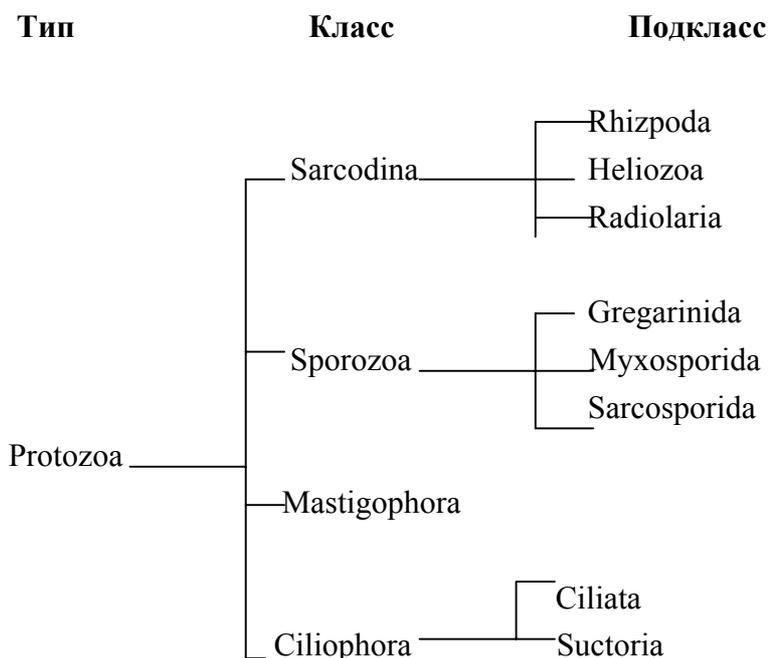


Систематическая часть

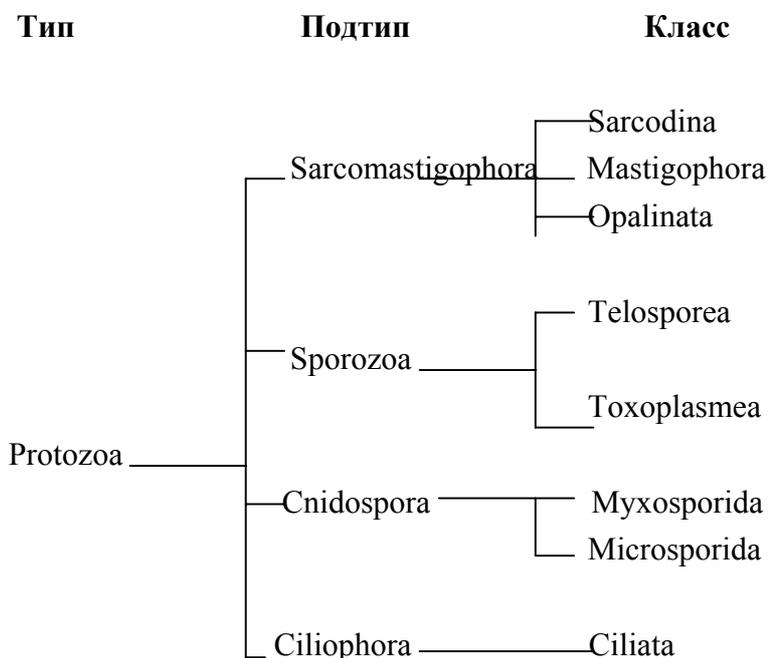
История развития систематики

У истоков изучения простейших (примерно 300 лет назад) стоит, как уже говорилось, А. Ван Левенгук. В то время протисты вместе с бактериями и микроскопическими Metazoa объединились термином «инфузории» («наливочные животные»). Первая крупная монография, посвященная одноклеточным, опубликована О. Ф. Мюллером в 1786 г. Примерно через 50 лет после этого, т. е. Во времена Эренбурга и Дюжардена, многочисленные бактерии и многоклеточные были отделены от простейших.

В течение следующих пяти десятилетий было описано очень много протистов, отнесенных к ряду крупных систематических групп. Первую общую систему простейших предложил Бюкли в своем учебнике протозоологии:



Такое подразделение сохранялось до переработки системы Хонигбергом и сотр. (Honigberg et al., 1964). Их новая схема выглядела так:

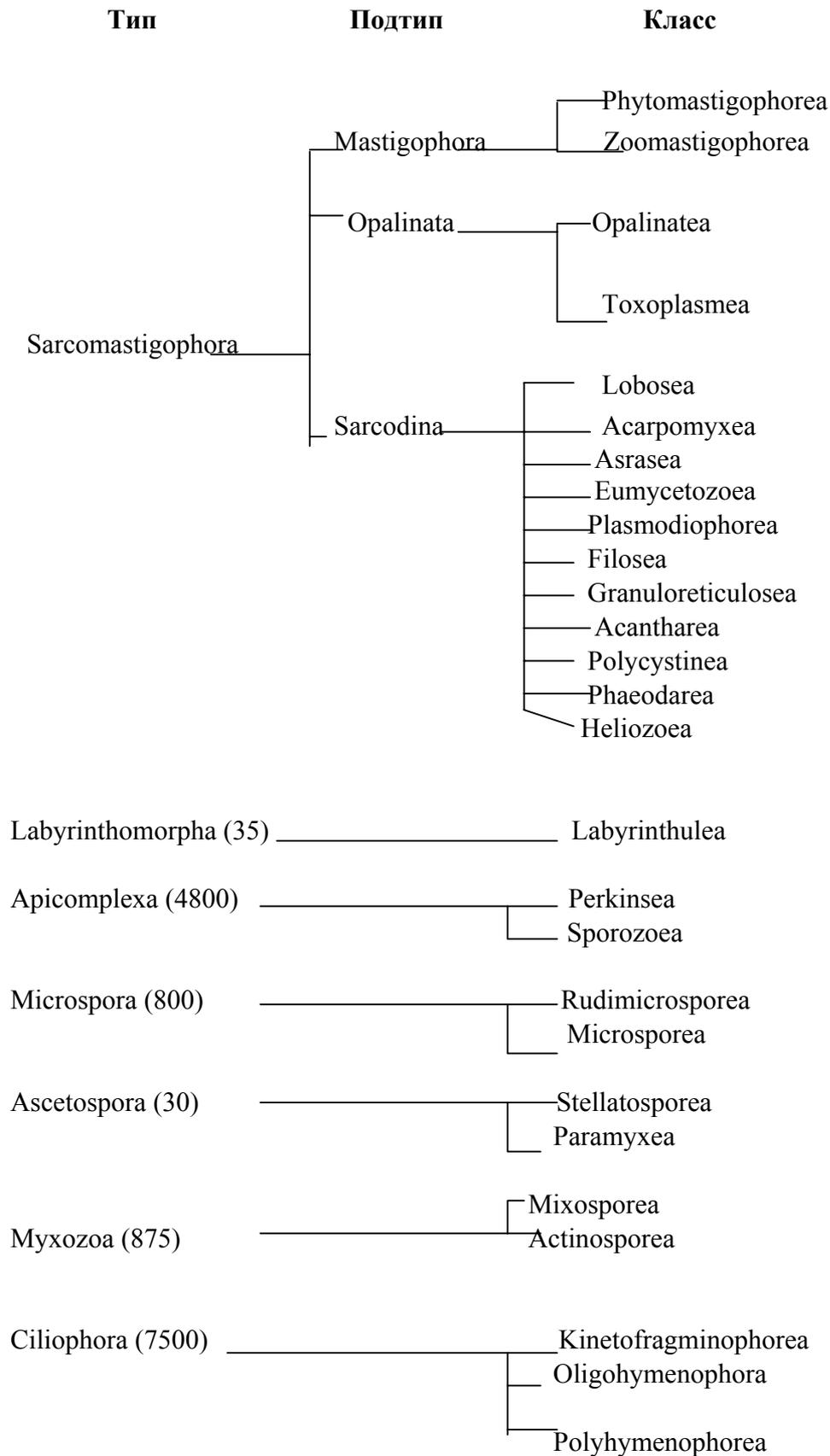


Отличие от схемы Бючли здесь состоит в том, что прежняя единая группа Spozozoa подразделена на Cnidospoga (споры со стрекательной нитью) и Spozozoa (споры не имеют такой нити). Кроме того, амёбы и жгутиконосцы объединены в группу Sarcocomastigophora.

В связи с разработкой системы одноклеточных часто вставал вопрос о том, пригоден ли обычный в то время термин Protozoa, под которым часто понимали только представителей животной природы. Геккель и позже Добелл (DoBell) высказывались против предпринятого Зибольдом в 1845 г. подразделения одноклеточных на животные и растительные организмы. Уже тогда приводились аргументы в пользу введения понятия «протисты», хотя авторы исходили при этом не столько из филогенетических, сколько из дидактических соображений.

В течение последних 30 лет объем знаний об одноклеточных возрос в огромной степени, особенно благодаря внедрению электронной микроскопии. Вместо прежнего взгляда на протистов как на группу близкородственных организмов появилось сознание их удивительного разнообразия. Очевидно, различные группы принадлежат к строго отграниченным друг от друга, очень рано разошедшимся в эволюции линиям развития. Ясной границы между растениями и животными не существует. Понятие «протисты» (Protista), охватывающее все одноклеточные организмы, вновь становится актуальным.

На основе новых данных в 1980 г. была предпринята очередная попытка классификации простейших. Левайн (Levine) с группой из 15 коллег разработал следующую систему, которая в своих деталях не является, впрочем, общепринятой:



Цифры в скобках означают известное в то время число современных видов каждого типа.

Существенная особенность этой системы (в отличие от прежних) состоит в том, что в ней не сохраняются предположительные родственные связи, а, напротив, учитывается гетерогенность различных групп одноклеточных, и в результате 7 таксонов

возвышаются до ранга типа. Систематический термин Protozoa более не существует. В пределах отдельных типов также производятся крупные перестановки, что нередко затрудняет отождествление даже некоторых давно известных групп (с. 111).

Нет нужды лишней раз подчеркивать, что сегодня в области систематики протистов царит большая неустойчивость и что предлагаемая в этой книге система в будущем, безусловно, сильно изменится. Поэтому обсуждать систему протистов в следующих главах, естественно, очень трудно. Вероятно, неизбежен своего рода компромисс: в тех случаях, когда новая система уже сейчас представляется настолько неустойчивой, что в обозримое время можно ожидать ее дальнейших изменений, предпочтение будет отдаваться прежним взглядам. В остальном я буду стараться придерживаться новой схемы и давать ей пояснения.

Система простейших

Тип Sarcomastigophora

Основными органеллами движения этих одноклеточных являются либо псевдоподии, либо жгутики. Захват и поглощение пищи тоже происходят с помощью этих структур.

Данный таксон объединяет, следовательно, группы Sarcodina и Mastigophora системы Бюкли. Уже вскоре после Бюкли специалисты пришли к единому мнению, что эти две группы, вероятно, должны быть близкородственными, так как многочисленные жгутиконосцы образуют псевдоподии, а у ряда видов амёб в ответ на определенные внешние воздействия возникают жгутики. Кроме того, существуют амёбы с облигатной жгутиковой стадией в жизненном цикле.

Конечно, можно сомневаться в том, действительно ли эти особенности оправдывают объединение двух таксонов в одну монофилетическую группу: в остальном ее представители обнаруживают такие большие различия в своей ультраструктуре, что дать точную характеристику этого типа оказывается невозможным. Тип подразделяется на подтипы Mastigophora, Opalinata и Sarcodina.

Подтип Mastigophora (Flagellata)

Представители этого подтипа имеют один или большее число жгутиков (обычно до четырех). Жгутики одной особи могут быть разной длины и обнаруживать различные вспомогательные структуры (рис. 20). Как правило, жгутиконосцы - мелкие организмы с размерами, редко превышающими 50 мкм. Ядро чаще всего одно. Некоторые формы способны к половому размножению.

Ассимиляция углерода может происходить у жгутиконосцев различными путями. Часто они фотосинтезируют. Такие формы и явно родственные бесцветные одноклеточные объединяются в класс Phytomastigophorea. Бесцветные гетеротрофные виды соответственно попадают в класс Zoomastigophorea. Поскольку в одной и той же группе (например, среди Euglenida) могут встретиться и те и другие формы, такое подразделение представляется проблематичным.

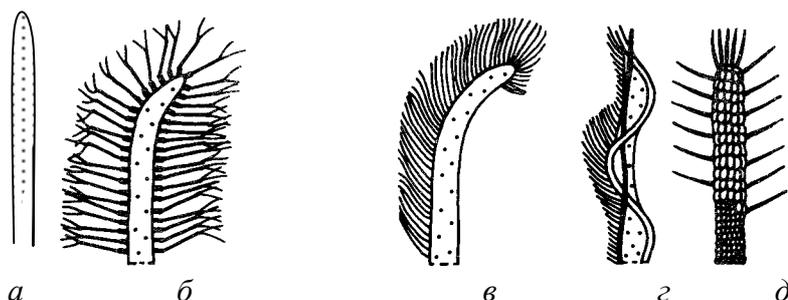


Рис. 20. Морфология жгутиков у Chlorophyceae (а), Chrysomonadida (б), Euglenida (в), Dinoflagellida (г), и Prasinomonadida (д).

Класс Phytomastigophorea

Группу Phytomastigophorea традиционно помещают в основание системы эукариот.

Следовательно, можно думать, что Sarcodina произошли от этих организмов путем утраты хлоропластов. Некоторые зеленые жгутиконосцы дали начало различным группам водорослей, которые в ходе своей дальнейшей эволюции достигали многоклеточности.

У части фитофлагеллят встречаются окрашенные в красный или оранжевый цвет глазные пятна, или стигмы (рис. 22) - скопления липидных глобул, содержащих каротиноиды. У некоторых форм глазные пятна локализованы в хлоропласте, но они встречаются и свободно в цитоплазме. Часто они находятся вблизи жгутика и особенно в области его утолщения, поэтому предполагают прямую связь между этими структурами, например в ходе фототаксиса, позволяющего фотосинтезирующим формам оптимально использовать свет. Действительно, есть данные, что *Euglena* меняет характер своего движения, когда глазное пятно затеняет утолщение ее жгутика. Однако существование стигм, не занимающих определенного положения по отношению к жгутикам, свидетельствует о том, что если такие взаимосвязи вообще имеют место, то они должны иметь гораздо более сложную природу. Наконец, не следует забывать, что многочисленные жгутиконосцы, лишённые стигм, тоже обладают фототаксисом.

