The background of the cover is a composite of microscopic images. In the center, there is a large, detailed view of plant cells, likely from an onion skin, showing their characteristic rectangular shape and cell walls. Surrounding these are smaller, more numerous images of protists, which appear as smaller, more rounded or teardrop-shaped cells with internal structures. The overall color palette is dominated by greens, yellows, and blues, with a dark background that makes the cells stand out.

Строение клетки протистов

С.А.Карпов



TECCA

С.А. Карпов

Строение клетки протистов

*Учебное пособие
для студентов
биологических
специальностей
ВУЗов*



TECCA
Санкт-Петербург
2001

ББК Е 669.11я73
К26

Ответственный редактор: к.б.н. *А.А. Добровольский*

Рецензенты:

к.б.н. *А.В. Гудков*

д.б.н. *А.П. Мыльников*

д.б.н., профессор *Л.Н. Серавин*

д.б.н. *А.О. Фролов*

На обложке использована фотография из книги
Н. Canter-Lund «Freshwater Algae».

Карпов С.А.

К26 Строение клетки протистов: Учебное пособие. – СПб.:
ТЕССА, 2001. – 384 с. – ил.
ISBN 5-94086-010-9

Предлагаемое учебное пособие содержит наиболее полное и современное описание строения клетки протистов (простейших, водорослей и зооспоровых грибов). Кроме того, в нем приведены последние сведения по их систематике и филогении (фактически, изложена система протистов с диагнозом и рисунком для каждого типа или класса), история протистологии и краткое описание методов исследований. В книгу включен современный словарь протистологических терминов и другая справочная информация.

Учебное пособие богато иллюстрировано понятными схематическими рисунками и предназначено для студентов и преподавателей биологических факультетов университетов, а также для всех интересующихся протистами.

ББК Е 669.11я73

ISBN 5-94086-010-9

© «ТЕССА», 2001.

© С.А. Карпов, 2001.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	5
Введение.....	8
Глава 1. Краткий исторический очерк	10
1.1. Терминология	10
1.2. Из истории изучения протистов.....	12
1.3. Из истории систематики протистов	23
Глава 2. Краткая характеристика основных таксонов протистов	37
Глава 3. Основные методы изучения строения клетки	117
Глава 4. Строение клетки протистов.....	129
4.1. Покровы.....	129
4.1.1. Надмембранные усложнения покровов.....	131
4.1.2. Субмембранные усложнения покровов.....	137
4.2. Цитоскелет	144
4.2.1. Жгутиковый (ресничный) аппарат	146
4.2.2. Функции жгутика/реснички	176
4.2.3. Аксоподии.....	181
4.2.4. Строение псевдоподий.....	188
4.2.5. Цитоскелет амёб и амёбоидное движение.....	195
4.2.6. Другие скелетные образования.....	200
4.2.7. Неорганический скелет.....	208
4.2.8. Прикрепительные органеллы	215
4.2.9. Другие формы движения.....	219
4.2.10. Сокращение клетки.....	224
4.3. Митохондрии и другие энергодающие органеллы.....	227
4.3.1. Гидрогеносомы.....	231
4.3.2. Пероксисомы.....	233
4.3.3. Проблема симбиотического происхождения митохондрий.....	233
4.4. Пластиды.....	234
4.4.1. Хлоропласты.....	234
4.4.2. Запасные углеводы	240
4.4.3. Стигма.....	240
4.4.4. Пигменты.....	241
4.4.5. Лейкопласты.....	244
4.4.6. Проблема происхождения пластид.....	246
4.4.7. Приобретение пластид в результате вторичного эндосимбиоза.....	249

4.5. Ядро и митотический аппарат.....	251
4.5.1. Число и размеры ядер.....	251
4.5.2. Структурные компоненты ядер.....	252
4.5.3. Гетероморфизм ядер.....	257
4.5.4. Митоз.....	258
4.5.5. Предполагаемые пути эволюции митоза.....	270
4.5.6. Проблема амитоза.....	271
4.6. Другие цитоплазматические органеллы.....	272
4.6.1. Экструсомы	273
4.6.2. Сократительная вакуоль.....	277
4.6.3. Аппарат Гольджи.....	280
4.6.4. Лизосомы и другие органеллы и включения.....	282
4.6.5. Фоторецептор.....	289
4.7. Уникальные органеллы и структуры.....	295
Глава 5. Уровни организации тела протистов.....	308
Заключение.....	311
Рекомендуемая литература.....	312
Словарь.....	323
Предметный указатель	368
Указатель латинских названий.....	378

ПРЕДИСЛОВИЕ

Среди населяющих нашу планету микроорганизмов наиболее известны бактерии (прокариоты), которым посвящена огромная литература. Значительно меньше научных работ посвящено другим микроорганизмам – простейшим и водорослям – хотя их значимость для биосферы и жизни человека не менее велика, чем бактерий. Однако только в последнее время этот факт начинает осознаваться биологами. Между тем простейшие, водоросли и так называемые низшие, или зооспоровые грибы, составляют огромную группу протистов, весомость которой в биосфере и деятельности человека трудно переоценить. Достаточно сказать, что именно их гетеротрофные представители поглощают бактерий, являясь консументами первого порядка, среди них следует искать наиболее древних эукариот, а также с них надо начинать создание всей системы эукариот, и, наконец, многие болезни человека, животных и растений вызываются протистами.

Между тем в России до сих пор нет общедоступного, понятного и в то же время достаточно глубокого современного учебника по протистологии. Фундаментальный труд В.А.Догеля «Общая протистология», изданный в 1951 году, до сих пор не потерял своего научного значения. Но он был написан все-таки как научный труд и не является учебником в общепринятом понимании. Кроме того, он опубликован до эры электронной микроскопии, с помощью которой только и можно изучать строение этих мелких организмов.

Пожалуй, наиболее яркое и, в то же время, достаточно полное представление о протистах, их роли в биосфере и жизни человека дает книга Л.Н.Серавина «Простейшие ... что это такое?» (Серавин, 1984). Но эта работа также была задумана не как учебник по протистологии для студентов вузов, а скорее как популярная книга для широкого круга читателей.

Широко известен в нашей стране учебник К.Хаусмана «Протозоология», переведенный на русский язык с немецкого в 1988 году. Он уже в значительной мере устарел, поэтому было пред-

принято второе издание этого учебника на английском языке (Hausmann & Hülsmann, 1996). Книга богато и прекрасно иллюстрирована, ее оформление и способ подачи материала соответствуют самым современным требованиям. В учебнике приведена оригинальная система простейших и широко представлен фактический материал. Однако в нем почти не уделяется внимания общим закономерностям биологии и морфологии протистов. Кроме того, к сожалению, это издание недоступно даже для преподавателей университетов.

Из других современных зарубежных учебников следует отметить очень полезную книгу М.Сли «Protozoa and other protists» (Sleigh, 1989). Ее основные положения и часто оригинальные иллюстрации представляют интерес и в настоящее время, однако она в значительной мере устарела, т.к. именно в последние годы протистология развивается бурными темпами.

В недавно вышедшем двухтомнике «Филема органического мира» (Кусакин, Дроздов, 1994, 1998) кратко освещены почти все таксоны протистов, приведена оригинальная система прокариот и эукариот и интересно обсуждены проблемы таксономии, систематики и филогении органического мира. Но сами авторы не считают свою книгу учебным пособием. Это, скорее, книга-размышление о таксономических взаимоотношениях в мире про- и эукариот и подходах к созданию общей системы организмов.

Таким образом, специальный учебник по протистологии в России отсутствует, хотя его необходимость очевидна.

В предлагаемой читателю книге изложены сведения по строению клетки протистов, что является основой общей протистологии. При составлении учебника была использована информация из упомянутых уже учебников и книг, а также из специальных статей и собственных исследований автора.

Благодарности. Я искренне признателен многим коллегам за интерес и ценные замечания к рукописи этой книги. Особенно хочу отметить критические замечания и пожелания моих учителей Л.Н.Серавина и А.А.Добровольского, оказавших неизмеримое влияние на формирование моего биологического мировоззрения. Выражаю свою искреннюю благо-

дарность С.Ф.Лихачеву и Д.О.Елисееву – бескорыстным издателям малотиражной биологической литературы; всем рецензентам за их доброжелательную критику рукописи. Я очень признателен моей жене Елене за ее долготерпение при созерцании моего длительного «симбиоза» с компьютером. Не могу не отметить, что значительная часть работы была проделана в Ботаническом институте Кёльнского университета, где М. Мелконян (M. Melkonian) предоставил мне возможность воспользоваться литературой и оргтехникой, в чем я ему искренне признателен. Благодарю всех тех, кто словом или делом помогал в работе над книгой.

ВВЕДЕНИЕ

Протистами принято называть эукариотические преимущественно одноклеточные организмы с одним или многими ядрами. Они объединяют простейших, водоросли и зооспоровые грибы и представляют собой обширную по количеству и многообразию видов группу эукариот. В настоящее время насчитывается по разным оценкам от 120 до 200 тысяч видов этих организмов, хотя реальное их количество в биосфере намного больше. Например, по некоторым прогнозам, общее число видов только диатомовых водорослей, вероятно, составит 10 000 000 (Andersen, 1992), а численность видов микроспоридий превысит миллион.

Протисты распространены в природе во всех возможных для жизни средах обитания – океанах и морях, пресных и солоноватых водах, почве. Их покоящиеся стадии переносятся по воздуху, способствуя расселению этих мелких организмов. Среди них много паразитов, причем их хозяева представляют буквально все группы эукариот. Многие из них являются возбудителями тяжелых заболеваний животных и человека. Сами протисты часто являются хозяевами вирусов, бактерий и других протистов, причем их симбионты могут поселяться как внутри, так и снаружи организма.

Велико практическое значение протистов в продукции и деградации органических веществ, в цепях питания морских и пресноводных животных, в самоочищении водоемов. Это позволяет использовать их в индикации степени органического загрязнения воды и в биологической очистке сточных вод.

Форма тела протистов в высшей степени разнообразна, что обусловлено особенностями развития цитоскелета в связи с характером движения, питания и размножения. Многие из них постоянно ее меняют, образуя псевдоподии для захвата пищи и движения. Другие имеют почти шаровидную форму тела, от которого отходят радиальные выросты, или формируют раковинки различной формы.

Многие представители протистов образуют колонии, имеющие все возможные варианты форм: линейные, пластинчатые,

шаровидные, древовидные. Некоторые организмы (лабиринтулы) образуют сетчатые колонии, внутри которых свободно перемещаются отдельные клетки. У водорослей разные авторы выделяют от 7 до 14 типов организации таллома или тела водоросли (Масюк, 1993). По своим размерам, сложности членения таллома и высокой специализации органов размножения некоторые водоросли являются, фактически, многоклеточными организмами. Многие простейшие существуют в виде больших многоядерных плазмодиев, или симпластов, размеры которых достигают десятков сантиметров и даже, в редких случаях, могут занимать площадь около 5 кв. метров (искусственно выращенный плазмодий миксомицета). Представители бурых водорослей достигают десятков метров в длину. Между тем самые мелкие протисты имеют диаметр всего 1–2 микрона. Следовательно, размах вариаций между крайними размерами протистов составляет 10^7 .

Однако большинство протистов все-таки представлено одноклеточными формами. Поэтому в дальнейшем мы будем рассматривать системы органелл и структур этих организмов на примере одноклеточных особей.

ГЛАВА 1

Краткий исторический очерк

История изучения протистов насчитывает более трех веков, поэтому сколько-нибудь детальное изложение ее не представляется возможным в настоящем издании¹. Как и история любой науки, история протистологии имеет несколько аспектов. Это может быть история развития идей, методов, собственно исследований, терминов, персоналий и т.д. Здесь будут рассмотрены только те из них, которые так или иначе используются в книге или проясняют вопросы, обсуждаемые в современной литературе. Это эволюция терминов, которыми обозначали протистов в разное время, основные вехи в исследованиях протистов, и история становления таксономических представлений о них.

1.1. Терминология

При определении названия той большой группы организмов, которая ныне именуется протистами, всегда возникали большие затруднения. Главным образом это связано с микроскопическими размерами этих организмов. А. ван Левенгук обнаружил при помощи «микроскопа» собственной конструкции целый микрокосм живых организмов, а поскольку многие из них были подвижными, то назвал их *Animalcula* – мелкие животные, или зверьки (Leeuwenhoek, 1676). К анималькулам были отнесены все живые микроскопические объекты, обитающие в воде, и даже клетки «жидкостей» высших животных.

¹ В качестве источников при написании этой главы были использованы следующие работы:

А. Бродский. История протозоологии. Ташкент, 1937.

Л.Н. Серавин. Простейшие... Что это такое? Л.: Наука, 1984.

K. Hausmann and N. Hülsmann. Protozoology. Berlin, 1996.

K. Vickerman, M. Sleight, B. Leadbeater and S. McCreedy. A century of protozoology in Britain. BSSP, 2000.

S.I. Fokin. The rise and development of protistology in St.Petersburg, Russia. Protistology, 2001, 2,1, 68–72.

Еще один термин – монады (monads) – пришел в протистологию из философских трудов Лейбница (Leibniz, 1714). Это понятие, обозначавшее первоначально невидимую мельчайшую сущность любой твари, было применено в качестве названия жгутиковых клеток как многоклеточных, так и одноклеточных организмов. В настоящее время монадами называют любых жгутиконосцев.

Позднее многие микроскопические организмы стали называть наливочными животными (*Animalcula Infusoria* – по: *Ledermüller, 1760–1763*), или инфузориями, отражая в этом названии одно из замечательных свойств многих простейших – формировать покоящиеся стадии и переходить в активное состояние при «наливании» (infusion) воды. Несколько позднее Рисберг (*Wrisberg, 1765*) формализовал название *Infusoria*. В настоящее время этот термин применяется в русскоязычной литературе для обозначения таксона *Ciliophora* – инфузории.

Термин «простейшие» (*Protozoa*) был введен Гольдфуссом в 1818 году (*Goldfuss, 1818*). Помимо инфузорий? он называл простейшими книдарий, губок и мшанок. Для обозначения собственно простейших в современном понимании этот термин стали использовать после 1845 года, когда Зибольд (*Siebold, 1845*) под влиянием признанной уже тогда клеточной теории применил его к одноклеточным животным.

Интересно, что термин *Archaezoa*, который часто встречается в современной литературе (правда, в измененном написании – *Archezoa*), возник в середине прошлого века (*Perty, 1852*). Он был использован в качестве синонима *Protozoa*, но отражал их эволюционное значение, как наиболее древних животных.

Несколько менее известных названий протистов также были предложены разными авторами в XIX веке: *Urthiere* – немецкое название *Protozoa* – было предложено Окемом (*Oken, 1805*); *Animalia Microscopica* (*Saint-Vincent, 1826*), *Oozoa* (*Carus, 1832*) – простейшие как прообраз яйца многоклеточных животных; *Microzoaires* (*Fromentel, 1874*) – микроскопические животные; *Acrita* (*Owen, 1861*) – царство организмов, состоящих из «недифференцированных клеток», включавшее, кроме простейших, и мелких многоклеточных животных.

Применяемый ныне термин Protoctista был введен в 1861 году (Hogg, 1861), чтобы отделить простейших от животных, растений и слизей. В настоящее время используется некоторыми авторами в качестве названия царства Protoctista, в которое включаются все эукариоты, не входящие в царства животных, растений и грибов (Margulis et al., 1990).

Термин Protista (Haeckel, 1866), также был предложен в качестве названия царства, в которое первоначально были включены некоторые прокариоты и многоклеточные животные. В настоящее время используется и как имя таксона, а также в качестве нарицательного названия для группы, объединяющей простейших, водорослей и зооспоровых грибов. Хотя термин Protoctista был введен раньше, Хогг не употреблял его в качестве имени таксона, поэтому приоритет остается за именем Protista Haeckel, 1866.

1.2. Из истории изучения протистов

Исследование, да и просто обнаружение подавляющего большинства протистов невозможно без применения микроскопа, поэтому история развития протистологии обусловлена изобретением и усовершенствованием микроскопической техники. Первые, причем довольно сложные, микроскопы с объективной и окулярной линзами появились уже в конце XVI века. Но даже если они и были использованы для наблюдений за простейшими, эти сведения не подтверждены документально. Заметим, однако, что первое упоминание о корненожке *Vaginicula* относится к 1565 году (Gessner, 1565), когда микроскопов еще не было. Но это, конечно, редкое исключение. Следующее по времени наблюдение простейшего, по-видимому, фораминиферы *Rotalia becceri*, было сделано Гуком при помощи лупы (Hook, 1665).

Первые систематические наблюдения за одноклеточными организмами начались позднее. Датчанин А.Левенгук (Antonius A. van Leeuwenhoek: 1632–1723) сконструировал простой микроскоп с одной линзой (фактически, это была лупа), отличавшийся от прежних более качественной шлифовкой лин-

зы. Это позволило ему открыть неведомый тогда микромир, о чем он доложил в известных записках Лондонскому Королевскому Обществу. Левенгук справедливо считается отцом протозологии, хотя и занимался этим просто из любопытства. Первое сообщение о «зверьках» было послано им в Royal Society of London в 1676 году, а в 1696 году он написал монографию о тайнах природы, открытых с помощью микроскопа. Примерно в то же время известный датский физик Гюйгенс (Huygens, 1678) подтвердил открытие Левенгука, что дало мощный толчок к изучению микроорганизмов. По оценкам разных историков науки, Левенгук описал инфузорий *Vorticella*, *Carchesium*, *Coleps*, *Stylonicchia*, зеленых водорослей *Volvox*, *Polytoma*, *Naematococcus*, бесцветных жгутиконосцев *Opalina*, *Giardia*, *Chilomastix*, *Trichomonas*, а также *Spumella* и *Bodo*. Первоописания некоторых других протистов, которые были сделаны примерно в то же время, принадлежат и другим исследователям микромира. Среди первой генерации протистологов следует назвать имена Гука (Hook), Буонани (Buonanni), Кинга (King), Харриса (Harris) и Грея (Gray).

Позднее французский ученый Жобло опубликовал книгу по применению микроскопа и приложил к ней иллюстрации в виде рисунков многих протистов (Joblot, 1718). Кроме того, он описал и внутриклеточные структуры (ядро, сократительную вакуоль, цилиатуру у инфузорий и т.д.).

Естественно, возник вопрос о происхождении одноклеточных организмов. Левенгук и Гюйгенс считали, что они появляются из зародышей, которые парят в воздухе (воздушные зародыши). Жобло, проводя аналогию простейших с многоклеточными организмами, сначала предполагал, что они должны откладывать яйца, из которых появляются дочерние особи. Однако после опытов с кипячением сенного настоя пришел к тому же выводу, что и основатели протистологии.

Большой интерес к простейшим проявили основатели теории самозарождения живых организмов французский зоолог Бюффон (Büffon, 1707–1788) и английский натуралист Нидхэм (Needham, 1713–1784). Они рассматривали одноклеточные организмы как элементарные живые молекулы, на которые рас-

падают растения и животные и из которых они затем вновь собираются. Эти идеи поддерживали и другие ученые вплоть до середины XIX века, пока результаты опытов Спаланцани (Spallanzani, 1729–1799), Пастера (Pasteur, 1822–1895) и Коха (Koch, 1843–1910) не разрушили эту догму.

Среди пионерских исследований по протистам следует отметить Розенхофа (Rosenhof, 1755), открывшего амёб; Трэмбле (Trembley, 1744, 1747), описавшего *Stentor*, а также изучавшего биологию инфузорий *Carchesium*, *Epistylis* и *Zoothamnium*; Бейкера (Baker, 1753), описавшего инфузорию *Lacrymaria* и динофита *Noctiluca*; Сосура (Saussure, 1769), впервые описавшего деление инфузорий и получившего клональные культуры (из одной клетки). С конца XVIII века началось экспериментальное изучение простейших. В 1786 году Мюллер (Müller, 1786) публикует книгу «*Animalcula Infusoria*» (наливочные зверьки), в которой дал названия простейших в соответствии с биномиальной номенклатурой Линнея.

Начало XIX века ознаменовалось важными вехами в отношении развития терминологии протистов. В то же время была заложена основа детальных таксономических исследований. Занимаясь микропалеонтологией, д'Орбиньи (D'Orbigny, 1802–1857) открыл раковинки фораминифер и описал их как новый таксон протистов. Дюжарден (Dujardin, 1801–1860), в свою очередь, сосредоточил внимание на живых фораминиферах и впервые употребил понятие «саркоды» (*sarcode*), что в переводе с греческого означает «мясоподобное», для определения живой субстанции, наполняющей раковинку фораминифер. Термин «саркодовые» (*Sarcodina*) использовали позднее в качестве названия таксона.

Многие простейшие представлены крупными и довольно сложно устроенными клетками. Поэтому неудивительно, что до создания клеточной теории Шлейденом (Schleiden, 1838) и Шванном (Schwann, 1839) многие протистологи считали, что инфузории по своему строению и функциям подобны небольшим многоклеточным животным. Эренберг (1795–1876) написал замечательную монографию «Инфузории как совершенные организмы» (Ehrenberg, 1838). Несмотря на неверную интер-

претацию многих клеточных структур и отсутствие разделения на простейших и мелких многоклеточных, значение этой работы невозможно переоценить. Это самое полное и прекрасно иллюстрированное издание того времени по протистам.

Зибольд (Siebold, 1804–1885) уже с позиций клеточной теории критиковал взгляды Эренберга на протистов как на аналоги многоклеточных животных и впервые четко отделил простейших от многоклеточных.

Существенный шаг вперед в разработке методики исследования сделал немецкий анатом Шульце (Schultze, 1825–1874), который использовал в качестве фиксатора четырехокись осмия. В результате он показал, что клетка представляет собой комочек протоплазмы, в центре которой находится ядро.

Создание клеточной теории открыло новую эру в изучении протистов. Были сформулированы методологические проблемы, которые определили интерес к простейшим многих цитологов и крупных биологов. Соответствуют ли клетки многоклеточных клеткам простейших и можно ли распространять знания, полученные на клетках многоклеточных, и на клетки простейших? Являются ли простейшие самостоятельными организмами с надклеточной организацией? Как произошли многоклеточные животные?

Все это значительно повысило интерес к изучению протистов. Далее история протозологии развивается стремительно. Среди многих имен и открытий уже трудно выделить самые значительные достижения, но все-таки отметим некоторые. Немецкий ботаник де Бари (de Bary, 1831–1888) известен своими исследованиями слизевиков, сержант французской армии Лаверан (Laveran, 1845–1922) обнаружил малярийных паразитов, шведский зоолог Клапаред (Claparède, 1832–1871) выпустил вместе Лахманом (Lachman) монографию по инфузориям и ризоподам, английский зоолог Сэвил-Кент (Saville-Kent, 1845–1908) известен как автор трехтомника «Manual of Infusoria» (1880–1882), немецкий зоолог Гертвиг (Hertwig, 1850–1937) описал поведение ядер при конъюгации инфузорий, немецкий ботаник Клебс (Klebs, 1857–1918) изучал жизненный цикл жгутиконосцев, немецкий зоолог и пара-

зитолог Лейкарт (Leuckart, 1822–1898) основал таксон Sporozoa, немецкий исследователь Шаудинн (Schaudinn, 1871–1906) известен работами по солнечникам и кокцидиям, немецкий зоолог Шульце (Schultze, 1840–1917) опубликовал классические работы по ризоподам, Геккель (Haeckel, 1834–1919) описал более 4000 видов радиолярий, французский зоолог Бальбиани (Balbiani, 1823–1899) является первым протозоологом-генетиком, немецкий зоолог Бючли (Bütschli, 1848–1920) - архитектор протозоологии – первым написал трехтомный учебник по простейшим.

В конце XIX столетия исследования простейших распространились по всему миру. В Америке выпустили монографии по простейшим Лейди (Leidy, 1879) и Стоукс (Stokes, 1888). В России продолжается становление школы отечественной протистологии (см. далее). В XX веке изучение простейших идет полным ходом. Появляются новые учебники и сводки по простейшим (Calkins, 1901, 1933, Doflien, 1901, 1909, 1911, 1916, Reichenow, 1929, 1953, Догель, 1951). Много новых направлений общебиологического значения дали исследования некоторых протистов (*Euglena*, *Tetrachymena*, *Chlamydomonas*), ставших модельными объектами цитологов, генетиков, эволюционистов, физиологов, биохимиков. Усовершенствование светового микроскопа позволило изучать строение и физиологию простейших, а с появлением электронного микроскопа в протистологии произошла настоящая революция, и началась новая эра морфологических исследований.

На возникновении, развитии и становлении протистологии в России следует остановиться более детально (см. Fokin, 2001). Очевидно, одной из первых протозоологических работ, выполненных в С.-Петербурге, следует считать исследование профессора-зоолога С.-Петербургского университета С.С.Куторги (1805–1861) «Естественная история наливочных животных» (Куторга, 1839). Немецкий перевод этой книги – «Naturgeschichte der infusionsthier» появился в 1841 году. Правда, в работе П.П.Горянинова (1796–1865) – «Зоология, основанная на зоотомии и примененная к общественной пользе, особенно к медицине» (Gorjaninov, 1837), – уже содержались

сведения по некоторым микроорганизмам, преимущественно инфузориям и плесеням, а также грибам и пылевикам. П.П.Горянинов был профессором ботаники С.-Петербургской Медико-хирургической академии и, по-видимому, очень разносторонним биологом. Особенно важно, что он задолго до Дарвина выступал как трансформист, считая, что система природы построена на «всеобщей естественной связи и прогрессивном развитии». В частности, по его представлениям, растения и животные имеют общее происхождение от «животно-растений», или «зоофитов». В основании животного царства он помещал инфузорий (включавших в то время и саркодовых и жгутиконосцев), в целом справедливо выстраивая филогенетическое древо от низших форм к высшим.

В Европе тогда царствовали протозоологические воззрения Эренберга, который рассматривал инфузорий как очень маленьких, но совершенно устроенных животных, обладающих всеми системами органов многоклеточных (Ehrenberg, 1838). Этот взгляд был не критически подхвачен С.С.Куторгой, который в своей работе 1839 года, по сути, дал конспект знаменитого исследования Эренберга «Die Infusionsthierchen als vollkommene organismen» (1838), утверждая, в том числе, что между растительным и животным миром нет решительно никакой связи.

Несомненной заслугой Куторги является то, что он познакомил отечественных читателей с клеточной теорией Шлейдена-Шванна, написав в 1841 году статью, где отмечал, что это сочинение «открыло новое поле для исследований микроскопических, дало новые взгляды и понятия о живом и растительном организме и некоторым образом изменило направление естествознания» (Kutorga, 1841). Сам же он, однако, в дальнейшем отошел от зоологии и сосредоточился, в большой степени, на геологии и палеонтологии. Только в начале 50-х годов в программе своих университетских лекций Куторга отнес простейших – корненожек и инфузорий к группе «начальных животных», подчеркнув их одноклеточную природу и отсутствие сложно устроенных органов.

Огромным стимулом к развитию биологических наук во второй половине XIX века послужило обоснование Дарвином эво-

люционного принципа в естествознании (Darwin, 1859). Изучение низших форм жизни, к которым относятся одноклеточные животные и водоросли, приобрело в связи с этим особый интерес и значение. Одним из первых, еще до выхода дарвиновской «О происхождении видов», это осознал выдающийся русский ученый, профессор ботаники С.-Петербургского университета Л.С.Ценковский (1822-1887), которого следует считать одним из основателей отечественной протистологии и микробиологии.

Его докторская диссертация «О низших водорослях и инфузориях» (Cienkowski, 1856) убедительно показала, что морфологические и физиологические процессы на границе животных и растений совпадают и нельзя найти никаких четких признаков, разграничивающих оба царства. Этот ученый, по сути, введший в российскую практику университетского преподавания микроскоп, открыл и описал несколько десятков различных протистов и проследил для многих из них жизненные циклы. Одним из первых он исследовал процессы цистообразования у инфузорий и экспериментально доказал невозможность самозарождения у простейших (Cienkowski, 1859). В своих публичных лекциях Ценковский проводил мысль о связи одноклеточных и многоклеточных животных и первый обратил внимание на явление симбиоза у низших организмов. По существу, это был первый отечественный курс общей биологии.

Профессор Л.С.Ценковский по праву стоит в ряду немногих «додарвиновских» эволюционистов. Обстоятельства жизни не позволили ему создать реальную протистологическую научную школу. Во второй части своей научной карьеры он целиком переключился на микробиологические исследования. Однако его протистологические идеи и работы вызвали большой интерес в России. В числе его учеников и последователей такие известные биологи, как А.С. Фаминцин, М.С.Воронин, К.С.Мережковский, П.И.Митрофанов и некоторые другие. Их совместными усилиями в разных университетах России наше Отечество к концу XIX века выдвинулось в число европейских протистологических центров.

В 90-х годах позапрошлого века основные протозоологические исследования в России оказались снова сосредоточенными в С.-Петербургском университете, где зоотомический кабинет возглавил профессор В.Т.Шевяков (1859–1930), получивший всемирную известность как специалист по инфузориям, а позднее и по радиоляриям. Ученик профессора Н.П.Вагнера (1827–1907) в С.-Петербургском университете (1881–1885) и профессора О. Bütschli (1845–1920) в Гейдельбергском университете (1885–1889), В.Т.Шевяков всю жизнь занимался простейшими. Своими монографиями «Die Geographische Verbreitung der Süsswasser-Protozoen» (Schewiakoff, 1893) и «К биологии простейших» (Schewiakoff, 1894) он заложил основу зоогеографии протистов и экспериментальной протозоологии. Его классическая монография «Организация и систематика Infusoria aspirotricha (*Holotricha auctorum*)» (Schewiakoff, 1896) блестяще завершила серию работ Штейна, посвященную основным группам инфузорий (Stein, 1859; 1867), и долгое время была основной (если не единственной) сводкой по морфологии и систематике этой группы инфузорий. Последний труд его жизни – монография о радиоляриях Неаполитанского залива (*Die Acantharia des Golfes von Neapel*), которую Шевяков создавал 27 лет (Schewiakoff, 1926), до сих пор является единственным руководством по акантариям, а систематика этой группы, разработанная в этом, поистине фундаментальном, исследовании, не потеряла своего значения до наших дней.

С этого времени (90-е годы XIX века) можно говорить о начале становления С.-Петербургской протистологической школы. Профессор Шевяков подготовил несколько известных протозологов. Его лучший ученик профессор В.А.Догель (1882–1955), будучи зоологом очень широкого профиля, был прежде всего протистологом и изучал простейших самых различных систематических групп: грегариин, жгутиконосцев, инфузорий, микроспоридий, радиолярий. Результатом более чем 40-летних исследований В.А.Догеля и его учеников, а также многолетнего чтения им университетского курса «Зоология беспозвоночных» явилась фундаментальная монография «Общая протистология» (Догель, 1951) – первое отечественное руковод-

ство в этой области биологии, изданное на английском языке через 14 лет, после переработки текста его учениками (Dogiel et al., 1965). Он воспитал немало протозоологов, составивших гордость отечественной науки в советский период. Среди учеников профессора Догеля также известный английский протистолог С.А. Ноаре (Гоар) (1892–1984) и основатель Польской академии наук, протозоолог J. Dembowski (Дембовский) (1889–1963). Наиболее известные ученики В.А.Догеля – профессора Ю.И.Полянский (1904–1993), А.А.Стрелков (1903–1977), Е.М.Хейсин (1907–1968), И.Б.Райков (1932–1998) и Л.Н.Серавин (род. 1931), – работавшие и продолжающие трудиться в настоящее время в Ленинграде – С.-Петербурге, в свою очередь, являются учителями практически всех российских ученых-протозоологов настоящего времени и многих исследователей простейших в других странах мира.

Вступившая во второй век своего существования российская протистологическая школа остается активной частью общемирового сообщества ученых, очарованных на всю жизнь удивительным и таящим еще столько загадок миром клеток-организмов.

В заключение приведем список основных исторических вех в развитии протистологии и другие сведения, которые могут быть полезны для начинающих протистологов.

Микроскопическая техника:

1591 – изобретение микроскопа Гансом и Захарием Янсе-нами.

1610 – изготовление подзорной трубы Галилеем

1646 – усовершенствование микроскопа Фонтаной

1659 – изобретение окуляра Гюйгенсом

1665 – приспособление окуляра к микроскопу Гуком

1668 – усовершенствование микроскопа Дивини

1675 – использование лупы Левенгуком для обнаружения протистов

1759 – построение усовершенствованного диоптрического микроскопа Мартином

1824 – изобретение сложных объективов Шевалье

- 1830 – усовершенствование микроскопа Листером
1839 – Ross изобрел коррекционный окуляр
1878 – изобретение гомогенной иммерсии
1886 – изобретение апохромата
1930 – конструирование и постройка первого интерференционного микроскопа Лебедевым
1931 – Ruska и Knoll построили первый просвечивающий электронный микроскоп (ПЭМ)
1932 – внедрение фазово-контрастного микроскопа Zernicke
1935 – постройка первого сканирующего электронного микроскопа
1939 – первая промышленная модель ПЭМ «Сименс и Гальске» (Нидерланды)
1941 – Coons использует антитела, конъюгированные с флюоресцентными красителями для обнаружения антигенов
1944 – Williams и Wyckoff используют метод оттенения металлом
1945 – Porter, Claude и Fullam используют электронный микроскоп для изучения клеток в культурах тканей после фиксации и окраски OsO_4 .
1952 – Palade, Porter и Sjöstrand разработали методы фиксации и приготовления тонких срезов
1952 – внедрение дифференциального интерференционного контраста Номарским
1953 – Porter и Blum разработали современный ультрамикротом
1956 – Glauert использует в качестве заливочной среды Аралдит
1957 – разработка методики замораживания-скальвания
1959 – Singer использует антитела, конъюгированные с ферритином для электронной микроскопии. Brenner и Horn разработали технику негативного окрашивания для ЭМ
1961 – Luft использует в качестве заливочной среды Эпон
1963 – Sabatini, Bensch и Barnett используют в качестве фиксаторов для ЭМ глутаровый альдегид и OsO_4
1964 – серийное производство сканирующих ЭМ
1979 – Heuser и Reese с коллегами разработали технику фриз-этчинга для ЭМ

1981 – создание видеомикроскопии Алленом и Инойе

1988 – появление в продаже конфокальных микроскопов

Систематические исследования:

Goldfuss (1818) – формирование таксона Protozoa

D'Orbigni (1826) – формирование таксона Foraminifera

Ehrenberg (1838) – первая сводка по свободноживущим и ископаемым простейшим

Haeckel (1866) – установил царство Protista

Bütschli (1881) – формирование таксона Muxosporidia

Balbani (1882) – формирование таксона Microsporidia

Dofflein (1901) – формирование группы кровяных спорозоидов (Haemosporidia)

Теоретические обобщения:

Siebold (1845) – простейшие – это одноклеточные организмы. Они могут быть разделены на ризопод и инфузорий.

Dujardin (1835), Mohl (1846) – доктрина «саркоды» и протоплазмы.

Schultze (1861, 1863) – клетка – это комочек протоплазмы с ядром в центре.

Паразитические простейшие:

Gruby (1843) – обнаружение *Trypanosoma* в лягушке

Naegeli (1857) – обнаружение паразитической микроспоридии *Nosema bombycis*

Lösch (1875) – установил, что *Entamoeba histolytica* является возбудителем амебиаза

Leuckart (1879) – формирование таксона Sporozoa и расшифровка жизненного цикла спорозоидов («триада Лейкарта»)

Laveran (1880) – установил, что возбудителем малярии является *Plasmodium*

Романовский (1891) – метод окраски ядер простейших.

Ross (1897) – расшифровка цикла малярийного плазмодия птиц.

Grassi (1898) – расшифровка цикла малярийного плазмодия человека.

Dutton (1902) – *Trypanosoma gambiense* – возбудитель сонной болезни

Международные протозоологические конгрессы:

Прага – 1961

Лондон – 1965

Ленинград – 1969

Клермон-Феран – 1973

Нью-Йорк – 1977

Варшава – 1981

Найроби – 1985

Цукуба – 1989

Берлин – 1993

Сидней – 1997

Зальцбург – 2001

Международные протозоологические журналы:

Германия – *Archiv fur Protistenkunde* (1902–1997), с 1998 года выходит под названием *Protist*.

Россия – *Русский Архив Протистологии* (1922–1928). Новый журнал *Protistology* выходит с 1999 года.

США – *Journal of Protozoology* (1954–1992), с 1993 года выходит под названием *Journal of Eukaryotic Microbiology*.

Польша – *Acta Protozoologica* выходит с 1963 года.

Франция – *Protistologica* (1968–1986), с 1987 года выходит в Германии под названием *European Journal of Protistology*.

Япония – *The Journal of Protozoology Research*. Выходил с 1991 по 1999 год.

1.3. Из истории систематики протистов

Хорошо известно, что идея деления живых существ на животных и растения восходит к Аристотелю и хорошо прослеживается в литературе вплоть до настоящего времени. По-видимому, не менее древней является и идея так называемых «зоофитов», или «животно-растений», – третьей группы организмов, сочетающей признаки автотрофов и гетеротрофов. Эта линия менее известна, однако ее следы обнаружены в древности, встречаются в трудах средневековых философов и, конечно же, в новое время (Ragan, 1997). Наиболее заметной она становится в трудах Линнея, а воплощается в виде конкретного так-

сона протистов в работах Геккеля. Понятие «протисты» (Protista) было введено Геккелем в 1866 году (Haeckel, 1866) для обозначения третьего царства (наряду с Животными и Растениями) живых организмов. Оно включало простейших, водоросли, низшие грибы, а также прокариот и некоторых многоклеточных животных (губки). Позднее, в процессе уточнения объема этого царства и обсуждения его с другими биологами того времени Геккель опять распределил протистов между царствами Животных и Растений, вернувшись, фактически, к аристотелевской двух царственной системе организмов.

Идею протистов возродил Коупланд (Copeland, 1956), который опять восстановил это царство эукариот, включив в него, правда, и настоящие грибы. Протисты в современном объеме как одно из 4 царств эукариот введены Уиттекером (Whittaker, 1969). Его идеи были развиты в серии работ Корлисом (см. Corliss, 1984), включавшим в это царство простейших, водоросли и зооспоровые грибы.

Протисты, без сомнения, являются гетерогенной и, очевидно, сборной группой эукариот. И все же, почти через 100 лет после работ Хогга и Геккеля, биологи вернулись (хотя и на короткое время) к протистам, как единому таксону. По-видимому, это был результат естественного процесса, представляющего значительный интерес с точки зрения истории науки, т.к. он отражал этапы развития протистологии.

Во-первых, в результате расширения морфологических и, прежде всего, ультраструктурных исследований возникла необходимость пересмотра всех таксонов простейших и водорослей для выяснения филогенетических и таксономических связей между ними. Целостность простейших с самого начала вызывала сомнения исследователей. Первоначальное разделение простейших на 4 группы – саркодовые, жгутиконосцы, инфузории и споровики – было весьма условно. Так, саркодовые включали амев, солнечников и радиолярий, которые могли быть объединены с большой натяжкой. Довольно рано было показано, что споровики разделяются на три четко очерченных типа (Microsporidia, Myxosporidia и Sporozoa), а жгутиконосцы, как показали работы 70-х годов, оказались настолько разнообраз-

ны, что исследователи вынуждены были пересмотреть не только систему протистов, но и эукариот в целом (Карпов, 1990).

Во-вторых, были установлены таксономические и филогенетические связи некоторых групп простейших с водорослями. Так, еще в 1973 году было показано большое сходство эвгленовых водорослей и кинетопластид (Sleigh, 1973). Однако эти отряды помещались в разные классы вплоть до 1980 года (Levine et al., 1980). Еще более неестественная ситуация складывалась с зелеными водорослями, ксантофитовыми и хризофитовыми, имеющими в своем составе как бесцветные, так и окрашенные формы. По старой системе бесцветные формы относились к простейшим (царство «Животные»), а организмы с хлоропластами – к водорослям (царство «Растения»). Поэтому представители одного хорошо очерченного таксона, скажем, класса *Chrysophyceae*, оказывались в разных царствах. В результате, все большее число авторов приходило к необходимости рассматривать простейших и водоросли в одном таксоне за пределами растений и животных.

В-третьих, возрождение симбиогенетических идей на клеточном уровне (Margulis, 1970) привело к представлениям о первичности гетеротрофных форм в эволюции эукариот. В самом деле, если хлоропласты могли быть приобретены путем симбиоза, например, с цианобактериями, то разумно предположить, что первыми эукариотами были гетеротрофы. Дальнейшую эволюцию эукариот уже невозможно было рассматривать отдельно в рамках только простейших или только водорослей.

Наконец, произошло объединение усилий протозоологов, фикоологов, микологов, клеточных биологов вокруг общебиологических вопросов. Идеи симбиогенеза, как мощного направления в биологии последних лет, активизировали усилия биологов разных специальностей в исследовании происхождения эукариотной клетки.

Таким образом, простейшие, водоросли и зооспоровые грибы стали рассматриваться в качестве одной группы наиболее примитивных эукариот, а до последнего времени многие авторы считали их единым царством *Protista*, или *Protoctista* (Corliss, 1984, Карпов, 1990, Margulis, 1992, Margulis, Schwartz,

1996). Вместе с тем, объединение трех разнородных групп эукариот, каждая из которых не является монофилетичной, свидетельствует о сильной гетерогенности всего царства Protista. Фактически, в это царство вошли те эукариоты, которых нельзя отнести ни к растениям, ни к животным, ни к грибам.

Объединение двух систем (ботанической и зоологической) оказалось весьма полезным, хотя этот процесс был очень непростым. Исторически сложилось так, что система водорослей и низших грибов оказалась более прогрессивной. Так, еще Пашер (Pascher, 1913, 1914) довольно удачно разделил водоросли на отделы (соответствующие типам в зоологической систематике) Chlorophyta, Chrysophyta, Phaeophyta и т.д., которые принимаются и в настоящее время. Поэтому протозологам пришлось «подтягивать» ранг своих таксонов до этого уровня, что произошло, фактически, лишь к середине 80-х годов.

Первую систему простейших предложил Бючли в 1881 году:

Тип Protozoa

Класс Sarcodina

Подкласс Rhizopoda

Подкласс Heliozoa

Подкласс Radiolaria

Класс Sporozoa

Подкласс Gregarinida

Подкласс Myxosporida

Подкласс Sarcosporida

Класс Mastigophora

Класс Ciliophora

Подкласс Ciliata

Подкласс Suctoria

Эта простая схема оказалась очень удобной и до сих пор встречается в некоторых учебниках. Спустя более 80 лет международный коллектив протозологов во главе с Хонигбергом (Honigberg et al., 1964), предложил новую систему простейших, которая отличалась от предыдущей, главным образом, в отношении споровиков.

Тип Protozoa

Подтип Sarcomastigophora

Класс Sarcodina

Класс Mastigophora

Класс Opalinata

Подтип Sporozoa

Класс Telosporea

Класс Toxoplasmea

Подтип Cnidospora

Класс Myxosporidea

Класс Microsporidea

Подтип Ciliophora

Класс Ciliatea

Расширение ультраструктурных исследований в последующий период привело к новым обобщениям и пересмотру существующей системы простейших. В 1980 году международный комитет во главе с Ливайном (Levine et al., 1980) и коллектив российских авторов во главе с Крыловым (Крылов и др., 1980) предложили сразу две новые системы простейших. Различия в системах были весьма существенны, хотя в принципе они сохраняли все старые ошибки, т.к. признавали только 2 царства эукариот. Эти системы, по сути, завершили линию развития двухцарственных систем эукариот и показали насущную необходимость отказаться от таксона Protozoa и рассматривать простейших в рамках царства Protista.

Дальнейшее совершенствование системы протистов связано с усилением ее филогенетического аспекта. В эволюционном плане протисты представляют собой переходную группу эукариот от прокариотических организмов к другим эукариотам с многоклеточной и мицелиальной организацией (Whittaker, 1969). Три царства эукариот – Животные, Растения и Грибы – хорошо очерчены и отделены друг от друга, а четкая граница между ними и протистами отсутствует. Эти три ветви представляют собой основные линии развития (специализации) живого по типу питания (рис. 1.1). Из протистов, обладающих всеми типами питания, эволюционируют ветвь гетеротрофов (Животные), ветвь автотрофов (Растения) и сапрофитов (Грибы).

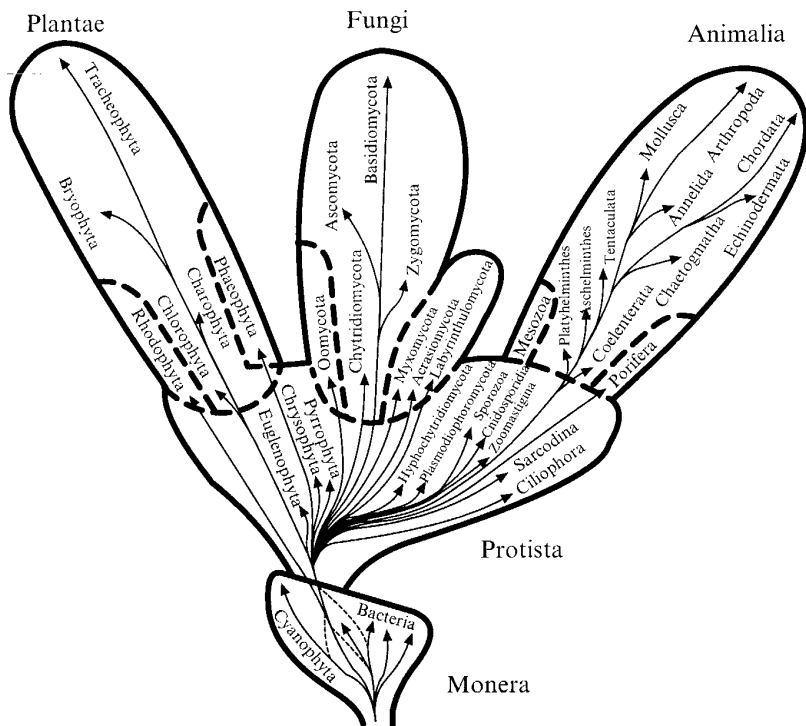


Рис. 1.1. Схема филогенетических взаимоотношений между основными группами живых организмов. (По: Whittaker, 1969.)

Развитие представления о протистах, как о переходной группе между прокариотами и остальными эукариотами привело к пониманию того, что в пределах протистов происходило, вероятно, становление не только типов питания, но и всех клеточных систем, которыми в дальнейшем «пользуются» Растения, Животные и Грибы. И действительно, это можно видеть на всех системных уровнях живой природы.

На уровне генома происходило становление: ди-, поли- и амфилоидности, многоядерности и ядерного гетероморфизма, всех типов распределения генетического материала ядра при бесполом размножении (все типы митоза).

На уровне клетки: приобретение митохондрий со всеми возможными типами крист, всех вариантов хлоропластов, из которых только один реализуется в наземных растениях; всех типов клеточных покровов, органелл и структур цитоскелета, какие только можно обнаружить в клетках многоклеточных и грибов.

На уровне организма: все возможные типы жизненных циклов и форм существования клетки, все формы редукции генетического материала (гаметический, спорический, зиготический), а также обе формы полового процесса (с одно- и двухступенчатым мейозом); все типы клеточного движения и клеточного питания, различные варианты многоклеточности.

Следовательно, на уровне протистов происходит становление эукариотной клетки. Эти эволюционные события представляются исключительно важными, т.к. определяют накопление апоморфных признаков крупных линий развития эукариот, таких как: зеленые водоросли – высшие растения, хитридиевые – высшие грибы. Другими словами, дальнейшее развитие филогенетической систематики может быть конструктивно только при условии отсутствия формальной границы между протистами и другими эукариотами. С этой точки зрения приводить систему только протистов было бы бессмысленно.

Лидером в совершенствовании системы эукариот является Т.Кавалье-Смит (T. Cavalier-Smith), опубликовавший множество компилятивных и, к сожалению, иногда противоречивых работ по проблемам систематики и филогении, происхождения эукариотной клетки, автогенеза и симбиогенеза. Под влиянием взглядов Д.Паттерсона (D.J. Patterson) и Т.Кавалье-Смита (T. Cavalier-Smith) Дж.Корлисс опубликовал систему, включающую 34 типа протистов, распределенных по 5 царствам эукариот (Corliss, 1994). Таким образом, к концу второго тысячелетия линия «зоофиты-протисты» завершила свое развитие.

Последние работы в области филогенетической мегасистематики эукариот (см. сборник *Evolutionary Relationships Among Protozoa*, 1998, Cavalier-Smith, 1998, Patterson, 1999) показали, что система эукариот далека от завершения. Молекулярно-биологические данные, на которых основаны филогенетичес-

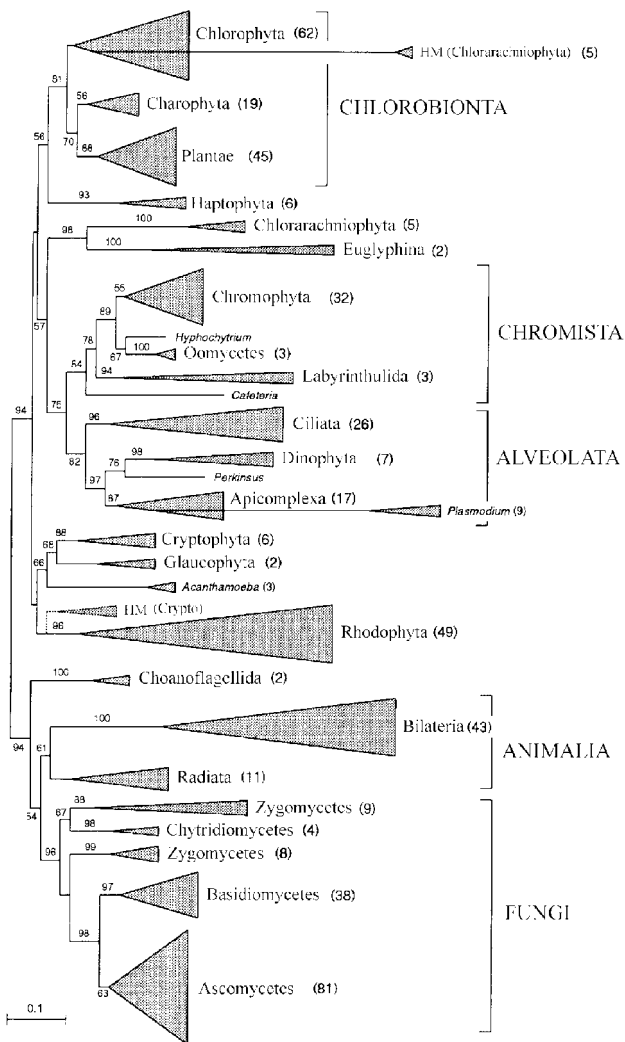


Рис. 1.2. Крона эволюционного дерева эукариот, построенного на основе анализа 500 последовательностей нуклеотидов генов рРНК малой субъединицы. (По: Van de Peer, De Wachter, 1997.) Количество последовательностей показано в скобках после каждого названия таксона. Нуклеоморф (НМ) криптонад занимает указанное положение только в том случае, если не приведены данные по нуклеоморфу хлораракхиофитов.

кие деревья (построенные на основании последовательности нуклеотидов генов, кодирующих рРНК малой и большой субъединиц рибосом, а также такие широко распространенные белки, как тубулины, актин, хитшоковые белки), весьма противоречивы. Их синтез не позволяет определить последовательность происхождения таксонов во времени. Можно только с большей или меньшей долей уверенности говорить о том, какие группы монофилетичны, а какие нет (рис. 1.2). Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998) формирует крупную монофилетическую группировку *Opisthokontae*, в которую включаются грибы, животные и воротничковые жгутиконосцы, а Паттерсон (Patterson, 1999) закрепляет это имя за соответствующим таксоном. Вместе с тем, синтез молекулярных данных по генам, кодирующим молекулы рРНК и белков, дает иное распределение таксонов. Так в монофилетическую группировку попадают растения и животные, а простейшие распадаются на монофилетические таксоны разного объема и ранга.

В последнее время накапливаются данные по сиквенсам генов 28S рРНК. В целом, на уровне мегатаксонов они не противоречат древу, приведенному на рисунке 1.2. Более того, уже составлены объединенные деревья по генам основных белков. Они тоже в целом подтверждают наиболее представительные схемы, построенные по последовательностям нуклеотидов генов рРНК малой субъединицы. Пока трудно сказать, является это соответствие истинным или находится под влиянием наиболее многочисленных данных по генам рРНК малой субъединицы рибосом. Во всяком случае, накопление тех и других результатов идет лавинообразно. В скором времени будет просеквенировано достаточное количество представителей каждого таксона, и мы сможем увидеть общее древо эукариот.

Основная тенденция современной мегасистематики – поиски монофилетических группировок на основании анализа молекулярных деревьев. Морфология все более и более играет вспомогательную роль при построении системы. Выявление голофилетических группировок методами молекулярной филогении – процесс, можно сказать, автоматический, т.к. строятся, по сути дела, кладограммы. Проблема заключается в определе-

ний ранга той или иной группы для создания сбалансированной иерархической системы эукариот.

В настоящее время изучение филогении эукариот самыми новейшими методами идет настолько стремительно, что любая из предложенных систем будет недолговечна. По этим причинам редакторы солидных руководств по протистам не принимают какую-либо общую систему, а ограничиваются перечислением основных группировок и их частной классификацией.

В качестве примера приведем один из возможных вариантов системы эукариот, в которой учтены последние молекулярно-биологические данные. Латинские названия групп протистов, выделенные жирным шрифтом, могут соответствовать таксонам ранга большего, чем тип, а русские названия групп (простейшие, ризоподы) обозначают лишь традиционные группировки, полифилетическая природа которых очевидна. Задача этой системы чисто утилитарная: сгруппировать типы протистов по степени предполагаемого родства. Многоточие указывает, что пропущены другие группы эукариот, не являющиеся протистами. Классификация до отрядов/порядков приведена только для уточнения объема малоизученных или спорных таксонов.

Fungi

Тип *Microsporidia* Sprague, 1977

Тип *Chytridiomycota* Sparrow, 1959

.....

Metazoa

Тип *Muxozoa* Bütschli, 1881

.....

Plantae

Тип *Glaucophyta* Bohlin, 1901

Тип *Cryptophyta* Pascher, 1914

Тип Rhodophyta Rabenhorst, 1863

Тип Chlorophyta Pascher, 1914

Класс Prasinophyceae Christensen, 1962

Класс Chlorophyceae Pascher, 1914

Класс Trebouxiophyceae Friedl, 1995

Класс Ulvophyceae Mattox & Stewart, 1984

Класс Charophyceae Rabenhorst, 1863

.....

Alveolata

Тип Dinophyta Bütschli, 1885

Тип Ciliophora Doflein, 1901

Тип Apicomplexa Levine, 1970

Stramenopila

Тип Ochrophyta Cavalier-Smith, 1998

Класс Chrysophyceae Pascher, 1914

Класс Xanthophyceae Pascher, 1912

Класс Synurophyceae Andersen, 1987

Класс Pelagophyceae Andersen & Saunders, 1993

Класс Bacillariophyceae Engler & Gild, 1924

Класс Bolidophyceae Guilloe et al., 1999

Класс Eustigmatophyceae Hibberd & Leedale, 1970

Класс Raphidophyceae Chadeaud, 1950

Класс Pedinellophyceae (Möhn, 1984), emend.

Отряд Pedinellales (Zimmerman et al., 1984), emend.

Отряд Actinophryales Кьhn, 1926

Отряд Desmothoracidales Hertwig & Lesser, 1874

Класс Phaeothamniophyceae Andersen & Bailey, 1998

Класс Phaeophyceae Kjellman, 1891

Тип Saprolegnia Zerov, 1972

Класс Oomycetes Winter, 1897

Класс Hyphochytridea Sparrow, 1959

Тип Opalinata Wenyon, 1926

Класс Proteromonadea Grassi, 1952 (incl. Blastocystis)

- Класс Opalinatea Wenyon, 1926
- Тип Labyrinthomorpha Page, 1979
- Класс Labyrinthomorpha Page, 1979
- Отряд Labyrinthulida Cienkowski, 1867
- Отряд Thraustochytrida Sparrow, 1943
- Stramenopila incertae sedis: Отряд Vicosoecida (Grassé) Karov, 1998

простейшие

- Тип Hartomorpha Christensen, 1962
- Тип Choanomonada Kent, 1880
- Тип Euglenozoa Cavalier-Smith, 1981
- Класс Euglenoidea Bütschli, 1884
- Класс Kinetoplastidea Honigberg, 1963
- Тип Polymastigota Bütschli, 1884
- Класс Diplomonadea Wenyon, 1926
- Отряд Excavata (Simpson)²
- Отряд Heterolobosida Page & Blanton, 1985
- Отряд Retortamonadida Grassé, 1952
- Отряд Diplomonadida Wenyon, 1926
- Класс Oxymonadea Grassé, 1952
- Класс Parabasalea Honigberg, 1973
- Отряд Trichomonadida Kirby, 1947
- Отряд Hypermastigida Grassi & Foa, 1911
- Тип Plasmodiophora Zopf, 1884
- Тип Mucetozoa de Bary, 1859
- Класс Cercomonadea Mylnikov, 1986
- Класс Protostelia Olive & Stoianovitch, 1966
- Класс Dictyostelia Olive, 1970
- Класс Мухогастрия Fries, 1829
- Тип Harposporidia Caullery & Mesnil, 1889
- Тип Foraminifera D'Orbigni, 1826
- Тип Heliozoa Haeckel, 1866

² Предполагаемое Симпсоном (A. Simpson) название таксона для «excavated flagellates», которое еще не опубликовано.

Класс Axoplasthelidea Febvre-Chevalier & Febvre, 1983
Класс Centroplasthelidea Febvre-Chevalier & Febvre, 1983
Тип Mesomycetozoa Herr et al., 1999

ризоподы

Класс Aphelidea Gromov, 2000
Класс Lobosea Carpenter, 1861
Класс Filosea Leidy, 1879
Класс Pelobiontea Page, 1976
Отряд Pelobiontida Page, 1976
Отряд Entamoebida Chatton, 1925
Класс Xenophyophorea Schulze, 1904

радиолярии

Класс Acantharea Мyller, 1855
Класс Polycystinea Ehrenberg, 1838
Класс Phaeodarea Haeckel, 1879
Класс Taxopodidea Fol, 1882

протисты incertae sedis

Отряд Paramyxida Chatton, 1911
Отряд Hemimastigida Foissner et al., 1988
Отряд Chlorarachnida Hibberd & Norris, 1984
Отряд Spongomonadida (Hibberd) Karpov, 1990
Отряд Thaumatomonadida Shirkina, 1987
Отряд Aпусomonadida Karpov & Mылnikov, 1989

Список родов с неопределенным положением в системе приведен на стр. 113–116.

Таким образом, с определенной долей уверенности можно выделить лишь 5 монофилетических групп эукариот большего, чем тип, ранга. Другие эукариоты - простейшие, ризоподы и радиолярии - лишь традиционно выделяемые полифилетические группировки, не имеющие таксономического статуса. Сис-

тематическое положение некоторых отрядов и семейств (лептомиксиды, акантамебы, диплонемиды, стереомиксиды и др.) еще неясно и здесь не приведено, т.к. задача нашего варианта системы эукариот вовсе не в том, чтобы охватить все таксоны и обосновать его (этот вариант) как наиболее современный и совершенный, но чтобы помочь ориентироваться во всем многообразии протистов.

Этой же цели служит следующая глава, в которой даны краткие характеристики их основных группировок. Порядок изложения таксонов не всегда отражает их возможные филогенетические взаимоотношения.

ГЛАВА 2

Краткая характеристика основных таксонов протистов

Приводимая в этой главе краткая характеристика основных групп протистов ни в коей мере не заменяет частную протистологию, которую планируется издать отдельным томом. Она необходима, чтобы напомнить читателю главные особенности каждого таксона протистов и сделать предметным восприятие основной части книги, в которой пойдет речь о строении их клетки.

Тип Choanomonada Kent, 1880

Воротничковые жгутиконосцы (Рис. 2.1)

Гетеротрофные свободноживущие протисты с одним жгутиком, который окружен цитоплазматическим воротничком. Воротничок состоит из отдельных выростов – тентакул, или микровиллей. Многие виды образуют колонии различной формы: древовидные, нитевидные, пластинчатые и шаровидные. Часто имеют домики из целлюлозы или кремния. Размножение бесполое путем продольного деления клетки. Митохондрии с пластинчатыми кристами.

Морские, пресноводные, солоноватоводные. Общее число видов не превышает 150. По молекулярным данным, образует сестринскую ветвь по отношению к кластеру, объединяющему грибы и животных.

Представители: *Monosiga*, *Salpingoeca*, *Diaphanoeca*.

Тип Microsporidia Sprague, 1977

Микроспоридии (Рис. 2.2)

Облигатные внутриклеточные паразиты почти всех крупных групп животных. Для многих характерен сложный жизненный цикл, в простейшем варианте включающий две стадии: одноклеточную спору, которая впрыскивает спороплазму в клетку хозяина при помощи специального аппарата экструзии, и мно-

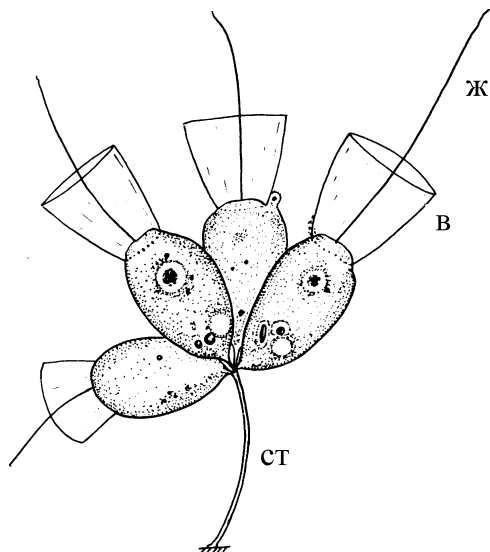


Рис. 2.1. Внешний вид прикрепленного колониального воротничкового жгутиконосца *Codonosiga botrytis*. (По: Жуков, Карпов, 1985.)
в – воротничок, ж – жгутик, ст – стебелек.

гоядерный меронт, питающийся в клетке хозяина. Споры имеют хитиновую оболочку, содержат одноядерную или двуядерную спороплазму (амебоидный зародыш) и простой или сложный аппарат экстрезии, состоящий из полярной шапочки (диска) и полярной трубки, по которой спороплазма переходит в клетку хозяина. У микроспоридий не найдены митохондрии, которые, по-видимому, были утрачены в ходе эволюции, т.к. их ядерная ДНК содержит гены митохондриальных хитшоковых белков. Рибосомы имеют константу седиментации 70S, как у прокариот, и обычный для прокариот набор рибосомальных РНК с константами седиментации 5S, 16S, 23S. Для них характерен закрытый внутриядерный плевромитоз, отсутствие амебоидной подвижности, жгутиков и центриолей. По данным молекулярной филогении, микроспоридии попадают в один кластер с грибами.

Представители: *Nosema*, *Chytridiopsis*, *Metchnikovella*.

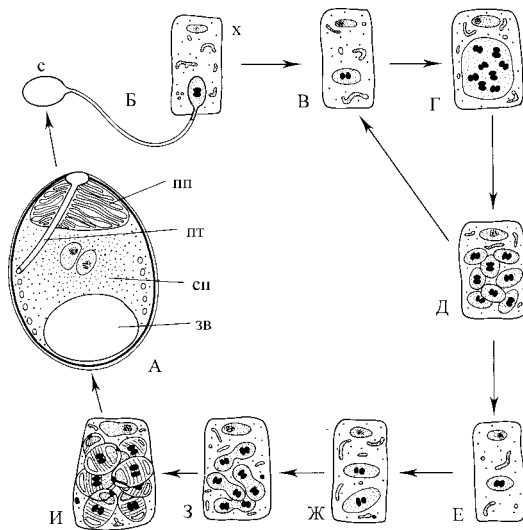


Рис. 2.2. Схема наиболее характерных стадий жизненного цикла микроспоридии. (По:Sleigh, 1989.)

А – зрелая спора с двудерной спороплазмой (сп), поляропластом (пп), полярной нитью (пн) и задней вакуолью (зв), Б-В – внедрение спороплазмы в клетку хозяина (х), с – пустая спора, Г – формирование многоядерного меронта, Д – образование (в результате мерогонии) мерозоитов (м), Е-И – процесс спорогонии, заканчивающийся формированием спор (И).

Тип Chytridiomycota Sparrow, 1959

Хитридиевые (Рис. 2.3)

Большинство хитридиевых являются тканевыми или внутриклеточными паразитами морских и пресноводных водорослей. Встречаются среди них и сапрофиты, обитающие в пресных водах и почве. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. В наиболее простом варианте жизненного цикла зооспоры оседают на поверхность клетки хозяина, округляются и образуют спору. Споры прорастают внутрь клетки и тканей, формируя по мере развития вегетативное тело (многоядерный плазмодий, или ризомицелий). Из него затем образуется спорангий, из которого выходят одножгутиковые зооспоры, и весь цикл повторяется. У многих видов обнаружен половой процесс, который может протекать в форме изогамии, гетерогамии или оогамии.

В клеточной стенке спор обнаружен хитин. Кресты в митохондриях пластинчатой формы. Зооспоры с одним (редко с несколькими) направленным назад гладким жгутиком обладают своеобразной организацией. У зооспор многих видов встречается уникальная структура – румпосома (особым образом организованная ЭПР), связанная с липидной глобулой и микротельцем. Отмечена агрегация рибосом в цитоплазме, которую называют парануклеарным телом.

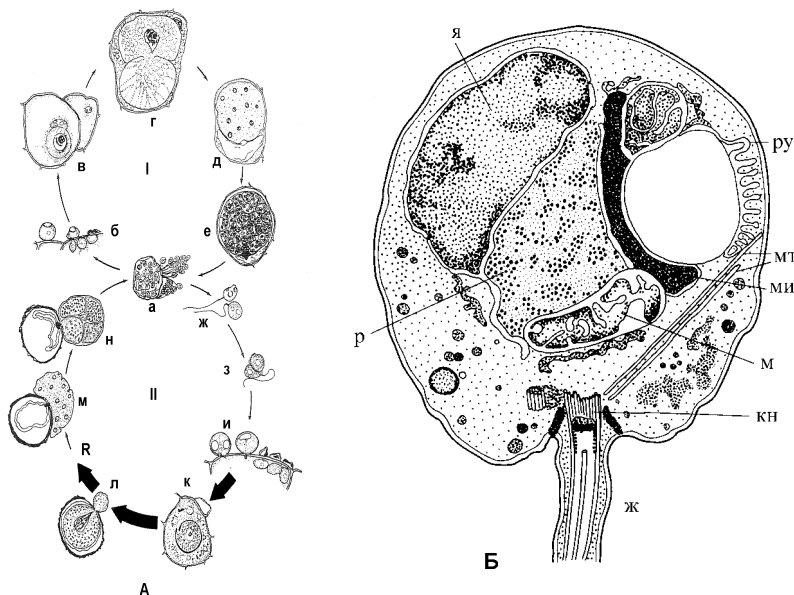


Рис. 2.3. Обобщенная схема жизненного цикла (А) и строение зооспоры (Б) хитридиевых грибов. (По разным авторам.)

А: I – бесполовая часть жизненного цикла; а – выход зооспор, б – инцистирование и проникновение внутрь хозяина, в – рост паразита, г – формирование просоруса, д – стадия многоядерного плазмодия, е – формирование зооспорангиев в сорусе; II – половая часть жизненного цикла; ж – изогаметы, з – слияние гамет и их ядер, и – зигота прорастает в хозяина, к – формирование споры, л – созревание споры, м – формирование многоядерного плазмодия, н – формирование зооспорангиев в сорусе; R – мейоз.

Б: ж – жгутик, м – митохондрия, ми – микротельце, мт – корешок из микротрубочек, отходящий от жгутиковой кинетосомы (кн), р – скопление рибосом, ру – румпосома, я – ядро.

По данным молекулярной филогении, являются сестринской группой зигомицетов.

Представители: *Allochytrium*, *Neocallimastix*, *Oplidium*.

Тип Mesomycetozoa Herr et al., 1999

Мезомицетозои

Облигатные внутриклеточные и тканевые паразиты рыб, имеющие многослойную клеточную стенку из целлюлозы. Спорангий формируется из многоядерного плазмодия и продуцирует затем множество эндоспор, которые являются инвазионными. Кресты в митохондриях пластинчатые. Жизненный цикл не изучен и данных по ультраструктуре недостаточно.

По данным молекулярной филогении, все входящие в эту группу представители 5 родов формируют монофилетическую группу, расположенную между грибами и животными.

Ранее эту группу называли DRIP по начальным буквам входящих в нее организмов (*Dermocystidium*, Rosette agent, *Ichthyophonus*, *Psorospermium*). В настоящее время в нее включены еще 2 рода: *Rhinosporidium* и *Amoebidium*.

Тип Мухозоа Bütschli, 1881

Микроспоридии (Рис. 2.4)

Тканевые или полостные паразиты рыб и беспозвоночных животных. Жизненный цикл характеризуется наличием трофонта (плазмодия) и споры. Трофонты содержат ядра, которые иногда очень рано (после второго деления синкариона) дифференцируются на генеративные и вегетативные. В процессе развития трофонт может размножаться путем плазмотомии или почкования. Развитие его завершается образованием многоклеточных спор, состоящих из клеток разных типов: снаружи располагаются 1–3 (редко более) клетки створок, внутри споры находятся 1 или несколько спороплазм с двумя ядрами в каждой и 1 или несколько (обычно 2) стрекательных клеток, или полярных капсул. В жизненном цикле отсутствуют жгутиковые стадии. Кресты в митохондриях преимущественно трубчатой формы. Согласно немногим молекулярно-биологическим

данным, микроспоридии располагаются по соседству с кишечнодырками или нематодами. В настоящее время воспринимаются как книдарии, перешедшие к паразитизму.

Представители: *Myxidium*, *Myxobolus*, *Ceratomyxa*.

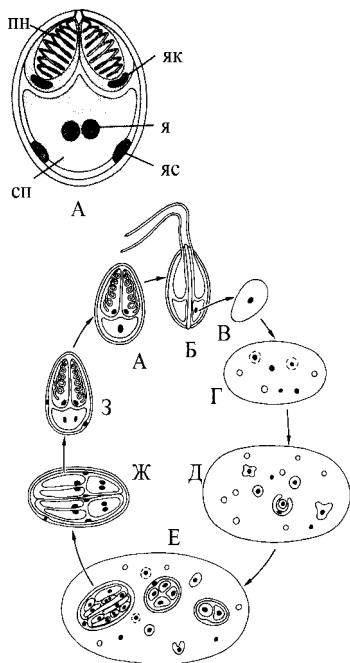


Рис. 2.4. Схема строения споры (А) и основных стадий жизненного цикла (А–З) микроспоридий. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)
 Б – спора с выстрелившими полярными нитями, из которой спороплазма (В) проникает в ткани хозяина, Г–Д – стадии дифференцировки ядер плазмодия на генеративные и вегетативные, Е–З – стадии созревания споры. пн – полярная нить, сп – спороплазма, или амeboидный зародыш, с двумя ядрами (я), як – ядро клетки капсулы, яс – ядро клетки створок.

Тип Chlorophyta Pascher, 1914

Зеленые водоросли

Преимущественно микроскопические, автотрофные формы с клеточной стенкой из целлюлозы, содержат хлорофиллы $a+b$. Клетки наиболее примитивных зеленых водорослей покрыты полисахаридными чешуйками. Характерно большое разнообразие организации тела водоросли. Хлоропласты всех представителей типа отличаются своеобразием: оболочка состоит из 2 мембран, тилакоиды организованы в граны или граноподобные структуры, крахмал запасается внутри хлоропласта. Митохондриальные кристы пластинчатые. Подвижные клетки обычно

имеют 2 или 4 (в редких случаях много) жгутика. Жгутики часто гладкие, но могут быть покрыты мастигонемами или чешуйками из полисахаридов. В переходной зоне жгутика есть звездчатая структура, а от каждой кинетосомы отходит по два микротрубочковых корешка, расположенных в клетке крестообразно.

Бесполое размножение осуществляется фрагментацией или образованием зооспор, апланоспор и автоспор. Половое размножение изогамное, анизогамное и оогамное. Обитают преимущественно в пресных водах, хотя есть и морские формы.

Благодаря синтезу знаний по ультраструктуре, морфологии и молекулярной биологии сейчас наблюдается ревизия системы зеленых водорослей. Грахам и Вилкокс (Graham, Wilcox, 2000) предлагают выделять 4 монофилетические линии зеленых водорослей, которые соответствуют классам: Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae и Charophyceae. Класс Prasinophyceae пока также сохраняется, но он полифилетичен, и по мере изучения его представители будут распределяться по 4 другим классам. Всего насчитывается около 17 000 видов зеленых водорослей.

Класс Prasinophyceae Christensen, 1962

Празинофиты (Рис. 2.5)

Преимущественно морские покрытые полисахаридными чешуйками зеленые жгутиконосцы, хотя встречаются неподвижные безжгутиковые (гемимонадные) и коккоидные формы. Число жгутиков варьирует от 1 до 16. Обычно жгутики покрыты трубчатыми полисахаридными мастигонемами и чешуйками. Корешковая система образована крестовидно расположенными микротрубочковыми корешками и хорошо развитым ризопластом. Базальные тела жгутиков ориентированы «против часовой стрелки». Хлоропласт обычно один, содержит стигму. Основной добавочный пигмент – прازیноксантин. Митоз различного типа. Цитокинез за счет борозды деления. Мейоз зиготический.

Представители: *Pyramyomonas*, *Mesostigma*, *Pedinomonas*.

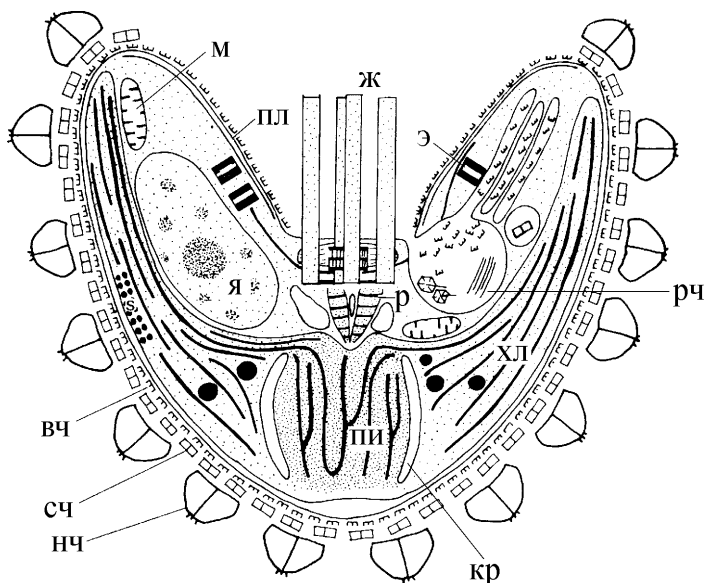


Рис. 2.5. Строение клетки прازیнофита *Pyramimonas lunata* (По: Inouye et al., 1983).

ж – жгутики, вч – внутренний слой соматических чешуек, кр – крахмал, м – митохондрия, нч – наружный слой соматических чешуек, пи – пиреноид, пл – плазмалемма, р – ризопласт, рч – резервуар, в котором накапливаются чешуйки, сч – средний слой соматических чешуек, хл – хлоропласт, э – экструсома, я – ядро.

Класс Chlorophyceae Pascher, 1914

Хлорофитовые (Рис. 2.6)

Зеленые водоросли разной структуры (коккоидные, гемимонадные, монадные, нитчатые и паренхиматозные). Обычно имеют клеточную стенку. Чешуйки встречаются редко. Микротрубочковые корешки крестовидного типа, количество микротрубочек в них описывается формулой: $x-2-x-2$, где $x=3-8$. Ризопласт слабо развит. Базальные тела жгутиков ориентированы «по часовой стрелке». Митоз закрытый с несохраняющимся веретеном деления. Цитокинез различного типа: за счет борозды деления или фикопласт. Мейоз зиготический. Обычно пресноводные формы. Насчитывают примерно 350 родов и 2500 видов.

Представители: *Chlamydomonas*, *Volvox*, *Dunaliella*.

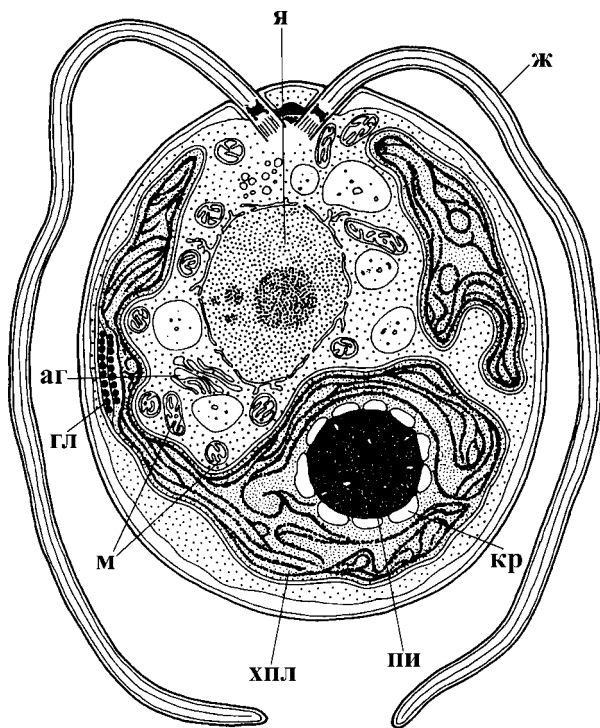


Рис. 2.6. Схема строения жгутиковой клетки зеленой водоросли. (По: Margulis et al., 1992.)
 аг – аппарат Гольджи, гл – глазок, или стигма, ж – жгутик, кр – крахмал вокруг пиреноида (пи), расположенного внутри хлоропласта (хпл), м – митохондрии, я – ядро.

Класс Trebouxiophyceae Friedl, 1995

Требоуксиевые (Рис. 2.7)

Преимущественно коккоидные формы. У монад микротрубчатые корешки крестовидного типа (х-2-х-2), ризоласт слабо развит. Базальные тела жгутиков ориентированы «против часовой стрелки». Водоросли покрыты клеточной стенкой, чешуйки не встречаются. Митоз полузакрытый с несохраняющимся веретеном. Цитокинез за счет борозды деления. Мейоз зиготический. Обычно пресноводные или наземные.

Представители: *Chlorella*, *Pleurastrum*, *Golenkinia*.

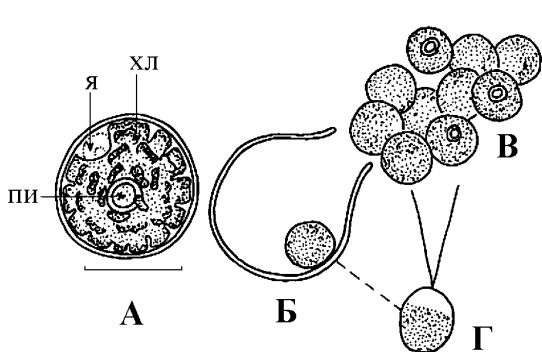


Рис. 2.7. Основные стадии жизненного цикла *Trebouxia parmeliae*. (По: Van den Hoek et al., 1995.) А – взрослая клетка, Б–В – формирование автоспора, Г – двухжгутиковая зооспора. пи – пиреноид, хл – хлоропласт, я – ядро. Масштабная линейка 10 мкм.

Класс Ulvophyceae Mattox & Stewart, 1984

Ульвофитовые (Рис. 2.8)

Преимущественно многоклеточные зеленые водоросли. Вегетативные формы прикреплены к субстрату и имеют клеточную стенку. Микротрубочковые корешки крестовидного типа (х-2-х-2), имеется ризопласт. Базальные тела жгутиков ориентированы «против часовой стрелки». У ряда видов встречаются чешуйки на поверхности клетки и жгутика. Митоз закрытого типа с сохраняющимся веретенком. Цитокинез за счет борозды деления. Мейоз зиготический, гаметический, или гетерофазное чередование поколений. Морские формы.

Представители: *Ulva*, *Ulothrix*, *Cladophora*.

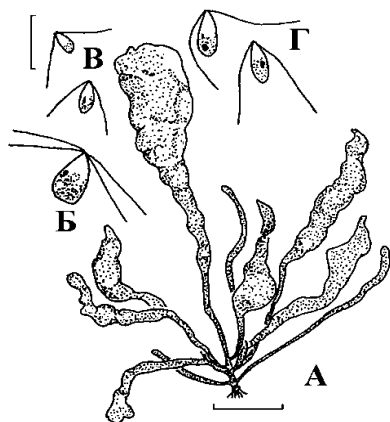


Рис. 2.8. Представитель ульвовых водорослей *Enteromorpha compressa*. (По: Van den Hoek et al., 1995.) А – общий вид водоросли, Б – 4-х жгутиковые мейоспоры, В – мужские гаметы, Г – женские гаметы. Масштабная линейка: А – 3 см, В – 10 мкм.

Класс Charophyceae Rabenhorst, 1863

Харовые водоросли (Рис. 2.9)

Небольшая группа пресноводных зеленых водорослей. Трофонты имеют вид небольших растений членисто-мутовчатого строения. Междоузлия образованы многоядерными клетками. Органы полового размножения: оогоний и антеридий. Двухжгутиковая клетка (антерозоид) отличается асимметричной корешковой системой с многослойной структурой, чаще всего без ризопласта. Чешуйки на теле и жгутиках обычно имеются. Митоз открытый с сохраняющимся веретенком. При цитокинезе образуется борозда деления или формируется фрагмопласт. Мейоз зиготический. По многим признакам харовые близки к высшим растениям и считаются для них предковой группой.

Представители: *Chara*, *Nitella*, *Zygnema*.

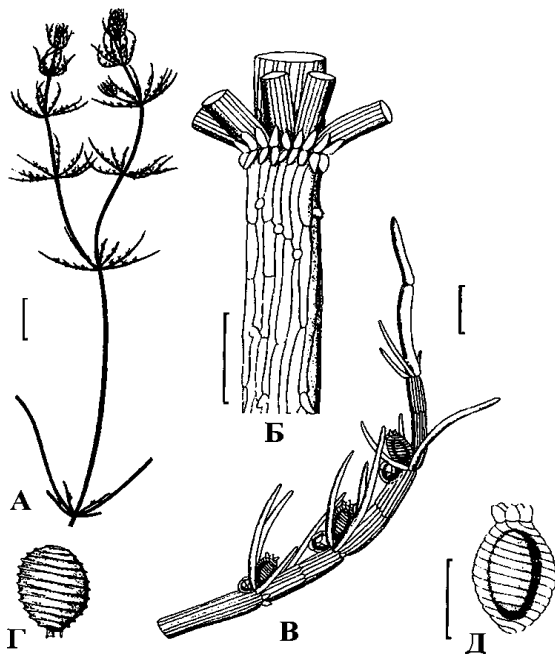


Рис. 2.9. *Chara vulgaris*. (По: Van den Hoek et al, 1995.)

А – общий вид водоросли. Б – часть талома. В – «лист» с оогониями и антеридиями. Г – ооспора. Д – оогоний.

Масштабная линейка: А – 1 см, Б–В – 1 мм, Г–Д – 0,5 мм.

Тип *Rhodophyta* Rabenhorst, 1863

Красные водоросли (Рис. 2.10)

Красные водоросли, или багрянки, преимущественно морские фототрофные организмы представлены нитчатыми или псевдопаренхиматозными формами. Одноклеточные виды встречаются редко. Есть несколько паразитических форм без хлоропластов. Клетки в талломах соединяются между собой поровыми пробками. Основной пигмент хлоропластов – хлорофилл *a*. Из вторичных пигментов наиболее существенны каротиноиды и фикобилины. Фикобилины находятся на

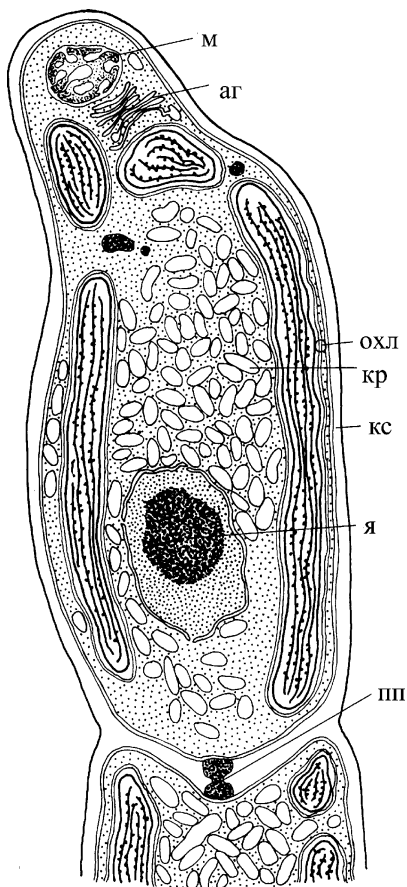


Рис. 2.10. Схема строения клетки красных водорослей. (По: Margulis et al., 1992.)
 аг – аппарат Гольджи, кр – крахмал, кс – клеточная стенка, м – митохондрия, охл – оболочка хлоропласта, пш – поровая пробка между соседними клетками, я – ядро.

поверхности одиночных тилакоидов хлоропласта в форме фикобилисом. Хлоропласты имеют оболочку из двух мембран. Запасное питательное вещество – багрянквый крахмал – накапливается в цитоплазме. Жгутики и центриоли отсутствуют. Клеточная стенка состоит из клетчатки, часто обогащена ксиланами и галактанами, что позволяет использовать красные водоросли для получения агар. Клеточная стенка некоторых видов инкрустирована карбонатом кальция. Такие виды, известные как коралины, широко распространены и играют большую роль в формировании коралловых рифов.

Размножаются как бесполым, так и половым путем. Характеризуются сложным и своеобразным жизненным циклом, в котором происходит чередование одного гаплоидного и двух диплоидных поколений при полном отсутствии подвижных стадий. Известно от 4000 до 6000 видов. По данным молекулярной филогении образуют сестринскую группу зеленых водорослей и высших растений.

Представители: *Porphyra*, *Batrachospermum*, *Ceramium*.

Тип Glaucophyta Skuja, 1954

Глаукофиты (Рис. 2.11)

Небольшая группа пресноводных автотрофов, представленных преимущественно коккоидными формами с фотосинтезирующим аппаратом в виде симбиотических цианобактерий (цианелл). Цианеллы, как и хлоропласты красных водорослей, содержат хлорофилл *a*, фикобилины и каротиноиды, но отличаются тем, что у многих из них сохранилась клеточная стенка из пептидогликана, и продуктом ассимиляции является настоящий крахмал (α -1,4-глюкан), а не багрянквый крахмал. Клеточная стенка глаукофитовых образована клетчаткой и лежит на поверхности пелликулы. Кристы в митохондриях пластинчатой формы. Половое размножение неизвестно, бесполое осуществляется монадами. Свободноживущие планктонные формы. Насчитывается около 9 родов. По данным молекулярной филогении, являются сестринской группой криптофитовых.

Представители: *Glaucocystis*, *Cyanophora*, *Gloeochaete*.

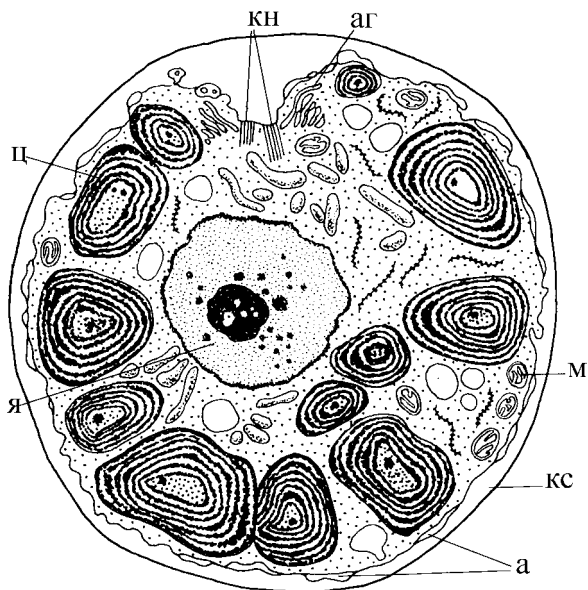


Рис. 2.11. Схема строения клетки глаукофитовых. (По: Margulis et al., 1992.)

а – альвеолы пелликулы, аг – аппарат Гольджи, кн – кинетосомы, кс – клеточная стенка, м – митохондрии, ц – цианеллы, я – ядро.

Тип *Cryptophyta* Pascher, 1914

Криптофитовые (Рис. 2.12)

Одноклеточные преимущественно двухжгутиковые протисты, обычно уплощенные с косо срезанным передним концом и вентральным углублением. Под покровами, которые представлены перипластом, и в районе глотки имеются своеобразные экструзивные органеллы – эжектосомы. Митохондрии с пластинчатыми кристами. В перипластидном пространстве находится нуклеоморф, рибосомы и запасное вещество в виде крахмала. Пигменты представлены хлорофиллами *a+c*, каротиноидами, встречающимся только в этой группе аллоксантином и фикобилинами, находящимися в дисперсном состоянии внутри тилакоидов хлоропласта. Фотосинтезирующие и бесцветные формы. Тип насчитывает от 12 до 23 родов, объединяющих

примерно 100 морских и 100 пресноводных видов. По данным молекулярной филогении, являются сестринской группой глаукофитовых.

Представители: *Goniomonas*, *Cryptomonas*, *Chilomonas*.

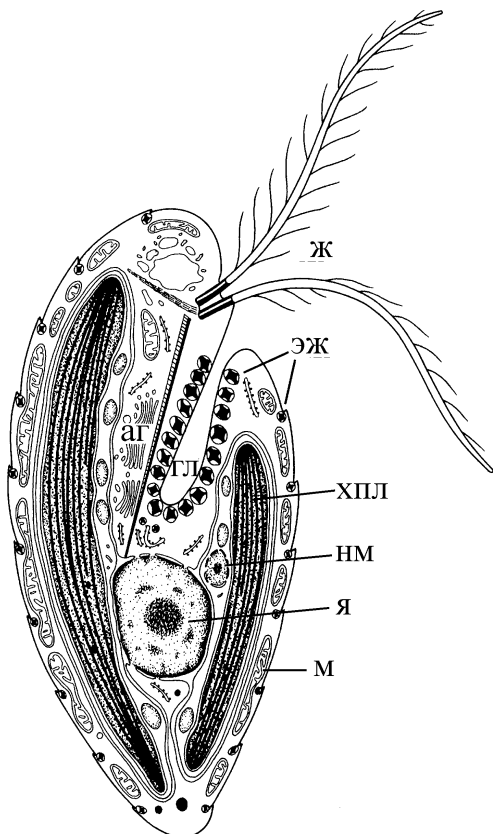


Рис. 2.12. Строение клетки фотосинтезирующей криптонады. (По: Margulis et al., 1993.)

аг – аппарат Гольджи, гл – глотка, ж – жгутики с мастигонемами, м – митохондрии, нм – нуклеоморф, хпл – хлоропласт, эж – эжектосомы, я – ядро.

Тип Ochrophyta Cavalier-Smith, 1998

Охрофиты

Прежний тип Chrysophyta объединял водоросли, содержащие хлорофилл *a+c* и доминирующий пигмент фукоксантин, придающий хлоропластам золотистую окраску. Эти особенности характерны также для гаптофитовых и диатомовых, кото-

рые, однако, сильно отличаются от собственно хризифитовых. Выделение новых классов синурофитовых и пелагофитовых привело к тому, что Chrysophyta, фактически, приобретают тот же ранг, что и диатомовые и бурые водоросли. Поэтому в последних работах тип Chrysophyta уже почти не встречается. Вместе с тем, все окрашенные гетероконты или страминопилы образуют один монофилетический кластер, который был удачно назван Ochrophyta (Cavalier-Smith, Chao, 1996).

Охрофиты – это гетероконтные автотрофные эукариоты (страминопилы), которые включают водоросли, содержащие хлорофилл *a+c*. Размеры их варьируют от 1 мкм до 50 м, обладают талломами различного типа: коккоидным, ризоподияльным, монадным, нитчатым, паренхиматозным и сифональным. Большинство из них содержит хлорофилл *a+c*, гетеротрофные виды встречаются редко и обычно имеют лейкопласты. Хлоропласты расположены в перинуклеарном пространстве, тилакоиды собраны в ламеллы по три. В хлоропластах обнаруживаются каротиноиды (фукоксантин или вошериаксантин). Митохондрии с трубчатыми кристами. Запасные вещества представлены каплями жира и/или хризоламинарином. Жгутиковые клетки с двумя неравными жгутиками, один из которых опушен трехчленными трубчатыми мастигонемами, а другой гладкий. Покровы различные: часто только плазмалемма, другие могут быть покрыты кремниевыми чешуйками или живут в домиках, или имеют клеточную стенку. Размножаются преимущественно бесполым путем, но для многих видов известен и половой процесс, протекающий в форме изогамии и оогамии.

Насчитывается более чем 250 родов и 30 000 видов

Класс Chrysophyceae Pascher, 1914

Золотистые водоросли, или хризифиты (Рис. 2.13)

Хризифитовые представлены одноклеточными и колониальными жгутиконосцами, неподвижными коккоидными и ризоподияльными формами. Для них характерно наличие хлорофиллов *a*, *c₁* и *c₂* и фукоксантина. В жизненном цикле присутствует стадия цисты, которая имеет кремниевую оболочку и пробочку, называемую стоматоцистом. Среди хризифито-

вых встречаются и нитчатые формы, но по молекулярным данным, они ближе к желто-зеленым или бурым водорослям.

Представители: *Chromulina*, *Hydrurus*, *Hibberdia*.

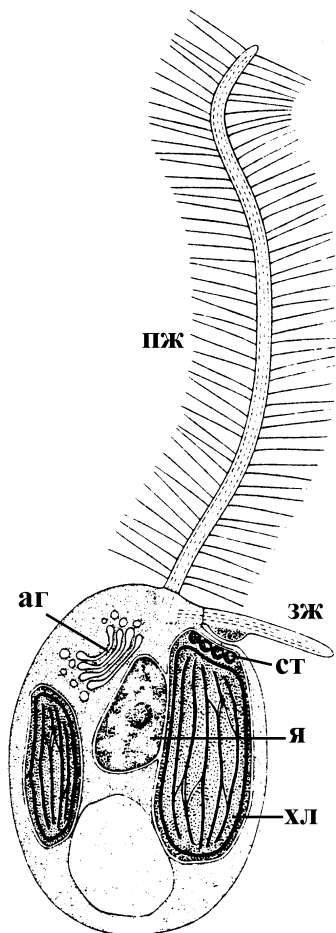


Рис. 2.13. Строение клетки золотистой водоросли *Ochromonas*. (По: Preisig, Hibberd, 1986.)

аг – аппарат Гольджи, жж – задний жгутик, пжж – передний жгутик, покрыт мастигонемами, ст – стигма, хл – хлоропласт, я – ядро.

Класс Xanthophyceae Pascher, 1912

Желто-зеленые водоросли, или ксантофиты (Рис. 2.14)

Многообразие форм организации тела включает жгутиковые, ризоподиальные, коккоидные, пальмеллоидные, нитчатые и си-

фональные. Жгутиковым клеткам присущи все основные черты, характерные для охрофитов. Клеточная стенка из целлюлозы (редко с кремнием), иногда состоящая из двух перекрывающихся половинок. Запасное питательное вещество – липиды в форме капель в цитоплазме и, возможно, хризоламинарин. Крахмал отсутствует. Пиреноид находится внутри хлоропластов, содержащих в качестве основных пигментов хлорофиллы $a+c_1$ и c_2 и дополнительных – β -каротин, ксантофиллы (диатоксантин и диадиноксантин). У ксантофитов отсутствует фукоксантин, характерный для всех других охрофитов. Бесполое размножение может осуществляться как жгутиковыми, так и неподвижными (автоспоры, апланоспоры, цисты) формами. Половое размножение в форме изогамии и оогамии отмечено у некоторых видов. Всего насчитывается 90 родов и около 600

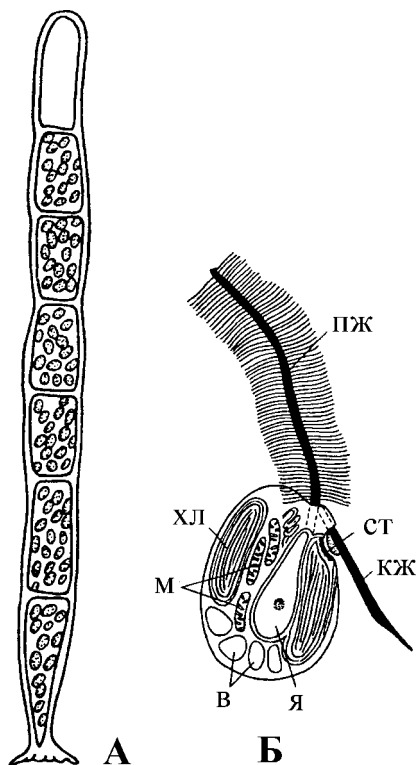


Рис. 2.14. Внешний вид *Tribonema* sp. (А), и строение зооспоры другого ксантофита *Ophiocytium arbuscula* (Б). (По: Кусакин, Дроздов, 1998.) в – вакуоли, кж – короткий задний жгутик, м – митохондрии, пж – передний опушенный жгутик, ст – стигма, или глазок, хл – хлоропласт, я – ядро.

видов ксантофитовых, обитающих преимущественно в пресных водоемах и почве. Филогенетически близки бурым водорослям и оомицетам.

Представители: *Tribonema*, *Vaucheria*, *Botrydium*.

