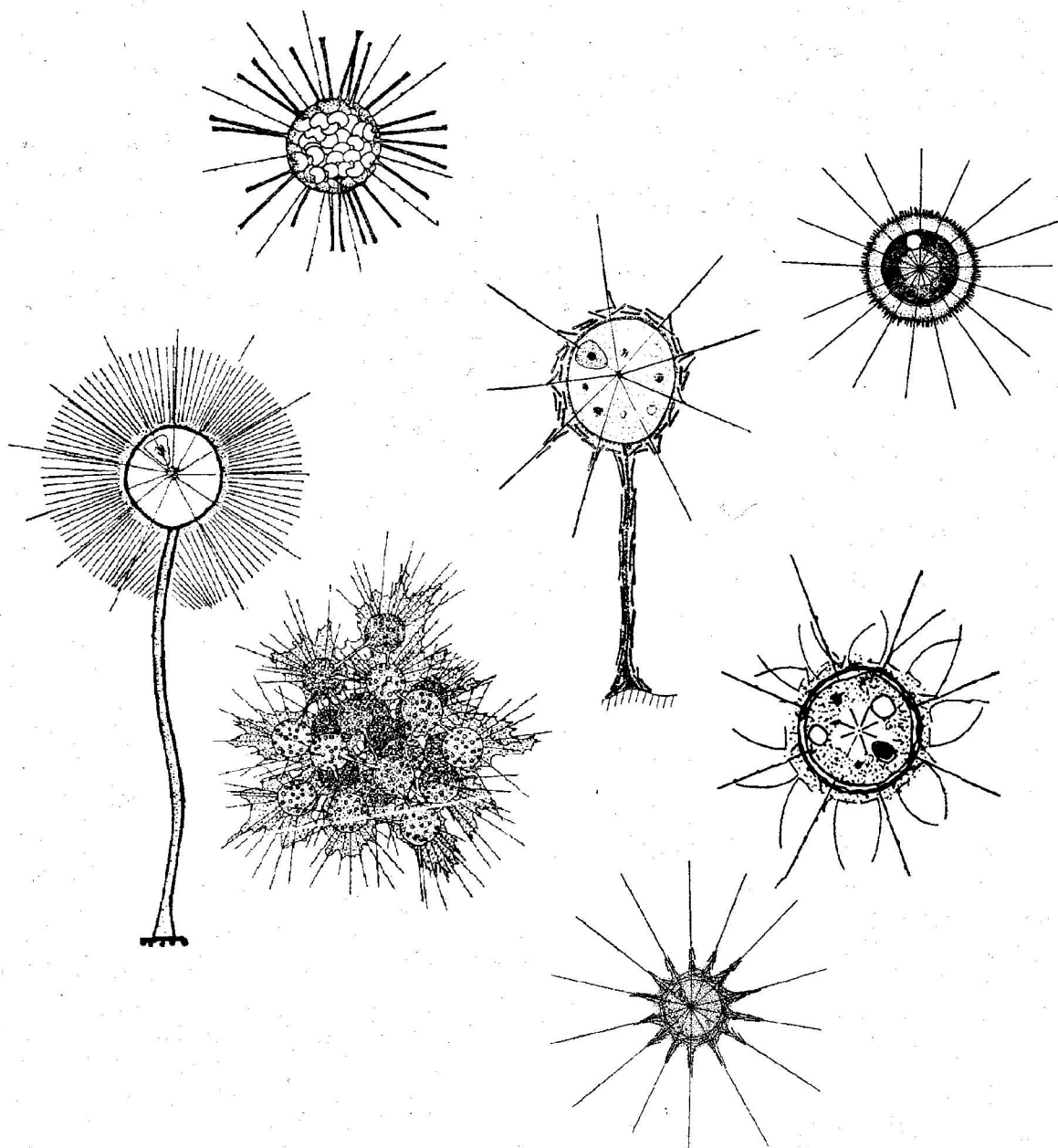


К.А. МИКРЮКОВ



CENTROHELIOZOA

ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ

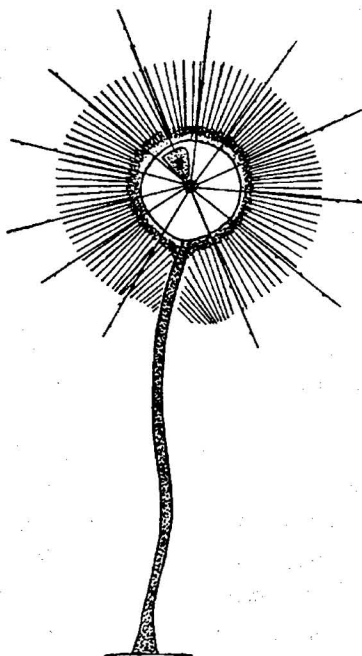
КМК LTD.
МОСКВА
2002

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

К.А.МИКРЮКОВ

ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ
(CENTROHELIOZOA)



KMK Scientific Press Ltd.
Москва ❖ 2002

Микрюков К.А. ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ (CENTROHELIOZOA).
Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2002. 136 стр.

