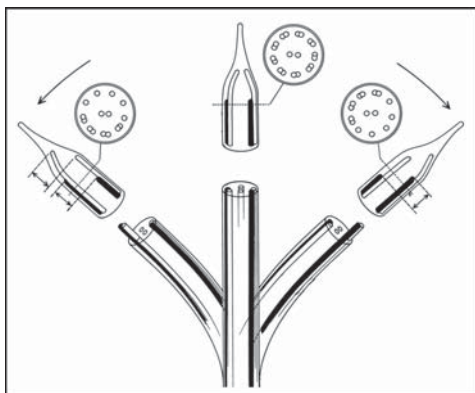


Рис. 251. Модель показывает механизм скольжения наружных дуплетов микротрубочек относительно друг друга при изгибании реснички (по Сатиру).

трубочек, связанных нексиновыми мостиками и радиальными спицами, преобразует скользящее движение периферических дуплетов в изгибание реснички.

Динеиновые ручки, как сейчас уже установлено, обладают АТФазной активностью; именно они генерируют усилие в ресничке и жгутике (рис. 252). В состоянии покоя (неподвижности) динеиновая ручка расположена перпен-

дикулярно обоим дуплетам и прикреплена обоими концами. Когда АТФ связывается с динеином, ручка быстро открепляется от В-трубочки и сильно сгибается. При гидролизе АТФ ручка вытягивается вниз под углом около 40° . Когда уходят продукты гидролиза (АДФ+Ф), расправленная ручка прикрепляется к новому сайту. Затем она меняет свою конформацию, вновь превращаясь в перпендикулярный мостик и сдвигая противоположный дуплет в направлении вершины реснички. Этот цикл — прикрепление, транслокация, открепление и трансформация динеиновой ручки — повторяется с высокой скоростью, примерно 50 раз в секунду. Плазматическая мембрана реснички обеспечивает равномерное распределение АТФ на всех уровнях аксонемы. Известно, что динеиновая ручка состоит по меньшей мере из пяти субъединиц, а ее работа является следствием конформации субъединиц, зависящей от наличия или отсутствия АТФ, АДФ+Ф и Ca^{2+} .

Удивительно плавное изгибание реснички или жгутика должно быть

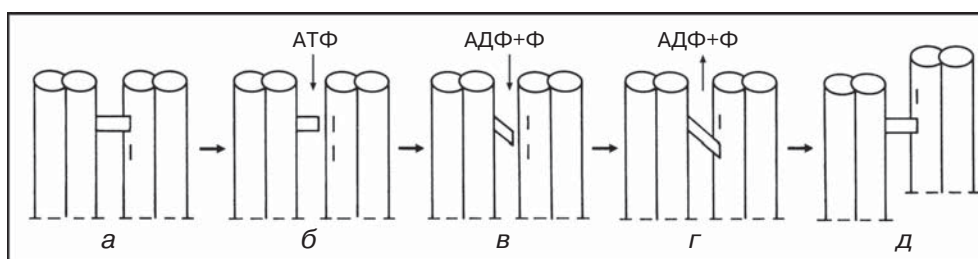


Рис. 252. Схема цикла работы динеиновых ручек: а — динеиновые ручки А-трубочки прикрепляются к соседней В-трубочке в отсутствие АТФ; б — связывание АТФ с динеином вызывает открепление и укорачивание динеиновой ручки; в, г — расщепление АТФ сочетается с наклоном ручки на угол приблизительно 40° и прикреплением к другому сайту В-трубочки; д — возвращение динеиновой ручки в исходное состояние вызывает сдвиг (скольжение) соседнего дуплета (по Сатиру).

результатом слаженной работы различных ручек на разных дуплетах. Например, если эффективный удар реснички направлен влево, динеиновые ручки верхних дуплетов (на поперечном срезе) должны быть активны, а нижних дуплетов — пассивны. Противоположная ситуация должна иметь место при возвратном ударе: активными должны быть нижние дуплеты. Предполагается, что центральные микротрубочки выполняют регуляторную функцию. По крайней мере, для некоторых ресничек с трехмерным биением (например, *Paramecium*) было показано, что центральная пара микротрубочек вращается внутри центральной оболочки. Другие исследователи полагают, что ротация представляет собой пассивный процесс и что центральные микротрубочки лишь сообщают аксонеме дополнительную прочность.

Биение реснички подразделяется на две фазы: эффективный удар и возвратное движение (см. рис. 247б). Во время эффективного удара ресничка остается практически прямой, изгибаясь только в основании. При возвратном движении ресничка изогнута по всей длине, т.к. волна пробегает от основания к кончику реснички; причем ресничка проходит вблизи поверхности клетки. Во время эффективного удара ресничка перемещает значительный объем окружающей воды, а при возвратном движении она захватывает лишь небольшое ее количество. В результате либо организм перемещается в противоположном по отношению к эффективному удару реснички направлении, либо она движет воду в направлении эффективного удара.

Движение жгутика может быть иным. Описано множество вариантов — от биения в одной плоскости до спирального (винтового) удара (рис. 253). Синусоидальная волна жгутика вызывает токи воды, которые перемещают организм вперед. Если жгутик расположен на заднем конце клетки, то синусоидальная волна направлена от его основания к кончику. Если жгутик отходит от переднего конца клетки, волна часто направлена от кончика жгутика к его основанию. В обоих случаях особи плывут вперед. У простейших, имеющих жгутики с мастигонемами (как у *Ochromonas*, рис. 254), волна от основания к кончику жгутика может перемещать организм по направлению к кончику жгутика. Это происходит потому, что мастигонемы, подобно веслам, меняют гидродинамическое усилие на обратное.

Существует множество различных типов ресничной и жгутиковой подвижности, и у некоторых организмов они меняются в зависимости от активности

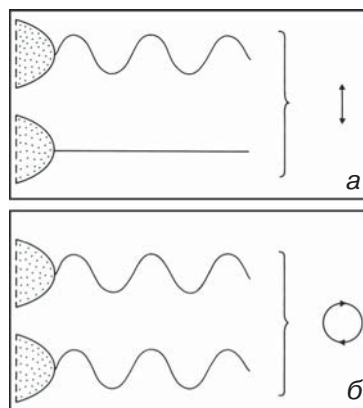


Рис. 253. Схема форм биения жгутиков: вид сбоку и сверху. а — плоская волна; б — трехмерная волна.

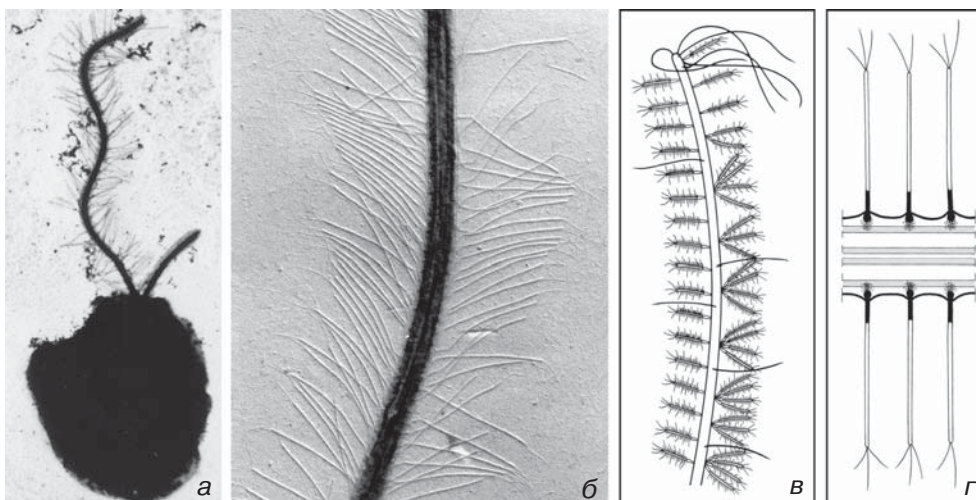


Рис. 254. Мастигонемы хризомонад. *а* — длинный опушенный и короткий гладкий жгутики *Poterioochromonas*; *б* — мастигонемы жгутика *Paraphysomonas cylindrophora*; *в* — схема расположения нескольких типов¹ мастигонем на длинном жгутике *Ochromonas danica*; *г* — схема крепления трехчленных мастигонем², или страминопилей (*б* — любезно предоставлен Б. Ледбитером, Бирмингем; *в* — по Буку). Увел.: *а* — 4 500×, *б* — 15 000×.

клетки. Например, некоторые реснички используются как для движения, так и для питания. В результате возникает вопрос: как регулируется биение реснички или жгутика? Реснички и жгутики способны менять направление эффективного удара. Это лучше всего можно видеть на классическом примере реакции избегания у *Paramecium* (рис. 255). Когда *Paramecium* наталкивается на препятствие, она резко отплывает назад и после периода беспорядочного вращения уплывает в новом направлении. Такое поведение объясняют следующим образом: контакт с препят-

ствием вызывает деполяризацию плазматической мембраны, соответствующее изменение ее проницаемости для кальция и затем всплеск концентрации кальция в ресничках. В результате меняется направление эффективного удара, и клетка плывет назад. Сразу после деполяризации мембраны начинается вывод кальция из цитоплазмы, и вскоре его уровень достигает той точки, когда клетка не совершает поступательного движения ни назад, ни вперед. Малосогласованное биение ресничек приводит к постепенной переориентации переднего конца особи (фаза беспоря-

¹ Здесь два типа мастигонем: трехчленные одиночные на левой стороне жгутика и они же собраны в пучки по 2–4 на правой стороне, длинные простые волоски пучком на вершине жгутика и они же редко распределены по всей его длине. — Прим. пер.

² Базальная часть мастигонемы (черным) закреплена в периферической цитоплазме жгутика, средняя полая часть мастигонемы увенчана на конце двумя-тремя терминальными филаментами. — Прим. пер.

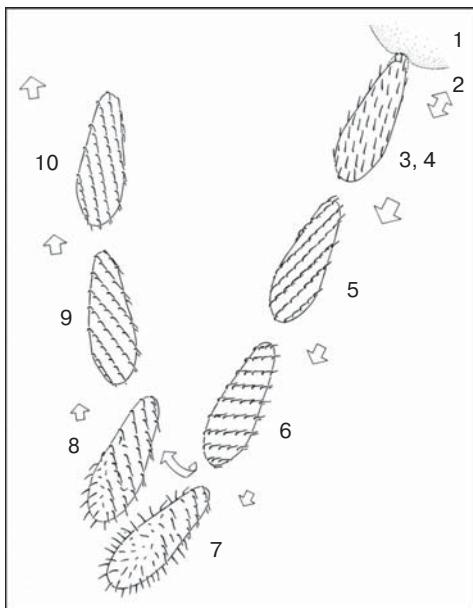


Рис. 255. Биоэлектрические и двигательные явления при реакции избегания у *Paramecium*, вызванные точечным воздействием. Скорость плавания пропорциональна размерам стрелок. Реснички изображены в заключительной фазе рабочего удара метакрональной волны (исключение: исходная синхронная реверсия ресничек (4) и инактивированные реснички (7, 8)). Переориентация при повороте в конце попятного движения (4–7) произвольна и является результатом временного прекращения биения ресничек (7, 8) (из: Machemer and de Peyer: Verh. Dtsch. Zool. Ges. 70 [1977] 86).

дочного вращения). Наконец, когда концентрация кальция внутри клетки возвращается к норме, инфузория снова плывет вперед.

Предполагалось, что агрегаты внутримембранных частиц в основании реснички представляют собой кальциевые каналы, причем расположенные так, будто соответствуют периферическим дуплетам (см. рис. 249в). Однако де-

тальные наблюдения на других инфузориях выявили иное, чем у *Paramecium*, расположение этих агрегатов, часто не соответствующее девятилучевой симметрии. Роль кальция в регуляции ресничной и жгутиковой активности показана во многих работах, поэтому вполне вероятно, что он может накапливаться в определенных зонах внутри клетки. Предполагается, что такими местами служат субмембранные альвеолы. Если так, то альвеолы выступают аналогом саркоплазматического ретикулума скелетной мускулатуры позвоночных.

У ресничных и многожгутиковых протистов не только регулируется биение отдельных ресничек и жгутиков, но и координируется активность этих оргanelл. Это лучше всего видно на примере метахрональных волн ресничек *Paramecium* и жгутиков *Opalina*. Каждая ресничка *Paramecium* бьет с небольшим сдвигом по фазе относительно биения следующей реснички в кинете. В соседних кинетах реснички, бьющие синфазно, расположены наискось по отношению к продольной оси тела. Это дает характерную картину косога распространения волн (рис. 256). При движении клетки вперед метахрональные волны движутся сзади и слева по направлению вперед направо. В настоящее время считается, что биение ресничек координируют возникающие при их взаимодействии гидродинамические эффекты. Тесно ассоциированные друг с другом реснички, как в пароральной (ундулирующей) мембране *Oligohymenophorea* или в циррах брюхо-ресничных инфузорий, движутся в высшей степени согласованно, или синхронно. Возникает впечатление, будто это единое

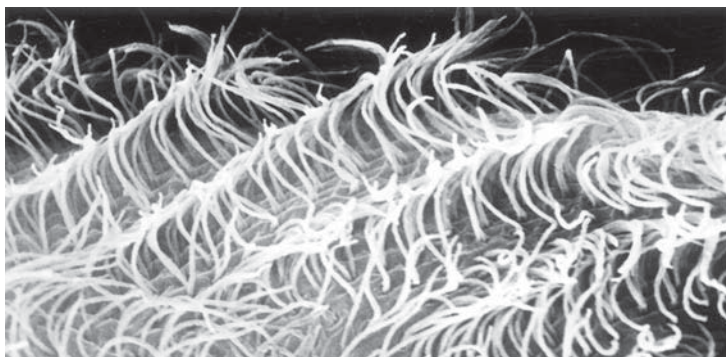


Рис. 256. Метахрональные волны ресничек *Paramecium* (из: Hausmann: Mikrokosmos 63 [1974] 165). Увел.: 2 000х.

целое. Ранее считалось, что в составе таких сложных органелл реснички механически связаны друг с другом, однако подтверждения этому отсутствуют. Тщательные наблюдения показывают, что цирры и мембранеллы состоят из несвязанных, но предельно сближенных ресничек; а механически связанные реснички обнаружены лишь в единичных случаях.

Другая устаревшая гипотеза гласила, что ресничную активность координирует так называемый нейромоториум или даже «мозг» с нейрофибриллярными элементами (что-то вроде «нейронов» на субклеточном уровне). Эти идеи основывались на результатах импрегнации серебром, которая выявляла некоторые из фибриллярных систем инфрацелиатуры инфузорий. Определенный вес таким заключениям придавал тот факт, что ранние методы импрегнации протистов серебром исходно использовались для окраски нейронов позвоночных. Со временем было показано, что некоторые из межресничных связей можно разрушить без последующей утраты координации. Результаты электрофизиологических экспериментов также противоречили этой гипотезе. Еще

один сильный аргумент против координации движения посредством нейрофибриллярной сети основан на наблюдениях за *Mixotricha paradoxa*. Этот жгутиконосец обитает в кишечнике термитов. Его поверхность покрыта спирохетами-комменсалами. Спирохеты не связаны друг с другом, но, тем не менее, двигаются метахронально, подобно жгутикам *Opalina*.

Существуют разные формы метахронии (рис. 257). Когда эффективный удар идет в направлении фазового сдвига, она называется симплектической метахронией, которая часто обнаружи-

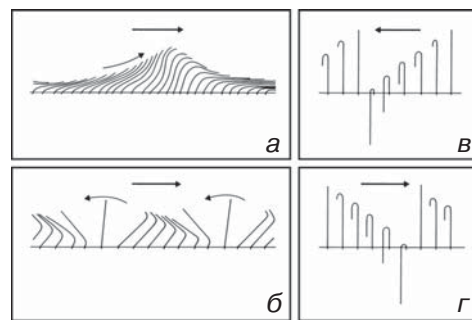


Рис. 257. Схематическое изображение форм волны при биении ресничек. а — симплектический удар, б — антиплектический удар, в — лейоплектический удар, г — дексиплектический удар (по Сли).

вается у таких эндокомменсалов, как *Opalina* и *Isotricha*. Если эффективный удар направлен под прямым углом и вправо к фазовому сдвигу, это будет дексиоплектичная метахрония, обнаруживаемая у большинства свободноживущих инфузорий, в частности у *Paramecium*. Такой тип метахронии сочетается с вращением клетки против часовой стрелки, но при увеличении вязкости окружающей среды он может меняться. Например, при помещении *Paramecium* в вязкий раствор метилцеллюлозы форма метахронии меняется на симплектическую.

Некоторые реснички и жгутики в дополнение к описанной базовой комплекции имеют определенные морфологические усложнения. Например, жгутики эвгленовых, кинетопластид и поперечный жгутик динофлагеллат содержат параксиальный тяж, который проходит параллельно аксонеме и служит, вероятно, для жесткости (см. рис. 24б). Рулевой жгутик некоторых динофлагеллат имеет пучок сократимых филаментов, который позволяет этим протистам быстро стягивать жгутик в цитоплазму. Многие жгутики несут дополнительные внеклеточные структуры, связанные с плазматической мембраной, например мастигонемы (см. рис. 24а, 254) и чешуйки (см. рис. 168). Ундулирующие мембраны трипаносом (см. рис. 50), вероятно, особенно эффективны при движении в относительно вязкой среде. Особая модификация жгутика описана у кинетопластиды *Cryptobia* — симбионта сперматеки наземных улиток *Triadopsis* и *Helix*. Мембрана жгутика формирует пальцевидные выросты, которые закручиваются вокруг

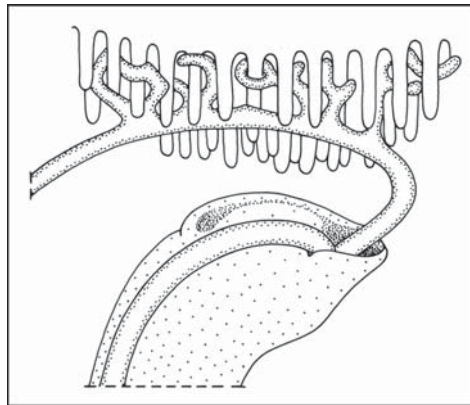


Рис. 258. Трипаносоматида *Cryptobia* использует жгутик в качестве фиксирующего приспособления (по Карренту).

микровиллей эпителиальных клеток сперматеки, закрепляя жгутиконосца на клетках хозяина (рис. 258).

Аксостиль и коста

Аксостиль — это массивный жгут из плотно упакованных лент микротрубочек, представляющий собой осевой скелет клетки (см. рис. 21, 40). Он встречается у оксимонад, трихомонад и гипермастигид. У некоторых аксостиль подвижен, что обеспечивает изгибание и скручивание клетки. Кроме того, у определенных протистов он способен поворачиваться вокруг собственной оси, что придает организму дополнительную подвижность. Помимо других белков, из аксостилей был выделен динеин с АТФазной активностью. Морфологические исследования выявили между микротрубочками мостики, которые предположительно представлены динеином. Поэтому вполне правомерно предположить, что подвижность аксостилия обеспечивается тем же фунда-

ментальным механизмом, который задействован в движущихся жгутиках и ресничках: скольжением микротрубочек друг относительно друга при участии динеиновых молекул и АТФ.

Ряд имеющих аксостиль жгутиконосцев также содержат построенную из белка палочковидную органеллу, называемую костью, которая начинается от базального тела жгутика и простирается к заднему полюсу клетки. На электронно-микроскопических изображениях она выглядит как поперечно исчерченная фибрилла. Кроме опорной функции, коста, возможно, обеспечивает некоторые изгибательные движения этих организмов.

Гаптонема

Клетка гаптомонад несет два жгутика, и между ними расположен вырост клеточной поверхности — гаптонема (см. рис. 60). Эта органелла обнаружена только у представителей Haptomonada. Диаметр ее примерно такой же, как у жгутика, однако длина сильно варьирует у разных видов. На поперечных срезах видно, что под плазматической мембраной находятся 6–7 микротрубочек, окруженных цистерной эндоплазматического ретикулаума. Гаптонема очень подвижна и может скручиваться за 0,01–0,02 секунды; процесс расправления занимает от 2 до 10 секунд. Обеспечивающие эту активность движущие силы еще неизвестны. Этот вырост клеточной поверхности имеет клейкую поверхность и, вероятно, служит для прикрепления к субстрату. Убедительно показано лишь одна важная функция гаптонема: она участвует в захвате пищи (см. рис. 277).

Амебоидное движение

Под амебоидным движением обычно понимают локомоцию определенных протистов при помощи псевдоподий, однако само явление и его общий механизм можно применить и к другим формам движения или течения цитоплазмы, которые (например, циклоз) являются естественным свойством как протистов, так и других эукариот. Следует помнить, что движение цитоплазмы не всегда приводит к перемещению клетки или изменению ее формы.

Помимо *Dictyostelium*, амебоидное движение наиболее интенсивно изучалось у лобозных амеб *Amoeba proteus* и *Chaos chaos*, тогда как механизм движения у многих других иначе организованных амеб с псевдоподиями разного типа в основном неизвестен. У *Amoeba proteus* на конце растущей псевдоподии находится прозрачная зона в форме гиалиновой шапочки, которая переходит в тонкий гиалиновый слой, окружающий всю клетку (рис. 259). Во время роста псевдоподии гранулярная цитоплазма ее центральной части течет вперед (золь-состояние эндоплазмы). Однако в кортикальной области цитоплазма неподвижна (гель-состояние эктоплазмы). Когда золь-эндоплазма достигает гиалиновой шапочки, она фонтаном растекается в соседние кортикальные области, где превращается в гель и становится частью эктоплазмы. На заднем конце амебы, уроиде, идет постоянное превращение эктоплазмы в эндоплазму (рис. 259). При движении *Amoeba proteus* на ее вентральной поверхности в середине передней зоны развивается множество миниподий (от-

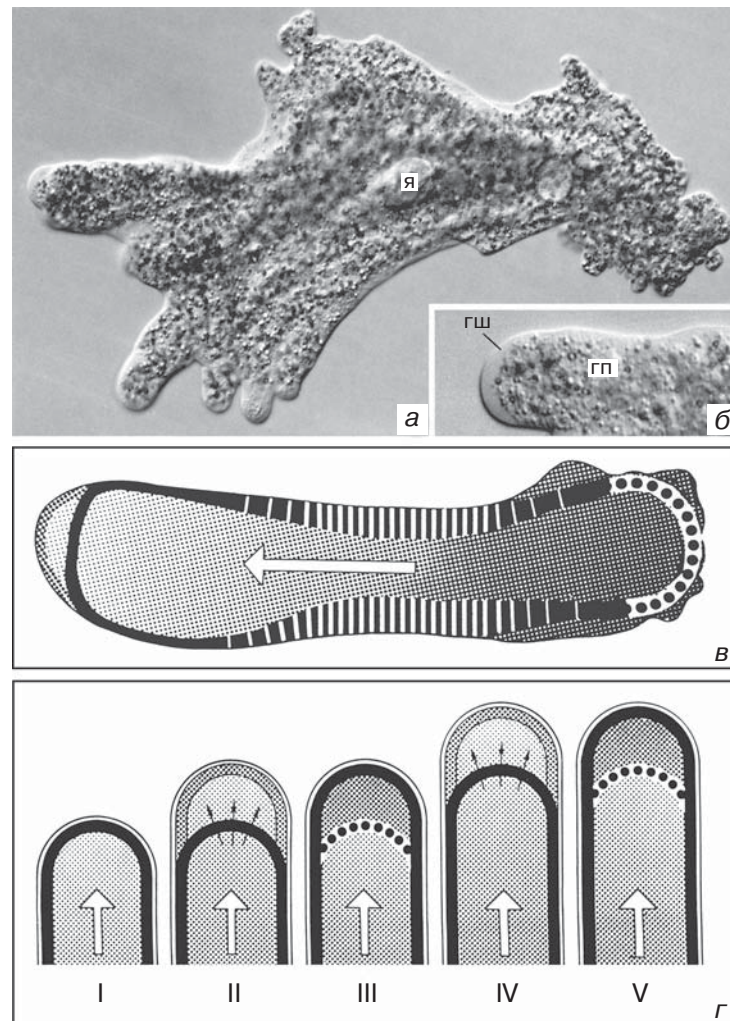


Рис. 259. Амебоидное движение: *a* — локомоторная форма *Amoeba proteus*. *я* — ядро. *б* — во фронтальной зоне псевдоподий *A. proteus* четко различимы гиалиновая шапочка (гш) и гранулоплазма (гп). *в* — модель потока цитоплазмы (стрелка); светлая зона — золь, темная штриховка — гель, сплошная черная линия — вновь сформированная сеть микрофиламентов, пунктирная черная линия — сеть сократившихся микрофиламентов, линия черных точек — деполимеризация микрофиламентов. *г* — схема формирования псевдоподии: отслоение плазматической мембраны от кортикального слоя (II, IV), формирование нового слоя микрофиламентов на кончике псевдоподии и разборка старого кортикального слоя на границе гранулоплазмы и гиалоплазмы (III, V), замена золь (показано светлой штриховкой) на гель гиалоплазмы в кончике псевдоподии (показано темной штриховкой) (из: Stockem and Kloposca: Int. Rev. Cytol. 112 [1988] 137). Увел.: *a* — 350×, *б* — 400×.

дельных микровыростов длиной до 8 мкм и диаметром 0,5 мкм). Они содержат F-актин и прикрепляют амебу к субстрату.

У амеб были выделены как миозин, так и актин, которые, как известно, задействованы в клетках многоклеточных животных и обеспечивают мышечное сокращение. Нет сомнений, что они играют ту же роль и у амеб, создавая движущую силу, которая обеспечивает течение цитоплазмы. Однако есть некоторая неясность в том, как это происходит. В настоящее время существуют две основные гипотезы: гипотеза гидравлического давления и гипотеза сокращения фронтальной зоны. Согласно обеим гипотезам, перемещение осуществляется за счет трансформации эктоплазмы в эндоплазму или эндоплазмы в эктоплазму.

В соответствии с гипотезой гидравлического давления, под плазматической мембраной всей клетки находится акто-миозиновая сеть. Она сокращается в срединно-задней части клетки и генерирует силу, которая выдавливает цитоплазму в растущие псевдоподии. Это предположение было подтверждено наблюдениями за слизевиком *Physarum*, имеющим характерное челночное движение цитоплазмы. В этом случае не приходится сомневаться, что движение цитоплазмы вызвано задне-передним градиентом давления. Эту гипотезу можно экстраполировать и на других лобозных амеб, поскольку в зоне уроида у них найдено большое скопление актиновых филаментов, а многочисленные складки плазмалеммы уроида, возможно, указывают на процесс сокращения.

Гипотеза сокращения фронтальной зоны утверждает, что движущие силы потока цитоплазмы возникают в передней части растущей псевдоподии. Предполагается, что на кончике псевдоподии цитоплазматический золь переходит в состояние геля и, сокращаясь в ходе этого процесса, подтягивает сюда следующую порцию золь-цитоплазмы. Эктоплазма перемещается по периферии клетки назад, оставаясь в состоянии сокращения (геля) до тех пор, пока не достигнет уроида, где опять трансформируется в золь. Эта гипотеза опирается на два наблюдения. Во-первых, течение цитоплазмы в новообразующейся псевдоподии часто начинается на самом переднем крае. Причем, если экспериментально понизить давление в цитоплазме уроида, это не повлияет на течение цитоплазмы. Во-вторых, было показано, что после удаления плазматической мембраны цитоплазма при определенных условиях способна генерировать поток, подобный наблюдаемому в интактной псевдоподии.

До сих пор не получены экспериментальные данные, которые однозначно подтвердили бы одну из этих гипотез. Однако недавние измерения показали, что высокое давление образуется не только на заднем конце, но и в средней части клетки.

Силы, возникающие при полимеризации актина и взаимодействии его с миозином (как миозином I, так и миозином II), обеспечивают подвижность клеток многоклеточных, включая и формирование ламеллиподий. (По всей вероятности, авторы подразумевают многочисленные цитологические исследования, выполненные на культурах фиб-

робластов позвоночных, в том числе работы по изучению локомоции фибробластов. — Прим. ред.) Считается, что подобные механизмы задействованы и при локомоции мелких амёб.

Многочисленные данные по организации и сократительной активности микрофиламентов (и основанной на этом физиологии амёбоидного движения) получены при изучении челночного движения у *Physarum*. В жизненном цикле этого слизевика имеется большой набор различных стадий. Кроме того, при экспериментальных воздействиях получены формы, неизвестные в природе.

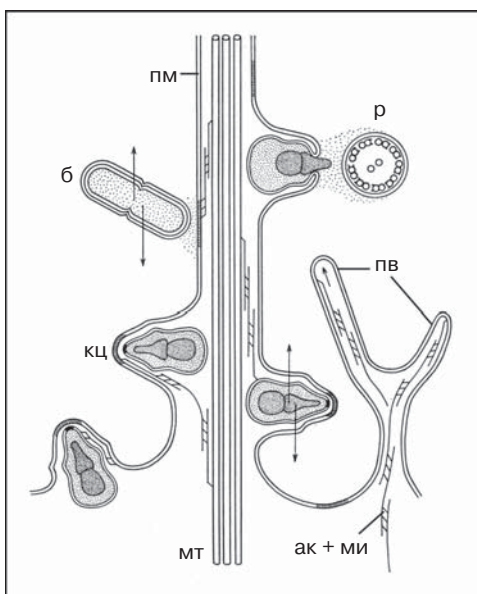


Рис. 260. Схема транспорта кинетоцист и бактерий вдоль аксоподии и формирования псевдоподий у солнечников. ак + ми — акто-миозиновые филаменты, б — фиксированные на поверхности аксоподии бактерии, кц — кинетоциста, мт — микротрубочки, пв — псевдоподиальные выросты, р — ресничка жертвы, стрелки — направление транспорта (по Барделе).

де. Изучение разнообразных форм *Physarum* показало, что организация филаментов сильно различается по степени сложности у разных особей одного вида: от довольно примитивного акто-миозинового кортекса под плазмалеммой жгутиковых и амёбоидных клеток до крайне сложно организованных акто-миозиновых фибрилл, пронизывающих цитоплазматический матрикс плазмодиев. Система кортикальных микрофиламентов выполняет две основные функции: вместе со спектриноподобными белками мембраны она стабилизирует поверхность клетки и участвует в морфогенетических процессах. Кроме того, сократительная активность акто-миозинового кортекса обеспечивает градиент гидравлического давления, которое через гель-золь переход приводит к перемещению цитоплазмы. Показано, что помимо актина и миозина в сборке и разборке системы микрофиламентов *Physarum* и контроле их многочисленных функций участвуют различные связанные с актином белки. Внутриклеточный Ca^{2+} играет решающую роль в регуляции сборки микрофиламентов и их сократительной активности, контролируя АТФазу миозина. Более того, обратная связь Ca^{2+} /цАМФ, по-видимому, функционирует как осциллятор, запускающий типичное челночное движение цитоплазмы с периодом порядка минуты.

Актин и миозин определенно участвуют и в других типах сокращений клетки. Они образуют сократительное кольцо микрофиламентов, формирующее борозду деления при цитокинезе инфузорий. Более того, предполагается (хотя еще нет достоверных данных), что циклоз пищеварительных вакуолей и

других органелл также осуществляется акто-миозиновым комплексом. Было показано, что актин является важным компонентом цитофарингальной корзинки инфузорий. Предполагается, что у *Actinopoda* актин и миозин обеспечивают перемещение кинетоцист внутри аксоподий, а также участвуют в строительстве псевдоподий (рис. 260).

Эвгленоидное движение

Пластичное червеобразное движение эвгленовых часто называется метаболизией или метаболическим движением: перистальтические волны сокращения прокатываются вдоль тела (рис. 261). У видов *Distigma* можно разграничить по меньшей мере две фазы движения: локальное расширение тела рас-

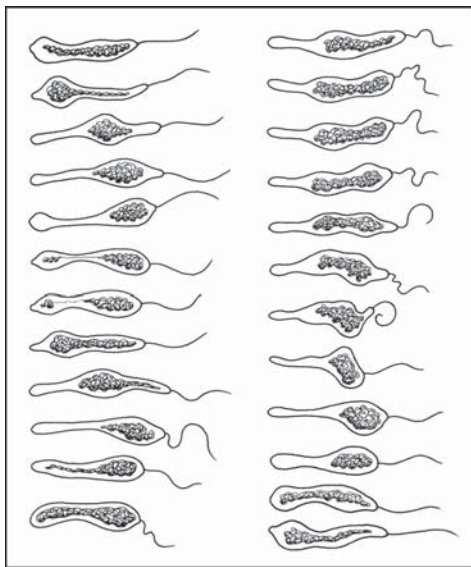


Рис. 261. Типичное эвгленоидное движение (или метаболия) у *Distigma*. Временной промежуток между фазами — около 2 секунд (из: Hausmann and Hülsmann: Photo-Med' 4 [1981] 253).

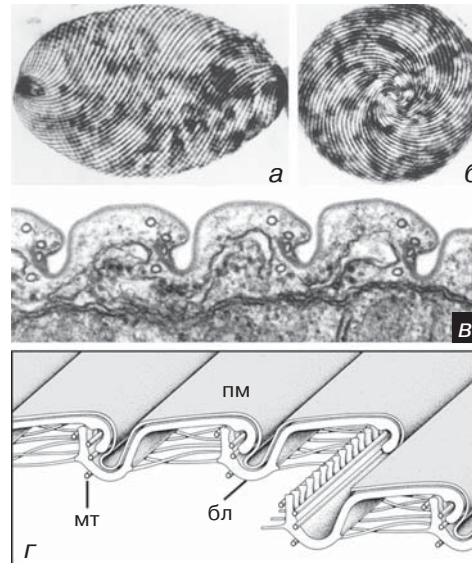


Рис. 262. Покровные структуры эвгленовых. а, б — система аргентофильных линий *Euglena*; в — спиральные структуры образованы субмембранными белковыми лентами; г — схема строения покровов *Astartia longa*; мт — микротрубочки, пм — плазматическая мембрана, бл — белковые ленты (а и б — из: Foissner: Acta biol. Acad. Sci. Hung. 28 [1977] 157; в — любезно предоставлен Т. Сузаки, Кобе; г — по Сузаки и Вильямсону). Увел.: а и б — 720х, в 65 000х.

пространяется в виде перистальтической волны от заднего полюса клетки к переднему; когда расширение достигает передней части тела, возникает отток цитоплазмы назад. После окончания цикла движения организм восстанавливает свою первоначальную форму. Хотя эвгленоидное движение часто связано с субстратом, клетка может передвигаться и без контакта с поверхностью.

Механизм этого движения до конца еще не выяснен. Кортекс эвгленовых подразделен на идущие по спирали пелликулярные полосы (рис. 262). Эти

полоски соответствуют субмембранным белковым лентам. Под ними проходят микротрубочки, расположение и количество которых у разных видов различно. У ряда видов ленты жестко связаны между собой; такие виды не способны к эвгленоидному движению. В отношении подвижности *Distigma* предполагают, что расширение клетки вызвано активностью субпелликулярных микротрубочек, а отток цитоплазмы назад — результат золь-гель перехода при участии акто-миозинового комплекса.

Сокращения клетки

Некоторые разноресничные инфузории способны быстро сокращаться. Например, *Stentor* может за миллисекунды сжаться до одной трети своей длины. На восстановление первоначальной формы уходит 5–10 секунд.

Элементы, обеспечивающие сокращение и удлинение (релаксацию), расположены в кортексе. Кинетида этих гетеротрих организованы в продольные кинеты. Каждая кинетида состоит из двух базальных тел, одно из которых — обычно заднее — несет ресничку. От каждой кинетосомы, несущей ундулоподию, отходит постцилиарная лента микротрубочек, направленная к заднему концу клетки. Поскольку эти постцилиарные корешки длиннее расстояния между кинетидами, они последовательно накладываются один на другой и могут взаимодействовать между собой (рис. 263). Таким образом, каждая кинета сопровождается лентой перекрывающихся постцилиарных микротрубочек (постцилиодесмой), которая простирается от переднего до заднего полюса клетки.

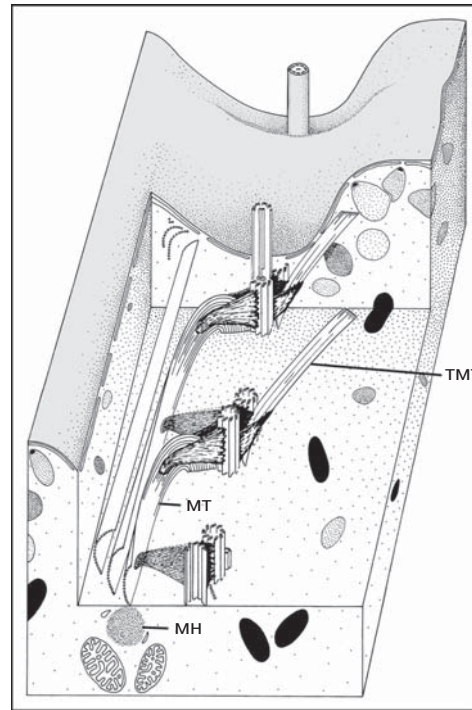


Рис. 263. Схема организации кортекса разноресничной инфузории *Eufolliculina*. Мионемы (мн) — сократимые пучки микрофиламентов — обеспечивают быстрые сокращения клетки, ленты микротрубочек (мт) — восстановление формы клетки. тмт — трансверсальные микротрубочки (из: Mulisch et al.: *Protistologica* 17 [1981] 285).

В цитоплазме под каждой лентой микротрубочек расположена мионема — пучок из микрофиламентов толщиной 4 нм каждый. Эта мионема всегда окружена цистернами эндоплазматического ретикулума. Некоторые наблюдения и эксперименты позволяют считать, что упомянутые быстрые сокращения связаны с активностью мионем. Во время сокращения микрофиламенты становятся толще (10–12 нм) и короче, а также приобретают вид тру-

бочек. Это конформационное изменение не требует АТФ, но чувствительно к концентрации кальция. Следовательно, прилегающие к мионемам цистерны ЭПР выступают в качестве депо кальция и, таким образом, аналогичны саркоплазматическому ретикулуму скелетных мышц позвоночных. Предположительно, они высвобождают кальций при некой стимуляции, а позднее активно закачивают его обратно в просвет цистерны, регулируя таким образом степень сокращения мионем.

Ленты микротрубочек, по-видимому, активно участвуют в процессе возврата клетки в исходное состояние. Когда клетка сжимается, они пассивно скользят друг по другу. Когда же клетка вытягивается, они, по-видимому, активно скользят в обратном направлении,

используя динеиновые ручки. Действуя таким образом, постцилиарные ленты микротрубочек возвращают клетку в исходное состояние. Это подтверждается обнаружением похожих на мостики элементов между соседними лентами микротрубочек; при сокращении мостики не контактируют с соседними микротрубочками, но, по-видимому, связываются с ними при удлинении клетки.

Этот механизм сокращения-удлинения, основанный на антагонистическом взаимодействии двух сократительных структур, вероятно, широко распространен среди представителей *Heterotrichea*.

Сокращения стебелька

Многие кругоресничные инфузории (перитрихи) прикрепляются к субстра-

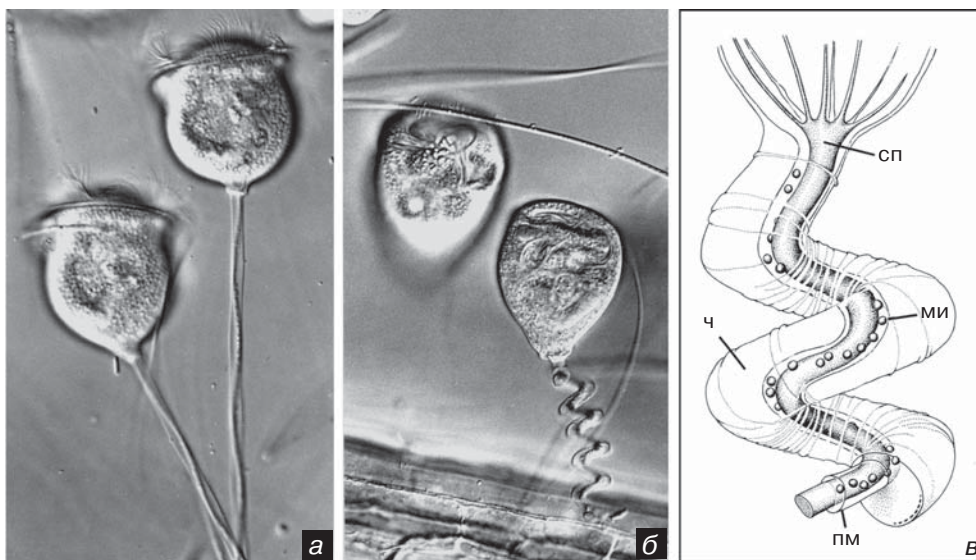


Рис. 264. Расправленный стебелек *Vorticella* (а) и медленное его распрямление после мгновенного сокращения (б); схема строения стебелька (в): спазмонему (сп) сопровождают многочисленные митохондрии (ми), ч — внеклеточный чехол стебелька, пм — плазматическая мембрана (а и б — из: Kleinig and Sitte: Zellbiologie, Stuttgart 1992; в — по Амосу). Увел.: а и б — 220х.

ту стебельком, и у некоторых видов он сократим. В расслабленном состоянии стебельки довольно длинные и прямые. При раздражении инфузории стебелек резко сокращается, принимая форму штопора (рис. 264). Сам стебелек — это внеклеточный чехол с проходящим внутри него выростом клетки. Выrost ограничен плазматической мембраной и содержит пучок филаментов толщиной 2–3 нм (этот пучок называется спазмонемой), а также идущие из клетки узкие каналы ЭПР и, вероятно, митохондрии. У *Vorticella* спазмонема имеет толщину около 1 мкм, тогда как диаметр стебелька 5–7 мкм. На срезе стебелька клеточный выrost расположен асимметрично — отодвинут к периферии. Параллельно клеточному выросту с противоположной стороны чехла вдоль всего стебелька проходят продольные структуры жесткости в виде палочек. Остальной объем чехла заполнен фибриллярным матриксом невыясненного состава.

Удалось доказать, что сокращение стебелька не требует АТФ, но чувствительно к концентрации кальция. Надо полагать, что у перитрих механизм сокращения сходен с таковым у гетеротрих. Тонкие каналы ЭПР внутри выроста клетки, вероятно, депонируют кальций. Внеклеточный материал стебелька перитрих очень эластичен и, по-видимому, служит антагонистом спазмонемы. Для расправления стебелька не требуется активность ротовой цилиатуры. Палочки обеспечивают упругое расправление стебелька, и они же, по-видимому, ответственны за спиральную форму, которую принимает сокращенный стебелек.

Изгибание тела

Многие инфузории способны изгибать, складывать или вытягивать тело клетки (рис. 265). За эту подвижность, вероятно, отвечают те же механизмы,

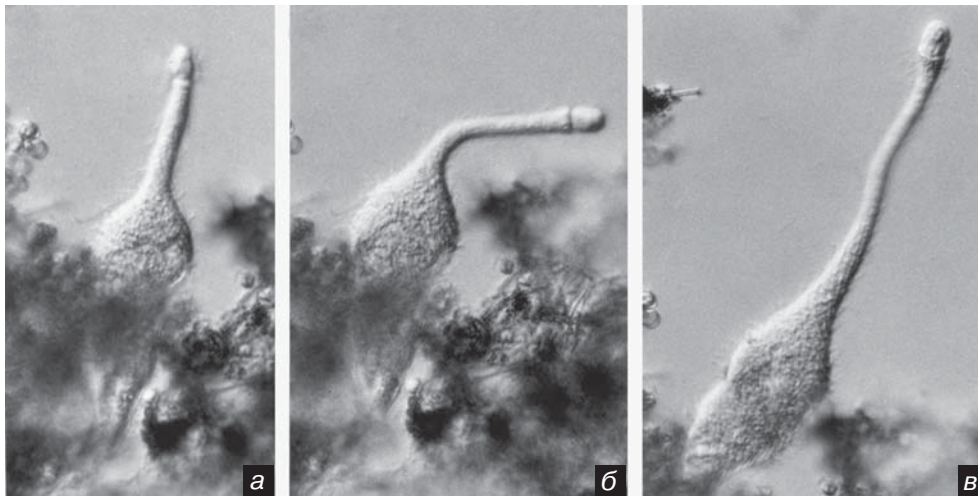


Рис. 265. Сокращение апикальной части клетки у инфузории *Lacrymaria olor* (а–в) (из: Hausmann: Mikrokosmos 76 [1987] 176). Увел.: а–в — 200×.

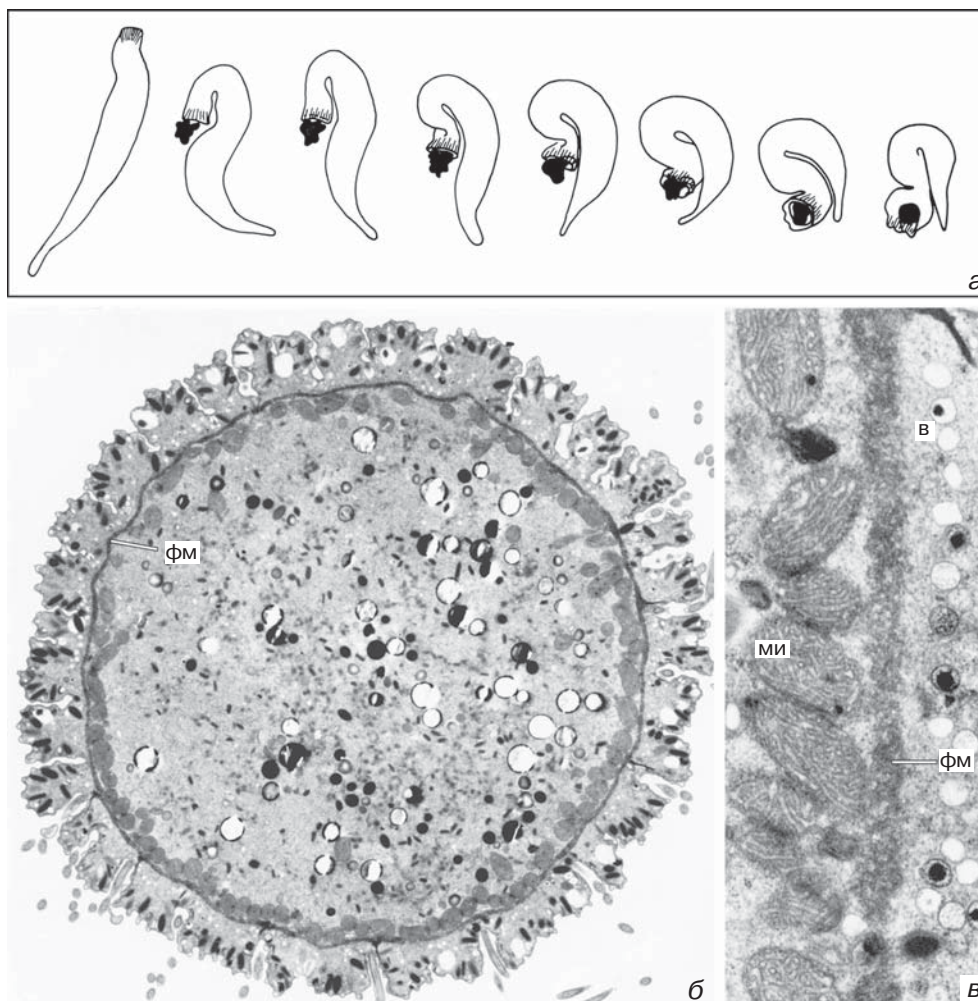


Рис. 266. Схема последовательных сокращений инфузории *Homalozoon* во время поглощения пищи (а); б, в — на поперечных срезах *Homalozoon* видна непрерывная оболочка из филаментов (фм), которая отделяет внутреннюю цитоплазму с митохондриями от кортикальной области клетки. ми — митохондрии, в — везикулы (из: Kuhlmann et al.: *Protistologica* 16 [1980] 39). Увел.: б — 5 500 \times , в — 30 000 \times .

которые обеспечивают клеточное сокращение. У инфузорий, способных менять форму тела, между кортексом и эндоплазмой расположен слой филаментов. Это сплетение филаментов подстластано митохондриями, а снаружи к нему при-

мыкают многочисленные мелкие пузырьки (рис. 266).

Логично предположить, что эта система филаментов сокращается в ответ на выход кальция из мелких пузырьков, расположенных кортексе. Клетка изги-

баются весьма причудливо, поэтому надо полагать, что сокращение распространяется локально, а не по всей сети филаментов. Поскольку у этих организмов не обнаружена антагонистическая система, считается, что после сокращения клетка принимает первоначальную форму за счет естественного тургора.

Другие феномены сокращения

Помимо рассмотренных, существуют и другие сократительные системы, которые участвуют в движении. В большинстве случаев механизм их работы или неясен, или неизвестен.

Одной из таких систем является корешковая система жгутикового аппарата. Корешки либо связывают кинето-

сомы между собой, либо тянутся вглубь клетки. Обнаружены пучки филаментов, которые выявляются на электронограммах в виде исчерченных фибрилл, образованных белком центрином (рис. 267). Добавление кальция вызывает сокращение этих фибрилл, что выражается в изменении периода исчерченности. Предполагается также, что помимо выполнения опорной функции они могут изменять направление эффективного удара жгутика. Это происходит, вероятно, в результате изменения ориентации кинетосомы по отношению к клеточной поверхности.

Филаменты, похожие на центриновые, но не связанные с кинетосомами, найдены у некоторых инфузорий. Они образуют филаментозный слой между кортексом и эндоплазмой (рис. 267) и,

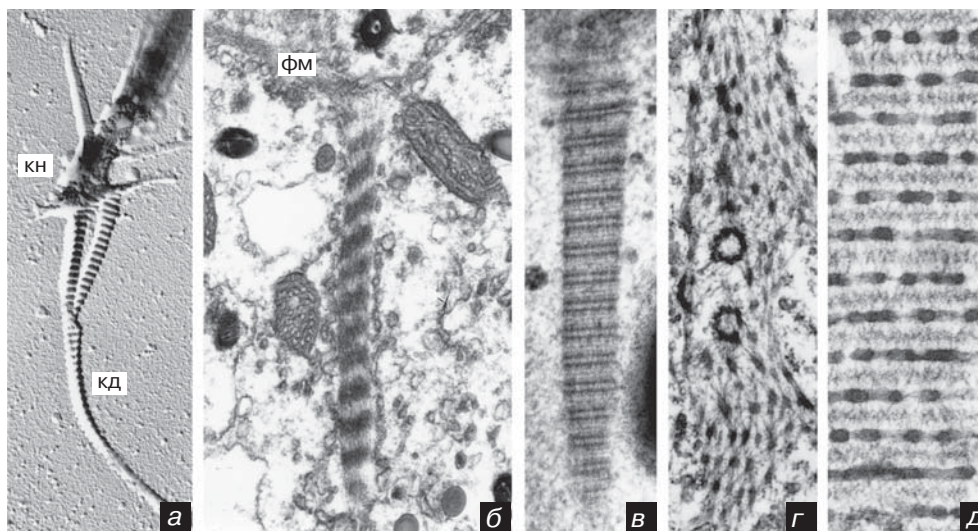


Рис. 267. Клеточные структуры, предположительно активно участвующие в изгибаниях простейшего: а — кинетодесма (кд), отходящая от кинетосомы (кн), на препарате вычлененной кинетиды; б — поперечно исчерченный пучок филаментов, прикрепленный к слою филаментов (фм) инфузории *Loxophyllum*; в — поперечно исчерченный корешок жгутика *Chilomonas*; г, д — система упорядоченных филаментов у кругоресничной инфузории *Trichodina*. Увел.: а — 25 000×, б — 20 000×, в — 60 000×, г — 30 000×, д — 65 000×.

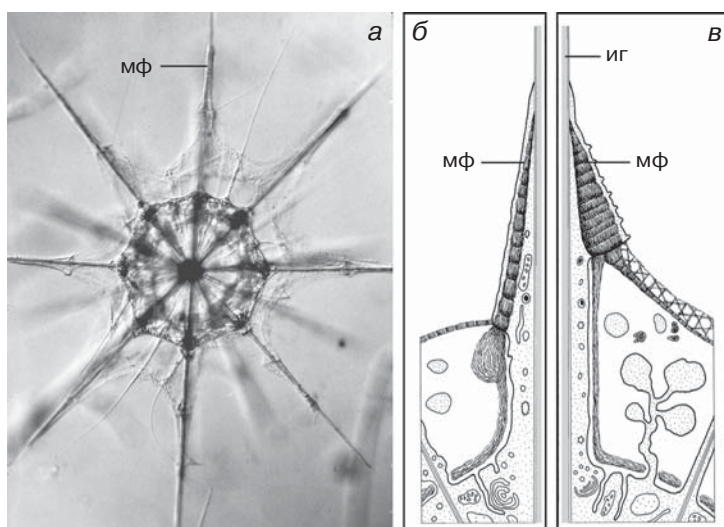


Рис. 268. Миофриски (мф) на иглах (иг) акантарий (а), в расслабленном (б) и сокращенном (в) состоянии (б и в — по Февр и Февр-Шевалье). Увел.: а — 160х.

вероятно, участвуют в изгибании клетки. От кинетосом инфузорий отходят поперечно исчерченные кинетодесмальные фибриллы, но их сократимость не доказана. А вот исчерченные фибриллы (миофриски) *Acantharea*, безусловно, сократимы. Их сокращение и расслабление вызывает движение игл, с которыми они связаны (рис. 268). По строению и функциям они похожи на мионемы, обнаруженные в щупальце динофлагеллаты *Noctiluca scintillans*.

Филаментозные системы ряда протистов выполняют неизвестные функции, как, например, в случае с кортикальными филаментами *Paramecium* (см. рис. 111). Несмотря на отсутствие экспериментальных подтверждений, такие системы обычно описывают как сократимые. Примером могут служить филаментозные тяжи прикрепительного диска *Trichodina*, о которых часто говорят, что они сообщают усилие дис-

ку в процессе присасывания этой инфузории. На деле же предположение о сократимости этих тяжей умозрительно, а их функция неизвестна.

Скольжение

Есть определенный тип движения, наиболее подходящее описание для которого — скольжение. Оно в первую очередь характерно для трофонтов грегаринов и спорозоитов¹ кокцидий. Эти организмы передвигаются по субстрату без видимых признаков сокращения или активности каких-либо органелл, генерирующих движущую силу.

Издавна предполагали, что движение грегаринов основано на направленной секреции набухающей слизи — что-то вроде реактивного двигателя. Ультроструктурные наблюдения показали, что вся поверхность клетки грегаринов скульптурирована множеством параллельно

¹ Всех зоитов кокцидий — спорозоитов, мерозоитов, оокинет. — Прим. ред.

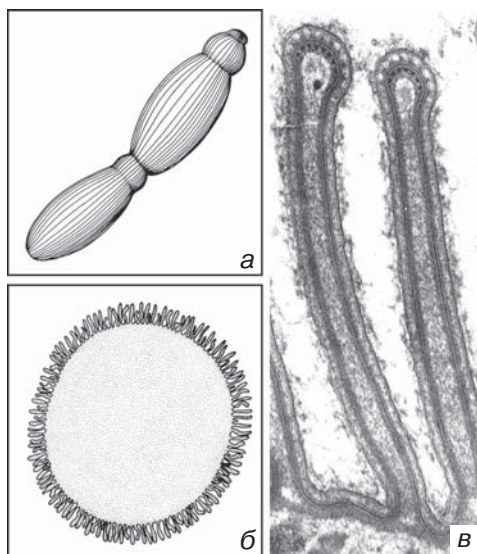


Рис. 269. Гребни пелликулы у сизигия грегарины, рисунки: внешний вид (а) и поперечный срез (б); в — гребни пелликулы трофозоида *Gonospora beloneides* на ультратонком срезе (в — любезно предоставлен И. Деспорте, Париж). Увел.: 48 000х.

расположенных продольных гребней (рис. 269). В этих гребнях проходят микрофиламенты, а под ними — микротрубочки. Было выдвинуто предположение, что эти гребни способны к неуловимой ундуляции (за пределами разрешения светового микроскопа), которая могла бы обеспечивать необходимую движущую силу. Эту гипотезу подтверждали электронно-микроскопические исследования: гребни имеют разный угол наклона к поверхности и высоту. Сейчас с помощью современных световых микроскопов можно наблюдать эти гребни на живом материа-

ле, но их движение не было замечено. Вот почему некоторые авторы все еще верят в старую гипотезу, объясняющую движение грегариин секрецией слизи.

Недавние исследования показали наличие актина, α -актинина и миозина вблизи кортикальных мембран. Теоретически эти белки способны обеспечить поверхностную механо-энзиматическую активность и таким образом участвовать в скольжении и других процессах клеточной подвижности грегариин. Актин-связывающие белки (α -актинин и спектрин), вероятно, стабилизируют актиновые филаменты, а следовательно, и поверхность клетки во время движения.

Сходный механизм скольжения предполагается для спорозоитов кокцидий. Эти инфекционные стадии способны к подвижности различного типа, но при этом у них нет органелл движения.

Прижизненные наблюдения показывают, что контакт с субстратом необязателен для скольжения¹. Предполагается, что в плазматической мембране есть сайты связывания с субстратом. Вероятно, контракильная система перемещает эти поверхностные сайты от переднего к заднему полюсу клетки по траектории в форме пологой винтовой спирали и обеспечивает таким образом скольжение спорозоида.

Некоторые из белков, обеспечивающих связывание с субстратом, охарактеризованы: например, спорозоиты *Plasmodium* (малярийного плазмодия) экспрессируют так называемый нерас-

¹ Авторы оставляют эти наблюдения необъясненными. Описываемый в этом и следующем абзацах гипотетический механизм скольжения зоита безусловно требует контакта с субстратом. — Прим. ред.

шифрованный трансмембранный белок, родственной тромбоспондину (thrombospondin-related anonymous protein — TRAP), имеющий гомологи у других Apicomplexa. TRAP высвобождается из микронем на поверхность спорозонта и, скорее всего, выступает лигандом для взаимодействия с рецепторами клетки хозяина. Со стороны цитоплазмы эти интегральные белки, вероятно, взаимодействуют с компонентами кортикальной системы микрофиламентов, а именно с моторными белками. В последних исследованиях имеются данные, указывающие, что миозин вместе с актином локализован под плазматической мембраной паразита и обеспечивает его перемещение, а также инвазию клетки хозяина. Таким образом, TRAP участвует как в скользящем движении паразита, так и в проникновении его в клетку.

Диатомовые и зеленые водоросли, как известно, тоже перемещаются скольжением. Их клетки заключены в силикатный панцирь или покрыты целлюлозной клеточной стенкой, которые не позволяют плазматической мембране войти в контакт с субстратом. Теоретически это должно препятствовать скольжению; но, по неизвестным причинам, не мешает¹. Для некоторых десмидиевых (см. рис. 174) показано, что скольжение обусловлено направленной секрецией слизи. В большинстве случаев, однако, механизм скольжения остается неизвестным.

¹ Каждая из двух створок панциря пениатных диатомовых имеет продольную щель, затянутую плазмалеммой. Вероятно, именно в этом регионе локализованы механоэнзимы, обеспечивающие скольжение. — *Прим. ред.*

² Опечатка. Имеются в виду все автотрофы, то есть и фотоавтотрофы, и хемоавтотрофы. — *Прим. ред.*

Захват пищи, переваривание и дефекация

Протисты усваивают необходимые для жизни вещества различными путями. Среди них есть автотрофы и гетеротрофы, а также сочетающие оба способа питания. Фотосинтезирующие протисты используют внешний источник энергии, т.е. солнечный свет, для синтеза органических веществ из неорганических. Гетеротрофным одноклеточным организмам необходимо готовое органическое вещество, которое прямо или опосредованно поступает от фототрофов². Фототрофы, поглощающие и органическое вещество (в растворенной форме или в виде оформленных частиц), называются миксотрофами (рис. 270), а те организмы, которые в зависимости от условий могут питаться то фототрофно, то гетеротрофно, называются амфитрофами. Многие паразитические протисты и некоторые свободноживущие гетеротрофные эвглены получают питательные вещества за счет активного транспорта сквозь клеточную мембрану. Такие организмы называются осмотрофами.

Пиноцитоз и фагоцитоз

Способы приема пищи можно разделить на две основные категории: пиноцитоз и фагоцитоз. Пиноцитоз —

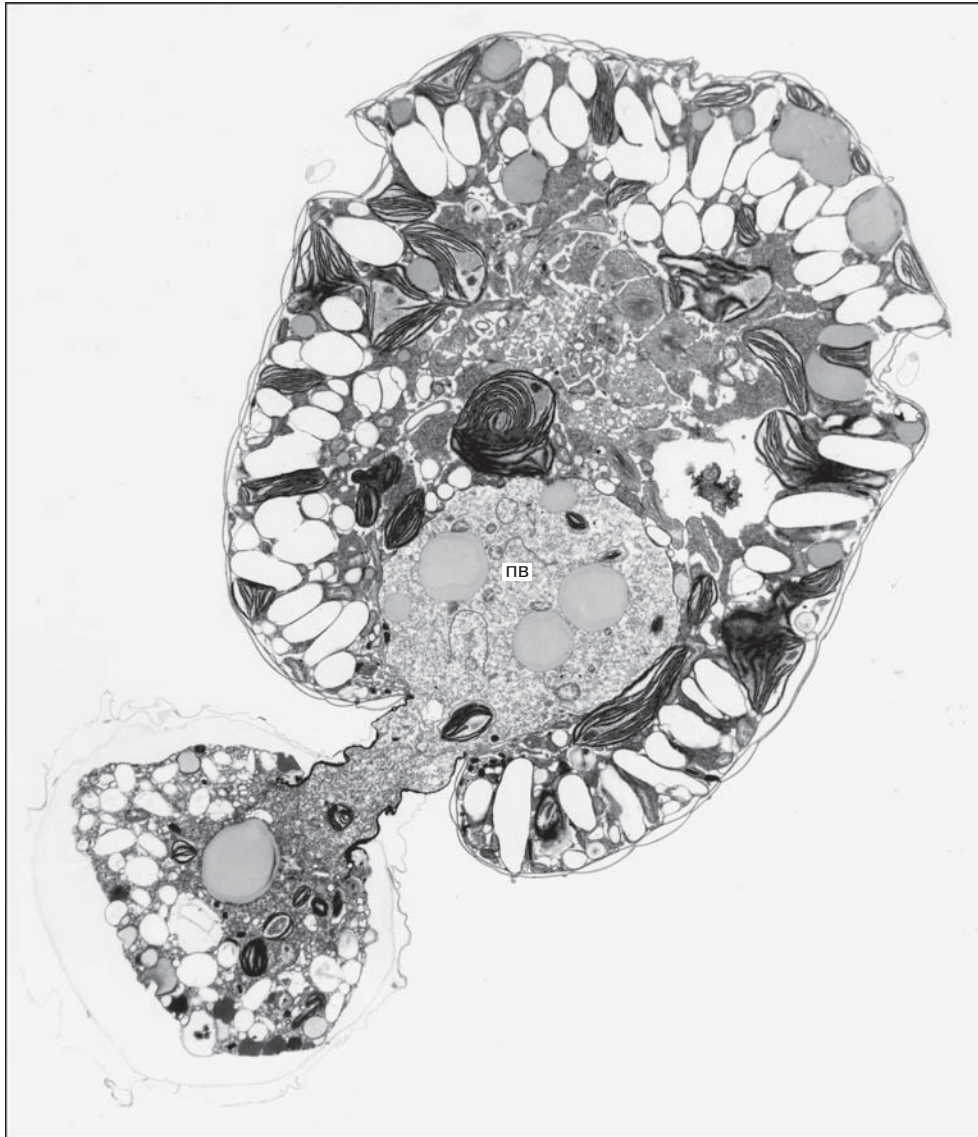


Рис. 270. Миксотрофная динофлагеллата *Amphidinium cryophilum*, фагоцитирующая другую динофлагеллату. пв — пищеварительная вакуоль (из: Wilcox and Wedemayer: J. Phycol. 27 [1981] 600). Увел.: 4 000х.

поглощение растворенных питательных веществ. Этот процесс иногда сопровождается определенным отбором и

концентрацией специфических молекул или ионов. Фагоцитоз — поглощение оформленных частиц. Разделить эти два

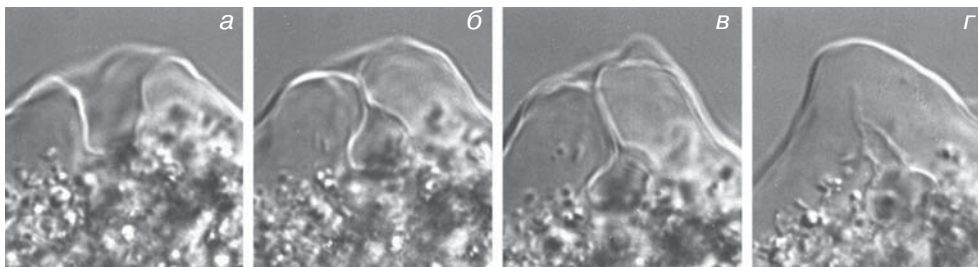


Рис. 271. Пиноцитоз у *Amoeba proteus*: этапы пиноцитоза, инициированного добавлением 0,5% яичного белка. Время от начала инвагинации клеточной поверхности (а) до образования пиноцитозного пузырька (г) около 3 минут (из: Stockem and Klein: Europ. J. Protistol. 23 [1988] 317). Увел.: 1 500х.

типа питания удается не всегда, поскольку трудно провести границу между поглощением растворенных питательных веществ (то есть пиноцитозом) и поглощением очень мелких частиц (то есть фагоцитозом)¹. Даже степень оптического разрешения имеет значение: различие обычно основано на светооптических наблюдениях, тогда как электронная микроскопия часто выявляет частицы, невидимые под световым микроскопом. Кроме того, на плазматической мембране находятся рецепторы, которые могут инициировать как пиноцитоз, так и фагоцитоз.

Однако известны случаи, когда можно провести четкую границу. Образование пиноцитозных каналов и пиносом у *Amoeba proteus* (рис. 271) — это феномен, который четко отличается от фагоцитоза. Пиноцитоз амёб осуществляется, вероятно, за счет сокращения субмембранной сети микрофиламентов, той самой, которая участвует в вытягивании и втягивании псевдоподий. Пред-

полагается, что внешний стимул индуцирует локальный приток в клетку ионов кальция, который, в свою очередь, вызывает сокращение субмембранных филаментов и формирование впячивания. По мере роста псевдоподии происходит удлинение пиноцитозного канала. Дальнейшее сокращение кортикальных филаментов приводит к отшнуровыванию пиносом. Детали этого процесса описаны только для *Amoeba proteus*.

В то время как фагоцитоз встречается у многих одноклеточных организмов, пиноцитоз обнаружен лишь у относительно небольшого числа протистов. Пиноцитоз, по-видимому, протекает в микропорах спорозоитов *Apicomplexa* и в парасомальных мешочках инфузорий (рис. 79, 86, 272). У жгутиконосцев он идет преимущественно в области жгутикового кармана (например, у эвгленовых) или в жгутиковой бороздке (например, *Retortamonadea* и *Diplomonadea*).

¹ Фагоцитоз и пиноцитоз четко отличаются по своему механизму, а вот при пиноцитозе может происходить захват как жидкой фазы, так и оформленных частиц. — Прим. пер.

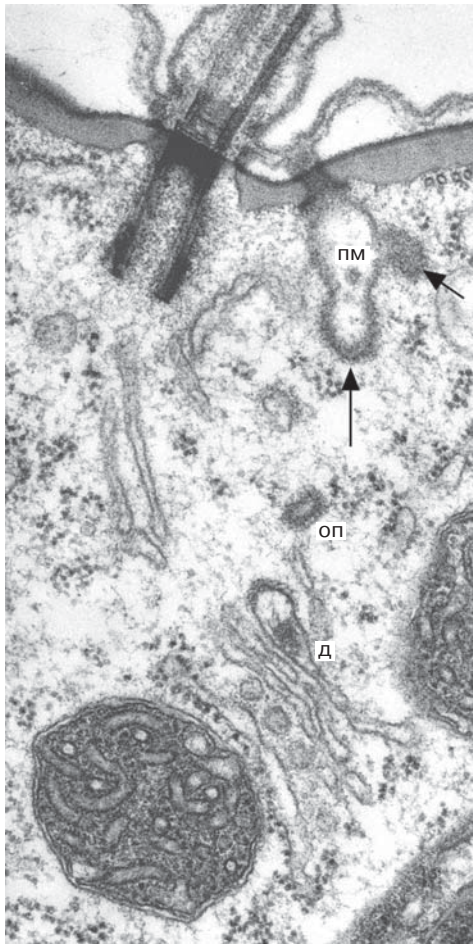


Рис. 272. Пиноцитоз у инфузории *Pseudomicrothorax*: отшнуровывание окаймленных пузырьков (оп) с клатриноподобным опущением (стрелка) от парасомального мешочка (пм). д — диктиосома. Увел.: 40 000х.

Выбор пищи

Одноклеточные организмы способны в какой-то степени различать пищевые частицы, но обычно не могут распознать, обладает ли частица питательной ценностью. *Paramecium* будет заглатывать одновременно с бактериями

частицы кармина, шарики латекса и железные опилки. Правда, поглощение частиц происходит с разной скоростью. Примечательно, что парамеция быстро заглатывает дрожжевые клетки, но зачастую не переваривает их, и дрожжи выводятся, не утратив всхожести.

Неясно, какие факторы инициируют фагоцитоз. Экспериментально было показано, что большое значение имеют физические и химические особенности поверхности пищевых частиц, которые протисты могут различать, скорее всего, при помощи гликокаликса. После поглощения пищи включаются внутриклеточные механизмы, которые определяют ее усвояемость (природа этих механизмов до сих пор малопонятна). У *Climacostomum* шарики латекса удаляются из клетки гораздо быстрее, чем непереваренные остатки бактерий и водорослей. Хищные инфузории, безусловно, способны различать своих жертв и, поскольку примеры каннибализма встречаются нечасто, они должны отличать представителей жертвы от особей своего вида. Однако при определенных условиях, особенно при голодании, каннибализм имеет место.

Захват пищи

Протисты захватывают пищевые частицы разными способами. Флотирующие организмы, такие как солнечник *Actinophrys*¹ или планктонные фораминиферы, сталкиваются со своей жертвой более или менее случайно. У фораминифер пищевые частицы или организмы попадают в сеть псевдоподий; у

¹ Солнечники — преимущественно бентосные организмы. — *Прим. пер.*

солнечников псевдоподии выделяют клейкую слизь, которая обездвиживает жертву. При помощи электронной микроскопии было показано, что плазматическая мембрана таких организмов имеет сложную гофрированную поверхность. Это увеличивает площадь контакта и площадь слизи в зоне контакта, обеспечивая тесное взаимодействие между псевдоподиями и жертвой.

У фильтраторов реснички и жгутики создают потоки воды, которые приносят пищевые частицы ко рту (рис. 273–276). Отбор частиц идет в оральной зоне. Примеры доставки и захвата пищевых частиц при помощи жгутиков показаны на рисунке 274. У некоторых видов *Trypanosomada* в собирании пищевых частиц участвует гаптонема (рис. 277; см. рис. 60).

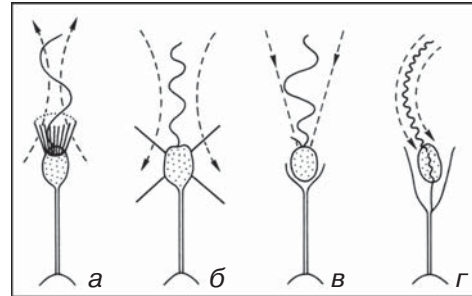
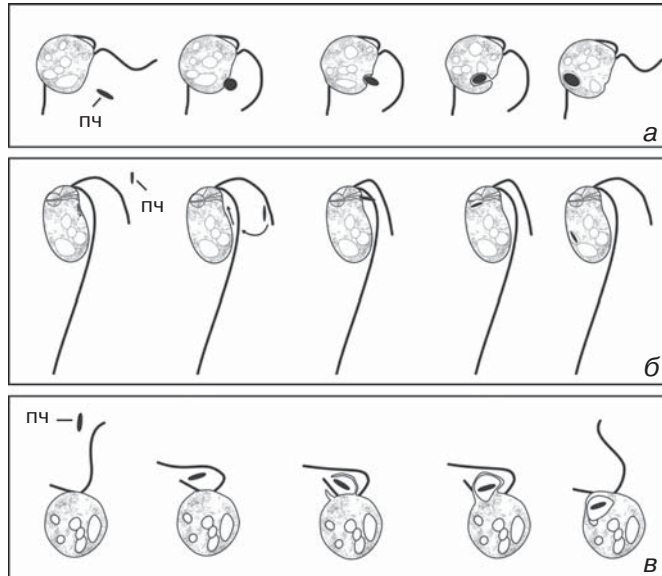


Рис. 273. Схема водных потоков, порождаемых пищевым биением жгутика сидячих гетеротрофных жгутиконосцев: а — *Codonomosiga*, б — *Actinomonas*, в — *Ochromonas*, г — *Bicosoeca*. Гладкий жгутик (а) вызывает движение воды в противоположном направлении, по сравнению со жгутиками, имеющими мастигонемы¹ (б–г) (по Сли).

¹ Нет достаточных оснований утверждать, что направление создаваемого тока воды однозначно связано с тем, опущен ли жгутик. В частности, у хоаноцитов губок жгутик часто несет два ряда мастигонем; тем не менее, характерное для Opisthokonta центробежное направление тока сохраняется. — Прим. ред.

Рис. 274. Схема этапов поглощения пищи у трех гетеротрофных нанофлагеллат по данным видеомикроскопии. *Cafeteria roenbergensis* (а) и *Bodo saltans* (б) прикрепляются к субстрату задним жгутиком и создают пищевые токи воды биением переднего жгутика. Пищевые частицы (пч) заглатываются в инвагинации клетки (*Cafeteria*) или в глотке (*Bodo*) без образования псевдоподий. *Spumella* sp. (в) прикрепляется к субстрату плазматической нитью, при помощи длинного жгутика порождает движение воды и захватывает пищевую частицу, используя оба жгутика. Захват пищевой частицы осуществляют псевдоподии (из: Boenigk and Arndt: J. Eukaryot. Microbiol. 47 [2000] 350).



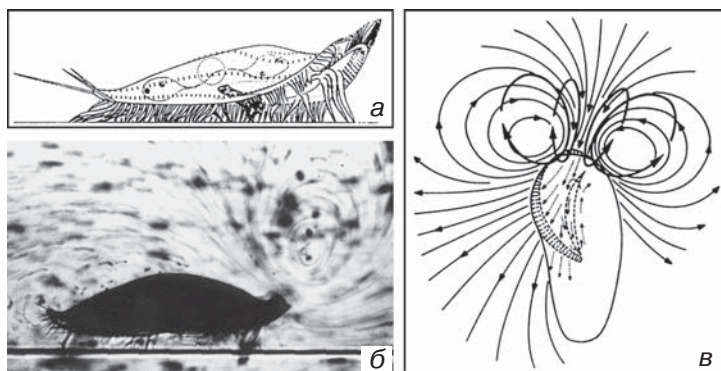


Рис. 275. Потoki воды, вызываемые *Stylopuschia*: вид сбоку (а, б) и трехмерная схема потоков (в). Для визуализации этого явления в среду добавляли частицы угля и фотографировали при длительной экспозиции.

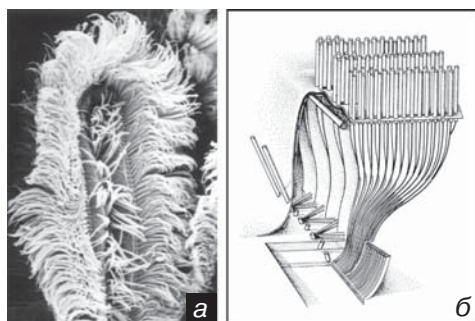


Рис. 276. Мембранеллы *Eufolliculina*, упорядоченно расположенные по периферии (а) и на внутренней поверхности перистомальных лопастей (б), создают потоки воды, которые несут пищевые частицы к цитостому (из: Mulisch and Hausmann: Protistologica 20 [1980] 415). Увел.: а — 70х.

Глотатели — за редкими исключениями медлительные организмы, не способные догнать жертву. Однако эти неторопливые охотники имеют токсичисты, которые парализуют или убивают проплывающую добычу. Обездвиженная жертва заглатывается без особых трудностей. При этом у глотателей ротовая область способна сильно растягиваться (рис. 278).

Наиболее сложными органеллами захвата и заглатывания пищи являются цитофарингальные корзинки¹ жгутиконосцев и цилиат (рис. 279), а также щупальца сукторий (см. рис. 131). Морфологически и функционально щупальце суктории очень похоже на цитофарингальную корзинку. Такой аппарат состоит из сотен микротрубочек, которые организованы в пластины, в совокупности составляющие структуру в форме трубки. Диаметр трубки ограничивает набор пищевых объектов, зато заглатывание может быть в высшей степени эффективным и крайне специфичным. Так, инфузория *Pseudomicrothorax* специализируется на питании нитчатymi цианобактериями диаметром примерно 5 мкм. Она предпочитает представителей рода *Oscillatoria* и обладает теми ферментами, которые нужны для очень быстрого переваривания клеточной стенки (рис. 280, 281). Движущие силы фагоцитоза возникают внутри цитофарингальной корзинки или щупальца. Центральную роль в этом процессе играют пластины из микротрубочек, в

¹ Цитофарингальная корзинка: в русскоязычной литературе эту структуру именуют палочковым аппаратом. — Прим. ред.