Некоторые Dinoflagellida, например *Erythroopsis pavillardii*, обладают глазком (рис. 23)- сложным образованием, состоящим из линзовидного тела, пигментного слоя и «сетчатки». Эти одноклеточные, однако, не фотосинтезируют, а питаются гетеротрофно. Есть указания на то, что глазок это сильно видоизмененная пластида. Обладая некоторым опытом, можно отличать содержащих хлорофилл жгутиконосцев друг от друга по их цвету, так как различные группы всегда обнаруживают типичные комбинации пигментов. Совершенно определенные особенности имеются у представителей разных отрядов и в тонком строении хлоропластов, что часто делает возможным бесспорное отнесение изучаемой формы к той или иной группе. Систематическими признаками служат также форма клеток, их гибкость или жесткость, наличие или отсутствие клеточной стенки. Особенно высокую таксономическую ценность имеют данные о числе, ультраструктуре и способе биения жгутиков (рис. 20, 21, табл. 2)

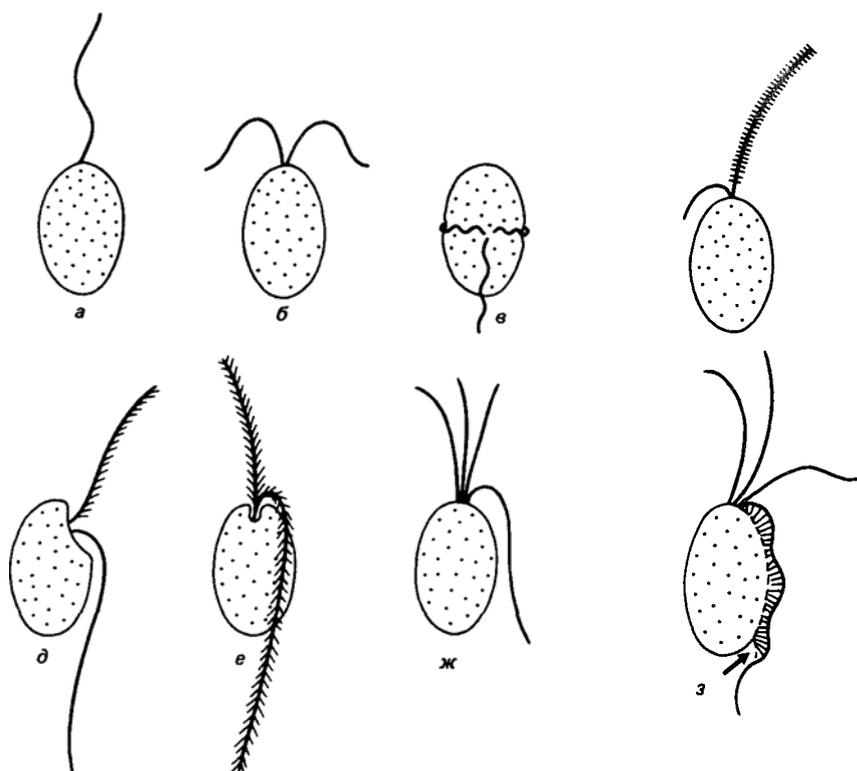


Рис. 21. Типы жгутикового аппарата: а- одножгутиковый, б-двужгутиковый изоконтный, в - двужгутиковый с поперечным и продольным жгутиками, г-гетероконтный с одним опушенным жгутиком, д- двужгутиковый с одним опушенным и одним рулевым жгутиком, е- двужгутиковый с опушенными жгутиками, выходящими из жгутикового кармана, из них один рулевой, ж - четырехжгутиковый с одним рулевым жгутиком, з- четырехжгутиковый с ундулирующей мембраной

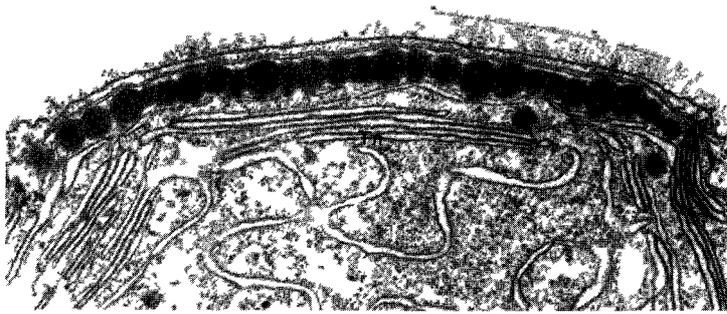


Рис. 22. Стигма в хлоропласте *Chlorogonium*. Тл- тилакоиды (фото Д. Фишер-Дефуа Фрайбург)

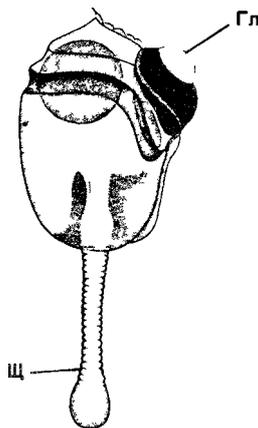


Рис. 23. *Erythroopsis pavillardi* с глазком (Гл) и щупальцем (Щ). Биологическая роль глазка неясна (по Кофеду и Суэзи)

Обладая некоторым опытом, можно отличать содержащих хлорофилл жгутиконосцев друг от друга по их цвету, так как различные группы всегда обнаруживают типичные комбинации пигментов. Совершенно определенные особенности имеются у представителей разных отрядов и в тонком строении хлоропластов, что часто делает возможным бесспорное отнесение изучаемой формы к той или иной группе. Систематическими признаками служат также форма клеток, их гибкость или жесткость, наличие или отсутствие клеточной стенки. Особенно высокую таксономическую ценность имеют данные о числе, ультраструктуре и способе биения жгутиков (рис. 20, 21, табл. 2).

Важные признаки число и расположение тилакоидов в хлоропластах. Напротив, наличие и морфология в них пиреноидов (особым образом структурированных зон) не могут использоваться для выяснения филогенетических связей.

Отряды:	Cryptomonadida,	Chloromonadida,
	Dinoflagellida,	Prymnesiida,
	Euglenida,	Volvocida,
	Chrysomonadida,	Prasinomonadida,
	Heterochlorida,	Silicoflagellida

Отряд *Cryptomonadida*

Криптомонады имеют постоянную более или менее бобовидную, косо срезанную спереди форму (рис. 24). Из углубления или канала («вестибулюма») на переднем конце тела выходят два изоконтных (т.е. равных по длине) или почти изоконтных жгутика. Под плазматической мембраной располагается сплошной слой пригнанных друг к другу белковых пластинок (перипласт), который придает клетке жесткость. Экструсомы (с 150) относятся к типу эжектосом. Морские и пресноводные формы, последние имеют на переднем конце клетки сократительную вакуоль, изливающуюся в вестибулум.

Таблица 2

Характеристика отрядов Phytomastigophorea

Отряд	Жгутики	Хлоропласт	Запасные вещества	Клеточная стенка или пелликула	Цитологические особенности
Cryptomonadida (Cryptophyceae)	2, (почти) изоконтные, один опушен в 2 ряда, другой - в 1 ряд или голый	Хлорофиллы а + с, α -каротин, фикоцианин и фикоэритрин; оболочка из двух мембран + цистер на ЭС, тилакоиды собраны стопками по два	Крахмал между пластидами + + пластидная ЭС	Правильно структурированный перипласт с белковыми пластинками с внутренней стороны плазмалеммы	Вестибулум и периферия клетки с эжектосомами
Dinoflagellida (= Dinophyceae)	2 гетероконтных. продольный голый; поперечный опушен в 1 или 2 ряда, его аксонема перевита с аксиальной палочкой	Хлорофиллы а + с, β -каротин; оболочка из трех мембран, тилакоиды в стопках по три	Крахмал в цитоплазме; жир	Под плазмалеммой альвеолы, часто с пластинками из целлюлозы (?)	ДНК почти без гистонов, хромосомы в интерфазе конденсированы, есть пузулы и часто трихости
Euglenida (= Euglenophyceae)	2 (один часто сильно редуцирован), с аксиальной палочкой, один жгутик с односторонним опушением и базальным утолщением	Хлорофиллы а +b, β -каротин; оболочка из трех мембран, тилакоиды в стопках по три	Парамилон в цитоплазме	Ребристая скульптурированная пелликула с белковыми пластинками под плазмалеммой	Хромосомы в интерфазе конденсированы, движение метаболическое («эвгленоеидное»)

Chrysomonadida (= Chryso- phyceae)	2 (реже 1), гетероконт- ные, длинный опу- шен в 2 ряда, ко- роткий голый	Хлорофиллы а + с, β - каротин, оболочка из двух мембран + цистерна ЭС, ти- лакоиды в стопках по три; поясковая ламелла	Хризоламинарин (лейкозин) в вакуолях; жир	Иногда внекле- точные крем- невые чешуй- ки, иногда домик из цел- люлозы или хитина	-
Heterochlorida (= Xantho- phyceae)	2, гетероконтные; длин- ный опушен в 2 ряда, короткий го- лый	Хлорофилл а, β -каро- тин; оболочка из двух мембран + цистерна ЭС; ти- лакоиды в стопках по три, поясковая ламелла	Хризоламинарин в вакуолях; жир	—	-
Chloromonadida (= Rhaphi- diophyceae)	2, гетероконтные; длин- ный опушен в 2 ря- да, короткий голый	Хлорофилл а, иногда также с; β -каротин; оболочка из двух мембран + цистер- на ЭС, не связан- ная с ядром; тила- коиды в стопках по три; поясковая ла- мелла	Жир (?)	—	Шапочка из ди- ктиосом вок- руг апикаль- ной части яд- ра; аппарат Гольджи вы- полняет фун- кции сокра- тительной ва- куоли; экс- трусомы
Prymnesiida, (= Harpto- phyceae)	2, изоконтные гетеро- динамические, по- крыты чешуйками	Хлорофиллы а + с; β- каротин; оболочка из двух мембран + + цистерна ЭС; ти- лакоиды в стопках по три	Хризоламинарин в вакуолях; парамилон в цитоплазме (?) •	Внеклеточные ор- ганические, часто обыз- вествленные чешуйки	Гаптонема; иног- да эжектосо- мы

Volvocida (= Chlorophyceae)	2 или 4, изоконтные гетеродинамические голые	Хлорофиллы a+b, β - каротин, оболочка из двух мембран, тилакоиды в не правильных стопках или в гранах	Крахмал в пластидках	Клеточная стенка большей частью из гликопротеидов, иногда из целлюлозы	-
Prasinomonadida (=Prasmodiphyceae)	4 (реже 2 или 8), изоконтные, несут до трех слоев или тиропов чешуек	Хлорофиллы a + b, β - каротин, оболочка из двух мембран, тилакоиды в стопках по два-четыре или в гранах	Крахмал в пластидках	Мельчайшие внеклеточные органические чешуйки	-
Silicoflagellida	1 голый	Хлорофиллы a + c, оболочка из двух мембран + цистерна ЭС (связанная с ядром ?), тилакоиды в стопках по три	Жир	-	Внутриклеточный кремневый скелет нитевидные псевдоподии

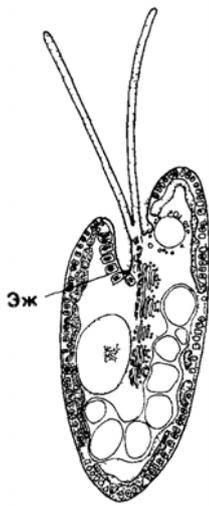


Рис. 24. Cryptomonadida: *Chilomonas paramecium*. Эж- эжектосомы

Хлоропласты содержат хлорофиллы а и с. Отдельные роды отличаются друг от друга различной окраской, которая зависит от маскировки зеленого цвета разными дополнительными пигментами, в том числе фикобилинами. Доминируют красноватые, зеленоватые и желто-коричневые, реже сине-зеленые цвета. Окраска некоторых видов сине-зеленая из-за наличия эндосимбиотических сине-зеленых водорослей. Лишь немногие виды бесцветны У этих форм, которых ранее относили к чисто гетеротрофным, с помощью электронной микроскопии были, однако, обнаружены сильно редуцированные хлоропласта.

Примеры: *Cryptomonas*, *Chilomonas*, *Hemiselmis*.

Отряд Dinoflagellida

Для динофлагеллят характерна постоянная форма тела, которая отчасти зависит от наличия целлюлозных пластинок (рис 25). Отсюда происходит название «панцирные жгутиконосцы». Пластинки лежат в уплощенных вакуолях (альвеолах, амфиесмах), которые расположены непосредственно под плазматической мембраной. Экструсомы представлены в кортикальной цитоплазме трихоцистами, функция которых почти неизвестна. На поверхности клетки имеются два желобка или бороздки. Один из них проходит по экватору (singulum), другой продольно (sulcus). Каждый желобок скрывает по одному жгутику. Жгутики гетероконтные (разной длины), поперечный жгутик снабжен односторонним опушением. Аксонема этого жгутика, кроме того, еще обвивается вокруг поперечнополосатого аксиального тяжа.

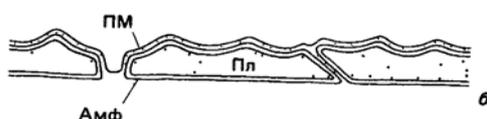
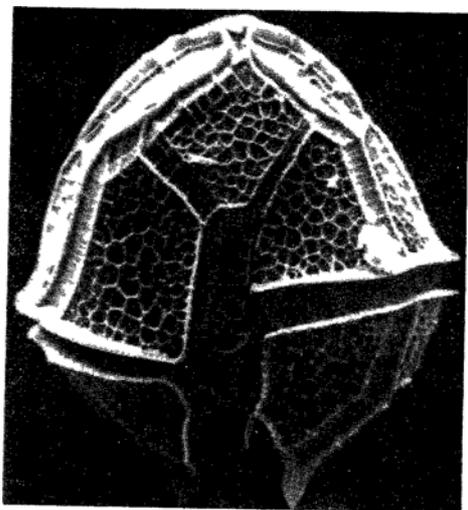


Рис. 25. Dinoflagellida: а-внешний вид динофлагелляты *Peridinium bipes*; б—амфиесмы (Амф) с пластинками (Пл); ПМ— плазматическая мембрана (а—фото Р. М. Кроуфорда. Бристоль).

Ядра динофлагеллят содержат очень мало гистонов.

Хромосомы постоянно конденсированы. Во время деления ядра хроматиды связаны не с микротрубочками веретена, а с ядерной оболочкой. На основании этих особенностей ядра динофлагелляты считаются очень примитивными организмами.

Сократительных вакуолей нет. У морских динофлагеллят их заменяют пузулы, иногда исключительно крупные, которые тоже связаны с внешней средой и, возможно, выполняют осморегуляторные функции (с. 174).

Экологическое значение динофлагеллят трудно переоценить, поскольку значительная часть первичной продукции океанов обеспечивается этими жгутиконосцами. Некоторые формы живут в качестве симбионтов в кораллах (зооксантеллы), а также в таких протистах, как радиолярии. Природные явления, известные под названием «красный прилив», нередко связаны с массовым размножением динофлагеллят (водорослевое цветение воды). Такие вспышки численности могут быть косвенно опасны для человека, так как некоторые динофлагелляты содержат яд сакситонин, который безвреден для моллюсков, питающихся этими жгутиконосцами, но может быть высокотоксичен или даже смертелен (конечно, в соответствующих концентрациях) для людей, употребляющих этих моллюсков в пищу. Примеры: *Gymnodinium*, *Ceratium*, *Noctiluca* (вызывает свечение моря).

Отряд Euglenida

Эвглени (рис. 26) живут преимущественно в солоноватых и пресных водоемах. Из двух (как правило) жгутиков, которые берут начало в жгутиковом кармане, один часто сильно редуцирован и тогда плохо виден под световым микроскопом. У основания одного жгутика всегда присутствует особое утолщение, против которого лежит глазное пятно, не связанное с пластидами (с. 39). Жгутики движутся довольно сложным образом. У некоторых видов биение жгутиков вызывает не плавание, а скольжение по субстрату (например, у *Entosiphon*); последнее, впрочем, встречается и в безжгутиковом состоянии.