Класс Synurophyceae Andersen, 1987

Синурофиты (Рис. 2.15)

Синурофитовые – свободноживущие фототрофные, одиночные и колониальные протисты пресных водоемов. Они представлены гетероконтными жгутиконосцами с характерными чертами охрофитов. Поверхность одного или обоих жгутиков покрыта органическими чешуйками; поверхность тела покрыта кремневыми билатерально-симметричными чешуйками, формирующимися на поверхности хлоропластов. Хлоропласты содержат хлорофиллы $a+c_1$, а также фукоксантин, но, в отли-

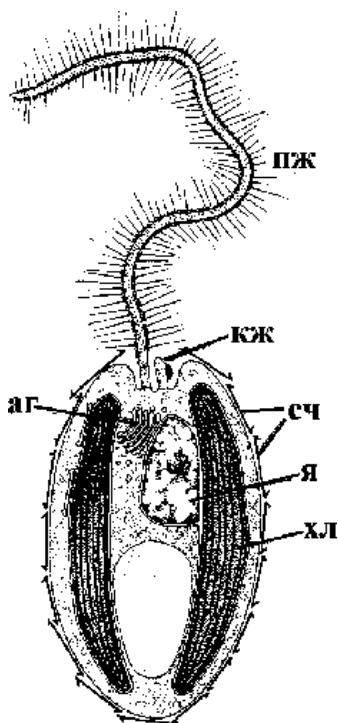


Рис. 2.15. Схема строения клетки синурофита *Mallomonas*. (По: Preisig, Hibberd, 1986).

аг – аппарат Гольджи, кж – короткий жгутик, пж – передний жгутик с мастигонемами и чешуйками, сч – соматические чешуйки, хл – хлоропласт, я – ядро.

чие от хризофитовых, не имеют хлорофилла c_2 . Стигма отсутствует. Синурофиты отличаются от других охрофитов особенностями строения жгутикового аппарата. Класс включает один отряд, в котором насчитывается 4–5 родов, объединяющих более 120 видов. Представители: *Synura*, *Mallomonas*.

Класс Pelagophyceae Andersen & Saunders, 1993

Пелагофиты (Рис. 2.16)

Эта небольшая группа морских планктонных охрофитовых выделена недавно на основе ультраструктурных и молекулярно-биологических исследований *Pelagomonas calceolata*. Жгутиковые клетки этого вида (размером около 2 мкм) имеют один жгутик с одной кинетосомой, у которой нет жгутиковых корешков. На поверхности жгутика имеются трубчатые двухчленные мастигонемы, а внутри него проходит зубчатый параксиальный тяж. Поверхность клетки покрывает тонкая органическая тека. Единственный хлоропласт содержит хлорофиллы a , c_1 , c_2 и c_3 . Анализ нуклеотидной последовательности генов 18S рРНК и исследование ультраструктуры позволяет в настоящее время включить в этот класс 2 порядка: Sarcinochrysidales Gayral & Billard, 1977, и Pelagomonadales, представленных преимущественно коккоидными формами. Пелагофиты часто вызывают цветение прибрежных морских вод, нанося большой ущерб хозяйственной деятельности.

Представители: *Pelagococcus*, *Aureococcus*, *Aureoumbria*.

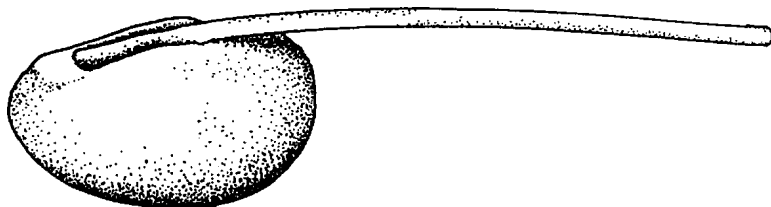


Рис. 2.16. Общий вид одножгутиковой клетки *Pelagomonas calceolata* (По: Andersen et al., 1993).

Класс Eustigmatophyceae Hibberd & Leedale, 1970

Эустигматофиты (Рис. 2.17)

Небольшая группа пресноводных и почвенных одноклеточных водорослей, выделенных из ксантофитов по особенностям строения зооспор и преобладанию виолаксантина в качестве каротиноида. Крупное глазное пятно (стигма) находится вне хлоропласта и располагается у основания жгутика. Размножаются бесполым путем. Зооспоры с 1, редко с 2 жгутиками, один из которых несет трубчатые мастигонемы; у некоторых видов отсутствует хлорофилл *c*. Одноклеточные или колониальные организмы с коккоидным строением тела.

Представители: *Eustigmatos*, *Nannochloropsis*.

Класс Phaeophyceae Kjellman, 1891

Бурые водоросли (Рис. 2.18)

Преимущественно морские многоклеточные макрофиты. Встречаются как мелкие (десятки микрометров), так и очень крупные (до 50 метров) организмы. Организация тела водоросли весьма разнообразна: от плоскостебельчатых нитей у примитивных форм до паренхиматозных талломов ламинарии. Хлоропласт содержит хлорофиллы *a*, *c*₁ и *c*₂, и дополнительный пигмент фукоксантин, придающий клеткам бурый цвет. Запасные вещества – ламинарин, маннит и лейкозин.

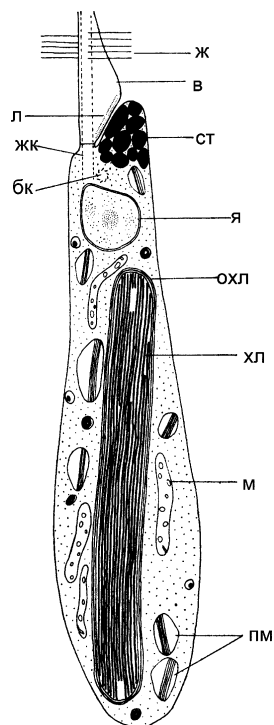


Рис. 2.17. Схема организации зооспоры эустигматофитовых. (По: Hibberd, Leedale, 1972.)

бк – безжгутиковая кинетосома, в – вздутие жгутика с ламеллой (л) напротив стигмы (ст), ж – жгутик с мастигонемами, жк – жгутиковая кинетосома, м – митохондрия, охл – оболочка хлоропласта, пм – каналы ЭПР, в которых происходит синтез мастигонем, хл – хлоропласт, я – ядро.

Размножение бесполое и половое, причем органы полового размножения образованы высокодифференцированными клетками. Зооспоры и гаметы (антерозоиты) гетероконтные с передним жгутиком, опушенным трубчатыми мастигонемами. В цикле развития многих бурых водорослей происходит чередование полового и бесполого поколений (гаметофита и спорофита).

Представители: *Laminaria*, *Ectocarpus*, *Dictyota*.

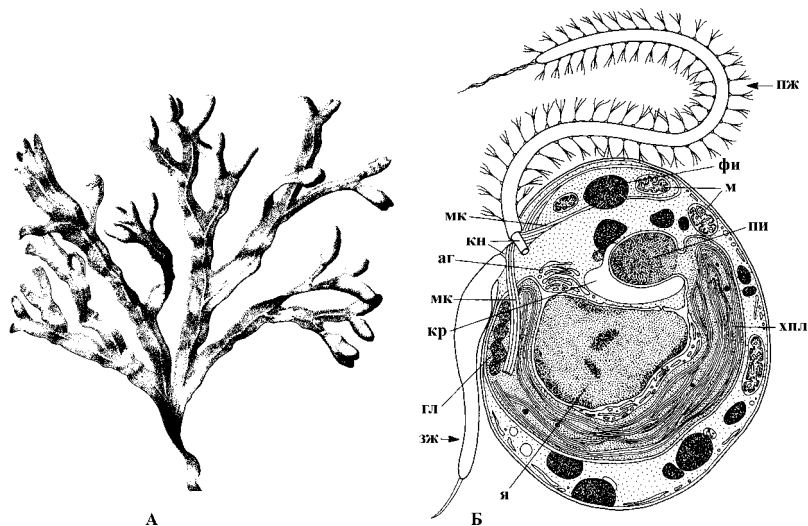


Рис. 2.18. Внешний вид фукуса (А) и схема организации зооспоры бурых водорослей (Б). (По: Margulis et al., 1992.)

аг – аппарат Гольджи, гл – стигма, жк – задний жгутик, кн – кинетосомы, кр – крахмал вокруг пиреноида (ппн), м – митохондрии, мк – микротрубочки, фи – осмиофильные тельца, пж – передний жгутик с мастигонемами, хпл – хлоропласт, я – ядро.

Класс Bacillariophyceae Engler & Gild, 1924

Диатомовые водоросли (Рис. 2.19)

Вегетативные формы одноклеточные и колониальные с исключительно коккоидным талломом. Имеют кремниевый панцирь, формирующийся на основе пелликулы. Структура пан-

цыря, его форма и симметрия лежат в основе систематики диатомовых водорослей. Движение скользящее. Хлоропласт содержит хлорофиллы a , c_1 и c_2 ; запасное вещество хризоламинарин. Гаметы имеют один опущенный жгутик. Преимущественно диплоидные с гаметической редукцией. В жизненном цикле есть стадия ауксоспоры. Это – один из наиболее многочисленных классов протистов: в настоящее время известно около 25 000 видов, а примерная оценка – 10 000 000 видов. Встречаются повсеместно: в пресных и соленых водоемах, почве и даже наеляют пахотные земли.

Представители: *Asterionella*, *Cymbella*, *Skeletonema*.

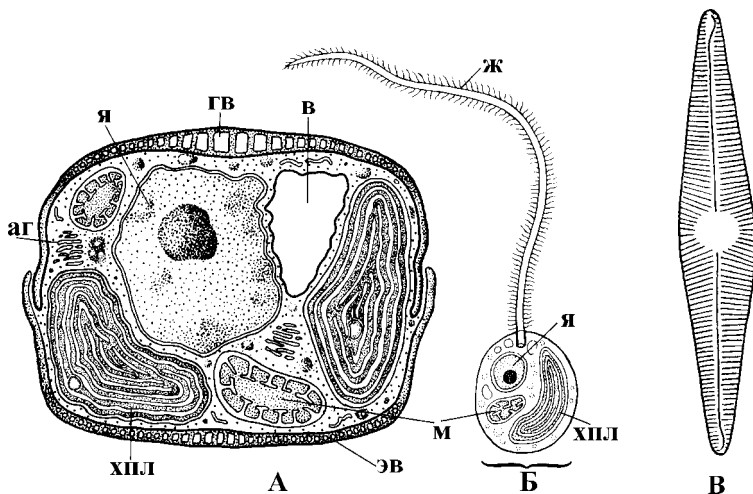


Рис. 2.19. Схема организации вегетативной клетки на поперечном срезе (А) и строение гаметы (Б). (По: Margulis et al., 1992.) Внешний вид пеннатной диатомеи (В). аг – аппарат Гольджи, в – вакуоль, гв – гиповальва, ж – жгутик, м – митохондрии, хпл – хлоропласт, эв – эпивальва, я – ядро.

Класс *Bolidophyceae* Guilloe et al., 1999

Болитофиты (Рис. 2.20).

Очень мелкие (1,2 мкм в диаметре) морские гетероконтные жгутиконосцы, покрытые плазмалеммой. Имеют характерные

для охрофитов хлоропласты с опоясывающей ламеллой, набором хлорофиллов *a+c* и дополнительным пигментом фукоксантином. Плавают очень быстро, по прямой линии, что и послужило основанием для названия таксона. По данным молекулярной филогении, являются сестринской группой диатомовых, поэтому предполагается, что диатомовые произошли от похожих жгутиконосцев.

Представитель: *Bolidomonas*.

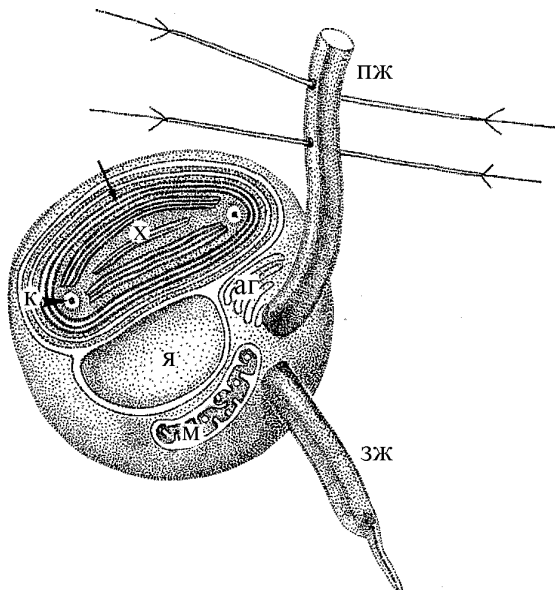


Рис. 2.20. Схема строения клетки болидофита *Bolidomonas*. (По: Guillow et al., 1999.)

аг – аппарат Гольджи, зж – задний жгутик, к – кольцевая ДНК хлоропласта, м – митохондрия, пж – передний жгутик с мастигонемами, х – хлоропласт, я – ядро. Стрелкой показана опоясывающая ламелла.

Класс *Raphidophyceae* Chadeffaud, 1950

Рафидофиты (Рис. 2.21)

Небольшая группа охрофитов, представленная одноклеточными двухжгутиковыми клетками, похожими на хризомонад. Жгутики выходят из углубления на переднем конце клетки, для

большинства характерны экструсомы и вакуолизирующая цитоплазма по периферии клетки. Хлоропласты мелкие многочисленные. Стигма не обнаружена. У некоторых видов отсутствует хлорофилл *c*. Хорошо развиты жгутиковые корешки, связывающие кинетосомы с ядром. Морские и пресноводные.

Представители: *Vacuolaria*, *Gonyostomum*, *Heterosigma*.

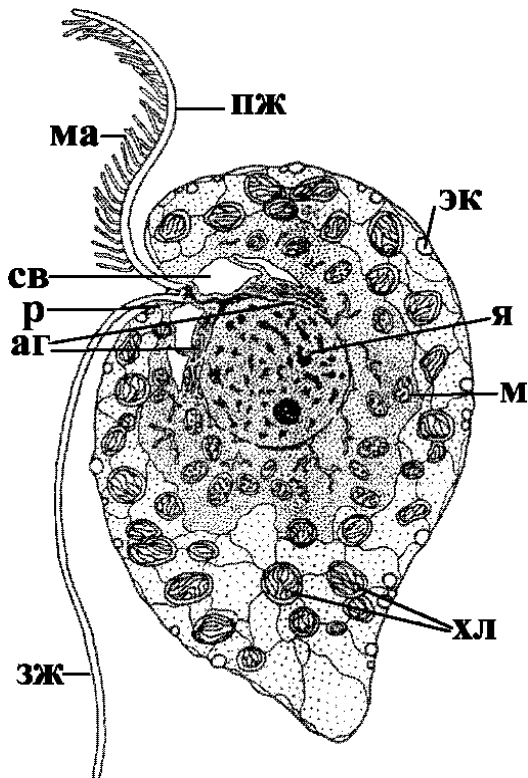


Рис. 2.21.
Обобщенная схема строения рафидофитовых. (По: Margulis et al., 1993.)

аг – аппарат Гольджи, зж – задний жгутик, м – митохондрии, ма – мастигономы, пж – передний опушенный жгутик, р – ризопласт, св – сократительная вакуоль, хл – хлоропласт, эк – экструсомы, я – ядро.

Класс *Pedinellophyceae* (Möhn, 1984) emend.

Пединеллофиты

Преимущественно радиально-симметричные протисты с аксоподиями, аксонемы которых отходят от поверхности ядра. Монады имеют один опушенный жгутик. Хлоропласты, если есть, хризодитного типа с опоясывающей ламеллой. Часто ха-

рактируются наличием органических или кремниевых чешуек, или имеют скелет из кремниевых игл. Обычно снабжены экструсомами типа мукоцист или кинетоцист. Пресноводные и морские, фотосинтезирующие и гетеротрофные.

Отряд Pedinellales (Zimmerman et al., 1984) emend.

Пединелловые (Рис. 2.22)

Радиально-симметричные одноклеточные протисты с одним жгутиком, выходящим из апикального углубления клетки, и радиально расходящимися аксоподиями. Жгутик имеет параксиальный тяж. Микротрубочковые корешки отсутствуют, а короткие фибриллярные прикрепляют кинетосомы к поверхности ядра. Микротрубочки аксоподий отходят от поверхности ядра. Аппарат Гольджи находится в задней части клетки, где у многих видов формируется стебелек. Хлоропласты хризофитного типа: имеют опоясывающие ламеллы, содержат хлорофиллы а+с и фукоксантин. Многие формы лишены хлоропластов. Сюда

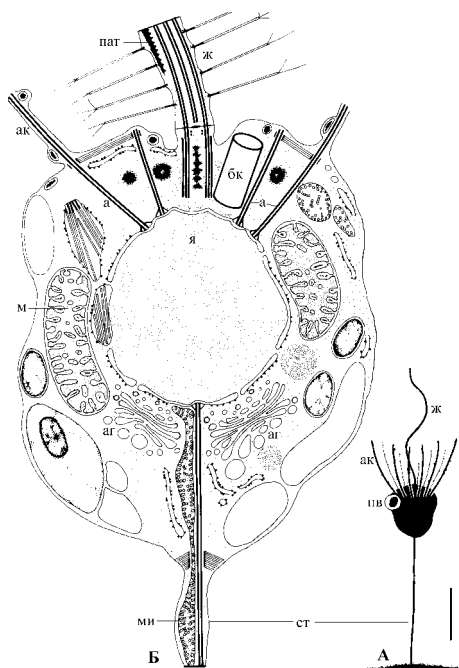


Рис. 2.22. Внешний вид (А) и строение клетки (Б) бесцветной пединеллиды *Pteridomonas*. (По: Patterson, Fenchel, 1985.)

а – аксонема, продолжающаяся в аксоподию (ак), аг – аппарат Гольджи, бк – безжгутиковая кинетосома, ж – жгутик, м – митохондрии, ми – микротельце, пат – параксиальный тяж, пв – пищеварительная вакуоль, ст – стебелек, я – ядро. Масштабная линейка: А – 10 мкм.

относятся все пединеллиды и некоторые цилиоффрииды. Предлагается включать в этот отряд и силикофлагеллат (одноклеточные охрофиты с внутренним скелетом из кремния, относимые ранее к отрядам Dictyochales Haeckel, 1894, и Rhizochromulinales O'Kelly & Wujek, 1994), т.к. в их жизненном цикле обнаружена «пединелловая» стадия.

Представители: *Pedinella*, *Ciliophrys*, *Pteridomonas*.

Отряд Actinophryales Kuhn, 1926

Актиоффрииды (Рис. 2.23)

Одноядерные или многоядерные протисты с радиально расходящимися аксоподиями. Встречаются в морских и пресных водах. Скелет аксоподий образован двумя спиральными лентами микротрубочек, закрученными одна вокруг другой. Аксономы отходят от поверхности ядра или начинаются в цитоплазме клетки. Имеются экструсомы двух типов (кинетоцисты и мукоцисты). Слой кремниевых чешуек обычно покрывает цисты, внутри которых осуществляется половой процесс в форме педогамии (автогамии). Небольшая группа, включающая 2 рода и около 10 видов.

Представители: *Actinophrys*, *Actinosphaerium*.

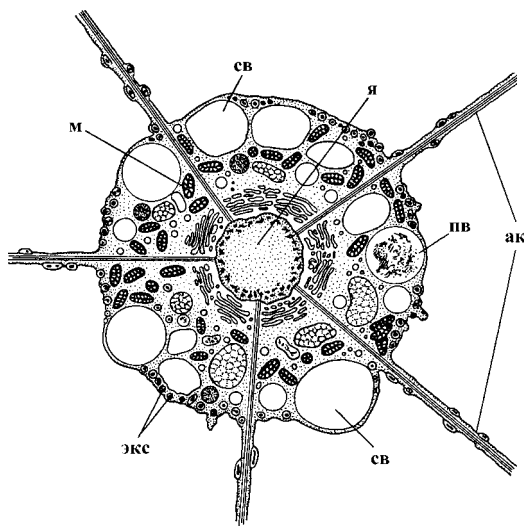


Рис. 2.23. Схема строения актиоффриидного солнечника *Actinophrys sol*. (По: Siemensa, 1991.)

ак – аксоподии, м – митохондрия, пв – пищеварительная вакуоль, св – сократительная вакуоль, экс – экструсомы, я – ядро.

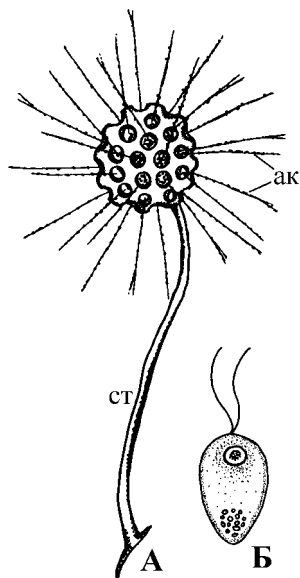


Рис. 2.24. Схема строения десмотерацидного солнечника *Clathrulina elegans*. (По: Page, Siemensma, 1991.) А – внешний вид трофонта, Б – подвижная двухжгутиковая клетка. ак – аксоподии, ст – стебелек.

Отряд Desmothoracidaes Hertwig & Lesser, 1874

Десмотерациды (Рис. 2.24)

Небольшая группа пресноводных протистов с радиальными аксоподиями и филоподиями. Обычно представлены клеткой, сидящей на стебельке. Снаружи клетка окружена органической перфорированной капсулой или плотным мукозным слоем. Аксонемы отходят от поверхности ядра. Жизненный цикл включает также амебоидную и жгутиковую стадии. При половом процессе образуются одно- или двухжгутиковые клетки, которые затем превращаются в амебоидные, дающие, в свою очередь, взрослые особи. Экструсомы типа кинетостов расположены в аксоподиях. Микротрубочки аксоподий неупорядочены и не образуют типичных аксонем, как у других пединелловых. Насчитывается, по разным авторам, от 2 до 5 родов и около 10 видов.

Представители: *Clathrulina*, *Hedriocystis*, *Orbulinella*.

Класс Phaeothamniophyceae Andersen & Bailey, 1998

Феотамниевые (Рис. 2.25)

Этот класс был основан недавно (Bailey et al., 1998) на основе данных по сиквенсам генов большой субъединицы RUBISCO, пигментного состава и некоторых особенностей строения клетки (отсутствие вакуолей, содержащих хризоламинарин). Представители класса имеют уникальную комбинацию ксантофиллов (фукоксантин и гетероксантин) в дополнение к хлорофиллам *a+c* и различным другим каротиноидам. Они наиболее близки к желто-зеленым и бурым водорослям.

Представители: *Chrysoclonium*, *Chrysodictyon*, *Tetrachrysis*.

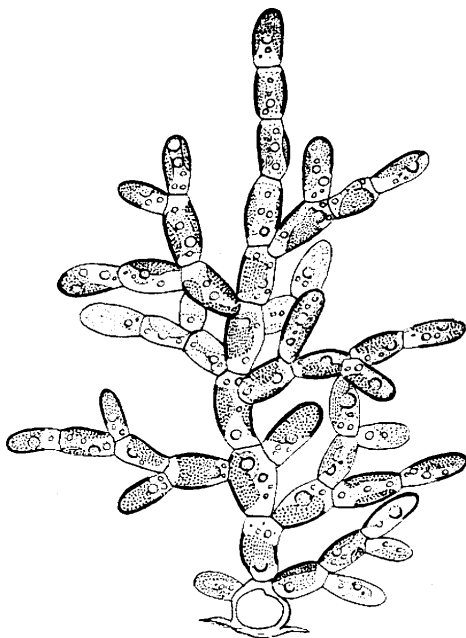


Рис. 2.25. Общий вид *Phaeothamnion*. (По: Pascher, 1914.)

Тип *Saprolegnia* Zerov, 1972

Сапролегниевые

Для этой обширной группы зооспоровых грибов, насчитывающей более 600 видов, характерен не клеточный мицелий или внеклеточная цитоплазматическая сеть. Клеточная стенка содержит целлюлозу. Зооспоры представлены бесцветными гетероконтными жгутиконосцами с опушенным передним и гладким задним жгутиками.

Класс Oomycetes Winter, 1897

Оомицеты (Рис. 2.26)

В жизненном цикле имеются морфологически различные первичные и вторичные зооспоры. У многих имеется подобное лейкопласту образование (К-тело). Диплоидная стадия доми-

нирует в жизненном цикле. Мицелий многоядерный без перегородок. Половой процесс – оогамия. Паразитические или сапрофитные, пресноводные и почвенные организмы. Для них, как и для бурых водорослей, характерен гаметангиальный мейоз. По морфологическим и молекулярно-биологическим данным оомицеты вместе с гифохитридиевыми образуют единый кластер, который является сестринской группой охрофитов.

Представители: *Saprolegnia*, *Achlya*, *Phytophthora*.

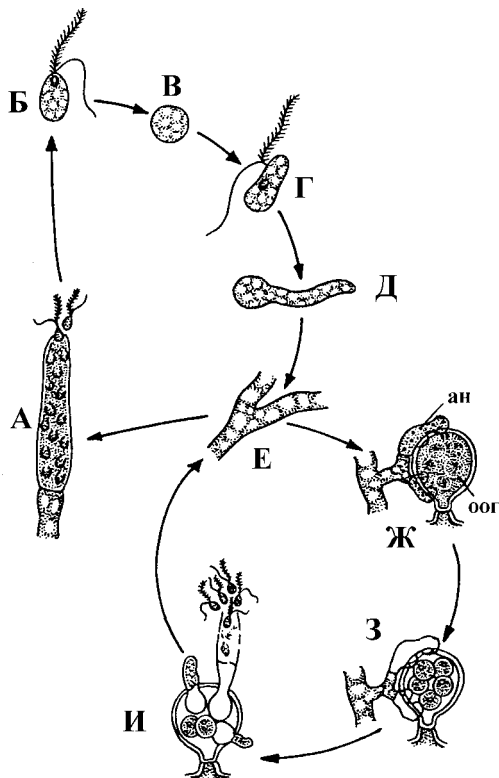


Рис. 2.26. Жизненный цикл сапролегнии. (По: Кусакин, Дроздов, 1998.) А–спорангий, Б–первичная зооспора, В–первичная циста, Г–вторичная зооспора, Д–прорастание вторичной цисты, Е–соматические гифы, Ж–половой процесс (ан–антеридий, оог–оогоний), З–стадия зиготы, И–прорастание зиготы с образованием спорангия и первичных зооспор.

Класс *Hyphochytridea* Sparrow, 1959

Гифохитридиевые (Рис. 2.27)

Эта небольшая группа пресноводных протистов была выделена из состава хитридиевых грибов, на которых они внешне похожи. Гифохитридиевые являются паразитами водорослей и водных растений. Их вегетативное тело представлено небольшим плазмодием или ризомицелием. Зооспоры имеют один жгутик, опушенный трубчатыми мастигонемами. В клеточной стенке ряда видов найдена целлюлоза, а у других обнаружен хитин. Половой процесс в форме изогамии. Возможно, эта группа протистов не монофилетична, т.к. по одним морфологическим признакам они сходны с оомицетами, а по другим близки к хитридиевым грибам. По данным молекулярной филогении, всегда образуют один кластер с оомицетами.

Представители: *Hyphochytrium*, *Rhizidiomyces*.

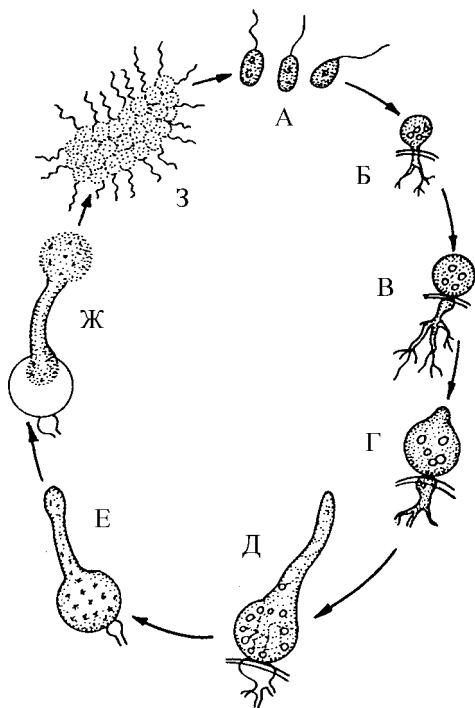


Рис. 2.27. Стадии жизненного цикла гифохитридиомикета. (По: Sleight, 1989.)
А – зооспоры, Б – Г – прорастание в тело хозяина с образованием ризомицелия, Д – спорангий с наружной трубкой, Е–Ж – созревание спорангия с выходом массы зооспор (З).

Тип *Labyrinthomorpha* Page, 1979

Небольшая группа организмов, живущих на поверхности водорослей и водных растений в качестве сапрофитов или эктопаразитов. Обычно формируют внеклеточную разветвленную цитоплазматическую сеть, по которой передвигаются вегетативные клетки веретеновидной формы. Есть специализированная органелла ботросома, или сагеногенетосома. Размножение бесполое, путем деления клеток надвое и образования зооспор. Зооспоры обычно покрыты чешуйками, имеют характерные черты гетероконтной клетки. Преимущественно морские организмы, но встречаются также солоноватоводные и пресноводные. По данным молекулярной филогении, часто образуют сестринскую группу оомицетам.

Класс *Labyrinthomorpha* Page, 1979

Лабиринтоморфы

С диагнозом типа.

Отряд *Labyrinthulida* Cienkowski, 1867

Лабиринтулы (Рис. 2.28)

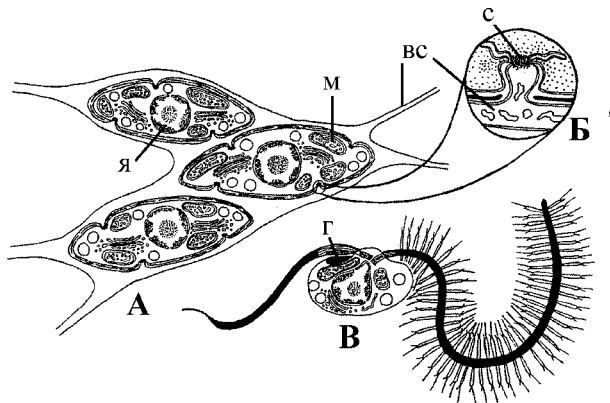


Рис. 2.28. Основные стадии жизненного цикла лабиринтул.
(По: Porter, 1990.)

А – веретеновидные клетки внутри внеклеточной эктоплазматической сети, Б – увеличенный фрагмент с сагеногенетосомой (с), В – зооспора с передним опушенным и задним гладким жгутиками, вс – внеклеточная сеть, г – глазок, м – митохондрии, я – ядро.

Внеклеточная сеть хорошо развита, вегетативные клетки без центриолей. Зооспоры имеют глазок и вздутие в основании заднего жгутика.

Представитель: *Labyrinthula*.

Отряд Thraustochytrida Sparrow, 1943

Траустохитридиевые (Рис. 2.29)

Внеклеточная сеть слабо развита, вегетативные клетки содержат центриоли. У зооспор отсутствует фоторецепторный аппарат.

Представители: *Thraustochytrium*, *Labyrinthuloides*, *Schizochytrium*.

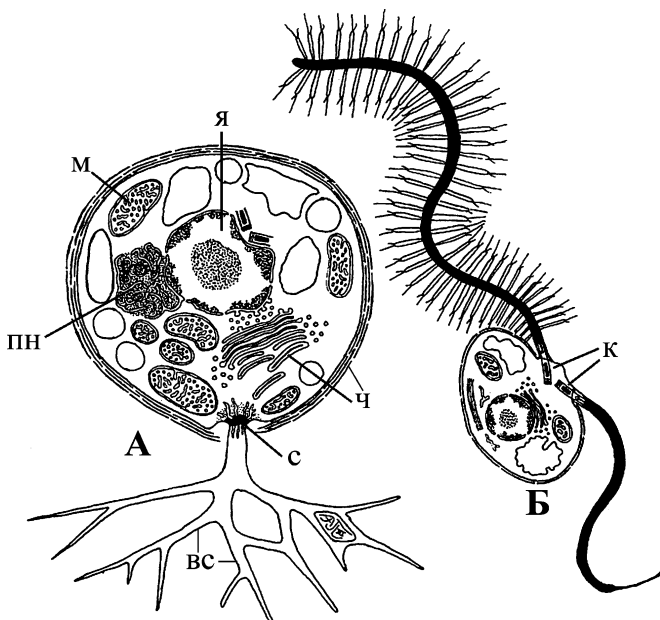


Рис. 2.29. Молодой покрытый чешуйками таллом *Thraustochytrium* (А) и зооспора с передним опушенным и задним гладким жгутиками (Б). (По: Porter, 1990.)
вс – внеклеточная сеть, к – кинетосомы, м – митохондрии, пн – парануклеарное тело, с – сагеногенетосома, ч – соматическая чешуйка, формирующаяся внутри цистерны аппарата Гольджи, я – ядро.

Тип *Opalinata* (Wenyon) Patterson, 1985

Опалины

Опалины являются комменсалами кишечника рыб, амфибий, рептилий и мелких млекопитающих. Это гетеротрофные одноклеточные протисты с уплощенным листовидным или цилиндрическим телом, несущим 2 или много жгутиков (ресничек). Покровы образованы продольными складками или гребнями плазмалеммы, которые укреплены микротрубочками. Цитостом отсутствует, питание происходит путем пиноцитоза. Митохондрии с трубчатыми кристами. Одна особь может содержать одно или много морфологически одинаковых ядер пузырьковидного типа. Размножение агамное и половое. Мейоз гаметический, двухступенчатый. Жгутиковые анизогаметы одноядерны. Жизненный цикл у большинства видов сложный, тесно связанный с жизненным циклом хозяина.

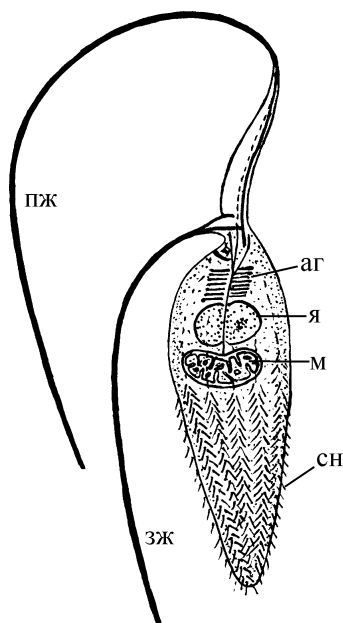


Рис. 2.30. Строение клетки протеромонасы. (По: Sleight, 1989.) аг – аппарат Гольджи, зж – задний жгутик, м – митохондрия, лж – передний жгутик, сн – соматоме, я – ядро.

В составе типа насчитывается около 400 видов, объединяемых в 2 класса. По данным молекулярной филогении, они не образуют монофилетическую группу: протеромонады формируют устойчивый кластер с родом *Blastocystis*, а опалины являются сестринской группой всем охрофитам.

Класс *Proteromonadea* Grassé, 1952

Протеромонады (Рис. 2.30)

Небольшие гетероконтные жгутиконосцы с 2 или 4 жгутиками без мастигонем (представители одного рода имеют соматоме). Ризопласт связан с хорошо выраженным аппаратом Гольджи. Для некото-

рых видов отмечено размножение множественным делением. Симбионты, обитающие в кишечном тракте многих амфибий, рептилий и млекопитающих.

Представители: *Proteromonas*, *Karotomorpha*.

Класс Opalinatea Wenyon, 1926

Опалины (Рис. 2.31)

Относительно крупные гетеротрофные страминопилы, покрытые множеством жгутиков. Трофонты имеют два или много одинаковых ядер. Размножаются как бесполом, так и половым путем. Являются паразитами кишечного тракта холоднокровных позвоночных, преимущественно амфибий.

Представители: *Opalina*, *Protoopalina*, *Zepedia*.

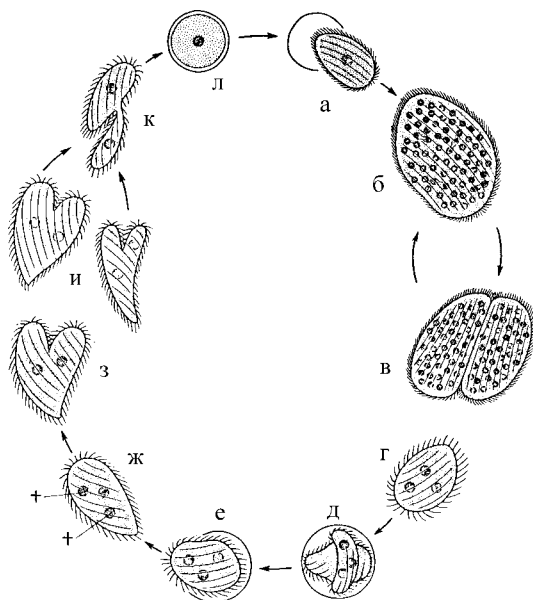


Рис. 2.31. Схема жизненного цикла опалины. (По: Wessenberg, 1961.)
а – выход молодого трофозоида из цисты, б – многоядерный трофозоит (агамонт), в – делящийся агамонт, г, д – стадии формирования гамонтоцисты (д), е – выход гамонты из цисты, ж – дифференцировка ядер, з-и – образование гамет, к – слияние гамет, л – зигота. Стадии а-д проходят в лягушке, а стадии е-л – в головастике.

Stramenopila incertae sedis

Отряд Vicosoecida (Grassé) Karpov, 1998

Бикозоециды (Рис. 2.32)

Небольшая группа морских и пресноводных страменопилов, не имеющих пластид. Преимущественно сидячие формы прикрепляются к субстрату задним жгутиком или стебельком. Гетеротрофные активно фагоцитирующие одно- и двухжгутиковые формы, с цитостомом или губой, служащей для заглатывания пищи. Некоторые виды не имеют мастигонем на обоих жгутиках. Встречаются одиночные и колониальные формы, как с домиками, так и без них.

Ранее бикозоециды считались одним из порядков в классе хризофитовых. В настоящее время показано, что они отлича-

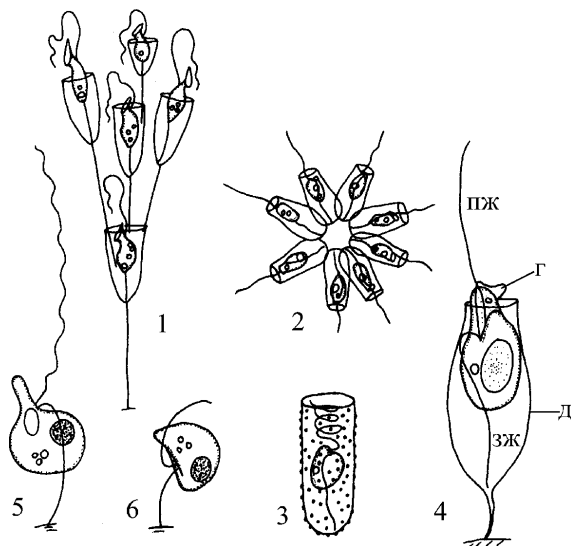


Рис. 2.32. Некоторые представители бикозоецид. (По разным авторам.) 1 – прикрепленная колония *Bicosoeca petiolata*, 2 – планктонная колония *B. socialis*, 3 – *B. mitra*, 4 – *B. planktonica*, 5 – *Pseudobodo tremulans*, 6 – *Cafeteria roenbergensis*. г – губа, д – домик, зж – задний жгутик, пж – передний жгутик.

ются от хризомонад по строению цитоскелета и полному отсутствию пластид.

По данным молекулярной филогении, это одна из наиболее ранних ветвей страменопиллов. По последней ревизии (Karpov et al, 2001), отряд делится на 4 семейства (включая псевдодендромонад), насчитывая 12 родов и около 60 видов.

Представители: *Bicosoeca*, *Pseudobodo*, *Cafeteria*.

Тип Haptomorpha Christensen, 1962

Гаптофиты (Рис. 2.33)

Сравнительно небольшая группа одноклеточных, иногда колониальных, морских нанопланктонных водорослей. Гаптофиты представлены как фототрофами, так и фаготрофами. Преимущественно монадные, но есть и гемимонадные, коккоидные и амeboидные формы. Монадные формы с двумя равными или почти равными жгутиками без трубчатых мастигонем. Многие особи имеют особый нитевидный вырост - гаптонему. Клетки обычно покрыты чешуйками. Пигменты хлоропластов такие же, как у хризифитовых (хлорофиллы *a+c*, β -каротин и фуксоксантин). Запасное питательное вещество - хризоламинарин.

К этому типу относится группа кокколитофорид, формирующих на поверхности кокколиты - крупные кальциевые чешуйки. Описано около 300 видов современных гаптофитов, но немало и ископаемых форм. Кокколиты широко представлены в Юрском и Меловом периодах, когда, по-видимому, наблюдался расцвет кокколитофорид. Размножаются бесполом и половым путями, в жизненном цикле обычно чередуются подвижная и неподвижная стадии. Значительно отличаются от остальных водорослей по строению жгутикового аппарата и молекулярно-биологическим характеристикам. Последние данные указывают на их близость к хлоробионтам, объединяющим высшие растения, зеленые и красные водоросли.

Представители: *Prymnesium*, *Chrysochromulina*, *Emiliana*.

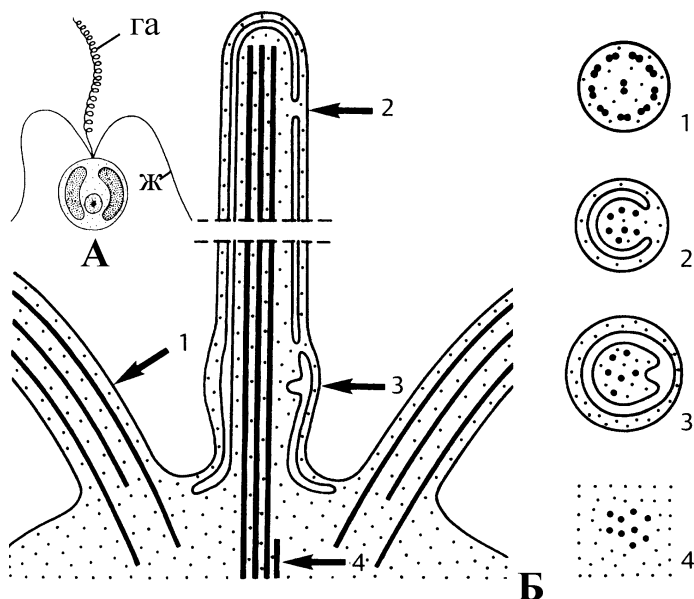


Рис. 2.33. Внешний вид гаптофита (А) и строение гаптонемы (га) в сравнении со жгутиком (Б) на продольном и поперечном срезах. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

В клетке гаптофита видны 2 хлоропласта и ядро. На поперечных срезах, которые показаны стрелками на соответствующих уровнях, сравнивается строение жгутика (1) и гаптонемы (2-4). Микротрубочки изображены крупными точками.

Тип *Dinophyta* Bütschli, 1885

Динофиты (Рис. 2.34)

Представлены преимущественно монадами с поперечным и продольным жгутиками. Поперечный жгутик обычно имеет параксиальный тяж и образует ундулирующую мембрану, плотно прилегающую к поверхности тела. Покровы формируются на основе пелликулы, у многих представлены текой, или амфиесмой, которая часто состоит из пластинок покрывающих клетку в виде панциря. У фотосинтезирующих форм есть хлоропласты, содержащие хлорофиллы а+с, а также специфический пигмент перидинин и уникальные стеролы: диностерол и амфистерол. Имеется пузула – специальная сеть выводных каналов. Ядро у

подавляющего большинства видов лишено основных белков (гистонов), поэтому его ДНК упакована иначе, чем у других эукариот. Размножаются как бесполым, так и половым путем. Есть как морские, так и пресноводные формы, свободноживущие и паразитические, автотрофы и гетеротрофы. Многие виды содержат симбионтов. Довольно богатый в видовом отношении таксон: 550 родов, из которых половина – гетеротрофы, и от 2000 до 4000 видов, из которых только 220 – пресноводные.

Представители: *Gymnodinium*, *Gonyaulax*, *Peridinium*.

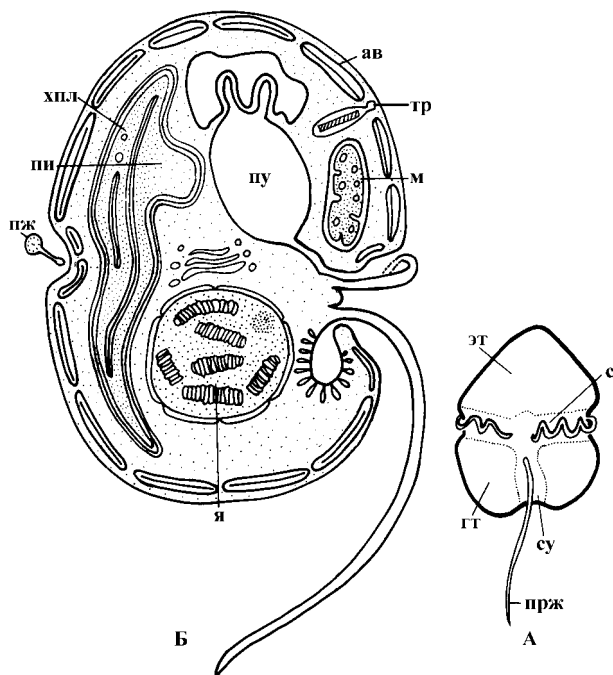


Рис. 2.34. Внешний вид (А) и строение (Б) клетки динофитовых. (По: Margulis et al., 1992).
ав – альвеола с целлюлозной пластинкой, гт – гипотека, м – митохондрия, пж – поперечный жгутик, пи – пиреноид, прж – продольный жгутик, пу – пузула, с – поперечная бороздка (сингулюм), су – продольная бороздка (сулькус), тр – трихоциста, хпл – хлоропласт, эт – эпитека, я – ядро.

Тип *Aricomplexa* Levine, 1970

Споровики

Паразитические или хищные свободноживущие протисты. Расселительные стадии (зоиты, зооспоры) и вегетативные жгутиковые формы имеют общие для всех черты строения: покровы образованы пелликулой, есть микропоры; апикальный комплекс расположен на переднем конце клетки и представлен коноидом и полярным кольцом, от которого отходят субпелликулярные микротрубочки; имеются роптрии и микронемы. Микрогаметы одно-, двух- или трехжгутиковые, сильно специализированы. Свободноживущие виды являются хищниками, паразитические виды обычно имеют сложный цикл развития. Описано около 2500 видов.

Класс *Perkinsemorphea* Levine, 1978

Перкинсеморфы (Рис. 2.35)

Свободноживущие хищники или паразиты, имеющие в жизненном цикле двухжгутиковые клетки с чертами строения зоита. Включает 2 отряда: *Colpodellida* (= *Spiromonadida*) и *Perkinsida* Levine, 1978.

Представители: *Colpodella* (= *Spiromonas*), *Perkinsus*.

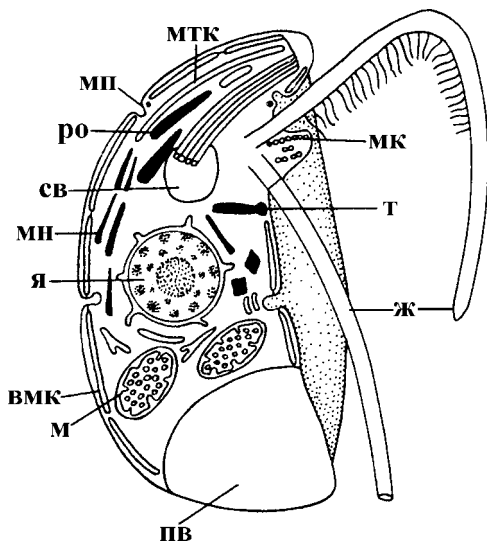


Рис. 2.35. Схема строения клетки колподеллы. (По: Крылов, Мыльников, 1986.)

вмк – внутренний мембранный комплекс (уплощенные альвеолы), ж – жгутики, м – митохондрия, мн – микронемы, мтк – микротрубочковый конус, мп – микропора, МК – микротрубочковые корешки, пв – пищеварительная вакуоль, ро – роптрия, св – сократительная вакуоль, т – трихоцита, я – ядро.

Класс Sporozoea Leuckart, 1879

Споровики (Рис. 2.36)

Все паразиты со сложным жизненным циклом, включающим 3 основные стадии: бесполое поколение (поколения), появляющиеся в результате мерогонии; гамогония, приводящая к образованию гамет и ооцисты; и спорогония, у большинства видов проходящая во внешней среде. Жгутиковые стадии представлены только микрогаметами. Зоиты являются расселительными формами без жгутиков.

Представители: *Gregarina*, *Eimeria*, *Plasmodium*.

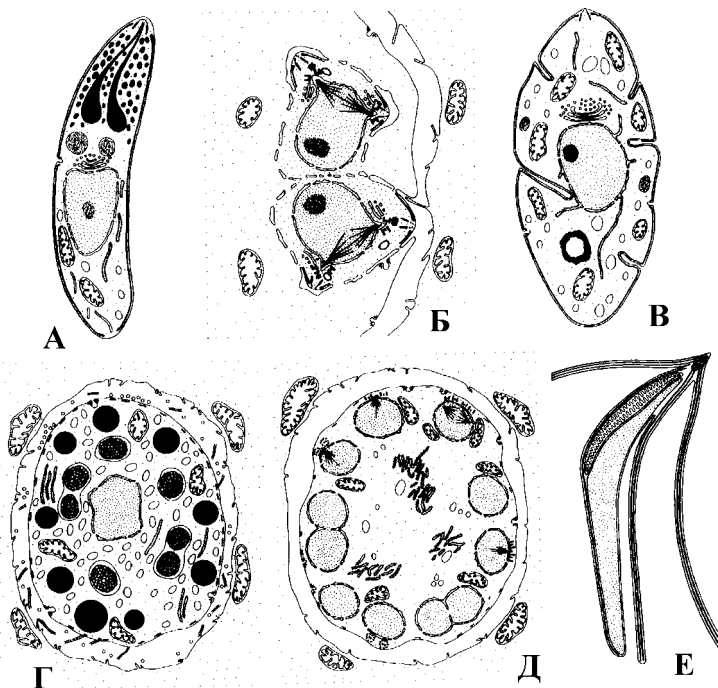


Рис. 2.36. Основные стадии жизненного цикла споровиков. (По: Sleight, 1989.)

А – расселительная стадия (спорозоит), Б – бесполое размножение в клетке хозяина (мерогония), В – расселительная стадия, появившаяся в результате бесполого размножения (мерозоит), Г – макрогамонт, Д – микрогамонт, Е – трехжгутиковая микрогамета.

Тип *Ciliophora* Doflein, 1901

Инфузории (Рис. 2.37)

Гетеротрофные протисты, обычно многоклеточные. Ресничный покров часто сильно дифференцирован, но может присутствовать не на всех стадиях жизненного цикла. Обладают двумя или более морфологически и функционально различными ядрами (микро- и макронуклеусом). Хорошо развита эктофибриллярная система из микро-трубочек и микрофиламентов, представляющая собой корешки ресничек и их производные. Покровы обычно образованы пелликулой. Половой процесс – конъюгация гаплоидных ядер.

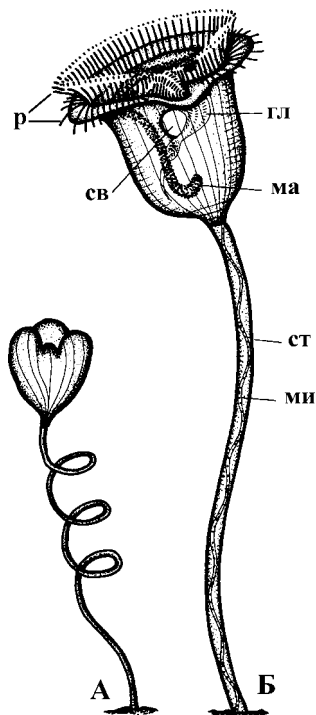


Рис. 2.37. Внешний вид сувойки в сокращенном (А) и расправленном (Б) состоянии. (По: Sleight, 1989.)

гл – глотка, ма – макронуклеус, ми – мионема внутри стебелька (ст), р – реснички, св – сократительная вакуоль.

Свободноживущие и паразитические, прикрепленные и свободноплавающие, одиночные и колониальные, пресноводные, солоноватоводные и морские. Нередко заселены прокариотическими симбионтами. В группе насчитывается около 1100 родов, объединяющих более 7500 видов.

Представители: *Paramecium*, *Tetrahymena*, *Colpoda*.

Тип *Euglenozoa* Cavalier-Smith, 1981

Эвгленозои

Этот тип объединяет представителей двух классов протистов: эвгленовых и кинетопластид, - которые имеют много общих признаков. Они представлены одиночными или колониальными формами с 1-2 жгутиками, часто выходящими из глубокого кармана, или резервуара. Митохонд-

рии обычно содержат пластинчатые дисковидные кристы, но встречаются и трубчатые. Жгутики имеют параксиальный тяж. Гетеротрофные свободноживущие формы имеют хорошо развитый аппарат питания – цитостом-цитофарингальный комплекс. Свободноживущие и паразитические, гетеротрофные и фотосинтезирующие. Общее число видов превышает 2000. По молекулярным данным, представляют собой монофилетическую ветвь в основании филогенетического дерева с неопределенным положением по отношению к другим группам эукариот.

Класс Euglenophyceae Bütschli, 1884 Эвгленовые (Рис. 2.38)

Одноклеточные или колониальные протисты. Их покровы обычно представлены эвгленоидной кутикулой. Для некоторых видов характерны домики. Пигментированные формы имеют хлоропласты с набором хлорофиллов $a+b$ и типичными для зеленых водорослей каротиноидами. Обычно имеют 2 жгутика, отходящие от дна глубокого жгутикового резервуара, но встречаются клетки с 1 и несколькими жгутиками. Для многих форм характерен эвгленоидный тип движения. Основной продукт ассимиляции – парамилон, запасаемый в цитоплазме в виде гранул. Глазок находится вне хлоропласта. Сократительная вакуоль, если есть, расположена рядом со жгутиковым резервуаром. Хромосомы спирализованы на всех стадиях жизненного цикла. Ядрышко сохраняется во время митоза. Преимущественно свободно-

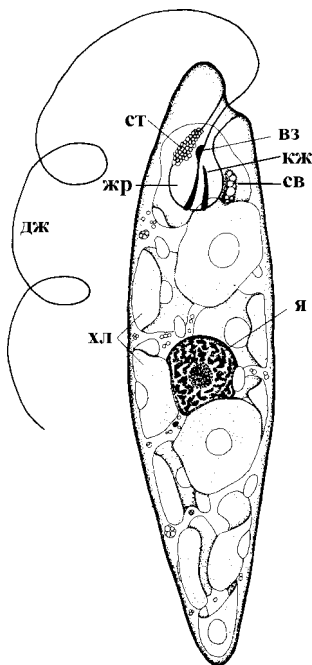


Рис. 2.38. Схема строения эвгленовой водоросли. (По: Sleight, 1989.)
вз – вздутие длинного жгутика (дж), жр – жгутиковый резервуар, кж – короткий жгутик, св – сократительная вакуоль, ст – стигма, хл – хлоропласты, я – ядро.

живущие пресноводные, но есть и морские формы. Всего насчитывается около 40 родов и 1000 видов, из которых $\frac{2}{3}$ бесцветные.

Представители: *Euglena*, *Entosiphon*, *Peranema*.

Класс Kinetoplastidea Honigberg, 1963

Кинетопластыды (Рис. 2.39).

Одиночные или колониальные гетеротрофные протисты с 1–2 жгутиками. Единственная митохондрия имеет особое вздутие –

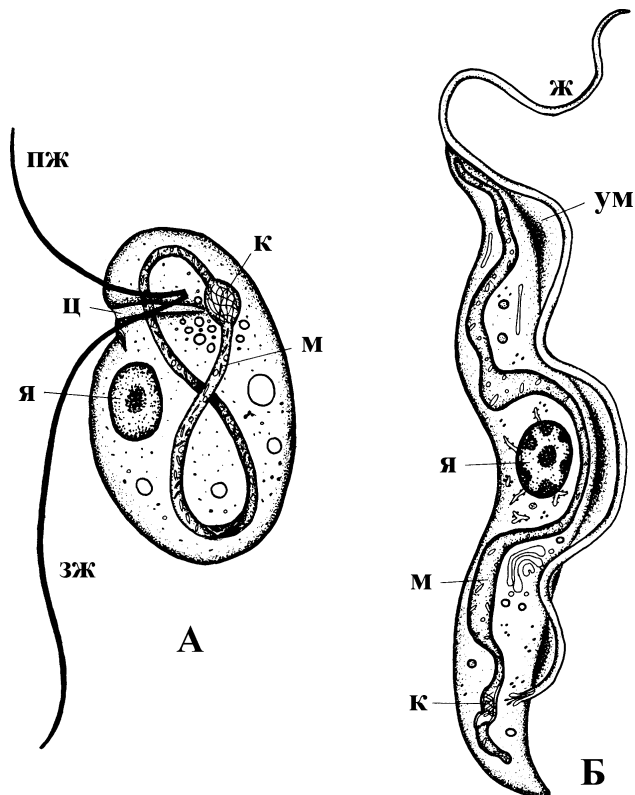


Рис. 2.39. Схема строения бодониды (А) и трипаносоматиды (Б). (По: Sleigh, 1989).

ж–жгутик, жж–задний жгутик, к–кинетопласт, м–митохондрион, пж–передний жгутик, ум–ундулирующая мембрана, ц–цитостом, ведущий в трубчатую глотку, я–ядро.

кинетопласт, содержащий кинетопластную ДНК. Кресты в митохондриях чаще пластинчатые, но встречаются и трубчатые (особенно у паразитических видов). Во время митоза спирализации хромосом не происходит и ядрышко не сохраняется. Наиболее многочисленны паразитические представители (около 1000 видов) – трипаносоматиды. Свободноживущие (бодониды) насчитывают около 20 видов, распространены в морских и пресных водах.

Представители: *Bodo*, *Cryptobia*, *Trypanosoma*.

Тип Polymastigota Bütschli, 1884

Полимастигины

Гетеротрофные, преимущественно паразитические протисты. Немногие свободноживущие виды обитают в анаэробных условиях. Характеризуются 4 попарно расположенными жгутиками и хорошо развитым цитоскелетом из микротрубочек и микрофиламентов. Обычно основания четырех жгутиков тесно связаны с ядром, формируя единый морфо-функциональный комплекс – кариомастигонт. В пределах каждого класса наблюдается полимеризация жгутикового аппарата, которая часто захватывает и ядерный аппарат (полимеризация кариомастигонта). У некоторых представителей возможна редукция жгутикового аппарата. Митохондрии отсутствуют. У многих представителей имеются гидрогеносомы. Группа, возможно, не монофилетическая.

Класс Diplomonadea Wenyon, 1926

Дипломонады (метамонады)

Паразитические и свободноживущие анаэробные жгутиконосцы с 4-8 жгутиками. У одноядерных видов 4 жгутика, один из которых направлен назад, проходя в ротовом углублении или канале. В пределах класса происходит удвоение органелл. Двухъядерные формы имеют 8 жгутиков, а клетка приобретает двухлучевую или билатеральную симметрию. Нет митохондрий и диктиосом аппарата Гольджи у трофонтов, однако диктиосомы обнаружены у инцистирующихся особей.

Отряд *Retortamonadida* Grassi, 1952

Ретортамонады (Рис. 2.40)

Паразитические гетеротрофные мастигофоры с 2–4 жгутиками, из которых один задний проходит в вентральной бороздке, заканчивающейся цитофаринксом. Вентральная бороздка укреплена развитыми микротрубочковыми корешками, ассоциированными с фибриллами. Отряд обычно включает 2 рода: *Retortamonas*, *Chilomastix*, – которые объединяют около 50 видов.

Немногие молекулярно-биологические данные свидетельствуют о их близости к небольшой группе свободноживущих жгутиконосцев *Excavata* (см. стр. 111–112), объединяющей *Jakoba*, *Malawimonas*, *Histiona*, *Reclinomonas*, *Trimastix* и *Carpediomonas*, которые морфологически также сходны с ретортамонадами.

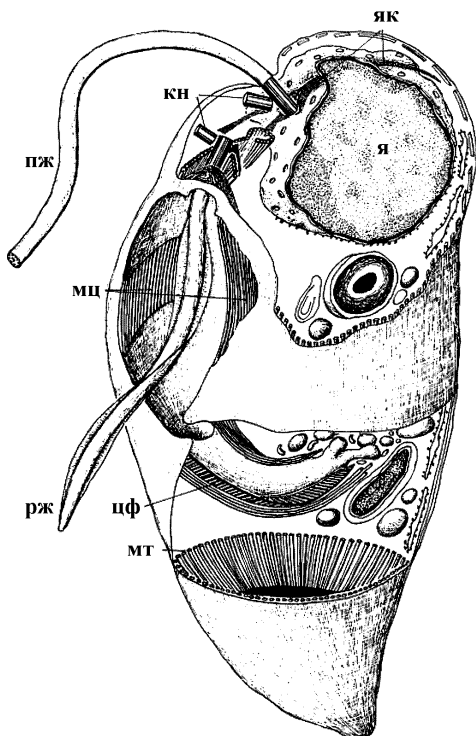


Рис. 2.40. Строение клетки *Retortamonas* (По: Brugerolle, Mignot, 1990).

кн-кинетосомы, мт-микротручки тубулеммы, мц-микротрубочки, укрепляющие цитофаринкс (цф), пж-один из 3 передних жгутиков, рж-рекуррентный жгутик с продольными киями, я-ядро, як-ядерные корешки.

Отряд Diplomonadida Wenyon, 1926

Дипломонады (Рис. 2.41)

Отличаются от ретортамонад тем, что у большинства представителей – двойной набор органелл (2 ядра и 8 жгутиков) и редуцированный цитофаринкс, который у дипломонад преобразован в жгутиковый канал. Паразитические и свободноживущие. По молекулярным данным, формируют сестринскую группу с парабазалиями в основании дерева. Всего описано более 100 видов.

Представители: *Enteromonas*, *Heteromita*, *Giardia*.

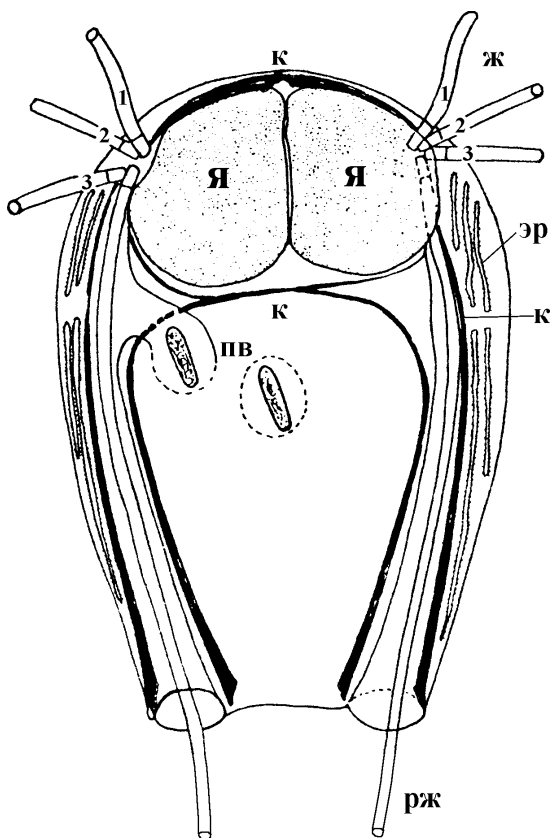


Рис. 2.41. Схема строения свободноживущей дипломонады. (По: Brugerolle, 1975.)

ж – передние жгутики (1,2,3 – номера передних жгутиков), к – корешки жгутиков, рж – рекуррентный жгутик, пв – пищеварительная вакуоль с бактерией внутри, эр – эндоплазматический ретикулум, я – ядро.

Класс Охумонадеа Grassé, 1952

Оксимонады (Рис. 2.42)

Паразитические жгутиконосцы с 4 или многими жгутиками. Населяют кишечник термитов и тараканов, питающихся древесиной. У примитивных одноядерных видов имеется хорошо развитый цитоскелет из микротрубочек, представленный пельтой и аксостилем. В пределах класса наблюдается полимеризация кариомастигонта. Нет митохондрий и диктиосом аппарата Гольджи. Насчитывается около 70 видов.

Представители: *Polymastix*, *Oxymonas*, *Pyrsonympha*.

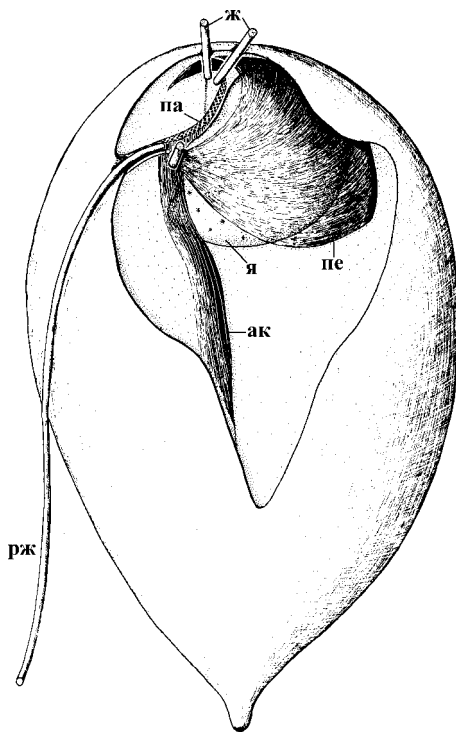


Рис. 2.42. Схема строения оксимонады *Monocercomonoides melonothae*. (По: Brugerolle, Joyon, 1973.)

ак – аксостиль, ж – жгутики, па – преаксостиль, пе – пельта, рж – рекуррентный жгутик, я – ядро.

Класс Parabasalea Honigberg, 1973

Парабазалии

В этом классе объединяются две хорошо очерченные группы жгутиконосцев – трихомонады и гипермастигины, – которые имеют гомологичные элементы цитоскелета. Фибриллярные корешки и их производные из микротрубочек (пельта и аксостиль) образуют развитый цитоскелет. Имеется парабазальный аппарат, состоящий из нескольких диктиосом, ассоциированных с парабазальными фибриллами. Митохондрии отсутствуют. Есть гидрогеносомы. Почти все паразиты. По молекулярным данным, образуют сестринскую дипломонадам ветвь в основании дерева.

В состав входят 2 отряда.

Trichomonadida Kirby, 1947

Трихомонады (Рис. 2.43)

Трихомонады обычно имеют 4–6 жгутиков и одно ядро. Задний жгутик прилегает к поверхности клетки и формирует так называемую ундулирующую мембрану.

Представители: *Ditrichomonas*, *Trichomonas*, *Dientamoeba*.

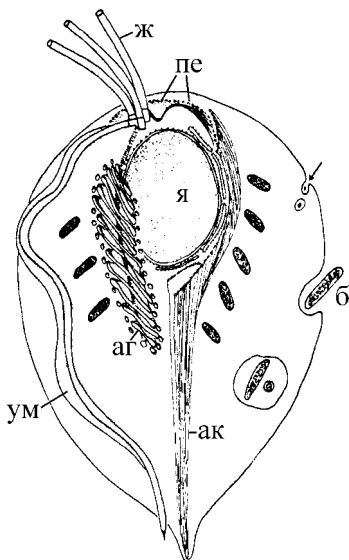


Рис. 2.43. Схема строения клетки трихомонады. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

аг – аппарат Гольджи, «нанизанный» на парабазальный филамент, ак – аксостиль, б – заглатываемая жгутиконосцем бактерия, ж – три направленных вперед жгутика, пе – микротрубочки пельты, ум – ундулирующая мембрана, образованная прилегающим к поверхности клетки задним жгутиком, я – ядро. Стрелкой показана пиноцитозная ямка.

Hypermastigida Grassi & Foá, 1911

Гипермастигины (Рис. 2.44)

Гипермастигины обладают множеством жгутиков и одним или многими ядрами.

Представители: *Joenia*, *Trichonympha*, *Lophomonas*.

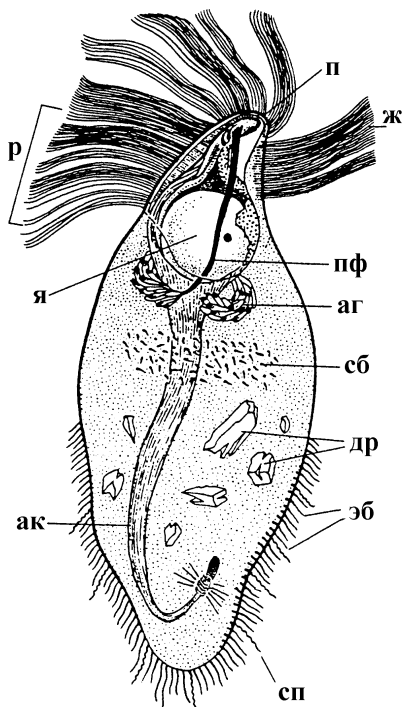


Рис. 2.44. Схема строения гипермастигины *Joenia annectens*. (По: Margulis et al., 1992.)

аг – аппарат Гольджи, ак – аксостиль, др – заглоченные кусочки древесины, п – пельта, пф – парабазальный филамент, р – рострум со жгутиками (ж), сб – эндобионтные бактерии, сп – спирохеты, эб – эктобионтные бактерии, я – ядро.

Тип Plasmodiophora Zopf, 1884

Плазмодиофориды (Рис. 2.45)

Облигатные внутриклеточные паразиты корней высших растений, обладают сложным жизненным циклом, включающим половой процесс и несколько стадий: жгутиковые, амeboидные и плазмодиальные. Формируют в клетках растений многоядерные плазмодии и сорусы. Плодовые тела содержат споры, которые попадают в почву после разрушения хозяев. Споры имеют специальный механизм проникновения в клетку хозяина, ко-

торый работает по той же схеме, что и у микроспоридий. Зооспоры с двумя гладкими жгутиками. Кресты в митохондриях трубчатые. Тип представлен 10 родами и 29 видами. По молекулярным данным, род *Plasmodiophora* является сестринской ветвью по отношению к довольно разнородному кластеру филозных и ретукулозных амёб.

Представители: *Plasmodiophora*, *Polymyxa*, *Ligniera*.

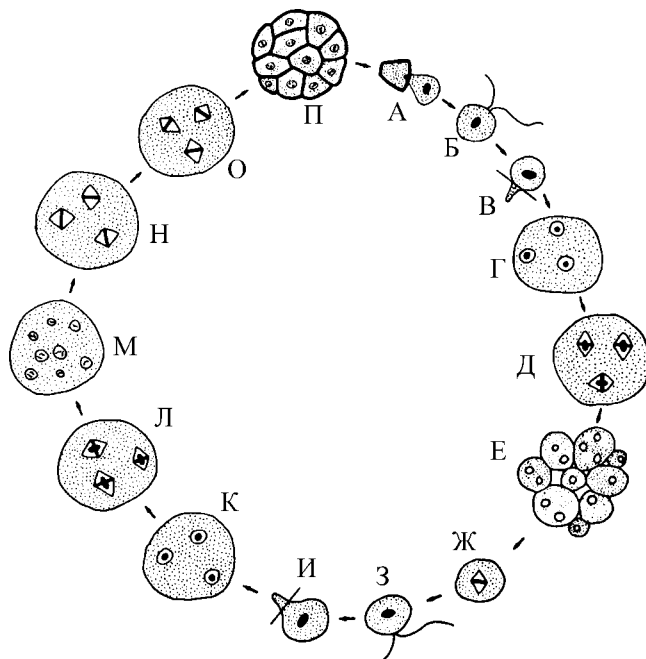


Рис. 2.45. Схема жизненного цикла плазмодиофорид.
(По: Dylewski, 1990.)

А – циста, из которой выходит первичная спора (Б), инфицирующая клетку хозяина (В), где формируется первичный плазмодий (Г). Д–Е – образование спорангиосоруса, в котором созревают выходящие из растения вторичные зооспоры (Ж,З). Зооспоры сливаются, образуя вторичный плазмодий, который проникает в клетку хозяина (И). К–Л – рост и развитие вторичного плазмодия, М – слияние ядер, Н–О – мейотические деления с последующим формированием цист в цистосорусе (П).

Тип Mycetozoa Zopf, 1884
Миксомицеты (слизевики)

Это широко распространенная группа свободноживущих наземных организмов, обитающих преимущественно в почве, на остатках растительного, реже животного и грибного происхождения. Они обладают голозойным типом питания, поглощая разнообразные микроорганизмы, простейших, клетки водорослей и грибов. Большинство миксомицетов имеет довольно сложный жизненный цикл, включающий половой процесс. Вегетативная стадия представлена мелкими одноядерными или многоядерными плазмодиальными образованиями, формирующими филоподии. Многие слизевики образуют жгутиковые стадии с двумя апикальными, обычно неравной длины жгутиками без мастигоном. Митохондрии с трубчатыми кристами. У многих имеются плодовые тела со спорами (спорокарпы). В типе насчитывается более 600 видов. По немногим молекулярным данным (гены рРНК, актина), группа полифилетическая: миксогастриды близки к полимастигам, а *Dictyostelium* дивергировал много раньше, однако по генам фактора элонгации 1 α *Dictyostelium* и *Physarum* образуют один кластер.

Класс Cercomonadea (Vickerman) Mylnikov, 1986
Церкомонады (Рис. 2.46)

Вегетативные особи представлены гетероконтными жгутиконосцами, которые медленно ползают по поверхности субстрата. Часто образуют псевдоподии, при помощи которых захватывают пищевые частицы. Способны формировать плазмодии. У многих видов имеются экструсомы. Встречаются как пресноводные, так и морские формы. По морфологии и по особенностям жизненного цикла близки к протостелиевым, однако, по данным молекулярной филогении (гены рРНК), образуют кластер с некоторыми филозными амебами и хлорарахниевыми.

Представители: *Cercomonas*, *Heteromita* (= *Bodomorpha*).

Класс Eumycetozoea Zopf, 1884
Миксомицеты

Трофонты представлены амебами и многоядерными плазмодиями. Бесполое размножение осуществляется зооспорами с

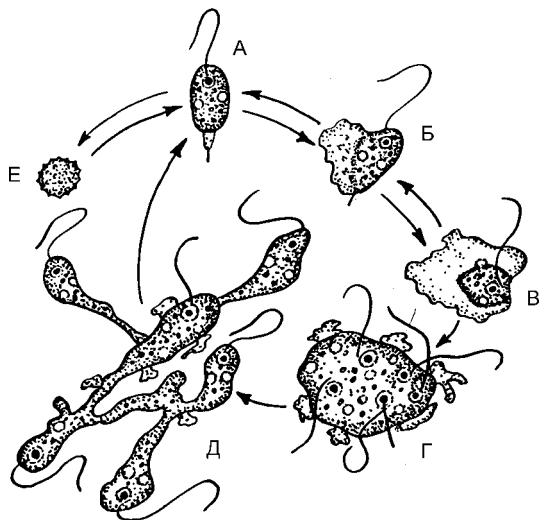


Рис. 2.46. Схема жизненного цикла церкомонад. (По: Мельников, 1986.)

А–В – жгутиковые клетки с псевдоподиями разной формы, Г – многоядерный плазмодий с сохранившимися жгутиками, Д – фрагментация плазмодия на одиночные жгутиковые клетки, Е – циста.

двумя гладкими жгутиками. Спорокарпы обычно имеются. По способу формирования спорокарпов класс делится на 3 подкласса. Почвенные сапрофиты часто со сложным жизненным циклом.

Подкласс *Protostelia* Olive & Stoianovitch, 1966

Протостелиды (Рис. 2.47)

Спорокарпы формируются в результате дифференцировки одноядерных амeboидных клеток или мелких плазмодиев.

Представители: *Ceratiomyxa*, *Cavostelium*, *Planoprotostelium*.

Подкласс *Muxogastria* Fries, 1829

Миксогастриды (Рис. 2.48)

Спорокарпы формируются на основе многоядерного плазмодия.

Представители: *Physarum*, *Lycogala*, *Stemonitis*.

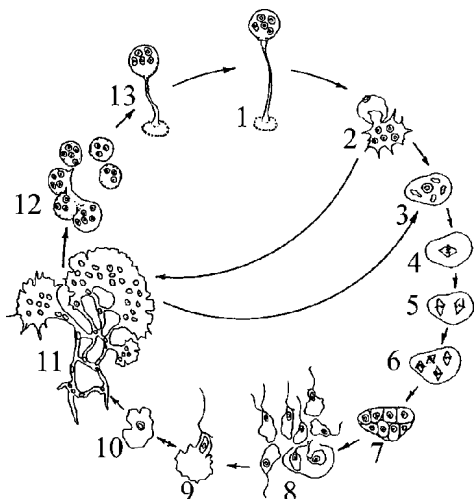


Рис. 2.47. Схема сложного жизненного цикла протостелиды *Ceratiomyxella tahitiensis*. (По: Spiegel, 1990.)

1 – спорокарп, 2 – выходящая из спорокарпа многоядерная амеба, 3 – амеба или участок пламодия с дегенерирующими ядрами, который превращается в зооцисту, 4–6 – три последовательных ядерных деления в зооцисте, 7–8 – формирование и выход из зооцисты 8 или менее жгутиковых клеток, 9–10 – превращение жгутиконосцев в амеб, 11 – плазмодий, 12 – фрагментация плазмодия на преспоровые клетки, 13 – растущий спороген.

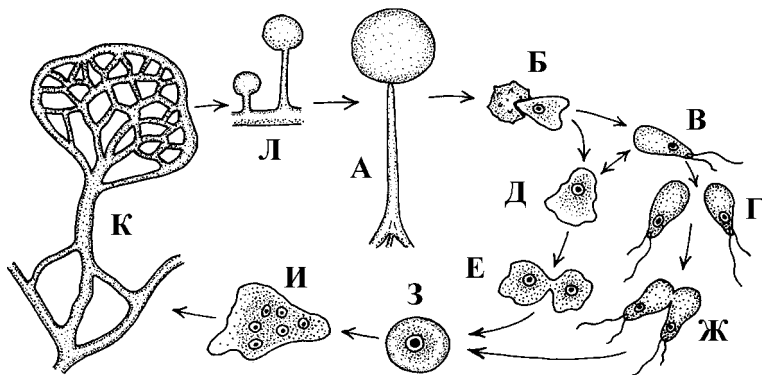


Рис. 2.48. Схема жизненного цикла миксогастромицетов. (По: Sleight, 1989.)

А – плодовое тело на стебельке, Б – выход из споры зооспор (В, Г) или миксагем (Д), Е, Ж – стадия слияния миксагем или зооспор с образованием зиготы (З), И – стадия молодого плазмодия, К – стадия сетчатого плазмодия (К), на основе которого формируются плодовые тела (Л).

Подкласс Dictyostelia Lister, 1909

Диктиостелиды (Рис. 2.49)

Спорокарпы формируются на основе многоклеточного псевдоплазмодия.

Представители: *Dictyostelium*, *Acytostelium*, *Polysphondilium*.

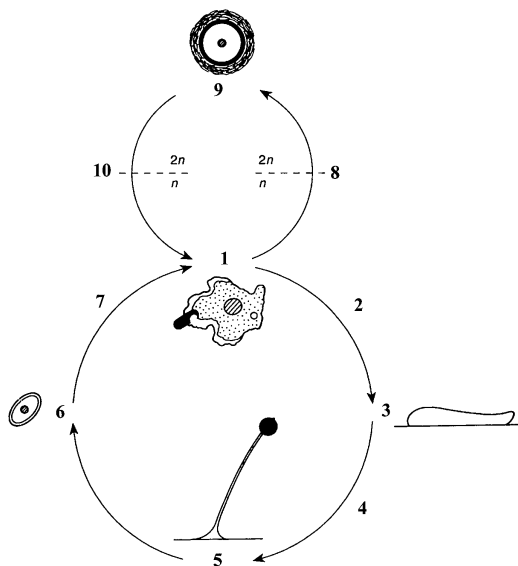


Рис. 2.49. Жизненный цикл *Dictyostelium discoideum*. (По: Carlile, Watkinson, 1994.)

1 – питающаяся амеба, 2 – стадия голодания с последующей агрегацией амёб, 3 – стадия псевдоплазмодия, 4 – миграция и дифференцировка псевдоплазмодия, 5 – формирование плодового тела, 6 – зрелая спора, 7 – выход амёб и их размножение, 8 – дифференцировка гамет и последующее слияние их клеток и ядер, 9 – стадия макроцисты, 10 – мейоз. n – гаплоидное ядро, $2n$ – диплоидное ядро.

Тип Haplosporidia Caullery & Mesnil, 1889

Гапლოსпоридии (Рис. 2.50)

Тканевые и целомические одноклеточные паразиты беспозвоночных животных. Обычно формируют одноклеточные и одноядерные споры, не имеющие полярной капсулы и полярного филамента. Трофическая стадия в тканях хозяина представляет собой одно- или многоядерную клетку. Отличительная черта их цитоплазмы – наличие гапლოსпоров, которые участвуют в формировании оболочки в процессе превращения многоядерной клетки в споронт. Дальнейшие ядерные деления и увеличение размеров тела сменяется множественным делением и образованием одноядерных споробластов. Пары споробластов

сливаются друг с другом, образуя двухъядерные клетки, за чем следует кариогамия. Клетки на этой стадии имеют форму песочных часов. Затем часть клетки с ядром (спороплазма) полностью окружается (заглатывается) безъядерной частью клетки (эписпоровая цитоплазма). Внутри эписпоровой цитоплазмы образуется чашевидная оболочка, отверстие которой закрыто крышечкой из плотного материала. Наружная поверхность оболочки имеет орнаментацию в виде оплетающих ее нитей.

Полностью жизненный цикл не изучен. Характерно наличие внутриядерного микротрубочкового веретена в интерфазных ядрах. Кристы в митохондриях трубчатые.

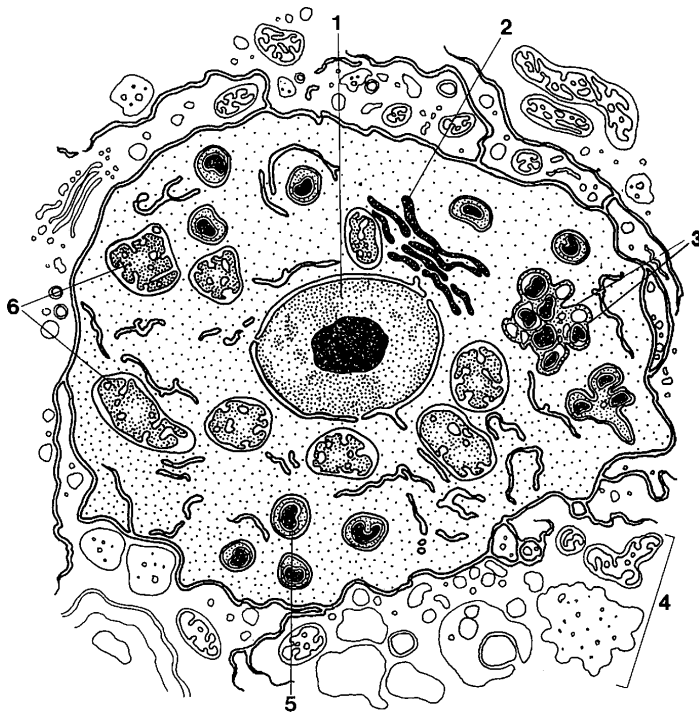


Рис. 2.50. Схема строения клетки гапლოსпоридии. (По: Margulis et al., 1993.)

1 – ядро, 2 – аппарат Гольджи, 3 – зона формирования гапლოსпоросом, 4 – органеллы клетки хозяина, 5 – гапლოსпоросомы, 6 – митохондрии с пузырьковидными кристами.

Ранее гаплоспоридий считали классом в типе *Ascetospora*. Первые данные молекулярной филогении по генам 18S рРНК указывали на их близость к альвеолатам и даже непосредственно инфузориям, но последние комбинированные данные по сиквенсам генов актина и рРНК малой субъединицы показывают, что эта группа формирует независимый кластер.

Всего известно 3 рода: *Haplosporidium* (23 вида), *Minchinia* (4 вида), *Urosporidium* (6 видов).

Тип Foraminifera D'Orbigni, 1826

Фораминиферы (Рис. 2.51)

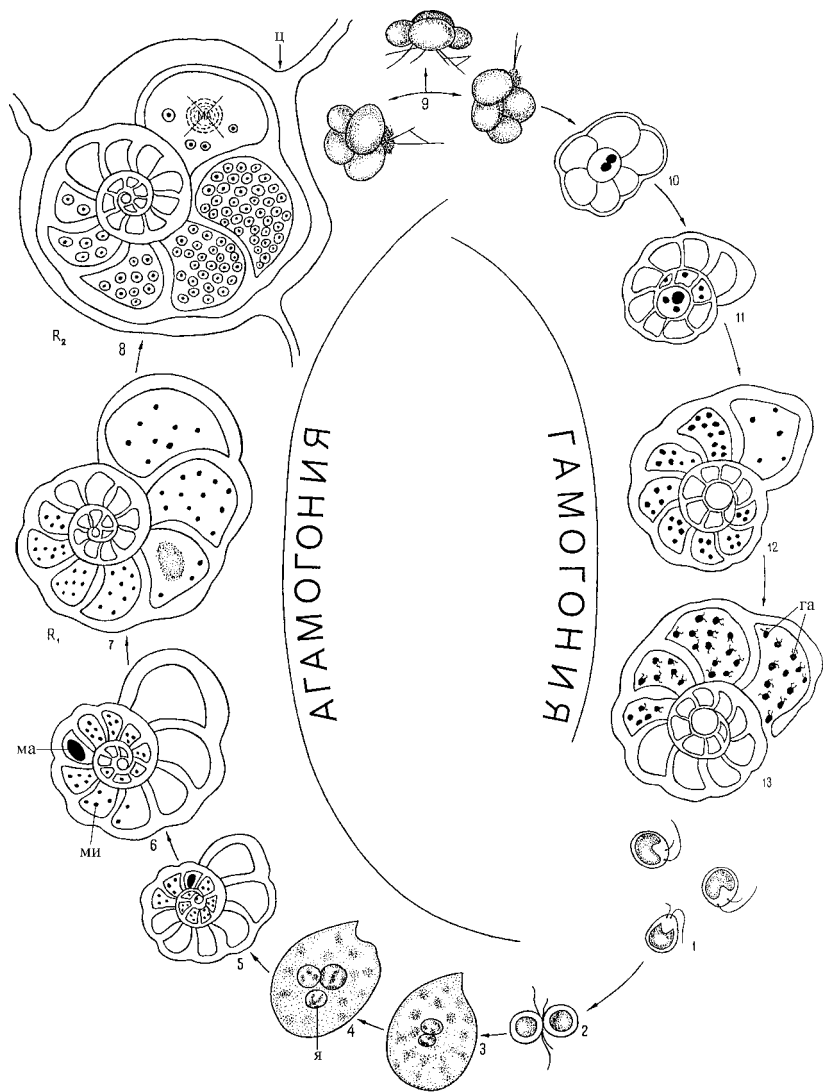
Трофонт окружен однокамерной или многокамерной раковинкой, построенной на органической основе. Камеры раковинки сообщаются между собой через специальные отверстия – форамены. Раковины имеют одно, два или несколько отверстий – устьев, служащих местом выхода нитевидных псевдоподий – гранулоретикулоподий, образующих вокруг раковины ловчую сеть (ретикулум). Жизненные циклы с чередованием полового и бесполого поколений, с промежуточной редукцией. Гаметы с 1–3 жгутиками или вторично амебоидные. Обычно многоядерные, часто с гетероморфными ядрами. Преимущественно морские. Есть свободноживущие и паразитические виды. В типе насчитывается около 40 000 видов. Подавляющее большинство (около 80%) представлено ископаемыми формами, которые найдены в отложениях Кембрий – Голоцен. Филогенетические связи неясны. Последние данные молекулярной филогении указывают на их близость к альвеолатам.

Представители: *Lingulina*, *Globigerina*, *Rhabdammina*.

Тип Heliozoa Haeckel, 1866

Солнечники (Рис. 2.52)

Гетеротрофные обычно радиально симметричные протисты с длинными радиальными аксоподиями, которые выходят из одного центра организации (аксопласта или центропласта). Микротрубочки в аксоподиях расположены в строгом порядке. В клетке нет центральной капсулы, внутренний скелет часто отсутствует или образован органическими или кремниевы-



← Рис. 2.51. Схема жизненного цикла фораминиферы *Cibicides lobatulus*. (По: Михалевич, 1999.)

1 – гаметы; 2 – сливающиеся гаметы образуют зиготу; 3,4 – однокамерные 2- и 3-ядерные агамонты; 5-8 – растущий многокамерный агамонт с макронуклеусом (ма) и микронуклеусами (ми), мигрирующими от центральной камеры к периферии; 9 – вышедшие из цисты агаметы; 10-13 – растущие гамонты. R1 и R2 – редукционные деления, га – гаметы внутри раковинки гамонта, ц – циста вокруг агамонта с дегенерировавшим макронуклеусом, я – ядра.

ми иглами. На поверхности клетки многих видов имеются чешуйки различного размера и формы. Фибриллярные скелетные образования не встречаются. Экструсомы представлены мукоцистами и кинетоцистами. Кресты в митохондриях, за редкими исключениями, пластинчатые. Имеются трофонты со жгутиками. Преимущественно пресноводные. После выведения из этой группы актинофриидных солнечников она стала более однородной, но полифилия не исключается.

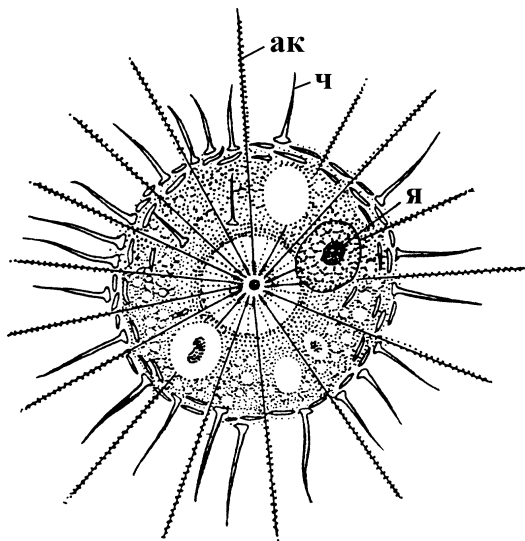


Рис. 2.52. Внешний вид центрохелидного солнечника. (По: Кусакин, Дроздов, 1998.)

ак – аксоподии, ч – чешуйки на поверхности клетки, я – ядро.

Класс Axoplasthelidea Febvre-Chevalier, Febvre, 1983.

Аксопластидные солнечники

Центр организации микротрубочек аксоподий представлен аксопластом.

Представители: *Actinocorine*, *Gymnosphaera*, *Hedraiophrys*.

Класс Centroplasthelidea Febvre-Chevalier, Febvre, 1983.

Центропластидные солнечники

Центр организации микротрубочек аксоподий представлен центропластом.

Представители: *Heterophrys*, *Acanthocystis*, *Raphidiophrys*.

Радиолярии

Класс Acantharia Müller, 1855

Акантарии (Рис. 2.53)

Радиально-симметричные протисты с аксоподиями и внутренним минеральным скелетом из игл, образованных солями стронция. В клетке хорошо развит эктоплазматический кортекс и сократимые фибриллы - мионемы. Аксонемы сходятся к центральному аксопласту; в центре клетки соединяются и скелетные иглы. Типичные формы имеют 10 диаметральных или 20 радиальных игл со стабильным положением. Имеются цисты и

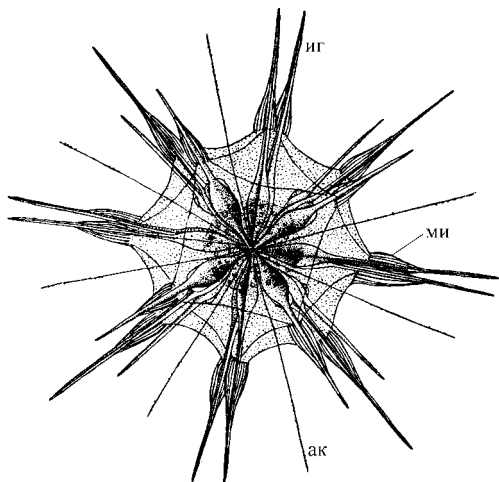


Рис. 2.53.
Внешний вид
акантарии
*Xiphacantha
alata*. (По:
Шевяков,
1926.)
ак – аксоподии,
иг – иглы, ми –
мионемы.

многоядерные формы. В ископаемом состоянии не сохраняются. По очень немногим данным молекулярной филогении, группа весьма обособлена.

Представители: *Holacantha*, *Amphilonche*, *Acanthometra*.

Класс Polycystina Ehrenberg, 1838

Полицистины (Рис. 2.54)

Протисты с радиальными аксоподиями и ажурным наружным кремниевым скелетом, который хорошо сохраняется в ископаемом состоянии. Центральная капсула образована гликопротеиновыми пластинками и снабжена специализированными зонами – фузулами, через которые микротрубочки аксоподий выходят наружу. Центры организации микротрубочек аксоподий (аксопласты) могут располагаться снаружи центральной капсулы (у фузул) или внутри нее. Цитоплазма снаружи от центральной капсулы сильно вакуолизирована и часто заселена симбиотическими водорослями. Митохондрии с трубчатыми кристами. Расселительные двухжгутиковые стадии содержат кристаллы сульфата стронция. По очень немногим данным молекулярной филогении, являются сестринской группой энтамеб.

Представители: *Thalassicolla*, *Arachnosphaera*, *Plagiocarpa*.

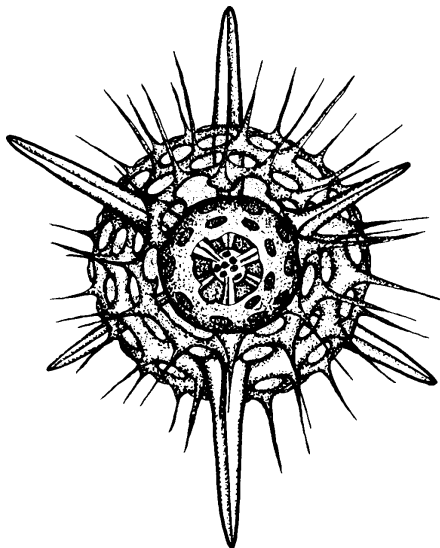


Рис. 2.54. Внешний вид скелета полицистины *Hexacontium asteracanthion*. (По: Sleight, 1989).

Класс Phaeodaria Haeckel, 1879

Феодарии (Рис. 2.55)

Группа морских радиально-симметричных протистов с аксоподиями, имеющих полый скелет из кремнезема. Центральная капсула в виде билатерально-симметричного мешочка. В стенке центральной капсулы есть 3 специализированные зоны: апикальное астропиле (цитофаринкс) и два параспиле, в которых находятся аксопласты аксоподий. Характерно наличие желто-коричневой аморфной массы – феодия, расположенного рядом с астропиле. Ископаемых форм почти нет.

Представители: *Phaeodina*, *Aulacantha*, *Castanarium*.

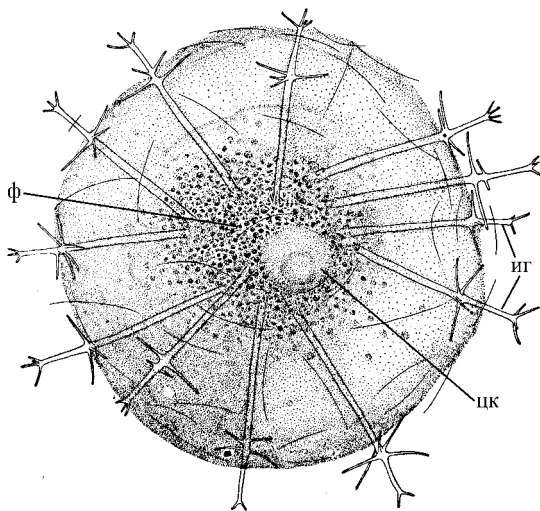


Рис. 2.55.
Внешний вид
феодарии
Aulospathis
variabilis triodon.
(По: Решетняк,
1966.) иг –
скелетные иглы,
ф – феодий, цк –
центральная
капсула.

Ризоподы

Класс Lobozea Carpenter, 1861

Лобозные амёбы (Рис. 2.56)

Амебоидные протисты с лобозными псевдоподиями. Если формируют филозные псевдоподии, то они образуются из более широкой гиалиновой лобоподии. Особи обычно одноклеточные, редко двух- или многоклеточные, иногда встречается истин-

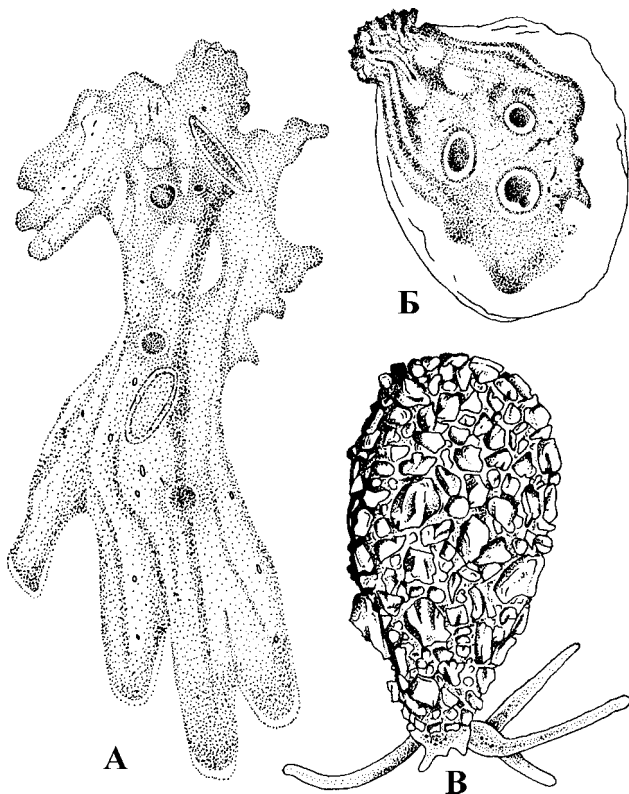


Рис. 2.56. Внешний вид некоторых лобозных амёб. (По: Margulis et al., 1993.)
 А – полиподиальная голая амёба, Б – моноподиальная амёба, В – раковинная амёба.