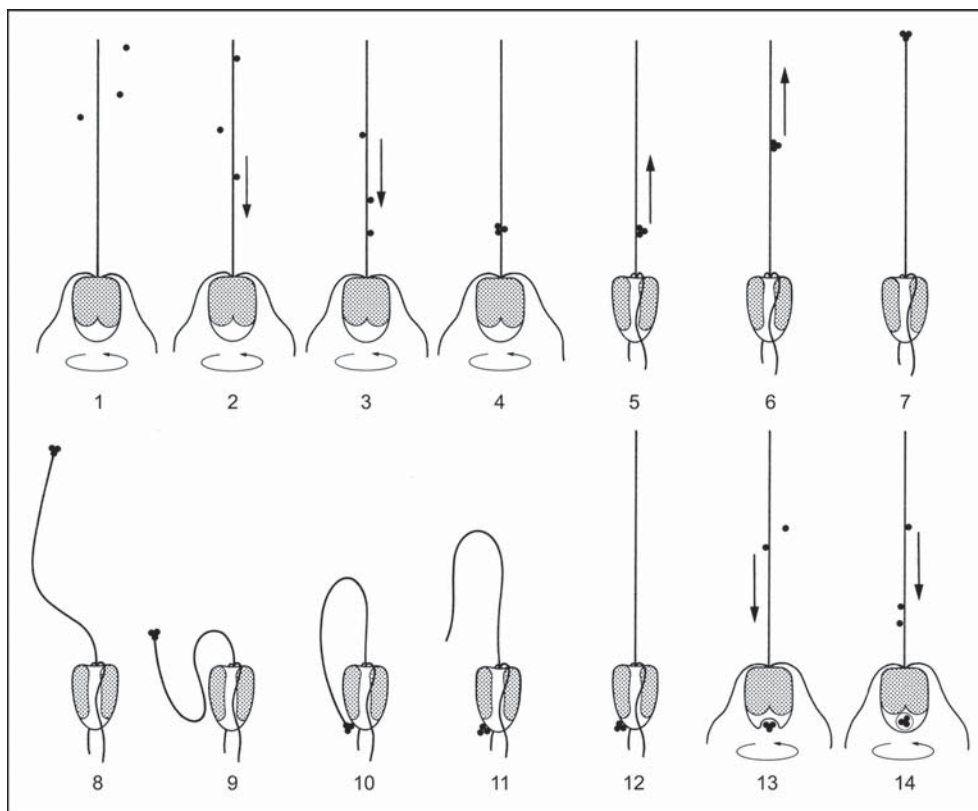


Рис. 277. Схема этапов захвата и заглатывания пищи при помощи гаптонемы у *Chrysochromulina hirta*: захват пищевых частиц (1–2), транспорт их к основанию гаптонемы (3), аккумуляция (4), транспорт к вершине гаптонемы (5–7), фагоцитоз (8–14) пищевых частиц. Круговые стрелки показывают направление вращения клетки (по Кавачи с соавт.).

которых у *Pseudomicrothorax dubius* локализована АТФаза. Однако микротрубочки играют, вероятно, лишь скелетную роль, а перемещение обеспечивает, скорее всего, система микрофиламентов, часть из которых представлена актином. На молекулярном уровне этот процесс можно представить как активное скольжение мембраны пищевой вакуоли внутрь клетки. С этой точки зрения, процесс поглощения пищи у сосущих инфузорий некорректно именовать всасыванием, как его называют по тра-

диции со времен, когда имелись лишь светооптические наблюдения.

Суктория захватывает жертву (например, инфузорию), когда та случайно соприкасается с гаптоцистами, расположенными во вздутии (головке, или шишечке) на конце каждого щупальца (рис. 282). В щупальце непитающей суктории обнаружены актиноподобные микрофиламенты и микротрубочки. Пластины микротрубочек составляют две вложенные одна в другую структуры в форме трубки. В каждой трубке

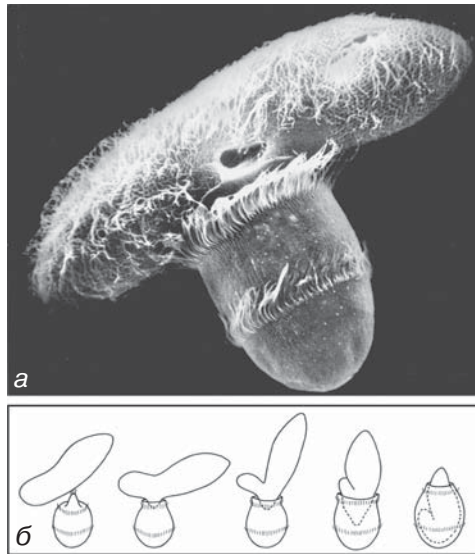


Рис. 278. *Didinium nasutum* поглощает *Paramecium* (а — любезно предоставлен Ж. Антипа, Сан-Франциско). Увел.: а — 290х.

пластины микротрубочек располагаются по полой винтовой спирали. При захвате жертвы пластины микротрубочек раздвигаются к периферии щупальца, которое в результате расширяется и укорачивается, а мембрана жертвы в зоне контакта разрывается. Поскольку она плотно прилегает к мембране щупальца, цитоплазма жертвы не вытекает наружу. Во время питания по наружной трубке щупальца центробежно перемещаются пузырьки и сливаются с мембраной головки щупальца, обеспечивая рост пищевой вакуоли. Попутно мембрана головки впячивается во внутреннюю трубку щупальца, и цитоплазма жертвы быстро (со скоростью 1–20 мкм в секунду) устремляется внутрь щупальца. Поток частиц продолжается с постоянной скоростью до тех пор, пока жертва не опустошится. Когда втя-

нутая мембрана достигает проксимального конца внутренней трубки, от нее отшнуровывается пищеварительная вакуоль. Движущие силы процесса поглощения обеспечивают, по-видимому, похожие на ручки мостики, которые связывают микротрубочки щупальца с инвагинирующей мембраной.

Инфузории-микофаги, такие как *Grossglockneria* и *Pseudoplatyophrya*, питаются исключительно грибами и дрожжами. Для питания у них имеется специальная трубка, которая похожа на цитофарингальную корзинку; ее основными конструктивными элементами также являются радиально расположенные пластины из микротрубочек. Инфузория делает небольшое отверстие в клеточной стенке жертвы, через которое поглощает ее цитоплазму путем эндоцитоза. Механизм перфорации клеточной стенки гриба неизвестен; скорее всего, в этом участвуют соответствующие ферменты.

Мизоцитоз — механизм поглощения пищи, обнаруженный у таких динофлагеллат, как *Gymnodinium*, *Paulsenella* и *Peridiniopsis*. Они протыкают жертву растягивающимся трубковидным хоботком и заглатывают ее цитоплазму, включая как жидкое содержимое, так и частицы.

Для некоторых Aconchulina известна иная стратегия пищедобычи. У них нет постоянного аппарата для поглощения пищи, однако во время питания на поверхности клетки появляется специальная зона округлой формы. Свидетельством тому — круглые отверстия, образуемые вампиреллидами (*Gobiella*, *Hyalodiscus*, *Lateromyxa*, *Vampyrella*) в плотных стенках их пищевых объектов,



Рис. 279. Цитофарингальная корзинка (цк) *Pseudomicrothorax* при использовании оптики Номарского (а), в поляризованном свете (б) и на ультратонком поперечном срезе (в). Двойное лучепреломление микротрубочек, множество которых входит в состав нематодесм (нд) и нематодесмальных пластин (ндп) (в), высвечивает корзину на рис. б (из: Hausmann and Peck: Differentiation 11 [1978] 157). Увел.: а и б — 800х, в — 15 000х.

к которым принадлежат зеленые водоросли (*Oedogonium*, *Spirogyra*), красные водоросли, яйца колероваток, гифы грибов. Прободение стенки происходит, вероятно, за счет локальной секреции ферментов. Крупная псевдоподия про-

никает в клетку через это отверстие и заглатывает все ее содержимое (рис. 283). Интересно, что у определенных амёб шизопиренид, которые обычно питаются мелкими бактериями, удалось экспериментально индуцировать

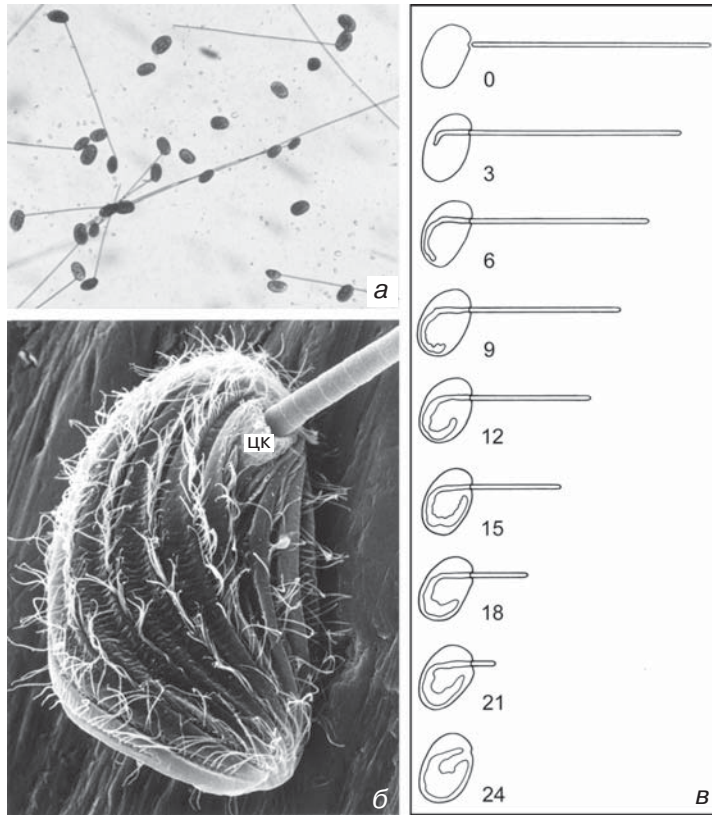


Рис. 280. Инфузория *Pseudomicrothorax* поглощает нитчатую синезеленую водоросль *Oscillatoria*. *a* — вид в световой микроскоп; *б* — нить *Oscillatoria* втягивается в цитофарингальную корзину (цк), сканирующей электронный микроскоп; *в* — схема этапов поглощения, на которой отмечена скорость процесса: цифры показывают время в секундах, прошедшее с момента захвата. Толщина нити цианобактерии около 5 мкм (из: Hausmann and Peck: Differentiation 14 [1979] 147). Увел.: *a* — 40х, *б* — 1 000х.

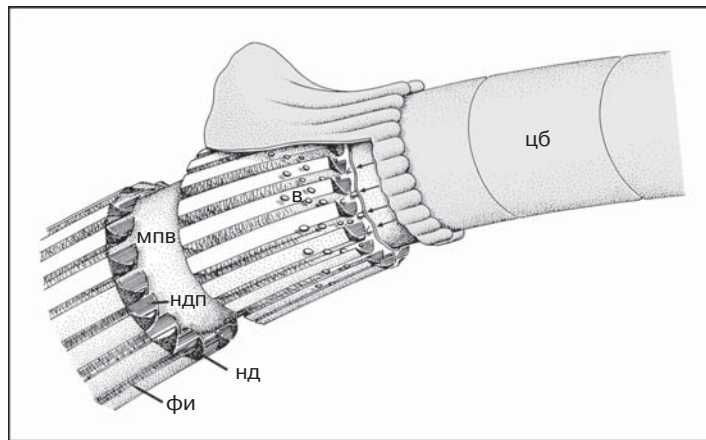


Рис. 281. Схема организации и модель функционирования цитофарингальной корзины *Pseudomicrothorax* в процессе заглатывания жертвы: корзина состоит из нематодесм (нд) и нематодесмальных пластин (ндп) и скреплена филаментами (фи). В дистальной части корзины между нематодесмами проходят мелкие пузырьки (в) и сливаются с мембраной растущей пищевой вакуоли (мпв). цб — цианобактерия.

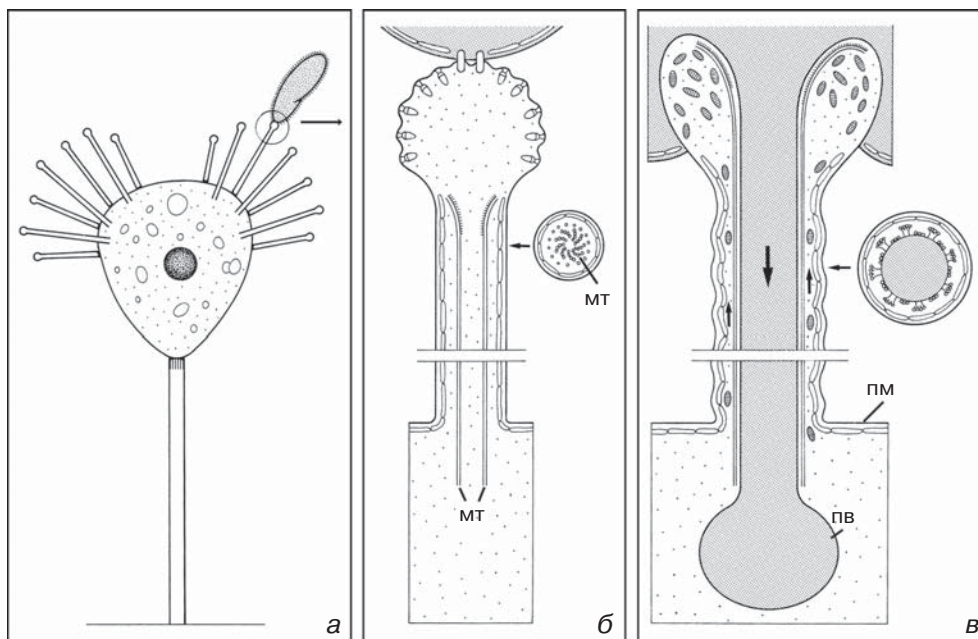


Рис. 282. Схема процесса питания сукторий: жертва (инфузория) захвачена щупальцем суктории (а); гаптоцисты на конце щупальца заякоривают плазматическую мембрану жертвы; внутренний и внешний цилиндры из микротрубочек (мт) обеспечивают удлинение щупальца (б) и втягивание цитоплазмы жертвы, заключенной в пищевую вакуоль (пв), внутрь хищника (стрелка) (в). пм — плазматическая мембрана (по Барделе, Низбет и Рудзинска).

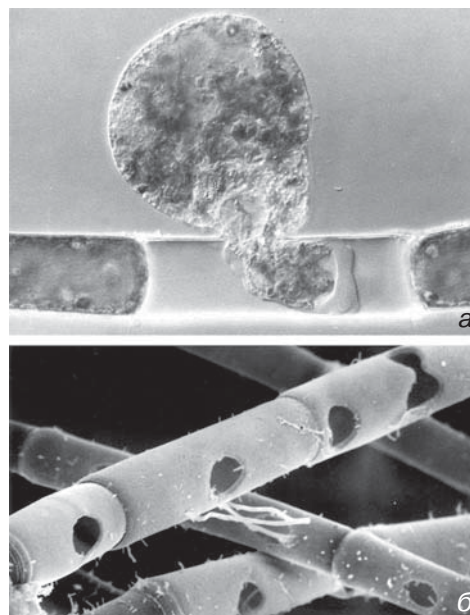


Рис. 283. Поглощение пищи вампиреллидами. а — *Hyalodiscus* во время питания цитоплазматическим содержимым клеток нитчатой зеленой водоросли *Oedogonium*; б — отверстия, просверленные амёбой *Gobiella* в клеточной стенке *Oedogonium*. Увел.: а и б — 400х.

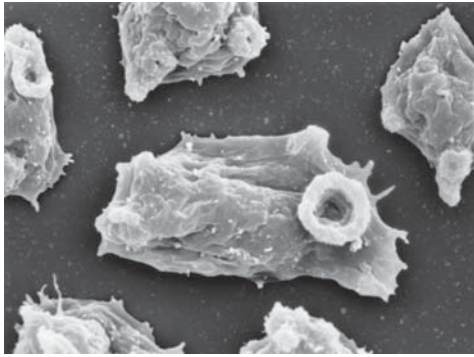


Рис. 284. *Naegleria fowleri* с пищевыми псевдоподиями (амебостомами) (из: John et al.: J. Protozool. 32 [1985] 12). Увел.: 1 800х.

формирование округлых питающих структур, названных амебостомами (рис. 284). Происхождение и биологическое значение этих структур еще неясно.

Многие динофлагеллаты с мощной текой переваривают захваченные крупные объекты вне клетки, поскольку отверстие сулькуса слишком узко для втягивания внутрь крупных частиц. Необычный тип внеклеточного переваривания обнаружен у *Protoperidinium conicum*. Эти протисты выпускают от основания жгутика пищевую псевдоподию в виде покрывала (рис. 285), которое обволакивает жертву (предпочитаемая пища — диатомовые водоросли). Динофлагеллата переваривает добычу вне теки за 20–30 минут, затем втягивает псевдоподию и возобновляет плавание.

Формирование пищевой вакуоли

У протистов, покровы которых представлены лишь плазмалеммой, образование пищевой вакуоли обычно

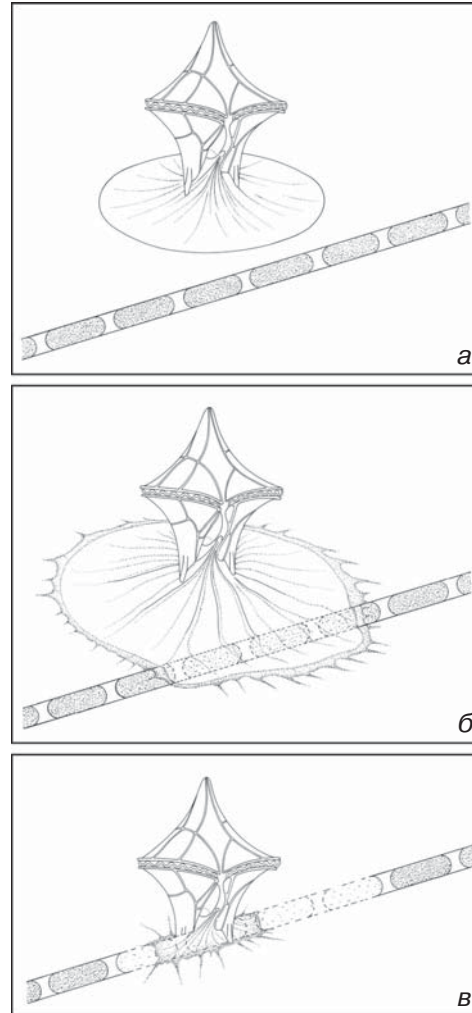


Рис. 285. Схема этапов питания гетеротрофной динофлагеллаты *Protoperidinium conicum*. Динофлагеллата приближается к нити колониальной диатомовой водоросли (а), накрывает нить плащевидной питающей псевдоподией (б) и переваривает цитоплазму диатомеи (в) (по Якобсон и Тэйлор). Увел.: 400х.

происходит в результате инвагинации плазматической мембраны, которая охватывает пищу. Этот процесс, вероятно, обеспечивается работой акто-миозино-

вой системы. Такой тип формирования пищевой вакуоли имеет место у амёб и некоторых жгутиковых протистов (например, *Trichonympha*).

Формирование пищевой вакуоли идет сложнее у организмов с постоянной формой тела и сильно развитым кортексом. В первую очередь речь идет об инфузориях (см. рис. 102, 103, 111, 215). Им необходима особая зона, где под плазматической мембраной отсутствуют элементы кортекса (альвеолы, эпиплазма, фибриллярные сплетения и др.). Эта зона расположена на дне ротового аппарата, где и формируются пищевые вакуоли.

Обладая постоянной формой, инфузории не имеют избытка поверхностной мембраны для образования пищевых вакуолей. Поэтому у них существует транспортная система, которая доставляет готовую мембрану из цитоплазмы в район формирования пищевой вакуоли. Доставку обеспечивают мелкие пузырьки, часто наблюдаемые в электронный микроскоп. Известно, что в некоторых случаях эти пузырьки транспортируются вдоль лент микротрубочек по направлению к цитостому, хотя детали этого процесса еще непонятны. Вероятно, в этом участвует цитоплазматический динеин, перемещающий их к минус-концу микротрубочек. В районе цитостома везикулы сливаются с мембраной растущей пищевой вакуоли (рис. 286). Такой механизм роста пищевой вакуоли обнаружен у всех исследованных фаготрофных инфузорий.

Для формирования пищевой вакуоли таким способом требуются сотни или даже тысячи пузырьков. Было показано, что у инфузории нет необходи-

мости формировать эти везикулы в ходе захвата пищи, поскольку они уже присутствуют в цитоплазме. Это означает, что инфузория способна поглощать пищу до тех пор, пока не израсходует все пузырьки. Мембрана этих везикул используется многократно: многие везикулы формируются из мембранных трубочек, которые отшнуровываются от пищеварительной вакуоли или формируются в районе цитопрокта из мембраны дефекационной вакуоли. В ряде случаев везикулы синтезируются в аппарате Гольджи и содержат пищеварительные ферменты. Как происходит их сегрегация в цитоплазме и транспортировка на большие расстояния к цитостому, неясно.

Транспорт этих пузырьков внутри цитофарингиальной корзинки у некоторых цилиат можно наблюдать под световым микроскопом. Это выглядит как поток мелких гранул, идущий в навстречу заглатываемой нити цианобактерии. Гранулы движутся в дистальный участок корзинки вдоль ее наружной поверхности и там перемещаются внутрь нее (см. рис. 279в), проходя между пластинами микротрубочек. Внутри корзинки они сливаются с мембраной пищевой вакуоли, обеспечивая ее рост. Все эти взаимозависимые события — транспорт пузырьков, включение их в состав пищевой вакуоли и транспорт последней внутрь клетки — надежно скоординированы; поэтому даже при максимальной скорости поглощения нити цианобактерии (15 мкм/с) не происходит накладок и сбоев.

Слияние везикул с растущей пищевой вакуолью у этих инфузорий также инициирует переваривание, потому что

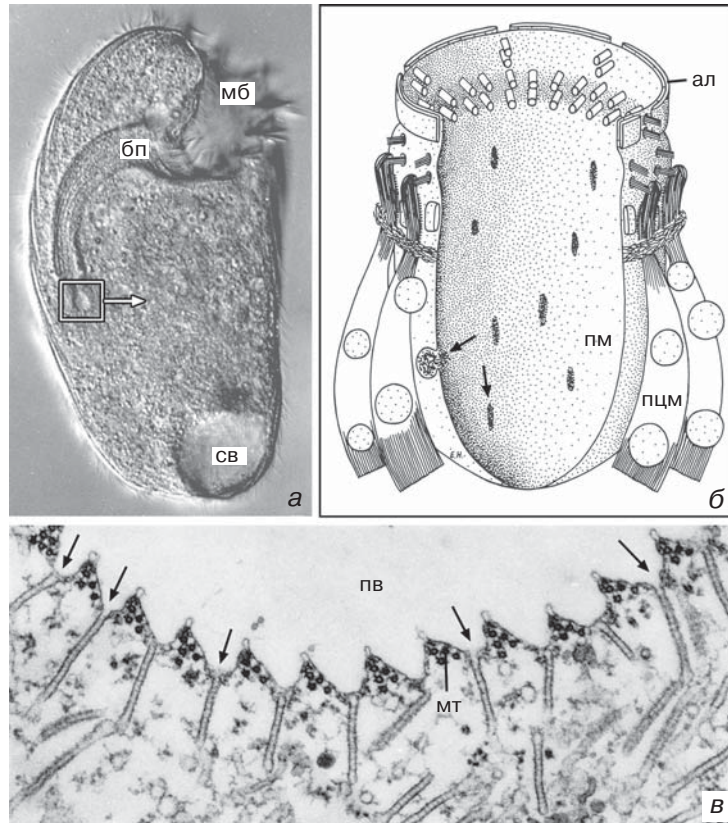


Рис. 286. Формирование пищевых вакуолей у инфузорий: а, б — у *Climacostomum* пищевые частицы подгоняются мембранеллами (мб) в буккальную полость (бп) и периодически заглатываются на дне этой полости. Плазматическая мембрана (пм) растущей пищевой вакуоли увеличивается за счет включения мелких дискоидальных пузырьков (указаны стрелками в б). ал — альвеола, пцм — постцилиарные микротрубочки, св — сократительная вакуоль; в — дискоидальные пузырьки (стрелки) сливаются с пищевой вакуолью в цитостомальной области *Trichodina*. мт — микротрубочки (б — из: Fischer-Defoy and Hausmann: Differentiation 20 [1981] 141; в — из: Hausmann and Hausmann: J. Ultrastruct. Res. 74 [1981] 131). Увел.: а — 500х, в — 55 000х.

мелкие пузырьки содержат необходимые гидролитические ферменты. У *Pseudomicrothorax dubius* эти ферменты переваривают стенку цианобактерий за секунды. В результате нить цианобактерии теряет жесткость, и ее клетки, покрытые еще сохранившейся плазмалеммой, заключаются в растущую пищевую

вакуоль. Этим способом инфузория способна заглотить большое количество нитей. Среди инфузорий, питающихся водорослями, только *Pseudomicrothorax* характеризуется столь высоким уровнем ферментной специфичности. Другие, менее специализированные инфузории тоже поедают цианобактерий, но

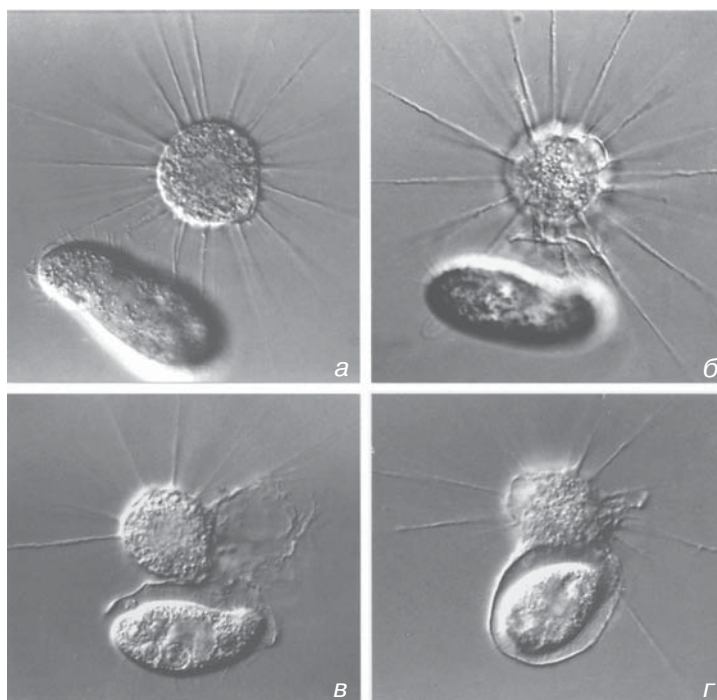


Рис. 287. Солнечник *Actinophrys sol* захватывает (а) и заглатывает инфузорию *Colpidium* (б–г). Специальная псевдоподия уже через 15 минут охватывает жертву полностью (из: Hausmann and Patterson: Cell Motil. 2 [1982] 9). Увел.: 300х.

для переваривания одной нити им требуется несколько часов.

По сравнению с голыми амебами, саркодовые с аксоподиями формируют свои пищевые вакуоли гораздо более сложным путем. *Actinophrys sol* способен заглатывать свободноподвижных инфузорий (рис. 287). На первом этапе происходит прилипание жертвы к аксоподиям; в этом процессе участвуют кинетоцисты. На втором этапе, который занимает около 15 минут, формируется очень крупная пищевая вакуоль. Мембрана пищевой вакуоли происходит не из плазмалеммы и не из обычных пузырьков-предшественников. Она возникает в результате быстрой трансформации особых, ограниченных мембраной электронно-плотных гранул, которые всегда в большом количестве лежат под

плазматической мембраной. В ответ на раздражение эти гранулы перемещаются вдоль мембраны к формирующейся вакуоли. Здесь их содержимое разрушается, они увеличиваются в размерах, формируя пузырьки, которые сливаются друг с другом и встраиваются в стенку растущей пищевой вакуоли.

К сожалению, почти неизвестны факторы, инициирующие формирование пищевой вакуоли у протистов. В некоторых случаях, вероятно, необходимо наличие в окружающей среде оформленных частиц. У протистов с постоянным ротовым аппаратом процесс формирования пищевых вакуолей начинается только после нескольких контактов частичек с плазматической мембраной цитостома. Кроме того, пищевые частицы должны иметь опреде-

ленные (неизвестные пока) свойства поверхности.

Абиотические факторы, такие как температура, рН и ионный состав воды, регулируют периодичность отшнуровки пищевых вакуолей. Вероятно, воздействуя на свойства мембраны, эти факторы меняют скорость слияния мембранных пузырьков с растущей пищевой вакуолью.

Пищеварение

После того как пищевая вакуоль отшнуровалась от плазматической мембраны или цитостома, она называется пищеварительной вакуолью (рис. 288). Одним из первых событий пищеварения является падение рН содержимого вакуоли. Это создает благоприятные условия для пищеварения, т.к. работающие здесь гидролитические ферменты

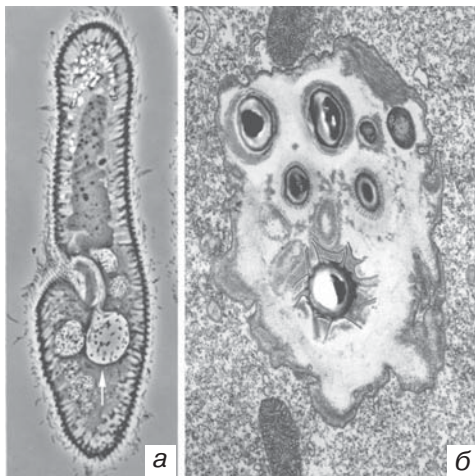


Рис. 288. Питание *Paramecium*. а — отшнуровывается пищевая вакуоль (стрелка). б — пищеварительная вакуоль с заключенными в ней бактериями (а — любезно предоставлен Р. Штимерлинг, Бонн). Увел.: а — 360х, б — 13 000х.

активны в кислой среде. После переваривания пищи усвояемые компоненты распределяются по клетке, а непереваренные остатки выводятся наружу. У разных видов простейших весь процесс занимает от 20 минут до нескольких часов.

Хотя переваривание — это непрерывный процесс, его можно подразделить на достаточно четко различающиеся стадии (рис. 289). Детали этого процесса хорошо известны только для *Paramecium*. Вакуоль, только что отсоединившаяся от цитостома, называется пищеварительной вакуолью-I (ПВ-I). В момент отделения ее диаметр составляет 15 мкм, но вскоре он уменьшается до 6 мкм. Контур ПВ-I неровный из-за множества пальцевидных выпячиваний диаметром 0,1 мкм и длиной 0,4–0,8 мкм. От этих выпячиваний отшнуровываются мелкие везикулы, и в результате уменьшаются площадь поверхности вакуоли и ее диаметр. Этот процесс, однако, не объясняет резкого уменьшения объема вакуоли. Дело в том, что у мелких пузырьков отношение поверхности к объему много выше, чем у крупных. Поскольку отщепляющиеся пузырьки имеют маленький размер, уменьшение поверхности вакуоли будет гораздо более выраженным, чем уменьшение ее объема. Значит, необходимо предположить, что большая часть жидкости уходит из вакуоли сквозь ее полупроницаемую мембрану. Детали этого явления еще не полностью понятны; возможно, она просто уходит в цитоплазму за счет осмоса, поскольку мембраны вообще проницаемы для воды.

Перед и во время отшнуровывания пузырьков от трубочек происходит сли-

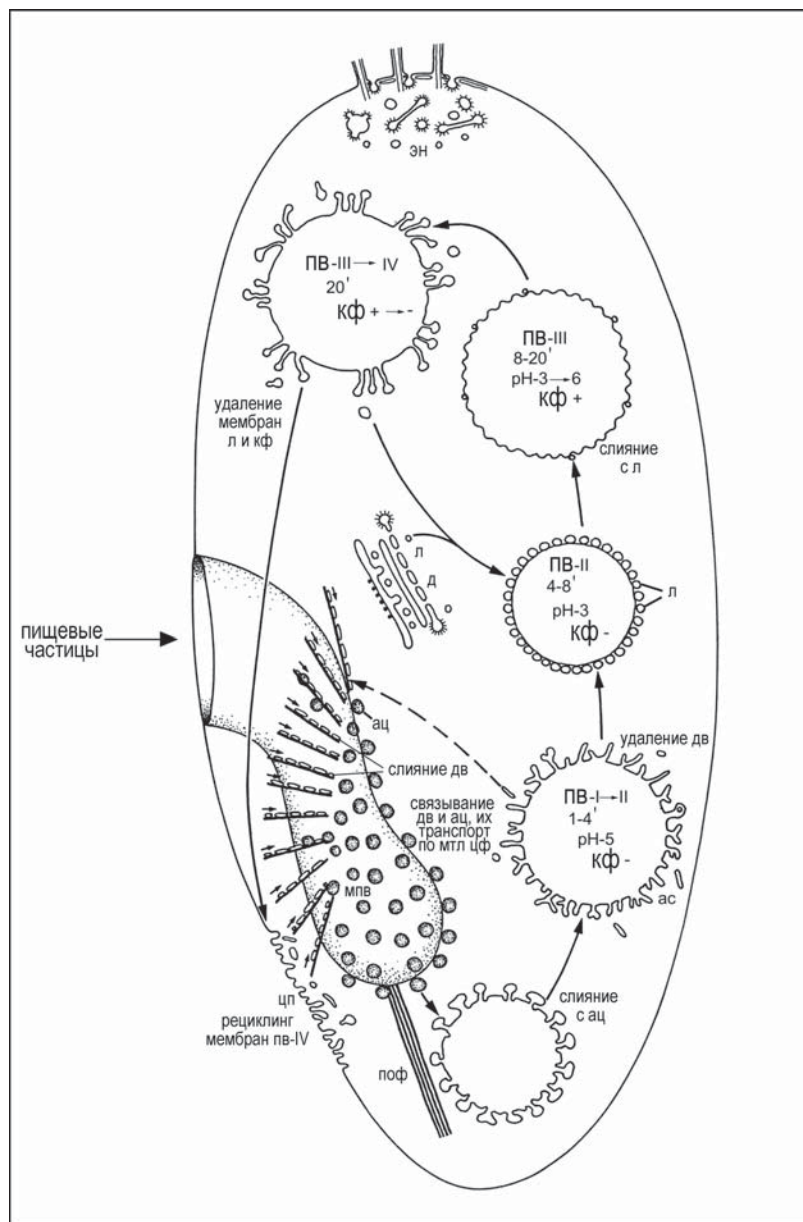


Рис. 289. Схема этапов переваривания пищи и схема потока мембран в фагосомно-лизосомной системе *Paramecium*. ац — ацидосомы, д — диктиосома, дв — дискоидальные пузырьки, кф — кислая фосфатаза, л — лизосома, мтл — лента микротрубочек, мпв — формирующаяся пищевая вакуоль, ПВ-I–ПВ-IV — стадии пищеварительных вакуолей, поф — посторальная фибрилла, цп — цитопрокт, цф — цитофаринкс, эн — эндосома с клатриновым опушением, отшнуровавшаяся от парасомального мешочка (по Фоку и Аллену).

яние с ПВ-I других пузырьков различной формы диаметром обычно до 1 мкм. Они встраиваются в ее мембрану и вызывают снижение рН содержимого вакуоли. Эти пузырьки известны как ацидосомы.

Когда диаметр ПВ-I уменьшился до 6 мкм, начинается вторая стадия — ПВ-II (фагоацидосома). На этом этапе к вакуоли подходят лизосомы и встраиваются у ее стенки.

ПВ-III (фаголизосома) характеризуется быстрым увеличением диаметра вакуоли, которое продолжается до тех пор, пока ПВ-III не достигнет исходного размера ПВ-I. Это увеличение размеров является следствием слияния лизосом (тех, что подошли к ее мембране) с ПВ-II. Эти овальные лизосомы имеют размер 0,2–0,4 мкм. Как и в случае с пузырьками, участвующими в уменьшении объема ПВ-I, увеличение объема, сопровождающееся слиянием с лизосомами не может быть объяснено только добавлением мембран. Должен быть другой (еще неизвестный) механизм, который обеспечивает поступление воды и растворимых молекул из цитоплазмы в ПВ-II.

Мембрана пищеварительной вакуоли почти полностью замещается в ходе процессов слияния и отшнуровывания пузырьков. Это можно проследить, например, при помощи меченых антител: каждая стадия развития вакуоли и сливающиеся с ней перед этим пузырьки (дисковидные везикулы¹, ацидосомы, лизосомы), метятся разными антителами. Кроме того, исследования методом

замораживания-скалывания выявили, что количество внутримембранных частиц и их относительное распределение на каждой из двух мембранных поверхностей различается на разных ПВ-стадиях. Замещение мембраны в ходе пищеварительного цикла сопряжено с процессом распознавания мембраны и последующим повторным использованием ее (рециклингом).

Причину уменьшения и последующего увеличения объема пищеварительной вакуоли понять непросто. Предполагали, что концентрация пищевых частиц при уменьшении вакуоли позволяет более эффективно использовать пищеварительные ферменты. Однако, поскольку ПВ-III почти того же размера, что и исходная вакуоль, здесь, вероятно, вовлечены и другие процессы. Было подсчитано, что содержимое лизосом обеспечивает лишь часть дополнительного объема при увеличении вакуоли; поэтому потребность клетки состоит, вероятно, не столько в изменении объема пищеварительной вакуоли, сколько в изменении состава ее мембраны.

На стадии ПВ-III происходит переваривание пищи. На всем ее протяжении наблюдается непрерывная активность на периферии пищеварительной вакуоли. Здесь с вакуолью сливаются дополнительные лизосомы и происходит удаление веществ, заключенных в отделяющиеся мелкие пузырьки. Непереваренные остатки накапливаются внутри ПВ-III, которая теперь становится дефекационной вакуолью — ПВ-IV.

¹ Так называют пузырьки, направляющиеся к растущей пищевой вакуоли и встраивающиеся в ее мембрану. — *Прим. ред.*

В ходе дефекации непереваренные остатки выводятся наружу посредством экзоцитоза.

Хотя описанная последовательность событий изучена в основном на *Paramecium*, можно предположить, что процесс пищеварения идет сходным образом и у других протистов. Надо отметить, что многие заглоченные патогенные прокариоты избегают переваривания, препятствуя слиянию фагосом с лизосомами.

Циклоз

Обычно в клетке одновременно находится несколько пищеварительных вакуолей на разных стадиях цикла переваривания пищи, которое происходит не в какой-либо специальной зоне клетки, а во время транспорта пищеварительной вакуоли по цитоплазме. У *Paramecium* пищеварительная вакуоль описывает фигуру в виде эллипса (рис. 290). Это движение называется циклозом, представляющим собой однонаправленный поток цитоплазмы со скоростью около 3 мкм в секунду.

Представления о механизме циклоза остаются на уровне догадок. Исходя из реологических показателей потока, это движение не может быть вызвано силами сдвига между стационарной и движущейся цитоплазмой. Поэтому думают, что внутри потока цитоплазмы действует акто-миозиновая система. Вероятно, она состоит из многих мелких субъединиц, случайно распределенных по всему пути вакуолей. Субъединицы предположительно претерпевают энергозависимый гель-золь переход. Эти трансформации, возможно, сопро-

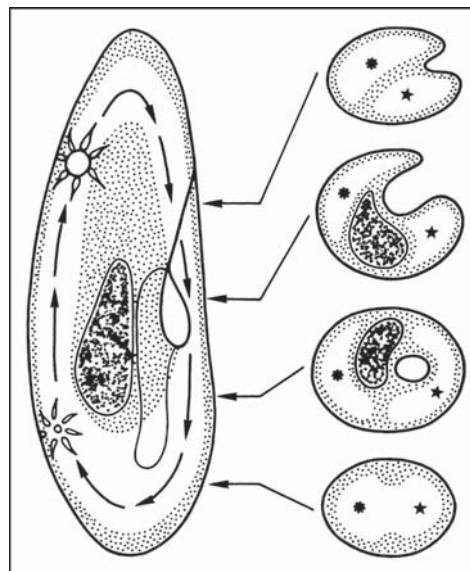


Рис. 290. В ходе циклоза у *Paramecium* пищеварительные вакуоли перемещаются по вполне определенному коридору внутри цитоплазмы. Не затронутые циклозом области цитоплазмы оттенены точками. Скорость потока цитоплазмы (отмечен стрелками и звездочками) 2–3 мкм в секунду (по Сикоре).

вождаются сокращением и расслаблением актомиозиновой системы. Если так, то процесс должен контролироваться несвязанными ионами кальция.

Дефекация

Дефекационные, или остаточные вакуоли содержат непереваренные остатки; в них отсутствует ферментативная активность, pH возвращается к нормальному, почти нейтральному значению, а их содержимое извергается наружу (рис. 291). В простейшем случае, например у ризопод, дефекация похожа на фагоцитоз, идущий в обратную сторону. Дефекационная вакуоль сливает-

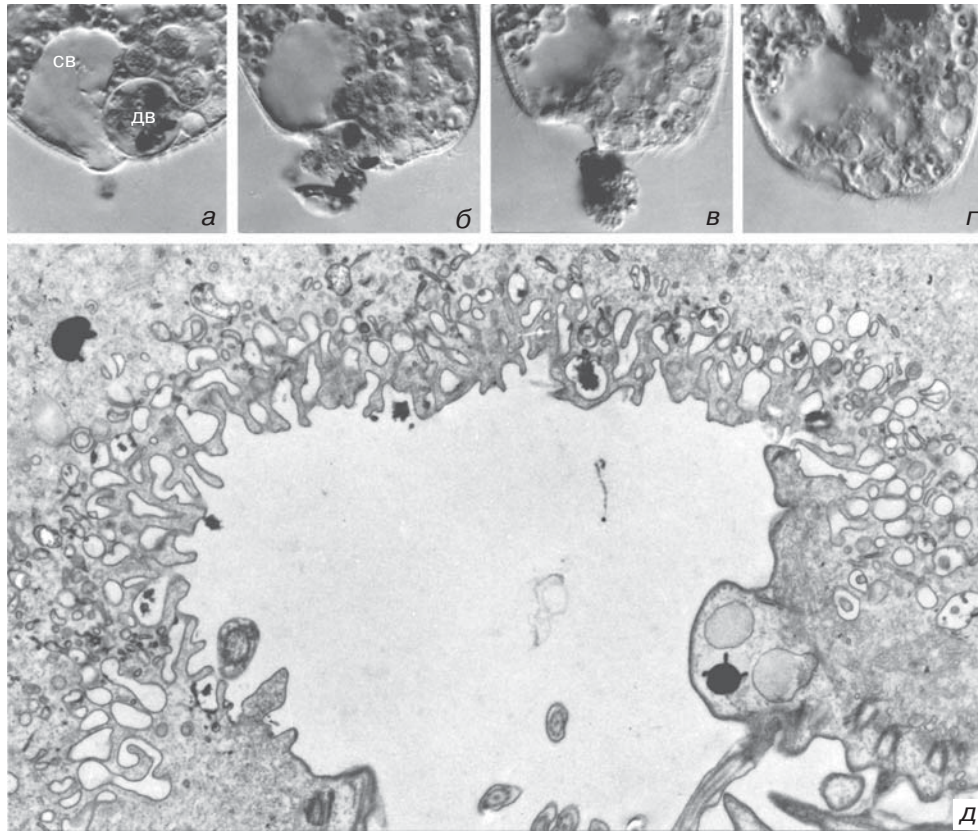


Рис. 291. Дефекация у инфузории *Climacostomum*. а-г — фазы дефекации (оптика Номарского). д — дефекационная вакуоль, только что излившая свое содержимое (ультратонкий срез). От уменьшающейся вакуоли берут начало многочисленные каналцы, от которых отшнуровываются пузырьки, уносящие мембранный материал. св — сократительная вакуоль, дв — дефекационная вакуоль (из: Fischer-Defoy and Hausmann: Zoomorph. 100 [1982] 121). Увел.: а-г — 470х, д — 13 000х.

ся с плазмалеммой и тем самым опорожняется наружу. При этом мембрана вакуоли встраивается в плазматическую мембрану, но вскоре, вероятно, транспортируется обратно в цитоплазму.

У инфузорий процесс дефекации путем простого экзоцитоза затруднен наличием кортикальных структур, поэтому он идет в определенной, специально приспособленной для этой цели

зоне клетки. Эта зона называется цитопрокт (или цитопиг) и часто маркирована гребнем на поверхности клетки (рис. 292). Альвеолы, эпиплазма и филаментозный слой не продолжают под гребень, поэтому дефекационная вакуоль имеет возможность подойти вплотную к плазмалемме.

От области цитопрокта и от расположенных поблизости безресничных

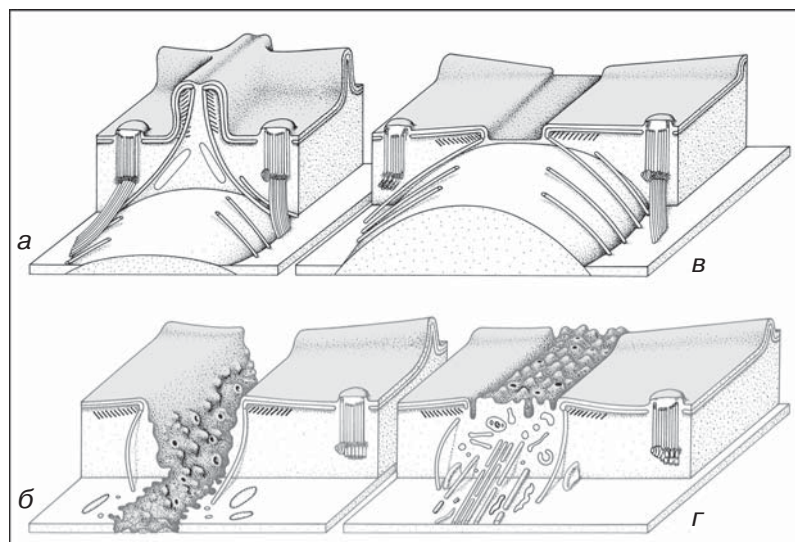


Рис. 292. Схема функционирования цитопрокта у *Paramecium*: приближение дефекационной вакуоли к цитопроктору (а, б) и везикуляция мембраны дефекационной вакуоли после слияния с поверхностью клетки (в, г) (по Аллену и Вольфу).

кинетосом вглубь цитоплазмы отходят одиночные микротрубочки и ленты микротрубочек, которые направляют или даже активно транспортируют к цитопроктору дефекационную вакуоль. После слияния вакуоли с плазмалеммой непереваренные остатки выбрасываются наружу, а ее мембрана разбивается на мелкие пузырьки (рис. 291, 292). Таким образом, материал мембраны остается внутри клетки. В одних случаях эти пузырьки служат источником мембран для растущих пищевых вакуолей; в других — и, вероятно, этот путь реализуется чаще — мембранный материал проходит через аппарат Гольджи, где подвергается преобразованиям и лишь затем вовлекается в клеточные процессы, в том числе связанные с пищеварением.

Энергетический обмен амитохондриальных паразитических протистов

Определенные группы протистов — дипломонады, оксимонады, *Entamoeba*, парабазалии и *Microspora*¹ — разительно отличны от большинства эукариот организацией своего метаболизма: у них отсутствуют митохондрии. Амитохондриальные протисты синтезируют АТФ исключительно в ходе гликолиза и субстратного фосфорилирования. Они не имеют связанной с энергетическим обменом системы транспорта электронов. Большинство из них, если не все, обладают гидрогеносомами или митосомами, у которых, вероятно, имеется предок, общий с современными мито-

¹ К этим группам следовало бы добавить пелобионтид и некоторых инфузорий. — Прим. пер.

эволюционных ветвях. В клетках типа I (например, *Giardia intestinalis*, *Entamoeba histolytica*) все процессы энергетического обмена идут в цитозоле. Организмы типа II (например, Parabasalea) имеют гидрогеносомы (см. рис. 15). У этих организмов в цитозоле идет гликолиз до пирувата, а также формируются почти все конечные продукты гликолиза. Пируват же поступает в гидрогеносому и в результате окислительного декарбоксилирования пируватферредоксиноксидоредуктазой преобразуется в ацетил-КоА. Превращение ацетил-КоА в ацетат сопровождается фосфорилированием АДФ с образованием АТФ. В дополнение к ацетату в качестве конечных продуктов высвобождаются CO_2 и H_2 . Присутствие молекулярного водорода породило название органеллы — гидрогеносома.

Наличие специфических реакций и ферментов у амитохондриальных паразитов дает возможность применять против них избирательные лекарственные препараты, такие как производные 5-нитроимидазола, которые воздействуют на пируватферредоксиноксидоредуктазу.

Кристаллы

Многие протисты содержат кристаллы, которые, благодаря их свойству двойного лучепреломления, хорошо видны в поляризационный микроскоп. Кристаллы бывают разной формы (рис. 294), но всегда окружены мембраной. Их встречаемость и форма у гетеротрофных организмов каким-то образом свя-

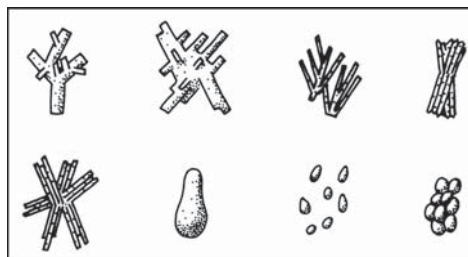


Рис. 294. Кристаллы, встречающиеся в клетках *Paramecium* (по Вихтерману).

заны с рационом. Питающиеся бактериями парамеции содержат мелкие кристаллы; кормление белками и мясным экстрактом приводит к образованию у них множества крупных кристаллов. Фораминиферы образуют кристаллы после поглощения копепод или инфузورий, но они отсутствуют у особей, рацион которых состоит лишь из диатомовых водорослей. Однако, какова связь между пищеварением и формированием кристаллов, пока совершенно непонятно.

Химическую и физическую природу большинства кристаллов еще предстоит выяснить. Кристаллы состоят в основном из солей кальция и фосфора с включениями магния, калия, хлора и серы. Из этих химических соединений образуются полифосфатные стяжения, гидроксипатит и другие минералы. Внутриклеточные кристаллы *Paramecium tetraurelia* содержат биогенный обогащенный кальцием струвит $[(\text{MgCa})\text{NH}_4\text{PO}_4 \times 6\text{H}_2\text{O}]$ — вещество, которое было найдено в отложениях экскрементов летучих мышей и пингвинов¹. Кроме того, часто встречаются и органические составляющие. Лучшим

¹ Струвит, являясь одним из продуктов азотистого обмена, нередко входит в состав почечных камней человека, собак, кошек. — Прим. ред.

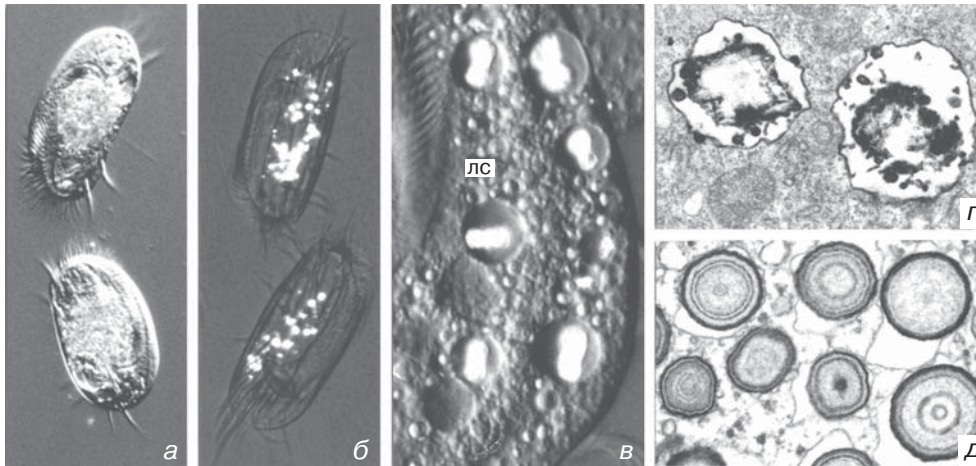


Рис. 295. *Euplotes* (а) со светопреломляющими кристаллами (б), которые ограничены мембраной (в); лс — литосомы. Вакуоли с кристаллами на ультратонком срезе *Paramecium* (г). Литосомы образованы концентрическими слоями органического и неорганического материала (д) (а–г — из: Hausmann: Mikrokosmos 71 [1982] 33; д — из: Hausmann and Waltz: Protoplasma 99 [1979] 67). Увел.: а и б — 265х, в — 1 700х, г — 19 000х, д — 9 500х.

примером так называемого «органического кристалла» служит литосома — шаровидное тело, образованное чередующимися концентрическими слоями органического и неорганического материала (рис. 295). Кристаллические светопреломляющие тельца, известные у ряда морских протистов (например, у динофлагеллаты *Gonyaulax*, инфузории *Parauronema*) содержат в высокой концентрации пурины, особенно гуанин. Кристаллы, состоящие из пуринов (гуанина, гипоксантина и в меньшей степени ксантина), недавно были обнаружены у *Paramecium tetraurelia*.

В прошлом считалось, что кристаллы представляют собой продукты метаболизма (экскреционные зерна), которые должны выводиться из клетки. Однако экзоцитоз целых кристаллов, например, у *Paramecium*, никогда не был описан; наблюдали лишь выведение из

клетки растворимых пуринов. Формирование кристаллов может служить способом изоляции продуктов азотистого обмена, которые не следует выводить во внешнюю среду, где они могут послужить аттрактантом для хищников. Таким образом, струвит и пурины, возможно, участвуют в азотистом обмене клетки протиста.

В последнее время обсуждаются две другие гипотезы. (1) Кристаллы представляют собой депо или резервуар ионов, пуринов и органического азота, которые либо совершенно необходимы для определенных метаболических процессов, либо используются в случае голодания. (2) Кристаллы задействованы в регуляции концентрации определенных ионов в клетке. Имеются аргументы в пользу обеих гипотез. Так, кристаллы всегда присутствуют в цитоплазме некоторых амёб и, если их

удалить экспериментально, быстро образуются снова. Кроме того, многие протисты формируют кристаллы, когда их содержат в оптимальных условиях.

Везикулы *Paramecium*, в которых образуется струвит, также содержат ли-

пиды. Предполагается, что липиды способствуют формированию внутриклеточных кристаллов, потому что они экстрагируют металлы из растворов и вызывают кристаллообразование на границе раздела сред жир-вода.

Ядро и половое размножение

(Мария Мулиш)

Ядра простейших по форме, строению и типу деления (рис. 296) более разнообразны, чем ядра многоклеточных животных и растений. Большинство протистов имеет только одно ядро, хотя довольно часто встречаются виды с несколькими или многими идентичными ядрами. Такие организмы называются гомокариотными; к ним относятся *Chaos*, *Pelomyxa*, *Actinosphaerium*, *Opalina*¹. У протистов со сложным жизненным циклом (например, Ари-соплекса) встречаются одноядерные и многоядерные стадии. Это характерно для *Coccidia*, где спорозоиты и мерозоиты имеют только одно ядро, а шизонты и микрогамонты содержат много ядер. В жизненном цикле ряда фораминифер гамонты одноядерны, в то время как агамонты многоядерны.

Гетерокариотными или разноядерными называют протистов, у которых в одной клетке одновременно присутствуют ядра разных типов. Если ядра двух типов выполняют различные функции, то говорят о ядерном дуализме. Настоящий ядерный дуализм с одним или несколькими мелкими микронуклеусами и одним или несколькими крупными макронуклеусами (рис. 112, 113, 297) характерен для всех цилиат и определенных стадий (агамонтов) некоторых фораминифер (например, *Rotaliella heterokaryotica*; см. рис. 162). Микронуклеус — это генеративное ядро, у

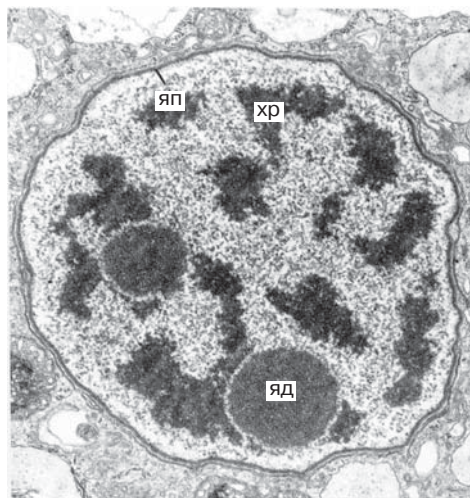


Рис. 296. Ядро *Lateromyxa gallica* (Vampyrellidae) на ультратонком срезе. Видны конденсированные хромосомы (хр), ядрышко (яд) и ядерная пластинка (яп). Увел.: 15 000х.

которого экспрессия генов слабо выражена или отсутствует. Макронуклеус — соматическое ядро, определяющее фенотип клетки; оно не участвует в половом размножении. В противоположность этому, разноядерность других протистов (например, динофлагеллаты *Peridinium balticum*) нельзя считать настоящим ядерным дуализмом, поскольку одно из ядер принадлежит эндосимбионту и, естественно, содержит иной геном.

Форма ядра у большинства протистов сферическая или яйцевидная. Диа-

¹ Можно привести и другие примеры: акантарии, плазмодии миксомицетов, многоядерные стадии различных свободноживущих жгутиконосцев. — *Прим. пер.*

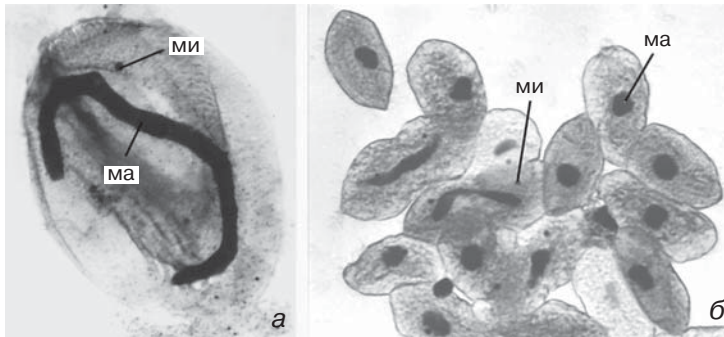


Рис. 297. Окрашенные ядра *Euplotes* (а) и *Tetrachymena* (б)¹ на тотальных препаратах. ма — макронуклеус, ми — микро-нуклеус. Увел.: а — 500х, б — 200х.

метр ядра варьирует от менее 1 мкм до примерно 100 мкм*. Наиболее сложной формой отличаются макронуклеусы крупных инфузорий; эти ядра зачастую сегментированы или имеют дольчатое строение. Увеличение площади поверхности макронуклеуса обеспечивает эффективный обмен между ядром и цитоплазмой. Объем макронуклеуса пропорционален объему клетки.

Ядро (см. рис. 7, 18, 296) окружено ядерной оболочкой. Как у всех эукариот, она состоит из пронизанных порами цистерн, производных шероховатого эндоплазматического ретикулула. Внутреннюю мембрану ядерной оболочки укрепляет филаментозный слой, или ядерная пластинка (рис. 296). У *Amoeba proteus* она представлена так называемым сотовым слоем — толстым характерно структурированным комплексом филаментов (рис. 298), — функция которого до сих пор неизвестна. У некоторых солнечников (например, *Actinophrys*) на ядерную оболочку опираются микротрубочки аксоподий.

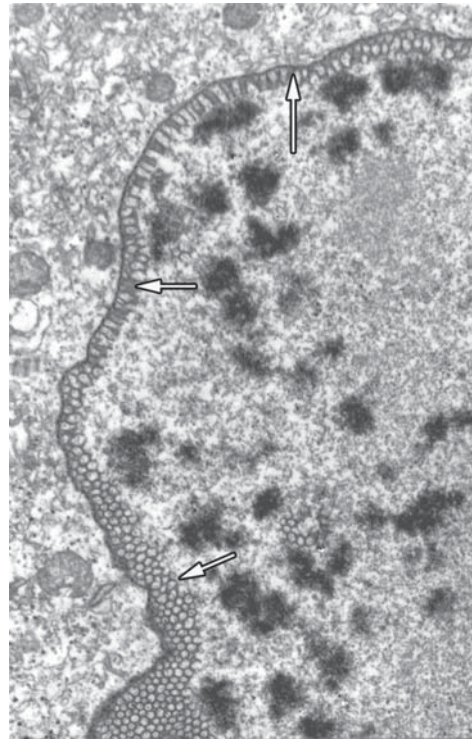


Рис. 298. Ядерная пластинка в форме сотового слоя (стрелки) под ядерной оболочкой *Amoeba proteus* (любезно предоставлен В. Штоккем, Бонн). Увел.: 12 000х.

¹ Удлиненные интенсивно окрашенные тела в левой части иллюстрации 297б — делящиеся макронуклеусы клеток, претерпевающих поперечное бинарное деление. — Прим. ред.

* У феоцарий размер ядра достигает 600 мкм. — Прим. пер.

Кариоплазма содержит хроматин, который имеет тонкофибрилярную структуру и один или несколько электронно-плотных агрегатов — ядрышек (рис. 296). Ядрышки являются центрами синтеза рибосомных субъединиц. Они отсутствуют в микронуклеусах инфузорий и в ядрах некоторых гамет.

Степень конденсации хроматина в интерфазе различна у разных протистов. Компактный, плотно упакованный хроматин, заполняющий все ядро, характерен для ядер микрогамет большинства Apicomplexa и микронуклеусов цилиат. У эвгленовых хроматин интерфазного ядра формирует плотные палочковидные скопления, похожие на митотические хромосомы. У ряда гипермастигид (например, *Barbulanympha*, *Trichonympha*) хромосомы видны постоянно, они прикреплены кинетохорами к внутренней стороне ядерной оболочки. У большинства динофлагеллят ядра мелкие и в них постоянно присутствуют конденсированные хромосомы, которые принципиально отличаются от хромосом всех других протистов способом упаковки хроматина. Предполагается, что каждая хромосома динофлагеллат состоит из длинной кольцевой молекулы ДНК, уложенной в суперспираль. По этому признаку ядро динофлагеллат разительно отличается от всех остальных эукариотических ядер, и ему дано собственное название — динокарион. Уникальные черты организации динокариона считаются вторично приобретенными.

Как и у многоклеточных, ядерная ДНК протистов обычно ассоциирована с гистонами и, таким образом, организована в хроматин. Все пять гистонов, известные для многоклеточных, обнаружены в макронуклеусе *Tetrahymena*. Их аминокислотные последовательности на определенных участках отличны от таковых многоклеточных. Интересно, что транскрипционно пассивное ядро — микронуклеус — по составу гистонов существенно отличается от макронуклеуса. Ядра большинства динофлагеллат лишены гистонов, но все-таки содержат немного основных белков.

Жизненные циклы протистов многообразны: гаплофазный цикл с зиготической редукцией (характерен для Volvocida, динофлагеллат, гипермастигид и оксимонад, Apicomplexa), диплофазный с гаметической редукцией (например, *Actinophrys*, *Noctiluca*) и гетерофазный с чередованием диплоидной и гаплоидной фаз (фораминиферы). Поэтому у них широко представлены гаплоидные и диплоидные ядра, а также немало и полиплоидных, которые отличаются большими размерами.

Микронуклеусы всех изученных цилиат диплоидны¹, а плоидность макронуклеуса обычно высока (за исключением кариореликтов с квазидиплоидным макронуклеусом — см. гл. 2). Содержание ДНК в макронуклеусе *Tetrahymena thermophila* в 10–20 раз больше, чем в микронуклеусе. Макронуклеус гипотрих содержит только 5% всего ге-

¹ По-видимому, существуют редкие исключения. Есть данные, что у определенных линий *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia* микронуклеус низкополиплоиден (тетраплоиден, октаплоиден) в норме. — Прим. ред.

нома микронуклеуса. Большое количество ДНК в макронуклеусе объясняется тем, что немногие оставшиеся гены представлены огромным количеством копий. ДНК макронуклеуса гипотрих представлена миллионами коротких линейных фрагментов размером в ген. Число копий каждого фрагмента прямо пропорционально размерам клетки.

Роль микронуклеуса и макронуклеуса в жизненном цикле цилиат

Экспериментальные исследования привели к широко распространенному мнению, что микронуклеус не участвует в поддержании и регуляции клеточных функций, а отвечает только за хранение и рекомбинацию генетического материала. Это подтверждается существованием видов без микронуклеусов. Однако эксперименты по пересаживанию ядер, особенно на *Paramecium* и гипотрихах, показывают, что микронуклеусы все-таки выполняют и другие функции. У *Paramecium* с экспериментально удаленными микронуклеусами в следующем поколении особей развивается ненормальный ротовой аппарат. Поэтому можно предположить, что микронуклеус участвует в формировании ротового аппарата (т.е. в стоматогенезе). После нескольких циклов бесполого размножения ротовой аппарат формируется уже без нарушений, то есть макронуклеус берет на себя эту функцию утраченного микронуклеуса.

Преобразования ядра в ходе жизненного цикла

Клеточный цикл эукариотной клетки традиционно делится на несколько четких стадий (см. рис. 321). В интерфазе, которая включает стадию репликации ДНК (S-фазу) и две промежуточные фазы G_1 и G_2 , клетка непрерывно растет. В M-фазе происходит распределение хромосом по дочерним ядрам (митоз) и деление клетки (цитокinesis).

Репликация генетического материала

Синтез ДНК может идти на разных стадиях жизненного цикла. У многоядерных гомокариотных протистов репликация генетического материала и митоз идут независимо в каждом ядре и не связаны непосредственно с циклом деления клетки. У цилиат с несколькими микронуклеусами последние также вступают в S-фазу независимо друг от друга и от макронуклеуса.

В макронуклеусах гипотрих синтез ДНК и гистонов идет синхронно в одной или двух особых зонах (рис. 299). Преобразование хроматина, отчетливо видимое на микрофотографиях, начинается в определенных зонах вблизи ядерной оболочки. Затем эти зоны сливаются в так называемую репликационную полосу, которая движется через весь макронуклеус, вызывая по ходу удвоение ДНК и гистонов. Непосредственно перед началом деления ядра репликационная полоска исчезает. В макронуклеу-

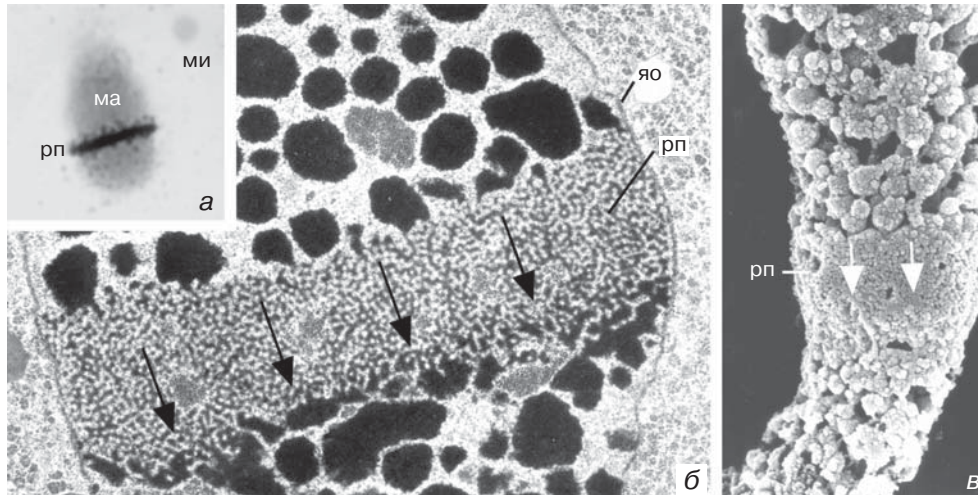


Рис. 299. Репликационная полоска (рп) в макронуклеусе (ма) *Stylonychia* (световая микроскопия) (а) и *Euplotes* (трансмиссионная и сканирующая электронная микроскопия) (б, в). ми — микронуклеус, яо — ядерная оболочка. Стрелки указывают направление движения репликационной полоски (а — из: Steinbruck: Europ. J. Protistol. 26 [1991] 2; б — любезно предоставлен К. Эйслер, Тюбинген; в — из: Arikawa et al.: Europ. J. Protistol. 36 [2000] 40). Увел.: а — 650×, б — 13 500×, в — 7 000×.

сах других цилиат синтез ДНК на уровне ультраструктуры не выявляется.

Митоз

В противоположность высшим эукариотам, у которых форма деления ядра варьирует лишь незначительно, у протистов обнаружены существенно различающиеся типы митоза (рис. 300). Они различаются судьбой ядерной оболочки, а также положением, симметрией и строением веретена деления и центров его организации.

При открытом митозе (как у многоклеточных организмов) ядерная оболочка полностью разрушается, а при закрытом митозе, наоборот, оболочка ядра сохраняется на всех его стадиях. При полузакрытом митозе ядерная оболочка

разрушается только на определенных участках. В ортомитозе аппарат веретена имеет осевую симметрию, тогда как при плевромитозе оси полуверетен не совпадают.

Характерный для многоклеточных животных открытый ортомитоз обнаружен у многих протистов: хризомонад, криптомонад, гаптомонад, празиномонад, пединеллид, акантамеб, лабиринтул, некоторых грегариин (например, *Monocystis*) и некоторых *Eumyxa*. При полузакрытом ортомитозе центры организации микротрубочек веретена (ЦОМТы) развиваются на одном полюсе снаружи ядра и в профазе расходятся к противоположным его полюсам. После этого ядерная оболочка прорывается на полюсах и микротрубочки от ЦОМТов входят в ядро, формируя аппа-

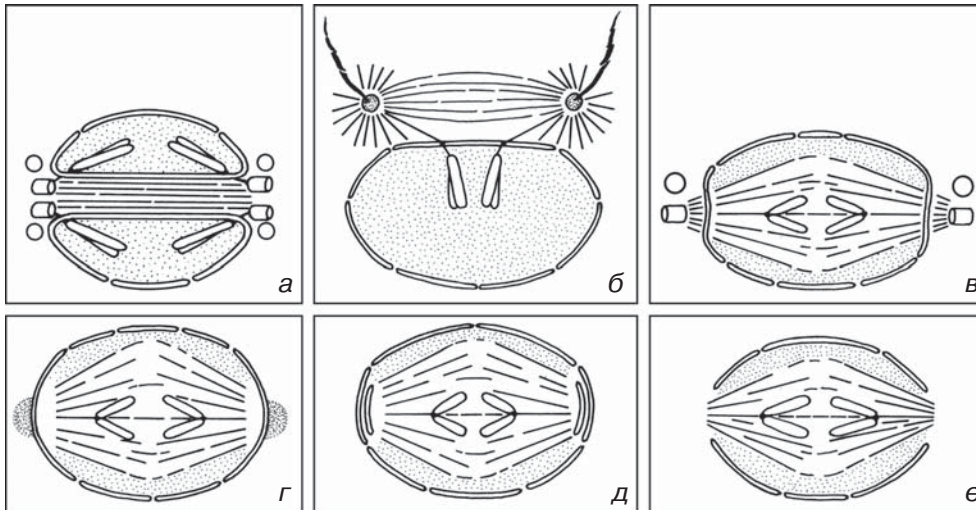


Рис. 300. Типы митозов в различных таксонах (анафаза): а — микротрубочки проходят в каналах ядра (динофлагеллаты); б — микротрубочки внеядерного веретена взаимодействуют с хромосомами (гипермастигиды); в, г — внутриядерное веретено и внеядерные организующие центры (фораминиферы); д — аппарат веретена внутри интактной ядерной оболочки (инфузории); е — ядерная оболочка разрушена на полюсах ядра (некоторые хризофитовые) (по Грелю).

рат веретена. Такой тип митоза описан для хлоромонад (особенно *Volvocida*) и рафидомонад, некоторых крупных амёб (*Amoeba proteus*), хоанофлагеллат (*Monosiga ovata*), грегариин (например, *Deplauxis*) и некоторых солнечников (например, *Actinophrys*). При закрытом ортомитозе аксиально-симметричное веретено развивается внутри ядерной оболочки. Этот тип митоза обнаружен у трипаносоматид, раковинных амёб (*Euglypha*, *Arcella*), вампиреллид (например, *Arachnula*, *Lateromyxa*, *Vampyrella*) и в микронуклеусах инфузорий. У трипаносоматид формируются два независимых полуверетена. При этом у одних видов (например, *Trypanosoma cruzi*) они располагаются вдоль одной оси (ортомитоз), а у других (например, *T. raiae*) лежат под углом друг к другу,

как в плевромитозе. Поэтому митоз трипаносоматид можно считать промежуточным между закрытым ортомитозом и закрытым плевромитозом.

При полузакрытом плевромитозе ЦОМТы располагаются вне ядерной оболочки, которая перфорируется, когда микротрубочки полуверетена проходят в ядро. Этот тип митоза типичен для Apicomplexa. На стадии множественного деления (шизогонии) после очередного митоза веретено сохраняется, а хромосомы остаются прикрепленными к его микротрубочкам до тех пор, пока не закончатся все другие митозы. Такой механизм препятствует случайному распределению хромосом во временно полиплоидном ядре. Закрытые плевромитозы идут у фораминифер, радиолярий, оксимонад, некоторых пра-

зинонад, кинетопластид, микроспоридий, гаплоспоридий и многих грибов. ЦОМТы микротрубочек веретена закладываются в ядерной оболочке поблизости друг от друга и затем расходятся в противоположные стороны за счет разрастания между ними ядерной оболочки или каким-то образом перемещаются в ней.

У трихомонад, гипермастигид и динофлагеллат организующие центры веретена расположены снаружи ядерной оболочки; веретено также развивается вне ядра, либо сбоку от него (трихомонады, гипермастигиды), либо внутри пронизывающих его каналов (динофлагеллаты).

На рис. 300а показан динокарион с пронизывающим его каналом. Стенка канала сформирована обычной ядерной оболочкой. Микротрубочки берут начало от centrosом, расположенных снаружи от ядра. И полюсные, и кинетохорные микротрубочки проходят по каналу. Последние присоединяются к ядерной оболочке. В тех же точках к ядерной оболочке изнутри прикрепляются хромосомы. Рис. 300б иллюстрирует сходную картину. Микротрубочки отходят от centrosом, которые у парабазалий называются аттрактосферами, и присоединяются снаружи к ядерной оболочке, однако здесь нет пронизывающих ядро каналов.

Новая оболочка дочерних ядер собирается, как правило, из частей или фрагментов старой, однако в ряде случаев (например, *Actinophrys*, микронуклеус некоторых инфузорий) она появля-

ется под оболочкой материнского ядра еще до того, как последняя деградирует.

Большое разнообразие типов деления ядра позволяет предположить, что их становление произошло в процессе эволюции протистов. Предковые черты могут сохраняться в современных таксонах наряду с примитивными и продвинутыми признаками. При делении прокариот хромосомы прикрепляются к плазматической мембране и разделяются благодаря росту мембраны между точками прикрепления. Внешне это напоминает митоз динофлагеллат (диномитоз), поэтому ряд авторов считает диномитоз примитивным. Однако молекулярно-биологические исследования показывают, что динофлагеллаты представляют собой эволюционно продвинутую группу. Диномитоз существенно отличается от деления прокариот по многим параметрам, в частности, участием микротрубочек. Эволюционная последовательность разных типов митоза у протистов еще неизвестна¹.

Деление макронуклеуса инфузорий

Макронуклеус инфузорий (исключая кариореликtid) делится во время цитокинеза. Обычно он мигрирует в область разделения клеток еще до формирования борозды деления, затем вытягивается продольно, располагаясь в обеих будущих дочерних клетках, и перешнуровывается в процессе цитокинеза. Его половинки разделяются непос-

¹ Пути эволюции митоза аргументированно обсуждаются в книге И.Б. Райкова «Ядро простейших». Л.: Наука. 1978. — Прим. пер.

редственно перед отделением дочерних клеток друг от друга. В течение всего этого процесса оболочка ядра сохраняется.

В процессах миграции, удлинения и формирования новых ядер участвуют внутриядерные и цитоплазматические микрофиламенты и микротрубочки. Эксперименты на *Stentor* показали, что расположение макронуклеуса и его удлинение контролируется кортикальными элементами. По-видимому, это справедливо и для других цилиат (например, *Bursaria*, *Paramecium*), макронуклеусы которых прикрепляются к кортексу клетки.

Деление макронуклеуса инфузорий часто называют амитозом, поскольку отсутствуют хромосомы и типичный аппарат веретена. С другой стороны, маловероятно, что генетический материал между дочерними клетками распределяется случайно. Разветвленные или сегментированные ядра обычно конденсируются перед делением в единую компактную массу; то же происходит и с набором мелких макронуклеусов, как, например, у *Urostyla grandis*. Более того, генетический материал иногда перемешивается внутри ядра. Так, у *Homalozoon* было замечено вращение содержимого макронуклеуса перед делением клетки. Внутриядерные микротрубочки в макронуклеусах *Protocruzia* и других инфузорий, по-видимому, участвуют в разделении элементов, соответствующих хромосомам. Возникающие в составе ДНК различия между дочерними ядрами нивелируются либо избирательным синтезом, либо избирательным удалением генетического материала.

Мейоз

Мейоз большинства эукариот состоит из двух последовательных делений ядра, которые сопровождаются клеточными делениями. Если хромосомы в интерфазе деспирализованы, они конденсируются во время пролонгированной профазы I первого мейотического деления. Предварительно удвоенные гомологи конъюгируют, образуя биваленты, связанные синаптонемальными комплексами (рис. 301). Реципрокный обмен гомологичными участками ДНК между несестринскими хроматидами (генетическая рекомбинация) осуществляется в процессе кроссинговера. В метафазе I биваленты выстраиваются по экватору веретена, затем гомологичные хромосомы разделяются и движутся к противоположным полюсам клетки (анафаза I). Материнские и отцовские гомологи случайно распределяются между дочерними ядрами, а количество хромосом уменьшается вдвое. Второе мейотическое деление соответствует митозу. В результате мейотических делений из каждого диплоидного ядра получается четыре генетически различных гаплоидных ядра.

У большинства протистов мейоз соответствует этой общей схеме. Однако у многих из них особенности мейоза на ультраструктурном уровне еще неизвестны. Синаптонемальные комплексы, свидетельствующие о том, что мейоз является двухступенчатым, наблюдались во многих таксонах: у амeboидных протистов (*Arcella*, *Lateromyxa gallica*), микроспоридий (*Amblyospora*), Мухозоа (*Aurantiactinomyxon*), динофлагеллат (*Prorocentrum*), инфузорий,

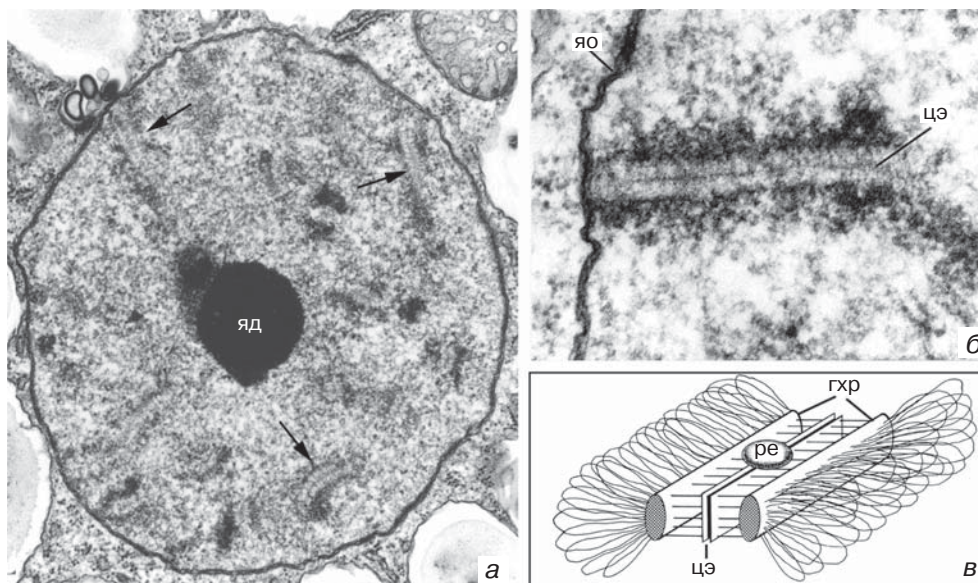


Рис. 301. Синаптонемальные комплексы у *Lateromyxa gallica* (Vampyrellidae): а — ядро на стадии зиготены с ядрышком (яд) и несколькими синаптонемальными комплексами (стрелки); б — прикрепление синаптонемального комплекса к ядерной оболочке (яо); в — схема спаривания гомологов в синаптонемальном комплексе. гхр — гомологичные хромосомы, ре — рекомбинационный узелок, цэ — центральный элемент (а и б — из: Ropstorf et al.: Europ. J. Protistol. 29 [1993] 302; в — по Крстичу). Увел.: а — 32 000х, б — 75 000х.