Способ передвижения, обозначаемый как метаболийный или эвгленоидный, характеризуется волнообразными сокращениями тела. Механизм, лежащий в основе такого движения, пока неясен. Предполагается, что есть связь между метаболизмом и лентовидными белковыми элементами, которые расположены спирально под плазматической мембраной и неплотно соединены друг с другом. С эвгленоидным движением может быть связана и слизь, которая выделяется наружу через крупные везикулы, снабженные выводным каналом.

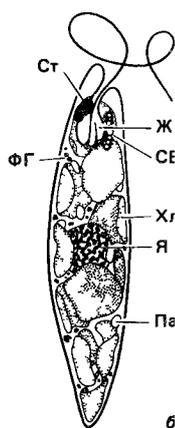
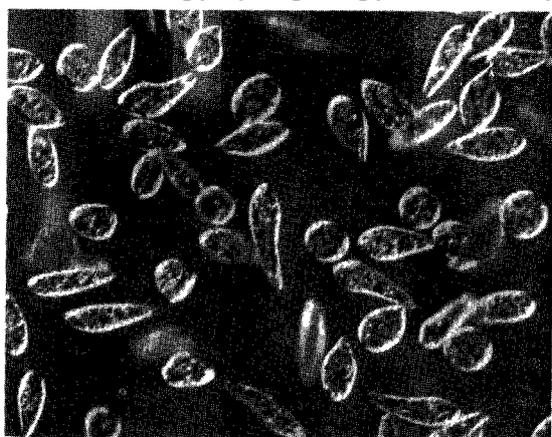


Рис. 26. *Euglenida*: а—изменения формы тела (метаболия) у *Euglena gracilis*; б—строение *E. gracilis*. Х — хлоропласт, Ж—жгутики, Я—ядро, С В—сократительная вакуоль, Па—парамилон, ФГ—фосфолипидные гранулы, Ст—стигма (б-по Лидейлу).

Впрочем, не исключено также, что выделяемый таким образом материал играет роль в образовании стебелька у некоторых видов (*Colasium*). Не все эвгленовые способны к метаболии. Например, представители рода *Phacus* имеют совершенно жесткое тело, а виды

Trachelomonas живут в прочных внеклеточных домиках.

Ядра обнаруживают конденсированные хромосомы и в интерфазе; ядерная оболочка при делении ядра сохраняется. Хлоропласты, если они имеются, содержат хлорофиллы а и Ь. Наряду с автотрофными представителями имеются и гетеротрофные, например *Astasia*. В некоторых случаях развиваются сложные ротовые аппараты, с помощью которых фагоцитируются пищевые частицы.

Примеры: *Euglena*, *Astasia*, *Phacus*.

Отряд *Chrysomonadida*

Внешняя форма представителей этого отряда весьма разнообразна. У многих обнаружены хлоропласты, которые содержат кроме каротиноидов хлорофиллы а и с. Благодаря такому набору фотосинтетических пигментов хризомонады сходны с другими группами водорослей, в особенности с диатомовыми и бурыми водорослями. Не исключено, что они являются филогенетическими предшественниками этих форм. Кроме того, обсуждается возможность происхождения от них некоторых групп солнечников (*Heliozoa*).

Хризомонады, как правило, имеют гетероконтные жгутики. Более длинный жгутик снабжен мастигонемами. Клеточная поверхность не жесткая. Некоторые виды могут в любом месте клетки образовывать псевдоподии для фагоцитирования пищи. Отдельные виды, например *Chrysamoeba* (рис. 27,б), более или менее постоянно пребывают на амeboидной стадии, хотя и тогда еще обнаруживают рудиментарные жгутики. Другие формы снабжены снаружи кремневыми пластинками или иглами или же обитают в домиках (рис. 27, а).

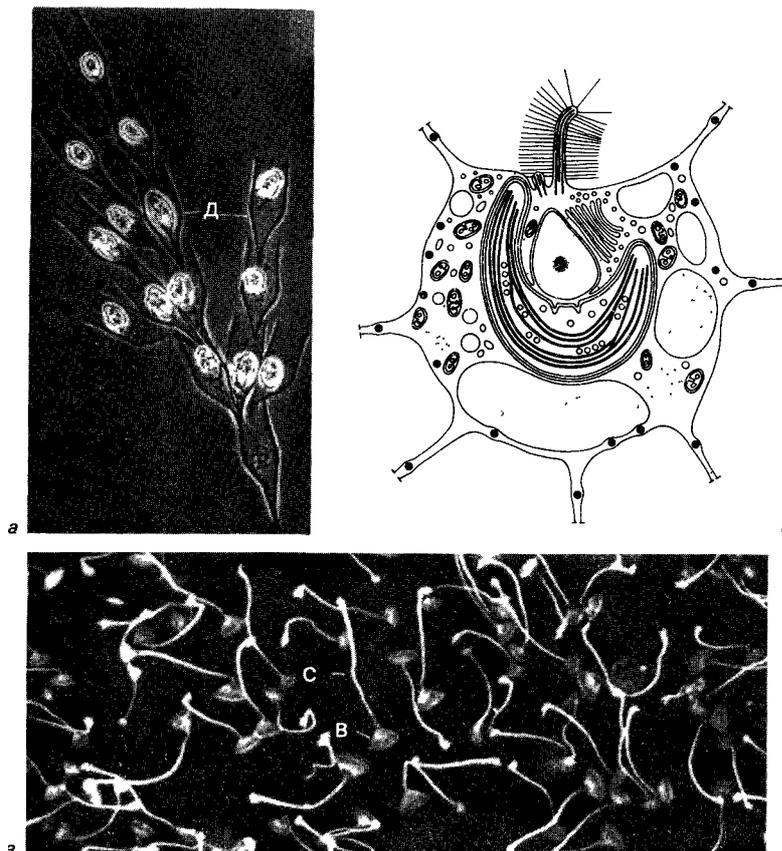


Рис. 27. *Chrysomonadida*: а колония *Dinobryon*, каждая клетка живет в своем домике (Д); б -*Chrysamoeba radians* с типично хризомонадной организацией; в—домики *Poterioochromonas malhamensis* со стебельком (С) и воронкой (В), (а и в-фото В. Херта, Гейдельберг; б -по Хибберду)

Многочисленные хризомонады живут чисто фаготрофно, будучи бесцветными организмами. Известны подвижные и сидячие, равно как одиночные и колониальные формы.

Снабженные хлоропластами *Pedinellida* представляют собой особенно интересную группу, поскольку их длинный жгутик (второй существует лишь в зачаточном состоянии) окружен

жесткими отростками поверхности клетки. Эта клеточная форма напоминает воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellida). Поэтому долгое время предполагали, что между данными отрядами существуют родственные отношения. Однако ультраструктурные исследования показывают, что эти группы нужно четко разграничить.

Примеры: Dinobryon, Mallomonas, Poterioochromonas.

Отряд Heterochlorida (= Xanthophyceae)

Жгутики этих форм гетероконтные. Длинный жгутик усажен мастигонемами; короткий жгутик с базальным утолщением, против которого лежит стигма, локализованная в хлоропласте. От базальных тел отходят четко выраженные корневые структуры. Окраска хлоропластов от зеленой до желто-зеленой; они содержат хлорофилл а и каротиноиды. Известны амебоидные и жгутиковые представители.

Примеры: Rhizochloris, Chloromeson, Heterochloris.

Отряд Chloromonadida

У представителей этого отряда дорсовентральное строение. Напротив брюшной стороны лежит выпуклая спинная сторона. Благодаря пелликуле эта характерная форма клеток относительно постоянна (рис. 28). Жгутики гетероконтные. Направленный вперед жгутик несет мастигонемы. Из пигментов имеются хлорофилл а и каротиноиды. Пластинка, состоящая из элементов аппарата Гольджи, характерным образом в виде шапочки охватывает апикальную область ядра. По крайней мере у *Vacuolaria* крупные везикулы этого аппарата постоянно преобразуются в сократительные вакуоли. В качестве экструсом описываются разновидности веретенообразных трихоцист, функции которых неясны

Примеры: *Gonyostomum*, *Vacuolaria*, *Chattonella*

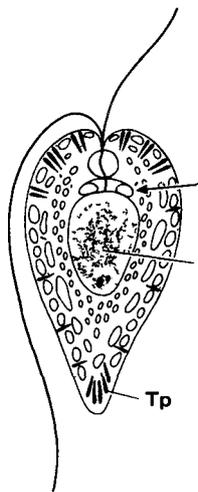


Рис. 28. *Chloromonadida*: *Gonyostomum semen* с типичным кольцом диктиосом (стрелка) над ядром (Я). Тр-трихоцисты

Отряд Prymnesiida (= Haptophyceae)

Оба более или менее сходных жгутика, а также вся остальная поверхность клетки иногда бывают покрыты органическими, в некоторых случаях (у *Coccolithinidae*) обызвествленными чешуйками. Между двумя жгутиками находится третья органелла гаптонема (рис 29). Она представляет собой прикрепительное образование, отчетливо отличающееся по своей структуре от жгутика. На ее поперечном срезе видны 6 или 7 серповидно расположенных микротрубочек, которые окружены цистерной эндоплазматической сети. Гаптонема может закручиваться спирально. Хлорофиллы а и с, характерные для хлоропластов этого отряда жгутиконосцев, маскируются каротиноидами, так что клетка часто приобретает желтую или коричневую

окраску Примнезиевые могут составлять, особенно в тропических морях, существенную часть фитопланктона.

Примеры: *Chrysochromuhna*, *Coccolthus*, *Prymnesium*

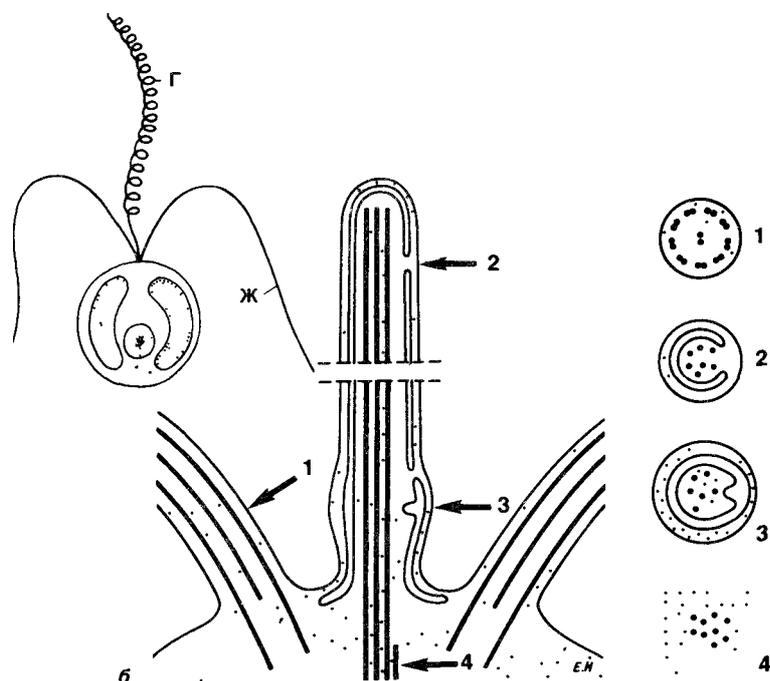


Рис. 29. *Prymnesiida*: а-гаптонема (Г) между двумя жгутиками (Ж), 1- 4- поперечные срезы жгутика с 9 + 2-расположением микротрубочек (1) и гаптонемы с неправильно расположенными микротрубочками и ЭС цистерной (2- 4); б- схема жгутиков и гаптонемы с указанием мест, к которым относятся срезы 1- 4 (по разным авторам)

Отряд Volvocida (соответствует части Chlorophyceae)

Для вольвоксовых характерны 2 или 4 изоконтных жгутика. Эти жгутиконосцы имеют постоянную форму благодаря присутствию клеточной стенки. Хлоропласты травянисто-зеленого цвета содержат из фотосинтезирующих пигментов хлорофиллы а и б. Наряду с одноклеточными представителями (например, *Chlamydomonas*) отчетливо прослеживаются тенденции к развитию многоклеточности путем возникновения колоний со все увеличивающимся числом индивидов (например, *Gonium*, *Eudorina*, *Pleodorina*, *Volvox* рис. 30). Предполагается, что от этого отряда началось филогенетическое развитие высших наземных растений. Некоторые виды бесцветны и питаются гетеротрофно (например, *Polytoma* и *Hyalogonium*)

Примеры : *Chlamydomonas*, *Stephanoiphaera*, *Volvox*

Отряд Prasinomonadida

Как правило, имеется 4 одинаковых жгутика, берущих начало на дне апикальной выемки. Встречаются, однако, формы с двумя, восемью или только одним жгутиком. Характерно, что жгутики покрыты нежными чешуйками и волосками (но не мастигонемами) из органического материала (рис 31). Остальная часть клетки также покрыта в один или несколько слоев сходными чешуйками, которые видны только под электронным микроскопом. В основном по наличию этих чешуек прасинонад отделяют от зеленых водорослей, с которыми они имеют ряд общих черт, например одинаковые пигменты фотосинтеза и сходную структуру хлоропластов.

Однако обнаружены как *Chlorophyceae* с аналогичными чешуйками, так и прасинонады без таких наружных структур. Поэтому скоро, вероятно, будет предпринята ревизия этой

части системы простейших. У некоторых видов прازیномонад обнаружены экструсомы, сравнимые с эжктосомами криптомонад.

Примеры: *Platymonas*, *Heleromcistix*, *Pedinomonas*.

Отряд Silicoflagellida

Бедный видами отряд морских жгутиконосцев. Клетки имеют кремнеземный скелет звездчатой формы, по меньшей мере отчасти внеклеточный. Наряду с многочисленными, чрезвычайно тонкими псевдоподиями имеется один-единственный жгутик (рис. 32). Количественный и качественный расцвет Silicoflagellida приходится на третичный период. Хотя сегодня существует только один или два рода с очень немногими видами, среди них известны как автотрофные, так и гетеротрофные формы.

Пример: *Dictyocha*.

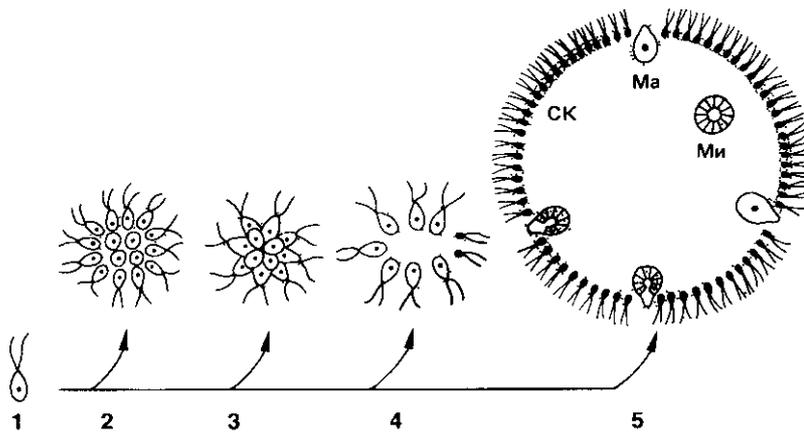


Рис. 30. Volvocida: эволюция колоний вольвоксовых от *Chlamydomonas* (1) через *Gonium* (2), *Pandorina* (3) и *Eudorina* (4) до *Volvox* (5). У *Eudorina* есть несколько соматических клеток (выделены черным); у *Volvox* наряду с множеством соматических клеток (СК) есть микрогаметы (Ми) и макрогаметы (Ма) (по Пиккетт-Хинсу).

