

**Учреждение образования  
«Брестский государственный университет имени А.С.Пушкина»**

**Кафедра зоологии и генетики**

## **ПРОТОЗООЛОГИЯ**

Учебно-методический комплекс  
для студентов биологического факультета  
специальности 1-31 01 01-02 Биология  
(научно-педагогическая деятельность)  
специализации 1-31 01 01-02 01 Зоология

**Брест  
БрГУ имени А.С. Пушкина  
2015**

УДК 592:591.4  
ББК 599.1/2я7 + 592

*Рекомендовано редакционно-издательским советом  
учреждения образования  
«Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина».*

*Составитель*

Кандидат биологических наук, доцент  
**С.Э. Кароза**

*Рецензенты:*

декан факультета водоснабжения и гидромелиорации  
УО «Брестский государственный технический университет»  
профессор, доктор географических наук  
**А.А. Волчек**

доцент кафедры ботаники и экологии,  
кандидат биологических наук, доцент  
**С.В. Зеркаль**

**Протозоология** : учебно-методический комплекс / сост. С.Э. Кароза ;  
Брест. гос. ун-т имени А.С. Пушкина – Брест : 2015 – 128 с.

Учебно-методический комплекс для студентов биологического факультета является руководством для подготовки к лекциям и сдаче курсового экзамена, для выполнения лабораторных работ, а также для подготовки к государственному экзамену по биологии. В данном издании рассматриваются строение и функционирование основных органелл протистов, их экология и особенности поведения.

Комплекс предназначен для студентов биологического факультета специальности 1-31 01 01-02 Биология специализации 1-31 01 01-02 01 Зоология, а также в качестве дополнительного материала для учителей и студентов биологических специальностей при изучении дисциплины «Зоология».

**ОГЛАВЛЕНИЕ**

|  |     |
|--|-----|
| Предисловие .....  | 4   |
| Программа курса «Протозоология» .....  | 5   |
| 1. Пояснительная записка .....   | 5   |
| 2. Примерный тематический план .....   | 7   |
| 3. Содержание учебного материала .....                                       | 8   |
| 4. Информационно-методическая часть .....                                    | 13  |
| Конспект лекций .....  | 14  |
| 1. Введение. История развития протозоологии .....                            | 14  |
| 2. Специальная часть .....   | 19  |
| 3. Экология протистов .....  | 84  |
| 4. Систематическая часть .....   | 98  |
| Задания к лабораторным работам .....   | 103 |
| Текущий контроль по темам .....  | 108 |
| Примеры тестовых заданий для самоконтроля .....                              | 110 |
| Вопросы к курсовому экзамену .....   | 115 |
| Ответы к тестовым заданиям .....   | 116 |
| Краткий определитель широко распространенных<br>пресноводных протистов ..... | 118 |
| Словарь терминов .....   | 130 |

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Современный подход к системе образования требует фундаментализации и актуализации вузовского преподавания. Это отражается и в изменении методологии преподавания естественнонаучных дисциплин, в том числе и данного курса специализации. В предлагаемом комплексе мы попытались обобщить и изложить материал в соответствии с современным уровнем развития протистологии. При этом использовали экологический подход и уделили большое внимание вопросам, касающимся связи строения и физиологии протистов со средой обитания и особенностей их образа жизни и поведения. Курс «Протозоология» базируется на материале, освоенном в ходе преподавания зоологии беспозвоночных, но отличается намного большей глубиной изучения. Для закрепления материала и получения навыков практической работы по ряду тем предусмотрены лабораторные занятия с фото- и видеофиксацией объектов.

Повышение уровня усвоения материала и формирование целостного представления о строении, средах обитания, образе жизни, поведении и классификации протистов достигаются путем:

- установления оптимальной структуры учебных занятий (лекций, лабораторных работ, самостоятельной работы), создания системы контроля знаний (входной, текущий, самоконтроль и итоговый контроль), организации коллоквиумов и консультаций;

- использования активных форм обучения: проблемное изложение отдельных тем, подготовка и обсуждение студентами рефератов, докладов.

В пособии использован блочно-модульный подход, который предусматривает переход к изучению следующего блока после усвоения материала предыдущего. Весь материал разделен на четыре блока:

1. Введение. История развития протозоологии.
2. Специальная часть (особенности строения и физиологии).
3. Экология протистов.
4. Систематическая часть.

Этот комплекс содержит программу курса со списком необходимых для подготовки литературных источников, краткий курс лекций, планы лабораторных занятий, задания для текущего контроля, пример тестовых заданий для самоконтроля, вопросы к курсовому экзамену, краткий определитель широко распространенных пресноводных протистов и словарь терминов. Из четырех модулей лекционного курса последний не содержит развернутую информацию из-за крайней неустойчивости систематики протистов, и подробно этот блок будет рассмотрен в электронном пособии, которое легко корректируется в соответствии с происходящими в этой области науки изменениями.

## ПРОГРАММА КУРСА «ПРОТОЗООЛОГИЯ»

### 1. Пояснительная записка

Основные задачи курса «Протозоология» определены с учетом Государственного образовательного стандарта подготовки специалиста по специальности 1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность) специализации 1-31 01 01-02 01 Зоология. В нормативных документах и учебных планах данной специальности включена отдельная дисциплина «Протозоология», где на ее изучение отводится 38 аудиторных часов (22 – лекции, 16 – лабораторные занятия). В связи с отсутствием типовой программы по этому предмету данная базовая программа составлена на основе программы, разработанной сотрудниками кафедры зоологии биологического факультета Учреждения образования «Белорусский государственный университет» и утвержденной советом БГУ.

В ходе изучения этого предмета на более глубоком уровне, чем в курсе зоологии беспозвоночных, раскрываются все основные аспекты биологии протистов: их морфофункциональное, таксономическое и экологическое многообразие, эволюция, значение в природе и жизни человека. Ряд обобщающих проблем, относящихся к протозоологии, раскрывается в смежных общебиологических дисциплинах: биологии развития, цитологии, генетике, экологии, эволюционной теории, охране природы.

**Цель** изучения курса «Протозоология»: на основе системного подхода сформировать глубокие научные знания о предмете, обеспечить понимание основополагающих закономерностей дисциплины, развить на этой основе навыки практической экспериментальной работы.

**Основные задачи** курса протозоологии:

1. Усвоение современных общепринятых и спорных концепций выделения царства Протисты на основе различных подходов;
2. Овладение знаниями о строении и функционировании основных органелл простейших;
3. Осознание студентами места протистов в органическом мире на трех уровнях организации: организменном, популяционно-видовом и биоценоотическом;
4. Приобретение знаний об основных закономерностях онтогенеза и филогенеза, многообразии жизненных циклов и стадий развития простейших;
5. Овладение навыками экспериментальной работы по наблюдению, определению, фото- и видеофиксации протистов;
6. Актуализация потребности развития интеллектуального потенциала, способствующего профессиональному и личностному росту.

После изучения дисциплины студент должен **знать:**

- принципы выделения таксона «Протисты»;
- общий план строения клетки протистов;
- строение и функционирование основных органелл специального назначения в различных таксонах (экструсомы, комплекс сократительной вакуоли и т.д.);
- различные механизмы деления клеток и ядер простейших;
- приспособления протистов к различным местообитаниям;
- основные закономерности их онтогенеза и филогенеза;
- современные подходы к классификации протистов и характеристику их основных таксонов.

**уметь:**

- проводить сбор протистов в их основных средах обитания;
- осуществлять наблюдение за поведением протистов;
- проводить эксперименты по влиянию различных факторов на поведение и физиологию простейших;
- определять простейших по типовым определителям;
- зарисовывать простейших и производить их фото- и видеосъемку.

Учебный материал в программе подобран с учетом того, что студенты уже изучили зоологию беспозвоночных, цитологию, генетику и могут использовать приобретенные базовые знания. Программа лабораторных занятий направлена на закрепление студентами теоретических положений лекционного курса.

Основными методами (технологиями) обучения дисциплины являются: проблемное обучение (проблемное изложение, частично-поисковый и исследовательский методы); технология обучения как учебного исследования; коммуникативные технологии, основанные на активных формах и методах обучения (дискуссия, спор-диалог, учебные дебаты, пресс-конференция, и др.).

Эффективность аудиторной работы студентов целесообразно проверять в форме устного опроса во время занятий, оценке рефератов по некоторым разделам дисциплины, защите отчетов по лабораторным работам. Итоговой формой контроля знаний студентов является экзамен.

## 2. Примерный тематический план

| №<br>п/п | Темы занятий  | Количество аудиторных часов |             |           |
|----------|---|-----------------------------|-------------|-----------|
|          |   | Всего                       | В том числе |           |
|          |   |                             | лекций      | лаборат-х |
| 1.       | <b>Введение.</b> Предмет и задачи курса. Структура протозоологии, ее связь с другими дисциплинами. Значение протистов. Исторический очерк.                        | 2                           | 2           |           |
| 2.       | <b>Особенности организации протозойной клетки.</b> Мембраны. Микрофиламенты. Микротрубочки. Сократительные вакуоли. Экструсомы. Ядра. Формы и размеры простейших. | 2                           | 2           |           |
| 3.       | <b>Формообразующие и опорные элементы.</b> Кортекс. Скелет. Чешуйки и домики. Цисты.  | 2                           | 2           |           |
| 4.       | <b>Экструсомы.</b> Веретенообразные трихоцисты. Мукоцисты. Токсицисты. Рабдоцисты. Эжектосомы. Дискоболоцисты. Нематоцисты.                                       | 2                           | 2           |           |
| 5.       | <b>Сократительные вакуоли.</b> Комплекс сократительной вакуоли. Спонгиом. Отделение и выведение жидкости.   | 2                           | 2           |           |
| 6.       | <b>Подвижность.</b> Жгутики и реснички. Аксостиль и коста. Гаптонема. Амебоидное движение. Метаболия. Сокращение и изгибание тела.                                | 2                           | 2           |           |
| 7.       | <b>Захват пищи и пищеварение.</b> Пиноцитоз и фагоцитоз. Выбор пищи. Образование пищевых вакуолей. Пищеварение. Циклоз. Дефекация.                                | 2                           | 2           |           |
| 8.       | <b>Морфогенез и размножение.</b> Морфогенетические процессы протистов. Регуляция морфогенеза. Ядра и половой процесс.   | 2                           | 2           |           |
| 9.       | <b>Поведение.</b> Фототаксис. Хемотаксис. Механотаксис. Геотаксис. Термотакси. Гальванотаксис.  | 2                           | 2           |           |
| 10.      | <b>Экология.</b> Паразиты, симбионты, комменсалы. Факторы, определяющие распространение. Протисты как индикаторы чистоты воды.                                    | 2                           | 2           |           |
| 11.      | <b>Сбор и культивирование протистов.</b> Места сбора одноклеточных. Культивирование одноклеточных.  | 2                           |             | 2         |
| 12.      | <b>Обзор существующих систем протистов.</b> Основные современные принципы и подходы к классификации эукариот. Краткая характеристика основных таксонов протистов. | 2                           | 2           |           |
| 13.      | Протисты уровня организации жгутиконосцев.  | 2                           |             | 2         |

|     |   |           |           |           |
|-----|---|-----------|-----------|-----------|
| 14. | Протисты уровня организации саркодовых. | 4         |           | 4         |
| 15. | Тип Инфузории.                          | 4         |           | 4         |
| 16. | Определение и фиксация простейших.      | 4         |           | 4         |
|     | <b>Всего</b>                            | <b>38</b> | <b>22</b> | <b>16</b> |

### 3. Содержание учебного материала

#### Тема 1. Введение. Исторический очерк

Предмет и задачи курса. Протозоология – биологическая дисциплина, находящаяся на стыке нескольких наук. Протозоология как раздел зоологии, изучающий многообразие протистов, их эволюционное развитие во взаимосвязи с условиями существования и значение в природе и жизни человека.

Простейшие в составе органического мира. Проблемы четкого определения протистов и их выделения среди живых организмов.

Значение протозоологии для развития сельского хозяйства, медицины, ветеринарии, охотничьего промысла, рыбного хозяйства, биотехнологии. Использование принципов организации простейших животных в технике (бионика). Современные методы протозоологических исследований (биохимические, иммунологические, электронно-микроскопические, цитогенетические). Значение эколого-фаунистических исследований простейших для биоиндикации и прогноза изменений животного населения под влиянием хозяйственной деятельности человека, для экологического мониторинга (слежения) и охраны животного мира, рационального использования промысловых видов, борьбы с вредными для человека видами животных. Важность охраны животного мира для сохранения экологического равновесия и генетического разнообразия в природе.

Исторический очерк. Основные этапы развития протозоологии. Первооткрыватель простейших – А. Ван Левенгук и значение его наблюдений для развития протозоологии. Значение опытов Жобло по развитию простейших в прокипяченных и сырых настоях. Учение Бюффона и Нидхема о самопроизвольном зарождении простейших и опыты Спалланцани, Луи Пастера и Роберта Коха, опровергающие его. Открытие амёб Розенхофом. Наблюдения Соссюра за делением инфузорий. Первые система инфузорий О.Ф. Мюллера и ее недостатки. Накопление фактического материала по протозоологии в 1830-1840 гг. Работы Эренберга и Дюжардена по изучению строения протистов. Клеточная теория и развитие идеи единства строения животных. Зибольд и его значение для определения протистов. Формирование системы простейших животных (Клапаред, Лахман, Геккель, Бальбиани, Бючли. Работы американских ученых (Лейди и Стокс) по изучению фауны



простейших Америки. Эволюционная теория Ч. Дарвина и ее значение в развитии эволюционных направлений в биологии и зоологии (Э. Геккель, Ф. Мюллер, И.И. Мечников и другие). Современное состояние протозоологии и перспективы ее развития.

### **Тема 2. Особенности организации протозойной клетки.**

Мембраны. Микрофиламенты. Микротрубочки. Сократительные вакуоли. Экструсомы. Ядра. Формы и размеры простейших.

### **Тема 3. Формообразующие и опорные элементы.**

Кортекс. Скелет. Чешуйки и домики. Цисты. Опыты к главе «Формообразующие и опорные элементы». Прикрепительные устройства. Стебельки. Прикрепительные аппараты. Опыты к теме «Прикрепительные устройства».

### **Тема 4. Экструсомы.**

Веретенообразные трихоцисты. Мукоцисты. Токсицисты. Рабдоцисты. Эжектосомы. Дискоболоцисты. Нематоцисты. Опыты к главе «Экструсомы».

### **Тема 5. Сократительные вакуоли.**

Комплекс сократительной вакуоли. Спонгиом. Отделение жидкости. Выведение жидкости. Осморегуляторная функция. Механизм регуляции объема. Механизм сокращения вакуолей. Цикл пульсации. Пузулы. Опыты к теме «Сократительные вакуоли».

### **Тема 6. Подвижность.**

Жгутики и реснички. Аксостиль и коста. Гаптонема. Амебоидное движение. Метаболия. Сокращение тела. Сокращение стебелька. Изгибания тела. Другие явления сократимости. Скольжение. Опыты к теме «Подвижность».

### **Тема 7. Захват пищи и пищеварение.**

Пиноцитоз и фагоцитоз. Выбор пищи. Захват пищи. Образование пищевых вакуолей. Пищеварение. Циклоз. Дефекация. Кристаллы. Опыты к теме «Захват пищи, пищеварение, дефекация».

### **Тема 8. Морфогенез и размножение.**

Морфогенетические процессы в жизненном цикле протистов. Ход морфогенеза. Регуляция морфогенеза. Опыты к теме «Морфогенез и размножение». Ядра и половой процесс. Интерфаза. Митоз. Мейоз. Половой процесс. Опыты к теме «Ядра и половой процесс».

### **Тема 9. Поведение.**

Фототаксис. Хемотаксис. Механотаксис. Геотаксис. Термотаксис. Гальванотаксис. Опыты к теме «Поведение».

### Тема 10. Экология.

Паразиты, симбионты, комменсалы. Местообитания. Роль свободноживущих протистов в общей экосистеме. Факторы, определяющие распространение. Протисты как индикаторы чистоты воды. Опыты к теме «Экология».

### Тема 11. Сбор и культивирование протистов.

Места сбора одноклеточных. Культивирование одноклеточных в различных средах.

### Тема 12. Обзор существующих систем протистов.

История развития систематики. Система инфузорий О.Ф. Мюллера и ее недостатки. Первая общая система простейших Бючли. Переработка системы Хонигбергом (1964). Принятие Международным комитетом по систематике протистов системы Левайна (1980) с 7 типами: саркомастигофоры (*Sarcomastigophora*), лабиринтулы (*Labyrinthomorpha*), апикомплексы (*Apicomplexa*), микроспоридии (*Microspora*), асцетоспоровые (*Ascetospora*), миксоспоридии (*Muxozoa*, или *Snidosporidia*), инфузории, или ресничные (*Ciliophora*). Причины отсутствия общепринятой современной системы протистов. Компромиссная система эукариот Эдля с соавторами (2005).

Основные современные принципы и подходы к классификации эукариот. Представления об иерархии систематических категорий (вид, род, семейство, класс, тип). Проблемы построения однозначной системы эукариот и протистов.

### Тема 13. Протисты уровня организации жгутиконосцев.

**Тип *Chlorophyta* – Хлорофита.** Особенности строения (количество жгутиков, фотосинтетические пигменты, клеточная оболочка, форма митохондрий и т.д.) и образа жизни. Одиночные, колониальные и сифоновые формы. Отряды вольвоксов.

**Тип *Euglenozoa* – Эвгленовые.** Особенности строения и специфика организации. Различные типы питания и связанные с этим отличия в строении органелл. Размножение эвгленовых.

**Тип *Cryptophyta* – Криптофитовые водоросли (Криптомонады).** Особенности строения (количество жгутиков, фотосинтетические пигменты, клеточная оболочка, форма митохондрий и т.д.) и образа жизни.

**Тип *Dinophyta* – Динофитовые водоросли.** Особенности строения и специфика организации. Панцирь, расположение жгутиков. Питание, люминисценция.

**Тип *Chrysophyta* (*Chrysomonada*) – Золотистые водоросли.** Особенности строения (количество жгутиков, фотосинтетические пигменты, клеточная оболочка и т.д.) и образа жизни.

**Тип *Haptophyta* – Гаптофиты, или Примнезиофиты.** Особенности строения (количество жгутиков, фотосинтетические пигменты, клеточная оболочка и т.д.) и образа жизни. Гаптонема и чешуйки как специфические черты организации.

**Тип *Choanoflagellida* – Хоанофлагелляты, или Воротничковые жгутиконосцы.** Особенности строения (количество жгутиков, фотосинтетические пигменты, клеточная оболочка и т.д.) и образа жизни. Воротничок как специфическая черта организации. Связь с губками.

**Тип *Kinetoplastida* – Кинетопластиды.** Особенности строения. Паразитические кинетопластиды. Патогенное значение трихомонад. Трипаносомы – типы размножения, циклы развития. Понятие о трансмиссивных и очаговых болезнях.

**Тип *Polymastigota* – Многожгутиковые.** Особенности строения. Гетеротрофный тип питания. Патогенное значение трихомонад и лямблий. Деление типа на классы и отряды.

**Тип *Opalinata* – Опалиновые.** Особенности строения опалиновых. Жизненный цикл. Особенности полового процесса.

#### **Тема 14. Протисты уровня организации саркодовых.**

**Тип *Rhizopoda* – Корненожки.** Морфология и физиология амёб. Псевдоподии, передвижение, питание, размножение. Многообразие, распространение и значение.

**Тип *Foraminifera* – Фораминиферы.** Строение и химический состав раковин. Особенности псевдоподий. Образ жизни и распространение. Чередование поколений. Роль в образовании известняков. Практическое значение для геологической разведки и стратиграфии.

**Тип *Actinopoda* – Радиолярии, или Лучевики.** Особенности строения. Скелет. Образ жизни и распространение. Роль в образовании осадочных пород.

**Тип *Apicomplexa* – Апикомплексы** Особенности организации в связи с паразитическим образом жизни. Систематика. Жизненные циклы грегариин, кокцидий и гемоспоридий.

**Тип *Cnidosporidia* – Книдоспоридии.** Особенности организации и жизненного цикла. Строение спор. Заболевания, вызываемые микоспоридиями. Микоспоридиозы рыб.

**Тип *Microsporidia* – Микроспоридии.** Особенности организации и жизненного цикла. Строение спор. Нозематозы пчел и тутового шелкопряда. Борьба с ними.

**Тип *Labyrinthomorpha* – Лабиринтулы.** Особенности строения и образа жизни. Колонии и их организация.

**Тип *Mycetozoa* – Слизевики.** Особенности строения и образа жизни как промежуточной формы между протистами и грибами.

**Тип *Plasmodiophora* – Плазмодиофоровые.** Особенности строения и образа жизни как промежуточной формы между протистами и паразитическими грибами.

### **Тема 15. Тип Инфузории.**

**Тип *Ciliophora* (Infusoria) – Ресничные, или Инфузории.** Общая характеристика инфузорий как наиболее дифференцированных и высокоорганизованных одноклеточных животных. Реснички и их производные (цирры, мембранеллы и мембраны). Особенности ядерного аппарата и размножения инфузорий. Физиологическое значение конъюгации и автогамии. Систематика инфузорий.

Класс Ресничные инфузории (*Ciliata*). Особенности строения ресничного аппарата и образа жизни представителей разных отрядов подклассов.

Класс Сосущие инфузории (*Suctorina*). Особенности строения сосущих инфузорий и доказательства их принадлежности к типу.

### **Тема 16. Определение и фиксация простейших.**

**Методы определения и фиксации простейших.** Основные и специализированные определители простейших. Таксономические признаки. Методы изготовления временных и постоянных микропрепаратов. Особенности фото- и видеосъемки протистов.

#### 4. Информационно-методическая часть

##### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

###### Основная

1. Хаусман, К. Протозоология / К. Хаусман. – М. : Мир, 1988. – 331 с.
2. Хаусман, К. Протистология / К. Хаусман, Н. Хюльсман., Р Радек. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 495 с.
3. Шарова, И.Х. Зоология беспозвоночных / И.Х. Шарова. – М. : Владос, 2002. – 595 с.
4. Заренков, Н.А. Сравнительная анатомия беспозвоночных / Н.А. Заренков. – М. : МГУ, 1988. –181 с.
5. Барнс, Р. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход / Р. Барнс, П. Кейлоу, П. Олив. – М. : Мир, 1992. – 583 с.
6. Догель, В.А. Зоология беспозвоночных / В.А. Догель. – М. : Высшая школа, 1981. – 606 с.

###### Дополнительная

1. Беклемишев, В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: в 2 т. / В.Н. Богданович. – М. : Наука, 1964. – Т. 1.: Проморфология. – 432 с.
2. Иванов, А.В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных / А.В. Иванов, Ю.И. Полянский, А.А. Стрелков. – М. : Высшая школа, 1981. – Ч. 1.
3. Фауна аэротенков (Атлас) / Под ред. Л.А. Кутиковой. – Л. : Наука, 1984. – 264 с.
4. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. – Л. : Гидрометеиздат, 1976. – 286 с.

##### Перечень рекомендуемых средств диагностики

1. Учет посещаемости студентами аудиторных занятий.
2. Устный опрос во время занятий.
3. Оценка рефератов по некоторым разделам дисциплины.
4. Защита отчетов по лабораторным работам.
5. Экзамен.

##### Критерии оценки знаний и компетенции студентов по 10-бальной шкале

утверждены на заседании кафедры зоологии и генетики;  
дата утверждения 14.12.2010 г., протокол № 4)

## КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

### 1. Введение. История развития протозоологии

Наш курс посвящен изучению простейших. Но достаточно четкого определения этих организмов до сих пор не существует. Обычно под простейшими понимают животные одноклеточные организмы, отличающиеся той или иной степенью подвижности и гетеротрофным способом питания. Это определение, однако, во многих отношениях неточно, неполно или даже неверно. Так, например, оно исключает все сидячие формы, а также все многоядерные виды. Колониальные организмы также не охватываются этим определением, также как и автотрофные, фотосинтезирующие представители.