фораминифер, *Chlamydomonas*, *Labyrinthula* и *Actinophrys*. Считается, что у споровиков (Coccidea, Naemosporida и Rigoplasmida) мейоз также двухступенчатый, хотя иногда он идет без кроссинговера.

Так называемый одноступенчатый мейоз (с одним делением ядра) был описан у жгутиконосцев из кишечника таракана *Cryptocercus*. При этом типе мейоза гомологичные хромосомы конъюгируют, по-видимому, без предварительного удвоения, между ними не наблюдаются хиазмы и кроссинговер. Таким образом, уровень рекомбинации при одноступенчатом мейозе значительно ниже, чем при двухступенчатом. Мейоз

с одним делением ядра, по всей вероятности, имеется только у жгутиконосцев, обитающих в *Cryptocercus*. Есть подозрение, что определенную роль в становлении этого типа мейоза сыграл гормон линьки таракана (эгдизон).

Развитие макронуклеуса у инфузорий

Геном макронуклеуса развивается из генома микронуклеуса. Новые макронуклеусы инфузорий (за исключением кариореликтив) формируются только после конъюгации. Процесс дифференциации генома макронуклеуса очень сложен и еще не до конца понятен.

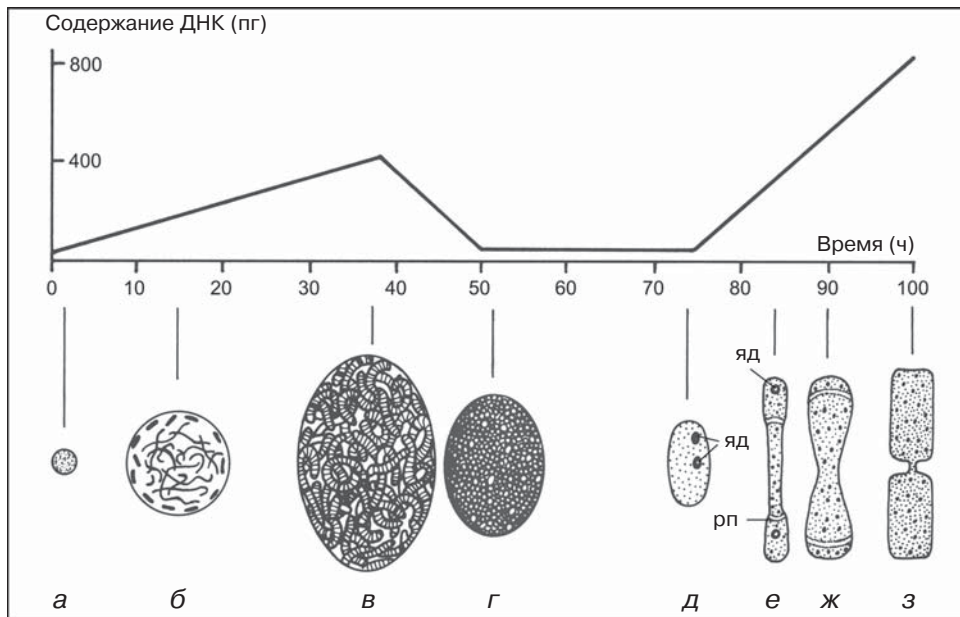


Рис. 302. Развитие зачатка макронуклеуса у *Stylonychia lemnae*: а — сразу после разделения эксконоъюгантов ($t = 0$) размер и содержание ДНК зачатка макронуклеуса соответствует таковым микронуклеуса; б — увеличение содержания ДНК; в — формирование гигантских хромосом; г — фрагментация гигантских хромосом и падение содержания ДНК; д — формирование ядрышек (яд); е, ж — появление репликационных полосок (рп) и рост содержания ДНК; з — через 100 часов макронуклеус полностью сформирован (по Аммерману).

У большинства изученных к настоящему времени цилиат в процессе реорганизации ДНК выделяют по меньшей мере три события: разрыв хромосом, удаление внутренних участков¹ и амплификация ДНК. У *Paramecium* фрагментация хромосом микронуклеуса приводит к образованию субхромосомных участков размером 300–600 т.п.н. У гипотрих размер фрагментов генома в макронуклеусе варьирует от 0,4 до 20 т.п.н.

Эти молекулы размером в один ген похожи на настоящие хромосомы в том

отношении, что они способны к автономной репликации и транскрипции, однако у них нет центромер для прикрепления микротрубочек. Молекулы ДНК размером в ген обнаружены также в макронуклеусе олиготрих (например, *Halteria*) и филлофарингид (например, *Chilodonella*). Окончательная степень амплификации ДНК варьирует от вида к виду, но постоянна в пределах вида. Так, у *Paramecium tetraurelia* уровень пloidности макронуклеуса 1000–2000, а у *Tetrahymena pyriformis* — только 45. У всех инфузорий гены ри-

¹ Внутренних элиминируемых последовательностей — internal eliminated segments, или internal eliminated sequences. — Прим. пер.

босомных РНК в макронуклеусе — это отдельные короткие молекулы, представленные большим количеством копий.

Экстенсивная репликация ДНК в макронуклеарном зачатке приводит к развитию гигантских хромосом, напоминающих политенные хромосомы насекомых. Это отмечено у большинства стиготрих (например, *Stylonychia*) и гипотрих (например, *Euplotes*), а также у некоторых представителей других групп (например, *Chilodonella cuculus*, *Loxophyllum meleagris*, *Nyctotherus cordiformis*). У *Stylonychia* политенизацию претерпевают лишь немногие из хромосом макронуклеуса, тогда как другие деградируют. Политенные хромосомы распадаются на фрагменты (рис. 302). Во время развития макронуклеуса разрушается большая часть ДНК, в том числе повторяющиеся последовательности и специфичные макронуклеарные гены. В результате в зачатке макронуклеуса *Stylonychia lemnae* остается только около 2% всех генов макронуклеуса. Они представлены отдельными мелкими фрагментами ДНК (один фрагмент — один ген), рассеянными в макронуклеусе.

Такие инфузории, как *Paramecium*, *Tetrahymena*, гетеротрихи и *Litostomatea*, не формируют политенных хромосом. Однако и у них наблюдается временное падение содержания ДНК при развитии макронуклеуса. Например, у *Tetrahymena* во многих участках генома элиминируется часть нуклеотидов. Реорганизация ДНК у *Paramecium*, по видимому, не сводится к простому уменьшению размеров хромосом, так как из уникального набора хромосом

микронуклеуса появляются различные, но близкие друг другу по нуклеотидным последовательностям субхромосомы макронуклеуса. Показано, что фрагментация хромосом у *Paramecium* (как и у других цилиат) связана с вырезанием участков ДНК, однако размеры удаляемых участков, похоже, различаются в разных копиях субхромосом. Так же как и у гипотрих, степень редукции генома при развитии макронуклеуса здесь прямо пропорциональна размеру генома микронуклеуса: чем меньше геном микронуклеуса, тем меньше степень его редукции при созревании макронуклеуса. Например, у *Paramecium aurelia* микронуклеарный геном 270–320 млн п.н. редуцирован до 46–80 млн п.н. в макронуклеусе; у *P. bursaria* геном микронуклеуса 3500 млн п.н. в макронуклеусе редуцирован до 17 млн п.н.

Половой процесс в жизненном цикле протистов

Половой процесс заключается, главным образом, в слиянии двух гаплоидных гаметических ядер, образовавшихся в результате мейоза, и формировании диплоидной зиготы. Он не обнаружен у эвгленовых, хоанофлагеллат, трихомонад, шизопиренид и некоторых других протистов. Неизвестно, первично отсутствует у них половой процесс, или утрачен в эволюции, или просто половые стадии еще не найдены.

У многих протистов гаметические ядра формируются в специальных дифференцированных половых клетках, или гаметах. Если половая дифференцировка проявляется уже в роди-

тельских клетках, такие клетки называются гамонтами. Гаметы могут быть морфологически одинаковы (изогаметы) или различны (анизогаметы). Оплодотворение неподвижной яйцеклетки подвижной мужской гаметой называется оогамией. Следует различать слияние гамет (гаметогамию) и слияние гамонтов (гамонтогамию). Слияние гаметических ядер, сформированных одной родительской клеткой, называется автогамией.

В жизненном цикле многих протистов происходит чередование вегетативного и полового размножения. При гомотазном чередовании поколений тип размножения меняется, а число хромосом остается неизменным. Это характерно, например, для *Apicomplexa* (см. рис. 84). Смена поколений у многих *Apicomplexa* связана со сменой хозяев. Для фораминифер характерно гетеротазное чередование поколений, поскольку мейоз происходит в середине жизненного цикла.

У некоторых колониальных протистов вегетативные и генеративные клетки могут существовать вместе. Этот тип клеточной дифференциации можно наблюдать, например, у *Eudorina* и *Volvox* (см. рис. 172), а также у некоторых цилиат (например, *Zoothamnium alternans*; см. рис. 315a).

Гаплоидные протисты, например вольвоксовые, хризомонады, большинство динофлагеллат, некоторые гипермастигиды, оксимонады и *Apicomplexa*, образуют гаметы непосредственно из вегетативных клеток или после их бинарных делений. У *Chlamydomonas* формируются двужгутиковые изогаметы, которые несут на поверхности жгу-

тиков видоспецифичные и специфичные для типа спаривания гликопротеины. Эти гликопротеины вызывают агглютинацию жгутиков у совместимых (+/-) клеток. Клетки объединяются в пары, соединяясь друг с другом при помощи небольшой папиллы. После слияния клеток зигота развивается в толстостенную покоящуюся стадию, в которой идет мейоз с последующим формированием гаплоидных вегетативных клеток.

Более крупные колониальные *Volvocida* (*Eudorina*, *Volvox*) оогамны. Половое размножение у *Volvox carteri* инициируется так называемым белком-индуктором (гликопротеин 30 кД), который синтезируется в ответ на повышение температуры окружающей среды. Он эффективен в очень низких концентрациях, около 6×10^{-17} М. Поэтому количество индуктора, выделяемое одной колонией, бывает достаточным для того, чтобы все колонии в конкретном водоеме начали готовиться к половому процессу. В присутствии полового индуктора гонидии приступают к своему рода эмбриогенезу. Гаплоидная вегетативная клетка дает начало либо множеству микрогамет, либо одной неподвижной макрогамете. У некоторых видов *Volvox* оба типа гамет созревают в одной колонии (например, *Volvox globator*); у других в этом участвуют разные колонии одного клона (например, *Volvox aureus*) или колонии разных клонов (например, *Volvox perglobator*). Первое деление зиготы сопровождается мейозом, а дальнейшие митотические деления ведут к формированию колоний, состоящих из гаплоидных вегетативных клеток.

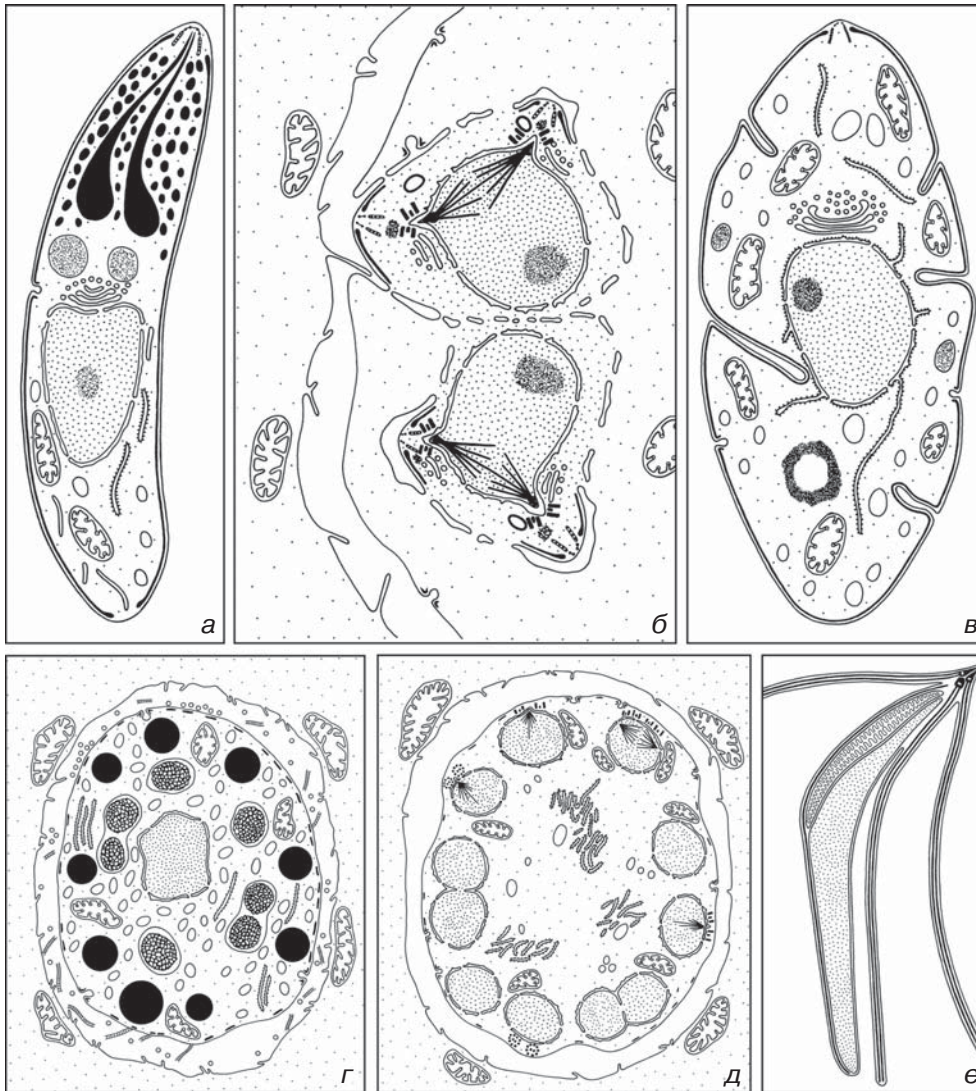


Рис. 303. Схематическое изображение основных стадий жизненного цикла Аписомплекса: а — спорозоит; б — участок шизонта; в — мерозоит; г — макрогамонт; д — микрогамонт; е — микрогамета (по нескольким авторам).

Агамное размножение Аписомплекса начинается с появления гаплоидных клеток, спорозоитов (рис. 303а), которые развиваются из зиготы. Спорозоиты проникают в клетки хозяина (за ис-

ключением некоторых грегариин, паразитирующих внеклеточно), где они становятся трофозоитами. У большинства грегариин трофозоиты непосредственно трансформируются в гамонты, которые

дают начало гаметам. У других Apicomplexa трофозоиты вырастают в крупные клетки (рис. 303б). Они называются шизонтами или меронтами, потому что подвергаются особому типу множественного деления — шизогонии, — которой предшествует ряд ядерных делений. Клетка хозяина разрушается, и из нее выходит множество инфекционных клеток, мерозоитов (рис. 303в). Они могут повторять цикл роста и множественного деления, что приводит к массовой аккумуляции инвазионного начала. Некоторые клетки вместо шизонтов становятся гамонтами (рис. 303г, д), давая начало фазе полового размножения. Гамонт первого типа — микрогамонт — продуцирует путем шизогонии много мелких микрогамет (рис. 303е), а гамонт второго типа — макрогамонт — трансформируется непосредственно в макрогамету. Микро- и макрогаметы сливаются, формируя диплоидную зиготу. Она развивается в устойчивую к внешним воздействиям спору¹, которая способна инфицировать нового хозяина.

Паразит пищеварительного тракта лягушек *Opalina ranarum* (см. рис. 64а) имеет много одинаковых диплоидных ядер. Многоядерные цисты покидают кишечный тракт взрослой лягушки вместе с фекальными массами (рис. 64б). Из воды цисты попадают в кишечник головастика, где претерпевают мейоз и

дают одноядерные гаметы разного размера. В результате слияния микрогаметы с макрогаметой формируется зигота. После инцистирования зигота способна заразить другого головастика.

Для актинофриидных солнечников характерна автогамия. Трофонт *Actinophrys sol* при голодании инцистируется (рис. 304) и делится на две диплоидные клетки. Их ядра приступают к мейозу, в результате чего в каждой клетке формируются четыре гаплоидных ядра, из которых три дегенерируют. Слияние клеток ведет к формированию диплоидной зиготы. При благоприятных условиях она дает начало вегетативной клетке. Автогамия известна для некоторых цилиат и фораминифер, а также для раковинной амебы *Arcella*.

Жизненный цикл многих фораминифер включает чередующиеся стадии диплоидного многоядерного агамонта и гаплоидного одноядерного гамонта, иногда внешне неотличимые. Типы полового размножения фораминифер весьма разнообразны даже среди близкородственных видов. Это может быть гаметогамия (*Elphidium crispum*), гамонтогамия (*Glabratella sulcata*) и автогамия (некоторые виды *Rotaliella*).

Раковинки гамонтов и агамонтов часто отличаются по размерам и форме, а также по диаметру начальной камеры. У большинства таких диморфных видов начальная камера гамонта (мегалос-

¹ Ни одна из стадий развития спорозоитов не называется спорой. Зигота претерпевает серию делений, первое из которых мейотическое; пролиферация клеток сопровождается сложными морфогенетическими процессами. Эта репродуктивная фаза — спорогония — имеется в жизненном цикле всех Apicomplexa. У тех спорозоитов, которые задействуют контаминативный способ заражения, в результате спорогонии формируются стадии, одетые резистентной оболочкой. Таковы ооцисты и спорозисты кокцидий и гаметоцисты грегаринов. — Прим. ред.

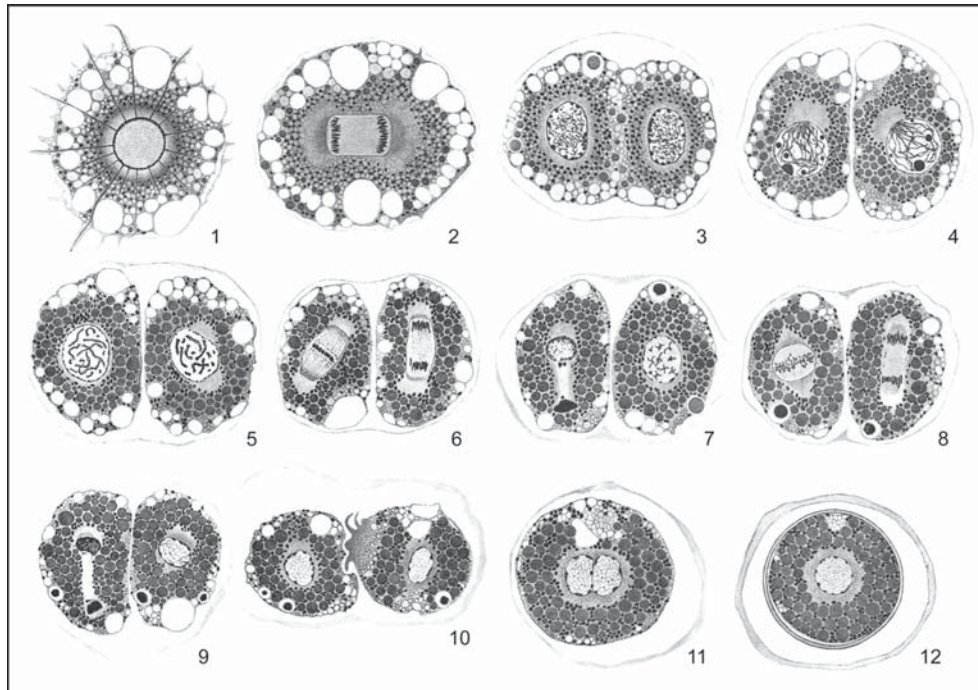


Рис. 304. Половой процесс (автогамия = педогамия) у *Actinophrys sol* (1); после инцистирования ядро претерпевает мейоз (2–9)¹; гаметы (10) сливаются и после кариогамии (11) формируют зиготу (12) (по Белару). Увел.: 540х.

ферическое поколение) крупнее, чем начальная камера агамонта (микросферическое поколение)² (рис. 305). Дополнительное, третье поколение — мегалосферический шизонт — отмечено у многих видов Foraminifera. У *Heterostegina depressa* эти шизонты являются потомством микросферического ага-

монта. Поэтому предполагается, что этот вид фораминифер обладает триморфным жизненным циклом, который включает три четкие фазы: микросферический агамонт, мегалосферический шизонт и мегалосферический гамонт.

Чередование гаплоидной и диплоидной фаз реализуется в жизненных

¹ Неточная характеристика преобразований, предшествующих формированию гамет. Две гаметы в цисте *Actinophrys sol* формируются в результате одного митотического деления и затем двухступенчатого мейоза: 2–3 — митоз, формируются два гамонта; 4–7 — редукционное деление мейоза, отделяется направительное тельце; 8–9 — эквационное деление мейоза, отделяется направительное тельце. Каждый гамонт дает начало одной гамете. — Прим. ред.

² Зигота невелика по размерам, и именно она строит начальную камеру раковин микросферической генерации; тогда как клетка, сформировавшаяся в результате шизогонии (агамета), крупнее зиготы и строит более объемную начальную камеру раковин мегалосферической генерации. — Прим. ред.

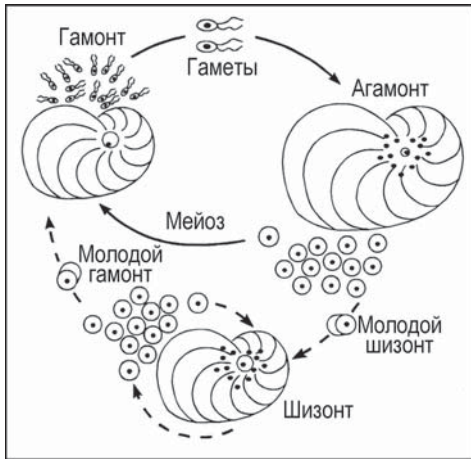


Рис. 305. Схема жизненного цикла фораминифер: диморфный жизненный цикл (сплошные стрелки) включает развитие гаплоидного гамонта, на смену которому приходит диплоидный многоядерный агамонт; гипотетический триморфный жизненный цикл (пунктирные стрелки) включает также стадию шизонта (по Рётгеру).

циклах и других организмов, в частности, у некоторых гаптомонад (например, *Hymenomonas carterae*) и определенных нитчатых зеленых водорослей (например, *Cladophora*). Для чего возникло чередование фаз, доподлинно неизвестно, но стратегически оно сочетает выгоды полового и бесполого размножения.

Конъюгация у инфузорий

Конъюгация инфузорий представляет собой особую форму гамонтогамии. Две клетки соединяются на некоторое время (рис. 306) и обмениваются гаплоидными ядрами.

Далеко не все особи одного морфологического вида могут скрещиваться между собой. Для обозначения всех

способных к спариванию особей морфовида был введен специальный термин — синген. Таким образом, сингены представляют собой генетически изолированные виды, которые очень трудно идентифицировать по фенотипическим признакам. В пределах сингена выделяют так называемые типы спаривания. В норме конъюгация происходит только между особями, принадлежащими к разным, но комплементарным типам спаривания.

Сингены включают разное количество типов спаривания. Например, в состав морфовида *Paramecium caudatum* входят 16 сингенов с двумя типами

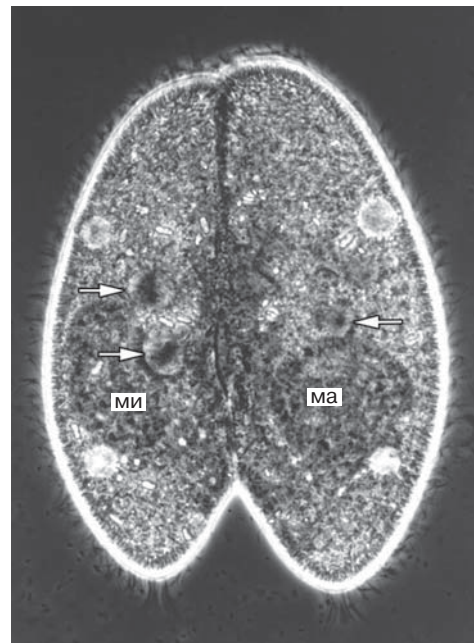


Рис. 306. Конъюгация у *Paramecium caudatum*: макронуклеусы (ма) партнеров еще видны, тогда как оба микро-нуклеуса (стрелки) конъюганта пока плохо заметны (любезно предоставлен Х.-Д. Гёрцом, Штутгарт). Увел.: 350х.

спаривания в каждом (бинарная система типов спаривания). Сингены у *Paramecium bursaria* содержат от 4 до 8 типов спаривания. Клетка, принадлежащая к одному из них, может конъюгировать с особями всех других типов спаривания в пределах сингена (множественная система типов спаривания).

Методы молекулярно-биологических исследований (в частности, сопоставление изоферментных спектров или анализ нуклеотидной последовательности генов) позволяют различать сингены и определять родственные связи. Прогресс в изучении сингенов в дальнейшем, возможно, приведет к ревизии классификации Ciliophora на уровне рода и вида. Уже сейчас сингены группы *P. aurelia* воспринимаются как 14 реальных биологических видов, каждый со своим собственным названием. Ситуация с *Paramecium caudatum* более запутанна, т.к. между некоторыми сингенами случаются генетические обмены.

Типы спаривания нестабильны у некоторых видов. *Blepharisma japonicum* может менять тип спаривания при прохождении полового процесса: особи, образовавшиеся в результате серии постгамных делений одного эксконъюганта, иногда принадлежат разным типам спаривания. У *Paramecium multimicronucleatum* (клон *cycler*) активность гена *mt+*, детерминирующего тип спаривания, контролируется циркадными ритмами. Тип спаривания *Paramecium aurelia* определяется в процессе развития макронуклеуса в постконъюгантах, т.е. под влиянием различных цитоплазматических факторов.

После окончания полового процесса представители большинства видов

инфузорий должны пройти через определенное количество циклов агамного размножения, прежде чем они «созреют» и вновь будут готовы приступить к конъюгации. Кроме того, на готовность к конъюгации влияют такие эндогенные и экзогенные факторы, как питание, свет, температура и состав среды.

Инфузории секретируют в воду специальные индукторы спаривания (гамоны), которые способны связываться с поверхностью клетки. Гамоны позволяют особям определять потенциального партнера и объединяться в пары. Спаривание можно вызвать экспериментально химическими веществами (например, K^+ , Mg^{++} и Cs^+ у *Paramecium caudatum*).

Особь *Blepharisma intermedium*, принадлежащая к типу спаривания I, выделяют гамон I — в данном случае, гликопротеин. Он действует даже при исключительно низкой концентрации 60 нг/л. Гамон I связывается с поверхностными рецепторами клеток типа спаривания II, что изменяет свойства клеточной поверхности и поведение этих особей, обеспечивая таким образом условия для слияния мембран. Клетки типа спаривания II в ответ выделяют гамон II (блефаризмин) небелковой природы, который по структуре похож на нейромедиатор серотонин. Гамон II меняет свойства поверхности клеток типа спаривания I (рис. 307) и является аттрактантом для клеток этого типа. В результате партнеры прилипают друг к другу своими ресничками, а через несколько часов клетки сливаются в зоне контакта.

Спариванию многих инфузорий (например, *Paramecium aurelia*, *Euplotes*

crassus, *Tetrahymena thermophila*) должно предшествовать касание клеток, т.к. вещества, индуцирующие подготовку к конъюгации, у них расположены в мембране определенных ресничек. Эти индукторы еще не выделены и биохимически не охарактеризованы. Когда клетки комплементарных типов спаривания касаются друг друга, их реснички слипаются (стадия агглютинации). Затем особи разворачиваются параллельно одна другой, образуя пару. Между партнерами устанавливается стабильный контакт в околоротовой области. Реснички в зоне контакта дегенерируют, и происходит слияние мембран с образованием цитоплазматического мостика между партнерами. У *Paramecium caudatum* такой мостик формируется примерно через 3 часа после контакта (см. рис. 306).

Из всех попыток объяснить взаимодействие прекоњугантов и гамонов, упомянем здесь только две гипотезы.

(1) Гипотеза «гамон-рецептор» была предложена для *Blepharisma japonicum*, а позднее обобщена применительно ко всем инфузориям. По этой гипотезе, в каждой системе типов спаривания количество гамонов соответствует числу специфических рецепторов на поверхности клетки. Связывание гамона с рецептором вызывает реакцию спаривания. Тип спаривания особи определяется тем, какое сочетание гамона и типа рецепторов она несет. У *Blepharisma japonicum* два типа спаривания. Предполагается, что этот вид имеет всего два гамона (G_1, G_2), к которым восприимчивы соответственно два типа рецепторов (R_1, R_2). Тип спаривания I выделяет гамон I и экспрессирует рецептор, специ-

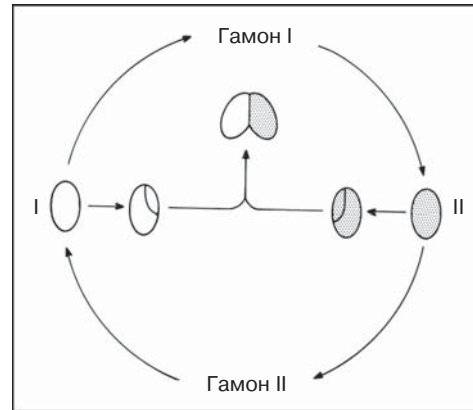


Рис. 307. Растворимые гамоны у *Blepharisma*: схема воздействий и реакций. Клетка, принадлежащая к типу спаривания I, выделяет гамон I, который вызывает реакцию конъюгации и секрецию гамона II в комплементарном типе спаривания II. В свою очередь, гамон II вызывает реакцию конъюгации в клетках типа спаривания I (по Майаке).

фичный гамону II; поэтому его формула будет $G_1 R_2$, тогда как тип спаривания II описывается формулой $G_2 R_1$. *Euplotes octocarinatus* имеет 10 типов спаривания и четыре гамона (G_1, G_2, G_3, G_4), для которых предполагается наличие четырех рецепторов (R_1, R_2, R_3, R_4). Все варианты поведенческих реакций клеток, принадлежащих к различным типам спаривания, можно объяснить комбинацией гамонов и рецепторов. Например, тип спаривания, секретирующий гамоны 1 и 2 и восприимчивый к гамонам 3 и 4, будет описан формулой G_1, G_2, R_3, R_4 ; другой тип спаривания, сам не выделяющий гамонов, но реагирующий на все гамоны, имеет формулу R_1, R_2, R_3, R_4 .

(2) Гипотеза самоузнавания предполагает, что каждая клетка имеет рецептор для выделяемого ею же гамона

(своего гамона). Связывание своего гамона с рецептором подавляет конъюгацию, тогда как связывание другого гамона (гамона комплементарного типа спаривания) с тем же рецептором действует в противоположном направлении, уменьшая ингибирующий эффект

своего гамона. Эту гипотезу подтверждают наблюдения за *Euplotes raikovi*. Например, было показано, что связывание своего гамона с клеткой у *Euplotes raikovi* конкурентно ингибирует реакцию спаривания, запущенную гамоном комплементарного типа. Впрочем, неко-

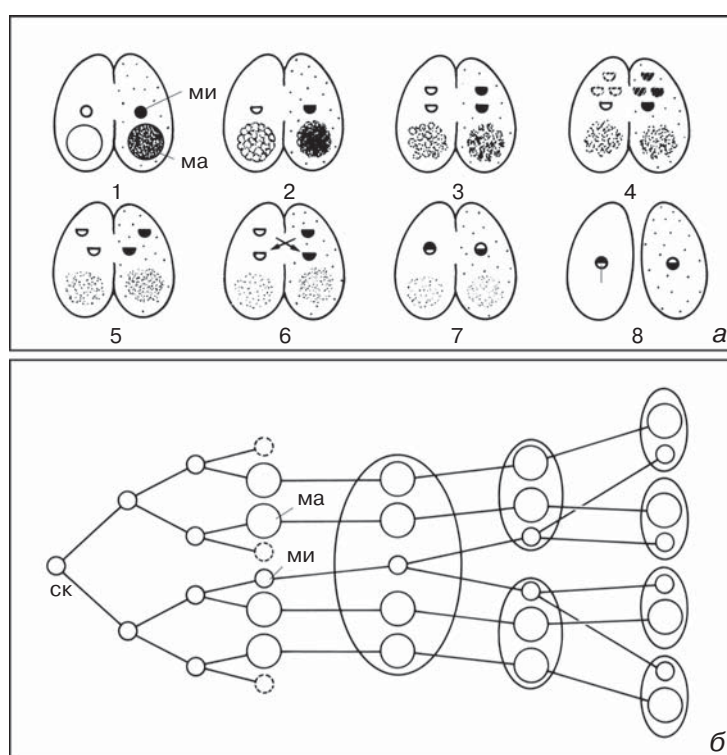


Рис. 308. Схема основных ядерных преобразований в ходе конъюгации инфузорий (а) и постгаметных делений ядер у *Paramaecium caudatum* (б): частичное слияние конъюгантов (1); мейоз микронуклеусов (ми) (2–4); три из четырех гаплоидных ядер разрушаются; оставшееся ядро делится митотически на два гаметических ядра (одно стационарное, другое мигрирующее) (5); клетки обмениваются мигрирующими ядрами (6), которые сливаются со стационарными ядрами и формируют синкарион в каждом партнере (7); поскольку макронуклеусы (ма) разрушаются¹, каждый из двух эксконъюгантов (8) содержит только один диплоидный синкарион (ск). б — набор ядер интерфазной клетки восстанавливается после серии постгаметных ядерных и клеточных делений (по Грелю).

¹ Не вполне верно. Старый макронуклеус запускает процесс созревания новых; он окончательно исчезает значительно позже — перед первым цитокинезом эксконъюганта, в момент, когда судьба макронуклеарных зачатков определена. — Прим. ред.

торые явления процесса прекоњуогации еще не вполне понятны.

Спаривание клеток инициирует ядерные перестройки. Мейотическое и последующие несколько митотических делений (точное число меняется от вида к виду) микронуклеуса приводят к образованию гаплоидных ядер (рис. 308а). Из них остаются только два, стационарное и мигрирующее, остальные ядра разрушаются. Мигрирующие ядра переходят в клетку-партнера по цитоплазматическому мостику. Здесь каждое из них сливается со стационарным ядром, формируя диплоидный синкарион; после этого клетки расходятся. Макронуклеусы в ходе конъюгации разрушаются. Исходный набор макронуклеусов и микронуклеусов восстанавливается из синкариона в экскоњуогантах, т.е. после расхождения клеток (рис. 308б). У одних видов синкарион дифференцируется в макронуклеарный и микронуклеарный зачатки непосредственно после первого же деления, у других это происходит после нескольких ядерных и клеточных делений. Митотические де-

ления синкариона могут приводить к формированию дополнительных ядер, впоследствии деградирующих. У многих видов развитие посткоњуоганта в вегетативную клетку — это сложный морфогенетический процесс, в ходе которого происходит многоступенчатая реорганизация соматической и ротовой инфрацилиатуры (например, у гипотрих). У инфузорий, характеризующихся серией постгамных делений синкариона, в ходе этих делений формируется избыточное количество ядер. Эксперименты на *Paramecium* показывают, что судьба ядра (будет оно развиваться дальше или деградирует) зависит от его позиции в посткоњуоганте.

У большинства видов коњуоганты морфологически неразличимы. Однако у ряда сидячих цилиат, например перитрих и хонотрих, спариваются клетки разного размера. Часто происходит так называемая тотальная коњуогация, в ходе которой все содержимое клетки (ядро и цитоплазма) мелкого подвижного микрогамонта перетекает в клетку крупного сидячего макрогамонта¹.

¹ Тотальная коњуогация — это, в сущности, гамонтогамная копуляция инфузорий. Настоячивое использование термина «коњуогация», во-первых, отражает традицию протозоологов подчеркивать особый статус «приматов мира одноклеточных» — инфузорий, во-вторых, позволяет сохранить характеристику типа Ciliophora: «половой процесс протекает по типу коњуогации». — Прим. ред.

Морфогенез и размножение

(Мария Мулиш)

Многие протисты меняют свое строение в ответ на внутренние и внешние сигналы. Если эти изменения сопровождаются резорбцией или, наоборот, построением новых частей организма или органелл, этот процесс называют морфогенезом (рис. 309).

Факультативные изменения морфологии клетки

Факультативные изменения морфологии клетки происходят в ответ на воздействие внешних факторов (солености, температуры, pH или доступности пищевых ресурсов) и включают формирование цист, изменения размеров клетки или трансформацию типа клетки (например, амебоидная клетка трансформируется в жгутиковую).

Инцистирование и эксцистирование

Многие протисты переживают неблагоприятные условия, к примеру высыхание или голодание, формируя цисты — покоящиеся стадии с толстыми прочными стенками. Устойчивые к внешним воздействиям цисты характерны для почвенных протистов. У паразитических протистов (например, *Арисомплеха*), такие клетки называются спорами, которые часто представляют собой инвазионную стадию. Слизевики (*Асга-*

sea, *Мухогастреа*, *Dictyostela*; см. рис. 56, 179, 180) и инфузории *Sorogena* (см. рис. 226) при голодании продуцируют плодовые тела, состоящие из инцистированных клеток. Когда плодовые тела лопаются, сухие цисты распространяются по воздуху.

Другие протисты формируют цисты с тонкими, относительно проницаемыми стенками, которые подразделяются



Рис. 309. Стадия морфогенеза *Paramecium* с двумя ротовыми аппаратами; разрывы в кинетах обозначили будущую борозду деления клетки (из: Iftode et al.: *Development* 105 [1989] 191). Увел.: 600×.

на несколько типов. В цистах размножения идет деление клеток, в цистах питания клетка переваривает пищу, в цистах спаривания происходит копуляция. У некоторых протистов, таких как вампирелидная амeba *Lateromyxa gallica*, в жизненном цикле встречаются все эти три типа цист.

Факторы, вызывающие инцистирование, у разных видов различны. Гетеролобозная амeba *Naegleria gruberi* инцистируется при высыхании. *Acanthamoeba* инцистируется в ответ на избыток кислорода, отсутствие пищи или пересев на минеральную среду, содержащую соли кальция и магния. Предполагается, что все эти факторы блокируют S-фазу, препятствуя синтезу ДНК. В начале процесса инцистирования клетка *Acanthamoeba* округляется. Многие клеточные компоненты (митохондрии, гранулы запасных веществ) деградируют, а усиленная активность сократительной вакуоли приводит к обезвоживанию цитоплазмы. За этим следует формирование двухслойной стенки цисты и синтез специфичных для этой стадии РНК и ферментов. Наконец, почти вся метаболическая активность прекращается, и в таком покоящемся состоянии циста способна сохранять жизнеспособность несколько лет.

Стенка цисты формируется за счет либо экзоцитоза ее предшественников, либо синтеза фибрилл хитина или целлюлозы на клеточной поверхности. Синтезируемые в аппарате Гольджи предшественники, по-видимому, участвуют в построении стенки цисты у паразитического жгутиконосца *Giardia lamblia*, актинофриидного солнечника *Actinophrys sol*, некоторых разнореснич-

ных инфузорий (*Stentor*, *Fabrea*, *Blepharisma*) и перитрих (*Epistylis*), но, очевидно, не вовлечены в формирование стенки цисты цилиат *Hyalophysa chattoni* и *Euplotes muscicola*.

Роль синтеза РНК и белков в инцистировании изучалась у инфузорий. В ходе инцистирования обычно наблюдаются глубокие морфологические и физиологические изменения, например уменьшение объема клетки (потери до 80%), высокая автофагическая активность и существенные перестройки в макронуклеусе. В нем происходит уменьшение числа ядерных пор, конденсация хроматина, утрата части ДНК, смена характера метилирования ДНК, изменение ядрышка и переупаковка хроматина. Идет более или менее выраженная деградация клеточных кортикальных структур. Так, у *Frontonia* и *Euplotes* кортекс остается без изменений, у *Pseudomicrothorax* происходит разборка пароральной цилиатуры, у *Bursaria* исчезает буккальная цилиатура, у *Colpoda* резорбируются буккальные структуры и соматические реснички. Деградация кортекса во время инцистирования наиболее выражена у окситрих — их клетки в зрелых цистах полностью лишены ресничек и кинетосом с корешками.

Пути передачи ведущего к эксцистированию сигнала неясны. Экспериментальные исследования инфузории *Colpoda* позволяют предположить, что растворимые в среде вещества, такие как органические кислоты и сахара, проникают сквозь стенку цисты и стимулируют эксцистирование. Они накапливаются во время инцистирования и разрушаются при старении цисты. Ак-

тивация эксцистирования у *Acanthamoeba* зависит от синтеза РНК и белка. Усиление внутриклеточной активности сопровождается поглощением воды за счет осмоса. Клетка выходит наружу через специальное отверстие в стенке цисты или прободает ее, используя соответствующие ферменты. Инцистированные клетки инфузорий, кортекс которых частично или полностью разобран, должны пройти морфогенез эксцистирования. Инфузория *Coniculostomum monilata* претерпевает три агамных деления, прежде чем полностью восстановит видоспецифичные особенности цитологии вегетативной клетки.

Полиморфизм

Полиморфизм — это существование в пределах одного вида или клона нескольких четко различающихся форм особей.

Инфузории многих родов (например, *Blepharisma*, *Stylonychia*, *Dileptus*) полиморфны. При голодании они превращаются в карликов, которые почти в 100 раз меньше нормальных форм. Напротив, особи *Blepharisma* становятся гигантами (рис. 310), если обычную для них пищу (бактерий) заменить крупны-

ми пищевыми объектами (например, инфузориями). Размеры сложных или составных органелл (рядов ресничек, оральных структур) и у карликов, и у гигантов изменяются пропорционально размерам клетки, тогда как отдельные клеточные элементы (например, кинетосомы) остаются неизменными. Если ротовой аппарат особи увеличивается настолько, что способен вместить клетку средних размеров того же вида, гигантская клетка становится каннибалом. В то же время, как только им оказывается доступна более мелкая пища, гигантские клетки быстро возвращаются к нормальным размерам. Это достигается за счет уменьшения интервала между делениями.

При бактериальной диете ротовое отверстие *Tetrahymena vorax* становится непропорционально маленьким (микростомная форма). Наоборот, ее ротовой аппарат увеличивается, когда она питается инфузориями (макростомная форма). Фаза развития культуры тоже накладывает определенные ограничения на спектр возможных изменений размера ротового аппарата. Макростомные клетки обычно появляются, когда плотность культуры уже не увели-

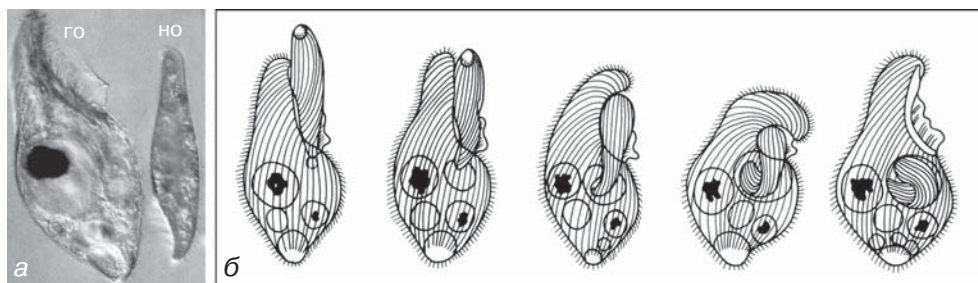


Рис. 310. Гигантские (го) и нормальные (но) особи *Blepharisma* (а); б — каннибализм у *Blepharisma* (а — любезно предоставлен Д.Дж. Паттерсоном, Сидней; б — по Нильсону). Увел.: а — 100×, б — 70×.

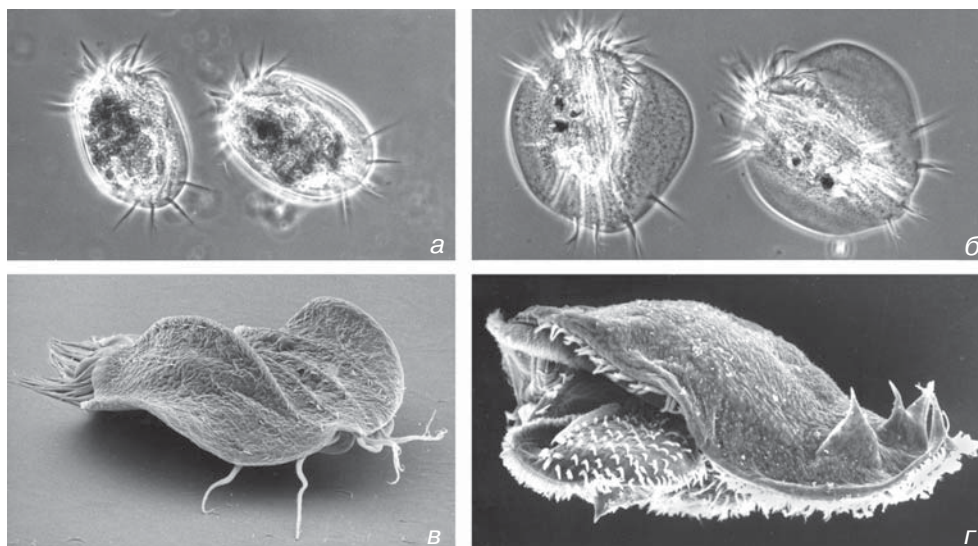


Рис. 311. Клетки *Euplotes octocarinatus* при нормальных условиях (а) и когда в среде присутствует хищная инфузория *Lembadion* (б, в); в — хорошо видны дорсальные гребни и латеральные лопасти, которые развиваются в присутствии *Lembadion*. г — каннибализм у *Onychodromus quadricornutus* (а и б — из: Kuhlmann and Heckmann: Science 227 [1985] 1347; в — любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген; г — из: Wicklow: J. Protozool. 35 [1988] 137). Увел.: а и б — 270х, в — 760х, г — 280х.

чивается, и, если их не кормить, могут стать каннибалами. Таким образом, морфологическая изменчивость дает возможность одним особям выживать за счет других.

Виды рода *Euplotes* изменяют форму в присутствии определенных хищников (рис. 311). Например, в присутствии инфузории *Lembadion* клетки *Euplotes octocarinatus* образуют крыловидные боковые выросты и дорсальные гребни (рис. 311б, в), которые предохраняют эуплотесов от поглощения хищником. Хищник выделяет вещество, по-видимому, полипептид, который вызывает реорганизацию цитоскелета *Euplotes*.

Гетеролобозные амёбы *Naegleria* и *Tetramitus* способны радикально изменить организацию клетки (рис. 312).

При благоприятных условиях они питаются и размножаются как амёбоидные клетки. В ответ на высыхание или го-

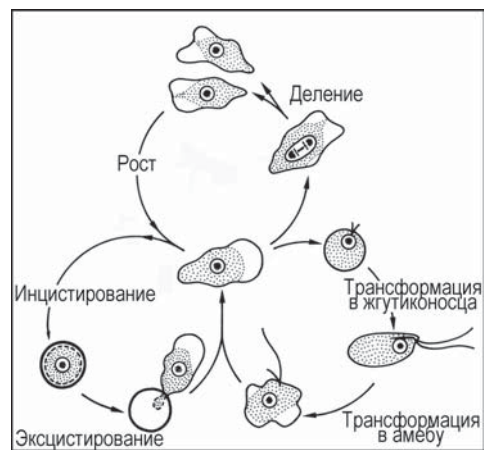


Рис. 312. Схема жизненного цикла *Naegleria gruberi* (по Фултону).

лодание они инцистируются. Уменьшение ионной силы среды вызывает дифференцировку амeboидных клеток в жгутиковые. В ходе этого процесса экспрессируются определенные гены (в частности, тубулина и кальмодулина) и происходит глубокая перестройка цитоскелета: осуществляется сборка кинетосом и перемещение их к месту дефинитивной локализации, затем отрастают жгутики. У *Naegleria* жгутиковая стадия не способна к размножению; это временная и факультативная стадия в жизненном цикле, которая при подходящих условиях превращается в амeboидную. У *Tetramitus*, однако, особи питаются и размножаются на обеих стадиях.

Циклические трансформации

Циклической трансформацией называют регулярную и облигатную смену морф в течение жизненного цикла. Важно отметить, что смена морфологической организации зачастую сопряжена со сменой биотопа. Так, паразитические организмы формируют на разных стадиях развития разные структуры, которые позволяют организму реализовать задачу, специфичную для конкретной стадии жизненного цикла: выжить во внешней среде, проникнуть в клетку хозяина, защититься от протеолитических ферментов хозяина или от его иммунной реакции. Стадии цикла имеют определенные названия. Питающиеся стадии (трофонты) чередуются с непитающимися (например, цистами); прикрепленные протисты, чтобы обеспечить расселение вида, производят

подвижных, зачастую неспособных питаться особей (бродяжек).

Солнечник *Clathrulina elegans* производит жгутиконосцев, которые затем трансформируются в амeboидные формы. Осев, каждая из них выделяет стебелек, образует лорику и обретает привычную форму солнечника (см. рис. 210).

Прикрепленные инфузории претерпевают метаморфоз при образовании расселительных стадий. Взрослые *Suctoria* (см. рис. 130, 131) лишены ресничек и прикреплены к субстрату. Такой трофонт отпочковывает подвижную плавающую клетку с ресничками (бродяжку), которая оседает на субстрат, резорбирует реснички и формирует щупальца.

Трофонты инфузорий фолликулинид (см. рис. 118) имеют хитиновый домик и ведут прикрепленный образ жизни, питаясь мелкими взвешенными в воде частицами. Фильтрацию осуществляет вы-

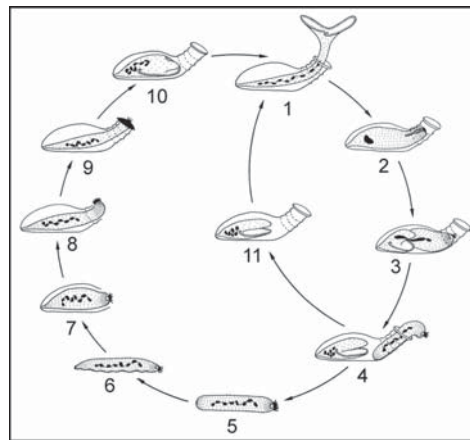


Рис. 313. Схема жизненного цикла *Eufolliculina uhligi*: 1 — трофонт, 2–4 — деление, 5 — бродяжка, 6–10 — формирование домика и метаморфоз, 11 — реорганизация (из: Mulisch and Patterson: *Protistologica* 19 [1983] 235).

двигающийся из домика ротовой аппарат в форме двух лопастей, обрамленных длинной адоральной полосой мембранелл. При делении трофонта образуются две морфологически различные особи: бродяжка (безротовая клетка с короткой спиральной мембранеллой) и трофонт (рис. 313). Бродяжка покидает материнский домик и, осев, секретирует новый (см. рис. 220), после чего она резорбирует спиральную мембранеллу и развивается в трофонта (рис. 313).

Многие паразитические протисты изменяют свою морфологию, когда проникают в нового хозяина или в новую ткань (см. рис. 51, 52). Например, кинетопластида *Trypanosoma* представлена лейшманиальной, лептомонадной, критидиальной и трипаносомной формами (см. рис. 51). Лептомонадная и критидиальная формы паразитируют преимущественно в беспозвоночных, трипаносомная форма — в позвоночных животных. Лейшманиальная форма паразитирует внутриклеточно у позвоночных и внеклеточно у беспозвоночных. Когда критидиальную форму *Trypanosoma mega* переносят в сыворотку позвоночных, она трансформируется в трипаносомную, которая характерна для позвоночных животных. Такие эксперименты показывают, что трансформация происходит под влиянием среды.

Инфузории апостоматы — паразиты различных беспозвоночных — развивают в течение своего сложного жизненного цикла целый ряд различных форм (рис. 314). Трофонт питается на хозяине, растет, но не размножается. Затем он трансформируется в так называемый томонт, который в результате последовательных делений (обычно внутри ци-

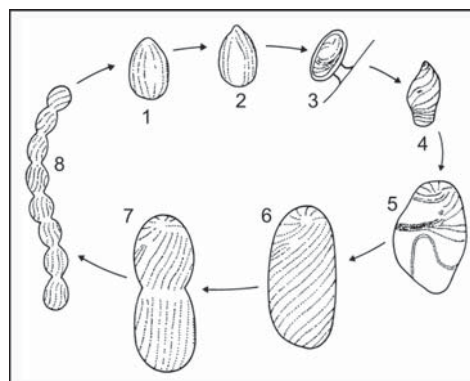


Рис. 314. Схема жизненного цикла апостоматной инфузии *Polyspira delagei*: 1 — протомит, 2 — томит, 3 — инцистированный форонт на жабрах рака, 4 — молодой трофонт, 5 — взрослый трофонт, 6 — томонт, 7-8 — последовательные деления (палинтомия) (по Львову).

сты) продуцирует мелкие клетки — томиты. Томит самостоятельно плавает и затем прикрепляется к хозяину-переносчику, где инцистируется. Инцистированная особь, именуемая форонтом, дает начало новым трофонтам. Например, форонт *Spirophrya subparasitica* прикрепляется к веслоногому рачку, а трофонты развиваются и растут в гидроидном полипе после того, как тот заглотит рачка.

Чередование одноклеточных и многоклеточных стадий известно для многих протистов, в частности для инфузорий *Zoothamnium alternans* и *Z. arbuscula* (см. рис. 144). Свободноплавающая клетка (в данном случае она называется цилиоспора) оседает на субстрат и секретирует стебелек; на этой стадии клетка способна инцистироваться. Ветвящаяся древовидная колония развивается в результате серии делений, которые сопровождаются неполным обособ-

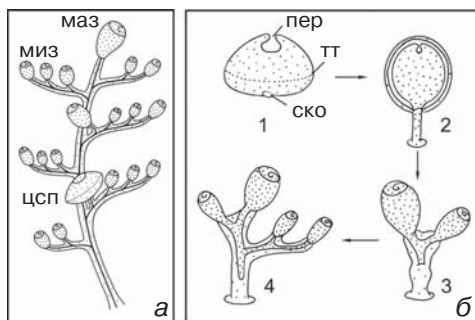


Рис. 315. Схемы основных стадий жизненного цикла *Zoothamnium*: а — колония *Z. alternans* с микрозооидами (миз), макрозооидами (маз) и цилиоспорой (цсп); б — формирование колонии у *Z. arbuscula*: 1 — цилиоспора с телотрохом (тт), перистомом (пер) и скопулой (ско); 2 — оседание и инцистирование; 3 — продукты первого деления; 4 — дифференциация на микро- и макрозоиды после второго деления (а — по Саммерсу, б — по Фурсенко).

лением клеток, поэтому все особи колонии связаны общим стебельком (рис. 315). Не все деления равномерны: в основании боковых ветвей колонии развиваются крупные клетки — макрозоиды, — тогда как на боковых ветвях формируются мелкие особи — микрозоиды. Делиться способны только терминальные клетки. Макрозоиды же образуют пояс ресничек (телотрох) и превращаются в цилиоспоры, которые основывают новые колонии. Некоторые из микрозоидов трансформируются в подвижных гамонтов, которые конъюгируют¹ с определенными макрозоидами. Этот процесс также дает начало цилиоспорам.

Диктиостелиды питаются и размножаются в форме мелких амёб. При го-

лодании эти клетки приступают к реализации жесткой программы преобразований, включающей несколько многоклеточных стадий (рис. 316). Через несколько часов после истощения пищевых ресурсов некоторые клетки начинают периодически выделять сигнальные молекулы, которые у *Dictyostelium discoideum* (см. рис. 180) представлены циклическим аденозинмонофосфатом (цАМФ). Окружающие клетки, проявляя положительный хемотаксис, начинают двигаться к источнику цАМФ и, в свою очередь, также выделяют цАМФ. После этого клетки в течение нескольких минут не реагируют на дальнейшие волны цАМФ. Они соединяются друг с другом, образуя центростремительные потоки, которые, в конце концов, сливаются в одном агрегационном центре. Агрегат из десятков тысяч амёб формирует мигрирующий псевдоплазмодий (слизевик). Со временем псевдоплазмодий трансформируется в плодовое тело — сорокарп, — состоящее из образованного мертвыми вакуолизованными клетками стебелька и венчающей его споровой массы. После эксцистирования каждая спора дает начало одной амёбной клетке.

Судьба клеток *Dictyostelium discoideum* определяется в самом начале программы развития. Есть свидетельства, что предрасположенность к дифференцировке в споры или стебельковые клетки возникает уже в начале голодания: клетки, начавшие голодать на ранней фазе клеточного цикла, с большой вероятностью станут предспоровыми клетками, а нехватка пищи на по-

¹ Это так называемая тотальная конъюгация, то есть гамонтогамная копуляция. — Прим. ред.

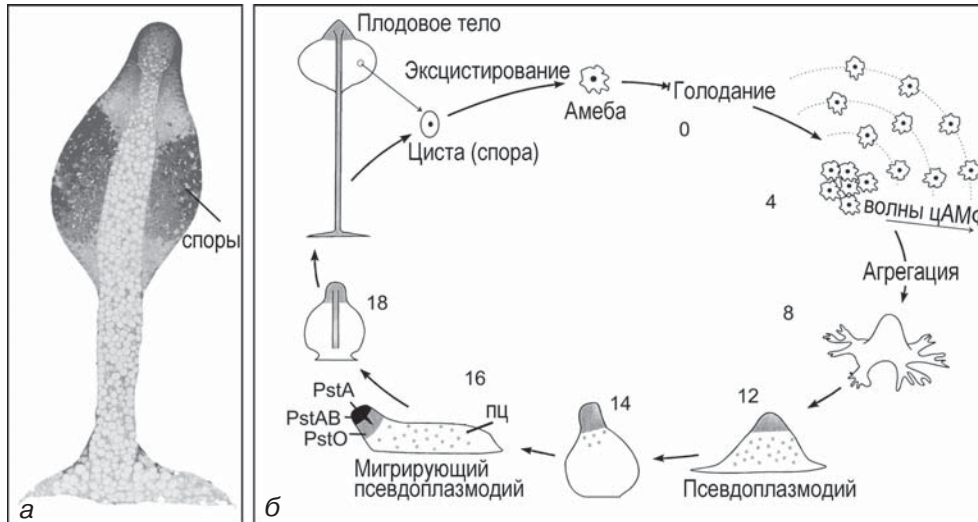


Рис. 316. Продольный срез плодового тела (а) и схема жизненного цикла *Dictyostelium discoideum* (б): при голодании амебы становятся чувствительными и агрегируют в ответ на волны выделяемого ими цАМФ, затем эти агрегаты после серии преобразований формируют плодовое тело. Затемненные области представляют предстебельковые или стебельковые клетки. PstA, PstAB, PstO — разные типы предстебельковых клеток; пц — предцистные клетки. Цифры показывают время в часах (а — любезно предоставлен М.Дж. Гримсон, Лубок; б — по Пауэлл-Кохман и Фиртел). Увел.: а — 60х.

здных этапах клеточного цикла поставит их на путь дифференцировки в предстебельковые клетки. Оба типа клеток отличаются по содержанию кальция в цитоплазме, адгезивности и чувствительности к цАМФ. На ранних этапах агрегации предспоровые и предстебельковые клетки распределены случайным образом, но в процессе развития псевдоплазмодия они перераспределяются. Предстебельковые клетки мигрируют к переднему кончику псевдоплазмодия, а предспоровые клетки остаются в его основании. Молекулярно-биологические исследования позволили идентифицировать несколько типов предстебельковых клеток (рис. 316). Похоже, клетки становятся сте-

бельковыми в результате последовательной экспрессии определенных генов (pstA и pstB). Наиболее далеко зашедшие в процессе дифференцировки предстебельковые клетки (pstAB) расположены в центре переднего кончика псевдоплазмодия. Когда миграция слизевика прекращается, именно эти клетки синтезируют полую внеклеточную трубку. Предстебельковые клетки мигрируют по этой трубе к основанию, где они дифференцируются в стебельковые клетки, которые увеличиваются в размерах и погибают. Этот процесс (в некоторых отношениях напоминающий гаструляцию в эмбриогенезе животных) поднимает задние споровые клетки над субстратом. Если участок, со-

держаций предстельковые клетки, экспериментально отделить от псевдоплазмодия, обе части развиваются в нормальные пропорциональные плодовые тела. Таким образом, хотя предстельковые и предспоровые клетки отличаются друг от друга и от вегетативных клеток по молекулярным, биохимическим и цитологическим особенностям, их судьба еще может измениться в результате дедифференцировки и редифференцировки.

Дифференцировку культивируемых клеток можно вызвать, воздействуя на них комбинацией цАМФ и низкомолекулярного липофильного белка из семейства DIF (differentiation inducing factor — фактор, вызывающий дифференцировку). Белок DIF I стимулирует превращение амёб в предстельковые клетки, а высокие концентрации цАМФ необходимы для экспрессии генов, специфичных для предспоровой дифференцировки. Есть данные, что присутствующие в псевдоплазмодии аммоний и аденозин действуют как морфогенетические индукторы, регулируя соотношение и положение стельковых и спорных клеток в агрегате.

Размножение идет по половому или агамному пути у *Discoideum murocoides* в зависимости от условий культивирования. В ветви цикла, включающей половой процесс, формируются макроцисты. Их формирование и последующее деление включает слияние половых клеток и последующий мейоз. Вся последовательность событий запускается этиленом. Это вещество, обнаруженное у нескольких видов диктиостелид, известно как мощный гормон у различных растений.

Хорошим примером циклической трансформации служит жизненный цикл *Mухогастрея*, который достаточно детально описан в главе 2. В этом цикле закономерно сменяют друг друга споры, амёбоидные и жгутиковые клетки, амёбоидная зигота и плазмодий, формирующий плодовые тела (см. рис. 179).

Деление клетки

Большинство протистов размножается делением на две или более равные дочерние клетки. Другие протисты (например, сидячая инфузория *Eufolliculina*; см. рис. 313) продуцируют дочерние клетки, различающиеся по размерам или форме. Дочерние клетки иногда отличаются от материнской и по внутреннему строению (например, у организмов со сложным жизненным циклом из *Арисоплекса*). Представители самых разных групп претерпевают деление внутри цист размножения. Неполное расхождение дочерних клеток ведет к формированию колонии (многие сидячие инфузории перитрихи) или временной цепочки клеток (у ряда динофлагеллат и инфузорий) (см. рис. 80d, 146).

Бинарное деление

Деление на две одинаковые дочерние клетки — самая обычная форма размножения протистов. Серия повторных бинарных делений без промежуточной фазы роста — палинтомия — присутствует в жизненном цикле многих паразитических протистов, в частности, *Toxoplasma*; в результате форми-

руется множество очень мелких дочерних клеток.

Чтобы образовались две идентичные дочерние клетки, все органеллы должны быть удвоены до начала или в ходе деления и распределены между продуктами деления поровну. Последовательность событий при расхождении удвоенных органелл часто видоспецифична. Элементы контрактильной системы (чаще всего акто-миозиновой) участвуют в разделении дочерних клеток — цитокинезе, — располагаясь по кругу под бороздой деления. Кариокинез идет одновременно с цитокинезом.

Клетки без очевидной полярности (в частности, клетки солнечных) обыч-

но делятся в плоскости деления ядра. У *Dimorpha mutans* аксоподии отходят от центра организации микротрубочек (ЦОМТа), называемого аксопластом. Во время митоза аксопласт делится пополам и затем деградирует, при этом и большинство аксоподий исчезает. Аксопласт и аксоподиальные микротрубочки вновь возникают в конце телофазы.

У раковинных амёб плоскость клеточного деления определяется плоскостью отверстия раковинки (устья). Цитоплазматический вырост высовывается в это отверстие и строит новую раковинку — зеркальное отображение материнской (рис. 317а).

У *Arcella vulgaris* раковинка строится за счет текагенных гранул, которые предварительно синтезируются в аппарате Гольджи. Перед делением оба ядра (арцелла двуядерна) и все текагенные гранулы скапливаются в цитоплазме вблизи устья раковины. Эта масса цитоплазмы выпячивается через устье, формируя почку. Оба ядра делятся митотически в процессе формирования почки. Текагенные гранулы выстраиваются под ее плазматической мембраной и затем одновременно выводятся наружу. Снаружи эти элементы набухают, сливаются в сплошной слой с геометрически правильной текстурой, состоящий из кератиноподобного белка. Форма новой раковинки задается поверхностью почки и псевдоподиями, которые на этом этапе облегают ее снаружи. По завершении строительства новой раковинки, обе сохраняют супротивное положение, прилегая устьями одна к другой, а цитоплазма продолжает перераспределяться между клетками, пока не завершится деление.

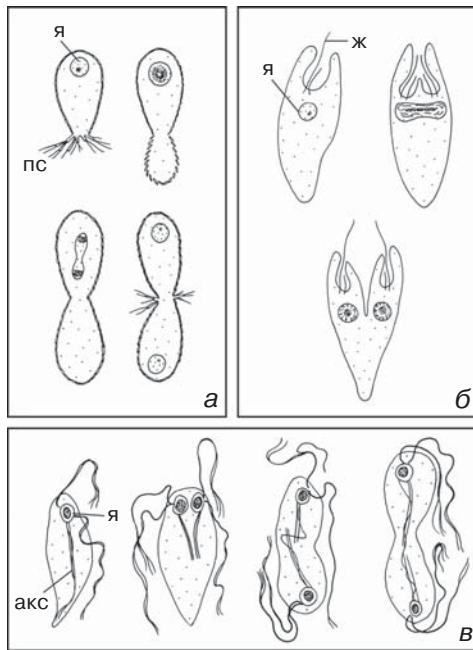


Рис. 317. Схемы бинарного деления раковинной амёбы (*Euglypha*, а), жгутиконосца (*Euglena*, б) и трихомонады (*Devescovina*, в). акс — аксостиль, ж — жгутик, я — ядро, пс — псевдоподии (по Грелю).

У жгутиконосцев место выхода жгутиков определяет передний полюс клетки; борозда деления углубляется спереди назад. Двужгутиковые виды, такие как *Euglena*, перед делением формируют две пары жгутиков. В процессе деления ядра, веретено которого перпендикулярно продольной оси клетки, пары жгутиков расходятся в стороны, и, в конце концов оказываются разделенными проградирующей бороздой (рис. 317б). Перед делением клетки кинетосомы удваиваются и дают начало новым жгутикам и ассоциированным с ними цитоскелетным элементам. Положение и ориентация нового цитоскелета и новых кинетосом зависит от расположения старых кинетосом, поэтому считается, что последние играют важную роль в морфогенезе.

Окрашенные жгутиконосцы (жгутиковые формы водорослей) в большинстве случаев несут пару жгутиков, которые различаются по выполняемым функциям и по принадлежащим им дополнительным структурам. В частности, различаются корешки обоих жгутиков. Структуры, составляющие такой многокомпонентный жгутиковый аппарат, проходят путь становления в течение более чем одного клеточного цикла; в этом смысле говорят о «созревании» структур жгутикового аппарата. Например, у *Nephroselmis olivacea* один жгутик короткий, а другой длинный (рис. 318). Перед делением клетки закладываются две новые кинетосомы. Они дают начало коротким жгутикам дочерних клеток. Родительский же короткий жгутик, перешедший в одну из дочерних клеток, трансформируется в длинный. Следовательно, кинетосома *Neph-*

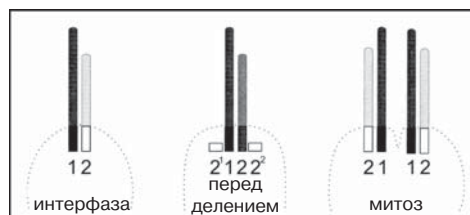


Рис. 318. Схема цикла развития жгутика у прازیномонады *Nephroselmis olivacea*: интерфазная клетка имеет длинный (1) и короткий (2) жгутики. Перед делением клетки появляются две новые кинетосомы (2^1 и 2^2). От них отрастают короткие жгутики. Короткий жгутик родительской клетки удлиняется и становится длинным жгутиком одной из дочерних клеток (по Мелконяну).

roselmis olivacea в первом поколении дает начало короткому жгутику, а во втором и последующих поколениях эта кинетосома несет длинный жгутик.

Все *Hypermastigida* имеют множество жгутиков. В то же время, в определенной зоне клетки лежат так называемые привилегированные кинетосомы (их три или четыре у *Joenia*; см. рис. 44). Из всех кинетосом только эти удваиваются перед цитокинезом, а остальные резорбируются. У трихомонад и некоторых гипермастигид жгутики и ассоциированные с ними корешки, включая аксостиль, удваиваются и расходятся к противоположным полюсам клетки, а деление клетки завершается на заднем ее конце (рис. 317в).

У *Volvox* асимметричное деление клетки приводит, вероятно, к дифференцировке клеток. Колония *Volvox carteri* состоит из множества мелких жгутиковых клеток и нескольких крупных безжгутиковых. При этом, только крупные клетки (репродуктивные клетки, гонидии) способны делиться и давать новые

колонии, тогда как мелкие (соматические) со временем погибают. Оба типа клеток появляются в результате асимметричного деления и представляют собой обособленные клеточные линии. Если в результате мутации или микрохирургического эксперимента крупные клетки (более 8 мкм в диаметре) окажутся в той зоне молодой колонии, которая в норме дает мелкие соматические клетки, они все равно станут репродуктивными. Поэтому считается, что судьбу клеток *Volvox carteri* определяет их размер.

Деление инфузорий сопровождают сложные морфогенетические процессы. Обычно особи делятся перпендикулярно продольной оси клетки (см. рис. 114а). Показано, что в детерминации плоскости деления каким-то образом участвуют Ca^{2+} и кальмодулин. Формирующаяся из передней части материнской особи дочерняя клетка (протер), как правило, наследует старый набор связанных с кортексом органелл: обычно ротовой аппарат, иногда сократительную вакуоль и порошицу. Задняя дочерняя клетка (опист) должна сформировать эти структуры заново (рис. 319). Для большинства инфузорий характерна одинаковая ориентация переднезадней оси дочерних клеток. Однако при делении некоторых инфузорий оси протера и описта сильно смещены (например, у *Halteria*, *Tintinnidium*). Вероятно, по этой причине деление клеток *Opercularia* и *Tintinnopsis subacuta* кажется продольным.

Почкование

Отделение одной или нескольких мелких дочерних клеток от крупной

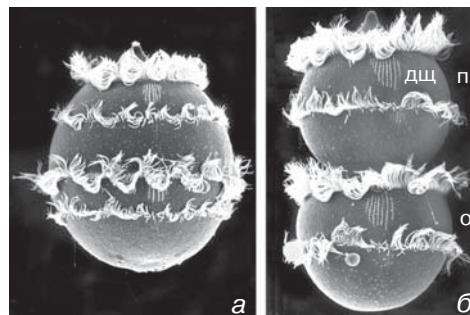


Рис. 319. Деление клетки *Didinium nasutum*: ранняя стадия (а) и дальнейшее развитие (б) с дифференцировкой на протер (п) и опист (о). дщ — дорсальная щеточка (любезно предоставлен К.Ф. Барделе, Тюбинген). Увел.: а — 250х, б — 300х.

материнской называется почкованием. Почкование характерно для прикрепленных форм: почки дифференцируются в бродяжек. Экзогенное почкование у сукторий, перитрих и хонотрих выглядит как формирование наружного выроста родительской клетки, который затем отделяется и становится дочерней клеткой. *Ephelota gemmipara* размножается множественным почкованием. На переднем полюсе клетки формируется корона из почек. Каждая почка получает фрагмент лопастного макронуклеуса и один микронуклеус. Последние накапливаются после множества митозов. Почки отделяются одновременно и становятся бродяжками. Другая инфузория, *Tachyblaston ephelotensis*, продуцирует множество почек последовательно (рис. 320б).

Эндогенное почкование встречается у некоторых представителей Suctoria. У *Acineta tuberosa* одна или несколько мелких дочерних клеток развиваются в выводковой сумке. Кольцевая борозда на апексе материнской клетки отделяет

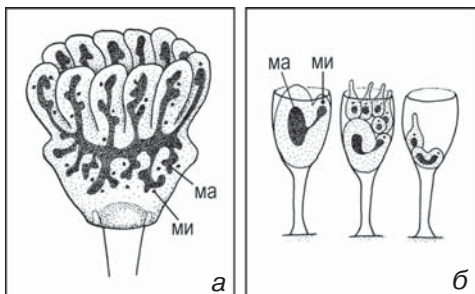


Рис. 320. Схема почкования сукторий *Ephelota* (а) и *Tachyblaston* (б). ма — макронуклеус, ми — микронуклеус (по Грелю).

осевую зону цитоплазмы, в которую заходит лопасть макронуклеуса (см. рис. 129). В особом кинетосомальном поле формирующейся почки идет репликация кинетосом, которые дают начало цилиатуре бродяжки.

Множественное деление

Множественное деление быстро дает большое количество клеток. Оно часто встречается у паразитов, которые, наводняя хозяина инфекционным началом, подавляют его иммунную реакцию.

У кокцидий (например, *Eimeria*, см. рис. 89) и других представителей Ари-комплекса и агамное размножение, и формирование гамет идет путем шизогонии. После нескольких митотических делений ядра клетка разделяется на соответствующее число дочерних особей. Характер развития дочерних клеток варьирует у разных родов. У *Eimeria* ядра мигрируют к периферии клетки (см. рис. 303б, д); спорозоиты (или мерозоиты) отделяются по периферии всей клетки в результате процесса, напоминающего почкование (см. рис. 90); в центре клетки сохраняется остаточное

тело. В других родах (например, *Sarcocystis*) спорозоиты развиваются во внутренней зоне цитоплазмы родительской клетки.

У крупных многоядерных протистов, таких как *Pelomyxa*, бинарное деление клетки идет независимо от деления ядер; количество ядер увеличивается постепенно по мере роста клетки. У фораминифер агамонт путем шизогонии (сопряженной с мейозом) производит гамонтов (см. рис. 162).

В жизненном цикле инфузорий *Astomatia* и *Apostomatia* (см. рис. 314) присутствует способ размножения, известный как палинтомия. Клетка претерпевает серию поперечных делений без фазы роста. В результате неполного деления дочерних клеток формируется цепочка особей. Представители некоторых родов (например, *Radiophrya*) отщипывают небольшие участки клетки (см. рис. 146); другие разделяются на субъединицы одинакового размера (например, *Haptophrya*). Палинтомия у *Foettingeria* идет внутри цисты размножения.

Контроль клеточного цикла

Морфогенез у протистов тесно связан с клеточным циклом. Установлено, что важнейшие этапы эукариотного клеточного цикла — репликация ДНК, митоз, цитокинез — запускаются системой контроля клеточного цикла (рис. 321). Регуляция осуществляется в особых контрольных точках. Например, клетке не разрешается вступать в митоз до тех пор, пока ядерная ДНК не реплицирована полностью.

Основу системы контроля составляют два семейства белков: одно — это циклины, которые синтезируются, разрушаются и вновь синтезируются в ходе клеточного цикла, другое — циклин-зависимые протеинкиназы (cyclin-dependent protein kinases, Cdk). Циклин образует комплекс с Cdk и таким образом активирует протеинкиназу для фосфорилирования определенных белков. Нормальный клеточный цикл регулируют по меньшей мере два комплекса: один работает в контрольной точке поздней G_1 -фазы перед самой S-фазой, другой — в поздней G_2 перед M-фазой (рис. 321).

Общий принцип таков: митотический циклин синтезируется и постепенно накапливается в фазе G_2 . Он связывается с Cdk, формируя так называемый активирующий фактор M-фазы (M-phase promoting factor, MPF), который запускает ряд процессов, приводящих клетку в состояние готовности к митозу. Разрушение митотического циклина инактивирует MPF, давая возможность клетке выйти из митоза. Сборка подобного комплекса из Cdk и G_1 -циклина, по-видимому, запускает цепь событий, ведущих к репликации ДНК.

Система контроля клеточного цикла наиболее детально изучена у дрожжей. Исследования животных и растительных клеток показали, что основной механизм универсален. Однако у дрожжей клеточный цикл, по-видимому, управляется единственной Cdk, которая соединяется с различными циклинами в разных точках клеточного цикла, тогда как в растительных и животных клетках, вероятно, действуют несколько пар Cdk-циклин.

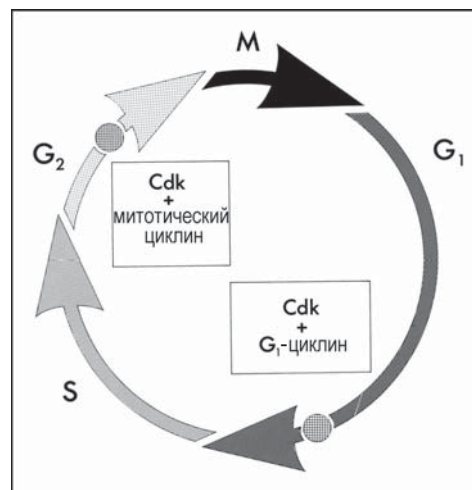


Рис. 321. Схема стандартного клеточного цикла эукариот: две основные контрольные точки (обозначены заштрихованными кружками) регулируют вступление в фазу синтеза ДНК (S) или в митоз (M). Комплексы циклин-зависимых протеинкиназ (Cdk) и циклина запускают последующие процессы цикла. G_1 и G_2 — промежуточные фазы.

Есть данные, что последняя схема регуляции реализуется и у цилиат. Тем не менее, молекулы и механизмы, участвующие в регуляции клеточного цикла протистов, по-видимому, довольно разнообразны, а изучение их только начинается.

Деление *Tetrahymena* можно синхронизировать при помощи теплового шока. Показано, что он разрушает неустойчивый к нагреванию белок, который накапливается перед M-фазой и, по-видимому, необходим для перехода клетки к митозу. Белок исчезает после митоза и поэтому предполагается, что это циклин.