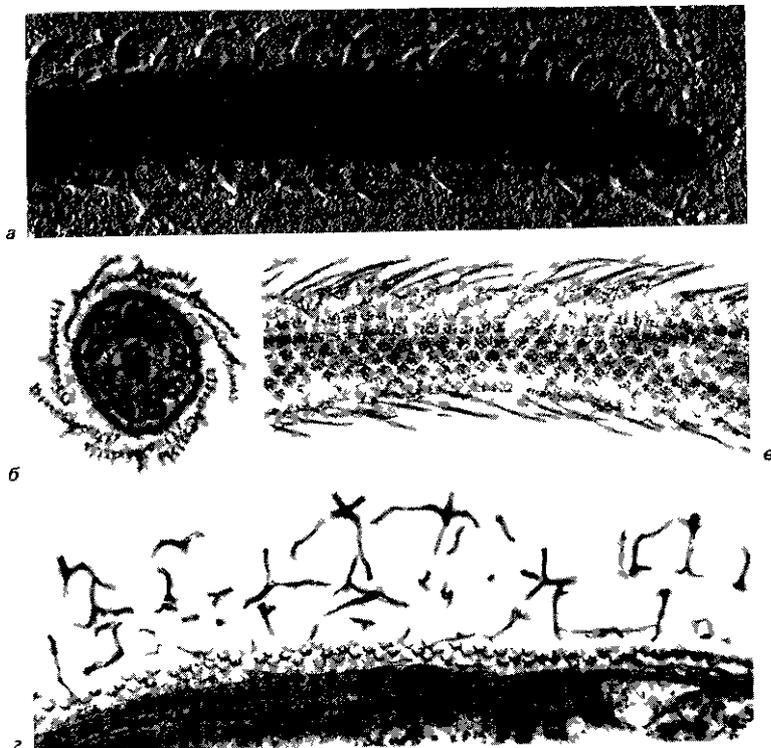


Рис. 31. Prasinomonadida; их типичный признак - шейки на жгутиках (а-б) и поверхности тела (в): а- *Mantoniella squamata*, б- *Mamiella gilvi*, в и г - *Pyramimonas tetrahynchus* (фото Э. Меструна, Копенгаген).

Класс Zoomastigophorea

Ни одна из групп этого класса не имеет способных к фотосинтезу представителей. Подавляющее большинство зоофлагеллят ведет паразитический образ жизни. Хоанофлагелляты - единственный отряд этого класса, для которого известны только свободноживущие представители.

Существует, впрочем, ряд хорошо изученных бесцветных свободно-живущих жгутиконосцев, которых еще предстоит отнести к тому или иному высшему таксону-например, широко распространенные виды *Vicosia* и менее известные виды *Rhipidodendron*. Может быть, эти и некоторые другие формы-единственные реликты каких-то до сих пор неизвестных групп *Zoomastigophorea*. При различении отрядов зоофлагеллят учитываются форма тела, число и форма жгутиков, а также наличие добавочных органелл движения.

Отряды: Choanoflagellida Diplomonadida,
 Kinetoplastida Qxymonadida,
 Proteromonadida Trichomonadida,
 Retortamonadida Hypermastigida.

Отряд Choanoflagellida

Воротничковые жгутиконосцы - очень мелкие нежные клетки, образующие только один жгутик на переднем конце. Основание жгутика окружено венчиком тонких по отдельности различимых только под электронным микроскопом микроворсинок (рис. 33), которые под световым микроскопом выглядят как сплошной воротничок. Жгутик создает ток воды, причем вода проходит через промежутки между микроворсинками. Здесь пищевые частицы отфильтровываются и фаюнируются.

Хотя эти организмы очень малы, они широко распространены как в пресной, так и в морской воде. Часто они дополнительно образуют домики. У морских видов обычно имеются массивные силикатные иглы, которые более или менее тесно связаны между собой и вместе образуют раковинку или домик (рис. 33).

Морфологическое сходство между хоанофлагеллятами и хоаноцитами губок очевидно. Их родственные отношения дополнительно подтверждаются еще способностью обоих типов клеток метаболизировать кремниевую кислоту. Наконец, важным аргументом в пользу происхождения губок от хоанофлагеллят считается существование образующих колонии видов в таких родах, как *Protospongia* и *Sphaegoeca*, а также сидячих представителей рода *Codosiga*.

Примеры: *Monosiga*, *Salpingoeca*.

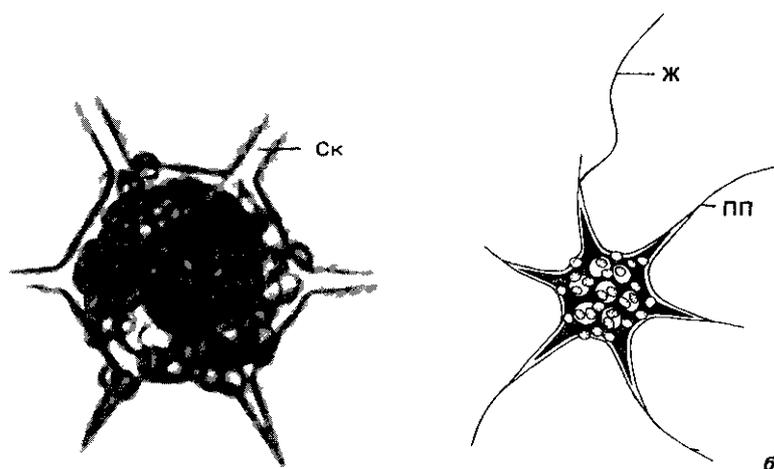


Рис. 32. *Silicoflagellida*: *Distephanus speculum* с кремневым скелетом (Ск), жгутиком (Ж) и псевдоподиями (ПП) (а-из книги: G. Drebes. *Marines Phytoplankton*, Thieme, Stuttgart 1974).

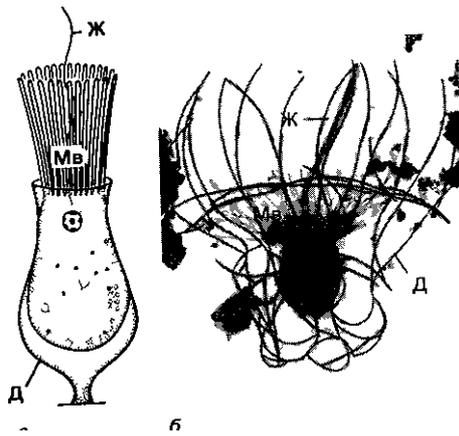


Рис. 33. Choanoflagelida: а - *Salpingoeca amphoroideum* домике (Д), воротничок состоит из микроворсинок (Мв), Ж – жгутик; б - *Acanthoecopsis apoda* с домиком (Д) из силикатных игл. видны жгутик (Ж) и микроворсинки воротнички (Мв). (а–по Греллю; б–фото Б. С. К. Леобитера, Бирмингем).

Отряд Kinetoplastida

Характерной структурой этого отряда жгутиконосцев, дающей ему название, является кинетопласт (рис, 34). Это четко выраженное скопление ДНК в специализированной области митохондрии (которая здесь всегда единственная). Кинето пластиды делятся на два больших подотряда-Vodonina и Труpanosomatina.

Vodonina-преимущественно свободно- живущие, реже паразитические формы с двумя жгутиками в то время как Труpanosomatina имеют, как правило, только один жгутик. Обращенный назад жгутик содержит наряду с аксонемой также параксиальный тяж, особенно у паразитических видов. Этот жгутик тесно прилегает к поверхности тела и образует ундулирующую мембрану. Последняя способствует извивающемуся движению всего организма, что может давать локомоторное преимущество паразитическим формам, живущим в относительно вязких средах.

Не исключено, что кинетопластиды филогенетически близки к эвгленовым или динофлагеллятам. Это предположение основывается на следующих общих признаках и соответствиях: все три группы имеют в жгутике параксиальный тяж сравнимой структуры; мастигонемы на жгутике расположены обычно в один ряд; клеточный кортекс укреплен многочисленными микротрубочками; жгутики (число которых исходно равно двум) отходят на дне жгутикового кармана, причем вблизи этой зоны фагоцитируется и пища; у многих форм имеются укрепленные микротрубочками ротовые аппараты, наконец, налицо известные аналогии в ходе ядерного деления



Рис. 34. Kinetoplastida: Vodo с кинетопластом (Кп) в митохондрии; Д диктиосома, РА ротовой аппарат

Bodonina - широко распространенные организмы, живущие почти во всех экотопах (рис 35) Из-за очень малых размеров они часто остаются незамеченными. Часто их можно легко узнать на основании всего нескольких признаков. Так например, *Bodo saltans*, по танцующе-прыгающему движению, а *Rhynchomonas nasuta* по выступу в форме носика на переднем конце клетки.

Trypanosomatina - очень хорошо приспособленные к хозяевам паразиты, которые поражают человека, животных, растения и даже других протистов (рис 36). Они проходят определенный цикл развития, который за несколькими исключениями, характеризуется сменой хозяев и жизненных форм. Различные формы обозначаются в зависимости от места отхождения жгутика как

крипто- или амастиготы

(= лейшманиальные формы, лишенные жгутика), промастиготы

(= лептомонадные формы со жгутиком на переднем конце клетки),

эпимастиготы

(= критидиальные формы со жгутиком, отходящим от середины клетки перед ядром) и

трипомастиготы

(= трипаносомные формы со жгутиком, отходящим на заднем конце клетки) (рис 37). Все эти формы могут чередоваться в жизненном цикле одного вида. Типичный жизненный цикл представлен на рис.37. В табл.3 сведены важнейшие данные о наиболее существенных возбудителях болезней из родов *Trypanosoma* и *Leishmania*.

Trypanosomatina избегают иммунной защиты своего хозяина путем, возможно генетически запрограммированного изменения свойств клеточной поверхности (гликокаликса).

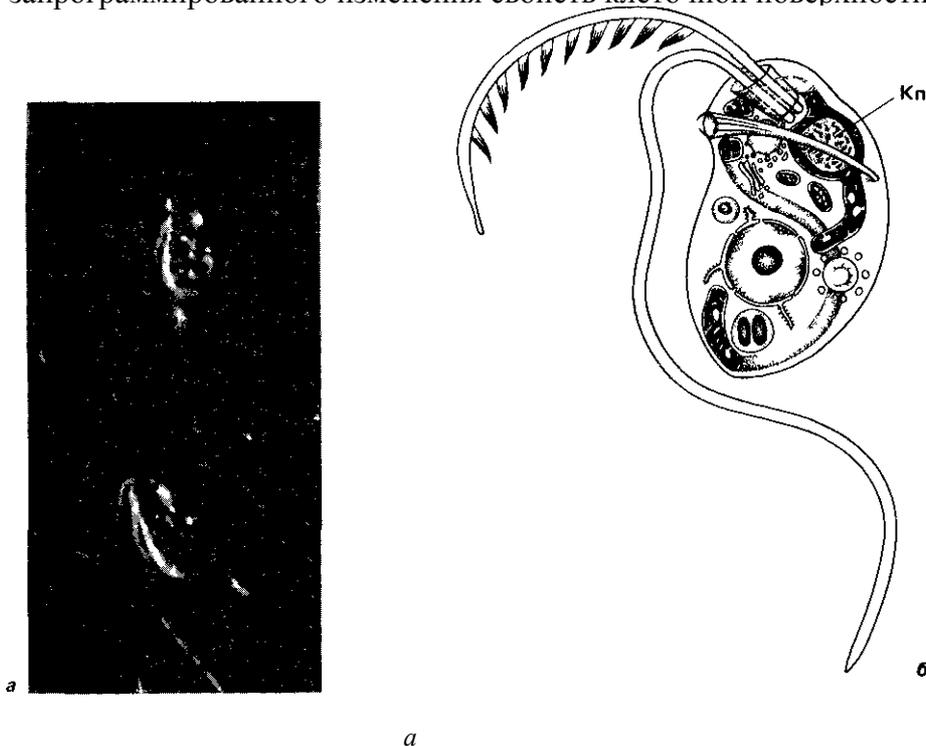


Рис. 35. *Bodo (Bodonina)* на микрофотографии (а) и на схеме (б). Кп- кинетопласт (б- по Фиккерману)

Преодолевшие иммунный барьер организмы становятся источником развития новых популяций. Такие изменения клеточной поверхности могут многократно следовать друг за другом. Это считается причиной приступов болезни, возникающих повторно с неправильными интервалами.

Примеры: *Bodo*, *Trypanosoma*, *Leishmania*

**Важные виды родов *Tsetse* и *Leishmania*
(по Мельхорну и Пекарскому)**

Таблица 3

Вид	Хозяин	Болезнь	Симптомы	Переносчик	Распространение
<i>T. brucei brucei</i>	Лошадиные, свиньи, грызуны, жвачные	Нагана	Лихорадка, Энцефалит, параличи	Виды <i>Glossina</i>	Тропическая Африка
<i>T. brucei gambiense</i>	Человек, обезьяны	Сонная болезнь (хронический вариант)	Набухание шейных Фатических узлов, отеки, Фалит, лихорадка,	Виды <i>Glossina</i>	Западная Африка
<i>T. rhodesiense</i>	Человек, в эксперименте - крыса	Сонная болезнь (острый вариант)	Сонливость	Виды <i>Glossina</i>	Восточная Африка
<i>T. congolense</i>	Жвачные, хищные	Нагана	Лихорадка, Анемия	Виды <i>Glossina</i>	Заир, Зулунд (ЮАР)
<i>T. cruzi</i>	Человек, домашние животные	Болезнь Чагаса	Отеки, миокардит, поражение ЦНС	Виды <i>Triatoma</i> и <i>Rhodnius</i>	Южная Америка
<i>T. equinum</i>	Лошадиные, крупный рогатый скот, водосвинки	Параличи, слабость в конечностях	Лихорадка,	Виды <i>Tabanus</i>	Южная и Центральная Америка

<i>T. equiperdum</i>	Лошадиные	Случайная болезнь	Отеки половых органов, параличи	Механически при случке	Средиземно море, Индия, Ява, Африка
<i>T. evansi</i>	Лошадиные, собаки	жвачные, Сура	Лихорадка, малокровие	отеки, Виды <i>Tabanus</i> и <i>Stomoxys</i> ,	Индия, Африка, Сибирь, Австралия, Южная и Центральная Америка, Азия
<i>L. brasiliensis</i>	Человек	Лейшманиоз слизистых оболочек	Поражения кожи, слизистых, хрящей	Виды <i>Phlebotomus</i>	Бразилия, Мексика, Перу
<i>L. donovani</i>	Человек, в эксперименте хомячок	Кала-азар висцеральный лейшманиоз	Отеки селезенки и печени, лейкопения	Виды <i>Phlebotomus</i>	Ближний Восток, Южная Америка, Индия
<i>L. tropica</i>	Человек -	Кожный лейшманиоз, восточная язва	Локальные кожи	Виды <i>Phlebotomus</i>	Средний Восток

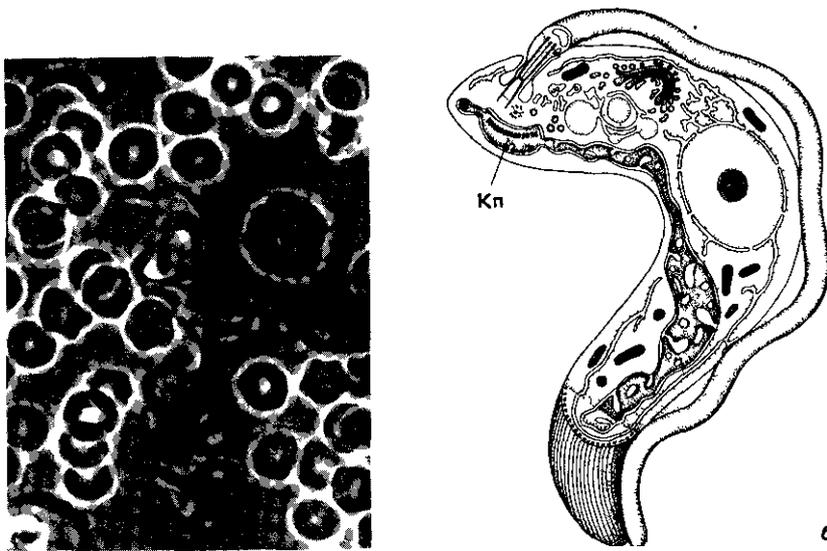


Рис. 36. Trypanosomatina: а- живые *Trypanosoma brucei* среди эритроцитов; б- ультраструктура *Trypanosoma congolense*. Кп – кинетопласт (б-по Фиккерману)

Отряд Proteromonadida

Обнаруживаются одна или две пары гетеродинамных жгутиков без параксиального тяжа. Единственная митохондрия окружает ядро. Аппарат Гольджи охватывает лентовидный ризопласт. Эти простейшие часто обитающие в прямой кишке саламандр и ящериц, способны образовывать цисты.