Хотя обычно разграничение животных и растений не составляет особых проблем, на одноклеточном уровне положение фотосинтезирующих организмов не вполне понятно. Действительно, резкое отделение зеленых растений от бесцветных животных в этих случаях очень сомнительно ввиду того, что бесцветные и зеленые представители могут принадлежать к одной и той же группе жгутиконосцев, например к эвгленовым. Если проявить разумную гибкость, то следует отнести к «простейшим» все одноклеточные водоросли и, по меньшей мере, часть грибов. Действительно, в настоящее время заметна тенденция к созданию интегрированной классификации, в которой все одноклеточные эукариоты будут объединяться понятием «протисты». Таким образом, термин «протисты» обычно употребляется при рассмотрении систематических или таксономических вопросов, а «простейшие» – когда речь идет об облигатно гетеротрофных организмах. Но ни один из этих двух терминов не обозначает монофилетическую или голофилетическую группу организмов. В будущем ситуация, по-видимому, не изменится, т.к. ни простейшие, ни протисты не представляют эволюционную ветвь в филогенетическом смысле.

В курсе протозоологии мы используем «простейшие» как синоним термина «протисты». Под этим понимаются как гетеротрофные, так и автотрофные одноклеточные организмы, которые могут быть одноядерными или многоядерными (иногда только на определенных стадиях их жизненного цикла) и в ряде случаев образуют колонии.

Так как простейшие почти всегда имеют микроскопические размеры, они, естественно, могли быть открыты только после изобретения микроскопа. Первооткрывателем одноклеточных живых существ и, значит, отцом протозоологии стал голландец А. Ван Левенгук (1632-1723). У него было хобби – шлифование линз и изготовление простых микроскопов, которые в своей основе представляли собой лишь сильную лупу с

объектодержателем (рис. 1). Левенгук, по-видимому, построил до 400 подобных микроскопов, но почти все оставил у себя.



Рисунок 1 –  
Микроскоп  
Левенгука.

Левенгук был не ученым-биологом, а скорее немного чудаковатым дилетантом, который с несомненным любопытством предавался своему хобби. Но он не оставил для одного себя многочисленные неизвестные ранее наблюдения, а изложил их более чем в 100 письмах, которые посылал начиная с 1676 г. Королевскому научному обществу в Лондоне. Таким образом, Левенгук оказался первым, кто увидел, описал и зарисовал различных простейших, преимущественно инфузорий. Эти крошечные существа он называл *animalcula* – от латинского «зверьки». Вскоре (в 1678 г.) Гюйгенс подтвердил результаты Левенгука, и с этого года результаты Левенгука признаются официально, и эта считается началом протозоологии. Лишь затем начались интенсивные исследования, которые теперь уже проводились учеными-естествоиспытателями.

Левенгук и Гюйгенс придерживались мнения, что простейшие происходят от «зародышей», переносимых по воздуху. Вопрос о том, откуда в воде берутся простейшие, вызывал ожесточенные споры вплоть до начала XIX в.

Следующая важная для протозоологии и микроскопии дата – это 1718 г., когда француз Жобло выпустил книгу о применении микроскопа. В этой книге наряду с разными типами микроскопов изображены многочисленные простейшие. Жобло уже описал первые детали строения инфузорий, например ресничный покров, ядра, сократительные вакуоли и «внутренности». Конечно, Жобло не мог объяснить значение отдельных структур. Задумываясь над происхождением простейших, он пришел к убеждению, что внутри них якобы находятся яйца, которые развиваются во взрослые особи через стадии плода и эмбриона. Такое представление об онтогенезе протистов было тогда естественным, так как во времена Жобло еще ничего не было известно о существовании клеток и их способности к делению. Изучая вопрос о том, откуда берутся протесты, он поставил несколько опытов с прокипяченными и сырыми санными настоями. Поскольку после кипячения простейших не наблюдалось, а в таких же отварах, выставленных на несколько дней на воздух, одноклеточные обнаруживались, он пришел к мнению, что яйца простейших носятся в воздухе. Когда эти яйца попадают в воду, из них развиваются

«инфузории». Тем самым он вновь вернулся к «воздушным зародышам» Левенгука и Гюйгенса.

В 1727 г. один анонимный парижский врач, основываясь на подобных представлениях, утверждал в сатирической форме, что весь воздух якобы наполнен «анималькулами» и «гомункулами», которые и вызывают различные болезни. Он не отказал себе в удовольствии дать этим созданиям соответствующие названия. Так, по его словам, существуют «обморочники», «количники», «поносники», «чумники» и другие существа. Во второй своей статье он дошел даже до того, что придумал организмы, якобы являющиеся врагами этих существ, т.е. «антиобморочники», «антиколичники» и т. п. Он утверждал, что эти последние могут использоваться как лечебные средства против соответствующих болезней. Если мы условимся называть возбудителей заболеваний «анималькулами» и «гомункулами», то окажется, что этот человек с современной точки зрения был не так уж далек от истины – но, конечно, сам он об этом даже не подозревал.

«Важнее», чем взгляды этого шутника, было, однако, выдвинутое в 1749 г. Бюффеном и Нидхемом учение о самопроизвольном зарождении – *generatio spontanea*. По Бюффону, это учение в двух словах сводится к следующему: растения и животные состоят из живых органических «молекул», которые поступают в организм с пищей. Их избыток откладывается после окончания роста в семени. Инфузории не что иное, как эти «живые молекулы», которые освобождаются при разложении растений и животных.

Нидхем смотрел на вещи несколько иначе. Он утверждал, что любая органическая материя в благоприятных условиях может, следуя «принципу экспансии», дать начало жизни – для одних видов материи это легче, для других труднее. Разница якобы зависит от величины «принципа сопротивления», который присущ любой материи. Гниение и разложение органического вещества тогда представляют собой процесс, ломающий «принцип сопротивления». Конечным продуктом разложения является студенистая масса, названная им «зооглеей». Из нее может возникать новая жизнь. Подтверждением этих тезисов служили опыты с кипячеными и сырыми, открытыми и закрытыми настоями, в которых, по утверждению Бюффона и Нидхема, якобы всегда появлялись инфузории.

Это учение было немедленно с воодушевлением подхвачено. Однако через небольшое время явилось и опровержение. В 1766 г. итальянец Спалланцани энергично выступил против учения о самопроизвольном зарождении. Он подтвердил свои взгляды многочисленными тщательно проведенными опытами. Однако он так и не смог переубедить Бюффона и Нидхема; до самой смерти они оба твердо держались своих мнений, несмотря на многочисленные контраргументы.



Не входя в детали того, как учение о самопроизвольном зарождении находило все новых и новых приверженцев и то и дело предлагало все новые объяснения этого процесса, укажем лишь, что все это продолжалось вплоть до середины XIX в., пока Луи Пастер (1822-1895) и позже Роберт Кох (1843-1910) экспериментально не положили конец спору о самопроизвольном зарождении.

После Жобло появились многочисленные работы, посвященные протестам. В качестве примеров назовем Бейкера, книга которого «О полезном и приятном употреблении и улучшении микроскопов» вышла в 1754 г., и затем Рёзеля фон Розенхофа, открывшего в 1755 г. амёб. Сосюр впервые увидел в 1769 г. поперечное деление ресничных инфузорий, и он же первым получил клональную, т.е. происходящую из одной особи, культуру. Около 1755 г. впервые наблюдали процесс инцистирования. В этот период начались также экспериментальные исследования простейших, выходящие за пределы описательных наблюдений.

В 1768 г. была опубликована разработанная датским ученым О.Ф. Мюллером система инфузорий, в которую он, впрочем, наряду с простейшими включил на равных правах коловраток и некоторых планктонных многоклеточных. Это не было особенно удивительно, ибо в то время едва ли существовало определение того круга организмов, которых мы сегодня называем простейшими.

Время с 1830 по 1840 г. может считаться особенно бурным периодом в исследовании простейших. Именно тогда Эренберг стал рассматривать одноклеточных как миниатюрных животных, которые имеют свои прототипы в видимой невооруженным глазом фауне. Неудивительно, что в своем труде «Наливочные животные как совершенные организмы» (1838) он описывает у протистов «желудочно-кишечный тракт» (пищеварительные вакуоли), «сосудистую систему», «слюнные железы» (особые вакуоли или, может быть, зоохлореллы), «семенники» (макронуклеус) с «семенным пузырьком» (сократительная вакуоль) и «яичники» (может быть, макронуклеусы).

Около 1840 г. эти воззрения были пылко оспорены французским исследователем Дюжарденом. По его мнению, содержимое любого простейшего представляет собой однородное вещество, которое он назвал «саркода». Развитое им учение о саркоде утверждает, что это вещество – способная к движению жидкость с вакуолями (эти вакуоли соответствуют «желудкам», описанным Эренбергом). Он отрицал существование ротового отверстия и порошицы, а следовательно, и захват оформленной пищи. Сократительную вакуоль он рассматривал как орган, забирающий воду. Из этой воды одноклеточные могут, по мнению Дюжардена, извлекать пищу. Естественно, макронуклеус инфузорий, например, был для него лишь не очень существенным уплотнением саркоды.

В тот же самый период (1838-1839 гг.) Шванн и Шлейден изложили основы классической клеточной теории, которая утверждает, что все животные и растения построены из мельчайших клеток. Тут же возникли и трудности: было неясно, все ли простейшие действительно одноклеточные существа? Сложное строение инфузорий, казалось, говорило против этой концепции, ибо трудно было себе представить, чтобы эти животные состояли из одной-единственной клетки.

Зибольд попытался окончить этот спор тем, что дал определение простейших как «животных, у которых различные системы органов разграничены нечетко и которые обладают неправильной формой и простой организацией, сводимой к одной клетке». Естественно, прошло некоторое время, пока это представление закрепилось. Зибольд был первым, кто четко отделил простейших в качестве одноклеточных организмов от многоклеточных.

Установленные в последовавшее за этим время категории системы простейших сохранились до сегодняшнего дня. Здесь можно упомянуть такие отряды, как *Radiolaria*, *Heliozoa*, *Flagellata*, *Ciliata* и *Suctoria*. Обсуждение по отдельности трудов работавших вслед за этим протозоологов завело бы нас слишком далеко. Вместо этого упомянем всего пять фамилий: специалистов по инфузориям Клапареда и Лахмана; исследователя радиолярий Геккеля – он описал 4000 новых видов радиолярий и изобразил их на великолепных рисунках; генетика простейших Бальбиани и наконец Бючли, который был долгое время директором Зоологического института Гейдельбергского университета. Мы обязаны ему первым всеобъемлющим трехтомным учебником по протозоологии, который в некоторых отношениях не превзойден даже сегодня.

Ограниченная прежде европейскими рамками, протозоология начала в конце XIX в. находить приверженцев во всем мире. Так, в 1879 г. Лейди и в 1888 г. Стоке написали первые монографии о простейших Америки. Многие уже известные в Европе виды были обнаружены и там, но значительное число форм описано впервые. К началу XX в. уже существовал солидный запас основополагающих знаний о простейших. Паразитические и патогенные формы были большей частью уже известны; во многих случаях были раскрыты и жизненные циклы этих организмов, нередко очень сложные.

К началу XX века было достигнуто то состояние знаний, на основании которого можно было писать новые учебники; эти последние в отличие от книги Бючли делали упор не столько на описательной характеристике протистов, сколько на изложении данных их общей биологии.

Наряду с еще продолжающимся описанием новых видов простейшие благодаря своей относительно простой организации, легкому культиви-

рованию и быстрому размножению все чаще и чаще используются для решения цитологических задач. Поскольку одноклеточных научились выращивать в лабораторных условиях в массовых культурах, они стали также излюбленными объектами молекулярно-биологических и биохимических исследований, как показывает ознакомление с соответствующей специальной литературой.

## **2. СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ**

В данной части будут рассмотрены структурные и функциональные феномены, которые реализуются в основном у одноклеточных. В конце каждого блока приводятся краткие указания, как провести относительно простые опыты, которые должны дать возможность проработать часть изложенного теоретического материала также и экспериментально.

### **Формообразующие и опорные элементы.**

Протисты часто имеют постоянную форму тела или домики и раковинки совершенно определенной и всегда видоспецифичной структуры. Это означает, что у них есть внутриклеточные и внеклеточные скелетные системы, которые могут иметь как органическую, так и неорганическую природу.

#### **Кортекс.**

У ряда групп протистов краевая цитоплазма (кортикальная плазма, или кортекс) может быть устроена особенно сложно, как, например, более подробно будет показано для кортекса инфузорий.

Определенное представление о сложности кортикальной плазмы можно получить уже на основе светомикроскопических прижизненных наблюдений и тем более после приготовления импрегнированных серебром препаратов, которые играют существенную роль в систематике инфузорий. Вместе с тем многочисленные детали строения стали впервые известны только после введения в практику электронной микроскопии.

Формообразующие кортикальные элементы наблюдаются не только у инфузорий, но и у некоторых жгутиконосцев (например, у эвгленовых и криптомонад

#### **Скелет**

Скелетная функция кортекса очевидна. Однако наряду с ним или вместо него известны и другие скелетные элементы, которые могут располагаться как внутри, так и вне клетки. Скелет имеет органическую или неорганическую природу; наблюдаются также смешанные формы. При обсуждении различных крупных групп одноклеточных в случае надобности указывалось на значение скелетных элементов для

систематики. Опорная функция органических скелетов некоторых видов простейших доказывается очень просто. Например, аксоподии солнечных (Heliozoa), укрепленные пучками правильно упакованных микротрубочек, легко деградируют под действием холодового шока (результатом его является деполимеризация микротрубочек). В таких случаях можно проследить и кинетику восстановления скелета, если организмы вновь поместить в среду с комнатной температурой. Если одновременно обрабатывать их агентами, которые либо блокируют (например, колхицин), либо стимулируют (например, таксол) полимеризацию тубулина, у этих организмов можно легко наблюдать светомикроскопически нарушения в образовании скелета.

### Чешуйки и домики

Чешуйки и домики выполняют функцию внешних формообразующих и (или) опорных структур. Чешуйки часто встречаются у жгутиконосцев, но бывают и у саркодовых. Чешуйки формируются в диктиосомах (рис. 2) и выделяются наружу путем экзоцитоза. Их полисахаридный

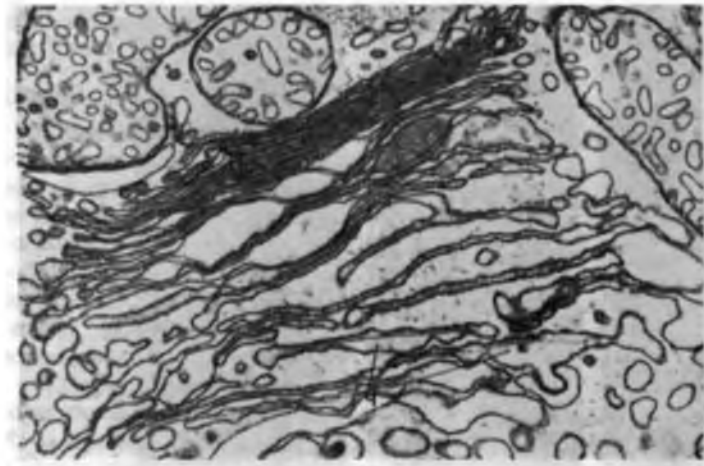


Рисунок 2. – Диктиосома *Pleurochrysis* (Prymnesiida) с чешуйками (Ч) в цистернах.

компонент (например, целлюлоза) часто инкрустируется солями кальция. Нередко наблюдаются специфические формы движения, которые обеспечивают равномерное распределение чешуек по поверхности клетки (например, у примнезиевого *Pleurochrysis* – в виде вращения тела).

Домики жгутиконосцев, саркодовых и инфузорий имеют, как правило, органическую основу, в которую

встраиваются либо заранее образованные органические, либо неорганические, взятые из окружающей среды составные части. При этом возникает всегда видоспецифичный домик. Морфологические регулирующие механизмы, которые должны играть важную роль при постройке нового домика, например при делении надвое, еще неясны. Опыты, проведенные около 1898 г. Румблером, хотя и обнаружили конвергенцию с возникающими в естественных условиях домиками раковинных саркодовых, все же должны рассматриваться как слишком механистическая попытка объяснить морфогенез этих структур.

В культурах можно проследить различные фазы образования домиков, например, у колониальной морской инфузории *Eufolliculhui uhliui*, которая на сидячей стадии своего цикла живет в органическом домике. Удалось доказать, что существенный компонент ее домика хитин. К нему добавляются белковые составные части и пигменты. Наконец, здесь же обнаружен и ряд неорганических элементов, например металлов. Возможно, эти организмы (равно как и другие инфузории, например тинтинисвые и некоторые раковинные (саркодовые) способны поглощать неорганический материал и откладывать его в домике.

### Цисты

Часть одноклеточных образует цисты. С одной стороны, это явление может быть необходимым этапом в ходе жизненного цикла (например, цисты размножения), с другой – существуют цистные стадии, на которых протекают определенные ядерные процессы (например, автогамия у *Actinophrys*). Наконец, образование цист может представлять собой реакцию на ухудшение условий внешней среды. Подобные покоящиеся стадии разносятся ветром, брызгами воды или животными-носителями, например птицами. Инцистировавшиеся организмы иногда остаются жизнеспособными 10–15 лет и даже больше.

Почвенные простейшие, населяющие экотоп с быстро меняющимся содержанием воды, инцистируются и эксцистируются особенно легко. Из-за наличия сухих периодов стенки цист у этих форм очень прочны и непроницаемы. То же относится и к цистам паразитических одноклеточных. Наряду с этим известны протисты, например *Didinium*, цисты которых должны оставаться в воде, не высыхая. Пальмеллоидная стадия эвглен может рассматриваться как своеобразная цистная стадия: клетки, втянувшие жгутики, покрываются толстой слизистой оболочкой.

В некоторых случаях химический состав стенок цист подвергался более точному анализу. Довольно часто встречающимся материалом оказался хитин. Наряду с этим, хотя и не так часто, находили целлюлозу. У некоторых форм имеются силикатные пластинки или массивные кремнеземовые цисты. Процесс образования стенки цисты во многих отношениях еще непонятен. Очень мало известно о механизмах, которые индуцируют инцистирование. Правда, было выяснено, что в определенных случаях оно может стимулироваться температурными изменениями, обезвоживанием, изменениями рН, низким и высоким содержанием кислорода, накоплением продуктов обмена веществ, слишком высокой плотностью популяции, недостатком и избытком пищи и многими другими факторами. Однако едва ли что-нибудь известно о внутренних факторах, которые индуцируют инцистирование и управляют им.

Экцистирование тоже может инициироваться самыми разнообразными внешними условиями. В эксперименте (наряду с целым рядом факторов, которые вызывают также и инцистирование) к нему приводят замена культуральной среды, добавление к ней гипер- или гипотонических растворов, определенных органических соединений или бактерий. Поскольку экцистирование может вызываться многими внешними факторами, должен существовать приток информации внутрь цисты, несмотря на ее стенки.

Растворение стенки цисты во время экцистирования происходит, по-видимому, в результате секреции соответствующих ферментов. Правда, во многих случаях в стенке уже заложено отверстие, через которое организм может выйти.

Существует несколько старых работ, в которых было описано инцистирование и экцистирование у *Paramecium*. На подобных сообщениях основаны рекомендации по разведению парамеций в сенном настое. Хотя такие указания и повторяются во многих учебниках, здесь следует подчеркнуть, что в последнее время инцистирование и экцистирование у парамеций подтвердить не удалось, несмотря на то, что не было недостатка в попытках это сделать.

### **Опыты к теме «Формообразующие и опорные элементы»**

#### ***Выявление системы аргентофильных линий и инфрацилиатуры***

Для выявления этих структур существует несколько методов, требующих неодинаковой затраты времени и дающие препараты разного качества. Не каждый метод пригоден для всех протистов.

#### ***Импregnация нитратом серебра (по Клейну и Фойсснеру)***

Этот способ может применяться как простой стандартный метод почти во всех случаях. Передача деталей, однако, часто довольно грубая.

Ход работы:

1. Предметное стекло очень тонко смазать яичным белком (кончиком пальца).

2. Изучаемые объекты нанести на стекло в небольшом количестве культуральной среды и дать высохнуть при комнатной температуре.

3. Налить на препарат 1%-ный водный раствор азотнокислого серебра на 1 мин.

4. Смыть дистиллированной водой и высушить препарат при комнатной температуре.

5. Экспонировать препарат в течение 30-60 с на расстоянии 5 см от лампы накаливания (40 Вт).

6. Налить на препарат на 20 с «восстанавливающую смесь» (проявитель). Эта смесь состоит из следующих компонентов:

а) Мелкозернистый проявитель А:

10 г борной кислоты,

10 г буры,

5 г гидрохинона.

100 г сульфита натрия.

2,5 г метола Agfa.

Вещества растворить в указанном порядке в 1 л теплой (40°C) водопроводной воды.

б) Мелкозернистый проявитель Б:

любой продажный высококонцентрированный проявитель.

в) 10%-ный NaOH.

Непосредственно перед употреблением эти три компонента смешиваются в соотношении: 20 мл раствора (а), 0,5-1 мл раствора (б) и 0,5-1 мл раствора (в).

7. Восстанавливающую смесь быстро и энергично смыть водопроводной (не дистиллированной!) водой и немедленно налить на препарат 96%-ного спирта. В течение 5 мин спирт сменить дважды.

8. Слить спирт и высушить препарат на воздухе.

9. ЗаклЮчить в «зукитт» (бальзам).

### ***Импрегнация пиридинированным карбонатом серебра (по Фернандесу-Галиано и Вильберту)***

Этот способ требует меньше всего времени и весьма прост. Его недостаток состоит в том, что организмы нужно обязательно фиксировать формалином; тогда как некоторые протисты формалином не фиксируются.

Ход работы (этапы 1–4 выполняются в центрифужной пробирке или «солонке»):

1. 1 мл культуры простейших смешать с 1-2 каплями 35%-ного формалина и фиксировать 2-5 мин.

2. Затем добавить по очереди, хорошо перемешивая после каждого добавления, 4 капли пиридина, 2 капли 10%-ного раствора пептона (пептон, полученный ферментативным перевариванием казеина), 2 мл дистиллированной воды, 5 капель аммиачного карбоната серебра (50 мл бидистиллированной воды подщелочить 2,5 мл раствора аммиака, растворить в ней 1 г карбоната серебра и долить водой до 100 мл).

3. Пробы 2-3 мин нагревать на водяной бане при 60°C.

4. Когда раствор приобретет цвет коньяка, добавить 1 мл 5%-ного тиосульфата натрия.

5. Изучать временный «мокрый» препарат.

### **Выявление органических внутренних скелетов**

Аксоподии *Actinopoda* укреплены пучками микротрубочек, т. е. органическими скелетными элементами. Скелетная природа микротрубочек основана на правильной упаковке этих органелл, которая может быть выявлена под поляризационным микроскопом благодаря двойному лучепреломлению аксоподий.

**Обработки, деполимеризующие микротрубочки.** Культуры *Actinophrys*, содержащиеся при комнатной температуре, переносят в холодильник (4°C). Через 30-60 мин все аксоподии втягиваются. После возвращения в комнатную температуру аксоподии снова вырастают за 30–60 мин. Сходный результат дает добавление к среде нескольких процентов колхицина на 30 мин. После отмывки колхицина аксоподии снова вырастают. Объяснение: холодовый шок вызывает деполимеризацию микротрубочек и, как и колхицин, препятствует их сборке.

**Обработки, стабилизирующие микротрубочки.** К культуре *Actinophrys* добавляют препарат таксол в концентрации 0,5-1,5%. Через несколько часов отмечается отчетливое увеличение числа и длины аксоподий. Однако некоторые аксоподии представляются теперь не прямыми и жесткими, а сравнительно гибкими. Объяснение: таксол смещает нормальное равновесие между полимеризацией и деполимеризацией микротрубочек в сторону полимеризации. Кроме того, нарушается правильное связывание микротрубочек друг с другом, что приводит к гибкости аксоподий.