Экстракты цитоплазмы инфузорий *Tetrahymena pyriformis*, *T. thermophila* и *Paramecium caudatum* при введении в

ооциты амфибий вновь запускают у них мейоз. Этот фактор, возобновляющий мейоз (meiosis-reinitiating factor, MRIF), отличается от MPF, активирующего М-фазу. Последний не был обнаружен у *Tetrahymena* и *Paramecium*. У *Tetrahymena* MRIF представлен термолabileм Ca^{2+} -чувствительным растворимым белком. Он присутствует в мейотической и митотической стадиях, но также встречается в клетках и на стадии роста.

Многие гены, кодирующие белки семейства Cdk, были найдены у цилиат (*Tetrahymena thermophyla*, *Paramecium tetraurelia*), у жгутиковой водоросли *Dunaliella tertiolecta*, у *Dictyostelium discoideum* и *Plasmodium falciparum*. Три различные Cdk, которые действуют в разные периоды клеточного цикла, обнаружены у *Paramecium*.

Получены данные о наличии у протистов циклина. Опубликовано несколько сиквенсов (в основном комплементарной ДНК), которые, вероятно, кодируют циклины. Эти последовательности найдены у трипаносоматид (*Leishmania mexicana*, *Trypanosoma brucei*), инфузорий (*Paramecium tetraurelia*, *Stylonychia lemnae*, *Tetrahymena thermophila* и др.), динофлагеллат (*Proocentrum minimum*, *Alexandrium tamarense*), *Dunaliella tertiolecta*, *Physarum polycephalum* и *Dictyostelium discoideum*. У инфузории *Eufolliculina uhligi* был идентифицирован трофонт-специфичный транскрипт, который, вероятно, кодирует и Cdk, и циклиноподобную молекулу. Гомолог циклина В у динофлагеллаты *Cryptothecodinium cohnii* не разу не находили в ядре, но обнаружили в цитоплазме. При митозе он

связан с β -тубулином митотического веретена.

Формирование паттернов у цилиат

Инфузории имеют сложный рисунок (паттерн) кортикальных субъединиц с точным местоположением ротового аппарата, сократительной вакуоли и цитопрокта. У клетки есть передне-задняя полярность и асимметрия правой и левой сторон. Асимметрия проявляется не только на уровне клетки в целом, но и на уровне кортикальной субъединицы. Кортикальная субъединица представляет собой кинетиду, т.е. одну или две кинетосомы с отходящими корешками (см. рис. 102). Так как кинетиды специфически окрашиваются методом импрегнации серебром или методом иммунофлюоресценции (см. рис. 105), их развитие и взаимное расположение легко проследить с помощью светового микроскопа. При изучении принципов и механизмов формирования паттерна в качестве модельных объектов используют представителей родов *Stentor*, *Paramecium*, *Tetrahymena* и некоторых гипотрих. Картина развития орального аппарата (стоматогенеза) дает ценную информацию о филогенетических связях внутри цилиат. Поскольку стадии стоматогенеза испытывали независимое давление отбора, сравнительное изучение формирования паттернов может быть полезно для создания естественной системы цилиат. Ниже представлены лишь немногие примеры формирования паттерна у инфузорий.

Регенерация, реорганизация и деление

Клетка инфузории, как правило, способна восстановить экспериментально удаленные части. Однако полноценной, способной расти и размножаться особью станет лишь тот фрагмент, который содержит хотя бы кусочек макронуклеуса.

Как и многоклеточные организмы, инфузории значительно различаются по их регенерационной способности. Например, *Stentor* даже из маленьких фрагментов воссоздает свою нормальную морфологию в одном поколении (хотя клетка получается меньшего размера), а у *Paramecium* удаленные структуры восстанавливаются полностью лишь через несколько клеточных делений. Вероятно, у *Stentor* и *Tetrahymena* морфогенез регулируется в масштабе всей клетки, а у *Paramecium* — локально.

Оральные структуры регулярно регенерируют и без экспериментального вмешательства, деградируя перед делением клетки и позднее восстанавливаясь у дочерних особей в процессе стоматогенеза. Это явление называется физиологической регенерацией или реорганизацией. Оно наиболее выражено у разноресничных инфузорий, в частности *Stentor*, и, вероятно, связано с происходящими при делении клетки ядерными перестройками (консолидация макронуклеуса и последующее восстановление его четковидной формы, митоз микронуклеусов). Цель физиологической регенерации — вероятно, замена поврежденных частей ротового аппарата или приведение размеров ротового аппарата в соответствие с измененными

ми размерами клетки (например, в результате уменьшения клетки после голодания).

Деление клетки сопровождается серией морфогенетических событий. С одной стороны, идут процессы деградации, к примеру, частичная или полная разборка ротового аппарата. С другой — осуществляются сборка и размещение в клетке новых органелл и их комплексов. Происходит удвоение соматических кинетид и соответствующая реорганизация цитоскелета.

Судьба элементов цитоскелета (например, кинетодесмальных фибрилл) при делении *Paramecium* детально прослежена при помощи иммунофлюоресцентной микроскопии. Уже известно, из каких зон родительской клетки происходят определенные элементы кортекса дочерних клеток (рис. 322). Морфогенетические процессы (в частности, удвоение кинетосом) у *Paramecium* начинаются в районе ротового аппарата родительской особи и в районе будущей борозды деления, а затем распространяются по всему кортексу. Предполагается, что этот порядок регулируется волнами морфогенетических сигналов в кортексе. У делящихся парамеций обнаружена пробегающая по клетке волна фосфорилирования корешков ресничек, которая предшествует разборке этих корешков. Эти морфогенетические сигналы по-разному воспринимаются в разных участках кортекса, и поэтому судьба субъединиц кортекса зависит от их локализации в клетке.

У брюхоресничных инфузорий цитоплазма обновляется в ходе всех морфогенетических процессов: деления, регенерации, реорганизации, эксцистирования

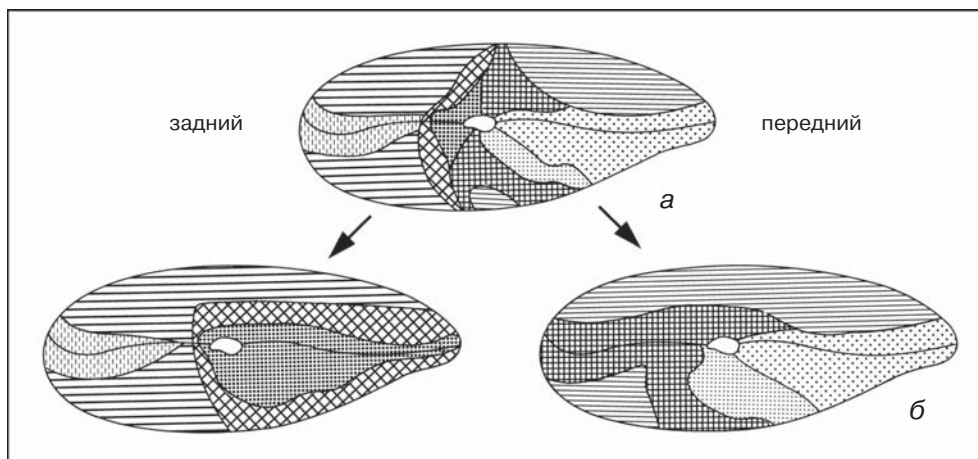


Рис. 322. Схема наследования определенных зон соматического кортекса (показаны разной штриховкой) при делении *Paramecium* (а); эти зоны трансформируются во время деления клетки и по-разному распределяются между дочерними клетками после деления (б): зоны спереди от клеточного меридиана сохраняются в протере, расположенные сзади — в описте. В передней (точечная штриховка) и задней (горизонтальная штриховка) областях кортекса не изменяется в процессе деления (по Ифтоду).

ния. Кортикальный паттерн воспроизводится даже в тех случаях, когда происходит полная разборка инфрацилиатуры в ходе морфогенеза, как это имеет место у *Oxytricha*. Так, пройдя инцистирование и эксцистирование, клетка сохраняет индивидуальные особенности строения кортекса, в частности, аберрантное удвоение кинет. До сих пор не выяснено, как при отсутствии какой-либо структурной разметки клетка восстанавливает индивидуальный рисунок кортекса. Последние иммуноцитохимические исследования *Paraurostyla weissei* показали, что материал невыясненной природы, связанный в интерфазе с кинетосомами, выстраивается, выступая в качестве «направляющих» морфогенеза. Эти направляющие, по-видимому, участвуют в сопровождении клеточных компонентов к месту сборки и слу-

жат «лесами» для восстановления паттерна органелл.

И регенерация, и реорганизация, и деление клетки — варианты морфогенеза, которые не всегда удается четко разграничить. У *Stentor* и других гетеротрих регенерация ротового аппарата иногда приводит к делению особи. У гетеротрих же начавшееся деление клетки может закончиться ее реорганизацией, если с момента предыдущего деления прошло мало времени. В ходе морфогенетических процессов пролиферация кинетосом в большинстве случаев сопровождается ядерными перестройками: митозами микронуклеусов, конденсацией и деконденсацией четковидного макронуклеуса. Эти наблюдения позволяют предположить, что существует единая система сигналов для регенерации, реорганизации и клеточ-

ного деления. Одна из современных версий механизма такова: активация циклин-зависимой протеинкиназы запускает морфогенетическую перестройку цитоскелета и ядерного аппарата.

Стоматогенез

Инфузории со сложной оральной цилиатурой обычно не восстанавливают ротовой аппарат путем замены старых частей новыми. Поэтому и деление клетки, и повреждение оральных структур вызывает формирование всего ротового аппарата заново особым способом, который называется стоматогенезом.

Первый этап стоматогенеза — образование новых кинетосом в особой зоне кортекса. Вместе они составляют оральный примордиум (зачаток будущей ротовой цилиатуры). Затем синтезируются все компоненты будущего ротового аппарата, после чего они выстраиваются в строгом порядке, характерном для вида. Происхождение кинетосом зачатка и ход стоматогенеза различны в разных группах цилиат. Наиболее примитивными считаются инфузории с ротовой цилиатурой, похожей на соматическую. Такие инфузории выстраивают ротовой зачаток из фрагментов определенных соматических кинет. Этот тип формирования зачатка называется телокинетальным и характерен для инфузорий, объединяемых по этому признаку в *Kinetofragminophorea*. В одних случаях фрагменты кинет непосредственно трансформируются в ротовую цилиатуру задней дочерней клетки (*Colpoda*), в других трансформация наступает после их сложного вращения и перемещения (*Trithigmostoma*; рис. 323а). Трансфор-

мация включает также изменения в структуре и положении кинетид. Например, у *Trithigmostoma* одиночные соматические кинетосомы становятся парными, то есть монокинетиды становятся дикинетидами (рис. 324). У *Colpoda* вся ротовая цилиатура возникает из фрагментов соматических кинет, а у *Furgasonia* из них формируется только левая адоральная цилиатура (рис. 325а); правая же адоральная цилиатура возникает из кинетосом родительской пароральной цилиатуры, которая расщепляется в ходе стоматогенеза при делении клетки.

У *Paramecium* вся ротовая цилиатура происходит из пароральных кинетосом родительской клетки. Следовательно, элементы нового ротового аппарата развиваются внутри старого. Такой тип развития называется буккокинетальным. При разделении двух оральных полей и их перемещении к месту окончательной локализации в дочерних клетках происходят очень сложные смещения и вращения кинетид.

В стоматогенезе *Tetrahymena* базальные тельца одной соматической кинеты (к1) приступают к размножению и поначалу собираются неупорядоченно в так называемое анархическое поле; позднее они выстраиваются в определенном порядке и в конечном итоге формируют мембранеллы (рис. 323б, 325б). Сходный паттерн развития наблюдается у гипотрих (например, *Parurostyla*; рис. 325в) и гетеротрих (*Stentor*). Однако у этих инфузорий анархическое поле формируют несколько стоматогенных кинет (у гетеротрих) или цирры (у гипотрих). И пароральная, и адоральная цилиатура возникает из

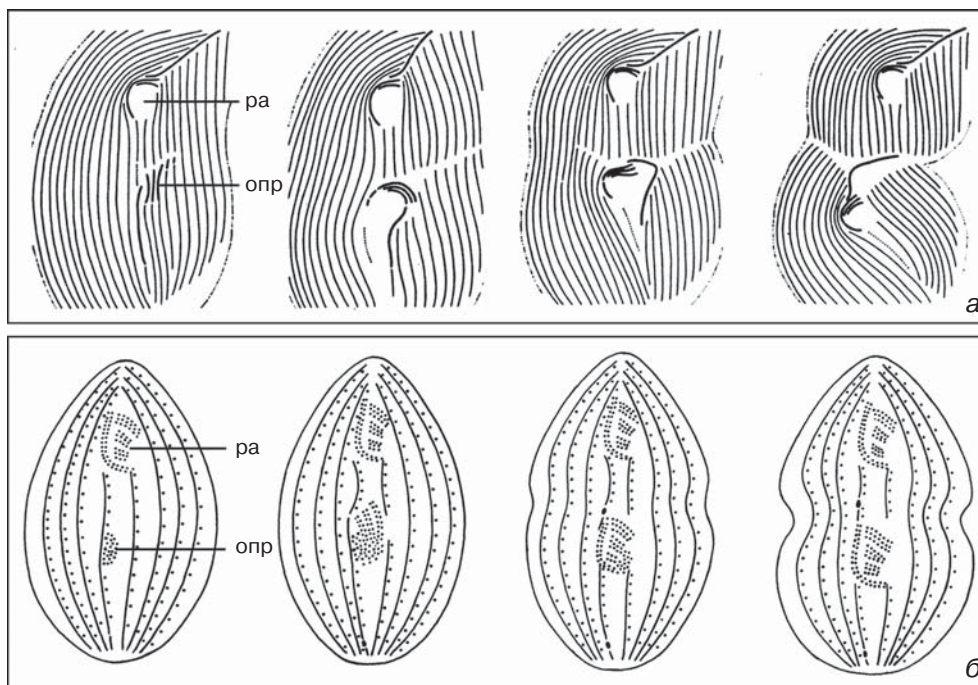


Рис. 323. Схема стоматогенеза при делении клетки инфузорий: *a* — телокинетальное формирование зачатка цитостома у *Trithigmostoma steini*; *б* — паракинетальное формирование зачатка цитостома у *Tetrahymena*. опр — оральный примордиум, ра — ротовой аппарат (*a* — из: Hofmann and Bardele: Europ. J. Protistol. 23 [1987] 2).

анархического поля и имеет, таким образом, соматическое происхождение. Этот тип формирования ротового зачатка называется паракинетальным.

Новая кинетосома формируется в большинстве случаев у основания предсуществующей. У некоторых инфузорий оральные кинетосомы возникают вне видимой связи с соматической или оральной цилиатурой — это апокинетальное формирование ротового зачатка. Инцистированная клетка *Oxytricha fallax* не содержит кинетосом, но эксцистированная клетка несет реснички, то есть кинетосомы здесь формируются *de novo*.

Новая кинетосома возникает в виде короткого цилиндра из неполных триплетов, расположенного перпендикулярно к так называемой родительской кинетосоме. Созревшая кинетосома прикрепляется к плазматической мембране, где может дать ресничку (рис. 324). Затем отрастают фибриллярные и микротрубочковые корешки. Кинетосомы зачатка ротовой цилиатуры дают начало монокинетидам, дикинетидам или поликинетидам в зависимости от вида инфузории и от того, в каком участке примордиума они расположены (рис. 324, 325). Во время сборки адоральных мембранелл *Tetrahymena* и *Paraurostyla*

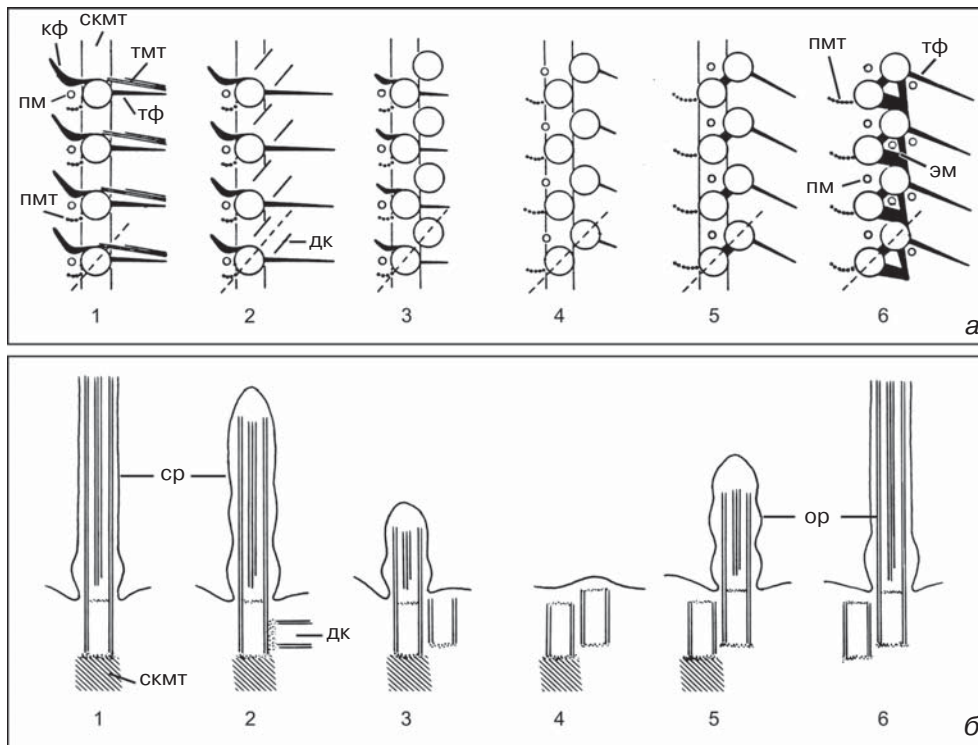


Рис. 324. Схема развития оральных кинетид из соматических у *Trithigmostoma steini* (а — поперечные срезы, б — продольные срезы тех же кинетосом): 1 — соматическая монокинетид; 2–4 — формирование дочерних кинетосом (дк) и деградация соматических ресничек (ср); 5 — рост оральных ресничек (ор); 6 — оральная дикинетид. Связанные с кинетосомами структуры изменяются на каждом этапе. кф — кинетодесмальная фибрилла, пмт — постцилиарные микротрубочки, пм — парасомальный мешочек, скмт — субкинетальные микротрубочки, тмт — трансверсальные микротрубочки, тф — трансверсальные фибриллы, эм — электронно-плотный материал (из: Hofmann and Bardele: Europ. J. Protistol. 23 [1987] 2).

сначала возникают двухрядные проембранеллы. Последующие циклы пролиферации кинетосом (один у гетеротрих, два у гипотрих) обеспечивают дефинитивное количество ресничных рядов в мембранелле (рис. 325в). Сам цитостом, где собственно и формируются пищевые вакуоли, развивается на заключительном этапе стоматогенеза, когда оральная структура уже заняла свое окончательное положение в клетке.

Стоматогенез инфузорий — это непрерывная череда событий, скоординированных во времени и пространстве. Контроль этого процесса осуществляют генетические механизмы, а также морфогенетические поля, как действующие в масштабе всей клетки, так и возникающие локально при взаимодействии с соседними структурами.

Например, у *Stentor* в формировании паттерна цилиатуры участвуют,

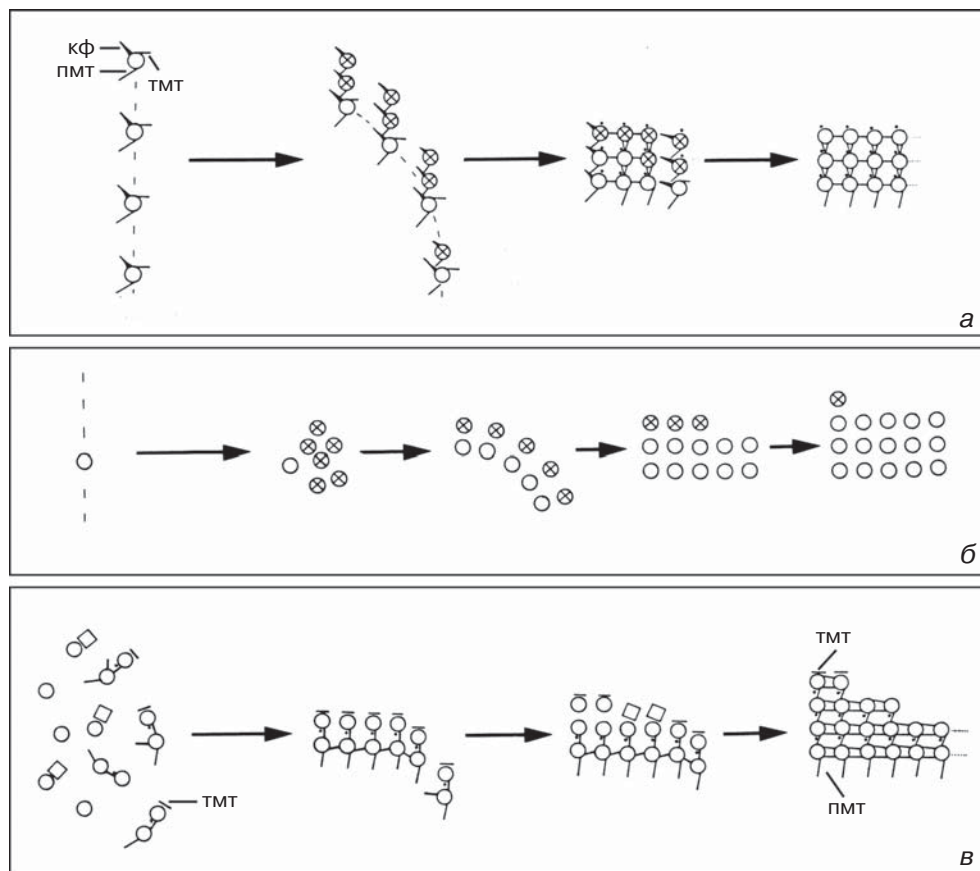


Рис. 325. Примеры развития адоральной цилиатуры: а — *Furgasonia blochmanni*; б — *Tetrahymena thermophila*; в — *Paraurostyla weissei*. Кружки с крестиком обозначают безресничные кинетосомы, квадратиками обозначены вновь сформированные кинетосомы. кф — кинетодесмальная фибрилла, пмт — постцилиарные микротрубочки, тмт — трансверсальные микротрубочки (из: Eisler: Europ. J. Protistol. 24 [1989] 181).

судя по всему, морфогенетические градиенты. Продольные ряды ресничек тесно сближены на вентральной стороне, но если двигаться вокруг клетки по часовой стрелке (при взгляде со стороны адорального поля), расстояние между ними постепенно увеличивается, и, наконец, после полного оборота, наиболее широко расставленные ряды примыкают к наиболее сближенным рядам

(рис. 326). Эта так называемая зона контраста всегда является местом формирования примордиума, даже если ее пересадить в другую часть клетки или создать новую путем микрохирургической операции. Экспериментальное переворачивание зоны контраста дает зеркально отображенный ротовой аппарат (рис. 326в). В дополнение к круговому градиенту у *Stentor* имеется базально-

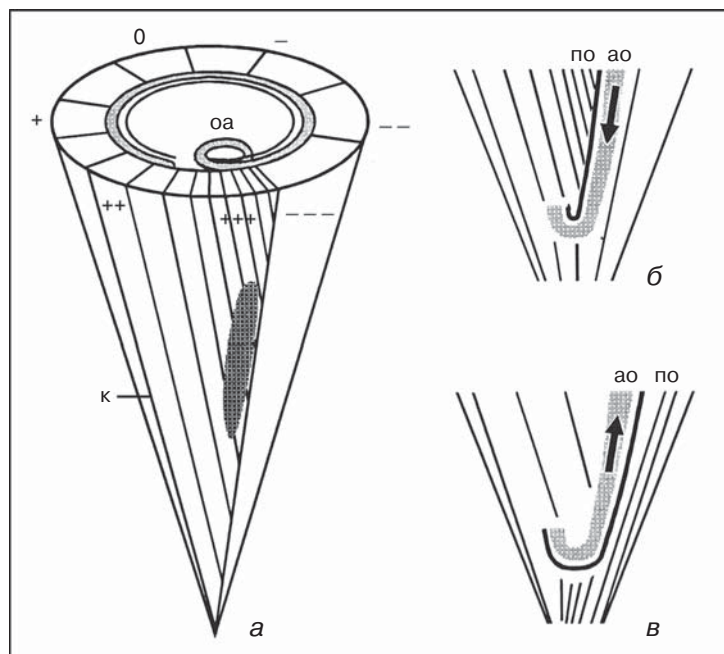


Рис. 326. Иллюстрация механизма, определяющего положение стоматогенной зоны (заштрихована) у *Stentor*. а — схема клетки, показывающая расположение соматических и оральных кинет. Все кинеты (к) спроецированы на переднюю поверхность клетки, чтобы показать частоту соматических кинет (oa — оральный аппарат). Оральный зачаток развивается в той зоне, где частота соматических кинет меняется наиболее контрастно (---/+++). б, в — задняя часть орального примордия во время формирования глотки; б — распределение пароральных (по) и адоральных (ao) органелл и направление биения ресничек (стрелка) в норме; в — после экспериментального пересаживания зоны контраста (перевернута зеркально) (по нескольким авторам).

апикальный градиент. Предполагается, что ножка стентора активирует формирование органелл заглатывания — вестibuлума и цитостома; ее влияние постепенно ослабевает к переднему полюсу клетки. Ротовой же аппарат, расположенный на апексе клетки, напротив, ингибирует стоматогенез. Эффект подавления ослабевает по мере того, как клетка растет и отношение оральной зоны к соматической становится меньше. Стоматогенез инициируется, когда отношение соматической зоны к ораль-

ной достигает критической величины (что ведет к реорганизации или делению) или при экспериментальном удалении ротового аппарата (что приводит к регенерации).

На основании анализа формирования паттерна у различных видов и родов инфузорий были сформулированы две гипотезы. Первая основана на концепции позиционной информации: в соответствии с ней, поверхность клетки инфузории как бы несет цилиндрическую систему координат, заданную

градиентными сигналами. Каждая структура закладывается в том месте, которое предопределено величиной сигнала и, соответственно, удаленностью от его источника. Эта модель хорошо объясняет формирование паттерна у *Tetrahymena*, а также у разноресничных и брюхоресничных инфузорий. Вторая гипотеза основана преимущественно на работах с *Paramecium*. Согласно этой гипотезе, поверхность клетки раз-

делена на достаточно четко очерченные зоны, которые обособлены по молекулярным и структурным характеристикам. Кинетосомы и связанные с ними цитоскелетные элементы предположительно играют важную роль в размещении вновь образованных структур. Смогут ли одна модель объяснить все явления формирования паттерна у инфузорий, покажут дальнейшие исследования.

Молекулярная биология

(Гюнтер Штайнбрюк)

В настоящее время значительно усовершенствованы методы ведения культур, например, культивируются даже такие организмы, как паразитические трипаносомы и малярийный плазмодий. Вместе с тем, метод полимеразной цепной реакции (ПЦР) позволяет проводить многие молекулярно-биологические исследования, имея в наличии всего одну клетку. Эта методика дает возможность получить миллионы копий определенного участка ДНК. При этом нам достаточно знать всего несколько пар нуклеотидов в начале и в конце выбранного участка генома, который может насчитывать более 10 000 пар нуклеотидов. Информация о таких фланкирующих последовательностях необходима для искусственного синтеза олигонуклеотидов, которые служат праймерами для синтеза ДНК *in vitro*. Метод ПЦР крайне чувствителен: одна-единственная молекула ДНК в пробе может стать основой для высокоспецифичной реакции амплификации. Внедрение этого метода позволило решить многие проблемы молекулярной биологии и достичь значительных успехов в понимании молекулярных механизмов. В будущем молекулярные исследования протистов выведут на обнаружение новых феноменов и будут вносить все более весомый вклад в решение общих молекулярно-биологических проблем.

В последние десятилетия было показано, что по сравнению с высшими организмами протисты демонстрируют поразительное многообразие не только в морфологии и экологических адаптациях, но также в биохимических и молекулярных механизмах. Развитие молекулярно-биологических методов и интенсивное изучение протистов оказалось взаимобогащающим:

- Несколько видов протистов стали модельными объектами в молекулярно-биологических исследованиях эукариот.
- Обнаружение уникальных молекулярных особенностей, присущих некоторым группам протистов, принципиально изменило наше понимание путей молекулярной эволюции.

В этой главе представлены наиболее яркие открытия молекулярной биологии протистов.

Вариабельные поверхностные гликопротеины трипаносом

Африканские трипаносомы¹ вызывают такие серьезные заболевания, как сонная болезнь человека и нагана крупного рогатого скота. Жизненный цикл наиболее исследованного вида *Trypanosoma brucei* состоит из нескольких пос-

¹ Их часто называют секция *Salivaria* или саливарные трипаносомы. — Прим. ред.

ледовательных стадий (см. рис. 51). У млекопитающих паразит обитает преимущественно в кровеносной системе. Когда муха це-це поглощает жгутиконосцев при кровососании, паразиты дифференцируются в так называемые проциклические формы. Поверхность клетки у такой трипаномы покрыта единственным типом гликопротеина — проциклином. Затем паразиты перемещаются из задних отделов кишечника в слюнные железы мухи, где они превращаются в неделящиеся метациклические формы.

Муха це-це инфицирует млекопитающее метациклическими формами трипаном со слюной при кровососании. Поверхность клетки этой формы паразита покрыта «варибельными поверхностными гликопротеинами» (variant surface glycoproteins — VSG). В этот момент у паразита обнаруживается лишь 14 или около того гликопротеинов, причем отдельная особь несет только один VSG. Замена одного гликопротеина на другой у этих форм происходит очень быстро. Таким образом, «шуба» из VSG преадаптирует метациклических трипаном к обитанию в млекопитающем-хозяине. Уже находясь в кровяном русле млекопитающего, паразит одновременно экспрессирует одну из 1000 или более имеющихся у него копий VSG гена.

В млекопитающем паразиты подвергаются атаке со стороны иммунной системы хозяина. Стратегия ухода от иммунной атаки состоит в изменении антигенных свойств шубы гликокалик-

са. Новые VSG экспрессируются с частотой 10^{-2} – 10^{-6} на одно деление клетки. Иммунная система хозяина периодически сталкивается с новыми антигенными эпитопами разделившихся клеток, поэтому заражение проявляется в виде характерных паразитемических волн. Иммунная система успешно истребляет большинство паразитов, но те клетки, которые при делении изменили VSG гликокаликса, ускользают от иммунного ответа и вызывают вспышку следующей паразитемической волны.

Молекулярные механизмы, стоящие за изменчивостью VSG, изучались весьма интенсивно и относительно неплохо известны. Замена антигена осуществляется различными путями. Упрощенная схема, иллюстрирующая два наиболее часто встречающихся, приведена на рисунке 327. Геном *T. brucei* состоит примерно из 20 больших и 100 минихромосом. В них обнаружено более 1000 различных, транскрипционно пассивных копий гена VSG. Эти копии тандемами расположены во внутренних, удаленных от теломер, участках хромосом¹. Несколько сайтов экспрессии гена VSG располагаются субтеломерно. О сайтах экспрессии будет сказано ниже. Транскрибируется всегда только одна из VSG-копий, находящихся в субтеломерной позиции (ELC-VSG см. рис. 327). В этой связи интересно отметить, что была обнаружена необычная модификация ДНК в генах VSG: в ДНК *T. brucei* был обнаружен β-глюкозилгидроксиметилурацил. Это основание

¹ Идет речь о больших хромосомах. Кроме того, молчащие VSG-копии расположены субтеломерно во всех или части минихромосом. — *Прим. ред.*

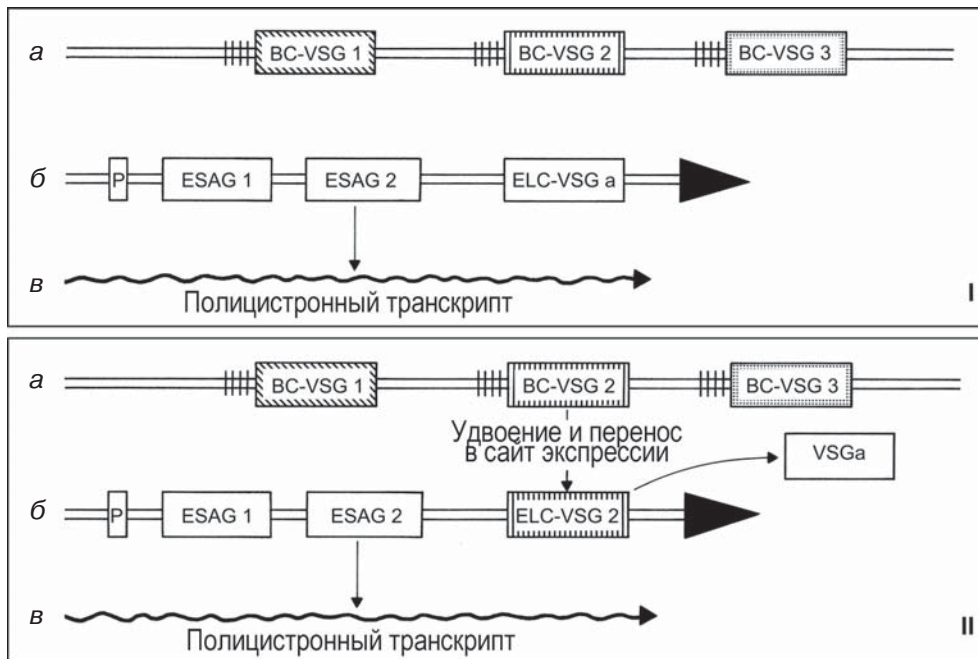


Рис. 327. Упрощенная схема механизма замены антигенов у трипаносом. Антигенные переключения обеспечивают несколько различных механизмов. Здесь приведен наиболее часто встречающийся вариант так называемой дупликативной транспозиции. I: ситуация до антигенного переключения: а — тандемы так называемых пассивных копий гена VSG (basic copy VSG, или BC-VSG; в прямоугольных рамках) расположены во внутренних участках хромосом. Короткие вертикальные линии представляют 70 фланкирующих пар нуклеотидов, которые маркируют гены VSG; б — потенциально экспрессируемая копия гена VSG (expression linked copy, ELC-VSGa) расположена в составе полицистронного участка на конце хромосомы рядом с теломерой (обозначена большой черной стрелкой); литера «а» означает, что этот сайт в данный момент транскрипционно активен. в — ELC-VSGa транскрибируется полицистронно вместе с «генами, связанными с сайтом экспрессии» (expression site associated genes) ESAG 1 и ESAG 2 под контролем единого промотора (р). II: антигенное переключение происходит следующим образом: а — пассивная копия VSG 2 удваивается и переносится в субтеломерную позицию, где становится активной; б — прежняя же активная копия VSGa удаляется и замещается дубликатом VSG 2; в — активированная копия VSG 2 считывается в полицистронный транскрипт.

до сих пор не было найдено ни у одного другого организма¹. Предполагается, что это уникально видоизмененное ос-

нование задействовано в регуляции активации копий гена VSG, находящихся в субтеломерной позиции.

¹ Гидроксиметилурацил в трех модификациях присутствует в ядерной ДНК динофлагеллят, но ни одна из этих модификаций не идентична видоизмененному основанию трипаносоматид. — Прим. ред.

Замена активной копии VSG-гена идет либо за счет контроля транскрипции субтеломерных сайтов, либо путем различных перегруппировок ДНК¹. Один из возможных механизмов показан на рисунке 327. Альтернативный, реже встречающийся механизм замены активной копии VSG-гена — это обратная замена².

В отличие от большинства эукариотных генов, активная VSG-копия считывается полицистронно совместно с расположенными перед ней генами — так называемыми генами, ассоциированными с сайтом экспрессии³. Промотор этого полицистронного участка расположен на расстоянии около 50 т.п.н. выше VSG-гена.

Другая уникальная особенность трипаносом состоит в том, что гены VSG и проциклина считываются РНК-полимеразой I. У всех других эукариот эта полимеразы транскрибирует только рибосомные гены. При такой транскрипции первичные транскрипты этих генов не экзонируются на 5'-конце. Кэпы эукариотных мРНК играют важную роль в инициации трансляции, а также в транспортировке и обеспечении стабильности молекул мРНК. У трипаносом мРНК приобретают кэпы в результате уникального процесса созревания,

который называется транс-сплайсингом. Короткая РНК-донор (mini-exon donor RNA) считывается с повторяющихся последовательностей, расположенных в другом участке генома, и экзонируется. Эта РНК-донор сшивается с кодирующим экзоном, полученным при полицистронном считывании (рис. 328).

Значительные успехи были достигнуты в анализе структуры белков VSG и способа их прикрепления к плазматической мембране. Для нескольких VSG известна полная последовательность аминокислот. Цепи VSG располагаются на поверхности клетки трипаносомы, как колосья на поле. В состав VSG входят олигосахариды. Структура их различается у разных трипаносом. Топологически олигосахариды подразделяют на наружные, которые венчают пептидную цепь, и внутренние, которые расположены в глубине гликокаликса. Удивительно, но наружные олигосахариды не служат иммуногенетическими эпитопами; иммунодетерминантами являются только наружные белковые части VSG. Примечательно, что на трипаносомах впервые было четко показано, что поверхностные белки гликокаликса ковалентно связаны через этаноламин с гликозилсульфатидилинозитолом, который служит мембранным якорем (рис. 329).

¹ Под первым вариантом автор, по-видимому, подразумевает переключение экспрессии на субтеломерную позицию в другой большой хромосоме; второй вариант включает два субварианта, перечисленные далее в абзаце. — *Прим. ред.*

² Вероятно, речь идет о следующем механизме. Копии VSG-гена, находящиеся в минихромосомах, хотя и расположены субтеломерно, остаются транскрипционно пассивными. Активизация такой молчащей копии произойдет, если она, за счет обмена концевыми участками хромосом, перейдет в транскрипционно активную субтеломерную позицию на большой хромосоме. — *Прим. ред.*

³ Несмотря на предпринимаемые усилия, функция этих генов и по сей день остается неизвестной. — *Прим. ред.*

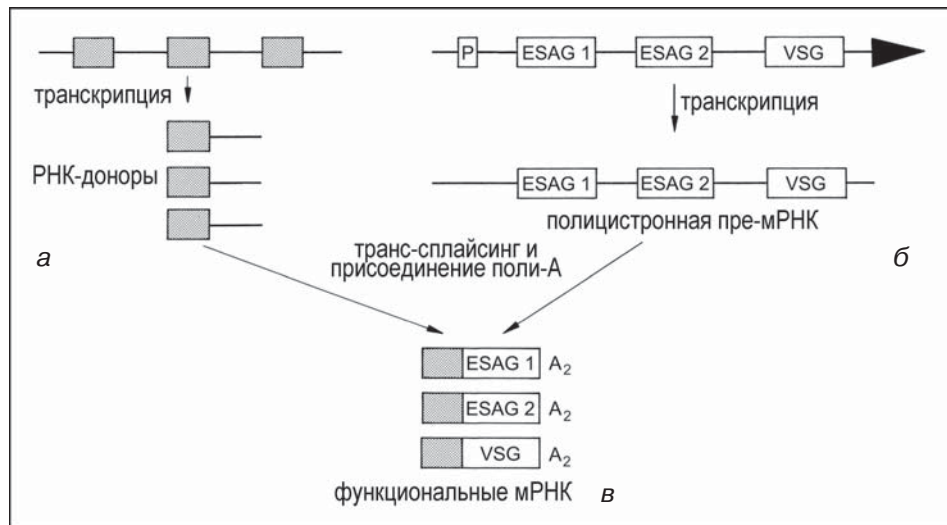


Рис. 328. Транс-сплайсинг у трипаносом. Гены, кодирующие РНК-доноры, транскрибируются на соответствующие РНК (а). Гены вариабельных поверхностных гликопротеинов (variable surface glycoproteins — VSG) и двух «генов, связанных с сайтом экспрессии» (expression site associated genes — ESAG 1 и ESAG 2), транскрибируются с общего промотора (P) на длинную полицистронную пре-мРНК (б). РНК-доноры затем сшиваются с транскриптами индивидуальных генов в составе полицистронной пре-мРНК (в). Таким образом, функциональные 5'-концы присоединяются к экзонам транскриптов ESAG и VSG, а полиадениновые (поли-А) хвосты формируются на их 3'-концах (по нескольким авторам).

Сейчас установлено, что многие мембранные белки других клеток закориваются в мембране ковалентными связями с гликолипидным якорем.

Кинетопластная ДНК и редактирование РНК

В дополнение к стратегии антигенной изменчивости, трипаносомы обладают и другой особенностью, которая была впервые обнаружена в митохондриях трипаносом: феноменом редактирования РНК. Позднее этот феномен был найден и у других организмов.

Клетка *Trypanosoma* обладает одной гигантской митохондрией, у которой

имеется особый участок, называемый кинетопластом (см. рис. 47–50). Кинетопласт содержит необычайно большое количество ДНК. Эта митохондриальная ДНК состоит из кольцевых молекул: около 50 максиколец и 10 000 миниколец. Кольца сплетены в сложную сеть (см. рис. 50d, e). Максиколеца содержат информацию митохондриальных генов. Функция миниколец долгое время оставалась загадкой. Казалось, что многие митохондриальные гены в ДНК максиколец не функциональны: у них нет кодонов начала трансляции или сдвинута рамка считывания. Однако выяснение последовательностей соответствующих мРНК показало, что их кодирующие области функциональны.

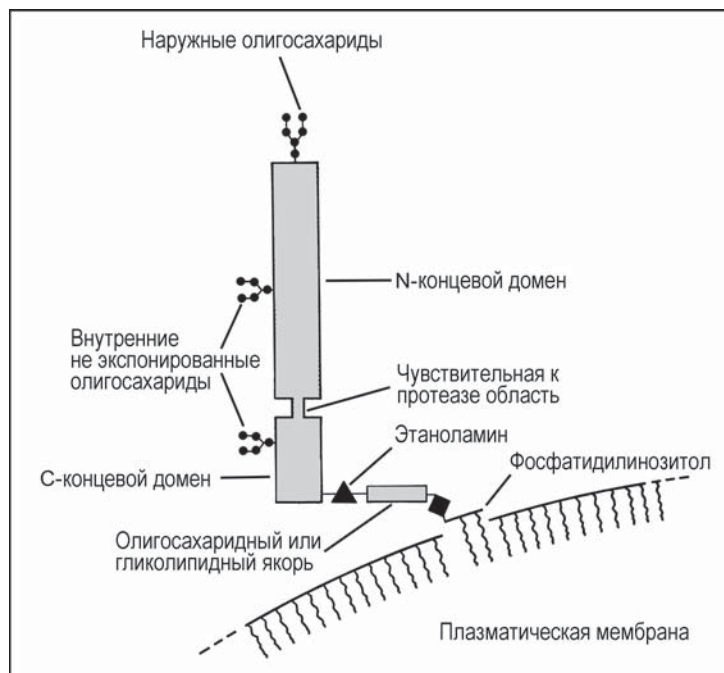


Рис. 329. Схема строения VSG *Trypanosoma congolense* (по Рису).

Это означает, что лишняя смысловая последовательность ДНК преобразуется в осмысленную в мРНК. Этот процесс называется редактированием РНК (или иногда РНК-редактированием). У трипаносом уридин-монофосфатные (УМФ) основания вставлены в пре-мРНК после транскрипции. У некоторых генов более 50% кодирующих областей не найдены в самом гене, но появляются в результате редактирования. В ряде случаев удаляется также и уридин. Степень редактирования одного и того же гена различна у разных видов. Так, у одного вида определенная мРНК подвергается кардинальным изменениям, а тот же ген у другого вида вообще не редактируется. Было показано, что необходимая для корректной вставки или удаления уридина информация

кодируется в миниколецях. Это и есть до сих пор неизвестная функция миниколец. Короткая РНК, так называемая направляющая РНК (guide RNA, гид-РНК), транскрибируется с миниколец ДНК и снабжает информацией процесс редактирования. Необходимо, чтобы комплементарное спаривание пре-мРНК и направляющей РНК произошло вплотную к сайту начала редактирования. Гипотетическая эдитосома, вероятно, стабилизирует этот комплекс и участвует в добавлении и удалении УМФ (рис. 330).

Редактирование РНК теперь обнаружено и у других организмов. Оно идет в митохондриях *Physarum* и растений, у вирусов и даже в ядрах млекопитающих. Однако механизм редактирования и его особенности у этих организ-

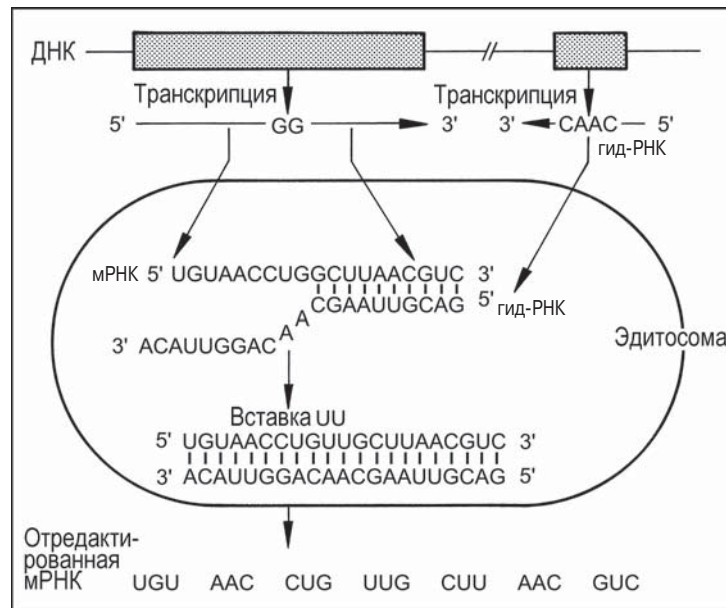


Рис. 330. Редактирование РНК в митохондрии трипаносом (по Шустер и Бренике).

мов отличаются от тех, что найдены у трипаносом.

Является ли процесс редактирования РНК реликтом времен пребиотической РНК (что кажется маловероятным), или он дает дополнительную эволюционную пластичность, или имеет другое неизвестное значение? Ответ еще предстоит найти.

Специфика молекулярных процессов у инфузорий

В результате интенсивного изучения методами молекулярной биологии инфузории стали предметом особого интереса с общебиологических позиций сразу в нескольких аспектах.

Структура генома и его преобразования

Самая яркая особенность инфузорий — ядерный дуализм. Каждая клетка содержит от одного до нескольких мелких микронуклеусов, которые выполняют генеративную функцию, и от одного до нескольких крупных и содержащих большое количество ДНК макронуклеусов, которые отвечают за соматические, или вегетативные функции. Микронуклеус содержит нормальные эукариотные хромосомы и делится путем митоза или мейоза. Макронуклеусы, наоборот, не имеют классических хромосом и делятся при помощи амитоза. Наличие генеративного и вегетативного ядер в одной клетке, а также подозрительное несходство двух типов

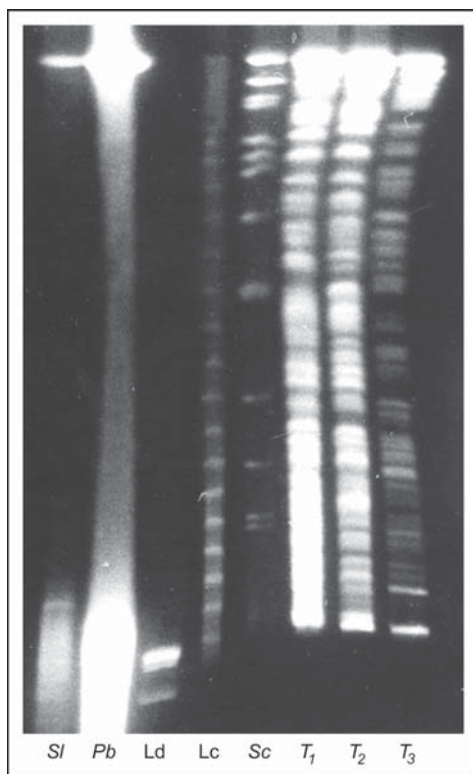


Рис. 331. Разделение фрагментированной макронуклеарной ДНК *Tetrahymena* методом пульс-электрофореза. Макронуклеарная ДНК двух клонов *T. thermophila* (T_1 , T_2) и близкородственной *T. pyriformis* (T_3) разогнаны на агарозном геле. Для сравнения в фореэ включены: макронуклеарная ДНК *Stylonychia lemnae* (Sl) и *Paramecium bursaria* (Pb), а также хромосомы дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*, Sc), конкатемеры¹ фага лямбда (Lc) и ДНК фага лямбда, обработанная гидролазами (Ld). Длина повтора в конкатемерах фага лямбда составляет 49 т.п.н. Размеры фрагментов макронуклеарной ДНК *Tetrahymena* варьируют от 20 до более 1000 т.п.н. Гораздо меньшие по размеру молекулы ДНК других видов инфузорий уходят за пределы геля при этих условиях.

¹ Конкатемер ДНК образован тандемно повторяющимися единицами генома. — Прим. пер.

ядер давно заинтересовали исследователей, которые стали активно изучать организацию генома и структуру гена инфузорий.

Из тысяч видов инфузорий детально изучены лишь немногие из подкласса Numenostomata (преимущественно представители родов *Tetrahymena* и *Paramecium*) и ряд видов из подклассов Stichotrichia и Hupotrichia (главным образом, *Stylonychia*, *Oxytricha* и *Euplotes*). Сравнения геномов микро- и макронуклеуса у этих видов привели к обнаружению удивительных и совершенно неожиданных различий в их молекулярной организации.

Новый макронуклеус начинает развиваться из микронуклеуса после полового процесса (в форме конъюгации или автогамии). Незрелый макронуклеус называют макронуклеарным зачатком. В ходе развития макронуклеуса его геном претерпевает глубокие изменения. В макронуклеарном зачатке *Tetrahymena* 10–20% нуклеотидов исходного генома удаляется в ходе сложных перестроек. Микронуклеарная ДНК предположительно хромосомного размера фрагментируется примерно на 200 отдельных молекул ДНК, размер которых варьирует от 20 до 1 500 т.п.н. (рис. 331). Самые мелкие молекулы ДНК в макронуклеусе представлены димерами генов рРНК. Одиночный ген рРНК микронуклеарного генома вырезается и удваивается, и эти две копии сшиваются в палиндромный димер, то есть «голова к голове». В ходе фрагментации к концам всех молекул ДНК присоединяются специальные теломеры. Затем идет амплификация; количество копий разных фрагментов неодинаково.

У некоторых цилиат происходит более кардинальная реорганизация макронуклеуса. В результате нескольких циклов репликации исходных хромосом в зачатке макронуклеуса этих видов формируются политенные хромосомы (см. рис. 302). Иногда репликация идет избирательно, и тогда разные гены получают неодинаковое количество копий. У *Stylonychia* удаляется до 98% нуклеотидов микронуклеарной ДНК, у других видов меньше. Причем удаляются как уникальные, так и повторяющиеся последовательности, и в первую очередь элиминируются транспозон-подобные элементы. Наконец, ДНК фрагментируется на мелкие участки размером в один ген, насчитывающие от 100 до 15 000 п.н. (рис. 332). У *Tetrahymena* каждый фрагмент снабжается особыми теломерами и амплифицируется до специфичного для каждого гена количества копий, которое варьирует от немногих сотен до более чем миллиона. Общая организация макронуклеарных молекул ДНК размером в ген у стихотрих и гипотрих показана на рисунке 333.

К настоящему времени более 50 генов инфузорий клонированы и полностью секвенированы. Для ряда генов удалось прочесть полную последовательность нуклеотидов и в микронуклеусе, и в макронуклеусе. Сопоставление этих двух версий одного и того же гена выявило очередную странную черту генома инфузорий: микронуклеарные версии некоторых генов гипотрих содержат так называемые внутренние элиминируемые последовательности (internal eliminated segments, или internal eliminated sequences — IES), которые вырезаются

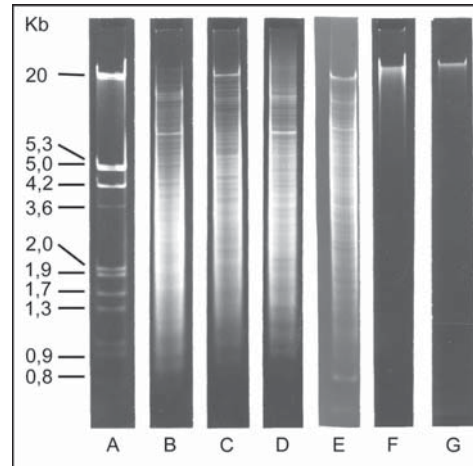


Рис. 332. Макронуклеарные и микронуклеарные ДНК различных видов инфузорий разогнаны обычным электрофорезом на агарозном геле. Гель окрашен бромидом этидия. Дорожка А — маркер; дорожки В–Е содержат макронуклеарную ДНК гипотрих; дорожка F — макронуклеарную ДНК *Paramecium* и дорожка G — микронуклеарную ДНК гипотрих. Длина фрагментов макронуклеарной ДНК гипотрих варьирует от менее 0,5 т.п.н. до более 10 т.п.н. Тонкая структура паттерна полос макронуклеарной ДНК гипотрих (дорожки В–Е) различна у различных видов. Макронуклеарная ДНК других инфузорий и микронуклеарная ДНК имеет много больший молекулярный вес и потому не фракционируется этим методом.

при формировании макронуклеарной версии этого гена. Еще более поразителен тот факт, что фрагменты исходного кода, которые не элиминируются и составляют макронуклеарную версию гена — так называемые последовательности, предназначенные для макронуклеуса (macronuclear destined sequences — MDS), — в исходной версии гена расположены в ином порядке, а некоторые фрагменты даже записаны сзади наперед. Первый расшифрованный ген



Рис. 333. Обобщенная схема структуры коротких молекул ДНК макронуклеуса размером в один ген у гипотрих. Каждая такая молекула содержит единственную кодирующую область, с обеих сторон от которой расположены короткие некодирующие последовательности, содержащие цис-регуляторные элементы. На концах всех молекул обнаружены идентичные теломеры с выступающими 3'-одноцепочечными концами.

такого типа — это ген актина *Oxytricha*¹. К настоящему времени детально охарактеризованы участки ДНК, которые обеспечивают элиминацию IES-сегментов и правильную сшивку MDS-сегментов. Это специфичные короткие повторы, расположенные в каждом промежутке между MDS- и IES-сегментами; именно они отвечают за элиминацию IES и корректный сплайсинг².

Когда выяснилось, что геном макронуклеуса у *Numenostomatia*, *Stichotrichia* и брюхоресничных инфузорий представлен короткими цепочками ДНК, стали изучать макронуклеусы и других инфузорий. В некоторых группах — ряд из них не является близкими родственниками гипотрих — обнаружена очень похожая организация макронуклеарно-

го генома, где ДНК представлена фрагментами длиной в один ген или чуть больше. У всех исследованных цилиат в составе макронуклеарного генома были найдены молекулы ДНК, существенно уступающие по размеру нормальным хромосомам. Можно предположить, что фрагментация ДНК при развитии макронуклеуса характерна для большинства, если не для всех, инфузорий.

Функциональное значение этих странных процессов реорганизации непонятно. В дополнение к ним, в ряде случаев обнаружен альтернативный процессинг. Это означает, что из одного исходного гена, содержащегося в микронуклеусе, созревают две или более разновидностей молекул ДНК (каж-

¹ Английский термин «scrambled gene» пока не имеет устоявшегося соответствия в русском языке. Выражение «перетасованный ген» подошло бы. — *Прим. ред.*

² Имеет место сплайсинг на уровне ДНК. Каждая разграничительная последовательность между MDS- и IES-сегментами гомологична одной и только одной разграничительной последовательности, расположенной в другом участке того же перетасованного гена. Вся цепь ДНК, составляющая перетасованный ген, сворачивается в трехмерную фигуру так, что каждая разграничительная последовательность находит свой гомолог. По месту контакта гомологов возникают хиазмы, каждый IES замыкается в кольцо и выщепляется, а MDS-сегменты сшиваются в осмысленную последовательность дефинитивного гена, работающего в зрелом макронуклеусе. — *Прим. ред.*

дая размером приблизительно в один ген), обнаруживаемых в макронуклеусе. Остается выяснить, ведут ли эти процессы реорганизации к большей генетической вариабельности видов и, соответственно, лучшей адаптации к изменениям условий среды.

Теломеры и теломеразы

Уникальный по своей организации геном макронуклеуса цилиат, состоящий из тысяч несвязанных линейных молекул ДНК, стал удобным объектом для изучения структуры и механизма формирования теломер — концевых участков эукариотных хромосом, которые выполняют стабилизирующую функцию и предотвращают потерю кодирующих последовательностей при репликации. Еще одна фундаментальная функция теломер, вероятно, состоит в том, что они фиксируют концы хромосом на ядерной оболочке в профазе мейоза. Хромосомы, лишенные теломер, часто слипаются концами, что приводит к образованию aberrантных хромосомных конструкций.

Обеспечивая полное удвоение концов хромосом, теломеры играют ключевую роль в репликации ДНК эукариот. ДНК-полимеразы работают только в направлении 5'–3' и требуют праймер для начала синтеза. Поэтому при каждом цикле удвоения 5'-конец репликативной вилки укорачивается на длину праймера. В последовательных циклах репликации длина хромосом постоянно уменьшается. После того как теломерные концы, содержащие интроны, исчерпаны, клетка становится неспособной к дальнейшему делению. У агамно

размножающихся протистов 5'-конец восстанавливается при помощи фермента теломеразы.

Изучение синтеза и функций теломер у высших эукариот было крайне затруднительно из-за их малого количества в геноме. Фрагментированный и сильно амплифицированный геном цилиат содержит, в зависимости от вида, от десятков тысяч до миллионов теломер в одном макронуклеусе. Именно поэтому структура и механизмы синтеза теломер были впервые раскрыты на инфузориях. Поскольку структура теломер очень похожа у всех организмов, выводы, полученные при изучении инфузорий, правомочны для большинства эукариот.

Первыми были изучены теломеры, фланкирующие молекулу гена рибосомной РНК в макронуклеусе *Tetrahymena thermophila*. Затем они были детально изучены у нескольких видов гипотрих. Все эти теломеры состоят из коротких tandemных повторов $(3'-G4T4-5')_n$ у гипотрих и $(3'-G2T4-5')_{50-70}$ у *Tetrahymena*. У инфузорий и некоторых других протистов теломеры заканчиваются одноцепочечным 3'-выступом (рис. 333). Обогащенная гуанином нить синтезируется ферментом теломеразой (теломерной терминальной трансферазой) — рибонуклеопротеином с обратной транскриптазной активностью.

Теломеразная активность впервые была обнаружена в клеточном экстракте *Tetrahymena*, а позднее и у гипотрих. Активность этого фермента сейчас показана для многих организмов, включая человека. У цилиат теломераза восстанавливает теломеры на концах фрагментов ДНК, которые формируются при

созревании макронуклеуса. Эти теломеры затем предотвращают потерю кодирующих последовательностей при многократных циклах репликации коротких молекул ДНК, составляющих геном макронуклеуса.

Неотъемлемый компонент теломеры — молекула РНК — служит матрицей при синтезе теломерных повторов (табл. 17). Теломеразная РНК была клонирована из *Tetrahymena* и *Euplotes*. У *Tetrahymena* она содержит последовательность СААССССАА, которая комплементарна ТТGGGG-повтору в теломере *Tetrahymena*. Сходным образом, теломерная РНК *Euplotes* содержит последовательность САААССССААААСС, которая комплементарна ТТТТGGGG-повтору в теломере *Euplotes*.

Доказательство того, что теломеразная РНК служит матрицей при удлинении серии теломерных повторов, было

получено в изящном эксперименте с использованием мутаций. В клонированных генах теломеразной РНК производили замену одного основания. Затем клетки *Tetrahymena* трансформировали этими мутантными генами. Последующее секвенирование ДНК показало, что в трансформированных клетках *Tetrahymena* теломеры были синтезированы на концах молекул макронуклеарной ДНК, и они содержали измененные последовательности, соответствующие точечной мутации гена теломеразной РНК. Этот эксперимент убедительно показал, что теломераза участвует в нормальном синтезе теломеры, а теломеразная РНК служит матрицей этого синтеза. Клетки *Tetrahymena* с мутантными теломеразными РНК проявляют морфологические aberrации, и скорость старения клонов резко возрастает.

Одноцепочечные выступы 3'-концов теломер являются странной и непонятной особенностью инфузорий. Похожие одноцепочечные хвосты обнаружены у теломер слизевика *Didymium* и дрожжей, поэтому наличие таких выступов вполне может оказаться обычной чертой строения теломер. Такой обогащенный гуанином одноцепочечный выступ формирует шпильку. Две шпильки способны взаимодействовать друг с другом, образуя необычную структуру из 4 нитей, которые удерживаются вместе неканоническим спариванием четвертов гуаниновых оснований. Благодаря этому притяжению молекулы ДНК *in vitro* смыкаются своими концами, формируя длинные агрегаты. Делаются попытки выяснить, играют ли подобные сшивки, удерживаемые слипанием G-квартетов (или Г-тетрад), существен-

Таблица 17. Теломерные повторы у протистов

Группа	Организм	Теломерный повтор
Ciliophora	<i>Tetrahymena</i>	TTGGGG
	<i>Glaucoma</i>	TTGGGG
	<i>Paramecium</i>	TT(T/G)GGG
	<i>Stylonychia</i>	TTTTGGGG
	<i>Oxytricha</i>	TTTTGGGG
	<i>Paraurostyla</i>	TTTTGGGG
	<i>Onychodromus</i>	TTTTGGGG
	<i>Urostyla</i>	TTTTGGGG
	<i>Keronopsis</i>	TTTTGGGG
	<i>Pleurotricha</i>	TTTTGGGG
	<i>Euplotes</i>	TTTTGGGG
Kinetoplastidea	<i>Trypanosoma</i>	TTGGGA
	<i>Crithidia</i>	TTGGGA
Apicomplexa	<i>Plasmodium</i>	(C/T)TTGGGA
Mycogastrea	<i>Physarum</i>	TTGGGA
	<i>Didymium</i>	TTGGGA
Dictyostelia	<i>Dictyostelium</i>	AG ₁₋₈
Chlorophyta	<i>Chlamydomonas</i>	TTTTGGGA

ную роль в организации хроматина *in vivo*. Было показано, что в агрегации теломер *in vivo* участвуют теломеросвязывающие белки (telomere binding protein — TBP). Такие белки обнаружены у некоторых видов брюхожесничных инфузорий.

В то время как инфузории и другие низшие эукариоты проявляют постоянную теломеразную активность, у человека она выявлена только в клетках зародышевого пути и отсутствует в соматических. Как следствие, длина теломер уменьшается с каждым делением клетки. Однако было показано, что теломераза реактивируется в клетках карциномы яичника человека, что позволяет этим клеткам восстанавливать теломеры и делиться бесконечно. Соответственно, предполагают, что ингибиторы теломеразы могут стать эффективными антиопухолевыми препаратами. У инфузорий теломераза всегда активна, и поэтому они могли бы стать удобными тест-объектами при поиске подходящих ингибиторов. Аналогичным образом, ингибиторы теломеразы могли бы стать препаратами, направленными против патогенных протистов. Поскольку теломеразная активность отсутствует в соматических клетках млекопитающего-хозяина, инактивирующее теломеразу лекарство будет избирательно действовать на протиста-паразита. Таким образом, изучение структуры теломер и функций теломеразы, которое началось на инфузориях, неожиданно оказалось весьма перспективным. Поэтому сейчас идут масштабные исследования компонентов теломеразы, и уже началось производство их рекомбинантов.

Аутосплайсинг интронов

Особенности организации генома цилиат таковы, что они являются прекрасными объектами для изучения экспрессии генов. Неожиданное открытие было сделано в результате изучения процессинга рибосомной РНК у *Tetrahymena*.

Гены рРНК *Tetrahymena* представлены линейными палиндромными димерами и амплифицированы примерно до 10 000 копий на макронуклеус. Каждая половинка димера содержит кодирующие последовательности для 17S, 5.8S и 26S рРНК и считывается как 35S первичный транскрипт (35S пре-рРНК). У *T. thermophila* кодирующая 26S рРНК область прервана вставкой в 414 пар оснований длиной. Многие эукариотные и единичные прокариотные гены прерываются некодирующими последовательностями, которые называются интронами. Для формирования зрелой функциональной формы РНК транскрипты таких генов подвергаются сплайсингу. При исследовании механизма сплайсинга, который удаляет интрон в 414 пар оснований из пре-рРНК у *Tetrahymena*, было показано, что он вырезается без участия белков-ферментов. Тщательнейшим образом поставленный контроль отсекал возможность присутствия мало заметного белка, плотно пришитого к нуклеиновой кислоте. Все эксперименты приводили к одному и тому же выводу: интрон должен обладать автокаталитическими свойствами. Эти интроны были названы интронами аутосплайсинга или рибозимами.

Реакция аутосплайсинга состоит из двух стадий формирования сложных

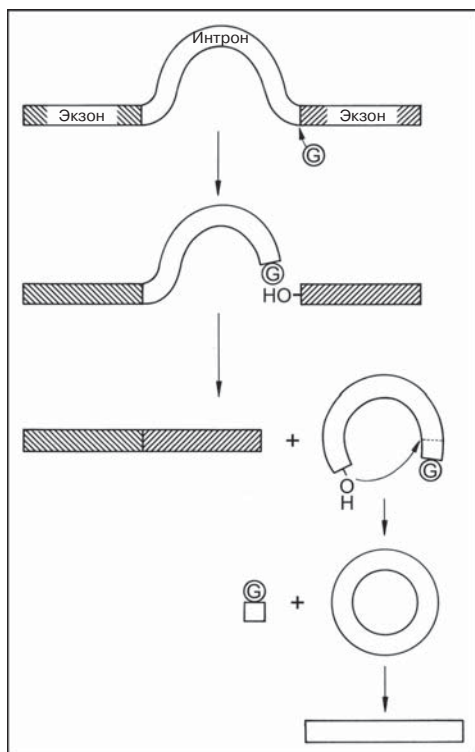


Рис. 334. Схема аутосплайсинга при созревании рибосомной РНК *Tetrahymena thermophila*. Первичный транскрипт состоит из двух экзонов, разделенных интроном. Гуанозин или гуанозиновый нуклеотид (G) присоединяется к РНК на границе между интроном и экзоном и отщепляет экзон 2. На следующем этапе интрон отделяется, а два экзона соединяются друг с другом. Затем интрон замыкается в кольцо; в ходе этого процесса отщепляется короткий участок РНК, который уносит G-остаток. Наконец, кольцо интрона разворачивается в линейную молекулу. Все эти сложные реакции идут без участия белковых ферментов (по Чеху).

эфиров и требует в качестве кофактора гуанозиновый нуклеотид или сам гуанозин (рис. 334). Интрон вырезается как линейная молекула и позднее конвертируется в кольцо, которое в конце снова

расширивается в линейную молекулу. Интроны этого типа, теперь называемые интронами группы I, позднее были найдены в митохондриальных генах грибов, в гене рРНК слизевика *Physarum* и в генах хлоропласта растений. Помимо этого было установлено, что РНК интрона способна действовать как настоящий фермент по отношению к другим полинуклеотидам, выступающим в качестве субстрата. Таким образом, была разрушена догма, согласно которой только белки бывают ферментами. РНК также проявляет каталитические свойства, причем она как участвует в аутокаталитических реакциях, так и действует в качестве настоящего фермента. Это открытие дает ответ на вопрос, что первично — белок или нуклеиновая кислота, и позволяет по-новому представить ранние ступени пребиотической эволюции.

Генетический код инфузорий

Еще одна нетривиальная черта молекулярной организации инфузорий — это своеобразие их генетического кода. Из учебников известно, что генетический код универсален, т.е. каждый из 64 возможных кодонов обозначает одну и ту же аминокислоту у всех организмов. Однако при анализе генов у различных видов инфузорий было обнаружено, что они являются исключением из этого правила. Несколько групп исследователей почти одновременно установили, что у *Tetrahymena*, *Paramecium*, *Stylo-nichia* и *Oxytricha* два кодона — TAA и TAG, — которые являются универсальными стоп-кодонами в ядерных генах

Таблица 18. Особенности кодонов TGA, TAG и TAA у цилиат. В ядерных генах всех других организмов эти триплеты служат стоп-кодонами.

Организм	TGA	TAG	TAA
<i>Tetrahymena</i>	стоп	Gln	Gln
<i>Paramecium</i>	стоп	Gln	Gln
<i>Stylonychia</i>	стоп	Gln	Gln
<i>Oxytricha</i>	стоп	Gln	Gln
<i>Paraurostyla</i>	стоп	Gln	Gln
<i>Euplotes</i>	Cys	стоп	стоп
<i>Blepharisma</i>	?	?	стоп

всех других организмов, кодируют глутамин (табл. 18). Единственный стоп-кодон, обнаруженный в генах этих организмов, — TGA. Для *Tetrahymena thermophila* было показано, что она имеет три тРНК для глутамина, две из которых распознают кодоны TAA и TGA. Сравнение сиквенсов тРНК привело к выводу, что необычная тРНК эволюционировала из нормальной глутаминовой тРНК за счет мутации антикодона. Однако эта история оказалась еще более запутанной. *Euplotes* и *Blepharisma* используют кодон TAA, кодирующий глутамин у других цилиат, в качестве стоп-кодона, то есть так же, как все остальные эукариоты и прокариоты. Более того, кодон TGA (единственный стоп-кодон у других инфузорий) кодирует цистеин в разных генах нескольких видов *Euplotes*. Поскольку *Euplotes* относится к *Nypotrichia* и филогенетически связан со стиготрихами *Stylonychia* и *Oxytricha*, должно было произойти обратное мутационное переключение к оригинальному значению TAA-кодона, так же как и второе переключение в случае TGA-кодона. Причины, которые могли привести к таким изменениям генетического кода у цилиат, неизвест-

ны. Было высказано предположение, что, поскольку у инфузорий до сих пор настоящие вирусы не обнаружены, особое использование кодонов стало барьером на пути вирусов.

Малярийный плазмодий: избегание иммунного ответа хозяина

Малярия — одно из наиболее тяжелых инфекционных заболеваний; она массово поражает население тропических и субтропических районов земного шара. Возбудителями малярии человека являются четыре вида Apicomplexa: *Plasmodium falciparum*, *P. vivax*, *P. ovale* и *P. malariae*. В настоящее время интенсивно изучаются различные аспекты молекулярной биологии *Plasmodium*, в частности структура антигенов и их локализация. Применение методов рекомбинантной ДНК и моноклональных антител позволило получить необходимые сведения об антигенах, а также о структуре и изменчивости соответствующих генов. Это дает возможность использовать антигены в качестве мишеней для вакцин.

В некоторых странах систематическая борьба с малярией (применение антималярийных препаратов и мощных пестицидов против насекомых-хозяев) дала положительные результаты и даже привела к ее искоренению в отдельных регионах. Однако в большинстве тропических регионов малярию не удалось подавить, напротив, ситуация ухудшается, так как появились устойчивые к пре-

паратам штаммы паразитов и невосприимчивые к пестицидам комары. Да и само по себе массированное использование пестицидов наносит ущерб как состоянию окружающей среды, так и здоровью населения. Таким образом, создание эффективной вакцины стало бы колоссальным научным прорывом, имеющим огромное значение для многих миллионов людей по всему миру. Путь к разработке вакцины лежит через изучение антигенов малярийного плазмодия.

Малярийный плазмодий имеет сложный жизненный цикл, состоящий из половой и бесполой фазы (см. рис. 96). Значительную часть времени, в течение которого осуществляется цикл, паразит проводит внутри эритроцита, заключенный в паразитофорную вакуоль (см. рис. 97, 98). Поэтому интересные нас антигены, вероятно, расположены на поверхности внеклеточных стадий паразита. За последние годы при помощи иммунологических и молекулярных методов у видов рода *Plasmodium* было обнаружено более 20 поверхностных антигенов (S-антигены¹). В большинстве таких исследований ген соответствующего белка клонировали и затем экспрессировали в подходящей системе трансляции. Оказалось, что у многих из этих антигенов и пептид, и ген имеют повторы (рис. 335).

S-антиген *P. falciparum* был первым малярийным антигеном, в котором были обнаружены тандемные повторы олигопептидных последовательностей. Его ген состоит из единственного экзона с центральным блоком тандемных повто-

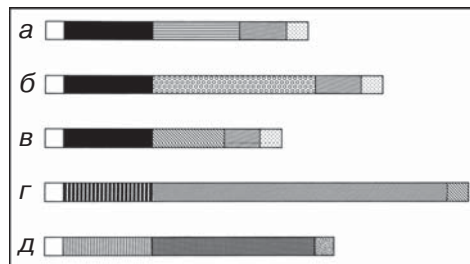


Рис. 335. Вариабельность сиквенсов генов поверхностных антигенов *Plasmodium falciparum*. Различная штриховка указывает различные сиквенсы (по Кемпу).

ров. Клоны *P. falciparum* обладают различными наборами поверхностных антигенов. Аллели различаются по размеру повтора, последовательности оснований в нем, количеству повторов и положению рамки считывания. Все эти источники изменчивости обеспечивают высокое серологическое разнообразие.

Аминокислотные последовательности ряда эукариотных белков, в частности шелка, кератина и коллагена, содержат многочисленные повторы определенного мотива. У плазмодия же мотив различен в разных аллелях, и поверхностные протеины обеспечивают защиту от иммунной атаки хозяина. Эта стратегия напоминает систему переключения VSG трипаносом, но задействует иные молекулярные механизмы.

Геномные проекты протистов: от геномики к протеомике

В последние годы стремительно накапливается информация по последо-

¹ S-антиген впервые был выделен из *Plasmodium falciparum* в 1983 году. — Прим. пер.

вательностям нуклеотидов различных генов животных и растений. Полностью или почти полностью секвенированы геномы нескольких эукариотных организмов: человека, дрозофилы, нематоды *Caenorhabditis*, пивных дрожжей *Saccharomyces*, аскомицета *Neurospora*, крестоцветного *Arabidopsis*, риса. Наиболее резонансным был проект «Геном человека» (HUGO). До протистов очередь дошла недавно, но ряд геномных проектов уже идет полным ходом, а еще несколько планируется запустить в ближайшее время. Понятно, что большинство текущих проектов посвящено наиболее важным с медицинской точки зрения паразитическим протистам: *Plasmodium*, *Toxoplasma*, *Cryptosporidium*, *Eimeria*, *Entamoeba*, африканские трипаномы, *Trypanosoma cruzi*, *Leishmania* и *Giardia lamblia*. Однако уже начаты или находятся в стадии планирования несколько геномных проектов по свободноживущим протистам, ставшим важнейшими модельными объектами молекулярно-биологических исследований (*Dictyostelium*, *Tetrahymena* и *Paramecium*).

Не следует забывать, что помимо ядерного генома клетки протистов почти всегда несут митохондриальный и часто пластидный, а иногда и остатки ядерного генома бывших эндосимбионтов (см. рис. 29). Изучение этих геномов привело к неожиданным открытиям в филогении протистов. Так, у нескольких споровиков (в частности, *Plasmodium falciparum* и *Toxoplasma gondii*) был обнаружен внехромосомный геном размером от 27 до 35 т.п.н., расположенный внутри оболочки из нескольких мембран. Анализ сиквенса

показал, что это остаток пластидного генома, поэтому органелла была названа апикопластом (см. рис. 16); ее функция поныне неизвестна. Сравнение ядерных генов фермента глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназы (GAPDH), который локализован в пластидах, подтверждает гомологию апикопласта и пластид динофлагеллат. Пластиды динофлагеллат ведут происхождение от красных водорослей. Еще более удивительно, что ген GAPDH близок по последовательности нуклеотидов гомологичным генам гетероконтов и криптозоант — двух других групп, которые также приобрели пластиды в результате симбиоза с красными водорослями. Эти исследования привели к переосмыслению филогенетических взаимоотношений среди протистов и абсолютно новому взгляду на ранние события симбиогенеза в эволюции эукариот.

Вероятно, наибольший эффект этих масштабных исследований будет получен на следующем этапе, когда результаты различных геномных проектов будут осмыслены и обобщены. Например, взгляды на роль цитоскелета в таких важных клеточных процессах, как фагоцитоз и формирование псевдоподий, принципиально обновились после исследований ранее неизвестных тубулинов и благодаря изучению генов моторных белков. До недавнего времени надсемейство тубулиновых генов состояло только из двух семейств: альфа-тубулинов и бета-тубулинов. Как известно, молекулы альфа- и бета-тубулина являются основными строительными блоками микротрубочек. Недавно были открыты еще по меньшей мере четыре семейства тубулинов. Постоянно увели-

чивается список эукариот, у которых обнаружен гамма-тубулин; он запускает самосборку микротрубочки. Дельта- и эpsilon-тубулины обнаружены у нескольких эукариотных организмов, в том числе протистов, но их распространение явно ограничено. Дельта-тубулин, по-видимому, участвует в сборке жгутика *Chlamydomonas*. Дзета-тубулин пока найден только у кинетопластид. Функции дельта- и эpsilon-тубулинов пока не изучены.

Сходная ситуация складывается и с семействами моторных белков. По результатам геномных проектов описываются все новые и новые гены миозина,

кинезина и динеина. От сложнейшего взаимодействия этого обширного спектра белковых компонентов зависят мембранный транспорт и функционирование цитоскелета. Для изучения этих механизмов уже развернута целая серия специальных исследовательских проектов. В качестве объектов задействованы *Dictyostelium* и *Entamoeba* и в меньшей степени некоторые другие протисты.

Таким образом, начаты и продолжаются многие проекты полного секвенирования геномов протистов. Однако, несмотря на это, акцент в молекулярной биологии протистов все же начинает смещаться от генома к протеому¹.

¹ Протеом — это полный набор белков организма. Его изучением теперь занимается специальная наука протеомика (а не биохимия), поскольку в качестве основных методов используются молекулярно-генетические. — *Прим. пер.*

Поведение протистов

(Ганс Махемер)

Реакция организма на любой внешний или внутренний стимул является поведенческим актом (рис. 336). Поведение протистов, равно как и высших организмов, подразделяют на два типа: один регулируется внутренне и его поэтому можно называть спонтанным, а другой индуцируется стимулами внешнего мира. Исследователи предпочитают изучать двигательные реакции, поскольку подвижность клеток легко регистрировать, но поведение может проявляться и в менее заметных или даже дотоле неизвестных реакциях клетки.

Примеры внутренне регулируемого поведения — попятное движение и повороты у стихотрих и гипотрих (*Stylo-*

nuchia или *Euplotes*) в отсутствие стимулов. Этими быстрыми перемещениями управляет трансмембранный потенциал, величина которого у этих инфузорий сильно флуктуирует. Величина потенциала иногда проскакивает порог возбуждения, что вызывает вброс Ca^{2+} . В ответ на повышение концентрации кальция реснички синхронно меняют направление эффективного удара.