Монография посвящена обширной группе хищных бентосных саркодовых – центрохелидным солнечникам (Centroheliozoa), ранее рассматривавшейся в составе полифилетического таксона Солнечники и составляющей 80 % его состава. Это первая современная отечественная сводка по данной группе протистов, содержащая сведения по всем известным видам центрохелид. В книгу включены данные по экологии, географическом распределении, поведению, размножению, ультраструктуре и систематике этой группы. Кроме литературных сведений в книге представлен материал, собранный автором (Европейская часть России, Украина, Эстония и Австралия). Содержание книги отражает оригинальные идеи автора по филогении и систематическому положению центрохелид в системе протистов. Книга иллюстрирована рисунками и электроннограммами и содержит диагнозы всех описанных на данный момент семейств, родов и видов, методики сбора и ключи для определения. Прилагается резюме и определительный ключ на английском языке.

Книга предназначена для протозологов, гидробиологов, экологов, филогенистов, а также студентов и преподавателей биологических факультетов.

Библиограф. 268 назв. Ил. 27. Фотогр. 17.

Рецензент: д.б.н. А.П. Мыльников



Исследования, положенные в основу книги, выполнены при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (РФФИ), проект № 99-04-48372, издание осуществлено в рамках издательского проекта № 02-04-62010.

*Издание этой книги состоялось благодаря помощи
член-корреспондента РАН В.В. Малахова,
доктора биологических наук А.П. Мыльникова
и кандидата биологических наук И.А. Милютиной.*

ОБ АВТОРЕ ЭТОЙ КНИГИ

Говорят, что талантливый человек — это тот, кто легко делает то, что другим кажется очень трудным, а гениальный — тот, кто делает то, что другим кажется невозможным. Автор этой книги — Кирилл Андреевич Микрюков — сделал невозможное: в 30 лет он стал основателем нового направления протозоологической науки и открыл новые пути в изучении огромной группы простейших организмов, объединяемых под общим названием солнечники. Теперь, после работ К.А.Микрюкова, эту группу перестанут стыдливо задвигать на задворки зоологических руководств, умалчивать о ней в курсах лекций. Идеи К.А.Микрюкова в построении системы простейших станут магистральными путями в изучении этой группы примитивных организмов. Трудно представить, что все это было сделано совсем молодым человеком, жизнь которого оборвалась в возрасте 30 лет.

К.А.Микрюков родился в 1969 г. в г. Южно-Сахалинске, вырос в Москве, и еще школьником стал заниматься в школьном зоологическом кружке при кафедре зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. Именно там, в школьном зоологическом кружке, он увлекся изучением простейших под руководством замечательного преподавателя О.И.Чибисовой. Уже тогда этот мальчик в скромном школьном пиджачке поражал всех своими глубокими знаниями и энтузиазмом.

После окончания средней школы К.А.Микрюков поступил на биологический факультет МГУ и с первого курса стал заниматься научной работой на кафедре зоологии беспозвоночных под руководством В.Д.Каллиниковой. Исследования, выполненные К.А.Микрюковым в студенческие годы, были посвящены изучению свободноживущих амёб и представляли собой полноценные научные работы, принадлежащие перу зрелого исследователя. Вообще, для К.А.Микрюкова было характерно, что в очень юном возрасте, он работал над крупными проблемами систематики и филогении простейших, проявляя при этом знания и навыки выдающегося исследователя. К пятому курсу всем стало ясно, что в России появился новый крупный специалист по простейшим, которому по плечу решать самые трудные задачи в протозоологии.

После блестящей защиты дипломной работы К.А.Микрюков был принят в аспирантуру при кафедре зоологии беспозвоночных, по окончании которой работал на кафедре в должности ассистента и научного сотрудника. В качестве темы своей аспирантской работы он выбрал одну из самых таинственных групп простейших организмов — так называемых солнечников. Он много ездил по стране, собирая этих загадочных простейших, изучал их морфологию, ультраструктуру и развитие, используя новейшие методы протистологии. В 1994 г. он блестяще защитил кандидатскую диссертацию, а в 2000 г. — докторскую. Все это он делал в те самые девяностые годы XX века, которые считаются кризисными для российской науки. В эти годы К.А.Микрюков опубликовал более 50 работ в самых престижных международных и отечественных журналах и быстро стал известен во всем мире. Не достигшего 30 лет исследователя приглашают на международные конгрессы, он выступает как признанный всеми эксперт по солнечникам в мировых центрах протозоологии.

К.А.Микрюков был прирожденный преподаватель. Его любили студенты, и уже в юные годы он читал лекции не как аспирант, а как профессор.

К.А.Микрюков был прекрасно воспитан. Он был вежлив, тактичен, очень добр, нежно любил своих родных. Он тонко чувствовал красоту живого, любил природу, весенний лес. Внезапная трагическая смерть застигла его 29 апреля 2000 г., через несколько недель после успешной защиты докторской диссертации. Он ушел от нас весной во время поездки на природу на заре своей юной жизни. Его вклад в науку никогда не потеряет своего значения, а все, кто знал его лично, никогда не забудут этого светлого человека.

Заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Биофака МГУ
член-корреспондент РАН профессор В.В. Малахов

Кирилл Микрюков являлся ярчайшим представителем московской школы протистологов и единственным отечественным специалистом по солнечникам как внешне сходной группе одноклеточных, имеющих радиальные аксоподии. Он свободно ориентировался в ультраструктуре и геносистематике протистов и знал о солнечниках буквально все: от истории описания таксона до его ультраструктуры, свободно владея методами электронной микроскопии. Кроме солнечников Кирилл Микрюков исследовал и другие группы протистов, которые имеют с ними родственные связи. В результате им показаны возможные пути происхождения центрохелидных солнечников от гимнофридных филозных амёб, а десмоторацидных солнечников от церкомонад. Он плодотворно сотрудничал с коллегами и опубликовал с ними ряд выдающихся работ в самых престижных зарубежных журналах. Его работы по макросистеме солнечников, объединяющей около десяти крупных часто неродственных таксонов, носили фундаментальный характер. Кирилл умел делать крупные обобщения, работал столь интенсивно, что постоянно опережал в своих филогенетических идеях зарубежных коллег. Всего за несколько лет им была переработана система всех известных групп и видов солнечников и сходных с ними организмов. В результате им описаны новые типы протистов, классы, роды и виды солнечников и других саркодовых. Он был полон самых неожиданных идей, которые привлекают своей простотой и оригинальностью и отвечают быстро развивающейся филогенетики протистов. Кирилл удачно сочетал теоретические разработки и практическую работу биолога-полевика, участника нескольких экспедиций на водоемы Европейской части России (Белое и Черное моря), юга Украины и Эстонии, а также Австралии.

Каждый исследователь, который соприкасался с Кириллом, в том числе и я, заражался от него энтузиазмом и любовью к изучению одноклеточных животных. Добрый и отзывчивый человек и энергичный исследователь природы — настоящий натуралист, он производил впечатление человека, всецело посвятившего себя науке.

д.б.н. А.П. Мыльников (ИБВВ РАН)

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА.....	7
ВВЕДЕНИЕ	9
I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ	14
Глава 1. CENTRONELIOZOA – МАКРОТАКСОН ПРОТИСТОВ	14
Глава 2. БИОЛОГИЯ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ	16
1. Экология	16
2. Питание.....	21
3. Цисты	21
4. Митоз	21
5. Агамные слияния	21
Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК	22
1. Морфология центропластов – центров организации микротрубочек аксоподий (аксоподиальных ЦОМТов).....	22
2. Строение и функции аксоподиального аппарата	23
3. Митохондрии	24
4. Стрекательные органеллы	24
5. Наружный скелет	25
5.1. Семейство Heterophryidae Poche, 1913	25
5.2. Семейство Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996	26
5.3. Семейство Acanthocystidae Claus, 1874	28
6. Стебельки	30
7. Хлоропласты	30
Глава 4. ФАУНА И БИОГЕОГРАФИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД	32
1. Изученность мировой фауны центрохелидных солнечников.	32
2. О единстве морской и пресноводной фауны центрохелид; явление космополитизма в их географическом распространении	34
Глава 5. ФИЛОГЕНИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ПРОТИСТОВ.....	36
Глава 6. МЕТОДЫ СБОРА И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД. ПОДГОТОВКА К ИССЛЕДОВАНИЮ ПЕРИПЛАСТА НА ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ	39
II. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	41
Отряд CENTRONELIDA KÜHN, 1926	41
1. Семейство 1. Heterophryidae Poche, 1913	41
Род 1. <i>Oxnerella</i> Dobell, 1917	41
Род 2. <i>Chlamydaster</i> Rainer, 1968	42
Род 3. <i>Sphaerastrum</i> Greeff, 1873	43
Род 4. <i>Heterophrys</i> Archer, 1869	43

2. Семейство 2. Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996	46
Род 5. <i>Parasphaerastrum</i> Mikrjukov, 1996	46
Род 6. <i>Polyplacocystis</i> Mikrjukov, 1996	47
Род 7. <i>Raphidiophrys</i> Archer, 1867	50
Род 8. <i>Raphidocystis</i> Penard, 1904	52
3. Семейство 3. Acanthocystidae Claus, 1874	53
Род 9. <i>Heteroraphidiophrys</i> Mikrjukov et Patterson, 2002	54
Род 10. <i>Pseudoraphidocystis</i> Mikrjukov, 1997	55
Род 11. <i>Pseudoraphidiophrys</i> Mikrjukov, 1997	56
Род 12. <i>Pterocystis</i> Siemensma et Roijackers, 1988	58
Род 13. <i>Raineriophrys</i> Mikrjukov, 2001	63
Род 14. <i>Choanocystis</i> Penard, 1904	66
Род 15. <i>Acanthocystis</i> Carter, 1863	71
SUMMARY	81
KEY TO CENTROHELID GENERA AND SPECIES	83
ЛИТЕРАТУРА	109
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	117
ПРИЛОЖЕНИЕ: Альбом фотографий	119