Примеры: *Proteromonas*, *Karotomorpha*

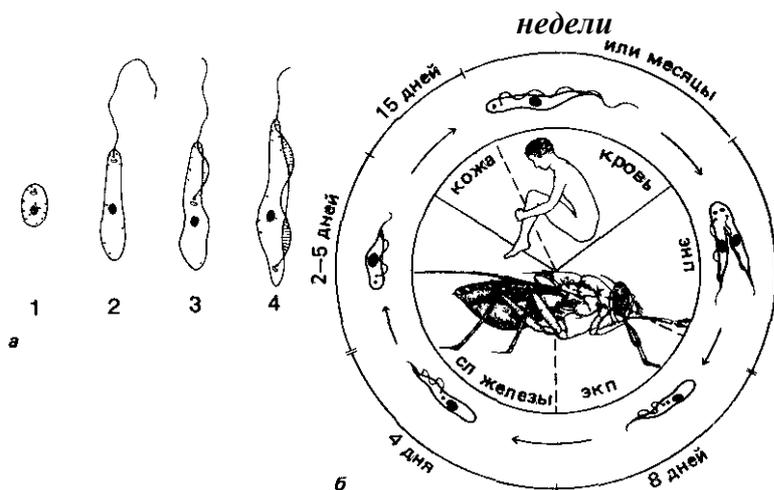


Рис. 37. Trypanosomatina: а- модификационные формы трипаносомовых: 1- амасстигота (криптомасстигота лейшманиальная форма), 2- промасстигота (лентомонадная форма), 3- эпимасстигота (критидиальная форма), 4- трипомасстигота (трипаносомная форма); б- цикл развития *Trypanosoma brucei gambiense*, возбудителя африканкой сонной болезнью (б- по Денгесу). ЭНП- эндоперитрофическое пространство, ЭКТ- эктоперитрофическое пространство СЛ- слюнные

Отряд Retortamonadida

Жгутиконосцы, живущие в кишечнике беспозвоночных и позвоночных, имеют от двух до четырех жгутиков. Один жгутик направлен назад и проходит в желобке тела. Здесь наблюдается эндоцитозная активность (рис 38). От базальных телец жгутиков отходят некоторые скелетные элементы. Митохондрии и диктиосомы у этих организмов не найдены. Пока нет данных о том, что эти одноклеточные могут быть патогенными

Примеры: *Retortamatus*, *Chilomastix*

Отряд Diplomonadida

Этих жгутиконосцев можно рассмагивать как удвоенных ретортамонад. В большинстве случаев имеется 8 жгутиков, которые расположены двумя группами по 4, связанными каждая с одним из двух ядер клетки. Каждая группа жгутиков сопровождается желобком на теле. Известно очень мало свободноживущих дипломонад. Представители известного рода *Giardia* (или *Lambia*) обладают присоской, с помощью которой они могут закрепляться в кишечнике человека, обезьян и свиней (рис 39). Эти паразиты, впервые описанные Левенгуком, могут встречаться в виде столь плотных популяций, что блокируют всасывающую поверхность кишки и тем самым существенно затрудняют поступление питательных веществ в организм хозяина. Кроме того, они вызывают кровавые поносы-лямблиозную диарею. Заражение происходит цистами, которые массами выделяются больным

Примеры: *Giardia*, (*Lambliia*), *Trepomonas*, *Hexaimta*

Отряд Oxymonadida

Жгутиконосцы живущие исключительно в кишечнике питающихся древесиной насекомых (например, термитов и тараканов) и встречающиеся там в массовом количестве. Хотя и допускается, что они участвуют в разложении целлюлозы, их фактическая роль в этом процессе все еще остается невыясненной. В типичном случае имеются одно ядро и четыре жгутика (рис 40). Особым признаком этих жгутиконосцев является проходящий вдоль тела подвижный аксостиль. Он состоит из лент микротрубочек, начинающихся от кинетосом жгутиков. Изгибания аксостилья приводят к змеевидному движению самого жгутиконосца. У этих организмов не находят митохондрий и диктиосом

Примеры: *Oxymonas*, *Pvrsonympha*, *Saccinobaculus*

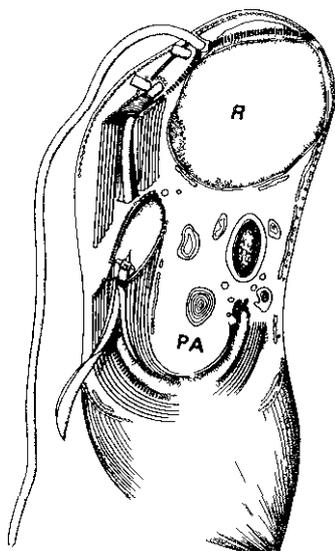


Рис. 38. *Retortamonadida*: *Retortamonas* со сравнено сложным ротовым аппаратом (РА) Я-ядро (по Брюжжероллю)

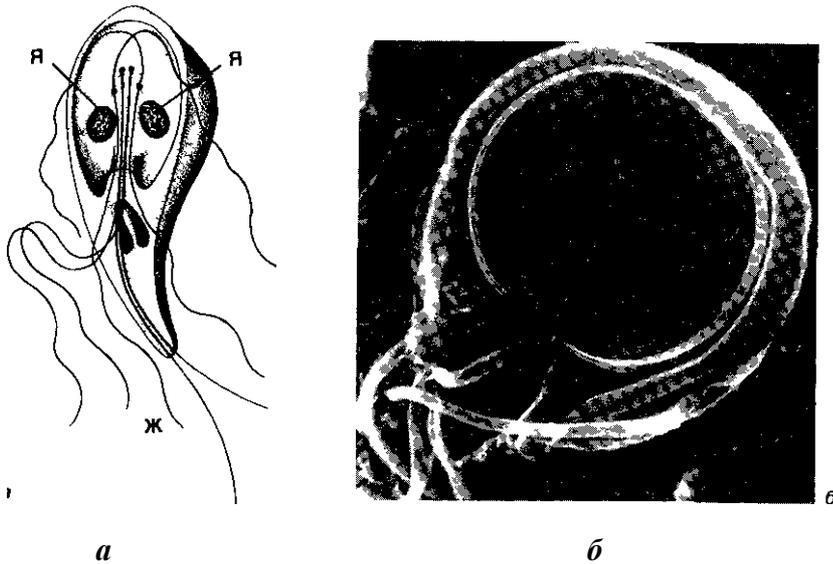


Рис. 39. Diplomonadida: а- Giardia (Larnblia) с двумя ядрами (Я) и восемью ж у тиками (Ж); б првоиha Giardia (а и кн K.G. Grell Unterreich Protozoa Einzeller oder Urtiere. In; Lehrbuch der Spezilen Zoologie, 4 Aufl., herausgegeben van H. E. Gruner, Fischer, Stuttgart, 1980; б- фото Д. В. Холбертона, Гульь)

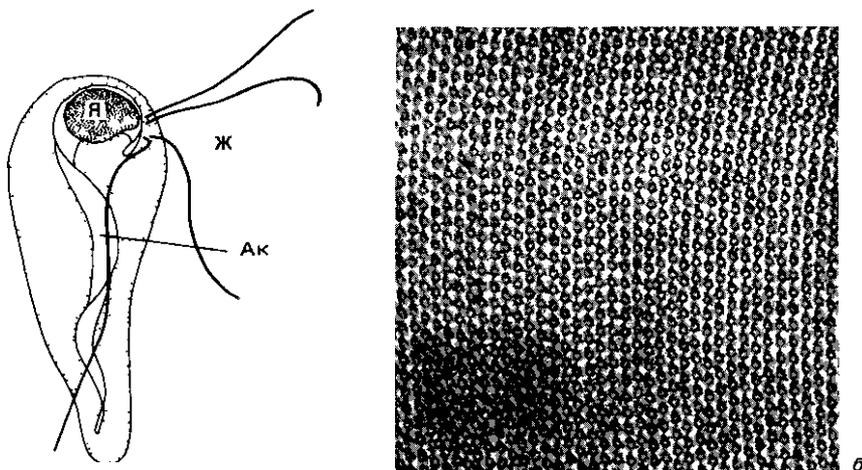


Рис. 40. Охумонадид: а- оксимонада с четырьмя жгутиками (Ж) и одним подвижным аксостилем (Ак); б- часть поперечного среза аксостилия Saccinobacculus, состоящего из многочисленных микротрубочек (б- фото Р. А. Благуда Шарлотсвилл)

Отряд Trichomonadida

Для облигатно паразитических трихомонад типично наличие 4- 6 жгутиков (рис 41). Один из жгутиков проходит вдоль тела к заднему концу клетки и образует вместе со складкой плазмалеммы ундулирующую мембрану. По-видимому эта органелла служит опорой при движении одноклеточного. Аксостиль у этих организмов не совершает активных движений. Аппарат Гольджи часто очень крупный. Митохондрий нет; вместо них имеются гидрогеносомы- органеллы, окруженные всего одной простой мембраной и не обнаруживающие никаких особенных внутренних структур.

Многие трихомонады могут причинять значительный вред Однако болезненное состояние хозяина вызывается в конечном итоге не прямым патогенным воздействием а вторичными

явлениями в форме бактериальных инфекций и т. п. *Trichomonas vaginalis* обитает в мочеполовой системе человека (во влагалище у женщин, в уретре и простате у мужчин). *Trichomonas hominis* -вероятно единственный вид трихомона из пищеварительного тракта человека может быть причиной упорных поносов.

Примеры : *Trichomonas, Histomonas, Monocercomonas*

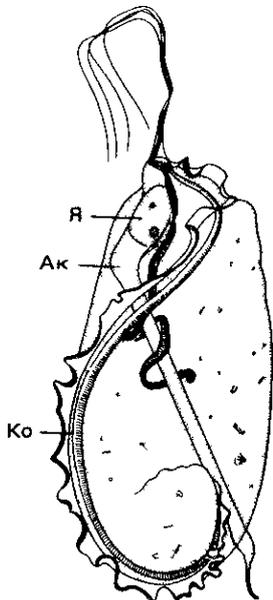


Рис. 41. *Trichomonadida: Trichomonas termopsidis*, Ак- аксостиль, Ко- коста, Я- ядро (по К. Г. Греллю, см. подпись к рис. 39 а)

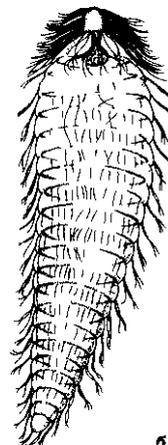


Рис. 42. *Hypermastigida: а- гипермастигиды из кишечника термита Kaloterme flavicollis; б- Teratonympha mirabilis* (б- по К. Г. Греллю см. подпись к рис 39 а)

Отряд *Hypermastigida*

Подобно гораздо более мелким оксимонадовым, представители этого отряда живут в кишечнике древесиноядных насекомых, и в их случае прямое участие в переваривании целлюлозы точно не доказано.

Термин "*Hypermastigida*" («многожгутиковые») обусловлен тем, что данные жгутиконосцы часто имеют весьма многочисленные жгутики (рис 42). Как и у трихомонад митохондрии отсутствуют. Часто имеются довольно крупные диктиосомы, которые нередко окружают неподвижный аксостиль.

Гипермастигиды, как трихомонады, обладают четырьмя «привилегированными» жгутиками,

относительное положение которых сравнимо в обеих группах. Отходящие от этих кинетосом корневые структуры у обоих отрядов также почти идентичны. Эти совпадения привели к тому, что трихомонад и гипермастигид объединяют в общий надотряд Parabasalidea.

Примеры: Lophomonas, Joenia, Barbulanympha

Подтип Opalinata

Класс Opalinatea

Отряд Opalinida

Подтип Opalinata включает только один класс Opalinatea с одним отрядом Opalinida. Эти относительно крупные организмы густо усажены короткими жгутиками, которые расположены рядами и бьют метахронально (рис 43). Данные одноклеточные, живущие как эндокомменсалы, в особенности в лягушках, долгое время рассматривались как связующее звено между жгутиконосцами и инфузориями. Этой точки зрения нельзя более придерживаться по следующим (наряду с другими) причинам. Ядра опалиновых, хотя часто и множественные, всегда идентичны друг другу (ядерно дуализма нет) Плоскость деления проходит продольно между рядами жгутиков. Инфрацилиатура четко отличается от встречающихся у инфузорий структурных элементов.

Жизненный цикл опалиновых довольно сложен (рис 43, б). Трофические формы можно почти всегда найти во взрослых хозяевах. Однако во время спаривания амфибий одноклеточные размножаются путем быстро чередующихся продольных и поперечных делений. Получающиеся в результате организмы имеют лишь небольшое число ядер и только несколько рядов жгутиков. Предполагают, что это быстрое размножение индуцируется и контролируется гормонами хозяина.