В отсутствие внешних стимулов клетка перемещается в случайном направлении. Плавающие протисты (как, впрочем, и бактерии) обычно двигаются по пологой спирали, вращаясь при этом вокруг воображаемой оси. Это происходит благодаря постоянно возникающей при движении локальной асимметрии движущих сил. В то время как силы, возникающие из круговых составляющих перемещения, взаимно нейтрализуются, различные возникающие здесь дополнительные векторы сил складываются, и результирующий вектор придает плаванию единое направление. Если одноклеточный организм плавает по более или менее прямолинейной траектории, то имеющееся в начале эксперимента скопление клеток будет рассеиваться в толще воды; равномерность рассеивания будет зависеть от начальных векторов перемещения отдельных клеток. Неподвижные и малоподвижные организмы образуют скопления. Равномерное разбегание клеток, обеспечивающее эффективное освоение среды, является результатом

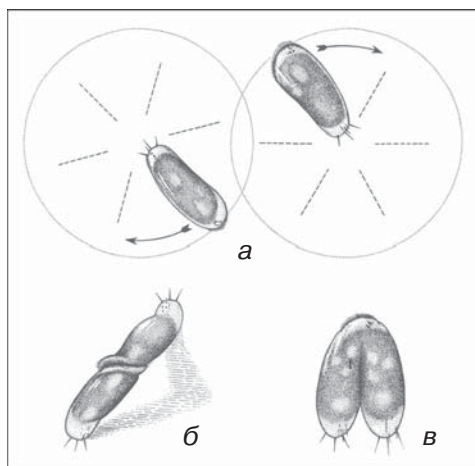


Рис. 336. «Брачные игры» перед конъюгацией *Stylonichia mytilus*: а — круговое вращение обоих партнеров резкими толчками; б — касание перистомами; в — конъюгация (по Грелю).

сочетания поступательного плавания по пологой винтовой спирали и периодических реверсивных движений¹. Для протиста, огражденного от воздействия ориентированных стимулов, подсчитывают показатели периодов поступательного плавания и реверсий (длительность, периодичность, временное соотношение). В дальнейшем, при изучении влияния стимулов, эти показатели закладывают как параметры спонтанного (т.е. без внешних возмущений) локомоторного поведения этого протиста.

Направление движения изменяется и под воздействием внешних факторов. Таковыми будут механическое (столкновение с преградой), химическое, термическое и световое раздражение. В этих случаях реверсивное движение называется реакцией избегания (рис. 337г). Реакция избегания не направлена по отношению к источнику раздражения, клетка уходит от него, меняя направление случайным образом, то есть методом проб и ошибок, до тех пор пока не отплывет от источника раздражения.

Поведенческая реакция клетки часто бывает ответом на совместное воздействие и внутренних, и внешних факторов. При этом одновременное действие стимулов разного типа может вызывать сложные поведенческие ответы. В ближайшем будущем, вероятно, экспериментаторы смогут привести ясность в вопросы: каковы факторы, видоизменяющие поведенческие реак-

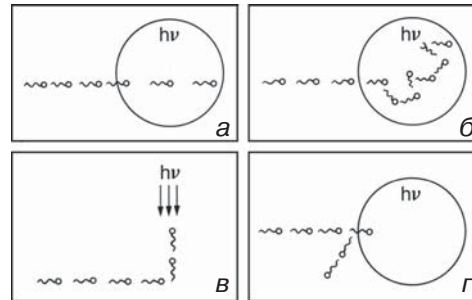


Рис. 337. Типы стимулированных двигательных реакций протиста на примере светового воздействия ($h\nu$): а — (орто-)кинез: скорость движения увеличивается внутри освещенной зоны (последовательные изображения клетки разнесены на большее расстояние); б — клинокинез: смена направлений движения усиливается внутри освещенной зоны; в — таксис: клетка поворачивает прямо к (или от) источнику света; г — реакция избегания: по достижении границы светового пятна клетка меняет направление поступательного движения случайным образом (по Сонг и Поф).

ции протистов, и какова вся цепь молекулярных событий от раздражения до ответа.

Внешний раздражитель называется одномерным или градиентным, если он характеризуется только интенсивностью. Такого, например, постепенное увеличение температуры или освещенности (рис. 337а, б, в). С другой стороны, интенсивность сигнала часто несет информацию о направлении. Например, сила тяжести или прямой свет определенной длины волны воздействуют на

¹ Реверсивное движение, или реверсия, состоит из фазы постепенно замедляющегося попятного движения и из фазы, которую можно назвать «фазой неупорядоченного вращения»: клетка совершает короткие неуверенные перемещения вперед и назад и при этом переднезадняя ось несколько раз меняет свое направление. В результате ориентировка переднезадней оси изменяется случайным образом. Затем организм возобновляет поступательное движение в новом направлении. — *Прим. ред.*

организм как векторный раздражитель, давая, таким образом, важную информацию о свойствах среды (рис. 337*в*). Под давлением отбора протисты вырабатывали адекватные поведенческие ответы на предъявление градиентных и векторных раздражителей. Классификация двигательных реакций в целом опирается на рассмотренную классификацию раздражителей. Двигательные реакции подразделяются на кинезы (регулирование скорости и случайное изменение направления после завершения попятного движения; рис. 337*а, б*) и таксисы (направленное перемещение; рис. 337*в*). Реакции третьего класса — тропизмы — присущи только сидячим организмам; тропизмы преимущественно проявляются в росте, пространственно ориентированном по отношению к раздражителю.

Терминология

Прежде чем приводить примеры поведенческих реакций на различные стимулы, определим термины.

Кинезы

Градиентные, или диффузные стимулы, например свет, температура, химическое раздражение, вызывают кинезы. Клетка воспринимает относительную интенсивность стимула и регулирует свою двигательную активность. Ответное увеличение скорости принято называть положительным кинезом, а уменьшение — отрицательным кинезом. Эти два варианта объединяются термином ортокинез (рис. 337*а*). Последнему противопоставляют клинокинез — дви-

гательная реакция на внешний раздражитель, выражающаяся в изменении частоты смены направления движения (рис. 337*б*). Сила тяжести — векторный раздражитель, но инфузории реагируют на нее ненаправленным движением; эта реакция выделена в самостоятельный класс — таксокинез (см. ниже).

В основе кинеза лежит регулярное измерение интенсивности стимула и сравнение с предшествующими величинами. Действуя таким образом, клетка получает возможность адекватно реагировать на факторы, распределяющиеся в среде градиентно и к тому же меняющиеся во времени (температура воды, концентрация химического вещества и т.п.). У протиста, приближающегося к источнику химического аттрактанта, периоды поступательного перемещения реже прерываются реверсиями. Эта картина напоминает движение бактерии — хаотическое, но с тенденцией смещения по градиенту раздражителя. Когда протист удаляется от аттрактанта, частота реверсий возрастает, а периоды поступательного перемещения становятся короче. В отличие от прокариот, протисты способны регулировать скорость локомоции. Скорость плавания возрастает при движении к аттрактанту и падает, когда клетка удаляется от него. Все сказанное, но с обратным знаком относится к ситуации, когда химическое вещество — репеллент. Один и тот же фактор будет привлекать или отпугивать протиста в зависимости от своей интенсивности. Так, слишком высокая или слишком низкая интенсивность стимула (возьмем тепло в качестве примера) будет отпугивать протистов, и они сместятся в зону с оптимальными проме-

жуточными величинами. Итак, кинез — это не строго направленная локомоторная реакция; как координация в пространстве посредством кинезов, так и аккумуляция особей в градиенте стимула — процессы вероятностные по своей природе.

Таксисы

Таксис — это строго направленное перемещение по отношению к источнику векторного стимула (к источнику — положительный таксис; от источника — отрицательный). Протисты проявляют таксисы лишь в ответ на очень немногие раздражители: силу тяжести, направленный свет и электрическое поле. Дело в том, что для распознавания направления вектора нужны специальные «прицельные» устройства, а протисты слишком малы по размеру, чтобы разместить их. Обладающее зрением многоклеточное животное способно воспринимать направление лучей света, а при помощи статоцистов животные различают верх и низ, в то время как малый объем одноклеточного организма не позволяет соответствующим образом разместить рецепторы. И все же, в силу определенных структурных и функциональных особенностей своей организации протисты способны проявлять таксисы (гальванотаксис, гравитаксис, фототаксис). Вывод о том, что определенная локомоторная деятельность является собою таксис, делается исключительно на основе феноменологии поведения и независимо от того, известен ли механизм передачи сигнала. Часто об этом механизме можно судить по морфологическим проявлениям и физиологическим

откликам, но лишь для немногих объектов весь каскад событий на субклеточном уровне прослежен достаточно детально (см. гальванотаксис, фототаксис).

Таксокинез

Земное тяготение оказывает влияние на поведение протистов, и изучение этого влияния показало, что принятое деление локомоторных реакций на кинезы и таксисы не всегда приемлемо. Общеизвестно, что только астрономические объекты, такие как Земля и Луна, обладают достаточной массой, чтобы создать значительное гравитационное поле. В качестве стимула сила тяжести имеет как векторные, так и градиентные свойства. Сила земного тяготения всегда действует в одном направлении и в этом смысле представляет собой векторный раздражитель. Однако перепады силы тяжести на земной поверхности столь малы, что живые существа в пределах биосферы не способны их уловить, и в этом смысле земное тяготение — градиентный фактор. Показано, что ряд инфузорий и жгутиконосец *Euglena* регулируют скорость движения относительно вектора силы тяжести, а *Paramecium* даже изменяет частоту реверсий. Эти локомоторные поведенческие акты являются кинезами по определению (см. выше) и, соответственно, оправданно использование термина гравикинез. Однако в данном случае организм не имеет возможности ориентироваться по изменению интенсивности сигнала во времени и пространстве (как того требует определение кинеза), потому что сила земного тяготения неизменна в масштабе не-

скольких миллиметров по вертикали. Следовательно, проявляя гравикинез, протисты должны полагаться на некие векторные проявления гравитационного поля (пока неизвестно, какие), а это уже ключевой признак таксиса. Таким образом, гравикинез занимает промежуточное положение между кинезом и таксисом, возможно, иллюстрируя собой эволюционный переход от более примитивной стратегии кинеза к более продвинутой стратегии таксиса.

Привыкание и сходные явления

Выше были рассмотрены незамедлительные локомоторные реакции. Часто, однако, поведенческий ответ на раздражитель меняется со временем. Если интенсивность стимула резко изменилась, а затем остается на постоянном уровне, то протист скорректирует свое поведение таким образом, чтобы приспособиться к новому уровню ин-

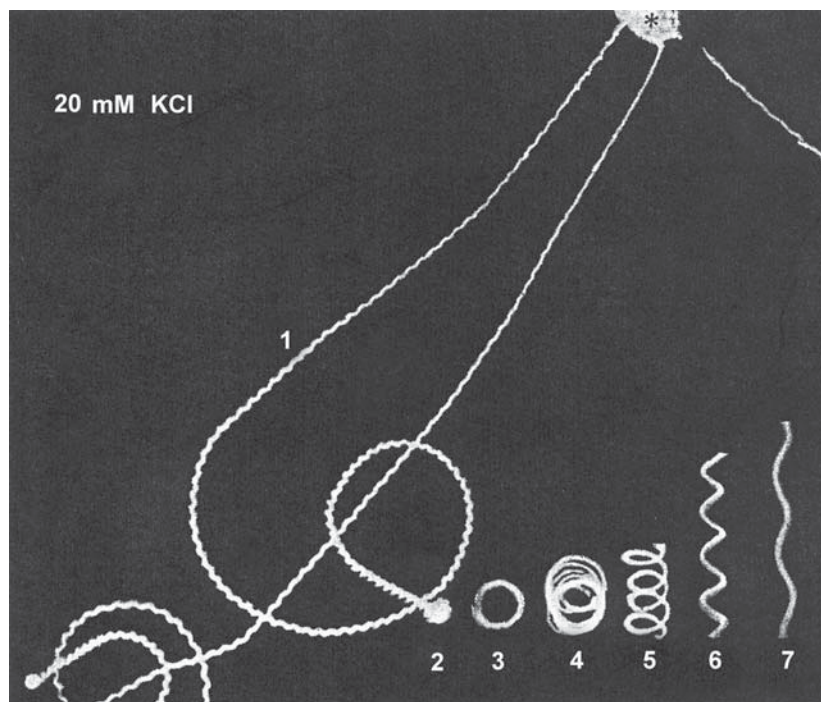


Рис. 338. Траектории движения *Paramecium* в темном поле иллюстрируют постепенную адаптацию к воздействию химического агента. Клетки были введены пипеткой в раствор 20 мМ KCl в точке, отмеченной звездочкой (*). В растворе их поверхность была моментально деполяризована, поэтому клетки быстро поплыли задним концом вперед (1). Попытное движение постепенно замедлялось и через 40 секунд перешло во вращение на месте (2). В течение последующих нескольких минут вращение сменилось на медленное плавание по кругу (3) с постепенным усилением тенденции движения вперед (4–7). Стадия 7 — это нормальная траектория плывущей вперед клетки (из: Machemer: J. Protozool. 36 [1989] 463). Сравните с рис. 339, где показан постепенный переход от сильной деполяризации к нормальному состоянию мембраны *Paramecium*.

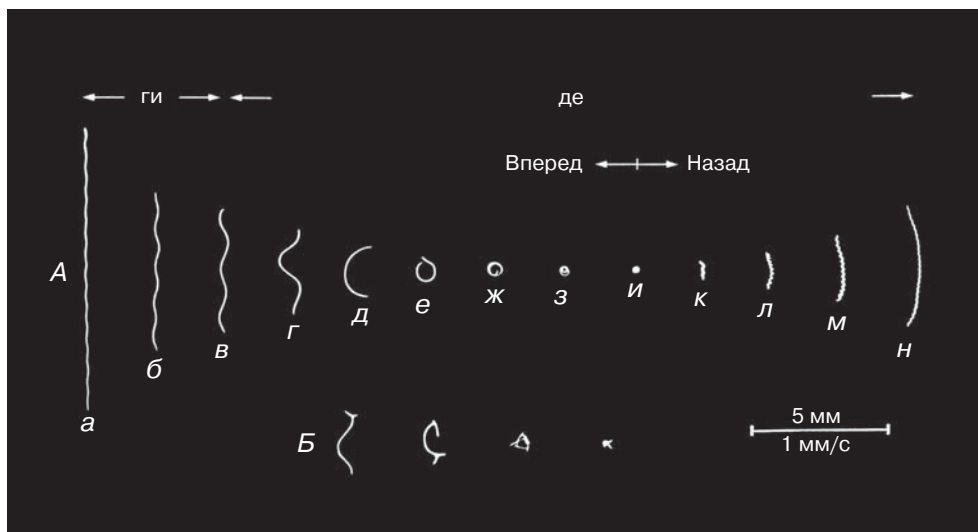


Рис. 339. Траектории движения *Paramecium* в зависимости от напряжения электрического поля (ги — гиперполяризация клеточной мембраны, де — деполяризация клеточной мембраны). Все траектории были записаны в течение 5 секунд освещения в темном поле, следовательно, длина пути пропорциональна скорости плавания. Траектории ранжированы так, чтобы показать изменение характера движения при постепенном изменении мембранного потенциала от гиперполяризации (слева) до сильной деполяризации (справа). А — поступательное движение (а–з — вперед; и — стационарное вращение; к–н — назад). Б — когда мембрана слабо деполяризована, поступательное движение вперед иногда прерывается сменой направления движения (обратите внимание на изломы траекторий). Заметим, что увеличение частоты изменений направления движения происходит при уменьшением скорости движения вперед (из: Machemer and Sugino: *Comp. Biochem. Physiol.* 94A [1989] 365).

тенсивности; и произойдет это через несколько секунд, минут или часов (рис. 338). Без такой адаптации изменение ионного состава воды (в результате испарения или, наоборот, разведения) нарушило бы тонко настроенную систему клеточного контроля и препятствовало бы движению по градиенту раздражения, а также восприятию дополнительных стимулов. Двигательное поведение инфузории формируется за счет биоэлектрической составляющей контроля биения ресничек (рис. 339) и основано на работе контрактильных систем. Био-

электрическая регуляция биения ресничек предполагает наличие определенного исходного уровня трансмембранного потенциала — так называемого потенциала покоя. Потенциал покоя контролирует ионные каналы мембраны и активность ферментов в рамках гомеостаза. Это исходное состояние для последующих индуцируемых сдвигов трансмембранного потенциала, которые сигнализируют об интенсивности раздражающего стимула.

Изменение поведенческой реакции со временем строго подтверждено для

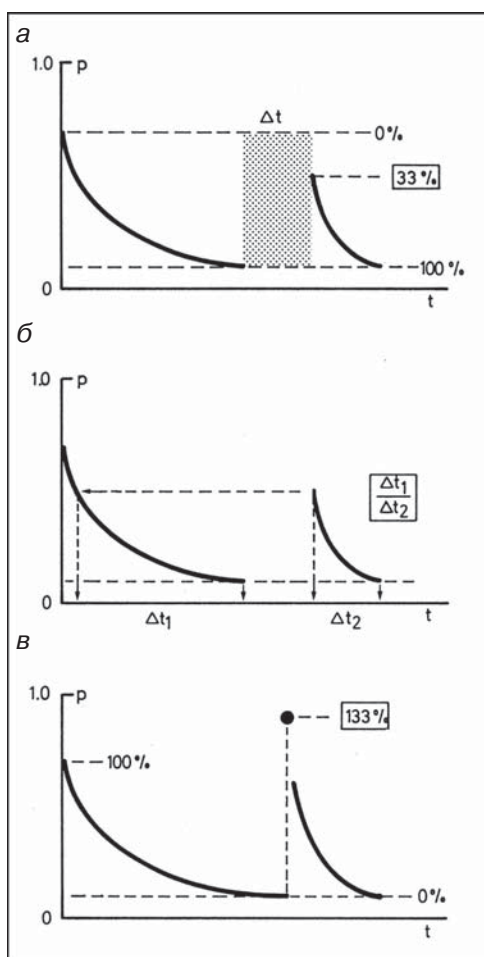


Рис. 340. Привыкание *Spirostomum* к механическому раздражению. Представлено в форме вероятности (p) сокращения клетки в ответ на механическое раздражение. Стимул предъявляется периодически; общая продолжительность (t) каждого эксперимента составляет около 12 минут. *а* — вероятность сокращения постепенно падает и выходит на асимптоту, которая соответствует 100%-ному привыканию; при отсутствии раздражений в течение определенного времени (Δt), привыкание частично утрачивается (33% на рисунке). *б* — тот же эксперимент, но обратите внимание, что, когда предъявление раздражителя возобновляется, клетки быстрее достигают 100%-ного привыкания; феномен называют тренированностью. *в* — единственное сильное (шоковое) раздражение полностью снимает привыкание и даже гиперсенситивизирует клетку (феномен отвыкания); если далее предъявлять раздражение по прежней схеме, то клетка вновь демонстрирует постепенное привыкание (из: Machemer: BIUZ 18 [1988] 122).

ряда протистов. Такое изменение поведения напоминает процесс научения у высших организмов. Например, сенсibilизированная к сильному механическому раздражению культура *Stylonychia* научается избегать шероховатых поверхностей, но эта способность различать шероховатую и гладкую поверхность исчезает в течение часа. Еще более яркий пример дают инфузории *Spirostomum* и *Stentor*, клетка которых способна к резкому сокращению. По-

вторяющееся через определенные интервалы времени механическое раздражение через несколько минут приводит к постепенному угасанию ответа (рис. 340). Это поведение имеет целый ряд признаков, характеризующих привыкание у высших организмов. В то же время, образование связи между условным и безусловным раздражителем (то есть ассоциативное научение) никогда не было достоверно показано для протистов.

Поведенческие реакции

В следующих разделах приведены примеры поведенческих реакций на раздражения. Примеры сгруппированы по типу стимула: электрический, механический, химический, термический и световой.

Поведение в электрическом поле (гальванотаксис)

Постоянный электрический ток, пропущенный через электролит с помещенными в него клетками, возбуждает их: благодаря распределению напряжения по цепи последовательных сопротивлений, которую представляет собой клетка, обращенная к катоду сторона клетки всегда деполяризована, а обращенная к аноду всегда гиперполяризована. Раздражение электрическим током рутинно используется при работе с проводящими тканями, такими как нервная и мышечная, но только у подвижных ресничных и жгутиковых клеток она вызывает особую поведенческую реакцию, названную гальванотаксисом (рис. 341а). Если создать электрическое поле напряженностью около 2 В/см, то все случайным образом ориентированные парамеции развернутся и поплывут прямо к катоду (рис. 341б). Изучение гальванотаксиса позволяет понять механизм электрической (зависимой от потенциала) регуляции ресничной активности. С другой стороны, то, как характер биения ресничек постепенно меняется в зависимости от величины приложенного напряжения (см.

рис. 339), помогает понять, почему инфузории всегда ведут себя одинаково под воздействием электрического поля.

У клетки *Paramecium*, проявляющей гальванотаксис, количество нормально бьющих ресничек в центральной и обращенной к аноду зонах клеточной поверхности будет превосходить количество реверсивно бьющих ресничек в зоне, обращенной к катоду. Далее рассмотрим ситуацию, когда протист совершает обычное поступательное движение. Для клетки, ориентированной перпендикулярно к линиям равного потенциала (эквипотенциалам), раздражитель осесимметричен; и, соответственно, распределение ресничек, бьющих в определенном направлении с определенной интенсивностью, будет осесимметричным; если клетка при этом передним концом обращена к катоду (ортодромная ориентация), она будет продолжать плыть по прямой вперед (рис. 341б, I). У клетки, продольная ось которой ориентирована под острым или тупым углом к эквипотенциалам, расположение одинаково работающих ресничек не осесимметрично. В результате этого дисбаланса клетка будет разворачиваться так, чтобы в итоге обрести ортодромную ориентацию (рис. 341б, II–I, III–I).

От электрочувствительности клетки зависит доля реверсивно бьющих ресничек (или жгутиков); определенные протисты при той же напряженности поля будут двигаться к аноду (*Opalina*, *Chilomonas*). У определенных групп инфузорий имеются специализированные группы локомоторных ресничек, сильно различающиеся по электрочувствительности. Такие инфузории будут

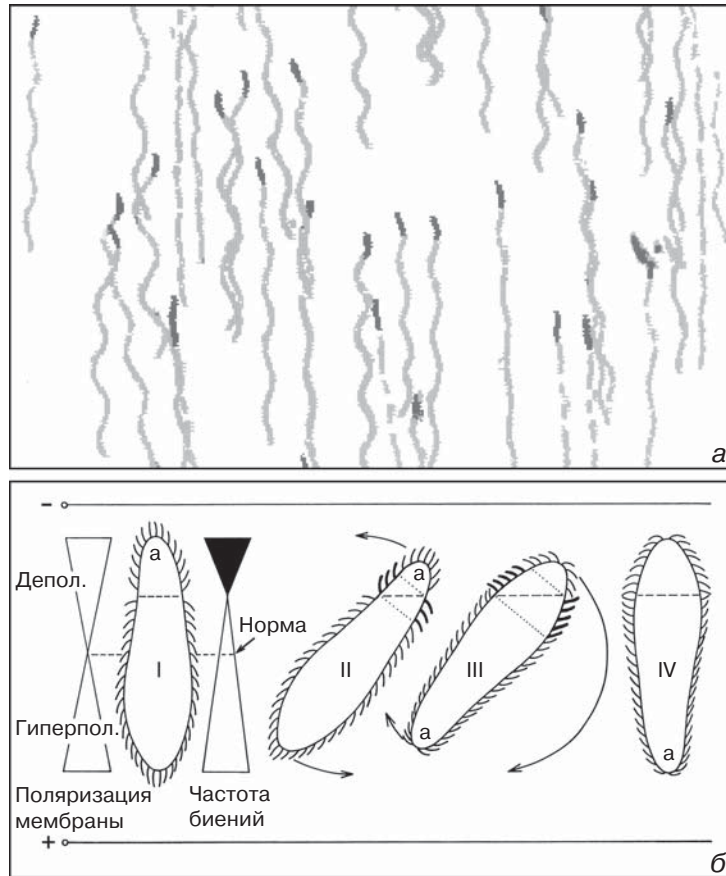


Рис. 341. Гальванотаксис у *Paramecium*. *a* — в постоянном электрическом поле (катод сверху) клетки плывут по направлению к катоду (концы траекторий выделены черным). *б* — электромеханическая основа гальванотаксиса. I: клетка в постоянном электрическом поле обращена передним концом (а) к катоду (–). Клетка всегда принимает эту так называемую ортодромную ориентацию в результате того, что трансмембранный потенциал, управляющий биением ресничек, под воздействием электрического поля становится градиентным (Депол. — деполяризована, Гиперпол. — гиперполяризована; белая зона — реснички бьют назад, черная зона — реснички бьют вперед; ширина зоны пропорциональна скорости биения). Клетка плывет вперед, поскольку бьющих назад ресничек больше. II, III: На клетке, передне-задняя ось которой неперпендикулярна эквипотенциалам (параллельны штриховым линиям), возник пояс ресничек (выделен), создающий разворачивающее усилие, которое приведет клетку в ортодромную ориентацию. IV: Теоретически антидромная ориентация должна бы вызывать движение клетки к аноду (+), но самое слабое отклонение от этого неустойчивого равновесия приводит клетку в ориентацию III и затем, естественно, в ориентацию I (из: Machemer: Galvanotaxis: Grundlagen der elektromechanischen Kopplung und Orientierung bei *Paramecium*. In: Praktische Verhaltensbiologie, ed. by G.H.K. Zupanc, Parey, Berlin 1988).

двигаться наискосок (*Spirostomum*, *Climacostomum*) или даже параллельно к линиям равного потенциала (*Loxodes*).

Реакции на механические раздражители

Есть две основных разновидности: реакции на прикосновение (физический стимул) и реакции в связи с постоянно действующей силой тяжести (тонический стимул). Воздействие микроиглой или даже струей жидкости из пипетки на передний конец *Stentor* вызывает деполяризацию и быстрое сокращение, а после повторной стимуляции даже попятное движение этой, в общем-то, сидячей инфузории. У других инфузорий деполяризующие механорецепторные каналы расположены преимущественно в мембране переднего конца клетки. Поэтому реакция избегания *Paramecium* в случае, когда клетка, скажем, натолкнется на препятствие, запускается в результате механически индуцируемой деполяризации мембраны (см. рис. 255). Анализ распределения механочувствительных рецепторов у цилиат (*Paramecium*, *Stylonychia*) выявил чувствительную область на заднем конце клетки, раздражение которой ведет к гиперполяризации мембраны (рис. 342). Касание *Paramecium* сзади вызывает усиление прямого биения ресничек по той же схеме, что и в электрическом поле (см. гальванотаксис), поэтому клетка ускоренно плывет передним полюсом вперед.

Чувствительные органы многоклеточных животных часто содержат нормальные или рудиментарные реснички. Исходя из этого, можно предположить,

что реснички простейших воспринимают механическое раздражение. Однако электрофизиологические исследования

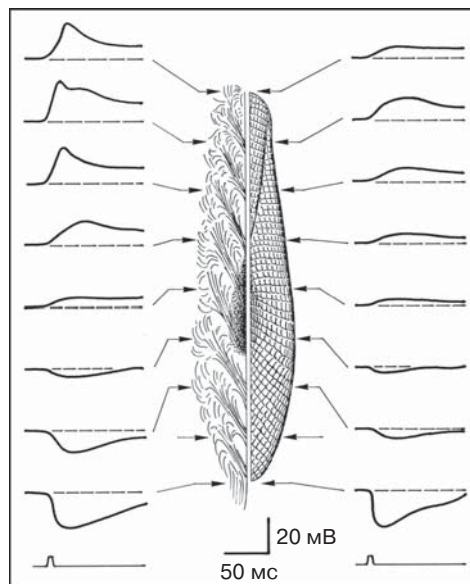


Рис. 342. Топология механической чувствительности у *Paramecium* (слева: нормальная клетка, несущая реснички; справа: клетка, лишенная ресничек, передний полюс клетки вверх). Показаны места укола мембраны микроиглой (стрелки) и следующий за этим стимулирующим воздействием ответ. Возбуждение переднего конца приводит к деполяризации клеточной мембраны, а заднего — к гиперполяризации. Чувствительность к деполяризации (Ca^{2+} -зависимая) уменьшается в направлении к заднему полюсу клетки, а чувствительность к гиперполяризации (K^+ -зависимая) уменьшается в направлении к переднему полюсу клетки; эти продольные градиенты обусловлены постепенным изменением плотности механорецепторных каналов каждого типа. Сравнение кривых левой и правой колонок показывает, что мембрана тела клетки чувствительна к механическим воздействиям, а ступенчатый потенциал действия возникает только, когда присутствует мембрана ресничек (из: Ogura and Machemer: J. Comp. Physiol. 135 [1980] 233).



Рис. 343. Комплекс дорсальных щетинок *Euplotes vannus*: основание каждой реснички окружают ампулы (а — показано белой стрелкой на живой клетке, б — схема отдельной реснички); в — дорсальная щеточка *Didinium* предположительно выполняет хемосенсорную функцию; г — булавовидные реснички дорсальной щеточки *Didinium* на ультратонком срезе (б — по фон Гелеи; в любезно предоставлен Дж.Трёгером, Берлин). Увел.: а — 1 000×, в — 500×, г — 17 500×.

показали, что это не так. Удаление всех ресничек у живой клетки *Paramecium* не препятствовало механорецепторной деполяризации или гиперполяризации мембраны (рис. 342). Более того, раздражение неподвижных ресничек заднего конца *Paramecium caudatum* показало, что эти реснички сами не реагируют на механическое раздражение, а пассивно передают его высокочувствительной мембране заднего конца тела. В то же время, существуют особые ресничные органеллы (например, комплекс дорсальных щетинок у гипотрих или дорсальные щеточки с булавовидными ресничками у некоторых цилиат), которые прямо или косвенно участвуют в механорецепции (рис. 343).

Хорошо известная реакция на земное тяготение — отрицательный грави-

таксис (раньше его называли отрицательным геотаксисом). «Отрицательный» здесь означает прочь от гравитационного центра Земли, то есть вверх. Это поведение легко наблюдать у *Paramecium* и других инфузорий. Некоторые исследователи полагают, что разворачивание клетки передним полюсом вверх обусловлено чисто механическим эффектом: крутящий момент возникает из-за того, что точка приложения равнодействующей силы не совпадает с центром тяжести. Крутящий момент возникает также в результате локальных различий в плотности цитоплазмы клетки. Такое механистическое объяснение природы гравитаксиса не кажется убедительным в отношении *Loxodes*, инфузории, которая перемещается, скользя по поверхности. У *Loxodes* строго вер-

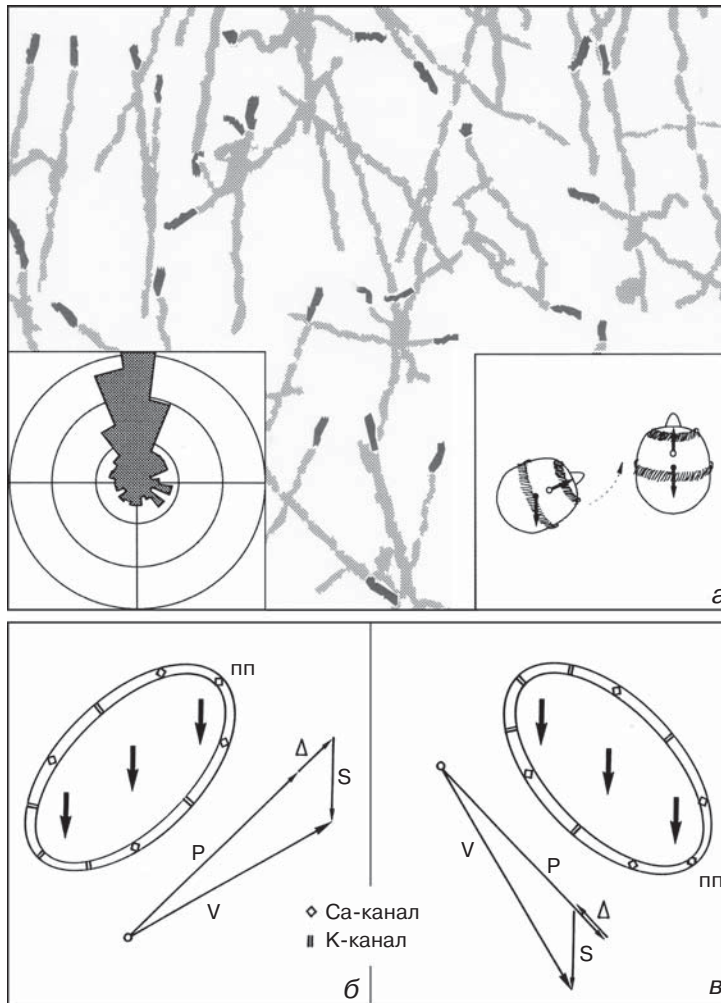


Рис. 344. Реакция инфузорий на гравитацию: *a* — негативный гравитаксис у *Didinium*. Затемненные окончания траекторий движения показывают, что большинство клеток при движении ориентированы вверх (см. гистограмму траекторий слева). Это поведение можно объяснить (правая врезка) тем, что центр тяжести у *Didinium* (черный кружок) находится позади геометрического центра приложения движущего

усилия (светлый кружок). *б, в* — гравирецепция и кинезы при движении вверх (*б*) и вниз (*в*), по-видимому, основаны на более высокой плотности цитоплазмы по сравнению с окружающей средой (пп — передний конец клетки). В мембране имеются чувствительные к механическому воздействию каналы двух типов: Ca^{2+} -зависимые и K^+ -зависимые; открытие первых вызывает деполяризацию мембраны, а вторых — гиперполяризацию (см. рис. 342). *б* — при движении вверх давление цитоплазмы на нижнюю мембрану стимулирует сосредоточенные здесь гравирецепторы гиперполяризации. Соответственно, клетка увеличивает силу тяги (P — propulsion) на величину Δ . Скорость перемещения (V) — это векторная сумма P , Δ и скорости опускания (S) под воздействием силы тяжести. *в* — у клеток, плывущих вниз, преимущественная активация гравирецепторов деполяризации вызывает уменьшение силы тяги ($P - \Delta$). Численное значение Δ (гравикинез) рассчитывается из измерений V , P и S . Данные по поведению многих видов инфузорий указывают, что Δ обычно компенсирует действие гравитации, т.е. представляет собой отрицательный гравикинез (из: Macheimer and Braucker: Acta Protozool. 31 [1992] 185).

тикальное скольжение вверх сменяется строго вертикальным скольжением вниз. Тем самым, популяция *Loxodes* удерживает свое пространственное положение¹, то есть проявляет нейтральный гравитаксис.

Механическое и физиологическое воздействие земного притяжения на клетку обусловлено направленной вниз силой, которая является результатом взаимодействия веса тела (масса \times g), силы сопротивления движению (трение + динамическое сопротивление. — *Прим. ред.*) и архимедовой силы. Величина этой направленной вниз силы зависит от разницы в удельной плотности между клеткой и окружающей жидкостью и от формы клетки². Сила тяжести воздействует и на специализированные органеллы, представляющие собой, вероятно, гравирецепторы (тельце Мюллера у *Loxodes* и родственных инфузорий; см. рис. 116, 117).

Эксперименты по определению скорости пассивного (под воздействием силы тяжести) оседания различных инфузорий показали, что скорость активно движущихся вверх клеток увеличивается по сравнению с плывущими горизонтально, а у плывущих вниз уменьшается, то есть проявляется гравикинез. Такое поведение объясняют следующим образом: при движении вверх цитоплазма клетки оказывает давление на мембрану нижней стороны тела и деформирует ее (рис. 344б), что вызывает изменение проводимости механоре-

цепторов (рис. 342) и соответствующее изменение биения ресничек (см. рис. 339). Судя по всему, отрицательный гравикинез противодействует оседанию плавающих протистов.

Еще две реакции — реотаксис и тигмотаксис — также обусловлены механической стимуляцией. Многие плавающие инфузории способны двигаться против течения (положительный реотаксис). Наиболее простое объяснение реотактического поведения постулирует возникновение крутящего момента из-за того, что точка приложения равнодействующей силы смещена относительно центра тяжести (см. гравитаксис). Тигмотаксис — это проявляемое организмом стремление «прилипнуть» к твердой поверхности при контакте с ней. Решающим в тигмотаксисе является скорее молекулярное взаимодействие клетки с поверхностью, нежели просто деформация ее чувствительной мембраны, т.к. инфузории отличают одни твердые предметы от других.

Реакции на температуру

Известно, что особи *Paramecium* обычно скапливаются в зоне оптимальной температуры, которая соответствует для них температуре предыдущего культивирования. Инфузории увеличивают скорость перемещения и уменьшают количество реверсий при движении к зоне оптимальной температуры, и наоборот, при удалении от оптимума скорость движения падает и чаще наблю-

¹ Описанное поведение популяция *Loxodes* проявляет в экспериментах, в которых микрокосм сотрясают или же помещают в центрифугу для того, чтобы создать контролируемое ускорение. — *Прим. ред.*

² Имеется в виду скорость погружения по закону Стокса. — *Прим. ред.*

даются реверсии. Таким образом, инфузория осуществляет вероятностное смещение по градиенту стимула. Управляет этим смещением электрофизиологический механизм, объясненный выше.

Paramecium при нагревании изменяет распределение трансмембранного потенциала вдоль переднезадней оси клетки. Когда температура в эксперименте была ниже температуры культивирования, прикладывание подогретой проволоочки к переднему полюсу клетки приводило к деполяризации мембраны, а касание той же проволоочкой заднего полюса вызывало гиперполяризацию мембраны. Изучение электрофизиологических основ термочувствительности у *Paramecium* показало, что, так же как у беспозвоночных и позвоночных животных, терморцепция сходна с механорцепцией: терморцепторные каналы, расположенные на переднем конце клетки, Ca^{2+} -зависимы и деполяризуют мембрану, а K^+ -зависимые терморцепторные каналы, расположенные на заднем конце клетки, вызывают гиперполяризацию мембраны. Поэтому какое-то время думали, что одни и те же проводящие каналы, встроенные в клеточную мембрану, обеспечивают и механическую, и термическую чувствительность. Однако позже это предположение было опровергнуто. Термо- и механорцепторы реагировали противоположным образом на повышение температуры: ток через канал терморцептора уменьшался, а механорцептора — увеличивался. Таким образом, клетка протиста имеет самостоятельные системы проводящих каналов для преобразования термиче-

ского и механического сигналов, но в обоих процессах задействует сходные молекулярные механизмы.

Реакции на химические раздражители

В процессе передвижения клетки попадают в растворы разных химических веществ, концентрация которых также различна. При малых размерах простейшим, по-видимому, трудно реализовать программу таксиса, то есть определить химический градиент, используя какой-либо механизм моментальной оценки направления на источник сигнала, чтобы затем приступить к строго координированному перемещению. Считается, что реакции протистов на химические раздражения всегда являются кинезами, то есть на фоне хаотического движения устанавливается тенденция к смещению по градиенту стимула, причем протист периодически оценивает интенсивность раздражителя (см. раздел «Кинезы»). Эксперименты на *Paramecium* показали, что некоторые органические вещества (ацетат, лактат, фолиевая кислота, инозинмонофосфат и цАМФ) действуют на этих инфузорий как аттрактанты. Предполагается, что эти химические вещества маркируют скопления бактерий. Отпугивающим действием обладают, в частности, квинидин, BaCl_2 и KOH . Как именно действуют эти репелленты, неизвестно. Вряд ли для их распознавания существуют специфические рецепторы; эффект от воздействия репеллента зависит от того, каков был состав среды до его внесения и насколько клетка была адаптирована к этому составу раствора.

Реакции на химические раздражители у протистов различаются по задействованным механизмам: (1) изменение концентрации неорганических ионов в среде непосредственно воздействует на трансмембранный потенциал; (2) органические сигнальные молекулы и O_2 связываются с рецепторами клеточной мембраны, и тогда внутриклеточные мессенджеры либо изменяют проводимость мембранных каналов, либо включают определенный ионный насос; (3) клетка приспосабливается к новой интенсивности сигнала по мере продвижения в сторону увеличивающейся или уменьшающейся концентрации. Было показано, что привыкание *Paramecium* к измененной концентрации KCl достигается за счет открытия или закрытия определенного количества K^+ -каналов, в результате чего возмущение трансмембранного потенциала снимается и восстанавливается значение потенциала покоя.

Перемещение спорозоитов *Plasmodium* является пример хемотаксиса. После выхода из ооцисты они пассивно дрейфуют в гемолимфе и затем, привлеченные определенными химическими веществами, мигрируют в слюнные железы комара. Перемещение при этом имеет характер кинеза: в целом хаотично меняя направление движения, спорозоит отслеживает концентрацию сигнального вещества и постепенно смещается в зону оптимальной его концентрации.

В то время как химические сигналы являются решающими при обнаружении пищи, сами пищевые частицы инфузории, по-видимому, отбирают по размеру. *Paramecium* поглощает несъедобный материал, например частички кармина, угля и железные опилки так

же, как и бактерий. *Didinium*, который питается преимущественно парамециями, игнорируя большинство других инфузорий, распознает жертву при контакте. Блуждая по всему объему воды хищник случайно натывается на потенциальную жертву. Считается, что после столкновения из его хоботка выстреливают специфические экструсомы, с помощью которых жертва оценивается «на вкус». При одобрении выбора выстреливают уже смертоносные токсины, которые немедленно выводят из строя механизм электроконтроля биения ресничек *Paramecium*.

Взаимное узнавание клеток, компетентных к половому взаимодействию, во многих случаях достигается при участии сигнальных молекул (см. рис. 307), которые либо встроены в мембрану ресничек (*Paramecium*), либо секретируются в среду, где служат ориентиром для хемотаксиса полового партнера (*Blepharisma*, *Euplotes*). У *Chlamydomonas* задействованы оба эти механизма. Выделяемые в среду аттрактанты (аттрактанты инфузорий называют гамонами) принадлежат к гетерогенному семейству половых феромонов, которые действуют с высокой специфичностью в крайне низких концентрациях ($\geq 10^{-13}$ М) и давно известны у насекомых. У протистов после взаимной идентификации половых партнеров происходит агглютинация жгутиков или ресничек и прекращение их работы, затем следует слияние клеток.

Реакции на свет

Многие протисты, в том числе и бесцветные формы, реагируют на видимый свет. При усилении освещенности

Amoeba proteus увеличивает скорость передвижения (положительный фотокинез), но через 10 минут адаптируется к новым условиям, и скорость ее локомоции падает до нормальной. Как содержащая хлореллу особи *Paramecium bursaria*, так и лишенные ее скапливаются в освещенных участках (фотоаккумуляция), где они снижают скорость плавания и даже вовсе останавливаются (отрицательный фотокинез). Это поведение характеризуется суточным ритмом (фотоаккумуляция проявляется сильнее днем, нежели ночью. — Прим. ред.). Показано, что изменение поведения здесь контролируется изменением величины мембранного потенциала покоя (при этом водитель ритма сугубо эндогенный. — Прим. ред.). При очень высокой интенсивности белого света *Paramecium bursaria* и бесцветная *Paramecium multimicronucleatum* скапливаются в затененных местах за счет увеличения скорости движения и уменьшения числа реверсий в освещенной зоне (положительный фотокинез). Для *Paramecium* определили, что фототрансдукция спектрочувствительна, то есть деполяризует или гиперполяризует клеточную мембрану в зависимости от спектрального состава света. Это наблюдение указывает, что механизм фотокинеза соответствует общей схеме: воздействие на трансмембранный потенциал изменяет рисунок в целом хаотического перемещения инфузории. Деполяризующая фоточувствительность *Paramecium bursaria* была максимальной в мембране тела клетки в пределах вестибулума. Гиперполяризующая мембрану фоточувствительность отмечена у интактных клеток, но эта реакция отсутство-

вала у лишенных ресничек особей. Можно предположить, что при фототрансдукции именно мембрана ресничек обеспечивает гиперполяризующую реакцию. И в мембране тела клетки, и в мембране ресничек при помощи меченых антител были обнаружены родопсиноподобные фоторецепторные молекулы.

На границе света и тени перепад в интенсивности освещенности иногда достигает величины нескольких порядков. Пересекающие эту границу фоточувствительные клетки испытывают шок и проявляют реакцию избегания. Механизм реакции избегания при фотошоке был изучен у жгутиконосца *Chlamydomonas* (рис. 345). При восприятии светового сигнала фоторецептор деполяризует мембрану и генерирует увеличение концентрации Ca^{2+} . Быстрый рост концентрации Ca^{2+} в жгутиках до уровня в 10^{-6} М вызывает переключение биения жгутиков с ресничного типа, толкающего клетку вперед, на жгутиковый, толкающий клетку назад. Нормальное биение восстанавливается после того, как уровень Ca^{2+} в жгутиках возвращается в норму (10^{-8} М). Реакция фотошока известна и у инфузорий, в том числе не содержащих фотосимбионтов. Весь этот каскад процессов от восприятия раздражителя до локомоторного ответа очень напоминает реакцию избегания *Paramecium* (см. рис. 255), и, думается, этот механизм принципиально сходен у всех ресничных и жгутиковых протистов.

Скопление пигмента под плазмалеммой вовсе не обязательно присутствует у клетки, которая способна проявлять фотокинез или реакцию фотошо-

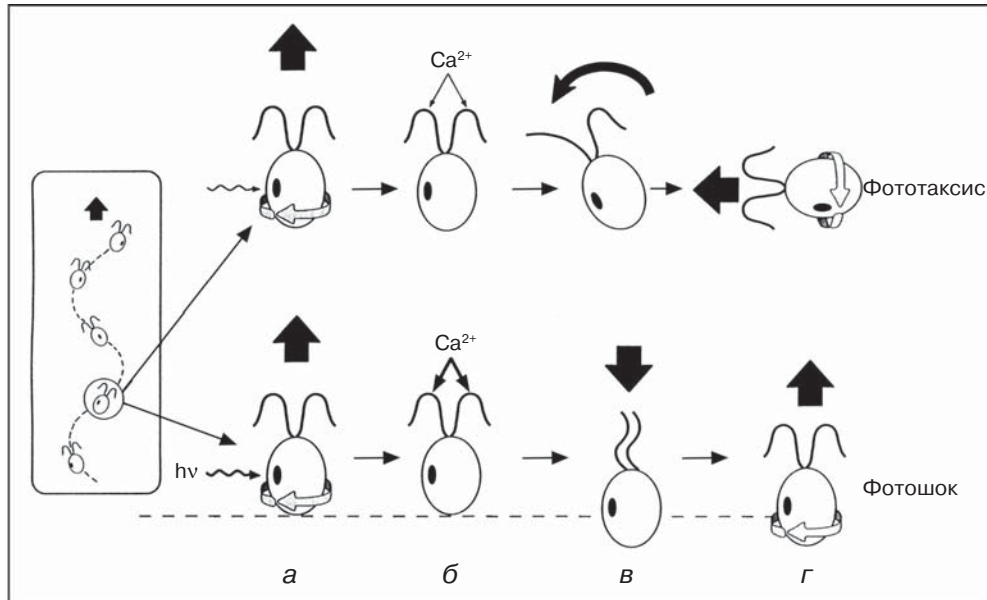


Рис. 345. Сравнение фототаксиса с реакцией фотошока у *Chlamydomonas*. Двужгутиковые клетки движутся по винтовой спирали вокруг вектора смещения (врезка). Глазок на экваторе клетки непрерывно сканирует окружающую среду. Фототаксис: при своем вращении клетка однажды примет позицию, когда пигментное пятно затенит фоторецептор (а). Изменение освещенности фоторецептора родопсинового типа вызывает деполяризующий рецепторный потенциал, который порождает потенциал действия, за которым, в свою очередь, следует вброс Ca^{2+} в жгутики (б). Различие в двигательном ответе жгутиков на Ca^{2+} приводит к повороту клетки к источнику света (в). До тех пор пока освещенность фоторецептора не меняется при вращении клетки, она продолжает двигаться параллельно пучку света (г). Реакция фотошока: при резком скачке интенсивности света (а) потенциал действия, открывающий кальциевые каналы, столь велик, что концентрация Ca^{2+} в жгутиках превышает пороговую (б). В результате оба жгутика переключаются с ресничного типа биения на жгутиковый, что приводит к попятному движению клетки (в). Прекращение действия стимула или адаптация к продолжающемуся воздействию света ведет к удалению избытка Ca^{2+} из жгутиков, что восстанавливает их нормальную активность (г) (из: Witman: TICSB 4 [1993] 403).

ка, однако такое пятно, по-видимому, всегда присутствует у протистов, обла- дающих фототаксисом¹. Перемещение, координированное по отношению к ис-

¹ Для организма, проявляющего только фотокинез, не имеет значения, в каком направлении расположен источник света. У такого протиста световоспринимающая система будет включать только фоторецептор(ы). Организму, обладающему фототаксисом, необходимо определять направление на источник света. Организация световоспринимающей системы неизбежно будет более сложной: она должна включать и фоторецептор, и экран (либо светопоглощающий, либо отражающий). Фоторецептор и экран часто разнесены в клетке, хотя, разумеется, их расположение скоординировано. Экран ярко окрашен и хорошо заметен при наблюдении в световой микроскоп. Именно экран, безотносительно того, расположен ли фоторецептор рядом или на удалении, называется глазок, глазное пятно или стигма. — Прим. ред.

точнику света, изучалось у фототрофных протистов. У *Chlamydomonas* имеется глазок; этот жгутиконосец при локомоции вращается вокруг своей продольной оси, в том числе когда он направляется к источнику света (рис. 345). Глазок расположен у экватора клетки и содержит родопсиноподобный белок, к которому с одной стороны прилегают поглощающие свет гранулы. Вследствие этого, когда свет падает сбоку на клетку, вращающуюся вокруг своей продольной оси, светопоглощающие гранулы периодически затевают фоторецептор. Изменение интенсивности света, вероятно, меняет проводимость канала фоторецептора, что ведет к сдвигу мембранного потенциала. Реакция двух жгутиков на изменение мембранного потенциала и вброс Ca^{2+} не идентична. В результате траектория искривляется. Клетка продолжает поворачивать до тех пор, пока вектор ее смещения не примет положение, параллельное лучам света. Биение жгутиков становится полностью симметричным, и клетка плывет прямо к источнику света (положительный фототаксис) или от него (отрицательный фототаксис).

Среди инфузорий фототаксисом достоверно обладают несколько пигментированных форм — *Stentor*, *Fabrea* и *Chlamydomon* — и один бесцветный гистиофаг — *Ophryoglena*. Фотореакции последней весьма примечательны. Ее фототаксис меняется в ходе жизненного цикла (рис. 346). Теронты — активно-плавающая фаза цикла — обладают положительным фототаксисом. Поглотив пищу, теронты превращаются в крупных трофонтов и через несколько часов оседают на дно, становясь томонтами, кото-

рые обладают уже отрицательным фототаксисом. Расселительная стадия *Ophryoglena*, по-видимому, не имеет никакой фоточувствительности. Предполагается, что эта инфузория определяет направление на источник света при помощи так называемой либеркьюновой органеллы, расположенной в области вестибулума. К этой яркой светопреломляющей выпукло-вогнутой структуре с одной стороны прилегают световоспринимающие кристаллы или гранулы.

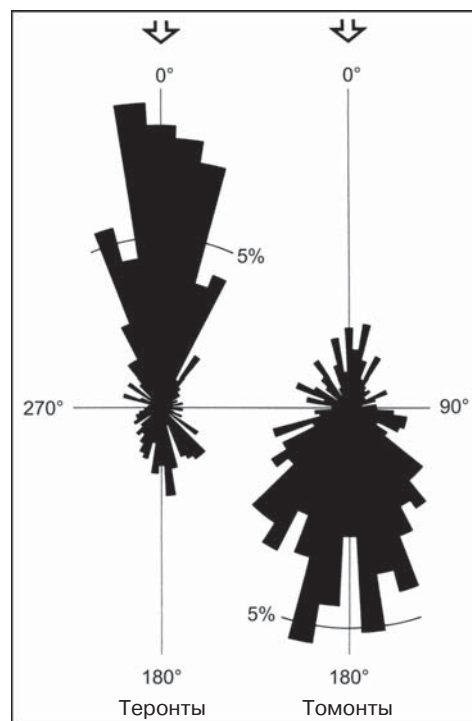


Рис. 346. Смена положительного фототаксиса на отрицательный у инфузории *Ophryoglena* в зависимости от стадии жизненного цикла. Круговые гистограммы показывают пропорции траекторий движения по отношению к падающему белому свету (стрелки вверху) у теронтов и томонтов *Ophryoglena* (из: Kuhlmann: *Europ. J. Protistol.* 29 [1993] 344).

Экология протистов

Исследователь, изучающий экологию протистов, сталкивается с целым рядом специфических трудностей. Большой помехой являются микроскопические размеры самих объектов. Также очень сложно выявить структуру естественных сообществ протистов. Ведь эти организмы часто населяют лишь особые микроместообитания, в которых быстро меняются как обилие отдельных видов, так и таксономический состав сообщества (рис. 347). Эфемерность сообществ протистов создает дополнительную помеху еще и потому, что их точная таксономическая идентификация зачастую весьма затруднительна, и выполнить определение тут же в полевых условиях далеко не всегда представляется возможным. Последнее — как раз одно из серьезнейших препятствий при изучении экологии протистов, и преодолеть его удастся лишь специалистам, имеющим достаточный опыт в таксономии. Перечисленными трудностями отчасти объясняется относительно медленный прогресс в экологии протистов. Тем не менее, накопление знаний идет и, в частности, становится все очевиднее, что протисты, особенно их планктонные сообщества, играют в природе очень важную роль.

Среда, в которой обитают свободноживущие протисты, постоянно находится под воздействием как прокариотных, так и высших эукариотных организмов, равно как и самих протистов. Другими словами, среда, в которой протисты растут и размножаются, находится под

влиянием не только абиогенных, но и биогенных факторов. Примерами вклада протистов в формирование поверхности Земли являются не только отложения силиката и карбоната кальция (в виде их скелетов и панцирей), которые сформировали, в частности, известняки Альп, но также и фотосинтетическая активность микроводорослей, которые создали современную, содержащую кислород и озон атмосферу нашей планеты.

Было бы несправедливо относить влияние протистов на биосферу только к минувшим эпохам. Становится все более очевидно, что равновесие углерода в биосфере в значительной степени находится под контролем гетеротрофных и фотоавтотрофных микроорганизмов морского планктона.

Помимо важности участия протистов в глобальных процессах формирования среды, следует помнить, что экология протистов все чаще рассматривается как дисциплина, которая изучает процессы, определяющие пути эволюции других организмов.

Факторы, определяющие распространение

Встречаемость и распределение протистов определяется абиотическими и биотическими факторами. Абиотические факторы имеют физическую и химическую природу. К биотическим фак-

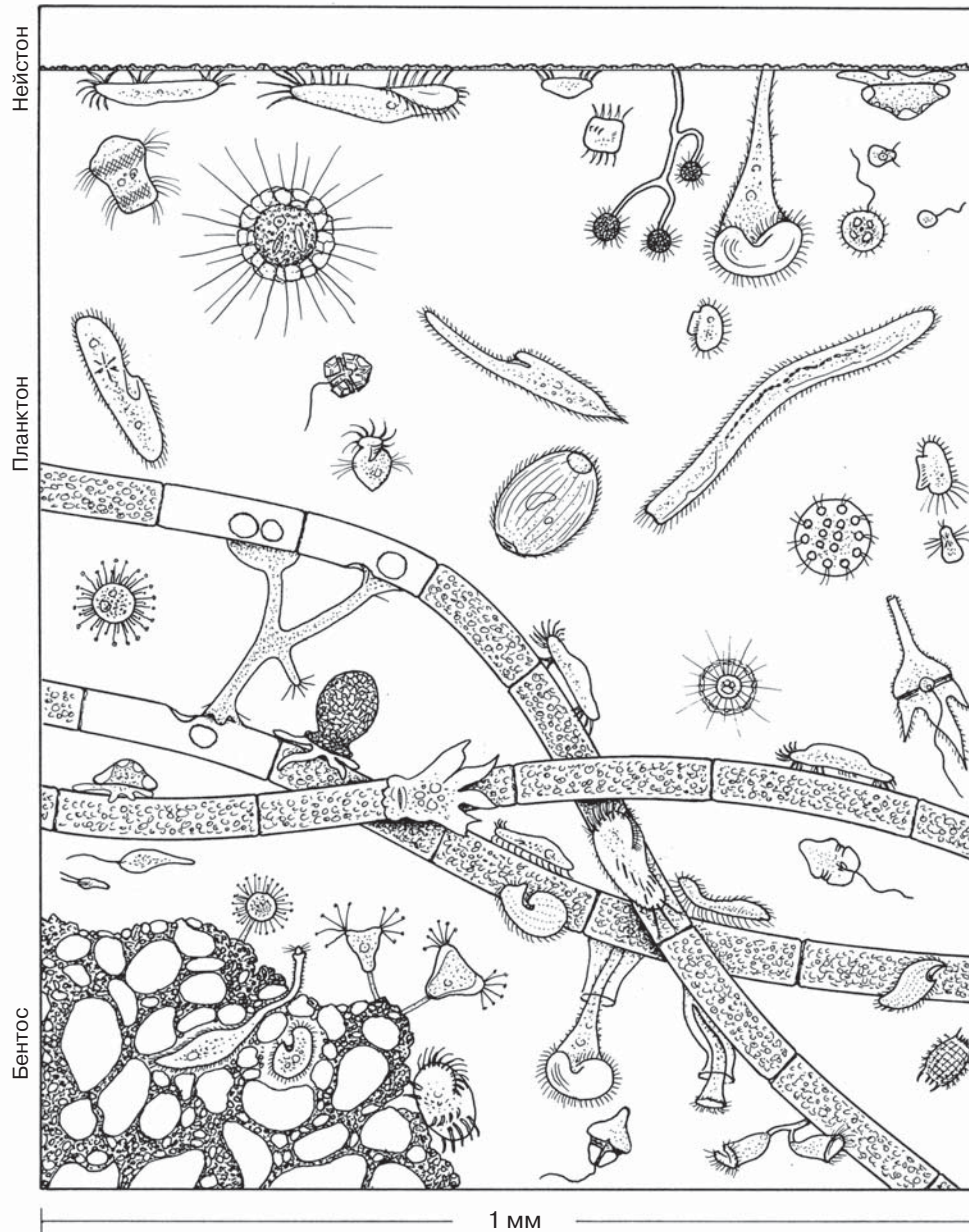


Рис. 347. Схема пространственного распределения одноклеточных организмов в водной среде. Представители всех групп свободноживущих протистов обитают на поверхностной пленке, в планктоне, в бентосе, на водных организмах (по нескольким авторам).

торам относятся: наличие пищи, конкуренция, взаимоотношения типа хищник—жертва и др. Комбинация абиотических факторов определяет, смогут ли конкретные виды протистов существовать в данном биотопе, тогда как биотические факторы более важны в определении относительного обилия той или иной популяции.

Абиотические факторы

Протисты обнаруживаются во всех биотопах и местообитаниях. Хотя каждый вид толерантен к ограниченному диапазону значений конкретного фактора, несколько видов охватят весь биосферный диапазон изменчивости этого фактора (рис. 348). Информация о влиянии абиотических факторов на протистов большей частью получена в ходе лабораторных экспериментов и в меньшей степени — при полевых наблюдениях. Абиотические параметры, измеренные в естественных местообитаниях, относятся обычно к большим объемам воды и далеко не всегда характеризуют микробиотоп, в котором обитает популяция определенного вида.

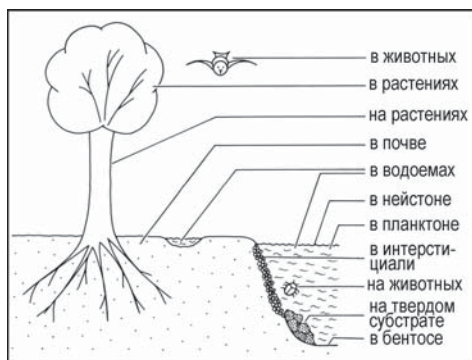


Рис. 348. Наиболее важные биотопы протистов.

Из лабораторных экспериментов известно, что цисты инфузорий *Colpoda* переживают очень низкую температуру. Это отнюдь не означает, что род *Colpoda* типичен для арктических областей. С другой стороны, отсутствие определенных видов в данном местообитании ничего не говорит об их потребностях. Например, было показано, что целый ряд типично пресноводных инфузорий выживают в морской воде, если их культуры постепенно адаптировать ко все повышающейся солености.

Абиотические факторы подразделяют на химические, такие как влажность, рН, концентрация ионов и растворенных газов, и физические, такие как свет, температура и подвижность воды. Зачастую невозможно выделить вклад отдельного абиотического фактора, скорее, они все действуют однонаправленно, часто в тандеме с биотическими факторами. Например, рост освещенности обычно связан с повышением температуры, что ведет к снижению растворимости газов в воде, росту уровня метаболизма и увеличению потребности протистов в растворенном кислороде. Даже если определенные организмы способны временно переживать эти условия, ничего нельзя сказать об их конечных шансах на выживание. Толерантность *Paramecium multimicronucleatum* к повышенной температуре увеличивается только с одновременным уменьшением обилия пищи (бактерий) или увеличением рН среды. Как бы то ни было, базовые представления о наиболее важных лимитирующих факторах, регулирующих встречаемость протистов, являются необходимой предпосылкой для понимания их экологии.

Вода

Встречаемость протистов определяется наличием хотя бы небольшого количества свободной воды, и уже второстепенно, пресная это вода, соленая или она находится внутри тела другого

организма. Влага может просто покрывать частички почвы тонкой пленкой или поверхность листьев в виде капель росы. Протисты не способны заселять совершенно сухие биотопы. Однако многие из них образуют цисты, позволяющие им длительное время пережи-

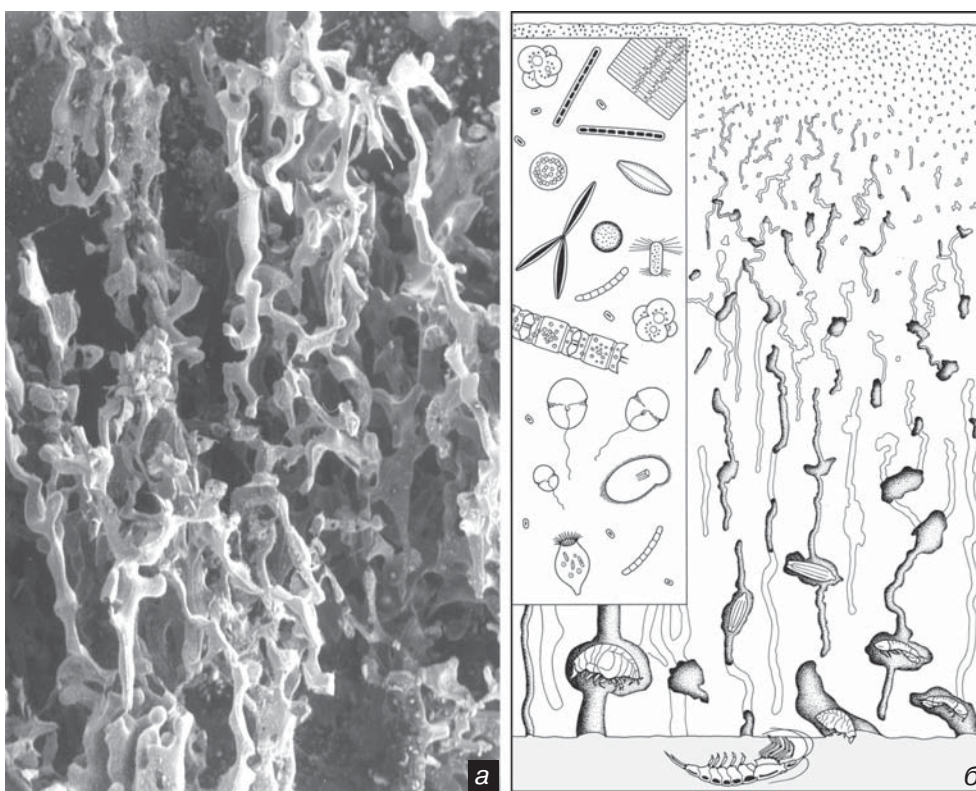


Рис. 349. Население морского льда. а — слепок каналов в куске арктического льда (получен путем импрегнации смолой); в плавающем льду каналы заполнены гиперсоленой водой. б — схема распределения населяющих эти каналы организмов¹. Многоклеточные: амфиподы, копеподы, эвфаузииды, турбеллярии; одноклеточные (на врезке): бактерии, инфузории, диатомовые, динофлагеллаты, фораминиферы (а — из: Weissenberger et al.: *Limnol. Oceanogr.* 37 [1992] 179; б — по разным авторам). Увел.: 15х.

¹ На схеме изображено, вероятно, не арктическое, а антарктическое сообщество. Отсутствует сезонная слоистость, характерная для преобладавшего до самых последних лет в Арктике многолетнего льда; вокруг Антрактиды же всецело доминирует однолетний лед. Планктонные фораминиферы в обилии встречаются в антарктическом, но не в арктическом льду, зато многочисленные в арктическом льду нематоды не указаны в составе фауны. — *Прим. ред.*

вать высыхание. Некоторые формируют склероции, в которых они сохраняются годами в состоянии покоя, именуемом криптобиоз. Эта стратегия делает даже пустыню средой обитания протистов, где они становятся трофонтами на короткий срок, после выпадения хотя бы небольшого дождя. В течение этих нескольких часов они эксцистируются, питаются, растут, пролиферируют и снова инцистируются. Протисты, реализующие эту стратегию, обитают не только в засушливых местообитаниях, но и в районах с умеренным климатом. Здесь их можно найти на объектах, которые лишь время от времени покрыты влагой: на коре деревьев, листьях, мхах и лишайниках. Слизевики и такие инфузории, как *Colpoda*, сумели приспособиться к этим нелегким условиям.

Воздушная среда, типично сухая, также используется протистами: например, по воздуху распространяются цисты или споры. Для этого некоторые слизевики (см. рис. 56, 179, 180) и инфузория *Sorogena* (см. рис. 226) формируют сорокарпы или сорусы.

При температуре ниже точки льдообразования условия тоже следует считать безводными, поскольку вода в твердой фазе не может служить растворителем при метаболических процессах. Кроме того, твердая среда не позволяет протистам перемещаться. Неудивительно, что устойчивые к высыханию цисты часто также устойчивы и к вымораживанию. Замерзание несет, по меньшей мере, две угрозы. Во-первых, сфор-

мировавшиеся внутриклеточно кристаллы льда растут и разрушают мембраны, вызывая катастрофические повреждения вплоть до летальных. Во-вторых, изменение ионного баланса ведет к денатурации ферментов. Перед высыханием или замерзанием протисты активно выводят воду из организма. Их цисты обычно имеют сложную стенку. Считается, что именно дефицит влаги вызывает склеротизацию у слизевиков и некоторых наземных амёб (например, *Thecamoeba terricola*). Предупредить формирование кристаллов льда в цитоплазме, не инцистируясь, то есть сохраняя физиологическую активность, способны протисты, приспособившиеся к обитанию в концентрированных рассолах. Таковы организмы, обитающие в морском льду. При замерзании соленой воды в твердую фазу переходит чистая, почти без примесей H_2O , поэтому по мере роста кристаллов льда идет отжим рассола. Эта жидкая фаза сохраняется в узких вертикальных каналах диаметром от 100 мкм до нескольких миллиметров (рис. 349). Увеличение концентрации солей ведет к понижению температуры замерзания. Концентрация $NaCl^1$ в этой жидкости может достигать 144‰ (при $-10\text{ }^\circ C$); для сравнения, океаническая вода имеет соленость около 38‰². Система каналов внутри льдины населена протистами, которые не только выживают в этих условиях, но и находят их оптимальными. Помимо диатомовых, здесь можно найти динофлагеллат, преимущественно из родов

¹ Не $NaCl$, а сумма солей. — Прим. ред.

² Среднее для океана значение солености составляет 35‰, а приведенная величина 38‰ характеризует некоторые краевые бассейны, например Мексиканский залив и Средиземное море, где приток пресной воды не компенсирует испарение. — Прим. ред.

Amphidinium, *Gymnodinium* и *Glenodinium*, а также некоторых хризомонад, фораминифер и инфузорий.

Чтобы выжить в ледовых кавернах, протисты изменяют состав цитоплазмы, накапливая сахара (трегалозу, маннитол, глюкозу), глицерин, аминокислоты и их дериваты (пролин, пара-аланин, таурин), метиламины и пара-диметилсульфониопроприонат. Эти органические вещества не всегда синтезируются самими простейшими, они могут поступать с пищей. По крайней мере, в экспериментальных условиях те гетеротрофные протисты, которых кормили толерантными к исключительно высокой солености жгутиконосцами рода *Dunaliella* (Chlorophyceae), переживали глубокое замораживание и хранение в замороженном состоянии лучше, чем контрольные организмы, которых кормили обычной пищей.

Цитоплазма гипертонична по отношению к низкоосмотической среде, например дождевой влаге, росе или ключевой воде, поэтому вода непрерывно диффундирует в клетку. Это могло бы со временем разорвать клетку, но протисты способны уменьшать концентрацию осмотически активных веществ, превращая их в осмотически неактивные. Другие протисты укрепляют клеточную стенку или внутриклеточные кортикальные структуры, но большинство удаляют избыток воды посредством сократительных вакуолей.

Температура

Большинство протистов живет при температурах от точки замерзания воды до примерно 40 °С. Тем не менее,

встречаются и такие, которые способны выдерживать экстремальные температуры: в термальных источниках инфузория *Oxytricha fallax* живет при температуре от 41 до 56 °С, а виды рода *Euplotes* были найдены в морской воде при –2 °С (рис. 350).

Постепенный нагрев и затем непродолжительное пребывание при 35 °С выдерживают многие виды. В природе подобные подъемы температуры случаются из-за солнечного прогрева в таких местообитаниях, как мочажины, сфагновая подстилка, литоральные ванны. Однако благодаря ночной прохладе (или приливу), среднесуточная температура вполне терпима. С другой стороны, определенные виды имеют оптимум роста при относительно высокой температуре — например, жгутиконосцы, амёбы и инфузории, населяющие морские и пресноводные горячие источники. Так, инфузория *Trimyema minutus* обнаружена близ Вулканического ост-

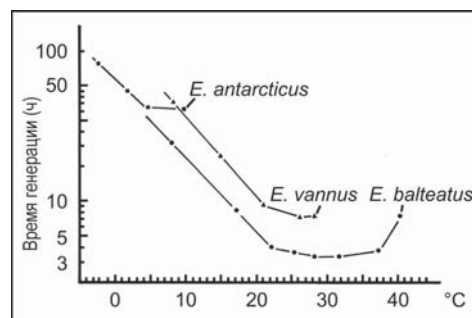


Рис. 350. Время генерации различных видов *Euplotes*: *E. antarcticus* (из Антарктики), *E. vannus* (из Дании), *E. balteatus* (из Флориды). Кривые показывают, что инфузории выдерживают довольно большой размах температур, но температура оптимального роста культуры близка к температуре среды, из которой клетки были исходно выделены (по Ли и Фенчелю).

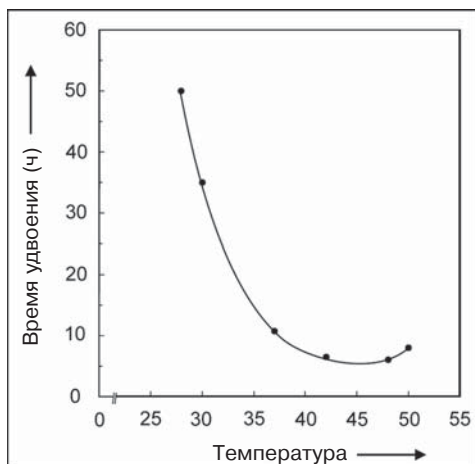


Рис. 351. Влияние температуры на время удвоения численности инфузорий клона EV10 *Trimyema minutum*. Рост числа клеток в культуре не наблюдается при температуре ниже 28 °C или выше 52 °C (из: Baumgartner et al.: J. Eukaryot. Microbiol. 49 [2002] 227).

рова (Италия) на песчаном морском дне, которое прогревается за счет подводных горячих ключей и высачиваний.

Наиболее быстрый рост инфузорий наблюдался в интервале температур от 40 до 50 °C, а кратчайший период удвоения популяции — 6 часов — был отмечен при 48 °C (рис. 351). У некоторых свободноживущих неглерий (*Schizopyrenida*, *Heterolobosea*) максимальная скорость деления наблюдается при 40 °C (*Naegleria fowleri*, *N. australiensis*) (табл. 19). Эта теплолюбивость служит преадаптацией к эндопаразитизму в птицах и млекопитающих. Протист поначалу приобретает способность переживать временно в теплокровном хозяине, а затем переходит к факультативному паразитизму.

Массовые скопления одноклеточных иногда формируются в открытом море после длительного периода тихой погоды. Помимо гетеротрофных динофлагеллат, таких как *Noctiluca scintillans* (рис. 352), вспышки цветения дают фототрофные гаптомонады, в ча-

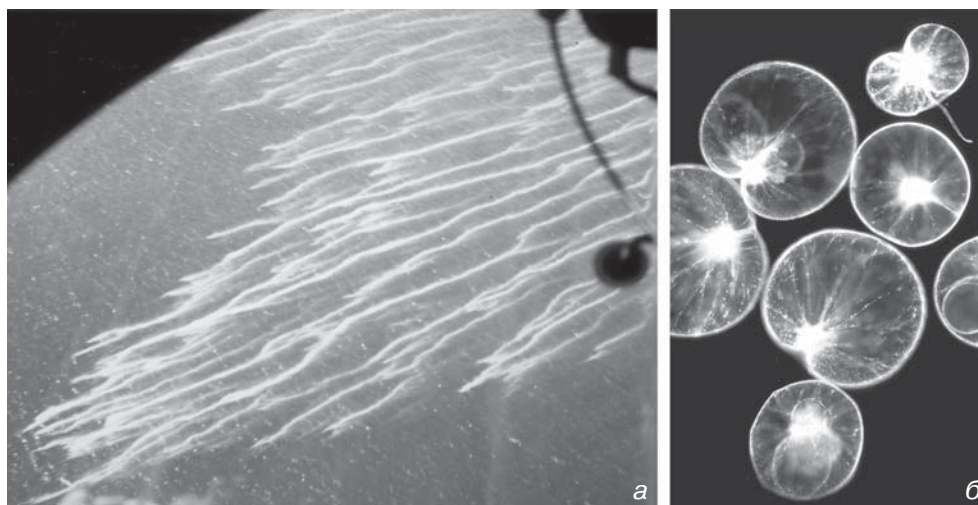


Рис. 352. Аэрофотоснимок цветения *Noctiluca scintillans* в Северном море (а); б — живые клетки *Noctiluca* (а — любезно предоставлен Дж. Восс, Киль; б — любезно предоставлен В. фон Эгмонд, Роттердам). Увел.: б — 25х.

Таблица 19. Виды рода *Naegleria* и максимальная температура их роста. Оптимальная температура роста для каждого вида примерно на 4 °C ниже (из: de Jonckheere: Acta Protozool. 41 [2002] 309)

Виды <i>Naegleria</i>	Максимальная температура роста (°C)
<i>N. andersoni</i>	40
<i>N. australiensis</i>	42
<i>N. carteri</i>	45
<i>N. chilensis</i>	30
<i>N. clarki</i>	37
<i>N. fowleri</i>	45
<i>N. fultoni</i>	35
<i>N. galeacystis</i>	35
<i>N. gruberi</i>	39
<i>N. indonesiensis</i>	38
<i>N. italica</i>	42
<i>N. jadini</i>	35
<i>N. jamiesoni</i>	42
<i>N. lovaniensis</i>	45
<i>N. minor</i>	38
<i>N. morganensis</i>	44
<i>N. niuginensis</i>	45
<i>N. pagei</i>	37
<i>N. pringsheimi</i>	37
<i>N. pussardi</i>	41
<i>N. robinsoni</i>	38
<i>N. sturti</i>	44
<i>N. tihangensis</i>	42



Рис. 353. Пена на побережье острова Нордерни (Германия), образовавшаяся после массового цветения гаптомонады *Phaeocystis* в мае 1981 года (любезно предоставлен Х. Михаелис, Нордерни).

стности, так называемая водоросль-убийца *Chrysochromulina polylepis*, вызвавшая «красный прилив» ранней весной 1988 года в Северном море. Сходные, но не обязательно токсичные явления случаются по весне вдоль берегов Северного моря и Ла-Манша: в огромном количестве развиваются разные виды гаптомонад *Phaeocystis*. Источаемые ими углеводы производят пену высотой до метра (рис. 353).

Кислород

Присутствие растворенного кислорода в окружающей жидкости необходимо для большинства протистов. Однако они гораздо менее, чем многоклеточные, требовательны к концентрации кислорода, т.к. при их малых размерах диффузия гораздо более эффективна. Многие виды населяют местообитания с крайне низким содержанием кислорода, а некоторые способны существовать даже при полном его отсутствии, в сильно восстановительной среде, например в активном или очистных сооружениях. В таких анаэробных местообитаниях обнаруживаются инфузории родов *Metopus* и *Caenomorpha* или свободноживущие дипломонады родов *Trepomonas* и *Hexamita*. Многие из обитающих в анаэробных условиях протистов содержат в цитоплазме метаногенных бактерий, которые утилизируют H_2 , образующийся у хозяина в качестве конечного продукта метаболизма (рис. 354). В то же время, в таких биотопах обитают многие протисты, например дипломонады, которые полностью лишены митохондрий и иных окислительно-

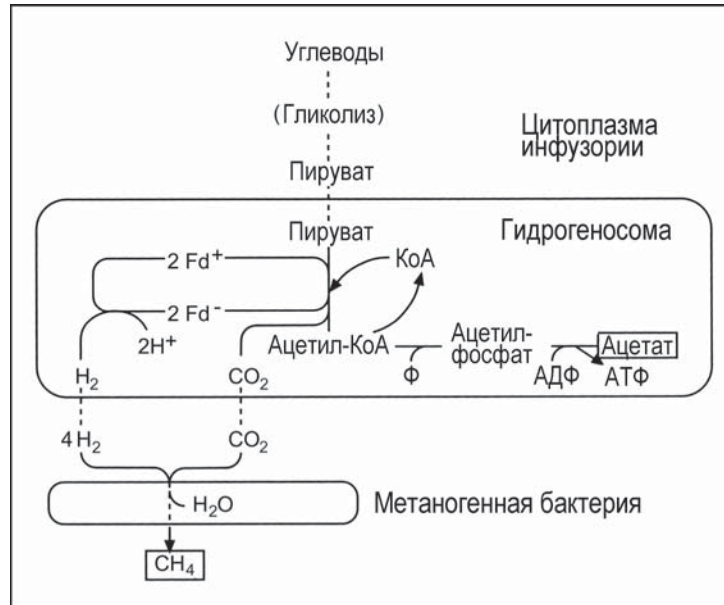


Рис. 354. Схема путей взаимодействия между гидрогеносомами и эндобионтными метаногенными бактериями в анаэробных инфузориях (по Вазинеру).