### **Строительство домиков у жгутиконосцев и инфузорий**

Детальных указаний по проведению опытов здесь дать нельзя. Обычно при достаточном терпении можно подобрать природные объекты, пригодные для этой цели. Как правило, строительство домика занимает несколько часов. Некоторые важные этапы образования домиков можно проследить на примере широко распространенной хризомонаде *Dinobryon*, а также на морской инфузории-гастротрихе *Eufolliculina*.

### **Инцистирование и эксцистирование**

Целый ряд одноклеточных может инцистироваться и эксцистироваться в условиях эксперимента. Многообразие организмов, которое наблюдаются, если медленно высушенную почву снова залить в чашках Петри водой, может быть очень впечатляющим. Очередность появления различных протистов с момента добавления воды может быть легко прослежена и запротоколирована. Инцистирование можно индуцировать у некоторых организмов путем постепенного (продолжающегося несколько дней) высушивания культур. Для этого особенно пригодны почвенные амёбы и инфузории.



### Прикрепительные устройства

Наряду с одноклеточными, которые живут в домиках, заякоренных на субстрате, многие другие протисты тоже способны более или менее длительно прикрепляться к нему. У свободноживущих форм известны различные способы прикрепления: посредством выделения слизистого

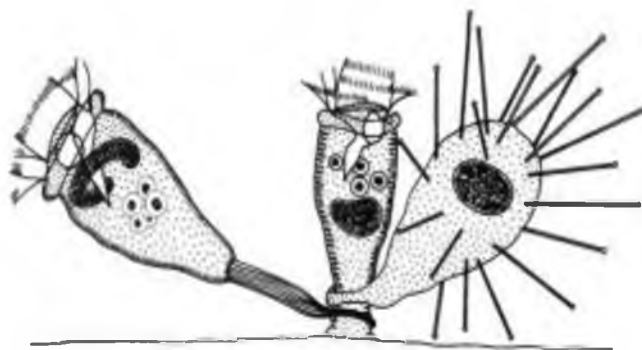


Рисунок 3 – Прикрепление инфузорий *Epistylis Iwoffl* (*Peritrichia*) и *Erastophrya chattoni* (*Suctorina*) к перитрихе *Apiosoma amoeba* (по Маттесу).

материала (*Stentor*), внутри- и внеклеточными стебельками (*Carchesium*, *Vorticella*), пальцевидными охватывающими выростами тела (рис. 3) и присоскообразными структурами (*Trichodina*). Организмы, живущие внутри других животных, например *Diplomonadida*, имеют специальные присоски или особым образом структурированные области тела, например эпимериты грегарин.

### Стебельки

Стебельки формируются определенными стадиями жизненного цикла соответствующих одноклеточных (например, бродяжками). Впрочем, известны также виды, которые могут образовывать стебельки почти в любой момент своего существования. Способ образования стебельков у разных форм весьма различен. Так, некоторые хризомонады, например *Poterioochromonas*, сначала выпускают цитоплазматический хвостовой отросток, вокруг которого выделяются нити хитина. Эти нити образуют полый стебелек, расширяющийся на верхнем конце наподобие рюмки. Здесь обитает лишенная особых прикрепительных устройств клетка жгутиконосца, которая в конце концов снова округляется. Будучи потревожена, эта, казалось бы, сидячая форма может быстро оставлять свой стебелек и переходить к свободному плаванию. У этого жгутиконосца можно особенно легко проследить и хорошо документировать ход образования стебелька (рис. 4).

Внутриклеточные прикрепительные аппараты, например прикрепительный диск *Trichodina*, обычно не поддаются прижизненному детальному изучению. Путем добавления 0,1-1% детергента (например, тритона X-100) можно изолировать прикрепительный диск целиком или даже разделить его на отдельные элементы. Нужная концентрация детергента подбирается для каждого организма эмпирически.

### Прикрепительные аппараты

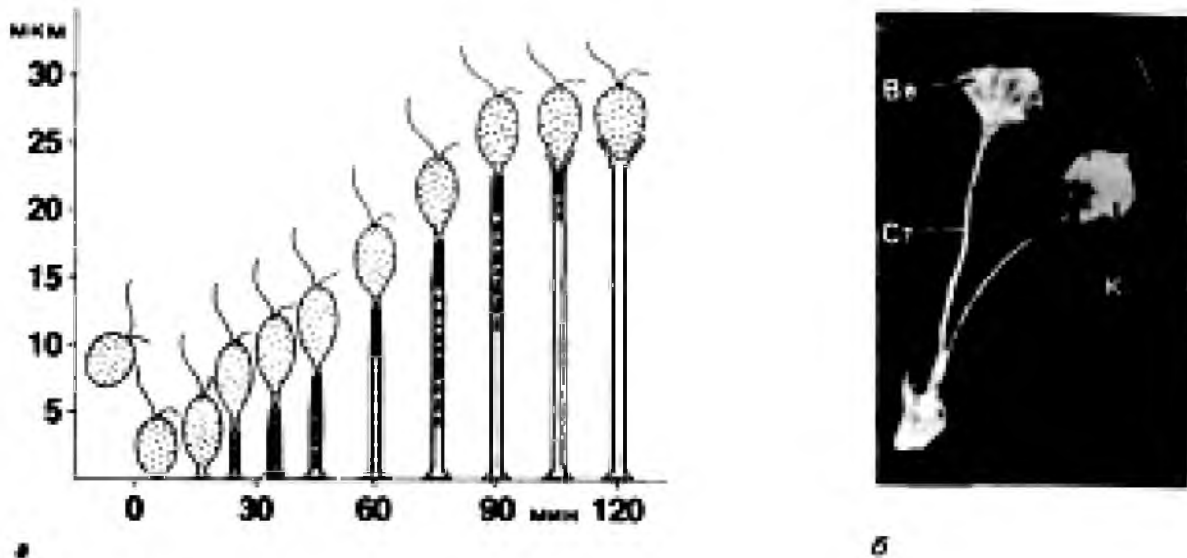


Рисунок 4 – Образование стебелька и венчика у *Poterioo chromonas*:  
 а – схема; б – тушевой препарат. Ве – венчик, Ст – стебелек, К – клетка  
 (а – по Шнепфу, б – фото Г. Рёдерера, Штутгарт).

Свободноплавающие бродяжки сидячих солнечников отряда *Desmothoracida* во время формирования стебелька выпускают псевдоподию, которая представляет собой, образно говоря, отливочную форму для выделяемого затем материала стебелька. В конце концов на стебельке образуется еще внеклеточный решетчатый шар, в котором и живет данный сидячий организм (см. рис. 64). У инфузорий, особенно у *Peritrichia* и *Suctorina*, часто отмечаются стебельки, которые могут быть вне- или внутриклеточными. Внутриклеточные стебельки, как правило, заметно сократимы. У *Peritrichia* материал стебелька выделяется особой органеллой – скопулой. Под ней понимают обычно чашевидную, ограниченную валиком зону на аборальном полюсе клетки, усаженную многочисленными кинетосомами с очень короткими неподвижными ресничками.

Как правило, здесь имеется также соответствующее число парасомальных мешочков. Есть формы, у которых скопула непосредственно функционирует как прикрепительное устройство. Более часты, однако, те случаи, когда эта область выделяет материал стебелька. Важную роль при этом могут играть парасомальные мешочки. В последнее время обсуждается вопрос, нет ли тесной связи роста стебелька перитрих со сборкой и разборкой микротрубочек, поскольку, везикулы, содержащие материал стебелька, доставляются в скопулу с помощью именно этих элементов. У *Suctorina* описан связанный с образованием стебелька «скопулоид», обнаруживающий известное сходство со скопулой перитрих.

Недавно был открыт совершенно особый тип образования стебелька у *Ciliatea* (рис. 5). Инфузории нового рода *Sorogena* (*Gymnostomatida*) в норме являются хищниками, которые питаются другими инфузориями. Когда запас пищи истощается, клетки становятся мельче и тоньше; при подходящей освещенности (преимущественно рано утром) они начинают агрегировать. Клеточный агрегат, вначале плоский, становится все компактнее за счет того, что клетки собираются в очень плотный комок.

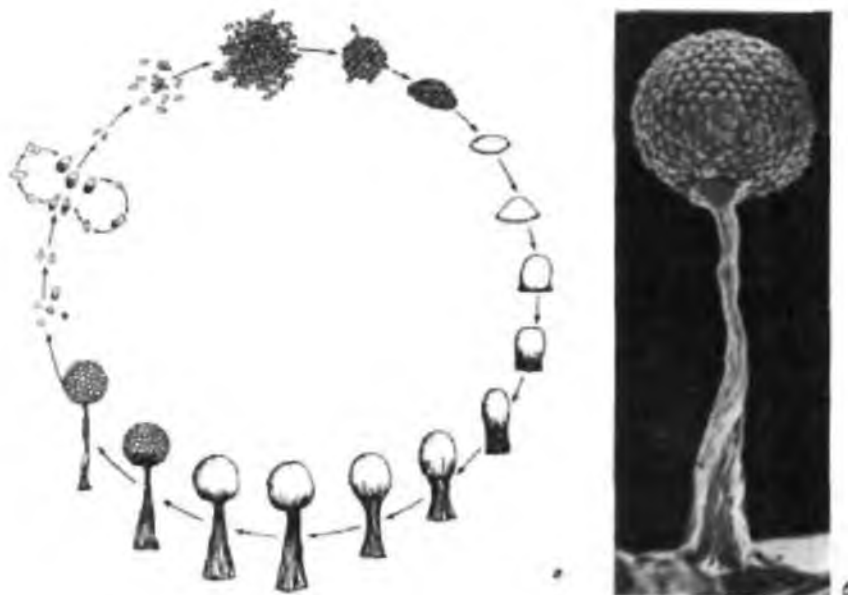


Рисунок 5 – цикл развития инфузории *Sorogena* (по Блэнтону и Олайву).

Примерно через 3 ч после начала агрегации скопление клеток окружается оболочкой. Инфузории находятся в центре этой оболочки. В течение следующих 30-60 мин из оболочки вырастает стебелек. Последний выступает над поверхностью воды и несет на своем конце шар, наполненный цистами. Вся структура, названная сорокарпом, внешне напоминает плодовые тела низших грибов. Если цисты снова попадают в воду, из них выходят инфузории, и цикл начинается сначала. Сейчас еще неясно, являются ли выходящие из цист инфузории гаметами, которые сливаются между собой.

Прикрепительные аппараты, имеющиеся у подвижных перитрих, а также у ряда эндобиотических протистов, работают чаще всего по принципу присоски. Эти устройства позволяют организмам очень быстро входить в контакт с хозяином и так же быстро отделяться от него. В присосках диплоноад существенным структурным компонентом являются кольцевидно расположенные микротрубочки. Сложный прикрепительный диск *Urceolariidae* (подвижные *Peritrichida*), например *Trichodina*, напротив, построен из нескольких массивных белковых элементов, которые, многократно повторяясь, вместе составляют круглую,

радиально-симметричную прикрепительную органеллу. Число и форма основных элементов, равно как и общая структура прикрепительного диска, – признаки, важные для определения видовой принадлежности.

## Опыты к теме «Прикрепительные устройства»

### *Измерения с помощью микроскопа*

Для измерений под микроскопом нужны объект-микрометр и окуляр-микрометр. На объект-микрометре 1 мм поделен, как правило, на 100 делений, так что расстояние между двумя соседними штрихами составляет 10 мкм. В окуляре находится стеклянная пластинка, на которой выгравированы с правильными промежутками 100 линий. Если шкалы объект-микрометра и окуляр-микрометра совместить в микроскопе друг с другом, то можно установить, скольким микрометрам соответствует расстояние между двумя штрихами окуляр-микрометра с каждым из имеющихся объективов (рис. 124).

Пример: с 10-кратным объективом изображение 2,2-деления объект-микрометра соответствует 1 делению окуляр-микрометра. Следовательно, при этом увеличении цена деления окуляр-микрометра - 22 мкм.

Этим способом калибруют все объективы микроскопа и записывают цену деления для каждого из них, например: объектив 10 х - цена деления окуляр-микрометра 22 мкм и т. д. Имея эти данные после калибровки, можно без труда проводить измерения под микроскопом.

### *Образование стебелька у жгутиконосцев*

Свободноживущая хризомонада *Poterioo chromonas* строит стебельки, если ее перевести из встряхиваемой культуры (где образование стебельков подавлено) в неподвижную культуральную среду. К концу своего образования эти стебельки приобретают бокаловидные расширения. Жгутиконосец находится внутри этого расширения. За кинетикой образования стебелька можно проследить следующим образом:

1. Перенести жгутиконосцев из встряхиваемой культуры в чашку Петри диаметром 5 см.

2. Осторожно уложить на поверхность воды четыре покровных стекла.

3. Плавающие на поверхности покровные стекла по очереди снять (через 25, 45, 75 и 120 мин) и измерить длину стебельков на тушевых препаратах.

Тушевые препараты: Развести чертежную тушь водой (1:1). Небольшая добавка детергента (маленькая капля) улучшает растекание смеси по стеклу. Налить разведенную тушь тонким слоем на покровное стекло, снятое с поверхности культуры, и высушить на воздухе. Стебельки выглядят светлыми на темном фоне.

### **Образование стебелька у инфузорий**

Среди инфузорий возникновение стебелька хорошо прослеживается на примере *Suctoria*. Однако для этого необходима хорошо растущая культура сукторий. В такой культуре всегда есть свободноплавающие бродяжки. После фазы плавания, длящейся определенное время, начинается строительство стебелька. Кинетика его образования, равно как и изменения морфологии клеток (редукция ресничек, образование щупалец), могут быть прослежены непосредственно.

### **Выявление элементов прикрепительного аппарата**

Внутриклеточные прикрепительные аппараты, например прикрепительный диск *Trichodina*, обычно не поддаются прижизненному детальному изучению. Путем добавления 0,1-1% детергента (например, тритона X-100) можно изолировать прикрепительный диск целиком или даже разделить его на отдельные элементы (рис. 125). Нужная концентрация детергента подбирается для каждого организма эмпирически.

### **Экструсомы**

Уже первые микроскописты наблюдали у части объектов своих исследований своеобразное поведение. Некоторые из этих микроскопических существ более или менее произвольно выстреливали из своего тела оформленные структуры, причем это происходило без заметного изменения формы тела. Структуры, которые могут выстреливаться или выталкиваться, обозначают сегодня сборным понятием «экструсомы».

Экструсомы – это пузырьки с более или менее оформленным содержимым, которое может выделяться наружу путем экзоцитоза. Они обычно расположены у одноклеточных в кортикальной цитоплазме. Самый известный тип экструсом – это, без сомнения, веретенообразные трихоцисты *Paramesium*. Хотя различные экстрюзивные органеллы имеют специфичную для своего типа структуру и, насколько они вообще известны, разные функции, все экструсомы отличаются одним общим признаком. В ответ на механические, химические или электрические раздражения их содержимое легко выделяется наружу, иногда за доли секунды. Во время такого экзоцитоза как размеры, так и структура выделенного материала изменяются характерным для каждого случая образом.

В настоящее время известно 10 разных типов экструсом, которые встречаются с той или иной частотой у жгутиконосцев, саркодовых и инфузорий. У споровиков экструсом в строгом смысле этого слова пока не найдено. Впрочем, роптрии кокцидий можно с известными оговорками рассматривать как экструсомы. Известен также ряд других органелл протистов, которые, возможно, представляют собой экструсомы. Однако в

этих случаях пока однозначно не доказано, что речь идет именно об экстрезивных клеточных структурах.

### *Веретенообразные трихоцисты*

Без сомнения, веретенообразные трихоцисты изучены наиболее полно и глубоко. Эти экстрезомы часто демонстрируются как одна из особенностей клетки парамеции в ходе преподавания, так как они хорошо видны под световым микроскопом. Это, однако, не исключает того, что функция данных экстрезом, которых у одной парамеции тысячи, по-прежнему остается неясной. Пока что ни одна из возможных функций трихоцист, которые неоднократно обсуждались (защита от врагов, осморегуляция, прикрепление к субстрату), не доказана прямыми наблюдениями или экспериментами.

Веретенообразные трихоцисты обнаруживают в покоящемся состоянии паракристаллическое строение, которое у *Paramecium* выражается в виде поперечной исчерченности с периодом 7 нм. Трихоцисты занимают постоянное положение в пелликуле. Вершины их, как и апикальные концы любых экстрезом, имеют прямой контакт с плазматической мембраной. Тем самым создается возможность беспрепятственного слияния мембраны экстрезомы с плазмалеммой. При выстреливании эти две мембраны действительно сливаются, и содержимое веретенообразной трихоцисты выходит наружу – процесс, занимающий миллисекунды. Сразу же вслед за этим мембрана трихоцистной вакуоли снова отделяется от плазматической мембраны и распадается на маленькие везикулы. Это, по-видимому, общий цикл изменения мембран, свойственный экстрезомам.

После выстреливания трихоциста становится в 8 раз длиннее, чем в покое. Она также обнаруживает поперечную исчерченность, но период последней составляет теперь уже 56 нм. Было показано, что это результат изменившегося характера соединения белковых нитей между собой. Более того, удалось построить трехмерную модель стержня веретенообразной трихоцисты на макромолекулярном уровне. С помощью этой модели оказалось также возможным свести, казалось бы, различные способы соединения белковых нитей к единому структурному типу.

Пока не выяснено, какова движущая сила выстреливания и соответственно каковы молекулярные механизмы столь быстрого процесса. На основании опытов, в которых удавалось остановить вытягивание трихоцист во время их выстреливания, можно, однако, сказать по меньшей мере следующее. Существенным процессом при выстреливании является растягивание уже заложенной в покоящейся трихоцисте сетчатой структуры. При этом число периодических поперечных полос в покоящейся и выстреленной трихоцисте одинаково, а расстояние между соседними полосами увеличивается соответственно

удлинению самой трихоцисты. Далее, известно, что для вытягивания не нужна АТФ, но требуется определенная концентрация ионов кальция.

Веретенообразные трихоцисты жгутиконосцев имеют в основе очень сходную организацию, хотя и отличаются от веретенообразных трихоцист инфузорий некоторыми особенностями строения.

Веретенообразные трихоцисты являются по своему строению и поведению весьма своеобразными белковыми структурами. Хотя на основании общих внешних признаков (поперечная исчерченность) их и можно было бы сравнивать с коллагеном, следует сразу подчеркнуть, что коллаген не способен к сколько-нибудь сравнимому динамическому поведению. Кроме того, состав обоих фибриллярных белков очень различен.

Парамеция, у которой экспериментально удалены все трихоцисты, может вновь синтезировать все свои 5000-8000 экструсом за 5-8 ч. Это означает, что данные органеллы должны иметь важную функцию, хотя до сих пор и не удалось убедительно выяснить, какую именно. Лишенные трихоцист мутанты *Paramecium* вполне жизнеспособны и не только не помогают понять роль этих экструсом, но скорее запутывают картину еще больше.

### *Мукоцисты*

Мукоцисты во многих отношениях сравнимы с веретенообразными трихоцистами. Они тоже обнаруживают в покоящемся состоянии паракристаллическую решетку, состоящую из нитчатых составных элементов. Способ их экстрезии тоже основывается на разворачивании предсуществующей объемной сети филаментов. Однако в отличие от веретенообразных трихоцист разворачивание мукоцист, состоящих, по всей видимости, из различных компонентов, происходит во всех трех измерениях пространства. Это растягивание, напоминающее секрецию, требует нескольких секунд. Такие экструсомы, встречающиеся у жгутиконосцев, инфузорий и в аберрантной форме также у корненожек, по-видимому, играют у инфузорий какую-то роль при инцистировании (например, у *Didinium*). Впрочем, то, что это – их главная функция, весьма сомнительно. У *Actinopoda* (где мукоцисты в определенных случаях называются кинетоцистами из-за их особой подвижности), правда, более вероятно, что от выделившихся мукоцист зависит клейкость клеточной поверхности. Этим облегчается необходимая для поддержания жизни ловля добычи.

Мукоцисты, насколько это известно, являются единственным типом экструсом, которые имеют сравнимые по форме, структуре и размерам аналоги у более высокоразвитых организмов. Так, зооспоры оомицетов содержат в своей кортикальной цитоплазме перед образованием «первичной цисты» пузырьки с паракристаллическим содержимым. После

образования стенки цисты этих пузырьков больше нет, что делает вероятным вывод об их участии в построении этой стенки. Кортикальные гранулы яиц морского ежа обнаруживают сходное поведение: после оплодотворения они выталкиваются и поставляют тем самым материал по крайней мере для части оболочки оплодотворения.

Слизистые мешки эвглен постоянно выделяют мукоидные вещества через пелликулярные поры. Предполагают, что в результате облегчаются метаболические движения, характерные для этой группы жгутиконосцев.

### *Токсицисты*

Насчет функции токсицист нет никаких сомнений. Они служат для отражения нападения врагов и особенно для ловли добычи. Поэтому этот тип экструсом находят преимущественно у хищных одноклеточных, особенно у инфузорий *Gymnostomatida*. Однако и некоторые фаготрофные жгутиконосцы имеют экструсомы данного типа.

Покоящаяся токсициста представляет собой капсулу, окруженную трубчатой оболочкой, с просветом, занятым внутренней трубкой. В зависимости от типа токсицисты эта трубка при выстреливании либо выдвигается телескопически из капсулы, либо выворачивается как палец перчатки. Последний вариант очень напоминает способ выстреливания стрекательных капсул у *Cnidaria*. Существенная разница заключается, однако, в размерах этих образований.

Трубки токсицист при выстреливании вонзаются, как иглы шприца, в тело добычи. Атакованные организмы (обычно тоже одноклеточные, но нередко и многоклеточные, например коловратки) в результате обездвиживаются или даже убиваются, а часто и удерживаются механически. Очевидно, при выстреливании токсицист выделяются ядовитые вещества.

Токсицисты часто концентрируются в определенных частях клетки. Так, у *Gymnostomatida* этими экструсомами преимущественно снабжены ротовые аппараты. Однако встречаются также, например, бугорки с батареями токсицист, которые не расположены в непосредственной близости от ротовой зоны. Такие скопления экструсом особенно эффективны, поскольку из них может одновременно выстреливаться много токсицист.

Токсицисты головок щупалец *Suctoria*, называемые здесь гаптоцистами, являются специализированными экструсомами. Они устанавливают первый контакт между хищником и добычей, в основном, по-видимому, обеспечивая соединение плазматических мембран обоих организмов.



### *Рабдоцисты*

Рабдоцисты – палочковидные экструсомы. Насколько известно, они встречаются только в одной группе примитивных морских инфузорий. По-видимому, они отчасти родственны токсицистам с телескопически выдвигаемой трубкой. Механизм выстреливания рабдоцист сравнивают с выстреливанием стрелы из духовой трубки.

### *Эжектосомы*

Эжектосомы, функция которых неясна, встречаются исключительно у жгутиконосцев, а среди них – главным образом у Cryptomonadida и Prasinomonadida. В покоящемся состоянии это компактные органеллы, напоминающие рулоны плотно свернутых лент. Обычно такие рулоны разделены на две части. Выстреленные эжектосомы – это трубки значительной длины. Трубки образуются в результате того, что за доли секунды ленты разворачиваются и скручиваются теперь уже в продольном направлении. Выстреливание эжектосом обеспечивает у жгутиконосца особый вид реакции бегства.

Наблюдаются совершенно удивительные параллели между эжектосомами и структурами других одноклеточных организмов. Так, «каппа-частицы» (симбиотические бактерии, живущие в парамеции) имеют «R-тела».