ный плазмодий. Плодовых тел не образуют. Митохондриальные кристы грубчатые. Тело клетки без раковинки (отряд *Gymnamoebia* Haeckel, 1862) или имеет раковинку (отряд *Testacealobosia* Saedeleer, 1934). Свободноживущие, редко паразитические. Населяют морские и пресные водоемы, почву. Очень немногие молекулярные данные указывают на полифилетичность группы.

Представители: *Amoeba*, *Mayorella*, *Arcella*.

Класс Filosea Leidy, 1879

Филозные амёбы (Рис. 2.57)

Амебоидные организмы, обладающие филозными псевдоподиями (филоподиями) – длинными, тонкими, дихотомически ветвящимися и лишь изредка анастомозирующими выростами гиалоплазмы, обычно не содержащими микротрубочек. Филоподии используются как для передвижения, так и для питания. Одноядерные и многоядерные виды. Жгутиковые формы и споры в жизненном цикле отсутствуют. У двух видов описан мейоз, у всех остальных половой процесс неизвестен. Митохондрии с кристами различной формы. Преимущественно пресноводные. Как и лобозные амёбы, филозеи представлены формами с раковинкой (отряд Testaceafilosia Saedeleer, 1934) и без раковинки (отряд Aconchulinida Saedeleer, 1934). По молекулярным данным, род *Euglypha* является сестринской группой церкомонад. По-видимому, полифилетическая группа протистов.

Представители: *Vampirellidium*, *Pompholyxophrys*, *Gromia*.

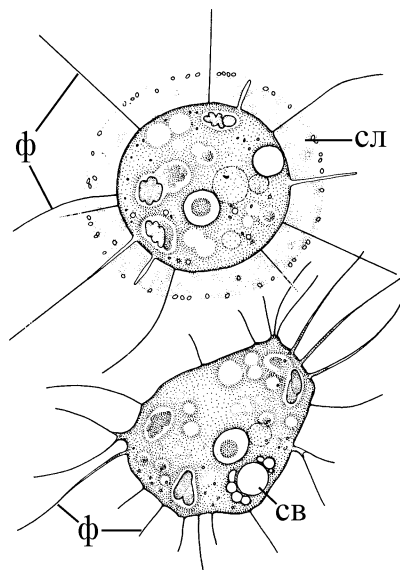


Рис. 2.57. Внешний вид филозных амёб *Nuclearia*. (По: Patterson, Hedley, 1992.)

ф – филоподии, сл – слизевой чехол, св – сократительная вакуоль.

Класс Heterolobosea Page & Blanton, 1985

Гетеролобозные амёбы (Рис. 2.58)

Трофическая стадия обычно амёбидная, часто трансформирующаяся в жгутиковую. Редко присутствует только жгутиковая стадия. Амёбы голые, как правило, цилиндрические, моноподиальные с эруптивными псевдоподиями. Обычно одноядерные, иногда многоядерные. Кресты в митохондриях различной формы. Многие гетеролобозные амёбы могут формировать в жизненном цикле плодовые тела (отряд Acrasida Schrooter, 1886), другие плодовых тел не образуют (отряд Schizopyrenida Singh, 1952). Предположительно класс полифилетичен. По данным молекулярной филогении, некоторые гетеролобозеи близки к Excavata и к Euglenozoa.

Представители: *Acrasis*, *Vahlkampfia*, *Naegleria*.

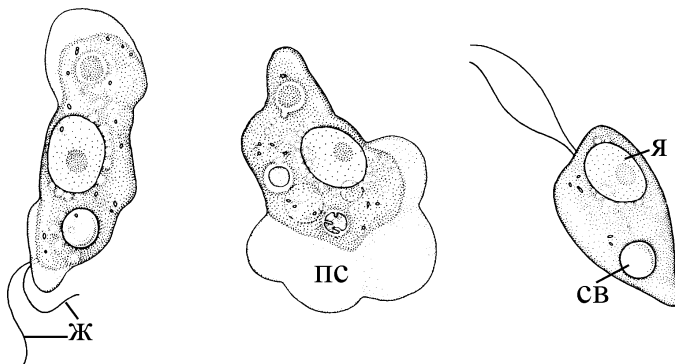


Рис. 2.58. Жгутиковые и амёбидная формы гетеролобозных амёб. (По: Patterson, Hedley, 1992.)

ж – жгутики, пс – псевдоподия, св – сократительная вакуоль, я – ядро.

Класс Pelobiontea Page, 1976

Пелобионтиды (Рис. 2.59)

Одножгутиковые (реже многожгутиковые) лобоподиальные амёбы с цилиндрическим телом. Одноядерные и многоядерные, иногда населены симбионтами. Митохондрии отсутствуют. Цитоплазма обеднена внутренними мембранами и органеллами.

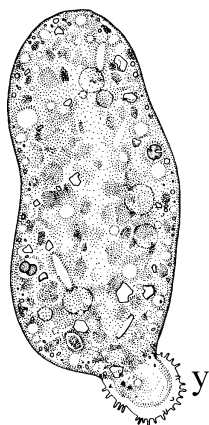


Рис. 2.59. Внешний вид *Pelomyxa palustris*. (По: Patterson, Hedley, 1992.) у-урок.

Жгутики с одной кинетосомой не функционируют как двигательные органеллы и часто имеют нетипичный набор микротрубочек в аксонеме. От кинетосомы отходит к ядру или в цитоплазму конус из микротрубочек. Питаются голозойно. Обитают в пресных водах, в микроаэробных или анаэробных условиях.

По последним молекулярным данным, пелобионтиды образуют один кластер с *Entamoeba*, поэтому в составе класса 2 отряда: *Pelobiontida* Page, 1976, и *Entamoebida* Chatton, 1925. Вся эта группа близка к некоторым лобоподияльным амебам.

Представители: *Mastigamoeba*, *Mastigella*, *Entamoeba*.

Класс Xenophyophorea Schulze, 1904 Ксенофиофоры (Рис. 2.60)

Простейшие, тело которых представляет собой многоядерный плазмодий, заключенный в систему ветвящихся трубочек органического происхождения. Цитоплазма содержит большое количество кристаллов барита. Фекальные остатки, собранные

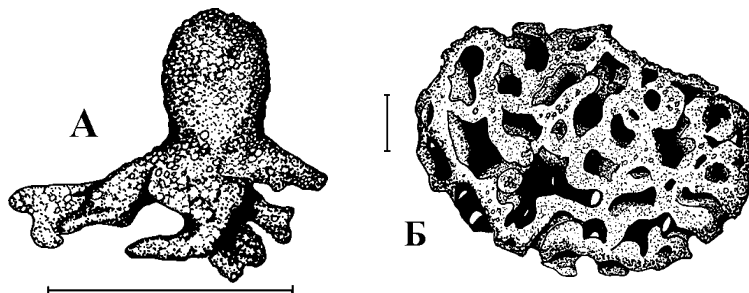


Рис. 2.60. Внешний вид ксенофиофор семейства Psamminidae. А – *Galathea minima erecta*, Б – *Reticulamina novaezealandica*. Шкала: 10 мм. (А – по: Gooday, 2000, Б – по: Tendal, 1972.)

в тяжи (стеркомары), аккумулируются за пределами содержащих цитоплазму трубочек и наряду с различными инородными включениями (ксенофиями) образуют раковину. Ксенофиофоры – одни из самых крупных простейших, достигающих размеров 25 см. Обитают в морях и являются важным компонентом глубоководного бентоса. Всего описано 13 родов, представленных 42 видами.

Представители: *Homogammina*, *Psamma*, *Syringammina*.

Класс Aphelidea Gromov, 2000

Афелидеи (Рис. 2.61)

Эндобиотические фаготрофные паразиты водорослей. Внутриклеточные вегетативные стадии паразитов амeboидны, питаются фаготрофно содержимым клетки хозяина, имеют одну

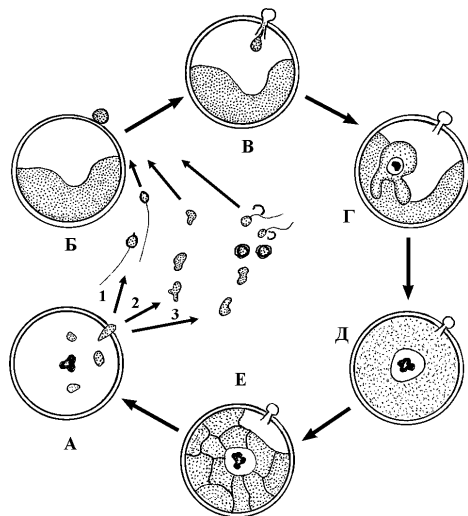


Рис. 2.61. Жизненные циклы представителей класса Aphelidea. (По: Громов, 2000.)

А – выход паразита из клетки водоросли, Б – инцистирование зооспоры на поверхности водоросли, В – проникновение амeboидного зародыша внутрь водоросли через апофизу, Г – стадия активной фаготрофии, Д – формирование многоядерного плазмодия с центральной пищеварительной вакуолью, в которой находится экскреторное тело, Е – стадия деления плазмодия на одноядерные клетки. 1 – путь развития *Aphelidium*, 2 – *Amoebophilidium*, 3 – *Pseudoaphelidium*.

центральную пищеварительную вакуоль. Размножаются путем многократного деления и формирования одноядерных амeboидных клеток или одножгутиковых зооспор, которые выходят из клетки хозяина наружу. Перед проникновением в новую клетку инцистируются на ее поверхности. Амeboидное тело паразита проникает в клетку хозяина через ножку цисты (апофизу). Крiсты в митохондриях трубчатые.

По строению зооспор и особенностям жизненного цикла близки к хитридиевым грибам. Положение в системе не определено, молекулярно-биологические данные отсутствуют.

К классу относятся три рода: *Aphelidium*, *Amoebaphelidium*, *Pseudoaphelidium*.

Протисты неопределенного систематического положения

Отряд Paramyxida Chatton, 1911

Парамиксиды (Рис. 2.62)

Паразитические гетеротрофные протисты пищеварительной системы морских беспозвоночных, где они питаются осмотрофно. Исходная амeboидная клетка делится путем внутреннего почкования. В конечном итоге формируется многоклеточная спора. Митоз открытого типа, центриоли состоят из синглетов микротрубочек. Митохондрии с трубчатыми кристами.

Первоначально этих протистов помещали в состав типа *Stellatosporia* вместе с *Haplosporidia*. По необычному способу формирования спор путем внутреннего почкования, отсутствию гаплоспоросом, наличию центриолей эту группу выделили в самостоятельный тип. У них также отсутствуют апикальный комплекс, полярный филамент, структуры прикрепления, характерные для споровиков, микроспоридий и миксоспоридий. В то же время, в процессе созревания споры идет дифференцировка клеток, что сближает их с многоклеточными животными и миксоспоридиями. Молекулярно-биологические данные отсутствуют. Связи с другими группами эукариот совершенно неясны.

В состав отряда входят 3 рода: *Paramyxa*, *Martielia*, *Paramartielia*, которые различаются по количеству спор и спо-

ровых клеток, дифференцированных в споронты, и таксономическому положению хозяина (полихеты, моллюски или ракообразные).

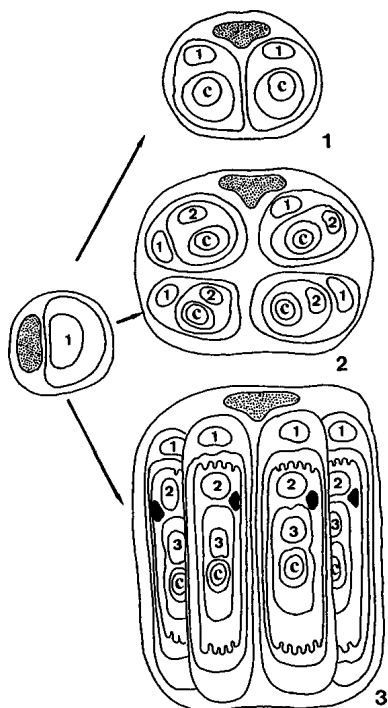


Рис. 2.62. Сравнительная схема циклов развития парамиксид *Paramartelia* (1), *Martelia* (2) и *Paramyxa* (3). (По: Desportes, 1984.)

Из двухклеточного споронты, содержащего третью внутреннюю клетку (1), в результате ее деления развиваются 2 двухклеточные споры у *Paramartelia* (1), 4 трехклеточные споры у *Martelia* (2) и 4 четырехклеточные споры у *Paramyxa* (3). Темное пятно у во вторичных спорных клетках *Paramyxa* – предположительно полярная глобула. Ядро споронты (затушевано) остается без изменений. 1, 2, 3, с – ядра первичных, вторичных, третичных спорных клеток и спороплазмы соответственно.

Отряд Hemimastigophorida Foissner, Blatterer & Foissner, 1988

Гемимастигины (Рис. 2.63).

Эти бесцветные жгутиконосцы внешне похожи на инфузорий. По бокам уплощенного тела проходят две бороздки, из которых выходят жгутики. В отличие от покрытых плазмалеммой бороздок, вентральная и дорсальная поверхности клетки образованы плазмалеммой и подстилающим ее плотным слоем эпиплазмы, под которой проходят микротрубочки. Митохондрии с мешковидными или трубчатыми кристами. Имеются сложно ус-

троенные экструсомы. От каждой кинетосомы к заднему концу клетки отходят 2 микротрубочковых корешка. Эти почвенные протисты являются микрофагами, цитостом обычно расположен на переднем конце клетки, но не постоянен, поэтому глоточный аппарат отсутствует. Ядро одно, пузырьковидного типа. Ядрышко сохраняется во время митоза. На основании сходства особенностей митоза и структуры покровов иногда сближаются с эвгленовыми водорослями.

Представители: *Hemimastix*, *Spiro nema*.

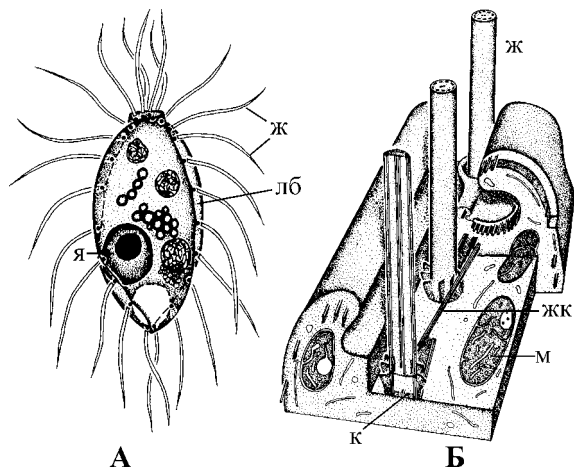


Рис. 2.63. Общий вид (А) и схема строения кортекса (Б) у *Hemimastix amphikineta*. (По: Foissner et al., 1988.)
ж – жгутики, жк – жгутиковые корешки, к – кинетосомы, лб – латеральная бороздка, м – митохондрия, я – ядро.

Отряд *Taxorodida* Fol, 1882

Таксоподиды (Рис. 2.64)

Морские билатерально-симметричные простейшие с крупными иглами из кремния и без центральной капсулы. Аксонемы массивных аксоподий отходят от сильно армированной ядерной оболочки. В основании аксонемы прикрепляются к поверхности ядра сократимыми фибриллами, позволяющими совершать колебательные движения.

В состав отряда входит один род *Sticholonche*.

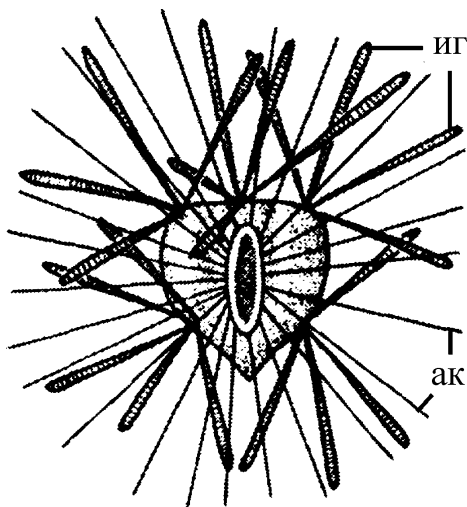


Рис. 2.64.
Внешний вид
таксоподиды
Sticholonche. (По:
Sleigh, 1989.)
ак – аксоподии,
иг – кремниевые
иглы.

Отряд Apusomonadida Karpov & Mylnikov, 1989 Апузомонады (Рис. 2.65)

Свободноживущие гетеротрофные двухжгутиковые ползающие по субстрату протисты. На нижней поверхности клетки имеется вентральная бороздка, ограниченная краевыми складками. Покровы образованы двумя плотно прилегающими друг к другу мембранами. Жгутики гладкие, бичевидные. От кинетосом отходят 2–3 микротрубочковых корешка. Наиболее широкий из них похож на ризостиль криптомонад и направлен к ядру. Вместе с диктиосомой и осмиофильным телом он образует характерный комплекс органелл в передней части клетки. Периферические каналы ЭПР отделяют эндоплазму от эктоплазмы. Кресты в митохондриях пузырьковидные. Цист не образуют. Для некоторых видов характерны плазмодии. Пресноводные и морские.

К этому классу относятся 2 рода: *Apusomonas* и *Amastigomonas*. Несмотря на достаточно сложное строение этих организмов, трудно найти у них общие черты с другими протистами. Молекулярные данные показывают, что они образуют независимый кластер вместе с родом *Phalansterium*.

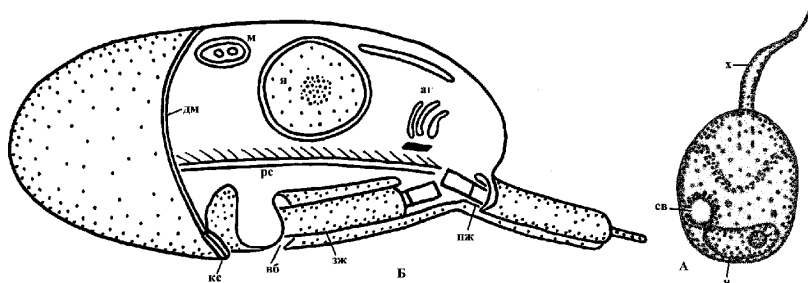


Рис. 2.65. Схема строения апузомонад. (Ориг.)

А – внешний вид клетки *Apusomonas* с дорсальной стороны. Б – обобщенная схема ультраструктурного строения апузомонад, аппарат Гольджи, вб – вентральная бороздка, дм – покровы, образованные двойной мембраной, зж – задний жгутик, кс – краевая складка, м – митохондрия, пж – передний жгутик, проходящий внутри хоботка (х), рс – ризостиль, св – сократительная вакуоль, я – ядро.

Отряд *Thaumatomonadida* Shirkina, 1987

Тауматомонады (Рис. 2.66)

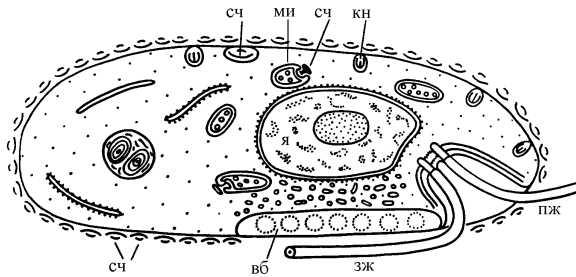
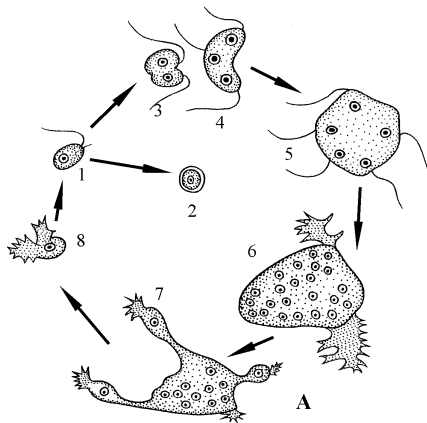
Гетероконтные бесцветные жгутиконосцы с вентральной бороздкой на нижней поверхности клетки. Обычно покрыты кремниевыми чешуйками, которые синтезируются на поверхности митохондрий, имеющих пузырьковидные кристы. Вентральная бороздка служит местом образования филоподий, при помощи которых особи питаются. Способны формировать плазмодии путем слияния клеток. По данным молекулярной филогении, группируются с церкомонадами и некоторыми филозными амебами.

Представители: *Gyromitus*, *Thaumatomastix*, *Protaspis*.

Отряд *Chlorarachnida* Hibberd & Norris, 1984

Хлорарахниофиты (Рис. 2.67).

Морские плазмодияльные организмы тропических вод с сильно развитой сетью ретикулоподий. Содержат зеленые или золотисто-бурые хлоропласты с хлорофиллами *a+b*, имеющие оболочку из 4 мембран, и нуклеоморф. Образуют покоящиеся



Б

Рис. 2.66. Основные стадии жизненного цикла (А) и схема строения клетки (Б) *Thaumatomonas lauterborni*. 1 – жгутиковая подвижная стадия, 2 – циста, 3 – слияние двух клеток, 4, 5 – небольшие плазмодии, 6 – крупный многоядерный плазмодий с псевдоподиями, 7 – фрагментирующийся плазмодий, 8 – трофическая безжгутиковая стадия. вб – вентральная бороздка, зж – задний жгутик, кн – кинетоцисты, ми – митохондрия, пж – передний жгутик, сч – соматические чешуйки, я – ядро. (А – по: Ширкина, 1987, Б – ориг.)

стадии в виде коккоидных клеток. Размножаются при помощи одножгутиковых зооспор. По данным молекулярной филогении, группируются с некоторыми филозными амебами и церкомадами.

Представители: *Cryptochlora*, *Gymnochlora*, *Lotharella*.

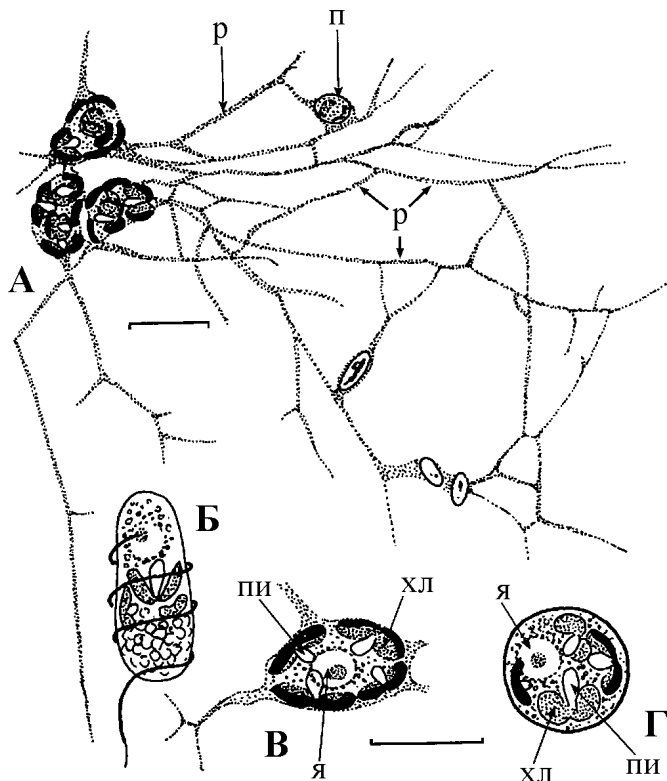


Рис. 2.67. Внешний вид клеток *Chlorarachnion*. (По: Van den Hoek et al., 1995.)

А – часть плазмодия с тремя вегетативными клетками и ветвящимися ретикулоподиями (р), Б – одножгутиковая зооспора, В – амёбидная клетка, Г – коккоидная клетка с оболочкой, п – захваченный пищевой объект, пи – пиреноид, р – ретикулоподии, хл – хлоропласт, я – ядро.

Отряд Spongomonadida (Hibberd) Karpov, 1990

Спонгомонады (Рис. 2.68)

Эти организмы обычно образуют прикрепленные колонии, клетки которых имеют 1 или чаще 2 жгутика, погружены в основу из слизи и железосодержащих гранул эндогенного происхождения. В митохондриях трубчатые или пузырьковидные

крыты. Основание жгутиков защищено цитоплазматическим выростом переднего конца клетки. Особенности питания и размножения не изучены. По данным молекулярной филогении, положение этих организмов в системе неопределенно: *Phalansterium* иногда группируется с апузомонадами, а *Spongomonas* – с хлорарахниевыми водорослями.

Представители: *Spongomonas*, *Rhipidodendron*, *Phalansterium*.

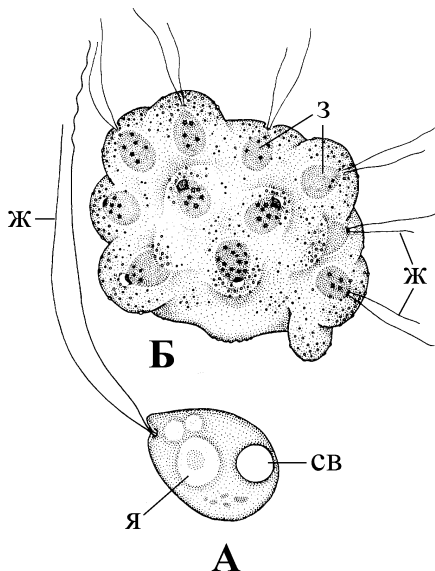


Рис. 2.68. Внешний вид спонгомонады *Spongomonas*. (По: Patterson, Hedley, 1992.) А – одиночная клетка, Б – колония. ж – жгутики, з – зооиды колонии, св – сократительная вакуоль, я – ядро.

«Excavata» (Simpson)

Экскаваты (Рис. 2.69)

Небольшая группа свободноживущих протистов с 2–4 жгутиками, один из которых (как у ретортамонад) направлен назад, имеет характерные боковые выросты (кили) и проходит в вентральной бороздке, заканчивающейся цитофаринксом. Вентральная бороздка, как и у ретортамонад, укреплена развитыми корешками. Чаще всего встречаются в анаэробных условиях, многие не имеют митохондрий.

В настоящее время группа находится в стадии интенсивного изучения. По признакам ультратонкого строения экскаваты

сходны с ретортамонадами и могут быть отнесены к этому отряду. По данным молекулярной филогении, одни виды близки к ретортамонадам, другие – к гетеролобозным амебам.

Группа включает 6 родов: *Jacoba*, *Malawimonas*, *Reclinimonas*, *Histiona*, *Trimastix* и *Carpediomonas*.

Кроме рассмотренных таксонов, существует очень много протистов как с изученным, так и неизвестным ультратонким строением, положение которых в системе эукариот не опреде-

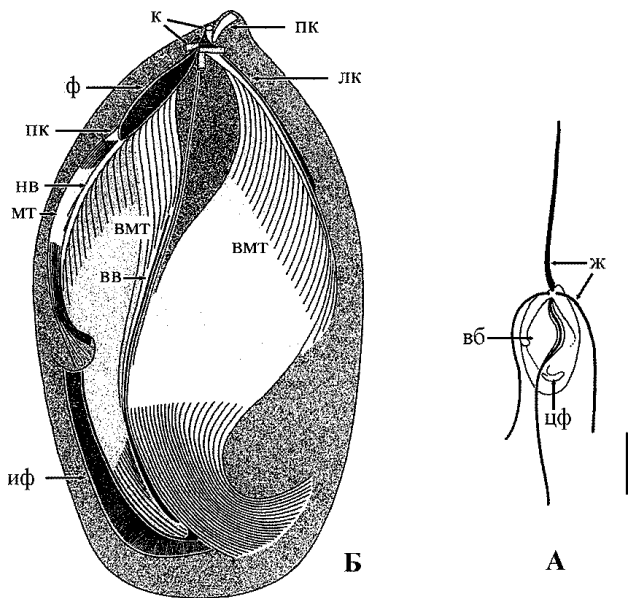


Рис. 2.69. Общий вид (А) и схема строения вентрального скелета клетки (Б) *Trimastix marina*. (По: Simpson et al., 2000.) ж – жгутики, вб – вентральная бороздка, в которой проходит задний жгутик, к – кинетосомы, пк – передний микротрубочковый корешок, лк – левый корешок с отходящими вторичными микротрубочками (вмт), пр – правый корешок с отходящими вторичными микротрубочками (вмт) и укрепляющей его фибриллой (ф), иф – исчерченная (комплексная) фибрилла, вв – внутренняя ветвь правого корешка, нв – наружная ветвь правого корешка с сопровождающими ее микротрубочками (мт), цф – цитофаринкс. Правая стенка вентральной бороздки на рис. Б отогнута наружу. Масштабная линейка на рис. А – 10 мкм.

лено. Общий список их (по: Patterson, 1999) приведен ниже с небольшими изменениями. Их изучение позволит решить многие таксономические проблемы и усовершенствовать систему протистов.

I. Свободноживущие гетеротрофные жгутиконосцы:

- | | |
|----------------------------|--------------------------|
| 1. <i>Acinetactis</i> | 30. <i>Metromonas</i> |
| 2. <i>Allantion</i> | 31. <i>Microcometes</i> |
| 3. <i>Allas</i> | 32. <i>Paramastix</i> |
| 4. <i>Alphamonas</i> | 33. <i>Paramonas</i> |
| 5. <i>Amphimonas</i> | 34. <i>Peltomonas</i> |
| 6. <i>Artodiscus</i> | 35. <i>Phanerobia</i> |
| 7. <i>Aulomonas</i> | 36. <i>Phloxamoeba</i> |
| 8. <i>Bodopsis</i> | 37. <i>Phyllomonas</i> |
| 9. <i>Bordnamonas</i> | 38. <i>Platytheca</i> |
| 10. <i>Campanoeca</i> | 39. <i>Pleurostomum</i> |
| 11. <i>Cladomonas</i> | 40. <i>Rhizomonas</i> |
| 12. <i>Clautriavia</i> | 41. <i>Proleptomonas</i> |
| 13. <i>Codonoeca</i> | 42. <i>Quadricilia</i> |
| 14. <i>Cyclomonas</i> | 43. <i>Rigidomastix</i> |
| 15. <i>Dallingeria</i> | 44. <i>Salpingorhiza</i> |
| 16. <i>Dimastigamoeba</i> | 45. <i>Schewiakoffia</i> |
| 17. <i>Dingensia</i> | 46. <i>Stenocodon</i> |
| 18. <i>Dinoasteromonas</i> | 47. <i>Stephanomonas</i> |
| 19. <i>Dinomonas</i> | 48. <i>Toshiba</i> |
| 20. <i>Diplocalium</i> | 49. <i>Trichonema</i> |
| 21. <i>Diplomita</i> | |
| 22. <i>Diploselmis</i> | |
| 23. <i>Errera</i> | |
| 24. <i>Fromentella</i> | |
| 25. <i>Heliobodo</i> | |
| 26. <i>Kamera</i> | |
| 27. <i>Kiitoksia</i> | |
| 28. <i>Macappella</i> | |
| 29. <i>Metopion</i> | |

II. Паразитические протисты:

1. *Amylophagus*
2. *Aphelidiopsis*
3. *Barbetia*
4. *Bertarellia*
5. *Bertramia*
6. *Cibdelia*
7. *Cingula*

8. *Cristalloidophora*
9. *Cytamoeba*
10. *Dinemula*
11. *Diplophysalis*
12. *Ducelleria*
13. *Echinococcidium*
14. *Ectobiella*
15. *Elleipsisoma*
16. *Embryocola*
17. *Endamoeba*
18. *Endemosarca*
19. *Endobiella*
20. *Endomonas*
21. *Endospora*
22. *Eperythrocytozoon*
23. *Globidiellum*
24. *Gymnococcus*
25. *Haematotractidium*
26. *Hyalochlorella*
27. *Ichthyophonus*
28. *Immnoplasma*
29. *Lymphocytozoon*
30. *Lymphosporidium*
31. *Mononema*
32. *Myrmicisporidium*
33. *Naupliicola*
34. *Neurosporidium*
35. *Ovicola*
36. *Palisporomonas*
37. *Paradinemula*
38. *Paraplasma*
39. *Parastasiella*
40. *Physcosporidium*
41. *Piridium*
42. *Polysporella*
43. *Protenterospora*
44. *Protomonas*

45. *Protomyxa*
46. *Pseudosporopsis*
47. *Rhabdospora*
48. *Rhinosporidium*
49. *Rhyncodinium*
50. *Sergentella*
51. *Serpentoplasma*
52. *Spermatobium*
53. *Sphaerasuctans*
54. *Spiriopsis*
55. *Spiroregarina*
56. *Toxocystis*
57. *Trophosphaera*
58. *X-клетки*

III. Водоросли:

1. *Adinomonas*
2. *Archaeosphaerodiniopsis*
3. *Aurospora*
4. *Berghiella*
5. *Bjornbergiella*
6. *Boekelovia*
7. *Camptoptycha*
8. *Chalarodora*
9. *Chlamydomyxa*
10. *Copromonas*
11. *Cyanomastix*
12. *Dinoasteromonas*
13. *Dinoceras*
14. *Glaucocystopsis*
15. *Goniodinium*
16. *Heteromastix*
17. *Hillea*
18. *Histiophysis*
19. *Isoselmis*
20. *Melanodinium*
21. *Meringosphaera*

-
22. *Monodus*
 23. *Nephrodinium*
 24. *Pachydinium*
 25. *Peliainia*
 26. *Petasaria*
 27. *Phialonema*
 28. *Pleuromastix*
 29. *Pseudoactiniscus*
 30. *Strobilomonas*
 31. *Syncrypta*
 32. *Tetragonidium*
 33. *Thaulirens*
 34. *Thaumatodinium*
 35. *Thylakomonas*
 36. *Triangulomonas*

IV. Амебoidные протисты:

1. *Actinocoma*
2. *Actinolphus*
3. *Aletium*
4. *Actinastrum*
5. *Actinelius*
6. *Amphitrema*
7. *Apogromia*
8. *Asterocaelum*
9. *Astrolophus*
10. *Balamuthia*
11. *Belaria*
12. *Belonocystis*
13. *Branchipocola*
14. *Chamydophrys*
15. *Cichkovia*
16. *Cinetidomyxa*
17. *Clathrella*
18. *Dictyomyxa*
19. *Dinamoeba*
20. *Dobellina*

21. *Elaeorhanis*
22. *Endalimax*
23. *Enteromyxa*
24. *Flamella*
25. *Gymnophrydium*
26. *Hartmannina*
27. *Heterogromia*
28. *Hyalodaktylethra*
29. *Iodamoeba*
30. *Janickina*
31. *Kibisidytes*
32. *Lagenidiopsids*
33. *Leptophrys*
34. *Leukarachnion*
35. *Liegeosia*
36. *Lithocolla*
37. *Malpighiella*
38. *Martineziella*
39. *Megamoebomyxa*
40. *Myxodictyum*
41. *Microgromia*
42. *Penardia*
43. *Pleurophrys*
44. *Podactinelius*
45. *Podostoma*
46. *Pontomyxa*
47. *Protogenes*
48. *Raphidiophryopsis*
49. *Reticulamoeba*
50. *Rhizoplasma*
51. *Servetia*
52. *Theratromyxa*
53. *Topsentella*
54. *Trizona*
55. *Urbanella*
56. *Wagnerella*

V. Протисты

неизвестной природы:

1. *Asthmatos*

2. *Endostelium*

3. *Euchitonia*

4. *Euglenocapsa*

5. *Heliomonas*

6. *Hermisenella*

7. *Ligniera*

8. *Magosphaera*

9. *Pansporella*

10. *Perkinsiella*

11. *Phagomyxa*

12. *Spongastericus*

13. *Spongocyclia*

14. *Spongospora*

ГЛАВА 3

Основные методы изучения строения клетки

Невооруженный глаз человека различает объекты в сотни микрон (рис. 3.1). Размеры большинства клеток протистов не превышают десятков микрон, и вместе с тем довольно сложно устроены. Поэтому для их изучения применяются различные приспособления, порой весьма сложные. В этой главе будет

кратко описана микроскопическая техника для их изучения и изложены основные методы.

Световая микроскопия

Световые микроскопы используются для наблюдений за клетками начиная с середины XVII века, т.е. уже около 350 лет. Они позволяют наблюдать объекты размером меньше бактерий, однако имеют предел разрешения, который определяется длиной световой волны. Степень разрешения микроскопа равна примерно половине длины волны используемого излучения. Длина волны видимого света око-



Рис. 3.1. Сравнение возможностей человеческого глаза и микроскопической техники с разной степенью разрешения.

Размеры клеток и их компонентов соотнесены с логарифмической шкалой.

$1 \text{ мм} = 10^{-3} \text{ м}$, $1 \text{ мкм} = 10^{-6} \text{ м}$, $1 \text{ нм} = 10^{-9} \text{ м}$, $1 \text{ \AA} (\text{ангстрем}) = 10^{-10} \text{ м}$.

ло 0,4 мкм, следовательно, степень разрешения любого светового микроскопа не может превышать 0,2 мкм. Другими словами, сколько бы мы ни увеличивали изображение объекта, мы не сможем различить 2 точки отдельными друг от друга, если расстояние между ними меньше 0,2 мкм (они будут восприниматься как одна точка). Для сравнения, толщина жгутика, или реснички эукариотной клетки, составляет 0,2 мкм, поэтому они плохо видны в световой микроскоп. Другая сложность заключается в том, что клетки имеют небольшую толщину и обычно прозрачны для проходящего света. Получить более четкое изображение можно путем усиления контраста объекта. Это достигается двумя способами: специальное окрашивание изучаемых структур или применение дополнительных устройств (фазово-контрастное, дифференциально-контрастное, электронные контрастирующие устройства).

Использование красителей

Основные красители были изобретены в конце позапрошлого века и с тех пор по настоящее время с успехом применяются в некоторых областях биологии и медицины. Это малахитовый зеленый, судановый черный, кумасси голубой, железный гематоксилин и некоторые другие. Их специфичность обычно невысока. Они позволяют выделять в клетке различным цветом углеводы, или нуклеиновые кислоты, или белки. Например, железный гематоксилин окрашивает ДНК, РНК и белковые структуры в черный цвет, реакция Фельгена выявляет только ДНК, окрашивая ее в ярко-красный цвет.

Для высокоспецифичных реакций, например для окраски макромолекул актина, в настоящее время используются специально выработанные против актина антитела, к которым присоединяются флюоресцентные метки, видимые в проходящем свете строго определенной длины волны. В процессе окрашивания меченые антитела избирательно соединяются с молекулами актина, и мы можем наблюдать распределение актиновых молекул во флюоресцентном микроскопе. Принцип работы **флюоресцентного микроскопа** показан на рисунке 3.2.

Флюоресцентные молекулы поглощают свет одной длины волны, а генерируют свет большей длины волны. Поэтому, если

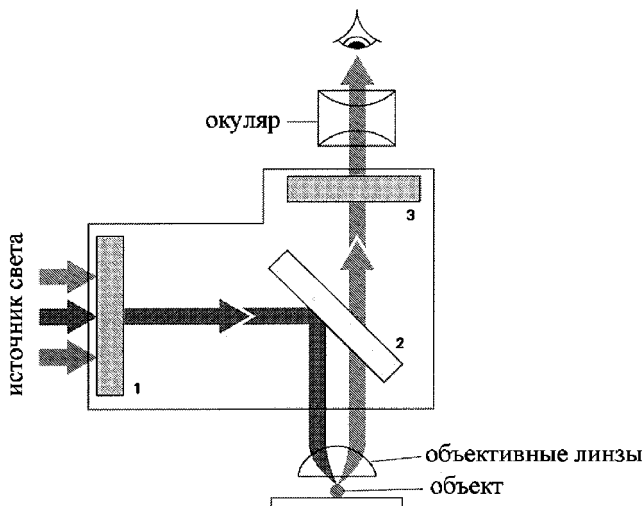


Рис. 3.2. Упрощенная схема строения современного флюоресцентного микроскопа.

Первый фильтр (1) пропускает свет одной длины волны (напр. 450–490 нм), который, отражаясь от дихронного зеркала (2), фокусируется при помощи объективной линзы на объекте. Здесь он возбуждает молекулы флюоресцентного красителя (напр. флюоресцина), который генерирует излучение большей длины волны (зеленый цвет, 520–560 нм). Свет от объекта проходит сквозь расщепляющее лучи зеркало (2), которое отражает свет с длиной волны меньше 510 нм и пропускает свет большей длины волны. Далее свет проходит через еще один фильтр (3), пропускающий излучение лишь с длиной волны 520–560 нм, т.е. зеленый свет, который мы и воспринимаем через окуляр.

поставить на пути отраженного от объекта света специальные фильтры, пропускающие свет только определенной длины волны, мы сможем увидеть свечение метки на темном поле. Обычно используются 2 вида флюоресцентных меток: флюоресцин, дающий ярко-зеленый свет при возбуждении (поглощении) голубым светом, и родамин, дающий интенсивный красный свет при возбуждении желто-зеленым светом.

В современных исследованиях часто используются так называемые двойные и тройные окраски, т.е. одна и та же клетка окрашивается двумя или тремя флюоресцентными метками раз-

ного цвета. Это дает возможность одновременно определить локализацию 2–3 белков в клетке. В последнее время появилась возможность определять при помощи меток концентрацию и локализацию ферментов внутри живой клетки.

Усиление контраста при помощи дополнительных устройств

Использование контрастирующих устройств позволяет наблюдать живые клетки. Фазово-контрастное и дифференциально-контрастное устройства основаны на использовании одного феномена – смещение волны света по фазе при прохождении его сквозь плотный объект (скажем, ядро) по отношению к волне света, проходящей сквозь менее плотный объект (цитоплазма) (рис. 3.3).

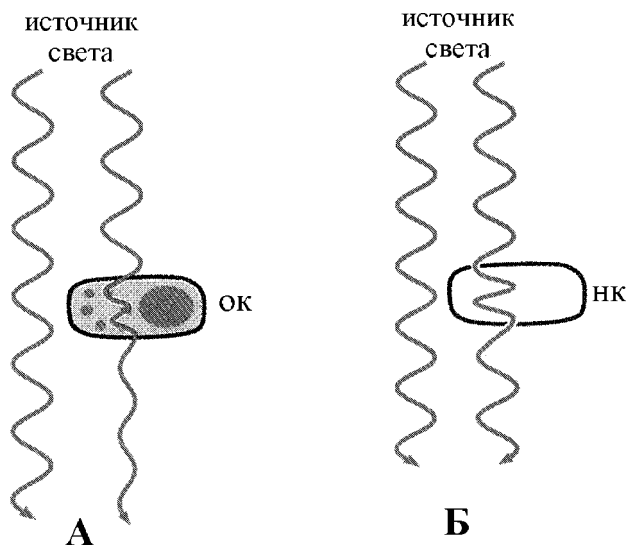


Рис. 3.3. Два способа получения контраста в световой микроскопии.

А – окрашенная клетка (ок) уменьшает амплитуду длины волны проходящего света, поэтому можно видеть изменение цвета. Б – у света, проходящего сквозь неокрашенную клетку (нк), почти не меняется амплитуда, но происходит смещение по фазе, поэтому после прохождения объекта волны находятся в противофазе, что вызывает изменение интенсивности света. Это различие можно усилить при помощи фазово-контрастного и интерференционно-контрастного устройств.

В **фазово-контрастном микроскопе** структуры клетки выглядят более темными, контрастными, чем в обычном микроскопе, а при больших увеличениях вокруг них образуется светлый ореол, затрудняющий рассмотрение деталей строения клетки.

Интерференционный контраст (оптика Номарского) создает впечатление объемного изображения клетки. Изображение при использовании оптики Номарского получается без ореола и выглядит более детальным.

С развитием электронных систем эта техника была применена и к интерференционно-контрастным микроскопам. В начале 80-х была создана видеомикроскопия, которая позволила различать на живых клетках отдельные микротрубочки, диаметр которых составляет 0,025 мкм, что почти в 20 раз меньше длины световой волны. Для того, чтобы это стало возможно, нужно было уменьшить интенсивность освещения, т.к. человеческий глаз не может улавливать слабые различия в освещенности структур на ярком общем фоне, и, соответственно, усилить слабый сигнал, поступающий от объекта. Для усиления сигнала была применена чувствительная видеокамера, сигнал от которой превращался в цифровое изображение и выводился на экран монитора. Полученное изображение можно было обрабатывать средствами электроники, которые позволяли менять увеличение, яркость и контраст в широких пределах. Этот метод оказался особенно перспективным для усиления сигнала от слабых флюоресцентных меток, применяемых на живых объектах.

Для изучения собственно одноклеточных протистов описанных методов световой микроскопии вполне достаточно, т.к. клетки имеют небольшие размеры и световой пучок их легко просвечивает. Однако для исследования некоторых аспектов жизнедеятельности паразитических протистов бывает важно проследить положение клетки в тканях хозяина, не используя при этом обычные методы фиксации, заливки, резки с последующим изучением срезов материала. Для исследования крупных объектов, их трехмерной реконструкции используется **конфокальный микроскоп**. Упрощенная схема, иллюстрирующая принцип его работы, показана на рисунке 3.4.

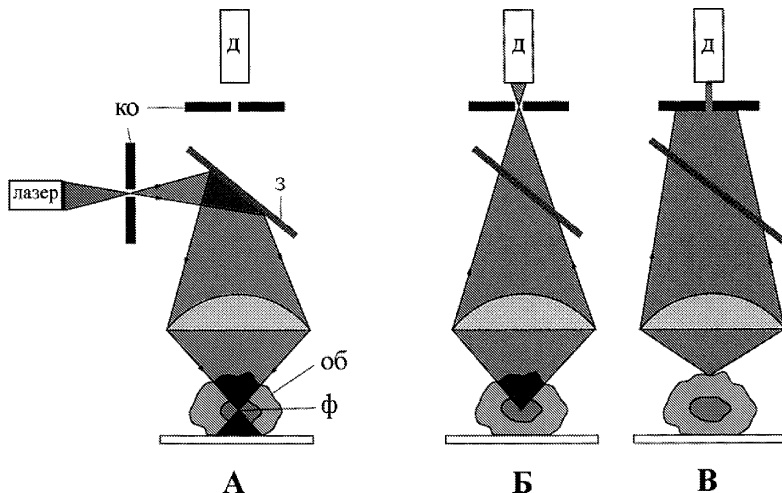


Рис. 3.4. Упрощенная схема строения современного конфокального микроскопа.

Лазерное излучение проходит сквозь «игольное ушко» и, отражаясь от дихронного зеркала, фокусируется в одной точке на объекте (А); он возбуждает молекулы флуоресцентного красителя, который генерирует излучение большей длины волны. Свет от объекта проходит сквозь дихронное зеркало и фокусируется в конфокальном «игольном ушке», попадая сквозь него на детектор (Д) (Б). Весь посторонний свет, отражающийся от других частей объекта, практически не проходит сквозь «игольное ушко» и, таким образом, не маскирует необходимое нам излучение (В).

Принципиально он устроен так же, как флуоресцентный микроскоп (рис. 3.2). Однако имеется 2 главных отличия. Источником света вместо ртутной лампы служит лазер, свет от которого проходит сквозь очень маленькое отверстие, чье изображение фокусируется на одной определенной точке объекта, проходя через обычную систему двуххронных зеркал. Флуоресцентное свечение от объекта фокусируется в другом (конфокальном) отверстии, откуда идет на воспринимающий детектор. Весь свет, который отражается от частей объекта, находящихся вне фокуса, отсекается и не маскирует нужное нам изображение. Таким образом, точечное изображение источни-

ка света фокусируется на объекте, и только от объекта отраженный свет попадает сквозь конфокальное отверстие на детектор. Сканируя объект лучом лазера, мы получаем очень точные двухмерные изображения, которые можно анализировать и создавать при помощи компьютера трехмерное изображение интересующих нас структур.

Электронная микроскопия

В электронном микроскопе используется принципиально иной источник света. Вместо видимого света – поток электронов, длина волны которого составляет всего 0,004 нм. Следовательно, теоретически мы можем получить разрешение около 0,002 нм, или 0,02Å (рис. 70). Для сравнения, размер атома водорода в 10 раз больше. Однако на практике паспортное разрешение микроскопа в 1,2-1,4 Å уже считается идеальным. Особенности приготовления биологических объектов для электронной микроскопии и различные погрешности при просмотре таковы, что на практике разрешение в просвечивающем электронном микроскопе составляет около 2 нм. Тем не менее, это в 100 раз выше разрешения светового микроскопа, и позволяет рассматривать микрофиламенты диаметром 2–4 нм.

Устройство просвечивающего (ПЭМ) и сканирующего (СЭМ) электронных микроскопов в сравнении со световым показано на рисунке 3.5.

Источником эмиссии электронов является нить накала катода. Рядом с ней располагается анод. Под действием ускоряющего напряжения (80–100 Кв для ПЭМ, и 30–40 Кв для СЭМ) пучок электронов направляется по узкому туннелю колонны микроскопа, проходит сквозь объект и попадает на флуоресцирующий экран, на котором и формируется изображение. Для улучшения качества изображения в колонне создается вакуум, пучок электронов формируют магнитные линзы (по аналогии со стеклянными линзами в световом микроскопе). Чтобы на экране получилось четкое изображение, объект должен быть, с одной стороны, прозрачным для электронов, т.е. достаточно тонким (50–100 нм), а с другой стороны, структуры его должны быть достаточно плотными и могли отклонять электроны так, чтобы на экране под ними получались соответствующие им тем-

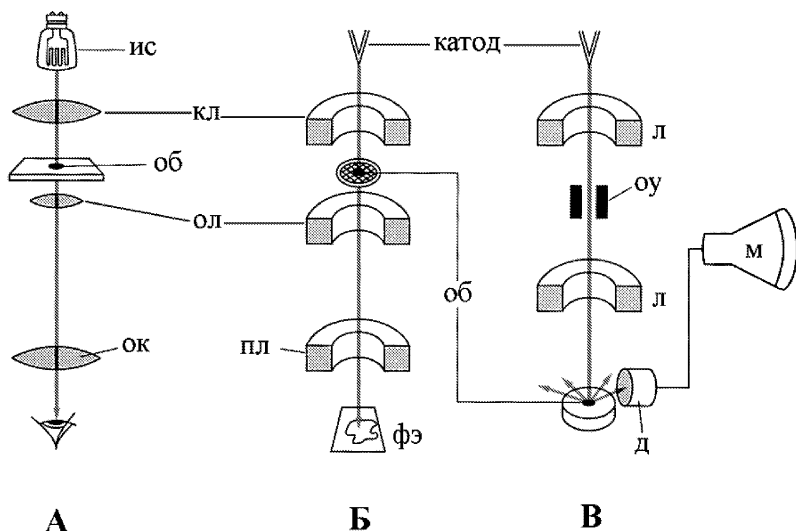


Рис. 3.5. Сравнение светового (А) и электронных просвечивающего (Б) и сканирующего (В) микроскопов. Показано принципиальное сходство основных рабочих узлов. Отличие электронных микроскопов: объект помещен в вакуум, источник излучения – поток электронов, вместо стеклянных используются магнитные линзы.

д – детектор, ис – источник света, кл – конденсорные линзы, л – линза, м – монитор, об – объект, ок – окуляр, ол – объективная линза, оу – отклоняющее устройство, пл – проекторная линза, фэ – флуоресцентный экран.

ные пятна и полосы. Это чередование на экране электронно-плотных (темных) и электронно-прозрачных (светлых) полос и представляет собой изображение объекта. Для окраски (контрастирования) биологических объектов обычно используют соли тяжелых металлов (свинца и урана), которые, оседая на клеточных структурах, делают их непрозрачными для электронов.

Процесс приготовления объектов для ПЭМ довольно сложен и имеет много нюансов. Однако эта процедура уже давно стала рутинной и для овладения ею требуется лишь практика.

Наилучшими фиксаторами для ЭМ являются глutarовый альдегид и четырехокись осмия (рис. 3.6), которые образуют кова-

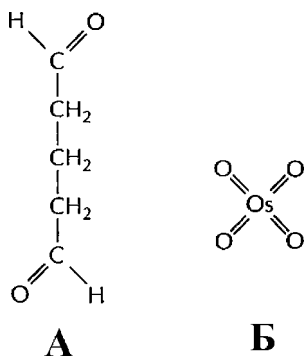


Рис. 3.6. Структурные формулы молекул глутарового альдегида (А) и четырехокси осмия (Б).

лентные связи с макромолекулами объекта по месту двойных связей.

Оба фиксатора дополняют друг друга. Глутаральдегид связывает преимущественно белки, а четырехокись осмия – жиры. Углеводы практически не взаимодействуют с этими фиксаторами.

После фиксации клетки обезвоживаются в спиртах и заливаются в полимерные материалы, которыми обычно служат эпоксидные смолы. В результате полимеризации при определенных условиях смолы затвердевают, при этом не меняя своего объема, т.е. не искажая форму клетки. На специальном приборе (ультрамикротоме) получают ультратонкие срезы, которые помещаются на маленькие немагнитизирующиеся сетки (обычно из меди, вольфрама или платины) и контрастируются уранилацетатом и цитратом свинца. После этого сеточки с объектом помещаются в микроскоп и просматриваются при нужном увеличении.

В СЭМ используется тот же основной принцип формирования пучка, но изображение формируется иначе (рис. 3.5). Здесь исследуется поверхность объекта, которая должна быть достаточно плотной, чтобы от нее отражались электроны. Для этого объект покрывается (напыляется) тонким слоем тяжелого металла (золото, платина, сплав платины с палладием) и монтируется на специальный столик, который позволяет поворачивать и наклонять объект. Отраженные от поверхности объекта вторичные электроны улавливаются детектором, который усиливает сигнал и подает его на монитор, где формируется изоб-

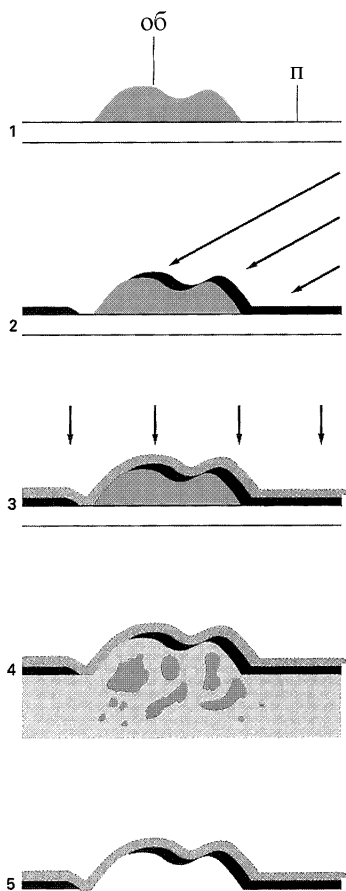


Рис. 3.7. Приготовление металлической реплики с поверхности объекта. 1 – объект (об), расположенный на подложке (п), 2 – объект напыляется слоем тяжелого металла под углом, 3 – напыление углем поверх металла для укрепления реплики. 4 – удаление объекта в сильном растворителе, 5 – отмывка реплики и помещение ее на сеточку для просмотра в ТЭМ.

ражение. Таким образом, в результате сканирования поверхности объекта электронным пучком, на экране монитора формируется его трехмерное изображение с достаточно высокой степенью разрешения, хотя и меньшей, чем в ПЭМ, но при большей глубине фокуса.

Оттениение металлом

Исследование тонких поверхностных структур клетки и даже отдельных молекул можно проводить и в ПЭМ, получая при этом более высокое разрешение (рис. 3.7).

Для этого объект напыляют металлом под определенным углом, чтобы получились тени от его выпуклых частей, а затем удаляют из-под пленки сам объект, просто растворяя его в том или ином растворителе. Полученную копию поверхности (реплику) помещают на сеточку и просматривают в ПЭМ как обычный срез. Таким образом исследуют очень тонкие структуры вирусов и макромолекул.

Негативное окрашивание

Это еще один простой и распространенный способ изучения структуры макромолекул или тончайших выростов поверхности клетки. Для этого исследуемый объект помещают на поверхность пленки-подложки (лучше всего

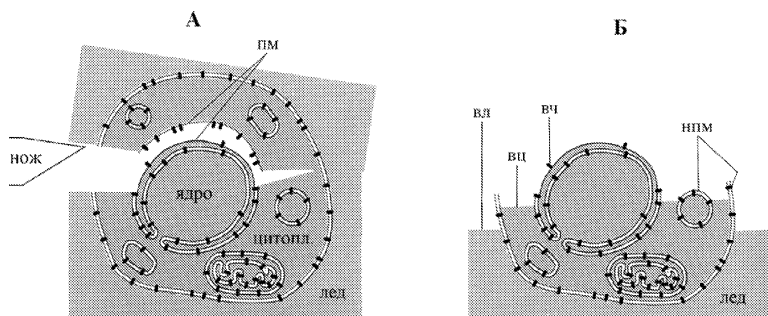


Рис. 3.8. Метод замораживания-скальвания (А) и замораживания-травления (Б).

В обоих случаях объект быстро замораживается и раскалывается. Затем (А) получают реплику непосредственно со скола (см. рис. 3.7), или (Б) помещают в вакуум, где часть цитоплазмы сублимируется и обнажаются внутренние структуры клетки, а затем изготавливается реплика.

вл – выпаренный лед, вц – выпаренная цитоплазма, вм – внутримембранные частицы, нпм – наружная плазматическая мембрана и поверхность органелл, пм – плазматическая мембрана.

угольной) и покрывают на 1 минуту раствором соли какого-либо тяжелого металла (фосфорно-вольфрамовой кислоты или уранилацетата). После высушивания сеточку с объектом помещают в ПЭМ и просматривают. Прозрачные для электронного пучка макромолекулы и другие органические структуры выглядят светлыми на темном фоне, образованном солями тяжелого металла, который не прозрачен для электронов. Таким способом, в частности, определяют строение мастигоном на поверхности жгутиков, структуру вирусов, строение клеточной стенки бактерий.

Метод замораживания-скальвания

Метод получения реплик используется также для изучения внутреннего строения мембран (рис. 3.8).

Для этого клетки быстро замораживаются до температуры жидкого азота (-196°C). Обычно это происходит в присутствии антифриза, который предотвращает образование в клетке кристаллов льда, разрушающего клеточные структуры, или процесс замораживания идет при температуре жидкого пропана (-80°C), а потом объект помещается в жидкий азот. Затем заморожен-

ная клетка раскалывается лезвием бритвы, и поверхность скола напыляется платиной. Далее процедура та же, что и при получении реплики с целого объекта: органический материал удаляется, а реплика просматривается в ПЭМ. Сколы обычно проходят таким образом, что расщепляют мембраны, и мы можем наблюдать их внутреннее строение. Чаще всего таким образом изучают распределение внутримембранных белков.

Метод замораживания-травления (фризэтчинг)

Этот метод позволяет изучать как внешние, так и внутренние структуры клетки (рис. 3.8). После быстрого замораживания клетки, с нее получают скол, но перед напылением ее помещают в вакуум, где при низкой температуре происходит возгонка льда. В результате обнажаются более глубокие структуры клетки. После этого объект напыляют, затем растворяют, как и в предыдущем методе, и полученную реплику просматривают в ПЭМ. Этот метод дает прекрасные результаты при изучении скелетных структур, т.к. позволяет наблюдать трехмерную картину содержимого клетки.

Криоэлектронная микроскопия

Этот метод требует достаточно сложного оборудования. Объект сначала замораживают, затем получают с него срез на криоультрамикротоме толщиной не более 100 нм. Полученный срез помещают на сеточку, которую тут же вставляют в электронный микроскоп. При этом температура объекта должна сохраняться на уровне -160°C , для чего используется специальный держатель. В вакууме микроскопа происходит возгонка льда и можно наблюдать нативные структуры клетки ничем не окрашенные, но и вполне контрастные. Так были получены фотографии вирусов и белковых филаментов мышц насекомых.

Методы криофиксации (без использования химических веществ) важны и в теоретическом плане. При сложном способе химической фиксации и последующей процедуре приготовления объекта для ПЭМ всегда остается сомнение в истинности получаемой картины. Криометоды позволили получить очень близкие результаты в отношении строения клетки и убедили исследователей в том, что современные химические способы фиксации не вызывают артефактов.

ГЛАВА 4

Строение клетки протистов

Протисты являются эукариотами, поэтому им свойственны те же основные системы (поверхностный аппарат, цитоплазма и ядро), какие мы встречаем в клетках многоклеточных животных и растений. В цитоплазме протистов обнаруживаются митохондрии и хлоропласты, аппарат Гольджи и пероксисомы. В то же время, их клетки имеют множество морфологических особенностей, которые встречаются только у протистов. Наиболее разнообразны различные цитоскелетные образования, к которым можно отнести как внутренние цитоплазматические структуры, так и как наружные образования (покровы), и, кроме того, минерализованные скелетные элементы. По-видимому, именно развитие цитоскелета, как основной интегрирующей системы клетки, отличает протистов от клеток других эукариот, поэтому, помимо обычного набора органелл, особое внимание будет уделено строению цитоскелета, а также структурам, характерным только для протистов.

4.1. Покровы

Как у всякой эукариотной клетки, основу покровов протистов составляет плазмалемма, образованная поверхностной мембраной и прилегающим к ней снаружи слоем гликокаликса. Поверхностная мембрана образована билипидным слоем, и на электронограммах выглядит как трехслойная структура. Она обычно содержит внутримембранные частицы, или интегральные белки. Эти частицы часто образуют правильные агрегаты, которые выявляются на сколах при расщеплении мембраны. Назначение этих агрегаций не установлено. В состав гликокаликса входят периферические белки, выступающие наружу хвостовые участки мембранных гликолипидов и гликопротеинов, а также рабочие части интегральных белков. Морфологи-

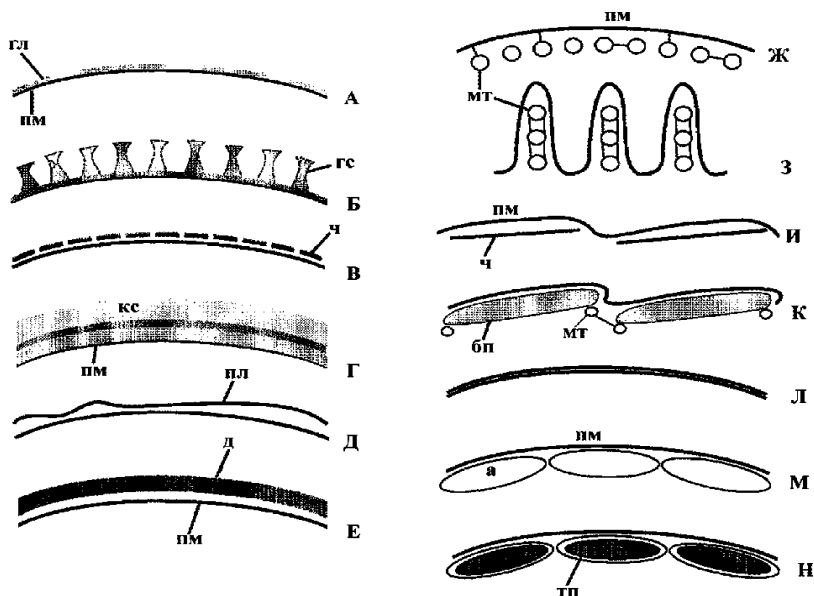


Рис. 4.1. Схема строения покровов у протистов на поперечном срезе клетки. (Ориг.)

А – плазмалемма, Б–Е – надмембранные усложнения покровов: Б – гликостили, В – чешуйки, Г – клеточная стенка, Д – перилемма, Е – домик, или лорика; Ж–Н – субмембранные усложнения покровов: Ж – тубулемма, З – гребенчатая тубулемма, И – перипласт, К – кутикула эвгленовых, Л – двойная мембрана апузомад, М – пелликула, Н – тека, или амфиесма. а – альвеола, бп – белковая полоска, д – домик, гл – гликокаликс, гс – гликостили, кс – клеточная стенка, мт – микротрубочки, пл – перилемма, пм – плазматическая мембрана, тп – текальная пластинка, ч – чешуйки.

чески он неотделим от мембраны и состоит преимущественно из полисахаридов и гликопротеинов.

Очень многие протисты покрыты только плазмалеммой, но существует и немало организмов, обладающих дополнительными структурами, усложняющими строение покровов, призванными усилить их защитную функцию или участвовать в реализации функций движения, хеморецепции, размножения, поддержания формы клетки, питания, дыхания и энергетического обмена. Многообразие покровов протистов очень велико,

а используемая терминология сложна и часто запутана, т.к. названия пришли из разных наук: фикологии, протозоологии, микологии и клеточной биологии. Кроме того, светооптические термины переплетаются с ультраструктурными. Ревизия терминологии и номенклатуры поверхностных структур протистов проведена недавно коллективом авторов (Preisig et al., 1994), которые, однако, не выработали определенной концепции, но описали практически все многообразие покровов протистов и привели синонимику их названий.

Все же, несмотря на большое разнообразие покровов протистов, их морфологические усложнения можно разделить на 2 группы: 1) за счет образования структурированных или аморфных надмембранных структур и 2) за счет изменения прилегающей к плазмалемме цитоплазмы (рис. 4.1). Иногда эти типы покровов могут сочетаться друг с другом.

4.1.1. Надмембранные усложнения покровов

Самое простое усиление покровов этого типа связано с развитием гликокаликса, который представляет собой углеводные компоненты мембранных гликолипидов и гликопротеинов, а также периферические белки мембраны. Он может достигать значительной толщины у амёб, и, по-видимому, на его основе формируются дискретные упорядоченные структуры – глико-

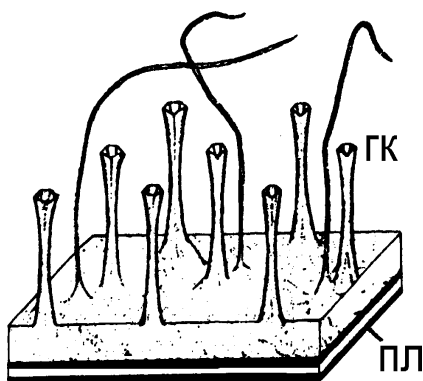


Рис. 4.2. Схема организации гликостилей.
(По: Хаусман, 1988.)
гк – гликостиль, пл – плазматическая мембрана.

стили, а также тегумент и так называемая кутикула, характерные для многих амебоидных организмов. Гликостили (рис. 4.2) обычно не удается изолировать от поверхностной мембраны. Форма и размеры гликостилей амёб считаются видоспецифичными.

Тегументом, или кутикулой у амёб, обычно называют толстый войлокоподобный материал, покрывающий поверхностную мембрану снаружи. Он также представляет собой сильно уплотненный и развитый гликокаликс, который наряду с полисахаридами часто включает и белковые компоненты (периферические белки и части интегрированных белков мембраны), служащие хеморецепторами.

Довольно часто на поверхности плазмалеммы встречаются чешуйки различной формы и размеров (рис. 4.3, 4.4).

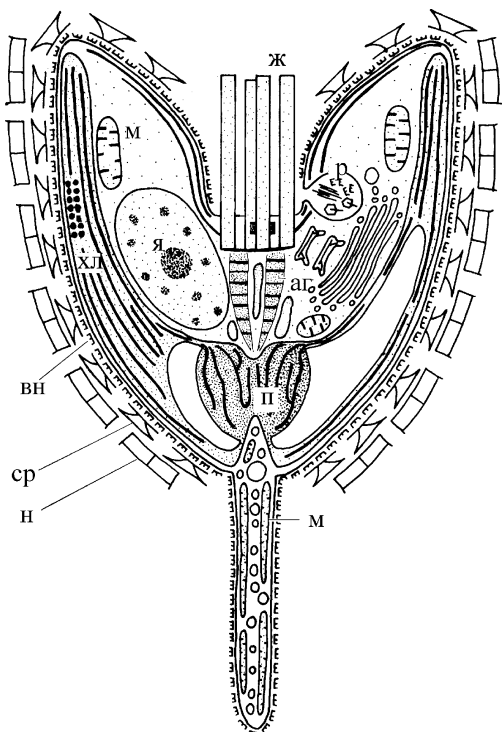


Рис. 4.3. Схема расположения соматических чешуек на поверхности клетки пресноводной водоросли *Pyramimonas longicauda*. (По: Inouye et al., 1984.) аг – аппарат Гольджи, вн – внутренний слой чешуек, ж – жгуты, м – митохондрия, н – наружный слой чешуек, п – пиреноид, р – резервуар, в котором накапливаются зрелые чешуйки, ср – средний слой чешуек, хл – хлоропласт, я – ядро.

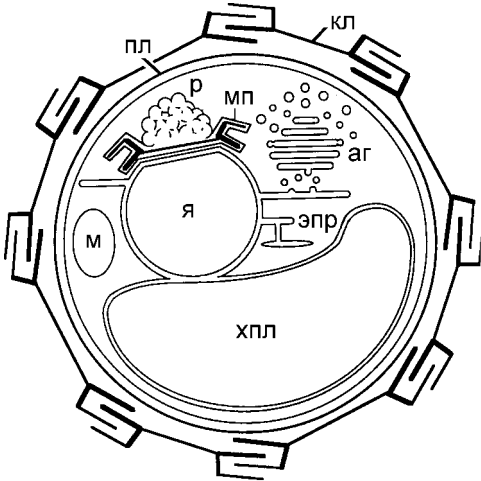


Рис. 4.4. Схема формирования кокколита на поверхности ядра у гаптофита *Emiliana*. (По: de Vrind-de Jong et al., 1994.)

аг – аппарат Гольджи, кл – кокколит, м – митохондрия, мп – матричный пузырек, пл – плазмалемма, р – ретикулярное тело, хпл – хлоропласт, эпр – ЭПР, я – ядро.

Принято различать чешуйки по химическому составу: органические, кремниевые и известковые, или кальциевые. Органические чешуйки характерны для прازیнофитовых, где они образованы полисахаридами, и часто в три слоя покрывают клетку, отличаясь формой и размерами (рис. 4.3). Чешуйки хризодитовых, тауматомонад, солнечникков и некоторых других протистов включают в свой состав кремний. У некоторых протистов встречаются и кальциевые чешуйки. Наиболее известны крупные кокколиты примнезиевых (*Haptophyta*). Их размеры варьируют от 5 до 50 мкм (рис. 4.4). Редкие примеры кальциевых гораздо более мелких чешуек отмечены среди инфузорий и амёб.

Формирование органических и известковых чешуек, а также их транспорт к поверхности клетки идет в особых пузырьках – производных аппарата Гольджи (рис. 4.3). У некоторых прازیнофитовых внутри клетки имеется специальный резервуар, в котором различные виды чешуек сначала накапливаются, а затем выделяются на поверхность плазмалеммы через специальное отверстие или канал (рис. 4.3). При этом весь процесс удивительно упорядочен, так что жгутиковые чешуйки направляются на поверхность жгутика, а соматические – на поверхность тела клетки.

Кремниевые чешуйки обычно формируются в матричных пузырьках, ассоциированных с каналами эндоплазматического ретикулума (ЭПР). У синурофитов этот процесс идет на поверхности хлоропластов (рис. 4.5). Полностью сформированные чешуйки транспортируются к поверхности клетки в матричном пузырьке при помощи микротрубочек, которые формируются рядом с пузырьком еще в процессе синтеза чешуйки. Синтез чешуек бесцветных хризомонад также происходит в матричных пузырьках с участием каналов ЭПР. У тауматоноад кремниевые чешуйки формируются в матричных пузырьках на поверхности митохондрий.

Изредка на поверхности клетки обнаруживаются волоски, или соматомемы. Они бывают представлены простыми нитями,

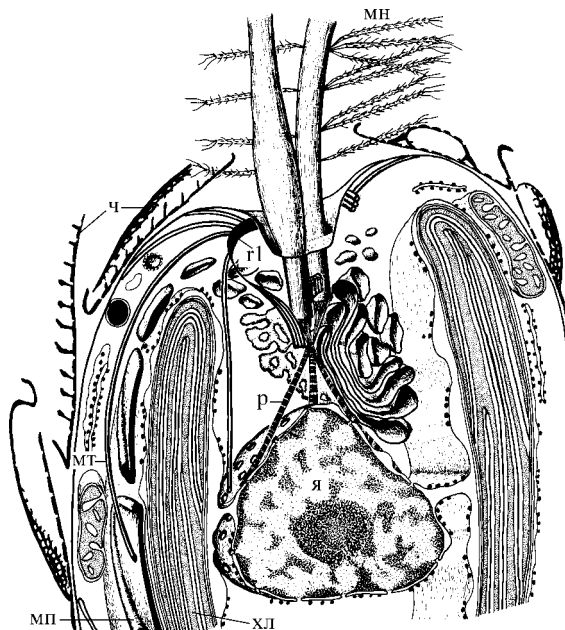


Рис. 4.5. Схема строения передней части клетки *Synura*.

(По: Mignot, Brugerolle, 1982.)

мн – мастигонемы на двигательном жгутике, мп – матричные пузырьки на поверхности хлоропласта (хл), в которых формируются соматические чешуйки (ч), мт – микротрубочки, р – ризопласт, я – ядро, г1 – микротрубочковый корешок.

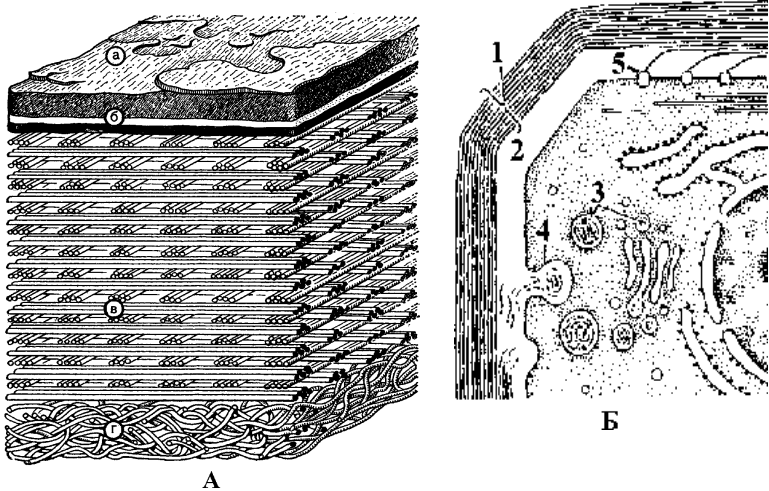


Рис. 4.6. Схема строения клеточной стенки растений (А) и процесс ее синтеза (Б).

а, б – наружные слои клеточной стенки, в, г – фибриллы целлюлозы. 1 – клеточная стенка, 2 – периплазматическое пространство, 3, 4 – секреторные пузырьки со строительным материалом, 5 – ферменты, осуществляющие сборку фибрилл целлюлозы.

(А – по: Седова, 1977, Б – по: Заварзин и др. 1992.)

состоящими, по-видимому, из мукополисахаридов, как у некоторых бодонид (*Kinetoplastidea*), или сложными белковыми соматонемами, сходными по строению с трубчатыми мастигонемами хризифитовых, как на поверхности *Proteromonas*.

Иногда поверхность плазмалеммы покрывают дополнительные мембраны - перилемма. Она встречается у некоторых инфузорий и располагается обычно на некотором расстоянии от плазмалеммы, сдвигаясь по мере роста клетки.

К более мощным структурам относятся клеточные стенки, характерные для многих водорослей и зооспоровых грибов (рис. 4.6). Клеточная стенка может формироваться на разных стадиях жизненного цикла протиста. Она секретируется самой клеткой и обычно плотно прилегает к плазматической мембране, целиком заключая в себя тело клетки. Клеточные стенки водорослей состоят преимущественно из целлюлозы, или

пектиновых веществ, а у некоторых зооспоровых грибов (хитридиевых и ряда гиофхитридиевых) и микроспоридий в них обнаруживается хитин. Организация клеточных стенок в целом однотипна. Волокна из полисахаридов (хитин, целлюлоза) располагаются параллельно плазматической мембране. Они связаны между собой поперечными мостиками, образуя своего рода каркас, промежутки которого заполнены пектином, гемицеллюлозой и другими веществами. В состав клеточных стенок могут включаться соли кальция и кремния.

Субъединицы клеточной стенки синтезируются у вольвоцид (*Chlorophyceae*), как и у празинофитовых, в диктиосомах комплекса Гольджи, в пузырьках транспортируются к поверхностной мембране и выделяются наружу, образуя плотный слой над плазмалеммой. В результате их слияния и формируется клеточная стенка. Детали этого процесса неизвестны, однако сходство путей синтеза органических чешуек и субъединиц клеточной стенки указывает на возможность происхождения клеточной стенки в эволюции в результате слияния чешуек.

Очень многие протисты формируют домики, которые часто называются раковинками или панцырями. Домики, в отличие от клеточной стенки, обычно не прилегают плотно к плазмалемме и не полностью изолируют клетку от внешней среды. В домиках живут особи многих ризопод, хризомонад, фораминифер, радиолярий, инфузорий, воротничковых жгутиконосцев. Обычно они имеют органическое происхождение, а усиливаются за счет инкрустации солями железа, кремния, кальция, стронция. Раковинки часто имеют очень толстые стенки, а доля инородного материала в их составе превышает его количество в клеточных стенках. Часть периферической цитоплазмы некоторых протистов (фораминиферы, полицистины) находится за пределами раковинки, как бы обволакивая ее снаружи.

Построение домиков у протистов – сложный упорядоченный процесс. Он всегда приводит к образованию видоспецифичных домиков или раковинок. В качестве примера вкратце опишем процесс формирования новой камеры у раковинки фораминифер. Он протекает в несколько этапов. Перед этим событием организм усиленно питается. Затем из устья появляются не-

сколько коротких псевдоподий и формируют на месте будущей камеры цисту из частиц детрита. Внутри этой цисты откладывается еще один слой из отобранных в грунте частиц, которые уже скрепляются цементирующим органическим веществом, выделяемым клеткой. Так появляется наружный органический слой. Затем откладывается известковый слой, формирующий также и систему пор (фораменов). Эта система пор и внутренняя поверхность камеры выстилаются затем органическим веществом.

Другие протисты строят домики иначе, поэтому выделить какие-либо общие закономерности этого процесса довольно трудно. Чаще всего клетка сочетает наружный и внутренний строительный материал. Некоторые инфузории и амёбы прибегают к заглатыванию заведомо несъедобных неорганических частиц и, пропуская их через себя, выделяют наружу для формирования стенки домика.

4.1.2. Субмембранные осложнения покровов

Цитоплазма многих протистов дифференцирована на наружный и внутренний слои, различающиеся по консистенции, набору органелл и клеточных структур. Прилегающий к плазмалемме наружный слой цитоплазмы принято называть эктоплазмой, а более глубокий внутренний слой – эндоплазмой. У некоторых видов эктоплазма гетерогенна и в ней выделяется морфологически более плотный наружный слой, который называется эпиплазмой. По-видимому, у всех клеток протистов имеется субмембранный слой микрофиламентов, составляющий основу эктоплазмы. Особенно хорошо он развит у амёбоидных организмов и состоит из актиновых и миозиновых филаментов, позволяющих клетке не только менять форму, но и активно передвигаться.

Под плазмалеммой некоторых жгутиконосцев можно обнаружить идущие вдоль клетки микротрубочки, которые обычно связаны с поверхностной мембраной нитевидными мостиками и образуют с ней единый комплекс – тубулемму (рис. 4.1 ж).

У опалин и протеромонад плазмалемма образует продольные складки, или гребни, внутри которых проходят ленты микротрубочек. Количество микротрубочек в гребне варьирует у разных видов в широких пределах: от 1 до 40. Часто они связаны друг с другом поперечными мостиками. Такой тип покровов является производным тубулеммы и называется гребенчатой тубулеммой (рис. 4.1 з, 4.7).

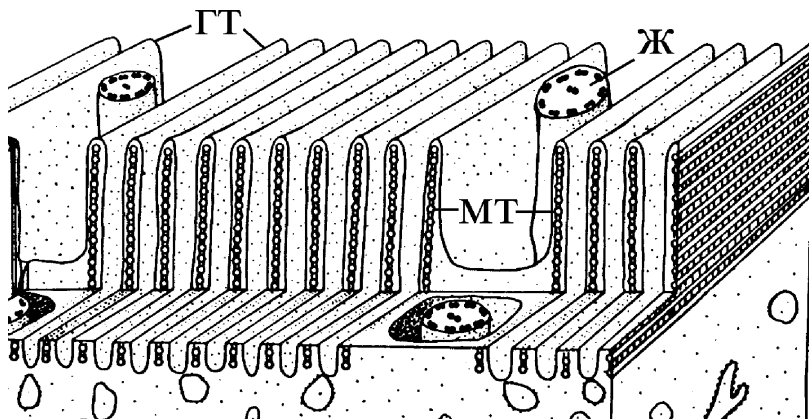


Рис. 4.7. Схема строения гребенчатой тубулеммы у опалины.

(По: Mergner, 1985.)

гт – гребни тубулеммы с проходящими внутри микротрубочками (мт), ж – жгутик.

Более сложные покровы, образованные белковыми или фибриллярными слоями под плазмалеммой и подстилаемые микротрубочками, обычно называют кутикулой (рис. 4.1 к, 4.8, 4.10). Это название, пришедшее, если можно так выразиться, из зоологии многоклеточных животных, указывает не на какую-то определенную структуру покровов, но отражает лишь их высокую плотность, значительную толщину и упругость (ригидность) по сравнению с другими типами покровов.

Границы этого термина в протистологии довольно размыты, т.к. кутикулой называют толстые и плотные внутриклеточные покровы различного строения. Поэтому для разных вариантов таких покровов можно применять уточняющие определения.

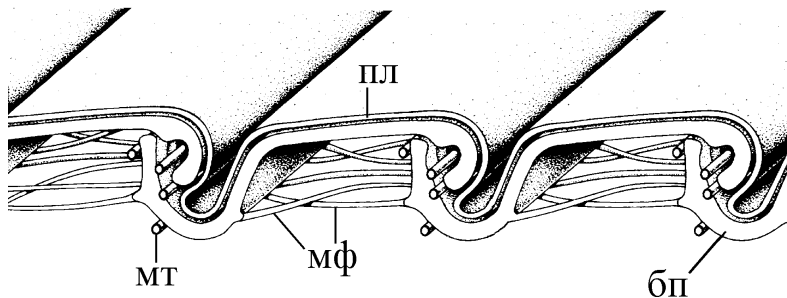


Рис. 4.8. Схема строения кутикулы эвгленовых. (По: Suzuki, Williamson, 1986.)

бп – белковые полосы, мт – микротрубочки, мф – микрофиламенты, связывающие белковые полосы с ЭПР, пл – плазмалемма.

Например, кутикула эвгленовых, которая имеет уникальное строение (рис. 4.1 к, 4.8). Под плазмалеммой клетки спереди назад слегка по спирали проходят белковые полосы. По краю полосок идут одиночные микротрубочки, которые обеспечивают скольжение полосок относительно друг друга при метаболии (см. стр. 219). Иногда этот белковый слой не разделен на полосы, а сплошь подстилает плазмалемму. Такие эвгленовые лишены возможности метаболизировать.

Для кутикулы эвгленовых применяют и другие названия: пелликула и псевдопелликула. Термином «пелликула» ранее описывали разные типы покровов, а в настоящее время его значение строго определено (см. стр. 140-141) и оно не включает кутикулу. Псевдопелликула - менее удачное название, т.к. никаких особенностей пелликулы мы не находим в этом типе покровов.

Белковый слой, достигающий у некоторых видов значительной толщины, обнаружен под пелликулой некоторых инфузорий (рис. 4.10). Такие покровы отличаются большой плотностью и также называются кутикулой.

Под плазмалеммой клетки криптофитовых располагаются широкие чешуйки. Они имеют форму четырех- или шестиугольников с загнутыми наружу краями. Изучение сколов показало

ло, что чешуйки связаны с интегральными белками плазмалеммы, которые концентрируются именно в зоне поверхности чешуек (рис. 4.9).

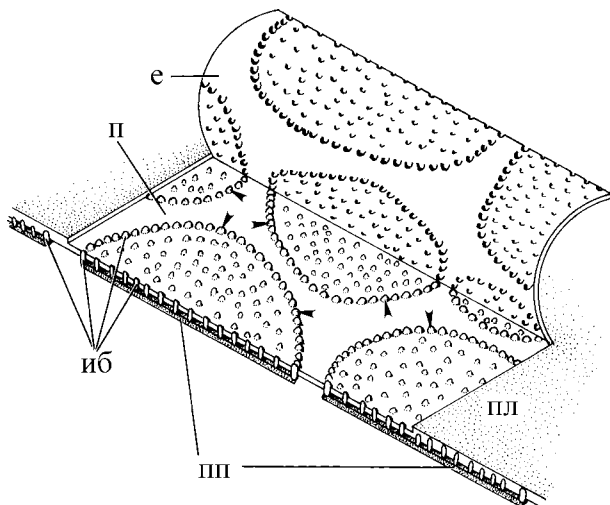


Рис. 4.9. Схема строения перипласта криптоноад. (По: Kugrens, Lee, 1987.)

Реконструкция по сколам поверхности клетки. е – наружная поверхность плазмалеммы, иб – интегральные белки, п – внутренняя (плазматическая) поверхность плазмалеммы, пл – плазмалемма, пп – пластинки (широкие чешуйки) перипласта, которые связаны с плазмалеммой при помощи интегральных белков. Стрелки указывают интегральные белки плазмалеммы, связанные с краями пластинок.

Очертания этих крупных чешуек образуют рельеф на поверхности клетки, который хорошо виден в сканирующий электронный микроскоп. Такие покровы называются перипластом³ и характерны только для криптофитовых.

У многих протистов в эктоплазме обнаруживаются дополнительные мембраны. Обычно это мембраны подстилающих

³ Ранее термином «перипласт» называли все покровы клетки, различимые в световой микроскоп. К той же системе понятий принадлежат: протопласт (внутреннее содержимое клетки), эндопласт (ядро), эндосома (ядрышко). В настоящее время перипластом называют только уникальные покровы криптоноад.

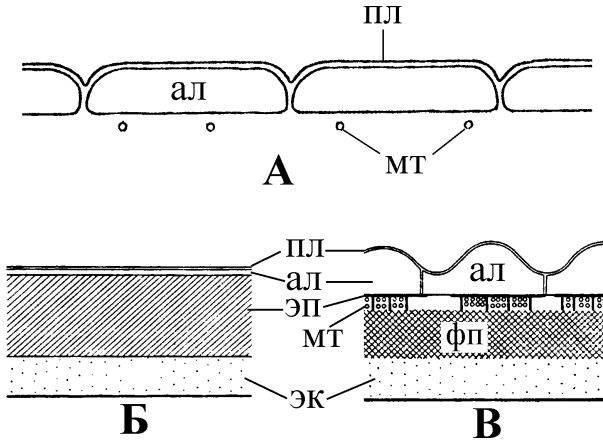


Рис. 4.10. Схема строения типичной пелликулы инфузорий (А), кутикулы у сосущих инфузорий (Б) и энтодиниоморф (В). ал – альвеола, мт – микротрубочки, пл – плазмалемма, фп – филаментозный пласт, эк – эктоплазма, эп – эпиплазма. (А – по: Dodge, 1973, Б, В – по: Серавин, Герасимова, 1979.)

плазмалемму плоских пузырьков – альвеол. Альвеолы плотно смыкаются краями друг с другом, располагаясь в один слой (рис. 4.1 м; 4.10 А). Такие покровы называются пелликулой и характерны для альвеолат (инфузорий, споровиков и динофитовых).

Как у инфузорий, так и у динофитовых можно проследить все переходы, отражающие, по-видимому, этапы становления пелликулы, от рыхло расположенных под плазмалеммой альвеол, которые не смыкаются краями друг с другом и более похожи на обычные пузырьки, чем на уплощенные цистерны (такие покровы иногда называются пропелликулой), до настоящей пелликулы. Альвеолы динофитовых часто содержат различные структуры – от тонких аморфных образований неизвестной природы до плотных целлюлозных пластинок. В последнем случае такие усиленные покровы называют текой, или амфиесмой (рис. 4.1 н). У зоитов споровиков количество альвеол невелико, поэтому их немногочисленные контакты друг с другом бывает очень трудно обнаружить. Кроме того, эти альвеолы на-

столько уплощены, что выглядят на срезах как две почти прилегающие друг к другу мембраны, которые принято называть внутренним мембранным комплексом. Между тем и по происхождению и по строению покровы споровиков являются пелликулой.

На основе пелликулы формируется и панцирь диатомовых водорослей. Электронно-плотные кремниевые структуры закладываются внутри подстилающих плазмалемму альвеол, которые затем сливаются друг с другом по мере формирования панциря. Следует заметить, что под альвеолами пелликулы почти всегда обнаруживаются микротрубочки.

Нередко под пелликулой инфузорией залегают мощные пучки микротрубочек, идущие в продольном и поперечном направлениях (рис. 4.10 В). Они могут дополнительно усиливаться слоем плотной эктоплазмы (эпиплазмы) или фибриллярными структурами (рис. 4.10 Б), формируя кутикулу.

В редких случаях под плазмалеммой формируется плотно прилегающая к ней дополнительная мембрана (рис. 4.1 л). На поперечных срезах такие покровы выглядят состоящими из двух мембран⁴. Происхождение и природа внутренней мембраны неизвестны. Встречаются такие покровы крайне редко и обнаружены как постоянные структуры пока только у апузомонад. Похожее образование имеется у некоторых представителей гемимастигофор (*Hemimastix*). Правда, оно выглядит как тонкий фибриллярный слой, который авторы называют уплотнением эпиплазмы (Foissner et al., 1988).

Эпиплазматический слой встречается в покровах разных протистов и может оказаться весьма важным для установления филогенетических связей между их группами (Philippe, Adoutte, 1998). Он образован белками, которые, как оказалось, близки по своим иммунологическим свойствам у цилиат, динофитовых и эвгленовых. Кроме того, последовательности нуклеотидов ге-

⁴ Ранее (Карпов, 1986, 1990) я выделял этот тип особо, называя его «Формирующимся за счет изменения самой плазмалеммы». Однако изменения плазмалеммы здесь, фактически, нет. К ней лишь прилегает внутренняя мембрана, которая имеет такую же толщину и такое же трехслойное строение, как и наружная плазматическая мембрана.

нов, кодирующих эти белки у *Euglena* (Marrs, Vouck, 1992) и инфузории *Pseudomicrothorax* (Huttenlauch et al., 1995), демонстрируют поразительное подобие, что свидетельствует о высокой степени гомологии этих белков.

Таблица 1. Типы покровов у протистов

Таксон	Тип покровов								
	гликостили	чешуйки	клеточная стенка	домик или панцирь	тубулема	пелликула и ее производные	кутикула	перипласт	двойная мембрана
Microsporidia	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Chytridiomycota	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Myxozoa	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Chlorophyta	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Rhodophyta	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Glaucophyta	-	-	+	-	-	+	-	-	-
Cryptophyta	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Chrysophyceae	-	+	+	+	-	-	-	-	-
Bicosocida	-	+	-	+	-	-	-	-	-
Eustigmatophyceae	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Phaeophyceae	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Bacillariophyceae	-	-	-	+	-	+	-	-	-
Haptophyta	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Oomycetes	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Labyrinthomorpha	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Opalinata	-	-	-	-	г	-	-	-	-
Hyphochytridea	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Euglenoidea	-	-	-	+	-	-	+	-	-
Kinetoplastidea	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Choanomonada	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Retortamonadida	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Dinophyta	-	+	+	-	-	+	-	-	-
Apicomplexa	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Ciliophora	-	-	-	+	-	+	+	-	-
Plasmodiophora	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Mycetozoa	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Ризоподы	+	+	-	+	-	-	-	-	-
Foraminifera	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Heliozoa	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Polycystinea	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Apusomonadida	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Hemimastigida	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Thaumatomonadida	-	+	-	-	-	-	-	-	-

Обозначения: “-” - отсутствует, “+” - имеется, г - гребенчатая тубулема.

4.2. Цитоскелет

В основе скелетных образований цитоплазмы лежат два типа структур – микрофиламенты и микротрубочки. Их роль в жизни клетки протиста чрезвычайно существенна и многообразна. Микрофиламенты имеют диаметр 4–10 нм. Они могут быть образованы разными белками – актином, миозином, центрином, ассамблином, динеином, нексином, спазмином и многими другими еще не идентифицированными белками. Микрофиламенты обычно формируют как сократимые, так и несократимые фибриллярные тяжи, которые могут быть связаны с кинетосомами, аксонемами, спикулами, ядром, хлоропластами, митохондриями, плазмалеммой. Корсет из микрофиламентов у амёб обеспечивает движение этих простейших. Микрофиламенты участвуют в питании и работе сократительной вакуоли. Довольно часто они ассоциированы с микротрубочками, обеспечивая движение частиц цитоплазмы внутри клетки.

Микротрубочки обычно имеют диаметр 24–26 нм, хотя встречаются и более толстые – до 40 нм. Они состоят, как правило, из глобулярных белков α - и β -тубулина, которые присутствуют в цитоплазме в виде димера – двух связанных между собой

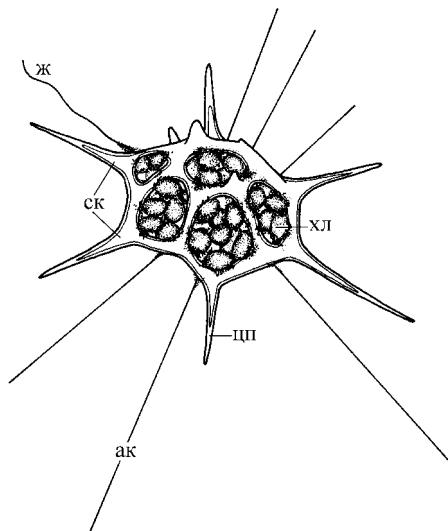


Рис. 4.11. Скелетные образования *Dictyocha*. (По: Moestrup, Thomsen, 1990.)

ак – аксоподия, ж – жгутик, ск – скелет, хл – хлоропласт, цп – цитоплазма, обволакивающая цитоскелет.

глобул. Микротрубочки формируются из димеров тубулина в результате самосборки. Микротрубочки выполняют в клетке как опорную, так и сократительную функции. Они располагаются под покровами многих инфузорий и жгутиконосцев, определяя форму клетки, входят в состав ресничного и жгутикового аппарата, аксоподий, ретикулоподий, сократительной вакуоли и прочих структур. За счет микротрубочек, содержащих и α -тубулин, в процессе деления ядра формируется митотическое, или ахроматиновое, веретено, обеспечивающее расхождение хромосом в анафазе. Микротрубочки участвуют в формировании перегородки между дочерними клетками делящейся водоросли, компарментализации цитоплазмы у крупных инфузорий, в транспорте как мелких, так и крупных вакуолей внутри клетки и выполняют многие другие функции.

У некоторых протистов (акантарии, феодарии, солнечники) внутренний скелет клетки усиливается за счет минеральных игл, состоящих из солей стронция или кремния. Мощный и монолитный внутренний скелет найден на одной из стадий жизненного цикла силикофлагеллаты *Dictyocha* (Pedinellidea) (рис. 4.11), а также у некоторых нетипичных динофитовых (эбрии) (рис. 4.12).

Мощная раковинка некоторых полицистин также может отчасти считаться внутренним скелетом (рис. 2.54), т.к. их цитоплазма часто обволакивает раковинку снаружи. Возможно, функция минерального скелета заключается не столько в поддержании формы клетки, сколько в обеспечении парения планктонных организмов в толще воды и передвижения.

В следующей главе будет рассмотрена одна их самых важных частей цитоскелета протистов – система жгутика/реснички.

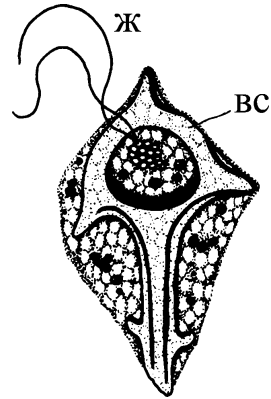


Рис. 4.12. Внутренний скелет эбрии *Hermesinum*. (По: Sleigh, 1989.)
вс – внутренний скелет, ж – жгутики.

4.2.1. Жгутиковый (ресничный) аппарат

Подвижность очень многих протистов осуществляется при помощи жгутиков или ресничек. Те и другие устроены одинаково, но исторически термин «реснички» появился раньше для обозначения многочисленных подвижных выростов (ундулиподий) на поверхности клеток инфузорий. Конечно, формально правильнее называть все эти структуры ресничками, однако тот и другой термины широко встречаются в литературе, поэтому разумно использовать их оба. Традиционно считается, что реснички есть у инфузорий, а у других протистов – жгутики. Реснички обычно многочисленны и короче жгутиков, но, с другой стороны, сравнительно короткие жгутики опалин часто называют ресничками, т.к. они многочисленны, и, в то же время, не принято называть ресничками многочисленные жгутики гипермастигин.

У большинства протистов количество жгутиков невелико (от 1 до 8 на клетку), хотя есть немало и многожгутиковых форм. Принято различать монады по внешнему виду жгутиков, их количеству и способу биения (рис. 4.13). Жгутики называются гомодинамными, если их движение сходно и согласованно, и гетеродинамными, если они имеют разные типы биения.

Наиболее часто выделяют 4 группы жгутиконосцев. 1) Изоконтные формы имеют одинаковые гомодинамные жгутики. К ним относится большинство подвижных клеток зеленых водорослей. 2) Анизоконты имеют жгутики разной длины, но они также не отличаются по внешнему виду и способу биения. Такие жгутики широко распространены среди бесцветных жгутиконосцев и водорослей. 3) Гетероконтные формы имеют 2 разных по внешнему виду и расположению гетеродинамных жгутика. Они характерны для подвижных клеток водорослей, содержащих хлорофилл *c*, зооспоровых грибов и многих бесцветных жгутиконосцев. Двигательный жгутик гетероконтных форм направлен вперед и обычно опушен мастигонемами (см. стр. 151). Второй жгутик (рекуррентный, или рулевой) направлен назад, лишен мастигонем и обычно пассивен, или обладает иным характером движения. По этой классификации, гетеро-

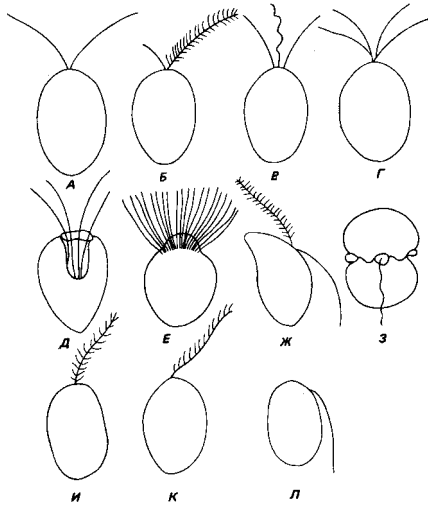


Рис. 4.13. Варианты расположения жгутиков у протистов.
(По: Саут, Уиттик, 1990.)