восстановительных органелл (то есть, гидрогеносом и гликосом. — Прим. ред.).

Примечательно, что многие инфузории, обитающие в стоячих водоемах или в среде с крайне низкой концентрацией кислорода, содержат в цитоплазме одноклеточные зеленые водоросли *Chlorella* и *Trebouxia*, обобщенно называемые зоохлореллами. Эти эндобионты могут присутствовать облигатно, как у *Climacostomum virens* или *Paramecium bursaria*, или факультативно, как у ряда видов *Vorticella* или *Frontonia*. Выгода цилиат в том, что фотосинтетически активные зоохлореллы обеспечивают их сахарами и, вероятно, кислородом.

Инфузории, узко адаптированные к низкой концентрации кислорода, в озерах с сезонно развивающейся аноксией мигрируют вслед за кислородно-бескислородной границей. Эти организмы,

особенно *Loxodes* и *Spirostomum*, проводят большую часть времени в осадке, но вслед за установлением стратификации водного столба и развитием аноксии в придонных горизонтах они всплывают к границе между аэрированным и бескислородным слоями воды. Таким образом, популяция совершает вертикальную сезонную миграцию амплитудой в несколько метров (рис. 355). Гравитактическая ориентация у *Loxodes* осуществляется, вероятно, при участии специальной органеллы — тельца Мюллера (см. рис. 116, 117).

Субстраты

Наличие субстрата и его физические и химические свойства существенны для сидячих и передвигающихся по поверхности организмов. С физической точки зрения, важна низкая скорость

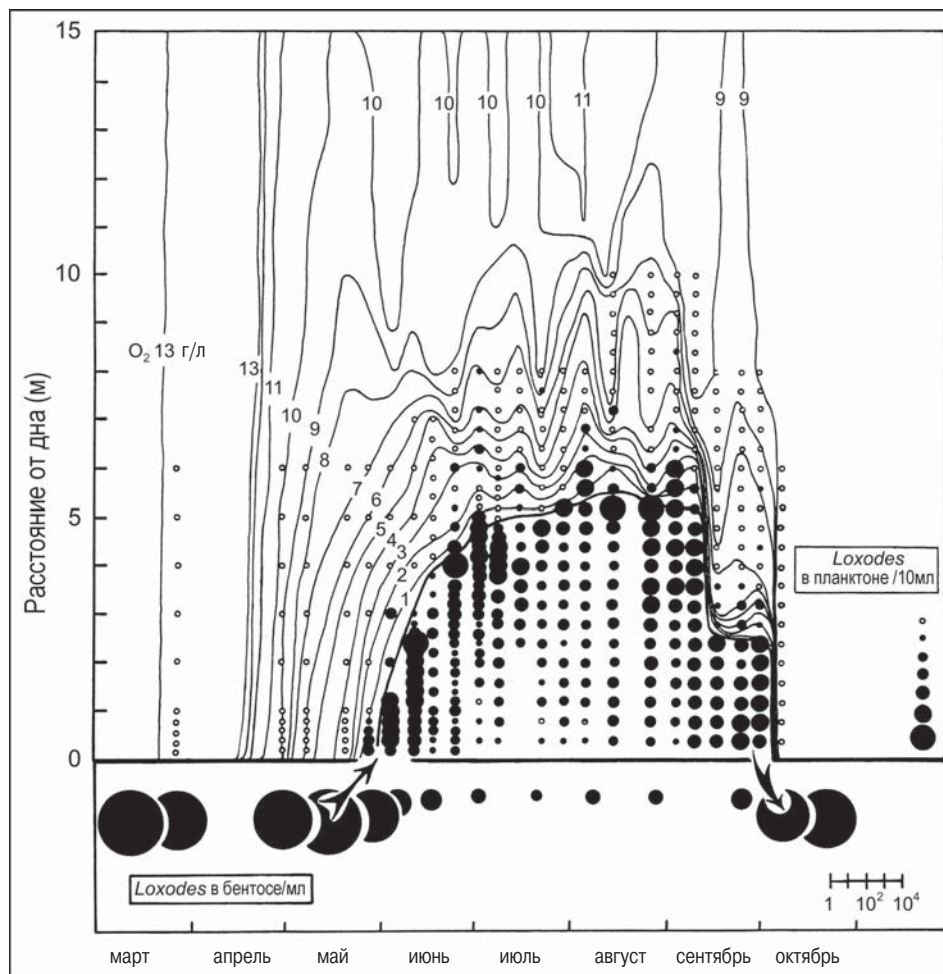


Рис. 355. Вертикальное распределение популяции *Loxodes* в эвтрофном озере (Esthwaite Water, Lake District, England) в зависимости от концентрации O₂ в придонном слое воды. В период летней стратифицированности водного столба (июнь – сентябрь) зона дефицита кислорода (0–2 г/л) захватывает толщу воды 5–6 метров надо дном. Значительная часть популяции *Loxodes* летом мигрирует вверх вслед за границей дизаэробной зоны, хотя определенная доля особей периодически уходит в анаэробный гипolimнион. Когда стратификация водного столба нарушается (начало октября), все *Loxodes* возвращаются в бентос (из: Finlay and Fenchel: Freshwater Biological Association Annual Report 54 [1986] 73).

потока воды, которая наблюдается вблизи поверхности субстрата. Поэтому периферические участки водотоков и застойные зоны рек обычно густо заселены протистами.

Сидячие формы составляют существенную долю сообщества протистов почти в каждом биотопе. Численность многих свободноподвижных видов бывает особенно велика в непосредствен-

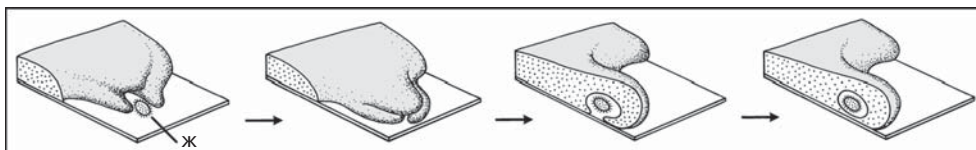


Рис. 356. Схема фагоцитоза у *Amoeba proteus*. ж — жертва (по Хабереи и Стокему).

ной близости от частиц осадка и агрегатов детрита, так как здесь обильны мелкие пищевые объекты и растворенные питательные вещества.

Фильтраторы неподвижно прикрепляются, чтобы трансформировать плавательное биение ресничек в движение потока, приносящего пищевые частицы. В то же время, чтобы иметь возможность создавать эффективные токи жидкости, клетки должны быть приподняты над субстратом. Обеспечить это позволяют стебельки и удлиненная форма тела, как, например, у инфузорий *Vorticella* и *Stentor* и хоанофлагеллат. Протисты повышают эффективность фильтрации, формируя плавающие колонии; в качестве примера можно привести шаровидные колонии хоанофлагеллат и небольшие колонии таких инфузорий, как *Ophrydium versatile*.

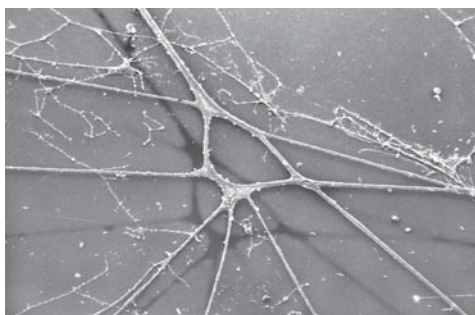


Рис. 357. Участок сети ретикулоподий *Reticulomyxa filosa*, которые, как показывает отбрасываемая ими тень, могут приподниматься над субстратом. Увел.: 200х.

Ползущая амеба улавливает жертву, обтекая ее прижатыми к субстрату лобоподиями (рис. 356). Плазмодий *Reticulomyxa* (Foraminifera) растягивает над поверхностью субстрата обширную сеть ретикулоподий и ловит весьма крупную добычу, в частности, коловорот и колонии *Volvox* (рис. 357).

Некоторые сидячие инфузории предпочитают прикрепляться к органическому или живым субстратам (рис. 358). Особенно это относится к представителям рода *Spirochona*, которые обнаруживаются исключительно на жабрных пластинках гаммарид; а еще это характерно для ряда перитрих, которые

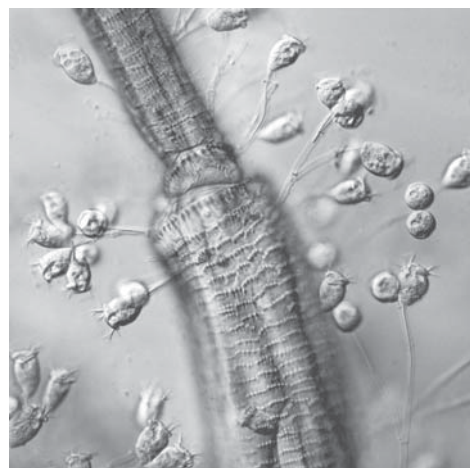


Рис. 358. Кругоресничные инфузории на антеннах листоногого рачка (из: Hausmann and Rambow: Mikrokosmos 74 [1985] 208). Увел.: 110х.

прикрепляются к ракообразным. Многие суктории видоспецифичны по отношению к животным и растениям, на которых они обитают. Например, *Tokophrya lemnae* селится только на ризоидах обычной ряски (*Lemna minor*). Эволюционное значение такой крайней специализации, возможно, состоит в избегании конкуренции. Механизмы распознавания субстрата у протистов неизвестны.

Биотические факторы

Как уже упоминалось, самыми важными биотическими факторами являются пищевые ресурсы, конкуренция и взаимоотношения хищника и жертвы.

Такие организмы, как фораминиферы, с периодом воспроизводства несколько недель или даже месяцев, выживают только в очень стабильных условиях. Здесь они в типичном случае представляют одно постоянное звено в довольно сложной структуре биоценоза. Наоборот, протисты с репродуктивным циклом лишь в несколько часов истощают ресурсы очень быстро. Популяции амёб, жгутиконосцев или инфузорий, как правило, исчезают столь же быстро, как и появились.

Первая ступень формирования биоценоза — заселение нового биотопа. На искусственном субстрате, размещенном в пресных прудах, в течение трех недель эксперимента поселилось около 60 видов протистов. С другой стороны, в особых случаях колонизация пойдет очень медленно, если, например, новое местообитание находится на значительном расстоянии от источника вселяющихся видов. Иллюстрацией может слу-

жить заселение вулканического острова Суртсей, возникшего южнее Исландии в 1963 году: за двухлетний период в экспонированных емкостях с пресной водой было обнаружено не более 15 видов протистов.

Пионерными видами обычно выступают жгутиконосцы, в частности, воротничковые жгутиконосцы и бодониды, которые затем сменяются мелкими амёбами и инфузориями. Пищей им служат бактерии, цианобактерии и одноклеточные водоросли, в частности,

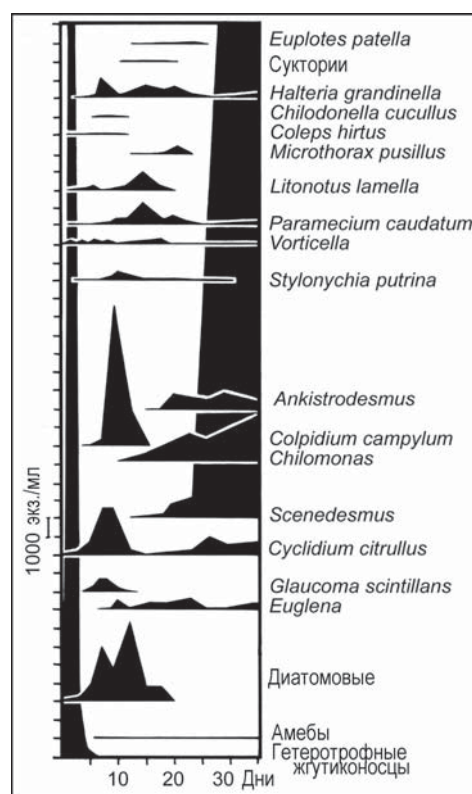


Рис. 359. Сукцессия протистов из пробы, взятой в естественном местообитании и затем выращенной в лаборатории на обогащенной целлюлозой среде. Эксперимент длился 35 дней (по Бику).

диатомовые. Пищедобывающая активность протистов во многом определяет качественный и количественный состав популяций жертв. В ходе становления таких биоценозов среда преобразуется, и формируются новые экологические ниши, пригодные для заполнения, в первую очередь, хищными протистами.

Последовательность появления видов в сообществе называется сукцессией. Лабораторные эксперименты показали, что сообщества протистов нестабильны и что они претерпевают кардинальную перестройку очень быстро, часто в течение дня (рис. 359). Такой ход сукцессии, вероятно, отражает истощение определенных пищевых ресурсов или смену доминирующих хищников. Влияние хищника на популяцию бактериотрофной инфузории легко продемонстрировать на простой пищевой цепи из трех видов (рис. 360). Если в растущую культуру *Vorticella* добавить хищную инфузорию *Hemiophrys*, количество вортицелл резко упадет, тогда как численность *Hemiophrys* достигнет максимума. После истощения популяции жертвы численность хищника рез-

ко снизится. Вортицеллы снова размножатся, питаясь обильно разросшимися бактериями. Цикл начнется снова. Сходные сукцессии по типу хищник—жертва известны для пар инфузорий *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum*, а также *Trachelius ovum* и *Ophrydium versatile*.

В естественных биотопах ситуация более сложна из-за влияния дополнительных факторов на плотность популяций. Один из таких факторов — включение в пищевую цепь многоклеточных хищников. Некоторые протисты будут съедены, к примеру, личинками рыб, улитками, плоскими червями или олигохетами; другие погибнут, не выдержав конкуренции за пищу с коловратками (рис. 361).

Протисты способны заселять биотопы, где очень мало или совсем нет многоклеточных. Как показано на примере морской интерстициали, микробиотопы могут быть слишком малы для проникновения в них многоклеточных животных. Другой пример — это биотопы с экстремальными физическими или химическими характеристиками, такие

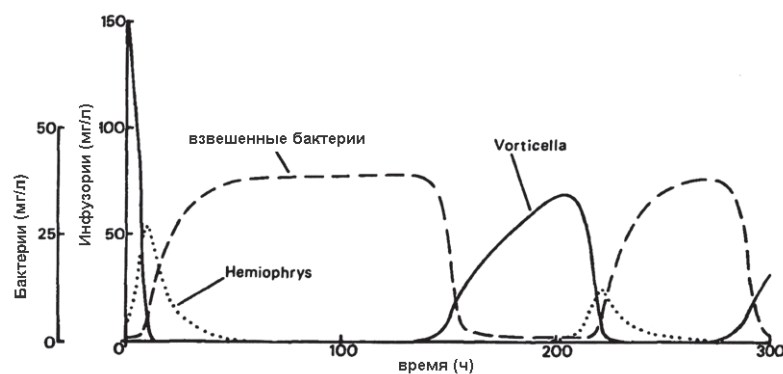


Рис. 360. Эксперимент по популяционной динамике в трехкомпонентной системе: бактерия, инфузория *Vorticella* и инфузория *Hemiophrys* (по Курдсу).

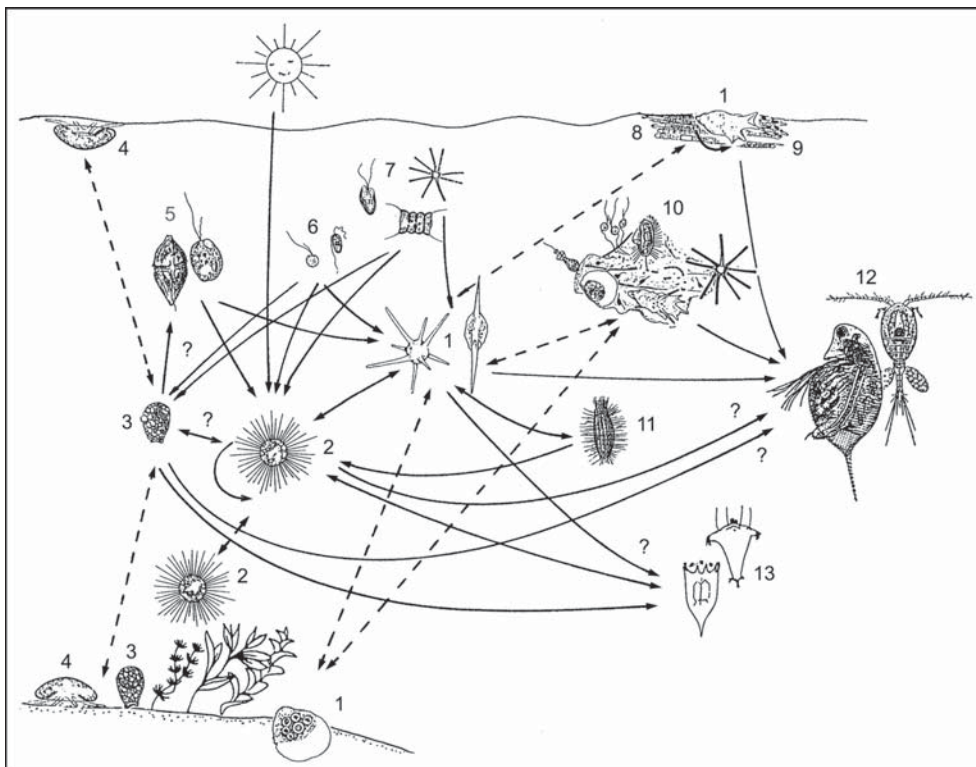


Рис. 361. Схема пищевых взаимоотношений между обитателями озера. Сплошные линии — трофические отношения; пунктирные линии показывают перемещения организмов между биотопами. 1 — голые амёбы, 2 — солнечники, 3 и 4 — раковинные амёбы, 5 — крупные гетеротрофные жгутиконосцы, 6 — гетеротрофные нанофлагеллаты, 7 — фитопланктон, 8 — нитчатые цианобактерии, 9 — прикрепленные бактерии, 10 — детрит, 11 — инфузории, 12 — многоклеточный мезопланктон, 13 — многоклеточный микропланктон (из: Arndt: Marine Microbial Food Webs 7 [1993] 3).

как анаэробные зоны, которые непригодны для обитания многоклеточных, а протисты здесь могут быть чрезвычайно многочисленны. Наконец, очень плотные популяции протистов обнаружены в искусственных биотопах, например активном иле биологических очистных сооружений. Здесь сточные воды закачиваются в большие резервуары, где перерабатывающие органику бактерии развиваются в огромном коли-

честве. Этот пищевой ресурс используют протисты, в первую очередь, сидячие инфузории-фильтраторы. Поскольку течение воды в таких сооружениях довольно быстрое, многоклеточные хищники не формируют плотных популяций.

На случай истощения пищевых ресурсов протисты выработали собственные стратегии выживания. Одна, уже упоминавшаяся, заключается в форми-

ровании цист покоя. Сидячие протисты временно переходят к активному плаванию или к пассивному флотированию, чтобы достичь других местообитаний. Примерами такой стратегии являются: формирование телотроха у *Vorticella* (см. рис. 142a), трансформация амёб в жгутиконосцев у гетеролобозных амёб (см. рис. 55, 312) или переход ползающих амёб во флотирующие (радиозные) формы (см. рис. 26). Другие протисты становятся полностью неподвижными и сводят свой метаболизм к минимуму, что составляет только 2–4% энергетических трат от нормы (например, пальмеллоидная форма у эвгленовых). Еще одна возможность — это выделение в окружающую среду химических веществ, которые подавляют развитие популяций конкурентов за пищу. Такое угнетенное состояние популяций называется бактериостаз, фунгистаз, цилиостаз и т.п. Один из крайних вариантов популяционного ответа на истощение пищевых ресурсов — это переход к каннибализму (см. рис. 310).

Симбиоз между видами *Chlorella* и протистами, по всей вероятности, не реакция на дефицит пищи, а адаптация. Каждый эндосимбионт живет внутри вакуоли в цитоплазме протиста и в норме не подвергается воздействию его пищеварительной системы. Однако в крайних ситуациях, когда запас пищи исчерпан, хозяин переваривает симбионтов. При нормальных же условиях хозяину выгодно такое сожительство, поскольку он получает продукты фотосинтеза для собственных нужд. В сфагновой подстилке верховых болот, которые получают исключительно атмосферную влагу и поэтому крайне бедны

необходимыми минеральными веществами, обнаруживаются преимущественно зеленые протисты, т.е. виды, содержащие хлореллу: раковинная амёба *Hyalosphenia papilio*, голая амёба *Mayorella viridis*, солнечник *Acanthocystis turfacea* и инфузория *Climacostomum virens*.

Численность конкретного вида, как и количество видов протистов в биотопе, зависят главным образом от того, какая пища имеется в наличии. Пищевая специализация уменьшает перекрытие экологических ниш. Крупные всеядные амёбы *Amoeba proteus* и *Chaos chaos* часто сосуществуют с такими инфузориями, как *Pseudomicrothorax dubius*, которые крайне специализированы на питании только цианобактериями, причем относящимися к единственному роду. Все три десятка известных видов *Vampyrella*, вероятно, потребляют в пищу лишь единичные виды водорослей.

Гетеротрофные свободноживущие протисты заглатывают практически любую органику: бактерий, цианобактерий, других гетеротрофных или фототрофных одноклеточных, грибы и их споры, мелких многоклеточных, а также разлагающиеся ткани растений и животных. Для этих протистов наиболее важным ограничением при захвате пищи является конструкция ротового аппарата. Даже разные виды одного и того же рода инфузорий способны фильтровать пищевые частицы специфических размеров (рис. 362), что позволяет им сосуществовать в одном биотопе.

Считается, что водоросли с цианобактериями совместно обеспечивают 40% глобального фотосинтеза (фиксации

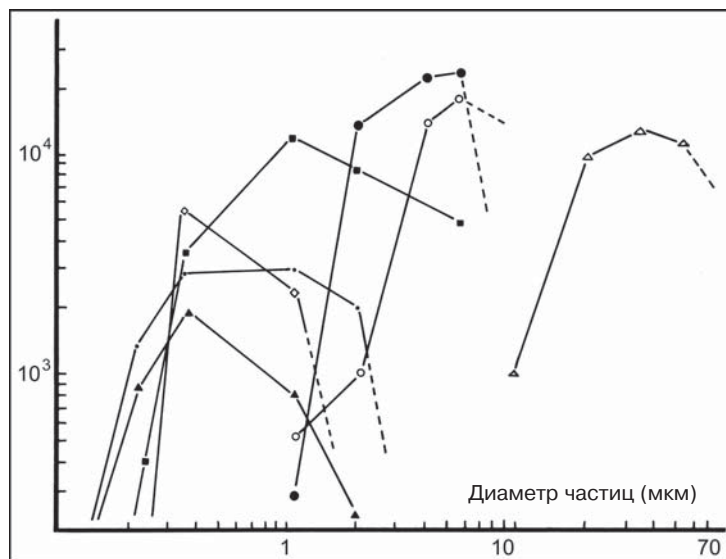


Рис. 362. Избирательное поглощение шариков латекса разного размера семью видами инфузорий. Для того чтобы сделать кривые сопоставимыми, условная единица объема среды была нормирована отдельно для каждого вида — по среднему объему особи. • — *Glaucoma scintillans*, ■ — *Paramecium caudatum*, ○ — *Blepharisma americanum*, ▲ — *Colpidium campylum*, ◇ — *Cyclidium glaucoma*, ● — *Euplotes moebiusi*, △ — *Bursaria truncatella* (по Фенчелю).

углерода и продукции кислорода) и почти 100% первичной продукции морских экосистем. Свободноживущие протисты важны также с экономической точки зрения: около 500 видов водорослей — преимущественно крупные морские формы — непосредственно используются человеком для питания или для приготовления таких продуктов, как агар-агар, желатин, каротин и т.д., которые применяются в качестве пищевых добавок и в косметической промышленности.

Водные биоценозы и местообитания

Среди всех водных экосистем планеты господствующую долю биологи-

ческой продукции дают океаны. Роль, которую играют в этих процессах одноклеточные организмы, была осознана в последние три десятилетия.

Во-первых, поражает тот факт, что видовой состав планктона, нейстона и бентоса (см. рис. 347, 348) очень сходен в морских и озерных биотопах. Исключение составляют радиолярии и большинство фораминифер, а также крупные гетеротрофные динофлагеллаты, которые встречаются исключительно в океане, преимущественно в открытых его районах. Кроме того, типичная интерстициальная фауна, состоящая в основном из инфузорий кариореликтид, известна только для морских биотопов. Таким образом, сходство морских и пресноводных местообитаний касается,

главным образом, фототрофных и гетеротрофных жгутиконосцев, инфузорий и амёб.

Один из главных типов водных биотопов — это пелагиаль, которая характеризуется определенной однородностью параметров среды. Здесь мы находим не только исключительно планктонные, но и сидячие организмы, прикрепленные ко взвешенным частицам. Эти биотопы населены прокариотами, одноклеточными эукариотами и, часто, многоклеточными животными. В таблице 20 гетеротрофные организмы сгруппированы по размерам. Из таблицы следует, что от нанопланктона (2–20 мкм) до микропланктона (20–200 мкм) и далее до крупных и очень крупных фораминифер и миксогастрид (десятки сантиметров) протисты перекрывают диапазон линейных размеров в пять порядков величины. Конкуренция с многоклеточными очень слабая, так как конструкция

фильтрующего аппарата таких мелких ракообразных, как копеподы, не позволяет им высеживать пикопланктон. Помимо зоопланктона, в состав размерных классов входят фототрофные одноклеточные; в микропланктоне это диатомовые, динофлагеллаты и гаптомонады. Большая часть органического вещества, производимого фитопланктоном, не утилизируется непосредственно, как думали ранее, в качестве пищи для протистов и мелких ракообразных (классическая пелагическая пищевая цепь), а разрушается, по крайней мере до уровня макромолекул, бактериями. Подсчитано, что до 50% чистой первичной продукции уходит в микробиальную петлю, основу которой составляет бактериотрофный нано- и микропланктон. Поскольку эти гетеротрофные нано- и микропланктеры не сталкиваются с многоклеточными конкурентами, биологический контроль бактериальных

Таблица 20. Линейные размеры водных гетеротрофных организмов

Размерный класс	Размеры	Организмы
1	0.2–2 мкм	Прокариоты
2	2–20 мкм	Мелкие простейшие (преимущественно жгутиконосцы и амёбы)
3	20–200 мкм	Простейшие средних размеров (преимущественно инфузории), коловратки
4	200–2 000 мкм	Крупные простейшие (преимущественно инфузории), коловратки, мелкие ракообразные
5	2–20 мм	Очень крупные простейшие (фораминиферы, радиолярии), кишечнополостные, плоские черви, нематоды, артроподы (преимущественно мелкие ракообразные, личинки насекомых), личинки позвоночных
6	20–200 мм	Гигантские простейшие (миксогастриды, фораминиферы, колониальные радиолярии), копеподы, аннелиды
7	200–2 000 мм	Ракообразные, рыбы
8	2–20 м	Млекопитающие, рыбы

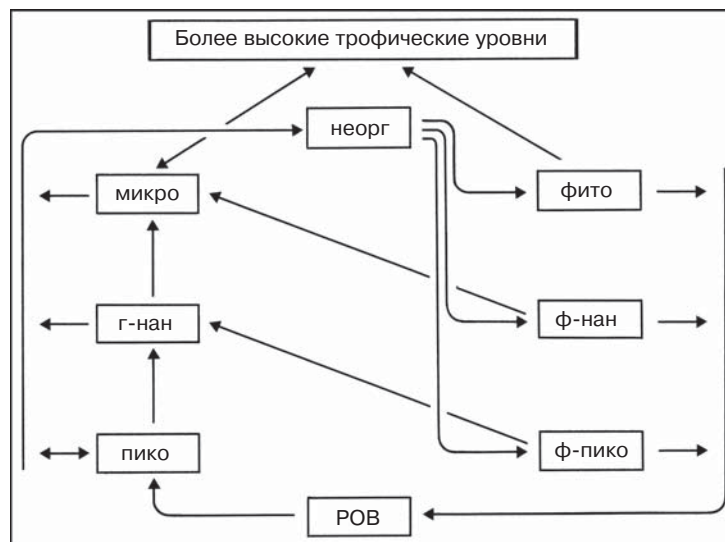


Рис. 363. Упрощенная схема потоков энергии в пищевых цепях микроскопических организмов. г-нан — гетеротрофный наннопланктон (2–20 мкм), ф-нан — фототрофные наннопланктонные организмы (микроводоросли), пико — гетеротрофный пикопланктон (0,2–2 мкм, бактерии), ф-пико — фототрофный пикопланктон (цианобактерии), микро — гетеротрофный микропланктон (20–200 мкм), фито — фототрофный планктон, неорг — растворенные неорганические вещества, РОВ — растворенные органические вещества (по разным авторам).

популяций осуществляют группы, стоящие близко к основанию пищевой пирамиды, в первую очередь воротничковые жгутиконосцы. Упрощенная модель потока энергии в планктоне дана на примере бактериальной пищевой сети (рис. 363). Более реалистичная, но и более сложная схема показана на рисунке 364.

В застойных и температурно стратифицированных водоемах вертикальные профили распределения гетеротрофных организмов очень рельефны. Распределение микрофауны в таких биотопах проиллюстрировано на примере пресноводного пруда площадью 1 га (рис. 365). Охарактеризованы (1) бентос у берега, (2) бентос в центре

пруда и (3) организмы на различных горизонтах водного столба. Аэрированный эпилимнион простирается с поверхности вглубь примерно на 100 см; бескислородный гиполимнион занимает слой со 180 см до дна на глубине около 350 см.

В сравнении с пелагиалью, бенталь имеет непостоянную и гетерогенную структуру. Локальные различия химических параметров, свойств поверхности и пищевых ресурсов ведут к формированию микробиотопов со специфичной фауной. В определенных случаях своеобразие микробиотопа обусловлено только его малым размером. Примером может служить морская интерстициаль с песчинками в 100–250 мкм. Крупные

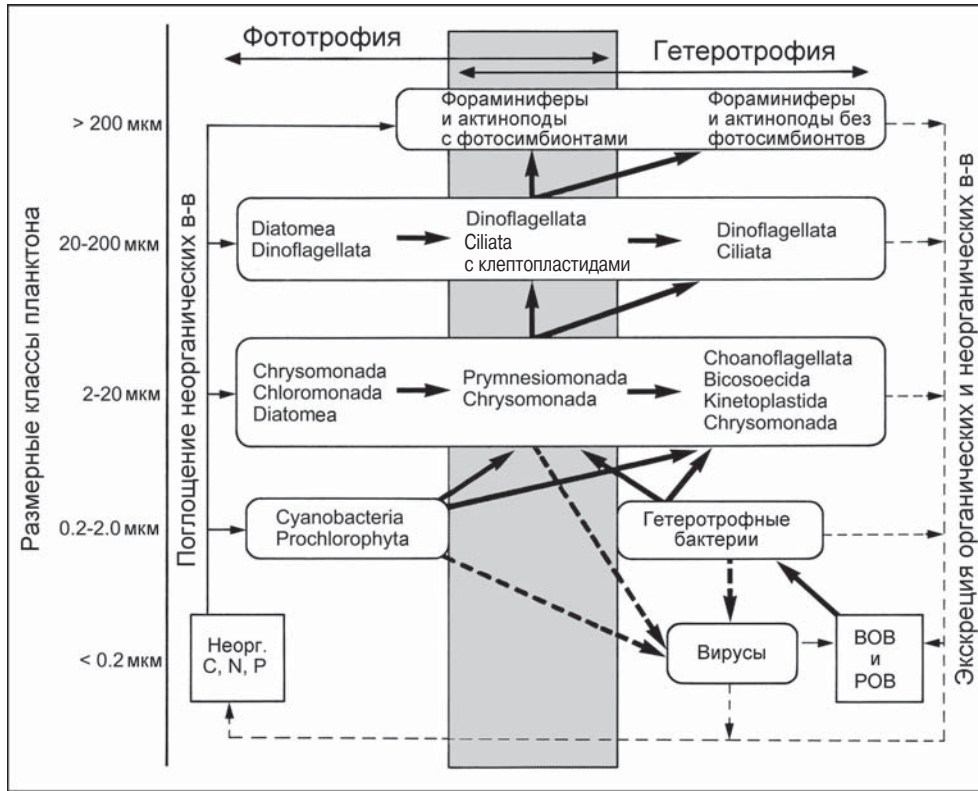


Рис. 364. Схема пищевой сети в экосистеме морской пелагиали. Показаны размерные классы и трофические взаимоотношения фотосинтезирующих и гетеротрофных протистов и прокариот. Для каждого размерного класса и типа питания приведены основные таксоны. Толстые сплошные стрелки указывают направление потока энергии и этапы ее потребления. Тонкие сплошные линии показывают поглощение неорганических компонентов первичными продуцентами. Удаление органической и неорганической материи в результате экскреции показано тонкими пунктирными линиями. Толстые пунктирные линии показывают потери биомассы из-за лизиса клеток вирусами. Темная колонка в центре таблицы объединяет миксотрофов. POB и VOB обозначают, соответственно, растворенное органическое вещество и взвешенное органическое вещество (по Карон и Финлею).

пищевые конкуренты и хищники не проникают в этот биотоп, поэтому он заселен преимущественно тонкими и червеобразными протистами.

Бентосные микрообитания иногда структурированы по вертикали. Основной стратификации выступает кисло-

родный градиент, который определяется балансом между притоком кислорода в осадок и интенсивностью разложения органического вещества бактериями. На определенной глубине в осадке концентрация кислорода слишком низка для аэробных микроорганизмов и

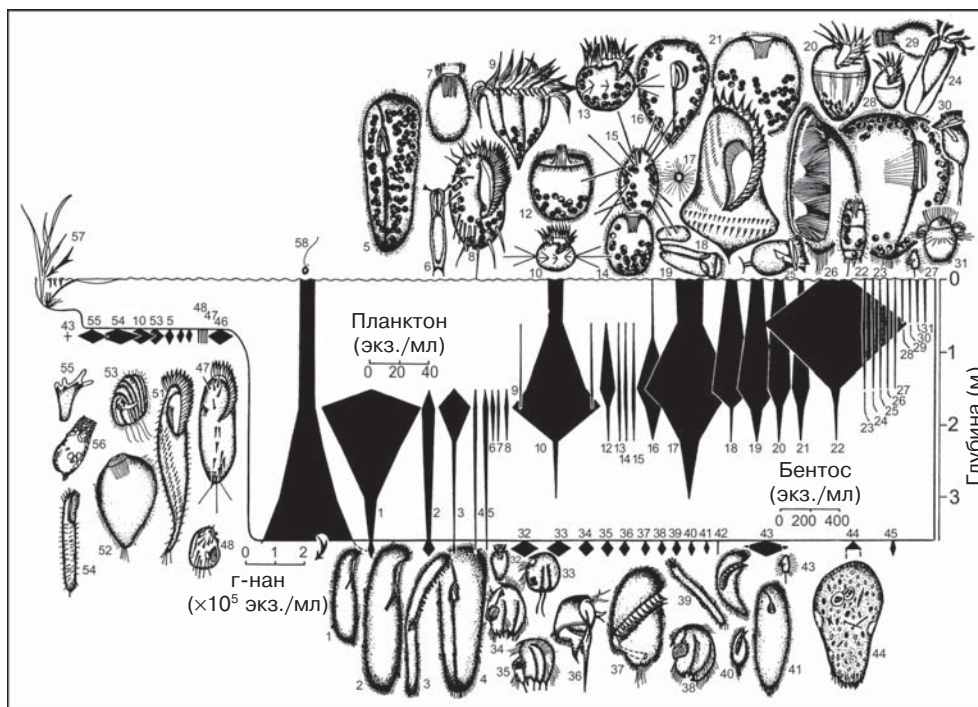


Рис. 365. Вертикальное распределение и численность цилиат и других гетеротрофных протистов в пруду Прист-Пот (Лейк-Дистрикт, Англия). Далее в подписи вслед за названием каждого вида в скобках приведены размеры клетки (в мкм), тип пищи и размер пищи. [Z] означает наличие зоохлорелл, [S] (sequestered) — наличие заглоченных, но непереваренных пластид; г-нан — гетеротрофный нанопланктон. За исключением нескольких самых крупных организмов (1–5 и 44), рисунки даны в одном масштабе (из: Finlay et al.: Euror. J. Protistol. 23 [1988] 205).

1 — *Loxodes striatus* (200; водоросли; 5–50); 2 — *Loxodes magnus* (400; водоросли; 5–50); 3 — *Spirostomum teres* (300; водоросли; 2–10); 4 — *Frontonia leucas* (300; водоросли; 3–50); 5 — *Frontonia vernalis* (300; водоросли [Z]; 3–50); 6 — гастротрихи; 7 — *Enchylis* sp. (60; водоросли; <5); 8 — *Euplotes daidaleos* (80; водоросли [Z], бактерии; <5); 9 — *Strobilidium velox* (50; водоросли [Z]; 5–10); 10 — *Halteria grandinella* (50; водоросли [Z]; 5); 11 — неидентифицированные раковинные амебы; 12 — *Monodinium balbiani* (75; водоросли [Z]; 5–10); 13 — *Halteria grandinella* var. *chlorigella* (50; водоросли [Z]; 5); 14 — *Prorodon* sp. 1 (50; водоросли [Z]; 2–5); 15 — *Actinobolina radians* (60; водоросли [Z]; 5); 16 — два неописанных вида *Disematostoma* (75, 100; водоросли [Z]; 3–20); 17 — *Acanthocystis pantopodeoides* (18; ?; <5); 18 — *Hypotrichidium conicum* и *H. geleii* (120/100; водоросли; 3–25/2–10); 19 — коловратки; 20 — *Strombidium viride* (70; водоросли; 2–10); 21 — *Prorodon* sp. 2 (80–100; водоросли [Z]; 2–15); 22 — *Coleps hirtus* (45; водоросли [Z]; 2–5); 23 — *Stokesia vernalis* (150; водоросли [Z]; 3–30); 24 — *Tintinnidium* sp. (75; водоросли; 2–5); 25 — *Vorticella bosminae* (20; бактерии; <2); 26 — *Lembadion magnum* (120; водоросли, г-нан; 5–25); 27 — *Cyclidium* sp. (20; бактерии; <2); 28 — *Strombidium* sp. (30; водоросли; 2–5); 29 — *Enchelydium clepsiniiforme* (60; водоросли; 2–5); 30 — *Vorticella* sp. (40; бактерии; <2); 31 — *Askenasia volvox* (40; водоросли; 2–5); 32 — *Enchelydium amphora* (35; бактерии; <5); 33 — *Mylestoma anatinum* (25; ?; ?); 34 — *Epalxella* sp. (30; ?; ?); 35 — *Saprodinium*

редокс-потенциал становится отрицательным. Ниже, в восстановительных условиях, разложение органического вещества идет исключительно анаэробно. Многие живущие в таких стратифицированных микробиотопах инфузории предпочитают определенные значения редокс-потенциала¹ и поэтому населяют специфические горизонты в донном осадке (рис. 366).

Различия в диете позволяют разным протистам сосуществовать в особых эконишах внутри различных горизонтов осадка. Например, некоторые из них питаются анаэробными бактериями, другие — аэробными, одни специализируются на водорослях, протистах и мелких многоклеточных, другие — на детрите. Специализация может достигать очень высокой степени. Так, в одном биотопе обитают разные виды инфузорий одного рода *Remanella*, но они практически не конкурируют друг с другом, поскольку питаются пищевыми частицами разного размера (рис. 367).

Участие протистов в круговороте органического вещества обычно очень

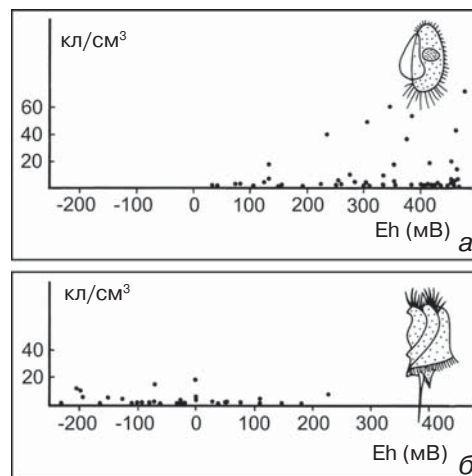


Рис. 366. Распределение двух морских инфузорий *Pleuronema coronatum* (а) и *Caenomorphia levanderi* (б) в интерстициали, в зависимости от редокс-потенциала среды (Eh) (по Фенчелю).

велико. Мелкие организмы характеризуются относительно высокой скоростью метаболизма. Опыты показывают, что протисты значительно ускоряют процесс разложения растительного материала (рис. 368). Экспериментально установлено, что протисты в кооперации с бакте-

¹ Инфузории предпочитают не значения потенциала, а специфическую бактериофлору, с этими значениями ассоциированную. — Прим. ред.

sp. (40; бактерии; <2); 36 — *Caenomorphia lauterborni* (70; пурпурные бактерии; 5); 37 — *Brachonella spiralis* (120; пурпурные бактерии; 5–20); 38 — *Pelodinium reniforme* (50; ?; ?); 39 — *Chaenea sapropelica* (100; ?; ?); 40 — *Metopus undulans* (70; бактерии; <2); 41 — *Loxocephalus luridus* (150; ?; ?); 42 — *Metopus curvatus* (60; бактерии; <2); 43 — разные Scuticociliata; 44 — *Pelomyxa palustris* (100–700; разнообразные частицы; > 200); 45 — разные голые амебы, такие как *Acanthamoeba*, *Vahlkampfia*; 46 — разные Scuticociliata; 47 — два вида *Stylonychia* (70/130; водоросли; 2–10); 48 — *Aspidisca cicada* (30; бактерии; <2); 49 — как 12; 50 — как 30; 51 — *Paruroleptus* sp. (130; водоросли; <20); 52 — *Rhagadostoma* sp. (100; водоросли; 5–10); 53 — *Cinetochilum margaritaceum* (30; бактерии; <2); 54 — *Holosticha* sp. (80; водоросли; 2–10); 55 — голые амебы *Oscillosignum*, *Vahlkampfia* и др. (25/7; водоросли; 2–5); 56 — раковинные амебы *Centropyxis*, *Diffflugia* и др.; 57 — *Vorticella* и другие перитрихи, сидящие на макрофитах, а также хоанофлагеллаты; 58 — одиночные хризомонады (1–5).

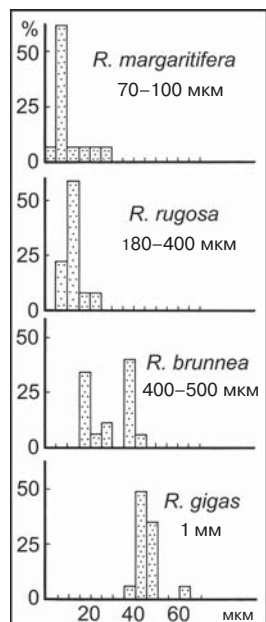


Рис. 367. Размерные спектры диатомовых, потребляемых четырьмя интерстициальными видами инфузорий кариореликтив из рода *Remanella*. По абсциссе — длина клетки диатомей, по ординате — доля диатомей каждого размерного класса (по Фенчелю).

риями показывают самую высокую скорость разложения органики, что на первый взгляд кажется несообразным, ведь они поглощают бактерий. Этот кажущийся парадокс объясняется тем, что бактериофаги обогащают окружающую среду питательными веществами, которые стимулируют рост и размножение бактерий. Более того, инфузории положительно влияют на плотность бактериальных популяций своей ресничной активностью, улучшая циркуляцию растворенных питательных веществ и газов в

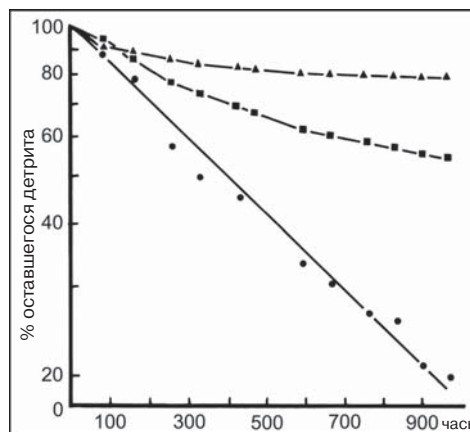


Рис. 368. Скорость разложения органического материала одними бактериями (▲), бактериями вместе с хоанофлагеллатами (■), бактериями вместе с разнообразными протистами (●) (по Фенчелю и Харрисону).

микробиотопе. В разложении животного и растительного материала участвуют также и более крупные плотоядные и растительноядные протисты. Особенно важны в этом плане инфузории рода *Ophryoglena* и макростомные формы *Tetrahymena*¹. Такую же функцию выполняют филоподиальные стадии вампиреллид и лабиринтулы.

Наземные биоценозы и местообитания

Наземные биотопы в какой-то степени напоминают донные осадки водных систем, отличаясь от них главным образом дефицитом воды и наличием атмосферных газов. Поэтому неудивительно, что фауна почвенных протистов

¹ Т.е. хищники и каннибалы, в отличие от микростомных форм, которые питаются бактериями (см. раздел «Полиморфизм»). — Прим. ред.

(а также обитающих на листовом опаде и на растениях) представлена как узко адаптированными видами, так и пресноводными видами с относительно низкой специализацией.

Верхний горизонт почвы получает влагу из дождей и от грунтовых вод.

Количество воды, которое собирается в почвенных капиллярах и порах, зависит от размера частиц минерального субстрата. Разнообразное и обильное сообщество протистов обитает в пленке воды толщиной 30 мкм (рис. 369). Минимальная толщина водной пленки, в

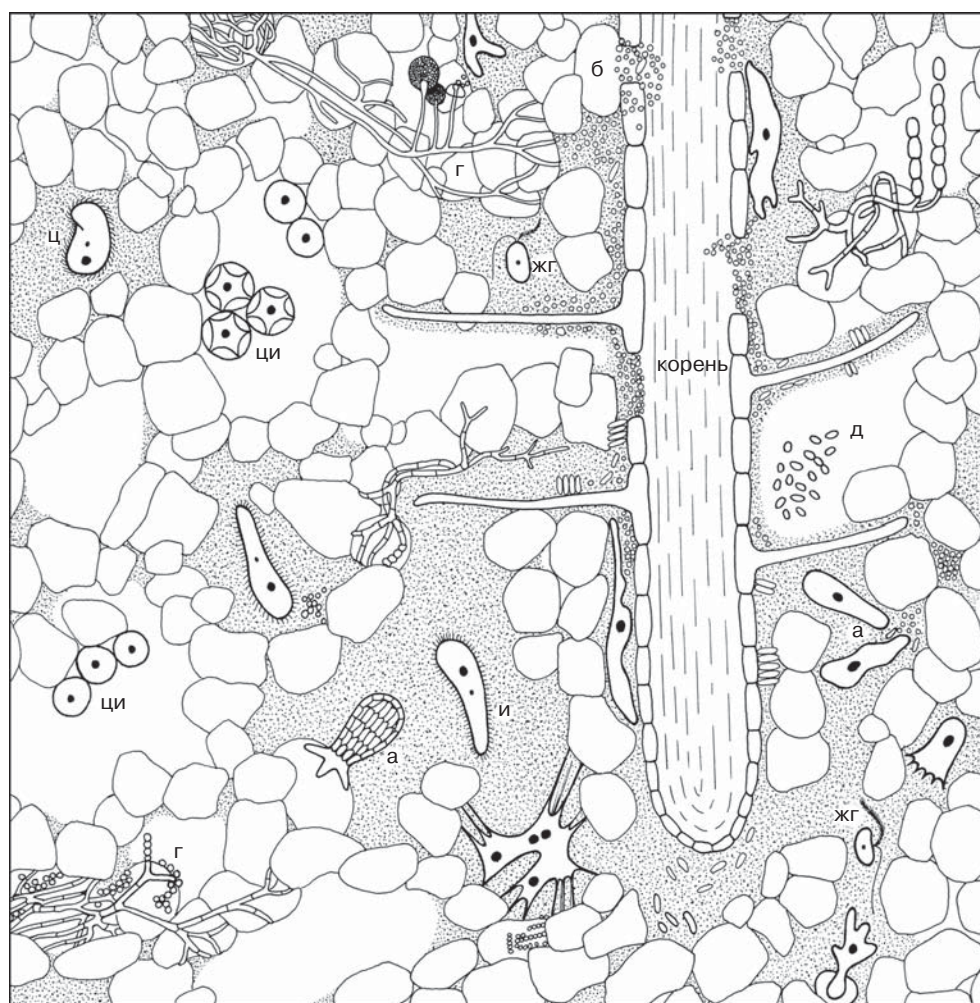


Рис. 369. Почвенные микроскопические организмы и их распределение в заполненных водой или воздухом капиллярах. Vegetативные формы одноклеточных организмов встречаются исключительно в воде (отмечено точками); воздушные камеры содержат только инцистированные формы. а — амeboидный организм, б — бактерии, г — мицелиальный гриб, д — дрожжи, жг — жгутиконосец, и — инфузория, ци — циста (по Оулду).

которой выживают мелкие голые амебы, составляет около 5 мкм.

Богатая фауна протистов сосредоточена в гумусе, вблизи растущих корневых волосков. В обоих случаях скопления протистов приурочены к участкам, где идет деструкция органического материала.

Основные деструкторы органического вещества — это аэробные и анаэробные (в зависимости от степени аэрации почвы) бактерии и грибы, которые вместе составляют 80–90% всей биомассы деструкторов. Оставшиеся 10–20% представлены членистоногими, другими беспозвоночными и протистами. На долю протистов приходится 10–30% биомассы почвенных животных. Однако, если учесть высокую интенсивность дыхания протистов, то их вклад

в суммарный метаболизм почвенной фауны должен составить от 35 до 70% (рис. 370). Экологическая роль, которую играют в жизни почвы раковинные амебы и инфузории, не уступает роли земляных червей.

В протистофауне почв доминируют инфузории и голые и раковинные амебы. Из инфузорий особенно важны Colpodea, Hypotrichia и Prostomatea. Они питаются преимущественно суспензией из бактерий, дрожжей, спор грибов и т.д. Амебы захватывают главным образом прикрепленные к субстрату организмы. Как и в водных экосистемах, почвенные протисты избирательны в отношении размера пищи. Например, некоторые хищники питаются особями определенного, не перекрывающегося размера: 2–20 мкм и 20–200 мкм. Самые крупные протисты — это слизевики, которые в естественных условиях формируют плазмодии диаметром более 40 см, хотя и очень тонкие (см. рис. 28).

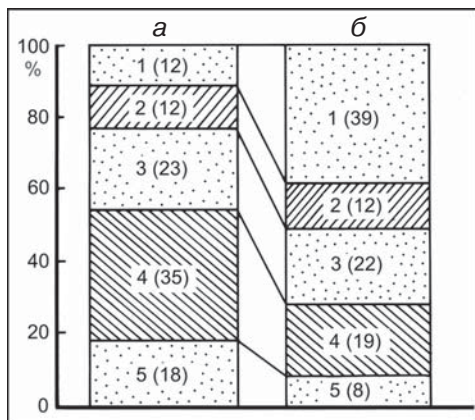


Рис. 370. Относительное обилие различных групп почвенных организмов: а — биомасса (сухой вес на квадратный метр) и б — численность (экземпляров на квадратный метр). 1 — протисты, 2 — мелкие многоклеточные, 3 — энхитреиды, 4 — микроартроподы, 5 — макроартроподы; в скобках указана доля обилия (по Персону с соавторами).

Симбиоз и паразитизм

Около 14 000 видов протистов тем или иным образом связаны с хозяевами. В зависимости от характера взаимодействия между организмами, их отношения определяются разными терминами. Если обоим партнерам выгодно сожительство, оно называется мутуализм или симбиоз; если же хозяин страдает, а паразит получает выгоду — это паразитизм; наконец, ассоциация организмов называется комменсализм, если один из них имеет определенную выгоду, не нанося при этом вреда другому. Во многих случаях тип взаимоотноше-

ний не очевиден. Симбиоз часто используется в качестве общего термина для всех типов отношений. Чтобы отразить пространственные отношения между организмами, используют другие термины: эктобионтный — живущий на поверхности другого организма, эндобионтный — живущий внутри другого организма, эндоцитобионтный — живущий внутри клетки другого организма. Все отношения могут быть временными или постоянными, облигатными или факультативными, а также могут относиться лишь к определенным стадиям жизненного цикла одного из партнеров. Передача осуществляется при заглатывании спор или цист, через переносчика, при половом контакте, трансвариально и плацентарно¹.

Протисты-комменсалы

Протисты часто прикрепляются к другим организмам. Если хозяин подвижен, то сожительство называется симфоризм. Хорошо изученные примеры — суктории и сидячие перитрихи, которые транспортируются кидариями, жуками-плавунцами, веслоногими рачками, полихетами и обитающими в воде улитками (рис. 371, 372). Выгода протистов, вероятно, состоит в расселении на относительно большие расстояния². Комменсал не оказывает никакого (или почти никакого) воздействия на хозяина. Предположительно, подобное

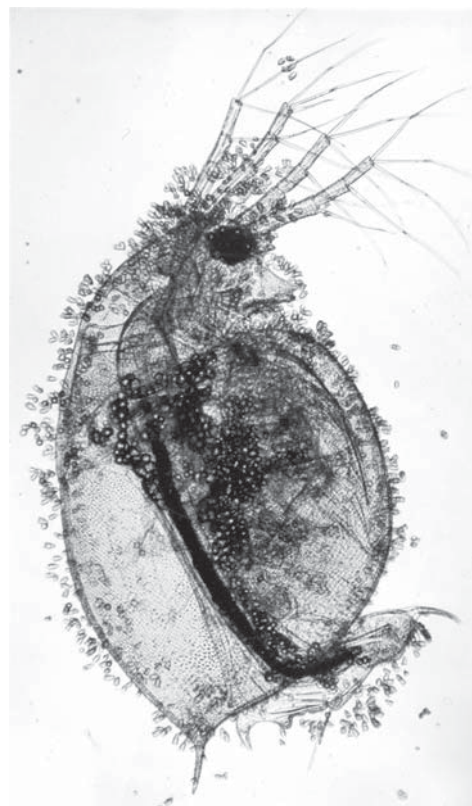


Рис. 371. Кругоресничные инфузории на дафнии (из: Hausmann and Rambow: Mikrokosmos 74 [1985] 208). Увел.: 50х.

сожительство может эволюционировать в паразитизм (например, *Ichthyophthirius multifiliis*, см. рис. 139).

Ряд протистов (например, ретортамонады, протеромонады, опалины) живут внутри уrogenитальной системы многоклеточных и не оказывают сколь-

¹ И трансфазно у хозяев, развитие которых проходит с метаморфозом, — у насекомых, клещей и др. — Прим. ред.

² Для неподвижно прикрепленных поселенцев-хищников выгодны создаваемые хозяином токи воды, приносящие пищу; например, сосущие инфузории *Dendrocometes paradoxus* — облигатные комменсалы рачков из отряда Amphipoda — поселяются по периферии жаберных лепестков. — Прим. ред.

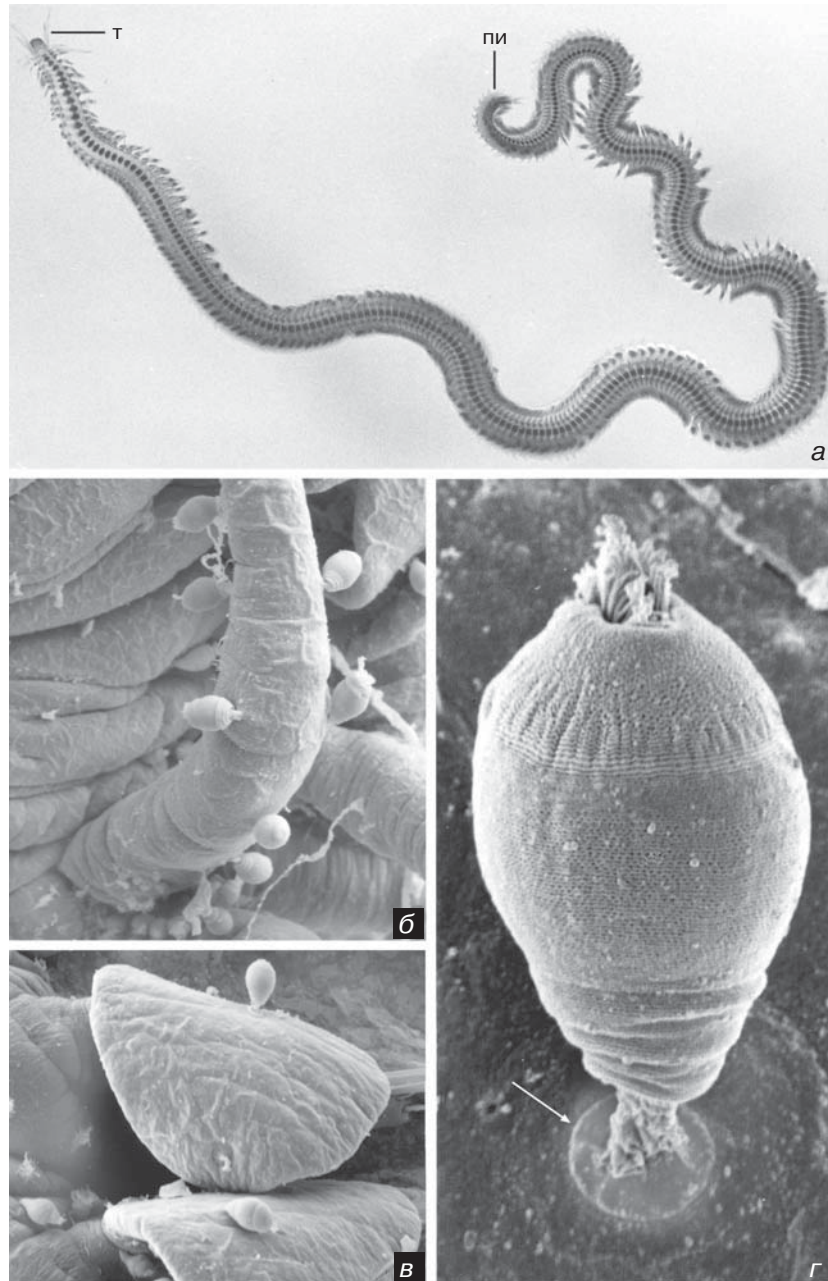


Рис. 372. Литоральная полихета *Anaitides mucosa* (а) с эктобионтными перитрихами на антеннах (б) и параподиях (в). Инфузории прикрепляются к поверхности хозяина при помощи стебелька с адгезивным диском (г, стрелка). пи — пигидий, т — головные щупальца (из: Hausmann: Mikrokosmos 69 [1980] 156). Увел.: а — 2,2х, б — 180х, в — 150х, г — 1 800х.

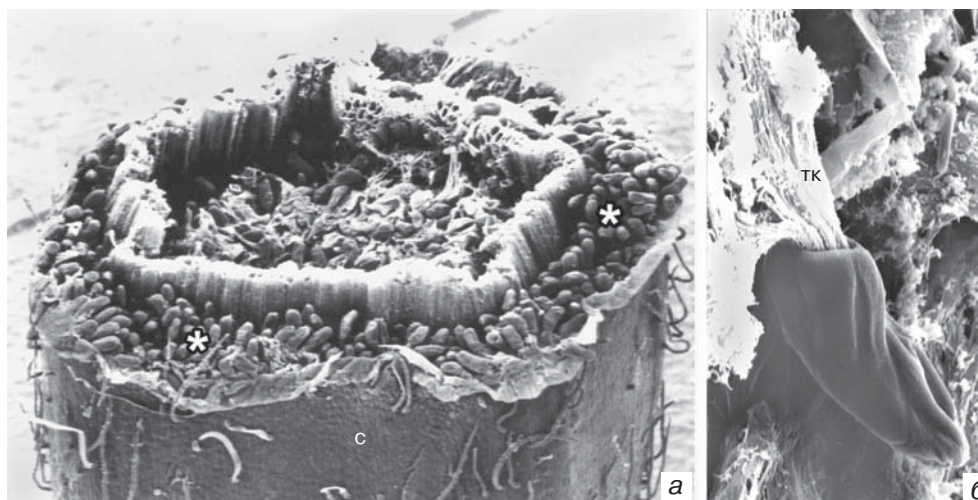


Рис. 373. Стебель (с) люцерны (*Medicago sativa*), разрушенный многочисленными энтодиниоморфными инфузориями *Epidinium* (а, *); которые фагоцитируют преимущественно ткани (тк) с тонкими клеточными стенками (б) (из: Vauchop: Appl. Environ. Microbiol. 37 [1979] 1217). Увел.: а — 40×, б — 350×.

нибудь заметного воздействия на хозяина. Инфузории из рубца жвачных определенно участвуют в переваривании съеденной растительности, но они, по-видимому, не жизненно необходимы для хозяина (рис. 373). Лишенные протистофауны жвачные животные обычно не испытывают каких-либо серьезных проблем. Однако, когда они питаются растениями, содержащими токсичные вещества, симбионты могут оказаться очень важны. Например, австралийские и малазийские жвачные, питавшиеся тропическим кустарником *Leucaena leucoccephala*, который содержит токсичную аминокислоту мимозин, страдали от нарушения беременности, вздутия

живота и очень медленно росли. После заражения их инфузориями-симбионтами от индонезийских и гавайских жвачных, не имевших таких проблем с пищеварением, они тоже оказались способны нейтрализовать мимозин.

Таким образом, инфузории *Entodiniomorpha* (см. рис. 126) являются комменсалами с очень высокой степенью специализации. Они неизвестны из каких-либо других биотопов, кроме кишечника или экскрементов растительноядных животных. Эти инфузории, по всей вероятности, имеют наземное происхождение, как и те амёбы, которые адаптировались к анаэробному существованию в экскрементах и навозе¹.

¹ По-видимому, в оригинальном тексте потерял фрагмент фразы. Авторы имеют в виду, что приспособленные к обитанию при низкой концентрации кислорода в почве протисты оказались преадаптированы к освоению такого богатого органикой субстрата, как экскременты крупных наземных позвоночных. А этот биотоп, в свою очередь, послужил, через контаминативное заражение, ступенью к колонизации пищеварительного тракта травоядных млекопитающих. — *Прим. ред.*

В этой связи следует упомянуть морские виды инфузорий *Metopus*, которые сходным образом перешли от обитания в дивергентном или к обитанию в кишечном тракте морских ежей.

Протисты-симбионты

Симбиотический характер сожительства протиста и многоклеточного ярко проявляется во взаимоотношениях жгутиконосцев с древоядными термитами и тараканами. Жгутиконосцы населяют задний отдел кишечника этих насекомых. Несомненно, трихомонады, гипермастигиды и оксимонады играют важную роль в переваривании поглощенной хозяином целлюлозы, хотя и не до конца понятно, какую именно. То, что хозяин не может существовать без эндобионта, было доказано в эксперименте, где термитов осторожно нагревали. Нагревание не вредило насекомым, но убивало протистов, и термиты вскоре погибали от голода. Личинки термитов и перелинявшие особи заражаются

жгутиконосцами через проктодеальное (анальное) питание, слизывая выделяемую взрослыми особями жидкость.

В экологическом плане исключительно важен симбиоз фототрофных одноклеточных с гетеротрофными протистами и многоклеточными (в частности, с кишечнополостными, плоскими червями, моллюсками). Протисты находятся внутри особых вакуолей, которые обособлены от пищеварительных. Наиболее примечательны CaCO_3 -продуцирующие протисты (например, фораминиферы) и многоклеточные (например, рифообразующие кораллы). Их эндосимбионты, преимущественно динофлагеллаты и диатомовые (зооксантеллы), смещают бикарбонат-карбонатное равновесие, поглощая CO_2 для фотосинтеза, что способствует осаждению карбоната кальция (рис. 374). Более того, водоросли-симбионты поглощают выделяемые хозяином азот- и фосфорсодержащие метаболиты, а также CO_2 , превращают их в усвояемую для хозяина форму и

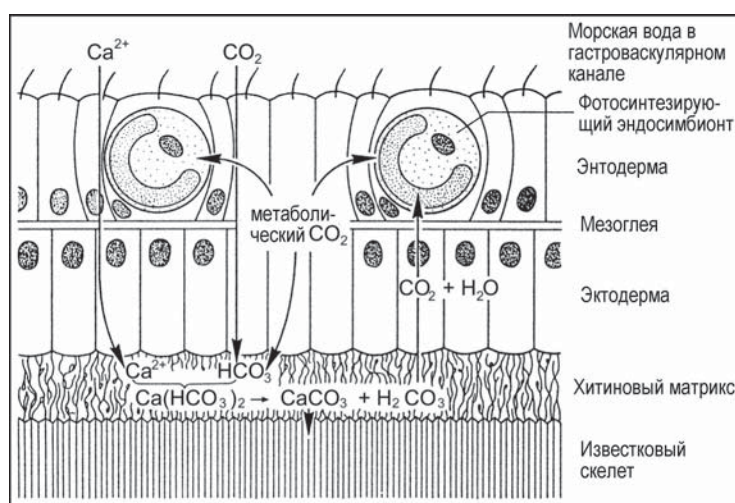


Рис. 374. Схема физиологических взаимодействий кораллов с их эндосимбиотными зооксантеллами (по Ремане и др.).

таким образом осуществляют рециклинг этих элементов. Итак, водоросли снабжают своих хозяев низкомолекулярными органическими веществами (сахарами, аминокислотами, жирными кислотами) и кислородом. Преимущество для водорослей — это дополнительные возможности по перемещению в пространстве (в том числе по отношению к источнику света. — *Прим. ред.*), если их хозяин подвижен. Фотосимбиоз — это экологическая стратегия для заселения местообитаний, прежде недоступных для одного или обоих партнеров, к примеру, бедных питательными веществами поверхностных вод¹. Становление симбиоза в эволюции часто сопровождается адаптивной радиацией хозяев, как это произошло у палеоценовых фораминифер.

Фототрофные динофлагеллаты, встречающиеся также в акантариях и полицистинах, способны жить вне хозяина (автономно). Дело в том, что гаметы хозяина не содержат симбионтов, поэтому зигота или молодая особь должны получить зооксантелл путем фагоцитоза. Помимо динофлагеллат, некоторые хризомонады, хлоромонады, празиномонады, гаптомонады и эвгленовые также способны жить внутриклеточно. Одна особь простейшего нередко служит прибежищем представителям нескольких видов микроводорослей. Например, в клетках крупных бентосных

фораминифер обнаруживается до 20 видов фототрофов. Внутриклеточные водоросли часто имеют морфологические особенности, отличающие их от свободноживущих форм (например, отсутствуют жгутики и клеточная стенка), поэтому определить их таксономическую принадлежность бывает непросто. Хозяин не позволяет фотосимбионту пролиферировать сверх меры. Один вариант контроля — это переваривание или экзоцитоз избытка симбиотических клеток, другой — ограничение подачи неорганических соединений.

Протисты-паразиты

Протисты выступают в роли эндобионтов² и внутриклеточных паразитов других протистов, многоклеточных животных и наземных растений. Наиболее серьезные заболевания, вызываемые протистами, — ложная мучнистая роса, сонная болезнь, лейшманиоз, амебиаз, кокцидиоз и малярия, были рассмотрены в соответствующих разделах главы «Эволюция и таксономия». По современным представлениям, эти патогены произошли от свободноживущих предков. Свидетельством тому служат так называемые амфизойные виды, например гетеролобозная амeba *Naegleria* и голая амeba *Acanthamoeba*, которые способны превращаться из свободноживущих бактериотрофных амев в опас-

¹ Авторы имеют в виду, что океанические поверхностные (0–150 м) воды в тропиках, в районах, удаленных от районов перемешивания и устьев рек, крайне обеднены соединениями азота и фосфора; соответственно, продукция свободноживущих водорослей невелика, и фотосимбиоз становится конкурентноспособным. — *Прим. ред.*

² Термин использован в данном разделе для обозначения тканевых и полостных паразитов. Неясно, почему из состава эндобионтов выведены внутриклеточные паразиты и почему в данной классификации не упомянуты эктопаразиты. — *Прим. ред.*

ных паразитов человека, вызывающих такие болезни, как менингит и воспаление роговицы глаза. Более того, обнаружены свободноживущие виды, которые можно интерпретировать в морфологическом и экологическом аспектах как переходные к паразитическим формам. Например, простейшее *Colpodella* (= *Spiromonas gonderi*, чье положение в системе выяснилось совсем недавно (см. рис. 83), имеет поразительное морфологическое сходство со спорозонтами Apicomplexa.

Несколько условно-патогенных протистов-паразитов, которые становятся патогенными при врожденном, приобретенном или вызванном лечением иммунодефиците, были известны десятилетиями, но в настоящее время привлекают пристальное внимание медицинской науки в связи с распространением СПИДа. В частности, кокцидия *Cryptosporidium parvum* вызывает чрезвычайно тяжелую диарею, а *Pneumocystis* — определенные типы пневмонии у пациентов с ослабленным иммунитетом.

К сожалению, и сейчас, как это ни удивительно, против протистов-паразитов не существует эффективных вакцин. Трудности возникают не только из-за того, что сложный жизненный цикл этих паразитов протекает со сменой хозяев и со сменой локализации в теле хозяина (внутри-, внеклеточно), но, главное, из-за их способности быстро изменять антигенные свойства плазмалеммы, что позволяет паразиту ускользать от иммунного ответа хозяина. Эту способность обозначают термином антигенная изменчивость.

Способность одноклеточных паразитов контролировать численность их

хозяев перспективна и привлекает внимание исследователей. Обнадеживающий пример — использование микроспоридий для уничтожения насекомых-вредителей. Предпринимаются попытки создать аналогичные системы биоконтроля. Морская звезда северо-тихоокеанского происхождения *Asterias amurensis* вселилась в прибрежные воды Австралии и наносит колоссальный ущерб экосистемам. Звезд можно заразить инфузорицей *Orchitophrya stellarum*. Инфузория, поедая сперматозоиды готовящейся к нересту особи, вызывает ее паразитарную кастрацию. Таким путем, паразит эффективно снижает плотность популяции хозяина.

Протисты-хозяева

Как упоминалось ранее, присутствие внутриклеточных фотосимбионтов очень выгодно их гетеротрофным хозяевам-протистам (рис. 375, 377). Факультативные или облигатные ассоциации с фототрофами известны почти для всех групп свободноживущих гетеротрофных протистов. Неотличимые от свободноживущих цианобактерии (фетосомы) или морфологически видоизмененные цианобактерии (цианеллы) обнаружены в криптомонадах и динофлагеллатах, а также в раковинной амebe *Paulinella chromatophora*. Зеленые водоросли *Chlorella* и *Trebouxia* часто живут в клетках инфузорий и амeboидных протистов (рис. 376, 377). Такие ассоциации обычно неустойчивы: если хозяина содержать в темноте, он переварит симбионта. В то же время встречаются и очень стойкие ассоциации, когда хотя бы один партнер не может

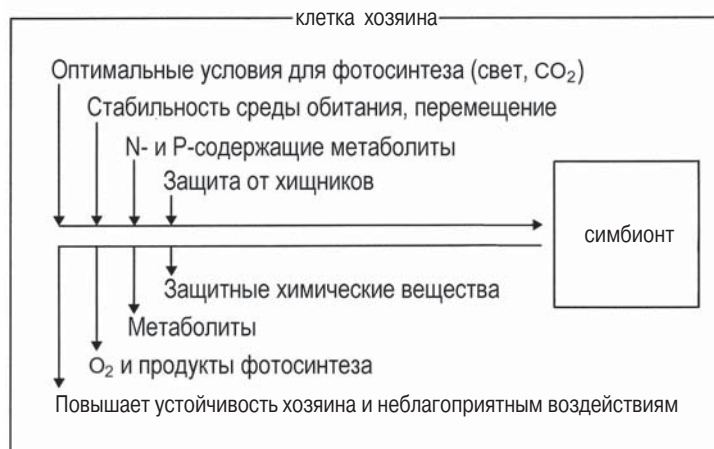


Рис. 375. Схема взаимоотношений гетеротрофного хозяина с фототрофным симбионтом.

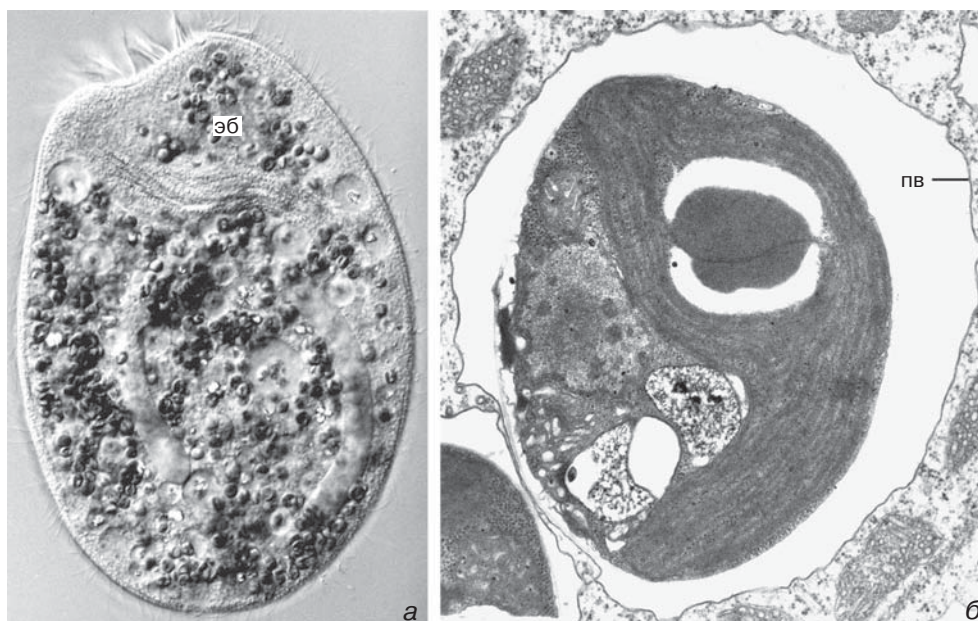


Рис. 376. Инфузория *Climacostomum virens* с эндобионтными клетками зеленой водоросли *Chlorella*: *a* — светоптика, *б* — ультратонкий срез. Эндобионт (эб) находится в периальгальной вакуоли (пв) (из: Reisser et al.: Protoplasma 119 [1984] 93). Увел.: *a* — 500×, *б* — 24 000×.

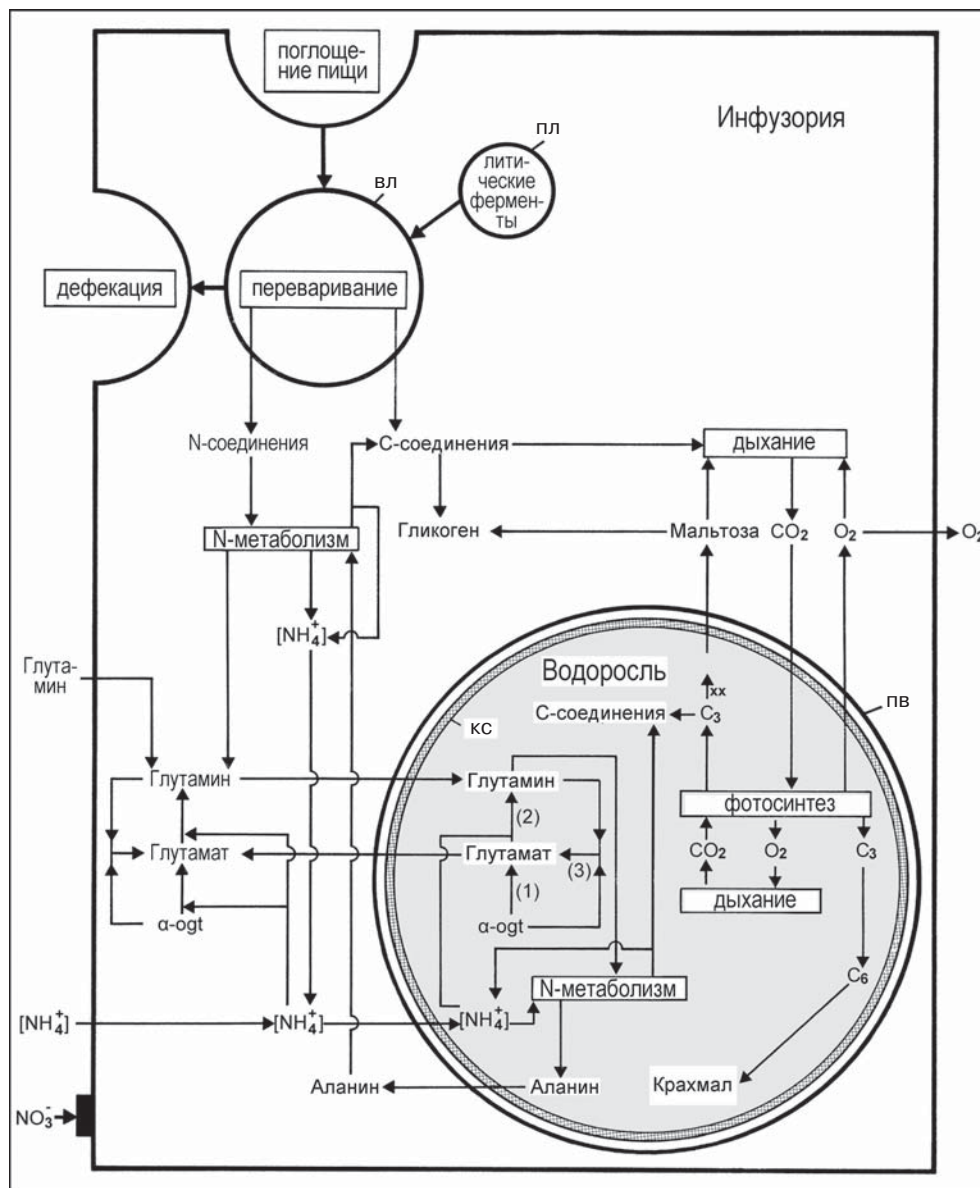


Рис. 377. Схема С- и N-метаболизма в эндобионтной ассоциации *Paramecium bursaria* и *Chlorella* sp. Инфузория питается бактериями и растет при освещенности, превышающей точку компенсации фотосинтеза. В темноте из крахмала образуется мальтоза. вл — вторичная лизосома, кс — клеточная стенка симбиотической *Chlorella*, пв — периальгальная вакуоль, пл — первичная лизосома, 1 — НАДН-зависимая глутаматдегидрогеназа, 2 — глутаминсинтаза, 3 — глутаматсинтаза, α-ogt — α-оксиглутарат (по Райзеру).