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

В современных фаунистических и экологических работах, касающихся как отдельных групп одноклеточных организмов, так и протозойных сообществ планктона и бентоса (как морского, так и пресноводного) в целом, подавляющим большинством исследователей постоянно упускается из внимания одна из весьма немаловажных групп, представители которой присутствуют почти во всех основных биотопах, где, по свидетельству ряда видных экологов, играют роль консументов высшего порядка в сообществах микробентоса и протозоопланктона (Arndt, 1993). Этой группой являются Солнечники (Heliozoa) — огромный полифилетический кластер из 8 групп хищных амебодных (иногда одновременно обладающих и жгутиками) одноклеточных, объединяемых наличием мощной радиальной системы из расходящихся от всего тела лучей/щупалец, снабженных стрекательными органеллами для закоривания и доставки различных видов мелкой подвижной добычи (водоросли, жгутиконосцы, мелкие инфузории, личинки Metazoa или даже сами мелкие многоклеточные, как-то: нематоды, коловратки или гастротрихи). Несмотря на очевидный полифилетический характер таксона, представители которого приобрели сходный внешний облик благодаря общности занимаемой экологической ниши, даже в самых последних системах эукариот Солнечники по-прежнему занимают крайне высокий ранг типа Heliozoa, в связи с чем без их обсуждения, с одной стороны, невозможно решение филогенетических задач, связанных с построением более совершенных систем протистов, а с другой стороны, нельзя обходить таксон столь высокого ранга при решении фаунистических и экологических проблем.

Centroheliozoa — крупнейший таксон Солнечников, составляющий 80% их состава, однако в связи с полифилетическим характером “солнечников”, представляет сейчас собой группу неясного положения в системе протистов. Центрохелиды являются неперенным компонентом микробентоса морских и пресноводных экосистем, один или два раза в год на краткий период (соответствующий спаду численности нанопланктона) появляясь также в сообществах планктона, где, как и в основных биотопах, играют роль малоподвижных хищников. Будучи покрытыми наружными оболочками из кремнефицированных чешуек и спикул, центрохелиды представляют существенную проблему для идентификации видовой принадлежности в полевых условиях и требуют особых методик исследования; однако чаще всего эти организмы ускользают из поля зрения как исследователей бентоса, так и планктонологов благодаря своим мелким размерам (в среднем 10–25 мкм), в связи с чем для их обнаружения необходима специальная работа. Вопрос о филогенетическом положении Centroheliozoa (равно как и остальных ламелликристалльных таксонов, таких как Зеленые растения, Многоклеточные животные, Высшие грибы и ряд других групп), обладающих пластинчатыми кристами в митохондриях, стоит в настоящий момент особенно остро в связи с часто обсуждающейся валидностью принципа консервативности формы крист митохондрий, используемого в филогенетических построениях среди низших эукариот.

В настоящий момент систему центрохелид, включающую 15 родов, относящихся к трем семействам, можно считать окончательно разработанной, равно как и таксономические подходы к группе, позволяющие четко различать 81 вид, входящий в ее состав. Дальнейшее изучение фауны центрохелид, в особенности ее морской составляющей, может добавить к этому списку еще некоторое число видов, которым будет найдено место в уже существующих таксонах без какой-либо кардинальной перестройки системы надвидовых группировок, а дальнейшие фаунистические исследования помогут заполнить белые пятна на биогеографической карте мира и скопить достаточный материал для ответа на поставленный в этой работе вопрос о космополитическом характере распределения центрохелид и единстве пресноводной и морской фауны этих организмов. Различные аспекты морфологии и ультраструктуры центрохелид изучены на данный момент весьма полно и равномерно у высших и низших представителей, так что у нас нет основания считать, что дальнейшее изучение их тонкого строения сможет дать более определенный ответ на вопрос о положении центрохелид в общей системе протистов. Вероятно, этот вопрос не сможет быть решен без привлечения применяемых в филогенетических исследованиях молекулярно-биологических методов сравнения последовательностей генов рибосомальной РНК или других методик. Таким образом, обобщение всего имеющегося на данный момент материала по столь обширной, эврибионтной и важной в экологическом и филогенетическом аспек-

тах группе, как центрохелидные солнечники, не является в настоящий момент преждевременным.

В настоящей работе вниманию читателя предлагается как материал собранный и полученный автором, так и обобщенный им из литературы начиная с середины прошлого века (с момента описания первой центрохелиды, *Acanthocystis turfacea* Carter, 1863) до наших дней. Читатель сможет найти в книге подкрепленную рисунками и микрофотографиями полную сводку по ультраструктуре, биологии и фауне центрохелид, диагнозы всех описанных на данный момент семейств, родов и видов, методики сбора и ключи для определения, сведения о географическом распространении всех центрохелид, а также ознакомиться с точкой зрения автора о положении центрохелид в общей системе протистов. Данные по фауне центрохелид России и СССР собраны в таблицу 1.