А – изоконтная форма, Б, Ж – гетероконтные жгутиконосцы с одним билатерально опушенным жгутиком, В – изоконтный жгутиконосец с гаптонемой (средний вырост), Г, Д – изоконтные монады с 4 жгутиками (на рис. Д они выходят из жгутикового кармана), Е – стефаноконтный жгутиконосец, З – гетероконтный жгутиконосец с поперечным и продольным жгутиками, И–Л – одножгутиковые протисты с билатерально (И), унилатерально (К) опушенным жгутиком и с гладким жгутиком (Л).

контными следует считать монады динофитовых и эвгленовых, несмотря на то, что оба их жгутика опушены мастигонемами, правда, не трубчатыми, а простыми. 4) Стефаноконтные формы имеют венчик из 30–40 жгутиков на переднем конце клетки. К ним относятся многожгутиковые гаметы и зооспоры зеленых водорослей порядка *Oedogoniales*.

Одножгутиковые формы обычно не выделяются в особую группу. Многие из них справедливо рассматриваются как утратившие второй жгутик особи, т.к. у подавляющего большинства наряду со жгутиковой есть и безжгутиковая кинетосома. За пределами этой классификации остаются многожгутиковые

формы (опалины, гемимастигофоры, зооспоры некоторых хитридиевых грибов, *Stephanopogon*) и все инфузории.

В эпоху световой оптики исследователи часто придавали таксономический смысл этим группировкам, основанным на особенностях взаимного расположения жгутиков. Например, зеленые водоросли называли изококтами, желто-зеленые – гетероконтами. Хотя, конечно же, эти группы жгутиконосцев представляли лишь определенные морфотипы. По мере того, как одинаковые морфотипы жгутиковых клеток стали обнаруживать в разных таксонах (например, гетероконты встречаются и среди зеленых флагеллат), от этой традиции отказались. Однако термин «гетероконты» (или «страминопилы») довольно часто применяется в настоящее время для большой группы протистов, гетероконтные клетки которых имеют на переднем жгутике трубчатые мастигонемы. Таким образом, термин «гетероконты» оказывается уже его первоначального значения. Он не включает гетероконтные клетки динофитовых (для них иногда употребляют термин «диноконтный») и бодонид (кинетопластиды).

Независимо от расположения жгутиков/ресничек на теле клетки, внешняя их часть – ундулиподия – устроена весьма однообразно. Кроме ундулиподии, в составе жгутикового аппарата выделяют переходную зону, кинетосому (базальное тело) и корешковую систему (рис. 4.14).

Ундулиподия и ее поверхностные элементы

Ундулиподия обычно имеет одинаковую толщину по всей длине (около 200–250 нм). Скелет ундулиподии образован аксонемой, состоящей из 9 пар периферических и 2 центральных микротрубочек, и ассоциированных с ними других структур. Кончик жгутика может быть тупым (периферические и центральные трубочки аксонемы одинаковой длины) или вытянутым в тонкий бичевидный отросток – акронему, которая обычно образована парой центральных микротрубочек, «обтянутых» плазмалеммой.

Почти у всех свободноживущих жгутиконосцев на двигательном жгутике есть чешуйки или мастигонемы, а у некоторых криптонад и динофитовых жгутики покрыты и мастигоне-

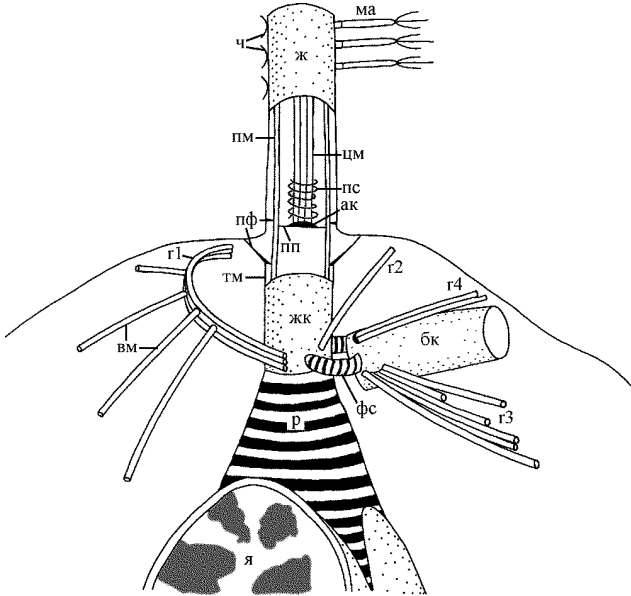


Рис. 4.14. Обобщенная схема строения жгутикового аппарата. (Ориг.)

ак – аксосома, бк – безжгутиковая кинетосома, вл – вторичные микротрубочки, ж – жгутик, жк – жгутиковая кинетосома, ма – трехчленные трубчатые мастигонемы, ч – жгутиковые чешуйки, пм – периферические дублиты микротрубочек аксонемы, пп – поперечная пластинка, пс – переходная спираль, пф – переходные фибриллы, р – фибриллярный корешок системы II (ризопласт), тм – триплеты микротрубочек кинетосомы, фс – фибриллярный мостик между кинетосомами, цм – центральные микротрубочки аксонемы, я – ядро, г1 – ребристый корешок с отходящими вторичными микротрубочками (вл), г2–г4 – микротрубочковые корешки.

мами, и чешуйками. Принято различать простые мастигонемы и трубчатые. Простые мастигонемы представляют собой тонкие волоски, или нити, отходящие от поверхности жгутика. Наиболее характерны они для эвгленовых, кинетопластид и динофитовых (табл. 2). На жгутиках эвгленовых есть длинные (до 5 мкм) и короткие (0,5 мкм) волоски (рис. 4.15). Длинные крепятся у них, как и у кинетопластид, с одной стороны жгутика, тогда как короткие по спирали опоясывают всю поверхность

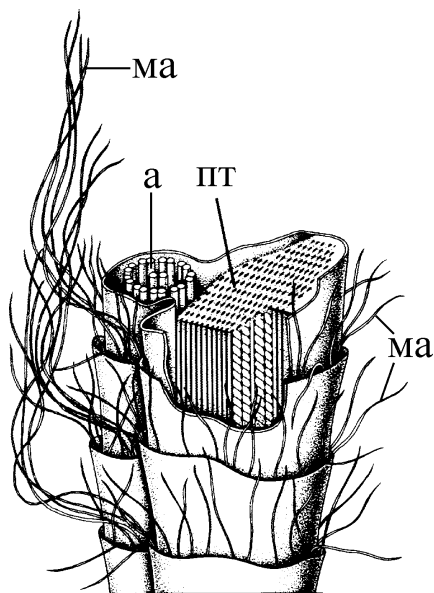


Рис. 4.15. Схема организации жгутика эвгленовой водоросли *Anisonema*. (По: Mignot, 1966.) а – аксонома, пт – параксиальный тяж. На поверхности жгутика показаны длинные и короткие простые мастигонемы (ма).

жгутика. Значительно реже встречаются мастигонемы у хлорофитовых и гаптофитовых (табл. 2). Их простые волоски также различаются по строению и расположению на жгутиках, но таких данных немного, поэтому их трудно систематизировать.

Трубчатые мастигонемы могут быть двух- и трехчленные. Большой сложности достигают строение и организация трубчатых трехчленных мастигонем на двигательном жгутике страминопиллов (рис. 4.16). Они имеют, по-видимому, гликопротеиновую природу, и состоят из короткой базальной части (0,2–0,3 мкм), длинного полого стержня (0,7–0,8 мкм) и дистальной

части (до 0,5 мкм), образованной терминальными филаментами, количество которых варьирует. Например, у золотистых водорослей (*Chrysophyceae*) их обычно 3, один из которых длиннее остальных, у эустигматофитовых всего 1 филамент, у зооспор траустохитридиевых 2 неравных филамента.

Мастигонемы прازیнофитовых образованы полисахаридами. Их строение оказалось более сложным, чем предполагалось ранее (рис. 4.17). Почти у всех мастигонем обнаружено четырехчленное строение: проксимальный, или заякоривающий, филамент, толстая трубчатая часть, дистальная часть из мелких субъединиц и тонкий терминальный филамент. Между трубчатой частью и дистальными субъединицами часто появляется промежуточная часть, а терминальный филамент у таких мас-

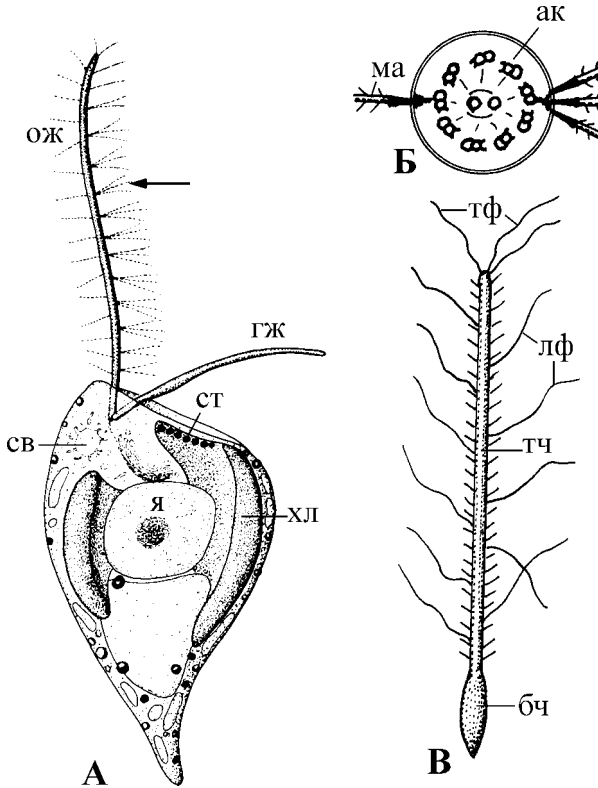


Рис. 4.16. Трубочатые мастигонемы хризофитовых на примере *Ochromonas*. (По: Vouck, 1972).

А – схема строения клетки с передним опушенным жгутиком (ож) и задним гладким жгутиком (гж), Б – поперечный срез переднего жгутика на уровне, указанном стрелкой. Показано крепление мастигоном. В – изолированная мастигонема. ак – аксонема, бч – базальная часть мастигономы, лф – латеральные филаменты, ма – мастигонема, св – сократительная вакуоль, ст – стигма, тф – терминальные филаменты мастигономы, тч – трубчатая часть мастигономы, хл – хлоропласт, я – ядро.

тигоном отсутствует (рис. 4.17). Причем количество субъединиц постоянно у каждого клона рода *Tetraselmis*, для представителей которого это было показано, и имеет, судя по всему, важное таксономическое значение.

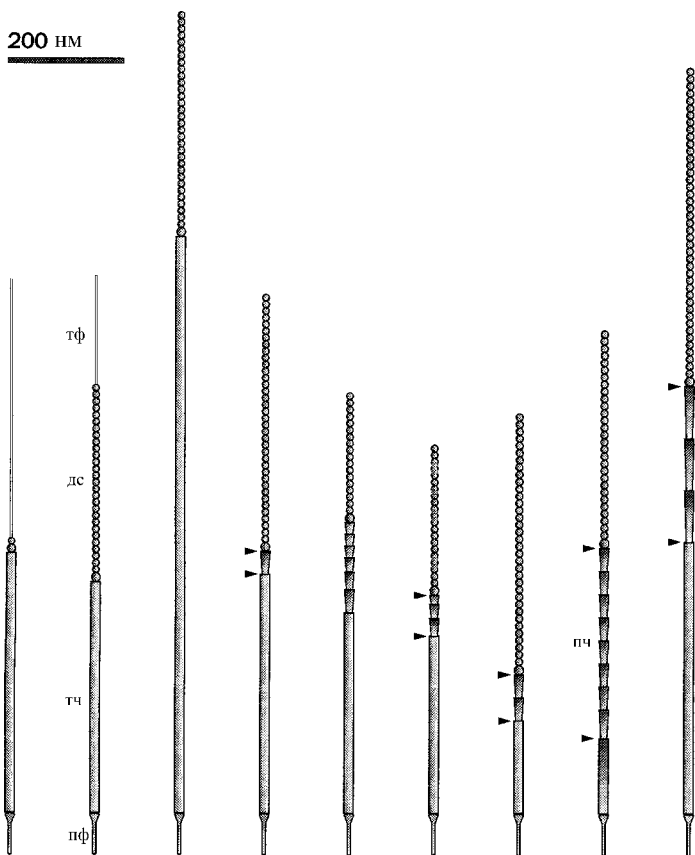


Рис. 4.17. Схема строения трубчатых полисахаридных мастигонем прازیновой водоросли *Tetraselmis*. (По: Marin et al., 1993.) дс – дистальные субъединицы, пф – проксимальный филамент, которым мастигонема крепится к поверхности жгутика, пч – промежуточная часть, тф – терминальный филамент, тч – трубчатая часть. Стрелками указаны границы промежуточной части мастигонемы.

Весьма необычно и разнообразно устроены мастигонемы криптофитовых (рис. 4.18). Принято считать, что для них характерно трубчатое строение, но состоят они не из трех частей, как у страминопиллов, а из двух. Однако на поверхности их жгу-

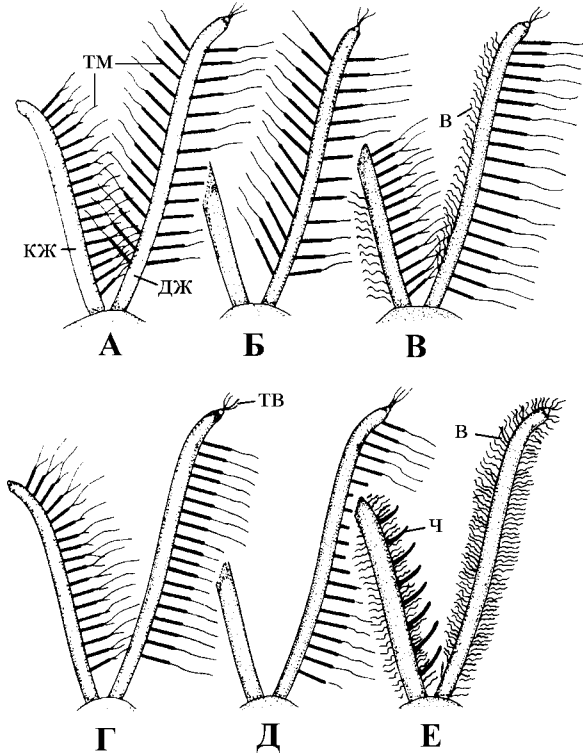


Рис. 4.18. Схематическое изображение разных типов организации мастигонем на жгутиках криптонад. (По: Kugrens et al., 1987.)

А – билатеральное расположение трубчатых двухчленных мастигонем (тм) на длинном жгутике (дж) и унilaterальное – на коротком (кж), Б – гладкий короткий жгутик и билатерально опушенный длинный, В – простые мастигонемы, или волоски (в) на одной стороне каждого жгутика, Г – унilaterальное расположение трубчатых мастигонем на обоих жгутиках, Д – гладкий короткий жгутик и унilaterально опушенный длинный, Е – чешуйки (ч) и волоски (в) на жгутиках. тв – терминальные волоски.

тиков есть не только двухчленные трубчатые мастигонемы. Все чаще обнаруживаются придатки другой формы и строения, но природа и функция их неизвестны.

Таблица 2. Распределение мастигоном и чешуек на жгутиках протистов

Таксон	мастигономы			чешуйки		
	передний (двигательный) жгутик	все жгутики	химический состав	передний (двигательный) жгутик	все жгутики	химический состав
Chlorophyceae	-	пр	пс	-	-	-
Prasinophyceae	-	тр.2	пс	-	+	пс
Charophyceae	-	тр.2	пс	-	+	пс
Chrysophyceae	тр.3	-	гп	-	+	к
Xanthophyceae	тр.3	-	гп	-	-	-
Pelagophyceae	тр.2	-	?	-	-	-
Bicosoecida	тр.2-3	-	гп?	-	-	-
Eustigmatophyceae	тр.3	-	гп	-	-	-
Phaeophyceae	тр.3	-	гп	-	-	-
Bacillariophyceae	тр.3	-	гп	-	-	-
Raphidophyceae	тр.3	-	гп	-	-	-
Haptophyta	-	пр	?	-	+	?
Oomycetes	тр.3	-	гп	-	-	-
Labyrinthomorpha	тр.3	-	гп	-	-	-
Hyphochytridea	тр.3	-	гп	-	-	-
Pedinellophyceae	тр.3	-	гп?	-	-	-
Cryptophyceae	-	тр. ²	гп?	-	+	?
Euglenoidea	-	пр	?	-	-	-
Kinetoplastidea	-	пр ¹	?	-	-	-
Dinophyta	-	пр	?	-	+	?
Thaumatomonadida	-	-	-	-	+	к

Обозначения: гп - гликопротеины, к - кремниевые соединения, пр - простые мастигономы, пс - полисахариды, тр.2 - трубчатые двучленные; тр.3 - трубчатые трехчленные; ? - данные отсутствуют или сомнительны.

Довольно часто на поверхности жгутиков обнаруживают чешуйки. Они отличаются от соматических чешуек, покрывающих поверхность клетки, меньшими размерами и иной формой, но химическая природа их, вероятно, та же. Известно, что у прازیнофитовых они состоят из полисахаридов, а у хризифитовых – из кремнезема. Их размеры колеблются от 20 до 300 нм. Они наиболее характерны для прازیновых водорослей (Рис. 4.19) и при этом достаточно хорошо изучены. У большинства прازیновых жгутиковые чешуйки сильно отличаются от соматических. У некоторых видов они могут в два-три слоя покры-

¹ У криптонад отмечаются и другие мастигономы.

² Чаще встречаются только на переднем жгутике, или отсутствуют на обоих жгутиках.

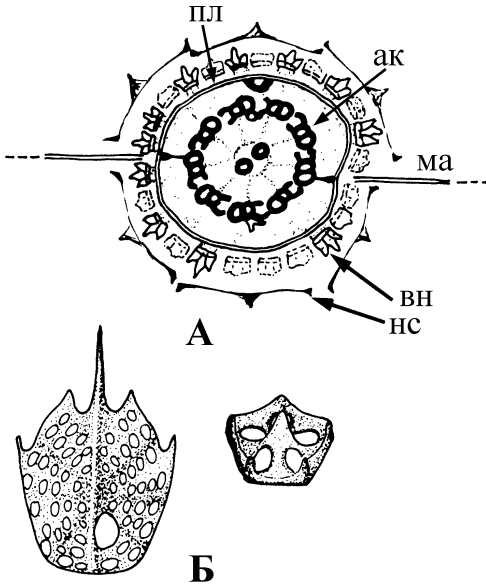


Рис. 4.19.
 Поперечный срез
 жгутика прازیнової
 водоросли
Pyramimonas octopus
 (А) и строение
 покрывающих
 жгутік чешуек (Б)
 (По: Hori, Moestrup,
 1987.)

ак – аксонема, вн –
 внутрєний слой
 чешуек, ма –
 мастігонемы, нс –
 наружний слой
 чешуек, пл –
 плазмалемма
 жгутика.

вать жгутики, причем каждый слой располагается над другим и состоит из чешуек одного типа. Например, к поверхностной мембране жгутика представителей рода *Pyramimonas* плотно прилегают мелкие кристаллоподобные чешуйки (40 нм), над ними лежат более крупные плоские, а третий слой составляют крупные чешуйки с косо торчащим шипиком (около 300 нм в длину).

Часто встречаются чешуйки на жгутиках хризофитовых. Они менее разнообразны по форме и обычно образуют один слой. Детальные исследования некоторых видов показали, что форма чешуек прازیнофитовых и золотистых водорослей может быть использована в микросистематике.

За пределами этих таксонов чешуйки на ундулиподиях встречаются редко (табл.2). Среди бесцветных жгутиконосцев мелкие блюдцевидные чешуйки есть у псевдодендромонад и тауматомонад. Один слой плоских чешуек обнаружен на жгутиках некоторых криптомонад. Найдены чешуйки и на ундулиподиях динофита *Oxyrrhis*. На поверхности жгутиков некоторых гаптофитовых есть очень мелкие шишковидные чешуйки в виде

электронно-плотных телец. Такие же чешуйки найдены на жгутиках бесцветного жгутиконосца *Thaumatomonas* и хризوفита *Chromulina*. Видоспецифичность формы чешуек довольно высока. Например, в жизненном цикле криптомонады *Proteomonas* обнаружены 2 морфологически различные стадии (гапломорфа и дипломорфа), но и та и другая формы имеют одинаковые чешуйки на жгутиках.

Наличие жгутиковых чешуек не приурочено к какому-либо одному или группе близкородственных классов (табл. 2). Следовательно, ценность признака «наличие/отсутствие чешуек» невелика. В то же время форма и размеры жгутиковых чешуек, как уже отмечалось выше, видоспецифичны, а иногда характеризуют более крупные таксоны. Так, в разных классах зеленых водорослей ближайший к плазмалемме жгутика слой всегда образован мелкими квадратными и прямоугольными чешуйками (Melkonian, 1984).

Помимо мастигонем и чешуек на поверхности жгутиков некоторых протистов обнаружен довольно толстый войлокоподобный слой гликокаликса. Он характерен для зеленых водорослей, состоит из гликопротеинов и служит, вероятно, для распознавания партнера и улучшения контакта при спаривании гамет.

Происхождение покровных элементов жгутиков в онтогенезе клетки изучено недостаточно. Показано, что трубчатые мастигонемы хризовитного типа формируются в перинуклеарном пространстве и каналах ЭПР. Мастигонемы и жгутиковые чешуйки прازیнофитовых синтезируются, вероятно, в аппарате Гольджи.

В заключение описания поверхностных структур жгутиков отметим закономерности в их распределении по группам протистов и возможную связь их строения и биохимического состава.

1) Мастигонемы и жгутиковые чешуйки характерны только для свободноживущих протистов. Паразитические монады, а также многожгутиковые и ресничные формы всегда имеют гладкие жгутики.

Это общее положение не объясняет функцию мастигонем и чешуек. Обычно тем и другим приписывается функция созда-

ния вокруг жгутика определенно направленных токов жидкости, что может быть важно как для питания, так и для движения. Однако это предполагает восприятие мастигоном как жестко связанных с поверхностью жгутика структур. По-видимому, это далеко не так. Простые и трубчатые мастигономы являются тонкими и нежными образованиями, которые вряд ли могут сохранять свое положение (строго перпендикулярно к поверхности жгутика) во время его активного биения. Такие картины не удается получить и на фиксированных препаратах. Можно предположить, что опущение жгутиков увеличивает его диаметр и делает его биение более эффективным при движении и питании. Таким образом можно объяснить отсутствие (утрату?) мастигоном у многожгутиковых и ресничных форм, где эффективность работы двигательного аппарата достигается за счет большого количества ресничек.

2) Трубчатые мастигономы белковой природы встречаются только на переднем (двигательном) жгутике гетероконтов, или страминопиллов (табл. 2).

3) Простые мастигономы имеются только за пределами гетероконтов. Они характерны для бодонид, эвгленовых, части хлорофитовых и динофитовых.

4) Трубчатые мастигономы прازیнофитовых (состоящие из полисахаридов), а также простые мастигономы и чешуйки (также, по-видимому, состоящие из полисахаридов) обычно покрывают поверхность всех жгутиков клетки (табл. 2). Не составляют исключения и трубчатые двухчленные мастигономы криптофитовых. Их природа пока неизвестна, но они покрывают оба жгутика и обычно сочетаются с наличием чешуек и других типов мастигоном.

Аксонема и параксиальные структуры

Осевой скелет ундулиподии представлен аксонемой, состоящей, как правило, из одной пары центральных и девяти пар периферических микротрубочек (рис. 4.20). Отклонения от этой формулы (9+2) встречаются, но среди протистов они редки и характерны для жгутиков некоторых зооспор и гамет, или нефункционирующих ундулиподий. В таких случаях, как правило, происходит редукция центральной пары микротрубочек.

Однако у малоподвижных жгутиков пелобиионтид часто появляются дополнительные микротрубочки в аксонеме.

Более детальные исследования аксонемы выявили другие особенности этой структуры, оказавшейся чрезвычайно сложной по строению и составу. Достаточно сказать, что компоненты аксонемы образованы более чем 250 различными белками! Две центральные микротрубочки одеты общим чехлом из тонкого материала. Чехол соединяется при помощи радиальных спиц с периферическими дублетами, образованными А- и В-трубочками. Помимо радиальных спиц от А-трубочки отходят и другие боковые выросты: динеиновые ручки и нексиновые мостики (рис. 4.20). Сократимые динеиновые ручки направлены в сторону соседнего дублета и обуславливают изгибание аксонемы за счет скольжения дублетов микротрубочек относительно друг друга. Нексиновые мостики жестко связывают соседние дублеты между собой в области переходной зоны (см. ниже), которая не подвергается изгибаниям.

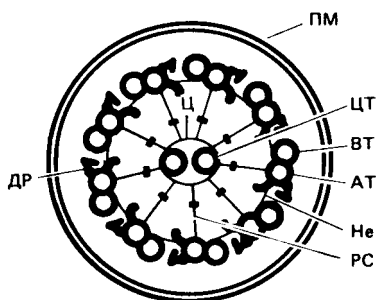


Рис. 4.20. Схема строения аксонемы жгутика на поперечном срезе. (По разным авторам.) Вид от основания к дистальному концу жгутика. ат – А-трубочка, вт – В-трубочка периферического дублета, др – динеиновые ручки, не – нексиновые мостики, пм – плазматическая мембрана, рс – радиальные спицы, ц – центральная оболочка (общий чехол) вокруг центральных микротрубочек аксонемы.

В дополнение к микротрубочкам аксонемы в жгутиках могут развиваться и другие структурные элементы. К ним относится параксиальный тяж (рис. 4.15), развитый у трихомонад, эвгленовых, кинетопластид, динофитовых, пединеллид, пелагофитовых и некоторых бикозооцид. Параксиальный тяж состоит из микрофиламентов, располагается вдоль аксонемы по всей длине жгутика или его части. Жгутики с параксиальными тяжами часто прилегают к поверхности клетки. Это

создает предпосылки для образования так называемых ундулирующих мембран.

Переходная зона

Это проксимальная часть аксонемы, расположенная на уровне выхода жгутика из клетки (рис. 4.14). Ее размеры определяются расстоянием между кинетосомой и проксимальными концами центральных микротрубочек аксонемы. В коротких переходных зонах центральные микротрубочки начинаются почти на уровне плазмалеммы, в длинных – выше нее, иногда даже на расстоянии 1 мкм. В большинстве переходных зон имеется одна поперечная пластинка, хотя известны случаи, когда она отсутствует или их количество увеличивается до 2–3, а у некоторых инфузорий даже до 4. Часто в центре поперечной пластинки имеется утолщение, называемое аксосомой. Кроме поперечной пластинки, в этой части жгутика встречаются и другие образования, играющие, по-видимому, значительную роль в укреплении жгутика в месте выхода его из клетки. Структуры, при помощи которых достигается выполнение этой функции, довольно разнообразны и часто характеризуют крупные таксоны протистов (табл. 3). Например, для зеленых водорослей и наземных растений характерно звездчатое образование (рис. 4.21), для большинства страминопиллов – одинарная или двойная спираль (рис. 4.22), для хоанофлагеллат – центральный филамент (рис. 4.23), а для некоторых протистов – цилиндрическое образование или концентрические кольца, связанные с А-трубочками аксонемы.

Кинетосома, или базальное тело

Кинетосома, или базальное тело жгутика/реснички, представляет собой полый цилиндр, стенка которого образована девятью триплетами микротрубочек, обычно соединенных между собой фибриллярными мостиками. А- и В-трубочки кинетосомы те же, что и в аксонеме, а третья (С-трубочка) принадлежит только кинетосоме, прилегая к В-трубочке. Дистальный конец жгутиковой кинетосомы, как правило, связан с плазмалеммой клетки при помощи переходных фибрилл (Рис. 4.14, 4.21–4.23). В центре проксимальной части кинетосомы находится так называемая ось со спицами, характерная также для

Таблица 3. Особенности строения переходных зон жгутиков и ресничек у протистов

ТАКСОН	длинная	короткая	переходная спираль	звездчатая структура	центральный филамент	концентрически не кольца
Chytridiomycota	-	+	-	-	-	+
Chlorophyta	-	+	-	+	-	-
Chrysophyceae	-	+	1-2	-	-	-
Bicosoecida	-	+	-	-	-	+
Pelagophyceae	-	+	-	-	-	+
Eustigmatophyceae	-	+	1	-	-	-
Phaeophyceae	-	+	-	-	-	-
Raphidophyceae	-	+	-	-	-	-
Haptophyta	+	-	-	-	-	-
Oomycetes	-	+	1-2	-	-	-
Labyrinthulida	-	+	-	-	-	-
Thraustochytrida	-	+	2	-	-	-
Opalinata	-	+	2	-	-	-
Proteromonadea	-	+	2	-	-	-
Hyphochytridea	-	+	2	-	-	-
Pedinellophyceae	-	+	1	-	-	-
Cryptophyta	+	-	-	-	-	-
Euglenoidea	+	-	-	-	-	-
Kinetoplastidea	+	-	-	-	-	-
Choanomonada	+	-	-	-	+	-
Polymastigota	-	+	-	-	-	-
Dinophyta	-	+	-	-	-	-
Ciliophora	-	+	-	-	-	+
Apicomplexa	-	+	-	-	-	-
Plasmodiophora	-	+	-	-	-	+
Protostelia	-	+	-	-	-	+
Cercomonadea	-	+	-	-	-	+
Heliozoa (<i>Dimorpha</i> , <i>Tetradimorpha</i>)	-	+	-	-	-	+
Hemimastigida	-	+	-	-	-	+
Thaumatomonadida	-	+	-	-	-	+

Обозначения: "-" - отсутствует, "+" - имеется, 1 - одинарная спираль, 2 - двойная спираль.

кинетосом и центриолей многоклеточных животных. Триплеты кинетосомы, как и дублеты аксонемы, ориентированы таким образом, что при взгляде на поперечный срез жгутика из клетки наружу динеиновые ручки (а на уровне кинетосомы – наклон триплета внутрь) направлены по часовой стрелке (рис. 4.20), а при взгляде снаружи – против часовой стрелки. Это правило ши-

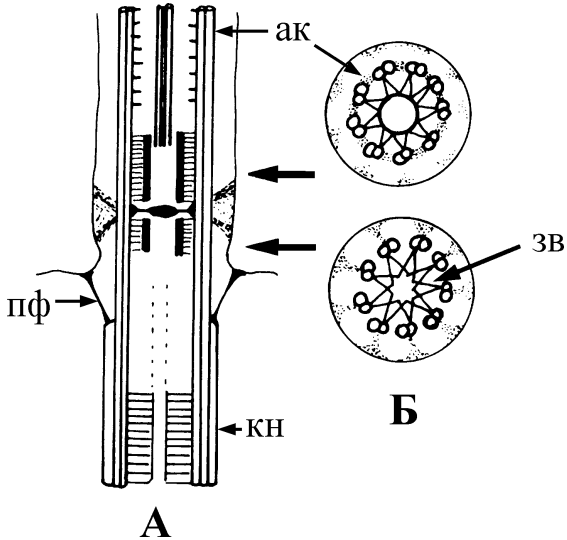


Рис. 4.21. Строение переходной зоны жгутика у зеленых водорослей на продольном (А) и поперечных (Б) срезах. (По: Grain et al., 1988.) Большие стрелки указывают места соответствующих поперечных срезов.
ак – аксома, зв – звездчатая структура, кн – кинетосома, пф – переходные фибриллы.

роко используется для определения точного положения отходящих от кинетосомы корешков при 3-мерной реконструкции жгутикового аппарата по ультратонким срезам.

Длина кинетосомы варьирует у разных видов от 50 до 1300 нм. Большинство мастигофор имеет 2 жгутика и 2 соответствующие кинетосомы. Даже у инфузорий кинетосомы в рядах (кинетах) преимущественно собраны попарно. У одножгутиковых видов тоже, как правило, 2 кинетосомы, одна из которых безжгутиковая (рис. 4.14). Очевидно, что двужгутиковое состояние является наиболее широко распространенным и, по-видимому, эволюционно консервативно. Одножгутиковое состояние монад принято объяснять редукцией второго жгутика, которая в крайнем варианте может приводить к исчезновению и кинетосомы. Те организмы, которые имеют только один жгутик и одну кинетосому, принято называть истинно одножгутиковыми. В на-

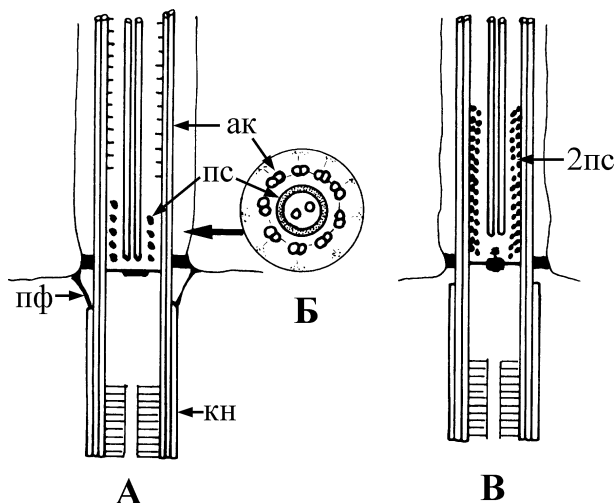


Рис. 4.22. Строение переходной зоны жгутика у хризифитовых на продольном (А) и поперечном (Б) срезах, и у зооспор оомицетов на продольном срезе (В). (По: Grain et al., 1988.) ак – аксома, кн – кинетосома, пс – одинарная переходная спираль, 2пс – двойная переходная спираль, пф – переходные фибриллы.

стоящее время описано не более 10 истинно одножгутиковых видов.

Кинетосомы часто бывают связаны между собой фибриллярными мостиками и окружены электронно-плотным веществом, от которого берут начало их корешки. Базальные тела могут располагаться параллельно друг другу, особенно это характерно для многожгутиковых протистов и инфузорий, под острым, прямым или тупым углами, а также бывают развернуты под углом 180° (так называемое антипараллельное положение кинетосом). Показано, что у некоторых зеленых водорослей даже в течение онтогенеза клетки возможна переориентация кинетосом, скажем, с параллельного положения на антипараллельное.

Корешковая система

Корешками обычно считаются фибриллярные и микротрубочковые структуры, которые отходят непосредственно от кинетосом, или соединяются с ними короткими фибриллярными

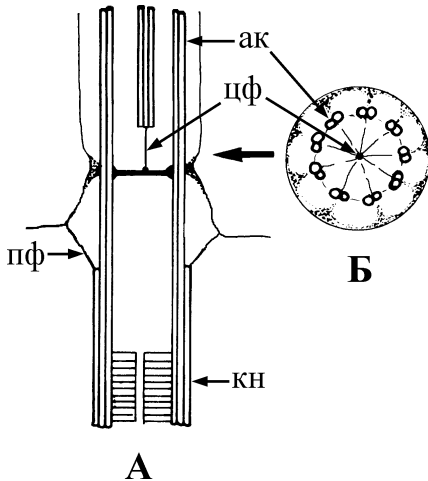


Рис. 4.23. Строение переходной зоны жгутика у воротничковых жгутиконосцев на продольном (А) и поперечном (Б) срезах. (Ориг.).
 ак – аксонема, кн – кинетосома, пф – переходные фибриллы, цф – центральный филамент.

связками, или начинаются в слое аморфного материала, окружающего базальное тело жгутика (рис. 4.14). Фибриллярные корешки могут быть поперечно-исчерченными и простыми. Простые, или неисчерченные, корешки встречаются сравнительно редко. Среди поперечно-исчерченных корешков различают фибриллы системы I, которые имеют короткий период исчерченности (25–35 нм), состоят из структурного белка ассамблина, несократимы и обычно ассоциированы с микротрубочками; и фибриллы системы II с периодом исчерченности более 80 нм, которые образованы другим белком - центрином, - способны медленно сокращаться и не связаны с микротрубочками.

Микротрубочковые корешки образованы лентами или пучками микротрубочек, а иногда и одиночными микротрубочками. Их строение и взаимное расположение весьма разнообразно (рис. 4.24–4.27).

Оба типа корешков выполняют прежде всего ту же функцию, которую выполняют корни у растения, закрепляя жгутик в теле клетки. Об этом свидетельствует тот факт, что жгутики без корешков не встречаются. Даже в тех исключительно редких случаях, когда они не обнаружены (*Pelagomonas*), следует предполагать, что они просто не выражены морфологически (например, представлены многочисленными одиночными филамента-

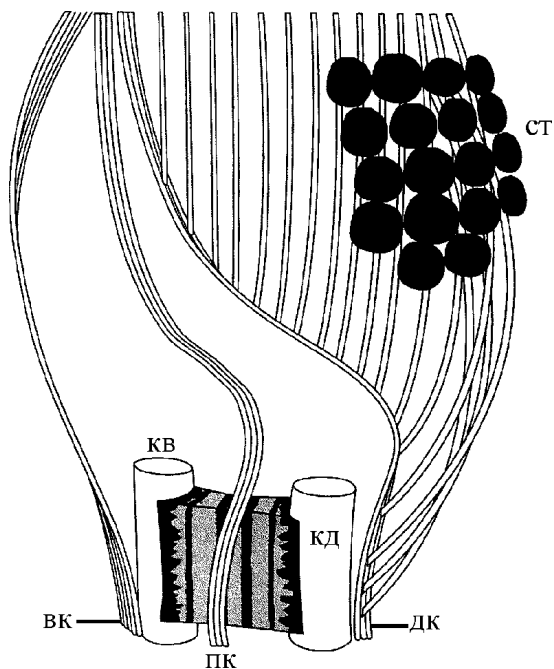


Рис. 4.24. Строение корешковой системы у эвгленовых. (По: Inouye, 1993.)

вк – вентральный корешок (направляется к рото-глоточным структурам клетки), дк – дорсальный корешок с отходящими от него вторичными микротрубочками, которые фиксируют положение глобул глазка, или стигмы (ст), пк – промежуточный корешок (выстилает жгутиковый резервуар), кв – кинетосома вентрального жгутика связана фибриллярным мостиком с кинетосомой дорсального жгутика (кд).

ми, которые не заметны на ультратонких срезах). Об этом свидетельствуют многочисленные факты изоляции цитоскелета у самых разных протистов. При разрушении клетки детергентами ядро остается связанным с кинетосомами, независимо от того, обнаружены ядерные корешки на ультратонких срезах или нет. Более того, при утрате кинетосом вместе с корешками жгутик может прикрепляться своим основанием к каким-либо другим структурам клетки. Удивительный случай описан при делении клетки зеленой водоросли *Chlorogonium elongatum*

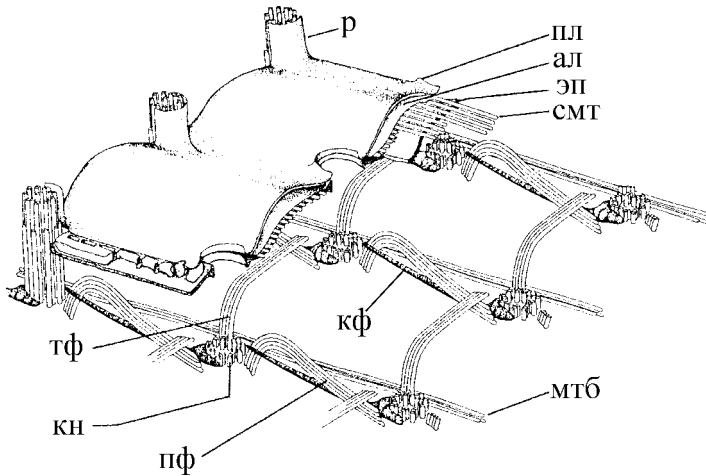


Рис. 4.25. Обобщенная схема строения соматического кортекса у инфузорий. (По: Margulis et al., 1993.) Передний конец клетки находится слева.

ал – альвеолы пелликулы, кн – кинетосома, кф – кинетодесмальный филамент (из микрофиламентов), мтб – лента базальных микротрубочек, пл – плазмалемма, пф – постцилиарная фибрилла (из микротрубочек), р – ресничка, смт – субпелликулярные микротрубочки, тф – трансверсальная фибрилла (из микротрубочек), эп – эпиплазма.

(Hoops, Witman, 1985). При подготовке к митозу кинетосомы этого протиста покидают свои жгутики и мигрируют вместе с корешками к полюсам ядра, где в дальнейшем участвуют в его делении как центриоли. Параксиальный конец аксономы (на уровне переходной зоны) прикрепляется вновь образованными фибриллярными корешками к поверхности митохондрии, которая выдвигается в апикальную зону клетки. Таким образом, оставшиеся без кинетосом жгутики продолжают активно работать, а клетка не меняет своего двигательного поведения и сохраняет те же фототактические реакции, что и перед делением.

Микротрубочковые корешки выполняют цитоскелетную функцию. Проходя под покровами или в глубь цитоплазмы клетки, они определяют и поддерживают ее форму. Это особенно важно для организмов с тонкими покровами, не способными поддерживать, скажем, вытянутую форму клетки. Напри-

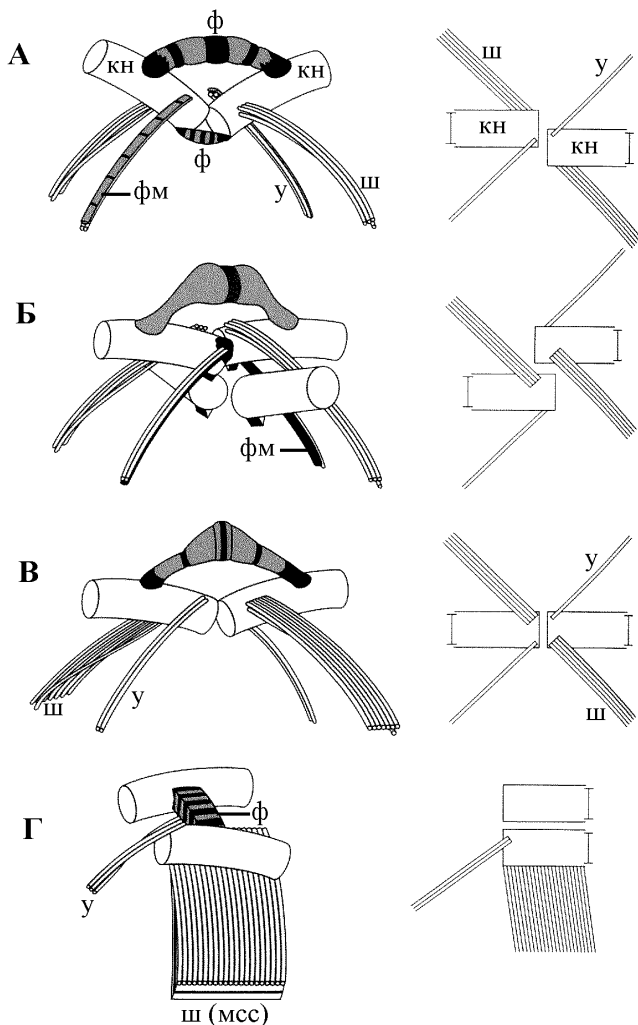


Рис. 4.26. Основные типы организации жгутикового аппарата у зеленых водорослей. (По: Иноуэ, 1993.)

Левая колонка – вид сбоку, правая колонка – с переднего конца клетки. А – хлорофитовые, Б – ульвовые, В – требоуксиевые, Г – харовые. кн – кинетосомы, мсс – многослойная структура, у – узкий корешок, ф – фибриллярные связки между кинетосомами, фм – фибриллярный материал, ассоциированный с узкими микротрубочковыми корешками, ш – широкий корешок.

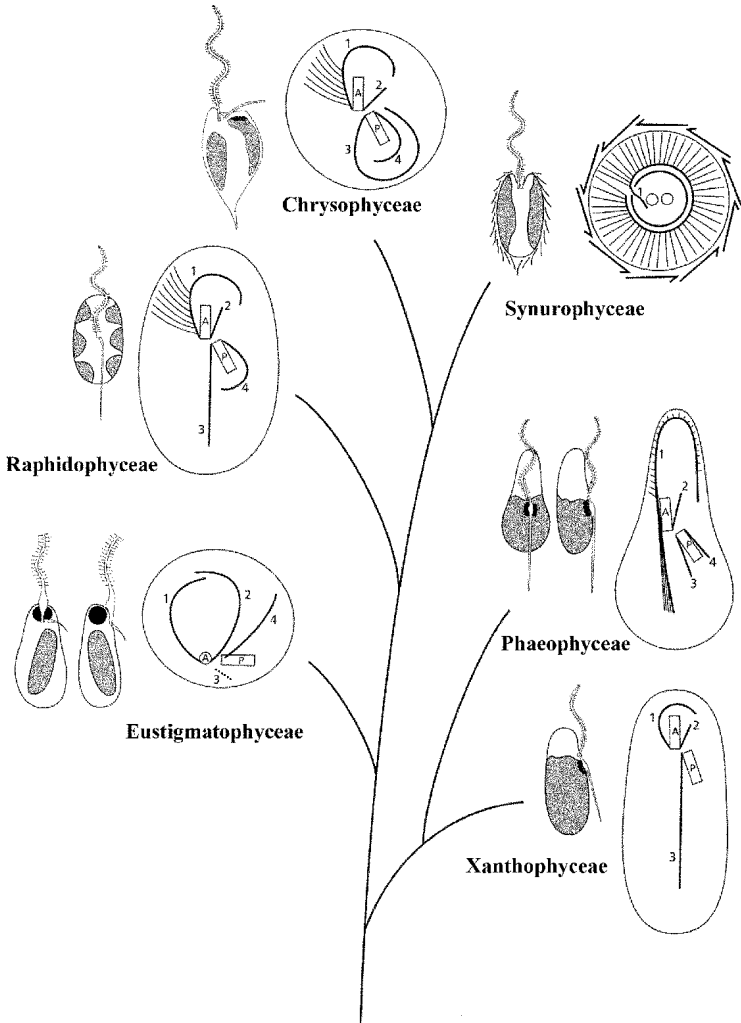


Рис. 4.27. Многообразие корешковых систем жгутиков у охрофитов. (По: Inouye, 1993.)

Представлено в виде возможного филогенетического древа, построенного на основании сиквенса генов РНК малой субъединицы рибосом. А – кинетосома переднего жгутика, Р – кинетосома заднего жгутика, номерами 1–4 обозначены гомологичные микротрубочковые корешки.

мер, клетка бодонид (кинетопластиды) покрыта плазмалеммой, однако ее передний конец имеет глубокую инвагинацию в виде жгутикового кармана и выступ в виде рострума. И та, и другая структура укреплены микротрубочковыми корешками.

Показано, что у гамет харовых водорослей они выполняют и морфогенетическую функцию. Так, во время созревания гаметы, которая исходно имеет форму шара, в ней вырастает широкий корешок из микротрубочек, идущий вдоль клетки. По мере роста корешка клетка вытягивается, а затем спирально закручивается вокруг продольной оси, что также определяется изменением формы корешка при его дальнейшем развитии.

Наиболее развитая система корешков свойственна крупным жгутиконосцам и инфузориям, а также тем протистам, у которых длина двигательного жгутика значительно превышает длину тела. Степень развития корешков зависит также от наличия или отсутствия аппарата питания (губа, цитостом, глотка и другие).

Перед делением клетки происходит удвоение кинетосом, которые затем расходятся в дочерние особи. Детали этого процесса пока еще слабо изучены. Показано, что для некоторых хризофитовых и зеленых водорослей с двумя жгутиками характерен полуконсервативный тип деления кинетиды (рис. 4.28). Сначала рядом с каждой кинетосомой формируется дочерняя. Затем обе пары кинетосом расходятся в дочерние клетки и после переориентации занимают свое окончательное положение. При этом каждая дочерняя клетка наследует одну «старую» кинетосому и одну «новую», образовавшуюся перед митозом в результате удвоения. При этом кинетосома переднего жгутика материнской клетки становится кинетосомой заднего жгутика дочерней клетки, а кинетосома переднего формируется заново.

Консервативный тип деления кинетиды описан пока только для миксомицета *Physarum polycephalum* (Wright et al., 1980). В одной дочерней клетке кинетосома переднего жгутика остается прежней, а в другой клетке кинетосома заднего жгутика становится кинетосомой переднего. Вновь образовавшиеся кинетосомы сначала формируют кинетосомы задних жгутиков, а в следующей генерации клеток становятся базальными телами передних жгутиков.

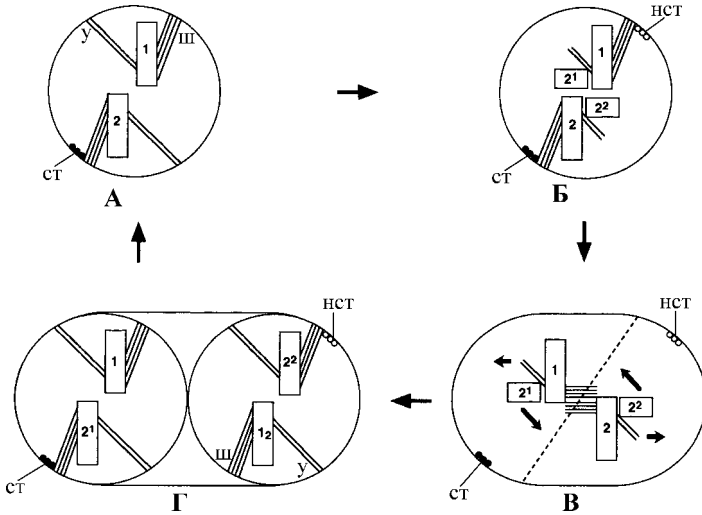


Рис. 4.28. Цикл развития жгутиков у зеленой водоросли *Spermatozopsis*. (По: Lechtreck et al., 1997.) А – интерфазное состояние, Б – удвоение кинетосом перед делением ядра, В – переориентация кинетосом во время деления клетки, Г – формирование дочерних кинетид на поздней стадии деления клетки. нст – новая стигма, ст – стигма, у – узкий микротрубочковый корешок, ш – широкий микротрубочковый корешок. 1, 2 – кинетосомы в интерфазной клетке, 2', 2'' – дочерние кинетосомы, 1₂ – кинетосома 2 родительской клетки, которая превращается в кинетосому 1 дочерней клетки.

Поведение жгутиков может быть различно. У одних видов они теряются (втягиваются в клетку или отбрасываются) перед началом митоза, а после его завершения вырастают вновь. У других жгутики не исчезают, а наоборот, вновь образовавшиеся кинетосомы сразу дают новые жгутики, которые присутствуют на всех стадиях деления клетки.

Кинетосомы (или их корешки) многих жгутиконосцев могут участвовать и в делении ядра в качестве ЦОМТов митотического веретена. Жгутики при этом обычно исчезают, а пары кинетосом мигрируют к полюсам делящегося ядра.

Гомология корешков

Большое значение для выяснения родственных отношений между протистами имеет установление гомологичных структур

(в частности, корешков). Первоначально гомология корешков была установлена у инфузорий. Их кинетида обычно характеризуется наличием трех корешков: одного фибриллярного (кинетодесмальный филамент) и двух микротрубочковых (трансверсальная фибрилла и постцилиодесма) (рис. 4.29). В пределах этого таксона была прослежена трансформация дериватов кинетосом и показаны пути их эволюции. В результате была произведена ревизия всей макросистемы инфузорий, опиравшейся ранее на признаки ротовой цилиатуры, и предложена новая классификация. Интересно, что сходные результаты при построении системы инфузорий были независимо получены в США Д.Линном (D. Lynn) и в России Л.Н.Серавиным и Э.П.Герасимовой примерно в одно и то же время (1976–1981 годы).

В конце 70-х была продемонстрирована гомология микротрубочковых корешков у зеленых водорослей (рис. 4.26) и жгутиковых клеток высших растений (Stewart, Mattox, 1975, Moestrup, 1978, Melkonian, 1982, Sluiman, 1983), что привело, в конечном счете, к перестройке всей системы зеленых водорослей и признанию монофилетичности всей группы: Chlorophyta, Charophyta и Plantae.

Позднее были получены доказательства гомологии дорсального и вентрального корешков у эвгленовых и кинетопластид. У тех и других они расположены латерально, начинаются соответственно от кинетосомы переднего и заднего жгутиков и укрепляют стенки жгутикового кармана или резервуара (Brugerolle et al., 1979, Kivik, Walne, 1984, Frolov, Karpov, 1995).

В начале 90-х была показана гомология микротрубочковых корешков у хризифитовых и близких к ним гетероконтных водорослей и зооспоровых грибов (Andersen, 1991). Для каждой кинетосомы характерно наличие пары микротрубочковых корешков, причем от кинетосомы опущенного жгутика обычно отходит ребристый корешок (рис. 4.27).

В последнее время показана гомология корешков у церкмоннад, протостелид и миксогастриевых (Karpov, 1997). В настоящее время усиленно ведутся поиски гомологичных корешков, объединяющих все группы протистов (Moestrup, 2000).

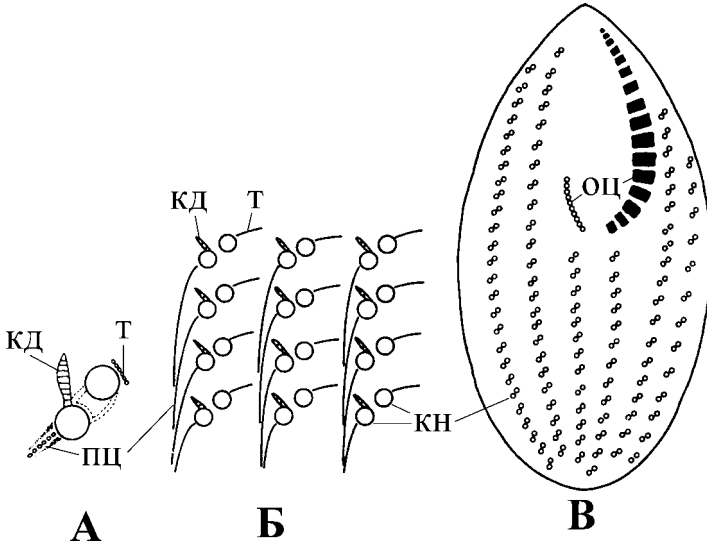


Рис. 4.29. Организация кинетиды и кинетома у инфузорий. (По: Lynn, Small, 1981.)

А – структура соматической кинетиды, Б – строение соматических кинет, В – организация кинетома (соматической и оральной цилиатуры). кд – кинетодесмальный филламент, кн – кинетосомы соматической цилиатуры, оц – оральная цилиатура, пц – постцилиарная фибрилла, т – трансверсальная фибрилла.

Понятие кинетиды

Для общего определения жгутикового/ресничного аппарата часто используется понятие «кинетида». Определение этого понятия для протистов не вполне четкое, т.к. первоначально было разработано только для инфузорий. Весь двигательный аппарат инфузорий обычно называется кинетом. Он состоит из рядов ресничек, которые определяются как кинеты. Кинетида же представляет собой «элементарную» структурно-функциональную единицу кинеты или всего кинетома (рис. 4.29). Для жгутиконосцев, имеющих 1–2 жгутика, понятие кинетома и кинетиды совпадают. Наиболее консервативная часть кинетиды – кинетосомы, количество которых в кинетиде подавляющего большинства протистов равно двум. Двухкинетосомальное состояние кинетиды распространено наиболее широко, хотя есть

и истинно одножгутиковые формы (см. выше) и некоторые многожгутиковые (опалиниды), у которых кинетосомы непарные.

Для полимастигин (дипломонады, оксимонады, парабазалии) характерно объединение жгутиков с ядром в единый морфо-функциональный комплекс (рис. 4.30). Его принято называть кариомастигонтом. Обычно кариомастигонт содержит 4 жгутика и 4 кинетосомы, объединенные попарно. Поскольку пары кинетосом часто не связаны друг с другом морфологически, можно считать, что кариомастигонт содержит две кинетиды и одно ядро. Такая ситуация характерна для многих четырехжгутиковых протистов. По-видимому, такой кинетом сформировался в процессе эволюции путем удвоения двухкинетосомальной кинетиды.

У протистов наблюдаются как процессы редукции двухкинетосомальной кинетиды, так и ее полимеризация. Их можно проследить в рамках того или иного монофилетичного таксона. Так, было показано, что исходной для зеленых водорослей является двухкинетосомальная кинетиды. В результате ее удвое-

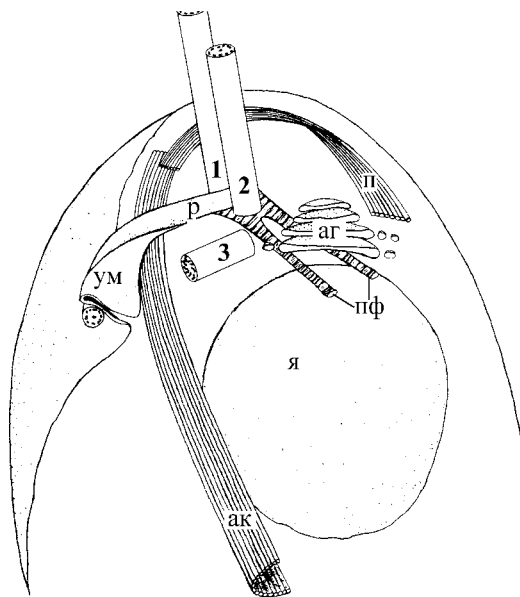


Рис. 4.30. Схема строения переднего конца тела трихомонады *Ditrichomonas honigbergii*. (По: Farmer, 1993.)
 аг – аппарат Гольджи, ак – аксостиль, п – пельта, пф – парабазальные фибриллы, р – кинетосома рекуррентного жгутика, ум – ундулирующая мембрана, я – ядро. Пронумерованы кинетосомы, от которых отходят жгутики.

ния появился наиболее распространенный среди них четырехжгутиковым тип кинетиды, подвергшийся в дальнейшем процессам редукции как жгутиков, так и кинетосом вплоть до истинно одножгутиковой кинетиды *Micromonas* (рис. 4.31). Эта же двухкинетосомальная кинетида дала начало и кинетому гаметы и зооспор эдогониевых водорослей, насчитывающему десятки жгутиков (Pickett-Heaps, 1971).

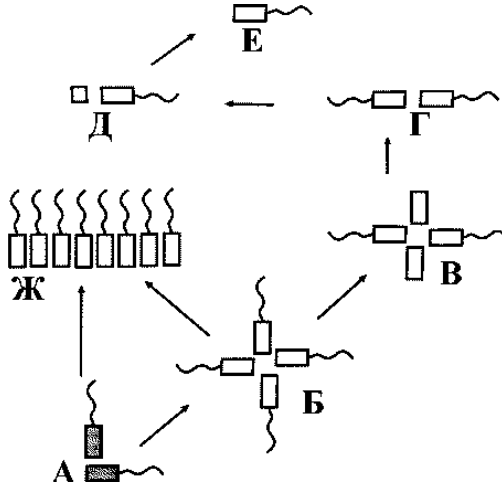


Рис. 4.31. Предполагаемые пути эволюции кинетиды у зеленых водорослей. (По: Карпов, 1993.)

А – исходная двухкинетосомальная кинетида (современные спермии харовых водорослей), Б – удвоение кинетиды (современные прازیнофитовые – *Pyramimonas*), В – редукция жгутиков (современные прازیнофитовые), Г – редукция кинетосом (современные *Chlamydomonas*), Д – полная редукция жгутика и частичная редукция одной из кинетосом (*Pedinomonas*), Е – полная редукция одной из кинетосом (*Micromonas*), Ж – полимеризация жгутиков (современные зооспоры и спермии эдогониевых).

Полимеризация кинетиды у полимастигин (диплоноад, оксимонад и парабазалий) – генеральная линия эволюции. Исходным для них, по-видимому, должен считаться кариомастигонт с двумя парами кинетосом, которые тесно связаны с ядром (рис. 4.32). У диплоноад происходит удвоение кариомасти-

гонта, что приводит к появлению двухлучевой или даже билатеральной симметрии у особей, обладающих двумя ядрами и 8 жгутиками. Дальнейшее развитие этого пути полимеризации кариомастигонта находит отражение у оксимонад (рис. 4.32). В некоторых родах оксимонад число кариомастигонтов достигает сотен на одну клетку.

Такой же тип полимеризации всего кариомастигонта характерен также для трихомонад из отряда *Calonymphyda*. Для большинства же их отмечена полимеризация только кинетиды, что имеет место у многожгутиковых гипермастигин с одним ядром (рис. 4.32).

Недавно была обнаружена свободноживущая анаэробная трихомонада *Ditrichomonas honigbergii* (Farmer, 1993), у кото-

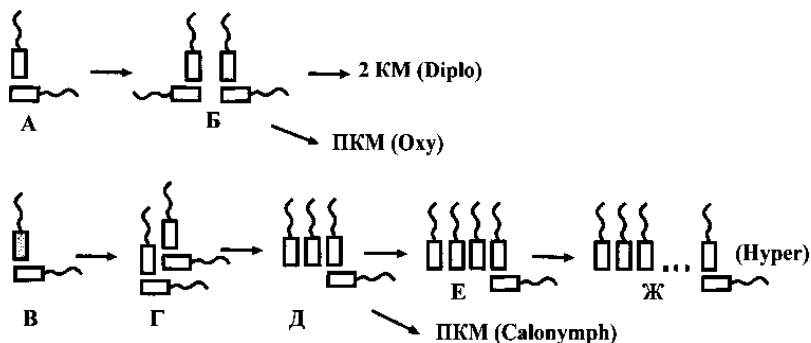


Рис. 4.32. Предполагаемые пути полимеризации кинетиды у полимастигин. (Ориг.).

А–Б – путь полимеризации кинетиды у дипломонад и оксимонад. А – исходная двухкинетосомальная кинетиды (гипотетическая), Б – удвоение кинетиды (ретортамонады), что приводит в дальнейшем к образованию устойчивой связи кинетиды с ядром и формированию двух кариомастигонтов (2 КМ) у дипломонад и поликариомастигонтов (ПКМ) у оксимонад. В–Ж – путь полимеризации кинетиды у парабазалий. В – исходная двухкинетосомальная кинетиды (гипотетическая), Г – удвоение кинетиды (*Ditrichomonas*), Д – переориентация кинетосом, что приводит к образованию устойчивого кариомастигонта (трихомонады) и дальнейшей его полимеризации с формированием поликариомастигонта (ПКМ) у калонимфид, Е – увеличение числа передних жгутиков (трихомонады), Ж – полимеризация кинетиды (гипермастигины).

рой 4 кинетосомы расположены попарно (рис. 4.30). Это попарное расположение кинетосом указывает, по-видимому, как и у других полимастигин, на исходное двухкинетосомальное состояние кинетиды у предков всех полимастигин.

Полимеризация кинетиды от 2 исходных кинетосом отмечается также у протеромонад и ведет к многожгутиковости опалинат. Наиболее яркий пример такого типа полимеризации кинетиды демонстрируют инфузории (рис. 4.29). Их кинетом формируется на основе полимеризации двух кинетосом (Lynn, 1991) и подвергается в дальнейшем глубокой морфологической и функциональной дифференцировке, часто ведущей к олигомеризации кинетома (Догель, 1951).

Обобщая, можно заключить, что полимеризация кинетиды у протистов чаще всего начинается с бикинетосомального состояния, и первый этап этой полимеризации в подавляющем большинстве случаев ведет к удвоению кинетиды. В дальнейшем, если устанавливается прочная связь с ядром и формируется кариомастигонт, полимеризации подвергается весь кариомастигонт, что приводит к появлению многоядерных и многожгутиковых протистов. Если же связь с ядром непрочная, полимеризация кинетиды идет независимо от ядра.

Принято считать, что поскольку бикинетосомальное состояние наиболее широко распространено среди протистов, то оно и является наиболее древним. Как мы видели, оно действительно наиболее консервативно, т.к. почти во всех группах протистов полимеризация начинается именно с 2 кинетосом. Кинетосомы и центриоли имеют одинаковое строение, поэтому и происхождение кинетосом легко объяснить, если предположить, что центриолярный аппарат клетки был первичен. Тогда в эволюционном смысле кинетосомы – это центриоли, у которых выросли жгутики. Это наиболее общепринятая в настоящее время точка зрения на происхождение жгутиков и ресничек.

Однако помимо этого широко представленного пути полимеризации кинетиды у протистов имеет место и другой, идущий, по-видимому, на основе одной кинетосомы (Карпов, 1993). Он характерен для некоторых хитридиевых грибов, протостелид (*Mucromycetes*) и шизопиренид (*Heterolobosea*). Их жгутико-

вые стадии имеют, как правило, непостоянное для вида число кинетосом, при этом каждая кинетосома обладает индивидуальным набором корешков. Эти примеры свидетельствуют о возможном пути становления кинетиды протистов на основе однокинетосомального состояния.

Такое положение противоречит общепринятым представлениям о происхождении кинетиды из центриолей. Однако и его нельзя исключать из возможных путей становления кинетиды у эукариот. В конце концов, появление центриолей тоже должно быть объяснено. Кроме того, эволюционно консервативные состояния (в данном случае бикинетосомальное) не обязательно должны быть наиболее древними, а предковая форма (однокинетосомальное состояние) может встречаться весьма редко. Поэтому следует признать вполне вероятным и путь становления кинетиды эукариот на основе однокинетосомального состояния кинетиды.

4.2.2. Функции жгутика/реснички

Основная функция жгутика – движение. В активной работе жгутика движущим началом являются периферические микротрубочки и их динеиновые ручки, обладающие АТФ-азной активностью. На изолированных дублетах микротрубочек аксонемы показано, что при добавлении АТФ происходит скольжение дублетов относительно друг друга. Находясь в составе жгутика, дублеты связаны друг с другом и с центральными микротрубочками, формируя длинный цилиндр. Поэтому скольжение дублетов относительно друг друга, вызванное работой динеиновых ручек, приводит к изгибанию аксонемы. Центральные микротрубочки выполняют при этом опорную функцию. Исследования мутантов *Chlamydomonas reinhardtii* показали, что внутренние динеиновые ручки вызывают изгибание жгутика и определяют размер и форму волны биения. Наружные ручки усиливают этот эффект и увеличивают частоту биения. Недавно было установлено, что центральные микротрубочки выполняют не только опорную функцию, но вместе с радиаль-

ными спицами взаимодействуют с внутренними ручками, контролируя форму биения жгутика (Porter, Sale, 2000).

Формы движения жгутика различны, но обычно это волнообразное изгибание с частотой до 50 колебаний в секунду. У большинства протистов биение жгутика происходит в одной плоскости. У инфузорий и многожгутиковых протистов движение ундулиподий организовано по типу метакрональных волн. При этом биение отдельной реснички состоит из двух этапов: рабочий удар и возвратное движение (рис. 4.33). Во время рабочего удара прямая ресничка совершает гребное движение спереди назад, а при возвратном движении она мягко волнообразно изгибается, возвращаясь назад уже по другой траектории (рис. 4.33), максимально приближенной к поверхности тела, и сводя к минимуму тормозное влияние. Таким образом, рабочий удар ресничек направляет движение клетки в противоположную сторону.

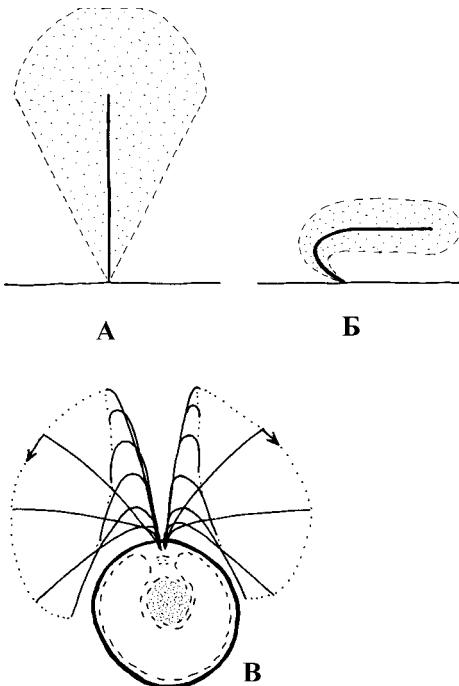


Рис. 4.33. Кинетика биения ресничек и жгутиков. (По: Sleight, 1991.)

При рабочем ударе (А) ресничка захватывает большую массу воды (ограничено пунктирной линией), чем при возвратном (Б) движении. В – форма биения жгутиков у пльвущей хламидомонады. Стрелками показано рабочее движение жгутиков.

Следует подчеркнуть, что с точки зрения физики передвижение в жидкости малых объектов, какими являются жгутиконосцы и инфузории, существенно отличается от движения крупных организмов (например, рыб). Вообще к движущемуся в воде или воздухе телу приложимы следующие силы: силы инерции движущегося тела и силы вязкости, связанные со скольжением слоев жидкости относительно друг друга. Отношение сил инерции к силам вязкости выражается числом Рейнольдса (R), которое прямо пропорционально размерам движущегося тела. Например, для крупной рыбы число R может составлять 1000, тогда как для жгутиконосца оно будет менее 0,01. Таким образом, если для рыбы силы вязкости пренебрежительно малы по сравнению с силами инерции, то для жгутиконосца, наоборот, силы инерции в сто раз меньше сил вязкости, и уже силами инерции можно пренебречь. Другими словами, как только жгутики или реснички перестают работать, клетка сразу же останавливается.

По сравнению с размерами тела клетки, прилегающий к ее поверхности ламинарный слой жидкости имеет значительную толщину. Поэтому во время рабочего удара расправленная ресничка захватывает и перемещает сравнительно большой объем жидкости (рис. 4.33). Во время возвратного движения ресничка пригибается к поверхности клетки и проходит вблизи него, поэтому объем захватываемой и перемещаемой жидкости значительно меньше, чем при рабочем ударе (рис. 4.33). Это и обеспечивает поступательное движение клетки. Метакрональные волны, пробегающие по поверхности тела многожгутиковых и ресничных протистов, могут быть организованы различным образом. В зависимости от направления рабочего удара по отношению к направлению распространения метакрональной волны различают симплектическую (рабочий удар направлен по ходу метакрональной волны), антиплектическую (рабочий удар направлен против волны) и диаплектическую (рабочий удар направлен под углом к волне) формы метакронии (рис. 4.34).

Диаплектическая форма метакрональной волны, в свою очередь, делится на 2 вида (рис. 4.34): леоплектическую (рабочий удар реснички направлен влево, если смотреть по ходу распро-

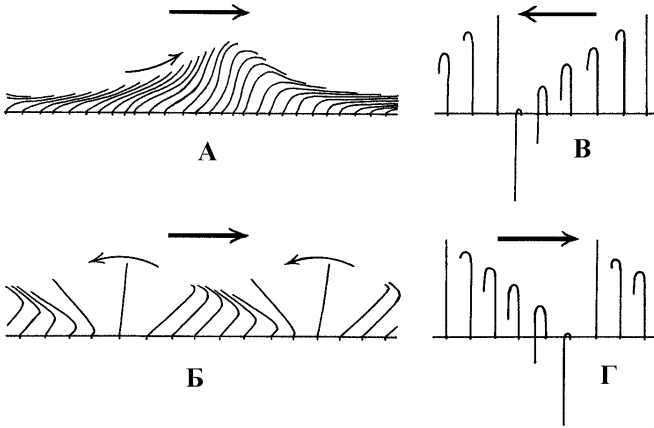


Рис. 4.34. Основные формы биения ресничек. (По: Sleight, 1989.)

Показана связь между направлением рабочего удара реснички (тонкая стрелка) и направлением метахрональной волны (толстая стрелка). На рис. В и Г (диалектическая форма) рабочий удар реснички направлен на читателя. А – симплектическая форма, Б – антиплектическая, В – леоплектическая, Г – дексиоплектическая.

странения волны) и дексиоплектическую (рабочий удар реснички направлен вправо, если смотреть по ходу распространения волны). Большинство ресничных полей у инфузорий демонстрируют диалектическую форму метахронии.

Жгутики и реснички часто используются также и для питания. При этом форма биения жгутика может меняться по сравнению с двигательным, а может оставаться неизменным. Формы биения жгутиков, вызываемых ими токов жидкости и направления движения клетки у различных протистов показаны на рисунке 4.35. Помимо движения и питания протисты используют жгутики для того, чтобы очищать поверхность тела от налипающих на него мелких посторонних частиц.

Многие хризомонады имеют редуцированный рулевой жгутик. Обычно в его основании расположено вздутие, представляющее часть фоторецепторного аппарата, т.е. жгутики могут выполнять и рецепторную функцию.

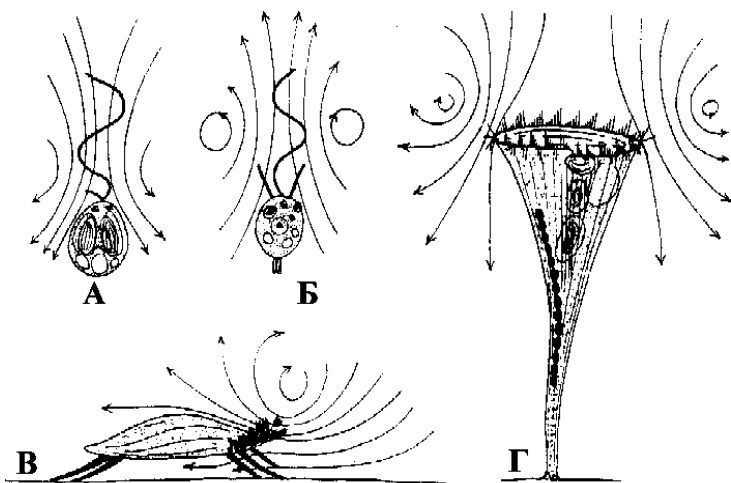
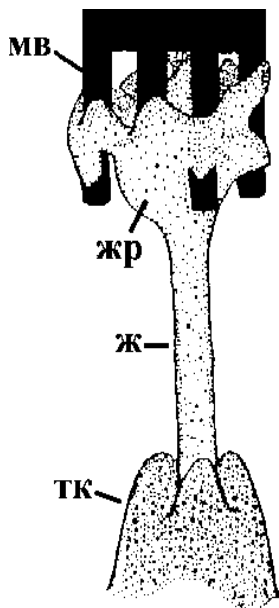


Рис. 4.35. Направление движения воды, вызываемое биением ресничек и жгутиков. (По: Sleight, 1989.)

А – хризомонада *Ochromonas*, Б – воротничковый жгутиконосец *Codonosiga*, В – инфузория *Euplotes*, Г – инфузория *Stentor*.



Среди жгутиконосцев имеются виды, проводящие большую часть жизненного цикла в прикрепленном состоянии. В этот период жгутик теряет обычную для него функцию движения и превращается в органеллу прикрепления: стебелек или ножку. Это характерно как для свободноживущих (рис. 2.32), так и для паразитических (рис. 4.36) форм.

Рис. 4.36. Схема прикрепления трипаномы к щеточной каемке кишечного эпителия при помощи видоизмененного жгутика. (По: Фролов, Скарлато, 1997.)

ж – жгутик, жр – жгутиковое расширение, мв – микровилли клетки кишечного эпителия, тк – тело клетки трипаномы.

4.2.3. Аксоподии

Аксоподии представляют собой конусовидные цитоплазматические выросты клетки (рис. 4.37). Они характерны для пединеллид, солнечников, полицистин, акантарий и феодарий, которых ранее объединяли в один тип Actinopoda именно по наличию аксоподий. Сейчас уже очевидно, что аксоподии могут появляться независимо в разных группах протистов. Обычно они выходят из клетки в виде радиальных лучей. Осевой скелет аксоподии составляет основа из микротрубочек, которая называется аксонема (как и аксонема жгутиков, но устроена иначе), или стереоплазма.

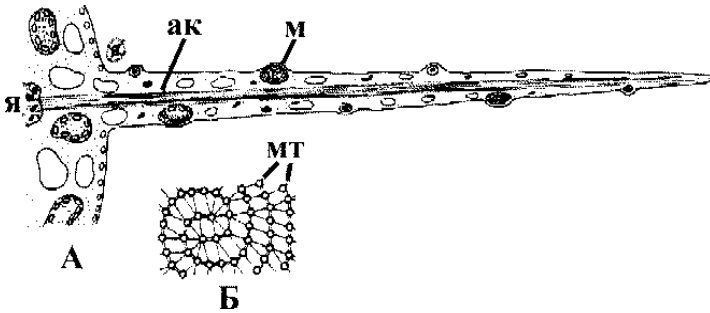

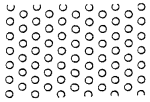

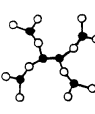

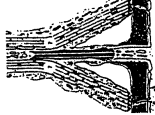
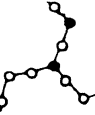
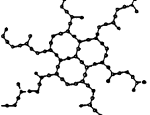
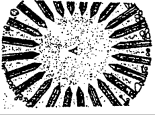
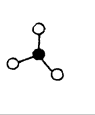
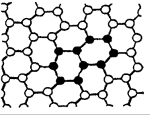

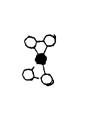
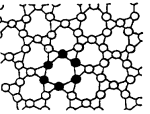
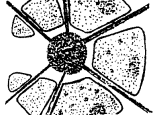
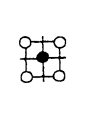
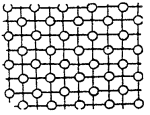
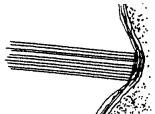

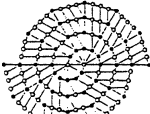
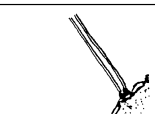
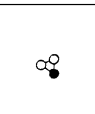
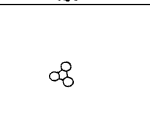


Рис. 4.37. Схема организации аксоподии у солнечника *Actinosphaerium* на продольном (А) и поперечном (Б) срезах. (По: Sleight, 1989.) ак – аксонема, м – митохондрия, мт – микротрубочки, я – ядро.

Аксонема окружена слоем цитоплазмы, содержащим мелкие органеллы и включения, который называют реоплазмой. Реоплазма находится в постоянном движении, что связано с пищевой и двигательной активностью аксоподии.

Микротрубочки стереоплазмы обычно связаны между собой поперечными мостиками и в целом формируют упорядоченную трехмерную структуру. Аксонемы разных актинопод довольно сильно различаются по строению. Микротрубочки могут иметь разное количество мостиков, или, как их принято называть, валентностей. Для образования трехмерных структур необходимо как минимум сочетание двухвалентных микротрубочек с

8			
7			
6			
5			
4			
3			
2			
1			
	A	Б	В

микротрубочками большей валентности. В результате образуются структуры аксонем, которые на поперечном срезе имеют различную конфигурацию и в некоторых случаях могут характеризовать определенные таксоны (рис. 4.38).

← Рис. 4.38. Обобщенная схема организации микротрубочек в аксонеме и их центров организации (ЦОМТ) у разных актинопод. (По: Febvre-Chevalier, Febvre, 1993.)
 А – строение центра организации микротрубочек, Б – структурная единица аксонемы, В – организация микротрубочек аксонемы на поперечном срезе. 1–2 – Pedinellidea: 1 – *Ciliophrys*: ЦОМТ распределен по поверхности ядра, микротрубочки образуют треугольник. 2 – *Actinophrys*, *Echinospaerium*: ЦОМТ распределен по поверхности ядра, микротрубочки образуют 2 спирали, закручивающиеся одна вокруг другой. 3–5 – Heliozoa: 3 – *Dimorpha*: один массивный ЦОМТ в инвагинации ядра. Микротрубочки 4-валентные образуют пересекающиеся квадраты. 4 – *Heterophris*, *Raphidiophrys*, *Acanthocystis*: один ЦОМТ, включающий трехслойный диск, или центропласт. Микротрубочки 4-валентные, образуют треугольники и шестиугольники. 5 – *Gymnosphaera*, *Hedraioophrys*, *Actinocoryne*, *Acantharia*: ЦОМТ без внутренней дифференцировки – аксопласт. Микротрубочки 3-валентные, образуют шестиугольники. 6–7 – *Acantharia*, *Polycystina*: 6 – *Acantharia*, *Polycystina*: ЦОМТы прилегают к мембране, ограничивающей стенку капсулы, но могут включаться и в ядерную шапочку (*Centroplastidiata*), или прилегать к периспикулярной мембране у акантарий. Микротрубочки 2- –3-валентные, формируют додекаэдр. 7 – *Polycystina*: ЦОМТ – один аксопласт в инвагинации ядра. Псевдо-«X» организация микротрубочек, формирующая изогнутые «палисады». 8 – *Phaeodaria*: ЦОМТ в виде полусферы непосредственно под стенкой центральной капсулы. Микротрубочки не связаны между собой мостиками.

Аксопласты и центропласты

Однако более существенное значение для таксономии имеет строение центров организации аксонем (рис. 4.38, 4.39, 4.40). У одних актинопод аксонемы формируются на поверхности ядра протиста (например, у *Pedinellidea*). В этом случае центр их организации как бы распределен по всей поверхности ядерной оболочки. Он почти не выражен морфологически, представляя собой небольшое электронно-плотное образование на поверхности наружной мембраны ядра. От этого уплотнения и начинаются микротрубочки аксоподии.

У других протистов аксонемы расходятся из одного центра, который может быть представлен аксопластом или центропластом (рис. 4.38, 4.39). Центропласт образован трехслойным центральным диском диаметром от 0,2 до 1,5 мкм, к которому с

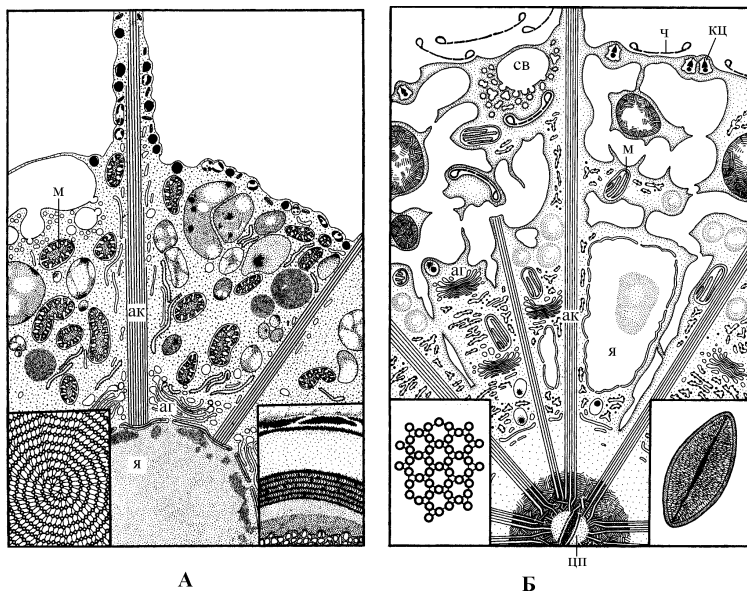


Рис. 4.39. Схема организации актинофридного (А) и центрохелидного (Б) солнечников. (По: Patterson, 1994.) Вставки: А: слева – аксонема на поперечном срезе, справа – строение стенки цисты; Б: слева – аксонема на поперечном срезе, справа – строение центропласта.
 аг – аппарат Гольджи, ак – аксоподии, кн – кинетоцисты, м – митохондрии с трубчатыми (А) и пластинчатыми (Б) кристами, св – сократительная вакуоль, цп – центропласт, окруженный центросферой, ч – чешуйки на поверхности клетки центрохелидных солнечников, я – ядро.

обеих сторон прилегают две плотные полусферы (рис. 4.39 Б). Аксопласт не имеет центрального диска и представлен, фактически, электронно-плотной аморфной массой, от которой расходятся микротрубочки аксоном (рис. 4.38). Расположение ЦОМТов относительно ядра в разных группах протистов может существенно различаться. У одних протистов они находятся снаружи ядра (рис. 4.39 Б), у других ядро охватывает участок цитоплазмы, в котором находится аксопласт, а расходящиеся от него аксономы пронизывают ядро, проходя в специальных каналах (рис. 4.38, 3). Большое разнообразие в этом отношении демонстрируют полицистины, феодарии и акан-

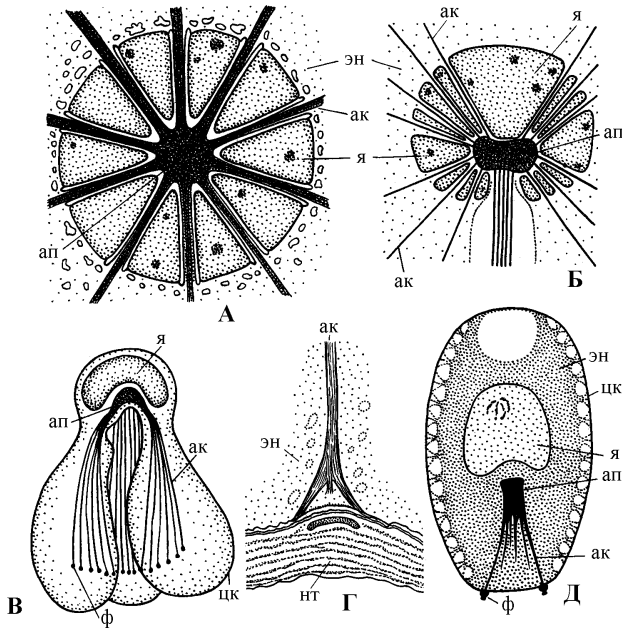


Рис. 4.40. Варианты взаимного расположения аксопласта и ядра у некоторых полицистин. (По: Петрушевская, 1986.)

А – центроаксопластия, Б – периаксопластия, В – проаксопластия, Г – криптоаксопластия, Д – апоаксопластия. ак – аксонема аксоподии, ап – аксопласт, нт – нуклеотека, ф – фузула, цк – центральная капсула, эн – эндоплазма, я – ядро.

тарии, у которых аксонемы отходят от аксопластов (рис. 4.40). При этом аксопластов может быть несколько (у каждой аксонемы свой аксопласт) и они располагаются в периферической зоне эндоплазмы. Такой тип называется экзоаксопластией и характерен для всех феодарий (рис. 4.38). Для полицистин и акантарий характерна эндоаксопластия – погружение аксоподий в глубь центральной капсулы и формирование преимущественно единого аксопласта. По взаимному расположению аксопласта и ядра у полицистин различают разные формы эндоаксопластии (рис. 4.40).

Центроаксопластия – единый аксопласт находится в центре окружающего его ядра (рис. 4.38, 4.40). Для таких полицистин

характерна радиальная симметрия, которая захватывает ядро, центральную капсулу, скелет и аксоподиальную систему. Периаксопластия – единый аксопласт находится в чашевидном углублении ядра (рис. 4.38, 4.40). Аксономы отходят плотным пучком в одну сторону, а по другим радиусам расходятся единичные аксоподии. Вся клетка таких полицистин гетерополярна. Апоаксопластия – аксопласт может находиться около ядра и даже в его углублении, но тесного контакта между этими структурами нет (рис. 4.40). Клетка также гетерополярна, даже приближается у некоторых полицистин к билатерально-симметричной форме. Проаксопластия – аксопласт находится в тесном контакте с ядром, между его лопастями (рис. 4.40). Эта форма близка к периаксопластии, но аксоподии отходят в одну сторону, не пронизывая ядра, а вся клетка проявляет четкую гетерополярность с элементами трилучевой или билатеральной симметрии. Криптоаксопластия, или анаксопластия – единый аксопласт отсутствует, а ЦОМТы аксоном распределены по поверхности ядра (рис. 4.38, 4.40). Это характерно для пединелломорф, таксоподид и некоторых полицистин.

Функции аксоподий

При помощи аксоподий клетки осуществляют движение и питание. Показано, что солнечники, будучи бентосными организмами, перекачиваются по субстрату за счет укорачивания одних аксоподий и удлинения других, находящихся на противоположной стороне клетки. При этом центр тяжести клетки немного смещается и она перекачивается на небольшое расстояние. В этих процессах укорачивания и удлинения аксоподий происходит разборка и сборка микротрубочек аксоном.

Наиболее важная функция аксоподий – питание. Их реоплазма содержит экструсомы (кинетоцисты и мукоцисты), которые могут обездвиживать проплывающих мимо и случайно коснувшихся их протистов. Далее захват пищевого объекта идет по одному из 2 сценариев. Если парализованная жертва крупная, то она немного подтягивается к клетке, из которой навстречу ей формируются псевдоподии, охватывают ее и втягивают внутрь клетки. Если же добыча мелкая, небольшая пищевая вакуоль образуется вокруг нее непосредственно на поверхнос-

ти аксоподии и передвигается к основанию аксоподии, а затем втягивается в клетку, где и переваривается. Движение экструсом и мелких частиц в реоплазме осуществляется при непосредственном участии микротрубочек, с которыми ассоциирован акто-миозиновый комплекс (рис. 4.41). Этот сократительный

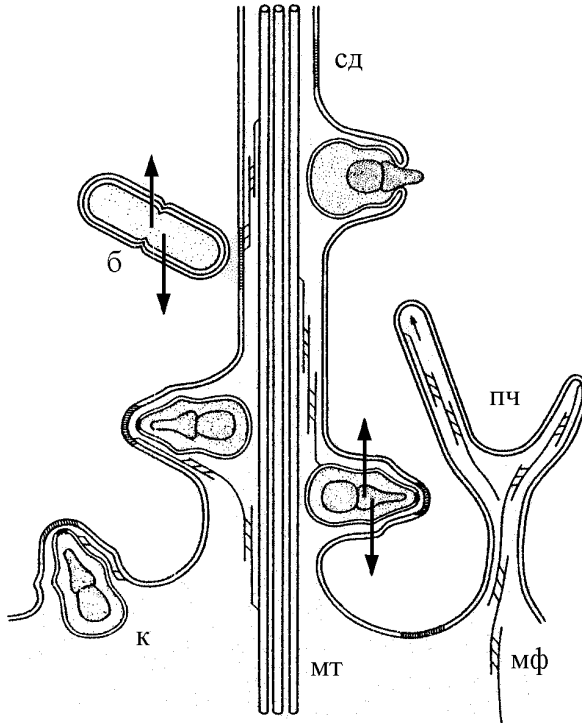


Рис. 4.41. Схема возможного механизма передвижения бактерий (б) и кинетоцист (к) по аксоподии солнечника. (По: Bardele, 1976.)

мт – микротрубочки аксонемы, мф – микрофиламентозная акто-миозиновая система, обуславливающая движение частиц вдоль микротрубочек и образование пищевых псевдоподий, пч – пищевая чашечка, образованная псевдоподиальным выростом тела клетки, сд – специализированный домен мембраны, к которому могут прикрепляться микрофиламенты, бактерии и кинетоцисты. Стрелками указано направление перемещения бактерий и кинетоцисты.

комплекс обеспечивает скольжение вдоль микротрубочек аксономы как кинетоцист, так и прилипших к мембране аксоподии бактерий. Кроме того, акто-миозиновая система участвует в образовании пищевых псевдоподий для захвата крупных объектов (рис. 4.41).

4.2.4. Строение псевдоподий

Формально все подвижные выросты протистов, при помощи которых они передвигаются, можно классифицировать как псевдоподии (ложноножки): флагеллоподии⁵ (реснички и жгутики), аксоподии, лобоподии, филоподии и ретикулоподии. Все эти органоиды движения значительно различаются между собой по строению и форме (рис. 4.42), а также часто выполняют различные (не только двигательные) функции в клетке. Они имеют внутренний скелет из микротрубочек и/или микрофиламентов. Аксоподии и реснички/жгутики отличаются тем, что имеют осевой скелет из упорядоченных микротрубочек. Их строение было детально рассмотрено ранее (см. стр. 146, 181). В этой главе будут рассмотрены лобоподии, филоподии и ретикулоподии, которые имеют менее определенную форму и если и содержат микротрубочки, то не отличающиеся высокой степенью упорядоченности.

Цитоплазма большинства амебидных клеток протистов четко разделяется на 2 слоя. Наружный слой представлен эктоплазмой, или гиалоплазмой, в которой не встречаются органеллы клетки и рибосомы, а внутренний – эндоплазмой, или гранулоплазмой, содержащей ядро и все органеллы клетки (рис. 4.43). Гиалоплазма оптически прозрачна, и поэтому на переднем конце движущейся амебы обычно хорошо заметна так называемая «гиалиновая шапочка», которая на других участках тела переходит в узкую гиалиновую кайму, окружающую всю клетку. Эктоплазму также часто называют кортикальной

⁵ В.Т. Шевяков (Шевяков, 1926) называл флагеллоподиями также и подвижные псевдоподиальные выросты на поверхности клетки акантарий, считая их похожими на жгутики. По-видимому, эти псевдоподии следует относить к ретикулоподиям, которые также способны совершать колебательные движения.

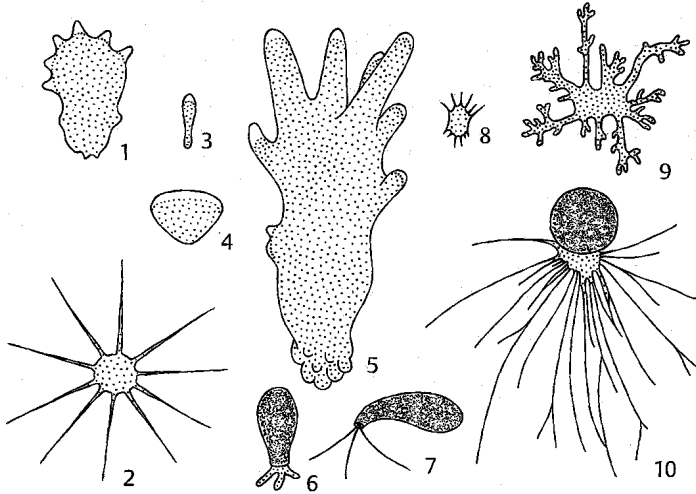


Рис. 4.42. Типы псевдоподий у протистов. (По: Hausmann, Ньлсманн, 1996.)

1 – конические лобоподии *Mayorella*, 2 – аксоподии *Actinophrys*, 3 – лобоподия моноподиальной *Saccamoeba*, 4 – лобоподия моноподиальной *Vannella*, 5 – лобоподия полиподиальной *Amoeba*, 6 – лобоподия раковинной *Nebela*, 7 – филоподии раковинной *Cyphoderia*, 8 – филоподии *Nuclearia*, 9 – ветвящиеся псевдоподии *Stereomyxa*, 10 – ретикулоподии *Allogromia*.

зоной цитоплазмы, т.к. она лежит непосредственно под покровами клетки. По консистенции она довольно вязкая, желатиноподобная, т.е. находится в состоянии «геля». Эндоплазма же, напротив, жидкая (находится в состоянии «золя») и при движении клетки течет по осевой части клетки или псевдоподии.

В литературе часто используется также термин «субпсевдоподии» для обозначения небольших выростов на переднем конце общей псевдоподии. Они состоят только из гиалоплазмы и не принимают участия в перемещении основной массы цитоплазмы клетки (рис. 4.43).

Лобоподии

Лобоподиями называют временные выросты цитоплазмы клетки, включающие в свой состав как гиалоплазму, так и гранулоплазму. Их форма довольно сильно различается у разных

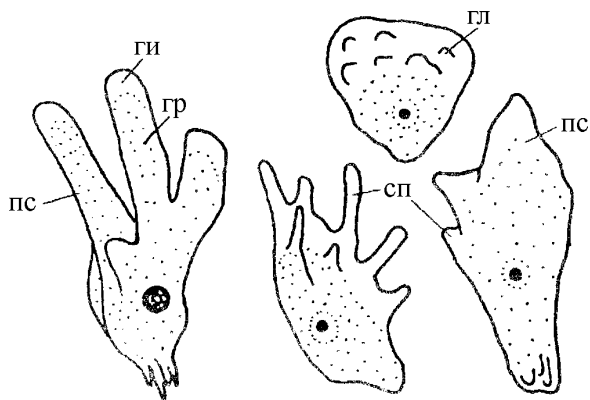


Рис. 4.43. Организация амебидной клетки. (По: Смирнов, Гудков, 2000.)

ги – гиалоплазма, гл – гиалиновые лопасти, гр – гранулоплазма, пс – псевдоподии, сп – субпсевдоподии.

протистов. Поскольку формирование псевдоподий тесно связано с движением, то и особенности лобоподий следует рассматривать у движущейся амебы. Для описания формы амеб используются понятия моно- и полиподиальности. Моноподиальными называются те амебидные организмы, которые в процессе движения формируют только одну лобоподию, или если несколько, то направление движения все равно определяется одной ведущей псевдоподией (рис. 4.44). Полиподиальные амебы имеют несколько псевдоподий, и во время движения то одна, то другая из них становится лидирующей, т.е. определяет направление движения (рис. 4.44). Один и тот же организм способен переходить от моноподиальности к полиподиальности и наоборот, как это происходит у *Amoeba proteus*.