существовать независимо. Так, эндобионты¹ *Chlorarachnion* лишены митохондрий. Еще пример дают определенные актиноподы и инфузории. Поедая микроводоросли, они оставляют интактными их хлоропласты, которые еще какое-то время продолжают фотосинтезировать, поставляя органические вещества хищнику. Такую стратегию иногда называют клептопластией.

Определенный интерес для обсуждения филогении представляет собой динофлагеллата *Peridinium balticum*, которая некогда вступила с симбиотические отношения с диатомовой водорослью (см. рис. 31). Еще более паразитический пример симбиотической ассоциации находим у морской инфузории *Myrionecta (Mesodinium) rubra* (см. рис. 29). Ее эндосимбионты представлены клеточными фрагментами криптононад, лежащих в разных вакуолях хозяина. Один из таких фрагментов содержит ядро. Это единственный случай фрагментации симбионтов — уникальное явление среди протистов. Удивительно, что эта инфузория не имеет ни ротового аппарата, ни порошицы, поэтому остается загадкой, как они приобретают эндобионта и удаляют его остатки. Между тем, изолированные из природной среды бесцветные клетки без симбионтов в лабораторных условиях заглатывают и фрагментируют криптононад. Затем в течение примерно двух недель в них заметна отчетливая флюоресценция хлорофилла. За это время инфузории становятся полностью зависимыми от своих симбионтов, т.е. гетеротрофные организмы превращают-

ся в фототрофов. Помимо этого примера клептопластии неясно, имеют ли место в природе настоящие эндобионтные отношения с вертикальной передачей пластид или их остатков от одного поколения инфузорий к другому. Любые находки такого рода важны для понимания эволюции эукариот и исключительно полезны для развития теории симбиогенеза (см. рис. 29–31).

У многих протистов имеются эндобионтные прокариоты, которые не фотосинтезируют, но без них хозяин не может обойтись. Например, инфузория *Euplotes aediculatus* для успешного завершения бинарного деления нуждается в бактерии, называемой омикрон (*Polynucleobacter necessarius*). Какова функциональная роль эндобионта, пока неясно. В *Paramecium* обитают бактерии, условно названные каппа-, лямбда-, сигма-, пи- и мю-частицами. Их репродукция регулируется ядром хозяина. Показано, что лямбда-частицы обеспечивают хозяина необходимой для его жизнедеятельности фолиевой кислотой, поэтому он нежизнеспособен без эндосимбионтов.

Детально изучены свойства каппа-частиц, которые содержатся в клетках *Paramecium aurelia*, принадлежащих к так называемым клонам-убийцам. Каппа-частицы уничтожают *P. aurelia* других, чувствительных клонов, в клетках которых отсутствуют эти прокариоты. Каппа-частицы подразделяются на две популяции — «блестящие» и «светлые» («bright» и «non-bright»). Первые содержат светопреломляющее R-тело (refractile) и неспособны к делению. В «свет-

¹ Пример неудачен — здесь уже не симбионт, а хлоропласт. — Прим. пер.

лых» же частицах R-тело отсутствует и они продолжают делиться. R-тело представляет собой плотно свернутую ленту, которая способна мгновенно разворачиваться. Морфологически и функционально оно сходно с эжктосомой.

«Блестящие» каппа-частицы попадают в среду из клеток клон-убийцы. Если их затем фагоцитируют клетки чувствительного клон, R-тело выстреливает внутри пищеварительной вакуоли. В результате мембрана вакуоли разрывается и пищеварительные ферменты изливаются в цитоплазму. Одновременно с раскручиванием ленты высвобождаются вирусные частицы. Следствием этих событий является гибель чувствительной клетки. Есть предположение, что вирусы уже присутствуют в «светлой» каппа-частице в форме неактивных провирусов; после своей активации вирусы запускают синтез R-тела и одновременно препятствуют делению бактерии.

Бактерии, содержащиеся в цитоплазме ряда протистов из анаэробных местообитаний (*Pelomyxa*, *Mastigella*, *Tetramitus*), принимают на себя некоторые функции утраченных митохондрий. Эндобионтные бактерии жгутиконосцев из кишечника термитов или инфузорий из рубца жвачных вырабатывают целлюлазы для расщепления клетчатки.

Разнообразие свободноживущих протистов с прокариотами-эндобионтами гораздо выше, чем принято считать. В большинстве случаев неизвестно, оказывают ли эти прокариоты сколь-нибудь существенное воздействие на

своих хозяев. Какова бы ни была их функция, известно, что почти каждый компартмент клетки служит потенциальным микробиотопом для бактерий (рис. 378). Они обнаружены свободно лежащими в цитоплазме и кариоплазме, в различных типах вакуолей, в эндоплазматическом ретикулуме, в перинуклеарном пространстве, в альвеолах (особенно у цилиат) и даже (хотя и очень редко) в матриксе митохондрий. Бактерии пока ни разу не найдены в пластидах¹ и диктиосомах.

Например, виды *Holospora* внедряются в макронуклеус или микронуклеус *Paramecium* (рис. 378a). Инвазионные стадии *Holospora* поглощаются вместе с пищей (другими бактериями). Они покидают пищевую вакуоль, не разрушая ее мембрану, а затем транспортируются в ядро, где превращаются в вегетативную стадию. Позднее, после серии делений, возникают новые инвазионные стадии, которые выделяются во внешнюю среду и служат для заражения новых хозяев.

Протисты, несущие эндобионты бактерий, в ряде случаев выступают проводниками болезней человека и других организмов, так как служат резервуаром, в котором патоген сохраняется или пролиферирует. Например, было показано, что несколько штаммов грамотрицательной бактерии *Legionella pneumophila*, которая вызывает болезнь легионеров (легионеллез) и лихорадку Понтиак и потенциально летальна для людей пожилого возраста или с ослабленным иммунитетом, поселяются в ка-

¹ Прокариоты внутри хлоропласта обнаружены у динофлагеллаты *Woloszynskia pascheri* (Wilcox, 1986. *Protoplasma*, 135: 71–79). — Прим. ред.

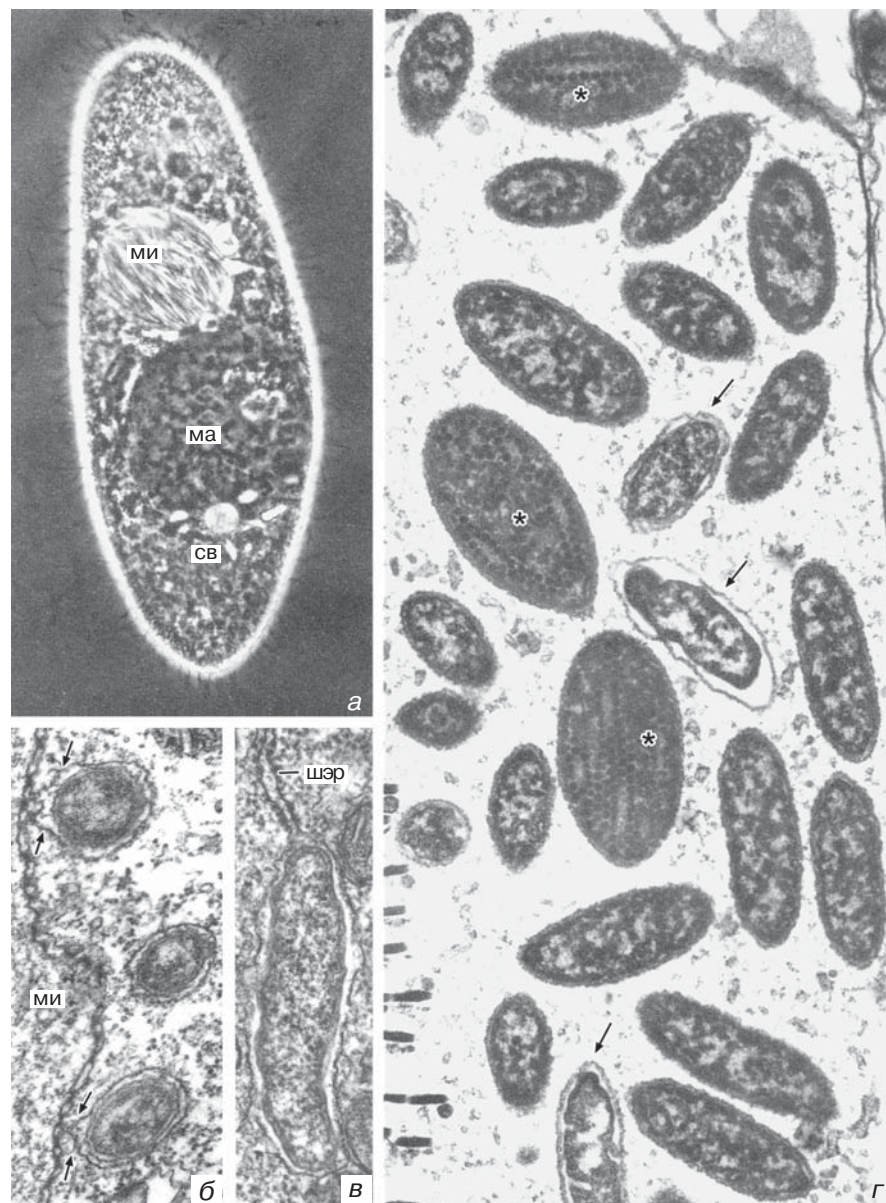


Рис. 378. Внутриклеточные бактерии: *Holospora elegans* внутри микронуклеуса (ми) *Paramecium caudatum* (а) и неидентифицированные бактерии в ядерной оболочке (стрелки) микронуклеуса *Paramecium caudatum* (б); бактерии в шероховатом эндоплазматическом ретикулуме *Entosiphon sulcatum* (шэр) (в); бактерии, свободно лежащие в цитоплазме или в вакуолях (стрелки) *Trichodina pediculus*, при этом некоторые бактерии заражены вирусом (*) (г). ма — макронуклеус, св — сократительная вакуоль (а — любезно предоставлен Х.-Д. Гёрцем, Штутгарт). Увел.: а — 520х, б — 14 000х, в — 15 000х, г — 11 600х.

честве факультативных эндобионтов в 13, по меньшей мере, видах протистов. Хозяевами выступают амебы (*Acanthamoeba castellanii*, *A. palestinensis*, *Hartmannella vermiformis*, *Naegleria* spp.) и инфузории (в частности, *Tetrahymena thermophila*). Бактерии преобразуют фагосому, так что она не подвергается закислению, и размножаются в ней. Здесь бактерии экспрессируют гены, которые неактивны у *Legionella pneumophila*, пока она находится вне хозяина, изменяют набор липидов и белков своей мембраны, заимствуют белки эукариот, повышают свою устойчивость к антибиотикам, становясь более вирулентными для человека. В результате такие формы вызывают более тяжелые респираторные заболевания, чем свободноживущие штаммы или штаммы, культивируемые на искусственных средах. В результате лизиса клетки хозяина-протиста или после формирования воздушно-капельной суспензии с бактериями, патоген начинает новый цикл инфицирования протистов или распространяется воздушно-капельным путем, попадая в легкие человека. Здесь бактерии заражают альвеолярные макрофаги и эпителиальные клетки, растут в них и размножаются, а затем вызывают их гибель точно так же, как они вызывают гибель одноклеточного хозяина. Такие протисты, начиненные патогенными бактериями, помимо естественных пресноводных биотопов — озер и рек — заселили в самых разных уголках мира искусственные водоемы с теплой водой, например градирни (охладители в системах водяного отопления), купальни, установки кондиционирования воздуха.

Многие другие микробы тоже используют протистов в качестве живого резервуара или транспортного средства для расселения. Например, человеческие патогены *Rickettsia* и *Chlamydia* успешно развиваются в свободноживущих амебах. Упоминания заслуживают *Aeromonas salmonicida*, *Edwardsiella tarda*, *Listeria monocytogenes*, *Mycoplasma* и *Vibrio cholerae*, которые заражают гетеротрофных протистов и размножаются в них. Сходным образом взаимодействуют с протистами и некоторые другие бактерии: *Pseudomonas* spp., *Salmonella* spp., *Shigella* spp. Помимо этиологических, интересны и эволюционные аспекты. Резонно предположить, что существует гораздо большее, чем ныне известно, количество видов бактерий, которые заселили эукариотную клетку и эксплуатируют ее в плане поддержания своей жизнедеятельности. По-видимому, во многих случаях бактерии длительное время взаимодействовали с протистами, постепенно совершенствуя при этом свою вирулентность, и лишь вторично стали вызывать заболевания высших животных и растений.

Взаимовыгодные отношения бактерий с протистами могут развиваться довольно быстро, в течение нескольких месяцев или немногих лет. Исследования, проведенные на лабораторном клоне *Amoeba proteus*, показали, что патогенная грамотрицательная бактерия (X-бактерия) снижает свою патогенность и становится симбионтом в тех амебах, которые выжили после микробных атак. Через 5 лет культивирования формируется облигатный симбиоз.

Совершенно особая ассоциация бактерий и жгутиконосцев населяет зад-

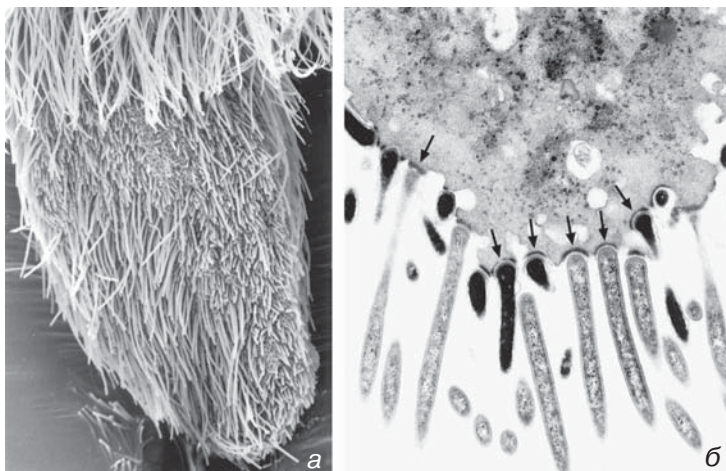


Рис. 379. Эктобионтные бактерии на поверхности жгутиконосца *Joenia* (а), прикрепленные к мембране хозяина специальными адгезивными структурами (б, стрелки) (из: Radek and Hausmann: Acta Protozool. 31 [1992] 93). Увел.: а — 1 000×, б — 8 000×.

ную кишку термитов. Наряду с внутрицитоплазматическими бактериями, у жгутиконосца имеются, как показано для гипермастигиды *Joenia*, и эктобионтные бактерии, плотно сидящие на плазмалемме хозяина (рис. 379). Помимо этого, палочковидные бактерии и спирохеты находятся во взвешенном состоянии в содержимом кишечника термита. Метаболические пути этой симбиотической ассоциации тесно связаны с обменом веществ насекомого-хозяина (рис. 380).

Трихомонада *Mixotricha paradoxa* обладает интересной биологической особенностью: к регулярным выступам поверхности клетки прикреплены спирохеты и палочковидные бактерии. Спирохеты ритмично колеблются, подобно ресничкам инфузорий, причем движение соседних спирохет согласовано. Эта согласованность обеспечивается гидродинамическим взаимодействием через вязкую среду. В результате все эктобионты колеблются метахронально, и в этом смысле они напоминают цили-

атуру инфузорий. Координированная работа спирохет обеспечивает плавание крупной клетки-хозяина, которая не способна перемещаться при помощи своих четырех коротких жгутиков. Другая важная функция эктобионтов — это, вероятно, усиление циркуляции окружающей хозяина жидкости, что улучшает доставку ему питательных веществ в перенаселенном кишечнике.

Протисты — хозяева и переносчики вирусов

Вирусы, обнаруженные в протистах, считаются, главным образом, их патогенами. К сожалению, сведения о вирусной цитопатологии протистов практически отсутствуют. Однако в течение последнего десятилетия было показано, что некоторые вирусы предположительно выполняют важную регуляторную роль в морских экосистемах. Вирусы лизируют клетки протиста-хозяина. Если хозяин претерпевает вспышку цветения, то вирус, соответственно наращи-

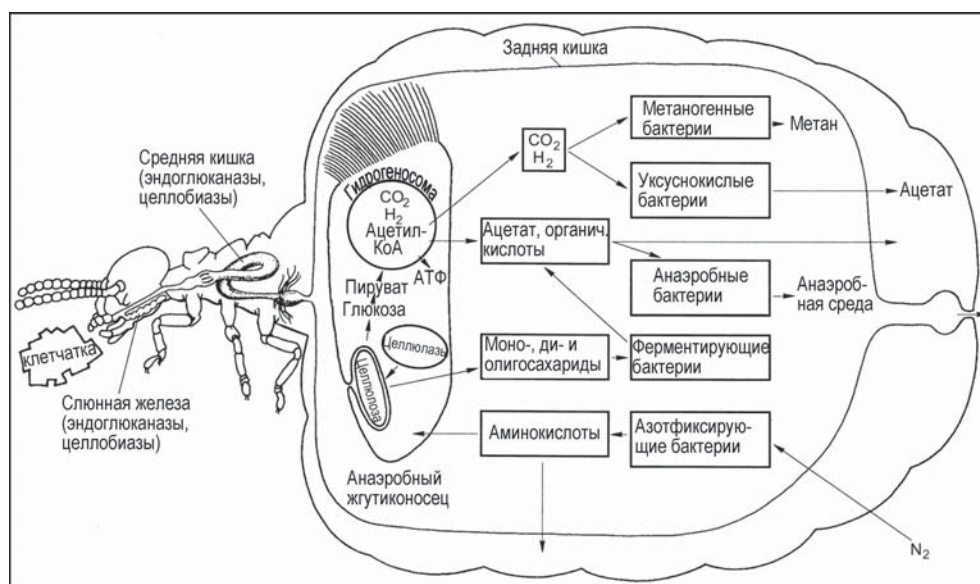


Рис. 380. Схема взаимоотношений обитающего в задней кишке термита жгутиконосца со своими эндобионтами (из: Radek: Ecotropica 5 [1999] 183).

вающий свое обилие, будет истреблять клетки хозяина и остановит лавинообразное увеличение его численности. Имеются документированные примеры: вирусная атака останавливала цветение рафидомонады *Heterosigma akashiwo* и примнезиомонады *Phaeocystis* в естественных биотопах. Сходные результаты были получены и в экспериментах с культурами микроводорослей. Исследуется возможность использования вирусов для прекращения цветения токсичных динофлагеллат.

Протисты зачастую выступают переносчиками вирусов (или вирусоподобных частиц), которые для самих протистов не патогенны. В этом отношении наиболее изучены представители *Phytophthora* и *Chytridiomycota*. Надо полагать, и другие протисты, поражающие корни растений, ввиду своей способности про-

бодать клеточные стенки могут выступать потенциальными или облигатными переносчиками вирусов. В этом смысле некоторые протисты, вероятно, играют столь же пагубную роль, как фитопатогенные нематоды и насекомые.

Считается, что среди плазмодиофорид несколько видов *Plasmodiophora* и близких родов (*Polymyxa*, *Spongospora*) являются специфичными переносчиками наносящих существенный экономический ущерб фитопатогенных вирусов, составляющих обособленную группировку. К ней принадлежат вирус кустистости земляного ореха (peanut clump virus), вирус метельчатости клубней картофеля (potato mop top virus) и вируса некроза кормовых бобов (broad bean necrosis virus). Вирусные частицы удерживаются на поверхности зооспор или персистируют в цитоплазме парази-

ческого протиста. Вирус накапливают и трофические стадии паразита, прорастающие ткань больного хозяина, и стадии, перемещающиеся в почве. Плазмодиофориды переносят и вирусы иной природы, в частности вирус закукливания овса (oat mosaic virus). Хитридиевый гриб *Olpidium brassicae* и близкие виды являются главными переносчиками вирусов некроза табака (tobacco necrosis virus) и некроза дыни (melon necrotic spot virus).

Биоразнообразие и биогеография протистов

Одноклеточные эукариоты чрезвычайно многообразны морфологически (рис. 381). К настоящему времени описано по меньшей мере 213 000 видов одноклеточных эукариот. Из них более 100 000 видов вымершие, и об этом не следует забывать при оценке биоразнообразия. В частности, исключительно в ископаемом состоянии известны 89% видов фораминифер, 65% радиолярий, 70% гаптомонад, 60% диатомовых, 55% динофлагеллат, 25% прازیнофитов, 15% хризомонад, 15% красных водорослей и 2,5% инфузорий. В геологических напластованиях обычно сохраняются только внешние покровы (раковинки, лорикки, инкрустированные теки), а также пропитанные кремнеземом или известью внеклеточные и внутриклеточные структуры: чешуйки, спикулы, шипы и т.д. Свободноживущие виды (в самом широком смысле) составляют по меньшей мере 85% от всех современных протистов.

Протисты — мелкие организмы, поэтому часто их не замечают и недоучитывают. Сравнительно мало работ опубликовано по биоразнообразию и биогеографии одноклеточных. Но даже эти немногочисленные исследования порождают вопросы. Существует ли относительно немного космополитных видов или имеется много видов с узкими ареалами? Вот вопрос, на который непросто ответить. Столкновение двух противоположных точек зрения сопровождается страстной научной дискуссией. Позиции двух групп ученых, в основном изучающих инфузорий, представлены ниже в качестве примера.

Одна группа утверждает, что: 1) большинство микроскопических организмов (< 1 мм), если не все, встречается всесветно; 2) количество их видов на планете относительно мало — например, инфузорий всего лишь около 3 000 видов; 3) большинство этих видов малочисленны или редки в любом конкретном местообитании, а их локальное разнообразие почти равно глобальному (т.е. «всё везде» — everything is everywhere). Например, при анализе 1 650 почвенных проб, собранных по всему миру, было выявлено только 95 таксонов инфузорий; в то же время, около трети всех известных видов почвенных протистов были обнаружены в Шотландии на лугу площадью в один гектар. Не было получено свидетельств в пользу существования видов с географически ограниченными ареалами.

Вторая же группа исследователей, напротив, полагает, что количество ныне известных видов протистов — лишь небольшая толика их истинного разнообразия и что существует бесчис-

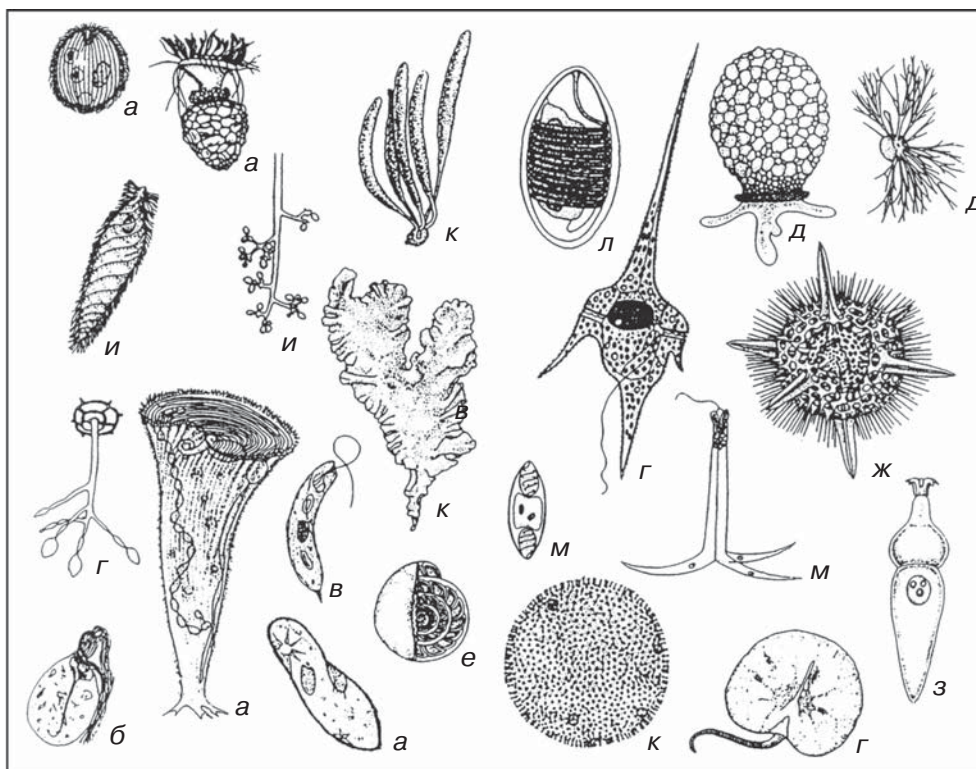


Рис. 381. Многообразие протистов — изображены избранные представители (без масштаба). а — четыре примера часто встречающихся свободноживущих инфузорий; б — два симбиотических бесцветных жгутиконосца; в — одна фотосинтезирующая эвглениды; г — две свободноживущие (вверху пресноводная, внизу морская) динофлагеллаты; д — раковинная амеба и фораминифера с различающимися псевдоподиями; е — раковинка фораминиферы-нуммулита; ж — радиолярия (скелет вскрыт, чтобы показать сложность его строения); з — септированная гregarина с эпимеритом; и — два сапрофита из хромистов; к — две морских водоросли и (внизу) пресноводная колония вольвокса; л — спора микроспоридии (сильно увеличена); м — две споры Мухозоа (биполярная спора микроспоридийной фазы и актиноспора с тремя створками) (из: Corliss: Acta Protozool. 41 [2002] 199).

ленное множество местных сообществ, характеризующихся своеобразием видового состава. Используя статистические оценки, приверженцы второй концепции, в частности, продемонстрировали, что прирост новоописанных видов остается постоянным на всем протяжении 20-летнего периода интенсивных исследований. Остается еще

много невыявленных видов, и по мере того, как специалисты их описывают, доля локального разнообразия в глобальном разнообразии неуклонно снижается. Тщательные исследования были предприняты с целью доказать ошибочность концепции «всё везде». В частности, на участке леса в Австрии была выполнена многократная съемка по учету

инфузорий, показавшая, что локальное их разнообразие составляет лишь 15% глобального. Подобные исследования представили свидетельства того, что по меньшей мере некоторые протисты эндемичны или имеют ограниченное биогеографическое распространение. Недооценка разнообразия протистов происходит в основном из того, что многие неописанные виды продолжают ускользать от внимания исследователей, так как эти виды не массовые и потому их нелегко заметить на фоне обильно представленных видов-убиквистов или когда они покоятся в инцистированном состоянии. Важна и квалификация исследователя. Если большую серию проб, взятых в пределах одного и того же биотопа, проанализирует опытный таксономист, он, вероятно, признает но-

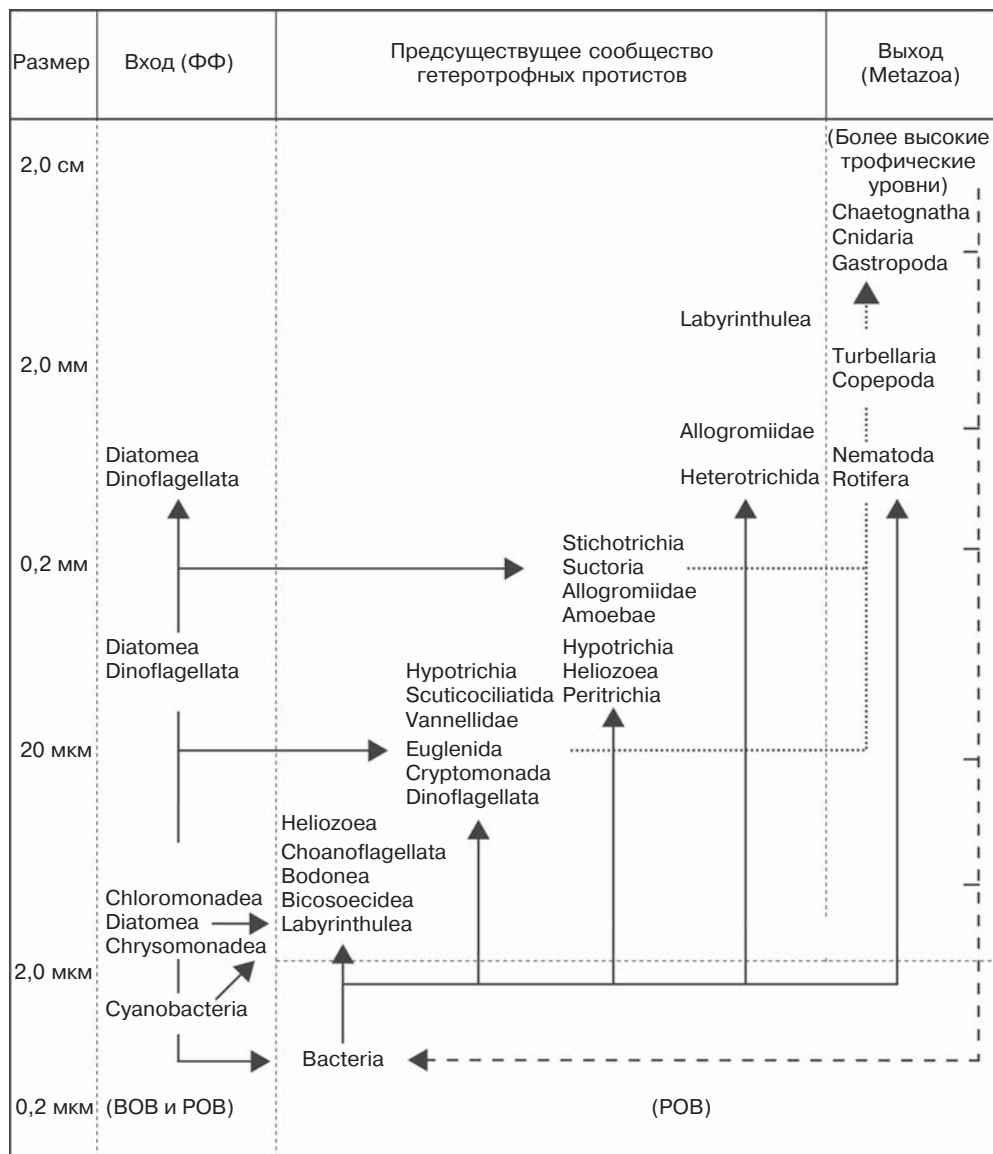
выми 30, а то и 50% всех обнаруженных видов. Кроме того, не надо забывать, что лишь малая доля природных объектов была исследована когда-либо на предмет их протистофауны. С учетом приведенных соображений, оценка общего числа современных видов инфузорий, вероятно, составит порядка 30 000.

Сходным образом, другие исследователи приводят доказательства того, что часто род протиста представлен в разных частях света разными видами. Иллюстрацией может служить карта распространения 12 видов *Tetrahymena* (рис. 382); к примеру, *T. australis* и *T. capricornis* встречаются только в Австралии. Амебы *Chaos carolinense* и *Ch. illinoisense* не обнаружены за пределами Северной Америки. Достоверные данные, однако, в большинстве случа-



Рис. 382. Распространение различных биологических видов морфологического комплекса *Tetrahymena pyriformis*. 1 — *T. thermophila*, 2 — *T. americanis*, 3 — *T. borealis*, 4 — *T. cosmopolitanis*, 5 — *T. pigmentosa*, 6 — *T. canadensis*, 7 — *T. tropicalis*, 8 — *T. hyperangularis*, 9 — *T. australis*, 10 — *T. capricornis*. Некоторые коллеги полагают, что эта карта в равной мере представляет пространственное распределение цилиатологов в мире.

Таблица 21. Трофические взаимоотношения в балластной цистерне



Примечание. Блоки: вход — фототрофный фитопланктон закачанной воды (ФФ); предсуществующее сообщество обитающих на дне цистерны гетеротрофных протистов; выход — сообщество покидающих цистерну многоклеточных, которые представляют собой более высокие трофические уровни. Взвешенное органическое вещество (BOB) и растворенное органическое вещество (POB), образующиеся в результате процессов разложения внутри цистерны (→), а также из закачанной морской воды

ев отсутствуют, поскольку этот аспект экологии протистов недостаточно разработан. Некоторые виды, по всей видимости, очень редки. Такова, например, инфузория *Folliculina boltoni* — единственная пресноводная фолликулина; остальные представители этого рода, в состав которого входят около 300 видов, — морские организмы. Даже один из самых крупных пресноводных протистов — фораминифера *Reticulompha filosa* — был обнаружен в пробах из естественных местообитаний только пять раз за последние 60 лет (в Северной Америке и Европе).

Некоторые протисты обитают исключительно в тропиках, причем это относится и к пресноводным, и к морским формам. Например, крупные фораминиферы¹ населяют только ярко освещенные мелководья. Ареалы паразитических и эктобионтных протистов определяются, главным образом, распространением их переносчиков и хозяев.

Всесветное распространение определенных видов протистов, вероятно, обусловлено наличием сходных или одинаковых микробиотопов в разных частях света и тем, что протисты име-

ют целый ряд преадаптаций и адаптаций для эффективного расселения. Более крупные организмы часто транспортируют протистов во влаге на поверхности своего тела. Ветер переносит цисты и спорангии порой на очень большие расстояния.

Международное морское сообщение играет немаловажную роль в распространении видов-вселенцев. Для многих протистов транспортировка в цистернах с балластной водой и на корпусе судна служит средством быстрой доставки в новые регионы. В нескольких миллилитрах балластной воды из цистерны емкостью 1000 тонн было обнаружено более 150 видов протистов. Проникновение чужеродных видов в естественные местообитания (биоинвазия) не только несет биогеографические последствия, но и представляет немалый риск для местных экосистем с их сложившимися сообществами протистов. Два вида диатомовых *Odontella* (= *Biddulphia*) *sinensis* и *Coscinodiscus wailesii* были завезены в Северное море с Дальнего Востока в XX веке и сейчас доминируют в местных фитопланктонных сообществах. Кроме того, протисты служат провиантом для многокле-

¹ «Крупные фораминиферы» («larger foraminifers» в специальной литературе и «large foraminifers» в популярной литературе): этим термином объединяют все семейства фотосимбионтсодержащих бентосных фораминифер; их взрослые особи всегда имеют макроскопический размер — несколько миллиметров или сантиметров в диаметре. — *Прим. ред.*

(на входе), служат для бактерий источником углерода. Бактерии (и фототрофные протисты) поглощаются мелкими и среднеразмерными гетеротрофными протистами и (в меньшей степени) некоторыми многоклеточными. Точечные стрелки относятся к протистам, служащим пищей для более крупных многоклеточных или их личинок. Все трофические группы ранжированы по размеру (по Хюльсману и Галилу).

точных в течение вояжа в балластной цистерне и, таким образом, в определенном смысле несут ответственность за появление агрессивных вселенцев, играющих негативную экологическую и экономическую роль. Печально известные примеры интродукции беспозвоночных — это вселение двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* в пресные воды США и гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черное и Азовское моря (табл. 21). Да и сами протисты-вселенцы порой весьма вредоносны. Так, непреднамеренная интродукция токсичных динофлагеллат в прибрежные воды Австралии нанесла колоссальный ущерб мидиевым хозяйствам.

Развитие международных пассажирских авиаперевозок способствует распространению протистов — паразитов человека. Возбудители болезней и их переносчики попадают в страны, где они до этого никогда не встречались, или проникают назад в регионы, где

были искоренены. Например, комар *Anopheles gambia* был завезен в Бразилию приблизительно в 1930 году, что вызвало устрашающую вспышку малярии. Выборочные проверки самолетов, приземляющихся на Гавайях, между 1964 и 1968 годами выявили 373 новых для этого острова вида насекомых, в числе которых 65 видов комаров. По всей вероятности, именно приток переносчиков стал причиной роста заболеваемости малярией в последние десятилетия в США и Северной Европе. Преобразование среды человеком служит процветанию определенных патогенных протистов. Вызываемый термофильной амобой *Naegleria fowleri* менингит в большинстве случаев сопровождается летальным исходом. Случаи заболевания уже зафиксированы в умеренных широтах; здесь амeba размножается в подогреваемых плавательных бассейнах и в системах циркуляции водяного охлаждения.

Заключительные замечания

Настоящая книга знакомит читателя с различными аспектами биологии одноклеточных эукариот. Помимо общей характеристики таксонов, здесь приведены избранные разделы по морфологии, подвижности, питанию, размножению, молекулярной биологии, поведению и экологии. Как отмечено во введении, протистология представляет

собой совокупность биологических дисциплин, которые позволяют пристальнее рассмотреть эукариотные организмы, объединяемые только одноклеточной организацией.

Протисты играют важную роль в повседневной жизни. Миллионы людей, практически все дикие и многие домашние животные страдают от пара-

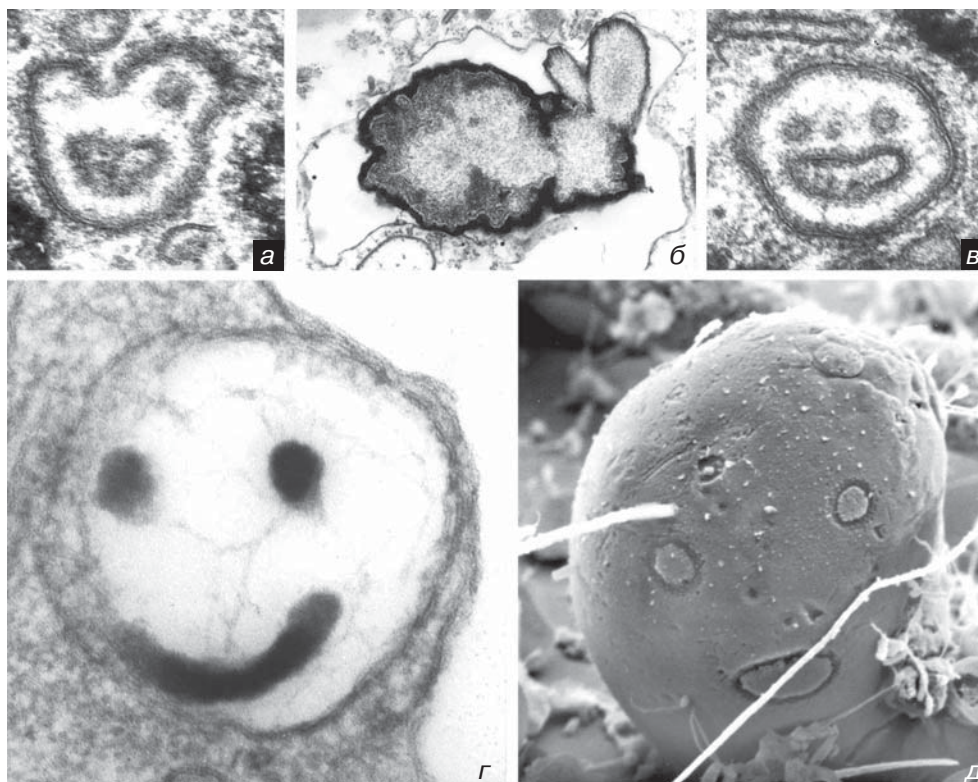


Рис. 383. Иногда протисты выглядят не только как многоклеточные (а, б) или смайлики (в, г), но и напоминают черты человеческого лица (д): а и в — парасомальные мешочки инфузории *Pseudomicrothorax dubius*, б — литосома инфузории *Climacostomum*, г — экстросома солнечника *Actinophrys sol*, д — спора гриба, атакованная амебами-вампирилладами (б — любезно предоставлен Д. Фишер-Дефо, Висбаден). Увел.: а — 80 000×, б — 20 000×, в — 80 000×, г — 55 000×, д — 4 000×.

зитических простейших. Поэтому разработка эффективных методов борьбы с ними, исследование взаимоотношений паразита и хозяина, а также лечение и профилактика заболеваний — самые насущные задачи в области протистологии. Все большее значение приобретают такие биотехнологические разработки, как выделение из протистов ферментов и жирных кислот или массовое производство водорослей в качестве корма. Более глубокое понимание роли, которую играют протисты в водных и наземных пищевых цепях, поможет сохранить современные экосистемы и повысить эффективность природопользования.

Протистология является междисциплинарной областью современной биологии, поэтому многие одноклеточные стали прекрасными модельными объектами для решения проблем клеточной биологии, биологии развития, биохимии и эволюционной биологии. Необходимо поощрять интерес начинающих биологов к этим удивительным существам, потому что будущее за теми биологами, которые хорошо знают протистов.

Наконец, протисты это удивительные и милые существа; мы испытываем радость, просто наблюдая их под микроскопом (рис. 383)... и очень расстраиваемся, когда видим их раздавленными покровным стеклом (рис. 384).

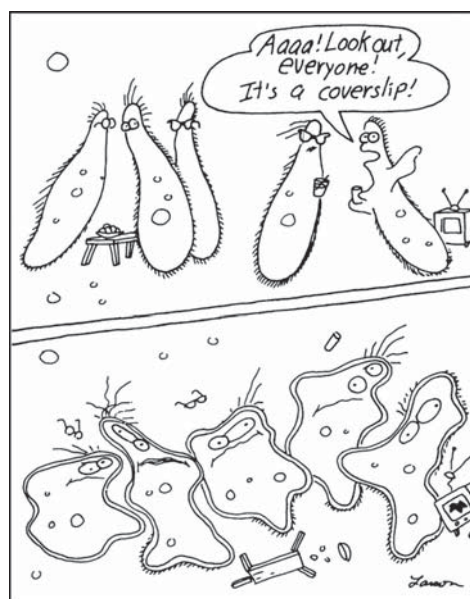


Рис. 384. Зарисовка, иллюстрирующая опасности, подстерегающие протистов под покровным стеклом (любезно предоставлена Г. Ларсоном, Сиэтл).

Библиография

Протозоологические журналы и периодические издания

- ACTA Protozoologica, основан в 1963, издательство: Институт экспериментальной биологии им. Ненского, Варшава, Польша.
- ARCHIV FÜR PROTISTENKUNDE, основан в 1901, издательство: Gustav Fischer Verlag, Йена, Германия, 1998 переименован в PROTIST, издательство Urban & Fischer Verlag, Йена, Германия.
- JOURNAL OF PROTOZOOLOGY, основан в 1947, 1993 переименован в JOURNAL OF EUKARYOTIC MICROBIOLOGY, издательство: Общество Протозологов, Allen Press, Лауренс, США.
- PROTISTOLOGICA, основан в 1965, издательство: CNRS, Париж, Франция, 1987 переименован в EUROPEAN JOURNAL OF PROTISTOLOGY, издательство: Urban & Fischer Verlag, Йена, Германия.
- PROTISTOLOGY, основан в 1999, издательство «Тесса», С-Петербург, Россия.

Труды Международных протозоологических конгрессов

- I: Прага, Чехословакия, 1961.
Ludvík, J., J. Lom, J. Vávra (eds), Czechoslovak Academy of Sciences, Prague 1963.
- II: Лондон, Англия, 1965.
Neal, R. A. (ed), Excerpta Medica Foundation, Amsterdam 1965.
- III: Ленинград, СССР, 1969.
Strelkov, A. A., K. M. Sukhanova, I. B. Raikov (eds), Nauka, Leningrad 1969.
- IV: Клермон-Ферран, Франция, 1973.
Puytorac, J. de, J. Grain (eds), Paul Couty, Clermont-Ferrand 1974.
- V: Нью Йорк, США, 1977.
Hutner, S. H., L. K. Bleyman (eds), Pace University, New York 1978.

- VI: Варшава, Польша, 1981.
Dryl, S., S. L. Kazubski, L. Kuznicki, J. Ploszaj (eds), Acta Protozoologica, Special Congress Volume, part I + II, Warsaw 1982 + 1984.
- VII: Найроби, Кения, 1985.
Gardiner, P. R., L. H. Otieno (eds), Insect Sci. Applic., Special Congress Volume, Oxford 1986.
- VIII: Цукуба, Япония, 1989.
Nozawa, Y. (ed), Zoological Science, Supplement, Daigaku Letterpress, Hiroshima 1990.
- IX: Берлин, Германия, 1993.
Hausmann, K., N. Hülsmann (eds), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1994.

История

- Bradbury, S.: The microscope. Past and present. Pergamon, Oxford 1968.
- Corliss, J. O.: A salute to fifty-four great microscopists of the past: a pictorial footnote to the history of protozoology. Trans. Amer. Micros. Soc. 97 (1978) 419; 98 (1979) 26.
- Corliss, J. O.: Historically important events, discoveries, and works in protozoology from the mid-17th to the mid-20th century. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 42 (1991) 45.
- Dobell, C.: Antony van Leeuwenhoek and his «little animals». Bale, Sons & Danielsson, London 1932.
- Ford, B. J.: The Leeuwenhoek legacy. Biopress, Bristol 1991.
- Vickerman, K., M. Sleight, B. Leadbeater, S. McCready: A century of protozoology in Britain. The British Section of the Society of Protozoologists, 2000.
- Wolf, M., K. Hausmann: Protozoology from the perspective of science theory — History and concept of a biological discipline. Linzer biol. Beitr. 33 (2001) 461.

Учебники

- Anderson, O. R.: Comparative protozoology. Ecology, physiology, life history. Springer Verlag, Berlin 1987.

- Bütschli, O.: Protozoa. In: Bronn, H. G. (Hrsg): Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Winter, Heidelberg 1880-1889.
- Chen, T. T.: Research in protozoology, vol. I-IV. Pergamon, New York 1967-1972.
- Coombs, G. H., M. J. North (eds): Biochemical protozoology. Taylor & Francis, New York 1991.
- Doflein, F., E. Reichenow: Lehrbuch der Protozoenkunde, 6. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Jena 1949-1953.
- Dogiel, V. A. (revised by J. I. Poljanski, E. M. Chejsin): General protozoology, 2nd ed. Clarendon, Oxford 1965.
- Farmer, J. N.: The protozoa. Introduction to protozoology. Mosby, St. Louis 1980.
- Grassé, P.-P.: Protozoaires. In: Traité de Zoologie, vol. I, 1+2, and II, 1+2. Masson, Paris 1952/1953, 1984, 1994.
- Grell, K. G.: Protozoology, 3rd ed. Springer Verlag, Berlin 1973.
- Harrison, F. W., J. O. Corliss (eds): Protozoa. In: F. W. Harrison (ed): Microscopic anatomy of invertebrates, vol. 1. Wiley-Liss, New York 1991.
- Hyman, L. H.: The invertebrates, vol. 1: Protozoa through Ctenophora. McGraw Hill, New York 1940.
- Kidder, G. W.: Protozoa. In: I. M. Florkin, B. T. Scheer (eds): Chemical zoology, vol. I. Academic Press, London 1967.
- Kudo, R. R.: Protozoology, 6th ed. Thomas, Springfield 1971.
- Levandowsky, M., S. H. Hutner: Biochemistry and physiology of protozoa, vol. I-IV. Academic Press, London 1979-1981.
- Lipps, J. H. (ed): Fossil prokaryotes and protists. Blackwell Scientific Publications, London 1993.
- Mackinnon, D. L., R. S. J. Hawes: An introduction to the study of protozoa. Clarendon, Oxford 1961.
- Margulis, L., J. O. Corliss, M. Melkonian, D. J. Chapman (eds): Handbook of protozoology. Jones & Bartlett, Boston 1990.
- Margulis, L., H. I. McKhann, L. Olendzenski (eds): Illustrated glossary of protozoology. Jones & Bartlett, Boston 1993.
- Mehlhorn, H., A. Ruthmann: Allgemeine Protozoologie. Gustav Fischer Verlag, Jena 1992.
- Puytorac, de P., J. Grain, J.-P. Mignot: Précis de protistologie. Boubée, Paris 1987.
- Sleigh, M.: Protozoa and other protists, 2nd ed. Arnold, London 1989 (first published as «The biology of protozoa», 1973).
- Wenyon, C. M. Protozoology. Balliere, Tindall & Cox, London 1926.

Монографии по четырем основным типам организации простейших

Жгутиконосцы

- Anderson, D. M., A. W. White, D. G. Baden (eds): Toxic dinoflagellates. Elsevier Science Publisher, Amsterdam 1986.
- Berner, T (ed): Ultrastructure of microalgae. CRC Press, Boca Raton 1993.
- Bold, H. C., M. J. Wynne: Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall, Englewood Cliffs 1978.
- Bourelly, P.: Les algues d'eau douce, tome I-III. Boubée, Paris 1966-1970.
- Cox, E. R. (ed): Phytoflagellates. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1980.
- Dodge, J. D.: The fine structure of algal cells. Academic Press, London 1973.
- Fott, B.: Algenkunde, Gustav Fischer Verlag, Jena 1959.
- Green, J. C., B. S. C. Leadbeater (eds): The haptophyte algae. Oxford University Press, Oxford 1994.
- Green, J. C., B. S. C. Leadbeater W. L. Diver (eds): The chromophyte algae: problems and perspectives. Clarendon Press, Oxford 1989.
- Hoek, C. van den, D. G. Mann, H. M. Jahns: Algae. Cambridge University Press, Cambridge 1995.
- Leadbeater, B. S. C., J. C. Green (eds): The flagellates — Unity, diversity and evolution. Taylor & Francis, London 2000.
- Moestrup, Ø.: Flagellar structure in algae — A review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fuco-phyceae), Euglenophyceae, and *Reckertia*. Phycologia 21 (1982) 427.

- Patterson, D. J., J. Larsen: The biology of free-living heterotrophic flagellates. Clarendon Press, Oxford 1991.
- Pickett-Heaps, J. D.: Green algae — Structure, reproduction and evolution in selected genera. Sinauer, Sunderland 1975.
- Pringsheim, E. G.: Farblose Algen — Ein Beitrag zur Evolutionsforschung. Gustav Fischer Verlag, Jena 1963.
- Round, F. E.: The ecology of algae. Cambridge University, Cambridge 1983.
- Spector, D. L.: Dinoflagellates. Academic Press, London 1984.
- Taylor, F. J. R. (ed): The biology of dinoflagellates. Blackwell Scientific Publications, Oxford 1987.
- Tomas, C. R. (ed): Marine phytoplankton: a guide to naked flagellates and coccolithophorids. Academic Press, London 1993.
- Wiessner, W, D. G. Robinson, R. C. Starr (eds): Algal development — Molecular and cellular aspects. Springer Verlag, Berlin 1987.
- zoenfauna, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1991.
- Rondanelli, E.G. (ed): Amphizoic amoebae. Human pathology. Piccin, Padova 1987.
- Takahashi, K.: Radiolaria: flux, ecology, and taxonomy in the Pacific and Atlantic. Woods Hole Oceanogr. Inst., Ocean Biocoenosis, Series No. 3, Woods Hole 1991.

Споровики

- Davies, S. F. M., L. P. Joyner, S. B. Kendall: Coccidiosis. Oliver & Boyd, London 1963.
- Dubey, J. P., C. A. Speer, R. Fayer (eds): Sarcocystosis of animals and men. CRC Press, Boca Raton 1989.
- Garnham, P. C. C.: Malaria parasites and other haemosporidia. Blackwell, Oxford 1966.
- Hammond, D. M., P. L. Long: Coccidia: *Eimeria*, *Isoospora*, *Toxoplasma*, and related genera. University Park, Baltimore 1973.
- Kreier, J. P.: Malaria, vol. I–III. Academic Press, London 1980.
- Levine, N. D.: Protozoan parasites of domestic animals and of man, 2nd ed. Burgess, Minneapolis 1973.
- Levine, N. D.: The protozoan phylum Apicomplexa, vol. I + II. CRC Press, Boca Raton 1988.
- Long, P. L.: The biology of Coccidia. Arnold, London 1982.
- Long, P. L.: Coccidiosis of man and domestic animals. CRC Press, Boca Raton 1990.
- Ristic, M. (ed): Babesiosis of domestic animals and man. CRC Press, Boca Raton 1988.
- Schlotysek, E.: Fine structure of parasitic protozoa. Springer Verlag, Berlin 1979.

Саркодовые

- Anderson, O. R.: Radiolaria. Springer Verlag, Berlin 1983.
- Boltovsky, E., R. Wright: Recent Foraminifera. Junk, The Hague 1976.
- Hedley, R. H., C. G. Adams: Foraminifera, vol. I + II. Academic Press, London 1974–1978.
- Hemleben, C.H., M. Spindler, O. R. Anderson: Modern planktonic Foraminifera. Springer Verlag, Berlin 1989.
- Jones, R. W.: The Challenger Foraminifera. Oxford University Press, Oxford 1994.
- Lee, J. J., O. R. Anderson: Biology of Foraminifera. Academic Press, London 1991.
- Loeblich, A. R., H. Tappan: Foraminiferal genera and their classification, part I + II. Chapman & Hall, New York 1988.
- Martinez, A. J.: Free-living amebas: natural history, prevention, diagnosis, pathology, and treatment of disease. CRC Press, Boca Raton 1985.
- Murray, J. W.: Ecology and palaeoecology of benthic Foraminifera. Wiley & Sons, New York 1991.
- Page, F. C., F. J. Siemensma: Nackte Rhizopoden und Heliozoa. In: D. Matthes (Hrsg): Proto-

Инфузории

- Aescht, E.: Catalogue of the generic names of ciliates (Protozoa, Ciliophora). Denisia 1 (2001) 1.
- Berger, H.: Catalogue of ciliate names — 1. Hypotrichs. Verlag Helmut Berger, Salzburg 2001.
- Corliss, J. O.: The ciliated protozoa — Characterization, classification and guide to the literature, 2nd ed. Pergamon, Oxford 1979.

- Curds, C. R.: British and other freshwater ciliated protozoa, Part I. Ciliophora: Kinetofragminophora. In: D. M. Kermack, R. S. K. Barnes (eds): Synopsis of the British fauna. Cambridge University, Cambridge 1982.
- Curds, C. R., M. A. Gates, D. McL. Roberts: British and other freshwater ciliated protozoa, Part II. Ciliophora: Oligohymenophora and Polyhymenophora. In D. M. Kermack, R. S. K. Barnes (eds): Synopsis of the British fauna. Cambridge University, Cambridge 1983.
- Dragesco, J.: Cilies libres du Cameroun. Ann. Fac. Sci. Yaounde, Yaounde 1970.
- Dragesco, J., A. Dragesco-Kerneis: Cilies mesosammiques littoraux. Systematique, morphologie, ecologie. Trav. Stat. Biol. Roscoff (N. S.) 12 (1960) 1.
- Dragesco, J., A. Dragesco-Kerneis: Cilies libres de l'Afrique intertropicale. Editions de l'ORSTOM, Paris 1986.
- Fenchel, T., B. J. Finlay: The biology of free-living anaerobic ciliates. Europ. J. Protistol. 26 (1991) 201.
- Foissner, W., S. Agatha, H. Berger: Soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Namibia (South-west Africa), with emphasis on two contrasting environments, the Etosha Region and the Namib Desert. Denisia 5 (2002) 1.
- Gall, J. G. (ed): The molecular biology of ciliated protozoa. Academic Press, London 1986.
- Hausmann, K., P. C. Bradbury (eds): Ciliates: cells as organisms. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1996.
- Jones, A. R.: The ciliates. Hutchinson, London 1974.
- Lynn, D. H.: The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated protozoa. Biol. Rev. 56 (1981) 243.
- Lynn, D. H., E. B. Small: A revised classification of the phylum Ciliophora Doflein, 1901. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 47 (1997) 65.
- Matthes, D., W. Guhl, G. Haider: Suctoria und Urceolariidae (Peritricha). In: Matthes, D. (Hrsg): Protozoenfauna, vol. 7, 1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1988.
- Petz, W., W. Song, N. Wilbert: Taxonomy and ecology of the ciliate fauna (Protozoa, Ciliophora) in the endopagial and pelagical of the Weddel Sea, Antarctica. Stapfia 40 (1995) 1.

Монографии по избранным группам и видам

Acanthamoeba

- Byers, T. J.: Growth, reproduction and differentiation in *Acanthamoeba*. Int. Rev. Cytol. 61 (1979) 283.

Amoeba

- Jeon, K. W.: The biology of *Amoeba*. Academic Press, London 1973.

Blepharisma

- Giese, A. C.: *Blepharisma* — The biology of a light-sensitive protozoon. Stanford University, Stanford 1973.

Chlamydomonas

- Harris, E. H.: The *Chlamydomonas* sourcebook — A comprehensive guide to biology and laboratory use. Academic Press, London 1989.

Cryptosporidium

- Dubey, J. P., C. A. Speer, R. Fayer: Cryptosporidiosis of man and animals. CRC Press, Boca Raton, Florida 1990.
- Fayer, D. (ed): *Cryptosporidium* and cryptosporidiosis. CRC Press, Boca Raton 1997.
- Tzipori, S., Widmer, G.: The biology of *Cryptosporidium*. Contrib. Microbiol. 6 (2000) 1.

Dasycladales

- Berger, S., M. J. Kaeffer: Dasycladales — An illustrated monograph of a fascinating algal order. Thieme Verlag, Stuttgart 1992.

Dictyostelida

- Kessin, R. H.: *Dictyostelium* — Evolution, cell biology, and the development of multicellularity. Cambridge University Press, Cambridge 2001.
- Raper, K. B.: The dictyostelids. Princeton University Press, Princeton 1984.

Entamoeba

Ravdin, J. (ed): Amebiasis - Human infection by *Entamoeba histolytica*. Churchill, Livingstone 1988.

Euglena

Buetow, D. E.: The biology of *Euglena*, vol. I–IV. Academic Press, London 1968–1989.
 Gojdics, M.: The genus *Euglena*. University of Wisconsin, Madison 1953.
 Leedale, G. F.: Euglenoid flagellates. Prentice-Hall, Englewood Cliffs 1967.
 Leedale, G. F.: The euglenoids. Oxford University Press, Oxford 1971.
 Wolken, J. J.: *Euglena*. An experimental organism for biochemical and biophysical studies, 2nd ed. Appleton, New York 1967.
 Folliculinidae.
 Hadzi, J.: Studien über Follikulinen. Dela Slov. Akad. Znan. Umet. Hist. Nat. Med. 4 (1951) 1.

Giardia

Meyer, E. A. (ed): Giardiasis. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1990.
 Thompson, R. C. A., J. A. Reynoldson, A. J. Lymbery (eds): *Giardia*: from molecules to diseases. CAB International, Oxon 1994.

Kinetoplastida

Lumsden, W. H. R., D. A. Evans: Biology of the Kinetoplastida, vol. I + II. Academic Press, London 1976 + 1979.

Mallomonas

Siver, P. A.: The biology of *Mallomonas* — Morphology, taxonomy and ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1991.

Microsporidia

Bulla, L. A., T. C. Cheng: Comparative Pathobiology, vol. 1: Biology of the Microsporidia, vol. II: Systematics of the Microsporidia. Plenum, London 1976, 1977.
 Canning, E. U., J. Lom: The Microsporidia of vertebrates. Academic Press, London 1986.
 Sprague, W.: Systematics of the Microsporidia. Plenum, New York 1977.

Weiser, J.: Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. In: Zwölfer, W. (Hrsg): Monographien zur Angewandten Entomologie, Nr. 17. Paul Parey, Hamburg 1961.

Naegleria

de Jonckheere, J. F.: A century of research on the amoeboid flagellate genus *Naegleria*. Acta Protistologica 41 (2002) 309.
 John, D. T.: Primary amebic meningoencephalitis and the biology of *Naegleria fowleri*. Ann. Rev. Microbiol. 36 (1982) 101.

Opalina

Metcalf, M. M.: The opalinid ciliate infusorians. Smithsonian Institution, Bulletin 120, Washington 1923.
 Metcalf, M. M.: Further studies on the opalinid ciliate infusorians and their hosts. Proceedings of the United States National Museum 87 (1940) 465.

Ophryoglena

Canella, M. F., I. Rocchi-Canella: Biologie des *Ophryoglena* (cilies hymenostomes histophages). Ann. Univ. Ferrara 3 (1976) 1.

Oxytrichidae

Berger, H.: Monograph of the Oxytrichidae (Ciliophora, Hypotrichia). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1999.

Paramecium

Ehret, C. F., G. de Haller: Origin, development, and maturation of organelles and organelle systems of the cell surface in *Paramecium*. J. Ultrastruct. Res., Suppl. 6 (1963) 1.
 Görtz, H.-D.: *Paramecium*. Springer Verlag, Berlin 1988.
 Janisch, R.: Biomembranes in the life and regeneration of *Paramecium*. Purkyne University, Brno 1987.
 Jurand, A., G. G. Selman: The anatomy of *Paramecium aurelia*. Macmillan St. Martin's Press, New York 1969.
 Kalmus, H.: *Paramecium* — Das Pantoffeltierchen. Gustav Fischer Verlag, Jena 1931.

- van Wagtendonk, W. J.: *Paramecium* — A current survey. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1974.
- Wichterman, R.: The biology of *Paramecium*, 2nd ed. Plenum, New York 1986.

Pneumocystis

- Cushion, M. T.: *Pneumocystis carinii*. In: Collier, L., A. Balows, M. Sussmann (eds): Topley and Wilson's microbiology and microbial infections, vol. 4. Oxford University Press, New York 1998.
- Hopkin, J. M.: *Pneumocystis carinii*. Oxford University Press, Oxford 1991.
- Walzer, P. D.: *Pneumocystis carinii* pneumonia, 2nd ed. Marcel Dekker, New York 1994.

Stentor

- Tartar, V.: The biology of *Stentor*. Pergamon, Oxford 1961.

Tetrahymena

- Asai, D. J., J. D. Forney (eds): *Tetrahymena thermophila*. Academic Press, London 2000.
- Elliott, A.: The biology of *Tetrahymena*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg 1973.
- Hill, D. L.: The biochemistry and physiology of *Tetrahymena*. Academic Press, London 1972.
- Nilsson, J. R.: Physiological and structural studies on *Tetrahymena pyriformis* GL. C. R. Lab. Carlsberg 40 (1976) 215.

Toxoplasma

- Dubey, J. P., C. P. Beattie: Toxoplasmosis of animals and man. CRC Press, Boca Raton 1988.

Трихомонады

- Kulda, J., J. Cerkasov (eds): Trichomonads and trichomoniasis. Acta Universitatis Carolinae — Biologica 30 (1986) 177.

Trypanosoma

- Black, S. J., J. R. Seed (eds): The African trypanosomes. Kluwer Academic Publishers, Boston 2001.
- Englund, P. T., S. L. Hajduk, J. C. Marini: The molecular biology of trypanosomes. Ann. Rev. Biochem. 51 (1982) 695.

- Gibson, W.: Sex and evolution in trypanosomes. Int. J. Parasitol. 31 (2001) 643.

- Hoare, C. A.: The trypanosomes of mammals. Blackwell Scientific Publisher, Oxford 1972.
- Suza, W de.: Cell biology of *Trypanosoma cruzi*. Int. Rev. Cytol. 86 (1984) 197.

Urceolariidae

- Haider, G.: Monographie der Familie Urceolariidae (Ciliata, Peritricha, Mobilialia) mit besonderer Berücksichtigung der im süddeutschen Raum vorkommenden Arten. Parasitol. Schr. Reihe 17 (1964) 1.

Кокколитофорида

- Winter, A., W. G. Siesser (eds): Coccolithophores. Cambridge University Press, Cambridge 1994.

Кольподо

- Foissner, W.: Class Colpodea (Ciliophora). In: Matthes, D. (Hrsg): Protozoenfauna, Vol. 4/1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1993.

Миксомицеты

- Olive, L. S.: The myxozoa. Academic Press, London 1975.

Микоспоридии

- Kent, M. L., K. B. Andree, J. L. Bartholomew, M. El-Matbouli, S. S. Desser, R. H. Devlin, S. W. Feist, R. P. Hedrick, R. W. Hoffmann, J. Khattra, S. L. Hallett, R. J. G. Lester, M. Longshaw, O. Palenzeula, M. E. Siddall, C. Xiao: Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. J. Eukaryot. Microbiol. 48 (2001) 395-413.

Хризифиты

- Duff, K., B. A. Zeeb, J. P. Smol: Atlas of chrysophycean cysts, vol. I. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1995.
- Kristiansen, J., R. A. Andersen (eds.): Chrysophytes: aspects and problems. Cambridge University Press, Cambridge 1986.
- Kristiansen, J., G. Cronberg (eds): Chrysophytes: progress and new horizons. Nova Hedwigia Beih. 114 (1996) 1.

- Kristiansen, J., G. Cronberg, U. Geissler (eds): Chrysophytes: developments and perspectives. *Nova Hedwigia Beih.* 95 (1989) 1.
- Sandgren, C. D., J. P. Smol, J. Kristiansen (eds.): Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development. Cambridge University Press, Cambridge 1995.
- Wilkinson, A. N., B. A. Zeeb, J. P. Smol: Atlas of chrysophycean cysts, vol. II. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2001.
- Patterson, D. J.: The diversity of eukaryotes. *The American Naturalist* 65 (1999) S96.

ЭВОЛЮЦИЯ

Общая систематика

- Cavalier-Smith, T.: Eukaryote kingdoms: seven or nine? *BioSystems* 14 (1981) 461.
- Cavalier-Smith, T.: Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiol. Rev.* (1993) 953.
- Cavalier-Smith, T. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73 (1998) 203.
- Corliss, J. O.: An interim utilitarian («user-friendly») hierarchical classification and characterization of the protists. *Acta Protozool.* 33 (1994) 1.
- Corliss, J. O.: Biodiversity, classification, and numbers of species of protists. In: Raven, P. H., T. Williams (eds): *Nature and human society — The quest for a sustainable world.* National Academic Press, Washington 2000.
- Corliss, J. O.: Biodiversity and biocomplexity of the protists and an overview of their significant roles in maintenance of our biosphere. *Acta Protozool.* 41 (2002) 199.
- Grell, K. G.: *Unterreich Protozoa, Einzeller oder Urtiere.* In: Gruner, H.-E. (Hrsg): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie.* 5. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1993.
- Honigberg, B. M., E. C. Bovee, J. O. Corliss, M. Gojdics, R. P. Hall, R. R. Kudo, N. D. Levine, A. R. jr. Loeblich, J. Weiser, H. D. Wenrich: A revised classification of the phylum Protozoa. *J. Protozool.* 11 (1964) 7.
- Levine, N. D., J. O. Corliss, F. E. G. Cox, G. Deroux, J. Grain, B. M. Honigberg, G. F. Leedale, A. R. Loeblich III, J. Lom, D. Lynn, E. G. Merinfeld, F. C. Page, G. Poljanski, V. Sprague, J. Vavra, F. G. Wallace: A newly revised classification of the protozoa. *J. Protozool.* 27 (1980) 37.
- Coombs, G. H., K. Vickerman, M. A. Sleigh and A. Warren (eds): *Evolutionary relationships among protozoa.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1998.
- Gibbs, S. R.: The chloroplast endoplasmatic reticulum: structure, function, and evolutionary significance. *Int. Rev. Cytol.* 72 (1981) 49.
- Jeon, K. W.: Integration of bacterial endosymbionts in amoebae. *Int. Rev. Cytol. (suppl.)* 14 (1983) 29.
- Lee, R. E., P. Kugrens: Relationship between the flagellates and the ciliates. *Microbiol. Rev.* 56 (1992) 529.
- Martin, W., M. Müller: The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392 (1998) 37.
- Ragan, M. A., D. J. Chapman: *A biochemical phylogeny of the protists.* Academic Press, London 1978.
- Schlegel, M.: Protist evolution and phylogeny as discerned from small subunit ribosomal RNA sequence comparisons. *Europ. J. Protistol.* 27 (1991) 207.
- Sitte, P.: Symbiogenetic evolution of complex cells and complex plastids. *Europ. J. Protistol.* 29 (1993) 131.
- Sogin, M. L.: Early evolution and the origin of eukaryotes. *Current Opinion in Genetics and Development* 1 (1991) 457.
- Sogin, M. L., H. J. Elwood, J. H. Gunderson: Evolutionary diversity of eukaryotic small-subunit rRNA genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83 (1986) 1383.
- Stoebe, B., U.-G. Maier: One, two, three: nature's tool box for building plastids. *Protoplasma* 219 (2002) 123.
- Taylor, F. J. R.: On dinoflagellate evolution. *BioSystems* 13 (1980) 65.
- Taylor, F. J. R., D. J. Blackburn, J. Blackburn: The redwater ciliate *Mesodinium rubrum* and its «incomplete symbionts» — A review including new ultrastructural observations. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 28 (1971) 391.

Морфология и физиология**Скелетные структуры**

- Anderson, O. R.: Cytoplasmic origin and surface deposition of siliceous structures in Sarcodina. *Protoplasma* 181 (1994) 61.
- Bouck, G. B., H. Ngo: Cortical structure and function in euglenoids with references to trypanosomes, ciliates and dinoflagellates. *Int. Rev. Cytol.* 169 (1996) 268.
- Corliss, J. O.: Protozoan cysts and spores. In: *The Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group, London 2000.
- Corliss, J. O., S. C. Esser: Comments on the role of the cyst in the life cycle and survival of free-living protozoa. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 93 (1974) 578.
- Grain, J.: The cytoskeleton in protists: nature, structure, and functions. *Int. Rev. Cytol.* 104 (1986) 153.
- Gutiérrez, J. C., A. Marint Gonzales, T. Matsusaka: Towards a generalized model of encystment (cryptobiosis) in ciliates: a review and a hypothesis. *BioSystems* 24 (1990) 17.
- Leadbeater, B. S. C., R. Riding (eds): *Biomineralization in lower plants and animals*. Clarendon Press, Oxford 1986.
- Melkonian, M., R. A. Andersen, E. Schnepf: *The cytoskeleton of flagellate and ciliate protists*. Springer Verlag, Wien 1991.
- Menzel, D. (ed): *Cytoskeleton of algae*. CRC Press, Boca Raton 1992.
- Morrill, L. C., A. R. Loeblich III: Ultrastructure of the dinoflagellate amphiesma. *Int. Rev. Cytol.* 82 (1983) 151.
- Mulisch, M.: Chitin in protistan organisms — Distribution, synthesis, and deposition. *Europ. J. Protistol.* 29 (1993) 1.
- Wetherbee, R., R. A. Anderson, J. D. Pickett-Heaps (eds): *The protistan cell surface*. Springer Verlag, Wien 1994.

Прикрепительные органеллы

- Hovasse, R., J.-P. Mignot, L. Joyon, J. Baudoin: Etude comparee des dispositifs servants à la fixation chez les protistes. *Ann. Biol.* 11 (1972) 1.

Экструсомы

- Haacke-Bell, B., R. Hohenberger-Bregger, H. Plattner: Trichocysts of *Paramecium* — Secretory organelles in search of their function. *Europ. J. Protistol.* 25 (1990) 289.
- Harumoto, T., A. Miyake: Defensive function of extrusomes in ciliates. *Protozool. Monographs XX* (2003) X.
- Hausmann, K.: Extrusive organelles in protists. *Int. Rev. Cytol.* 52 (1978) 197.
- Hovasse, R.: Trichocystes, corps trichocystoïdes, cnidocystes et colloblastes. *Protoplasmatologia III F* (1965).
- Hovasse, R., J.-P. Mignot: Trichocystes et organites analogues chez les protistes. *Ann. Biol.* 14 (1975) 397.
- Krüger, F.: Die Trichocysten der Ciliaten im Dunkelgebild. *Zoologica* 91 (1936) 1.
- Plattner, H., N. Klauke: Calcium in ciliated protozoa: sources, regulation, and calcium-regulated cell functions. *Int. Rev. Cytol.* 201 (2001) 115.
- Rosati, G.: Epixenosomes: symbionts of the hypotrich ciliates *Euplotidium itoi*. *Symbiosis* 26 (1999) 1.

Сократительные вакуоли

- Allen, R. D., Y. Naitoh: Osmoregulation and contractile vacuoles of protozoa. *Int. Rev. Cytol.* 215 (2002) 351.
- Dodge, J. D.: The ultrastructure of the dinoflagellate pusule: a unique osmoregulatory organelle. *Protoplasma* 75 (1972) 285.
- Hausmann, K., D. J. Patterson: Contractile vacuole complexes in algae. In: W. Wiessner, W., D. Robinson, R. C. Starr (eds): *Compartments in algal cells and their interaction*. Springer Verlag, Berlin 1984.
- Heuser, J., Q. Zhu, M. Clarke: Proton pumps populate the contractile vacuoles of *Dictyostelium* amoebae. *J. Cell Biol.* 121 (1993) 1311.
- Kitching, J. A.: Contractile vacuoles. *Biol. Rev.* 3 (1938) 403.
- Kitching, J. A.: Contractile vacuoles of protozoa. *Protoplasmatologia III D* (1956).
- Patterson, D. J.: Contractile vacuoles and associated structures: their organization and function. *Biol. Rev.* 55 (1980) 1.

Другие органеллы

- Blackman, M. J., L. H. Bannister: Apical organelles of Apicomplexa — Biology and isolation by subcellular fractionation. *Mol. Biochem. Parasitol.* 117 (2001) 11.
- Dubremetz, J. F., N. Garcia-Reguet, V. Conseil, M. N. Fourmaux: Apical organelles and host-cell invasion by Apicomplexa. *Int. J. Parasitol.* 28 (1998) 1007.
- Fenchel, T., B. J. Finlay: The structure and function of Müller vesicles in loxodid ciliates. *J. Protozool.* 33 (1986) 69.
- Gleeson, M. T.: The plastid in Apicomplexa: What use is it? *Int. J. Parasitol.* 30 (2000) 1053.
- Hackstein, J. H. P., A. Akhmanova, F. Voncken, A. van Hoek, T. von Alen, B. Boxma, S. Y. Moon-van der Staay, G. van der Staay, J. Leunissen, M. Huynen, J. Rosenberg, M. Veenhuis: Hydrogenosomes: convergent adaptations of mitochondria to anaerobic environments. *Zoology* 104 (2001) 290.
- Hannert, V., P. A. M. Michels: Structure, function and biogenesis of glycosomes in Kinetoplastida. *J. Bioenerg. Biomembr.* 26 (1994) 205.
- Lynn, D. H., S. Frombach, M. S. Ewing, K. M. Kocan: The organelle of Lieberkühn as a synapomorphy for the Ophryoglenina (Ciliophora: Hymenostomatida). *Trans. Am. Microsc. Soc.* 110 (1991) 1.
- Marechal, E., M. F. Cesbron-Delauw: The apicoplast: a new member of the plastid family. *TPS* 6 (2001) 200.
- Morris, J. C., M. E. Drew, M. M. Klingbeil, S. A. Motyka, T. T. Saxowsky, Z. Wang, P. T. Englund: Replication of kinetoplast DNA: an update for the new millenium. *Int. J. Parasitol.* 31 (2001) 453.
- Müller, M.: The hydrogenosome. *J. Gen. Microbiol.* 139 (1993) 2879.
- Müller, M.: Core carbohydrate metabolism of extracellular amitochondriate parasitic protists. In: Marr, J., T. Nilsen, R. Komuniecki (eds): *Molecular medical parasitology*. Academic Press, London 2002.
- Opperdoes, F. R., P. A. M. Michels: The glycosomes of the Kinetoplastida. *Biochimie* 75 (1993) 231.
- Pitelka, D. R.: *Electron-microscopic structure of protozoa*. Pergamon, Oxford 1963.
- Plattner, H. (ed): *Membrane traffic in protozoa*, part I + II. JAI Press, Greenwich 1993.
- Rybicka, K.-K.: Glycosomes — The organelles of glycogen metabolism. *Tiss. & Cell* 28 (1996) 253.
- Stuart, K., J. E. Feagin: Mitochondrial DNA of kinetoplastids. *Int. Rev. Cytol.* 148 (1992) 65.

Подвижность

- Allen, R. D., N. Kamiya (eds): *Primitive motile systems in cell biology*. Academic Press, London 1964.
- Amos, W. B., J. G. Duckett (eds): *Prokaryotic and eukaryotic flagella*. Cambridge University Press, Cambridge 1982.
- Bloodgood, R. A. (ed): *Ciliary and flagellar membranes*. Plenum Press, New York 1990.
- Cachon, J., M. Cachon: *Movement by non-actin filament mechanisms*. *BioSystems* 14 (1981) 313.
- Fukui, Y.: Toward a new concept of cell motility: cytoskeletal dynamics in amoeboid movement and cell division. *Int. Rev. Cytol.* 144 (1993) 85.
- Grebecki, A.: Membrane and cytoskeleton flow in motile cells with emphasis on the contribution of free-living amoebae. *Int. Rev. Cytol.* 148 (1994) 37.
- Komnick, H., W. Stockem, K.-E. Wohlfarth-Bottermann: *Cell motility: mechanisms in protoplasmic streaming and amoeboid movement*. *Int. Rev. Cytol.* (1973) 169.
- Machemer, H.: Electromotor coupling in cilia. In: Lüttgau, H. S. (ed): *Membrane control of cellular activity*. *Fortschr. Zool.* 33 (1986) 205.
- Machemer, H.: Motor control of cilia. In: Görtz, H.-D. (ed): *Paramecium*. Springer Verlag, Berlin 1988.
- Machemer, H.: Cilia in cell motility: membrane-controlled rotary engines. *Zool. Sci.* 7 (1990) 23.
- Machemer, H., J. de Peyer: Swimming sensory cells: electrical membrane parameters, receptor properties and motor control in ciliated

- protozoa. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1977 (1977) 86.
- Melkonian, M (ed): Algal cell motility. Current Phycology, vol. III. Chapman and Hall, New York 1992.
- Parducz, B.: Ciliary movement and coordination in ciliates. Int. Rev. Cytol. 21 (1967) 91.
- Preston, T. M., C. A. King: Strategies for cell-substratum dependent motility among protozoa. Acta Protozool. 35 (1996) 3.
- Preston, T. M., C. A. King, J. S. Hyams: The cytoskeleton and cell motility. Chapman and Hall, New York 1990.
- Sleigh, M. A.: Cilia and flagella. Academic Press, London 1974.
- Stockem, W., W. Клопока: Ameboid movement and related phenomena. Int. Rev. Cytol. 112 (1988) 137.
- Stockem, W., K. Brix: Analysis of microfilament organization and contractile activities in *Physarum*. Int. Rev. Cytol. 149 (1994) 145.
- Taylor, D. L., J. S. Condeelis: Cytoplasmic structure and contractility in amoeboid cells. Int. Rev. Cytol. 56 (1979) 57.
- Захват пищи, переваривание, дефекация**
- Allen, R. D.: Membranes of ciliates: ultrastructure, biochemistry and fusion. In: Poste, G., L. Nicolson (eds): Membrane fusion. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1978.
- Allen, R. D.: *Paramecium* phagosome membrane: from oral region to cytoproct and back again. J. Protozool. 31 (1984) 1.
- Allen, R. D., A. K. Fok: Membrane trafficking and processing in *Paramecium*. Int. Rev. Cytol. 198 (2000) 277.
- Chapman-Andresen, C.: Studies on pinocytosis in amoebae. C. R. Lab. Carlsberg 33 (1962) 73.
- Fok, A. K., R. D. Allen: The phagosomelysosome membrane system and its regulation in *Paramecium*. Int. Rev. Cytol. 123 (1990) 61.
- Hausmann, K.: Food acquisition, food ingestion and food digestion by protists. Jpn. J. Protozool. 35 (2002) 85.
- Kitching, J. A.: Food vacuoles. Protoplasmatologia III D (1965).
- Mast, S. O.: The food-vacuole in *Paramecium*. Biol. Bull. 92 (1947) 31.
- Nisbet, B.: Nutrition and feeding strategies in protozoa. Croom Helm, London 1984.
- Radek, R., K. Hausmann: Endocytosis, digestion, and defecation in flagellates. Acta Protozoologica 33 (1994) 127.
- Schnepf, E., M. Elbrachter: Nutritional strategies in dinoflagellates — A review with emphasis on cell biological aspects. Europ. J. Protistol. 28 (1992) 3.
- Sikora, J.: Cytoplasmic streaming in *Paramecium*. Protoplasma 109 (1981) 57.
- Stockem, W., K. E. Wohlfarth-Bottermann: Pinocytosis (endocytosis). In: Lima de Faria, A. (ed): Handbook of molecular cytology. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1969.
- Verni, F., P. Gualtieri: Feeding behaviour in ciliated protists. Micron 28 (1997) 587.
- Морфогенез и размножение**
- Adl, S. M., J. D. Berger: Commitment to division in ciliate cell cycles. J. Euk. Microbiol. 43 (1996) 77.
- Aufderheide, K. J., J. Frankel, N. E. Williams: Formation and positioning of surface-related structures in protozoa. Microbiol. Rev. 44 (1980) 252.
- Beisson, J., M. Jerka-Dziadosz: Polarities of the centriolar structure: morphogenetic consequences. Biol. Cell 91 (1999) 367.
- Berger, J. D.: Riding the ciliate cell cycle — A thirty-five-year prospective. J. Euk. Microbiol. 48 (2001) 505.
- Frankel, J. (ed): Pattern formation: ciliate studies and models. Oxford University Press, New York 1989.
- Fulton, C.: Cell differentiation in *Naegleria gruberi*. Ann. Rev. Microbiol. 31 (1977) 597.
- Grimes, G. W., K. J. Aufderheide: Cellular aspects of pattern formation: the problem of assembly. Monographs in Developmental Biology, vol. 22. Karger, Basel 1991.
- Grimstone, A. V.: Fine structure and morphogenesis in protozoa. Biol. Rev. 36 (1961) 97.