### *Дискоболоцисты*

В состоянии покоя, хотя и полярно дифференцированные структуры (на их стороне, обращенной к плазмалемме, имеется дисковидное уплотнение). В ходе выстреливания они меняют свою форму таким образом, что у плотного диска образуется хвостовой придаток, состоящий из филаментозного материала. Функция этих экструсом неясна.

### *Нематоцисты*

У некоторых динофлагеллят обнаружены нематоцисты, которые, как и токсицисты, напоминают стрекательные капсулы книдарий. Здесь тоже имеется трубка, которая выворачивается при своем выбрасывании наружу. Однако пока не удалось установить функцию нематоцист так же четко, как для токсицист. На основании некоторых особенностей их возникновения, а также благодаря их определенным структурным чертам можно рассматривать нематоцисты как самостоятельный тип экструсом.

### Опыты к теме «Экструсомы»

#### *Индукция и постепенное подавление выстреливания трихоцист.*

Выстреливание трихоцист у *Paramecium* (и других протистов с веретенообразными трихоцистами) может быть легко индуцировано добавлением насыщенного раствора пикриновой кислоты. Инфузории тотчас же погибают, но перед этим успевают выбросить почти все трихоцисты.

Процесс выбрасывания трихоцист, который в норме длится миллисекунды, поддается реконструкции на основе картин его подавления на той или иной стадии. Чтобы наблюдать стадии неполностью выстреленных трихоцист, к парамециям добавляют вместо пикриновой кислоты каплю 10%-ного раствора ферроцианида калия. Тогда наряду с нормально выброшенными трихоцистами на препаратах будут встречаться стадии торможения этого процесса, которые можно расположить в логической последовательности.

#### *Выделение капсулы у Tetrahymena*

Хотя роль мукоцист у протистов и неясна, все же в известных условиях можно экспериментально индуцировать выход всех мукоцист, что приводит к образованию капсуловидной оболочки вокруг каждой клетки. В случае *Tetrahymena* применяют следующий способ: Клетки, культивируемые аксенически в органической среде, переводятся на 12 ч в «голодную» среду (5 мМ фосфатный буфер с добавками по 0,5 мМ  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{NaCl}$  и  $\text{KNO}_3$ , pH 6,6). Если теперь добавить 0,01% раствор альцианового синего, более чем 90% всех клеток выделяют капсулы, которые, как это показывают электронно-микроскопические исследования, состоят из материала выброшенных наружу мукоцист. 0 Клетки продолжают двигаться внутри капсул и могут также их покидать. Связано ли это экспериментально индуцированное капсулообразование с каким-либо биологическим преимуществом, кажется сомнительным.

#### *Действие токсицист при ловле добычи*

Выстреливание токсицист нельзя наблюдать непосредственно из-за малых размеров этих органелл и большой скорости процесса. Однако можно видеть результат их действия. Для этого хищных, снабженных токсицистами инфузорий, например *Didinium*, *Dileptus*, *Loxophyllum* или *Notalozoon*, оставляют голодать 1–2 дня. Затем к культуральной среде добавляют кормовых инфузорий (например, *Colpidium*, *Paramecium*). Действие токсицист легко выявляется по внезапной иммобилизации или даже лизису организмов-жертв в тех случаях, когда они проплывают вплотную к ротовой области или другим богатым трихоцистами частям тела хищников.

### Сократительные вакуоли

Сократительные вакуоли встречаются (если оставить в стороне некоторых пресноводных губок) только у протистов, лишенных клеточной стенки. Для этих вакуолей характерно медленное заполнение жидкостью (диастола) и периодическое сокращение (систола), причем их содержимое при сокращении выбрасывается в окружающую среду. Частота сокращения может варьировать в зависимости от организма от немногих секунд до нескольких часов.

В большинстве случаев у протистов имеется только одна сократительная вакуоль. Однако существует также целый ряд простейших, у которых их две (например, *Paramecium*) или значительно больше (15-20) (например, *Dileptus*, *Homalozoon*). Другой вариант осуществляется у таких инфузорий, как *Loxophyllum* или *Spirostomum*. У этих форм присутствует один очень длинный собирательный канал, который начинается в переднем конце животного и тянется до заднего конца, где он впадает в лежащую здесь сократительную вакуоль.

### Комплекс сократительной вакуоли

Сократительные вакуоли выявляются под световым микроскопом как сравнительно прозрачные структуры, пульсирующие с определенной частотой. Электронно-микроскопические исследования показывают, что сама сократительная вакуоль представляет собой лишь часть более крупной системы органелл, которую называют комплексом сократительной вакуоли. В типичном варианте он включает сократительную вакуоль, так называемый спонгиом и в некоторых случаях – преимущественно у инфузорий – особым образом структурированную пору на периферии клетки, через которую жидкость выделяется наружу. Наиболее сложное строение этого комплекса обнаруживается у инфузорий. Здесь в сократительную вакуоль могут еще впадать звездообразно расположенные ампулы, каждая из которых представляет собой конец длинного и тонкого приводящего (собирательного, радиального) канала. Для того чтобы укрепить эту сложную постройку и придать всему комплексу фиксированное положение в клетке, от стенок выделительной поры начинаются пучки микротрубочек, в свою очередь усиленные спирально расположенными микротрубочками, проходящие по стенкам ампул и вдоль приводящих каналов до самого конца последних.

Если отвлечься от немногих атипичных случаев, например от сократительных вакуолей *Chloromonadida*, которые образуются прямо из цистерн диктиосом, нет никаких данных в пользу того, что комплекс сократительной вакуоли находится в прямой морфологической или функциональной связи с другими мембранными системами клетки.

### Спонгиом

Спонгиом в виде пузырьков или трубочек обычно находится в непосредственной близости от сократительной вакуоли. В этой части комплекса сократительной вакуоли из цитоплазмы предположительно отделяется жидкость. Организация спонгиома очень неодинакова у разных видов. Простейшая его форма, везикулярный спонгиом, характеризуется тем, что большую вакуоль окружает множество мелких пузырьков. Эта форма структурной организации наблюдается особенно часто у протистов с сократительной вакуолью, не занимающей фиксированного положения в клетке, например у многих жгутиконосцев и саркодовых.

В этом спонгиоме часто имеется два различных типа пузырьков, а именно везикулы с гладкой мембраной и везикулы с наслоением на внешнюю (обращенную к цитоплазме) сторону мембраны, которое сильно напоминает клатриновую обкладку окаймленных пузырьков. Предполагают, что с помощью везикул одного типа из цитоплазмы выделяется вода, а другой тип везикул служит для удаления определенной части мембраны сократительной вакуоли. Такой механизм редукции обсуждается в случае сократительных вакуолей, не являющихся постоянными структурами, т.е. фрагментирующихся при каждой систоле и вновь образующихся путем слияния везикул при каждой диастоле. Редукция некоторого количества мембранного материала представляется при этом необходимой, так как в ходе слияния многочисленных пузырьков (диаметром около 100 нм) возникает избыток мембранной поверхности.

В тубулярном спонгиоме, встречающемся у некоторых саркодовых и жгутиконосцев, а также у большинства инфузорий, отношения более сложны. В этих случаях спонгиом состоит из постоянно присутствующих трубочек шириной около 60 нм. Трубочки прямо или косвенно связаны с сократительной вакуолью.

В случае инфузорий, у которых вода направляется в сократительную вакуоль через радиально расположенные приводящие каналы (например, у *Paramecium*), спонгиом устроен наиболее сложно. Он окружает приводящие каналы, образуя с ними единую устойчивую систему переходящих друг в друга мембран.

В начале 60-х годов на основе электронно-микроскопических наблюдений было высказано предположение о том, что во время каждой систолы все связи между спонгиомом и приводящими каналами должны прерываться. Во время сокращения вакуоли тем самым должен был бы отсекается обратный путь воде в спонгиом. Соответственно этому предположению считалось, что сразу же после систолы в течение долей секунды должны восстанавливаться тысячи связей между трубочками спонгиома и приводящими каналами.

Хотя эти представления, кажущиеся на первый взгляд очень привлекательными, и проникли в многочисленные учебники, от них следует отказаться ввиду появления новых данных (полученных лишь после того, как была существенно улучшена техника приготовления препаратов для электронной микроскопии). Нет никаких указаний на то, что в ходе цикла сокращения происходит ритмическое синхронизированное отсоединение спонгиома от приводящих каналов и затем присоединение к ним. При более глубоком рассмотрении проблемы это оказывается к тому же вовсе и не нужным. Давление, необходимое для проталкивания воды обратно в спонгиом, должно быть чрезвычайно высоким, так как в узких трубочках спонгиома развиваются силы внутреннего трения, которые едва ли можно переоценить. Реальное давление, возникающее к тому же лишь на доли секунды, а именно на время максимального наполнения сократительной вакуоли и слияния ее мембраны с плазмалеммой, вероятно, полностью уравновешивается указанным сопротивлением.

На периферии тубулярного спонгиома в некоторых случаях лежат своеобразные пучки трубочек, упакованных более или менее гексагонально и кажущихся жесткими. Эти трубочки диаметром около 50 нм, декорированные с цитоплазматической стороны грибовидными, расположенными по спирали структурами, непосредственно сообщаются с гладкими трубочками спонгиома.

Допускают, что жидкость извлекается из цитоплазмы декорированными трубочками, а затем направляется через гладкие элементы спонгиома в приводящие каналы и оттуда через ампулы (уже не связанные со спонгиомом) в сократительную вакуоль.

### **Отделение жидкости**

Хотя и кажется очевидным, что спонгиом участвует в процессе отделения жидкости, единственным доказательством правильности такого допущения можно считать, собственно, только его локализацию в непосредственной близости от сократительной вакуоли или приводящих каналов. Относительно молекулярных механизмов этого процесса пока имеются только предположения. Скорее всего, в соответствующих мембранах локализованы насосы, которые транспортируют ионы (или протоны) в просветы пузырьков или трубочек спонгиома. Это представление подкрепляется цитохимическим выявлением фосфатазной активности в комплексе сократительной вакуоли. Эта активность могла бы создавать локальный осмотический градиент для переноса воды из цитоплазмы в спонгиом. Такой процесс обязательно требует, однако, второго механизма, с помощью которого ионы перекачивались бы обратно в цитоплазму, что не сопровождалось бы обратным транспортом воды. Сейчас еще совершенно неясно, как эти механизмы могут реализоваться в

более или менее близких участках спонгиома. На основании количественного анализа цитоплазмы и жидкости, выделяемой через сократительные вакуоли, установлено, однако, что эта жидкость хотя и не совсем свободна от ионов, содержит их в значительно меньшей концентрации по сравнению с цитоплазмой.

### **Выведение жидкости**

У протистов с нефиксированным положением сократительной вакуоли в клетке, например у многих амёб, мембрана сократительной вакуоли сливается с плазмалеммой в любом подходящем месте, однако это происходит чаще в зоне уроида и никогда – на переднем конце. В результате такого слияния образуется более или менее крупное отверстие в стенке вакуоли и в плазмалемме, через которое жидкость и может быть выведена наружу. По-видимому, процесс не всегда протекает именно так. Сообщается, в частности, что у зеленого жгутиконосца *Chlamydomonas* жидкость проходит наружу через гидрофильные трансмембранные каналы без слияния мембран. В некотором роде промежуточное положение занимают сократительные вакуоли трипаносомовых, у которых с плазматической мембраной сливаются лишь очень небольшие участки сократительной вакуоли, образуя узкие каналы для выведения жидкости.

Постоянные, особым образом структурированные экскреторные поры имеются в основном у инфузорий (и у некоторых других протистов). Такие заранее оформленные элементы здесь необходимы, так как в противном случае сократительная вакуоль не имела бы доступа к плазматической мембране из-за наличия сложно устроенной кортикальной плазмы.

### **Осморегуляторная функция**

В течение длительного времени предполагается, что сократительные вакуоли связаны с осморегуляцией. Уже давно известно, что цитоплазма пресноводных протистов имеет более высокую осмолярность, чем окружающая среда. Вследствие этого вода постоянно проникает в их клетки. Если бы не было никакой противодействующей этому структуры, как, например, клеточной стенки, или противодействующего механизма, например механизма регуляции объема, клетка должна была бы лопнуть из-за притока воды. Очевидно, что этого не происходит. Сократительные вакуоли активно работают, компенсируя приток воды, как это можно легко наблюдать по увеличению или уменьшению их активности, если соответственно снизить или повысить осмолярность окружающей среды. Вода, попадающая в клетки другими путями, например через пищеварительные вакуоли, также выводится наружу с помощью сократительных вакуолей.

Наряду с, вероятно, единодушным признанием осморегуляторной роли комплекса сократительной вакуоли не прекращаются споры вокруг других его функций. Так, высказываются мнения о возможности активного выделения через сократительную вакуоль катионов, например натрия. В этой связи установлено, что в клетках протистов весьма высока концентрация ионов калия и низка-натрия, а жидкость, выделяемая сократительной вакуолью, содержит много натрия. Однако экспериментального доказательства активного избирательного выведения натрия через сократительную вакуоль пока еще нет.

### **Механизм регуляции объема**

Сократительные вакуоли, по-видимому, реагируют на изменения осмотических параметров среды в основном кратковременно. При более длительных сроках в дело вступает механизм регуляции объема клетки. Это означает, что простейшее, перенесенное, например, в гиперосмотическую среду, сначала сморщивается в результате выхода воды, причем сократительная вакуоль прекращает свою работу. Однако через определенное время клетка снова набухает (если осмотический шок не был летальным), и сократительная вакуоль возобновляет свою деятельность. Это явление можно объяснить тем, что в цитоплазме к этому времени повышается уровень свободных аминокислот, одновалентных катионов и в известных условиях также сахаров.

### **Механизм сокращения вакуолей**

Сократительные вакуоли иначе называют «пульсирующими», потому что термин «сократительные» подразумевает способность активно сокращаться. До сих пор, однако, нет прямых доказательств такого сокращения. Поэтому можно было бы допустить, что сократительные вакуоли опорожняются только вследствие внутриклеточного давления на них.

Важным аргументом в пользу активного сокращения является, однако, то наблюдение, что сократительные вакуоли различных протистов непосредственно перед выбрасыванием их содержимого становятся шаровидными и слегка уменьшаются в диаметре. Это явление проще всего объяснить тем, что сократимые элементы начинают давить со всех сторон на еще не вполне сферическую вакуоль. Другое указание на активное сокращение вытекает из следующего наблюдения. Если у инфузории механически закрыть экскреторную пору плотно прилегающим покровным стеклом, то постоянно набухающая вакуоль обнаруживает хотя и небольшие, но вполне отчетливые сокращения, соответствующие нормальному ритму пульсации.

### Цикл пульсации

Ход типичного цикла пульсации у простой по структуре сократительной вакуоли показан на рисунке (рис. 6). После систолы в районе сократительной вакуоли видны мелкие пузырьки. Во время диастолы эти пузырьки растут и постепенно сливаются друг с другом, образуя «сократительную» вакуоль. Непосредственно перед выбрасыванием содержимого вакуоль округляется и окружается мелкими везикулами.

Наряду с этим простым функциональным процессом существуют и более сложные отношения, например, у *Paramecium caudatum*. После систолы сократительная вакуоль более не видна. В это время наполняются ампулы (диастола ампул). Далее появляется сократительная вакуоль, в которую жидкость переливается из ампул (систола ампул и диастола сократительной вакуоли). Наконец, сократительная вакуоль (после предварительного принятия шарообразной формы) опорожняется наружу через экскреторную пору (систола сократительной вакуоли), причем в это время ампулы уже снова наполняются. По-видимому, приток жидкости

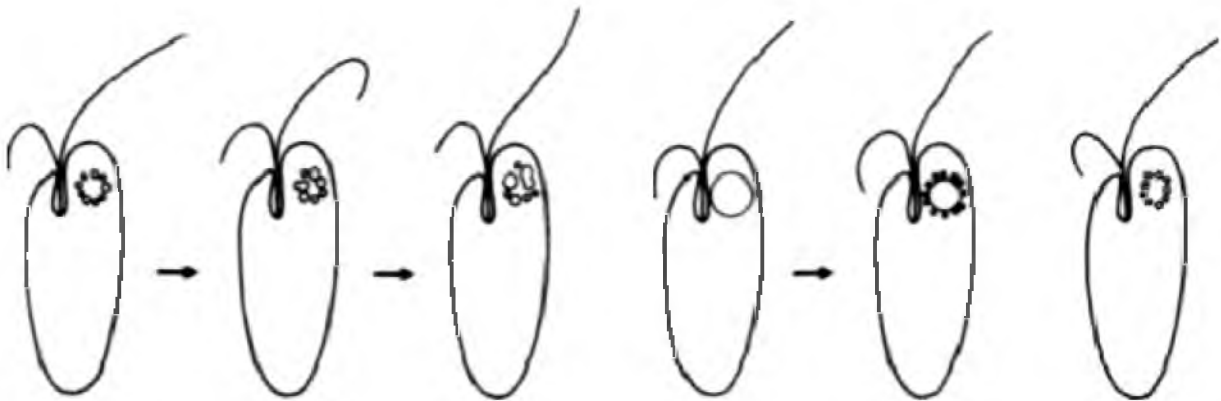


Рисунок 6 – Ход пульсации сократительной вакуоли *Chilomonas* от систолы до систолы

через приводящие каналы идет постоянно, а ампулы представляют собой буферные элементы, за счет которых непрерывный процесс отделения от цитоплазмы воды совмещается с периодическим опорожнением вакуоли.

### Пузулы

Динофлагелляты не имеют сократительных вакуолей. Предполагается, что их функция перешла к пузулам, лежащим в основании жгутиков. Под пузулами понимают трубчатые, часто ветвистые впячивания плазматической мембраны, которые плотно окружены внутриклеточной вакуолярной системой. Пузулы постоянно сообщаются с окружающей средой.



У некоторых динофлагеллят имеется два типа пузул – сборные и мешковидные. Мешковидные пузулы – это ампулы, окруженные везикулами и имеющие широкий выводной проток. Сборные пузулы состоят из одной или двух часто весьма крупных вакуолей с узким выводным протоком. Осморегуляторная функция приписывается главным образом мешковидным пузулам, которые встречаются прежде всего у морских панцирных форм. Однако если такие пузулы и сокращаются, то очень редко и не полностью. Существуют справедливые сомнения насчет того, что эти структуры вообще имеют какое-либо отношение к осморегуляции. По меньшей мере убедительные данные в пользу такого предположения отсутствуют.

### **Аксостиль и коста**

Аксостильями называют массивные пучки из тесно прилегающих друг к другу слоев микротрубочек, которые встречаются у некоторых паразитических жгутиконосцев, например у *Oxymonadida*, *Trichomonadida* и *Hypermastigida*. У части этих организмов аксостили подвижны и вызывают змеевидное изгибание тела или закручиваются вокруг собственной оси, способствуя передвижению клеток. Наряду с другими белками из аксостилей был выделен динеин, обладающий АТФ-азной активностью. Поэтому считают, что движение аксостиля основано прежде всего на деятельности динеиновых ручек, в результате которой слои микротрубочек скользят друг по другу, вызывая тем самым изгибание всего аксостиля.

У ряда жгутиконосцев с аксостилем имеется палочка, обозначаемая как коста, которая отходит от основания жгутиков и направляется к заднему полюсу клетки. Эта структура, поперечнополосатая на электронно-микроскопических изображениях, вероятно, выполняет прежде всего скелетную функцию, но может быть также подвижной и вызывать изгибания тела.

### **Гаптонема**

Гаптонема встречается только у *Prymnesiida* (*Haptophyceae*). Она расположена между двумя жгутиками. Диаметр этой нитевидной структуры, имеющей у разных видов разную длину, более или менее близок к диаметру жгутика. На поперечном срезе в ней обнаруживаются 6–7 микротрубочек и цистерна ЭС. Гаптонема, по всей вероятности, не является предшественником жгутика, а представляет собой совершенно особое прикрепительное устройство, с помощью которого жгутиконосец может закрепляться на субстрате. При этом гаптонема обнаруживает ясно выраженные движения типа быстрого свертывания в рулон, протекающие за 0,01–0,02 с. Процесс разворачивания длится 2–10 с. Механизм генерирования усилия при этом типе подвижности неизвестен.

### Амебоидное движение

Под амебоидным движением понимают прежде всего передвижение определенных саркодовых. Этот вид локомоции тесным (но не необходимым) образом связан с токами цитоплазмы. Движения протоплазмы имеются, конечно, и у многих других протистов, однако они не обязательно приводят к перемещению всей клетки (например, при циклозе).

Интенсивнее всего амебоидное движение изучалось у корненожек класса *Lobosea* – *Amoeba proteus* и *Chaos chaos*. (Как движутся поступательно многие амебы с другой внешней формой, еще во многом не выяснено.) Если рассматривать растущую лобоподию, можно различить на ее конце гиалиновую шапочку, которая переходит в узкую гиалиновую каемку, окружающую всю клетку. При движении вперед протоплазма течет по осевой части псевдоподии и при этом кажется очень жидкой (состояние золя; эндоплазма). В кортикальной области она, напротив, стационарна (состояние геля; эктоплазма). Когда золеобразная текущая эндоплазма достигает гиалиновой шапочки, она растекается наподобие струй фонтана по кортикальной зоне, переходит здесь в состояние геля и превращается в эктоплазму. На заднем конце амебы (в уроиде) при этом постоянно происходит обратное превращение эктоплазмы в эндоплазму. Из амеб были выделены актин и миозин – белки, которые, как известно, генерируют усилие в мышцах многоклеточных животных. Нет сомнения, что и у амеб актин и миозин представляют собой аналогичные по функции структуры и что благодаря их активности возникает ток цитоплазмы. Однако представления о том, как это происходит, еще противоречивы. В настоящее время обсуждаются две гипотезы, пытающиеся объяснить амебоидное движение – гипотеза потока под давлением и гипотеза сокращения фронтальной зоны. Они исходят из того, что движущая сила генерируется в ходе процесса трансформации эктоплазмы в эндоплазму или соответственно эндоплазмы в эктоплазму.

Гипотеза потока под давлением допускает, что вследствие сокращения находящейся в эктоплазме задней части клетки актомиозиновой сети создается избыточное давление, которое гонит цитоплазму вперед. Это представление исходит из анализа маятниковых токов цитоплазмы, которые характерны для бесклеточных слизевиков (например, *Physarum*). В данном случае нет сомнения в том, что ток протоплазмы создается давлением сзади. В пользу такого типа генерирования усилия и у амеб говорит тот факт, что при электронномикроскопических исследованиях филаменты обнаруживались главным образом в области уроида, а также то, что в этой области плазматическая мембрана всегда сильно складчата.

Гипотеза сокращения фронтальной зоны исходит из того, что движущая сила для тока цитоплазмы генерируется непосредственно во

фронтальной области растущей псевдоподии. Согласно этому представлению, на конце псевдоподии золеобразная цитоплазма переходит в гелеобразное состояние в процессе сокращения, при этом подтягивая за собой следующую порцию золя. Эктоплазма остается в сократившемся состоянии до тех пор, пока снова не перейдет в уроиде в расслабленное состояние золя. В качестве аргументов в пользу этой гипотезы можно привести следующие наблюдения. В новообразующихся псевдоподиях часто видно, что ток цитоплазмы возникает именно на самом переднем конце. Кроме того, если экспериментально создать в цитоплазме уроида недостаточное давление, это никак не повлияет на ток цитоплазмы. Наконец, имеется наблюдение, что изолированная, лишенная мембран цитоплазма может при известных условиях давать эффект потока, аналогичный наблюдаемому в интактных псевдоподиях.

Экспериментальных фактов, однозначно доказывающих правильность той или другой гипотезы, пока еще нет. В последнее время, впрочем, накапливаются косвенные данные в пользу потока под давлением, который генерируется, однако, не только в самой задней части клетки, но и в средней зоне тела амебы.