Автор крайне признателен своему коллеге д.б.н. А.П. Мильникову (ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН), к помощи и ценным советам которого неоднократно обращался в процессе исследования, коллегам по кафедре Зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных и Беломорской биостанции МГУ (д.б.н. А.Б. Цетлину, к.б.н. М.В. Сафонову, к.б.н. Г.А. Колбасову, Д.Г. Жадану и др.) за неоценимую помощь в сборе материала по морским солнечникам в ходе легковолазных погружений, а также руководству и сотрудникам Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии, на базе которой обработана большая часть собранного материала.

д.б.н. К. А. Микрюков

ВВЕДЕНИЕ

Термин “солнечники” (“heliozoa”) был впервые предложен Геккелем (Haeckel, 1866) в отношении сферических простейших с расходящимися лучистыми псевдоподиями. Изначально этот термин использовался в отношении всех “солнечных животных”, включая также и радиолярий. Однако изучение строения этих организмов сразу же показало необходимость разделения солнечных и радиолярий. Под солнечниками мы сейчас понимаем некий полифилетический набор групп протистов, выделяющихся наличием упругих лучей, расходящихся от сферического клеточного тела. В отличие от радиолярий, имеющих сходную форму тела, солнечники не имеют внутриклеточного минерального скелета и центральной капсулы. Их лучи (**аксоподии**) поддерживаются изнутри геометрически правильно уложенными пучками микротрубочек (**аксонемами**). Цитоплазма, покрывающая аксонемы, содержит значительное количество стрекательных органелл (**экструсом**), используемых при закреплении добычи. Микротрубочки аксонем берут начало у представителей различных групп солнечных либо от ядерной оболочки (рис. 1, А–Г), либо от какой-либо иной центральной структуры, тогда как **ядро** становится эксцентрическим (рис. 1, Д–Ж). Если организующая аксонемные микротрубочки структура представляет собой аморфный сгусток фибро-гранулярного электронно-плотного материала (при наблюдении с использованием трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ)), то в отношении нее обычно используется термин “**аксопласт**”; если же данный центр организации микротрубочек (ЦОМТ) представляет трехчастный диск, соединяющий электронно-плотные центросферы (рис. 1, Ж), то он именуется “**центропласт**”. Лучи могут втягиваться и вытягиваться, порой достаточно быстро, путем полимеризации и деполимеризации микротрубочек.

Как мы видим по дате основания таксона Солнечники, он является ровесником таких групп, как царства Animalia, Fungi, Plantae и Protista, также основанных Геккелем (Haeckel, 1866), хотя первые сведения о находке солнечника приводятся Жобло (Joblot, 1718) на полтора века раньше. Большинство последних систем Простейших (Крылов и др., 1980; Levine et al., 1980; Lee et al., 1985; Hausmann & Hülsmann, 1996), Протистов (Карпов, 1990; Cavalier-Smith, 1993, 1996/1997, 1998; Cavalier-Smith & Chao, 1996/1997; Corliss, 1994; Кусакин, Дроздов, 1998) и Протоктистов (Margulis et al., 1990) рассматривают солнечных (или хотя бы большую их часть) в качестве некоего таксона. Однако работы последних лет говорят в пользу полифилетической природы солнечных, основываясь на больших различиях между представителями относимых к ним групп по целому ряду ультраструктурных параметров, обычно используемых в построении макросистемы Протистов (Patterson, 1994; Cavalier-Smith & Chao, 1996; Mikrjukov, 2000 a, b; Микрюков, 1998 a, 2000) (рис. 1). Мы действительно полагаем, что большинство групп солнечных объединяются лишь сходным внешним обликом (то есть сферическим телом с расходящимися лучами, несущими гранулы), сформировавшимся под воздействием занимаемой ими общей экологической ниши пассивного бентосного хищника (Микрюков, 1998 a, 2000), охватывающего большой объем воды в суббентическом слое своим обширным ловчим аппаратом, представленным системой **гранулоаксоподий**. Эти аксоподии несут гранулы – экструсомы – для иммобилизации и прикрепления добычи, в отличие от **эуаксоподий** радиолярий, которые не несут гранул и служат для парения в толще воды (Микрjukov, 2001) (рис. 2). Мы считаем, что эти два типа псевдоподий возникли независимо в различных естественных таксономических группах аксоподиальных протистов (т.е. солнечных и радиолярий), как это полагают Шульман и Решетняк (1980, 1981), и служат в качестве радиального ловчего аппарата для сбора пищи у малоподвижных бентосных хищников (гранулоаксоподии солнечных), или как радиальный аппарат для поддержания планктонных организмов в толще воды (эуаксоподии радиолярий).