Амебидные трофозоиты большинства представителей класса Heterolobosea характеризуются так называемыми эруптивными (или взрывообразно формирующимися) псевдоподиями. Направленный вперед ток цитоплазмы идет не равномерно, а отдельными толчками. Каждый такой толчок приводит к быстрому образованию новой прозрачной гиалиновой полусферы в передней части тела амебы. Таким образом организм продвигается вперед. Аналогично происходит и

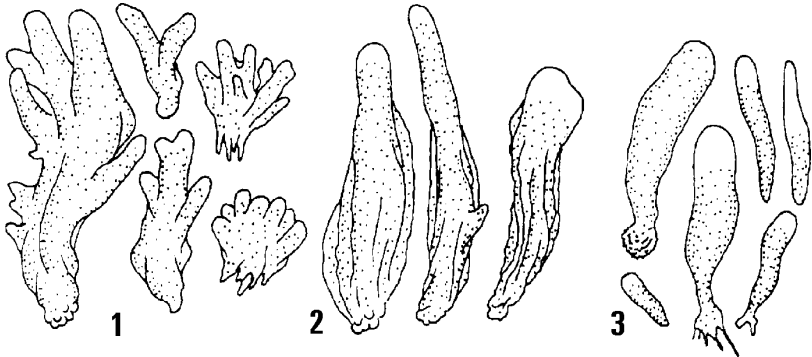


Рис. 4.44. Полиподиальная (1) и моноподиальная (2,3) формы голых амёб (По: Смирнов, Гудков, 2000.)

1 – *Amoeba, Chaos*; 2 – *Amoeba, Chaos*; 3 – *Saccamoeba, Hartmannella, Trichamoeba*.

образование псевдоподий при изменении направления движения простейшего.

Филоподии. Для многих амёбоидных протистов характерны филоподиальные выросты – тонкие длинные иногда ветвящиеся, не анастомозирующие между собой псевдоподии. Они характерны для филозных амёб и служат как для движения, так и для питания. Их внутренний скелет состоит из актиновых микрофиламентов. Микротрубочки в них почти не встречаются. Лишь в некоторых филоподиях обнаруживаются одиночные микротрубочки. Филоподии способны медленно сокращаться (втягиваться, вытягиваться, изгибаться).

По внешнему виду клеток у филозных амёб (как, впрочем, и у многих других амёб) довольно четко выделяются две «жизненные формы»: субстратная, или «распластанная», которая характерна для лежащих на субстрате амёб, и флотирующая, или «радиальная», характерная для парящих в толще воды амёб (рис. 4.45). В первом случае клетка уплощена и лежит на субстрате, активно перемещаясь. Во втором случае клетка имеет шаровидную форму с радиально расходящимися филоподиями, пассивно парит в толще воды и перемещается с ее потоками. Представители одних видов могут принимать обе формы, а для других описана только флотирующая форма или только субстратная.

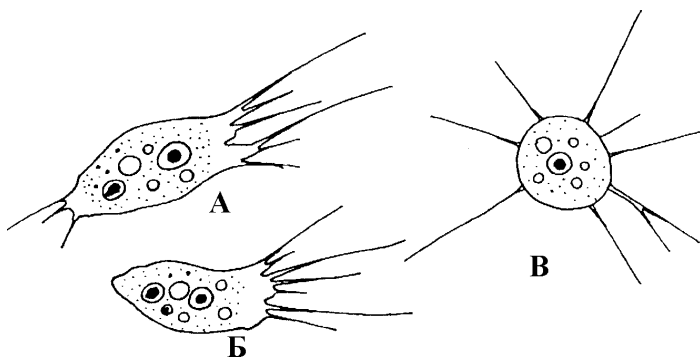


Рис. 4.45. Жизненные формы филозной амёбы *Nuclearia simplex* (По: Pernin, 1976.)

А – субстратная форма с двумя пучками псевдоподий, Б – субстратная форма с одним пучком псевдоподий, В – флотирующая форма.

Данные о строении и функционировании псевдоподий у филозных амёб отрывочны, а механизм функционирования филоподий никогда не был объектом пристального внимания. Передвижение клетки осуществляется медленно. Вся клетка ползет как единое целое необъяснимым образом, а передние филоподии вытянуты по направлению движения, как бы «ощупывая» субстрат (рис. 4.45). Лишь иногда отдельные филоподии прикрепляются к субстрату дистальными кончиками.

В литературе описано перемещение клетки при помощи прикрепления дистальной части филоподии к субстрату и дальнейшего «подтягивания» клетки путем сокращения филоподии. Однако более поздние наблюдения не подтверждают этих описаний.

Механизм сокращения этих псевдоподий почти не изучен. Для флотирующей формы *Nuclearia* было показано, что сокращение филоподии происходит за счет быстрого формирования эндоцитозных пузырьков, которые отшнуровываются внутрь клетки и транспортируются в ее цитоплазму (Mignot, Savoie, 1979). Таким образом, в амёбе формируется запас мембран, которые потребуются ей в дальнейшем для формирования новых длинных филоподий.

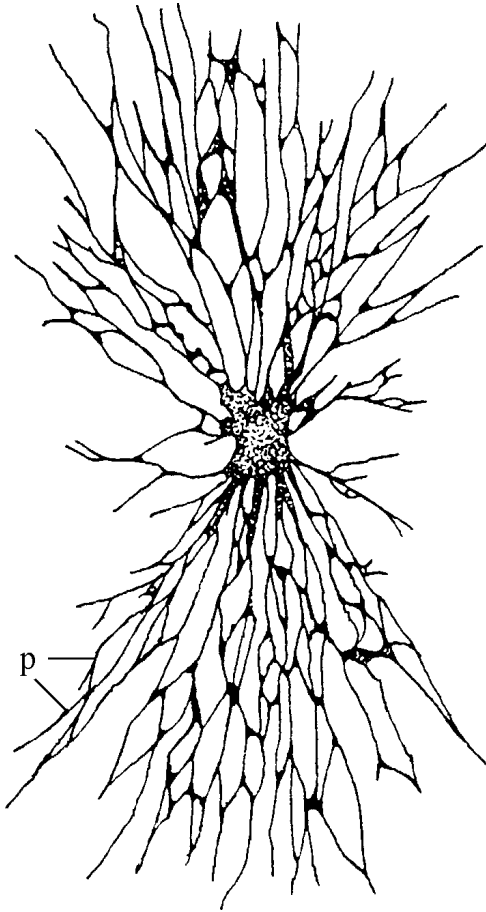


Рис. 4.46. Внешний вид ретикулоподиальной амебы *Reticulomyxa filosa* (По: Bovee, 1985.)
р – ретикулоподии.

У многих филозных амеб, имеющих раковинку, часть гиалоплазмы выходит во время движения через устье раковинки и расплывается по субстрату. Образуется гиалиновый диск неправильной формы, от которого берут начало филоподии.

Ретикулоподии (ранее их называли ризоподиями) - тонкие ветвящиеся и анастомозирующие цитоплазматические выросты (рис. 4.46). Они служат для прикрепления клетки к субстрату, ее перемещения, а также для захвата пищи. Перемещение клетки происходит довольно медленно, путем «прилипания» ре-

тикулоподий к субстрату и дальнейшего подтягивания клетки в результате их сокращения. Неподвижные клетки формируют из ретикулоподий настоящую ловчую сеть, в которую легко попадают различные мелкие организмы.

В отличие от филоподий, внутри ретикулоподий всегда обнаруживаются микротрубочки. В зависимости от толщины ретикулоподий, микротрубочки могут быть одиночными или формировать толстые пучки. Однако во всех описанных случаях микротрубочки не связаны между собой и не образуют упорядоченных структур, которые мы видим в аксоподиях и жгутиках. В крупных ретикулоподиях хорошо заметно движение пищевых и других частиц цитоплазмы, которое происходит, по-видимому, при участии микротрубочек. У фораминифер, например, при описании этих процессов используются термины «реоплазма» и «стереоплазма», которые применяются и в отношении аксоподий (см. стр. 61–64,93).

Ретикулоподии часто содержат небольшие заметные в световой микроскоп гранулы. Такие псевдоподии часто называют гранулоретикулоподиями, а их обладателей - гранулоретикулозными амебами. До недавнего времени существовал таксон *Granuloreticolosea*, объединявший все подобные организмы. Ретикулоподиальные формы встречаются в разных таксонах протистов как среди простейших (фораминиферы), так и среди водорослей (хлорарахниды).

По-видимому, ретикулоподии характерны и для акантарий, хотя обычно их называют филоподиями (Решетняк, 1981). Эти псевдоподиальные выросты находятся на поверхности эктоплазматического кортекса клетки, и представлены тонкими ветвящимися и анастомозирующими между собой псевдоподиями, формирующими сеть для захвата пищи. Внутреннее строение этих псевдоподий не изучено, но по внешнему виду их, вероятно, следует считать ретикулоподиями.

Морфотипы

Форма тела живой амебы непрерывно изменяется, поэтому детальное и точное описание его, как это принято для других протистов, практически невозможно. Однако еще в 1926 году А.А.Шаффер (Schaeffer, 1926) обнаружил, что при активном,

направленном перемещении амеба принимает характерный именно для данного вида облик, основные черты которого сохраняются все время, пока организм продолжает движение. Другими словами, во время движения (локомоции) амеба принимает динамически стабильную форму, которая в каждый последующий момент немного отличается от предыдущего, но в целом сохраняет свои характерные черты все время, пока клетка направленно перемещается. Поэтому при изучении этих протистов исследователи невольно сравнивают между собой именно локомоторные формы амеб.

К настоящему времени описано уже несколько сотен видов голых амеб, каждый из которых обладает своими особенностями организации локомоторной формы. И хотя они плохо поддаются формальному описанию, в последнее время были предприняты попытки найти несколько основных «образов» движущихся амеб, которые были названы «морфотипами» (Смирнов, Гудков, 2000). По определению авторов, морфотип – это обобщенный образ локомоторной формы амебы, включающий всю совокупность признаков, описывающих ее динамически стабильную организацию. Например, полиподиальная и моноподиальная формы амеб (рис. 4.44) представляют собой 2 разных морфотипа. Разработка концепции морфотипов в настоящее время еще не завершена, поэтому полная классификация их не приводится.

4.2.5. Цитоскелет амеб и амебоидное движение

Эктоплазма амеб пронизана сеточкой микрофиламентов из актина и миозина, которая, собственно, и представляет собой скелет клетки. Этот кортикальный слой, или корсет из микрофиламентов, связан с плазмалеммой амебы и полностью окружает все содержимое клетки, даже в тех местах, где эктоплазма почти незаметна. Корсет из микрофиламентов обладает морфологической и физиологической полярностью. Причем актиновые и миозиновые филаменты распределяются вдоль клетки по-разному. У движущейся амебы актин образует довольно тонкий слой на переднем конце клетки, в средней части его толщина

увеличивается, а на заднем конце (в районе уроида) опять уменьшается (рис. 4.47). Миозиновые волокна также образуют тонкий слой на переднем конце клетки, в средней части его толщина увеличивается, а в задней достигает максимальной толщины. Различается и ориентация волокон цитоскелета. В передней трети тела движущейся амебы актиновые филаменты ориентированы вдоль поверхности тела. Их продольные ряды связаны поперечными мостиками как между собой, так и с плазмалеммой. В задней части тела актиновые филаменты образуют сложную трехмерную сеть, в которой залегают толстые миозиновые филаменты. Эти данные по строению цитоскелета амеб из семейства Amoebidae (*Amoeba proteus* и *Chaos carolinense*), а также амебы *Dictyostelium* были получены сравнительно недавно. Они послужили основой для гипотезы, объясняющей амебоидное движение у амеб. Так называемая «теория генерализованного кортикального сокращения», предложенная Гребецким (Grebecki, 1982), объясняет амебоидное движение следующим образом.

Трехмерное сокращение акто-миозинового кортекса приводит к сжатию эндоплазмы, в результате чего она направляется к переднему концу амебы, где кортекс наиболее тонкий. Сюда же приносятся молекулы глобулярного актина (G-актина), которые постоянно образуются на заднем конце клетки в результате деполимеризации актиновых микрофиламентов (F-актина), входящих в состав кортекса.

В результате этого сокращения кортекса в эндоплазме создается повышенное давление, которое продавливает цитоплазму клетки сквозь слой микрофиламентов на ее переднем конце как сквозь сито. В результате плазмалемма переднего конца амебы отслаивается от корсета из микрофиламентов и выпячивается наружу. Молекулы G-актина (в отличие от крупных включений эндоплазмы) также проходят сквозь него и попадают в пространство между цитоскелетом и плазматической мембраной в растущую лобоподию (рис. 4.47). На внутренней поверхности плазмалеммы расположены специальные центры, которые вызывают полимеризацию актина, т.е. G-актин превращается в F-актин формируя при этом новый кортикальный слой микро-

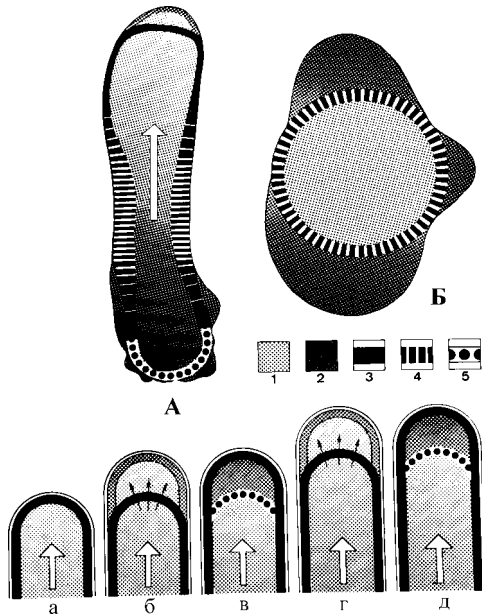


Рис. 4.47. Схема строения и преобразования цитоскелета амёбы во время движения. (По: Stockem, Кюроска, 1988.)

А – цитоскелет амёбы при нормальном движении, Б – цитоскелет амёбы в состоянии покоя. 1 – цитоплазма в состоянии золя, 2 – цитоплазма в состоянии геля, 3 – только что сформированный филаментозный слой, 4 – сократившийся филаментозный слой, 5 – разрушенный слой филаментов. а–д – процесс формирования псевдоподии у движущейся амёбы в соответствии с гипотезой генерализованного кортикального сокращения. Большая стрелка показывает направление движения эндоплазмы, маленькие стрелки указывают прохождение цитоплазмы с молекулами G-актина сквозь корсет из микрофиламентов.

филаментов, связанных с плазматической мембраной. Вновь сформированный слой микрофиламентов начинает сокращаться и оказывает на цитоплазму давление, направленное назад. Вследствие этого рост лобоподии прекращается. В это же время происходит деполимеризация отслоившегося от плазмалеммы участка кортекса.

В дальнейшем, если движение амёбы продолжается в том же направлении, все этапы превращения G-актина в F-актин и деполимеризации последнего повторяются: новый слой актино-

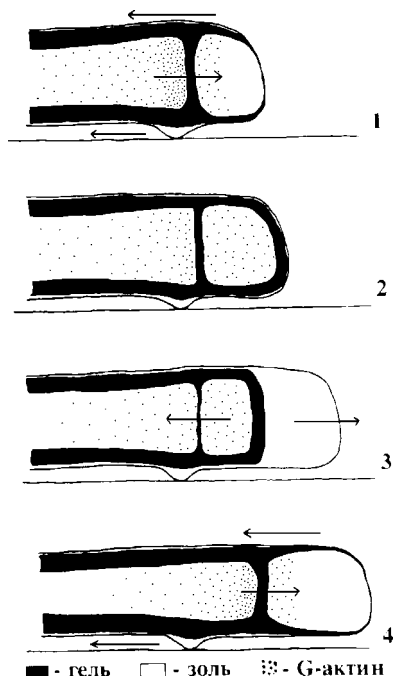


Рис. 4.48. Реорганизация системы микрофиламентов на переднем конце растущей лобоподии. Вид сбоку. (По: Grebecki, 1990.)
 1–4 – последовательные стадии изменения организации микрофиламентов. Стрелки показывают направление движения тока цитоплазмы и плазмалеммы лобоподии. Видно перемещение клетки вправо по отношению к точке прикрепления к субстрату.

вых филаментов отслаивается от мембраны, продолжая при этом сокращаться, движется назад, тогда как плазмалемма под напором фильтрующейся сквозь него эндоплазмы движется в противоположную сторону. Это вызывает дальнейший рост гиалиновой шапочки и, соответственно, лидирующей псевдоподии (рис. 4.47).

Изложенная гипотеза хорошо объясняет многие аспекты локомоции амёб, однако только тех, которые похожи на *Amoeba proteus*. Она объясняет и тот факт, что во время движения амёба периодически прикрепляется к субстрату и открепляется от него (рис. 4.48). Однако даже среди лобозных амёб существует множество видов с другими типами движения, которые невозможно объяснить предложенной схемой.

В качестве исторической справки можно привести предшествующие гипотезы амёбидного движения. Теория Маста (Mast, 1926), или «теория потока под давлением» заключается в том, что в результате

сокращения эктоплазмы на заднем конце клетки создается избыточное давление, которое вызывает движение эндоплазмы в передний конец клетки (рис. 4.49). Достигая гиалиновой шапочки, золеобразная эндоплазма растекается во все стороны псевдоподии наподобие струй фонтана (так называемое «фон-

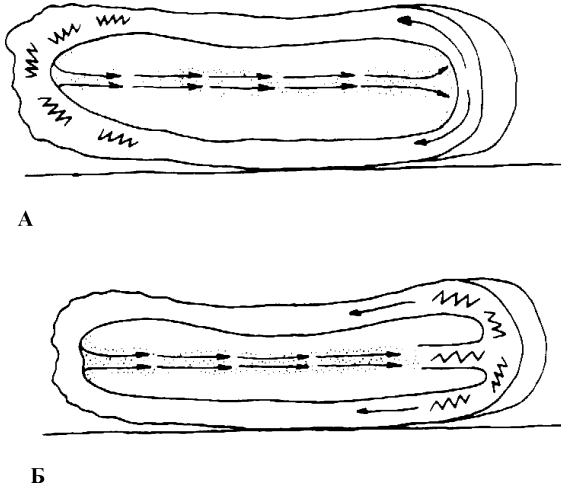


Рис. 4.49. Схематическое изображение механизмов амебоидного движения по Масту (А) и Аллену (Б).
 Стрелки показывают направление движения цитоплазмы, а зигзагообразные линии – зону сокращения цитоплазмы.

танирующее движение эндоплазмы»). В кортикальной зоне клетки эта эндоплазма превращается в эктоплазму, имеющую гелеобразное состояние. В то же время на заднем конце амебы происходит обратное превращение эктоплазмы в эндоплазму. Эти процессы происходят так быстро, что создается впечатление плавного непрерывного тока цитоплазмы, в результате чего клетка продвигается вперед.

Аллен (Allen, 1961) считал, что зона сокращения эктоплазмы находится не на заднем, а на переднем конце амебы (рис. 4.49). При этом золеобразная эндоплазма на переднем конце тела амебы переходит в гелеобразное состояние. В результате новая порция эндоплазмы как бы подтягивается к переднему концу особи. Движение цитоплазмы в клетке идет по той же схеме, что и в гипотезе Маста. Эктоплазма переходит в состояние золя в зоне уроида.

Оба автора опирались на детальные наблюдения за движущейся амебой (преимущественно *Amoeba proteus*) и экспериментальные воздействия на нее, предлагая единый механизм, вызывающий амебоидное движение. Однако эти гипотезы

объясняли лишь некоторые аспекты амебоидного движения. Формы движения амёб действительно весьма разнообразны. Например, следует четко различать амебоидную активность, которая приводит к образованию псевдоподий у неподвижной амёбы и позволяет ей формировать пищевые псевдоподии для захвата пищи, и собственно амебоидное движение, которое не всегда связано с изменением формы тела. Поэтому естественным выглядит предположение Л.Н.Серавина о существовании множественных механизмов, обеспечивающих амебоидное движение (Серавин, 1967). Суть этой гипотезы заключается в том, что у всех амебоидных клеток имеется одинаковый набор из нескольких механизмов, которые обеспечивают все разнообразие амебоидных клеток и форм их движения. Собственно же различия обуславливаются степенью участия того или иного механизма в двигательной активности амебоидного организма. В свете этих представлений гипотеза генерализованного сокращения представляет собой описание лишь одного из возможных механизмов амебоидного движения.

4.2.6. Другие скелетные образования

Многообразие скелетных структур протистов исключительно велико, и приведенные выше примеры далеко не исчерпывают его. Существует много других структур, которые менее часто встречаются у протистов, а некоторые из них уникальны. В этой главе будут рассмотрены другие скелетные образования клетки протистов, а также ее различные выросты и другие особенности.

Аксостиль

Аксостиль обычно представлен группой плотно упакованных микротрубочек, идущих вдоль продольной оси клетки (рис. 4.30), и действительно составляет внутренний осевой скелет многих парабазалий и оксимонад. У многих видов аксостиль обладает подвижностью: он может изгибаться, скручиваться, поворачиваться вокруг своей продольной оси, инициируя изменение формы клетки и даже ее движение. На поперечном срезе он выглядит в виде пучка или свернутой продольно широкой ленты

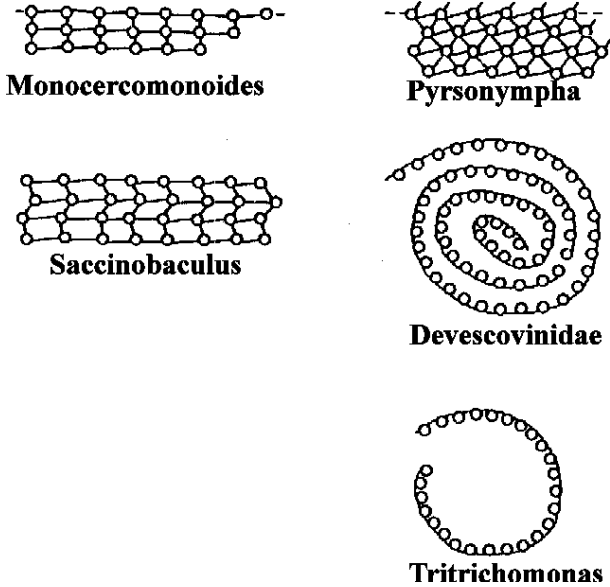


Рис. 4.50. Схемы строения аксостиля у различных полимастигин на поперечном срезе. (По: Grain, 1986.)
Микротрубочки соединены фибриллярными мостиками, обеспечивающими как жесткость, так и изгибание аксостиля.

микротрубочек, которые могут быть связаны между собой фибриллярными мостиками (рис. 4.50). Среди белков аксостиля обнаружен динеин, что свидетельствует об АТФ-зависимом сокращении этой структуры, подобно тому, которое имеет место при изгибании аксонемы жгутиков и ресничек.

Аксостиль часто сопоставляют с аксонемой аксоподий (ср. рис. 4.37 и рис. 4.50), отмечая параллелизм в развитии скелетных и двигательных систем клетки. По-видимому, способность совершать колебательные движения присуща тем аксостилям, валентность микротрубочек которых не превышает двух. Такие структуры должны обладать большей подвижностью. По-видимому, более естественно проводить аналогию между аксостилем и аксонемой жгутиков, которые обладают одинаковой сократительной системой (скольжение микротрубочек относительно друг друга при помощи динеиновых ручек). Дру-

гие типы аксостилей обладают большей жесткостью за счет 4- и даже 6-валентных микротрубочек (рис. 4.50) и поэтому аналогичны аксонемам солнечных.

Ундулирующая мембрана

Термин «ундулирующая мембрана» пришел из эры световой микроскопии. Его использовали для описания различных структур, имеющих вид тонкой колеблющейся пленочки. Так называли и волнообразно изгибающийся ряд тесно сближенных ресничек околоротовой цилиатуры инфузорий, и ундулирующий боковой край клетки, который часто встречается у трихомонад и трипаносоматид. С приходом эры электронной микроскопии за термином «мембрана» в клеточной биологии прочно закрепилось его современное совершенно определенное значение, поэтому термины «ундулирующая мембрана», «базальная мембрана» и ряд других выглядят архаичными и даже неправильными. Однако они до сих пор используются в литературе.

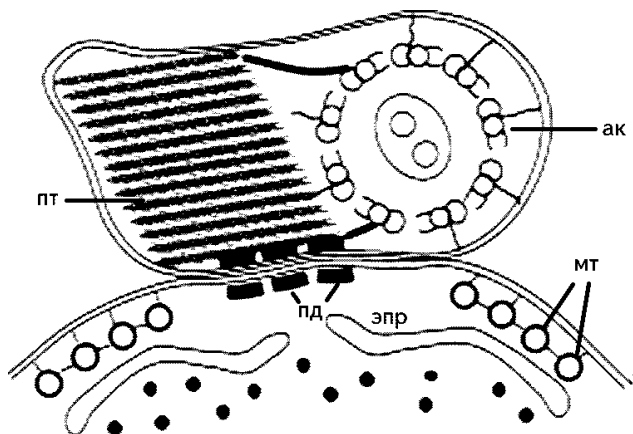


Рис. 4.51. Схема строения «ундулирующей мембраны» у трипаносом. (Ориг. А.О. Фролова.)
 ак – аксонема, мт – микротрубочки тубулеммы, пд – точечные контакты (типа полудесмосом) жгутика с поверхностью клетки, пт – параксиальный тяж.

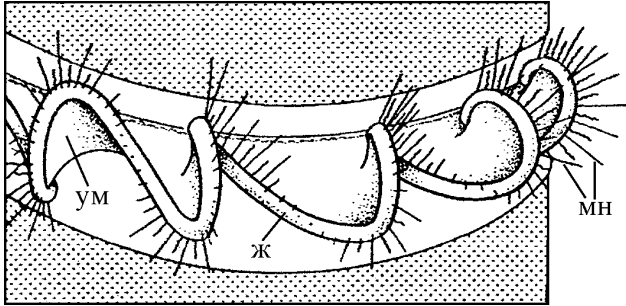


Рис. 4.52. Схема строения ундулирующей мембраны динофитовых. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

ж – жгутик, проходящий в поперечной бороздке клетки, мн – мастигонемы (простые волоски) жгутика, ум – ундулирующая мембрана.

Уже в световой микроскоп было заметно, что «ундулирующая мембрана» трипаносоматид образована прилегающим к поверхности клетки жгутиком, который и вызывает это «ундулирование». Между тем не все прилегающие к поверхности клетки жгутики способны формировать такую структуру. Например, задний жгутик свободноживущих криптобиид (*Kinetoplastidea*) всегда прилегает к клеточной мембране, у бикозоецид и церкомонад он даже погружается иногда в специальный желобок, однако формирования ундулирующей мембраны не происходит.

Детальное изучение этой структуры показало, что она формируется как за счет жгутика, так и за счет активного участия прилегающего к нему участка поверхностной мембраны клетки. Кроме того, оказалось, что формы их взаимодействия могут сильно различаться. В одних случаях ундулирующая мембрана образована, главным образом, за счет развития структур жгутика, как у трипаносоматид (рис. 4.51), динофитовых (рис. 4.52) и части трихомонад (рис. 4.53). При этом сама клетка не образует постоянного гребня на поверхности. В других случаях преимущественное развитие получают субмембранные структуры клетки (как у трихомонад), формирующие гребень, к которому прилегает жгутик (рис. 4.53).

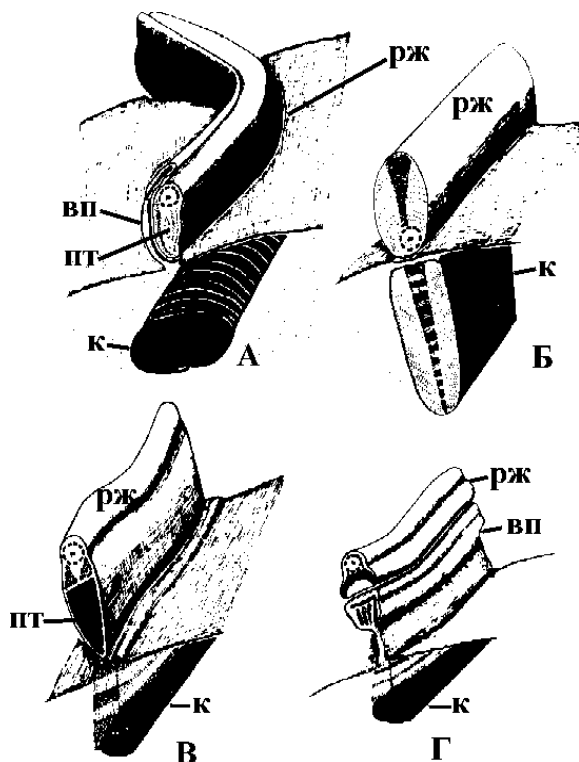


Рис. 4.53. Строение «ундулирующей мембраны» у некоторых трихомонад. (По: Vickerman et al., 1991.)
 А – *Trichomitus batrachorum*, Б –, В – *Tritrichomonas muris*, Г – *Tritrichomonas augusta*. вп – гребневидный вырост поверхности клетки, к – costa, пт – параксиальный тяж, рж – рекуррентный жгутик.

Непрерывным условием образования ундулирующей мембраны являются: наличие в прилегающем жгутике параксиального тяжа и развитые фибриллярные или мембранные скелетные образования под поверхностью в этой области клетки. Другими словами, при активном биении жгутика поверхность клетки, с которой он жестко связан, должна быть укреплена. Исключение составляет поперечный жгутик динофитовых. Он имеет параксиальный тяж, но особые субповерхностные структуры отсутствуют. Однако это можно объяснить наличием ци-

топлазматических связок, которые прикрепляют и удерживают жгутик в поперечной бороздке клетки динофита, а также жесткими покровами клетки, которые представлены текой.

У трихомонад таким укрепляющим образованием служит мощный исчерченный корешок – коста, – сопровождающий рекуррентный жгутик на всем его протяжении. Кроме коста часто присутствуют и другие фибриллярные образования (рис. 4.53). У трипаносоматид в месте прилегания жгутика к поверхности клетки микротрубочки тубулеммы расходятся, уступая место мембранам ЭПР или митохондрия (рис. 4.51).

Вместе с тем, ундулирующая мембрана не формируется у свободноживущих протистов, имеющих для этого все предпосылки, а более характерна для паразитов. По-видимому, необходимость этой структуры вызвана тем, что клетке паразитического простейшего приходится передвигаться в более плотной, чем вода, среде (трипаносоматиды в крови, трихомонады в межклеточной жидкости), что требует усиления двигательной активности самого тела клетки. Однако таким образом трудно объяснить наличие ундулирующей мембраны у свободноживущих динофитовых.

Центральная капсула

Центральная капсула – это плотное скелетное образование, которое окружает внутреннее содержимое клетки, отделяя эндоплазму от эктоплазмы, или интракапсулярную цитоплазму от экстракапсулярной. Она наиболее характерна для полицистин и феодарий, но встречается также в виде ажурного минерального скелета у некоторых акантарий (см. далее). Интересно, что молодые особи могут не иметь центральной капсулы. Часто она формируется лишь у старых клеток незадолго до образования споры. Центральная капсула имеет разное строение и, по-видимому, не гомологична у этих протистов.

У полицистин (рис. 4.54) она состоит из отдельных пластинок и имеет толщину от 60 до 80 нм. Пластинки образованы плотным гликопротеиновым слоистым материалом. Они пронизаны мелкими порами и окружены снаружи мембранами ЭПР. Между пластинками имеются щели, выстланные мембранами. Центральная капсула разрушается после гибели клет-

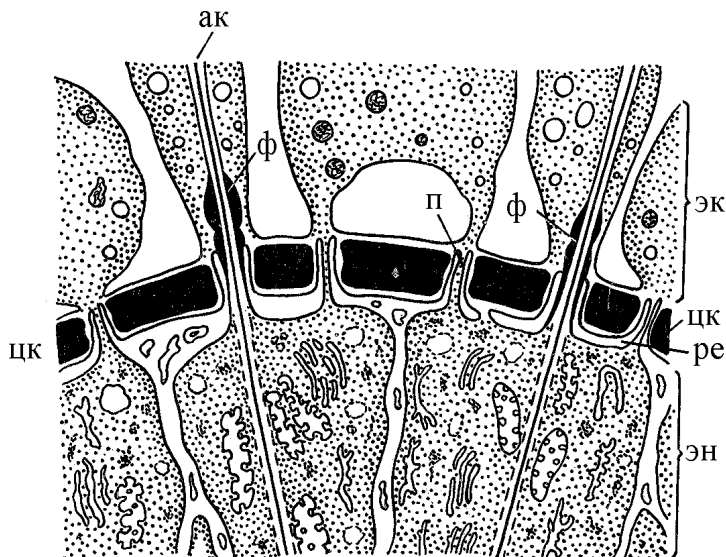


Рис. 4.54. Схема строения центральной капсулы (цк) на поперечном срезе *Nasellaria* (Полицистины). (По: Петрушевская, 1986.) ак – аксонема, п – поры в стенке центральной капсулы, ре – эндоплазматический ретикулум, окружающий пластинки центральной капсулы (ф), ф – фузулы, эк – эктоплазма, эн – эндоплазма.

ки и, по-видимому, не сохраняется в ископаемых остатках. Аксонемы аксоподий проходят в отверстиях между пластинками центральной капсулы, где формируются специальные структуры – фузулы. Они образованы мембранами, которые закрывают отверстие в виде диафрагмы, или устроены более сложно – в виде цитоплазматической пробки, содержащей мелкие пузырьки и гранулы. В последнем случае они напоминают астропиле феодарий (см. стр. 206).

У феодарий центральная капсула - единое цельное образование значительной толщины (до 1 мкм). Она состоит из нескольких волокнистых слоев (предположительно хитина) и не имеет ни пор, ни фузул. В стенке центральной капсулы феодарий отмечаются три заметные структуры: астропиле и 2 парипиле (рис. 4.55), расположение которых строго постоянно и при-

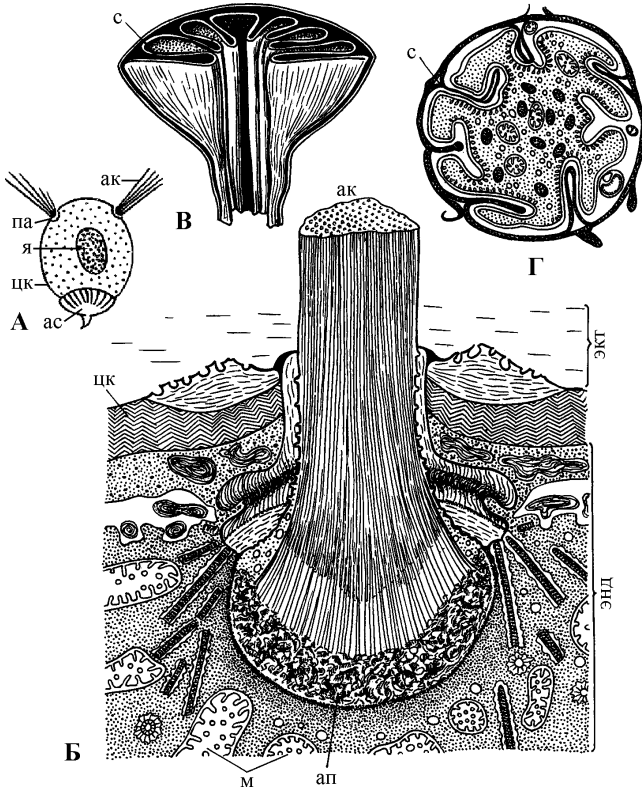


Рис. 4.55. Схема строения астропиле и парапиле в центральной капсуле феодарий. (По: Петрушевская, 1986.)

А – схема расположения астропиле и парапиле в центральной капсуле феодарий, Б – строение парапиле, В – продольный срез астропиле, Г – поперечный срез астропиле. ак – аксонема, ап – аксопласт, ас – астропиле, м – митохондрии, па – парапиле, с – складки астропиле, цк – центральная капсула, экт – эктоплазма, энд – эндоплазма, я – ядро.

дает всей особи монаксонную двухлучевую симметрию. Астропиле трактуется как клеточная глотка. В этом месте стенка центральной капсулы утолщается и формирует складки, которые выступают внутрь отверстия астропиле. В самом астропиле цитоплазма содержит мелкие пузырьки, идущие из эндоплазмы в эктоплазму и направляющие фибриллы. По-видимому, через

астропиле – фактически, единственное отверстие в стенке центральной капсулы феодарий – происходит обмен веществ между эндоплазмой и эктоплазмой: через него поступают питательные вещества из феодия и выводятся продукты обмена и лизосомы, содержащие ферменты для переваривания пищи в феодиуме.

Парапиле – это, по сути, аксоподиальные центры (рис. 4.55). Дно парапиле выстлано уплотненной эндоплазмой. Над ней находится фибриллярный слой (аксопласт), от которого начинаются микротрубочки аксонемы и проходят через отверстие в стенке центральной капсулы.

Так устроена центральная капсула большинства феодарий. Однако у ряда представителей сем. *Atlanticellidae* количество астропиле и парапиле увеличивается до 30, а некоторые виды этого семейства не имеют в центральной капсуле ни ядра, ни эндоплазмы; при этом вся капсула превращается в специальный плавательный пузырь, позволяющий особи парить в толще воды.

4.2.7. Неорганический скелет

Скелет многих, особенно морских, протистов образован солями минералов, которые они усваивают из окружающей морской воды. Минеральные скелеты значительно различаются по строению и химическому составу. Они могут быть образованы отдельными иглами или представляют собой монолитную ажурную конструкцию.

Так, у многих солнечников помимо небольших соматических чешуек на поверхности клетки в эктоплазме эндогенно формируются иглы, имеющие самую различную форму и размеры: перфорированные пластинки, диски, трубочки, вилочки и т.п. Они образованы солями кремния или имеют хитиноидную природу. У *Sticholonche* (Тахорподиды) минеральный скелет представлен розетками игл, расположенных на границе эндо- и эктоплазмы (рис. 2.64). Иглы имеют вид полых трубочек из кремнезема.

Скелет акантарий содержит помимо аксоподий длинные радиально расходящиеся из центра клетки иглы в количестве 10

диаметральных или 20 радиальных (рис. 2.53). Число игл всегда одинаково и расположены они строго определенным образом, подчиняясь закону Мюллера (рис. 4.56): один пояс из 4 экваториальных игл, по обеим сторонам от которых под углом 30° , чередуясь с экваториальными, расходятся по 4 тропические иглы; наконец, под углом 45° к экваториальным и строго под или над ними находится по 4 полярные иглы. У одних акантарий, считающихся примитивными, 10 диаметральных игл пересекаются в центре клетки и, пронизывая цитоплазматическое тело выступают наружу. У других (предположительно, у эволюционно продвинутых форм) иглы как бы слиты в центре клетки, формируют одно центральное зерно, от которого отходят 20 радиальных игл. Иглы и центральная капсула акантарий состоят из целестина (сульфат стронция), который растворим в морской воде, поэтому ископаемых остатков акантарий не обнаружено.

Цитоплазма клетки как бы натянута на правильную 20-конечную звездочку из радиальных игл, имеющих различную форму и способ соединения в центре клетки (оба последних признака широко используются в систематике акантарий). У большинства акантарий эктоплазма покрыта фибриллярным кортексом (рис. 4.57). Дистальные кончики игл соединяются с эктоплазматическим кортексом при помощи сократимых мионем, или миофрисков. Сокращение мионем приводит к растя-

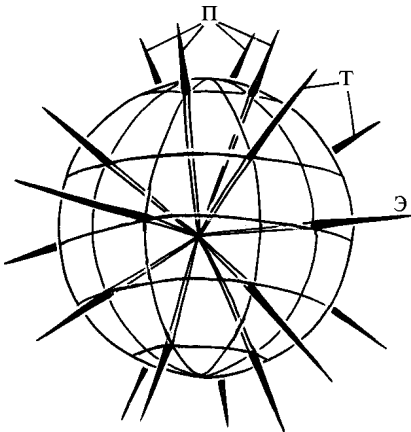


Рис. 4.56. Схема расположения игл у акантарий. (По: Шевяков, 1926.)

п — полярные иглы, т — тропические иглы, э — экваториальные иглы.

гиванию эктоплазмы и увеличению объема клетки, что, как предполагалось, облегчает ее парение в толще воды. В период расслабления миофрисков объем цитоплазмы уменьшается и клетка погружается в глубь океана. Однако такое объяснение не точно отражает истинную картину. Увеличение объема клетки и повышение ее плавучести связано, скорее всего, с образованием крупных вакуолей в эктоплазме, поскольку мионемы имеются не у всех акантарий, а способностью к формированию вакуолей обладают все изученные особи.

Неорганический скелет характерен для полицистин и феодарий. В отличие от акантарий, он примерно на 98% состоит из двуоксида кремния, и морфологически гораздо более многообразен. У полицистин он более монолитный и прочный, чем у феодарий, почти не растворяется в морской воде и поэтому хорошо сохраняется в ископаемых остатках. Неорганический скелет полицистин образован тангентальными и радиальными элементами, сочетание которых дает удивительное многообразие

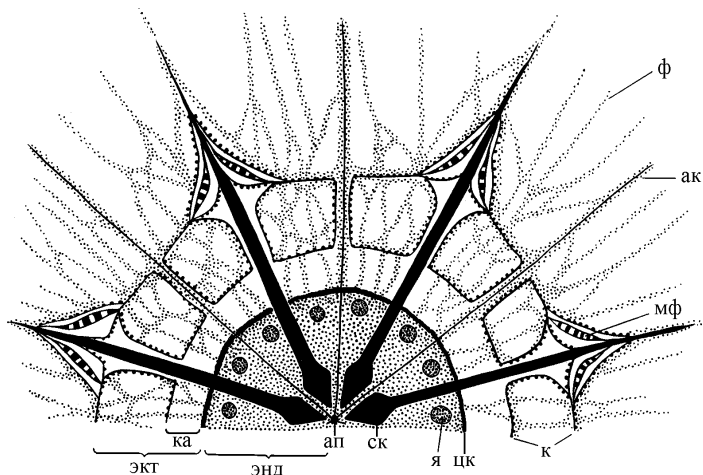


Рис. 4.57. Схема строения клетки акантарий. (По разным авторам.)

ак – аксоподии, ап – аксопласт, к – кортекс из отдельных пластинок, ка – калимма, мф – миофибриллы (миофриски), ск – скелетная игла, ф – филоподии, цк – центральная капсула, экт – эктоплазма, энд – эндоплазма, я – ядро.

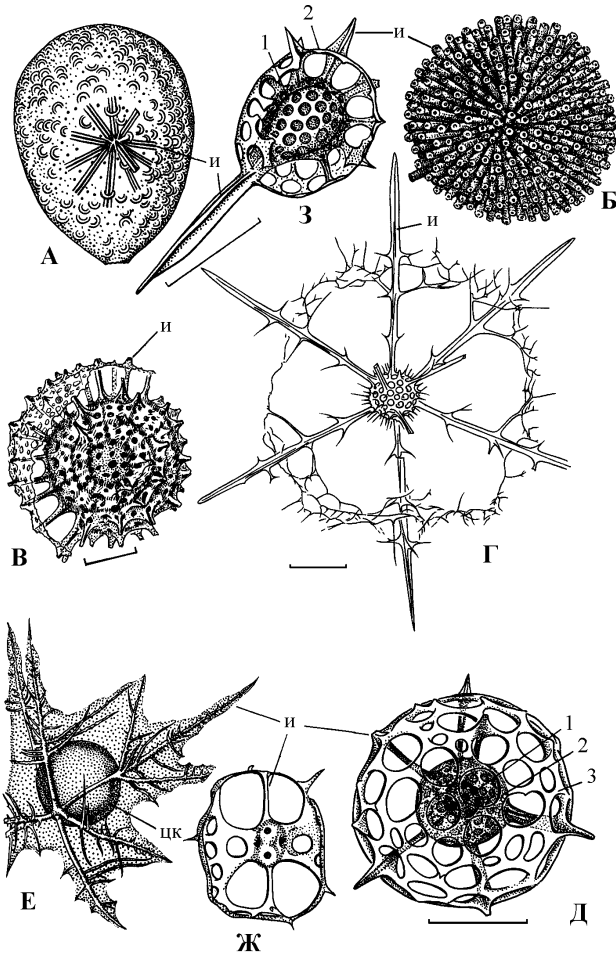


Рис. 4.58. Многообразие форм минерального скелета у протистов. (По: Петрушевская, 1986.)

А – циста акантарии *Heteracodon* с остатками минеральных игл (и) внутри, Б–З – кремниевые скелеты полицистин: Б – *Anakrusa*, В – *Lithelius nautiloides*, Г – *Cladococcus diplospinosus*, Д – *Actinomma beroes*, Е – *Thalassothamnus pinetum*, Ж – представитель сем. Pyloniidae, З – внутреннее строение *Amphispheera neptunus*. и – радиальные иглы, цк – центральная капсула, 1–3 – скелетные оболочки. Масштабные линейки: В – 50 мкм, Г – 75 мкм, Д – 50 мкм, З – 50 мкм.

форм (рис. 4.58). Обычно это ажурные решетки, формирующие шары (часто вставленные один в другой), конусы, шлемы, короны, цилиндры, башенки и т.д. Все эти скелетные образования иногда называют раковинкой, что неверно, т.к. скелет у полицистин внутренний. Он полностью окружен цитоплазмой и выполняет для клетки скорее опорную функцию, а не защитную. Скелетные элементы исходно формируются внутри цитоплазматических матричных пузырьков, или цистерн. При повреждениях скелетных игл (например, отломлен кончик иглы) цитоплазма заполняет поврежденный участок и восстанавливает иглу полностью.

Скелет феодарий образован отдельными иглами, часто полыми внутри. Образование полых игл связано с особенностями их формирования в процессе онтогенеза. Если у полицистин иглы растут постепенно, заполняя все пространство матричного пузырька, увеличивающегося по мере роста иглы, то у феодарий кремнезем откладывается по периферии пузырька, уже имеющего форму будущей иглы; поэтому внутри сформированной иглы остается полость. Скелет феодарий всегда расположен снаружи от центральной капсулы и состоит из радиальных и тангентальных элементов. Отдельные иглы, соединяясь друг с другом, образуют ажурные решетки или более плотные структуры, напоминающие раковинки двухстворчатых моллюсков. Скелет феодарий редко образует геометрически правильные фигуры и более многообразен, чем у полицистин.

Внутренний неорганический скелет из кремнезема характерен также для эбрий и некоторых пединелловых (например, у одной из стадий жизненного цикла *Dictyocha*) (рис. 4.11).

Весьма многообразны скелетные структуры, построенные на основе кальция. Они встречаются в разных группах протистов: фораминиферы, гаптофитовые⁶ (рис. 4.59), инфузории, раковинные амёбы, миксомицеты, зеленые водоросли, хризифитовые и динофитовые (Faber, Preisig, 1994). Наиболее широко распространены кальцинированные раковинки среди фораминифер (рис. 4.60). Обычно они формируют раковинки 3 типов:

⁶ О кальциевых чешуйках кокколитофорид (гаптофитовые) см. в разделе «Покровы»

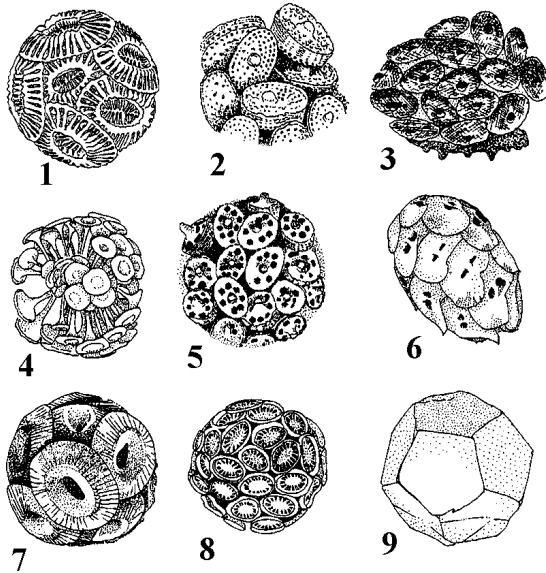


Рис. 4.59. Различные типы чешуек у гаптофитовых водорослей. (По разным авторам.)

1 – *Emiliana huxleyi*, 2 – лапидолит *Laminolithus hellenicus*, 3 – калиптолит, 4 – рабдолит *Discosphaera tubifer*, 5 – зиголит *Corisphaera multipora*, 6 – спиральный плаколит *Helicosphaera carteri*, 7 – плаколит *Coccolithus pelagicus*, 8 – канеолит *Syracosphaera aff. nodosa*, 9 – пенталит *Braarudosphaera bigelowii*.

агглютинированные, составленные из кальцитовых игл, и секретируемые раковинки из карбоната кальция с глянцевым внутренним слоем. Иногда выделяют в особый тип органические раковинки, не имеющие минеральных соединений. Раковинка фораминифер окружена снаружи слоем цитоплазмы, поэтому, строго говоря, их скелет не внешний, а внутренний, и раковинкой, по-видимому, может называться лишь условно. Раковинки большинства фораминифер многокамерные (имеют от 5 до 30 камер), однако есть также однокамерные и двухкамерные, а у некоторых форм их количество достигает нескольких сотен. В последнем случае камеры могут быть дифференцированы по форме и функции. Стенка раковинки обычно пронизана системой пор и каналов, через которые обеспечивается связь ком-

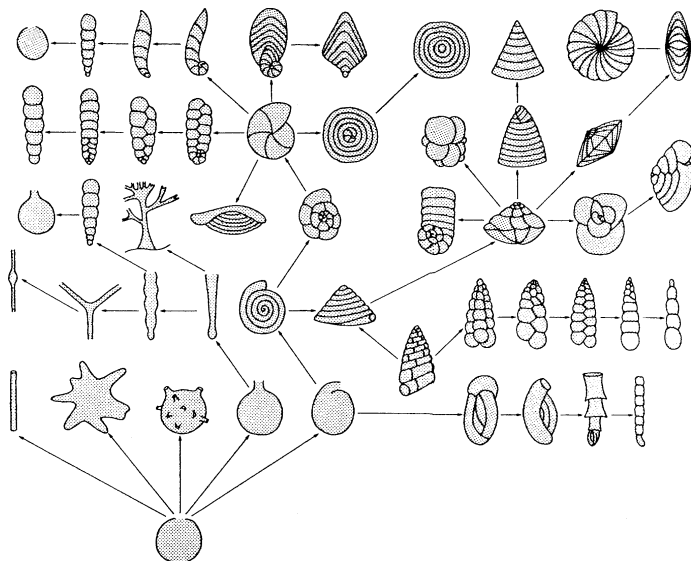


Рис. 4.60. Многообразие форм раковинок фораминифер и возможные пути их эволюционных преобразований от однокамерных к многокамерным. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

партиментов цитоплазмы клетки между собой. Строение и форма этих структур имеет важное таксономическое значение для фораминифер. Снаружи раковинка может быть усилена различной формы выростами и шипами.

Другая группа протистов, имеющих раковинки – это раковинные амёбы, или тестации. Многие из них имеют органические кремниевые домики, секретируемые амёбой, но немало и других, которые формируют агглютинированные раковинки с минеральными включениями. У филозных амёб рода *Cryptodiffugia* домик включает кальций в форме карбонатов и фосфатов, которые в виде аморфного вещества покрывают органическую раковинку снаружи. Органическая раковинка лобозной амёбы *Trichosphaerium* включает кальциевые спикулы, а одна из арцеллинид (Testacealobosia) *Paraquadrula* секретирует кальциевые пластинки, встраивающиеся в хитиноидный матрикс домика.

У некоторых инфузорий кальциевые пластинки залегают в периферической цитоплазме под покровами, часто образуя правильные однослойные или двухслойные ряды. Это характерно для представителей родов *Plagiopodon*, *Coleps*, *Nolandia*. Инфузории из семейства Tintinnidae строят органические домики, которые часто включают кальциевые структуры. Однако они не секретируют их самостоятельно, а используют уже готовые, чаще всего кокколиты.

Депо кальция обнаружено в стенке спорангия некоторых миксомицетов (сем. Didymiidae).

4.2.8. Прикрепительные органеллы

Многие свободноживущие протисты способны прикрепляться к субстрату и удерживаться на нем при помощи различных образований. Чаще всего сидячие организмы формируют стебелек. Он может быть сократимый, как у сувойки (рис. 2.43, 4.61), или нет, как у многих других протистов. Его состав и способ образования весьма различаются у разных видов. Это может быть цитоплазматический вырост задней части клетки как у псевдодендромонад, хоанофлагеллат и некоторых инфузорий. У некоторых хризозитовых и бикозоецид стебелек является продолжением домика. Десмоторацидные солнечники формируют стебелек на основе длинной псевдоподии, кото-

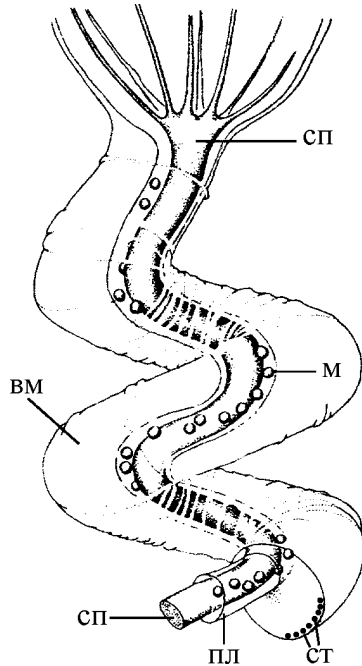


Рис. 4.61. Схема строения стебелька сувойки во время сокращения. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

вм — общая оболочка стебелька, включающая внеклеточный матрикс, м — митохондрии, пл — плазмалемма, покрывающая спазманему (сп), ст — стабилизирующие палочки, расправляющие стебелек во время расслабления спазманемы.

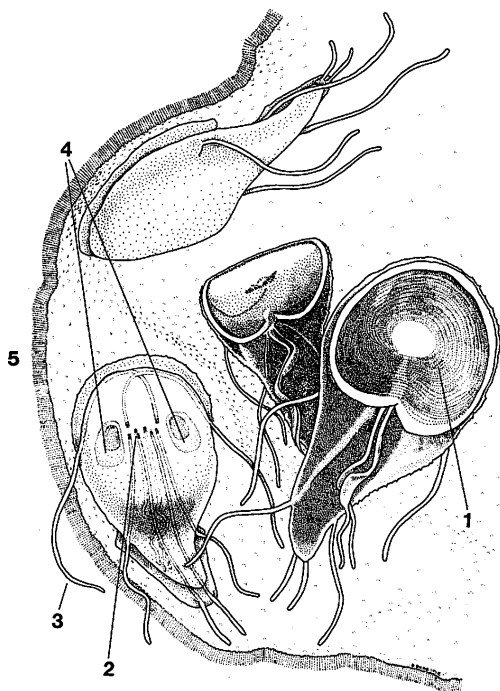


Рис. 4.62. Внешний вид паразитической диплонады *giardia*. Верхняя клетка показана в обычном прикрепленном состоянии к стенке кишечника. (По: Margulis et al., 1993.)
 1 – присасывательный диск, 2 – кинетосомы жгутиков, 3 – жгутики, 4 – ядра, 5 – стенка кишечника.

рая служит основой для синтеза внеклеточной трубчатой структуры.

Среди инфузорий встречаются клетки как с цитоплазматическими стебельками, так и со стебельками из внеклеточного материала.

Необычный стебелек формируют некоторые пединелловые. Например, у *Pteridomonas* он представлен длинным и тонким цитоплазматическим выростом на заднем конце тела, в который заходит сильно вытянутое микротельце. Когда *Pteridomonas* отрывается от субстрата и переходит к плаванию, стебелек сохраняется и тянется за клеткой, существенно мешая передвижению простейшего.

Наиболее своеобразны ножки плодовых тел слизевиков. У клеточных слизей (акразиевые, диктиостелииды) стебельки формируются из отдельных не слившихся, но плотно прилегающих друг к другу клеток. У миксомицетов (неклеточных сли-

зевиков) ножка плодового тела образуется из цитоплазматического выроста плазмодия.

Среди других прикрепительных органелл следует отметить различные модификации жгутиков или специальных выростов клетки. Жгутик часто выполняет функцию сократимого стебелька (бикозоециды, бодониды) или прикрепляет клетку паразитического жгутиконосца к стенке кишечника (кинетопластиды).

Прикрепительные структуры характерны для многих паразитических простейших, обитающих в кишечнике животных, где они постоянно находятся под воздействием пищевого потока. Для того, чтобы удержаться в определенном участке кишечника, они прикрепляются к его стенке при помощи присосок или крючков. Своеобразные изменения вентральной поверхности клетки в виде присасывательного диска развиваются у дипломонады *Giardia* (рис. 4.62), паразитирующей в кишечнике человека и животных.

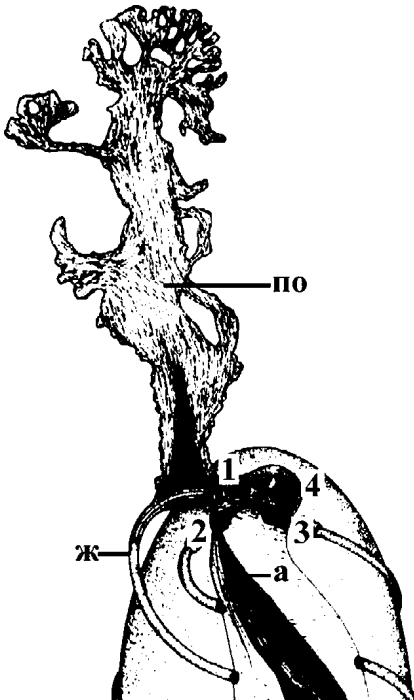


Рис. 4.63.
Прикрепительная органелла у оксимонады *Pyrsonympha*. (По: Cochrane et al., 1979.)
Органелла (по) образована цитоплазматическим выростом, пронизанным фибриллами, которые формируются на основе электронно-плотного материала, окружающего кинетосому и проксимальную часть одного из жгутиков (ж). а – аксостиль, 1–4 – кинетосомы жгутиков.

Мощная присоска в форме прикрепительного диска сложного строения имеется на поверхности клетки паразитической инфузории *Trichodina*, обитающей в кишке голотурии.

Крючки, или длинные выросты поверхности клетки, которые позволяют простейшему закориваться в стенке кишечника, развиваются в самых разных группах кишечных паразитов. Так, у паразитических оксимонад из передней части клетки формируется специальная прикрепительная органелла, образованная цитоплазматическим выростом, который густо пронизан микрофиламентами (рис. 4.63). Широкое разнообразие крючков и стилетов демонстрируют эпимериты гregarин из кишечника членистоногих (рис. 4.64). Иногда эпимериты формируют тонкие волосовидные отростки, цепляющиеся между эпи-

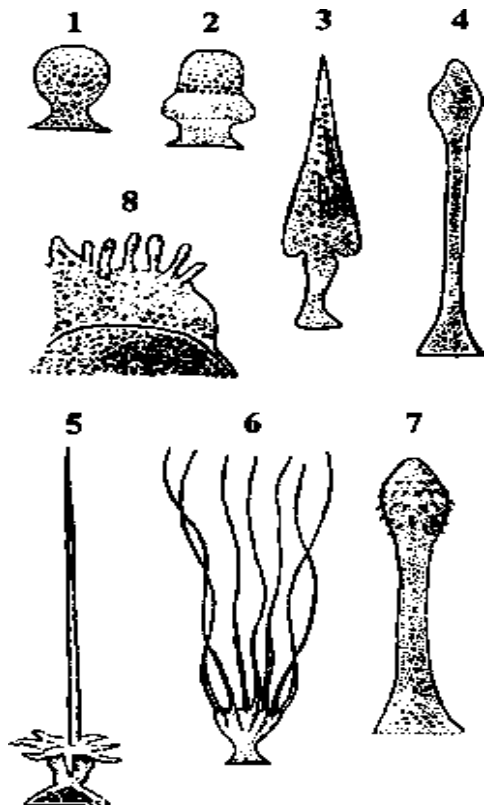


Рис. 4.64. Эпимериты гregarин, паразитирующих в кишечнике членистоногих. (По: Чорик, Спасский, 1986.)
 1 – *Gregarina longa*, 2 – *Sycia inipitata*, 3 – *Pileocephalus heeri*, 4 – *Stylocephalus longicollis*, 5 – *Beloides firmus*, 6 – *Cometoides crinitus*, 7 – *Geniorhynchus monnineri*, 8 – *Echinomera hispida*.

телиальными клетками (рис. 4.64). Диномонада *Haplozoon*, паразитирующая в полихетах, имеет сразу 2 приспособления: пучок филоподий на переднем конце тела, которые внедряются в поверхность эпителия, и хитиновый подвижный стилет, периодически вонзающийся в поверхность кишечника (Догель, 1951).

Описанные случаи дают только примерное представление о многообразии прикрепительных структур клетки протистов. Многие из них еще совершенно не изучены.

4.2.9. Другие формы движения

Формы движения простейших разнообразны, чему соответствует и многообразие органоидов движения. Как правило, различают 5 основных форм движения - амебоидное, жгутиковое, ресничное, метаболизирующее и скользящее. Кроме того, существуют и некоторые более специализированные формы двигательной активности. Жгутиковая, ресничная и амебоидная формы движения были рассмотрены ранее в связи с описанием цитоскелета и поэтому здесь не приводятся.

Метаболизирующее движение

Метаболизирующий тип движения был выделен сравнительно недавно (Серавин, Фролов, 1983), хотя, конечно, давно и хорошо известен. Некоторые авторы относят его к скользящей форме движения. Он характерен для большинства эвгленовых водорослей, некоторых грегариин и ряда инфузорий и внешне выглядит как перистальтические или волнообразные изгибания тела клетки (рис. 4.65), за счет которых организм может активно передвигаться. Такая метаболитика тела наиболее изучена и хорошо известна преимущественно для эвгленовых (*Distigma*, *Parastasia*), поэтому часто называется эвгленоидным движением.

Эвгленовые водоросли способны также к активному изгибанию клетки при повороте в ту или иную сторону. Этот процесс осуществляется благодаря особым покровам эвгленовых — кутикуле, которая состоит из продольных полосок или ребер (см. рис. 4.8). Белковые полосы кутикулы могут скользить относительно друг друга, за счет того, что они ассоциированы с микротрубочками, а те, в свою очередь, связаны с микротру-

бочками соседних полос при помощи микрофиламентов, которм, вероятно, и принадлежит движущее начало. Во всяком случае, после удаления мембран клетки в результате обработки детергентами вся сократительная система работает в присутствии ионов Ca^{++} и АТФ. Таким образом, скорее всего, в этом задействована акто-миозиновая система сокращения (Suzaki, Williamson, 1986). Компьютерная модель метаболизирующего движения эвгленовых, в которой не происходит изменения длины полосок, а только их изгибание, вполне удовлетворительно объясняет его механизм за счет скольжения полосок относительно друг друга (рис. 4.66).

Метаболирующее движение грегариин (рис. 4.67) и некоторых инфузорий определяется другими механизмами. У моноцистид (грегарины) изменение формы тела происходит в результате сокращения фибриллярных структур, поперечными кольцами охватывающих тело клетки по периферии (рис. 4.68). По-видимому, в этом процессе задействованы и микротрубоч-

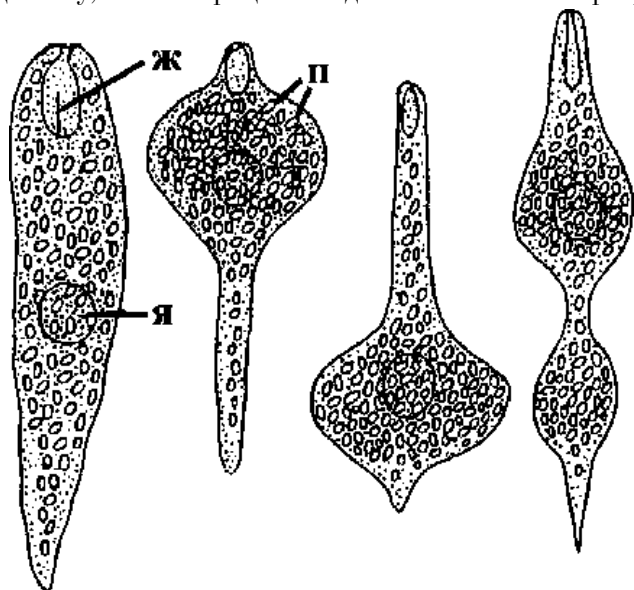


Рис. 4.65. Изменение формы тела при метаболическом движении эвглениды *Parastasia fennica*. (По: Вита, Суханова, 1983.)
ж – жгутик, п – зерна парамиллона, я – ядро.

ки, подстилающие пелликулу грегарины, которые выполняют стабилизирующую функцию и возвращают форму тела в прежнее положение при расслаблении пучков микрофиламентов (см. также стр. 226). У инфузорий метаболическое движение выражается в форме изгибаний, складывания и скручивания тела. Это достигается за счет сокращения продольных пучков микрофиламентов, а стабилизирующими элементами выступают продольные ленты микротрубочек кортекса.

Скользящее движение

Скользящее движение встречается среди протистов достаточно широко. Прежде всего, это диатомовые водоросли, лабиринтулы, грегарины и спорозоиты кокцидий. Этот тип движения используют также десмидиевые водоросли, моноспоры и сперматии красных водорослей. Помимо одноклеточных форм могут скользить по субстрату и нитчатые формы. Особенно широко оно растространено среди цианобактерий. Скользящее

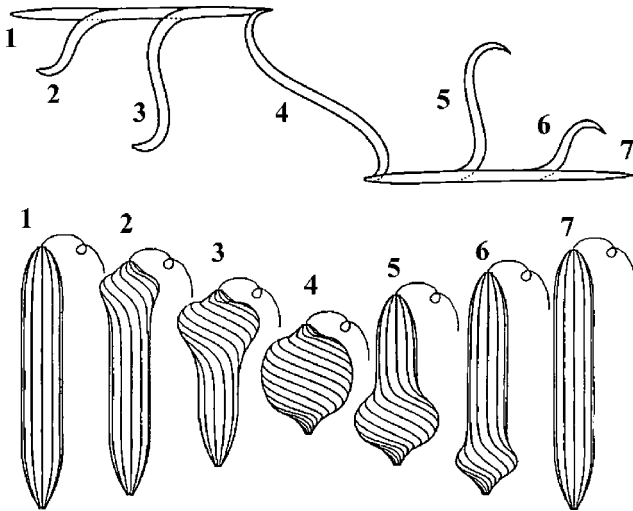


Рис. 4.66. Компьютерная модель метаболирующего движения эвгленовых. (По: Suzaki, Williamson, 1986.)
Верхний ряд (1–7) – цикл конформационных изменений одной полоски, соответствующий этапам последовательного изменения формы всей клетки (нижний ряд: 1–7) в процессе метаболии.

движение было описано Адамсоном еще в 1767 году (Adamson, 1767 – цит. по: Hader, Hoiczek, 1992), но до сих пор его механизм во многих случаях неизвестен. Механизмы его, по-видимому, различны, однако внешне оно выглядит одинаково: клетка (или группа клеток) скользит по субстрату без каких-либо внешних причин и без изменения формы тела.

Поверхность грегарин покрыта продольными гребнями (рис. 4.69). Клетки выделяют обильную слизь и, вероятно, проталкивают ее назад при помощи волнообразных движений продольных гребней. Такое предположение было основано на изучении ультратонкого строения, т.к. продольные гребни всегда находятся в разном положении на теле клетки. Однако при наблюдении за живыми грегаринами в хорошую оптику эти гребни также видны, и они не изгибаются во время движения. Поэтому можно предположить, что скольжение грегарин, возможно, обусловлено только выделением слизи.

Предполагается, что спорозоиты кокцидий используют другой механизм скольжения. Пока, правда, не найдены какие-

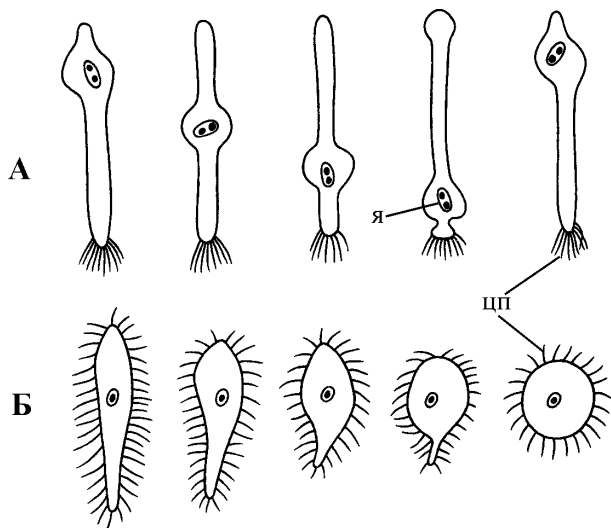


Рис. 4.67. Формы метаболирующего движения у моноцистид (Eugregarinida). (По: Фролов, 1991.) А – *Monocystis lumbrici*, Б – *Rhynchocystis pilosa*. цп – цитоплазма, я – ядро.

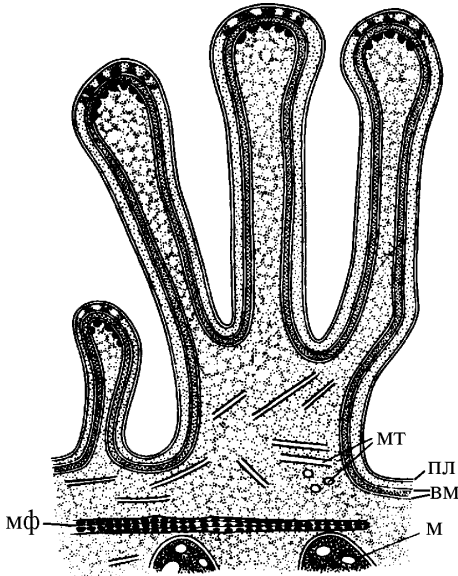


Рис. 4.68. Изменение расположения гребней на поверхности грегарины *Nematocystis magna* в результате сокращения тела клетки. (По: Фролов, 1991.)
 вм – мембраны внутреннего мембранного комплекса, м – митохондрия, мт – микротрубочки, мф – сократившийся пучок микрофиламентов, пл – плазмалемма.

либо органеллы, ответственные за передвижение этих клеток. Принципиально возможно предположение, что на поверхностной мембране клетки есть специальные участки (сайты), которые могут контактировать с субстратом. С ними связаны микрофиламенты, обеспечивающие постоянное движение (поток) клеточной мембраны спереди назад. Такая модель (что-то похожее на гусеницу трактора) может объяснить любой тип скольжения клетки по субстрату при отсутствии выделяемой слизи и сложных покровов (клеточной оболочки).

Внешне похожее скольжение клеток диатомовых водорослей основано, по-видимому, на выделении ими слизи. Скольжение веретеновидных клеток лабиринтул объяснить труднее. Они передвигаются по внеклеточной эктоплазматической сети. Теоретически они могут осуществлять передвижение за счет контакта поверхности клетки с мембраной эктоплазматической сети, но какие механизмы задействованы при этом, сказать трудно.

Клетки десмидиевых скользят по субстрату также за счет выделения слизи сквозь специальные поры в клеточной стенке. Причем обычно «мотором» является старая половина клетки,

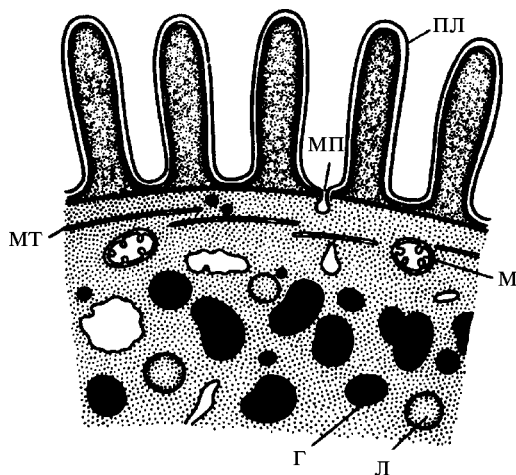


Рис. 4.69. Поперечный срез (схема) через тело грегарины *Lecudina pelucida*. (По: Фролов, 1991.)
 г – гликоген, л – липиды, м – митохондрии, мп – микропора, мт – микротрубочки, пл – плазмалемма гребней на поверхности клетки.

тогда как молодая ее часть находится спереди и несколько приподнята над субстратом. Однако при необходимости направленные движения может меняться на противоположное, и тогда движителем становится молодая половина клетки.

4.2.10. Сокращение клетки

Способность к сокращению описана для многих клеток инфузорий и жгутиконосцев. Процесс этот протекает по-разному. Иногда это мгновенное сокращение всей клетки (в течение миллисекунд) и сравнительно медленное возвращение в исходное положение (инфузории), в других случаях реакция в форме сокращения на какое-либо воздействие продолжается десятки минут и завершается еще более длительным периодом восстановления.

Процесс быстрого сокращения тела клетки описан для гетеротрих (Ciliata). Оказалось, что главная роль в этом принадлежит фибриллярному тяжу (мионема), который ассоциирован с постцилиарным корешком из микротрубочек, направленному к заднему концу тела клетки. Постцилиарные корешки у инфузорий длиннее, чем расстояние между кинетидами, поэтому они перекрываются друг с другом и образуют единую корти-

кальную систему. Миономы обычно проходят под корешками и в нормальном состоянии образованы пучками микрофиламентов по 4 нм толщиной. Эти миономы всегда окружены каналами ЭПР. Во время сокращения клетки микрофиламенты миономы становятся толще (10–12 нм) и короче. Это изменение не требует АТФ, а вызывается влиянием ионов кальция. Предполагается, что ионы кальция доставляются к миономам благодаря окружающим их каналам ЭПР, что напоминает работу саркоплазматического ретикулума в поперечно-полосатой мускулатуре у позвоночных.

Микротрубочки же, по-видимому, играют активную роль в расслаблении клетки. Во время сокращения их ленты пассивно скользят относительно друг друга, а при расслаблении они могут активно скользить в обратном направлении, используя для этого фибриллярные мостики из динеина. Такие мостики были действительно обнаружены в расслабляющейся после сокращения клетке, и отсутствуют в сократившейся особи.

Еще одной системой сокращения клетки является стебелек, имеющийся у сидячих инфузорий. Наиболее хорошо известен пример с *Vorticella* (рис. 4.61). Одиночные особи *Vorticella* прикрепляются к субстрату длинным стебельком. И стебелек и сама клетка находятся в прозрачной оболочке. Под плазмалеммой стебелька находится мионома (спазманема), состоящая из микрофиламентов толщиной 2–3 нм, канал ЭПР и митохондрии. В пространстве между плазмалеммой и оболочкой стебелька находятся стабилизирующие палочки и фибриллярный материал.

При механическом раздражении клетки стебелек быстро скручивается в спираль, при этом сильно укорачиваясь. Показано, что это АТФ-независимое сокращение, но идет только в присутствии ионов кальция. Канал ЭПР может служить депо кальция, а стабилизирующие палочки возвращают стебелек в исходное положение при расслаблении миономы. Таким образом, сокращение стебелька инфузорий может обеспечивать тот же механизм, что и сокращение тела у гетеротрих.

Некоторые инфузории (*Lacrimaria*, *Homalozoon*) могут легко изменять форму тела: изгибаться, складываться пополам,

скручиваться вдоль продольной оси, наклонять вытянутую переднюю часть клетки и т.д. У таких организмов на поперечных срезах клетки обнаруживается кольцевой слой микрофиламентов, залегающий под кортикальной зоной цитоплазмы. С внутренней стороны к микрофиламентозному слою прилежит большое количество митохондрий, а снаружи – множество мелких пузырьков. Можно предположить, что у таких инфузорий имеет место тот же механизм сокращения, однако не обнаружена антагонистическая система, позволяющая возвращаться клетке в исходное состояние. Возможно, это происходит за счет естественного тургора клетки.

Очень сходно устроена сократительная система внутри клеток некоторых грегариин (рис. 4.68). Их кольцевые фибриллы имеют поперечную исчерченность и могут сокращаться, формируя перистальтические волны вдоль клетки (см. стр. 222). Между фибриллами и пелликулой грегариин проходят микротрубочки, которые могут служить антагонистами и возвращать исходную форму клетке после расслабления фибрилл.

Процесс медленного сокращения характерен для поперечно-исчерченных корешков, состоящих из белка центрина, который также относится к семейству кальций-зависимых белков. Такие корешки описаны у прازیнофитовых, криптофитовых и некоторых инфузорий. Они обычно связывают кинетосомы жгутиков или ресничек с какими-либо структурами клетки (поверхностная мембрана, хлоропласт), или сами кинетосомы между собой. Процесс сокращения занимает около часа. При этом корешок укорачивается, увеличивается в толщину, а период его исчерченности уменьшается. Восстановление исходного состояния корешка (расслабление) занимает еще больше времени. У инфузорий такие исчерченные фибриллы обычно не связаны с кинетосомами. Они залегают в филаментозном слое между кортексом и эндоплазмой и, возможно, принимают участие в изгибаниях клетки.

У инфузорий встречаются также и корешки с поперечной исчерченностью, которые, однако, не способны сокращаться.

Мощная сократительная система мионем (миофриски) отмечена у акантарий (рис. 4.57). Мионемы соединяют поверхность иглы с пограничным фибриллярным слоем, разделяющим экто-

и эндоплазму клетки. При сокращениях миофрисков с одной стороны иглы и одновременном расслаблении с другой, игла отклоняется в ту или иную сторону. Таким образом обеспечивается подвижность игл акантарий. При одновременном сокращении миофрисков цитоплазма клетки как бы натягивается на иглы, и общий объем клетки увеличивается. При расслаблении, наоборот, цитоплазма сокращается и объем клетки уменьшается (см. стр. 209–210).

4.3. Митохондрии и другие энергодающие органеллы

Митохондрии присутствуют в клетках большинства протистов. Их строение значительно разнообразнее, чем у клеток многоклеточных животных и растений (рис. 4.70). Для многих одноклеточных протистов показано, что в клетке находится лишь одна, иногда сильно ветвящаяся, митохондрия. Общеизвестно, что на мембранах митохондрий осуществляются процессы окислительного фосфорилирования, завершающиеся образованием аденозинтрифосфата (АТФ). Внутренняя мембрана образует впячивания внутрь митохондрии, называемые кристами. Кристы различаются по форме, вариации которой можно описать тремя основными морфотипами: трубчатые, пузырьковидные и пластинчатые (Серавин, 1993).

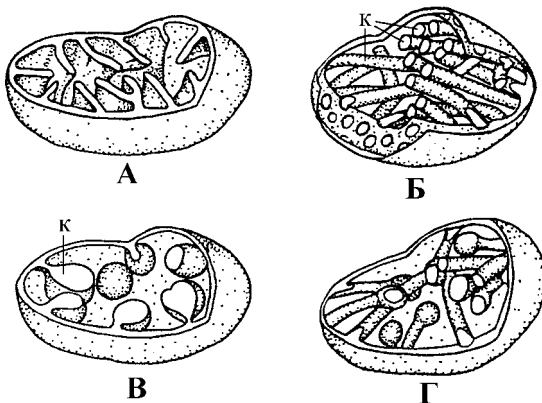


Рис. 4.70. Различные типы крист (к) митохондрий. (По: Кусакин, Дроздов, 1994.)
А – пластинчатые, или гребневидные, Б – трубчатые, В – пузырьковидные, Г – ампуловидные.

Внутри каждого морфотипа имеются варианты. Например, ампуловидные кристы являются вариантом трубчатых (рис. 4.70). Форма крист митохондрий, как правило, однообразна в пределах крупных таксонов и используется в настоящее время в таксономии. У большинства протистов кристы трубчатой формы. Внутреннее пространство (матрикс) митохондрии обычно заполнено аморфным материалом, в котором иногда встречаются кристаллические включения или фибриллярные образования. Внутри трубчатых крист некоторых гетероконтов обнаруживаются тонкие осевые нити. Природа этих включений и филаментов неизвестна, хотя можно предположить, что фибриллярные структуры в матриксе митохондрий как раз и представляют собой митохондриальную ДНК.

Помимо собственной ДНК митохондрии содержат и свою систему синтеза белка. Эти клеточные органеллы близки по многим признакам к прокариотам группы протеобактерий, от которых, как предполагают, они и произошли. Считается, что в процессе длительного симбиоза митохондрии делегировали большую часть своих генов в ядро и в настоящее время белковый синтез в митохондриях протистов обычно на 80% зависит от ядра и только 20% белков синтезируется за счет генов, расположенных в митохондриальной ДНК.

Большое значение придается в настоящее время изучению нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК, что позволяет прояснить родственные связи между таксонами.

Исследование особенностей строения и биохимии митохондрий в тех или иных группах показало, что наиболее своеобразными являются митохондрии кинетопластид. В клетках этих организмов, независимо от того, являются они паразитическими или свободноживущими, имеется всего одна митохондрия с особым вздутием – кинетопластом, – в котором сосредоточена вся митохондриальная ДНК. Обычно ее называют кинетопластная ДНК (кДНК). Эта кДНК имеет очень сложное строение: она состоит из макси- и мини-колец ДНК, количество которых может достигать сотен и тысяч. Биологический смысл такой организации генома пока неясен.

Многие виды паразитических и свободноживущих протистов, обитающих в условиях дефицита кислорода, обладают ана-

эробным обменом и поэтому не имеют митохондрий (амитохондриальные протисты). Это – парабазалии, диплонады, оксимонады, некоторые инфузории, грибы и амёбы (рис. 4.71). Они полностью лишены каких-либо биохимических следов митохондрий: у них отсутствуют ферменты цикла Кребса (трикарбоновых кислот), система транспорта электронов, связанного с цитохромами, и реакции окислительного фосфорилирования. В отличие от протистов, имеющих митохондрии, они окисляют пируваты не пируват-дегидрогеназным комплексом, а пируват-ферредоксин оксиредуктазой – ферментом, который имеется только у прокариот и амитохондриальных эукариот. Большинство этих организмов использует примитивный способ получения энергии за счет гликолиза. При этом гликолитический цикл идет непосредственно в цитоплазме и не связан с какими-либо структурами. Такой тип энергетического обмена характерен, например, для диплонада и *Entamoeba histolytica*.

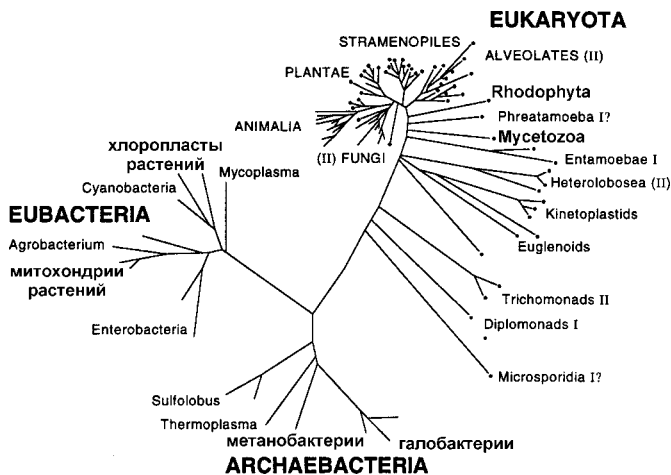


Рис. 4.71. Распределение безмитохондриальных эукариот, бактерий и органелл на филогенетическом древе организмов (показано точками) по данным сиквенсов генов 16S-подобных рРНК. (По: Müller, 1998.) Длина линий и порядок ветвления не отражают реального положения группировок эукариот на древе. Римские цифры I и II означают наличие соответствующего типа анаэробного обмена (см. текст).

Таблица 4. Особенности строения митохондрий и иных энергетических центров у протистов

Таксон	трубчатые	пузырьковидные	пластинчатые	ветвящиеся	неопределенной формы	другие особенности митохондрий	иные энергетические центры
Microsporidia	-	-	-	-	-	нет митохондрий	использование АТФ клетки-хозяина
Chytridiomycota	-	-	+	-	-	нет митохондрий у анаэробов	гидрогеносомы - производные митохондрий
Myxozoa	-	+	+	-	-	-	-
Chlorophyta	-	-	+	-	-	-	-
Rhodophyta	-	-	+	-	-	-	-
Glaucophyta	-	-	+	-	-	-	-
Chrysophyceae	+	+	-	-	-	-	-
Xanthophyceae	+	+	-	-	-	-	-
Apicomplexa	+	-	-	-	-	-	-
Ciliophora	+	-	-	-	-	нет митохондрий у анаэробов	гидрогеносомы - производные митохондрий
Dinophyta	+	-	-	-	-	-	-
Opalinata	+	-	-	-	-	-	-
Labyrinthomorpha	+	-	-	-	-	он	-
Choanomonada	-	-	+	-	-	редко дисковидные	-
Kinetoplastidea	+	-	+	-	-	кинетопласт, дисковидные	гликосомы у паразитических
Euglenoidea	-	-	+	-	-	-	-
Cercomonadida	-	+	-	-	-	-	-
Spongomonadida	-	+	-	-	-	-	хемотрофные симбиотические бактерии
Apusomonadida	-	+	-	-	-	-	-
Thaumatomonadida	-	+	-	-	-	-	-
Diplomonadea	-	-	-	-	-	нет митохондрий	гликолиз I
Oxymonadea	-	-	-	-	-	нет митохондрий	гликолиз I
Parabasalea	-	-	-	-	-	нет митохондрий	Гидрогеносомы- производные митохондрий
Pedinellophyceae	-	+	-	-	-	-	-
Heliozoa	-	-	+	-	-	-	-
Acantharia	-	+	-	-	-	-	-
Polycystinea	-	+	-	-	-	-	-
Phaeodaria	-	+	-	-	-	-	-
Lobosea	-	+	-	+	-	-	-
Filosea	-	+	-	+	-	-	-
Chlorarachnidea	-	+	-	-	-	-	-
Foraminifera	-	+	-	-	-	-	-
Heterolobosea	-	-	+	+	+	-	-
Cryptophyta	-	-	+	-	-	-	-
Bacillariophyceae	+	-	-	-	-	-	-
Raphidophyceae	+	-	-	-	-	он	-
Phaeophyceae	+	-	-	-	-	-	-
Oomycetes	+	-	-	-	-	-	-
Hyphochytridea	-	+	-	-	-	-	-
Plasmodiophora	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pelomyxa</i>	-	-	-	-	-	нет митохондрий	гидрогеносомы

Обозначения: "-" - нет, "+" - есть, он - в кристах осевая нить

Примерно до 1996 года считалось, что среди современных форм можно обнаружить первично безмитохондриальных протистов. Было выделено даже отдельное царство *Archaezoa*, включающее наиболее «примитивных» протистов, которые еще не приобрели митохондрии (дипломонады, оксимонады, микроспоридии и пелобионтиды) (Cavalier-Smith, 1993). Однако в последнее время у представителей каждой из этих групп были обнаружены гены митохондриальных хитшоковых белков в ядре. Эти факты позволяют считать, что все ныне живущие эукариоты являются потомками организмов, которые имели митохондрии (см. Philippe, Adoutte, 1998).

4.3.1. Гидрогеносомы

Эти своеобразные клеточные органеллы были открыты сравнительно недавно (Müller, 1973), как характерная особенность не имеющих митохондрии протистов. В настоящее время М. Мюллер (Müller, 1998) делит все амитохондриальные организмы на два типа. К типу I он относит тех эукариот, в клетках которых нет компартментализации метаболитов гликолиза, т.е. нет специальных органелл, где он протекает. К типу II относятся протисты, имеющие специальные компартменты для ферментов гликолитического цикла – гидрогеносомы. Они найдены у многих амитохондриальных протистов (трихомонад, гипермастигин, анаэробных цилиат, некоторых жгутиконосцев и хитридиевых грибов) и представляют собой небольшие пузырьки, ограниченные одной или двумя мембранами, заключающими гомогенное содержимое. В гидрогеносомах содержатся ферменты, окисляющие пируваты и малаты с освобождением молекулярного водорода. Представляя акцептор электронов в цепи реакции окисления пировиноградной кислоты, водород выполняет важную функцию в анаэробном метаболизме.

Организмы с разными типами организации гликолиза различаются и по набору ферментов. Так, протисты, относящиеся к типу I, содержат пируваткиназу вместо пируваткиназы (характерной для типа II), ацетат-тиокиназу вместо сукцинат-

тиокиназы и бифункциональную ацетил-КоА/альдегид-редуктазу вместо алкогольдегидрогеназы. Различия в метаболических путях у амитохондриальных протистов и их организации свидетельствуют о независимом происхождении амитохондриального состояния. Поскольку в настоящее время показано, что отсутствие митохондрий у современных организмов – явление вторичное, то можно предположить, что оба типа амитохондриального обмена так или иначе связаны с редукцией митохондрий. Во всяком случае, известно, что у инфузорий гидрогеносомы появляются из митохондрий при переходе к анаэробным условиям существования. Гидрогеносомы хитридиевых более похожи на пероксисомы анаэробных дрожжей и грибов, и, по-видимому, предшественниками гидрогеносом этого типа являются именно пероксисомы. Недавно было показано, что гидрогеносомы трихомонад также происходят из митохондрий. Трихомонады могут существовать и в аэробных условиях, но тогда гидрогеносомы прекращают продуцировать водород и клетка переключается на кислородозависимый метаболизм примитивного типа без митохондрий. Другими словами, большинство гидрогеносом являются производными митохондрий, следовательно, гликолиз второго типа приобретен эукариотами вторично при переходе к анаэробному образу жизни. Гидрогеносомы, как правило, встречаются в клетках, не имеющих митохондрий, однако бесцветный жгутиконосец *Psalteriomonas lanterna* имеет и митохондрии и гидрогеносомы (Broers et al., 1993). У этого жгутиконосца и у анаэробных инфузорий гидрогеносомам сопутствуют симбиотические метаногенные бактерии, лежащие рядом с ними в цитоплазме.

Наиболее существенной особенностью гидрогеносом следует считать отсутствие собственной ДНК. Таким образом, если они эволюционировали из митохондрий, то надо думать, что процесс этот начался очень давно и к настоящему времени они полностью передали свой геном в ядро. Те же гидрогеносомы, которые, как у хитридиевых, связаны своим происхождением с пероксисомами, по-видимому, никогда не имели собственной ДНК.

4.3.2. Пероксисомы

У всех протистов, имеющих митохондрии, встречаются в цитоплазме и пероксисомы. Это тельца округлой формы, ограниченные мембраной, в которой заключен компактный гомогенный матрикс. Их размеры обычно не превышают 1 мкм. Пероксисомы отличаются повышенным содержанием оксидаз, которые продуцируют перекись водорода, каталазу и ферменты глиоксилатного цикла. У них отсутствует ДНК и собственный синтез белка.

К пероксисомоподобным структурам относятся и гликосомы, характерные для кинетопластид. Профили гликосом на электроннограммах клеток кинетопластид либо рассредоточены по всей цитоплазме, либо группируются в каком-либо одном месте. Существует точка зрения, что гликосомы, подобно митохондрию, могут формировать в клетке единую ретикулярную структуру. Однако данные по ультратонкой организации трипаносоматид не подтверждают этого. Гликосомы являются органеллами, играющими важную роль в утилизации глюкозы. В них обнаружены ферменты, участвующие в гликолизе, а также ферменты пиримидинового синтеза.

К близким по строению структурам следует отнести, по-видимому, и микротельца, встречающиеся у многих бесцветных жгутиконосцев (церкомонад, бикозоецид, пединеллид и некоторых других). Микротельца также ограничены одной мембраной, а их содержимое может быть гомогенным или слабо гетерогенным. Обычно они прилегают к ядру, поэтому иногда их называют парануклеарным телом. У некоторых протистов микротельца весьма крупные, вполне сравнимые по размеру с митохондриями (церкомонады, пединелловые). Биохимический состав микротелец неизвестен.

4.3.3. Проблема симбиотического происхождения митохондрий

Митохондрии давно известны как органеллы, содержащие собственную ДНК и систему белкового синтеза прокариотного

типа. Вместе с тем, некоторые пурпурные бактерии (из сем. альфа-протеобактерий) имеют складчатую поверхностную мембрану, которая напоминает кристы митохондрий. Поскольку бактериальные симбионты широко распространены в самых разных группах современных протистов и обнаруживаются во многих компартментах клетки: в цитоплазме, ядре и перинуклеарном пространстве, – то предполагаемая картина протеобактерии, лежащей в симбионтофорной вакуоли клетки-хозяина, очень напоминает митохондрию. Эти факты и предположения в совокупности с данными молекулярной филогении генов 16S рРНК позволяют многим исследователям с большой долей вероятности считать, что свободноживущие фотосинтезирующие протеобактерии, став симбионтами эукариотной клетки, утратили способность к фотосинтезу и стали выполнять функцию аэробного дыхания в клетке, превратившись, таким образом, в митохондрии. Предполагается, что митохондрии появились лишь однажды (т.е. все многообразие митохондрий с различными типами крист произошло от одной предковой формы митохондрии) и почти одновременно с ядром.

В то же время, геномы современных митохондрий сильно различаются и обладают рядом необычных особенностей, не позволяющих проследить путь эволюции этих органелл. Например, опероны эубактерий, которые обычно обнаруживаются и в ДНК хлоропластов, почти полностью отсутствуют в митохондриальном геноме. Поэтому симбиотическая гипотеза происхождения митохондрий не является общепринятой и многие авторы не исключают их аутогенного происхождения.

4.4. Пластиды

Пластиды имеются у фототрофных и филогенетически близких к ним протистов и представлены хлоропластами и лейкопластами.

4.4.1. Хлоропласты

Хлоропласты – это органеллы, имеющие оболочку из 2–4 мембран, внутри которой находится строма, или матрикс хло-

ропласта. Внутренняя мембрана оболочки образует впячивания внутрь хлоропласта в виде плоских гребней (тилакоиды), на поверхности которых располагаются светособирающие пигменты. Тилакоиды чаще всего собраны в стопки – ламеллы или граны, – что позволяет им более эффективно осуществлять фотосинтез. В строме находится хлоропластная ДНК и рибосомы прокариотного типа. ДНК организована в виде нуклеоида, который может быть распределен по всей строме пластиды, как у красных водорослей, динофитовых, зеленых водорослей, гаптофитовых, криптофитовых и большинства эустигматофитовых, или имеющего форму кольца, лежащего под опоясывающей ламеллой хлоропласта, что имеет место у большинства хроофитов. Вся система синтеза белка пластид (размер рибосом, чувствительность к антибиотикам) устроена по эубактериальному типу и в значительной степени зависит от генома ядра. Синтез одного из самых важных и обильных ферментов фотосинтетических реакций, проходящих в хлоропласте, контролируется геном Rubisco (rbs) – рибулозо-1,5-бифосфат-карбоксилазы/оксигеназы. Этот белок состоит из большой и малой субъединиц. У зеленых водорослей и высших растений гены rbs обеих субъединиц локализованы в разных компартментах: большой субъединицы – в пластидном геноме, а малой – в ядерной ДНК. У всех других водорослей rbs-гены в ядре клетки не встречаются и организованы в виде оперонов только пластидного генома.

Хлоропласты различаются по форме, размерам и количеству в клетке. Эти особенности широко варьируют в пределах каждой группы водорослей, поэтому установить какие-либо общие закономерности не представляется возможным. В то же время, электронно-микроскопические исследования пластид выявили существенные особенности их строения, которые используются для характеристики крупных таксонов (рис. 4.72).

Оболочка хлоропластов

Хлоропласты отделены от цитоплазмы клетки оболочкой, образованной мембранами. Их число постоянно для каждого крупного таксона водорослей и обычно считается его характерным признаком. Так, оболочка хлоропластов красных водорослей, хроофитов и высших растений состоит из 2 мем-

бран (рис. 4.72). Эти пластиды лежат в цитоплазме клетки и морфологически не связаны с ядром.

У эвгленовых и динофитовых оболочка состоит из 3 мембран, которые очень тесно прилегают друг к другу и поэтому не всегда хорошо различимы на ультратонких срезах (рис. 4.72). Пластиды этих протистов также лежат в цитоплазме, не имея видимой связи с ядром.

Оболочка хлоропластов остальных водорослей (охрофиты, гаптофиты и криптофиты) также состоит из 3 мембран, но они лежат не непосредственно в цитоплазме, а в расширении перинуклеарного пространства, или эндоплазматического ретикулума (рис. 4.72). Поэтому часто пишут, что пластиды водорослей, содержащих хлорофилл *c*, окружены оболочкой из 4 мембран, включая в это число и наружную мембрану, относя-

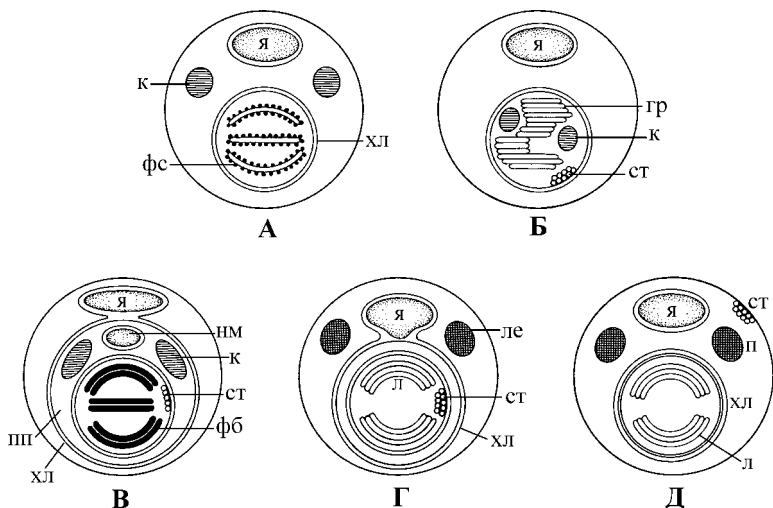


Рис. 4.72. Организация хлоропластов и связанных с ними органелл у фототрофных протистов. (По: Sleight, 1989.)

А – красные водоросли, Б – зеленые водоросли, В – криптомонады, Г – хризифиты, Д – эвгленовые.
 гр – граны, к – крахмал, л – ламелла, ле – лейкосин, нм – нуклеоморф, п – парамилон, пп – перипластидное пространство хлоропласта, ст – стигма, фб – фикобилины внутри сдвоенных тилакоидов криптомонад, фс – фикобилисомы на поверхности одиночных тилакоидов, хл – хлоропласт, я – ядро.

щуюся к ЭПР. Хлоропласт криптофитовых и многих охрофитов связан с ядром, т.к. лежит в перинуклеарном пространстве. Однако у некоторых охрофитов (рафидофитовые), а также у гаптофитов эта связь с ядром не так очевидна. Создается впечатление, что их пластиды находятся в расширении ЭПР на некотором расстоянии от ядра.