Мелкие, возникшие при делении клетки затем образуют цисты с 3- 6 ядрами, которые выделяются лягушкой. Цисты, которые могут переживать несколько недель в воде, проглатываются головастиками. В их кишечнике опалиновые эксцистируются и после нескольких продольных

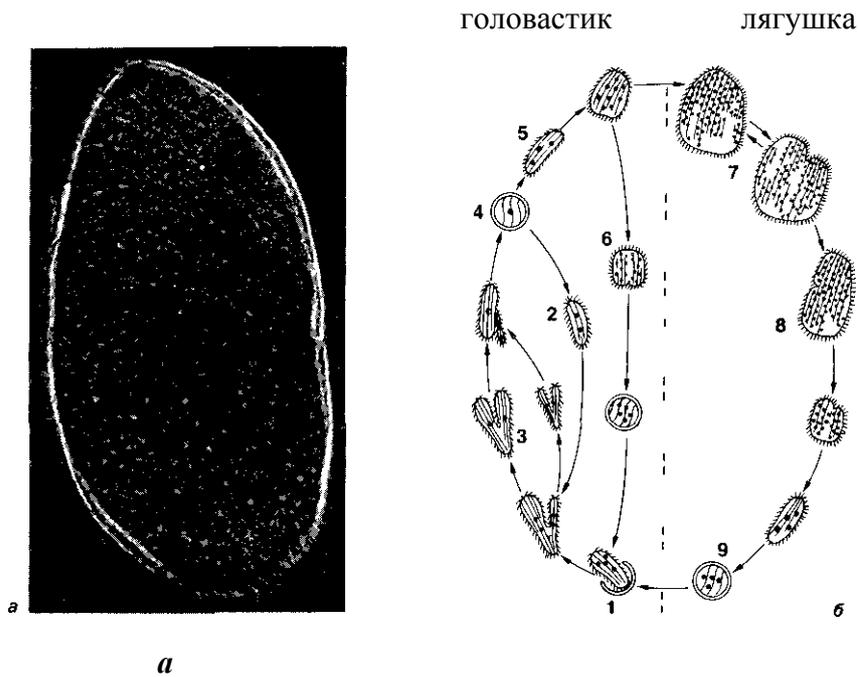
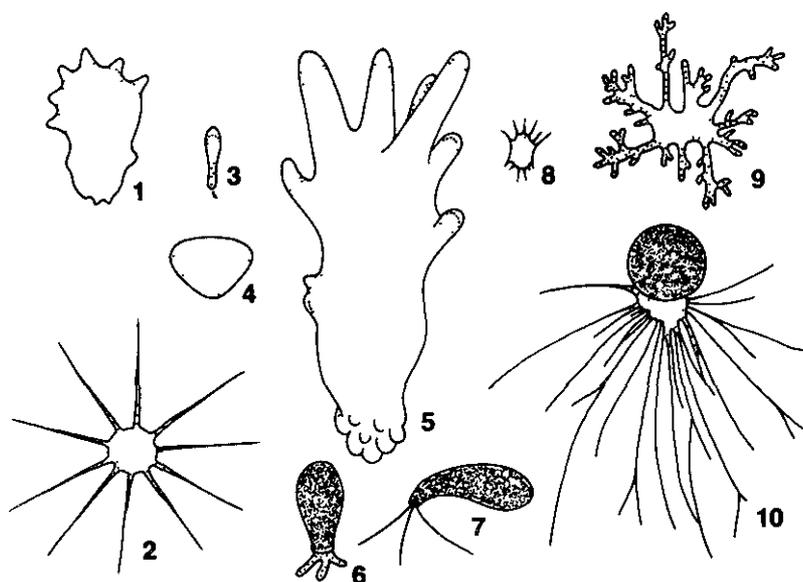


Рис. 43. Opalinida: а- *Opalina ganagum* из прямой кишки лягушки; б- цикл развития *Opalina*: из проглоченной головастиком цисты выходит особь *Opalina* (1), которая после деления: или развивается непосредственно в гамонты (2), или образует одноядерные гаметы (3), сливающиеся друг с другом, причем зигота инцистируется (4). В другом головастике из этой цисты снова выходит особь *Opalina* (5), которая либо развивается после нескольких делений в мелкую трофическую форму (6) и снова инцистируется, либо вырастает в обычную крупную трофическую форму (7). Последняя размножается делением (8), и наконец ее потомки инцистируются (9). Цисты выделяются лягушкой и заглатываются головастиками замыкая тем самым цикл (6- по Г Вессенбергу)

делений (во время которых в ядре вероятно проходят процессы мейоза) образуют тонкие микрогаметы и более крупные макрогаметы. Микро- и макрогаметы сливаются друг с другом и формируется циста, которая затем снова выводится в воду. После повторного заглатывания головастиком и прохождения через его желудочно-кишечный тракт может либо еще раз сформироваться новое поколение гамет либо начаться развитие крупных трофических форм. Кроме того может возникнуть еще и стадия бесполой цисты. Столь различные возможности развития на этом этапе жизненного цикла обеспечивают очевидно очень эффективное заражение головастиков.

Примеры: *Opalina*, *Zelliella*, *Cepedea*



данному экотопу, так как при изменении влажности легко переходят в жгутиковую форму, что ускоряет поиск других местообитаний (рис. 46). В этом их существенное отличие от отряда Amoebida. При высыхании инцистируются.

В этом отряде тоже есть факультативно патогенные формы. Напри-

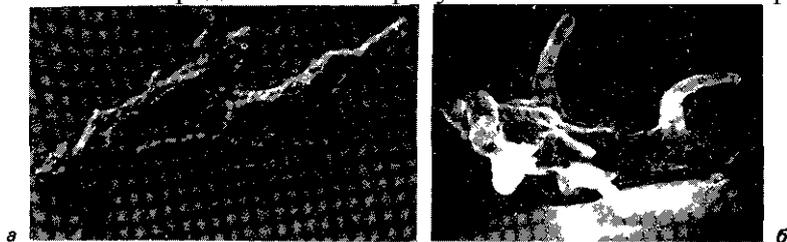


Рис. 45. Amoebida: *Amoeba proteus* под световым (а) и растровым электронным (б) микроскопами. Псевдоподии направлены во все стороны

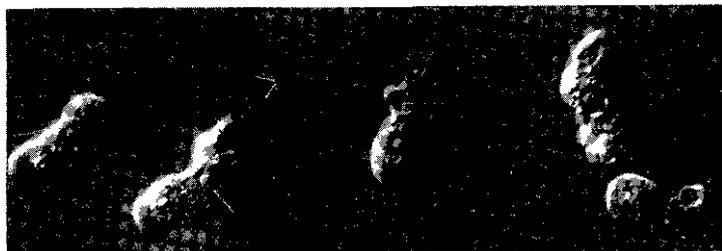


Рис. 46. Schizopyrenida: *Naegleria*, жгутиковая форма со жгутиками (Ж) ядром (Я) и сократительной вакуолью (СВ)

мер, *Naegleria jowleri* может заражать человека в водоемах (преимущественно тропических, но также и европейских). При этом, попадая в носовую полость, она внедряется в ее ткани и затем по обонятельным путям проникает в мозг. В мозговой ткани и цереброспинальной жидкости начинается массовое размножение амёб, ведущее в течение нескольких дней к смерти больного. В настоящее время неясно, в какой степени сходная факультативная патогенность свойственна другим почвенным амёбам

Примеры: *Naegleria*, *Vahlkampfia*

Отряд Pelobiontida

Отряд состоит всего из одного рода Петомуха с единственным видом *P. palustris*. Эта крупная (длиной 1- 2 мм, изредка до 5 мм) амёба живет в пресноводном иле и питается водорослями. В течение длительного времени данная форма считалась одной из примитивнейших эукариот ввиду отсутствия у нее митохондрий, а также, как предполагалось, и микротрубочек. Позже, однако- микротрубочки были обнаружены, а отсутствие митохондрий было объяснено крайней бедностью мест ее обитания кислородом. По-видимому- у этих организмов функцию мито

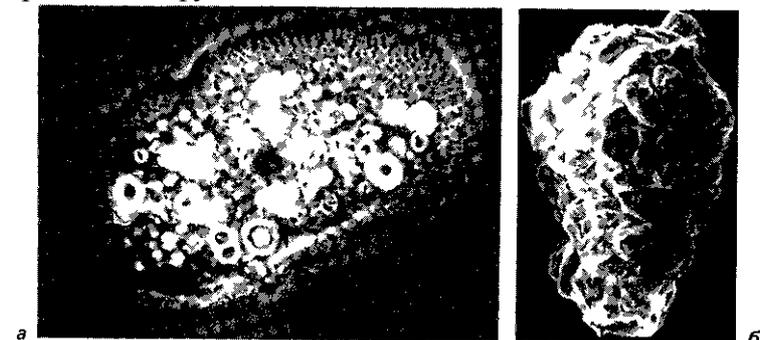


Рис. 47. Arcellinida: а-Cochliopodium со слоем чешуек (Ч); б-домик *Difflugia*.

хондрий берут на себя многочисленные живущие в цитоплазме бактерии.

Пример: Pelomyxa.

Подкласс Testacealobosia

Свободноживущие представители класса Lobosea из пресных и соленых вод с раковинками или другими жесткими оформленными элементами (например, слоями чешуек), расположенными снаружи от плазматической мембраны (рис. 47).

Отряд Arcellinida

Раковинка или оболочка, построенная из органического и, кроме того, часто еще и неорганического материала, имеет единственное отверстие (псевдостом), из которого выходят лопастные псевдоподии. Ряд видов живет во влажных почвах. По-видимому, раковинка обеспечивает им механическую защиту, в особенности в этом экотопе (рис. 48).

Характерный способ передвижения этих раковинных Lobosea состоит в том, что сначала они выпускают псевдоподии, которые затем прикрепляются к субстрату, и, наконец, подтягивают все тело в результате своего сокращения. Подобное шагающее движение, впрочем, встречается и у других саркодовых.

Примеры: *Arcella*, *Cochliopodium*, *Diffugia*.

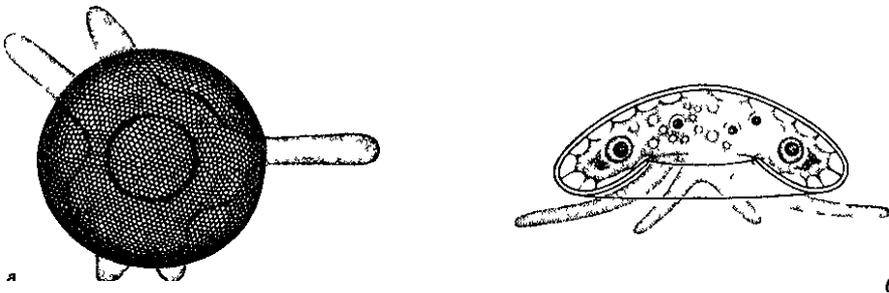


Рис. 48. Arcellinida: *Arcella vulgaris*. вид сверху (а) и сбоку (б) (по К. Г. Греллю, см. подпись к рис. 39, а).

Отряд Trichosida

Пока известно лишь несколько видов, относящихся к этому отряду. Эти морские организмы со сравнительно сложным жизненным циклом имеют волокнистую

дну цикла, по-видимому, пронизана известковыми иглами. Раковинка со многими отверстиями, через которые выпускаются относительно короткие лобоподии.

Пример: *Trichosphaerium*.

Класс Асарпомухеа

Представители этого класса, подразделяемого на отряды Leptomyxida и Stereomyxida, образуют небольшие плазмодии с лопастными псевдоподиями, в которых не удается обнаружить маятниковых движений цитоплазмы. Не известно ни раковинок, ни плодовых тел. Знания о биологии Асарпомухеа еще очень неполны.

Примеры: Leptомуха, Corallомуха, Stereомуха.

Класс Acrasea

Acrasea с единственным отрядом Acrasida—это клеточные слизевики, которые, как и представители следующего класса Eumycetozoea, были названы «слизистыми грибами» или миксомицетами, поскольку образуют в ходе своего цикла развития плодовые тела со спорами, чем на первый взгляд напоминают высшие грибы. Приводимая здесь система слизевиков

ставится некоторыми авторами под сомнение.

Трофические амёбы у акразиевых обнаруживают из-за наличия у них эруптивных лобоподии и некоторых особенностей жизненного цикла сходство с Schizopyrenida. В связи с этим предполагается существование родственных связей между данными группами.

Клетки акразиевых могут агрегировать, не сливаясь друг с другом, и формировать таким образом псевдоплазмодий. Из него в конечном итоге развивается плодовое тело, содержащее споры. Споры являются инцистированными амёбами (рис. 49).

Пример: Acrasis.

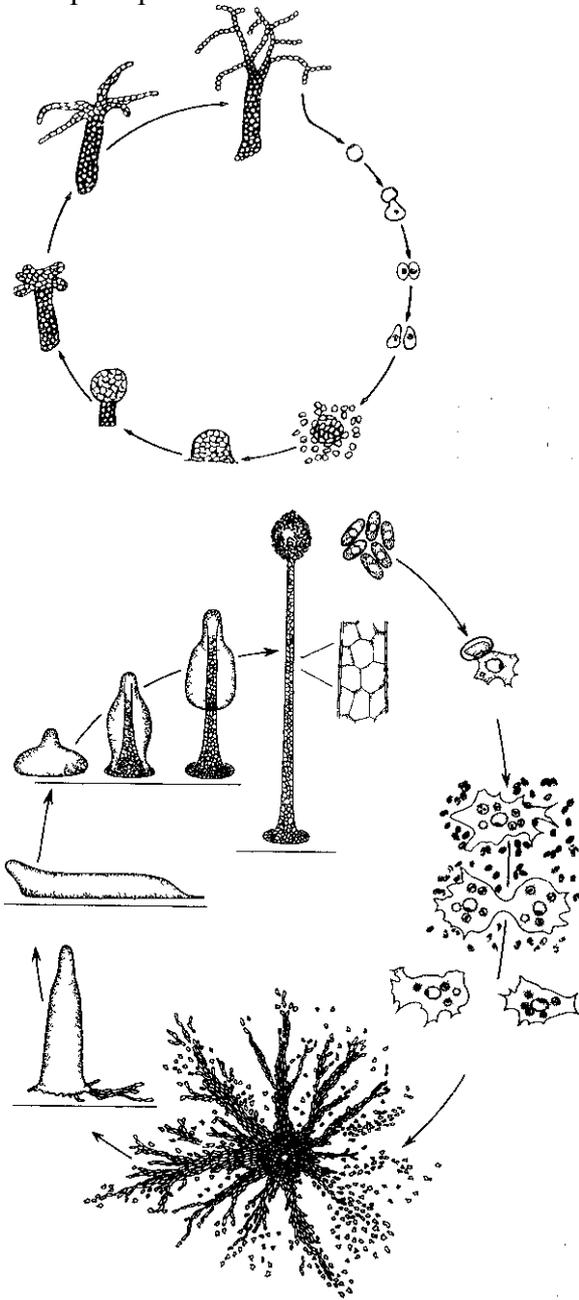


Рис 49. Acrasida: цикл развития *Acrasis rosea* (из кн. Olive et al., *J Protozool.*, 1961 vol. 8 p. 467)

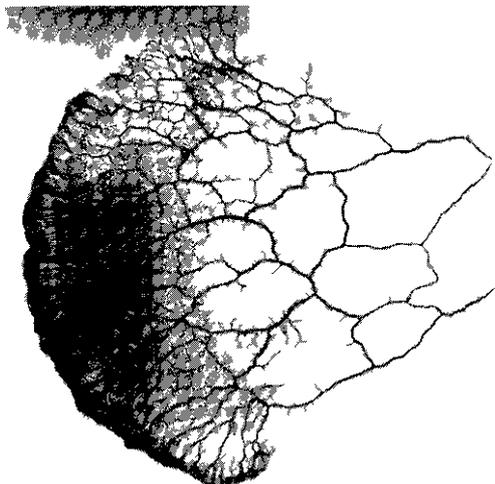


Рис 51. Physarida: плазмодий *Physarum confertum* (из кн. Stiemerling, *Cytobiologie*, 1970, Bd. 1, S. 399)

Класс Plasmodiophorea

Паразиты трофические формы которых живут внутриклеточно в растениях и там же образуют плазмодии. У них известны зооспоры с гетероконтными жгутиками без мастигонем. Предполагается, что эта группа находится в родственных отношениях с грибами.