Строение актиновых филаментов амев сравнимо с наблюдаемым у актина высших организмов. Глобулярные молекулы G-актина соединены друг с другом в F-форме актина в виде цепочек. Две такие цепочки взаимно обвивают друг друга и образуют длинные филаменты. В то же время весьма вероятно, что миозиновые филаменты, по меньшей мере у некоторых протистов, имеют иную, чем в поперечнополосатых мышцах, структурную организацию. У этих простейших отсутствуют миозиновые филаменты, которые имели бы строго биполярное строение по всей своей длине, а наблюдаются асимметричные конфигурации, при которых на одной стороне филамента все миозиновые головки имеют одну направленность, а на другой – противоположную. Тем самым обеспечивается скольжение длинных актиновых филаментов вдоль сравнительно коротких миозиновых нитей.

Большинство данных о физиологии амeboидного движения касается маятниковых токов цитоплазмы у бесклеточных слизевиков. Как и в мышце, важнейшим параметром регуляции сокращения здесь является количество свободного внутриклеточного кальция. В этой связи важно обнаружение накапливающих кальций пузырьков в цитоплазме *Physarum polycephalum*. АТФ-азная активность актомиозиновой сети стимулируется кальцием. Были найдены белки, сходные с тропонин-тропомиозиновым комплексом мышцы, с которыми взаимодействует кальций, тем самым контролируя сокращение. Некоторые из этих данных были подтверждены также и на актомиозиновой системе амев.

Актин и миозин определенно играют важную роль и при других формах движения. Так, едва ли подлежит сомнению, что, например, Фибриллярное сократимое кольцо, появляющееся в кортексе в плоскости перешнуровки делящихся инфузорий, представляет собой актомиозиновый комплекс. Хотя твердых доказательств пока нет, считается, что циклоз пищевых вакуолей приводится в действие актомиозиновой системой. Далее, удалось установить, что актин является существенной составной частью палочкового аппарата инфузорий. В какой мере актомиозиновые комплексы могли бы обеспечивать, например, движение кинетоцист и аксоподий у Actinopoda и вырастание псевдоподий.

В то время как актин, по крайней мере, в некоторых случаях, сравнительно легко поддается идентификации, электронно-микроскопическое выявление миозина, несомненно, связано с большими трудностями. Это в равной мере относится к животным и растительным, одноклеточным и многоклеточным организмам (за исключением мышечных клеток). Может быть, причина здесь в том, что миозин часто присутствует в концентрации до 100 раз меньшей, чем актин, причем встречается во многих (особенно низкополимерных) модификациях в противоположность актину, который представляется с эволюционной точки зрения очень консервативным белком.

### **Метаболия**

Метаболией называют движения тела, наблюдаемые у эвгленовых (эвгленоидное движение). Процесс такого движения, для которого характерны перистальтические волны деформации клетки, пробегающие вдоль продольной оси тела, может, по крайней мере у видов *Distigma*, быть подразделен на две фазы. Распространяющееся от заднего конца тела к переднему расширение клетки (первая фаза) вызывает перемещение всего организма, даже если контакта с субстратом и нет. При восстановлении нормальной формы тела (вторая фаза) наблюдается отток цитоплазмы спереди назад.

Собственно говоря, до сих пор неясно, как осуществляются эти движения. Кортекс многих эвглен спирально исчерчен. Эта исчерченность отражает расположение белковых пластинок. Между пластинками и под ними лежат микротрубочки, которые у разных видов присутствуют в неодинаковом числе и соединены друг с другом различным образом. У организмов, белковые пластинки которых жестко соединены между собой, метаболической подвижности нет.

В случае *Distigma* допускается, что расширение тела происходит благодаря активности субпелликулярных микротрубочек. Ток цитоплазмы, идущий в противоположном направлении, мог бы вызываться гель-золь-трансформацией актина.

### Сокращение тела

Часть инфузорий отряда *Heterotrichida* обнаруживает явную способность к сокращению тела. Например, *Stentor* может сокращаться до трети своей исходной длины в течение миллисекунд. Обратное же вытягивание тела требует около 10 с.

Кортекс содержит структурные элементы, которые можно считать ответственными за подобные движения. Реснички расположены кинетами, проходящими спереди назад. Против каждой реснички в кортикальной плазме находится пара кинетосом, из которых лишь одна (как правило, задняя) несет видимый снаружи стержень реснички. От этого базального тела отходят постцилиарные микротрубочки, которые слагаются в плоскую ламеллу, направляющуюся к заднему концу клетки. Ламеллы значительно длиннее, чем расстояния между парами кинетосом. Поэтому по меньшей мере несколько ламелл всегда накладываются друг на друга, так что вдоль каждой кинеты проходит пучок из микротрубочковых ламелл, тянущийся от переднего конца клетки до заднего.

Глубже в кортексе находится параллельный соответствующим ламеллярным пучкам мощный тяж, который состоит из филаментов толщиной 4 нм (мионема). Этот тяж всегда окружен цистернами ЭС.

Различные наблюдения и эксперименты указывают на то, что очень быстро протекающее сокращение зависит от деятельности мионем. При этом отдельные филаменты меняют свою конформацию, превращаясь в трубчатые структуры толщиной 10-12 нм, и, очевидно, значительно укорачиваются. Такое конформационное изменение, вызывающее сокращение клетки, не зависит от АТФ, но чувствительно к кальцию. По близкой аналогии с саркоплазматическим ретикулумом поперечно-полосатых мышц считается, что ЭС-цистерны, окружающие мионему, являются накопителями  $Ca^{2+}$ , причем они высвобождают ионы кальция в ответ на соответствующее раздражение, а затем снова активно откачивают их назад.

Ламеллам из микротрубочек приписывают активную роль при вытягивании клетки. После их пассивного взаимонадвигания во время сокращения они, по-видимому, начинают активно скользить друг по другу (может быть, с помощью динеиновых ручек), возвращая клетке в результате такого телескопического раздвигания исходную длину. Это представление подкрепляется тем, что между микротрубочковыми ламеллами действительно наблюдаются структуры в виде мостиков, которые не контактируют со следующей ламеллой во время сокращения, но связываются с ней во время вытягивания.

Такая система сокращения-вытягивания, основанная на двух антагонистически работающих механизмах, видимо, широко распространена у инфузорий *Heterotrichida*.

### Сокращение стебелька

Многие кругоресничные инфузории (*Peritrichida*) прикреплены к субстрату с помощью стебелька. Стебельки, в вытянутом состоянии прямые, могут чрезвычайно быстро сокращаться, принимая при этом форму штопора. По всему стебельку вплоть до его основания проходит червеобразный, спирально извитой отросток клетки, в котором находится пучок из филаментов толщиной 2-3 нм, называемый спазмонемой. Очень тонкие каналы ЭС, выходящие из тела клетки, пронизывают пучок филаментов по всей длине стебелька. Спазмонема, окруженная многочисленными митохондриями, имеет у *Vorticella* диаметр около 1 мкм. Толщина всего стебелька порядка 5-7 мкм. Параллельно спазмонеме, но строго по противоположной стороне стебелька во внеклеточной зоне проходит лента из жестких палочек. Остальная часть стебелька заполнена рыхлым волокнистым материалом.

Удалось доказать, что сокращение стебелька не требует наличия АТФ, но зависит от кальция. Поэтому предполагают, что этот механизм сокращения сходен с участвующим в сокращении тела *Heterotrichida*. Накопителями кальция могут быть тонкие каналы ЭС, пронизывающие спазмонему. Антагонистом спазмонемы, вызывающим вытягивание, у перитрих считается внеклеточный материал стебелька, который, по всей видимости, обладает упругими свойствами. Если деятельность ротовой цилиатуры и играет какую-то роль в процессе вытягивания, то лишь второстепенную.

### Изгибания тела

Способность к изгибанию тела, наблюдаемая у многих инфузорий отряда *Gymnostomatida*, возможно, основывается на тех же механизмах, что и сокращение тела. У таких клеток между кортексом и эндоплазмой расположен сплошной слой филаментов. С внутренней стороны это сплетение филаментов очень тесно усажено митохондриями. Вдоль обращенной наружу стороны слоя лежат многочисленные мелкие везикулы.

Логично предположить, что и эта система филаментов сокращается при добавлении кальция, высвобождающегося из мелких везикул. Впрочем, чтобы объяснить впечатляющие наблюдателя сложные движения тела, надо допустить, что сокращение сети филаментов должно стимулироваться лишь в определенных ее участках. Поскольку до сих пор не найдено другой системы органелл, которая могла бы обеспечить возврат к нормальной форме клетки после ее изгибания, можно пока допустить, что у этих организмов антагонистом сократительной сети является внутреннее давление в клетке.

### Другие явления сократимости

Наряду с рассмотренными выше сократительными системами существует целый ряд других устройств, некоторые из которых несомненно, а другие - по всей вероятности, могут вызывать движения. Однако способ их действия в большинстве случаев пока еще непонятен.

Больше всего известно о корешковых системах, которые прикрепляются к базальному тельцу жгутика и либо направляются назад, либо связывают базальные тельца между собой. Речь здесь идет о пучках филаментов, которые на электронно-микроскопических изображениях имеют периодическую поперечную исчерченность. При добавлении кальция эти пучки способны сокращаться. Степень сокращения можно непосредственно определить по изменению периода поперечных полос. Считается, что наряду со структурными функциями эти корешковые системы призваны управлять относительным положением базальных телец в кортексе клетки и тем самым регулировать направление рабочего удара жгутика.

Морфологически сходные пучки филаментов описаны у некоторых инфузорий из отряда *Gymnostomatida*. Впрочем, здесь они прикрепляются не к кинетосомам, а к слою филаментов, расположенному между кортексом и эндоплазмой. Может быть, они связаны с необычайно выраженной у этих одноклеточных способностью к деформации тела.

Хотя отходящие от базальных телец ресничек кинетодесмальные фибриллы тоже поперечно исчерчены, они, по всей видимости, не сократимы. И напротив, поперечнополосатые мионемы (миофриски) *Acantharea* обнаруживают отчетливую активность. Они прикрепляются к иглам, характерным для этих организмов, и могут растягивать на них цитоплазму в результате своего сокращения или расслабления. По своему строению и, насколько это известно, по способу действия миофриски напоминают мионемы в щупальце динофлагелляты *Noctiluca miliaris*.

Кроме того, существует ряд других систем филаментов, которые пока были найдены только у немногих одноклеточных. Как правило, их функция неясна, например, в случае кортикальной сети филаментов у *Paramecium*. Часто таким системам приписывают свойство сократимости, причем без всякой экспериментальной проверки. Примером могут служить филаментозные тяжи у *Trichodina*, про которые пишут, что они якобы вызывают движение зубцов прикрепительного диска.

### Скольжение

Встречается, наконец, способ перемещения, который лучше всего описывается как скольжение. Такой вид движения особенно ясно выражен у трофических стадий грегаринов и у спорозоитов кокцидий. Эти организмы

скользят по субстрату без каких-либо видимых под световым микроскопом устройств для генерирования усилия.

Долгое время предполагали, что движущей силой такого перемещения грегарин является направленное выделение слизи. Поскольку ультраструктурные исследования показали, что у грегарин вся поверхность клетки покрыта бесчисленными проходящими параллельно друг другу продольными складками, за движущую силу перемещения принимали ундулирующие движения этих складок, в стенках которых располагаются микрофиламенты, а ниже – выстилка из микротрубочек. Эта гипотеза подкреплялась различными конфигурациями складок, видимыми на электронно-микроскопических снимках.

В настоящее время научились выявлять эти складки и светомикроскопически. Никаких движений у них при этом пока обнаружить не удалось, поэтому некоторые авторы снова обсуждают старую гипотезу выделения слизи. По их представлениям, складки всего лишь направляют истекающую слизь назад и тем самым способствуют движению клетки вперед. Пока еще не выяснено, каким образом осуществляются изгибания тела, встречающиеся в особенности у крупных видов грегарин.

Предполагается, что у спорозоитов кокцидий тип скольжения иной. Такие инфекционные стадии, способные к различным движениям, не обнаруживают никаких явно предназначенных для этого органелл. По-видимому, для их движения всегда нужен контакт с субстратом. В настоящее время неясно, существуют ли на плазматической мембране места связывания, которые вступают в этот контакт. Такие места связывания могли бы перемещаться в мембране спереди назад по определенному спиральному пути с помощью сократимой системы филаментов, вызывая тем самым передвижение клетки.

У многих бактерий и многочисленных одноклеточных водорослей тоже наблюдаются скользкие движения. В некоторых случаях в основе их лежат направленное выделение слизи и возникающая при этом отталкивающая сила, которая действует на клетку. Однако в большинстве случаев механика движения неясна.

### **Опыты к главе «Подвижность»**

#### ***Регистрация различных видов движения у протистов***

Существует очень простая возможность документации способов движения протистов. Объекты помещают в маленькую чашку Петри. Чашка и культуральная среда должны быть, насколько это возможно, свободны от пыли и взвешенных частиц. С помощью скользящего бокового освещения одним или лучше двумя осветителями с волоконной оптикой (можно и остро сфокусированными обычными осветителями для микроскопии)



достигается эффект «темного поля». Объекты выглядят светящимися на темном фоне. С помощью лупы с фотоприставкой животные фотографируются при относительно слабом увеличении с выдержкой около 10 с (следует использовать высокочувствительную пленку). В результате пути, пройденные объектами при плавании, выглядят как белые линии на черном фоне. Различные одноклеточные часто показывают разное и притом всегда видоспецифичное поведение при плавании.

По времени экспозиции и длине пройденного пути можно определить скорость плавания. Однако, поскольку фотографии двумерны и не могут документировать вертикальные перемещения, вычисленные скорости будут представлять собой лишь минимальные величины.

Другой способ находит применение для тех одноклеточных, которые передвигаются относительно медленно, например саркодовых. Здесь нужно применять выдержки в 30-100 с (в зависимости от скорости движения) при весьма слабом освещении в микроскопе. Если через правильные промежутки времени дополнительно давать подсветку лампой-вспышкой, контуры одноклеточного будут видны как ряд последовательных резких изображений. Этот способ особенно подходит для моноподиальных амёб.

#### ***Ампутация и регенерация ресничек и жгутиков***

Реснички и жгутики довольно легко поддаются ампутации. Можно хорошо наблюдать регенерацию этих органелл, которая происходит относительно быстро.

Регенерация ресничек у *Tetrahymena pyriformis* из культуры на аксенической среде (с. 276):

1. Осадить клетки из культуральной среды тремя центрифугированиями по 1 мин.

2. К этому осадку добавить 1 мл среды: 10 мМ ЭДТА и 50 мМ ацетата натрия, рН 6,0; хорошо взболтать.

3. Через 30 с добавить 1 мл бидистиллированной воды, хорошо перемешать.

4. Еще через 60 с добавить 0,1 мл 0,5 мМ раствора  $\text{CaCl}_2$ ; хорошо перемешать.

5. Еще через 15 с клетки 4 раза пропустить через шприц с иглой 0,9 x 38 мм (втянуть и вытолкнуть). Реснички механически удаляются возникающими при этом гидродинамическими силами.

6. Поместить клетки в 25 мл нормальной культуральной среды. Здесь начинается регенерация ресничек. При условии аккуратного светомикроскопического наблюдения можно проследивать отрастание ресничек в течение нескольких часов.

*Chlamydomonas reinhardtii*, автотрофно растущие на солевой среде (жидкое удобрение):

1. Снизить pH культуральной среды до 4,8-5,0 с помощью 1 н. уксусной кислоты; энергично встряхивать 15 с.

2. Быстро поднять pH до 7,2 с помощью 1 н. NaOH. Вследствие скачка pH клетки отбрасывают жгутики. Если эффект недостаточен, добавить 1 mM CaCl<sub>2</sub>.

3. Через 5-15 мин начинается регенерация жгутиков, которая длится в общей сложности около 2 ч.

4. Для лучшего выявления жгутиков можно применить окрашивание следующим реактивом: к раствору Люголя (1 г иода и 1 г йодистого калия в 100 мл бидистиллированной воды) добавить  $5 \cdot 10^{-3}$  M антипирина и  $5 \cdot 10^{-5}$  M FeCl<sub>2</sub>. Антипирин и FeCl<sub>2</sub> готовят отдельно друг от друга в виде основных растворов 100-кратной концентрации и добавляют к раствору Люголя непосредственно перед окрашиванием.

### **Реактивация ресничек**

С помощью получения клеточных моделей *Paramecium* и последующей реактивации ресничек следует показать, что при условии соответствующей предварительной обработки мертвые организмы обнаруживают явления подвижности, подобные тем, которые наблюдаются у живых животных.

1. Концентрировать клетки центрифугированием. Промыть при комнатной температуре 2 mM раствором CaCl<sub>2</sub> в 1 mM трис-HCl-буфере (pH 7,2).

2. Отцентрифугировать клетки, экстрагировать их при 4°C в течение 10-30 мин раствором: 0,01% Тритон X-100, 20 mM KCl, 10 mM двуназиевой соли ЭДТА, 10 mM трис-малеатного буфера (pH 7,0).

3. Отцентрифугировать клетки, затем промыть их при 4°C в растворе: 50 mM KCl, 2 mM ЭДТА в 10 mM трис-малеатном буфере (pH 7,0).

4. Поместить каплю взвеси клеток на предметное стекло и убедиться, что они мертвы и неподвижны. Затем реактивировать реснички при комнатной температуре с помощью раствора: 4 mM АТР, 4 mM MgCl<sub>2</sub>, 3 mM ЭДТА в 10 mM трис-малеатном буфере (pH 7,0). Эту смесь добавляют с одной стороны покровного стекла и отсасывают фильтровальной бумагой жидкость с другой стороны. Через короткое время реснички снова начинают бить. При благоприятных условиях мертвые клетки даже плавают.

### ***Глицеринизирование и активация стебельков *Vorticella****

Чтобы получить достаточное количество особей *Vorticella* (или *Carchesium*), в чашку Петри, содержащую 100 мл свободной от CO<sub>2</sub> минеральной воды, к которой добавлено 3-5 прокипяченных зерен пшеницы, помещают разлагающиеся части растений из пруда. Кроме того, туда же кладут несколько отрезков ниток длиной по 2-3 см. Как правило, через несколько дней на нитках появляются *Vorticella* (или *Carchesium*).

1. Клетки на субстрате (отрезках ниток) экстрагируют в растворе, содержащем глицерол (50%, по объему), КС (0,1 М), трис-малеатный буфер (10 мМ, рН 7,0) и ЭДТА (4 мМ). Экстракция длится несколько дней в холодильнике. Экстракционную среду несколько раз меняют. В результате этой обработки большинство составных частей клетки растворяется, однако сократимые элементы стебельков сохраняются.

2. Объекты переводят из раствора глицерола в расслабляющий раствор: 0,1 М КС1, 50 мМ трис-малеатного буфера (рН 7,0) и 8 мМ ЭДТА.

3. Через 10 мин изготавливают микроскопический препарат. Затем следует многократная промывка расслабляющим раствором (накапывать с одной стороны покровного стекла, отсасывать с другой). Стебельки *Vorticella*, которые до этого были спирализованы, теперь распрямлены.

4. В результате добавления сократительного раствора, который содержит КС1 (0,1 М), трис-малеатный буфер (50 мМ, рН 7,0), СаС1<sub>2</sub> (8 мМ) и ЭДТА (8 мМ), стебельки сокращаются (по крайней мере те, которые еще интактны). Определяющим фактором при этом сокращении, происходящем без расходования АТФ, являются ионы Са<sup>2+</sup>.

5. Процесс может повторяться многократно, если добавлять попеременно то расслабляющий, то сократительный раствор.

### **Захват пищи, пищеварение, дефекация**

Протисты способны ассимилировать необходимые для жизни вещества различными путями. В принципе различают гетеротрофные и автотрофные организмы. Автотрофы – это те формы, которые сами образуют органические соединения из неорганических молекул, а также различных ионов с помощью внешней энергии, например солнечного света. Это характерно для фотосинтетически активных протистов. Гетеротрофные одноклеточные, напротив, нуждаются для поддержания своих жизненных функций в органических веществах, которые они получают в конечном итоге от автотрофных организмов. Если, несмотря на способность к фотосинтезу, организму требуются для жизни также и органические вещества, говорят о миксотрофном способе питания. Наконец, простейших, которые в зависимости от внешних условий могут

существовать как автотрофно, так и гетеротрофно, называют амфитрофными.

Если организм питается не осмотрофно (т.е. не поглощает необходимые для жизни вещества непосредственно клеточной поверхностью, как, например, многие паразитические протисты), то в жизни одноклеточного центральную роль играют процессы приема пищи, ее разрушения (пищеварение) и выделения непереваримых остатков (дефекация).

### Пиноцитоз и фагоцитоз

Способы приема пищи делятся на две большие категории – пиноцитоз и фагоцитоз. В то время как под пиноцитозом («клеточное питье») понимают (возможно, избирательное и концентрированное) поглощение жидкости и ионов, фагоцитоз («клеточное заглатывание») означает захват оформленных частиц. Подобное подразделение несколько искусственно, поскольку в зависимости от организма могут наблюдаться плавные переходы между этими процессами. Разграничение между оформленными в виде частиц и неоформленными веществами еще кажется довольно простым на уровне светового микроскопа, но оно не может быть четко проведено на ультраструктурном уровне, поскольку часто оказывается, что в жидкостях, представляющихся гомогенными под световым микроскопом, под электронным микроскопом обнаруживаются частицы.

Тем не менее в некоторых случаях налицо несомненные структурные различия между этими двумя процессами. У *Amoeba proteus*, например, формирование пиноцитозных каналов и отшнуровывание пиносом очень ясно отличается от фагоцитоза. Пиноцитоз у амёб, по-видимому, осуществляется путем сокращения связанной с мембраной сети филаментов, а также путем образования и втягивания псевдоподий, считают, что при этом происходит локальный вход  $Ca^{2+}$ , вызванных внешним индуктором, что должно приводить к сокращению ассоциированных с мембраной филаментов. В результате происходящего одновременно формирования псевдоподии образуется и растет в длину пиноцитозный канал. Дальнейшее сокращение кортикальных филаментов в конце концов ведет, по этой гипотезе, к отшнуровке пиносом. Эта модель, впрочем, годится во всех деталях только для амёб.

В то время как фагоцитоз встречается у очень большого числа одноклеточных, пиноцитоз пока наблюдался только у сравнительно немногих из них. Так, пиноцитозные процессы происходят, например, в области микропор на стадии спорозонта у *Apicomplexa*, а в последнее время существование пиноцитоза было признано вероятным также в парасомальных мешочках у инфузорий. Пиноцитозная активность описана и у ряда жгутиконосцев. Если у клетки есть жгутиковый карман (например,

у *Euglenida*) или жгутиковый желобок (например, у *Retortamonadida* и *Diplomonadida*), пиноцитозная активность концентрируется главным образом в этих частях клетки.

### Выбор пищи

Одноклеточные обладают способностью отличать друг от друга различные пищевые частицы. Однако у них редка, если вообще встречается, избирательность такого рода, когда захватывается только переваримая и используемая пища. Например, *Paramecium* заглатывает бактерий (полезная пища) наряду с частицами краски (кармина, угля), пластика (шарики латекса) или металла (железные опилки). Однако предлагаемые частицы захватываются неодинаково быстро. Интересно, что дрожжевые клетки заглатываются с огромной скоростью, хотя они во многих случаях не могут использоваться и поэтому снова экскретируются более или менее непереваренными.

Пока неясно, сколько и каких факторов нужно, чтобы протесты приступили к фагоцитированию. Из опытов, в которых изменяли поверхностные свойства пищи, известно, что важными критериями при этом являются физические и химические свойства поверхности пищевых частиц. Эти внешние признаки распознаются одноклеточными скорее всего с помощью мукоидного слоя, прилегающего снаружи к плазматической мембране, и в результате они либо избирательно приступают к фагоцитозу, либо воздерживаются от него.

Когда пища уже захвачена, в действие вступают, очевидно, уже внутренние контрольные системы (природа которых также неизвестна). С их помощью клетки могут установить, являются ли заглоченные вещества переваримыми и полезными или нет. Например, шарики латекса выбрасываются инфузорией *Climacostomum* гораздо быстрее, чем непереваримые остатки бактерий и водорослей, т. е., возможно, их пищевая непригодность как-то определяется протистом.