Необычное число мембран в оболочке пластид обнаружено у хлорарахниофитов. На некоторых участках видны 4 мембраны, на других – только 2. Некоторые вариации в числе мембран (2–3) были отмечены и у хлоропластов динофитовых.

Перипластидное пространство

По аналогии с перинуклеарным пространством ядра у криптононад и охрофитов выделяют перипластидное пространство. Оно находится между внутренней парой мембран и наружной мембраной хлоропласта (рис. 4.72). Обычно эти мембраны (2-я и 3-я, если считать от внутренней мембраны) не плотно прилегают друг к другу и между ними заметны участки цитоплазмы с рибосомами. У криптофитовых и хлорарахниофитовых перипластидное пространство представлено обширным компартментом, в котором лежат нуклеоморф, рибосомы эукариотного типа и гранулы полисахаридов.

Нуклеоморф представляет собой редуцированное ядро с ядрышком и типичной ядерной оболочкой, пронизанной порами. В нем имеется функционирующий геном, состоящий всего из 3 хромосом, и он сохранил способность делиться путем амитоza. Считается, что содержимое перипластидного пространства криптофитов и хлорарахниофитов представляет собой остатки цитоплазмы и ядра фототрофного эукариота, вступившего в симбиотические отношения с их гетеротрофным предком.

Тилакоиды и ламеллы

Организация тилакоидов в хлоропласте также оказалась существенным признаком для фототрофных протистов. В хлоропластах красных водорослей тилакоиды одиночные и никогда не образуют стопок, или ламелл (рис. 4.72). На их поверхности хорошо заметны мелкие шаровидные тельца – фикобилисомы, образованные особыми белками фикобилипротеинами. Таковую

же организацию тилакоидов имеют цианобактерии и цианеллы глаукофитовых.

Таблица 5. Особенности фотосинтезирующего аппарата водорослей и высших растений

Таксоны	Количество мембран в оболочке	Число тилакоидов в ламелле	Опоясывающая ламелла	Нуклеоморф
Cyanobacteria	1	1	-	-
Glaucophyta (цианеллы)	1	1	-	-
Rhodophyta	2	1	-	-
Chlorophyta	2	граны	-	-
Plantae	2	граны	-	-
Chlorarachniophyceae	2-4	3	-	+
Chrysophyceae	4	3	+	-
Synurophyceae	4	3	+	-
Xanthophyceae	4	3	+	-
Phaeophyceae	4	3	+	-
Bacillariophyceae	4	3	+	-
Raphidophyceae	4	3	+	-
Eustigmatophyceae	4	3	-	-
Haptophyta	4	3	-	-
Cryptophyta	4	2	-	+
Euglenoidea	3	3	-	-
Dinophyta	3	3	-	-

У криптофитовых тилакоиды собраны в стопки попарно, формируя ламеллы (рис. 4.72). Внутреннее пространство тилакоидов заполнено фикобилипротеинами, которые уже не образуют фикобилисом, а находятся в дисперсном состоянии.

Все охрофиты, динофитовые и эвгленовые формируют ламеллы из 3 и более тилакоидов (рис. 4.72). Тилакоиды в ламелле имеют примерно одинаковую длину, их внутреннее пространство электронно прозрачно и легко отличается от более плотной стромы пластиды. Ламеллы обычно тянутся вдоль продольной оси хлоропласта, упираясь концами в его оболочку. В некоторых классах охрофитов (хризифитовые, ксантофитовые,

бурые водоросли, рафидофитовые и диатомовые) под внутренней мембраной оболочки располагаются периферические, или опоясывающие, ламеллы, которые кольцом окружают содержимое пластиды. Эта особенность постоянна в пределах того или иного класса и служит его диагностическим признаком.

Хлоропласты зеленых водорослей резко отличаются по внутреннему строению от пластид других водорослей. Их тилакоиды также собраны в стопки, но они разной длины и их количество не постоянно. В результате формируются не ламеллы, а неправильные мембранные структуры, подобные гранам высших растений (рис. 4.72).

Пиреноиды

В хлоропластах имеются центры синтеза полисахаридов – пиреноиды, - которые не всегда морфологически выражены. Их строение довольно разнообразно и, по-видимому, может харак-

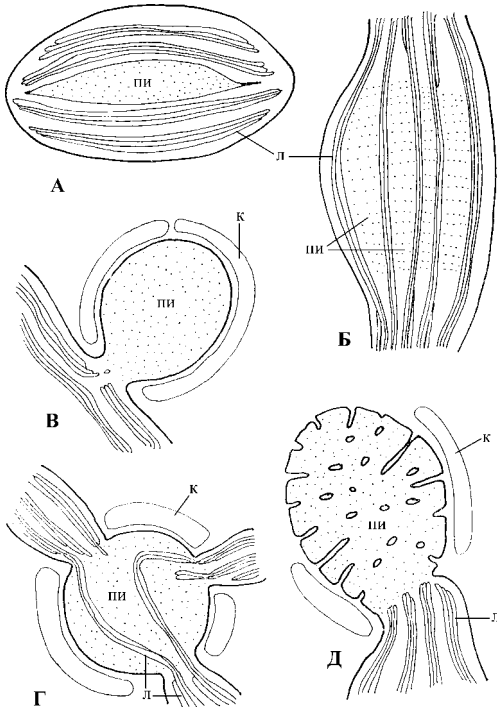


Рис. 4.73.
Схематическое изображение основных типов пиреноидов. (По: Dodge, 1973.) А – простой внутрипластидный пиреноид (пи), Б – сложный внутрипластидный пиреноид (пи), В – простой стебельчатый пиреноид с обкладкой из крахмала (к), Г – многостебельчатый пиреноид, пронизанный ламеллами (л) хлоропласта, Д – пиреноид с инвагинациями.

теризовать крупные таксоны водорослей. Пиреноиды бывают внутрипластидные и стебельчатые, которые выступают в цитоплазму (рис. 4.73). Вокруг пиреноидов формируется обкладка из синтезируемых ими полисахаридов. Для всех бурых водорослей характерны стебельчатые пиреноиды. У гаптофитовых, криптофитов и динофитов матрикс пиреноида пересекают ламеллы хлоропласта. У зеленых водорослей пиреноиды обычно расположены внутри пластид, где окружены крахмальными зернами. По-видимому, внутрипластидное запасание крахмала у хлорофитов и является причиной расположения пиреноида внутри хлоропласта.

4.4.2. Запасные углеводы

Полисахариды большинства водорослей откладываются в цитоплазме. Только у зеленых водорослей и у наземных растений они запасаются внутри хлоропласта. Морфологически они представляют собой включения в виде зерен, которые свободно лежат в цитоплазме или строме пластиды. По химическому составу они различаются типом связи димеров сахаров в полимерных цепях (табл. 6). Обычно выделяют 2 группы полисахаридов: α -1,4-глюканы, к которым относятся крахмал и его разновидность – багрянковый крахмал; и β -1,3-глюканы: хризоламинарин, или лейкозин, и парамилон. Крахмал запасают различные группы водорослей, а багрянковый крахмал – только родофиты. Хризоламинарин чаще всего встречается у охрофитов, а парамилон считается характерным признаком эвгленовых.

4.4.3. Стигма

В хлоропластах многих подвижных клеток водорослей имеется глазок, или стигма, который образован содержащими каротиноиды липидными глобулами. Глазки обычно ассоциированы с особым вздутием в основании жгутика и вместе с ним образуют фоторецептор. Опыты с эвгленовыми и зелеными водорослями показали, что эта система действительно работает как

фоторецептор и позволяет клетке осуществлять фототаксисы (детальнее о строении фоторецептора см. стр. 290). Глазки могут располагаться и вне хлоропласта, однако и в этом случае они находятся у основания жгутика, как у эустигматофитовых.

4.4.4. Пигменты

Основными пигментами хлоропластов являются хлорофиллы⁷ *a*, *b* и *c*, которые находятся на мембране тилакоидов. Хлорофилл *c* (или хлорофиллид) встречается в трех формах: *c*₁, *c*₂ и *c*₃. Для разных групп фототрофных протистов характерны определенные наборы хлорофиллов. В хлоропластах зеленых водорослей и эвгленовых содержатся хлорофиллы *a+b*, у красных водорослей – только хлорофилл *a*, подавляющее большинство остальных фототрофных протистов имеет хлорофиллы *a+c*.

Вторичные пигменты у водорослей гораздо более многообразны. Они располагаются в пластидах, часто бывают связаны с основными пигментами, принимая активное участие в фотосинтезе. В больших концентрациях вторичные пигменты могут маскировать зеленый хлорофилл и придавать хлоропластам разнообразную окраску – от желто-зеленой до красновато-коричневой. Все многообразие вторичных пигментов может быть распределено по трем группам: фикобилины, каротины и ксантофиллы (табл. 6). Фикобилины встречаются только у криптоноад, красных водорослей, глаукофитовых и цианобактерий (прокариоты). Наиболее полный набор их имеется у цианобактерий и родофитовых. У глаукофитовых отсутствует фикоэритрин, а у криптофитовых – аллофикоцианин. Эти пигменты встречаются в двух формах – в виде фикобилисом на поверхности тилакоидов (цианобактерии, красные водоросли и глаукофиты) и в дисперсном состоянии внутри собранных попарно тилакоидов (криптофитовые).

⁷ Факт обнаружения у красных водорослей хлорофилла *d*, который вошел в учебную литературу, в дальнейшем не подтвердился. Этот тип хлорофилла обнаружен пока только у прокариот.

Таблица 6. Распределение пигментов и запасных питательных веществ у водорослей.
(По: Van den Hoek et al., 1995)

	Суанобактерия	Prochlorophyta	Glaucophyta	Rhodophyta	Chrysophyceae	Xanthophyceae	Eustigmatophyceae	Bacillariophyceae	Raphidophyceae	Pedinellophyceae	Phaeophyceae	Нартопфита	Cryptophyta	Dinophyta I	Dinophyta II	Euglenoidea	Chlorarachniophyceae
Хлорофиллы																	
хлорофилл <i>a</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	++	++
хлорофилл <i>b</i>		++													+	++	++
хлорофилл <i>c</i> ₁					++	+		++	++		++	++			+		
хлорофилл <i>c</i> ₂					++	+		++	++	++	++	++	++	++	+		
хлорофилл <i>c</i> ₃					+-			++			++				+		
Фикобилины																	
фикоцианин	++		++	++									++				
аллофикоцианин	++		++	++													
фикоэритрин	++			++									++				
фикобилисомы	++		++	++													
Каротины																	
α-каротин				++	+							+	++		+		
β-каротин	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	++	+	++	

Ксантофиллы																	
зеаксантин	++	++	++	+								+				+	
эхенион	++	+											+			+-	
кантаксантин	++			+									+			+	
миксоксантофилл	++																
осциллаксантин	++																
лютеин				+								+				++	
антраксантин				++									+			+	
виолаксантин				+-								+	+			++	
фукоксантин				++								++	++				
диатоксантин				+	++							+	+			++	
диадноксантин				+	++							+	++			+	
вошериаксантин				++	++												
гетероксантин				++								+					
аллоксантин																	
перелинин																++	
неоксантин				+	+							+				++	
Запасные питательные вещества																	
Цианофитцин	++																
β-1,4-глюкозы																	
Цианофитиновый крахмал	++	++															
Багрянковый крахмал				++													
Крахмал				+												++	
				+												+	
β-1,3-глюкозы																	
Хризоламинарин				++	++								?			++	?
парамилон				++	++								++			++	+
													++				+

Обозначения к таблице 6 (стр. 242-243): ++ - важные пигменты, + - пигмент присутствует, +- - встречается редко, ? - данные отсутствуют, Dinophyta I – типичные динофитовые, Dinophyta II – динофитовые с эукариотическими симбионтами (преимущественно бурыми водорослями), Prochlorophyta включают только род *Prochloron*, который относится в настоящее время к Cyanobacteria. 1 – неизвестно, какой именно хлорофилл *c*, 2 – пигмент, подобный хлорофиллу *c*, обнаружен у 5 видов празинофитовых, 3 - встречается только у морских представителей таксона, 4 – отмечен у *Pavlova*.

4.4.5. Лейкопласты

Многие протисты, утратившие способность к фотосинтезу, сохранили пластиды в измененном виде и часть пластидного генома. Такие редуцированные пластиды называют лейкопластами. Наличие в них функционирующей ДНК указывает на то, что она содержит немало генов, которые не связаны напрямую с биосинтезом белков фотосинтетических реакций.

Лейкопласты характерны для бесцветных (гетеротрофных) хризомонад. Они располагаются обычно в перинуклеарном

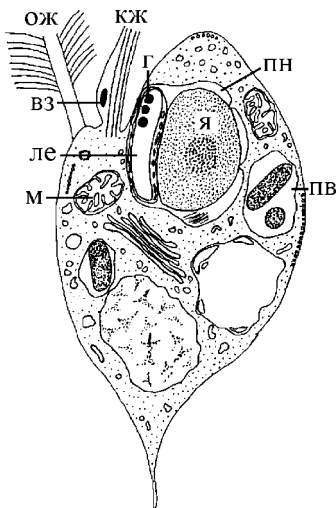


Рис. 4.74. Схема строения бесцветного хризифита *Anthophysa vegetans* с лейкопластом в перинуклеарном пространстве. (По: Belcher, Swale, 1972.) В лейкопласте (ле) видны глобулы глаза (г). вз – вздутие в основании короткого жгутика, кж – короткий жгут, м – митохондрия, пв – пищеварительная вакуоль, пн – перинуклеарное пространство, ож – опушенный жгут, я – ядро.

пространстве ядра, ограничены 1–2 мембранами, содержат иногда внутренние мембраны и пигментные гранулы, которые представляют собой, по-видимому, остатки тилакоидов и глазка (рис. 4.74).

Одним из вариантов лейкопласта следует считать, вероятно, так называемый апикопласт. Эта структура в виде довольно крупной вакуоли с гетерогенным содержимым была обнаружена у спорозоитов споровиков и долгое время не привлекала внимания. Однако сравнительно недавно в ядерной ДНК споровиков был обнаружен ген *gbs*, кодирующий малую субъединицу этого фермента. Кроме того, более детальные ультраструктурные исследования показали, что в оболочке апикопласта имеется 4 мембраны. Таким образом, предполагается, что апикопласт *Apicomplexa* – это редуцированный хлоропласт, близкий по последовательности нуклеотидов гена *gbsS* (малой субъединицы RUBISCO) к хлоропласту зеленых водорослей.

В последнее время, однако, больший вес при выяснении филогении хлоропластов имеют данные по последовательности нуклеотидов у рибосомальных генов хлоропластной ДНК. Так, секвенирование генов АТФазы показывает, что апикопласт эволюционировал из пластид красных водорослей, а анализ полной последовательности нуклеотидов ДНК апикопласта позволяет предполагать, что он эволюционировал вне линии развития зеленых пластид и предположительно связан своим происхождением с хлоропластами динофитовых. Это предположение, однако, противоречит тому общеизвестному факту, что обе субъединицы гена *gbs* находятся в пластидном геноме у всех водорослей, за исключением зеленых, у которых ген малой субъединицы находится в ядерном геноме. Поэтому, если бы апикопласт был связан своим происхождением с хлоропластами динофитовых, то его гены не были бы обнаружены в ядре.

По-видимому, хлоропласт мог редуцироваться во многих группах автотропных протистов и утратил способность к фотосинтезу. Однако, несмотря на это, его гены все еще необходимы клетке, т.к. они регулируют такие существенные процессы, как синтез аминокислот и утилизация липидов.

4.4.6. Проблема происхождения пластид

Происхождение пластид путем симбиогенеза в настоящее время общепризнано. В литературе идет обсуждение конкретных путей приобретения пластид в той или иной группе автотрофных эукариот.

На морфологическом уровне первая догадка о приобретении пластид в эволюции путем симбиогенеза возникает при сравнении ультратонкого строения цианобактерий и хлоропластов красных водорослей (рис. 4.72). Действительно, легко представить, что сине-зеленые водоросли могут быть заглочены эукариотным гетеротрофом и перейти к симбиозу, находясь при этом в симбионтофорной вакуоли. Затем цианобактерия утрачивает клеточную стенку, интегрируется в клетке хозяина на биохимическом уровне и становится хлоропластом. Таким образом, наружную мембрану хлоропласта красных водорослей можно рассматривать как мембрану симбионтофорной вакуоли, а внутреннюю мембрану – как бывшую плазмалемму цианобактерии. Внутреннее содержимое цианобактерии и хлоропласта красных водорослей почти идентично. Этот путь происхождения пластид подтверждается существованием современных глаукофитовых, в цитоплазме которых мы находим цианеллы – цианобактерии, находящиеся на разных стадиях интеграции в клетку хозяина. На примере цианелл можно буквально проследить этапы редукции клеточной стенки цианобактерий в разных видах глаукофитовых.

Таким образом эукариоты, по-видимому, приобрели фотосинтезирующий аппарат, содержащий хлорофилл *a*. Приобретение других хлорофиллов объясняется двумя основными гипотезами. 1) После обнаружения хлорофилла *b* у цианобактерии *Prochloron* (Lewin, 1986) был предложен путь приобретения хлорофилла *b* путем независимого симбиоза гетеротрофного предка зеленых водорослей и прохлорона. У зеленых водорослей в оболочке хлоропласта имеется всего 2 мембраны, поэтому весь процесс мог происходить так же, как у предков красных водорослей. Содержащие хлорофилл *b* эвгленовые водоросли могли получить его вступив в симбиоз с клеткой зеленых водорослей

(вторичный симбиоз). 2) путь приобретения хлорофилла *b* в результате трансформации хлорофиллов группы *a*.

К настоящему времени накопилось достаточно данных, которые показывают, что состав пигментов не является консервативным признаком фототрофных организмов. И у прокариот, и у эукариот обнаружены разные типы хлорофиллов *a*, *b*, *c*₁, *c*₂, *c*₃ и даже *d* (у прокариот). С большой долей вероятности предполагается, что возникновение основных пигментов могло происходить независимо в разных группах организмов. Следовательно, сейчас уже нет необходимости в гипотезе о независимом приобретении хлорофилла *b* путем еще одного акта симбиоза. Поэтому разумно предположить, что первичный симбиоз (приобретение пластид путем симбиоза с цианобактериями) имел место в эволюции лишь однажды и дал начало всему многообразию пластид у современных эукариот (рис. 4.75).

В настоящее время считается, что все современные пластиды происходят от цианобактерий. В литературе приводятся следующие доказательства этой гипотезы. Прежде всего, об этом свидетельствуют морфологическое сходство пластид, типично эубактериальное расположение генов в геноме хлоропластов, молекулярная филогения пластид и сине-

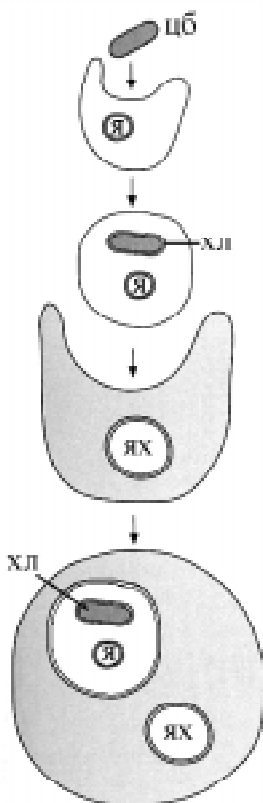


Рис. 4.75. Гипотетическая схема эндосимбиотического происхождения пластид. (По разным авторам). хл – хлоропласт, цб – цианобактерия, я – ядро гетеротрофного протиста, получившего пластиды путем первичного симбиоза с цианобактерией, ях – ядро гетеротрофного протиста, получившего пластиды путем вторичного симбиоза с эукариотной водорослью.

зеленых водорослей на основе генов 16S рРНК и некоторых белков.

Сравнительные исследования пластидного генома у водорослей показывают, что он гораздо меньше бактериального, и большинство генов, отвечающих за синтез специфических белков фотосинтеза, находятся в ядерной ДНК. Таким образом, в процессе становления хлоропластов первоначальные симбионты оказывались все более зависимыми от хозяина и постепенно теряли способность жить вне клетки хозяина. К настоящему времени накопилось немало экспериментальных свидетельств передачи генов из пластид в ядро. Например, уже упоминавшийся ген *gbcS* зеленых водорослей находится в ядре, тогда как у других водорослей – в пластидной ДНК; ген *tufA*, кодирующий фактор элонгации белкового синтеза хлоропластов, у всех водорослей входит в состав пластидного генома, а у харофитовых – в состав ядерной ДНК; у *Cyanidium caldarium* (одноклеточная эукариотная водоросль, близкая к родофитам) ген одной из субъединиц пластидной ДНК-полимеразы локализован в ядре; а у глаукофита *Cyanophora* в ядерном геноме находится ген одного из важнейших белков фотосинтетических реакций ферредоксин-НАДФ-редуктазы.

Продукты биосинтеза этих генов образуются в цитоплазме и должны быть перенесены в конечном итоге в хлоропласт. Для этого необходимы специальные «направляющие» белки, которые бы транспортировали их из цитоплазмы именно в пластиды, а не в другие органеллы. Таким образом, процесс переноса генов из хлоропластов в ядро требует формирования в процессе эволюции дополнительных генов для этих направляющих белков, а также изменения самой системы импорта белков в хлоропласт. В настоящее время известно, что по меньшей мере часть пластидной системы импорта является модификацией системы мембранного транспорта цианобактерий.

Цианобактерии довольно часто заселяют цитоплазму эукариотных клеток в качестве эндобионтов. Они обеспечивают фиксацию углерода и азота, а также участвуют в метаболизме клетки. Интересно, что азот-фиксирующие цианобактерии (иногда сильно видоизмененные) встречаются в цитоплазме имеющих

пластиды клеток, например, диатомовых водорослей. Помимо протистов, цианобактериальные эндобионты найдены в клетках губок и некоторых грибов.

Поэтому неудивительно, что существует целый класс пресноводных протистов (глаукофиты), содержащих в цитоплазме от 2 до нескольких клеток цианобактерий (цианелл). Фактически, цианеллы являются пластидами глаукофитов, однако они сохранили тонкую пептидогликановую клеточную стенку, характерную для свободноживущих цианобактерий. Строение и биохимические особенности клеточной оболочки цианелл, а также их внутреннее содержимое настолько сходны с этими характеристиками цианобактерий, что практически не возникает сомнений, что цианеллы были приобретены в результате первичного акта симбиоза гетеротрофных предков глаукофитовых с цианобактериями. В то же время, цианеллы не культивируются отдельно от клетки хозяина, как это показано и для других пластид, а 90% белков цианелл *Cyanophora* кодируется в ядре. Таким образом, цианеллы все-таки являются хлоропластами. По ядерно-цитоплазматическим характеристикам глаукофиты близки криптомонадам. Об этом свидетельствуют данные молекулярной филогении по последовательностям нуклеотидов генов 18S рРНК и хитшоковых белков.

По-видимому, в результате первичного эндосимбиоза с цианобактериями были приобретены пластиды глаукофитовыми и красными водорослями, причем, судя по полному отсутствию жгутиков у родофитов, эти события могли произойти независимо. Менее однозначно выглядит гипотеза приобретения пластид таким же образом зелеными водорослями, т.к. их хлоропласты значительно отличаются от цианобактерий. Вполне вероятно, однако, что их пластиды являются производными цианелл глаукофитовых.

4.4.7. Приобретение пластид в результате вторичного эндосимбиоза

Предположение о приобретении пластид в результате вторичного эндосимбиоза основано на том, что в оболочке пластид мно-

гих водорослей насчитывается более 2 мембран. Такие пластиды называются сложными и они, как было показано в предыдущей главе, характерны для динофитовых и эвгленовых, имеющих 3 мембраны в оболочке пластиды, а также для всех охрофитов, хлорарахниофитов и криптофитовых, имеющих 4 мембраны. Наружная мембрана таких пластид обычно считается принадлежащей самой клетке, и интерпретируется как мембрана бывшей симбионтофорной вакуоли.

Редкие авторы относят к сложным пластидам также хлоропласты красных и зеленых водорослей, считая их результатом вторичного эндосимбиоза, в процессе эволюции утративших одну или 2 мембраны.

Наиболее веским доказательством приобретения сложных пластид путем эндосимбиоза с эукариотными водорослями считается наличие нуклеоморфа в перипластидном пространстве криптофитовых, хлорарахниофитовых и некоторых динофитовых.

Ультраструктурные исследования нуклеоморфа стимулировали его углубленное изучение молекулярными методами. Было показано, что нуклеоморф криптонад и *Chlorarachnion* содержит ДНК, организованную в 3 хромосомы. Хромосомы очень короткие (всего 380 000 оснований) и содержат несколько генов, кодирующих рРНК малой субъединицы, сплайсинговые белки, которые обеспечивают процесс считывания ДНК, некоторые рибосомальные белки и протеазы. Наличие этих генов и процесса считывания информации позволило предположить, что нуклеоморф является сильно редуцированным ядром эукариотной клетки. Другие гены, необходимые для функционирования пластид, были перенесены в ядро клетки хозяина. Таким образом, синтезируемые в цитоплазме клетки белки пластид должны преодолеть 4 мембраны, чтобы попасть в хлоропласт на место своей окончательной локализации.

Сравнение сиквенсов генов нуклеоморфа, ядра клетки и пластид, а также состав пигментов и морфологические данные показывают, что сложные пластиды хлорарахниофитов и криптонад приобретены независимо. Пластиды хлорарахниофитов получены в результате симбиоза амебы с зелеными во-

дорослями (рис. 4.75), а хлоропласты криптофитов – в результате симбиоза похожего на *Goniomonas* криптофита и красной водоросли.

Эти примеры показывают, что и другие пластиды с 3 и 4 мембранами могли появиться в результате симбиоза гетеротрофных протистов и фотосинтезирующих водорослей (рис. 4.75). При этом предполагается, что у водорослей без нуклеоморфа в хлоропласте редукционные процессы зашли дальше, чем у криптононад и хлорарахниофитов и привели к полной утрате ядра и редукции перипластидного пространства.

Полный цикл приобретения и дальнейшей утраты пластид, по-видимому, имел место у криптофитовых. Среди них есть первично бесцветные формы (*Goniomonas*), фототрофные организмы с хлоропластами (*Cryptomonas*) и вторично бесцветные формы (*Chilomonas*), которые содержат в перинуклеарном пространстве лейкопласт, не способный к фотосинтезу.

4.5. Ядро и митотический аппарат

Клеточные ядра протистов имеют типичную для ядер эукариот структуру. Вместе с тем, они значительно различаются по форме и количеству в клетке. Способы деления ядер протистов гораздо многообразнее, чем у многоклеточных животных и растений. В пределах протистов происходило, вероятно, становление мейоза и полового процесса, что нашло отражение в существенных различиях этих процессов у разных групп.

4.5.1. Число и размеры ядер

Большинство протистов обладают одним клеточным ядром. У большинства микроспоридий, а также у многих грибов и некоторых мастигамеб клетка содержит два ядра (диплокарион, или дикарион). Некоторые солнечники, крупные свободноживущие амебы, миксомицеты – многоядерны. Размеры и форма ядер варьируют в самых широких пределах, так же, как их морфология и соотношение структурных компонентов ядра. Наиболее мелкие ядра (у пироплазмид, лейшманий, микронукле-

усы некоторых инфузорий) имеют диаметр 1–3 мкм. Крупные сферические ядра некоторых полицистин достигают в диаметре 400 мкм и даже 1 мм. Форма ядер большинства простейших приближается к сферической, но иногда может принимать самые причудливые формы. Это относится преимущественно к богатым хроматином вегетативным ядрам инфузорий.

4.5.2. Структурные компоненты ядер

У протистов они те же, что и в других эукариотических клетках (рис. 4.76). Ядерная оболочка состоит из двух мембран и имеет поры, число которых у разных видов варьирует в широких пределах, но особенно велико у тех ядер, которые обладают высокой функциональной активностью. Снаружи ядерная оболочка обычно покрыта рибосомами, но к ней могут примыкать дополнительные слои, располагающиеся как снаружи, так и под оболочкой со стороны кариолимфы. В частности, у многих свободноживущих амёб к внутренней стороне ядерной оболочки прилегает так называемый фиброзный, или сотовый, слой, имеющий ячеистое строение и значительно превосходящий ядерную оболочку по толщине. У *Sticholonche* этот слой достигает значительной толщины, образуя так называемую нуклеотеку. Фибриллярный материал нуклеотеки откладывается, по-видимому, с внутренней стороны ядра. Определенные сайты на наружной мембране оболочки могут служить ЦОМТами аксоном у актинофриидных солнечников, пединеллид и некоторых полицистин. Наружная мембрана может усиливаться фибриллярным материалом у некоторых рафидофитовых, гипермастигин, фораминифер и голых амёб. Помимо фибриллярного материала к поверхности ядра может прилегать гранулярный слой, который дополняется еще слоем мелких пузырьков, как у раковинной амёбы *Hyalosphenia*. Многие фораминиферы имеют ядра с прилегающим снаружи слоем мелко вакуолизированной цитоплазмы, образующей так называемый экзонуклеарный вакуом.

Некоторое представление о многообразии ядер дает рисунок 4.77, на котором изображены только неполиплоидные интерфазные ядра различных протистов, как они видны в световой

микроскоп. В перинуклеарном пространстве у многих водорослей располагаются хлоропласты или лейкопласты, а у некоторых видов протистов обнаружены также симбиотические бактерии.

Обязательным компонентом всех ядер протистов является хроматин, представляющий ДНК в комплексе с основными белками. Ультраструктурный анализ показывает, что он состоит из линейно расположенных глобулярных телец - нуклеосом (включающих как ДНК, так и гистоны). Упаковка нити ДНК в ядре показана на рисунке 4.78. Кроме хроматина хромосомной природы, в ядре может находиться внехромосомный хроматин, возникающий в результате повторного удвоения (амплификации) некоторых генов. Такой внехромосомный хроматин может входить в состав ядрышек вместе с РНК.

Распределение хроматина в интерфазных ядрах у простейших носит различный характер. Подчас происходит сильная деспирализация и деконденсация хроматина. В других случаях деконденсация охватывает часть хроматина. В некоторых интерфазных ядрах хроматин, наоборот, очень сильно конденсирован и представляет собой сплошную массу, как в головках спермиев многоклеточных животных.

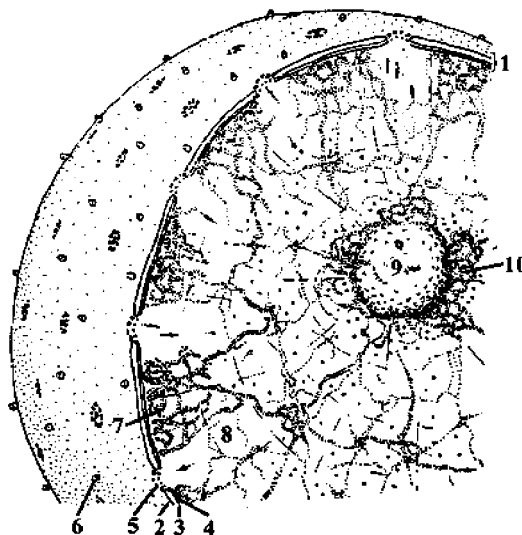


Рис. 4.76. Схема строения интерфазного ядра эукариотной клетки. (По: Заварзин и др., 1992.)

1 – поверхностный аппарат ядра, 2 – наружная и 3 – внутренняя мембраны, разделенные перинуклеарным пространством, 4 – плотная пластинка, 5 – поровый комплекс, 6 – рибосомы, 7 – гетерохроматин, 8 – эухроматин, 9 – ядрышко, 10 – околоядрышковый гетерохроматин.

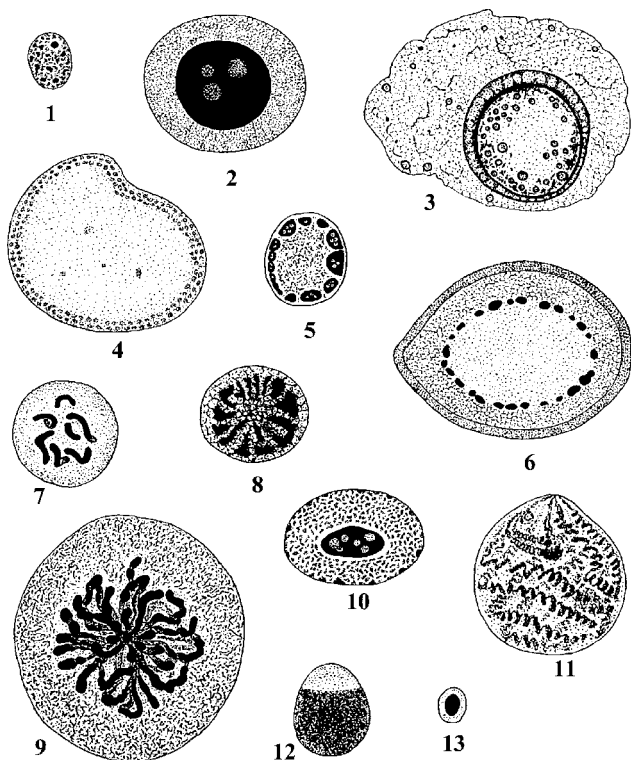


Рис. 4.77. Многообразие интерфазных непוליплоидных ядер протистов. (По: Raikov, 1982.)
 1 – *Trichomonas muris*, 2500x; 2 – *Amoeba sphaeronucleolus*, 1500x; 3 – макрогамета *Aggregata eberthi*, 1000x; 4 – *Amoeba crystalligera*, 1500x; 5 – *Amoeba terricola*, 1500x; 6 – *Endamoeba blattae*, 1500x; 7 – *Euglypha* sp., 1000x; 8 – *Actinosphaerium eichorni*, 1450x; 9 – *Duboscquella aspida*, 1200x; 10 – *Euglena* sp., 1200x; 11 – *Holomastigotoides psammotermidis*, 1500x; 12 – микроноклеус *Paramecium caudatum*, 1500x; 13 – микроноклеус *P. aurelia*, 1500x.

Ядрышки, которых может быть в ядре одно или несколько, а иногда и очень много, в основном состоят из рибонуклеопротеинов – предшественников рибосом. Электронная микроскопия показывает, что ядрышки образованы из двух структурных компонентов – гранулярного и фибриллярного. Фибриллы диаметром 5–10 нм обычно локализованы в центральных частях

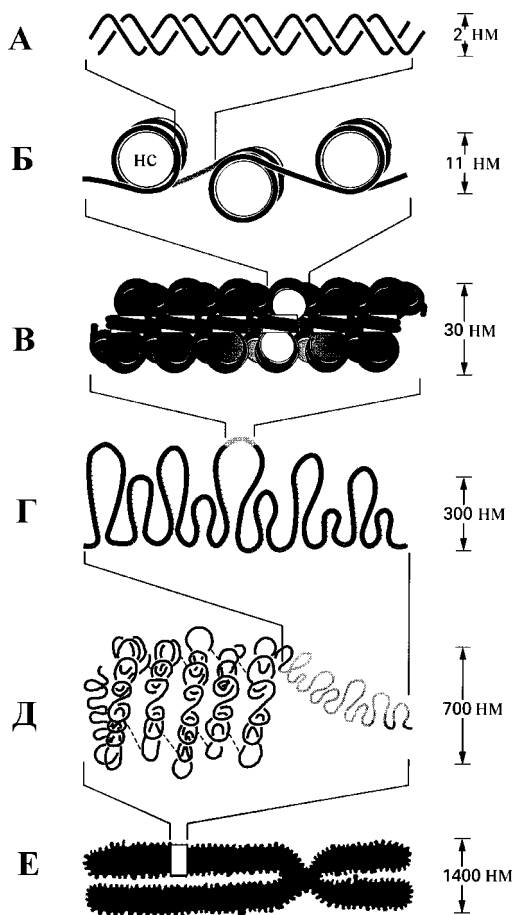


Рис. 4.78. Модель упаковки хроматина в ядре эукариотной клетки. (По разным авторам.)

А – двойная спираль ДНК, Б – нуклеосомная нить (ДНК «намотана» на нуклеосомы (нс), состоящие из гистонов), В – хроматиновая фибрилла – следующий уровень упаковки нуклеосомной нити, Г – участок деспирализованного хроматина (эухроматин), Д – участок спирализованного хроматина (гетерохроматин), Е – метафазная хромосома.

ядрышка. Во многих ядрышках у протистов описаны включения хроматина, которые иногда, но не всегда, морфологически

связаны с определенными хромосомами. Это – ядрышковые организаторы, образующиеся в результате амплификации рибосомальных генов.

В ядрах простейших в большем или меньшем количестве присутствует ядерный сок (кариолимфа). В нем могут быть также мельчайшие гранулы разной природы, часть которых является, вероятно, субъединицами рибосом. Встречаются также паракристаллические или фибриллярные белковые образования, а также особые спиральные структуры (у крупных амёб), содержащие, по-видимому, РНК.

Наиболее существенные отклонения от описанной структуры ядра отмечены только для динофитовых. Хроматин ядра динофитовых (динокариона) лишен гистонов или сильно ими обеднен, поэтому у них отсутствует нуклеосомная организация хроматина. ДНК динофитовых укладывается особым образом. Кольцевые хроматиновые нити, из которых состоят хромосомы, уложены в виде восьмерок (рис. 4.79), и на ультратонких срезах выглядят совершенно иначе, чем хроматин остальных эукариот. Сама хроматиновая нить состоит из спирально упакованной молекулы ДНК, не связанной с белками.

Этот тип организации интерфазного ядра долгое время считали мезокарионом – промежуточным между прокариотическим и собственно эукариотическим, а отсутствие гистонов считалось первичным признаком. В настоящее время общепринята точка зрения, что у динофитовых произошла утрата гистонов в процессе эволюции.

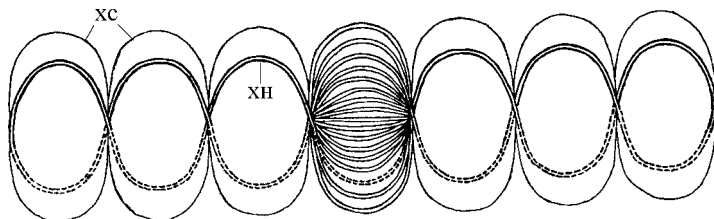


Рис. 4.79. Схема строения хромосомы динокариона. (По: Райков, 1978.)

хн – хроматиновая нить, хс – контуры хромосомы.

4.5.3. Гетероморфизм ядер

Подавляющее большинство многоядерных протистов содержит в клетке одинаковые (гомоморфные) ядра. Лишь инфузории, микроспоридии, некоторые фораминиферы, а также акантарии обладают двумя сортами ядер в клетке и обычно называются гетероморфными. Ядра различаются морфологически и функционально. У инфузорий эта их особенность называется ядерным дуализмом. Обычно клетка содержит макронуклеус (Ма) и микронуклеус (Ми). Макронуклеус – крупное ядро нередко весьма причудливой формы – является соматическим ядром и определяет фенотип особи. В нем часто наблюдается амплификация генов и ярко выражена экспрессия генома. Микронуклеус – небольшое ядро с компактным хроматином – является генеративным ядром, хранящим наследственную информацию в диплоидном состоянии и почти лишенным экспрессии генов. Ма некоторых высокоорганизованных инфузорий (гипотрихи) может содержать всего 5% генома Ми. Он состоит только из функционирующих генов, но тиражированных миллионами копий. Это связано с большими размерами клетки инфузорий, т.к. количество копий в Ма, как и его размеры, обычно пропорционально размеру особи.

Дифференцировка ядер на генеративные и соматические характерна для всех изученных микроспоридий. Часто она происходит после второго или третьего деления ядра амебоидного зародыша и приводит в конечном итоге к образованию дифференцированных клеток многоклеточного организма.

Гетерокариоз фораминифер отмечен только на некоторых стадиях их жизненного цикла (агамонты). Он менее изучен, чем у инфузорий, и характерен только для эволюционно продвинутых видов.

У акантарий дифференцировка ядер на соматические и генеративные происходит перед инцистированием. И те и другие формируются из одного полиплоидного ядра, от которого сначала отпочковываются соматические ядра, а оставшееся вторичное ядро дает начало генеративным ядрам, количество которых в результате многократных делений достигает сотен на клетку.

Гетерокариотическое состояние следует отличать от наличия в клетках некоторых протистов разнокачественных геномов, принадлежащих разным видам. Так, некоторые динофитовые содержат в цитоплазме ядра симбиотических эукариот, которые отличаются по составу генома и организации хроматина. Проблема взаимодействия различных геномов в клетке протистов очень сложна и необычайно интересна. В некоторых группах протистов, например у криптофитовых, насчитывается до 4 различных геномов в одной клетке (ядерный, пластидный, митохондриальный и геном нуклеоморфа). Их даже образно называют клетками-химерами.

4.5.4. Митоз

Основной формой деления ядра простейших, как и всех эукариотических организмов, является митоз. Главная черта митоза – закономерное расхождение в дочерние ядра двух копий каждой реплицированной хромосомы (хроматиды) – хорошо известна. Этот важнейший биологический процесс обеспечивает преемственность и непрерывность наследственной информации. Хотя общая схема и сущность митоза едины для всех эукариот, в деталях этот процесс может протекать по-разному. Поведение и судьба участвующих в митозе компонентов – ядерной оболочки, центриолей, ахроматинового аппарата клетки – варьируют у протистов в широких пределах. Здесь как бы осуществлялись разные попытки реализации митоза, из которых лишь немногие были заимствованы наземными растениями, настоящими грибами и животными.

Классификация типов митоза у протистов предпринималась неоднократно. По мере накопления знаний она становилась все более дифференцированной. Особенное значение для углубления представлений о многообразии форм митоза имела электронная микроскопия, которая позволила раскрыть ряд ранее неизвестных фактов.

В настоящей книге мы принимаем классификацию И.Б.Райкова (Raikov, 1982, 1994), которая, в свою очередь, представляет собою дальнейшее усовершенствование классификации,

предложенной ранее А.Холландом (Hollande, 1972). И.Б.Райков выделяет следующие 6 форм митоза, хорошо отличающихся друг от друга на стадии метафазы (рис. 4.80):

Открытый митоз

1. Открытый ортомитоз (эумитоз)

Полузакрытый митоз

2. Полузакрытый ортомитоз

3. Полузакрытый плевромитоз (парамитоз)

Закрытый митоз с внутренним веретеном

4. Внутрядерный плевромитоз

5. Внутрядерный ортомитоз

Закрытый митоз с внеядерным веретеном

6. Внеядерный плевромитоз

При открытом митозе, в отличие от закрытого, разрушается ядерная оболочка, а хромосомы оказываются свободно лежащими в цитоплазме. Закрытым митозом именуют такие его формы, при которых ядерная оболочка сохраняется в течение всего процесса. При ортомитозе в метафазе хромосомы становятся по экватору веретена, образуя метафазную экваториальную пластинку. При плевромитозе экваториальная пластинка, как правило, не образуется и ахроматиновое веретено представлено двумя полуверетенами, расположенными под углом друг к другу вне или внутри ядра, в результате чего вся фигура деления приобретает асимметричный (радиально несимметричный) характер. Различные сочетания указанных черт и образуют 6 категорий митоза (рис. 4.80), которые определяются по митотическим фигурам.

Строение центров организации микротрубочек (ЦОМТ) митотического веретена также весьма разнообразно. При открытых и полузакрытых митозах ими чаще всего являются центриоли, каждая из которых представлена парой кинетосом. Иногда кинетосомы присутствуют в клетке наряду с центриолями (у некоторых зеленых водорослей). ЦОМТы могут быть представлены фибриллярными корешками (ризопласты у хлорофитовых и хризофитовых, или атрактофоры у гипермастигин) или образованным тубулином аморфным материалом, из которого формируются микротрубочки веретена деления ядра.

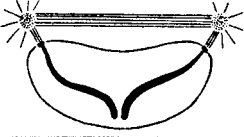
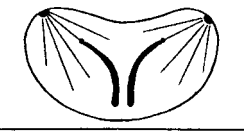
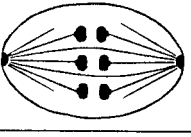

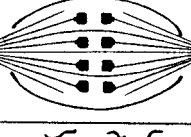
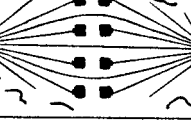
		плевромитоз	ортомитоз
закрытый	внешдерный		—
	внутридерный		
полузакрытый	внешдерный		
	внутридерный	—	

Рис. 4.80. Обобщенная схема основных типов митозов у протистов. (По: Raikov, 1994.)

Прямые линии внутри или вне ядра – микротрубочки веретена деления. Центрами организации микротрубочек митотического веретена при полузакрытом ортомитозе могут быть как кинетосомы, так и иные структуры.

При закрытом типе митоза ЦОМТы представлены электронно-плотными бляшками на наружной и внутренней мембране ядра. Часто они имеют характерное трехслойное строение (как у микроспоридий и дрожжей). В ядрах кинетопластид и воротничковых жгутиконосцев внутриядерные ЦОМТы не выражены морфологически. У этих протистов микротрубочки веретена деления образуются в ядре и растут от кинетохоров по направлению к ядерной мембране.

Открытый ортомитоз

Этот классический «метазойный» тип митоза характерен для многих протистов. Он отмечен для грегаринов, у которых ЦОМТы могут быть представлены как центриолями, так и аморфным

веществом. Этот тип митоза встречается у хризофитовых, гаптофитовых, криптофитовых и прازیнофитовых. На стадии формирования метафазной пластинки ядерная оболочка фрагментируется и становится похожей на отдельные цистерны ЭПР. ЦОМТы митотического веретена обычно представлены кинетосомами, хотя у некоторых жгутиконосцев их роль выполняют ризопласты. Это отмечено у хризофита *Ochromonas*, гаптофита *Apistonema* и прازیнофита *Pyramimonas*.

Открытый ортомитоз также характерен для акантамеб, у которых ЦОМТами являются плотные диски; при образовании спор у лабиринтул, где ЦОМТами служат формирующиеся де novo центриоли, становящиеся затем базальными телами жгутиков; у миксомицета *Physarum* и солнечника *Dimorpha*, у которого центропласт перед делением разрушается и формируется заново для участия в качестве ЦОМТа митотического веретена.

Полузакрытый ортомитоз

При полузакрытом ортомитозе ЦОМТы находятся в цитоплазме и перемещаются к противоположным полюсам делящегося ядра, когда ядерная оболочка еще интактна (сохраняет свою целостность). Микротрубочки при этом расходятся от ЦОМТов радиально, или они направлены только к ядру, формируя конус с так называемым центроконусом на вершине (рис. 4.81). Ядерная оболочка прорывается на полюсах только в метафазе, когда ЦОМТы достигают противоположных полюсов ядра. Хромосомы формируют четкую метафазную пластинку и начинают расходиться только после того, как к их кинетохорам прикрепляются микротрубочки веретена.

Для этого типа митоза известно несколько вариантов. Первый вариант характерен для *Amoeba proteus* и других крупных амеб (рис. 4.82). Оболочка ядра частично фрагментируется, а фрагменты ядерной оболочки концентрируются в районе полюсов метафазного ядра. Полярные отверстия ядра большие неправильной формы. ЦОМТы находятся, фактически, в ядре, не содержат центриолей, а представлены аморфными «полярными шапочками». Микротрубочки веретена почти параллельны друг другу. После анафазы фрагменты ядерной оболочки

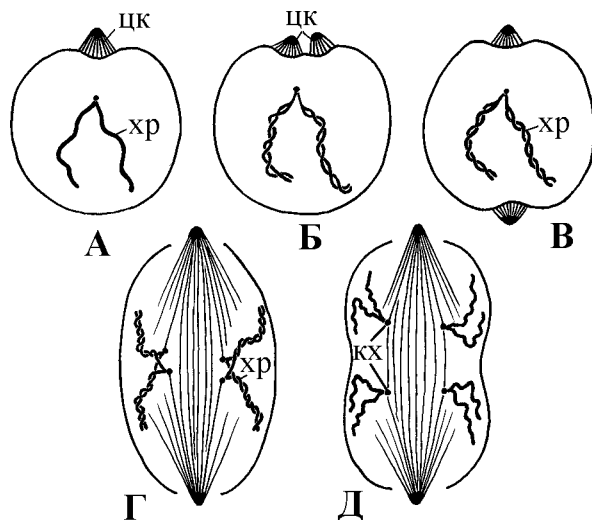


Рис. 4.81. Схема полузакрытого ортомитоза. (По: Raikov, 1994.)
 А – интерфаза, Б – удвоение хромосомы (хр) и центроконусов (цк) в ранней профазе, В – расхождение центроконусов к полюсам ядра в профазе, Г – образование отверстий на полюсах ядра и прикрепление микротрубочек к кинетохорам (кх) хромосом в метафазе, Д – анафаза. А–В – показана только одна хромосома, Г–Д – показаны 2 хромосомы.

встраиваются в общую оболочку ядра и закрывают таким образом отверстия на его полюсах.

Второй вариант полузакрытого ортомитоза отмечен для хлорофитовых и рафидофитовых, некоторых гаптофитовых, грегаринов, воротничковых жгутиконосцев, красных и бурых водорослей, а также хитридиевых грибов. Ядерная оболочка разрушается на противоположных полюсах ядра перед центроконусами, и микротрубочки проходят в образовавшиеся отверстия, или фенестры, внутрь ядра. ЦОМТами митотического веретена могут служить кинетосомы, ризопласты или аморфные образования. По мере перехода митоза в стадию телофазы, ядерная оболочка дочерних ядер может формироваться разными способами: восстановление за счет «закрытия» отверстий, как в первом варианте, в результате полного разрушения старой оболочки в анафазе и формирования новой в телофазе, и

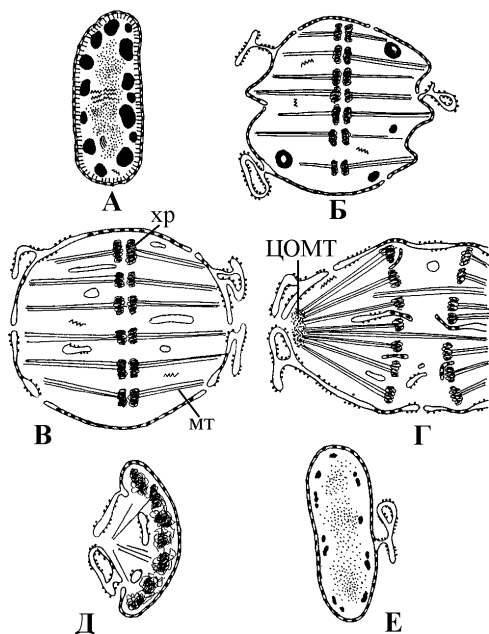


Рис. 4.82. Стадии полузакрытого ортомитоза у *Amoeba proteus*.

(По: Gromov, 1985.)

А – интерфаза, Б – профаза, В – метафаза, Г – ранняя анафаза, Д – поздняя анафаза, Е – телофаза. мт – микротрубочки веретена, хр – хромосомы, ЦОМТ – центр организации микротрубочек митотического веретена внутри ядра.

образования новой оболочки вокруг хромосом под старой ядерной оболочкой.

Третий вариант встречается у солнечника *Actinophrys*. На первый взгляд, митоз выглядит полностью закрытым, однако при больших увеличениях микроскопа видно, что ядерная оболочка перфорирована на полюсах наподобие решета. Микротрубочки веретена отходят от внеядерных аморфных «полярных шапочек» и проникают сквозь эти небольшие отверстия внутрь ядра. Бочковидное делящееся ядро имеет четкую экваториальную пластинку хромосом и диспергированное ядрышко. Новая оболочка у дочерних ядер формируется в телофазе из уплощенных цистерн, которые отшнуровываются от внутренней мембраны старого ядра.

Полузакрытый плевромитоз

Этот тип митоза характерен для *Amicomplexa*. Ранее, в период светооптических исследований, его называли парамитозом. На начальных этапах он похож на полузакрытый ортомитоз (рис. 4.83): в профазе происходит формирование 2 центроко-

нусов, которые плотно прилегают к ядру. Однако микротрубочки веретена деления очень рано проходят сквозь образовавшиеся отверстия в оболочке ядра и прикрепляются к кинетохорам. Образуются 2 полуверетена, которые располагаются под углом друг к другу и постепенно расходятся к полюсам ядра, одновременно растаскивая хромосомы. Хромосомы при этом не конденсируются и типичная метафазная пластинка не образуется: от профазы ядро сразу переходит к анафазе (рис. 4.83).

Этот тип митоза наиболее характерен для мерогонии или микрогаметогенеза споровиков. Ядро меронта или микрогаметоцита подвергается множественному митозу, т.е. митозы быстро следуют один за другим. При этом полуверетена сохраняются в ядре между последовательными митозами, а хромосомы остаются постоянно прикрепленными к микротрубочкам. Это позволяет увеличивать пloidность ядра без его деления, т.е. ядро временно становится полиплоидным, а наборы хромосом при этом не смешиваются, будучи прикрепленными к разным митотическим веретенам, и безошибочно распределяются при митозе. Только после завершения митозов на периферии ядра происходит его фрагментация на более мелкие ядра.

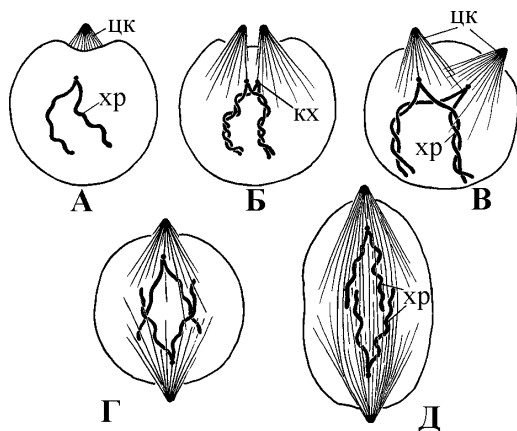


Рис. 4.83. Схема полузакрытого плевромитоза. (По: Raikov, 1994.)

А – интерфаза, Б, В – профаза, Г, Д – анафаза. кх – кинетохоры, хр – хромосомы, цк – центроконусы.

Полузакрытый плевромитоз встречается при гаметогенезе грегарин, у которых к центроконусам прилегают пары центриолей, становящиеся затем кинетосомами гамет; а также при гамогонии и спорогонии гемоспоридий (малярийных паразитов), где нет центриолей, а ЦОМТы представлены аморфным материалом в виде пробочек, закрывающих отверстия на полюсах ядра.

По-видимому, полузакрытый плевромитоз наиболее удобен при множественном делении ядра, т.к. микротрубочки полуверетена практически постоянно присутствуют во время митоза и прикреплены к хромосомам.

Закрытый внутриядерный плевромитоз

Этот тип митоза характеризуется сохранением ядерной оболочки во время всего митоза, а весь аппарат деления (митотическое веретено, ЦОМТы и хромосомы) находится внутри ядра. ЦОМТы находятся на внутренней мембране ядра, формируя плотные «полярные» или «центриолярные» пластинки. Между тем на полюсах снаружи ядра могут присутствовать различные структуры, включая центриоли, которые обычно называют НАО (nucleus-associated organelles), но они всегда отделены ядерной оболочкой от содержимого ядра. Осевая асимметрия веретена сохраняется до стадии анафазы, полуверетена формируются в профазе и микротрубочки прикрепляются к кинетохорам хромосом, которые, как правило, плохо спирализованы. По мере расхождения ЦОМТов происходит и растягивание хромосом к полюсам ядра (рис. 4.84). Как и при полузакрытом плевромитозе, метафазная пластинка не образуется. Расхождение ЦОМТов объясняется двумя причинами: их скольжением по внутренней мембране ядерной оболочки, или ростом ядерной оболочки между ними. Второе объяснение выглядит более правдоподобным, т.к. общая поверхность ядерной оболочки при митозе увеличивается, а пластинки ЦОМТов тесно связаны с внутренней мембраной ядра.

Этот тип митоза характерен для микроспоридий, некоторых миксоспоридий, фораминифер, некоторых прازیнофитовых, оксимонад, гаплоспоридий и многих грибов. Он также встречается у акантарий и полицистин, крупные ядра которых позволяют наблюдать этот митоз в световой микроскоп.

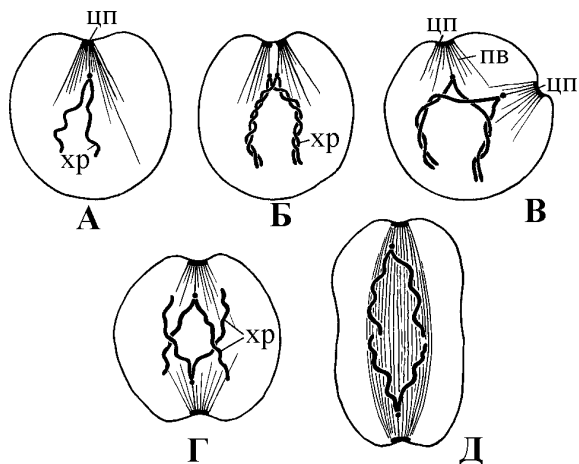


Рис. 4.84. Схема закрытого внутриядерного плевромитоза. (По: Raikov, 1994.)
 А – интерфаза, Б, В – профаза, Г, Д – анафаза. пв – полуверетено, хр – хромосомы, цп – центриолярная пластинка (ЦОМТ).

Закрытый внутриядерный ортомитоз

При внутриядерном ортомитозе, в отличие от плевромитоза, веретено деления аксиально симметрично уже на стадии поздней профазы, а метафазная пластинка чаще всего хорошо выражена. Поведение ядрышка различно: оно может сохраняться во время всего митоза, или может исчезать на стадии профазы, а затем появляется в телофазе. Выделяют по меньшей мере 4 варианта этого типа деления ядра.

В первом варианте, который характерен для трипаносоматид, ЦОМТы располагаются на внутренней стороне ядерной оболочки на противоположных полюсах ядра. Хромосомы не конденсируются во время митоза, и только трехслойные пластинки кинетохоров выстраиваются примерно по экватору ядра, указывая на стадию метафазы. Два полуверетена располагаются напротив друг друга, сходясь на ЦОМТх, имеющих вид небольших уплотнений на внутренней мембране ядра. Такой же вариант митоза характерен и для свободноживущих кинетопластид (бодонид), у которых ЦОМТ не выражен морфологически, а полуверетена закладываются под углом друг к другу.

Этот вариант ортомитоза очень близок к типу закрытого плевромитоза, при котором также не происходит спирализации хромосом и метафаза не выражена. Поэтому можно считать его переходным между закрытым плевро- и закрытым ортомитозом (Raikov, 1994).

Своеобразие митоза кинетопластид настолько велико, что Солари (Solari, 1980) даже предложил изменить названия его основных стадий: предварительная стадия (примерно соответствует профазе), экваториальная стадия (примерно метафаза), стадия удлинения (соответствует анафазе и частично телофазе) и последняя стадия – реорганизационная. Такое необычное распределение генетического материала у кинетопластид связано, по-видимому, с особенностями организации их ядерного генома.

К первому же варианту митоза можно отнести и деление ядра у раковинной филозойной амебы *Euglypha*. Правда, у нее происходит спирализация хромосом и формируется метафазная пластинка. Снаружи у полюсов ядра обнаружены НАО, от которых расходятся микротрубочки.

Второй вариант закрытого ортомитоза характерен для раковинной лобозной амебы *Arcella*. Он отличается формированием больших аморфных внутриядерных ЦОМТов – «полярных шапок». Веретено деления короткое, микротрубочки не достигают оболочки ядра, оканчиваясь в «полярных шапках», а полюса ядра слабо выражены. Мелкие хромосомы образуют экваториальную пластинку. Этот вариант ортомитоза встречается у опалинид и некоторых вампиреллид (*Filosea*).

Третий вариант закрытого ортомитоза характерен для микронуклеусов инфузорий, которые лишены ядрышка. ЦОМТы диффузного типа, поэтому микротрубочки веретена появляются неожиданно в профазе. У некоторых инфузорий все-таки удается обнаружить небольшие внутриядерные пластинки, от которых отходят первые микротрубочки веретена. Множество мелких хромосом образует четкую метафазную пластинку. Кинетохоры обычно слабо выражены. Митотическое веретено делящегося микронуклеуса состоит из микротрубочек разного диаметра. Обычно периферические микротрубочки толще, чем

составляющие осевую часть веретена. Полимеризация толстых микротрубочек происходит в анафазе, а центральные на этой стадии подвергаются деполимеризации.

Четвертый вариант закрытого ортомитоза встречается только у эвгленовых. Ранее он даже выделялся в самостоятельный тип митоза, поскольку отличается значительным своеобразием: ядрышко во время митоза сохраняется, микротрубочки веретена не имеют ЦОМТов и не прикрепляются к хромосомам. Позднее были обнаружены кинетохоры, к которым прикрепляются микротрубочки веретена. Поскольку ЦОМТы не найдены и у некоторых кинетопластид, имеющих тот же тип митоза, а у некоторых эвгленовых веретено деления подразделяется на несколько пучков микротрубочек (как у трипаносоматид), то в настоящее время митоз эвгленовых следует считать сходным с таковым кинетопластид и относить к типу закрытого внутриядерного ортомитоза.

Закрытый внеядерный плевромитоз

Этот совершенно необычный тип митоза характеризуется полным сохранением ядерной оболочки на всем его протяжении, но при этом из всех участвующих в митозе структур внутри ядра находятся только хромосомы (рис. 4.80). В связи с этим веретено может располагаться только латерально по отношению к ядру, т.е. единственно возможный вариант его деления – плевромитоз. Микротрубочки веретена могут связываться с хромосомами только при участии ядерной оболочки, что с необходимостью приводит к встраиванию в нее кинетохоров. Как и во всех плевромитозах, метафазная пластинка не образуется, а за профазой следует анафаза. Поэтому хромосомы расходятся не одновременно.

Митоз этого типа характерен для парабазалий и динофитовых. Для трихомонад и гипермастигин характерно наличие одного внеядерного веретена, расположенного между ЦОМТами, которые представлены атрактосферами. Последние, в свою очередь, связаны у трихомонад с кинетосомами, а у гипермастигин с атрактофорами (фибрилярными корешками). Часть микротрубочек веретена отклоняется от его оси и подходит к

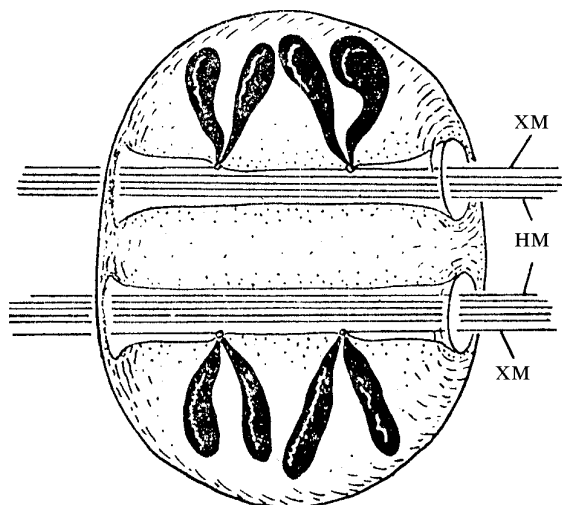


Рис. 4.85. Схема многоканального диномитоза (закрытый плевромитоз) динофитовых на стадии анафазы. (По: Kubai, 1975.)

нм – непрерывные микротрубочки веретена, хм – хромосомная микротрубочка.

встроенным в ядерную мембрану кинетохорам, формируя полуверетена (рис. 4.80, 4.98). Хромосомы прикрепляются к кинетохорам с внутренней стороны ядра. В расхождении хромосом активную роль играют микротрубочки веретена, растягивающие кинетохоры, которые как бы «плавают» в ядерной мембране.

Внеядерный плевромитоз динофитовых часто называют диномитозом, т.к. пучки микротрубочек центрального веретена проходят у них не сбоку, а внутри ядра, в специальном внутриядерном канале, или туннеле (рис. 4.85). При этом ЦОМТами веретена могут служить центриоли (при одноканальном диномитозе) или просто участки цитоплазмы без видимых структур (при многоканальном диномитозе). К каждому кинетохору подходит только одна так называемая хромосомная микротрубочка (рис. 4.85).

4.5.5. Предполагаемые пути эволюции митоза

Многообразие типов митоза у протистов дает возможность обсуждать 2 проблемы: 1) значение типа митоза для систематики и филогении и 2) пути происхождения и эволюции митозов.

Оценивая значимость признака «тип митоза» для систематики и филогении протистов в целом, мы должны признать, что она невысока. Так, в пределах монофилетической группировки Sprogozoa встречаются разные типы митозов – от закрытого плевромитоза до открытого ортомитоза. Более того, есть примеры среди миксогастриевых, когда на разных стадиях жизненного цикла одного вида (из рода *Physarum*) имеют место 2 разных типа митоза: у миксамеб наблюдается открытый ортомитоз, а у плазмодиев деление ядер идет по типу закрытого внутриядерного ортомитоза. В то же время, нельзя отрицать факты однородности крупных таксонов по типу деления ядра. Например, у настоящих грибов, включая микроспоридий, закрытый плевромитоз, у эвгленозоев - закрытый ортомитоз. По-видимому, этот признак можно использовать в качестве дополнительного к характеристике таксона, но вряд ли нужно опираться на него, как на основной.

При обсуждении путей эволюции митозов следует сначала обратиться к вопросу – какой из них наиболее примитивный. Если мы предполагаем, что протисты эволюционировали из прокариот, то самый примитивный тип митоза должен быть похож на распределение генетического материала у прокариот. Напомним, что их ДНК постоянно прикреплена к плазмалемме, микротрубочки не участвуют в процессе деления клетки, а основную функцию разделения кольцевых ДНК у прокариот несет плазмалемма. Если провести аналогию деления бактериальной клетки с митозом, то наиболее близок к предковому типу оказывается закрытый внутриядерный плевромитоз. Действительно, кроме того, что он несет максимум прокариотических особенностей, этот тип митоза наиболее широко распространен среди протистов. Микротрубочки полуверетен играют пассивную заякоривающую роль, активная же функция принадлежит ядерной оболочке.

При переходе к ортомитозу активное начало при разделении хромосом переходит от оболочки ядра к микротрубочкам веретена. При становлении ортомитоза активное начало при расхождении хромосом переходит от оболочки ядра к микротрубочкам. Те их них, которые прикреплены к кинетохорам, начинают укорачиваться в анафазе, а микротрубочки, соединяющие ЦОМТы между собой, наоборот, удлиняются. После формирования механизма взаимодействия микротрубочек веретена при расхождении хромосом вопрос о том, сохраняется или нет ядерная оболочка в процессе митоза, становится второстепенным.

В целом, можно предположить, что эволюция митоза у протистов шла по следующим основным направлениям:

- 1) переход от мембранного механизма в анафазе к микротрубочковому;
- 2) переход от статической (заякоривающей) роли хромосомных микротрубочек к динамической (растаскивающей);
- 3) переход от закрытого митоза к открытому;
- 4) переход от плевромитоза к ортомитозу («выпрямление» веретена).

Нет сомнений, что эти эволюционные процессы могли идти независимо в разных группах протистов. Поэтому маловероятно, что становление митоза в том или ином таксоне будет соответствовать этапам развития более значимых признаков (например, особенности цитоскелета). В целом же, переход от закрытого плевромитоза к открытому ортомитозу завершился в пределах протистов, и наземные растения и Metazoa унаследовали только наиболее продвинутую его форму – открытый ортомитоз.

4.5.6. Проблема амитоза

Амитоз, или деление ядра простой перешнуровкой надвое без участия митотического аппарата и видимой реорганизации хроматина, известен со времен светооптических исследований. Исследование ультраструктуры таких «амитотически» делящихся ядер показало, что многие формы «амитоза» на самом деле

представляют собой закрытый митоз. В результате, к настоящему времени амитотически делящиеся ядра известны лишь для очень немногих протистов.

При делении инфузорий, обладающих макронуклеусами сложной формы, обычно происходит конденсация Ма и они становятся яйцевидными. Видимого образования хромосом нет. Однако ДНК проходит характерную для митотического цикла стадию репликации. В результате количество ДНК удваивается, после чего Ма обычно вытягивается и перешнуровывается. Внешне это выглядит как амитоз, а по существу здесь происходят те же перестройки, что и при митозе: предварительная репликация ДНК (часто и амплификация генов) и распределение ядерного материала при помощи микротрубочек, не образующих, правда, веретена деления.

К другой группе относятся амитотически делящиеся ядра симбионтов. Известно, что таким образом делятся ядра симбионтов некоторых динофитовых, а также нуклеоморф криптофитовых, который считается остатком ядра симбионта. По-видимому, находясь в сильной зависимости от генома клетки-хозяина, некоторые симбионты все менее «озабочены» равным распределением собственного генетического материала между дочерними особями. В этих случаях следует считать амитоз вторичным упрощением аппарата деления ядра.

В культурах клеток воротничковых жгутиконосцев, некоторых эвгленид и амёбы *Acanthamoeba castellanii* всегда обнаруживается определенный процент особей (около 10%), ядра которых делятся амитотически. В результате клетка может содержать 2 или 3 часто не одинаковых по размеру ядра. Цитокинез в таких случаях приводит к образованию нежизнеспособных особей. Есть, тем не менее, предположения, что это особая форма размножения путем так называемых хромидий (Margulis, 1990) или генеративных тел (Карпов, Жгарев, 1987).

4.6. Другие цитоплазматические органеллы

В цитоплазме эукариотной клетки обнаруживаются и другие клеточные органеллы и структуры, часть из которых свой-

ственна всем эукариотам, а другие отмечаются только для протистов. Одними из наиболее своеобразных и характерных почти исключительно для клеток протистов органелл являются экструсомы.

4.6.1. Экструсомы

Эти органеллы представляют собой электронно-плотные, часто имеющие определенную структуру тельца, окруженные мембраной, которая у зрелых экструсом обычно контактирует с плазмалеммой. В ответ на различные внешние раздражения (механические, химические, электрические и другие) они выбрасывают наружу свое содержимое, которое обычно изменяет свою консистенцию характерным для каждого типа экструсом образом. Различают несколько типов экструсом, распространенных среди протистов (Hausmann, Hülsmann, 1996).

Веретенновидные трихоцисты. Это наиболее известные и изученные экструсомы. Они обнаружены у инфузорий (рис. 4.86), динофитовых, эвгленозоев и некоторых других жгутиконосцев. Зрелые трихоцисты обычно расположены под плазмалеммой. Если покровы представлены пелликулой или другими сложными образованиями, они вклиниваются своей верхней частью между альвеолами или текальными пластинками. Эти органеллы имеют белковую природу, им свойственна периодическая исчерченность. Период исчерченности не выстрелившей трихоцисты составляет около 7 нм. При выстреливании трихоциста увеличивается в длину примерно в 8 раз, а период исчерченности нити достигает, соответственно, 56 нм. При этом происходит пропорциональное уменьшение толщины нити, но количество поперечных полосок и ее общая организация не меняются. Детали механизма выстреливания неизвестны, однако показано, что этот процесс зависит от концентрации Ca^{++} и не связан с наличием АТФ.

Благодаря внешнему сходству содержимое трихоцисты сравнивали с коллагеном многоклеточных животных. Однако их аминокислотный состав различен, а коллаген не обладает сократимостью.

Роль трихоцист в жизни клетки до конца не выяснена, но, очевидно, важна, т.к. при экспериментальном удалении их из клетки парамеции они восстанавливаются в течение 5–8 часов. Трихоцисты выполняют, по-видимому, защитную функцию, а также характерны для хищных организмов.

Токсицисты представляют собой пузырьки, в которых находятся капсулы, содержащие длинные цилиндрические трубки.

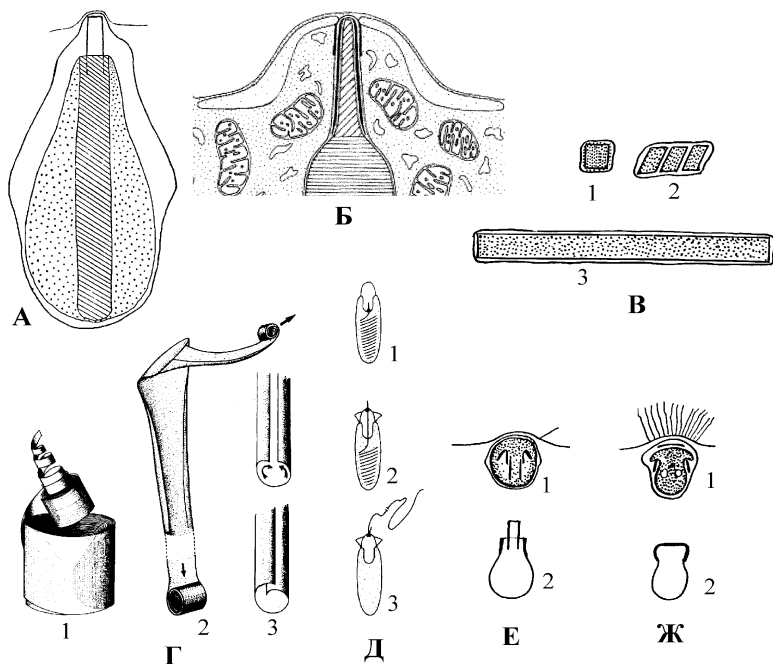


Рис. 4.86. Схемы строения экструсом у протистов. (По разным авторам).

А – токсициста, Б – трихоциста инфузорий, В – трихоцисты церкомонад (1, 2 – на поперечном срезе одна и три трихоцисты соответственно, 3 – продольный срез), Г – эжектосомы (1 – покоящаяся стадия, 2 – в процессе выстреливания, 3 – сворачивание ленты в трубку), Д – нематоцисты (1 – покоящееся состояние, 2 – начало выстреливания, 3 – выстрелившая нематоциста с развернутой нитью), Е – микротоксицисты (1 – покоящееся состояние, 2 – выстрелившая микротоксициста), Ж – кинетоцисты (1 – покоящееся состояние, 2 – выстрелившая кинетоциста).

Трубка имеет плотную стенку, просвет которой занят внутренней, меньшей по диаметру, трубкой. Последняя при выстреливании либо выдвигается телескопически из внешней трубки, либо выворачивается подобно пальцу перчатки (рис. 4.86) и вонзается в тело жертвы. Токсицисты содержат ядовитые вещества, способные обездвиживать и убивать жертву (простейших и других мелких организмов). Этот тип экструсом обнаружен у хищных эвгленид, инфузорий и *Colpometia loxodes*. Токсицисты обычно концентрируются в определенных участках тела клетки. Например, у сукторий они находятся на конечных вздутых щупалец. Обычно они довольно крупные и называются у сукторий **гантоцистами**. Мелкие токсицисты – **микротоксицисты** – обнаружены у церкомонадид, где они выполняют, скорее всего, защитную функцию. Их диаметр около 150 нм, а строение и принцип действия тот же: при выстреливании внутренняя трубка выворачивается, как палец перчатки, и содержимое микротоксицисты впрыскивается в тело жертвы. Формирование этих органелл происходит в аппарате Гольджи.

Рабдоцисты – палочковидные экструсомы, обнаружены пока только у кариореликтид (Ciliata). Механизм выстреливания соответствует таковому телескопически выдвигающихся токсицист.

Мукоцисты (слизеносные тельца) типичны для эвгленид, церкомонадид, инфузорий и некоторых амеб. Они имеют шаровидную, веретеновидную или палочковидную форму и открываются наружу порами. Их содержимое имеет паракристаллическую или филаментозную природу. При выходе наружу (выстреливании) оно набухает в течение нескольких секунд и часто образует слизистый слой на поверхности тела, облегчающий движение и имеющий защитное значение особенно при формировании оболочки цист. У солнечников мукоцисты известны под названием кинетоцист, т.к. отличаются своеобразным движением вдоль аксоподии. Они также создают на поверхности аксоподий слизистый слой, обеспечивая прилипание к ним жертвы. Кинетоцисты характерны и для тауматомонад (рис. 4.86). Они имеют вид пузырьков с достаточно сложно

структурированным содержимым. Способ экстружии и назначение этих органелл неизвестны.

По-видимому, мукоцисты – это единственный тип экстружсом, которые встречаются и среди многоклеточных. Например, по такому же типу устроены кортикальные гранулы яиц морского ежа, которые после оплодотворения выталкиваются наружу, поставляя материал для формирования оболочки оплодотворения.

Эжектосомы (тениоболоцисты) встречаются у Cryptophyta, Prasinophyceae и хищного жгутиконосца *Katablepharis* (рис. 4.86). В интактном состоянии они напоминают рулоны свернутых лент, которые при выстреливании разворачиваются в длину, а затем сворачиваются продольно, образуя длинные трубки. Выстрелившие эжектосомы ясно разделены на две части у криптофитовых, а у *Katablepharis* и прازیнофитовых такого разделения нет. Функция их до конца не выяснена.

Дискоболоцисты – органеллы некоторых видов хризомонадид. Форма их сферическая, и на стороне, обращенной к плазмалемме, расположено дисковидное уплотнение. При выстреливании этот диск остается неизменным, а оставшийся материал приобретает филаментозную природу, напоминая в этом отношении мукоцисты или трихоцисты. Их функция пока не ясна.

Нематоцисты – обнаружены у некоторых динофитовых и представляют собой стрекательные капсулы, напоминающие токсиды (рис. 4.86). Верхняя часть капсулы – головка – имеет отверстие, закрытое слизистой пробочкой, а внутри капсулы находится спирально свернутая стрекательная нить. Нематоцистам присуща, по-видимому, защитная функция.

Эпиксеносомы. Обнаружены у некоторых гипотрих (Ciliata) и напоминают эжектосомы по строению и типу выстреливания. Однако они расположены не под плазмалеммой клетки, как эжектосомы, а в особых углублениях на поверхности клетки. Есть сообщения даже об их эукариотной природе, что позволяет считать их эктобионтами неизвестного пока происхождения.

4.6.2. Сократительная вакуоль

Регуляция осмотического давления актуальна для протистов, живущих в пресных водах. Они вынуждены выводить наружу избыток жидкости, постоянно поступающей извне в результате более высокой осмомолярности цитоплазмы по сравнению с окружающей пресной водой. Для этой цели используются сократительные вакуоли, обладающие у разных протистов различной степенью сложности. Следует, однако, заметить, что сократительные вакуоли есть и у солоноватоводных и даже некоторых морских форм. В то же время, сократительные вакуоли отсутствуют у пресноводных протистов, имеющих клеточную стенку. Поэтому в целом комплекс сократительной вакуоли выполняет, по-видимому, и другие функции (например, экскреторную или функцию водообмена).

Среди протистов нередки виды, которые легко переносят резкий переход из пресной воды в морскую и обратно. Например, одна и та же особь *Bodo saltans* (кинетопластиды) при переносе из пресной воды в соленую теряет сократительную вакуоль, а при возвращении в пресную – восстанавливает ее.

Обычно в клетке имеется одна-две сократительные вакуоли. Некоторые инфузории могут иметь 15–20 таких вакуолей, другие – только одну, но с развитой системой подводящих каналов, пронизывающих всю клетку.

В наиболее простом варианте работа сократительной вакуоли выглядит следующим образом (рис. 4.87): жидкость запол-

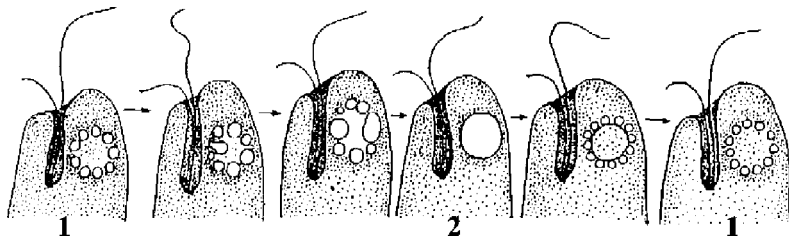


Рис. 4.87. Цикл пульсации сократительной вакуоли у криптонады *Chilomonas*. (По: Догель, 1951.)

1 – систола, 2 – диастола.

няет сначала мелкие пузырьки, которые затем сливаются в одну крупную вакуоль. В результате заполнения жидкостью вакуоль увеличивается в размерах (стадия диастолы), а затем сокращается (стадия систолы), выводя содержимое наружу. После этого весь процесс повторяется. Такая сократительная вакуоль, не имеющая постоянной структуры, т.е. фрагментирующаяся при каждой систоле и образующаяся вновь в результате слияния везикул при каждой диастоле, обычно окружена мелкими пузырьками или трубочками, образующими так называемый спонгиом. У пузырьковидных спонгиомов различают гладкие и окаймленные (покрытые снаружи белком клатрином) пузырьки, окружающие сократительную вакуоль. Предполагается, что и функция этих пузырьков различна: одни собирают и выводят жидкость, а другие удаляют избыток мембран из клетки.

К более сложному типу относится тубулярный спонгиом, который образован тонкими извитыми трубочками диаметром около 60 нм. Эти структуры постоянно присутствуют в клетке и прямо или косвенно связаны с сократительной вакуолью. Тубулярный спонгиом окружает и приводящие каналы у сократительных вакуолей, имеющих постоянную структуру, что характерно для инфузорий (рис. 4.88). В некоторых случаях он окружен специальными декорированными микротрубочками диаметром около 50 нм, по которым вода поступает из цитоплазмы в спонгиом, затем переходит в приводящие каналы, и уже оттуда через ампулы наполняет сократительную вакуоль. Механизм отделения воды из цитоплазмы еще не изучен и, строго говоря, еще не показано, что вода поступает из цитоплазмы в сократительную вакуоль через спонгиом.

Более сложные комплексы сократительных вакуолей включают и постоянное отверстие, через которое жидкость изливается наружу. Это может быть специальная пора, армированная микротрубочками. Такие постоянные структуры необходимы инфузориям со сложными покровами, которые изолируют содержимое сократительных вакуолей от внешней среды.

Постоянная система каналов (пузула), в которой нет сократительной вакуоли, характерна для морских и пресноводных

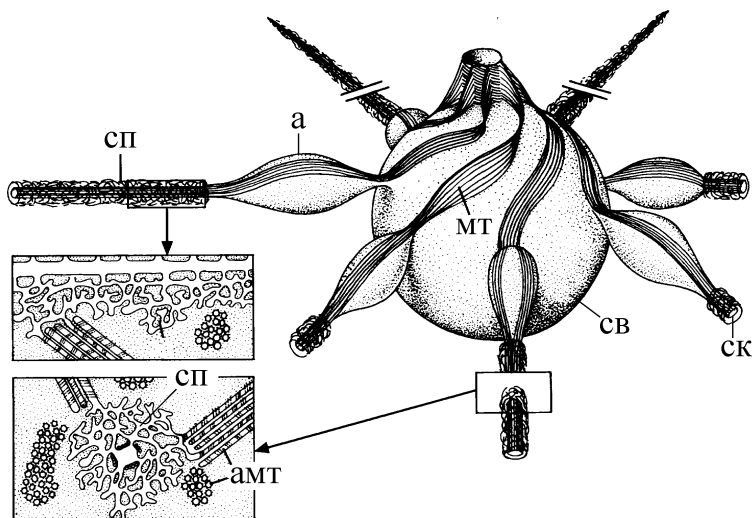


Рис. 4.88. Схема строения сократительной вакуоли у инфузорий. (По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

а — ампула, амт — агрегаты микротрубочек в дистальной части спонгиома, мт — микротрубочки, св — сократительная вакуоль, ск — собирающие каналы, сп — спонгиом.

динофитовых (рис. 4.89). Эти каналы постоянно сообщаются с внешней средой, представляя собой, фактически, глубокие впячивания плазмалеммы в районе жгутикового кармана. В цитоплазме с каналами пузулы ассоциирована внутриклеточная вакуолярная система. Функции пузулы неизвестны, а предположения о ее осморегуляторной деятельности пока не подтверждены.

У рафидофитовых временные сократительные вакуоли формируются постоянно из пузырьков, продуцируемых аппаратом Гольджи. Однако этот механизм нельзя считать универсальным, т.к. у других протистов связь сократительных вакуолей с другими мембранными системами клетки не показана.

Во всех случаях, несмотря на кажущуюся простоту работы осморегуляторной системы, она очень сложна. В ней участвуют многие системы клетки (прежде всего, цитоскелет), взаимодействие которых до конца не выяснено.

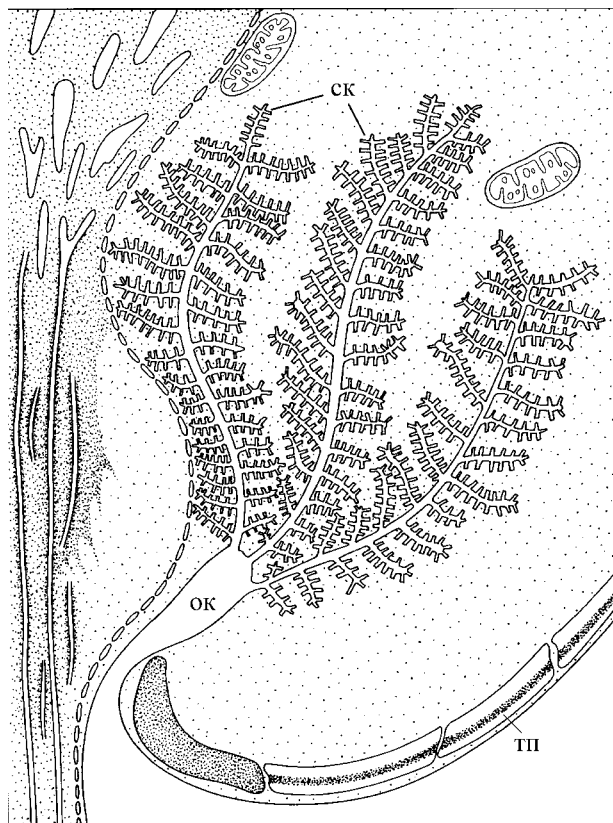


Рис. 4.89. Схема строения пзулы у динофлагеллаты *Codium*.

(По: Hausmann, Hülsmann, 1996.)

ок – общая камера, в которую выводится содержимое из собирающих каналов (ск); тп – текальные пластинки.

4.6.3. Аппарат Гольджи

Он обнаружен практически у всех исследованных видов протистов. До изучения с помощью электронного микроскопа эта органелла была известна у протистов, как парабазальное тельце, которое наиболее сильно развито у трихомонадид и гипермастигид – парабазалий (рис. 2.43, 2.44).

Чаще всего аппарат Гольджи расположен по соседству с ядром и представлен одной или несколькими стопками плоских цистерн – диктиосомами, – окруженных мелкими пузырьками (рис. 4.90). Однако аппарат Гольджи не всегда встречается в виде диктиосом. У некоторых протистов он представлен одиночными цистернами. Отсутствие диктиосом обычно трактуется как примитивный признак. Вероятно, это вполне справедливо, т.к. стопки цистерн аппарата Гольджи работают эффективнее, чем одиночные цистерны. Однако отсутствие диктиосом у современных протистов не может однозначно свидетельствовать о примитивности этих организмов, т.к. диктиосомы – весьма лабильные образования, а их формирование и разборка в значительной степени зависит от внешних воздействий на клетку (например, снижение концентрации кислорода в среде) или от физиологических перестроек самого протиста (переход к инцистированию).

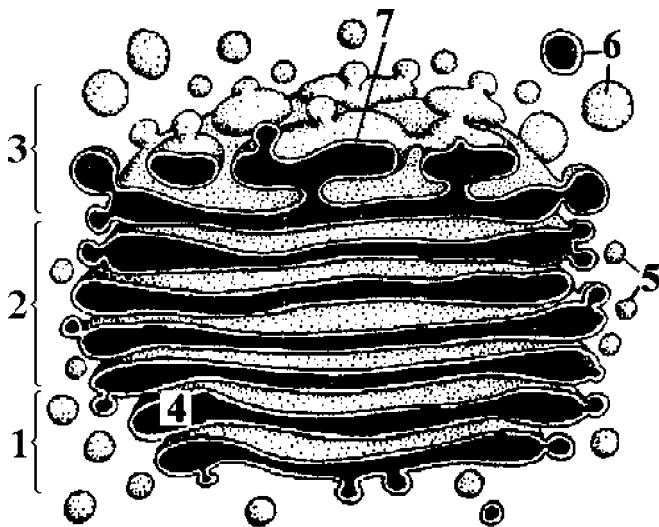


Рис. 4.90. Схема строения типичного аппарата Гольджи. (По: Заварзин и др., 1992.)

1 – цис-, 2 – средняя и 3 – транс-части диктиосомы, 4 – цистерны, 5 – транспортные и 6 – секреторные пузырьки, 7 – распределительный отдел транс-части диктиосомы.

4.6.4. Лизосомы и другие органеллы и включения

В клетках протистов, как и в клетках многоклеточных животных, присутствуют лизосомы. Эти цитоплазматические тельца в форме мелких пузырьков (первичные лизосомы) образуются в аппарате Гольджи. В них локализованы пищеварительные гидролитические ферменты. На электронограммах первичные лизосомы выглядят как тельца округлой формы с гомогенным внутренним содержимым, диаметром меньше 1 мкм. Они расположены во всех участках клетки. Вторичные лизосомы, или пищеварительные вакуоли, хорошо выражены только у гетеротрофных протистов, питающихся путем фагоцитоза.

В эндоплазме разных протистов в большем или меньшем количестве присутствуют резервные питательные вещества, используемые в процессах метаболизма. Чаще всего это различные полисахариды, нередко – липиды и иные жировые включения. Для некоторых групп протистов характерны специфические запасные вещества. Например, эвгленовые запасают парамилон, который не встречается у других протистов, а красные водоросли – багрянковый крахмал. Количество резервных веществ зависит от физиологического состояния простейшего, характера и количества пищи, от стадии жизненного цикла и поэтому варьирует в широких пределах.

Аппарат проникновения в клетку

Паразитические протисты обладают различными структурами для проникновения в клетку хозяина. Одной из широко распространенных структур такого рода является апикальный комплекс. Он характерен прежде всего для споровиков (рис. 4.91) и хищных жгутиконосцев из отряда Colpodellida (=Spiromonadida). Ранее его считали уникальным признаком типа Apicomplexa. В его состав входит коноид, апикальные кольца и полярное кольцо с отходящими от него микротрубочками (рис. 4.91). Внутри апикального комплекса обычно обнаруживаются роптрии и микронемы (рис. 2.36 А). Роптрии – крупные мешковидные образования железистого типа, откры-

вающиеся на переднем конце клетки. Они выделяют специальные белки (секрет проникновения), которые, по-видимому, участвуют в разрушении покровов клетки хозяина или жертвы. Микронемы представлены многочисленными мелкими извитыми канальцами, выполняющими, вероятно, аналогичную функцию.

Менее сложный апикальный комплекс обнаружен также у хищного бесцветного жгутиконосца *Katablepharis*, имеющего на апикальном конце клетки коноидальное кольцо, от которого отходят микротрубочки. Внутри конуса микротрубочек обнаружены и подобные микронемам структуры.

Апикальный комплекс колподеллид и катаблефариса служит для питания, а у споровиков – для проникновения в клетку, но, по-видимому, основная его функция – разрушение покровов клетки.

По-иному устроен аппарат проникновения в клетку у других внутриклеточных паразитов. У микроспоридий и плазмод-

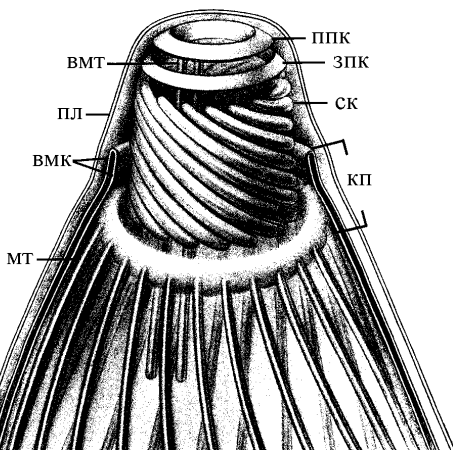


Рис. 4.91. Строение коноида *Toxoplasma gondii*. (По: Nichols, Chiappino, 1987.)

вмк – внутренний мембранный комплекс, ввт – внутренние микротрубочки, зпк – заднее преконоидальное кольцо, кп – комплекс полярного кольца, мт – 22 микротрубочки, пл – плазмалемма, ппк – переднее преконоидальное кольцо, ск – субъединицы коноида.

диофорид существует для этой цели специальный аппарат эк­ струзии (рис. 4.92). Принцип его действия у представителей обе­ их групп один и тот же. Внутри споры находится небольшая вакуоль, которая в начале процесса эк­ струзии быстро набухает и выталкивает из споры свернутую трубку. У плазмодиофорид эта трубка сравнительно короткая и имеет на конце специаль­ ный стилет, пробивающий клеточную стенку растений. У микро­ споридий она может достигать значительной длины, не несет на конце какого-либо вооружения, поскольку пробивает менее прочные покровы (плазмалемму) клеток многоклеточных. За­ родышевая плазма с ядром передвигается по этой трубке из споры паразита и попадает в клетку хозяина. Поскольку микро­

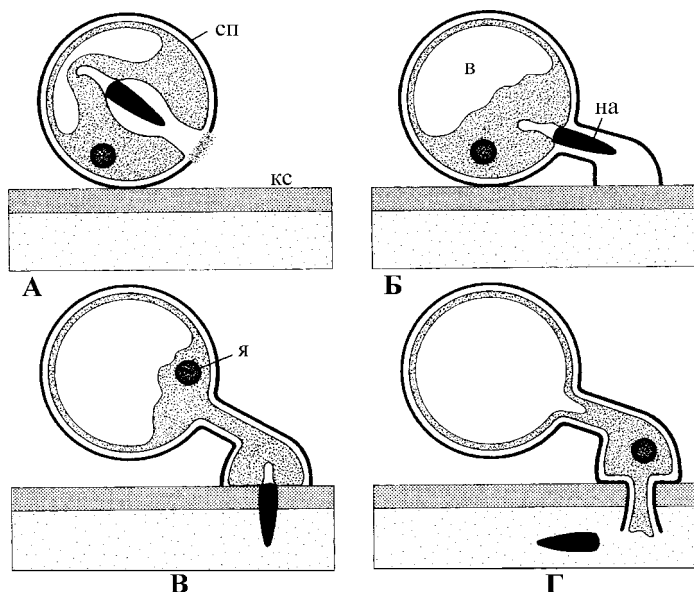


Рис. 4.92. Схема проникновения плазмодиофориды в клетку растения. (По: Dylewski, 1990.)

А – интактная спора на поверхности клетки, Б – прикрепление споры к клеточной стенке растения, В – пробивание клеточной стенки специальным наконечником, Г – переход спороплазмы из споры в клетку растения, который вызывается набуханием вакуоли (в) на этапах Б–Г. кс – клеточная стенка, на – наконечник, сп – спора, я – ядро спороплазмы.

споридии и плазмодиофориды не связаны между собой филогенетически, можно предполагать, что такой аппарат проникновения в клетку возник в этих двух группах независимо.

Аппарат питания

Аппарат питания безусловно и неразрывно связан с функцией питания, поэтому его следовало бы рассматривать в главах, посвященных физиологии клетки. Однако его строение у некоторых протистов составляет существенную часть цитоскелета. Кроме того, при сравнении его с другими структурами клетки возникают аналогии с особенностями строения аппарата проникновения в клетку.

Принято выделять два основных способа поглощения пищи у гетеротрофов: пиноцитоз и фагоцитоз. Пиноцитоз представляет собой по сути дела заглатывание растворенных органических веществ или мелких частиц, посредством образования мелких пузырьков с обкладкой из белковой клатриновой сеточки (окаймленные пузырьки). В клеточной биологии для описания этого процесса принято использовать термин «рецепторный эндоцитоз». Он характерен, по-видимому, для всех протистов независимо от наличия других способов питания. Его распространение лимитируется лишь образованием жестких покровных структур вроде пелликулы или клеточной стенки. Так называемое «всасывание всей поверхностью клетки» как раз и представляет собой пиноцитоз.

При фагоцитозе, или голозойном питании, происходит заглатывание крупных объектов. Разнообразие способов заглатывания пищи довольно велико. Здесь мы остановимся только на тех, которые требуют специальных сложных систем заглатывания пищи.

Еще один способ гетеротрофного питания – мизоцитоз – характерен для хищных протистов и представляет собой высасывание цитоплазмы жертвы после разрушения ее покровов.

По способу заглатывания пищевых объектов протистов можно разделить по меньшей мере на 3 группы:

- 1) одни заглатывают как мелкие, так и крупные объекты при помощи псевдоподий (амебы, воротничковые жгутиконосцы, солнечники, церкомонады, хризомонады и другие);

2) другие (инфузории, многие жгутиконосцы), так называемые фильтраторы, или седиментаторы, постоянно подгоняют жгутиками или ресничками мелкие пищевые объекты (преимущественно бактерий) в ротовое отверстие;

3) третьи захватывают и заглатывают крупные пищевые объекты, а также высасывают жертву (мизоцитоз) при помощи специальных органелл цитостома и цитофаринкса (инфузории, жгутиконосцы).

При захвате пищи при помощи псевдоподий постоянные ротовые структуры отсутствуют, а сам процесс хорошо известен и обеспечивается микрофиламентами цитоскелета. Иногда ему предшествует иммобилизация пищевого объекта при помощи слизи или экструсом. Надо заметить, что такой тип захвата пищи характерен не только для амебоидных организмов. Им широко пользуются протисты с другой организацией тела – жгутиконосцы, солнечники, радиолярии.