В настоящее время рассматриваются четыре хорошо очерченных типа организации солнечных (sensu Mikrjukov et al., 2002); это **актинофрииды** (Actinophryida Hartmann, 1913 [рис. 1, А]), **центрохелиды** (Centroheliida Kühn, 1926 [рис. 1, Ж]), **десмоторашиды** (Desmothoracida Hertwig et Lesser, 1874 [рис. 1, Г]) и **гимносферииды** (Gymnosphaerida Poche, 1913 [рис. 1, Д]). Однако, следуя определению солнечных как сферически симметричных саркодовых с радиально расходящимися псевдоподиями, несущими гранулы (т.е. Heliozoa sensu lato), нам необходимо также рассматривать несколько групп жгутиковых протистов, таких как **диморфидные** (Dimorphida Siemensma, 1991 [рис. 1, Е]), **цилиофриидные** (Ciliophryida Febvre-Chevalier, 1985 [рис. 1, Б]) и **пединеллидные хелиофлагелляты** (Pedinellales

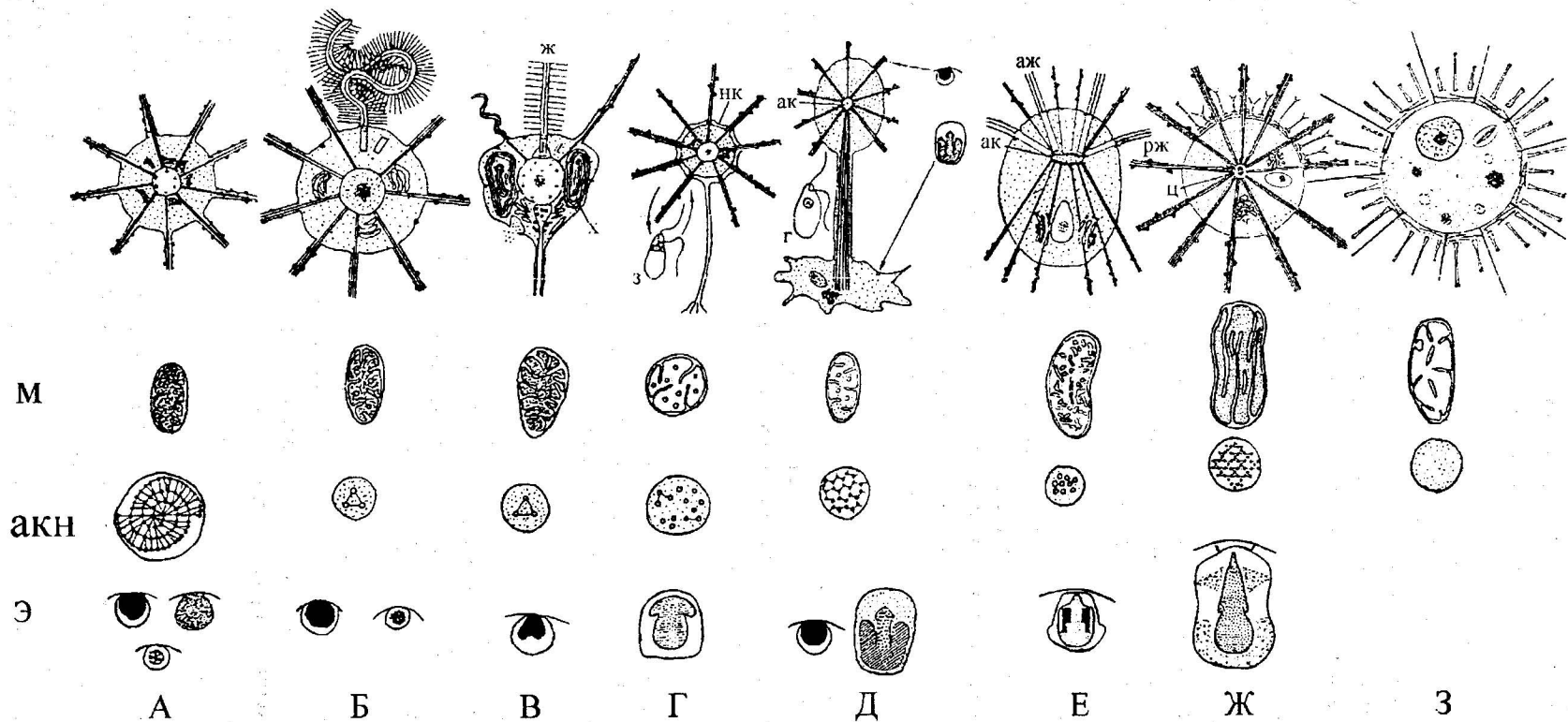


Рис. 1. Многообразие солнечников: А – *Actinophrys* (Actinophryida), Б – *Ciliophrys* (Ciliophryida), В – *Pedinella* (Pedinellales), Г – *Hedriocystis* (Desmothoracida), Д – *Actinocoryne* (Gymnosphaerida), Е – *Tetradimorpha* (Dimorphida), Ж – *Acanthocystis* (Centrochelida), З – *Rabdiaster* (Rotosphaerida)

(Б – по: Davidson, 1982; В – по: Swale, 1969; Д – по: Febvre-Chevalier, 1980; Е – по: Brugerolle and Mignot, 1983; З – по: Mikrjukov, 1999 а);