- Jeon, K. W., J. F. Danielli: Microsurgical studies with large free-living amoebas. *Int. Rev. Cytol.* 56 (1979) 57.
- Jerka-Dziadosz, M.: Control of pattern formation in ciliated protozoa. In: Nover L., F. Lynen, K. Mothes (eds): *Cell compartmentation and metabolic channeling*, Gustav Fischer Verlag, Jena 1980.
- Lwoff, A.: *Problems of morphogenesis in ciliates*. Wiley, New York 1950.
- Menzel, D.: The role of the cytoskeleton in polarity and morphogenesis of algal cells. *Curr. Opin. Cell Biol.* 8 (1996) 38.
- Nanney, D. L.: *Experimental ciliatology: an introduction to genetic and developmental analysis in ciliates*. Wiley, New York 1980.
- Ядро и половой процесс**
- Ameisen, J. C.: The evolutionary origin and role of programmed cell death in single-celled organisms: a new view of executioners, mitochondria, host-pathogen interactions, and the role of death in the process of natural selection. In: Lockshin, R. A., Z. Zakeri, J. L. Tilly (eds): *When cells die*. Wiley-Liss, New York 1998.
- Beale, G. H.: *The genetics of Paramecium aurelia*. Monographs of experimental biology. Cambridge University Press, Cambridge 1954.
- Belar, K.: *Der Formwechsel der Protistenkerne*. Gustav Fischer Verlag, Jena 1926.
- Bell, G.: *Sex and death in protozoa. The history of an obsession*. Cambridge University Press, Cambridge 1989.
- Dini, F., J. O. Corliss: Protozoan sexuality. In: *The Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group, London 2001.
- Dini, F., D. Nyberg: Sex in ciliates. *Advances in Microbial Ecology* 13 (1993) 85.
- Heywood, P., P. T. Magee: Meiosis in protists. *Bact. Rev.* 40 (1976) 190.
- Loidl, P., A. Eberharter: Nuclear matrix and the cell cycle. *Int. Rev. Cytol.* 162 (1995) 377.
- Luporini, P., A. Vallesi, C. Miceli, R. A. Bradshaw: Chemical signaling in ciliates. *J. Euk. Microbiol.* 42 (1995) 208.
- Luporini, P., A. Vallesi, C. Miceli, R. A. Bradshaw: Ciliate pheromones as early growth factors and cytokines. *Ann. NY Acad. Sci.* 712 (1994) 195.
- Miyake, A.: Cell communication, cell union, and initiation of meiosis in ciliate conjugation. *Curr. Top. Dev. Biol.* 12 (1978) 37.
- Ng, S. F.: Developmental heterochrony in ciliated protozoa: overlap of asexual and sexual cycles during conjugation. *Biol. Rev.* 65 (1990) 19.
- Raikov, I. B.: *The protozoan nucleus — Morphology and evolution*. Springer Verlag, Wien 1982.
- Raikov, I. B.: The diversity of forms of mitosis in Protozoa: a comparative review. *Europ. J. Protistol.* 30 (1994) 253.
- Raikov, I. B. Meiosis in protozoa: recent advances and persisting problems. *Europ. J. Protistol.* 31 (1995): 1.
- Raikov, I. B.: Structure and genetic organization of the polyploid macronucleus of ciliates: a comparative review. *Acta Protozoologica* 34 (1995) 151.
- Smith-Sonneborn, J.: Genetics and aging in protozoa. *Int. Rev. Cytol.* 73 (1981) 319.
- Takagi, Y.: Clonal life cycle of *Paramecium* in the context of evolutionally acquired mortality. *Progr. Mol. Subc. Biology* 24 (1999) 81.
- Tarin, J. J., A. Cano (eds): *Fertilization in protozoa and metazoan animals — Cellular and molecular aspects*. Springer Verlag, Berlin 2000.
- Weiss, M. S., D. H. Anderson, S. Raffioni, R. A. Bradshaw, C. Ortenzi, P. Luporini, D. Eisenberg: A cooperative model for receptor recognition and cell adhesion: evidence from the molecular packing in the 1.6 Å crystal structure of the pheromone Er-1 from the ciliated protozoan *Euplotes raikovi*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92 (1995) 10172.
- Поведение**
- Carlile, M. J.: Primitive sensory and communication systems. The taxes and tropisms of micro-organisms and cells. Academic Press, London 1975.
- Colombetti, G.: New trends in photobiology: phototile responses in ciliated protozoa. *J. Photochem. Photobiol. B* 15 (1990) 243.

- Dodge, J. D.: A review of the fine structure of algal eyespots. *Brit. phycol. J.* 4 (1969) 199.
- Fenchel, T., B. J. Finlay: Oxygen toxicity, respiration and behavioural responses to oxygen in free-living anaerobic ciliates. *J. Gen. Microbiol.* 136 (1990) 1953.
- Haupt, W.: Phototaxis in plants. *Int. Rev. Cytol.* 19 (1966) 267.
- Houten, J. van.: Chemosensory transduction in eukaryotic microorganisms. *Ann. Rev. Physiol.* 54 (1992) 639.
- Hegemann, P.: Vision in microalgae. *Planta* 203 (1997) 265.
- Hegemann, P., M. Fuhrmann, S. Kateriya: Algal sensory photoreceptors. *J. Phycol.* 37 (2001) 668.
- Houten, J. van.: Chemosensory transduction in eukaryotic microorganisms. *Ann. Rev. Physiol.* 54 (1992) 639.
- Jennings, H. S.: Behaviour of lower organisms. Columbia University Press, New York 1906.
- Korohoda, W., M. Mycielska, E. Janda, Z. Madeja: Immediate and long-term galvanotactic responses of *Amoeba proteus* to dc electric fields. *Cell Motil. Cytoskel.* 45 (2000) 10.
- Kreimer, G.: Cell biology of phototaxis in flagellate algae. *Int. Rev. Cytol.* 148 (1994) 229.
- Kung, C., Y. Saimi: The physiological basis of taxes in *Paramecium*. *Ann. Rev. Physiol.* 44 (1982) 519.
- Kusch, J.: Induction of defensive morphological changes in ciliates. *Oecologia* 94 (1993) 571.
- Machemer, H.: Galvanotaxis: Grundlagen der elektromechanischen Kopplung und Orientierung bei *Paramecium*. In: Zupanc, G. H. K. (Hrsg): *Praktische Verhaltensbiologie*. Paul Parey, Berlin 1988.
- Machemer, H.: Unicellular responses to gravity transitions. *Space Forum* 3 (1998) 3.
- Machemer, H.: Cellular behaviour modulated by ions: electrophysiological implications. *J. Protozool.* 36 (1989) 563.
- Machemer, H.: The swimming cell and its world: structures and mechanisms of orientation in protists. *Europ. J. Protistol* 37 (2001) 3.
- Machemer, H., R. Braucker: Gravireception and gravireponse in ciliates. *Acta Protozool.* 31 (1992) 185.
- Machemer, H., J. W. Deitmer: From structure to behaviour: *Stylonychia* as a model system for cellular physiology. *Progr. Protistol.* 2 (1987) 213.
- Machemer, H., J. de Peyer: Swimming sensory cells: electrical membrane parameters, receptor properties and motor control in ciliated protozoa. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1977 (1977) 86.
- Melkonian, M., H. Robenek: The eyespot apparatus of flagellated green algae — A critical review. *Progr. Phycol. Res.* 3 (1984) 193.
- Nakaoka, Y., T. Kurotani, H. Itoh: Ionic mechanism of thermoreception in *Paramecium*. *J. Exp. Biol.* 127 (1987) 95.
- Nultsch, W., D.-P. Hader: Photomovement of motile microorganisms. *Photochem. Photobiol.* 29 (1979) 423.
- Song, P.-S., K. L. Poff: Photomovement. In: Smith, K. C. (ed): *The science of photobiology*, 2nd ed. Plenum, New York 1989.
- Song, P.-S., I.-H. Kim, J. S. Rhee, J. W. Huh, S. Florell, B. Faure, K. W. Lee, T. Kahsai, N. Tamai, T. Yamazaki, I. Yamazaki: Photoreception and photomovements in *Stentor coeruleus*. In: Lenci, F., F. Ghetti, G. Colombetti, D.-P. Hader, P.-S. Song (eds): *Biophysics of photoreceptors and photomovements in microorganisms*. Plenum Press, New York 1991.

Экология

Свободноживущие Protozoa

- Arndt, H.: A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton. *Marine Microbial Food Webs* 7 (1993) 3.
- Baden, D. G.: Marine food-borne dinoflagellate toxins. *Int. Rev. Cytol.* 82 (1983) 99.
- Boney, A. D.: *Phytoplankton*, 2nd ed. Arnold, New York 1989.
- Capriulo, G.M. (ed): *Ecology of marine protozoa*. Oxford University Press, New York (1990).
- Cairns, J.: Freshwater protozoan communities. In: Bull, A. T., J. H. Slater (eds): *Microbial*

- interactions and communities, vol. 1. Academic Press, London 1982.
- Cosper, E. M., V. M. Bricelj, E. J. Carpenter (eds): Novel phytoplankton blooms, causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms. Springer Verlag, Berlin 1989.
- Curds, C. R.: The ecology and role of protozoa in aerobic sewage treatment processes. *Ann. Rev. Microbiol.* 36 (1982) 27.
- Curds, C. R.: Protozoa in the water industry. Cambridge University Press, Cambridge 1992.
- Fenchel, T.: The ecology of marine microbenthos, I–IV. *Ophelia* 4 (1967) 121; 5 (1968) 73; 5 (1968) 123; 6 (1969) 1.
- Fenchel, T.: Ecology of protozoa: the biology of free-living phagotrophic protists. Springer Verlag, Berlin 1987.
- Fenchel, T., B. J. Finlay: Ecology and evolution in anoxic worlds. In: May, R. M., P. Harvey (eds): Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford 1995.
- Finlay, B. J.: Physiological ecology of free-living protozoa. *Adv. Microb. Ecol.* 11 (1990) 1.
- Fukuyo, Y., H. Takano, M. Chihara, K. Matsuoka: Red tide organisms in Japan. Uchida Rokakuho, Tokyo 1990.
- Granéli, E., B. Sundstrom, D. M. Anderson: Toxic marine phytoplankton. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1990.
- Hallegraeff, G. M.: Aquaculturists' guide to harmful Australian microalgae. SCIRO, Hobart 1991.
- Laybourn-Parry, J.: Protozoan plankton ecology. Chapman and Hall, London 1992.
- Lloyd, D., G. H. Coombs, T. A. Paget (eds): Biochemistry and molecular biology of anaerobic protozoa. Harwood Academic Publishers, London 1988.
- Nilsson, J. R.: *Tetrahymena* in cytotoxicology: with special reference to effects of heavy metals and selected drugs. *Europ. J. Protistol.* 25 (1989) 2.
- Sieburth, J. McN.: Sea microbes. Oxford University, New York 1979.
- Smayda, T. J., Y. Shimizu (eds): Toxic phytoplankton blooms in the sea. Elsevier, Amsterdam 1993.
- Yasumoto, T., Y. Oshima, Y. Fukuyo (eds): Harmful and toxic algal blooms. IOC UNESCO, Paris 1996.

Паразитические Protozoa

- Aikawa, M., C. R. Sterling: Intracellular parasitic protozoa. Academic Press, London 1974.
- Baker, J. R.: Parasitic protozoa. Hutchinson, London 1969.
- Baker, J. R.: Biology of parasitic protozoa. Arnold, London 1982.
- Baker, J., R. Muller, D. Rollinson (eds): Opportunistic protozoa in humans. Academic Press, London 1998.
- Bush, A. O., J. C. Fernandez, G. W. Esch, J. R. Seed: Parasitism — The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge 2001.
- Dollet, M.: Plant diseases caused by flagellate protozoa (*Phytomonas*). *Ann. Rev. Phytopathol.* 22 (1984) 115.
- Gardiner, C. H., R. Fayer, J. P. Dubey: An atlas of protozoan parasites and animal tissues. US Dept. of Agriculture, Agriculture Handbook No. 651, Washington 1988.
- Honigberg, B. M. (ed): Trichomonads parasitic in humans. Springer Verlag, Heidelberg 1990.
- Kreier, J. P.: Parasitic protozoa, 10 volumes, 2nd ed. Academic Press, London 1991–1995.
- Kreier, J. P., J. R. Baker: Parasitic protozoa. Allen & Unwin, Winchester 1987.
- Martinez, A. J., G. S. Visvesvara: Free-living, amphizoic and opportunistic amebas. *Brain Pathol.* 7 (1997) 583.
- Mehlhorn, H. (ed): Encyclopedic reference of parasitology, 2nd ed. Springer Verlag, Berlin 2001 (first published as «Parasitology in focus», 1988).
- Lom, J., I. Dykova: Protozoan parasites of fishes. Elsevier Science Publishers, Amsterdam 1992.
- Rondanelli, E. G., G. Carosi, G. Filice: Human pathogenic protozoa. Piccin Padova 1987.
- Rondanelli, E. G., M. Scaglia: Atlas of human protozoa. Masson, Milano 1993.

Симбионты

- Breznak, J. A.: Intestinal microbiota of termites and other xylophagous insects. *Ann. Rev. Microbiol.* 36 (1982) 323.

- Finlay, B. J., T. Fenchel: Methanogens and other bacteria as symbionts of free-living anaerobic ciliates. *Symbiosis* 14 (1992) 375.
- Görtz, H.-D.: Endonuclear symbionts in ciliates. *Int. Rev. Cytol.* 14 (suppl.) (1983) 145.
- Görtz, H.-D., T. Brigge: Intracellular bacteria in protozoa. *Naturwiss.* 85 (1998) 359.
- Görtz, H.-D., H.-W. Kuhlmann, M. Möllenbeck, A. Tiedtke, J. Kusch, H.-J. Schmidt, A. Miyake: Intra- and intercellular communication systems in ciliates. *Naturwiss.* 86 (1999) 422.
- Heckmann, K.: Endosymbionts of *Euplotes*. *Int. Rev. Cytol.* 14 (suppl.) (1983) 111.
- Honigberg, B. M.: Protozoa associated with termites and their role in digestion. In: Krishna, K., F. M. Weesner (eds): *Termites*, vol. II. Academic Press, London 1970.
- Jeon, K. W.: The large, free-living amoebae: wonderful cells for biological studies. *J. Euk. Microbiol.* 42 (1995) 1.
- Lee, J. J.: Perspective on algal endosymbionts in larger Foraminifera. *Int. Rev. Cytol.* 14 (suppl.) (1983) 49.
- Lee, J. J.: «Living sands»: larger Foraminifera and their endosymbiotic algae. *Symbiosis* 25 (1998) 71.
- Ogimoto, K., S. Imai: Atlas of rumen microbiology. Japan Sci. Soc., Tokyo 1981.
- Ossipov, D., S. A. Karpov, A. V. Smirnov, M. S. Rautian: Peculiarities of the symbiotic systems of protists with diverse patterns of cellular organisation. *Acta Protozool.* 36 (1997) 3.
- Preer, J. R., J. L. B. Preer, A. Jurand: Kappa and other endosymbionts in *Paramecium aurelia*. *Bact. Rev.* 38 (1974) 113.
- Reisser, W. (ed): Algae and symbioses: plants, animals, fungi, viruses, interactions explored. Biopress, Bristol 1992.
- Reisser, W.: Enigmatic chlorophycean algae forming symbiotic associations with ciliates. In: Seckbach, J. (ed): *Evolutionary pathways and enigmatic algae: Cyanidium caldarium (Rhodophyta) and related cells*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1994.
- Reisser, W., W. Wiessner: Autotrophic eucaryotic freshwater symbionts. *Encyclop. Plant Physiol. (New Series)* Springer Verlag, Berlin 1984.
- Soldo, A. T.: The biology of the xenosome, an intracellular symbiont. *Int. Rev. Cytol.* 14 (suppl.) (1983) 79.
- Souza, W. de, M. C. Machado-Motta: Endosymbiosis in protozoa of the Trypanosomatidae family. *FEMS Microbiol. Lettters* 173 (1999) 1.
- Taylor, D. L.: Chloroplasts as symbiotic organelles. *Int. Rev. Cytol.* 27 (1970) 29.
- Williams, A. G., G. S. Coleman: *The rumen protozoa*. Springer Verlag, Berlin 1992.

Определители и атласы

- Canter-Lund, H., J. W. G. Lund: *Freshwater algae — Their microscopic world explored*. Biopress, Bristol 1995.
- Carey, P. G.: *Marine interstitial ciliates — An illustrated key*. Chapman & Hall, London 1992.
- Cash, J., G. H. Wailes: *The British freshwater rhizopoda and heliozoa*, vol. I-V. Roy. Soc., London 1905–1921.
- Dillard, G. E.: *Common freshwater algae of the United States — An illustrated key to the genera (excluding the diatoms)*. Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin 1999.
- Dodge, J. D.: *Atlas of dinoflagellates*. Ferrand Press, London 1985.
- Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer (Hrsg): *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, 20 Bände. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1978 — im Druck.
- Foissner, W., H. Berger, J. Schaumburg: *Identification and ecology of limnetic plankton ciliates*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, München 1999.
- Foissner, W., H. Blatterer, H. Berger und F. Kohmann: *Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobien-systems*. Band 1: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichida, Colpodea. Band 2: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida. Band 3: Hymenostomata, Prostomatida, Nassulida.

- Band 4: Gymnostomata, Suctoria, *Loxodes*. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, München 1991–1995.
- Hausmann, K., D. J. Patterson: Taschenatlas der Einzeller. Protisten. Arten und mikroskopische Anatomie, 2. Aufl. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart 1987.
- Jahn, T. L., E. C. Bovee, F. F. Jahn: How to know the Protozoa, 2nd. ed. WCB / McGraw-Hill, Boston 1978.
- Kahl, A.: Urtiere, oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). In: Dahl, F. (Hrsg): Die Tierwelt Deutschlands. Gustav Fischer Verlag, Jena 1930–1935.
- Lee, J. J., G. F. Leedale, P. C. Bradbury (eds): Illustrated guide to the protozoa, vol. I. In 2nd ed., Allen Press, Lawrence 2000.
- Lepşi, I.: Fauna Republicii Populare Romine, Protozoa, Vol. I, Rhizopoda, Fasc. 2, Euamoebidea. Editura Academiei Republicii Populare Romine, 1960.
- Murray, J. W.: An atlas of British recent foraminiferids. Heinemann, London 1971.
- Ogden, C. G., R. H. Hedley: An atlas of freshwater testate amoebae. Oxford University, Oxford 1980
- Page, F. C.: An illustrated key to freshwater and soil amoebae with notes on cultivation and ecology. Freshwater Biological Association, Sci. Publ. No. 34. Wilson, Kendal 1976.
- Page, F. C.: Marine Gymnamoebae. Institute of Terrestrial Ecology, printed by Lavenham Press, Lavenham 1983.
- Page F. C.: A new key to freshwater and soil gymnamoebae with instructions for culture. Freshwater Biological Association, Ambleside 1988.
- Patterson, D.: Free-living freshwater protozoa. A color guide. CRC Press, Boca Raton 1992.
- Streble, H., D. Krauter: Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers, 9. Aufl. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart 2002.
- Tomas, C.R. (ed): Identifying marine phytoplankton. Academic Press, London 1997.
- Vørs, N.: Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from the Tvarminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990. *Ophelia* 36 (1992) 1.
- Zhukov, B. F.: Atlas of freshwater heterotrophic flagellates (biology, ecology, taxonomy) (in Russian). Russian Academy of Sciences, Institute of the Biology of Inland Waters, Borok 1993.
- Zhukov, B. F., S. A. Karpov: Freshwater choanoflagellates (in Russian). Nauka, Leningrad 1985.

Культивирование протистов

- Finlay, B. J., A. Rogerson, A. J. Cowling: A beginner's guide to the collection, isolation, cultivation and identification of freshwater protozoa. CCAP, Ambleside 1988.
- Jensen, J. B. (ed): In vitro cultivation of protozoan parasites. CRC Press, Boca Raton 1983.
- Lee, J. J., A. T. Soldo: Protocols in protozoology. Society of Protozoologists, Allen Press, Lawrence 1992.

Учебники по протозоологии

- Anderson, O. R., M. Druger (eds): Explore the world using protozoa. National Science Teachers Associations, Arlington 1997.
- Rottger, R. (Hrsg): Praktikum der Protozoologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1995.

Монографии и учебные пособия отечественных авторов на русском языке¹

- Бейер Т.В. Клеточная биология споровиков — возбудителей протозойных болезней животных и человека. Л.: Наука. 1989.
- Видаль Г. Древнейшие эукариотные клетки. В мире науки. 1984. Т.4. N. I.

¹ Список основных работ отечественных авторов по протистологии добавлен с разрешения авторов учебника. — Прим. пер. и ред.

- Гельцер Ю.Г. Простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты (систематика, экология). М.: МГУ. 1993.
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. Т.1. М.: Высшая школа. 1978.
- Горленко М.В. (ред.) Курс низших растений. М.: Высшая школа. 1981.
- Догель В.А. Общая протистология. М.: Высшая школа. 1951.
- Жизнь растений. М.: Просвещение. 1976. Т.2. Грибы.
- Жизнь растений. М.: Просвещение. 1977. Т.3. Водоросли и лишайники.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука. 1968.
- Каллиникова В.Д. Клеточная органелла кинетопласт. Л.: Наука. 1977.
- Карпов С.А. Система протистов. Омск: Межвузовская тип. ОмПИ. 1990.
- Карпов С.А. Строение клетки протистов. С.-Петербург: Тесса. 2001.
- Карпов С.А. Система простейших: история и современность. С.-Петербург: Тесса. 2005.
- Крылов М.В. Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека. С.-Петербург: ЗИН РАН. 1994. Т. 1, 2.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Часть 1: Пролегомены к построению филемы. СПб: Наука. 1994.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Часть II: Прокариоты и низшие эукариоты. СПб: Наука. 1998.
- Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев: Наукова думка. 1993.
- Николюк В.Ф., Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие СССР. Ташкент. 1972.
- Новожилов Ю.К. Определитель грибов России. Отдел Мухомусота, вып.1. Класс Мухомуцетес. СПб.: Наука. 1993.
- Петрушевская М.Г. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука. 1981.
- Протисты. Т.1. СПб: Наука. 2000.
- Протисты. Т.2. СПб: Наука. 2007.
- Райков И.Б. Ядро простейших, морфология и эволюция. Л.: Наука. 1978.
- Решетняк В.В. Акантарии (Acantharicia, Protozoa) Мирового океана. Фауна СССР. Нов. Сер. Л.: Наука. 1981.
- Серавин Л.Н. Простейшие... что это такое? Л.: Наука. 1984.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. Агамные слияния протистов и происхождение полового процесса. СПб, Омск: ОмГПУ. 1999.
- Суханова К. М. Температурные адаптации у простейших. Л.: Наука. 1968.
- Успенская А.В. Цитология микроспоридий. Л.: Наука. 1984.
- Фауна азотенков. Атлас. Л.: Наука. 1984.
- Фролов А.О. Мировая фауна грегариин. Л.: ЗИН АН СССР. 1991.
- Шульман С.С. Микроспоридии фауны СССР. М.: Наука. 1966.
- Юдин А.Л. Ядерно-цитоплазматические взаимоотношения и клеточная наследственность у амёб. Л.: Наука. 1982.

Указатель¹

- Acanthamoeba* 207, 208, **261**, 357, 358, **434**, 443
 — *castellanii* 208, 450
 — *culbertsoni* 208
 — *palestinensis* 450
 — *polyphaga* 208
Acantharea 38, 53, 55, 243, **245**, 309
Acantharia 56, 59
Acanthocolla 247
Acanthocystidae **244**
Acanthocystis 252, **271**
 — *pantopodeoides* **434**
 — *turfacea* 429
Acanthoecopsis apoda **235**
Acantholithium 247
Acanthometra 247
Acarpomyxea 55, 205, 208, 211, 213
Acetabularia **198**
 — *acetabulum* 198
Achlya 116, 117
Acineta **164**
 — *tuberosa* 367
Acinetopsis **165**
Aconchulina 38, 211, 213, **214**, 216, 318
Aconchulinida 213
Aconoidasida 132, 139
Aconoidina 139
Acrasea 55, 56, 61, 88, **89**, 211, 356
Acrasida 56
Acrasis 89
 — *rosea* **89**
Acrita 10
Actinobolina radians **434**
Actinomonas 251, **315**
Actinophryida **244**, 250
Actinophrys 18, **38**, **40**, **44**, 250, 257, 314, 337, 338, 341, 342, 344
 — *sol* **39**, **243**, **250**, **259**, **325**, 349, **350**, 357, **459**
Actinopoda 56, 57, 58, 242, **243**, 303
Actinopodea 55
Actinosphaerium 250, **261**, 336
Actinosporea 55, 56, 239
Acytostelium 213
Adeleida 135
- Adineta* 278
Aedes 139
Aeromonas salmonicida 450
Agamococcida 135
Aggregata 138
Albugo 117
Alexandrium 123, 125
 — *catenella* 123
 — *tamarense* 123, 370
Allogromia 38, **40**, 190
Allogromiida 185, 186, 188
Allogromiidae 456
Alveolata 57, 58, 61, 117, **118**, **119**, **124**, **125**, 126, **145**, **177**, 179, 192
Amblyospora 343
Amblyostoma 224
Amoeba 18, 37, **40**, **44**, 208
 — *proteus* **27**, **37**, **39**, **207**, 260, 299, **300**, **313**, **337**, 341, 412, **425**, 429, 450
Amoebae 456
Amoebidium 234
 — *parasiticum* 234
Amoebomastigota 56
Amoebophrya 123
Amoebozoa 57, 58, 61, 205, **207**, **209**
Amphiacantha 224
Amphiacon 247
Amphidinium 420
 — *cryophilum* **312**
 — *poecilochroum* **124**
Amphileptus 161
Amphipleura pellucida **106**
Amphipoda 439
Anaeromonada 58
Anaitides mucosa **440**
Animalcula 8, 15, 53
Animalcula Infusoria 9
Animalia 8, 10, 215, 232
Animalia Microscopica 9
Anisopodium 115
Anisonema **75**, 78
Anopheles 139, **140**
 — *gambia* 458

¹ Полужирным шрифтом выделены номера страниц с иллюстрациями.

- Anoplophrya* 176
Anthophysa 103, **103**
Anurofeca 234
— *richardsi* 234
Apicomplexa 24, 33, **50**, 54, 55, 57, 59, 61, 117, **118**, **124**, 126, **127**, **128**, 129, **130–132**, **136**, **140**, 192, 218, 272, 311, 313, 336, 338, 341, 347, **348**, 349, 356, 364, 368, 390, 393, 444
Apiosoma amoeba **261**
Apostomatia 154, 171, 368
Apusozoa 58
Arabidopsis 395
Arachnoidiscus **105**
Arachnula 214, 341
Arcella 18, 208, 341, 343, 349
— *vulgaris* **207**, 365
Arcellinida 59
Archaea 66
Archaeascomycota 215, 224, 227
Archaezoa 9
Archamoeba 58, **209**, **210**
Archamoebae 57
Archezoa 10, 11, 58
Archigregarinida 134
Armophorida 158
Arthracanthida 247
Ascetospora 54, 57, 117, 179, 254
Ascomycetes 200
Ascomycota **48**, 215, 216, 224, **225–229**
Ascosiphonia 198
Askenasia volvox **434**
Aspidisca 159
— *cicada* **434**
Astasia 78
— *longa* **303**
Asterias amurensis 444
Asterionella formosa **105**
Astomatia 154, 176, 368
Astracantha 249
Astrorhiza limicola **190**
Athalamea 57, 185
Aulacantha 249
Aulacomonas submarina **64**
Auloceros elegans **249**
Aurantiactinomyxon 343
Avelia 156
Axostylaria 58
Axostylata 57
Babesia 144
— *bigemina* **143**, 144
— *bovis* 144
— *divergens* 144
— *microti* 144
Bacillaria 108
Bacillariophyceae **50**, 57, 104, **105**, **106**
Bacillariophyta 57
Bacteria 456
Balantidium 162
Barbulanympha 75, 338
Basidiomycota **48**, 215, 216, 229
Bicoeca **113**
Bicoecida 56
Bicosoeca **113**, **315**
Bicosoecida 433
Bicosoecidea **113**, 456
Biddulphia 108
— *aurita* **105**
— *sinensis* 457
Bilateria 215
Biliphyta **31**, **48**, 190, **191**, **193**
Biomyxa 185
Blaps mortisaga **133**
Blastocrithidia triatomae **81**
Blastodinium 122, 123
Blepharisma **157**, 272, 273, 353, 357, **358**, 393, 411
— *americanum* **430**
— *intermedium* 352
— *japonicum* 272, 352, 353
Bodo 18, **78**, **80**, 82, **315**
— *saltans* 82, **315**
Bodonea **78**, 80, **80**, 81, 456
Bordnamonas 76
Brachonella spiralis **434**
Bracteacoccus **199**
Bresslaua 167
Bresslauides australis **168**
Bursaria 167, 343, 357
— *truncatella* 17, 167, **168**, **430**
Caenomorpha 422
— *lauterborni* **434**
— *levanderi* **435**
Caenorhabditis 395
Cafeteria 113, **315**
— *roenbergensis* **315**
Calcarea 215

- Calonympha* 73
 Calonymphidae 73
Camptonema 250
Candida 215
 — *albicans* 227
Carchesium 18, **173**, 260
Carpediemonas 67
Caulerpa 198
Caviomonas 69
Cavostelium 211
 Centrales 108
 Centrohelida **244**, 251, **252**
Centropyxis **434**
Cepedia 100
Ceratiomyxa 211
Ceratium 121, 123
 — *cornutum* **120**
 — *hirudinella* 17
 — *macroceros* **120**
 — *tripos* **120**
Ceratocorys horrida **120**
Cercobodo **183**
 — *draco* **183**
 — *norrvicensis* **183**
 — *pyriformis* **183**
 — *varians* **183**
Cercomonas **183**
 Cercozoa 38, 58, 65, 112, 179, **181**, **182**, 183,
 205, 213, 243
Chaenea sapropelica **434**
Chaetoceros castracanei **105**
 — *convolutes* 107
 Chaetognatha 456
 Chaetophorales 201
Chaetosphaeridium 204
Challegeron wyvillei **249**
Chaos 208, 336
 — *carolinense* 207, 455
 — *chaos* 299, 429
 — *illinoisense* 455
 Charales 203
 Charophyceae 57, 196
Chattonella **112**, 113
 — *antiqua* 112
 — *marina* 112
 Chaunacanthida 247
Chilodonella **163**, 345
 — *cuculus* 346
Chilomastix 67
 — *gallinarum* 67
 — *mesnili* 67
Chilomonas **35**, **42**, 96, **287**, **308**, 404
 — *paramecium* **276**
Chitonella 163
Chlamydia 450
Chlamydonon 163, 414
Chlamydomonas 18, **199**, **202**, 203, 284, 344,
 347, 390, 396, 411, 412, **413**, 414
Chlamydomyxa 109
 Chlorarachnida 56, 180
Chlorarachnion 65, **182**, 447
 — *reptans* 181
 Chlorarachniophyceae 56
Chlorella **199**, 201, 423, 429, 444, **445**, **446**
 Chlorobionta **48**, **51**, 192, 193
Chlorobotrys 109
 Chlorococcales 201, 202
Chlorococcum **199**, 203
 Chlorodendrales 196, 198
Chlorogonium 202
 Chlorokybophyceae 196, 203, 204
Chlorokybus atmosphyticus 204
Chloromeson 109
 Chloromonada 433
 Chloromonadea 112, 456
 Chlorophyceae 57, 196, 201, **202**, 420
 Chlorophyta **31**, 51, 54, 57, 61, 78, 95, 195, 196,
 197–199, **202**, **291**, 390
 Choanoflagellata 57, 59, 215, 231, 234, **235**, 433,
 456
 Choanomastigota 56
 Choanozoa 58, 215, 230, **231**, **233**, **235**, **237**
 Chonotricha 152
 Chonotrichia 154, 164
 Choreotrichia 154, 158, 160
Choriocystis **199**
 Chromista 57, 91, **92**, **94**, **98**
Chrysamoeba 102, 103
 — *radians* **100**
Chrysarachnion 102, 103
Chrysochromulina 92, 93
 — *hirta* **317**
 — *polylepis* 422
 Chrysomonada 59, 433
 Chrysomonadea **31**, 38, **65**, 101, 102, **100**, **101**,
 103, **104**, **263**, 456
 Chrysomonadida 9, 102, 103
 Chrysophyceae 56, 101

- Chrysophyta 56
Chrysothephanosphaera 103
Chytridiales 216, 217
Chytridiomycetes 56, 216
Chytridiomycota 10, 38, 54, 56, 215, 216, **217**, 253, 452
Ciliata 53, 144, 433
Ciliatea 53
Ciliophora 26, 53, 54, 55, 57, 58, 59, 61, 90, 99, 117, 144, **145–153**, 154, **156**, **159**, 169, 218, 355, 390
Ciliophryida **244**, 251
Ciliophrys 251
Cinetochilum margaritaceum **434**
Citharistes regius 121
Cladophora 198, 351
Clathrulina 251, **271**
— *elegans* **251**, 360
Clathruliniidae **244**
Clevelandella 176
Clevelandellida 158, 176
Climacostomum **149**, **153**, **261**, 314, **324**, **330**, 406, **459**
— *virens* 273, 423, 429, **445**
Closterium 10, 205
— *costatum* **206**
Cnidaria 215, 237, 456
Cnidospora 53, 54, 200, 236
Coccidea 132, 134, **136**, **138**, 344
Coccidia 57, 336
Cocciomorpha 58
Coccolithophorida 18
Coccolithus 93
— *pelagicus* **92**
Coccomyxa **199**
Cochliopodium **28**, **207**, 208
Cochlosoma 73
Cochlosomatidae 73
Codonella **160**, 161
— *cratera* **60**
Codonocladium 234
Codonosiga **44**, 236, **315**
Coelodendrum 249
Coelosporidiidae 228
Coelosporidium 228
Coelotrophida 135
Colacium 77
Coleochaetales 203
Coleochaetophyceae 196
Coleospora 229
Coleps 145, **153**, 168
— *hirtus* **168**, **434**
Collozoum 249
Colpidium **150**, **152**, **153**, 171, **325**
— *campylum* **430**
Colpoda **125**, 167, **168**, 357, 373, 417, 419
Colpodea 55, 57, **153**, 154, 167, **168**, 438
Colpodella 118, 124, 126
— *gonderi* **125**, 444
Colpodellidae 59, 117, 118, **125**, 126
Colponema loxodes **41**
Conchophthirus **152**
— *curtus* **258**
Condylostoma 157
Coniculostomum monilata 358
Conjugatophyceae 56, 203, 204, 205, **206**
Conjugatophyta 56
Conoidasida 132
Conosa 37, 58, 65, 205, 208, **209**, **212**
Convoluta roscoffensis 197
Copepoda 456
Corallomyxa 208
Coronympha 73
Coscinodiscophyceae 57
Coscinodiscus 108
— *pantocseki* **105**
— *walesii* 457
Cothurnia 173
Crebricoma 163
Crithidia 390
— *fasciculata* **81**
Cryothecomonas 183
Cryptobia 82, **298**
Cryptocercus 75, 344
Cryptococcus 228
— *neoformans* 228
Cryptomonada 9, **31**, **50**, **65**, 93, **94**, **95**, 456
Cryptomonadida 59
Cryptomonas 18, 96
— *ovata* **36**, **94**
Cryptophyceae 56
Cryptophyta 56
Cryptosporidium 139, 395
— *parvum* **138**, 139, 444
Cryptothecodinium cohnii 370
Ctenophora 215
Culex 139
Cyanobacteria 433, 456

- Cyanophora* 193
 — *paradoxa* 192
Cyanoptyche 193
Cyclidium **27**, 170, **434**
 — *glaucoma* **430**
Cymbomonas 197
Cyphoderia 38, **40**, 183
 Cyprinoidae 242
Cyrtocalpis urceolus **247**
 Cyrtophora 55
- Dactylamoeba* **28**, 208
Dactylosoma 144
 Dasycladales 198
Dasycladus 198
 Demospongia 215
Dendrocometes **165**
 — *paradoxus* 439
Dendrosomides grassei **165**
Deplauxis 341
Derbesia 198
Dermocystidium 231, 232, 234
 Desmodontidae 84
 Desmothoracida **244**, 250, **251**
Desportesia 224
 Deuteromycetes 230
Devescovina **365**
 Devescovinidae 75
Diacronema 93
 Diatomea 433, 456
 Diatomeae 104
Dictyocha 104
 Dictyochales 103
Dictyochloropsis **199**
 Dictyochophyceae 56
 Dictyostela 57, 61, 211, 212, **213**, 356
 Dictyostelia 58, 390
 Dictyostelida 56
Dictyostelium **213**, **280**, 299, 390, 395, 396
 — *discoideum* 362, **363**, 370
Didinium 161, **162**, 270, **367**, **407**, **408**, 411
 — *nasutum* **318**, 427
Didymium 390
Dientamoeba 72, 73
Diffugia **60**, **207**, 208, **259**, **434**
 Dikaryomycota 218
Dileptus 161, 272, 279, 358
 Dimasigota 57
Dimorpha mutans 365
- Diniferea 123
Dinobryon 18, **100**, 102, 103
 Dinoflagellata **50**, 56, 58, **65**, 117, 118, **119**, **120**,
 123, **124**, 126, 433, 456
 Dinophyceae 56
Dinophysis 123
 — *homunculus* **120**
 — *sphaerica* **120**
 Dinophyta 118
 Dinozoa 58, 59, 118
Diphylleia rotans **64**
 Diplomonadea 61, 68, **69**, 313
 Diplomonadida 9, 56, 59, 68, 69
Diplonema 87
 Diplonemida 87
Diplothea costata **235**
 Discicristata 58, 61, 75, **75**, 89
Discoideum murocoides 364
Discomorpha pectinata **177**
Discomorphella 176
Discophrya **44**, 165
Disematostoma **434**
Distephanus 104
 — *speculum* **104**
Distigma **303**, 304
Donax vittatus **261**
Dreissena polymorpha 458
Dunaliella 202, 420
 — *tertiolecta* 370
Dysteria 163
- Ebriida 57
Echinostelium 212
Edwardsiella tarda 450
Eimeria **44**, **127**, 130, 137, 139, 368, 395
 — *canadensis* **131**
 — *maxima* **130**
 — *stiedae* **127**
 Eimeriida 135
 Eithiere 9
Eleutheroschizon 135
Ellobiophrya donacis **261**
 Ellobiopsida 57
Elphidium crispum 349
 Embryophyta 193, 196, 203
Emiliana 93
Encephalitozoon **222**, 223, 224
 Enchelydium
 — *amphora* **434**

- *clepsiniforme* **434**
Enchylis **434**
Entamoeba 24, 32, **44**, 210, 331, 395, 396
— *histolytica* 20, 32, 210, 333
Enterocytozoon **222**, 223, 224
Enteromonadida 68
Enteromonas 69
— *hominis* 69
Enteropneusta 134
Entodiniomorpha 441
Entodinium 162, **163**
Entosiphon **41**, 78
— *sulcatum* **25**, **449**
Eopharyngia 58
Epalxella 176, **434**
Ephelota **152**, 165, **368**
— *gemmipara* 367
Epidinium **441**
Epiplasmata 58
Epistylis **173**, 357
— *lwoffii* **261**
Erastophrya chattoni **261**
Euascomycota 215, 224
Euastrum *agalma* **206**
— *apiculatum* **206**
— *pecten* **206**
Eubacteria 66
Eucarya 64
Eucomonymphidae 75
Eucoronis 249
Eudorina 202, **202**, 347
Eufolliculina **42**, **157**, **260**, **304**, **316**, 364
— *uhligi* 257, **360**, 370
Euglena 18, **44**, 78, **303**, **365**, 366, 400
— *gracilis* 77
Euglenida **31**, **50**, 56, 61, **65**, **75**, 76, **77**, 78, 192, 271, 456
Euglenophyceae 56
Euglenozoa 57–59, 67, 75, 76, 255
Euglypha **182**, 183, 341, **365**
Eugregarinida 134
Eukaryota 46, 57, 64, 242
Eumycota 215, 218, **219**, **225**, 233
Eumyxa 58, 211, 340
Euplotes 18, **38**, 145, **150**, **159**, **334**, **337**, **340**, 346, 357, 359, 386, 390, 393, 397, 411, **420**
— *aediculatus* 447
— *antarcticus* **420**
— *balteatus* **420**
— *crassus* 352
— *daidaleos* **434**
— *moebiusi* **430**
— *muspicola* 357
— *octocarinatus* 353, **359**
— *patella* 17
— *raikovi* 354
— *vannus* **150**, **407**, **420**
Euplotidium itoi **277**
Eustigmatophyceae 56, **109**
Eustigmatophyta 56
Eustigmatos 109
Eutreptia 78
Excavata 66, 67

Fabrea 357, 414
Favella 161
Fibrocapsa 113
— *japonica* 112
Filocorticata 58
Filosea 53, 55, 56, 182
Flagellata 53, 62
Foaina **41**
Foettingeria 171, **172**, 368
Folliculina 157
— *boltoni* 457
Folliculinidae 157
Foraminifera 17, 20, 38, **40**, 57, 58, 183, **184–190**, 350, 425
Fragilaria **105**
Fragilariophyceae 57
Frenkelia 137–139
Frontonia **149**, 170, **261**, 357, 423
— *leucas* **434**
— *vernalis* **434**
Fungi 61, 182, 215, 216, **217**, **219**, 224, 232
Furgasonia 167, 373
— *blochmanni* **376**
Fusulinida 187

Gambierdiscus 124
— *toxicus* 123
Gastropoda 456
Geleia **153**, 156
Gemmocystis 135
Giardia 24, **69**, 70
— *intestinalis* 333
— *lamblia* 357, 395
Glabratella sulcata 349

- Glaucocystis* 192, 193
 — *nostochinearum* 192, **193**
 Glaucocystophyceae 56
 Glaucocystophyta **50, 51**, 56, 61, 190, 192, **193**
Glaucoma 390
 — *ferox* 147
 — *scintillans* **430**
Glenodinium 420
Globigerina 190
 — *bulloides* **189**
Gloeochaete 193
Glossina 83, 84
Glugea **222**, 223, 224
Gobiella 214, 318, **321**
Goniodoma acuminatum **120**
Goniomonas **26, 30, 282**
Gonyostomum 113
Gonium 202, **202**
Gonospora beloneides **310**
Gonyaulax 123, 334
 — *tamarense* 123
Granuloreticulosa 57, 183, 185
Granuloreticulosea 55, 59
Gregarina **44**, 134
 Gregarinae **132, 133**
Gregarinia 57
Gregarinida 53
Grellia 135
Gromia **40**
Gromiida 182, 213
Grossglockneria 318
Guillardia 96
 — *theta* 95
Gymnamoeba 205, 213, **207**
Gymnochlora 182
Gymnodinium 124, 193, 318, 420
 — *acidotum* 121
 — *beii* 189
 — *breve* 121
 — *catenatum* 123
 — *chlorophorum* 121
 — *eucyaneum* 121
 — *galatheanum* 121
 — *mikimotoi* 121
Gymnosphaera 252
 Gymnosphaeridae **244**

 Haematozoa 132, 139, **140–144**
Haemogregarina 135

Haemoproteus 143
 Haemosporida 143, 344
 Haemosporidia 139
Halimeda 198
Halteria **160**, 345, 367
 — *grandinella* **434**
 — — *var. chlorigella* **434**
Haplophrya 176
 Haplospora 59, 117, 176, **177, 178**, 179, 253, 254
 Haplosporea 56
 Haplosporidia 56
Haplosporidium 176, **177**, 179
Haplozoon axiothellae **119**
Haptoglossa 117, 277
 — *mirabilis* **278**
 Haptomonada **65**, 91, 299
Haptophrya 368
 Haptophyta 91
 Haptoria 154, 161, 275
Hartmannella 207, 208
 — *vermiformis* 450
Hastigerina 190
Hausmanniella 167, **168**
 Hedraioephyridae **244**
Hedraioephyrys 252
Hedriocystis 251
Helicosporidium **200**, 201
 — *parasiticum* 199
Heliochona 164
 Heliozoa 53, 56, 58, 59, 243
 Heliozoa 55, **243, 250, 251**, 456
Helix 298
 Hemiascomycota 215, 224, 227
 Hemimastigophora 59, 76, 89, **90**
Hemimastix 89
 — *amphikineta* **90**
Hemiophrys **427**
Henneguya 242
 Heterokaryota 58
 Heterokonta 38, 61, 96, **98–100, 105, 109, 110**,
 111, **112–115**, 179, **291**
 Heterolobosa 37, 57, 67, 75, 87, **88**
 Heterolobosea 59, 421
 Heteromonadea 108
 Heterophryidae **244**
Heterophrys 252
 — *marina* **252**
Heterosigma 113
 — *akashiwo* 112, 452

- Heterostegina* 190
— *depressa* **189**, 350
Heterotrichea 154, 155, 156, **157**, 305
Heterotrichida 157, 456
Hexactinellida 215
Hexamita 70, 422
Histiona 67
Histioneis remora **120**
Histomonas 72
Holocanthida 247
Holomastigotidae 75
Holophrya 168
Holospora 448
— *elegans* **449**
Holosticha **434**
Holotricha 152, 155
Homalozoon 161, **162**, **274**, 279, **289**, **307**, 343
Hyalodiscus 38, 214, 318, **321**
— *predatus* **39**
Hyalogonium 202
Hyalophysa 171
— *chattoni* 357
Hyalosphenia 208
— *papilio* 429
Hymenomonas carterae 351
Hymenostomata 386
Hymenostomatia 154, 170, 171, 388
Hypermastigida 27, 73, **74**, 75, 366
Hyphochytriomycetes **114**
Hyphochytrium **114**, 115
Hypocoma **153**, 163
Hypotrichia 154, 158, 159, 166, 386, 393, 438, 456
Hypotrichidium conicum **434**
- Ichthyobodo* 82
Ichthyophonus 231, 232, 234
— *hoferi* 232
Ichthyophthirius **153**, 171
— *multifiliis* **172**, 439
Ichthyosporea 231
Ichthyosporidium **222**
Infusoria 9, 53, 144
Intramacronucleata 154, 157, **159**, **162**, **163**, **167–170**, 176
Isomita 58
Isonema 87
Isospora 137, 139
Isotricha **153**, 298
- Ixodidae* 143
- Jakoba* 67
Joenia **29**, **38**, **42**, **44**, 75, 366, **451**
— *annectens* **32**, **74**
- Kalotermes flavicollis* **74**
Karotomorpha 97
— *bufonis* **98**
Karyoblastea 56
Karyolysus 135
Karyorelictea 55, 57, **153**, 154, 155, **156**
Karyorelictida 150, 155
Katablepharis 96, 197
— *remigera* **95**
Keronopsis 161, 390
— *rubra* 388
Kinetofragminophorea 154, 373
Kinetoplasta 61, 76, **78**, **79**
Kinetoplastida 56, 433
Kinetoplastidea 390
Klebsormidiophyceae 196, 203, 204
Klebsormidium 204
Klossia 135
Koruga bonita **71**
- Labyrinthomorpha* 54, 55
Labyrinthomyxa 253
Labyrinthula 110, **111**, 344
— *coenocystis* **110**
— *macrocystis* 110
— *zosteriae* 110
Labyrinthulea 38, 55, **65**, 109, **110**, **111**, 456
Labyrinthulida 56, 109
Labyrinthulidae 109
Labyrinthulomycota 56, 109
Labyrithuloides 111
Lacrymaria 161
— *olor* 17, **306**
Lamblia **69**
Lateromyxa 214, 318, 341
— *gallica* **214**, **336**, 343, **344**, 357
Lecythium 182, 183
Legionella pneumophila 448, 450
Leishmania 83, 84, 87, 395
— *donovani* 86
— *infantum* 87
— *mexicana* 370
Lembadion **359**

- *magnum* **434**
Lemna minor 426
Lepidodinium 124
— *viride* 121
Lepidotrachelophyllum **28, 153, 161**
Leptomyxa 208
Leptotheca elongata **237**
Leucaena leucocephala 441
Leucocytozoon 143
Licmophora flabellata **105**
Licnophorida 157
Lieberkuhnia **185, 190**
Listeria monocytogenes 450
Lithodesmium undullatum **106**
Litonotus 161, **162**
Litostomatea 55, 57, **153, 154, 161, 162, 163, 346**
Lobosa 37, 38, 58, 61, 205, 213, **207**
Lobosea 55, 56
Loma **222**
Lophomonas 75
Lotharella 182
— *amoebiformis* 181
Loxocephalus luridus **434**
Loxodes 18, **156, 272, 406, 407, 409, 423, 424**
— *magnus* **434**
— *striatus* **434**
Loxodida 155, 156
Loxophyllum 161, **162, 271, 274, 279, 308**
— *meleagris* 37, 346
Lutzomyia 83
- Macrochloris* **199**
Malawimonas 67
Mallomonas 101
Mamiella 197
— *gilva* **197**
Mamiellales 196, 197
Mantoniella squamata **197**
Manubrispora 58
Marteilia 253, 254
— *refringens* 254
Marteiliidea 56
Massartia 193
Mastigamoeba 210
Mastigella 209, 210, 448
Mastigina **209, 210**
Mastigophora 53–55, 62
Mastigota 57, 62
Mattesia 134
- Mayorella* 37, **40, 208**
— *viridis* 429
Medicago sativa **441**
Mesodinium 161
— *rubrum* **47, 161, 447**
Mesomycetozoa 215, 230, **231, 232, 233**
Mesostigma 194, 204
— *viride* **203**
Mesostigmatales 203
Mesostigmatophyceae 196, **203**
Metakaryota 57
Metamonada 58
Metaphrya **152**
Metazoa 8, 10, 46, **48, 61, 182, 215, 230–232, 236, 237, 456**
Metchnikovella 224
Metchnikovellidae 55, 223
Metopus 422, 442
— *contortus* **32**
— *curvatus* **434**
— *undulans* **434**
Mezomycetozoa 37
Micrasterias 205
— *denticulata* **206**
— *melitensis* **206**
— *trigemina* **206**
Microgemma **222**
Microgromia 185
Microspora 20, 44, 54–57, 61, **200, 215, 218, 219–222, 331**
Microsporea 55, 56, 215, 218, 223, 224, 253
Microsporidia 20, 53, 59
Microsporididea 55
Microthoracida 167
Microthorax 167
Microzoaires 10
Miliolida 187, 188
Minchinia 179
— *louisiana* **178**
— *nelsoni* **178**
Miozoa 58
Mixotricha paradoxa 73, 297, 451
Mnemiopsis leidyi 458
Mobilida 175
Monadofilosa 58, 179, 180, 182, **182, 183**
Monas 9, 17
Monera 10
Monocercomonas 73
Monocercomonoides 71

- *hausmanni* **70**
Monocystis 134, 340
Monodinium balbiani **434**
Monodopsis 109
Monosiga 234
— *ovata* 341
Monothalamea 185
Mrazekidae 219, **222**
Multicilia 205, 207, 208
Muscidae 84
Mycetozoa 53, 58, 59, 211, **212–214**
Mycetozoea 55
Mycoplasma 450
— *hominis* 73
Mylestoma 176
— *anatinum* **434**
Myrionecta 161
— *rubra* **47**, 161
Myrmecia **199**
Myxobolus **237**, 241, 242
— *cerebralis* 237, **238**, 239, **240**, **241**, 242
— *pfeifferi* 242
Myxogastra 57
Myxogastrea 8, 61, 211, **212**, 356, 364, 390
Myxomycotina 56
Myxosporea 55, 56, 239
Myxosporidia 20, 53
Myxozoa 8, 20, **44**, 54–57, 59, 200, 215, 236, **237**, **238**, 239, **240**, **241**, 242, 253, 343, **454**
- Naegleria* **88**, 89, 359, 360, 422, 443, 450
— *andersoni* 422
— *australiensis* 88, 421, 422
— *carteri* 422
— *chilensis* 422
— *clarki* 422
— *fowleri* 88, **322**, 421, 422, 458
— *fultoni* 422
— *galeacystis* 422
— *gruberi* 422, 357, **359**
— *indonesiensis* 422
— *italica* 422
— *jadini* 422
— *jamiesoni* 422
— *lovaniensis* 422
— *minor* 422
— *morganensis* 422
— *niuginensis* 422
— *pagei* 422
— *pringsheimi* 422
— *pussardi* 422
— *robinsoni* 422
— *sturti* 422
— *tihangensis* 422
Nanochlorum 201
Narcomedusa 237
Nasselaria 249
Nasselarida **246**
Nassophorea 55, 57, **153**, 158, 162, 166, **167**, 169
Nassula 18, **38**, **153**, 167
— *ornata* **167**
Nassulida 167
Navicula 108
Nebela 37, **40**, 208
Nematoda 456
Neocallimastigales 217
Neocallimastix 216, 217
— *frontalis* 217
Neochloris **199**
Neogregarinida 132, 134
Neomonada 58
Neozoa 58
Nephridiophaga 229
— *apis* 228
— *blattellae* **229**, **230**
Nephridiophagidae 215, 228, **229**, **230**
Nephroselmis 197
— *olivacea* **366**
Neurospora 395
Nitzschia 108
Noctiluca 121, 122, 124, 338, **421**
— *scintillans* 121, 123, 309, **421**
Nosema **222**, 224
— *apis* **221**, 223,
— *bombycis* 20, 223
— *locustae* 223
— *tractabile* **220**
Nuclearia 38, **39**, **40**, **214**
Nyctotherus 176
— *cordiformis* 346
- Ochromonas* **30**, 103, 294, **315**
— *danica* **295**
— *tuberculatus* **273**
Octomitus 70
Odontella 108
— *aurita* **105**
— *sinensis* 457

- Odontostomatida 158, 176
 Oedogoniales 201
Oedogonium 319, **321**
Oikomonas 103
 Oligohymenophorea 55, 57, **153**, 154, 169, **170–177**, 296
 Oligotrichia 154, 155, 158–160
Olpidium 217
 — *brassicae* 453
Onychodromus 390
 — *quadricornutus* **359**
Oodinium 121, 122, 124, **288**
 Oomycetes 10, 61, **115**, 271
 Oomycota 54, 57
 Oozoa 9
Opalina **99**, 100, 296–298, 336, 404
 — *ranarum* **99**, 349
 Opalinata 53, 55, 56
 Opalinatea 55
 Opalineae 97, **99**
Opercularia 367
Ophrydium 173, **174**
 — *versatile* 425, 427
Ophryodendron **152**
Ophryoglena 171, **414**, 436
 — *atra* **171**
Ophryoscolex 162, **163**
 Opisthokonta 61, 214–216, **217**, **231**, **315**
Orbitolina **186**, 190
Orbulinella 251
Orchitophrya 170
 — *stellarum* 444
Ornithocercus 124
 — *magnificus* **120**, 121
Oryctospora 229
Oscillatoria 316, **320**
Oscillosignum **434**
Ostrea edulis 253
 Oxymonada 59
 Oxymonadea **70**
 Oxymonadidae 70
Oxymonas 71
Oxyrrhis **269**
Oxytricha 372, 386, 388, 390, 392, 393
 — *fallax* 374, 388, 420
 — *nova* 388

Palmellococcus **199**
Pandorina **202**

 Parabasalea 61, **71**, 72, 333
 Parabasalia 52, 56, 59
Paramartelia 253, 254
 — *orchestiae* **253**
Paramastix 89
Paramecium **29**, **34**, 36, **38**, **44**, **147–149**, **152**, **168**, 170, **256**, **257**, 260, **265**, 267, **268–270**, 276, 279, **281**, **282**, 283, **287–289**, 294, 295, **296**, **297**, 298, 309, 314, **318**, **326**, **327**, **329**, **331**, **333**, **334**, 335, 339, 343, 345, 346, 355, **356**, 370, 371, **372**, 373, 378, 386, **387**, 390, 392, 393, 395, 400, **401**, **402**, 404, **405**, **406**, 407, 409–412, 447, 448
 — *aurelia* 338, 346, 352, 447
 — *bursaria* 199, 346, 352, **386**, 412, 423, **446**
 — *caudatum* **30**, **37**, **151**, **170**, 286, **287**, 338, **351**, 352, 353, **354**, 369, 407, 427, **430**, **449**
 — *multimicronucleatum* 352, 412, 417
 — *tetraurelia* 333, 334, 345, 370
Paramyxa 254
 Paramyxea 56, 179, 252, **253**, 254
 Paramyxidea 56
Paraphysomonas 101
 — *cyclicophora* **295**
Parauronema 334
Paraurostyla 373, 374, 390, 393
 — *weissei* 372, **376**, 388
Parrellina hispidula **186**
Paruroleptus **434**
Parvicorbicula 236
Parvilucifera 125
 — *infectans* 125
Paulinella 183
 — *chromatophora* 182, 193, 444
Paulsenella 318
Pavlova 93
Pediastrum 203
Pedinella 103
 Pedinellida 102, 103
 Pedinellophyceae 56
 Pedinophyceae 59
 Pelagophyceae 59
 Pelobiontida 59, 209
Pelodinium reniforme **434**
Pelomyxa 209, 210, 336, 368, 448
 — *palustris* 209, **210**, **434**
 Peniculia 154, 169
 Pennales 108
Pentatrichomonas 73

- Peranema* **75**, 76, 78
Percolozoa 58
Peridinea **120**
Peridiniopsis 318
Peridinium 18
— *balticum* 121, 336, 447
— *bipes* **119**
— *divergens* **120**
— *foliaceum* 121
Peritricha 152, 157, 173, 175
Peritrichia 154, 172, 456
Peritromus 157
Perkinsida 55
Perkinsozoa 117, 118, **124**, 126
Perkinsus 117, **118**, **124**, 125, 126
— *marinus* **124**
Peronosporomycetidae 57
Pfiesteria 124
— *piscicida* 123
Phacodiniidia 154, 158
Phacodinium 158
— *metchnikoffi* **159**
Phacus 77, 78
Phaeocalpida 249
Phaeoconchida 249
Phaeocystida 249
Phaeocystis 92, **422**, 452
Phaeodarea 38, 55, 249, **249**
Phaeodaria 56, 59
Phaeodendrida 249
Phaeodina 249
Phaeogromida 249
Phaeogymnocellida 249
Phaeophyceae 57, 61
Phaeophyta 10, **48**, 54, 57, 96
Phaeosphaerida 249
Philasteria 170
Phlebotomus 83, 84
Phreatamoeba 210
Phyllopharyngea 55, 57, **153**, 162, **163–165**
Phyllopharyngia 163
Physarum 212, 301, 302, 384, 390, 392
— *confertum* **212**
— *polycephalum* **44**, 370
Phytomastigophorea 55, 62
Phytomonadea 201
Phytomonas 87
Phytomyxa 58, 179, **181**, 452
Phytophthora 117
— *infestans* 115
Pinnularia viridis **105**
Piromyces 216, 217
Piroplasma 144
Piroplasmida 139, 143, 344
Plagiopyla 169
— *frontata* **32**, **169**
Plagiopylea 154, 168, **169**
Plants 61
Plasmodiophora 59
Plasmodiophora 180, **181**, 452
— *brassica* 180
Plasmodiophorea 55, 179
Plasmodiophorida 56
Plasmodiophoromycota 54, 56
Plasmodium 20, 33, 139, **141**, 142–144, 310, 390, 393–395, 411
— *falciparum* **33**, 142, 143, 370, 393, **394**, 395
— *knowlesi* **142**
— *malariae* 142, 393
— *ovale* 142, 393
— *vivax* **140**, 142, 393
Plasmopara 117
— *viticola* 116
Platymonas convolutae 197
Pleistophora **222**, 224
— *hyphessobryconis* **219**
Pleodorina 202
Pleurochrysis **28**, 93, 257, **259**
Pleuronema 170
— *coronatum* **435**
Pleurosigma 108
Pleurotricha 390
— *indica* 388
Plicostoma 58
Pneumocystidales 224
Pneumocystis 86, 215, **225**, 444
— *carinii* 224, **225**, **226**, 227
Pocheina 89
Podolampas 124
— *bipes* 121
Polycystina 55, 56, 59
Polycystinea 38, 53, **245–248**
Polyhymenophorea 154
Polykrikos 122, **278**
Polymastigidae 70
Polymyxa 452
Polynucleobacter necessarius 447
Polyphagus 216, 217

- Polysphondylium* 213
Polyspira delagei **361**
Polytoma 202
Pontomyxa 185
Porphyridium 192
— *cruentum* **191**
Postciliodesmatophora 55, 154, 155, **156, 157**
Postgaardi 76
Poterioochromonas 262, **263, 295**
— *malhamensis* **100, 263**
Prasinomonadea 9, 196
Prasinomonas 198
Prasinophyceae 57, 59
Primociliata 90
Prochlorophyta 433
Prokaryota 10
Prorocentrum 124, 343
— *minimum* 370
Prorodon 18, 168, **434**
Prostomatea 55, 57, **153, 154, 167, 168, 438**
Protalveolata 58
Proteromonadea 97, **98**
Proteromonadida 9, 56
Proteromonas 97
— *lacertae-viridis* **98**
Proterospongia 234
— *haeckeli* **235**
Protista 8, 10, 11, 17, 60
Protococcida 134, 135
Protocruzia **153, 155, 158, 343**
Protocruziidia 154, 158
Protoctista 10, 11, 54, 56, 61
Protoheterotrichida 155, 156
Protoopalina 100
Protoperidinium 122, 124
— *conicum* **322**
Protostela 57
Protostelea 38, 211
Protostelida 56
Protostelium 211
Protostomatida 155, 156
Protozoa 7–11, 20, 53–55, 58, 61
Prymnesiida 59
Prymnesiomonada **50, 65, 91, 92, 93, 315, 433**
Prymnesiophyceae 56
Prymnesiophyta 56
Prymnesium 93
Psamminida 56
Pseudobodo 113
Pseudociliata 56, 58, 90, **91**
Pseudococcomyxa **199**
Pseudodiffugia 182, 183
Pseudomicrothorax **29, 35, 147, 167, 282, 314, 316, 319, 320, 324, 357**
— *dubius* 317, 324, 429, **459**
Pseudomonas 450
Pseudo-nitzschia 107, 108
— *australis* 107
— *multiseries* 107
— *pseudodelicatissima* 107
— *pungens* 107
— *seriata* 107
Pseudoplatyophrya **153, 318**
Pseudocourfeldia 197
Pseudocourfeldiales 196, 198
Psorospermium 231, 232, 234
— *haeckeli* **231, 232, 233**
Psychodidae 84
Pteridomonas 103, 251
Pyramimonadales 196, 197
Pyramimonas 197
— *tetrarhynchus* **197**
Pyrenomonas 96
Pyrgidium pyriforme **120**
Pyrsonympha 71
Pyrsonymphida 56
Pyrsonymphidae 70
Pythium 116, 117

Radiolaria 53, 58, 243
Radiophrya **176, 368**
Radiosphaera **199**
Radiozoa 58
Raphidiophrys contractilis **271**
Raphidomonadea **112**
Raphidomonadida 59
Raphidonema 204
Raphidophyceae 56
Raphidophyta 56
Rastrimonas 125
Reclinomonas 67
Reduviidae 84, **85**
Remanella 156, 435, **436**
Reticulofilosa **50, 58, 179, 180, 182**
Reticulomyxa 38, 185, 190, 279, 425
— *filosa* **39, 184, 185, 425, 457**
Reticulosphaera 109, 180
Retortamonada 57

- Retortamonadea 67, **68**, 313
Retortamonadida 56, 59
Retortamonas **41**, 67, **68**
Rhabdophora 55
Rhagadostoma **434**
Rhinosporidium 234
— *seeberi* 231, 234
Rhizidiomyces 114, 115
Rhizochloris 109
Rhizophydium sphaerotheca 217
Rhizopoda 53, 54, 56, 62, 179, 209
Rhizopodea 55
Rhizosolenia 108
Rhodnius 83, 84
Rhodomonas **29**, **30**, 96, **258**
Rhodophyceae 56
Rhodophyta 10, **50**, **51**, 54, 56, 61, 95, 190, **191**,
192
Rhynchodia 163
Rhynchomonas nasuta 82
Rhynchopus 87
Rhytidocystis 135
Rickettsia 450
Rotaliella 190, 349
— *heterokaryotica* **190**, 336
Rotaliida 187, 188
Rotifera 456
Rudimicrospora 223
Rudimicrosporea 55, 56

Saccamoeba 37, **40**, **44**, 208
Saccharomyces **227**, 395
— *cerevisiae* 224, 227, **386**
Saccinobaculus 71
Saccostoma 58
Salivaria 379
Salmonella 450
Salpingoeca 234, 236
— *amphoridium* **235**
— *cornuta* **235**
Saprodinium 176, **434**
— *putrinium* **177**
Saprolegnia **115**, 116, 117
Saprolegniomycetidae 57
Sarcocystis 137–139, 368
— *equicanis* 138
— *ovifelis* 138
— *suihominis* **138**
Sarcodina 17, 53–55, 62, 87, 242

Sarcomastigophora 17, 53–55
Sarcomastigota 58
Sarcomonadea 183
Sarcosporidia 20, 53
Scenedesmus 203
Schizocladidae 59
Schizopyrenida 421
Schizopyrenidea 61, **88**, 205
Schizosaccharomyces pombe 227
Schizosaccharomycetales 227
Schwagerina 190
Scleractinia 122
Scotiellopsis **199**
Scuticociliata 170, **434**
Scuticociliatia 154
Scuticociliatida 456
Selinioides 134
Sessilida 173
Shigella 450
Siedleckia 134
Silicoflagellata 56, 59
Silicoflagellida 102, 103, **104**
Sipunculida 134
Slopalinida 59
Sonderia 169
Sorites **186**
Sorogena **153**, 167, 263, **264**, 356, 419
Sorosphaera 180
Spasmaria 58
Spermatozoa 15
Sphaeroeca volvox 234
Sphaeromonas 216, 217
Sphaeroforma arctica 234
Sphaerosoma 242
Spirochona 162, 425
— *gemmipara* **164**
Spirogyra 319
Spiromonas **125**, 126
— *gonderi* 444
Spirotrichia 89
Spirotrichia 89
— *subparasitica* 361
Spirostomum 18, **152**, 157, 279, **403**, 406, 423
— *teres* **434**
Spirotaenia condensata **206**
Spirotricha 152
Spirotrichea 55, 57, **153**, 154–156, 158, **159**
Spirotrichia 166

- Spirotrichonymphidae 75
 Spizellomycetales 217
Spongiochloris **199**
Spongospora 180, 452
 Sporozoa 19, 20, 53, 54, 58, 126, 218
 Sporozoasida 55
Spraguea **222**
Spumella **315**
 Spumellaria 249
 Stanomida 56
 Staurastrum
 — *aculeatum* **206**
 — *furcatum* **206**
 — *paradoxum* **206**
 — *spinosum* **206**
 — *vestitum* **206**
Staurojoenina **35**
Stentor 36, 157, 260, 272, 273, 304, 343, 357,
 370–373, 375, 376, **377**, 403, 406, 414, 425
 — *coeruleus* 157, 272
 — *igneus* 157
Stephanopogon 76, 90, 91, **91**
 — *apogon* 90
Stereomyxa 37, **40**, 208
Stereonema 89
Stichococcus 204
Sticholonche 251
Stichotricha 161
Stichotrichia 154, 155, 158, 159, 161, 386, 388,
 456
Stokesia vernalis **434**
Stomoxys 83
 Streptophyta 61, 195, 196, **203**, **206**
Strobilidium 161
 — *velox* **434**
Strombidinopsis 161
Strombidium 160, **434**
 — *viride* **434**
Stylocephalus 134
 — *longicollis* **133**
Stylochona 164
Stylonychia **41**, **152**, **153**, **161**, **316**, **340**, 346,
 358, 386, 387, 390, 392, 393, 397, 403, 406,
 434
 — *lemnae* **345**, 346, 370, **386**, 388
 — *mytilus* 17, 388, **397**
 — *pustulati* 388
 Suctoria 53, 152, 154, 164, 360, 367, 456
Symbiodinium 108, 122, 124, 189
 Symphyacanthida 247
 Syndinea 123
 Syndiniophyceae 56
Syndinium 124
Synedra gracilis **105**
Synhymenia 166
 Synhymeniida 166
Synura 18, 101, 103
 — *petersenii* **101**
 Synurophyceae 59

 Tabanidae 84
Tabanus 83, 84
Tabellaria **105**
 — *flocculosa* **105**
Tachyblaston **368**
 — *ephelotensis* 367
 Taxopodida 251
Telohania **222**
 Telosporea 53
Teratonympha mirabilis **74**
 Testacealobosea 205, **207**, 208, 213
Tetrahymena 26, 40, **44**, **149**, **170**, 171, **337**, 338,
 346, 369–371, 373, **374**, 378, **386**, 387, 389–
 393, 395, 436, 455
 — *americana* **455**
 — *australis* **455**
 — *borealis* **455**
 — *canadensis* **455**
 — *capricornis* **455**
 — *cosmopolitanis* **455**
 — *hyperangularis* **455**
 — *pigmentosa* **455**
 — *pyriformis* 171, 345, 369, **386**, **455**
 — *thermophila* 171, 338, 353, 369, 370, **376**,
 386, 389, 391, **392**, 393, 450, **455**
 — *tropicalis* **455**
 — *vorax* 358
 Tetramastigota 57, 61, **66**, 67, **68**
Tetramicra **222**
 Tetramitia 58
Tetramitus 88, 89, 359, 360, 448
Tetramyxa 180
Tetraselmis 197, 198
 — *bichlora* **197**
 — *convolutae* 197
Tetraspora 241
Tetratoxum parvum **163**
Textularia 190

- Textulariida 187
Textullaria 188
Thalassiosira 107
Thalassomyxa 214
— *australis* **214**
Thalassicolla 249
Thaumatomonas 183
Thecamoeba **35**, 208
— *terricola* 419
Theileria 144
— *annulata* **144**
Thraustochytrida 56
Thraustochytriidae 109
Thraustochytrium 111
Tintinnidium 161, 367, **434**
Tintinnina 160
Tintinnopsis **160**
— *subacuta* 367
Tokophrya **165**, 260
— *lemnae* 426
Tontonia 160
Toxoplasma 33, 86, 137, 139, 364, 395
— *gondii* **128**, **136**, 137, 395
Toxoplasmea 53
Toxopodida **244**
Trachelius 161
— *ovum* 427
Trachelocerca **156**
Trachelomonas 77, 192
Trachelonema 156, 272
— *sulcata* 275
Tracheloraphis 156
— *dogieli* 275
Trebouxia **199**, 201, 423, 444
Trebouxiophyceae 196, 198, 199, **200**
Trepomonas 70, 422
Triadopsis 298
Triatoma 83, 84
Tribonema 108
Triceratium distinctum **105**
Trichia 212
Trichoctomatia 162
Trichodina **175**, 176, 260, **262**, 264, **308**, 309, **324**
— *cyprinis* 175
— *pediculus* 175, **449**
Trichomitopsis termopsidis **72**
Trichomonadida 9, **72**, 73
Trichomonadidae 72
Trichomonas **44**, 73
— *foetus* 73, 332
— *hominis* 73
— *termopsidis* **72**
— *vaginalis* 73, 332
Trichomycetes 218
Trichonympha 27, 323, 338
Trichonymphidae 75
Trichophrya **153**
Trichosidae 59
Trichostomatia 154, 161, 162
Trichozoa 58
Trigonomonas 70
Triloculina 190
Trimastix 67
— *marina* **66**
Trimitus 69
Trimyema minutum 420, **421**
Trinema **44**, 183
Trithigmostoma 373
— *steini* **374**, **375**
Tritrichomonas 73
— *angusta* **41**
— *foetus*
Trochiscia **199**
Troglodytella 162
— *gorillae* **163**
Trypanosoma 20, **44**, 83, 84, 87, 361, 379, 383, 390
— *braziliensis* 83
— *brucei* 27, **32**, **79**, **81**, 84, 370, 380
— — *brucei* 83
— — *gambiense* **84**
— — *rhodesiense* 83
— *congolense* **81**, 83, **384**
— *cruzi* 83, **85**, **87**, 341, 395
— *donovani* 83
— *equinum* 83
— *equiperdum* 83
— *evansi* 83
— *fallisi* **81**
— *gambiense* 20
— *mega* 361
— *raiae* 341
— *tropica* 83
Trypanosomatidea **79**, **81**, 82, **84–87**
Tubifex tubifex 237
Tubulicorticata 58
Turbellaria 456

- Ulothrix* 198
Ulva 198
Ulvophyceae 57, 196, **198**
Umbellosphaera 93
Urceolaria 176
Uronema 170
Uronychia 159
Urosporidium 179
Urostyla 159, 161, 390
— *grandis* **159**, 343
Urthiere 9, 15
- Vacuolaria* 112, 113
Vaginicola 173
Vahlkampfia **35**, 88, 89, **434**
Vairimorpha 224
— *necatrix* 223
Vampyrella **35**, 214, 318, 341, 429
— *lateritia* **27**, **30**, **214**
Vampyrellidae 213, **336**, **344**
Vannella 38, **40**, 205, 207, 208
— *simplex* **27**, **43**
Vannellidae 456
Vaucheria 108
Vegetabilia 10
Vibrio cholerae 450
Viridiplantae **50**, **51**, 192, 193, **195**, 196, **197**, **203**
Volvocales 201, 202
Volvocida 8, 59, 196, 201, 202, 338, 341, 347
Volvox **202**, 347, 366, 425
- *aureus* 347
— *carteri* 347, 366, 367
— *globator* 347
— *perglobator* 347
Vorticella 9, **44**, **152**, **173**, 260, **305**, 306, 423,
425, **427**, 429, **434**
— *bosminae* **434**
- Warnowiidae 122
Willaertia 89
Woloszynskia pascheri 448
- Xanthophyceae 57, 108
Xanthophyta 57
Xenophyophora 56
Xenophyophorea 55, 59, 187
- Zelleriella* 100
Zoomastigina 56
Zoomastigophorea 55, 62
Zoophyta 10
Zoophytes Infusories 10
Zoothamnium **362**
— *alternans* 347, 361, **362**
— *arbuscula* **174**, 361, **362**
— *niveum* **174**
Zooxanthella 122, 124
Zygnematophyceae 196, 204
Zygomycetes 218
Zygomycota 215, 217, 218

Содержание

Из предисловия авторов ко второму изданию	3
Предисловие авторов к третьему изданию	4
Предисловие к русскому переводу	6
Часть I. Введение и общие сведения о протистах	7
Терминология и история систематики	7
Исторический обзор протистологических исследований	12
Клеточная организация протистов	24
Мембраны и компартменты	24
Микрофиламенты и микротрубочки	36
Форма и размеры протистов	41
Часть II. Эволюция и таксономия	45
Эволюция одноклеточных эукариот	45
Развитие систематики	53
Система протистов	64
Часть III. Избранные главы общей протистологии	255
Сравнительная морфология и физиология протистов	255
Скелетные элементы	255
Прикрепление к субстрату	260
Экструсомы	265
Аппараты проникновения	277
Сократительные вакуоли	279
Подвижность	288
Захват пищи, переваривание и дефекация	311
Ядро и половое размножение	336
Роль микронуклеуса и макронуклеуса в жизненном цикле цилиат	339
Преобразования ядра в ходе жизненного цикла	339
Морфогенез и размножение	356
Факультативные изменения морфологии клетки	356
Циклические трансформации	360
Деление клетки	364
Формирование паттернов у цилиат	370
Молекулярная биология	379
Вариабельные поверхностные гликопротеины трипаносом	379

Кинетопластная ДНК и редактирование РНК	383
Специфика молекулярных процессов у инфузорий	385
Малярийный плазмодий: избегание иммунного ответа хозяина	393
Геномные проекты протистов: от геномики к протеомике	394
Поведение протистов	397
Терминология	399
Привыкание и сходные явления	401
Поведенческие реакции	404
Экология протистов	415
Факторы, определяющие распространение	415
Водные биоценозы и местообитания	430
Наземные биоценозы и местообитания	436
Симбиоз и паразитизм	438
Биоразнообразие и биогеография протистов	453
Заключительные замечания	459
Библиография	461
Указатель	477