Примеры: Plasmodiophora, Tetramуха, Spongospora

Класс Eumycetozoea

«Насоящие» слизевики которые отличаются от акразиевых также и тем что на трофической (амебоидной) фазе образуют филоподии и короткие лобоподии

В этом классе известны формы дающие клеточные агрегаты (например Dictyostelium) и формы образующие истинные многоядерные плазмодии (например Physarum). Характерным является формирование плодовых тел. Класс подразделяется на три подкласса (Protostelia, Dictyostelia, Мухогастрия). Важными отличительными признаками при классификации служат форма и окраска спорангиев а также морфология спор.

Заслуживают упоминания отряды Dictyostellida (рис 50) и Physarida (рис 51). С представителями первого из них проведены многочисленные фундаментальные исследования по клеточному узнаванию в то время как некоторые представители второго отряда использовались для изучения общих закономерностей амебоидного движения

Примеры Protostelium, Dictyostelium, Physarum

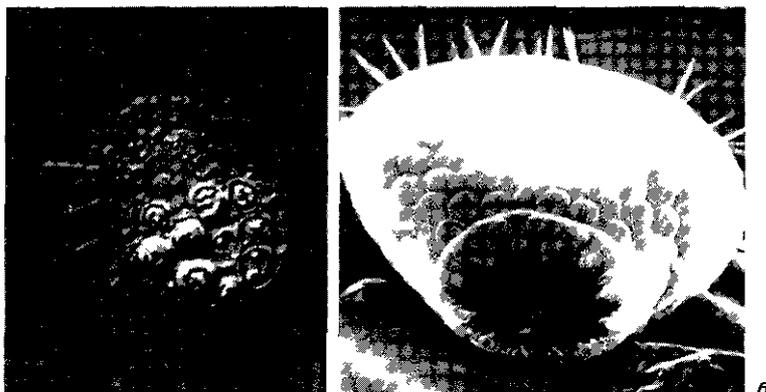


Рис. 52. Filosea: а- Nuclearia; б- Euglypha (б- фото К Рауенбуша, Эрланген)

Класс Filosea

Представители этого класса характеризуются нитевидными псевдоподиями, которые,

впрочем, могут встречаться и у Eumycetozoea. Эти псевдоподии могут быть разветвленными, однако в норме они не анастомозируют, хотя известны и исключения (рис 52). Виды двух отрядов- Aconchulida (без раковинки) и Gromiida (раковинные) живут главным образом в пресной воде

Примеры Nuclearia, Euglypha, Vampyrella

Класс Granuloreticulosea

Класс включает отряды Athalamida, Monothalamida и Foraminiferida. Нитевидные, тонко гранулированные псевдоподии представителей этого класса образуют ветвистую и, как правило, анастомозирующую сеть. В качестве укрепляющих элементов в псевдоподиях могут встречаться микротрубочки, которые, впрочем, не образуют высокоорганизованных структур.

Отряд Athalamida

Домики отсутствуют. Встречаются весьма крупные формы, например Pontомуха диаметром более 10 мм (рис 53). Псевдоподии сильно ветвистые.

Примеры Biomixa, Pontомуха, Arachnula

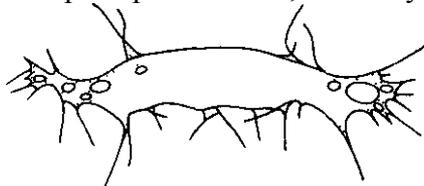


Рис. 53. Athalamida Biomixa

Отряд Monothalamida

Характерная черта представителей отряда однокамерный домик из органического и часто обывествленного материала (рис 54). Иногда в раковинку встраивается инородный материал. Чередование поколений неизвестно. Представители этого отряда живут в пресной и соленой воде.

Примеры Gromia, Lieberkuhnia

Отряд Foraminiferida

Фораминиферы (раковинные корненожки) составляют по числу видов самый большой отряд среди Granuloreticulosea. Раковинки этих организмов очень легко сохраняются в ископаемом состоянии, так что до настоящего времени удалось описать более 30000 ископаемых видов. Число современных, почти исключительно морских видов около 4000.

Раковинка, во многих случаях перфорированная, может быть одно- или многокамерной. Через поры и крупное главное отверстие выходят псевдоподии. Раковинки часто бывают разделены на камеры очень сложным образом, причем стенки еще могут дополнительно быть пронизаны лабиринтом каналов (рис 55). Камеры и каналы наполнены протоплазмой.

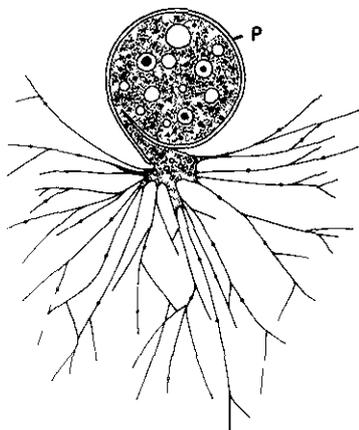
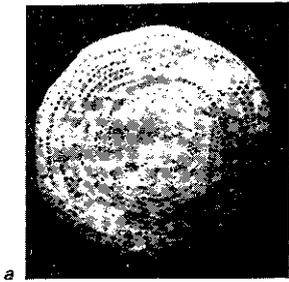
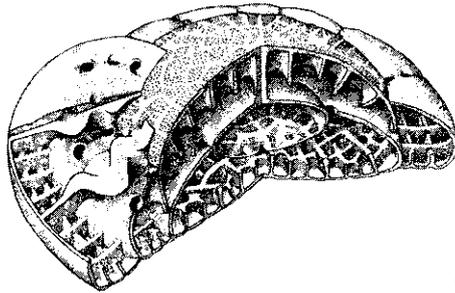


Рис. 54. Monothalamida: (P-раковинка)



а



б

Рис. 55. Foraminiferida: слегка стертая шлифованием раковинка (а) и строение раковинки (б) у *Orbitolina* (б-по Hottinger, в кн.: R.H. Hedley and C.G. Adams, *Foraminifera*, vol. I-III, Academic Press, London. 1974-1978).

Ископаемые фораминиферы пока что были очень надежными индикаторами при стратиграфических исследованиях, например при поисках нефти. Подразделение отряда Foraminiferida на 5 подотрядов (*Allogromiina*, *Textulariina*, *Fusulinina*, *Miliolinina* и *Rotaliina*) основано на строении раковинки.

Известны следующие формы раковинок:

1. Органические, часто однокамерные.
2. Построенные из различных неорганических частиц, вкрапленных в органический матрикс (агломерированные). В этой группе встречаются организмы размером до нескольких сантиметров.
3. Известковые, обычно многокамерные.

Большое разнообразие раковинок фораминифер основывается главным образом на неодинаковом расположении камер. У типа *Nodosira* они собраны в продольные ряды, у типа *Rotalia* располагаются по спирали. Если спираль уложена в одной плоскости, говорят о планоспиральных раковинках, если же спираль объемная (геликоидальная)-о трохоспиральном строении. У типа *Textularia* камеры расположены в 2 или 3 ряда наподобие заплетенной косы. В типе *Planorbulina* они прилегают друг к другу более или менее концентрическими кругами.

Во многих случаях как в псевдоподиях, так и в центральной цитоплазме наблюдались симбиотические зоохлореллы и зооксантеллы (с. 257). В таких случаях раковинки особенно прозрачны. Фораминиферы питаются детритом, протистами и мелкими многоклеточными животными. Пока неясно, какую роль они играют в пищевых цепях моря.

Жизненный цикл некоторых фораминифер характеризуется чередованием половых и бесполов поколений (рис. 56). Гаметы, как правило, несут жгутики. На определенных фазах развития может возникать ядерный дуализм.

Примеры: *Allogromia*, *Textularia*, *Triloculina*.

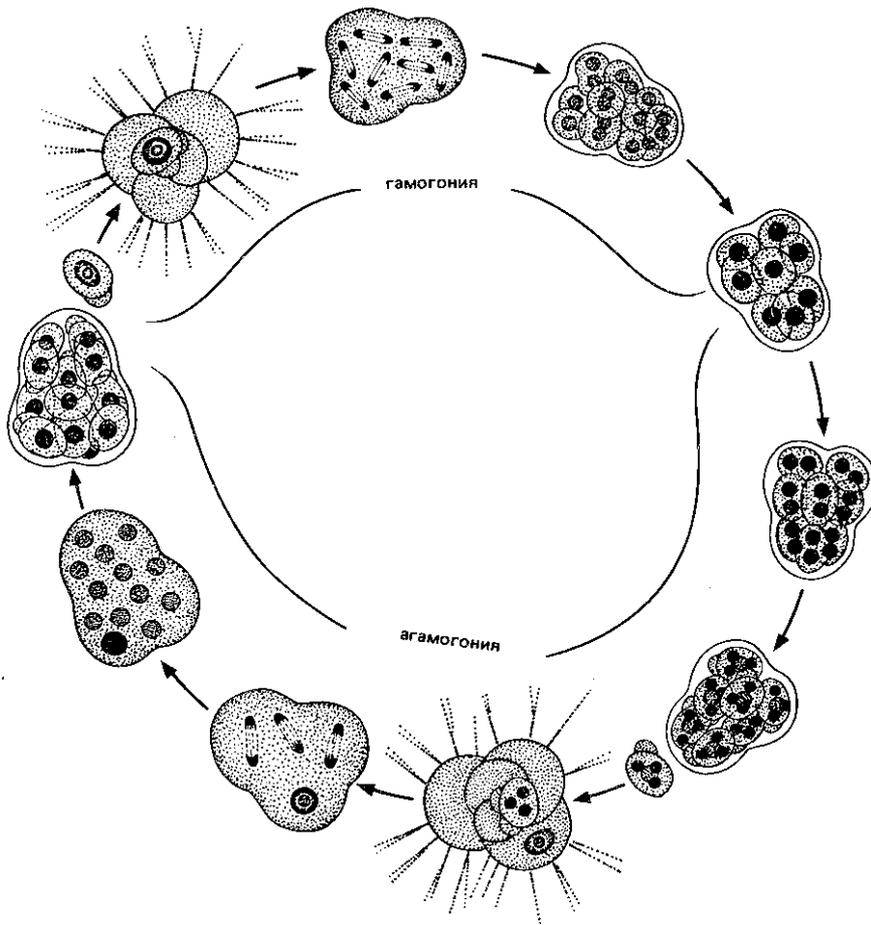


Рис. 56. Foraminiferida: цикл развития *Rotaliella* (по К.Г.Греллю, см.подпись к рис. 39,а).

Надкласс Actinopoda

Псевдоподии этих саркодовых укреплены высокоорганизованными пучками микротрубочек и называются аксоподиями. Микротрубочки собраны в геометрически правильные агрегаты (рис. 57), строение которых специфично для разных таксонов (рис. 58). Аксоподии расположены радиально и, как правило, способствуют у планктонных организмов парению в воде. Кроме того, они используются для улавливания добычи и приема пищи.

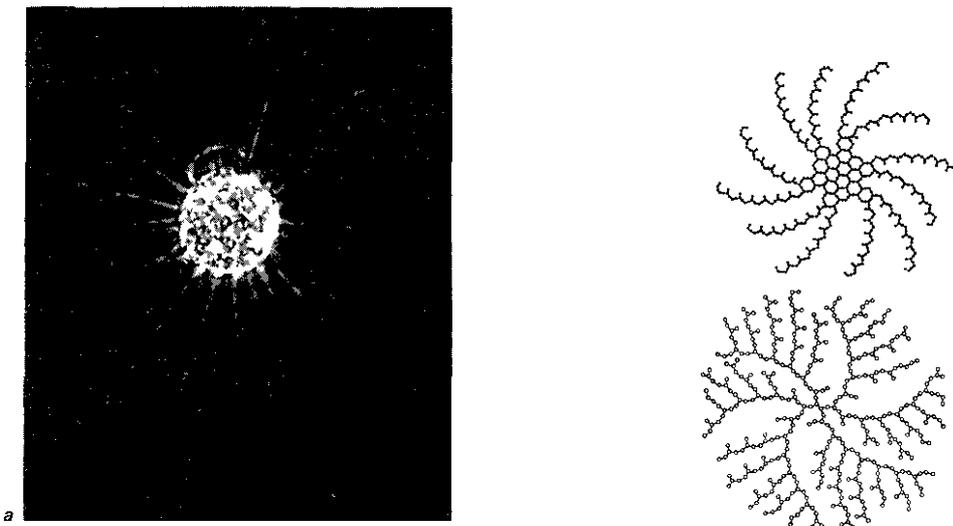


Рис. 57. Actinopoda: а- *Actinophrys sol* с аксоподиями (Ап) видна сократительная вакуоль (СВ), б различные специфические для соответствующих групп типы взаимного расположения и взаимосвязи микротрубочек в аксоподиях (на поперечном разрезе) (б- по Cachon and Balamuth, в кн Huther Proc Vth Int Congr Protozool 1977 p 190)

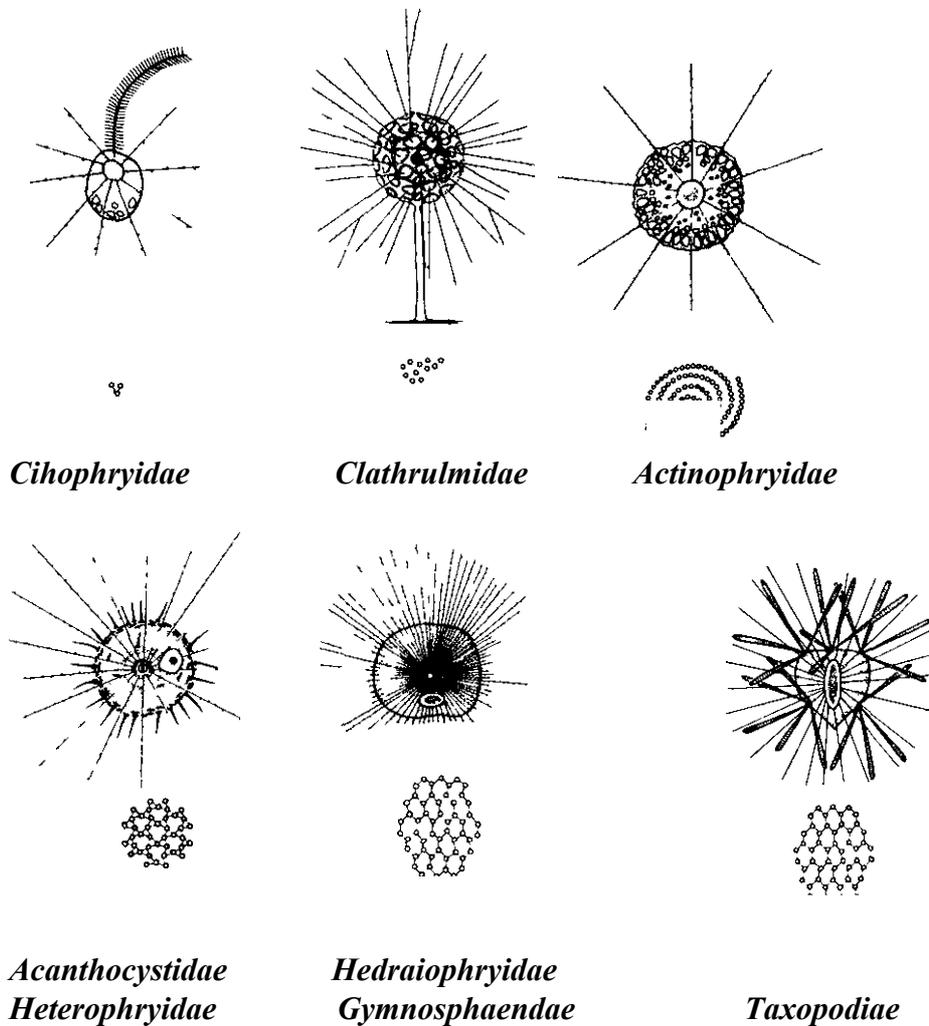


Рис. 58. Расположение аксоподий на теле и взаимосвязь между микротрубочками в аксоподиях у разных отрядов Actinopoda (по Х Ф Барделе Тюбинген)

Кроме Heliozoa, которые встречаются как в пресной, так и в соленой воде, все Actinopoda обитают в море. Их важным признаком является неорганический скелет или иглы. Морские формы до недавнего времени назывались «радиоляриями». Но поскольку среди них известны многочисленные различия в морфологии, ультраструктуре, циклах развития и химической природе скелетных элементов, эту группу целесообразно разделить на три класса.