Хищные инфузории, по-видимому, могут отличать друг от друга различные организмы, служащие добычей, но прежде всего они отличают от добычи особей своего собственного вида. Впрочем, это не исключает того, что в экстремальных ситуациях хищники могут фагоцитировать и своих сородичей.

### Захват пищи

Если речь не идет о протистах, питающихся автотрофно или осмотрофно, то перед организмом стоит проблема, как захватить оформленную пищу из окружающей среды. При этом реализуются разные возможности.

У свободно парящих форм, например у *Actinophrys*, встреча одноклеточного с пищевыми частицами или организмами происходит более или менее по воле случая. Когда это происходит, на аксоподиях выделяется

слизистое клейкое вещество, с помощью которого добыча может быть остановлена. Электронно-микроскопически можно установить присутствие помимо слизи многочисленных тончайших выпячиваний плазматической мембраны.

У «подгонятелей» с помощью жгутиков или ресничек создается ток воды, иногда мощный, который направляет пищевые частицы к клетке или клеточному рту (рис. 167, 168). В ротовой области затем может происходить выбор пищи.

«Глотатели» – это, как правило, медленно движущиеся организмы, не способные угнаться за своей добычей. Однако эти виды имеют токсицисты, которые могут обездвиживать или убивать даже быстро проплывающую мимо добычу. Обездвиженная таким путем пища затем без труда заглатывается. При этом «глотатели» обнаруживают часто замечательную способность к растягиванию ротовой области.

Вероятно, самые высокоразвитые и сложные приспособления к заглатыванию пищи – это палочковые аппараты жгутиконосцев и особенно инфузорий (рис. 172), а также щупальца *Suctorica*. Как морфологически, так и функционально каждое щупальце сукторий может быть приравнено к палочковому аппарату. Последний состоит из сотен микротрубочек, собранных в правильные пучки и ламеллы, из которых, в свою очередь, строится замкнутая со всех сторон трубчатая структура. Благодаря таким ротовым устройствам соответствующие простейшие могут весьма эффективно захватывать пищу, хотя (в силу определенных размеров ротовых структур) только строго определенную. Так, инфузория *Pseudomicrothorax dubius* специализируется на питании нитчатými сине-зелеными водорослями диаметром около 5 мкм. То обстоятельство, что эта инфузория предпочитает виды Рода *Oscillatoria*, по всей вероятности, связано с тем, что она располагает набором ферментов для переваривания именно этих водорослей, и в особенности их клеточных стенок.

Движущая сила, необходимая для фагоцитоза, генерируется в самом палочковом аппарате (или в щупальцах). Центральную роль в этом играют определенные микротрубочковые ламеллы. В районе таких ламелл у *Pseudomicrothorax dubius* удалось выявить АТФ-азную активность. Но, наверное, движение обуславливают все же не сами микротрубочки, а ассоциированные с ними системы филаментов. По крайней мере часть этих филаментов представлена актином. Микротрубочки же выполняют опорную функцию. В генерировании движущей силы на молекулярном уровне с большой вероятностью участвует механизм скольжения, который обеспечивает активное продвижение пищевой вакуоли внутрь клетки. С этой точки зрения неверно сравнивать прием пищи у сукторий с актом сосания.

Специализация другого рода наблюдается при фагоцитозе у питающихся водорослями корненожек из класса *Filosea*. Эти формы способны проделывать круглые отверстия в клеточной стенке зеленых водорослей, например *Oedogonium* и *Spirogyra*, по-видимому, с помощью локальной секреции ферментов. Через такое отверстие в клетку водоросли проникает крупная питающая псевдоподия, которая фагоцитирует весь протопласт.

### **Образование пищевых вакуолей**

Формирование пищевых вакуолей не составляет проблемы для простейших, ограниченных снаружи одной лишь простой плазматической мембраной. Как правило, плазматическая мембрана при этом впячивается внутрь и затем замыкается вокруг пищи. Этот процесс, который, весьма вероятно, осуществляется с помощью актомиозиновой системы, характерен для многих амeboидных протистов.

Сложнее дело обстоит у одноклеточных с постоянной формой тела и часто с особыми структурами, расположенными в кортикальной цитоплазме. В наиболее выраженной форме это наблюдается в кортексе инфузорий. Поэтому сложно устроенные ротовые аппараты инфузорий должны всегда включать в себя зону, свободную от элементов кортикальной организации, т.е. от альвеол, эпиплазмы, фибриллярных сетей или микротрубочек. В результате прямого контакта плазматической мембраны с цитоплазмой здесь могут отшнуровываться пищевые вакуоли. Вследствие постоянства формы тела у инфузорий нет, однако, запасных участков плазматической мембраны, которые могли бы использоваться при образовании пищевых вакуолей. Поэтому необходимо, чтобы составные части мембраны транспортировались в зону образования пищевых вакуолей изнутри, т.е. из цитоплазмы. Это происходит, как правило, за счет очень мелких везикул, видимых часто только в электронный микроскоп. Такие пузырьки с помощью пока еще непонятого механизма нередко транспортируются вдоль лент микротрубочек к цитостому. Здесь они сливаются с мембраной пищевой вакуоли, тем самым способствуя росту последней. Насколько известно, этот способ роста мембран свойствен всем фаготрофным инфузориям.

Для того чтобы пищевые вакуоли могли образовываться непрерывно, нужны сотни или даже тысячи упомянутых везикул. Удалось показать, что такие пузырьки предсуществуют в дифференцированном состоянии в цитоплазме, а не синтезируются только во время приема пищи. Это означает, что инфузории могут питаться, пока не исчерпают их запас. Как эти специализированные пузырьки, которые содержат пищеварительные ферменты и, по крайней мере, в некоторых случаях образуются аппаратом Гольджи, отбираются в цитоплазме и направленно транспортируются на значительное расстояние в сторону цитостома – пока неясно.

В палочковом аппарате инфузорий транспорт пузырьков в некоторых случаях можно проследить светомикроскопически. При заглатывании нитчатой водоросли встречный поток мелких «гранул» движется по внешней стенке палочкового аппарата к его переднему концу. Здесь в стенках аппарата между пучками микротрубочек имеются щели, через которые пузырьки могут проникнуть в его просвет. Таким путем растет поверхность пищевых вакуолей.

Транспорт пузырьков, их включение в состав пищевых вакуолей и транспорт последних внутрь клетки точно согласованы друг с другом. Даже при максимальной скорости заглатывания нитей водоросли (15 мкм/с) не возникает никаких задержек.

У этих инфузорий пузырьки содержат пищеварительные ферменты, которые попадают таким образом в пищевые вакуоли. В случае *Pseudomicrothorax dubius* действие ферментов ведет в течение нескольких секунд к разрушению клеточных стенок водоросли. Сами протопласты сначала не атакуются. Поскольку нити водоросли теряют при этом свою исходную жесткость, инфузории могут заглатывать большое количество пищи. Не все инфузории, имеющие палочковый аппарат, обнаруживают такую чрезвычайно высокую ферментную специфичность, в других случаях разрушение клеточной стенки может длиться до нескольких часов.

В противоположность простым голым амебам из надкласса *Rhizopoda* образование пищевых вакуолей у видов надкласса *Actinopoda* представляется довольно сложным. Наряду с другой пищей солнечник *Actinophrys sol* может фагоцитировать свободноплавающих инфузорий. Самый первый этап – приклеивание добычи к аксоподиям с помощью кинетоцист. Следующий шаг – образование пищевой вакуоли. В течение примерно 15 мин возникает крупная пищевая вакуоль. Ее мембрана не образуется ни из плазматической мембраны, ни из простых пузырьковидных мембранных предшественников; она возникает путем быстрой трансформации особых электронно-плотных гранул, окруженных мембраной, которые всегда находятся в большом количестве непосредственно под клеточной мембраной. В ответ на раздражение эти гранулы транспортируются к месту образования пищевой вакуоли. Здесь их содержимое разрыхляется, а поверхность непрерывно увеличивается. Возникают пузырьки, сливающиеся друг с другом и тем самым образующие в конце концов крупные участки мембраны растущей пищевой вакуоли.

О факторах, инициирующих у протистов образование пищевых вакуолей, известно, в общем, очень мало. Много раз казалось, что для этого необходимо присутствие в культуральной среде оформленных частиц, и что плазматическая мембрана (мембрана цитостома у одноклеточных с ротовым аппаратом) должна многократно вступить в



контакт с такими частицами, чтобы начался процесс формирования пищевых вакуолей. При этом частицы (пищи) должны обладать определенными поверхностными свойствами.

Изменения абиотических факторов (температуры, рН, ионного состава среды и т.д.) либо ускоряют, либо замедляют образование пищевых вакуолей. Вероятно, это связано прежде всего с влиянием данных факторов на готовность мембраны цитостома сливаться с пузырьками, образующими мембрану пищевых вакуолей, как это было показано на примере инфузорий.

### Пищеварение

После того как пищевые вакуоли отшнуровались от цитостома, они называются пищеварительными вакуолями, так как теперь в них начинаются процессы деструкции. Одним из первых шагов при этом является подкисление содержимого вакуоли для стимуляции действия пищеварительных ферментов, имеющих оптимум активности в области кислых значений рН. Вслед за этим в вакуоль вводятся сами ферменты. После ферментативного переваривания пищи ее пригодные для использования компоненты распределяются по клетке. Непереваренные остатки в конце концов выбрасываются наружу. Эти этапы, которые требуют у разных протистов от 20 мин до нескольких часов, сопряжены с изменениями размеров пищеварительных вакуолей.

Ход переваривания можно подразделить на более или менее резко разграниченные фазы, которые, впрочем, в своих деталях применимы только к *Paramecium caudatum*. Сразу же после отделения от цитостома начинается уменьшение размера пищеварительной вакуоли. Такие вакуоли называются пищеварительными вакуолями I типа (ПВ-1). При типичном цикле пищеварения ПВ-1 вначале имеют диаметр 15 мкм, а потом сжимаются примерно до 6 мкм. Контуры ПВ-1 неправильные, так как они обнаруживают многочисленные пальцевидные выпячивания. Последние имеют диаметр 0,1 мкм и длину 0,4-0,8 мкм. Уменьшение размеров пищеварительной вакуоли обусловлено сокращением ее поверхности, которое в свою очередь связано с отделением таких выпячиваний (в виде пузырьков). Впрочем, объяснить резкое уменьшение объема вакуоли одним только этим процессом нельзя, так как при таких размерах отношение поверхности к объему очень сильно сдвинуто в пользу поверхности. Поэтому допускают, что большая часть жидкости непосредственно проникает сквозь мембрану в цитоплазму – процесс, который в своих деталях, впрочем, еще непонятен.

До и во время отшнуровки пальцевидных пузырьков происходит также слияние с ПВ-1 везикул неправильной формы. Эти везикулы размером до 1 мкм встраиваются в мембрану ПВ-1, вызывая подкисление содержимого вакуоли. Их называют ацидосомами.

Когда **ПВ-1** достигает некоего минимального диаметра, она переходит в фазу **ПВ-II**. Эта фаза характеризуется внезапным увеличением размера вакуоли до ее исходного диаметра. Разбухание осуществляется путем слияния с лизосомами. Овальные лизосомы имеют в среднем размеры 0,4 x 0,2 мкм. Здесь возникает трудность, противоположная той, с которой мы имели дело при конденсации вакуоли. Объем, добавляемый при слиянии лизосом с **ПВ-II**, далеко не достаточен для объяснения резкого прироста содержимого вакуоли. Поэтому здесь должен существовать и другой (пока неизвестный) механизм, с помощью которого вода и способные к диффузии молекулы попадают из цитоплазмы в **ПВ-II**.

Сжатие и затем увеличение размеров пищеварительных вакуолей ставят ряд проблем. Можно было бы допустить, что при этом пищевые частицы концентрируются перед поступлением в вакуоль пищеварительных ферментов для повышения эффективности переваривания. Однако на фазе **ПВ-II** вакуоль снова более или менее возвращается к объему, характерному для исходной стадии. Как показывают расчеты, лишь небольшая часть этого объема может объясняться добавлением ферментов. Поэтому в настоящее время предполагают, что важнейший результат этого примечательного явления состоит в том, что определенные участки мембраны изымаются из **ПВ-I** в виде пальцевидных пузырьков и, возможно, возвращаются прямо к цитостому для того, чтобы обеспечить непрерывный рост новых пищевых вакуолей.

В то время как фаза **ПВ-II** характеризуется слиянием с лизосомами, важнейшим признаком фазы **ПВ-III** является начавшееся переваривание пищи. В этом состоянии на периферии вакуоли находят постоянную эндо- или экзоцитозную активность. С одной стороны, с вакуолью еще некоторое время продолжают сливаться лизосомы, с другой – самое позднее к концу этой фазы пригодные для использования продукты расщепления пищи отшнуровываются от вакуоли в виде пузырьков.

Непереваримые компоненты остаются в **ПВ-III**, которая теперь становится дефекационной вакуолью. В ходе дефекации эти остатки выбрасываются наружу.

Хотя данное представление о ходе пищеварения и применимо во всех своих деталях пока только к *Paramecium*, все же кажется вероятным, как это показали сравнительные исследования на ряде других протистов, что процессы пищеварения в своих основных чертах везде протекают довольно сходно.

### Циклоз

Различные процессы пищеварения не происходят в строго определенных частях клетки, а связаны с перемещением по ней пищеварительных вакуолей. Это перемещение идет у *Paramecium* по эллиптиче-

скому пути и называется циклозом. Средняя скорость такого однонаправленного потока цитоплазмы составляет у *Paramecium bursaria* 3 мкм в секунду.

О механизме, лежащем в основе циклоза, пока существуют только предположения. Реологические свойства цитоплазмы доказывают, что движение не может вызываться силами натяжения между стационарной и текущей цитоплазмой. Поэтому допускают, что внутри текущей цитоплазмы присутствует актомиозиновая система, состоящая из многочисленных мелких субъединиц, которые случайно распределены по всему Циклозному потоку. Эти субъединицы, возможно, циклически переходят из состояния золя в состояние геля и обратно, при этом сокращаясь или соответственно расслабляясь. Этот процесс должен быть сопряжен с расщеплением АТФ и контролироваться свободными ионами кальция.

### Дефекация

Вакуоли, содержащие непереваримые пищевые остатки, более не обнаруживают ферментной активности, и рН в них снова повышается. Такие вакуоли называются дефекационными. Их содержимое выводится из клетки. В простых случаях, например у *Rhizopoda*, это происходит в ходе процесса, обратного фагоцитозу.

Дефекационная вакуоль сливается с плазматической мембраной и тем самым опорожняется наружу. Избыток мембраны в составе плазмалеммы, обусловленный включением туда мембраны вакуоли, скорее всего компенсируется обратным транспортом мембраны в цитоплазму.

У инфузорий дефекация затруднена наличием кортикальной системы. Как и при эндоцитозе, кортикальная структура должна при экзоцитозе быть особым образом модифицирована. Поэтому инфузории имеют специализированный участок кортекса I цитопиг (цитопрокт). Часто это гребневидный выступ на пелликуле. Около этой складки альвеолы эпиплазма и сеть филаментов прерываются, так что цитоплазма здесь опять получает прямой доступ к плазматической мембране. От цитопига и часто также от соседних с ним безресничных базальных телец вглубь цитоплазмы веерообразно расходятся как одиночные микротрубочки, так и их пучки. Возможно, эти микротрубочки направляют дефекационную вакуоль к цитопигу или даже активно участвуют в ее транспорте к нему. Затем здесь происходит слияние плазматической мембраны и мембраны дефекационной вакуоли. Еще во время изливания содержимого вакуоли наружу ее мембрана начинает везикулироваться и затем дробится на большое количество пузырьков. Таким образом, весь мембранный материал остается внутри клетки. В некоторых случаях кажется, что он довольно быстро снова превращается в везикулы, участвующие в росте пищевых вакуолей. Впрочем, в других случаях

вероятнее, что мембранные элементы претерпевают значительную трансформацию (может быть, при участии диктиосом) перед тем, как начинают участвовать в других процессах, в том числе и в образовании пищевых вакуолей.

### Кристаллы

Кристаллы обнаружены у многих одноклеточных. Благодаря своему Двойному лучепреломлению они особенно четко видны в поляризационный микроскоп. Они могут иметь различную форму, но всегда, заключены в вакуоли. Форма и наличие кристаллов, по-видимому, связаны у гетеротрофов со способом питания этих организмов. Так, если кормить парамеций исключительно бактериями, в них встречаются главным образом мелкие, зерновидные кристаллы, но если к бактериям добавлять, например, гниющее мясо или растворы белков, появляются многочисленные крупные кристаллы. У фораминифер кристаллообразование удалось показать после их кормления веслоногими или инфузориями, и, напротив, оно полностью отсутствовало, если в качестве пищи предлагались одни диатомеи. Однако непосредственной связи между перевариванием пищи и образованием кристаллов установить не удается.

Кристаллы состоят в основном из солей кальция и фосфора. Наряду с этим в меньших количествах в них встречается магний и хлор. Нередко имеются и органические компоненты. Это характерно особенно для шаровидных литосом, в которых органический и неорганический материал откладывается слоями.

Распространенный ранее взгляд на кристаллы как на продукты обмена («экскреторные зерна»), которые как-то выводятся наружу, сегодня больше не имеет сторонников. В настоящее время обсуждаются следующие две альтернативы: 1) кристаллы представляют собой места накопления или внутриклеточные запасы ионов, необходимых для процессов метаболизма; 2) с помощью этих включений в клетке повышаются или понижаются концентрации определенных ионов, благодаря чему они удерживаются в физиологических границах. Имеются аргументы в пользу как той, так и другой возможности. Например, у некоторых амеб всегда находят кристаллы, которые после их экспериментального удаления из клетки относительно быстро образуются снова. С другой стороны, для многих простейших характерно особенно обильное образование кристаллов в субоптимальных условиях культивирования.

### Опыты к теме «Захват пищи, пищеварение, дефекация»

а) Культуральную среду *Amoeba proteus* заменяют 0,5%-ным раствором белка куриного яйца в 0,01 М ацетатном буфере. Клетки округляются и начинают образовывать пиноцитозные каналы. Через 10-15 мин

пиноцитоз прекращается. После примерно 4-часового «отдыха» в культуральной среде можно снова индуцировать пиноцитоз.

б) К амебам (*A. proteus*), голодавшим в течение 1-2 дней, добавляют клетки *Paramecium*, *Colpidium* или *Euglena*. Округлившись, амебы начинают фагоцитировать их.

#### ***Выявление токов воды, служащих для захвата пищи***

Чтобы выявить токи воды, создаваемые активностью жгутиков и ресничек, больше всего подходят прикрепленные организмы-например, хоанофлагелляты или сидячие инфузории. Если в среду с этими организмами добавить мелкодисперсный материал (шарики латекса, частички угля, взвесь кармина или же одноклеточные водоросли, дрожжевые клетки, бактерии), траектория движения частиц показывает направление токов воды. Если в этих условиях сделать фотографии с выдержкой в несколько секунд, токи воды можно проследить по смазанному изображению частиц.

#### ***Определение скорости образования пищевых вакуолей в зависимости от температуры***

В среду с клетками *Paramecium*, *Colpidium* или *Tetrahymena* добавляют разведенную тушь. Разведение туши: 2 капли рисовальной туши (без консервантов) добавить к 1 мл бидистиллированной воды. К 1 мл культуры инфузорий добавляют 2-3 капли этого основного раствора.

Следует установить, сколько темноокрашенных пищевых вакуолей образовалось за 5, 10 и 20 мин: (а) при комнатной температуре (20°C), (б) при 10°C, (в) при 35°C.

Температуру регулируют с помощью водяной бани. Результаты могут быть представлены графически. Следует отметить, когда в среде появляются первые дефекационные шарики (показатель длительности пищеварения).

### **Морфогенез и размножение**

Многие протисты могут менять свой облик в ходе жизненного цикла в зависимости от внутренних и внешних факторов. Если в ходе такого преобразования части организма, т.е. органеллы, рассасываются или формируются заново, процесс в целом называют морфогенезом. Под этим общим понятием объединяют ряд различных явлений, в основе которых, как показывает более точный анализ, лежат определенные общие механизмы. Аналогично дифференцировке клеток многоклеточных в пределах ткани в морфогенезе у протистов можно различить некую временную и пространственную последовательность частных процессов, которые после их индукции протекают координированно и приводят к окончательному формированию организма.

### **Морфогенетические процессы в жизненном цикле протистов**

У большинства протистов в большей или меньшей степени выражена способность существовать в виде различных форм. Некоторые трансформации вызываются, по-видимому, главным образом изменениями среды (например, солености, температуры, рН) и наблюдаются в природе лишь изредка. Другие преобразования, очевидно, зависят в основном от внутренних факторов и часто представляют собой обязательные и закономерные стадии в жизненном цикле клетки. Степень участия морфогенетических процессов в этих преобразованиях зависит как от характера трансформации, так и от уровня организации (степени сложности) организма.

### **Полиморфизм**

Когда генетически идентичные клетки (клоны) или особи одного вида встречаются в разных формах, говорят о полиморфизме. Так, при недостатке пищи у различных инфузорий (например, *Blepharisma*, *Stylonychia*) могут возникать карликовые формы. При этом размеры уменьшаются иногда до 100 раз, но все пропорции тела сохраняются (рис. 186). И наоборот, если кормить некоторых бактериенных инфузорий (например, *Euplotes*) другими инфузориями, они превращаются в резко увеличенных гигантов. У обеих форм размеры отдельных органелл (например, кинетосом) остаются постоянными, и лишь их число меняется пропорционально размерам клетки (например, число ресничек в составе мембранелл). Если, предоставляя все более крупную пищу, довести размер ротовых структур до такой степени, которая позволяет заглатывать особи своего же вида, возможен переход клеток к каннибализму. С другой стороны, не все каннибалы должны обязательно быть одновременно и гигантами. Как правило, состояния гигантизма и каннибализма нестабильны. При получении нормальной пищи через некоторое время

снова восстанавливается исходная величина особей; это происходит в результате повышения темпа деления.

Приспособлением к характеру предлагаемой пищи являются также полиморфные формы *Tetrahymena*. При одинаковом объеме клетки питающиеся бактериями особи формируют лишь маленькое ротовое отверстие (микростомная форма), в то время как у особей, которых кормят инфузориями, ротовой аппарат сильно расширяется (макростомная форма). Превращение микростомных форм в макростомные, по-видимому, связано с фазой роста культуры. В стационарной фазе возникают преимущественно макростомные организмы, которые при дальнейшей нехватке пищи могут переходить к каннибализму. Таким образом, эта трансформация позволяет отдельным клеткам выживать за счет других.

Очень сильные изменения формы наблюдаются у амёбы *Naegleria*. Определенные модификации состава культуральной среды побуждают клетки округляться, образовывать два жгутика и наконец принимать удлиненно-овальную форму: амёба трансформируется в жгутиковую (амебофлагеллярную) форму. Такие жгутиковые формы не могут ни питаться, ни размножаться. Это – временные, не обязательные стадии жизненного цикла *Naegleria*, которые в соответствующих условиях очень быстро превращаются обратно в амёб. Родственный организм – *Tetramitus* – тоже превращается при неблагоприятных условиях внешней среды из амёбы в жгутиконосца. Однако здесь обе стадии стабильны и способны к фагоцитозу и размножению. Таким образом, трансформация в жгутиковую стадию помогает *Naegleria* и *Tetramitus* покидать неблагоприятную для клеток среду и отыскивать новые субстраты.

Интересный пример организма, полиморфные формы которого кажутся относящимися к совершенно различным систематическим группам – гелиофлагеллята *Dimorpha*. При снижении осмолярности среды *Dimorpha* превращается из солнечника в жгутиконосца. Повышение осмолярности вызывает обратную трансформацию. Третья форма появляется в отсутствие обычного вида-жертвы (определенного жгутиконосца): тогда солнечниковая стадия переходит в амёбидную. Значение этого превращения неясно.