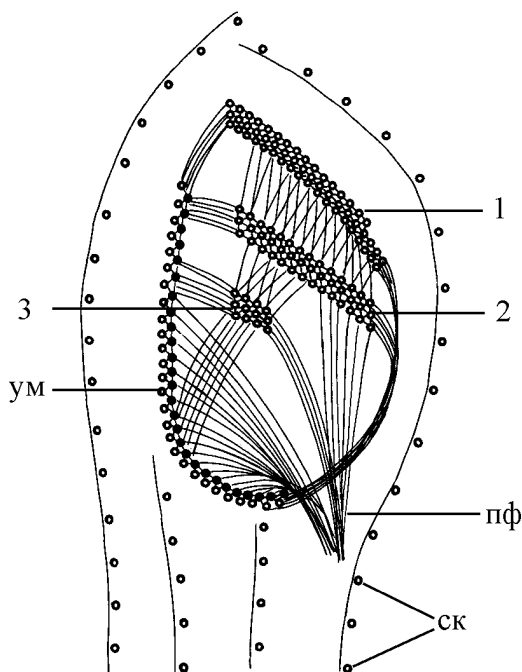


Рис. 4.93. Схема расположения кинетосом и связанных с ними фибрилл в цитостомальной зоне инфузории *Tetrahymena*. (По: Sleigh, 1989.)
пф – посторальные фибриллы, ск – соматические кинетосомы, ум – кинетосомы «ундулирующей мембраны», 1–3 – кинетосомы соответствующих мембранелл.

У фильтрующих организмов имеется постоянное ротовое отверстие и глоточный аппарат. Наиболее характерен этот способ заглатывания пищи для инфузорий, которые часто имеют высоко дифференцированную ротовую (оральную) цилиатуру (рис. 4.93). Многие прикрепленные жгутиконосцы также являются фильтраторами, часто с постоянным местом захвата пищи, но цитостом/цитофарингальные структуры формируются не всегда, а захват пищи идет при помощи псевдоподий.

Наиболее сложные ротоглоточные образования характерны для хищников. Процесс заглатывания пищи предполагает сначала обездвиживание жертвы при помощи парализующих ее экструсом, а затем заглатывание целиком или высасывание цитоплазмы. Интересно, что в обоих случаях, будь то ротоглоточный аппарат хищной инфузории или щупальце суктории, используется одинаковая конструкция – цитофарингальная корзинка (рис. 4.94–4.96). Непосредственно под плазмалеммой глотки проходят одиночные микротрубочки с отходящими от

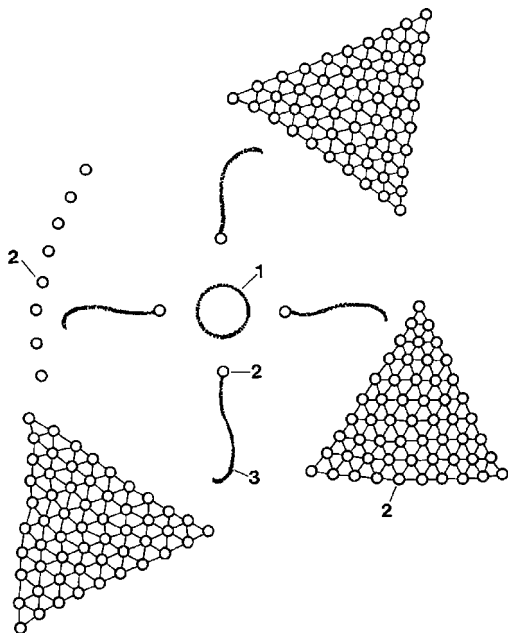


Рис. 4.94. Схематическое изображение ротового аппарата хищных эвгленовых на поперечном срезе. (По: Margulis et al., 1993.)

1 – плазмалемма глоточного канала,
2 – микротрубочки,
3 – фибриллярные пластинки.

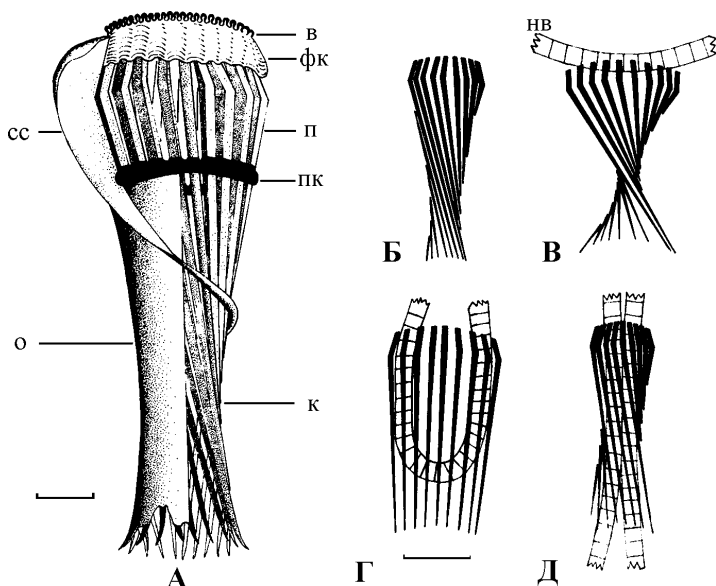


Рис. 4.95. Схема строения и функционирования глоточного аппарата у инфузории *Nassula*. (По: Tucker, 1968.)
 А – общий вид и строение глоточного аппарата, Б – состояние корзинки у непитающейся особи, В–Д – последовательные изменения конфигурации корзинки при захвате и заглатывании нитчатой водоросли (нв). в – воротничок на апикальном конце глоточного аппарата, к – корзинка глотки, образованная палочками (п), которые состоят из микротрубочек, о – общая оболочка корзинки, пк – плотное кольцо, связывающее палочковый аппарат, сс – серповидная складка, фк – фибриллярное кольцо. Масштабная линейка: 5 мкм.

них фибриллярными пластинками, или ленты микротрубочек. Глубже в цитоплазме скелет глотки составляют пучки связанных между собой микротрубочек (немадесмы), часто в виде треугольных призм (рис. 4.94). При прохождении крупного объекта глотка растягивается, а немадесмы служат опорными структурами. Так, в сложно устроенной глотке *Nassula* происходит последовательное пространственное преобразование скелетных элементов глотки, что позволяет этой инфузории перед заглатыванием складывать длинную нить водоросли пополам (рис. 4.95).

Транспортировка же пищи обеспечивается ламеллами, которые связаны с микрофиламентами. В области ламелл обнаруживается АТФ-азная активность, а среди белков найден актин. По-видимому, транспорт пищевого объекта осуществляется за счет известного механизма скольжения вдоль микротрубочек при помощи филаментов. При этом филаменты прикрепляются к наружной поверхности мембраны, окружающей жертву. Этот механизм осуществляется, по-видимому, и при всасывании цитоплазмы жертвы сосущими инфузориями (рис. 4.96).

Принципиально так же устроена глоточная система у кинетопластид, хищных бесцветных жгутиконосцев и в щупальце фаготрофных динофитовых. Хорошо развитая ротоглоточная система свободноживущих кинетопластид и эвгленовых является существенной частью цитоскелета клетки, обеспечивая своеобразие формы клетки этих протистов.

4.6.5. Фоторецептор

Фоторецепторный аппарат характерен для водорослей и обычно состоит из глазного пятна (глазка, или стигмы) и той или иной части жгутикового аппарата (рис. 4.74, 4.97). Чувствительность к свету, однако, выражена не только у водорослей, но и у многих гетеротрофных протистов, хотя они и не имеют специальных структур для фоторецепции.

Принцип работы фоторецептора тот же, что и у животных. Глобулы глазка поглощают свет, который отражается от лежащих за ними мембран или фибриллярных уплотнений и фокусируется на определенном участке жгутика, в котором обычно расположен собственно рецепторный аппарат.

Строение фоторецепторов среди водорослей весьма различно, но всех их объединяет наличие следующих необходимых для фоторецепции элементов: 1) богатые каротиноидами липидные глобулы (собственно стигма, или глазок), расположение которых варьирует от беспорядочного до высокоупорядоченных гексагональных структур; 2) расположение глазка (обычно одиночного) на периферии клетки, которое четко определено по отношению к жгутику или плоскости его биения; 3) связь стиг-

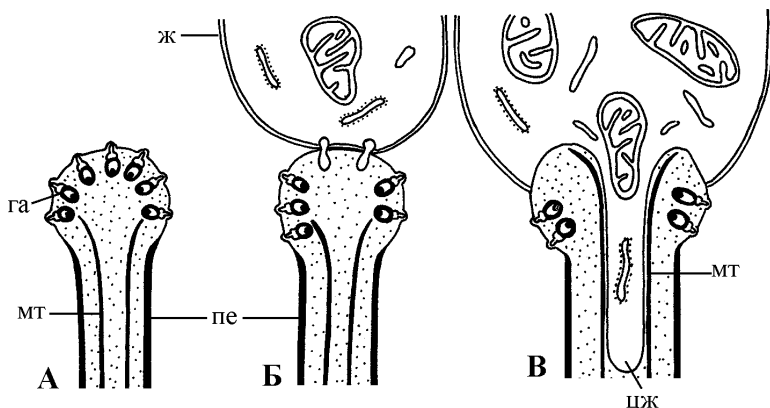


Рис. 4.96. Схема процесса питания суктории. (По: Sleigh, 1989.)
 А – дистальный конец щупальца суктории с головкой, усеянной гаптоцистами (га), Б – момент контакта жертвы (ж) с головкой,
 В – всасывание цитоплазмы жертвы (цж) через канал, образованный лентами микротрубочек (мт). пе – пелликула.

мы с микротрубочками цитоскелета, что, по-видимому, определяет местоположение глазка.

Все же многие группы водорослей характеризуются весьма своеобразным строением глазков, поэтому обычно выделяется 5 основных типов фоторецепторного аппарата (Dodge, 1973, Kawai, Kreimer, 2000).

Хлорофитный тип (рис. 4.97 А). Глазок непосредственно не связан со жгутиком. Он состоит из 1 или нескольких обычно высокоупорядоченных слоев липидных глобул внутри хлоропласта. Снаружи глазок покрыт специализированными участками мембран оболочки хлоропласта и плазмалеммы, которые обогащены в этой области внутримембранными частицами. Мембраны самого глазка часто прилегают друг к другу и связываются при помощи фибриллярного материала. Средний диаметр глобул 80–130 мкм, они обогащены специфическими каротиноидами. Расстояние между слоями, независимо от их количества, всегда постоянно. Форма глазка варьирует у разных видов от наиболее широко распространенной яйцевидной до напоминающей запяточку. Глазок располагается под покровами чаще всего в средней части клетки, но может находиться

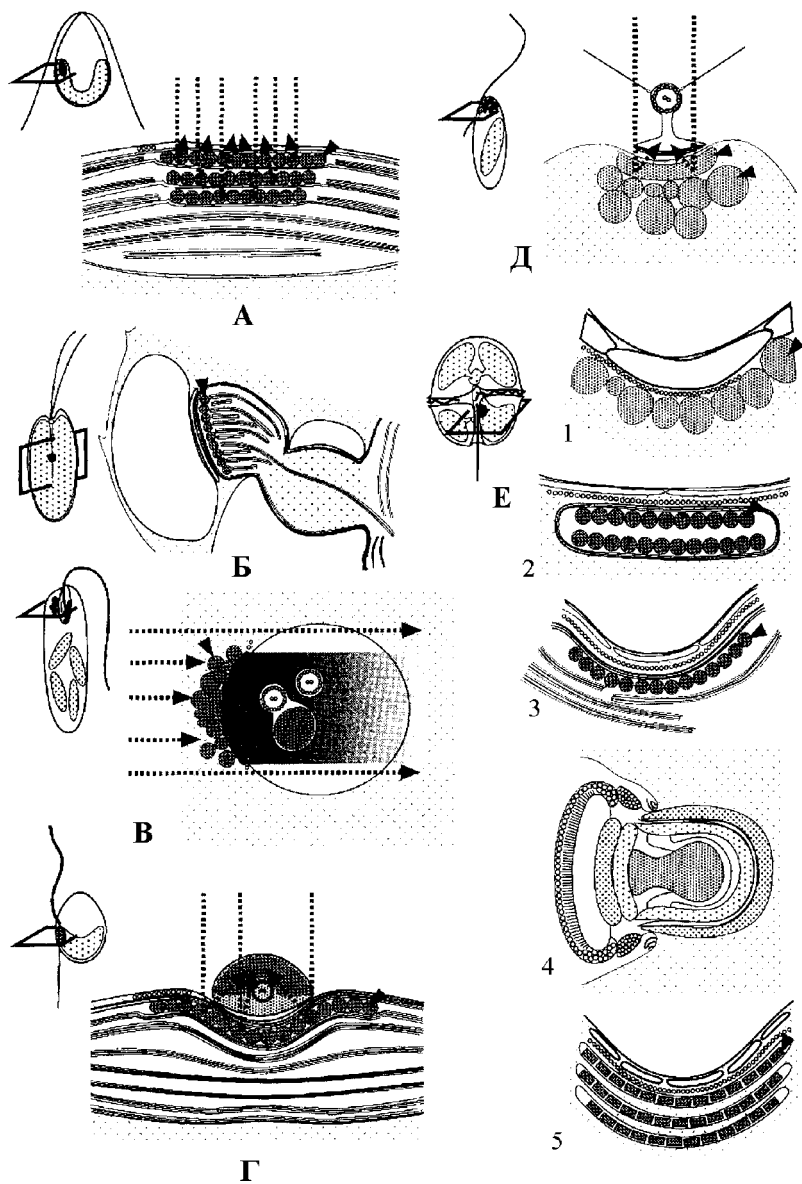
также в передней или задней. Хотя теоретически он должен лежать в плоскости биения жгутиков, на самом деле часто бывает смещен по часовой стрелке на $20-45^\circ$.

Во время движения клетка вращается вокруг продольной оси, и поступающий от глазка отраженный свет поступает в виде усиленного сигнала на жгутики, в которых расположен фоторецептор. В качестве белков-рецепторов в изолированных жгутиках были обнаружены родопсины.

Криптофитный тип (рис. 4.97 Б). Этот тип обнаружен только у некоторых представителей криптоноад, хотя все другие также обладают фоточувствительностью. Глазок расположен в конической доле хлоропласта. Тилакоиды в этой области расположены перпендикулярно слою глобул. Предположительно фоторецептор состоит из фикоэритринов и/или фикоцианинов, которые ассоциированы также и с другими пигментами. Экспериментальные данные о механизме работы глазка отсутствуют, однако известно, что вращательное движение клетки существенно для фоторецепции.

Эвгленоидный тип (рис. 4.97 В). Глазки эвгленофитовых состоят из парааксонемального тела (ПААТ) жгутика, которое обращено к обогащенным каротиноидами глобулам под плазмалеммой боковой стенки жгутикового резервуара. Глобулы диаметром $240-1200$ нм имеют мембрану и не упорядочены в гексагональные структуры, как у хлорофитовых. ПААТ расположено на двигательном жгутике и обычно находится на $2-3$ мкм выше его основания, прикрепляясь к филаментам параксиального тяжа. Оно имеет яйцевидную форму и часто образует носовидные или крючковидные выросты с необычными гексагональными структурами. Обычно фоторецепторами являются флавины/птерины и родопсин. По-видимому, фоторецептор расположен в ПААТ, однако и другие места локализации не исключены, т.к. эвгленовые водоросли без ПААТ также реагируют на свет. Глобулы глазка ассоциированы с микротрубочками жгутикового корешка, что, вероятно, определяет их положение в клетке.

Феофитовый тип (рис. 4.97 Г). Фоторецепторы этого типа обнаружены у хризофитовых, ксантофитовых, бурых водорослей и некоторых гаптофитовых. ПААТ обычно расположено в ос-



новании короткого жгутика и обращено в углубление на поверхности клетки. Под мембраной этого углубления, внутри хлоропласта находится глазок. Он обычно образован глобулами 100-500 нм диаметром, расположенными в один слой непосредственно под мембранами хлоропласта, которые в этом месте тесно контактируют с плазмалеммой, как у хлорофитовых. Надо отметить, что глазок сохраняется и в редуцированном хлоропласте – лейкопласте. В ПААТ гамет и зооспор бурых водорослей обнаружены рибофлавин и птериноподобные вещества. У *Ochromonas* в ПААТ найдены ретиноподобные белки. Обычно ПААТ содержит гранулярный материал, который не строго упорядочен, однако у некоторых хризофитов он явно слоистый. У синуровых глазка нет, но ПААТ присутствует на каждом жгутике. Однако функционирует в качестве фоторецептора, по-видимому, только ПААТ короткого жгутика, поскольку только в нем обнаружена автофлюоресценция и электронно-плотный материал.

Для некоторых видов охрофитов было показано, что их фоторецепторы обладают явными отражательными свойствами. Свет сильно фокусируется на ПААТ, а сила сигнала и его форма зависят от угла падения света. Для подвижных клеток бурых водорослей показано, что они должны вращаться вокруг продольной оси, чтобы адекватно реагировать на свет.

Эустигматофитовый тип (рис. 4.97 Д). Глазок эустигматофитовых устроен необычно для водорослей. ПААТ находится в основании опушенного жгутика (а не гладкого, как у других гетероконтов), а сам глазок представлен большим скоплением

← Рис. 4.97. Строение основных типов фоторецепторов у протистов. (По: Kawai, Kreimer, 2000.)
 А – хлорофитовый, Б – криптофитовый, В – эвгленоидный, Г – феофитовый, Д – эустигматофитовый, Е – динофитовый, в котором различаются 5 подтипов (1–5). Слева приведено обычное положение глазка в клетке и указана плоскость сечения, в соответствии с которой справа изображено тонкое строение фоторецептора. Пунктирные стрелки указывают направление света, который улавливается фоторецептором жгутиков в виде отраженных лучей (А, Г, Д), или которые затеяют фоторецептор (В). Сплошные треугольники указывают липидные глобулы глазка.

крупных гранул без мембраны, занимающих, фактически, всю апикальную часть клетки. На поперечном срезе ПААТ выглядит Т-образно, плотно прилегая к поверхности клетки. Одна глобула в форме полумесяца лежит непосредственно под плазмалеммой и обращена к ПААТ вогнутой стороной. Большая часть глобул не отражает сине-зеленый свет. Отражательные свойства показаны только для этой поверхностно лежащей глобулы, которая фокусирует свет на ПААТ. Последний, предположительно, и является фоторецептором, хотя это еще не доказано.

Динофлагеллатный тип (рис. 4.97 E). Строение глазков у динофитовых отличается большим разнообразием. Возможно, это связано с тем, что разные типы стигм были получены от разных водорослей в результате симбиоза, к которому, как известно, склонны динофитовые. Обычно стигма располагается на вентральной поверхности клетки, рядом с кинетосомой продольного жгутика и, так или иначе, связана с сулькусом – продольной бороздкой клетки. ПААТ отсутствует и локализация собственно фоторецептора неизвестна. Однако продольный жгутик и глазное пятно всегда находятся в непосредственной близости друг к другу, представляя собой, по-видимому, единую функциональную единицу.

Обычно выделяют 5 разновидностей фоторецепторных аппаратов у динофитовых, которые различаются по строению глазков. Стигмы могут состоять из глобул, свободно лежащих в цитоплазме, или находящихся вне хлоропласта, но окруженных 3 мембранами, что встречается у динофитовых, содержащих симбионтов (вероятно, диатомовых). Для настоящих динофитовых (содержащих перидинин) наиболее характерен глазок из одного слоя небольших глобул, лежащих непосредственно под мембраной хлоропласта, как у хлорофитовых.

Наиболее сложный глазок в виде отдельной органеллы, называемой обычно оцеллоид, обнаружен у океанической гетеротрофной динофлагеллаты *Warnowia*. Это, конечно, исключение среди протистов. Здесь имеется простая система линз (гиалосома), которая, по-видимому, фокусирует свет на меланосоме.

Недавно обнаружен необычный тип глазка у *Gymnodinium natalense* (Horiguchi, Pienaar, 1994). Он состоит из стопки мембран, содержащих правильно упакованные «кирпичики» гранул. Предполагается, что глазок обладает отражательной способностью. Интересно, что в процессе развития глазка его «кирпичики» формируются в хлоропласте, а затем транспортируются к месту его окончательной локализации в область сулькуса. Похожий глазок найден у *Amphidinium lacustre*, однако в этом случае хлоропласт не участвует в его формировании.

4.7. Уникальные органеллы и структуры

Ультраструктурные исследования протистов выявили множество необычных особенностей их морфологии, многие из которых являются уникальными для той или иной группы. Это свидетельствует о их широкой эволюционной радиации. Для таксономиста уникальные структуры и органеллы – просто находка. Сколько бы мы ни говорили о необходимости выделения таксонов по комплексу признаков, наиболее четкие («хорошие») таксоны получаются, когда у них есть яркий отличительный признак, а еще лучше – уникальный. Например, достаточно в клетке обнаружить динокарион, как мы отнесем ее к динофитовым. Вообще говоря, принцип комплекса признаков здесь не нарушается, т.к. уникальный признак часто связан с несколькими другими, составляющими особенность всей группы организмов. Так, с динокарионом обычно связаны такие признаки, как наличие теки, своеобразно устроенных жгутиков, пузулы и другие. Обнаружение уникальных признаков значительно упрощает задачу систематиков в определении границ таксона, т.е. помогает решить одну из главных задач таксономии. Для эволюциониста уникальный признак является апоморфией, которая характеризует группу как монофилетическую, что исключительно важно для выяснения ее филогенетических связей. Поэтому представляется необходимым рассмотреть уникальные признаки у протистов и обсудить те, которые утратили уникальность в результате расширения ультраструктурных исследований.

Альвеолы. Пелликула, как особый тип покровов, может теперь рассматриваться как уникальный признак после объединения инфузорий, споровиков и динофитовых в одну монофилетическую группу протистов. Наличие одного слоя альвеол под плазмалеммой клетки, строго говоря, не встречается у других протистов. Пелликула некоторых глаукофитовых всегда покрыта дополнительной клеточной стенкой. Только у одного гетеротрофного гетероконта (*Developayella*) отмечены альвеолы, и лишь на переднем конце клетки. По-видимому, эти альвеолы не гомологичны таковым альвеолат, т.к. у *Developayella* они связаны с перинуклеарным пространством ядра, а не с гладким ЭПР. Формирование фрустулы у диатомовых на основе пелликулы лишь указывает на возможное независимое приобретение этой особенности у страминопилов.

Астропиле. Специализированный участок в стенке центральной капсулы феодарий, через который происходит транспорт питательных веществ из феодия внутрь центральной капсулы. По-видимому, это своеобразный «внутриклеточный» цитофаринкс.

Атрактофоры. Это фибриллярные корешки гипермастигин, имеющие на дистальном конце электронно-плотные гранулы – атрактосферы. У ближайших родственников гипермастигин – трихомнад – атрактофоры отсутствуют, поэтому для гиперма-

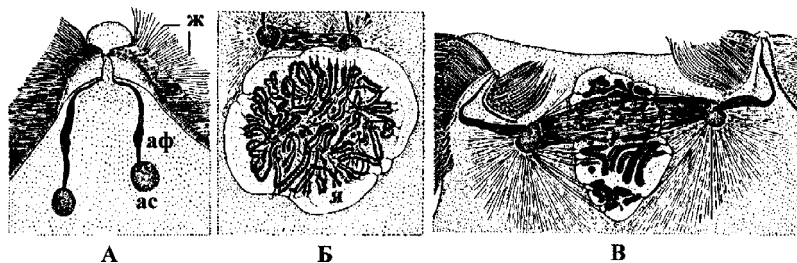


Рис. 4.98. Атрактофоры как центры организации микротрубочек внеядерного митотического веретена при закрытом плевромитозе у *Barbulanympha*. (По: Cleveland et al., 1934.)

А – передний конец тела с интерфазными атрактофорами (аф) и атрактосферами (ас). Б – формирование внеядерного веретена деления между атрактосферами в профазе. В – анафаза. ж – жгутики, я – ядро.

стигин их наличие является апоморфным признаком. Эти структуры служат только для формирования внеядерного митотического веретена, микротрубочки которого отходят от атрактофер (рис. 4.98). Таковую же функцию во время митоза выполняют ризопласты некоторых хризофитовых, гаптофитовых и прازیнофитовых (см. стр. 259), которые тоже имеют фибриллярную природу. Поэтому применительно ко всем протистам наличие атрактоферов нельзя считать уникальным признаком полимастигин.

Внеклеточная цитоплазматическая сеть. По сути дела, эта сеть является сильно развитой системой ретикулоподий, которые отходят от веретенновидных клеток в нескольких местах, сливаются с ретикулоподиями других клеток, формируя единую цитоплазматическую сеть вне веретенновидных клеток. В местах соединения клеток с этой сетью находятся сагеногенетосомы, которые можно рассматривать как продуцирующие сеть органеллы, или участвующие в транспорте питательных веществ из сети в клетку. Эта сеть имеется только у лабиринтул и траустохитридиевых.

Гаптонема. У некоторых хризофитовых помимо двух жгутиков был обнаружен тонкий вырост (гаптонема), который обычно скручивается в спираль. Такие хризомонады были выделены в самостоятельный класс еще до электронно-микроскопических исследований гаптонемы (Christensen, 1962). Ультраструктурные исследования показали, что гаптонема действительно существенно отличается от жгутика: внутри нее проходит лента из 6–8 микротрубочек, окруженная каналом гладкого эндоплазматического ретикулума (Moestrup, Thomsen, 1986) (рис. 4.99). Ее микротрубочки обычно отходят от одной из кинетосом, в связи с чем можно считать ее одним из микротрубочковых корешков жгутика. Хибберд (Hibberd, 1976) указывает, правда, на наличие фибриллярных корешков у самой гаптонемы.

Вся эта группа организмов обладает рядом других признаков, коррелирующих с наличием гаптонемы. К ним относятся: наличие мелких шишковидных чешуек на жгутиках, своеобразное строение переходной зоны и корешковой системы, фор-

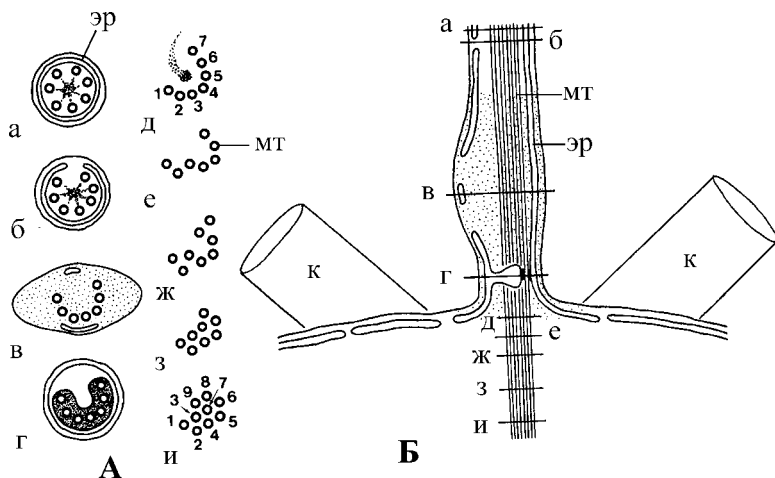


Рис. 4.99. Схема строения гаптонемы. (По: Inouye, Kawachi, 1994.)

А – поперечные срезы гаптонемы на уровнях (а–и), показанных на продольном срезе (Б). 1–9 – номера микротрубочек гаптонемы, которые реорганизуются по мере приближения к ее дистальному концу. к – кинетосома жгутика, мт – микротрубочки гаптонемы, эр – эндоплазматический ретикулум.

мирование крупных кокколитов на поверхности клетки, которые синтезируются в диктиосомах аппарата Гольджи, и отсутствие опоясывающей ламеллы в хлоропластах.

Гаглоспоросома. Эти небольшие пузырьки с электронноплотным гомогенным содержимым и внутренней замкнутой мембраной, образующей внутренний пузырек неправильной формы, встречаются только у гаглоспоридий. Они участвуют в формировании клеточной стенки споры гаглоспоридий.

Глазок эустигматофитовых. Стигма этих охрофитов образована группой крупных пигментных гранул, лежащих вне хлоропласта без ограничивающих их мембран (рис. 4.97 Д). Глазки с такими признаками встречаются среди динофитовых, однако только у эустигматофитов стигма связана с основанием переднего (опушенного) жгутика. По последнему признаку эустигматофитовые уникальны среди протистов. Чаще всего этот признак оценивается как апоморфный по сравнению с особен-

ностями глазков зооспор ксантофитовых. С ним коррелирует отсутствие опоясывающей ламеллы в хлоропласте и наличие вздутия на переднем жгутике (рис. 2.17).

Граны. Граны или граноподобные структуры отличаются от ламелл, состоящих преимущественно из трех тилакоидов одинаковой длины, тем, что их тилакоиды короче, имеют разную длину и разное количество в грани. Граны характерны для хлоропластов высших растений и для зеленых водорослей, где их часто называют граноподобными структурами.

Гребенчатая тубулемма. Такие покровы образованы гребнями тубулеммы различного размера, которые укреплены продольными лентами микротрубочек (рис. 4.7). Они встречаются только у протеромонад и опалин. Этот признак коррелирует с процессом полимеризации кинетиды у этих протистов в ряду *Proteromonas* – *Karotomorpha* – *Opalina*, трубчатыми кристами в митохондриях и наличием двойной спирали в переходной зоне жгутиков. Продольные гребневидные выросты поверхности клетки характерны также для грегариин, однако они не укрепляются микротрубочками и образованы пелликулой, а не тубулеммой.

Динокарион. Ядро такого типа встречается только у динофитовых. Оно характеризуется низким содержанием основных белков (гистонов), вследствие чего в динокарионе не формируются нуклеосомы, на которые «накручены» нити ДНК, как в ядрах других эукариот. Поэтому ДНК динокариона упакована иначе: она подвергается неоднократной спирализации, в результате чего формируются сравнительно толстые нити, хорошо заметные на ультратонких срезах. Этот признак коррелирует с другими характерными признаками динофитовых: наличием теки, пузулы, закрытого внеядерного плевромитоза и, как ни странно, всевозможных симбионтов.

Звездчатая структура. Это образование находится в переходной зоне жгутика только у зеленых водорослей и высших растений. Структура представляет собой тонкие мостики внутри цилиндра аксонемы, которые связывают периферические дублеты микротрубочек через один. На поперечных срезах она выглядит как девятиконечная звезда, а на продольных срезах через

переходную зону жгутика – как H-образная структура, т.к. часто пересекается поперечной пластинкой (рис. 4.21).

Кариомастигонт. Четыре попарно расположенные кинетосомы связаны с ядром при помощи корешков и элементов цитоскелета. Этот сложный комплекс отмечен только у полимастигин, в пределах которых имеют место процессы полимеризации кинетиды. Наличие кариомастигонта приводит к тому, что процесс полимеризации кинетосом, как правило, сопровождается полимеризацией ядер. У парабазалий этот комплекс включает и такие мощные цитоскелетные образования, как аксостиль, который является производным фибриллярного сигмовидного корешка.

Кинетопласт. Эта специализированная органелла представляет собой расширение митохондрия, в котором сконцентрирована большая часть митохондриальной ДНК, так называемая кинетопластная ДНК, которая представлена мини- и макси-кольцами. Кинетопласт обычно располагается рядом с кинетосомами (рис. 4.100). В нем хорошо различимы нити ДНК, имеющие своеобразную упаковку. Изучение кинетопластид (Vickerman, 1977) показало, что митохондриальная ДНК этих организмов может быть сконцентрирована не в одном месте (эукинетопластия), а в нескольких расширениях митохондрии (поликинетопластия) или может равномерно распределяться по всему митохондрию (панкинетопластия). В последнем случае кинетопласт не выявляется на цитохимическом уровне, и чтобы подтвердить принадлежность простейшего к кинетопластидам, необходимо использовать признаки строения цитоскелета, которые коррелируют с наличием кинетопласта.

Крахмал внутри хлоропласта. Синтез и формирование зерен крахмала внутри пластида встречается только у зеленых водорослей и их беспорных потомков – наземных растений. У всех других водорослей запасные вещества откладываются в цитоплазме или в перипластидном пространстве (как у криптофитовых). Этот признак зеленых водорослей и высших растений сочетается с другими уникальными признаками этой ветви развития эукариот: упаковка тилакоидов в виде гран (рис. 4.72), наличие звездчатого образования (рис. 4.21) в переходной зоне

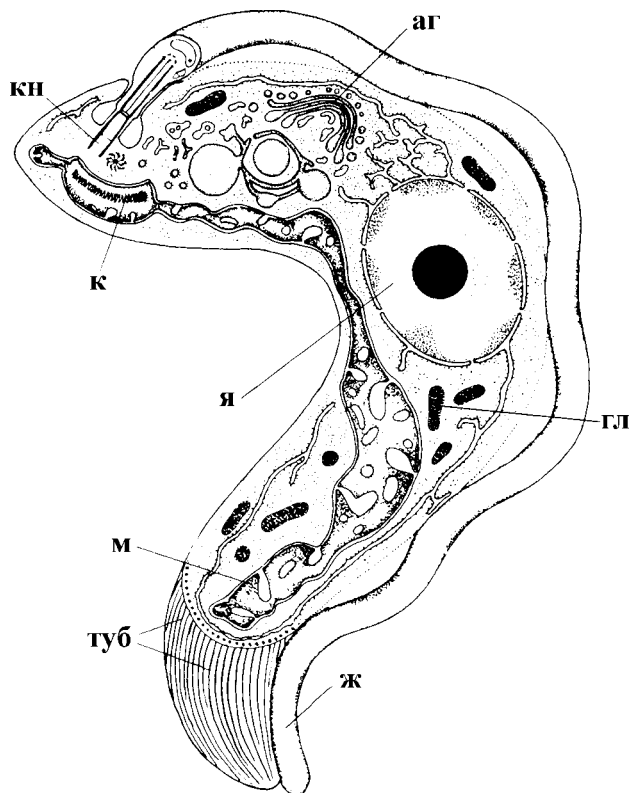


Рис. 4.100. Схема строения клетки трипаномы. (По: Vickerman, 1990.)

аг – аппарат Гольджи, гл – гликосомы, ж – жгутик, к – кинетопласт, кн – кинетосома, м – митохондрион, туб – тубулема, я – ядро.

жгутиков, а также с наличием хлорофилла *b* и пластинчатых крист в митохондриях.

Кутикула эвгленовых. Эти покровы образованы плазмалеммой, подстилающим ее слоем плотного белкового материала, микротрубочками и микрофиламентами (рис. 4.8). Кутикула может состоять из отдельных, связанных между собой полос или сплошным чехлом одевать клетку. В первом случае протисты имеют возможность метаболического движения, во втором –

особи сохраняют постоянную форму тела. Наличие эвгленоидной кутикулы связано с такими неординарными признаками, как длинная переходная зона жгутика, параксиальный тяж в обоих жгутиках и жгутиковый резервуар, укрепленный микротрубчковыми корешками и их производными.

Оболочка из двух мембран. Постоянные покровы, образованные двумя мембранами, характерны только для апузоманад (Карпов, Мыльников, 1989). Такая оболочка имеется у всех изученных представителей этого отряда. Она покрывает почти всю поверхность клетки, за исключением вентральной бороздки и жгутиков. Этот признак хорошо коррелирует с наличием вентральной бороздки, из которой формируются псевдоподиальные выросты, ее краевых складок, а также с особенностями строения корешковой системы жгутиков. Временные двухмембранные оболочки встречаются у микроспоридий при образовании стенки споры.

Одиночные тилакоиды. Не собранные в стопки, т.е. не образующие ламелл, тилакоиды характерны только для хлоропластов красных водорослей, где они покрыты фикобилисомами. Среди прокариот они есть в клетках цианобактерий.

Панцырь диатомовых водорослей. Эта кремниевая структура, на первый взгляд, не отличается от подобных кремниевых образований других протистов. Однако панцырь формируется на основе пелликулы, как и тека динофитовых, которая, тем не менее, состоит из целлюлозы. Панцырь диатомовых всегда состоит из двух частей: эпивальвы и гиповальвы (рис. 2.19), которые перфорированы отверстиями разных размеров и формы. Особенности строения панцыря являются видоспецифичными признаками диатомовых водорослей.

Парабазальный аппарат. Характерен только для трихомонад и гипермастигин, объединяемых обычно в надотряд или класс *Parabasalialia*. Этот аппарат образован сильно развитыми диктиосомами, ассоциированными с парабазальными филаментами (рис. 4.104). Признак коррелирует с процессом полимеризации кинетида и своеобразной корешковой системой жгутиков.

Парапиле. Специализированный участок центральной капсулы феодарий, из которого выходят микротрубочки аксопо-

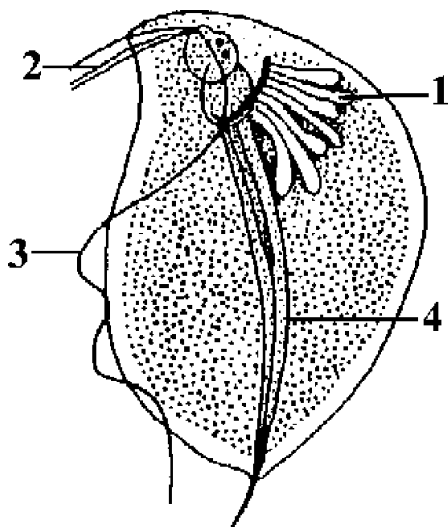


Рис. 4.101. Парабазальные аппараты *Pseudodiscovina uniflagellata*.

(По: Догель, 1951.)

1 – пучок парабазальных аппаратов, 2 – передние жгутики, 3 – рулевой жгутик, 4 – аккостиль.

дии. Микротрубочки отходят от аксопласта, расположенного непосредственно под стенкой центральной капсулы. В клетке обычно имеется 2 парапиле.

Перипласт. Покровы, представляющие собой плазмалемму с подстилающими ее чешуйками, встречаются только у криптофитовых (рис. 4.4). Этот признак коррелирует у фотосинтезирующих видов с несколькими другими, в том числе и уникальными: наличие фикобилинов внутри тилакоидов и попарное расположение тилакоидов в ламелле (рис. 4.72). Кроме того, особые экструсомы – эжектосомы – встречаются только у криптофитовых как на поверхности тела клетки, так и в глоточной выемке.

Наличие нуклеоморфа уже нельзя считать уникальным признаком криптофитовых, т.к. он имеется у хлорарахниевых водорослей.

Персистирующее веретено из микротрубочек. Веретено деления сохраняется в ядре в период интерфазы только у гаплоспоридий. Эта особенность может быть обнаружена, по-видимому, и в других группах протистов, обладающих закрытым митозом, т.к. молекулы тубулина постоянно присутствуют в ядре.

Попарное расположение тилакоидов в ламелле. По 2 тилакоида в ламелле встречается только в хлоропластах криптофитовых. Только в этом случае пространство внутри тилакоидов заполнено электронно-плотным веществом – фикобилипротеинами.

Румпосома. Особая структура, связанная с липидным комплексом в зооспорах хитридиевых грибов. Она сформирована каналами ЭПР, выполняющими какую-то специализированную, пока неизвестную функцию (рис. 2.3).

Сагеногенетосома (=ботросома). Эта органелла характерна для представителей *Thraustochytridia* и *Labyrinthulea*, имеющих и другую уникальную особенность – внеклеточную цитоплазматическую сеть. Сагеногенетосома представляет собой электронно-плотный диск на периферии клетки, в котором сходятся каналы сильно развитой ЭПР (рис. 2.28, 2.29). Эта структура обеспечивает образование внеклеточной цитоплазматической сети и сообщение клеточной и «внеклеточной» цитоплазмы.

Скелет из 20 радиальных игл. Скелет из 20 радиальных или 10 диаметральных игл, расположенных симметрично в соответствии с законом Мюллера, характерен только для клеток акантарий (рис. 2.53). Иглы выходят из центра клетки и образуют соли солями стронция.

Стронциевый скелет. Минеральный скелет из солей стронция – целестина – встречается только у акантарий, которые характеризуются еще одним уникальным признаком - симметричным скелетом из 20 радиальных игл.

Тентакулы. Эти тонкие цитоплазматические выросты расположены вокруг жгутика на переднем конце клетки воротничковых жгутиконосцев и составляют их неотъемлемую черту. Внутри каждой тентакулы проходит пучок актиновых микрофиламентов (рис. 4.102), служащий их скелетом. По строению они похожи на микровилли клеток кишечного эпителия многоклеточных животных. Среди других протистов такие образования не встречаются. Эта особенность связана еще с одним уникальным признаком хоанофлагеллат - наличием центрального филамента в переходной зоне жгутика (рис. 4.102).

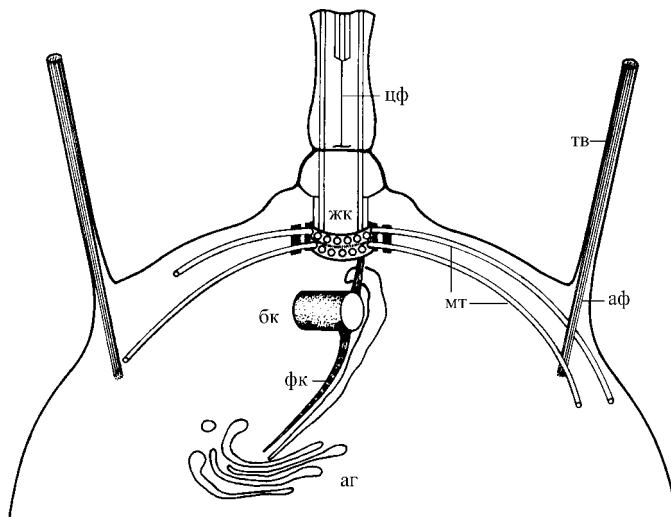


Рис. 4.102. Схема строения переднего конца клетки воротничкового жгутиконосца. (По: Каргов, Leadbeater, 1998.)

аг – аппарат Гольджи, аф – пучок актиновых микрофиламентов в тентакулах воротничка (тк), бк – безжгутиковая кинетосома, жк – жгутиковая кинетосома, мт – микротрубочки корешков, цф – центральный филамент в переходной зоне жгутика.

Трубчатые полисахаридные волоски. Эти мастигонемы встречаются на поверхности жгутиков только у прازیнофитовых и состоят из 4–5 члеников, или сегментов (рис. 4.17).

Трубчатые трехчленные мастигонемы. Характерны для гетероконтов, или страминопилов. Они образованы гликопротеинами и покрывают передний жгутик клетки. У протеромонад они обнаружены на поверхности клетки, поэтому названы соматонемами (рис. 4.16).

Феодий. Особая зона в цитоплазме феодарий, расположенная снаружи центральной капсулы, перед астропиле (рис. 4.55). Поскольку эта зона богата питательными веществами и гидролитическими ферментами, предполагается, что в ней происходит накопление и переваривание пищи, которая транспортируется через астропиле внутрь центральной капсулы.

Фикобилипротеины внутри тилакоидов. Характерная черта хлоропластов криптофитовых (рис. 4.72).

Фикобилисомы. Фикобилины, пигменты в виде фикобилисом, встречаются среди эукариот только у красных водорослей (рис. 4.72). Этот признак сочетается с наличием только хлорофилла *a*, пластинчатыми кристами в митохондриях и одиночными тилакоидами.

Форамены. Это отверстия в перегородках между камерами раковинки фораминифер, через которые осуществляется связь компарментов цитоплазмы. Характеризуют только фораминифер, что связано, по-видимому, с многокамерностью их раковинок. Оба эти признака не встречаются у других протистов.

Формирование соматических чешуек на поверхности митохондрий. Обычно чешуйки, покрывающие тело клетки и жгутика, формируются в диктиосомах аппарата Гольджи или в каналах ЭПР, включая и перинуклеарное пространство. Только у протистов из отряда *Thaumatomonadida* отмечена эта уникальная черта – формирование соматических чешуек в матричных пузырьках на поверхности митохондрий (рис. 2.66).

Центральный филамент. Тонкая нить в переходной зоне жгутика воротничковых жгутиконосцев, связывающая центральные микротрубочки аксонемы с поперечной пластинкой. Этот филамент найден у всех изученных хоанофлагеллат и не встречается в других группах протистов.

Эжектосомы. Особым образом устроенные экструзивные органеллы, характерные для криптофитовых. Они образованы свернутой в рулон длинной лентой, состоящей из 2 частей. После выстреливания лента сворачивается вдоль, формируя трубку. Функция эжектосом неизвестна.

Помимо перечисленных уникальных морфологических особенностей протистов нельзя не отметить и совершенно необычный для эукариот биохимический феномен: только у микроспоридий имеются рибосомы прокариотного типа (70S) с прокариотным же набором рРНК (5S, 16S, 23S). Рибосомы с константой седиментации 70S обнаружены и у некоторых дипломонад, однако у них имеется эукариотная 5,8 S рРНК.

В дополнение к этой теме уместно привести пример таксона *Ciliata*, который характеризуется двумя основными признаками: половым процессом в виде конъюгации и гетероморфизмом ядер. По отдельности каждый из этих признаков встречается и в других группах протистов: конъюгация – основной способ полового процесса у харовых водорослей порядка *Zygnematales*, а гетерокариоз имеет место также у многих фораминифер. Однако сочетание этих двух признаков уникально для инфузорий и является синапоморфией цилиат. Эти примеры можно продолжить, что приведет, в конечном счете, к характеристике таксонов протистов, которые уже были представлены в главе 2 настоящей книги.

Таким образом, уникальные морфологические и биохимические особенности протистов позволяют выделять апоморфные признаки группы, и эти же особенности являются основой для комплексов признаков, составляющих диагноз таксона. Множество перечисленных апоморфий указывает на широкую эволюционную дивергенцию протистов, а характеристики таксонов дают представление об их реальном многообразии.

ГЛАВА 5

Уровни организации тела протистов

В предыдущей главе мы рассмотрели строение одноклеточного организма протистов. В известном смысле это только один уровень организации тела протистов. Однако среди них довольно многочисленны и другие типы организации тела, на которых следует хотя бы вкратце остановиться.

В протозоологии принято выделять дополнительно колониальный, плазмодиальный, псевдоплазмодиальный и многоклеточный уровни организации. Многоклеточность протистов обычно оценивается как простая совокупность морфологически сходных, не дифференцированных клеток (в отличие от Metazoa, ткани которых образованы специализированными вегетативными клетками). В этом смысле некоторые стадии жизненного цикла (псевдоплазмодии) акразиевых и диктиостелиевых можно считать многоклеточными организмами. Таким образом, протозоологи выделяют только 4 уровня организации: одноклеточный, колониальный, многоклеточный и плазмодиальный. Применяя эволюционный подход, легко вывести от одноклеточных форм колониальные и далее многоклеточные. Плазмодиальные формы также хорошо выводятся из одноклеточных как результат митозов без последующих цитокинезов, приводящих к увеличению числа ядер в клетке. Протозоологи, однако, не придавали этим умозаключениям большого значения в таксономии и построении филогенетической системы, справедливо полагая, что и плазмодиальность, примитивная многоклеточность и колониальность возникают независимо и многократно в разных таксонах простейших. Да и встречаются эти «надклеточные» организмы среди простейших сравнительно не часто.

Наиболее широко распространена одноклеточная форма организации, которая представлена амебоидной, жгутиковой и коккоидной формами. Причем трофонты имеют преимущественно амебоидную или жгутиковую организацию, что долгое

время использовалось в систематике простейших. До сих пор некоторые авторы объединяют все амебоидные организмы в один таксон. В настоящее время ясно, что амебоидные и жгутиковые формы возникали независимо и неоднократно в разных группах протистов и представляют собой, так же как коккоидные или актиноподиальные формы, лишь морфологический тип организации тела клетки.

Среди водорослей «надклеточная» организация тела организма гораздо более распространена, чем среди простейших. Поэтому уже в 1909 году Мережковский выделяет 5 морфологических групп водорослей. Это направление получило дальнейшее развитие, и Пашер (Pascher, 1934) выделяет уже 6 основных морфологических типов тела водоросли, или талломов: монадный; ризоподиальный; капсальный, или тетраспоральный; коккальный; трихальный и сифональный. Он сразу придал этим типам эволюционную направленность и представил их в виде ступеней развития организации тела водорослей. Как и в протозоологии, в альгологии был период, когда типы талломов использовались в таксономии. Например, в отделе (типе) *Chrysophyta* классы выделялись по типу строения тела водоросли (*Chryomonadophyceae*, *Chrysocapsophyceae*, *Chrysotrichophyceae*). То же было принято и для отдела желто-зеленых водорослей (Жизнь растений. III. 1977). Позднее, в результате расширения ультраструктурных исследований, от этой идеи отказались, так как в таксономии стали использовать другие признаки (строение цитоскелета, пластид, уникальные особенности строения клетки).

В то же время, классификация по типам талломов, а также ее эволюционная интерпретация является основой учения об организации тела водорослей и в наше время (Масюк, 1993). К этим основным типам часто добавляются новые (разнонитчатый, пластинчатый, сарциноидный, ценобластический, харофитный) типы талломов. Исходя из различных представлений о ступенях эволюции водорослей, разные авторы предлагают и различные классификации морфологических типов. Интересно, что альгологи практически не пересекались с протозоологами при обсуждении путей эволюции на этом уровне. Одной из причин

такой изоляции может служить представление о том, что переход от одноклеточности к многоклеточности у растений осуществлялся не через подвижно-колониальное состояние, как у животных, а наоборот, в результате утраты подвижности. Предполагается, что утратившая подвижность клетка эукариотной водоросли прикрепляется к субстрату и формирует клеточную оболочку. Следующий этап – возникновение вегетативного клеточного деления, которое приводит сначала к образованию нитчатых форм. Клетки у нитчатых водорослей делятся таким образом, что это приводит лишь к увеличению длины нити, т.к. веретено деления ядра расположено вдоль оси нити, а борозда деления при цитокинезе лежит перпендикулярно этой оси. Следующий этап – переход от простых нитей к ветвящимся и далее к паренхиматозной форме таллома, связан прежде всего с переориентацией веретена деления ядра перпендикулярно продольной оси нити (Масюк, 1993).

Таким образом, представления об эволюции простейших и водорослей развивались независимо, так же как и учение о строении тела организма. Многообразие выделяемых альгологами типов гораздо богаче, чем в протозоологии, и почти полностью его перекрывает.

Подводя итог этой главе, приведем общий список всех типов строения тела протистов. Заметим, что все они выделяются условно и обычно с добавлением прилагательного «основные», т.к. между ними есть переходные формы. Собственно поэтому и нет единодушия среди протистологов в данном вопросе.

Итак, в числе основных типов организации тела протистов предлагаем выделять: монадный (включая гемимонадный), амебоидный, актиноподиальный, коккоидный (включая тип организации спор, или цист), сарциноидный, плазмодиальный, колониальный, трихальный, гетеротрихальный, паренхиматозный, сифональный, сифонокладальный. Сифональный и плазмодиальный типы принципиально сходны, однако для сифонального типа структуры характерна значительная дифференцировка тела, которая отсутствует у плазмодиев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хочется надеяться, что представленный в этой книге материал дает некоторое представление о морфологическом многообразии протистов, которое проявляется как на уровне клетки, так и их надклеточной организации. На самом деле, это разнообразие еще богаче, т.к. многие группы протистов еще совершенно не изучены. Незавершенность морфологических исследований позволяет предположить, что при расширении круга исследуемых объектов мы откроем другие особенности строения клетки протистов, возможно, и уникальные.

К сожалению, современный период развития протистологии сильно обеднен морфологическими работами. Предпочтение отдается молекулярно-биологическим и биохимическим исследованиям. В настоящее время они уже доминируют в решении вопросов систематики и филогении. Многие исследователи полагают, что при изучении собственно генома мы непосредственно читаем книгу эволюции и видим филогенетические отношения современных организмов, так сказать, без морфологической «шелухи».

По-видимому, это не совсем так. Вспомним лишь одно из основных положений современного эволюционного учения, в соответствии с которым именно морфологические адаптации к условиям среды позволяют занять ту или иную экологическую нишу и помогают выжить новому виду.

В самое последнее время, однако, молекулярные биологи вновь стали обращаться к морфологическим данным при обсуждении путей эволюции протистов. Этот естественный процесс ведет к оздоровлению ситуации в протистологии, а наметившаяся тенденция к синтезу обоих подходов, безусловно, ускорит создание более совершенной системы эукариот.

Рекомендуемая литература

- Бейер Т.В. Клеточная биология споровиков – возбудителей протозойных болезней животных и человека. Л.: Наука, 1989.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986.
- 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.
- Громов Б.В. Паразиты водорослей из группы «монад» Ценковского рода *Aphelidium*, *Amoeboaphelidium* и *Pseudaphelidium* как представители нового класса. Зоол. ж., 2000, 79, 5, 517–525.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1975.
- Догель В.А. Общая протистология. М.: Высшая школа, 1951.
- Жизнь растений. Т.2. Грибы. М.: Просвещение, 1976.
- Жизнь растений. Т.3. Водоросли и лишайники. М.: Просвещение, 1977.
- Жуков Б.Ф., Карпов С.А. Пресноводные воротничковые жгутиконосцы. Л.: Наука, 1985.
- Заварзин А.А., Харазова А.Л., Молитвин М.Н. Биология клетки: общая цитология. Л.: СПбГУ, 1992.
- Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наукова думка, 1972.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука, 1968.
- Исси И.В. Микроспоридии как тип паразитических простейших. Протозоология. Вып. 10. Л.: Наука, 1986, 5–136.
- Каллиникова В.Д. Клеточная органелла кинетопласт. Л.: Наука, 1977.
- Карпов С.А. Пути эволюции кинетиды у протистов. Вестн. СПбГУ, 1993, 3, 17, 28–37.
- Карпов С.А. Система протистов. Омск: Межвузовская тип. ОмПИ, 1990.
- Карпов С.А. Строение покровов жгутиконосцев. Цитология, 1986, 28, 139–150.
- Карпов С.А., Мыльников А.П. Биология и ультраструктура бесцветных жгутиконосцев *Arusomonadida* ord. nov. Зоол. ж., 1989, 68, 5–17.
- Карпов С.А. Анализ отрядов *Phalansteriida*, *Spongomonadida* и *Thaumatomonadida* (*Mastigophora*). Зоол. ж., 1990, 69, 5–12.

- Кашон Ж., Кашон М. Цитология полицистин (*Polycystina* Ehrenberg, 1839). Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984, 5–21.
- Крылов М.В. Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека. Т. 1, 2. С.-Петербург: ЗИН РАН, 1994.
- Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси И.В., Михалевич В.И., Подлипаев С.А., Решетняк В.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И., Шульман С.С., Янковский А.В. Новые представления о системе одноклеточных организмов. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980, 94, 122–132.
- Крылов М.В., Мыльников А.П. Новые таксоны в типе *Sporozoa*, *Spiromonadomorphina* subcl. nov. *Spiromonadida* ord. n. Паразитология, 1986, 20, 425–430.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. 1. Прологомены к построению системы. С.-Петербург: Наука, 1994.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. 2. Прокариоты и низшие эвкариоты. С.-Петербург: Наука, 1998.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983.
- Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев: Наукова думка, 1993.
- Михалевич В.И. Систематика и филогения фораминифер. С.-Петербург, Омск: ОмГПУ, 1999.
- Мыльников А.П. Биология и ультраструктура амебодных жгутиконосцев *Sergomonadida* ord. nov. Зоол. ж., 1986, 65, 683–692.
- Николюк В.Ф., Гельдер Ю.Г. Почвенные простейшие СССР. Ташкент, 1972.
- Новожилов Ю.К. Определитель грибов России. Отдел *Mucormycota*, вып. 1. Класс *Mucormycetes*. С.-Петербург: Наука, 1993.
- Осипов Д.В. Проблемы гетероморфизма ядер у одноклеточных организмов. Л.: Наука, 1981.
- Петрушевская М.Г. Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986.
- Подлипаев С.А. Каталог мировой фауны трипаносоматид (*Protozoa*). Т. 217. Л.: ЗИН РАН, 1990.
- Полянский Ю.И., Райков И.Б. Полимеризация и олигомеризация в эволюции простейших. Ж. общ. биол., 1977, 38, 325–335.
- Протисты. Т.1. С.-Петербург: Наука, 2000.
- Райков И.Б. Ядро простейших, морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978.
- Решетняк В.В. Глубоководные радиолярии *Phaeodaria* северо-западной части Тихого океана (Фауна СССР, № 94). М.: Наука, 1966.
- Решетняк В.В. Акантарии (*Acantharica*, *Protozoa*) Мирового океана (Фауна СССР, № 123). М.: Наука, 1981.
- Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990.

- Седова Т.В. Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977.
- Серавин Л.Н. Двигательные системы простейших. Л.: Наука, 1967.
- Серавин Л.Н. Макросистема жгутиконосцев. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980, 94, 4–22.
- Серавин Л.Н. Простейшие... – что это такое? Л.: Наука, 1984.
- Серавин Л.Н. Происхождение эукариотной клетки. I–IV. Цитология, 1986, 28, 563–575, 659–669, 779–789, 899–910.
- Серавин Л.Н. Основные типы и формы тонкого строения крист митохондрий; степень их эволюционной консервативности (способности к морфологической трансформации). Цитология, 1993, 35, 4, 3–34.
- Серавин Л.Н., Герасимова З.П. Тонкая организация, классификация и эволюция покровов у инфузорий. Цитология, 1979, 21, 247–256.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. Агамные слияния протистов и происхождение полового процесса. С-Петербург, Омск: ОмГПУ, 1999.
- Серавин Л.Н., Фролов А.О. Метаболирующее движение как одна из основных форм клеточного движения. Цитология, 1983, 25, 1343–1352.
- Старобогатов Я.И. К вопросу о числе царств эукариотных организмов. Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1986, 4–25.
- Тахтаджян А.Л. Четыре царства органического мира. Природа, 1973, № 2.
- Успенская А.В. Цитология микроспоридий. Л.: Наука, 1984.
- Фролов А.О. Мировая фауна грегаринов. Ленинград: ЗИН АН СССР. 1991.
- Фролов А.О. Происхождение трипаносоматид. Паразитология. Т.27, вып. 2, 1993.
- Хаусман К. Протозоология. М.: Мир, 1988.
- Хованских А.Е. Биохимия кокцидий и кокцидиозов. Л.: Наука, 1984.
- Ченцов Ю.С. Общая цитология. М.: Высшая школа, 1984.
- Янковский А.В. Новая система ресничных простейших (Ciliophora). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967, 43, 3–52.
- Ainsworth D.C., Hawksworth D.L., Sutton B.C. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 7th ed. Surrey: C.A.B., 1983.
- Algal Cell Motility. (Ed. M. Melkonian). Chapman and Hall: New York, London, 1993.
- An illustrated guide to the Protozoa. (Eds. Lee J.J., Hutner S.H. and Bovee E.C.), Society of Protozoologists: Lawrence, Kansas, 1985.
- Andersen R.A. The cytoskeleton of chromophyte algae. Protoplasma, 1991, 164, 143–159.
- Andersen R.A. Diversity of eukaryotic algae. Biodiversity and Conservation, 1992, 1, 267–292.
- Andersen R.A., Barr D.J.S., Lynn D.N., Melkonian M., Moestrup O., Sleight M.A. Terminology and nomenclature of the cytoskeletal elements

- associated with the flagellar/ciliary apparatus in protists. *Protoplasma*, 1991, 164, 1–8.
- Anderson O. R. Radiolaria. Springer-Verlag: New York, 1983.
- Barr D.J.S. Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist. *Mycologia*, 1992, 84, 1–11.
- Barr D.J.S., Hadland-Hartmann V.E. The flagellar apparatus of the Chytridiales. *Can. J. Bot.*, 1978, 56, 887–900.
- Bouck B., Ngô H. Cortical structure and function of Euglenoids with Reference to Trypanosomes, Ciliates, and Dinoflagelates. *Int. Rev. Cytol.*, 1996, 169, 267–318.
- Bouck G.B. The structure, origin, isolation and composition of the tubular mastigonemes of the *Ochromonas* flagellum. *J. Cell Biol.*, 1971, 50, 362–384.
- Brugerolle G. Contribution a l'étude cytologique et phylétique des diplozoaires (Zoomastigophorea, Diplozoa, Dangeard, 1910). VI. Caractères généraux des diplozoaires. *Protistologica*, 1975, 11, 1, 111–118.
- Brugerolle G. Structural diversity of Trichomonads at the basis for systematic and evolutionary considerations. *Acta Universitatis Carolinae-Biologia*, 1986, 30, 199–210.
- Brugerolle G., Lom J., Nohynkova E., Joyon L. Comparaison et evolution des structures cellulaires cher plusieurs especes de bodonides et cryptobiides appartenant aux genres *Bodo*, *Cryptobia* et *Trypanoplasma* (Kinetoplastida, Mastigophora). *Protistologica*, 1979, 15, 197–221.
- Brugerolle G., Mignot J.-P. The cell characters of two Helioflagellates related to the Centrohelidian lineage *Dimorpha* and *Tetradimorpha*. *Orig. of Life*, 1984, 13, 305–314.
- Canning, E.U. Evolutionary relationships of Microsporidia. In: *Evolutionary Relationships Among Protozoa* (Eds G.H. Coombs, K. Vickerman, M.A. Sleight and A. Warren), Kluwer: London, 1998, 77–90.
- Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*, Dec., 1993, 953-994.
- Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life. *Biol. rev.*, 1998, 73, 203–266.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E. Molecular diversity of the free-living archezoan *Trepomonas agilis* and the nature of the first eukaryote. *J. Mol. Evol.*, 1996, 43, 551–563
- Chapman-Andresen C. Biology of large amoebae. *Ann. Rev. Microbiol.*, 1974, 25, 27–48.
- Christensen T. Alger. Botanik. 2. In: *Systematisk Botanik*. Munksgaard: Koebenhavn, 1966, 11–166.

- Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development (Eds C.D.Sandgren, J.P.Smol, J.Kristiansen). Cambridge: University Press, 1995.
- Copeland, H. F. Classification of the Lower Organisms. Pacific Books: Palo Alto, California, 1956.
- Corliss J.O. The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. Pergamon Press: Oxford etc., 1979.
- Corliss J.O. The kingdom Protista and its 45 phyla. Biosystems, 1984, 17, 87–126.
- Corliss J.O. An interim utilitarian (“User-friendly”) hierarchical classification and characterization of the protists. Acta Protozoologica, 1994, 33, 1–51.
- Curgi J.J., Vavra J., Vivarés C. Presence of ribosomal RNA-s with prokaryotic properties in Microsporidia eukaryotic organisms. Biol. Cellulaire, 1980, 38, 49–52.
- Dobell C.C. The principles of protistology. Arch.Protistenk, 1911, 23, 269–310.
- Dodge J.D. The fine structure of algal cells. Acad. Press: London, New York, 1973.
- Dogiel V.A. Polymerization als Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen. Biol. Zbl., 1929, 49, 451–469.
- Evolutionary Relationships Among Protozoa. (Eds. G.H.Coombs, K.Vickerman, M.A.Sleigh and A.Warren). Kluwer: London, 1998.
- Farmer M.A., Triemer R.E. Flagellar systems in the euglenoid flagellates. BioSystems, 1988, 21, 283–291.
- Febvre-Chevalier C., Febvre J. Axonemal microtubule pattern of *Cienkowskyia meresckovskiji* and a revision of Heliozoan taxonomy. Orig. of Life, 1984, 13, 315–338.
- Febvre-Chevalier C., Febvre J. Structural and physiological basis of axopodial dynamics. Acta Protozoologica, 1993, 32, 211–227.
- Foissner I., Foissner W. Revision of the family Spiromonadidae Doflein (Protista, Hemimastigophora), with description of two new species, *Spiromema terricola* n.sp. and *Stereonema geiseri* n.g., n.sp. J. Euk. Microbiol., 1993, 40, 422–438.
- Foissner W., Blatterer H., Foissner I. The Hemimastigophora (*Hemimastix amphikineta* nov. gen., nov. spec.), a new protistan phylum from Gondwanian soils. Europ. J. Protistol., 1988, 23, 361–383.
- Frolov A.O., Karpov S.A. Comparative morphology of kinetoplastids. Tsitologia, 1995, 37, 1072–1096.
- Gooday A.J. Xenophyophores (Protista, Rhizopoda) in box-core samples from the abyssal northeast Atlantic Ocean (Biotrans area): their taxonomy, morphology and ecology. J. Foram.Res, 1991, 21, 3,197–212
- Graham L.E., Wilcox L.W. Algae. Prentice-Hall, Inc., 2000.

- Grain J. The cytoskeleton in Protists: nature, structure and functions. *Int.Rev.Cytol.*, 1986, 104, 153–249.
- Grain J., Mignot J.-P., Puytorac P. Ultrastructure and evolutionary modalities of flagellar and ciliary systems in protists. *Bio.Cell.*, 1988, 63, 219–337.
- Grassé P.P. *Traite de Zoologie. I. Protozoaires: generalites Flagelles.* Masson ed.,: Paris, 1952.
- Hülsmann N., Hausmann K. Towards a new perspective in Protozoan Evolution. *Europ. J.Protistol.*, 1994. 30, 365–374.
- Haeckel E. *Generelle Morphologie der Organismen.* G. Reimer: Berlin, 1866, I: 1–574; II: 1–462.
- Handbook of Protoctista. (Eds. Margulis L., Corliss J.O., Melkonian M. and D.J. Chapman). Jones and Bartlett: Boston, 1990.
- Hausmann K, Hülsmann N. *Protozoology.* Georg Thieme Verla: Stuttgart, New York, 1996.
- Hemleben Ch., Sprindler M., Anderson O.R. *Modern planctonic Foraminifera.* Springer-Verlag: New York et al., 1989.
- Hibberd D.J., Leedale G.F. Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class Eustigmatophyceae. *Ann. Bot.*, 1972, 36, 49–71.
- Hibberd D.J., Norris R.E. Cytology and ultrastructure of *Chlorarachnion reptans* (Chlorarachniophyta divisio nova, Chlorarachniophyceae classis nova). *J. Phycol.*, 1984, 20, 310–330.
- Illustrated glossary of Protoctista (Eds Margulis L., McKhann H.I., Olendzenski L.). Jones and Bartlett publishers: Boston, London, 1993.
- Hoare C. *The trypanosomes of mammals.* Blackwell Scientific Publications: Oxford, 1972.
- Honigberg B.M., Balamuth W., Bovee E.C., Corliss J.O., Gojdic M., Hall R.P., Kudo R.R., Levine N.D., Loeblich A.R., Weiser J.J., Wenrich D.H. A revised classification of the phylum Protozoa. *J. Protozool.*, 1964, 11, 7–20.
- Karling J.S. *The Plasmodiophorales.* New York, London, 1968.
- Karpov S. A., Kersanach R., Williams D.M. Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence of a small heterotrophic flagellate *Siluania monomastiga* gen. et sp. nov. (Bicosoecida). *Europ. J. Protistol.*, 1998, 34, 415–425.
- Karpov S.A., Leadbeater B.S.C. The cytoskeleton structure and composition in choanoflagellates. *J. Euk. Microbiol.*, 1998. 45, 3, 361–367.
- Kies L. *Morphology and systematic position of some endocyanomes.* Endocytobiology. I. Walter de Gruyter: Berlin, New York, 1980, 7–20.
- Kivic P.A., Walne P.L. An evaluation of possible phylogenetic relationship between the Euglenophyta and Kinetoplastida. *Orig. of Life*, 1984, 13, 269–288.

- Larsson R. Ultrastructure, function, and classification of microsporidia. *Progr. Protistol.*, 1986, 1, 325–390.
- Leedale G.F. Euglenoid flagellates. Euglewood Cliffs: New Jersey, 1967.
- Leipe D.L., Wainright P.O., Gunderson J.H., Porter D., Patterson D.J., Valoise F., Himmerich S., Sogin M.L. The stramenopiles from a molecular perspective: 16S-like rRNA sequences from *Labyrinthuloides minuta* and *Cafeteria roenbergensis*. *Phycologia*, 1994, 33, 369–377.
- Levine N. D., Corliss J. O., Cox F. E. G., Deroux G., Grain J., Honigberg B. M., Leedale G. F., Loeblich A. R., Lom J., Lynn D., Meisterfeld E. G., Page F. C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallas F. G. A new revised classification of the Protozoa. *J. Protozool.*, 1980, 27, 37–58.
- Levine N.D. *Perkinsus* gen.n. and other new taxa in the protozoan phylum Apicomplexa. *J. Parasitol.*, 1978, 64, 549.
- Lewin R.A. Prochlorophyta as a proposed new division of algae. *Nature*, 1976, 261, 5562, 697–698.
- Lipscomb D.L., Corliss J.O. *Stephanopogon*, a phylogenetically important “ciliate”, shown by ultrastructural studies to be a flagellate. *Science*, 1982, 215, 303–304.
- Loeblich A. R., Tappan H. *Protista 2, Sarcodina, chiefly «Thecamoebians» and Foraminiferida. Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt., C* (ed. R.C. Moore), 1964. Geol. Soc. Am. & Univ. Kansas Press: Lawrence. Kansas.
- Lynn D.H. The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated Protozoa. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 1981, 56, 243–292.
- Müller M. The hydrogenosomes. *J. Gen. Microbiol.*, 1993, 139, 2879–2889.
- Manton I. Some phyletic implications of flagellar structure in plants. *Adv. Bot. Res.*, 1965, 2, 1–34.
- Margulis L. Biodiversity: molecular biological domain, symbiosis and kingdom origin. *BioSystems*, 1992, 27, 39–51.
- Margulis L. *Origin of eukaryotic cells.* Yale University Press: New Haven, 1970.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. *The Myxomycetes.* Iowa City, 1969.
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of the Green Algae: a concept based on comparative cytology. *Systematics of the Green Algae. Acad. Press.: London, Orlando*, 1984, 29–72.
- Melkonian M. Flagellar apparatus ultrastructure in relation to the green algal classification. *Systematics of the Green Algae. Academic Press: London, Orlando*, 1984, 73–120.
- Melkonian M., Reize I.B., Preisig H.R. Maturation of a flagellum/basal body require more than one cell cycle in algal flagellates: studies on *Nephroselmis olivacea* (Prasinophyceae). In: *Algal development, molecular and cellular aspects* (Eds W. Weissner, D.G. Robinson and R.C. Starr). Berlin: Springer, 1987, 102–113.

- Mignot J.-P. Structure et ultrastructure de quelques euglenomonadines. *Protistologica*, 1966, 2, 51–117.
- Mignot J.-P., Brugerolle G. Etude ultrastructurale du flagelle phagotrophe *Colponema loxodes* Stein. *Protistologica*, 1975, 11, 429–444.
- Moestrup Ø. Flagellar structure in algae; a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fucophyceae), Euglenophyceae and *Reckertia*. *Phycologia*, 1982, 21, 427–528.
- Moestrup Ø., Thomsen H.A. *Dictyocha speculum* (Silicoflagellate, Dictyochophyceae), studies of armored and unarmored stages. Det Kongel Danske Vidensk Selskab, Biol Skri, 1990, 37, 1–57.
- Morill L.C., Loeblich A.R. Ultrastructure of the dinoflagellate amphispma. *Int. Rev. Cytol.*, 1983, 82, 151–180.
- Moss S.T. An ultrastructural study of taxonomically significant characters of the Thraustochytriales and Labyrinthulales. *Bot. J. Linn. Soc.*, 1985, 91, 329–357.
- Nielsen C., Walker W.F., Bode H.R., Steele R.E., Field K.G., Olsen G.J., Giovannoni S.J., Raff E.C., Pace N.R., Raff R.A. Phylogeny and molecular data. *Science*, 1989, 243, 4890, 548–551.
- O’Kelly C. The jakobid flagellates: structural features of *Jakoba*, *Reclinomonas* and *Histonas* and implications for the early diversification of eukaryotes. *J. Euk. Microbiol.*, 1993, 40, 627–636.
- Olive L.S. The Mycetozoa. Acad. Press: New York, London, 1975.
- Olive L.S. The Protostelida - a new order of the Mycetozoa. *Mycologia*, 1967, 59, 1–29.
- Ossipov D.V., Karpov, S.A., Smirnov A.V., Rautian M.S. Prokariotic endo- and ectocytobionts in protists. *Acta Protistologica*, 1997, 37, 1–18.
- Page F.C. The classification of “naked” amoebae (Phylum Rhizopoda). *Arch. Protistenk.*, 1987, 133, 199–217.
- Page F.C., Blanton R.L. The Heterolobosea (Sarcodina: Rhizopoda), a new class uniting the Schizopyrenida and the Acrasidae (Acrasida). *Protistologica*, 1985, 21, 121–132.
- Patterson D.J. Protozoa: evolution and systematics. In: *Progress in Protozoology, Proceedings of the IX International Congress of Protozoology*, Berlin, 1993 (Eds K. Hausmann and N. Hülsmann). Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, 1994, 1–14.
- Patterson D.J. Stramenopiles: chromophytes from a protistan perspective. In: *The chromophyte algae: problems and perspectives* (Eds J.C. Green, B.S.C. Leadbeater and W.L. Diver). Clarendon Press: Oxford, 1989, 357–379.
- Patterson D.J. The diversity of eukaryotes. *American Naturalist*, 1999, 154 sup., 96–124.
- Perasso R., Baroin A., Qu Z.H., Bachellerie J.P., Adoutte A. Origin of the algae. *Nature*, 1989, 339, 6220, 142–144.

- Perkins F.O. Phylogenetic considerations of the problematic thraustochytriaceous-labyrinthulid-*Dermocystidium* complex based on observations of fine structure. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh*, 1974, Suppl., 5, 45–63.
- Philippe H., Adoutte A. The molecular phylogeny of Eukaryota: solid facts and uncertainties. In: *Evolutionary Relationships Among Protozoa* (Eds G.H.Coombs, K.Vickerman, M.A.Sleigh and A.Warren). Kluwer: London, 1998, 25–56.
- Pitelka D.R. Basal bodies and root structures. *Cilia and Flagella*. Acad. Press: London and New York, 1974, 437–469.
- Porter K.R., Tucker G.B. The ground substance of the living cell. *Sci. Amer.*, 1981, 244, 40–51.
- Preisig H.R., Anderson O.R., Corliss J.O., Moestrup O., Powell M.J., Roberson R.W., Wetherbee R. Terminology and nomenclature of protist cell surface structures. *Protoplasma*, 1994, 181, 1–28.
- Puytorac P., Grain J., Mignot J.-P. *Precise de protistologie*. Boubée et Fondation Singer Polygnac: Paris, 1987.
- Ragan M.A., Chapman D.J. *A biochemical phylogeny of the Protists*. New York, San Francisco: Acad. Press, 1978.
- Raikov I.B. *The protozoon nucleus. Morphology and evolution*. Springer-Verlag: Wien - New York, 1982. Vol. 9.
- Raikov I.B. The diversity of forms of mitosis in Protozoa: a comparative review. *Europ. J. Protistol.*, 1994, 30, 253–269.
- Raikov I.B. Meiosis in protists: recent advances and persisting problems. *Europ. J. Protistol.*, 1995, 31, 1–7.
- Raven P.H. A multiple origin for plastids and mitochondria. *Science*, 1970, 169, 641–645.
- Reisser W. Endosymbiotic cyanobacteria and cyanellae. *Cell Interact*. Berlin e.a., 1984, 91–112.
- Sabbatini D.D., Bensch K., Barnett R.J. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.*, 1963, 17, 19–58.
- Salisbury J.L., Floyd G.L. Calcium-induced contraction of the rhizoplast of a quadriflagellate green alga. *Science*, 1978, 202, 975–977.
- Santore U.J. A cytological survey of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) with comments on its taxonomy. *Arch. Protistenk.*, 1985, 130, 1–52.
- Schewiakoff W. *Acantharia*. Roma, 1926.
- Scholtyssek E. *Fine structure of parasitic Protozoa*. Heidelberg, Springer-Verlag: New York, 1979.
- Simpson, A.G.B. The identity and composition of the Euglenozoa. *Arch. Protistenk.*, 1997, 148, 318–328.

- Sleigh M.A. Mechanisms of flagellar propulsion. *Protoplasma*, 1991, 164, 45–53.
- Sleigh M.A. Protozoa and other protists. Edward Arnold: London et al., 1989.
- Sleigh M.A. The biology of Protozoa. London, 1973.
- Soyer-Gobillard M.-O., Herzog M. The native structure of dinoflagellate chromosome. Involvement of structural RNA. *Europ. J. Cell Biol.*, 1985, 36, 334–342.
- Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes. Michigan, 1960.
- Spiegel F.W., Lee S.B., Rusk S.A. Eumycetozoa and molecular systematics. *Can. J. Bot.*, 1995, 73, 738–746
- Stewart K.D., Mattox K.R. Comparative cytology evolution of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls A and B. *Bot. Review*, 1975, 41, 104–135.
- Suzaki T., Williamson R.E. Pellicular ultrastructure and euglenoid movement in *Euglena ehrenbergii* Klebs and *Euglena oxyuris* Schwarda. *J. Protozool.*, 1986, 33, 165–171.
- Taylor F.J.R. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eukaryotes. *BioSystems*, 1978, 10, 67–89.
- Tendal O.S. A monograph of the Xenophyophoria (Rhizopodea, Protozoa). *Galathea Report*, 1972, 12, 1–103.
- Tendal O.S., Hessler R.R. An introduction to the biology and systematics of the Komokiacea (Textulariina, Foraminiferida). *Galathea Report*, 1977, 14, 165–194.
- The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates (Eds Patterson D.J. and J. Larsen). Systematics Association Special Volume No.45. Clarendon Press: Oxford, 1991.
- The biology of free-living heterotrophic flagellates (Ed. Karpov S.A.). *Tsitologia*, 37. Nauka: St. Petersburg, 1995.
- The Flagellates (Eds Leadbeater B.S.C. and J.C. Green). Systematics Association Special Publications. Taylor & Francis: London, 2000.
- The Haptophyte Algae (Eds Green J.C. and B.S.C. Leadbeater), Systematics Association Special Volume No. 51, Clarendon Press: Oxford, 1994.
- Van de Peer Y., De Wachter R. Evolutionary relationships among the eukaryotic crown taxa taking into account site-to-site rate variation in 18S rRNA. *J. Molec. Evol.*, 1997, 45, 619–630.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. University Press: Cambridge, 1995.
- Vickerman K., Brugerolle G., Mignot J.-P. Mastigophora. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 1. Protozoa. (Eds F.W.Harrison and J.O.Cornliss). Wiley-Liss: New York et al., 1991, 13–160.

- Vickerman K., Preston T.M. Comparative cell biology of the kinetoplastid flagellates. In: Biology of the Kinetoplastida. Vol. 1. (Eds W.H.R. Lumsden and D.A. Evans). Academic Press: London, 1976, 35–130.
- Wainright P.O., Hinkle G., Sogin M.L., Stickel S.K. Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with Fungi. *Science*, 1993, 260, 340–342.
- Wang A.L., Wang C.C. Viruses of Protozoa. *Ann. Rev. Microbiol.*, 1991, 45, 251–263.
- Whittaker R.H. New concept of kingdoms of organisms. *Science*, 1969, 183, 150–159.
- Willey R.L., Wibel R.G. A cytostome cytopharynx in green euglenoid flagellates (Euglenales) and its phylogenetic implications. *BioSystems*, 1985, 18, 369–376.
- Wright M., Moisand A., Mir L. The structure of the flagellar apparatus of the swarm cells of *Physarum polycephalum*. *Protoplasma*, 1979, 100, 231–250.

СЛОВАРЬ

Этимология некоторых наиболее часто употребляемых корней терминов

а-, ан- (греч.) – отрицание, противопоставление (амастигота, амитоз, анаэроб).

авто-, ауто- (греч.) – само- (автогамия).

агното- (греч.) – неизвестный, не принимаемый во внимание (агнотобиотический).

адельфо- (греч.) – брат, двойник (адельфопаразит).

акро- (греч.) – самый кончик, пик, самый высокий (акронема, акроцентрический).

аксо- (лат.), аксонииум- (греч.) – ось, полюс (аксонема).

алло- (греч.) – другой (аллопаразит).

амфи- (греч.) – вокруг, с обеих сторон, двойной (амфиесма).

ана- (греч.) – вверх, назад, снова (анабиоз).

анизо- (греч.) – неравный (анизогаметы).

анти-, анта- (греч.) – против, напротив чего-либо (антиапикальный).

апо- (греч.) – из, после, без, отдельно (апогамный).

архе-, архи- (греч.) – начало, первопричина, старый, главный (Archaeozoa).

ауксо- (греч.) – усиливать, расти (ауксоспора).

аэро- (лат.) – воздух, самая нижняя зона атмосферы (аэроб, аэротолерантный).

бази- (лат.), базис- (греч.) – основание (базипетальный).

би-, бин-, бис- (лат.) – двойной (бинарное деление).

биос- (греч.) – жизнь, стиль жизни (анабиоз).

гало- (греч.) – море, соль (стеногалинный).

гамето- (греч.) – муж, жена (гаметы).

гамо- (греч.) – объединение, жениться (гамонт).

гапло- (греч.) – простой, единственный (гаплоидный).

гапто- (греч.) – привязанный, прикрепленный на что-либо (гаптонама).

гема-, гемато- (греч.) – кровь (гематома).

ген- (лат.) – быть рожденным, формирующий, причинный (ген).

-генез (греч.) – рождение, происхождение (оогенез).

гео- (греч.) – Земля (геология).

гермен (лат.) – почка, семя (герминативный).

гетеро- (греч.) – другой, различный (гетерокариоз).

гиало- (греч.) – стекло, прозрачный (гиалоплазма).
гимно- (греч.) – голый (гимносперм).
-гине- (греч.) – женский (трихогина).
гипер-, гиперо- (греч.) – сверх, над, очень (гиперпаразит).
гипно- (греч.) – спящий (гипнозигота).
гипо- (греч.) – под; меньше, чем (гиповальва).
гисто- (греч.) – ткань (гистология).
глико-, глици- (греч.) – сладкий (гликокаликс).
гното-, гнозис (греч.) – мудрость (гнотобиология).
голо- (греч.) – полный, целый (голозойный).
гомо- (греч.) – такой же, похожий, одинаковый (гомодинамный).
гоно- (греч.) – семя, потомок, продукт (гономер).
десмо- (греч.) – связь, узы, цепь (десмосома).
ди-, дис- (греч., лат.) – двойной, дважды, от, без, не- (диморфный).
диктио- (греч.) – сеть (диктиосома).
дипло- (греч.) – сложенный вдвое (диплокарион).
дихо- (греч.) – в два, на два (дихотомический).
зиго-, зигон, зигос (греч.) – желток; зиготос (греч.) – соединенный (зигота).
зоо- (греч.) – животный (протозои).
изо- (греч.) – равный, подобный (изогаметы).
интер- (лат.) – между, среди (интерстициальный).
интра-, интро- (лат.) – внутри (интразональный).
каликс- (греч.) – покров, наружный чехол (гликокаликс).
карио- (греч.) – семя, орех (эукариот).
карпо-, карпик- (греч.) – плод (карпоспора).
кинето-, кинетико- (греч.) – относящийся к движению (кинетосома).
клин (лат.) – наклон, скос, тенденция (термоклин).
кокко- (лат.) – ягода (кокколит).
-конт (греч.) – движение (гетероконт).
копро- (греч.) – помет, навоз (копрофил).
крио- (греч.) – ледяной, холодный, морозный (криофил).
крипто- (греч.) – скрытый, тайный (криптоаксопласт).
ксанто- (греч.) – желтый (ксантофилл).
ксено- (греч.) – чужой, гость (ксеносома).
ламелла- (лат.) – пластинчатый, пластинка (ламелла).
лейко- (греч.) – белый (лейкопласт).
лизо-, -литик (греч.) – утрата, растворение, разрушение (лизосома).
лимно- (греч.) – озеро, пруд (эпилимнион).

лито- (греч.) – камень (литосфера).
лобо- (лат.) – округлый вырост или выступ (лобоподия).
макро- (греч.) – длинный, большой (макронуклеус).
мастиго- (греч.) – хлыст, жгут (мастигонемы).
мега- (греч.) – большой, великий (мегаспора).
мезо- (греч.) – средний (мезокариот).
мейо- (греч.) – уменьшить (мейоз).
меро- (греч.) – часть, порция, делить (мерогония).
мета- (греч.) – между, среди, близкий (метацентрический).
мико-, мицето- (греч.) – грибной (микология).
микро- (греч.) – маленький, мелкий (микронуклеус).
микто-, -миксис (греч.) – смешанный (апомиксис).
митоз- (греч.) – нить (митоз).
морфо- (греч.) – форма (морфология).
нано- (греч., лат.) – карликовый (нанопланктон).
некро- (греч.) – мертвое (некротрофный).
немато-, -нема (греч.) – нитевидный, нить (акронема).
нуклеус (лат.) – ядро, орех (нуклеоморф).
олиго- (греч.) – несколько, немногочисленный (олиготрофный).
-ома (греч.) – опухоль (саркома).
омни- (лат.) – все (...).
оо-, -оон (греч.) – яйцо (ооциста).
описто- (греч.) – позади (опистоматигота).
осмо- (греч.) – толкающий (осморегуляция).
палео- (греч.) – древний, старый (палеонтология).
палин- (греч.) – снова, назад, повтор (палинтомия).
пан-, панто- (греч.) – все, в целом, каждый (панспермия).
пара- (греч.) – рядом, около (парасомальный).
партено- (греч.) – девственный (партеногенез).
педо- (греч.) – ребенок (педогамия).
пеллик (лат.) – кожа (пелликула).
пери- (греч.) – вокруг, рядом (перифитон).
пико- (греч.) – крошечный (пикопланктон).
плазма- (греч.) – субстанция (плазмагель).
плако- (греч.) – уплощенный и широкий (плакозои).
плевро- (греч.) – сторона (плевромитоз).
-пода (греч.) – нога (псевдоподия).
прото- (греч.) – первый (протозои).
псевдо- (греч.) – ложный (псевдоподия).
рабдо- (греч.) – палка (рабдиты).
рео- (греч.) – течение (реоплазма).
ретикуло- (лат.) – сетевидный, сеть (ретикулоподия).

ризо- (греч.) – корень (ризопласт).
родо- (греч.) – красный (родопласт).
сапро- (греч.) – гнилой (сапротроф).
сим- (греч.) – вместе, с (симбиоз).
син- (греч.) – вместе, с (сингамия).
сифон (лат.) – трубка (сифоновые).
-сома, сома- (греч.) – тело (соматический).
споро- (греч.) – семя (спороплазма).
стено- (греч.) – узкий (стеногалинный).
stroma- (греч.) – кровать, матрац (строматолиты).
суб- (лат.) – под (сублиттораль).
супра- (лат.) – над (супралиттораль).
такс-, такси-, таксис (греч.) – классифицировать, упорядочить, место (таксисы).
-тека (греч., лат.) – контейнер, оболочка (эпитека).
тело- (греч.) – конец (теломер).
термо- (греч.) – тепло (термофильный).
тетра- (греч.) – четыре (тетраспора).
тигмо- (греч.) – касание (тигмотаксис).
-томи, -том (греч.) – вырезать, резать (плазмотомия).
трихо- (греч.) – волосы (трихомицеты).
-троф (греч.) – пища (гетеротроф).
-фаг, фаго- (греч.) – есть, поедать (фагоцитоз).
фео- (греч.) – коричневый (феопласт).
фико- (греч.) – водоросль (фикология).
фил-, фило- (греч.) – любить (философия).
фито- (греч.) – растение (фитофаг).
-фор, форо- (греч.) – носить, поддерживать (хроматофор).
фотик, фото- (греч.) – свет (фотосинтез).
хазмо- (греч.) – отверстие, залив (хазмолитический).
хемо- (греч.), (араб. – алхимия) – относящийся к химии (хемотаксономия).
хламидо- (греч.) – плащ, мантия (хламидоспора).
хлоро- (греч.) – зеленый (хлоропласт).
хоано- (греч.) – воронка (хоаномонады).
хризо- (греч.) – золотой (хризофиты).
хромато- (греч.) – цветной (хроматофор).
цело- (греч.) – полость, углубление (целом).
цено- (греч.) – общий (ценобий).
циано- (греч.) – синий (цианобактерии).
цикл- (греч.) – (цикл, циклоз).
цисти-, цисто- (греч.) – пузырь, мешок (циста, цистосорус).

цито- (греч.) – пустое место, клетка (цитоплазма).
шизо- (греч.) – раскалывание, расщепление (шизогония).
э- (лат.) – без-, из чего-либо (энуклеация).
эври- (греч.) – широко распространенный (эвригалинный).
экзо- (греч.) – снаружи, без ч.-либо (экзоцитоз).
эко- (греч.) – дом (экология).
экто- (греч.) – вне, снаружи, от ч.-либо (эктосимбионт).
эндо- (греч.) – внутри (эндосимбионт).
эпи- (греч.) – на чем-либо (эпифит).
эу- (греч.) – настоящий, исходный (эукинетопласт, эукариот).

Словарь терминов

А

ААК-путь – путь синтеза аминокислоты лизина, при котором промежуточным продуктом является аминокислота адипиновая кислота.

Абиссаль – зона океана (глубже 4000 м), характеризующаяся своеобразной глубоководной фауной.

Аборальный – находящийся на стороне, противоположной рту.

Автогамия – самооплодотворение.

Автоспора – неподвижная спора, образующаяся внутри материнской клетки и сохраняющая ее форму до выхода из материнской клетки.

Автотрофия – получение энергии из абиотических источников (свет, химические элементы) и использование этой энергии для образования высокомолекулярных органических соединений и CO_2 .

Автофагия – переваривание клеткой собственных компонентов.

Агаметы – неполовые клетки, служащие для размножения в ходе чередования поколений у некоторых протистов.

Агамные виды – виды, размножающиеся только бесполом путем.

Агамогония – серия клеточных делений, приводящая к появлению бесполого поколения.

Агамонт – вегетативная стадия в жизненном цикле, размножающаяся бесполом путем.

Агар (агар-агар) – полисахаридный препарат (фикоколлоид), получаемый из клеточных стенок и межклетников красных водорослей; состоит из агарозы и агаропектина. Один из лучших природных гелеобразователей, широко используется в качестве субстрата для выращивания микроорганизмов.

Агароза – полисахарид, линейные молекулы которого построены из чередующихся остатков D- и L-галактозы; является составной частью агара.

Агаропектин – пектин, в котором остатки галактозы частично этерифицированы серной кислотой; является составной частью агара.

Агглютинированная раковинка – раковинка, полностью построенная из инородных частиц, склеенных между собой при помощи выделяемого клеткой органического вещества.

Адоральный – находящийся около рта (например, адоральная зона мембранелл у инфузорий).

Акинета – неподвижная специализированная клетка (или небольшая группа клеток), служащая для созревания или бесполого размножения.

Акразин – химический аттрактант, выделяемый амёбами диктиостелид для инициации формирования псевдоплазмодия (цАМФ, глюрин).

Акритархи – микроскопические (предположительно одноклеточные) ископаемые неопределённой таксономической принадлежности. Могут быть сферические, эллипсоидные, многогранные, гладкие или гранулированные, или с шипами. Встречаются с Протерозоя до Кайнозоя.

Акронема – нитевидный цитоплазматический вырост на дистальном конце жгутика.

Акронематический (бичевидный) жгутик – жгутик с акронемой.

Акроцентрическая хромосома – хромосома с концевой или близкой к одному концу центромерой (кинетохором).

Аксеничная культура – культура одного вида, или клона, не содержащая других живых организмов.

Аксонема – продольный стержень реснички/жгутика из микротрубочек (наиболее часто состоящий из 9 периферических дублетов и пары центральных микротрубочек: 9+2), и также осевой скелет (стереоплазма) аксоподии.

Аксопласт – центр организации микротрубочек аксоподий у солнечников, образованный гомогенным электронно-плотным матриксом.

Аксоподии – неветвящиеся конусовидные псевдоподии с внутренним скелетом из упорядоченно расположенных микротрубочек.

Аксостиль – осевой скелет многих полимастигин, состоящий из микротрубочек, которые организованы в виде пучка или ленты.

Активный ил – совокупность микроорганизмов (бактерий, протистов, мелких многоклеточных животных), образующих вместе с неорганическими частицами хлопьевидный осадок в аэротенках очистных сооружений.

Актин – один из основных белков цитоскелета эукариотной клетки с молекулярным весом 43 Кд; представлен F- и G-формами. Актиновые филаменты (F-актин) толщиной 7 нм состоят из глобул G-актина и могут формировать пучки, или трехмерные сетчатые структуры.

Актиноподы – протисты с аксоподиями.

Аллофикоцианин – тип фикобилинов.

Альвеолы – 1) уплощенные пузырьки на периферии клетки, прилегающие к плазмалемме, чаще всего расположенные в один

ряд; 2) пузырьвидные выпячивания в легких млекопитающих, на концах тончайших разветвлений бронхов; 3) углубления в челюстях, в которых располагаются корни зубов млекопитающих.

Альгология (Фикология) – наука о водорослях.

Амастигота – один из морфотипов клетки у трипаносоматид, характеризующийся редуцированным жгутиком, невидимым в световой микроскоп.

Амебоидное движение – движение при помощи псевдоподий, преимущественно лобоподий.

Амебоидный зародыш – см. Спороплазма.

Амебы морфотип – обобщенный образ локомоторной формы амебы, включающий совокупность признаков, описывающих ее динамически стабильную организацию.

Амикронуклеарный – лишенный микронуклеуса (клон инфузорий).

Амилопектин – запасной полисахарид протистов, образованный α -1,4 связанными глюкозидами с образованием боковых ветвей в положении α -1,6.

Амитоз – деление ядра без участия митотического аппарата.

Амфиесма – общее название плотных покровов клетки динофитовых; образованы пелликулой, в альвеолах которой лежат целлюлозные пластинки. По сути А. является синонимом теки динофитовых.

Амфитрофия – см. Миксотрофия.

Анафаза – третья стадия митоза или мейоза, во время которой хроматиды расходятся к противоположным полюсам митотического веретена.

Анаэробные организмы – организмы, способные к активной жизнедеятельности и завершению полного жизненного цикла только в отсутствие кислорода.

Анизогамия – слияние гамет, морфологически отличающихся друг от друга.

Анизоконты – клетки со жгутиками разной длины, но направленными в одну сторону и имеющими один тип биения.

Антеридий – клетка, в результате деления или дифференцировки которой образуются мужские гаметы.

Антиген – белок, против которого вырабатывается антитело.

Антитело – белок, вырабатываемый Т-лимфоцитами, который связывается с чужеродной молекулой (антигеном).

Апикальный комплекс – сложная система структур на переднем конце клетки представителей Apicomplexa, включающая коноид,

полярное кольцо с отходящими микротрубочками, а также роптрии и микронемы.

Апикальный рост – верхушечный рост.

Апланоспоры – неподвижные споры, формирующиеся в результате деления клеток спорангия.

Апогамия – развитие организмов без слияния гамет.

Апоморфия, или **Апоморфный признак**, – продвинутый в эволюционном отношении, или производный, признак. Альтернативное состояние признака – плезиоморфия.

Аппарат Гольджи – часть эндоплазматической системы эукариотной клетки, как правило, в виде диктиосомы (стопки уплощенных цистерн), участвующей в секреции, сборке, хранении и транспортировке продуктов клеточного синтеза.

Аппарат питания – комплекс структур и органелл, участвующий в захвате и заглатывании пищи.

Арагонит – похожий на кальцит минерал, также состоящий из карбоната кальция, но отличающийся большей плотностью и кристаллизацией.

Аргиром (система аргентофильных линий) – совокупность кортикальных структур (в особенности у инфузорий), выявляемая импрегнацией серебром и окраской протарголом.

Архебактерии – группа прокариот, обитающих преимущественно в экстремальных условиях (как бы воссоздающих условия первобытной Земли) и отличающихся от эубактерий по биохимическим и молекулярно-биологическим признакам.

Архейская эра (Архей) – древнейшая геологическая эра в истории Земли (2500–4500 млн. лет назад).

Археопиле – отверстие в цистах динофлагеллат, характерное как для ныне живущих, так и для ископаемых форм.

Астропиле – специализированный «цитостом» в стенке центральной капсулы феодарий.

Атрактосферы – сферические фибриллярные образования на концах атрактофоров, являющиеся ЦОМТами митотического веретена у гипермастигин.

Атрактофоры – фибриллярные жгутиковые корешки у гипермастигин, оканчивающиеся атрактосферами; принимают участие в организации веретена деления ядра.

А-трубочка – одна из микротрубочек периферического дублета аксонемы, или кинетосомы.

АТФ – аденозин трифосфат, нуклеотид, состоящий из аденозина и трех фосфатных групп; в качестве переносчика энергии принимает участие во многих биохимических реакциях клетки.

Ауксотрофия – необходимость в получении одного или более витаминов или факторов роста для нормальной жизнедеятельности клетки.

Аутапоморфия – апоморфия, присущая только данному таксону.

Афаноплазмодий – один из трех типов плазмодиев миксомицетов, промежуточный по сложности между фанероплазмодием и протоплазмодием; характеризуется сетью слабо развитых «сосудов» с челночным током цитоплазмы и отсутствием слизистого чехла.

Афотическая зона – зона в океане глубже 1000 м, куда не проникает свет, характеризующаяся отсутствием фотосинтезирующих организмов.

Ацентрическая хромосома – хромосома без центромеры.

Ацентрический митоз – митоз, идущий без участия видимых ЦОМТов на полюсах делящегося ядра.

Ацидосомы – пузырьки, которые первыми сливаются с только что образованной пищеварительной вакуолью и обуславливают подкисление ее содержимого.

Аэробы – организмы, способные к активной жизнедеятельности и завершению полного жизненного цикла только в присутствии кислорода.

Аэротолерантный – анаэробный организм, устойчивый к невысоким концентрациям кислорода.

Б

Базальное тело (тельце) – принятое в ботанической и фикологической литературе название основания жгутика. В протозоологической литературе соответствует названию «кинетосома».

Бактерии – микроорганизмы с прокариотным типом строения клетки.

Батгаль – верхняя часть афотической бентической зоны в океане (от 1000 до 3000 м).

Бентос – сообщество донных организмов.

Бинарное деление – деление клетки на две примерно одинаковые дочерние особи.

Биоломинесценция – явление свечения живых организмов.

Биомасса – суммарная масса особей вида, группы видов или всех организмов сообщества определенной зоны в данное время, выражаемая обычно в единицах массы сухого или сырого вещества на единицу площади или объема местообитания.

Биоминерализация – формирование минералов живыми организмами. Различают внутриклеточную минерализацию (например,

формирование кальциевых чешуек гаптофитами) и внеклеточную, которая происходит под влиянием жизнедеятельности бактерий или водорослей (например, изменение рН среды вызывает выпадение в осадок солей железа или карбоната кальция).