аж – аксиальный жгутик; ак – аксопласт; акн – поперечный срез аксонемы; г – гамета; ж – жгутик; з – зооспора; м – митохондрии; нк – неклеточная капсула; рж – рекуррентный жгутик; х – хлоропласт; ц – центропласт; э – экстросома

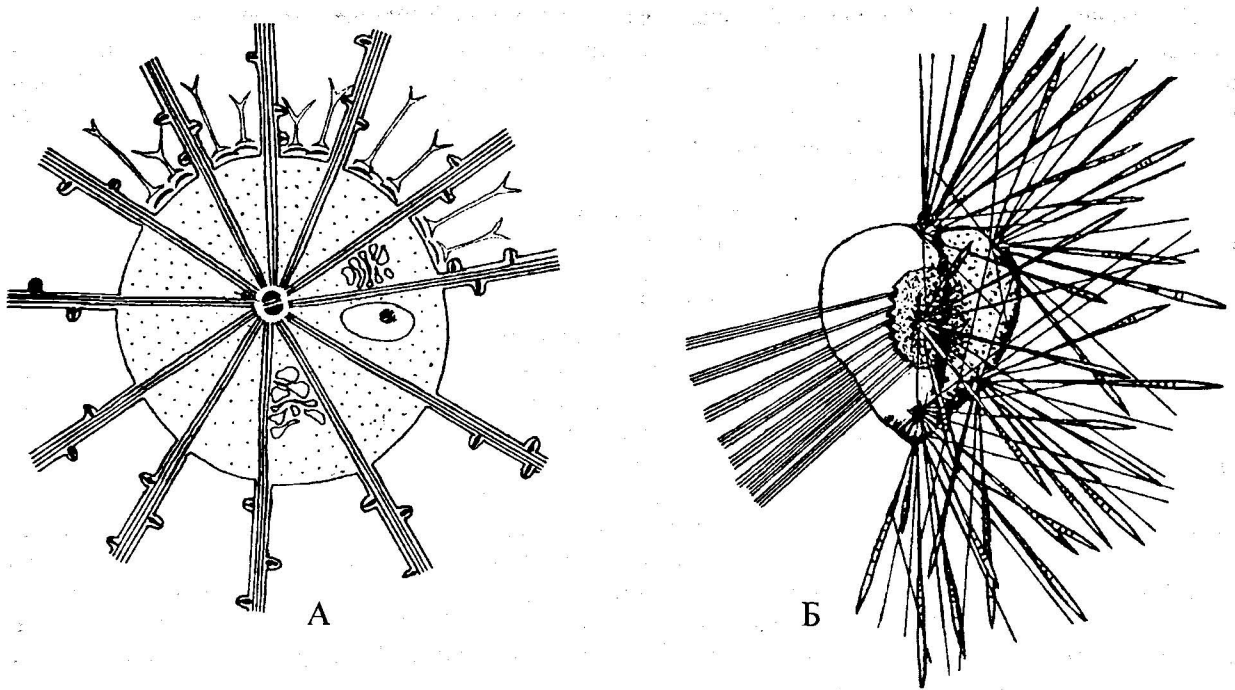


Рис. 2. Эу- и гранулоаксоподиальные протисты. А — центрохелидный солнечник *Acantocystis turfacea*; Б — таксоподиальная радиолярия *Sticholonche zanclea* (по: Hollande & Enjumet, 1954)

Zimmermann et al., 1984 [рис. 1, В]); представители этих групп также имеют стрекательные органеллы на аксоподиях и один или 2–4 жгутика, вследствие чего в современных системах протистов классифицируются вместе со жгутиковыми таксонами (Lee et al., 1999). Мы также склонны рассматривать в составе солнечников (в нетаксономическом смысле) еще один традиционный таксон этой группы — **ротосферид** (*Rotosphaerida* Rainer, 1968 [рис. 1, 3]). Несмотря на исключительно сходный внешний облик с центрохелидами и образ жизни с солнечниками вообще, изучение ультраструктуры представителя ротосферид показало (Patterson, 1985) отсутствие у него аксопласта, аксоном, экструсом, вследствие чего ротосфериды были перенесены в состав филозных амёб (Page, 1987, 1991). Однако мы не считаем нужным рассматривать в качестве солнечников **таксоподид** (*Taxopodida* Fol, 1883) с двумя видами рода *Sticholonche* Hertwig, 1899 (рис. 2). Несмотря на отсутствие у них центральной капсулы и наружный характер минерального скелета (Cachon, Cachon, 1978), эти планктонные протисты используют свой своеобразный гребущий эуаксоподиальный аппарат в целях парения и активного перемещения в толще воды (Takahashi, Ling, 1980), вследствие чего являются своеобразными радиоляриями [то есть представителями другой экологической (не таксономической) группы аксоподиальных саркодовых (Zettler et al., 1997)].