### Циклические трансформации

Если полиморфные формы появляются у данного вида регулярно и облигатно, говорят о циклических трансформациях. Подобные преобразования являются составной частью жизненного цикла многих сидячих протистов, которые формируют подвижные стадии – «бродяжек».

Бродяжки сидячих инфузорий характеризуются специфическим образом жизни; они часто снабжены органеллами движения, которые у взрослых (сидячих) организмов не обнаруживаются. Поэтому транс-

формацию можно здесь назвать метаморфозом. Так, например, у *Suctorina* реснички имеются только у бродяжек в отличие от сидячих клеток. Когда они оседают и прикрепляются к субстрату, часто выделяя при этом стебелек, их ресничный венчик исчезает. Наконец, у них вырастают щупальца с высокоорганизованными агрегатами из микротрубочек внутри, служащие для приема пищи.

Безротые бродяжки инфузорий сем. *Folliculinidae* (*Heterotrichida*) несут короткую апикальную спираль из мембранелл. Они выделяют бутылкообразный домик, затем их мембранеллы рассасываются, и развивается новая, очень длинная полоса мембранелл. Метаморфоз заканчивается формированием двух перистомальных крыльев, окаймленных этой адоральной полосой мембранелл. Ротовой аппарат таких инфузорий перед делением рассасывается. Из двух зачатков затем образуются спереди короткая спираль бродяжки, а в задней половине клетки адоральная полоса мембранелл сидячей инфузории.

Многие паразитические простейшие меняют свою форму, когда попадают в ходе своего жизненного цикла в другую ткань хозяина или в другого хозяина. Преобразование, возможно, индуцируется изменившейся средой обитания. Например, *Trypanosoma* может встречаться в нескольких отличных друг от друга формах: лейшманиальной, лептомонадной, критидиальной и трипаносомной. Лептомонадные и критидиальные формы встречаются преимущественно в беспозвоночных хозяевах, а трипаносомная, напротив, в позвоночных. Лейшманиальная форма живет у позвоночных внутриклеточно, у беспозвоночных – внеклеточно. Если перенести *Trypanosoma mega*, имеющую вне своего хозяина критидиальную форму, в сыворотку крови позвоночного, ее клетки трансформируются в трипаносомную форму, которую она обычно принимает в крови.

### Цисты

Инцистирование – феномен, очень интересный для изучения морфогенеза. Оно широко распространено среди протистов и встречается либо факультативно (например, при высыхании), либо как обязательная стадия цикла (например, паразитическим организмам часто свойственны цисты деления). Цисты покоя обычно окружены прочной внеклеточной оболочкой, внутри которых клетки могут сохраняться в неактивном состоянии годами. При инцистировании большинство инфузорий теряют свой ротовой аппарат и соматические реснички. Покидая цисту, такой организм должен редифференцироваться из упрощенной клетки.

### Размножение

Морфогенетические процессы прослеживаются в более или менее выраженной форме также и при делении.



Простое деление надвое имеется, например, у голых амёб. Однако раковинные формы уже обладают полярностью, которая определяется положением на раковинке отверстия, через которое выходят псевдоподии. Новая раковинка строится как зеркальное отражение старой раковинки.

Жгутиконосцы делятся вдоль своей продольной оси; базальные тельца и жгутики перед делением удваиваются. Более сложная картина имеет место у многожгутиковых форм, у которых все жгутики, за исключением нескольких «привилегированных», втягиваются. Вновь образующиеся жгутики мигрируют вместе с относящимися к ним микротрубочками к противоположному полюсу клетки.

Очень сложные морфогенетические процессы сопровождают поперечное деление инфузорий. К ним относятся развитие нового ротового аппарата (стоматогенез), удвоение цитопижа и сократительной вакуоли, а также рост кортекса вместе с инфрацилиатурой. Бродяжки *Suctoría* и *Chonotrichida* образуются в ходе почкования, т.е. неравного деления клетки. У сукторий различают формы с внешним почкованием (например, *Sphaerophrya*) и с внутренним почкованием (например, *Tokophrya*). У последних почка образуется в особом впячивании тела-зародышевой полости. Почкованием размножаются также многочисленные паразитические инфузории, например *Astomatida* с терминальным почкованием.

В то время как множественное деление у свободноживущих простейших встречается относительно редко и, как правило, соответствует гаметогенезу (например, у *Noctiluca*), оно часто наблюдается у эндопаразитов – например, в форме шизогонии у *Apicomplexa*. Происходящее при этом колоссальное умножение числа клеток паразитов приводит к наводнению ими тела хозяина.

### Чередование поколений

Циклические преобразования связаны у многих паразитов не только со сменой хозяев, но также и со сменой способов размножения, т.е. с чередованием поколений. При гомофазном чередовании поколений смена способов размножения не сопровождается изменением набора хромосом. В зависимости от момента прохождения мейоза и соответственно длительности гаплоидной и диплоидной фаз можно различать гаплонтов (с зиготическим мейозом) и диплонттов (с гаметическим мейозом). Гаплонтами являются, например, многие жгутиконосцы и все *Apicomplexa*. К диплонттам принадлежат среди прочих опалиниды, солнечники, инфузории (и все *Metazoa*). Если мейоз происходит посередине жизненного цикла, как, например, у фораминифер, говорят о гетерофазном чередовании поколений.

У фораминифер из зиготы развивается диплоидный агамонт, образующийся путем деления агаметы. Перед возникновением агамет происходит мейоз. Гаплоидные агаметы вырастают в гамонтов, формирующих гаметы. У некоторых видов фораминифер гаметы и агаметы могут выглядеть совершенно по-разному.

Агамогония у *Aricomplexa* начинается с образования из зиготы инвазионной стадии – спорозоитов внутри споры. Внутри клетки хозяина спорозоиты вырастают в трофозоитов, которые могут затем прямо превращаться в гамонтов. Однако у более высокоразвитых споровиков трофозоиты сначала становятся многоядерными шизонтами (меронтами). В результате шизогонии (мерогонии) последние дают начало мерозоитам, которые могут распространять инвазию. Мерозоиты могут снова размножаться путем шизогонии или же развиваться в гамонтов. Гаметогонией начинается фаза полового размножения; гаметы, сливаясь, образуют зиготу. Тем самым жизненный цикл замыкается. Переход от одной стадии к другой связан с характерными морфологическими и ультраструктурными преобразованиями.

У колониальных простейших (например, у зеленой водоросли *Volvox globator*) могут одновременно существовать вегетативные и генеративные клетки, которые наряду с физиологическими различиями имеют и разную морфологию.

Колония кругоресничной инфузории *Zoothamnium altemans* основывается подвижным макрозоидом (цилиоспорой). После определенным образом следующих друг за другом делений из него образуются микро- и макрозоиды, соединенные друг с другом тяжами цитоплазмы. Из микрозоидов могут возникать свободноплавающие микрогамонты, которые конъюгируют с определенными макрозоидами. В результате возникают цилиоспоры, которые могут основывать новые колонии в другом месте.

### **Реорганизация**

Исчезновение и новообразование структур без деления клетки называется реорганизацией. Некоторые авторы называют то же явление физиологической регенерацией. Этот процесс наблюдается преимущественно у инфузорий. Наряду с заменой старого ротового аппарата здесь чаще всего происходит и реорганизация макронуклеуса.

Функция этого механизма пока еще однозначно не выяснена. Поскольку в отличие от кортекса макронуклеус, видимо, растет только в связи с новообразованием ротовых структур, принято считать, что реорганизация ведет к восстановлению нормальных пропорций между соматическим кортексом и макронуклеусом. Кроме того, вследствие этого процесса размер ротового аппарата может быть согласован с размером всей клетки.

### Регенерация

Если путем экспериментальных вмешательств удалять части клетки, эти области обычно могут формироваться заново и восполнять утраченные. Ввиду большой сложности этого явления оно изучалось преимущественно у инфузорий. Опыты по регенерации позволяют целенаправленно индуцировать развитие определенных структур (например, стоматогенез), анализировать эти процессы, а также влиять на них с помощью ингибиторов. Условием восстановления жизнеспособных инфузорий является сохранение по меньшей мере части макронуклеуса. Микронуклеус не обязателен для выживания.

### Ход морфогенеза

В простейшем случае, например при делении голых амёб, морфогенез состоит в удвоении органелл и их распределении по двум дочерним особям.

Более сложные процессы обнаруживаются у форм, образующих домики или скелет, у которых вновь формирующиеся элементы должны транспортироваться в определенные области клетки и организовываться в специфические структуры.

У жгутиконосцев основное участие в определении полярности клеток принимают жгутики. Условием возникновения нормальных организмов здесь является правильная локализация этих органелл (причем в нужное время), в особенности у многожгутиковых форм.

Подавляющее большинство наиболее детальных исследований посвящено морфогенезу у инфузорий, высокая степень организации кортикальных и ротовых структур у которых делает заметными малейшие нарушения. Кроме того, эти организмы хорошо поддаются экспериментальным вмешательствам. Поскольку инфузории к тому же легко культивируются и в некоторых случаях (например, у *Tetrahymena*) существуют в виде клонов определенного генотипа, их часто используют как общую модель для изучения морфогенетических процессов, включая и морфогенез клеток многоклеточных.

### Стоматогенез у инфузорий.

Стоматогенез – морфогенетический процесс у инфузорий, который можно наблюдать при многих трансформациях (делении, регенерации, реорганизации, вероятно, также при трансформации микростомных форм в макростомные и обратно). Первый видимый этап стоматогенеза – это образование новых кинетосом, которые вместе составляют зачаток будущей ротовой цилиатуры. Этот зачаток (ротовой зачаток, или анархическое поле) образуется у разных групп инфузорий по-разному.

Многие *Hymenostomatida*, *Spirotrichia* и *Peritrichia* обнаруживают буккокинетальный способ образования зачатка: новые кинетосомы

здесь возникают рядом с кинетосомами старого ротового аппарата. При этом базальные тельца из различных специфических отделов последнего дают начало разным компонентам новых ротовых структур. Разделение двух возникающих ротовых ресничных комплексов требует сложных перемещений типа сдвигов и поворотов.

Паракинетальный способ образования зачатка встречается у некоторых *Hymenostomatida* и *Spirotrichia*. Старые ротовые структуры здесь частично или полностью рассасываются; новые кинетосомы возникают за счет (или вблизи) одного или многих соматических ресничных рядов на вентральной стороне организма.

Исходной формой стоматогенеза считается телокинетальное образование зачатка, при котором кинетосомы происходят от передних отрезков соматических кинет или же соседних с ними фрагментов кинет.

Наконец, если не удастся установить никакой связи между новыми кинетосомами и прежними кинетами или ротовыми структурами, говорят об апокинетальном способе образования ротового зачатка.

В большинстве случаев новые кинетосомы развиваются около основания существующих кинетосом, по отношению к которым они часто располагаются под прямым углом; вначале они имеют вид коротких прокинетосом с неполными триплетами. Однако базальные тельца могут возникать и *de novo*. Это показывают исследования цист *Oxytricha jallax*, в которых нет никаких кинетосом, но из которых тем не менее выходят покрытые ресничками организмы. Поэтому предполагают, что центры организации микротрубочек, ответственные за образование базальных телец, могут быть как ассоциированы с определенными кинетосомами, так и располагаться свободно в цитоплазме.

Непосредственно после формирования базальных телец на них уже обнаруживаются различные системы микротрубочек, например нематодесмы, постцилиарные и трансверсальные микротрубочки. Затем кинетосомы мигрируют к плазмалемме, и здесь начинается рост ресничек.

Прямая трансформация ресничек одного типа (например, двигательных) в другой (например, «чувствительные» реснички) без рассасывания и новообразования до сих пор обнаружена только у *Dileptus anser*.

На следующем этапе стоматогенеза кинетосомы выстраиваются в пределах зачатка в определенном порядке. Эта пространственная организация происходит постепенно в определенном направлении и в строгой последовательности во времени. В конце стоматогенеза развивается аппарат захвата пищи, т. е. зона, от которой отшнуровываются пищевые вакуоли.

### Регуляция морфогенеза

Многие морфогенетические процессы тесно взаимосвязаны и могут даже переходить друг в друга. Регенерация ротового аппарата иногда приводит к делению особи. Начавшееся деление клетки в известных условиях заканчивается как ее реорганизация. Поэтому можно допустить, что в основе всех этих процессов лежат общие механизмы.

Пример стоматогенеза позволяет выделить несколько частных аспектов морфогенеза, которые, как показывают последние исследования, скорее всего основаны на различных механизмах:

1. Детерминация определенного места, где возникает данная структура (например, цитопиг или ротовой зачаток).

2. Образование требуемых для морфогенеза органелл (например, ресничек).

3. Организация этих органелл в комплекс высшего порядка.

Процессы 1 и 3 вместе обычно называют образованием паттерна (пространственной схемы). Поскольку образование паттерна при морфогенезе инфузорий обнаруживает многие параллели с развитием и дифференцировкой у Metazoa (например, с развитием яйца), наибольший интерес здесь представляет вопрос о факторах, направляющих эти этапы морфогенеза.

Центральным регулирующим образованием в клетке принято считать ядро. Однако, как показывают опыты по пересадке ядер у амёб или у зеленой водоросли *Acetabularia*, регулирующие факторы («цитогены») имеются и в цитоплазме; они могут в свою очередь влиять на ядро.

Например, у инфузории *Tetrahymena* можно с помощью микрохирургического вмешательства развернуть отдельные ресничные ряды в кортексе (изменить их полярность). Все последующие поколения обнаруживают затем эти инвертированные кинеты, несмотря на то, что данные организмы обладают такими же генами, что и нормальные особи. Если область, в которой при стоматогенезе возникает ротовой зачаток, пересадить на другое место тела, зачаток может формироваться на новом месте.

Эти примеры показывают, что морфогенетические процессы не всегда и не прямо контролируются клеточным ядром. В случае инвертированных кинет расположение новых органелл, очевидно, определяется предсуществующими кортикальными структурами. Этот так называемый цитотаксис, возможно, играет большую роль в образовании паттерна с малым расстоянием между элементами (например, при выстраивании кинетосом в пределах ротового зачатка), так как здесь вполне возможно взаимодействие между клеточными органеллами.

Как объяснить, однако, регуляцию при большом расстоянии между элементами? Откуда органелла «знает» свое теперешнее и будущее положение в теле клетки? Предлагаемые для объяснения концепции укладываются в два главных направления.

Некоторые авторы предполагают существование механизма, подобного цитотаксису. По их мнению, в цитоплазме постоянно присутствует сеть молекул, непосредственно направляющая встраивание в клетку новых структур. Такую систему до сих пор обнаружить не удалось. Впрочем, эта гипотеза могла бы объяснить, например, каким образом из цист *Oxytrichia fallax* снова выходят вполне полноценные особи, несмотря на полную дедифференцировку, происходящую при инцистировании. Более того, если до инцистирования существовали нарушения клеточной организации, выходящие особи воспроизводят те же дефекты.

Многие опыты говорят в пользу регуляции с помощью градиентов. При этом речь может отчасти идти о свободно диффундирующих молекулах, распространяющихся от определенных структур («химическая сигнализация»). Градиенты могут быть обусловлены и структурной неравномерностью распределения элементов в кортексе, которая передается лежащей глубже цитоплазме. Наконец, они могут определяться полярными макромолекулами, например, в микротрубочках. Так, например, продольные ресничные ряды *Stentor* расположены на разном расстоянии друг от друга по круговому градиенту. В том месте, где узкие и широкие промежутки между рядами соседствуют, возникает ротовой зачаток. Наряду с этим круговым градиентом стоматогенез у *Stentor* регулируется базально-апикальным градиентом, начинающимся от прикрепительной органеллы. Градиенты могут локализоваться в плазмалемме, например, в виде неравномерного распределения ионных каналов или ионных насосов, как это было показано у *Paramecium*, а также в виде неравномерного распределения ферментов или рецепторов на плазматической мембране или внутри нее.

Морфогенетические градиенты, возможно, возникают также в результате взаимодействия органелл – например, кортекса и ротового аппарата. Так, существующие ротовые структуры, по-видимому, действуют угнетающе на развитие ротового зачатка. Момент деления клетки определяется двумя факторами: 1. Стоматогенез индуцируется, если превышено определенное отношение поверхности кортекса к размеру ротового аппарата. 2. Клеточное деление наступает, однако, лишь тогда, когда клетка достигает определенных размеров; в противном случае имеет место реорганизация.

Представления о факторах, направляющих морфогенез, в настоящее время все еще носят преимущественно гипотетический характер и

поэтому, вероятно, будут еще сильнее меняться в будущем. Известные факторы, некоторые примеры которых были приведены выше, еще далеко недостаточны для объяснения механизмов, лежащих в основе морфогенеза.

### **Опыты к теме «Морфогенез и размножение»**

Эксперименты по морфогенезу и размножению, как правило, требуют много времени. Кроме того, они в значительной мере зависят от аккуратности и искусства экспериментатора.

#### ***Выявление стоматогенеза***

Изготавливают импрегнированные серебром препараты (см. с. 140) клеток *Tetrahymena* из экспоненциально растущей культуры. Ход стоматогенеза можно реконструировать по различным стадиям деления, встречающимся в препаратах.

#### ***Регенерация перистомы у Stentor***

Перистомальное поле *Stentor* ампутуют, а затем светомикроскопически наблюдают регенерацию.

***Механическая ампутация:*** Тонко оттянутой стеклянной иглой или обломком лезвия бритвы отрезают перистому у *Stentor*.

***Химическая ампутация:*** Инфузорий помещают на 20 мин в 1%-ный раствор мочевины или в 20%-ный раствор сахарозы (в обоих случаях – в культуральной среде). За это время инфузории отбрасывают мембранеллы. После многократной отмывки в культуральной среде начинается регенерация.

#### ***Регенерация у Amoeba proteus***

Одноядерную амёбу *A. proteus* разделяют тонко оттянутой стеклянной иглой на несколько частей и прослеживают дальнейшую судьбу полученных фрагментов (способность к движению, пищевое поведение и т.д.). При этом следует обратить особое внимание на роль ядра.

### **Ядра и половой процесс**

Ядра протистов имеют самую разнообразную форму и размеры. Здесь можно найти все формы – от маленьких округлых образований через более или менее лопастные формы до различным образом разветвленных ядер. Высшая степень структурной сложности выявляется у макронуклеусов инфузорий. Как интерфазная структура, так и ход карิโอкинеза весьма разнообразны.

### **Интерфаза**

Большинство протистов, например, почти все жгутиконосцы и многие саркодовые, имеют только одно ядро. Однако почти в каждой

крупной систематической группе существуют и формы с многочисленными одинаковыми ядрами (например, *Chaos*, *Pelomyxa*, *Echinosphaerium*, *Opalina*). Эти организмы называются гомакариотными протистами. У видов со сложными половыми циклами (например, *Apicomplexa*) одноядерные стадии часто чередуются с многоядерными. Так, спорозоиты и мерозоиты кокцидий одноядерны, а шизонты и микрогамонты, напротив, многоядерны. Гамонты фораминифер тоже часто имеют только одно ядро, в то время как агамонты многоядерны.

Если ядра протозойной клетки различаются между собой, говорят о гетерокариотных организмах. Два различных типа ядер, а именно обычно мелкое генеративное ядро и крупное соматическое ядро (ядерный дуализм) наблюдаются у агамонтов некоторых фораминифер (например, *Rotaliella heterokaryotica*, рис. 56), а также у всех инфузорий (рис. 89). До недавнего времени исключение составляли гомакариотные «инфузории» рода *Stephanopogon* (рис. 92). Однако теперь эти организмы сближают со жгутиконосцами.

В то время как соматические ядра некоторых фораминифер и ряда примитивных инфузорий (группа *Karyorelictida*) имеют ту же степень пloidности, что и генеративные ядра, соматические ядра других форм полиплоидны, в особенности у высших инфузорий. Макронуклеусы нередко содержат только часть всей генетической информации. Однако эта часть генов сильно амплифицирована (например, у *Hypotrichida*).

Макронуклеус гетерокариотных протистов регулирует обмен веществ клетки. Последняя без этого ядра нежизнеспособна. Обычно макронуклеус воспроизводится с помощью процесса, называемого амитозом. Под этим понимают простую, случайно происходящую перешнуровку ядра без предварительного образования, удвоения и расщепления хромосом. Действительно ли здесь имеет место чисто случайное распределение ядерного материала, еще окончательно не выяснено.

В отличие от этого макронуклеусы кариореликтид неспособны делиться. Во время цитокинеза их число уменьшается вдвое. Недостающие макронуклеусы дифференцируются в ходе жизненного цикла из микронуклеусов (рис. 93). Этот способ возникновения макронуклеусов наблюдается у других инфузорий только вслед за половым процессом (конъюгацией и автогамией). Микронуклеус, хранитель генетической информации, не нужен для осуществления клеточных функций. Как и ядра гомакариотных организмов, он делится путем митоза.

### Митоз

Смысл митоза состоит в том, чтобы генетический материал, удвоенный во время фазы синтеза (S), был равномерно распределен



между дочерними ядрами в ходе деления ядра (кариокинеза). В профазе митоза ДНК конденсируется в видимые под микроскопом хромосомы. Каждая хромосома состоит из двух идентичных хроматид, которые связаны между собой в зоне центромеры (= кинетохора). Аппарат веретена, состоящий преимущественно из микротрубочек, образуется, начиная от двух организующих центров (часто это центриоли). В метафазе хромосомы упорядоченно располагаются между этими центрами. В ходе анафазы они транспортируются с помощью прикрепленных к центромерам нитей веретена в направлении полюсов.

В зависимости от поведения ядерной оболочки, а также от симметрии, положения и степени развития центров, организующих веретено, у протистов можно выделить несколько типов митоза (рис. 7).

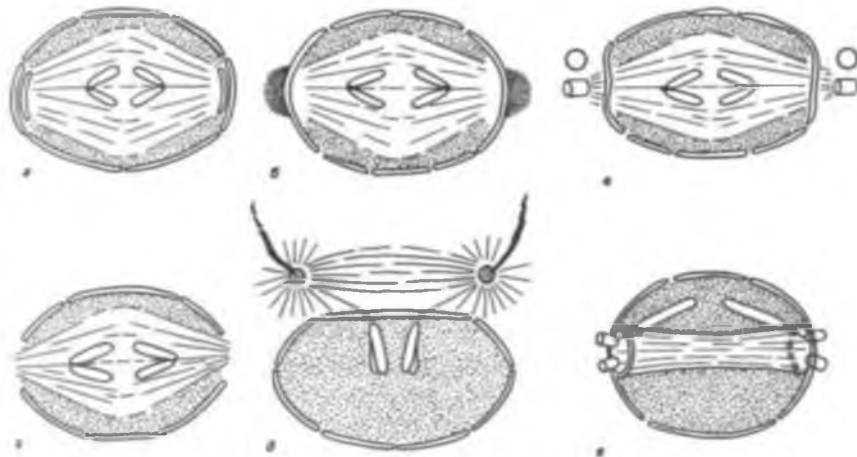


Рис. 7. Формы митоза (в анафазе): а-у инфузории *Nassula*; б-у фораминиферы *Rotaliella*; в-у фораминиферы *Muxotheca*; г-у вольвоксового *Chlamydomonas*; д-у гипермастигиды *Barbulanympha*; е-у динофлагелляты *Syndinium* (по Греллю).

Термин «открытый митоз» относится к случаям, когда ядерная оболочка полностью фрагментируется. Если она фрагментируется только на полюсах, говорят о полуоткрытом митозе. При этом организующие центры веретена лежат в цитоплазме, в то время как само веретено одето ядерной оболочкой. При закрытом митозе ядерная оболочка остается интактной.