Класс Acantharea

Скелет из 10- 20 игл, состоящих из сульфата стронция. Эта соль очень легко растворима в морской воде, и поэтому ископаемых остатков представителей акантарий не обнаружено. Центральная цитоплазма содержит большую часть оформленных органелл, в то время как внешняя плазма сильно вакуолизирована (рис. 59). Эти две области цитоплазмы разделены внеклеточной перфорированной капсулой. Внешний слой цитоплазмы соединен с иглами с помощью миофрисков (мионем). Между массивными иглами имеются тонкие аксоподии с гексагонально упакованными микротрубочками. В этих организмах часто встречаются зооксангаллы (с 257).

Клетки, которые могут быть относительно крупными, в норме многоядерные. Жизненный цикл этих организмов включает стадию цист и образование гамет. Подразделение класса на 5 отрядов (Holacanthida, Symphyacanthida, Chaunacanthida, Arthracanthida и Actinellida) было произведено с учетом расположения игл, а также на основе особенностей жизненного цикла.

Примеры: *Acanthocolla*, *Acantholithium*, *Astrolophus*

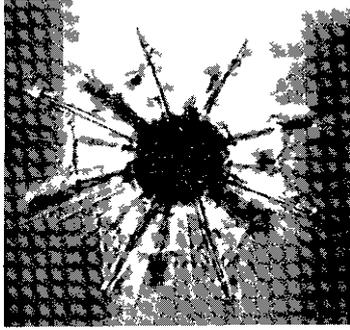


Рис.59. Acantharea: а- прижизненная фотография; б- общая организация. Ап- аксоподии, Мф-миофриски, И- иглы (а- фото М. П. Каге, Вайсенштайн; б- по К. Г. Греллю, см. подпись к рис. 39 а)

Класс Polycystinea

Представители этого класса обладают искусно построенным кремневым скелетом (рис 60), который легко сохраняется в ископаемом состоянии. Центральная (богатая органеллами) и периферическая (вакуолизированная, часто населенная симбиотическими водорослями) зоны цитоплазмы отделены друг от друга внутриклеточной центральной капсулой. Аксоподиальные микротрубочки собраны в двенадцати- или шестиугольные структуры на поперечном срезе, имеющие форму колеса с лопастями. Аксоподии часто глубоко проникают в центральную цитоплазму.

На рисунках у большинства представителей этого класса изображены изумительно красиво расположенные скелетные элементы (рис 60). Однако рассматривая живых особей, едва ли можно догадываться о красоте их внутренней организации (рис 61 а).

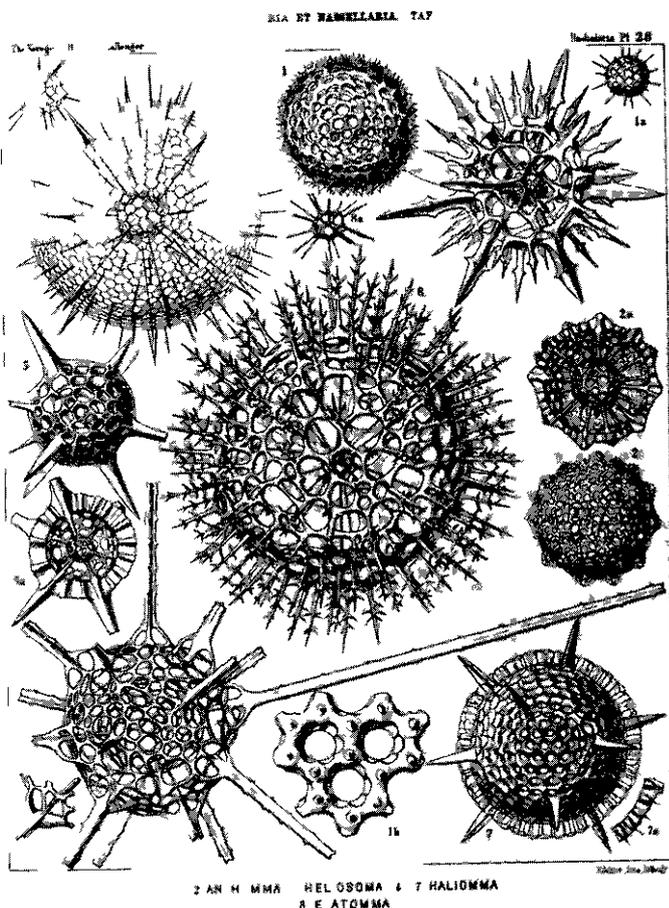


Рис. 60. *Polycystinea*: скелеты *Spumellarida* и *Nassellarida* (страница из атласа Гсскеля- Е. Haeckel, *Die Radiolarien*, Bd. 2, Reimer Berlin 1887)

Отряд *Spumellarida* (= *Perpylea*) объединяет радиально симметричные формы с центральной капсулой, перфорированной со всех сторон. Найдены скелеты диаметром до 2 см. Известны как одиночные формы, так и колонии из многих сотен особей, объединенных студенистым веществом.

Представители отряда *Nassellarida* (= *Monopylea*) обладают скелетом в виде конической корзинки всего с одним отверстием (рис 61 б).

Примеры: *Thalassicolla*, *Eucoronis*, *Collozoum*

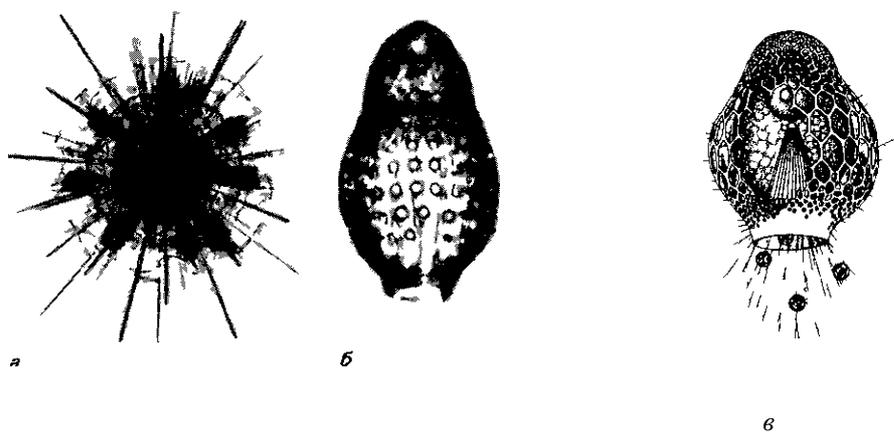


Рис. 61.. *Polycystea*: а - живая спумеллярия; б- домик насселлярии; в - *Cyrtocalpis urceolus* (а- фото М П. Каге. Вайсенштайн; в- по К. Г. Греллю, см. подпись к. рис. 39а)

Класс Phaeodarea (= Tripylea)

Скелет большей частью полый, состоит из кремнезема с органическим материалом. Биология этих преимущественно глубоководных форм в значительной степени еще не понята. Ископаемых остатков практически нет.

В центральной капсуле три отверстия: астропиль, функционирующий как цитостом, и два лежащих напротив него парапиля, из которых выходят аксоподии. Перед астропилем лежит желто-коричневая пигментированная масса - феодий (рис 62), которая возможно играет роль в обмене кремния.

На основании прежде всего различий в морфологии скелета выделяются шесть отрядов: *Phaeocystida*, *Phaeosphaerida*, *Phaeocolpida*, *Phaeogromida*, *Phaeoconchida* и *Phaeodendrida*.

Примеры: *Phaeodina*, *Astracantha*, *Coelodendrum*

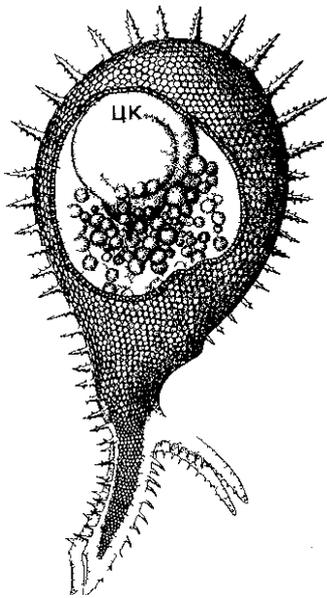


Рис. 62. *Phaeodarea: Challengeron wyvillei*. Видна центральная капсула (ЦК) и феоидий (из кн. K. G. Grell, *Protozoology*, Springer, Heidelberg. (1973))

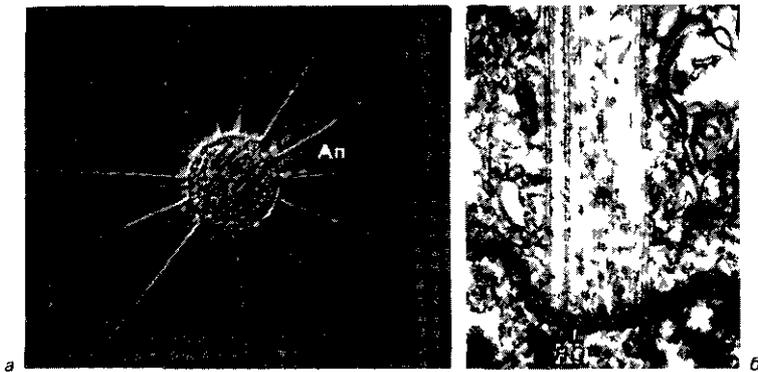


Рис 63. *Heliozoa*: а- *Actinophrus sol* с аксоподиями (Ап); б-отхождение аксоподии от ядерной оболочки (ЯО).

Класс Heliozoa

К классу *Heliozoa* (солнечники) принадлежат актиноподы, которые по виду напоминают изображение солнца (рис 63 см. также рис 57). Сюда включают отряды *Desmothoracida*, *Actinophryida*, *Taxopodida*, *Centrohelida*.

Отряд Desmothoracida.

Эти формы окружены внеклеточной перфорированной капсулой которая в большинстве случаев снабжена стебельком. В ходе жизненного цикла возникают жгутиковые зооспоры, которые затем переходят в амeboидную форму и наконец формируют новый домик (рис 64).

Пример: *Clathrulina*.

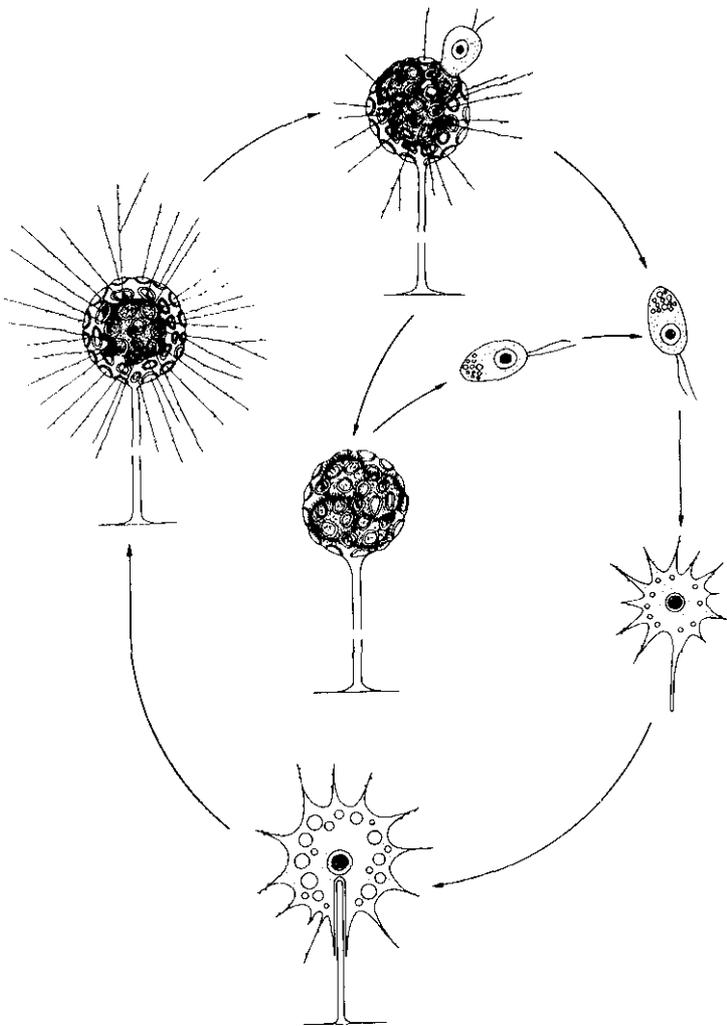


Рис. 64. Desmothoracida: жизненный цикл *Clathrulina eiegans* (по Х.Ф. Барделю).

Отряд Actinophryida.

Микротрубочки в аксоподиях этих актинопод выглядят на поперечном срезе двумя заходящими друг в друга спиралями (см рис 14 г). Местом отхождения аксонемных микротрубочек всегда является ядерная оболочка (рис 63). Актинофриевые способны инцистироваться. В цисте из исходной клетки образуются две гаметы, которые затем снова сливаются друг с другом (автогамия).

Примеры: *Actinophrys*, *Echinosphaerium*.

Отряд Тахородиды.

Билатерально-симметричные актиноподы с массивными силикатными шипами (см рис. 58). Передвигаясь, они могут выполнять гребущие движения своими аксоподиями.

Пример: *Sticholonche*.

Отряд Centrohelida.

У этих, как правило, очень мелких солнечников ядро лежит эксцентрически. Аксоподии начинаются от центропласта (рис. 65). При ловле добычи используются кинетоцисты (разновидность экструсом, см. с. 158). Часто встречаются внеклеточные иглы или чешуйки из органического материала или силиката.

Примеры: *Heterophrys*, *Acanthocystis*, *Raphidiophrys*.