Приведем краткие характеристики перечисленных выше шести таксонов солнечников и ротосферид, остановившись в дальнейшем лишь на крупнейшем таксоне группы — центрохелидах (*Centroheliozoa*):

I. *Actinophryida* Hartmann, 1913 (рис. 1, А)

Солнечник с одним центральным ядром (род *Actinophrys*) или несколькими мелкими ядрами, расположенными на периферии центральной части клетки (род *Actinosphaerium*). Аксономы берут начало от ядерной оболочки в первом случае, или различным образом в периферической зоне цитоплазмы — во втором; на поперечном срезе выглядят в виде вложенных друг в друга двух спиралей. Кристы митохондрий пузыревидные, трубчатые, матрикс в митохондриях темный. Два типа экструсом: более крупные гранулы с гомогенным содержимым и более мелкие — с гранулярным. Кремниевые чешуйки образуются только при инцистировании. Аутогамический половой процесс в цисте; гаметы амёбоидные.

II. Ciliophryida Febvre-Chevalier, 1985 (рис. 1, Б)

Сферически симметричные гетероконтные жгутиконосцы с одним апикальным жгутиком, обрамленным двумя рядами трехчастных трубчатых мастигонем. Безжгутиковая кинетосома составляет около половины длины аксиальной и почти параллельна последней. Аксоподии расходятся во всех направлениях; их аксонемы, представленные триадами двухвалентных микротрубочек, берут начало от ядерной оболочки. Кристы митохондрий короткие, трубчатые; матрикс в митохондриях темный. Два типа экструсом: с гомогенным осмиофильным и гетерогенным микрогранулярным содержимым. Половой процесс не отмечен.

III. Pedinellales Zimmermann et al., 1984 (рис. 1, В)

Гетероконтные жгутиконосцы, несущие один передний жгутик, обрамленный одним или двумя рядами трехчастных трубчатых мастигонем. Вторая кинетосома не дает жгута и ориентирована почти параллельно первой, составляя около половины ее длины. Гетеротрофные и миксотрофные представители образуют аксоподии (шупальца), в большинстве случаев для питания фильтрацией и седиментацией. От ядерной оболочки венчиками берут начало аксонемы, дающие различное количество аксоподий; аксонемы представлены триадами двухвалентных микротрубочек. Кристы митохондрий трубчатые. Представители семейств Pedinellaceae и Actinomonadidae имеют на заднем полюсе клетки сократимый прикрепительный стебелек, в который заходит одна или несколько триад микротрубочек и сократительный мембранный элемент. Экструсомы типа осмиофильных гранул близки ко второму типу экструсом актинофриид. Представители семейства Apedinellaceae имеют ретикулярные органические чешуйки, а *Apedinella radians* — еще шесть радиальных спикул. Известны цисты с трехслойной оболочкой, содержащей не кремний, а железо. Половой процесс не отмечен.

IV. Desmothoracida Hertwig et Lesser, 1874 (рис. 1, Г)

Солнечники, заключенные в массивную органическую капсулу, неплотно облегающую тело, сквозь отверстия в которой наружу выходят аксоподии. Одно центральное ядро. Аксонемы берут начало от ядерной оболочки; микротрубочки в них не образуют единой конструкции и лежат неупорядоченно. Кристы митохондрий трубчатые. Экструсомы типа кинетоцист с концентрической структурой. Капсула обычно имеет полый неклеточный стебелек. Известен сложный жизненный цикл, в ходе которого происходит чередование питающейся солнечниковой стадии, расселительной флаголлярной (одно- или двужгутиковой) и стадии цисты, в оболочке которой отсутствуют кремниевые элементы. Половой процесс не известен; размножение бинарным делением на стадии солнечника, в ходе чего один из потомков остается в материнской капсуле, а второй покидает его в виде жгутиковой зооспоры.

V. Gymnosphaerida Poche, 1913 (рис. 1, Д)

Солнечники, аксонемы которых берут начало от центрального или субцентрального аксопласта, представленного образованной микрофибриллярной или микрогранулярной субстанцией сферой, лишенной центральной гранулы. Одно эксцентрическое ядро или много мелких ядер. На поперечных срезах аксонемы выглядят в виде решеток из состыкованных шестиугольников, образованных трехвалентными микротрубочками. Кристы митохондрий трубчатые. *Gymnosphaera* и *Hedraiophrys rousei* представляют собой свободноплавающие организмы, тогда как тело *Actinocoryne* подразделяется на головку с аксоподиями и аксопластом, сократимый цитоплазматический стебелек и подошву, в которой находятся ядра. В стебельке проходит мощный пучок микротрубочек, также начинающийся от аксопласта. *Hedraiophrys* имеет тангентальные органические спикулы. Несколько типов экструсом: на аксоподиях располагаются мукоцисты, образующиеся в эндоплазматическом ретикулуме (ЭПР), а на основании — кинетоцисты. Известен половой процесс с образованием двужгутиковых гамет. У сидячих форм известно два типа распространения: (1) сокращение всего организма в округлую клетку, которая образует несколько десятков более толстых и коротких псевдоподий, служащих флотированию; (2) плазматомия — продуцирование основанием большого количества мелких амeboидных клеток, также способных к флотированию (такие мелкие клетки могут делиться).