Биостратиграфия – раздел стратиграфии, изучающий распределение ископаемых остатков организмов (часто используют остатки фораминифер и кокколитофорид) в осадочных отложениях, чтобы установить их относительный возраст и соотнести разновозрастные слои на различных территориях.

Блефаропласт – устаревшее название базальной части жгутика.

Бореальный – относящийся к лесной зоне и тундре, северной температурной зоне и арктическому поясу.

Ботросома (сагеногенетосома) – специальная структура на периферии клетки, осуществляющая связь веретеновидной клетки с цитоплазмой внеклеточной сети у лабиринтулид и траустохитридиевых.

Бродяжка – расселительная стадия в жизненном цикле некоторых протистов. Характерны для сидячих инфузорий: гетеротрих и сукторий.

Б-трубочка – неполная, прилегающая к А-трубочке вторая трубочка (субфибрилла) периферического дуплета аксонемы, или кинетосомы.

Буккальная полость – углубление на апикальной и (или) вентральной поверхности тела инфузорий, снабженное специальной ротовой (оральной) цилиатурой.

Буккальный аппарат – ротовой аппарат, или цитостом, у протистов.

В

Веретеновидные клетки – вегетативные клетки лабиринтулид и траустохитридиевых, передвигающиеся по внеклеточной сети.

Веретеновидные трихоцисты – наиболее крупные и самые известные экструсомы, встречающиеся у инфузорий и динофитовых.

Вестибулум – ротовое углубление инфузорий. Иногда этим термином называют углубление на апикальном полюсе некоторых жгутиконосцев.

Внеклеточная сеть – сильно развитая система ретикулоподий у траустохитридиевых и лабиринтул, которые отходят от ботросомы клетки, формируя единую, внешнюю по отношению к клеткам цитоплазматическую сеть, служащую для питания и передвижения.

Внешняя группа – совокупность организмов, не относящихся к рассматриваемой филогенетической ветви; используется в кладистике для определения полярности признака (апоморфность, плезиоморфность) в изучаемой ветви.

Внутренний мембранный комплекс – сильно уплощенные и вытянутые альвеолы, представленные, фактически, двумя мембранами, под плазмалеммой споровиков.

Водоросли – сборная группа фотосинтезирующих одноклеточных, колониальных или многоклеточных протистов, не имеющих специализации слоевища на фотосинтезирующие и поглощающие части; система сосудов отсутствует.

Воротничок – 1) воронковидное образование из тентакул на переднем конце клетки хоанофлагеллат или хоаноцитов; 2) минерализованная структура вокруг пробочки стоматоцисты.

Вторичные зооспоры – зооспоры, образующиеся из зооспорангиев.

Вторичные цитоскелетные микротрубочки – цитоплазматические микротрубочки, не связанные напрямую с кинетосомами.

Г

Галофил – организм, предпочитающий среду повышенной солености (гипергалинную).

Гаметический мейоз – мейоз, предшествующий образованию гамет.

Гаметогамия (сингамия) – слияние гамет.

Гаметогенез (гаметогония, или гамогония) – процесс созревания гамет.

Гаметоциста – циста, содержащая гаметы.

Гаметы – специализированные половые клетки (мужские или женские) с гаплоидным набором хромосом.

Гамонт – клетка, из которой образуется одна или несколько гамет.

Гамонтоциста – циста, содержащая гамонты.

Гамоны – химические вещества, при помощи которых особи complementary типов спаривания распознают друг друга перед конъюгацией.

Гаплонт – организм, содержащий одну копию каждой хромосомы.

Гаплоидный набор хромосом – набор хромосом, содержащий одну копию каждой хромосомы.

Гаплоспоровосомы – небольшие пузырьки с гомогенным содержанием и внутренней мембраной, образующей внутренний пузырек

неправильной формы; характерны для гаплоспоридий; участвуют в формировании клеточной стенки споры.

Гаптонома – нитевидный подвижный вырост между двумя жгутиками гаптофитовых. Внутри него проходит лента из 6–7 микротрубочек, окруженная каналом ЭПР. Выполняет прикрепительную и пищевую функции.

Гаптоциста – тип токсиста, который встречается в головках щупалец у сосущих инфузорий (Suctoria) и служит для обездвиживания добычи.

Гемичеселлюлоза – полисахарид, связывающий между собой фибриллы целлюлозы в клеточной стенке.

Ген – участок ДНК, контролирующий определенный наследственный признак организма, обычно соответствующий молекуле белка.

Гена амплификация – увеличение количества копий гена в результате повторной репликации участка ДНК.

Гена экспрессия – процесс, посредством которого реализуется действие гена в организме. Обычно осуществляется через РНК.

Генетический код – единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов, определяющая соответствие триплета нуклеотидов (кодон) ДНК или РНК той или иной аминокислоте белка.

Геном – вся генетическая информация организма, содержащаяся в молекулах ДНК.

Генотип – специфический набор генов организма.

Геотаксис – направленное движение к гравитационному центру Земли.

Геотропизм – направленный рост по направлению к гравитационному центру Земли.

Гетерогамия – состояние, при котором один вид продуцирует морфологически различные гаметы.

Гетеродинамные жгутики – жгутики с разным типом биения. Встречаются у гетероконтных жгутиконосцев.

Гетерокариотный – содержащий разные типы ядер.

Гетероконтные жгутиконосцы – жгутиконосцы с 2 разнонаправленными и морфологически различающимися гетеродинамными жгутиками.

Гетероксенный жизненный цикл – жизненный цикл паразитического организма, протекающий в двух и более хозяевах.

Гетеротрофия – питание органическими веществами, образованными другими организмами.

Гетерохроматин – конденсированный, транскриптивно неактивный хроматин интерфазного ядра.

Гиалоплазма – оптически прозрачная наружная зона цитоплазмы амебодных организмов, лишенная органелл и включений, имеющая большую плотность (гель), чем эндоплазма. Г. часто является синонимом эктоплазмы.

Гидрогеносомы – небольшие пузырьки с плотным гомогенным содержимым в цитоплазме анаэробных организмов, ограниченные одной или двумя мембранами. В них содержатся ферменты, окисляющие пировиноградную кислоту с образованием АТФ и освобождением молекулярного водорода.

Гипергалинный – имеющий соленость выше морской (3,5%).

Гиперпаразитизм – паразитирование в хозяине, который тоже является паразитом другого организма.

Гипертоничный раствор – раствор с повышенной концентрацией ионов, находясь в котором клетка теряет воду.

Гиповальва – нижняя часть раковинки диатомовых, меньшая, чем верхняя эпивальва.

Гиполимнион – нижняя часть водной толщи водоема, расположенная под термоклином, обычно наиболее холодная и обедненная кислородом.

Гипотека – нижняя часть панцыря динофитовых.

Гипотоничный раствор – раствор с пониженной концентрацией ионов, находясь в котором клетка разбухает от поступающей в нее воды.

Гистоны – группа основных белков, богатых аргинином и лизином, которые принимают участие в упаковке ДНК у эукариот.

Глазное пятно (глазок, стигма) – группа липидных пигментных гранул в хлоропласте или цитоплазме клетки, участвующих в фоторецепции.

Гликоген – полимер глюкозных остатков, одно из основных запасных питательных веществ эукариотной клетки.

Гликокаликс – покрывающий плазматическую мембрану снаружи слой полисахаридов, протеогликанов и олигосахаридов, связанных с мембранными белками или липидами.

Гликолиз – универсальный путь обмена веществ, происходящий в цитозоле, при котором расщепление сахаров с образованием АТФ идет в отсутствие кислорода.

Гликолипиды – липидные молекулы мембраны с углеводородной цепочкой, прикрепленной к гидрофобному «хвосту»; входят в состав гликокаликса.

Гликосомы – микротельца в цитоплазме кинетопластид, не имеющие пероксидаз, но содержащие ферменты гликолиза.

Гликостили – дискретные упорядоченные структуры, которые формируются из гликокаликса на поверхности некоторых амёбидных организмов. В отличие от чешуек неотделимы от поверхностной мембраны.

Головчатые реснички – булабовидно расширенные на концах сенсорные реснички инфузорий.

Голозойный – тип питания, при котором захватываются и заглатываются крупные объекты.

Голофилетический таксон – таксон, включающий предка, общего для всех членов данного таксона, и все филогенетические ветви, идущие от этого общего предка к каждому члену этого таксона (см. также Монофилетический таксон).

Гомодинамные жгутики – жгутики с одинаковым типом биения.

Гомоксенный жизненный цикл – жизненный цикл паразита, протекающий в одном хозяине.

Гомокариотный – содержащий ядра одного типа.

Гомологичные структуры – структуры, имеющие общее происхождение и сходное строение.

Гомологичные хромосомы – хромосомы, идентичные по структуре составляющих их локусов.

Гранулоплазма – гранулярная эндоплазма.

Гранулоретикулоподии – ретикулоподии, содержащие осмиофильные гранулы под плазмалеммой.

Граны – стопки из многих тилакоидов различного размера в хлоропластах высших растений.

Гребенчатая тубулемма – тубулемма, образующая вертикальные продольные гребни на поверхности клетки, внутри которых проходят ленты микротрубочек.

Д

Дактилоподии – пальцевидные псевдоподии, встречающиеся у некоторых амёб, представителей рода *Mayorella*.

Дальтон – единица молекулярной массы. Определяется как $1/12$ массы атома углерода 12 ($1,66 \times 10^{-24}$ г) – примерно равна массе атома водорода.

ДАП-путь – путь синтеза лизина, при котором промежуточным продуктом является диаминопимелиновая кислота.

Дейтомерит – следующая за протомеритом часть клетки грегарин, содержащая ядро.

Дендрограмма – графическое изображение филогенетических взаимоотношений таксонов в виде дерева.

Десмосома – специализированный клеточный контакт, обычно формирующийся между эпителиальными клетками. Опосредован белком адхерином и характеризуется наличием плотных белковых пластинок, пронизанных промежуточными филаментами.

Диакнез – последняя стадия профазы мейоза I, во время которой хромосомы полностью спирализованы и клетка приступает к метафазе.

Диастола – фаза расширения сократительной вакуоли в цикле сократительной вакуоли.

Диатомит – осадочная порода, образованная раковинками диатомовых водорослей.

Дикинетосомальное состояние (дикинетид) – кинетид состоит из двух кинетосом.

Диктиосома – стопка цистерн аппарата Гольджи.

Динеин – сократимый белок, связанный с микротрубочками и обладающий АТФ-азной активностью.

Динеиновые ручки – боковые выросты А-трубочек аксонемы, направленные в сторону соседнего дублета. Состоят из белка динеина, обладают АТФ-азной активностью и непосредственно генерируют усилие при изгибании жгутиков и ресничек.

Динокарион – ядро с особой упаковкой ДНК из-за отсутствия гистонов.

Диноконт – морфотип жгутиковой клетки, у которого поперечный жгутик лежит в поперечной бороздке, а продольный – в продольной бороздке; характерен для динофитовых.

Диномитоз – закрытый внеядерный плевромитоз, характерный для деления ядра динофитовых.

Диплоит – организм или клетка, содержащие 2 копии каждой хромосомы.

Диплокарион (дикарион) – два прилегающих друг к другу ядра в клетках некоторых протистов.

Диплотена – стадия профазы мейоза I, во время которой гомологичные хромосомы отделяются друг от друга по всей длине, за исключением хиазмы.

Диплофаза – часть жизненного цикла, в которой организм диплоиден.

Дискинетопластиа – состояние клетки кинетопластид, при котором кинетопласт не выявляется цитохимическими методами.

Дискоболоциста – экстросома, которая формируется в аппарате

Гольджи, при выстреливании выбрасывает жесткую нить с желатиновой головкой. Функция Д. неизвестна.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) – полинуклеотидная молекула, образованная 2 антипараллельными цепочками дезоксирибонуклеотидов, содержащая наследственную информацию организма.

ДНК-гибридизация – метод, при котором производится синтез гибрида ДНК-РНК при использовании комплементарных оснований этих кислот, или частичный синтез комплементарных нитей ДНК различных геномов. Метод используется для определения генетической близости организмов и очистки мРНК.

ДНК-полимераза – фермент, катализирующий синтез ДНК.

Домик – особый тип покровов протистов (син. раковинка, лорика, тека), который неплотно прилегает к плазмалемме и не полностью окружает клетку.

Ж

Жгутик – двигательная структура клетки; имеет форму бичевидного выроста, внутри которого проходит аксонема из 2 центральных и 9 пар периферических микротрубочек; морфологически не отличается от реснички.

Жгутиковое утолщение (парафлагеллярное тело) – вздутие в основании жгутика, которое обычно заполнено электронно-плотным материалом и обращено в сторону глазного пятна (стигмы). По-видимому, Ж.у. является фоторецепторным аппаратом клетки.

Жгутиковые волоски – см. Мастигонемы.

Жгутиковые корешки – ассоциированные с кинетосомами микротрубочковые или фибриллярные структуры.

Жгутиковый карман (резервуар) – инвагинация клеточной поверхности, со дна которой выходят жгутики.

Жидкостно-мозаичная модель мембраны – модель строения мембраны, в которой белки погружены в жидкий фосфо-липидный слой.

З

Закрытый митоз – митоз, при котором ядерная оболочка сохраняется на всех стадиях.

Замораживания-скальвания метод – метод электронной микроскопии, при котором объект замораживается в жидком азоте, затем раскалывается, чтобы изучать расслоившиеся при этом мембраны.

Зигоспора – спора, образующаяся в результате конъюгации зеленых водорослей, или большая многоядерная спора зигомицетов.

Зигота – продукт слияния двух гамет различного пола.

Зиготена – стадия профазы первого мейотического деления, в которой гомологичные хромосомы образуют пары.

Зиготический мейоз – мейоз, следующий сразу после формирования зиготы.

Зигоциста – инцистированная зигота, характерна для жизненного цикла опалинид.

Зоит (спорозоит или мерозоит) – инфекционная подвижная безжгутиковая стадия в жизненном цикле спорозоитов, появляющаяся в результате спорогонии или мерогонии.

Зооксантеллы – симбиотические динофитовые, диатомовые водоросли или хризомонады, живущие в других протистах или клетках многоклеточных.

Зооспора – подвижная жгутиковая стадия при бесполом размножении.

Зооспорангий – спорангий, продуцирующий зооспоры.

Зооспоровые грибы – группа осмотрофных протистов, способных формировать несептированный мицелий и имеющих в жизненном цикле стадию зооспоры.

Зоохлореллы – симбиотические хлорофитовые (преимущественно представители рода *Chlorella*), живущие в других протистах или клетках многоклеточных.

И

Идиосомы – белковые гранулы, синтезируемые в цитоплазме раковинных корненожек перед формированием раковинки.

Изогамия – слияние морфологически одинаковых гамет.

Изокопный – с двумя одинаковыми жгутиками.

Импрегнация протарголом – см. Аргиром.

Инкубационный период – время между заражением и появлением первых клинических признаков заболевания.

Инцистирование – процесс формирования цисты.

Инфрацилиатура – совокупность всех кинетосом и связанных с ними корешков из микротрубочек и микрофиламентов у инфузорий.

Интерстициальный – живущий в тонком слое воды между частицами песка или почвы.

Интерфаза – стадия в жизненном цикле эукариотной клетки между митозами, во время которой идет активный белковый син-

тез, хроматин деспирализован для активного считывания генетической информации.

Интрон – «молчащая» часть гена; после копирования информации на матричную РНК соответствующий И. участок вырезается из нее.

К

Кальцит – минерал, состоящий из карбоната кальция, образований гексагональными кристаллами (в отличие от арагонита, который образован ромбовидными кристаллами).

Каппа-частицы – симбиотические бактерии, живущие в клетках инфузории рода *Paramecium*, которые при определенных условиях могут вызывать гибель других парамеций.

Карбон – геологический период (286–360 млн. лет назад) Палеозойской эры (248–590 млн. лет назад), характеризующийся большими отложениями каменного угля.

Кариогамия – слияние ядер, которое приводит к образованию диплоидного ядра зиготы при половом процессе.

Кариокинез – завершающая митоз стадия расхождения двух дочерних ядер.

Кариомастигонт – единый морфо-функциональный комплекс кинетосом и ядра.

Кариотип – совокупность признаков хромосомного набора (в метафазе) того или иного вида.

Каротиноиды – вторичные пигменты желтого, оранжевого или красного цвета, представленные изопреноидами (C₄₀) (например, каротин, фукоксантин), обычно локализованы в пластидах водорослей, но отмечены и у гетеротрофных протистов.

Кембрий – первый геологический период (505–590 млн. лет назад) Палеозойской эры (248–590 млн. лет назад), характеризующийся появлением многих ископаемых остатков беспозвоночных животных.

Кинез – реакция на раздражение, выражающаяся в активизации хаотического движения, в результате которого особи концентрируются в зоне максимального или минимального воздействия фактора раздражения.

Кинета – ряд кинетид, проходящих параллельно продольной оси тела инфузории.

Кинетида – структурно-функциональная единица кинетома ресничных и жгутиковых клеток.

Кинетодесма (кинетодесмальная фибрилла) – поперечно-исчерченный корешок кинетосомы инфузорий, направленный от ки-

нетосомы к переднему концу клетки и проходящий под покровами по левой (если смотреть на клетку снаружи) стороне соответствующей кинеты.

Кинетом – весь жгутиковый или ресничный аппарат клетки.

Кинетоласт – специальный участок митохондриона, в котором сосредоточена митохондриальная ДНК. По особенностям организации К. различают: эукинетоластии, панкинетоластии и поликинетоластии.

Кинетосома (базальное тело) – базальная часть жгутика/реснички, образованная обычно триплетами периферических микротрубочек, от которой отходят микротрубочковые и фибриллярные корешки.

Кинетохор (центромера) – участок хромосомы, к которому прикрепляются микротрубочки митотического веретена во время митоза.

Кинетоцисты – тип экструсом, встречающийся у некоторых протистов. У солнечников они постоянно находятся в движении, участвуя в ловле добычи и формировании пищевых вакуолей.

Кладистический анализ – научный метод реконструкции филогении, основанной на дивергенциях.

Кладограмма – филогенетическое древо, построенное на основе кладистического анализа.

Клатрин – белок, покрывающий цитоплазматическую поверхность плазмалеммы и образующий сеточку вокруг эндоцитозных пузырьков.

Клеточная стенка – плотные волокнисто-поровые покровы, синтезируемые клеткой, обычно плотно прилегают к плазмалемме и полностью покрывают клетку.

Клеточные слизевики – гетеротрофные протисты, относящиеся к акразиевым и диктиостелидам, которые способны формировать псевдоплазмодий.

Клеточный цикл – репродуктивный цикл клетки, состоящий из нескольких последовательных событий, во время которых содержимое клетки удваивается и она делится на две.

Клон – культура протистов, полученная в результате размножения одной особи.

Книдоцисты – см. Нематоцисты.

Кодон – единица генетического кода, один из 64 триплетов нуклеотидов ДНК или матричной РНК, кодирующий аминокислоту или остановку синтеза белка.

Кокколиты – известковые чешуйки различного размера и часто причудливой формы на поверхности клетки гаптофитовых. Синтезируются на поверхности ядра клетки.

Колесовидная структура – характерная структура проксимальной части кинетосомы (центриоли), образованная центральной осью с отходящими от нее к триплетам кинетосомы 9 радиальными спицами.

Коллаген – основной структурный белок внеклеточного матрикса клеток животных. Богат глицином и пролином, существует в виде нескольких форм в различных тканях.

Колония – группа клеток, образовавшихся в результате деления одной клетки, связанных между собой морфологически и функционально; каждая из особей К. способна к формированию нового организма.

Колхицин и колцемид – вещества, ингибирующие полимеризацию микротрубочек.

Комменсализм – форма сожительства (симбиоза) организмов разных видов, выгодная одному из них, а второму партнеру первый не вреден и не полезен.

Комплекс сократительной вакуоли – сократительная вакуоль и окружающий ее спонгиом, служащие для осморегуляции клетки.

Коноид – конус из спирально закрученных фибриллярных тяжей в апикальном комплексе зоитов споровиков.

Коноидальные кольца – фибриллярные кольца, располагающиеся спереди от коноида.

Конъюгация – особый тип полового процесса, при котором особи образуют между собой цитоплазматические мостики для обмена генетическим материалом. Среди протистов встречается у инфузорий и зеленых водорослей (конъюгат).

Копрозойный – см. Копрофил.

Копуляция – слияние гамонтов или гамет.

Корковая плазма – см. Кортекс.

Кортекс – термин, применяемый к периферическим структурам клетки инфузорий. Обычно в это понятие включают покровы, эктофибрилярную систему ресничного аппарата, а также элементы наружного скелета в виде пластин или тяжей, проходящих под покровами.

Кортикальная плазма – см. кортекс.

Космополит – повсеместно (в разных частях Земного шара) встречающийся вид организмов.

Коста – характерная для трихомонад несократимая белковая фибрилла, проходящая под плазмалеммой вдоль ундулирующей мембраны.

Криофил – живущий при низкой температуре (около 0° С).

Криптозоит – первый экзоэритроцитарный меронт (шизонт) у гемоспоридий, формирующийся из спорозоида и развивающийся в тканях позвоночного хозяина.

Криста – складка внутренней мембраны митохондрии, обращенная внутрь митохондриального матрикса. По форме различают пластинчатые, трубчатые и пузырьковидные К.

Кроссинговер – процесс в мейозе, при котором две гомологичные хромосомы обмениваются гомологичными участками, образуя 2 рекомбинантные хромосомы.

Ксантофиллы – пигменты пластид, представленные окисленными каротиноидами.

Ксенофии – инородные частицы в органической раковинке ксенофиофорий.

Культура организмов – поддерживаемая в лабораторных условиях популяция организмов.

Культуральная среда – среда (твердая, жидкая, двухфазная), на которой поддерживается культура организмов.

Кутикула – общее название покровов протистов, характеризующихся развитием плотных белковых или фибриллярных структур. См. также: Эвгленоидная кутикула, Tegument, Кутикула инфузорий.

Кутикула инфузорий – плотные покровы значительной толщины, для которых характерно наличие под пелликулой дополнительных слоев из микрофиламентов и/или микротрубочек.

Л

Лag-фаза – стадия в развитии культуры микроорганизмов сразу после инокуляции (пересева, заражения), предшествующая экспоненциальному росту культуры.

Ламелла – пластинчатая структура внутри хлоропласта, образованная стопкой тилакоидов.

Ламеллоподия – уплощенная лобоподия.

Лейкопласт – пластида бесцветных водорослей (обычно интерпретируется как редуцированный хлоропласт) сохранившая способность к запасанию крахмала.

Лейшманиоз – заболевание, вызываемое кинетопластидами рода *Leishmania*.

Лептотена – начальная стадия профазы первого мейотического деления, которая характеризуется началом конденсации хромосом.

Лигнофилы – организмы, живущие в древесине или на ее поверхности.

Лизосома – пузырек (производное аппарата Гольджи), содер-

жащий пищеварительные ферменты, из которых ведущим является кислая фосфатаза.

Лимакс-амеба – общий редко используемый термин, описывающий вытянутую моноподиальную форму амёбы, характерную для акразиёвых.

Литораль – приливно-отливная зона побережья.

Литосома – специальное окруженное мембраной клеточное включение, имеющее сферическую форму, образованное чередующимися светлыми и темными слоями из органического и неорганического материалов.

Лобоподия – широкая, часто пальцевидная, псевдоподия с закругленным или заостренным концом.

Лорика – домик в виде панцыря, корзинки или раковинки вокруг клетки, построенный из различного материала, чаще всего эндогенного происхождения.

М

Макрогамета – крупная женская гамета.

Макрогамонт (Макрогаметоцит) – половая стадия развития, дающая начало макрогамете.

Макронуклеус – соматическое ядро у протистов, обладающих ядерным дуализмом.

Мастигонемы (=Жгутиковые волоски =Ретронемы) – тонкие волоски на поверхности жгутиков, образованные полисахаридами или гликопротеинами. Различают простые и трубчатые М.

Мезокариоты – протисты с динокарионом; термин указывает на переходное в эволюционном смысле состояние ядра динофитовых между прокариотным и эукариотным состоянием. В настоящее время утратил свое значение, т.к. отсутствие гистонов в динокарионе, по-видимому, вторично.

Мезосапробный водоем – водоем с относительно невысоким содержанием органических веществ (промежуточный между олиго- и полисапробным).

Мейоз – особый способ деления ядер при созревании половых клеток, при котором происходит редукция числа хромосом, в результате чего клетка переходит из диплоидного состояния в гаплоидное.

Мейоспора – спора, формирующаяся в результате мейоза.

Мембранелла – группа тесно сближенных (но не связанных между собой) и упорядоченно расположенных ресничек. Под световым микроскопом выглядит как цельное уплощенное образование.

Мерогония (устар. Шизогония) – агамный процесс формирования мерозоитов путем почкования меронта.

Мерозоит – клетка, образующаяся в результате мерогонии у *Apicomplexa*. Морфологически почти идентична спорозоиту, поэтому обе формы иногда объединяют общим названием «зоит».

Меронт – агамная стадия в жизненном цикле спорозоитов, из которой в результате мерогонии формируется мерозоит.

Меропланктон – водные организмы, проводящие часть жизни в планктоне, а часть – в бентосе.

Метаболическое движение – движение за счет перистальтических изменений формы тела или его изгибаний, характерное для эвгленовых, некоторых инфузорий и грегарин.

Металимнион – зона термоклина в водоеме.

Метафаза – вторая стадия митоза или мейоза, в которой конденсированные хромосомы располагаются в одной плоскости между полюсами веретена деления ядра, обычно перпендикулярно оси веретена.

Метафазная пластинка – совокупность хромосом, расположенных по экватору веретена деления ядра в метафазе.

Метахрональная волна – волна, образующаяся при биении ресничек или жгутиков с определенным фазовым сдвигом.

Метациклическая (Метатрипаносомная) стадия – стадия в жизненном цикле трипаносоматид, развивающаяся в переносчике и инвазионная для позвоночного хозяина.

Метрзоит – мерозоит, характеризующийся глубокими впячиваниями поверхности клетки.

Микровилли – тонкие цитоплазматические выросты клетки одинаковой длины и диаметра с осевым пучком актиновых микрофиламентов; характерны для эпителиальных клеток многоклеточных, а также для хоаноцитов и хоанофлагеллат (см. Тентакулы).

Микрогамета – мужская гамета.

Микрономы – многочисленные ветвящиеся трубчатые образования в апикальной части спорозоитов *Apicomplexa*. Обычно М. соседствуют с более крупными роптриями.

Микроноклеус – генеративное ядро у протистов, обладающих ядерным дуализмом.

Микропиле – маленькое отверстие в плотных покровах яйцеклетки или ооцисты спорозоитов.

Микропоры – постоянные впячивания плазмалеммы у спорозоитов, позволяющие осуществлять пиноцитоз.

Микротельце – ограниченная одной мембраной небольшая вакуоль, или цистерна неправильной формы с гомогенным содержимым неизвестного б/х состава; часто прилегает к ядру. В широком

смысле – любые одномембранные пузырьки с электронно-плотным содержимым (пероксисомы, гликосомы, гидрогеносомы).

Микротокициста – экструсома церкомонад; отличается от токсидисты меньшими размерами.

Микротрубочки – цилиндрические внутриклеточные структуры диаметром около 25 нм, состоящие из белков тубулинов. Основной компонент цитоскелета эукариот и митотического веретена.

Микрофибриллы – устаревший термин, обозначающий сократительные и опорные структуры клетки, образованные как микротрубочками, так и микрофиламентами.

Микрофиламенты – нитевидные внутриклеточные структуры диаметром 4–10 нм, образованные разными белками. По толщине условно различают тонкие, промежуточные и толстые филаменты. Основные цитоскелетные образования клетки.

Миксамеба – трофическая амебодная стадия в жизненном цикле миксомицетов.

Миксотрофия (миксотрофность) – смешанное питание. Термин применяется обычно к автотрофам, использующим также гетеротрофный тип питания.

Мионема – сравнительно толстый фибриллярный внутриклеточный тяж, способный к сокращению. М. характерны для инфузорий и некоторых других крупных протистов.

Миофриски – сократимые фибриллы у акантарий, соединяющие апикальную часть иглы с эктоплазматическим кортексом.

Митоз – деление ядра, следующее за репликацией хромосом, в результате деление ядра содержат то же число хромосом, что и родительское. Весь процесс М. обычно разделяется на 4 фазы (профаза, метафаза, анафаза, телофаза), а в расхождении хромосом всегда участвуют микротрубочки митотического веретена.

Митотическое (Ахроматиновое) веретено – состоящее из микротрубочек веретено митотически делящегося ядра; обеспечивает движение хромосом.

Митохондрии – цитоплазматические органеллы эукариотных клеток, в виде пузырьков с 2 мембранами, внутренняя из которых образует кристы. М. имеют собственную ДНК и систему синтеза белка. Основная функция М. – синтез АТФ за счет цепи реакций окислительного фосфорилирования.

Мицелий – трофическая стадия грибов в виде тонких переплетающихся нитей (гиф). У высших грибов М. септированный (гифы разделены поперечными перегородками, или септами), у зооспорных грибов М. несептированный.

Многослойная структура – сложно устроенный жгутиковыи ко- решок у некоторых протистов; состоит из микротрубочек, ассоции-

рованных с фибриллярным материалом, на поперечном или продольном срезах выглядит состоящим из нескольких слоев.

Множественное деление – одновременное деление многоядерной клетки на множество одноядерных особей.

Монада – 1) жгутиконосец; 2) сущность любой твари (философское значение).

Монокинетосомальный (монокинетида) – кинетида, состоящая из одной кинетосомы.

Моноклональные антитела – антитела, полученные от одного клона клеток позвоночного животного, обладающие очень высокой специфичностью к антигенам.

Моноподальный – увеличивающийся в длину за счет апикального роста. Чаще всего применяется по отношению к амебоидным организмам, имеющим одну псевдоподию во время движения.

Монофилетический таксон – понятие, которое в узком смысле соответствует понятию «голофилетический таксон», а в широком смысле объединяет понятия «голофилетический» и «парафилетический таксон».

Морфогенез – процесс становления структур клетки в течение ее онтогенеза или регенерации.

Мукоциста – экстросома, содержащая слизистый материал, который может быть гомогенным или иметь паракристаллическую структуру.

Мутуализм – симбиоз, при котором партнеры приносят взаимную пользу друг другу.

Н

Нанопланктон – планктонные организмы размером от 2 до 20 микрометров.

Нейстон – комплекс организмов, населяющих поверхностную пленку воды.

Неклеточные слизевики – плазмодияльные слизевики (миксомицеты).

Немадесма (=Трихит) – пучок из многочисленных гексагонально упакованных микротрубочек, образующих стенку глотки некоторых протистов.

Нематоциста – похожие на токсицисты экструсомы. Внутри капсулы находится спирально свернутая стрекательная нить.

Непрерывная культура – постоянно растущая культура организмов, что достигается постоянным удалением избытка организмов и поступлением свежей среды.

Нуклеоид – зона внутри прокариотной клетки или органеллы, в которой сконцентрирована ДНК.

Нуклеоморф – рудиментарное ядро в перипластидном пространстве некоторых водорослей (криптофиты, хлорарахниофиты).

Нуклеоплазма – жидкое содержимое ядра («ядерный сок»).

Нуклеосома – структурная единица хроматиновой нити эукариот, образованная коротким (165 пар оснований) участком молекулы ДНК, который «намотан» на белковое «ядро» из гистонов.

О

Облигатный – обязательный, обычно употребляется в сочетании: облигатный паразит, анаэроб и т.д.

Обрастание – сообщество организмов, поселяющихся на органических или неорганических субстратах. Для протистов обычно применяется термин «перифитон».

Окаймленные пузырьки – мелкие, покрытые белком клатрином пузырьки, которые образуются в результате рецепторного эндоцитоза или из аппарата Гольджи.

Олиготрофный водоем – водоем с низким содержанием органического вещества и высокой концентрацией кислорода.

Оогамия – тип полового процесса, при котором подвижная микрогамета сливается с неподвижной макрогаметой.

Оокинета – подвижная червеобразная зигота, предшествующая образованию ооцисты в жизненном цикле некоторых споровиков.

Ооциста – инцистированная зигота в жизненном цикле некоторых споровиков.

Опистомастигота – морфологическая форма трипаносоматид, у которой кинетосома располагается позади ядра, а жгутик проходит во внутриклеточном канале.

Оπισтоконт – клетка с одним жгутиком, который во время движения направлен назад.

Опушенный жгутик – жгутик, покрытый мастигонемами.

Оральная цилиатура – ресничный аппарат ротовой (буккальной) полости инфузорий. Часто реснички образуют здесь сложно устроенные мембранеллы, ундулирующую мембрану, цирри.

Ортомитоз – тип митоза, при котором веретено деления обладает осевой симметрией на стадии метафазы.

Осмофильная структура – электронно-плотная (черная) структура на ультратонких срезах.

Осморегуляция – механизм, обеспечивающий постоянство солевого состава внутри клетки.

Осммотрофия (Осмотрофность) – старый термин, неверно описывающий поглощение питательных веществ у протистов, которое якобы происходит по осмотическому градиенту (пассивным всасыванием). На самом деле О. представляет собой пиноцитоз в той или иной форме и/или мембранный транспорт.

Оцеллус – сложноустроенная часть хлоропласта динофитовых, внешне похожая на инвертированный глаз многоклеточных животных. По-видимому, выполняет световоспринимающую и фокусирующую функции.

П

Палинтомия – цепь последовательных делений клетки без стадии роста между делениями; фактически, дробление клетки.

Палочковый аппарат – различимые в световой микроскоп нематесмы, укрепляющие стенки цитофаринкса у голозойно питающихся и хищных протистов.

Панкинетопластия – состояние клетки кинетопластид, при котором митохондриальная ДНК не образует скоплений, а диффузно распределена по всей митохондрии; при этом кинетопласт не выражен морфологически.

Парааксонемальное тело (Парафлагеллярное тело) – вздутие в основании жгутика, содержащее фибриллярный или гранулярный материал, часто ретиноидной природы; собственно фоторецептор.

Парабазальное тело (Парабазальный аппарат) – светооптический термин, обозначающий у трихомонад и гипермастигин комплекс парабазальных филаментов и диктиосом аппарата Гольджи.

Парабазальные фибриллы – поперечно-исчерченные жгутиковые корешки парабазалий.

Паразитизм – антагонистическая форма взаимоотношений между различными организмами, при которых паразит живет на хозяине или внутри него и питается за его счет.

Паразитофорная вакуоль – вакуоль в клетке-хозяине, содержащая внутриклеточного паразита.

Паракостальные гранулы – см. Гидрогеносомы.

Параксиальный тяж – пучок или сеточка из микрофиламентов, располагается вдоль аксонемы по всей длине жгутика или его части.

Парамилон – запасное питательное вещество эвгленовых.

Парануклеарное тело – общее название хорошо заметной, прилегающей к ядру структуры; может быть образовано скоплением рибосом, цистернами ЭПР, или гранулярным материалом цитоплазмы.

Парапиле – специализированный участок центральной капсулы феодарий, из которого выходят микротрубочки аксоподии.

Парасомальная ямка – небольшая инвагинация плазмалеммы в основании реснички или жгутика; наиболее характерна для инфузорий.

Парафилетический таксон – таксон, включающий в себя предка, общего для всех членов данного таксона, и все филогенетические ветви, идущие от этого предка к каждому члену этого таксона, но включающий не всех потомков этого предка. См. также Голофилетический таксон.

Педогамия – см. Автогамия.

Пахитена – стадия первого деления мейоза, на которой гомологичные хромосомы укорачиваются и утолщаются.

Пектины – кислые полисахариды, входящие в состав клеточной стенки; основу П. составляют цепи из 1–4-связанных остатков ?-D-галактурановой кислоты или ее метилового эфира, часто с боковыми цепочками из остатков нейтральных моносахаридов.

Пелликула – покровы, образованные плазмалеммой и подстилающими ее альвеолами.

Пелта – часть пелта-аксостилярного комплекса полимастигин, состоящая из микротрубочек и прилегающая к ядру в виде полумесяца.

Пелта-аксостилярный комплекс – осевой скелет из микротрубочек, характерный для полимастигин; образован пелтой и аксостилем.

Первичные зооспоры – зооспоры, появляющиеся из цист.

Переносчик – организм, переносящий возбудителя заболевания от одного хозяина к другому.

Переходная зона жгутика/реснички – часть жгутика/реснички, расположенная между кинетосомой и центральными микротрубочками аксонемы; часто простирается и в проксимальную зону ундулиподии.

Перипласт – 1) устаревшее название покровов клетки (преимущественно водорослей), различных в световой микроскоп; 2) покровы криптофитовых, образованные подстилающими плазмалемму чешуйками.

Перипластидное пространство – компартмент сложных хлоропластов, расположенный между двумя внутренними и наружными мембранами их оболочки.

Перистом – околоротовая зона инфузорий. Обычно имеется в виду специализированная предротовая цилиатура.

Перифитон – сообщество организмов-обитателей, т.е. поселя-

ющихся на поверхности различных субстратов, включая и поверхность других организмов.

Пероксисомы – мелкие пузырьки в цитоплазме клетки, содержащие ферменты каталазы и пероксидазы, в которых происходит окисление веществ с образованием перекиси водорода.

Пикопланктон – планктонные, преимущественно морские организмы, размер клеток которых от 0,2 до 2,0 мкм; представлен в основном прокариотами, но включает и мелких, как фотосинтезирующих, так и бесцветных эукариот.

Пиноцитоз – поглощение жидкости клеткой при помощи формирования небольших впячиваний или тонких каналов плазмалеммы с последующим отделением в цитоплазму мелких пузырьков.

Пиреноид – часть хлоропласта, имеющая различную форму и размеры, в которой происходит синтез запасных питательных веществ.

Плазмалемма – поверхностная мембрана клетки с прилегающим снаружи слоем гликокаликса.

Плазматическая мембрана – наружная мембрана клетки.

Плазмодий (Синцитий) – клетка с большим количеством ядер.

Плазмотомия (Цитомерия) – деление многоядерного плазмодия на фрагменты, или цитомеры, содержащие несколько ядер, с последующей фрагментацией их на одноядерные клетки.

Планктон – микроскопические или мелкие организмы, населяющие толщу водоема.

Планонт – см. Спороплазма.

Плевромитоз – митоз с асимметричным митотическим веретеном на стадии метафазы.

Плезиоморфия, или Плезиоморфный признак, – примитивный в эволюционном отношении, или исходный, признак. Альтернативное состояние – апоморфия.

Плодовое тело – общий термин, обозначающий любую структуру, часто на ножке или стебельке, содержащую споры, цисты и другие зародыши. Среди протистов П.т. характерны для акразиевых и миксомицетов.

Поверхностная мембрана – см. Плазматическая мембрана.

Поликинета – несколько (более двух) сближенных ресничных рядов, функционирующих как единая структура.

Поликинетопластиа – состояние клетки кинетопластид, при котором митохондрия имеет несколько кинетопластов.

Полиплоидное ядро – ядро, содержащее множество наборов хромосом.

Полиподиальная амеба – амеба с несколькими псевдоподиями, каждая из которых может быть ведущей во время движения.

Полисапробный – тип водоема, с большой концентрацией растворенного органического вещества и низким содержанием кислорода.

Полифилетический таксон – таксон, не включающий в себя предка, общего для всех членов данного таксона. Диагноз П.т. основан на признаках, которые возникали в эволюции независимо несколько раз.

Полудесмосома – область контакта между клеткой и внеклеточным матриксом (другой клеточной структурой или соседней клеткой), в котором субмембранные кератиновые филаменты прикреплены к интегрину плазматической мембраны.

Полярная трубка (Полярная нить) – трубчатая структура в спорах микроспоридий, по которой спороплазма впрыскивается в клетку-хозяина при заражении.

Полярная шапочка (Полярный якорный диск) – специальная структура на одном из полюсов споры микроспоридий, от которой отходит полярная трубка.

Полярное кольцо – часть апикального комплекса споровиков в виде фибриллярного кольца, от которого отходят субпелликулярные микротрубочки.

Поляропласт – особая структура в апикальной зоне споры микроспоридий, которая состоит из мембран в форме уплощенных цистерн и участвует в выстреливании полярной трубки из споры во время экструзии.

Поперечное деление – деление клетки на две дочерние, при котором борозда деления проходит перпендикулярно продольной оси клетки. У инфузорий обычно предваряется значительными морфологическими перестройками.

Порошица (цитопиг, цитопрокт) – постоянная структура в клетке, через которую происходит выведение непереваренных остатков пищи.

Постцилиарная фибрилла – микротрубочковый корешок цилиат, идущий от кинетосомы в заднюю часть клетки.

Почкование – особый способ вегетативного размножения, при котором от материнской клетки отделяется одна или несколько меньших по размеру клеток.

Преаксостиль – фибриллярный мостик между парами кинетосом оксимонад, от которого начинается аксостиль.

Прокариоты – не имеющие ядра организмы (например, бактерии).

Промастигота – морфологическая форма трипаносоматид, у которой кинетосома находится спереди от ядра, а жгутиковый карман открывается апикально.

Пропелликула – покровы, образованные плазмалеммой и рыхло расположенными под ней пузырьками, которые не смыкаются краями друг с другом и не образуют слоя упорядоченных альвеол. Название отражает эволюционное состояние покровов, предположительно, предшествующее пелликуле.

Простейшие – гетерогенная группа гетеротрофных протистов.

Протисты – гетерогенная группа эукариот, включающая простейших, водоросли и зооспоровые грибы; в настоящее время многие считают, что она не имеет таксономического статуса.

Протомерит – передняя безъядерная часть трофозоида/гамонта грегариин, отделенная перегородкой от задней части клетки – дейтомерита.

Протоплазма – см. Цитоплазма.

Протоплазмодий – микроскопический и наиболее просто устроенный плазмодий миксоциетов, в котором отсутствуют «сосуды» и возвратное движение цитоплазмы.

Протопласт – устаревшее название внутреннего содержимого клетки (без покровов). До сих пор используется в фикологической литературе и соответствует так называемой «голой» клетке, не имеющей клеточной стенки или других плотных покровов.

Профаза – первая стадия митоза или мейоза, в которой у большинства протистов происходит конденсация хромосом.

Псевдоплазмодий – стадия в жизненном цикле акразиевых и диктиостелид, образованная в результате агрегации множества одинаковых клеток (амеб) и способная передвигаться как самостоятельный организм.

Псевдоподии – временные подвижные выросты клетки, служащие для движения и питания. По форме и строению различают лобоподии, филоподии, ретикулоподии, аксоподии.

Псевдоциста – цистоподобная стадия в жизненном цикле паразитических простейших, образованная большим количеством клеток, лежащих в тканях хозяина и окруженных одной или несколькими мембранами.

Псаммофильные протисты – протисты, живущие в речном или морском песке.

Пузула – система внутриклеточных выводных протоков динофитовых.

Р

Радиолярит – кремнистый минерал, сформированный ископаемыми остатками раковинок фораминифер.

Рекуррентный жгутик – задний жгутик гетероконтного жгутиконосца.

Реоплазма – периферический слой цитоплазмы в аксоподии, окружающий ее стереоплазму, или аксонему.

Реотаксис – направленное движение или рост по отношению к потоку жидкости (воды, крови и т.д.).

Реснички – см. Жгутики.

Ретикулоподии (Ризоподии) – нитевидные ветвящиеся и анастомозирующие между собой псевдоподии, обычно содержат микротрубочки.

Ретинальные белки – светочувствительные белки. Обычно обнаруживаются в парааксонемальном теле жгутика.

Рибосомы – многочисленные мелкие нуклеопротеидные образования в цитоплазме клетки, на которых происходит синтез белка.

Ризомицелий – система тонких ветвящихся, похожих на корешки, нитей зооспоровых грибов, внешне напоминающая настоящий мицелий.

Ризопласт – видимый в световой микроскоп фибриллярный корешок жгутиков, обычно имеет поперечную исчерченность и не связан с микротрубочками.

Ризостил – микротрубочковый корешок криптофитовых, идущий вдоль продольной оси клетки, обычно связан с фибриллярным материалом в форме гребней или пластинки.

Ропртии – булавовидные электронно-плотные структуры на переднем конце зоита споровиков, предположительно содержат ферменты, которые способствуют проникновению паразита в клетки хозяина.

Ростеллум – органелла прикрепления у некоторых паразитических жгутиконосцев в виде хоботообразного выроста на переднем конце клетки.

С

Сагеногенетосома – см. Ботросома.

Сакситоксины – группа паралитических токсинов, продуцируемых динофлагеллатами *Pyridinium* и *Protogoniaulax*.

Сапрофит – гетеротрофный организм, который питается и развивается на мертвых остатках. Обычно С. называют бактерии и грибы.

Саркоцисты – стадия в жизненном цикле саркоспоридий, локализованная в мышцах промежуточного хозяина, в которой протекает мерогония.

Седиментации константа – скорость, при которой данная молекула или надмолекулярная структура оседает при центрифугировании в менее плотном растворителе; измеряется в единицах Сведберга (S). Например, Ск прокариотной рибосомы – 70S.

Серийный симбиогенез – гипотеза, по которой митохондрии, хлоропласты и жгутики эукариотной клетки произошли в результате симбиоза с соответствующими прокариотами.

Сизигий – ассоциация гамонтов, предшествующая формированию гаметоцитов и гаметоцитов у грегарин.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении организмов путем симбиоза.

Симбиоз – ассоциация двух или более организмов, относящихся к разным таксономическим категориям.

Симбионт – один из участников симбиоза.

Симплезиоморфия – плезиоморфия, общая для нескольких таксонов.

Симплектическая волна – тип метахрональной волны, при которой рабочий удар реснички направлен по ходу волны.

Синапоморфия – апоморфия, общая для нескольких таксонов.

Синаптонемальный комплекс – слоистая белковая структура, объединяющая гомологичные хромосомы в профазе мейоза.

Синген – группа особей одного вида, обладающих общим генофондом и неспособных скрещиваться с особями других С. этого вида. Явление характерно для инфузорий.

Синкарион – продукт слияния гаплоидных ядер (продуктов мейоза) при конъюгации инфузорий.

Синхронизированная культура – культура, в которой все клетки или организмы находятся на одной стадии клеточного цикла.

Синцитий – см. Плазмодий.

Систематика – наука, основной задачей которой является построение системы. В биологии – это построение системы организмов, которой предшествует описание и обозначение всех живущих и вымерших организмов, а также их классификация.

Скользящее движение – движение организма по поверхности субстрата без видимых изменений формы тела и без участия каких-либо выростов клетки. Механизмы С.д. плохо изучены и могут быть различными у разных организмов.

Сложный хлоропласт – хлоропласт, оболочка которого образована 3 или 4 мембранами.

Сократительная вакуоль – система мембран в виде ритмично сокращающихся каналов и вакуолей у протистов, выполняющая осморегуляторную и выделительную функции.

Солоноватоводный – живущий в зоне промежуточной солености, между морской и пресной.

Соматическое ядро – см. Макронуклеус.

Соматокинета – ресничный ряд на теле инфузорий вне перистомальной зоны.

Соматонемы – трубчатые волоски, сходные по строению с трубчатыми мастигонемами страминопилов, на поверхности клетки протеромонад.

Спонгиом – периферическая сеть приводящих каналов сократительной вакуоли. В наиболее сложном случае включает в себя тонкие приводящие каналы, ампулы, экскреторное отверстие (пору).

Спора – общее название толстостенной, часто шаровидной структуры, содержащей зародыш.

Спорангий – полая одноклеточная или многоклеточная структура, часто на стебельке, в которой формируются споры.

Спорогония – формирование спорозоитов из зиготы у споровиков.

Спорозоиты – гаплоидные стадии споровиков, формирующиеся из зиготы в процессе зиготической редукции.

Спороплазма (Планкт, Амебула, Амебоидный зародыш) – инвазионное начало у микроспоридий, представляет собой комочек цитоплазмы с 1 или 2 ядрами, который впрыскивается в клетку хозяина при заражении.

Спороциста – циста, содержащая споры. У кокцидий формируется внутри делящейся ооцисты, у грегарин – это ооциста.

Стеногалинный – организм, способный выдерживать изменения солености в очень узких пределах.

Стенотермальный – организм, способный выдерживать изменения температуры в очень узких пределах.

Стереоплазма – осевой скелет аксоподии (состоит из микротрубочек и обычно называется аксонемой).

Стеркомы – фекальные pellets ксенофиофорий. Обычно они слипаются в конгломераты – стеркомары, составляющие основу органической раковинки.

Стефаноконты – клетки, имеющие венчик жгутиков на переднем конце.

Стигма – см. Глазное пятно.

Стоматоциста – циста хризифитовых, имеющая эндогенно сформированную кремниевую оболочку, обычно с пробочкой.

Строма – жидкое содержимое (матрикс) органеллы; термин обычно применяется в отношении хлоропласта.

Субпелликулярные микротрубочки – микротрубочки, проходящие под пелликулой вдоль тела клетки.

Субпсевдоподия – тонкие или конусовидные выросты переднего края псевдоподии (чаще всего лобоподии).

Сулькус – продольная бороздка на клетке динофитовых, в которой обычно лежит проксимальная часть заднего жгутика.

Сферомастигота – шаровидная морфологическая форма трипаносом с коротким жгутиком.

Т

Таксис – реакция организма на раздражение, проявляющаяся в направленном движении к раздражителю или от раздражителя.

Таксон – систематическая группа организмов (или элемент системы (классификации)), объединенных определенными признаками.

Таллом (Слоевнице) – тело водоросли, которое может иметь различное строение (тип таллома), но не расчленено на стебель, корень и листья.

Тегумент (Кутикула) – сильно развитый войлокоподобный гликокалик некоторых амебOIDных организмов.

Тека – тип покровов, формирующихся на основе пелликулы, и характеризующихся наличием целлюлозных пластинок в альвеолах. Часто используется в более широком смысле для обозначения прозрачных плотных покровов протистов.

Текальная пластинка – морфологически обособленная часть теки динофитовых.

Телотрох (Бродяжка) – свободноплавающая стадия расселения с ресничками у некоторых сидячих инфузорий.

Телофаза – стадия митоза, при которой хромосомы находятся на противоположных концах митотического веретена.

Тентакулы – цитоплазматические выросты, из которых состоит воротничок хоаномад. По строению сходны с микровиллями клеток кишечного эпителия.

Термоклин – зона резкого изменения температуры с увеличением глубины водоема.

Тигмотаксис – реакция организма на касание к поверхности.

Тилакоид – уплощенная цистерна, образованная впячиванием внутренней мембраны хлоропласта (плазмалеммы у цианобактерий), на которой идут реакции фотосинтеза.

Тип спаривания – клон протистов, неспособных к спариванию внутри клона, но вступающих в половой процесс с особями другого клона того же вида.

Типовой вид – один из видов рода (в идеальном случае наиболее характерный для этого рода), условно считающийся его типом.

Токсициста – крупная экструсома, содержащая паралитические и протеолитические ферменты.

Томиты – стадии расселения в жизненном цикле инфузорий, являющихся продуктами анизотомического деления (бинарного или множественного почкования).

Томонт – стадия в жизненном цикле некоторых инфузорий-гистофагов, обычно предшествующая множественному делению.

Трипомастигота – морфологическая форма трипаносом, у которой кинетосома находится позади ядра, а жгутик, проходя вдоль тела клетки, формирует ундулирующую мембрану.

Трихит – см. Немадесма.

Трихоциста – одна из наиболее крупных экструсом, характерная для многих инфузорий и некоторых жгутиконосцев.

Тропизм – морфо-генетическое движение или рост в ответ на внешнее воздействие (примеры: геотропизм, фототропизм).

Трофозоит – подвижная питающаяся (вегетативная) стадия в жизненном цикле протистов.

Трофонт – общее название питающейся стадии в жизненном цикле протистов.

Тубулемма – тип покровов, в котором микротрубочки проходят вдоль клетки под плазмалеммой и связаны с ней морфологически. См. также Гребенчатая тубулемма.

У

Ультраструктура – тонкое строение клеток, наблюдаемое в электронный микроскоп.

Ультрацитостом – см. Микропора.

Ундулиподия – свободная часть жгутика или реснички.

Ундулирующая мембрана – волнообразно изгибающаяся складка поверхности клетки у некоторых протистов с прилегающим к ней жгутиком.

Уркариоты – гипотетические предки эукариот.

Уرويد – задний конец движущейся амебы, часто бывает морфологически выражен в виде сморщенного участка тела, обладает пинноцитозной активностью.

Ф

Фагоцитоз – захват и заглатывание относительно крупных оформленных частиц пищи.

Фаза G1 – фаза клеточного цикла между концом митоза и началом синтеза ДНК.

Фаза G2 – фаза клеточного цикла между концом S-фазы и началом митоза.

Фаза S – фаза клеточного цикла, во время которой происходит репликация ДНК.

Факультативный – временный по отношению к паразитизму, или обитанию организма в определенных условиях; означает, что организм может менять образ жизни.

Фалькс – специализированная зона кортекса на переднем конце клетки опалинид, где происходит формирование новых кинетосом.

Фанерозоит – стадия развития (меронт) малярийных паразитов птиц, формирующаяся в эритроците и расселяющаяся в другие клетки организма хозяина, где она трансформируется в экзоэритроцитарную стадию развития.

Фанероплазмодий – самый крупный из трех типов плазмодиев миксоциетов (протоплазмодий, афаноплазмодий, фанероплазмодий), характеризующийся развитой системой «сосудов» с челночным током цитоплазмы и выраженным слизистым чехлом.

Фенестры – отверстия в оболочке на полюсах делящегося ядра.

Фенотип – совокупность признаков организма, обусловленных взаимодействием генотипа и внешней среды.

Феодий – особая, обычно окрашенная, зона в цитоплазме феодарий, расположенная снаружи центральной капсулы, перед астропиле, богата питательными веществами и гидролитическими ферментами.

Фибрилла – обобщенное название какой-либо внутриклеточной цитоскелетной структуры без различия ее состава. Ф. может быть образована как микротрубочками, так и микрофиламентами. См. также Микрофибрилла.

Фикобилины – класс водорастворимых, связанных с белками пигментов голубоватого или красного цвета.

Фикобилипротеины – комплекс белков с фикобилинами, обнаруженный у цианобактерий, красных водорослей, глаукофитовых и некоторых криптомонад.

Фикобилисомы – небольшие внутриклеточные структуры, содержащие фикобилины и расположенные на поверхности тилакоидов.

Фикопласт – система сливающихся пузырьков и ассоциированных с ними микротрубочек между двумя формирующимися в результате деления дочерними клетками; микротрубочки располагаются параллельно оси митотического веретена.

Филогения – 1) в широком смысле: историческое развитие организмов, т.е. то же, что эволюция; 2) в узком смысле: последовательность ветвлений родословного (филогенетического) древа.

Филоподия – нитевидная, часто ветвящаяся, псевдоподия, внутри которой проходит поддерживающий ее пучок микрофиламентов. Ф. характерны для филозных амёб и служат как для движения, так и для питания.

Фитопланктон – планктонные водоросли и цианобактерии.

Флюоресцентная (in situ) гибридизация – метод, при котором флюоресцентные метки используются для локализации генов в хромосоме.

Флюоресцентная микроскопия – тип световой микроскопии, при которой наблюдаются флюоресцирующие молекулы.

Форамены – отверстия в стенках, разделяющих камеры в раковинках фораминифер.

Фотическая зона – зона водной толщи, почвы или другой среды обитания, в которую проникает свет, достаточный для фотосинтеза.

Фотокинез – кинез, при котором раздражителем является свет.

Фоторецептор – световоспринимающая структура организма (см. также Стигма, Ретинальные белки, Парааксонемальное тело).

Фототаксис – направленное движение организма от источника света или к нему.

Фототрофия – тип питания, при котором источником энергии является свет.

Фрагментация – процесс расчленения плазмодия, нитчатого тела, колонии или другого типа таллома с образованием более мелких жизнеспособных особей; одна из форм бесполого размножения.

Фрагмопласт – система сливающихся пузырьков и ассоциированных с ними микротрубочек между двумя формирующимися в результате деления дочерними клетками; микротрубочки располагаются перпендикулярно оси митотического веретена.

Фрустула – кремневая раковинка диатомовых водорослей.

Фузула – сложная структура, окружающая отверстие в центральной капсуле полицистин, через которое проходит аксонема аксоподии.

Х

Хемотаксис – направленное движение к химическому раздражителю или от него.

Хитин – твердый органический полисахарид (полимер β -1,4 связанных ацетилглюкозаминовых оснований), являющийся основным веществом клеточной стенки многих протистов и грибов.

Хит-шоковые белки – высоко консервативная группа шаперонов, выделяемых клеткой в ответ на повышение температуры или другое стрессовое воздействие.

Хлоропласт – органелла, содержащая хлорофилл и другие пигменты, ответственная за фотосинтез в клетках водорослей и высших растений.

Хлорофилл – основной светособирающий пигмент клетки, играющий центральную роль в фотосинтезе.

Хоаномастигота – морфологическая форма трипаносоматид, у которой кинетосома расположена перед ядром, а жгутик находится в широком жгутиковом кармане.

Хозяин definitivoный (окончательный) – хозяин, в котором паразит развивается половым путем.

Хозяин промежуточный – хозяин, в котором проходит только часть жизненного цикла паразита, обычно связанная с бесполом размножением или подготовкой к половому процессу.

Хозяин резервуарный (транспортный) – хозяин, в котором паразит не развивается, а переживает в инвазионном состоянии.

Хондриом – вся совокупность митохондрий клетки.

Хроматида – одна из двух идентичных копий хромосомы, образующихся в результате ее репликации соединенная с другой Х. посредством центромеры. При митозе Х. расходятся в дочерние ядра, становясь дочерними хромосомами.

Хроматин – находящийся в ядре комплекс ДНК, гистонов и других белков, который составляет хромосомы.

Хроматофор – пигментированная структура клетки или организма.

Хромосома – длинная нитевидная структура из ДНК и ассоциированных белков, содержащая часть или всю генетическую информацию организма.

Ц

Цветение водоема – окрашивание воды в результате высокой плотности одного или нескольких видов водорослей.

Целестин – растворимый в морской воде белый минерал, образованный сульфатом стронция, из которого состоят иглы акантарий.

Целлюлоза – основной структурный компонент клеточной стенки и домиков многих протистов; представляет собой линейный полимер молекул глюкозы, связанных между собой в положении β -1,4.

Центральная догма (клеточной биологии) – концепция, в соответствии с которой генетическая информация передается по цепочке: ДНК–РНК–белок.

Центральная капсула – внутриклеточное скелетное образование клетки на границе эндоплазмы и эктоплазмы, характерно преимущественно для полицистин и феоцелларий. Состоит из гликопротеиновых слоев или пластинок и считается основой для последующего формирования цисты.

Центриоль – цилиндрическая структура, идентичная по строению кинетосоме; является составной частью ЦОМТа митотического веретена.

Центроконус – конусовидный внеядерный пучок микротрубочек на ранних стадиях митоза. ЦОМТ на вершине Ц. может быть представлен центриолями, или аморфным материалом.

Центромера – сужение митотической хромосомы, в котором 2 сестринские хроматиды прикрепляются друг к другу. Соответствует тому месту хромосомы, где кинетохор прикрепляется к микротрубочкам митотического веретена.

Центропласт – ЦОМТ аксоподий у солнечников и некоторых радиолярий, который представлен электронно-плотным диском, состоящим из 2 полусфер, соединенных прослойкой фибриллярного материала.

Центросома – ЦОМТ митотического веретена.

Цианеллы – фотосинтезирующие органеллы глаукофитовых, сходные по строению с цианобактериями.

Цианобактерии (Сине-зеленые водоросли) – большая группа фотосинтезирующих прокариот.

Цикл Кребса (Цикл лимонной кислоты, Цикл трикарбоновых кислот) – основной метаболический путь в клетках аэробных организмов, при котором происходит окисление ацетиловой группы (полученной из пищи) до CO_2 . У эукариот эти реакции локализованы в митохондриях.

Циклоз – перемещение пищеварительных вакуолей в цитоплазме, которое сопровождается перевариванием пищи.

Цилиатура – совокупность всех ресничек и их дериватов (мембранеллы, цирры) у инфузорий.

Цирра – пучок ресничек, функционирующих как единое образование.

Циста – неподвижная стадия покоя в жизненном цикле протистов. Обычно характеризуется толстой оболочкой и служит для переживания неблагоприятных условий (циста покоя) или для размножения (циста размножения).

Цитозоль – матрикс клетки, представляющий собой водный раствор крупных и мелких молекул и составляющий основу цитоплазмы.

Цитокинез – деление клетки, следующее за митозом или мейозом.

Цитоплазма – внутренняя жидкая субстанция любой клетки. В Ц. прокариотной клетки находятся мембранные структуры и нуклеоид, в Ц. эукариотной клетки располагаются ее ядра, органеллы и различные структуры.

Цитопрокт – см. Порошица.

Цитоскелет – скелет клетки, который может быть образован различными структурами. Чаще всего Ц. принято называть белковые структуры в цитоплазме эукариотной клетки (актиновые филаменты, микротрубочки, промежуточные филаменты), поддерживающие ее форму и участвующие в движении. Однако те же функции выполняют у протистов жесткие покровы (клеточная стенка, раковинка) и внутренние неорганические образования (иглы, спикулы).

Цитостом – ротовое отверстие клетки.

Цитотомия – см. Множественное деление.

Цитофаринкс – клеточная глотка, трубчатая инвагинация поверхности клетки, в которую продолжается цитостом, укрепленная микротрубочками и/или фибриллярным материалом.

Цитохалазин – вещество, блокирующее удлинение актиновых филаментов.

ЦОМТ (Центр организации микротрубочек) – структурированное или аморфное образование в цитоплазме клетки, инициирующее формирование микротрубочек.

Ч

Чагаса болезнь – болезнь человека, распространенная в Центральной и Южной Америке. Вызывается заражением трипаносоматиды *Trypanosoma cruzi*, которая переносится поцелуйными клопами *Triatomine hemipterans*.

Чешуйки – органические или минеральные структуры определенной формы и размеров, выделяемые клеткой и покрывающие ее тело и жгутики.

Ш

Шаперон – белок, облегчающий правильную сборку или укладку других белков.

Шизогония – устаревшее название мерогонии у споровиков.

Шизонт – многоядерная стадия в жизненном цикле споровиков.

Щ

Щупальца сукторий – цитоплазматические выросты с утолщением на дистальном конце, усеянном токсичными. Внутри Щ.с. проходят микротрубочки, обеспечивающие продвижение цитоплазмы высасываемой жертвы внутрь клетки.

Э

Эвригалинный – устойчивый к изменению солёности в широких пределах.

Эжестосома – экстросома криптонада, содержащая свернутую длинную ленту, которая разворачивается при выстреливании.

Экваториальная пластинка – см. Метафазная пластинка.

Экзогенная часть жизненного цикла – часть жизненного цикла паразита, протекающая вне организма хозяина.

Экзон – сегмент эукариотного гена, который транскрибируется на РНК и кодирует аминокислотную последовательность части белка.

Экзоцитоз – процесс, при котором выделение веществ происходит путем их включения в ограниченный мембраной пузырек, транспортировки его к поверхности клетки, где его мембрана сливается с плазмалеммой, а его содержимое выходит наружу клетки.

Экскреция – выделение.

Экструзия – выстреливание экструсом или процесс введения спороплазмы микроспоридий в клетку хозяина.

Экструсомы – выстреливающие органеллы, содержимое которых обычно находится в пузырьках под плазмалеммой клетки.

Экцистирование – процесс выхода из цисты.

Эктопаразит – паразит, живущий на поверхности хозяина.

Эктоплазма – периферическая зона цитоплазмы, обычно богатая микрофиламентами и лишенная клеточных органелл.

Электронный микроскоп – тип микроскопа, в котором в качестве источника света используется пучок электронов.

Эндемик – вид с очень ограниченным ареалом, часто имеющий низкую численность популяции.

Эндогенная часть жизненного цикла – часть жизненного цикла паразита, протекающая в организме хозяина.

Эндодиогения – формирование 2 дочерних клеток (мерозоитов) путем внутреннего почкования у споровиков.

Эндомитоз – удвоение числа хромосом под ядерной оболочкой без разрушения ядрышка и без образования митотического веретена.

Эндопаразит – паразит, живущий внутри хозяина.

Эндоплазма – внутренняя часть цитоплазмы, содержащая ядро, органеллы и включения.

Эндопласт – устаревшее название ядра.

Эндосимбиоз – симбиоз, при котором один (или несколько) организм (симбионт) живет внутри другого (хозяина).

Эндосома – устаревшее название ядрышка.

Эндоцитоз – поглощение внеклеточного материала путем инвагинации клеточной мембраны и формирования пузырьков.

Энзимы (ферменты) – белки или молекулы РНК, катализирующие биохимические реакции.

Эпибионт – организм, живущий на поверхности другого организма.

Эпивальва – верхняя часть раковинки диатомовых, большая, чем нижняя – гиповальва.

Эпилимнион – слой водной толщи в водоеме от поверхности до термоклина.

Эпимастигота – морфологическая форма трипаносоматид, у которой кинетосома расположена спереди от ядра, жгутик выходит латерально, образуя короткую ундулирующую мембрану.

Эпимерит – органелла прикрепления на переднем конце тела грегариин.

Эпиплазма – плотный слой эктоплазмы, прилегающий непосредственно к плазмалемме или к мембранам альвеол пелликулы.

Эпитека – верхняя часть панцыря динофитовых.

ЭПР (эндоплазматический ретикулум) – лабиринтовидный, ограниченный мембраной компартмент цитоплазмы эукариотной клетки, в котором синтезируются липиды, а также происходит «созревание» и сортировка белков.

Эритроцитарная стадия – часть жизненного цикла паразитических простейших, протекающая в эритроцитах.

Эруптивная псевдоподия – взрывообразно формирующаяся эктоплазматическая лобоподия у некоторых амёб.

Эстуарии – узкие заливы и рукава в дельте реки, где происходит смешивание пресной и морской воды и хорошо выражен эффект приливов и отливов.

Этали – один из трех типов спорофоров у миксомицетов: крупный синцитиальный спорокарп.

Эубактерии – одна из двух крупных групп прокариот (см. также Археобактерии), включающая наиболее обычных бактерий.

Эукариотная клетка – клетка, содержащая ядро и цитоскелетные белки.

Эукинетопластиа – наличие в клетке кинетопластид только одного кинетопласта.

Эухроматин – деконденсированный, активно транскрибируемый хроматин интерфазного ядра.

Я

Ядерный дуализм (Гетероморфизм ядер) – наличие в клетке двух типов ядер (соматического и генеративного). Характерен для инфузорий и некоторых фораминифер.

Ядро – обязательная для всех эукариот составная часть клетки, содержащая хромосомы и аппарат транскрипции и ограниченная от цитоплазмы оболочкой из двух мембран.

Ядрышко – РНК-содержащая зона в ядре, в которой идет процесс транскрипции.

Предметный указатель

А

- автогамия 63
- автоспоры 43, 46, 54
- автофлюоресценция 293
- агамонты 95, 257
- агар 49
- акронема 148
- аксонема 61, 64, 102, 106, 144, 148, 149, 157, 158, 159, 165, 176, 181, 182, 183, 186, 187, 188, 201, 208, 252, 299, 306
- аксопласт 93, 96, 183, 185, 303
- аксоподии 61, 62, 63, 64, 93, 96, 97, 98, 106, 145, 181, 183, 185, 186, 187, 188, 189, 194, 201, 206, 208, 275, 303
- аксосома 159
- аксостиль 84, 85, 200, 201, 300, 303
- актин 31, 88, 93, 118, 191, 195, 196, 197, 289, 304, 305
- актиноподии 309
 - акто-миозиновая система 187, 188, 196, 220
- аллоксантин 50
- аллофикоцианин 241
- альвеолы 76, 141, 142, 273, 296
- амебодная активность 200
- амебодная подвижность 38
- амебодное движение 195, 196, 199
- амебодный зародыш 38, 42
- амитоз 237, 271, 272
- амитохондриальное состояние 232
- амитохондриальные протисты 229, 231, 232
- амитохондриальные эукариоты 229
- амитохондриальный обмен 232
- амплификация генов 256, 257, 272
- амфисма 74, 141
- амфистерол 74
- анафаза 145, 262, 264, 267, 268, 271
- анаэробы 81, 102, 111, 231, 232
- анизогаметы 70
- антеридий 47
- антерозонты 58
- антерозоид 47
- антиплектический 178
- апикальные кольца 282
- апикальный комплекс 76, 104, 282, 283
- апикопласт 245
- апланоспоры 43, 54
- аппарат Гольджи 69, 81, 84, 129, 132, 133, 156, 275, 281, 282, 298, 306
- аппарат проникновения 282
- аппарат экстружии 37, 284

астропиле 98, 206, 207, 208,
305
атрактофоры 259, 296
АТФ 176, 220, 225, 227, 273
АТФ-азная активность 176,
289
АТФ-зависимое 201
АТФ-независимое 225
ауксоспоры 59
ацетат-тиокиназа 231

Б

базальное тело жгутика/
реснички 43, 44, 45, 46,
148, 159, 162, 163
бентос 103
бесполое размножение 28, 39,
43, 54, 88
биологическая очистка 8
бифункциональная ацетил-
КоА/альдегид-редуктаза 232
ботросома 68, 304

В

валентность микротрубочек
181, 201
веретеновидные клетки
223, 297
веретеновидные трихоцисты
273
виолаксантин 57
внеклеточная
цитоплазматическая сеть
65, 68, 223, 304
внехромосомный хроматин
253
внутренний мембранный
комплекс 142
внутренний скелет 63, 145
воздушные зародыши 13

воротничок 37
вошериаксантин 52

Г

галактаны 49
гаметофит 58
гаметы 40, 46, 58, 59, 71, 77,
91, 95, 147, 156, 157, 168,
173, 265, 293
гамогония 77
гаплоидные ядра 78
гапломорф 156
гаптонема 73, 74, 297, 298
гаптоцисты 275, 290
гемимонадный таллом
43, 44, 73
гемицеллюлоза 136
генерализованного
сокращения гипотеза
196, 200
генеративные тела, клетки,
ядра 41, 42, 257, 272
геном 28, 228, 235, 244, 248,
257, 258, 267, 272, 311
гены 31, 88, 93
гетерогамия 39
гетеродинамные жгутики 146
гетерокариоз 28, 257, 258,
307
гетероконты 52, 58, 59, 70,
147, 148, 157, 228, 293,
305
гетероксантин 64
гетероморфные 93, 257
гетеротрофы 25
гиалиновая шалочка 188, 198
гиалиновые лобоподии 98
гиалоплазма 100, 189, 193
гиалосома 294
гидрогеносомы 81, 85, 231,
232

гидролитические ферменты 282
гистоны 75, 255, 256, 299
глазок 57, 79, 164, 244, 245, 289, 290, 291, 293, 294, 295, 298
гликокаликс 129, 131, 156
гликолиз 229, 231, 233
гликолипиды 129, 131
гликопротеины 129, 131, 150, 156, 305
гликосомы 233
гликостили 131, 132
глиоксилатный цикл 233
глотка 106, 287
глюкоза 233
голозойное питание 88, 102, 285
Голоцен 93
гомодинамные жгутики 146
гомология 85, 143, 167, 169, 170
гомоморфные 257
гранулоретикулоподии 93
граны 42, 235, 299, 300
гребенчатая тубулемма 138, 299
губа 72

Д

движение скользящее 59, 221
двойная мембрана 130
двойная спираль 255
деполимеризация 196, 197, 268
детрит 137
диадиноксантин 54
диаплектический 178, 179
диастола 278
диатоксантин 54
диктиосома 81, 84, 85, 107,

136, 281, 298, 306
динеин 201, 225
динеиновые ручки 158, 160, 176
динокарион 295
диностерол 74
диплоидный 49, 59, 257
дипломорф 156
дискоболоцисты 276
домик 52, 130, 136, 137, 214, 215

Ж

жгутик/ресничка 145, 148, 159, 176
жгутиковые клетки 11, 90, 148, 170
жгутиковые корешки 56
жгутиковые чешуйки 133, 154, 156
жгутиковый резервуар 79, 291
железосодержащие гранулы 110
жиры 52

З

зародышевая плазма 284
звездчатая структура 159, 299, 300
зиготический мейоз 29
зоит 76, 141
зооспоры 39, 40, 54, 57, 58, 65, 67, 76, 87, 88, 103, 147, 148, 173

И

известковый слой 137
изогамия 39, 52, 54, 67

изогамное 43
изоконты 146, 148
интегральные белки 129, 140
ионы кальция 225

К

К-тело 65
кальций 49, 136, 212, 215,
225
кальций-зависимые белки 226
капсальный таллом 309
кариомастигонт 81, 84, 172,
173, 174, 175, 300
каротиноиды 48, 49, 50, 52,
57, 64, 79, 240, 289,
290, 291
кДНК 81, 228, 300
Кембрий 93
кинетиды 161, 168, 170, 171,
172, 173, 174, 175, 176,
224, 299, 300, 302
кинетодесмальный филамент
170
кинетом 171, 172, 173, 175
кинетопласт 81, 228, 300
кинетосома 160
кинетохоры 260, 266, 268
кинетосты 62, 63, 64, 95,
186, 187, 274, 275
кинеты 161, 171
клатрин 278, 285
клетка-хозяин 234, 272
клетки створок 41, 42
клетки-химеры 258
клеточная оболочка 223, 249
клеточная стенка 40, 41, 44,
46, 49, 52, 67, 127, 130,
135, 136, 223, 246, 249,
277, 284, 285, 298
клеточная теория 11, 14, 15
клеточный цикл 113, 306

клетчатка 49
коккоидный таллом 43, 44,
45, 49, 52, 53, 56, 73, 109,
308
кокколиты 73, 133, 215, 298
коллаген 273
колониальность 8, 37, 110,
111, 308, 310
комменсалы 70
комплекс Гольджи 136
коноид 76, 282
концентрические кольца 159
конъюгация 78, 307
коралины 49
корешковая система 43, 148,
161, 162, 163, 168, 170, 176,
297, 300, 305
кортекс 106, 165, 194, 196,
221, 225
кортикальные гранулы 276
коста 205
крахмал 42, 49, 50, 239,
240, 282, 300
кремнезем 98, 154, 208, 212
кремниевый скелет 97
кремний 37, 54, 63, 106, 133,
136, 145, 208, 210
крысты митохондрий 29, 37,
50, 92, 100, 184, 227, 228, 234,
301, 306
ксантофиллы 54, 64, 241
ксенофии 103
ксиланы 49
кутикула 79, 130, 132, 138,
139, 219, 301

Л

ламеллы 52, 62, 235, 237,
238, 239, 240, 289, 299,
302, 303, 304
ламинарин 57

лейкозин 57, 240
лейкопласт 52, 65, 245, 253
лизосомы 282
липиды 54, 245, 282
лобоподии 101, 188, 189,
190, 196, 198
ложноножки 188

М

макронуклеус 78, 95, 257,
272
макрофиты 57
маннит 57
мезокарион 256
мейоз 29, 43, 44, 45, 46, 47,
59, 66, 70, 91, 100
меланосома 294
Меловой период 73
метаболизм 232
метаболирующее движение
219, 220, 221, 222, 301
метафаза 259, 264, 265, 266,
267, 268
метахрональные волны
177, 178, 179
мизоцитоз 285, 286
микроаэробный 102
микровилли 37, 304
микрогаметы 76, 77
микронемы 76, 282, 283
микронуклеус 254, 257
микропоры 76
микротельца 40, 233
микротрубочковые корешки
43, 44, 46, 62, 106, 107,
163, 165
микрофаги 106
миозин 195
мионемы 209, 224, 225, 226
миофриски 209, 210, 226

митохондриальная ДНК
228, 300
митохондриальных
хитшоковых белков гены
38, 231
митохондрии 205, 233, 300
мицелий 66
многоклеточность 29, 308,
310
многослойная структура 47
молекулярная филогения
31, 38, 41, 49, 60, 68, 70,
73, 88, 93, 97, 101, 108,
109, 111, 112, 234, 249
монадный таллом 52, 309,
310
монады 11, 44, 45, 49, 73,
74, 146, 147, 156, 161
моноподиальные амебы 101
моноспоровы 221
монофилия 31
мукозный слой 64
мукополисахариды 135
мукоцисты 62, 63, 95, 186,
275, 276

Н

неклеточный мицелий 65
нексин 158
немадесмы 288
нематоцисты 276
нитчатый таллом 48, 52, 53,
221
нуклеоморф 50, 108, 237,
250, 251, 258, 272, 303
нуклеосомы 256

О

одноклеточность 308, 310
окаймленные пузырьки 285

окаймленные ямки 278, 285
окислительное
фосфорилирование 227, 229
оогамия 39, 43, 52, 54, 66
оогоний 47
ооцисты 77
оопоясывающая ламелла
60, 61, 235, 298, 299
органическая
перфорированная капсула 64
осмолярность 277
оцеллоид 294

П

пальмеллоидный таллом 53
панкинетопластия 300
панцърь 58, 74, 136, 142,
302
парабазальный аппарат 85,
302
параксиальные структуры
56, 62, 74, 79, 157, 158,
204, 291, 302
парамилон 79, 240, 282
парануклеарное тело 40, 233
парапиле 98, 206, 207, 208,
303
паренхиматозный таллом
44, 52, 57
педогамия 63
пектин 136
пелликула 49, 50, 58, 74,
76, 78, 130, 139, 141, 142,
165, 226, 273, 285, 296,
299, 302
пельта 84
пептидогликан 49
перекись водорода 233
переходная зона жгутика 3,
148, 158, 159, 161, 162,

163, 165, 297, 299, 300,
304, 305, 306
переходная спираль 159
переходные фибриллы 159
перидинин 74, 294
перинуклеарное пространство
52, 156, 234, 237, 244,
245, 251, 253
перипласт 130
перипластидное пространство
50, 237, 250, 251, 300
пероксисомы 129, 232, 233
персистирующее веретено 303
пигменты 48, 50, 73, 235,
241
пиноцитоз 70, 285
пиреноид 54
пиримидиновый синтез 233
пировиноградная кислота 231
пируват-дегидрогеназный
комплекс 229
пируват-ферредоксин
оксиредуктаза 229
пируваты 229, 231
пищеварительная вакуоль 282
пищевые псевдоподии 200
плазмодий 9, 22, 39, 40, 41,
42, 67, 86, 87, 88, 89, 90,
99, 102, 103, 107, 108,
109, 110, 217, 270, 308,
310
плазмотомия 41
пластинчатый таллом 309
плодовое тело 88, 90, 91,
101, 216
покровы 139
поликинетопластия 300
полимеризация 125, 174,
175, 299, 300, 302
полисахариды 42, 43, 130,
132, 133, 136, 150, 154,
157, 237, 239, 240, 282

половой процесс 29, 39, 43,
49, 52, 54, 63, 86, 88,
100, 251, 307
полярная трубка 38
полярная шапочка 38
полярные капсулы 41
поперечная пластинка 159,
300, 306
поперечно-исчерченные
фибриллы 163, 226
поровая пробка 48
постцилиарные корешки 224
постцилиодесма 170
почкование 41, 104
празиноксантин 43
прикрепительный диск 218
пропелликула 141
псевдопаренхиматозный
таллом 48
псевдопелликула 139
псевдоплазмодий 91, 308
псевдоподии 101
пузула 74, 278, 280, 295, 299

Р

радиальные спицы 158
разнонитчатый таллом 309
раковинка 8, 14, 93, 95, 99,
100, 103, 136, 145, 193,
212, 214, 306
рекуррентный жгутик 205
реоплазма 181, 187
ресничный покров 78
ретикулоподии 110, 188, 189,
194, 297
ретикулум 83, 93, 206, 298
рецепторный эндоцитоз 285
рибофлавин 293
рибулозо-1,5-бифосфат-
карбоксилаза/оксигеназа
(RUBISCO) 64, 245

ризомицелий 39, 67
ризопласт 45, 46, 47, 149,
259, 261, 262, 297
ризоподиальный таллом
52, 309
ризоподии 52, 53
ризостиль 107
РНК 38, 118, 167, 253, 256
роптрии 76, 282
рРНК 30, 31, 38, 56, 88,
93, 167, 229, 234, 248,
249, 250, 306
румпосома 40

С

Ca⁺⁺ 220, 273
сагеногенетосома 68
самоочищение водоемов 8
сапрофиты 27, 39, 66, 68, 89
саркода 14, 22
сарциноидный таллом 309,
310
сетчатые колонии 9
симбиогенез 25
симбиоз 7, 18, 25, 228, 246,
247, 249, 250, 251, 294
симбионты 8, 75, 97, 232,
234, 237, 248, 258, 272,
294, 299
симплектический 178
синапоморфия 307
синкарион 41
систематика 29, 32
систола 278
сифональный таллом 52, 54,
309, 310
слизёносные тельца 275
сократительная вакуоль 13,
79, 144, 145, 277, 278,
279
соматонемы 135, 305

сорусы 86
спазманема 225
спермации 221
спермии 253
спикулы 144, 214
спонгиом 278
спора 37, 40, 41, 42, 86, 88,
90, 91, 100, 104, 105, 205,
284, 298, 302
спорангий 39, 67
спорогония 77
спorozоиты 221, 222, 245
спорокарпы 88
спороплазма 37, 39, 41, 42,
92, 105, 284
спорофит 58
стебелек 62, 64, 72, 78, 90,
180, 215, 216, 217, 225
стереоплазма 181, 194
стеркомары 103
стеролы 74
стефаноконты 147
стигма 45, 57, 169, 240,
289, 294, 298
стоматоцит 52
стрекательная капсула 276
стрекательная нить 276
стрекательные клетки 41
строма 234, 240
стронциевый скелет 96, 97,
136, 145, 209, 304
субпелликулярные
микротрубочки 76
сукцинат-тиокиназа 232
сулькус 294, 295

Т

таллом 42, 48, 52, 309
тегумент 132
тека 56, 74, 130, 141, 205,
273, 295, 299, 302

тентакулы 37, 304
тетраспоральный 309
тилакоиды 49, 50, 236, 237,
238, 241, 245, 299, 300,
303, 304, 306
токсиситы 275, 276
трансверсальная фибрилла
170
трикарбоновых кислот цикл
229
трихальный таллом 309, 310
трихоциты 273, 274, 276
трофонты 41, 47, 71, 81, 88
тубулемма 82, 130, 138, 202,
205, 299
тубулин 31, 145

У

углеводы 118, 240
ундулиподия 148, 155, 157
ундулирующая мембрана
74, 85, 159, 202, 203, 204,
205, 286
уроид 196, 199
устье 93, 136

Ф

фагоцитоз 285
фактор элонгации 1а 88
фенотип 257
феодий 98, 208, 296, 305
фибриллы системы I 163
фибриллы системы II 163
фибрилярные корешки 62,
144, 162, 204, 205, 225,
228, 256, 287, 296
фибрилярные мостики
159, 162, 201
фикобилины 48, 49, 50,
237, 238, 241, 303, 304,
306

фикобилисомы 49, 238, 241,
302, 306
фикоцианин 291
фикоэритрин 241, 291
филоподии 64, 88, 98, 100,
108, 188, 189, 191, 192,
193, 194, 219
фильтраторы 287
флагеллоподии 188
форамены 93
фоторецептор 179, 240, 289,
290, 291, 293, 294
фотосинтез 235
фототаксис 165, 241
фоточувствительность 291
фрагментация 43
фрагмопласт 47
фрустула 296
фузулы 97, 206
фукоксантин 51, 52, 54,
55, 57, 60, 62, 64, 73

Х

харофитный таллом 309
хемотренция 130, 132
хитин 40, 67, 136
хитшоковые белки 31
хлоропластная ДНК 235, 245
хлорофилл *a* 48, 49, 51, 52,
54, 241, 246, 306
хлорофилл *b* 42, 79, 241,
246, 247, 301
хлорофилл *c* 52, 54, 55, 56,
57, 62, 64, 73, 74, 146
хризоломинарин 52, 54, 59,
64, 73, 240
хроматин 253

Ц

цветение 56

целестин 209, 304
целлюлоза 37, 41, 42, 54,
65, 67, 135, 141, 302
ценобластический таллом 309
центральная капсула 93, 97,
98, 106, 183, 185, 186,
205, 206, 208, 212, 296,
302, 305
центральный филамент 159,
304
центрин 144, 163, 226
центриоли 38, 49, 69, 104,
160, 165, 175, 176, 258,
259, 260, 261, 265, 269
центропласт 93, 96, 183, 184
цианеллы 238, 246, 249
цикл Кребса 229
цилиатура 13, 170, 287
цисты 52, 54, 63, 66, 71,
95, 96, 104, 107, 137,
184
цитостом/цитофаринкс
72, 79, 287, 286
цитохромы 229
ЦОМТ 169, 183, 186, 252,
259, 260, 261, 262, 265,
266, 267, 268, 269

Ч

чередование поколений 46
чешуйки 44, 52, 55, 62, 63,
73, 108, 132, 133, 134,
136, 140, 154, 155, 156,
157, 208, 213, 297, 306
число Рейнольдса 178
членисто-мутьчатое строение
47

Щ

щупальца 275, 290

Э

эвгленоидная кутикула 302
эвгленоидное движение
79, 219
эжектосомы 50, 274, 276, 303
экспрессия генома 257
экструсомы 61, 62, 63, 88,
106, 186, 273, 274, 275,
276, 286, 287, 303
эктобионты 276
эктопаразиты 68
эктоплазма 96, 107, 137,
141, 142, 195, 198, 199,
205, 207, 208, 209
эктофибриллярная система 78

эндоплазма 107, 185, 196,
197, 198, 199, 205, 207,
208, 227, 28
эпиксеносомы 276
эпиплазма 105, 137, 142
эукинетопластия 300

Ю

Юрский период 73

Я

ядрышко
ядрышко 81, 253, 256, 263,
268

Указатель латинских названий

- Acanthamoeba castellanii* 272
Acantharia 19, 96, 183
Acinetactis 113
Aconchulinida 100
Acrasida 101
Acrita 11
Actinastrum 115
Actinelius 115
Actinocoma 115
Actinolophus 115
Actinophryales 33, 63
Actinopoda 181
Adinomonas 114
Aletium 115
Allantion 113
Allas 113
Alphamonas 113
Amastigomonas 107
Amoeba proteus
190, 196, 198, 199, 261, 263
Amoebidae 196
Amoeboaphelidium 103, 104
Amphidinium lacustre 295
Amphimonas 113
Amphitrema 115
Amylophagus 113
Animalcula Infusoria 11, 14
Animalia Microscopica 11
Aphelidiopsis 113
Apicomplexa
33, 76, 245, 263, 282
Apogromia 115
Apusomonadida 35, 107
Apusomonas 107, 108
Archaeosphaerodiniopsis 114
Archaezoa 11
Archezoa 11, 231
Artodiscus 113
Asterocaelum 115
Asthmatos 116
Astrolophus 115
Aulomonas 113
Aureococcus 56
Aureoumbria 56
Aurospora 114
Axoplasthelidea 35, 96
Bacillariophyceae 33, 58
Balamuthia 115
Barbetia 113
Belaria 115
Belonocystis 115
Berghiella 114
Bertarellia 113
Bertramia 113
Bicosoecida 34, 72
Bjornbergiella 114
Blastocystis 34, 70
Bodo saltans 277
Bodopsis 113
Boekelovia 114
Bolidophyceae 33, 59
Bordnamonas 113
Branchipocola 115
Calonymphyda 174
Campanoeca 113
Camptoptycha 114
Carchesium 13, 14
Carpediomonas 82, 112
Centroplasthelidea 35, 96
Cercomonadea 34, 88
Chalarodora 114
Chamydophyrs 115
Chaos carolinense 196
Charophyceae 33, 43, 47

Charophyta 170
Chilomastix 13, 82
Chlamydomonas
 16, 44, 173, 176
Chlamydomyxa 114
Chlorarachnion 110, 250
Chlorogonium elongatum 164
 Chlorophyceae 33, 43, 44, 136
 Chlorophyta 26, 33, 42, 170
 Choanomonada 34, 37
Chromulina 53, 156
Chrysoclonium 65
Chrysodictyon 65
 Chrysophyceae 25, 33, 52, 150
 Chrysophyta 26, 51, 309
 Chytridiomycota 32, 39
Cibdelia 113
Cichkovia 115
 Ciliata 26, 224, 275, 276, 307
 Ciliatea 27
 Ciliophora 11, 26, 27, 78
Cinetidomyxa 115
Cingula 114
Cladomonas 113
Clathrella 115
Clautriavia 113
 Cnidospora 27
Codonoeca 113
Coleps 13, 215
 Colpodellida 76, 282
Colponema loxodes 275
Copromonas 114
Cristalloidophora 114
Cryptochlora 109
 Cryptophyta 32, 50, 276
Cyanidium caldarium 248
 Cyanobacteria 244
Cyanomastix 114
Cyclomonas 113
Cytamoeba 114
Dallingeria 113
Dermocystidium 41
 Desmothoracidales 33, 64
Developayella 296
Dictyocha 144, 145, 212
 Dictyochales 63
Dictyomyxa 115
 Dictyostelia 34, 91
Dictyostelium 88, 91, 196
 Didymiidae 215
Dimastigamoeba 113
Dimorpha 261
Dinamoeba 115
Dinemula 114
Dingensia 113
Dinoasteromonas 113
Dinoceras 114
Dinomonas 113
 Dinophyta 33, 74, 244
Diplocalium 113
Diplomita 113
 Diplomonadea 34, 81
 Diplomonadida 34, 83
Diplophysalis 114
Diploselmis 113
Distigma 219
Ditrichomonas honigbergii
 172, 174
Dobellina 115
Ducelleria 114
Echinococcidium 114
Ectobiella 114
Elaeorhanis 115
Elleipsisoma 114
Embryocola 114
Endalimax 115
Endamoeba 114, 254
Endemosarca 114
Endobiella 114
Endomonas 114

Endospora 114
Endostelium 116
Enteromyxa 115
Eperythrocytozoon 114
Epistylis 14
Errera 113
Euchitonia 116
Euglena 16, 80, 143, 254
Euglenocapsa 116
Euglenoidea 34
Euglenophyceae 79
Euglenozoa 34, 78, 101
Euglypha 100, 254, 267
Eumycetozoa 88
Eustigmatophyceae 33, 57
Filosea 35, 100, 267
Flamella 115
Foraminifera 22, 35, 93
Fromentella 113
Fungi 32
Giardia 13, 83, 217
Glaucocystopsis 114
Glaucophyta 32, 49
Globidiellum 114
Goniodinium 114
Gregarinida 26
Gymnamoebia 99
Gymnochlora 109
Gymnococcus 114
Gymnodinium natalense 295
Gymnophrydium 115
Gyromitus 108
Haematococcus 13
Haematotractidium 114
Haptomorpha 34, 73
Haptophyta 133
Hartmannella 191
Hartmannina 115
Heliobodo 113
Heliomonas 116
Heliozoa 26, 35, 93, 183
Hemimastix amphikineta 106
Hermisenella 116
Heterogromia 115
Heterolobosea 101, 175, 190
Heteromastix 114
Hillea 114
Histiophysis 114
Homalozoon 225
Hyalochlorella 114
Hyalodaktylethra 115
Hypermastigida 34, 86
Hyphochytridea 34, 67
Ichthyophonus 114
Immnoplasma 114
Infusoria 11, 15, 19
Iodamoeba 115
Isoselmis 114
Jacoba 112
Janickina 115
Kamera 113
Katablepharis 276, 283
Kibisidytes 115
Kiitoksia 113
Kinetoplastidea
34, 80, 135, 203
Labyrinthomorpha 34, 68
Labyrinthomorpha 34, 68
Labyrinthulea 304
Labyrinthulida 34, 68
Lacrimaria 225
Lecudina pelucida 224
Leptophrys 115
Leukarachnion 115
Liegeosia 115
Ligniera 87, 116
Lithocolla 115
Lobosea 35
Lotharella 109
Lymphocytozoon 114
Lymphosporidium 114
Macappella 113
Magosphaera 116

Malawimonas 82, 112
Malpighiella 115
Martineziella 115
Mastigamoeba 102
Mastigella 102
Mastigophora 26, 27
Mayorella 99, 189
Megamoebomyxa 115
Melanodinium 114
Meringosphaera 115
Metazoa 32, 271, 308
Metopion 113
Metromonas 113
Microcometes 113
Microgromia 115
Micromonas 173
Microsporidea 27
Microsporidia 22, 24, 32, 37
Microzoaires 11
Monodus 115
Mononema 114
Mycetozoa 34, 88
Myrmicisporidium 114
Myxodictyum 115
Myxogastria 34, 89
Myxosporida 26
Myxosporidea 27
Myxosporidia 22, 24
Myxozoa 32, 41
Naegleria 101
Nasellaria 206
Naupliicola 114
Nematocystis magna 223
Nephrodinium 115
Neurosporidium 114
Noctiluca 14
Nolandia 215
Nosema bombycis 22
Nuclearia 100, 189, 192
Ochromonas
 53, 151, 180, 261, 293
Ochrophyta 33, 51, 52
Oedogoniales 147
Oomycetes 33, 65
Oozoa 11
Opalina 13, 71, 299
Opalinata 27, 34, 70
Opalinatea 34, 71
Opisthokonthae 31
Ovicola 114
Oxymonadea 34, 84
Oxyrrhis 155
Pachydinium 115
Palisporomonas 114
Pansporella 116
Parabasalea 34, 85
Paradinemula 114
Paramastix 113
Paramonas 113
Paraplasma 114
Paraquadrula 214
Parastasia 219, 220
Parastasiella 114
Pavlova 244
Pedinellales 33, 62
Pedinellidea 145, 183
Pedinellophyceae 33, 61
Pelagococcus 56
Pelagomonadales 56
Pelagomonas calceolata 56
Pelagophyceae 33, 56
Peliainia 115
Pelomyxa 102
Peltomonas 113
Penardia 115
Perkinsemorphea 76
Perkinsida 76
Perkinsiella 116
Perkinsus 76
Petasaria 115
Phaeodarea 35
Phaeodaria 98, 183
Phaeophyceae 33, 57
Phaeophyta 26

Phaeothamnion 65
 Phaeothamniophyceae 33, 64
Phagomyxa 116
Phalansterium 107, 111
Phanerobia 113
Phialonema 115
Phloxamoeba 113
Phyllomonas 113
Physarum
 88, 89, 168, 261, 270
Physcosporidium 114
Piridium 114
Plagiopodon 215
 Plantae 32, 170
 Plasmodiophora 34, 86, 87
Plasmodium 22, 77
Platytheca 113
Pleuromastix 115
Pleurophrys 115
Pleurostomum 113
Podactinelius 115
Podostoma 115
 Polycystinea 35
 Polymastigota 34, 81
Polymyxa 87
Polysporella 114
Polytoma 13
Pontomyxa 115
 Prasinophyceae 33, 43, 276
 Prochlorophyta 244
Proleptomonas 113
Protaspis 108
Protenterospora 114
Proteomonas 156
 Proteromonadea 34, 70
Proteromonas 71, 135, 299
 Protista 12, 22, 24, 25, 27
 Protoctista 12, 25
Protogenes 115
Protomonas 114
Protomyxa 114
 Protostelia 34, 89
 Protozoa 6, 11, 22, 26, 27, 29
Psalteriomonas lanterna 232
Pseudoactiniscus 115
Pseudoaphelidium 103, 104
Pseudomicrothorax 143
Pseudosporopsis 114
Pyramimonas 44, 132, 155, 261
Quadricilia 113
 Radiolaria 26
Raphidiophryopsis 115
 Raphidophyceae 33, 60
Reclinimonas 112
Reticulamoeba 115
 Retortamonadida 34, 82
Retortamonas 82
Rhabdospora 114
Rhinosporidium 41, 114
Rhipidodendron 111
 Rhizochromulinales 63
Rhizomonas 113
Rhizoplasma 115
 Rhizopoda 26
 Rhodophyta 33, 48
Rhyncodinium 114
Rigidomastix 113
Rotalia becceri 12
Saccamoeba 189, 191
Salpingorhiza 113
 Saprolegnia 33, 65, 66
 Sarcinochrysidales 56
 Sarcodina 14, 26, 27
 Sarcomastigophora 27
 Sarcosporida 26
Schewiakoffia 113
 Schizopyrenida 101
Sergentella 114
Serpentoplasma 114
Servetia 115
Spermatobium 114
Spiropsis 114
Spiroregarina 114
 Spiromonadida 76, 282

Spongastericus 116
Spongocyclus 116
Spongomonas 111
Sporozoa 16, 22, 24, 26, 27, 270
Sporozoea 77
Spumella 13
Stenocodon 13
Stentor 14, 180
Stephanomonas 113
Stephanopogon 148
Sticholonche 106, 107, 208, 252
Strobilomonas 115
Stylonichia 13
Suctoria 26
Syncrypta 115
Synurophyceae 33, 55
Taxopodidea 35
Telosporea 27
Testaceafilosia 100
Testacealobosia 99, 214
Tetrachrysis 65
Tetrachymena 16
Tetragonidium 115
Tetraselmis 151, 152
Thaulirens 115
Thaumatodinium 115
Thaumatomastix 108
Thaumatomonadida 35, 108, 306
Thaumatomonas 109, 156
Theratromyxa 115
Thraustochytrida 34, 69
Thraustochytridia 304
Thylakomonas 115
Tintinnidae 215
Topsentella 115
Toshiba 113
Toxocystis 114
Toxoplasmea 27
Trebouxiophyceae 33, 43, 45
Triangulomonas 115
Trichamoeba 191
Trichodina 218
Trichomonadida 34, 85
Trichomonas 13, 85, 254
Trichonema 113
Trichosphaerium 214
Trimastix 82, 112
Trizona 115
Trophosphaera 114
Trypanosoma gambiense 22
Ulvophyceae 33, 43, 46
Urbanella 115
Urthiere 11
Vaginicula 12
Vahlkampfia 101
Vannella 189
Volvox 13, 44
Vorticella 13, 225
Wagnerella 115
Warnovia 294
Xanthophyceae 33, 53
Xenophyophorea 35, 102
Zoothamnium 14
Zygnematales 307