Ортомитоз характеризуется биполярным веретеном, часть микротрубочек которого проходит от полюса до полюса, а часть прикреплена к кинетохорам хромосом. Его организующие центры часто имеют форму центриолей. Напротив, при плевромитозе веретено состоит из двух независимых половин.

Для митоза Metazoa характерна полная фрагментация ядерной мембраны и наличие биполярного веретена. Этот открытый ортомитоз

называют также эумитозом. Эумитоз встречается у многих растительных жгутиконосцев, амёб, солнечников, лабиринтовых и некоторых грегариин.

Полуоткрытый ортомитоз, при котором нити веретена проникают из цитоплазмы в ядро через полярные отверстия в ядерной оболочке, обнаруживается, например, у *Volvocida* и *Chloromonadida*, у некоторых солнечников и грегариин (а также у многих многоклеточных водорослей и низших грибов).

При полуоткрытом плевромитозе вне ядра развиваются, начиная от центров, два полуверетена, которые проникают внутрь ядра через бреши в ядерной оболочке. Затем центры организации веретена обычно мигрируют к противоположным полюсам ядра. Однако у видов с крупными ядрами они могут остаться и на одной его стороне. Такой митоз типичен прежде всего для кокцидий. Кроме того, он был обнаружен и у других *Alveolates*, например у гемоспоридий и пироплазм.

Если биполярное веретено образуется внутри замкнутой ядерной оболочки, говорят о закрытом ортомитозе. Здесь можно различить два варианта. У некоторых корненожек организующие центры веретена лежат на внутренней стороне ядерной оболочки. Однако в кариолимфе микронуклеусов инфузорий возникают пучки микротрубочек, обычно не связанные с организующими центрами.

Закрытый внутриядерный плевромитоз широко распространен у простейших. Здесь полуверетена прикреплены изнутри к ядерной оболочке посредством электроноплотного материала.

Трихомонады и гипермастигины обладают закрытым внеядерным плевромитозом. Центры, организующие веретено, расположены вне ядра. Они связаны друг с другом центральным веретеном. Отдельно от него к ядерной оболочке направляются два полуверетена, которые вступают там в контакт с кинетохорами хромосом, находящимися на внутренней стороне ядерной оболочки. Сходным образом протекает и митоз у динофлагеллят. Впрочем, здесь центральное веретено пронизывает ядро, располагаясь внутри цитоплазматических каналов.

### **Мейоз**

Половой процесс у простейших, т. е. слияние ядер, предполагает наличие у них редукционного деления (мейоза), в ходе которого диплоидный набор хромосом становится гаплоидным. Другой важной функцией мейоза является перегруппировка (рекомбинация) генетического материала.

У многоклеточных животных редукция и рекомбинация генома протекают в ходе двух следующих друг за другом делений ядра. В профазе первого мейотического деления хромосомы конденсируются (стадия лептотены). Гомологичные хромосомы соединяются затем попарно в

биваленты и связываются друг с другом синаптонемальными комплексами (стадия зиготены). На стадии пахитены в каждой паре хромосом становятся видны 4 хроматиды (тетрада). При этом может происходить взаимный обмен отрезками хроматид – кроссинговер. Во время стадии диплотены гомологичные хромосомы начинают расходиться. Места перекреста хроматид тогда принимают вид хиазм. После образования веретена биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости (метафаза 1). Гомологичные хромосомы разъединяются и мигрируют к противоположным полюсам клетки (анафаза 1). Поскольку их распределение происходит случайно, генетический материал при этом рекомбинируется, и в то же время число хромосом уменьшается вдвое. За интеркинезом, во время которого центромеры соединяют между собой пары хроматид, следует второе мейотическое деление, которое протекает почти как обычный митоз. Однако все четыре ядра, образующиеся в результате двух мейотических делений, содержат благодаря рекомбинации генома неодинаковые наборы генов.

В то время как мейоз у высших протистов (особенно инфузорий) протекает, как у Metazoa, в два этапа, для ряда простейших характерно наличие только одного мейотического деления. Гомологичные хромосомы Oхumonadida, некоторых Нupermastigida, а также Apicomplexa спариваются без предшествующего удвоения в тотчас же разъединяются снова. Вместо тетрад возникают диады. Хиазм нет, а значит, нет и кроссинговера.

Хотя у большинства Нupermastigida мейоз осуществляется посредством двух делений ядра, он заметно отличается от редуционных делений у многоклеточных. У *Barbulanympha* (Нupermastigida) хромосомы соединяются в пары очень поздно, и связи между ними в бивалентах очень неплотны. Хотя хиазмы и образуются, но они становятся видны только во время ранней анафазы 1.

Принято считать, что мейоз развился у протистов полифилетически из митоза. При этом «одноступенчатый мейоз» считается примитивным. Он наблюдается по меньшей мере у одного представителя Dinoflagellida. Однако другой представитель обнаруживает двухступенчатый мейоз. Мейоз у Нupermastigida (в том виде, как он описан у *Barbulanympha*) обеспечивает уже более выраженную генетическую рекомбинацию. У высших протистов результатом образования тетрад и развития синаптонемальных комплексов является более раннее, более точное и более стабильное спаривание гомологов, которое приводит к возникновению большего числа перекрестов хроматид и, следовательно, к еще более эффективной рекомбинации генома.

### Половой процесс

Многие, в особенности низшие протисты (например, амёбы и жгутиконосцы), – гаплоидные организмы, целый ряд которых размножается только бесполом (агамным) способом. Если же гаплоидные ядра двух гамет сливаются в диплоидное ядро зиготы (гамогония), говорят о половом процессе.

У амёб, жгутиконосцев и споровиков копулируют обычно две свободноплавающие гаметы, происходящие от различным образом детерминированных гамонтов (гаметогамия). Эти гаметы могут быть внешне идентичными (изогаметия). Однако они могут и отличаться друг от друга морфологически (анизогаметия). Если неподвижная клетка (яйцеклетка) оплодотворяется подвижной клеткой, говорят об оогамии. Наконец, гамонтогамией называют спаривание гамонтов, наблюдающееся у многих фораминифер и некоторых Apicomplexa.

Конъюгация инфузорий представляет собой особую форму гамонтогамии. Две клетки (гамонты) соединяются друг с другом, и в определенной зоне (часто в ротовой области) их цитоплазма сливается (рис. 195; см. также рис. 90). Только инфузории одного и того же вида конъюгируют между собой. Но и в этом случае они должны принадлежать к комплементарным типам спаривания. Число типов спаривания различно у разных видов инфузорий. Так, например, у *Paramecium bursaria* известно 40 таких типов, у *Paramecium Aurelia* – 2%. Система спаривания может быть биполярной или мультиполярной. У *P. aurelia* с биполярной системой организмы, принадлежащие к определенному типу спаривания, могут конъюгировать только с особями одного (комплементарного) типа спаривания из числа многих имеющихся. При мультиполярной системе, например, у *P. bursaria*, клетка может конъюгировать с особями любого типа спаривания, кроме своего собственного. Особи комплементарных типов спаривания узнают друг друга во время предконъюгационной фазы с помощью гамонов.

Растворимые гамоны выделяются инфузориями в окружающую среду. Взаимодействие между инфузориями на этом уровне было детально изучено у вида *Blepharisma intermedium* (рис. 196). Выяснилось, что клетки типа I выделяют гамон I, который реагирует с поверхностными рецепторами клеток типа II. В результате поверхность клеток изменяется, подготавливаясь к конъюгации, т.е. к слиянию с другой клеткой. Клетки типа II в свою очередь выделяют гамон II, который вызывает изменения поверхности клеток типа I. Лишь вслед за этим может наступить конъюгация.

Гамоны действуют (по крайней мере у *Blepharisma*) в чрезвычайно малых концентрациях. Гамон I (гликопротеин) еще индуцирует образование пар при концентрации 0,00006 мкг/мл. Гамон II (так

называемый «блефаризмон» сохраняет активность при концентрациях порядка 0,001 мкг/мл.

Наряду с растворимыми гамонами известны также гамоны, прочно связанные с клеточной поверхностью – например, у *Paramecium aurelia*, *Euplotes crassus* и *Tetrahymena pyriformis*. В этих случаях важно, чтобы клетки вошли в контакт с партнерами во время фазы агглютинации. В ходе такого контакта они способны узнавать комплементарных партнеров и конъюгировать с ними. Первый контакт при образовании пар обеспечивается ресничками. Затем устанавливается более прочная связь. В это время клетки еще могут снова разъединиться. Через некоторое время два конъюгирующих партнера прикладываются друг к другу боковыми поверхностями. Клетки сливаются друг с другом в области рта (в случае *Paramecium*), т.е. между двумя особями образуется цитоплазматический мостик.

В конъюгирующих партнерах в течение некоторого времени еще видны ядра (см. рис. 195). Затем четкие контуры ядер размываются, и начинается процесс обмена генетическим материалом. В основе всего этого процесса лежит единая схема, которая, впрочем, может модифицироваться у разных инфузорий. У *Paramecium caudatum* различают следующие фазы конъюгации (рис. 197). Первыми увеличиваются в размере микронуклеусы. Макронуклеусы при этом постепенно разрушаются. В результате двух мейотических делений из микронуклеуса каждой особи образуются четыре гаплоидных ядра. Три из них тоже погибают. Остающееся четвертое ядро делится еще один раз. Одно из двух образующихся ядер (стационарное) остается в том же конъюганте. Другое (мигрирующее) ядро переходит в партнера по конъюгации. Здесь стационарное и мигрирующее ядра сливаются в диплоидный синкарион. После этого партнеры разъединяются. Тем временем макронуклеус полностью распадается, так что в каждом эконъюганте остается лишь один синкарион. Природа движущих сил, вызывающих перемещение мигрирующих ядер, пока неизвестна. В последнее время удалось, однако, показать, что у *Tetrahymena* во время миграции ядра позади него появляется корзинковидное сплетение из микротрубочек. Возможно, эта «корзинка» подтягивается или подталкивается сократимыми филаментами, что в обоих случаях должно привести к миграции ядра.

Чтобы восстановить исходное состояние, существовавшее перед конъюгацией, должен образоваться новый макронуклеус. В простейшем случае синкарион делится, и из его продуктов прямо возникают микронуклеус и макронуклеус. Этот простейший способ, однако, наблюдается довольно редко. Чаще для достижения исходной ситуации необходим целый ряд метагамных делений ядра и всей клетки. Например,

у *Paramecium caudatum* синкарион делится последовательно три раза, так что образуются восемь ядер. Три из них погибают, четыре ядра развиваются в зачатки макронуклеусов, а одно становится микронуклеусом. После первого, следующего за этим деления клетки, которому предшествует деление микронуклеуса, каждая дочерняя особь получает один микронуклеус и два макронуклеарных зачатка. Лишь после второго клеточного деления восстанавливается нормальный набор ядер. До наступления новой конъюгации у большинства видов инфузорий должно пройти некоторое число клеточных делений. Клеткам необходимо достичь определенного состояния зрелости. Кроме того, на готовность инфузорий к конъюгации влияют и внешние факторы, такие, как свет, температура, условия кормления.

Партнеры по конъюгации морфологически часто одинаковы (хотя физиологически они детерминированы различным образом). В этом случае имеет место изогамонтия. У сидячих инфузорий (например, *Peritricha*, *Chonotrichida*) с прикрепленными макроконъюгантами в некоторых случаях сливаются подвижные микроконъюганты (анизогамонтия). Здесь обычно наблюдается тотальная конъюгация, в ходе которой ядра и все содержимое клетки меньшего партнера переходит в макрогамонта. Соответственно, только в последнем образуется синкарион.

У всех подробнее изученных инфузорий, относимых к одному «виду», опыты по конъюгации показали, что одни представители данного вида могут скрещиваться, а другие – нет. Следовательно, нескрещивающиеся варианты тоже представляют собой виды в классическом понимании этого слова. Однако, поскольку эти организмы часто морфологически неразличимы или плохо различимы, нескрещиваемость едва ли может служить оправданием для выделения новых видов. Впрочем, в таком случае нельзя говорить и о вариантах, так как различные группы между собой не скрещиваются. В связи с этими трудностями для разных групп в пределах морфологически определенного вида инфузорий был предложен особый термин – синген. Таким образом, к одному сингену относятся особи одного вида, располагающие общим генофондом, т. е. способные скрещиваться между собой. Число сингенов в пределах вида может быть довольно большим. Так, у *Paramecium aurelia* в настоящее время известно 14 сингенов.

У некоторых протистов рекомбинация генетического материала может происходить без участия партнера за счет автогамии (педогамии). Гаметы, образованные одним и тем же гамонтом, сливаются между собой, например, у некоторых солнечников и фораминифер. Автогамные половые процессы известны и у некоторых инфузорий.

## Опыты к главе «Ядра и половой процесс»

### Окрашивание ядер

Окрашивание ядер можно провести на особях из нормально растущих культур, например *Poteroochromonas*, *Paramecium*, *Tetrahymena*. Если взять культуры в фазе логарифмического роста, велика вероятность наблюдать в них самые разнообразные стадии митоза (рис. 198). Для выявления ядерных процессов в ходе конъюгации инфузорий следует располагать надежным источником комплементарных организмов, иначе успех опыта будет сильно зависеть от случая. Для этого полезно установить контакт с институтами, работающими над проблемой конъюгации. Ход работы:

Окрашивание метиловым зеленым:

1. Зафиксировать клетки в капле культуральной среды на предметном стекле параами OsO<sub>4</sub>.
2. Добавить подкисленный раствор метилового зеленого (0,1%-ный метиловый зеленый в 1,0%-ной уксусной кислоте).

Окрашивание ацетокармином:

1. Зафиксировать клетки в 2,5%-ном забуференном глутаральдегиде в течение 10 мин в пробирке.
2. Отцентрифугировать клетки.
3. К осадку добавить 1-2 мл ацетокармина и взболтать.
4. Прокипятить на слабом огне 1-2 мин.
5. Отцентрифугировать клетки.
6. Просветлить клетки 85%-ным водным раствором фенола.

### Поведение

Протисты могут воспринимать из внешней среды различные раздражения и реагировать на них. Как правило, ответ на раздражение состоит в пространственном перемещении (таксисе). Почти ни в одном случае способы восприятия раздражения и проведения возбуждения не ясны. Однако не всякий вид поведения одноклеточных можно интерпретировать как ответ на внешнее раздражение. В известных пределах эти организмы, в особенности инфузории, способны и к спонтанным поведенческим проявлениям. Если раздражение вызывает «реакцию испуга», т.е. внезапное бесцельное движение, говорят о фоботаксическом поведении. Если же за раздражением следует целенаправленное движение к источнику раздражения или прочь от него, речь идет о положительном или соответственно отрицательном топотаксисе. Между фобо- и топотаксисами провести границу не всегда просто. В ряде случаев предполагаемый топотаксис при ближайшем рассмотрении оказывается фоботаксисом. Если в качестве критерия использовать характер

раздражения, можно выделить следующие таксисы: фототаксис, хемотаксис, механотаксис, геотаксис, термотаксис и гальванотаксис.

### Фототаксис

Фототаксис наблюдается у многих свободноживущих протистов. У автотрофных форм он положителен при низкой освещенности и отрицателен при высокой. У гетеротрофных организмов чаще всего наблюдается отрицательный фототаксис. Существуют положительные и отрицательные фототаксические реакции, обозначаемые терминами *step-down* или *step-up*. Первые ведут к собиранию организмов в освещенном участке, вторые – к покиданию ими светового пятна. Интересно, что решающую роль в фототаксисе не всегда играет красная область спектра, а часто и коротковолновая синяя. Очевидно, протисты обладают системой восприятия света, позволяющей им не только измерять интенсивность освещения, но и распознавать длину его волны.

В отношении природы фоторецепторов царит неясность. Если вспомнить о том, что многочисленные гетеротрофные одноклеточные фототаксически активны, участие в фоторецепции стигмы, встречающейся у зеленых жгутиконосцев, оказывается, по меньшей мере, не главным. Недавнее обнаружение родопсина в прилегающей к стигме области плазматической мембраны, вероятно, приведет в ближайшем будущем к представлениям, которые должны заметно отличаться от прежних гипотез.

Любопытным феноменом является положительный фототаксис гетеротрофных инфузорий с симбиотическими водорослями внутри, который наблюдается, например, у *Paramecium bursaria*. Впрочем, это явление нельзя обобщать, так как во многих других случаях инфузории, содержащие водоросли, обнаруживают обычный отрицательный фототаксис.

### Хемотаксис

Хеморецепция реализуется у протистов в нескольких формах. Химическое раздражение не обязательно ведет к очевидному хемотаксису. Так, фаготрофные одноклеточные способны (по крайней мере в некоторых случаях) реагировать на химические особенности пищи, а в определенных пределах и выбирать ее, не обнаруживая при этом выраженного хемотаксиса. Впрочем, у некоторых видов наблюдались определенные поведенческие реакции в ходе узнавания пищи. Известны случаи, в которых наряду с природой химического вещества для хемотаксиса особенно важно значение pH.

Хеморецепция, как принято считать, должна иметь большое значение в природных условиях. В отличие от бактерий, системы химического восприятия которых исследованы довольно детально, до сих



пор почти нет конкретных представлений о природе хемотаксиса у одноклеточных эукариот. Исключение составляют процессы конъюгации у инфузорий. В этом случае известно, что определенные химические вещества (гамоны), действующие даже в чрезвычайно слабых концентрациях, позволяют комплементарным партнерам по конъюгации находить друг друга.

Другой вариант ясно выраженного хемотаксиса представлен органотропией у паразитических одноклеточных. Например, после своего освобождения из ооцисты спорозоиты *Plasmodium*, циркулируя с гемолимфой по всему телу комара, собираются по принципу «химической ловушки» в слюнных железах, откуда затем без затруднений могут передаваться новому хозяину.

При поверхностном рассмотрении кажется, что работа «химической ловушки» основана на положительном топотаксисе. Однако при более углубленном анализе оказывается, что организм свойственны «реакции испуга» (фоботаксис) в области верхней и нижней границ концентрации соответствующего химического вещества.

### Механотаксис

Механотаксис подразделяют на тигмотаксис и реотаксис. Тигмотаксисом называется отрицательная или положительная реакция одноклеточных на твердый субстрат. В качестве примера отрицательного тигмотаксиса можно привести реакцию бегства у *Paramecium*, когда это простейшее натывается на преграду, получая при этом механическое раздражение. Удалось детально выяснить цепь реакций, лежащую в основе именно этого типа поведения. Положительный тигмотаксис свойствен многим протистам, живущим в обрастаниях подводных предметов, а также многим эктопаразитическим и эктокомменсальным формам (например, инфузориям отряда *Thigmotrichida*), которые ползают или скользят по поверхности неживых или соответственно живых субстратов.

Если одноклеточное проявляет отрицательный или положительный топотаксис по отношению к потоку окружающей жидкости, говорят о реотаксисе. Для многих инфузорий характерен положительный реотаксис, т.е. они всегда плывут против течения.

Следует сказать, что реснички, как правило, считаются структурами, воспринимающими механическое раздражение. Важным подкреплением этой гипотезы явилось, наряду с другими данными, выявление «комплексов дорсальных щетинок» у *Hypotrichida*. Речь идет о коротких ресничках, расположенных в виде продольных рядов на дорсальной стороне инфузории. Базальные тельца этих ресничек, расположенных на дне небольших ямок, всегда окружены 8–10 продолговатыми ампулами, в связи с чем основания ресничек выглядят как звездочки. Было высказано

предположение, что, когда эти реснички отклоняются токами воды, оказывая при этом неодинаковое давление на внутриклеточные ампулы, инфузории могут воспринимать направление потока и соответственно регулировать свое движение.

Впрочем, электрофизиологические исследования децилированных парамеций, а также хвостовых ресничек *Paramecium caudatum* четко доказали, что механорецепторы должны быть локализованы не в мембране ресничек, а исключительно в плазматической мембране собственно поверхности тела инфузорий. Нет никаких данных об устройстве механорецепторов. Поэтому и значение звездчатых комплексов *Hydrotrichida* в настоящее время остается неясным.

### Геотаксис

По крайней мере некоторые одноклеточные, по-видимому, могут соотносить свои движения с направлением силы тяжести. Как правило, эти протисты обнаруживают отрицательный геотаксис. Предполагают, что земное притяжение может восприниматься через давление, оказываемое на цитоплазму пищевыми вакуолями или вакуолями с кристаллическими включениями. Если парамеций накормить железными опилками и затем поместить их в магнитное поле, они поплывут от магнита. Это доказывает, что давление пищевых вакуолей на цитоплазму играет решающую роль в механизме геотаксиса.

Некоторые инфузории, в особенности *Loxodidae*, содержат в своей цитоплазме так называемые мюллеровские тельца, т.е. наполненные жидкостью вакуоли, в каждой из которых во взвешенном состоянии находится шарик, внешне похожий на тутовую ягоду и отличающийся высоким содержанием бария. Этот шарик связан со стенкой вакуоли через систему мембран. Как раз в этом месте вне вакуоли расположены базальное тельце короткой реснички и безресничное базальное тельце. Здесь налицо явная аналогия со статоцистами *Metazoa*. Впрочем, никакого экспериментального доказательства того, что мюллеровские тельца *Loxodidae* и в самом деле играют роль статоцистов, пока нет.

### Термотаксис

Одноклеточные несомненно способны к восприятию температуры. Однако ни положительного, ни отрицательного топотаксиса у них до сих пор не наблюдали. По-видимому, в основном имеет место фоботаксис, который, как и в случае химической ловушки, приводит к накоплению организмов в области оптимальных температур. Например, у *Paramecium* зона оптимума лежит между 24° и 28°С. О природе температурных рецепторов не известно ничего.

### **Гальванотаксис**

Хорошо известно, что парамеции в среде, через которую пропускают электрический ток, совершенно целенаправленно плывут к катоду. Этот легко наблюдаемый феномен, который, впрочем, едва ли встречается в природе, связан с тем, что реснички на поверхности клетки, обращенной к катоду, претерпевают реверсию биения при включении тока. Это приводит (в зависимости от исходного положения парамеции по отношению к электрическому полю) к более или менее сильному повороту клеток, в результате чего они начинают плыть прямо к катоду.

Не все одноклеточные направляются в электрическом поле к катоду. *Opalina* и *Chilomonas*, например, плывут к аноду, в то время как *Spirostomum* и *Climacostomum* ориентируются поперек силовых линий электрического поля.

### **Опыты к главе «Поведение»**

#### ***Выявление фототаксиса***

Кювету с эвгленами освещают с одной стороны. Через короткое время можно наблюдать, что они собираются на обращенной к источнику света стороне, а при более сильной освещенности – на стороне, наиболее удаленной от источника.

#### ***Выявление хемотаксиса***

Для этого нужна густая культура парамеций в «солонке». В середину «солонки» помещают (с помощью препаровальной иглы) кристаллик поваренной соли. Если теперь рассматривать «солонку» под препаровальной лупой, через некоторое время можно наблюдать типичное кольцевидное скопление парамеций вокруг кристаллика – так, как это описано для химической ловушки.

#### ***Выявление гальванотаксиса***

На предметное стекло на расстоянии нескольких сантиметров друг от друга приклеивают две зачищенные от изоляции медные проволочки (диаметром около 0,5 мм). На стекло помещают несколько капель густой культуры парамеций так, чтобы проволочки были покрыты жидкостью. Если теперь соединить проволочки с источником постоянного тока напряжением 5-7,5 В (например, с блоком питания для карманного калькулятора), то можно наблюдать, что инфузории, двигавшиеся до этого беспорядочно, начинают целенаправленно плыть к катоду. Если поменять полюсы, направление движения мгновенно изменяется на противоположное.

### 3. ЭКОЛОГИЯ ПРОТИСТОВ

Как свободноживущие, так и паразитические протисты встречаются почти во всех влажных или водных местообитаниях, т.е. в пресной и морской воде, во влажных почвах, а также внутри других организмов и на них. Важнейшие экологические группы простейших представлены на рис. 8.

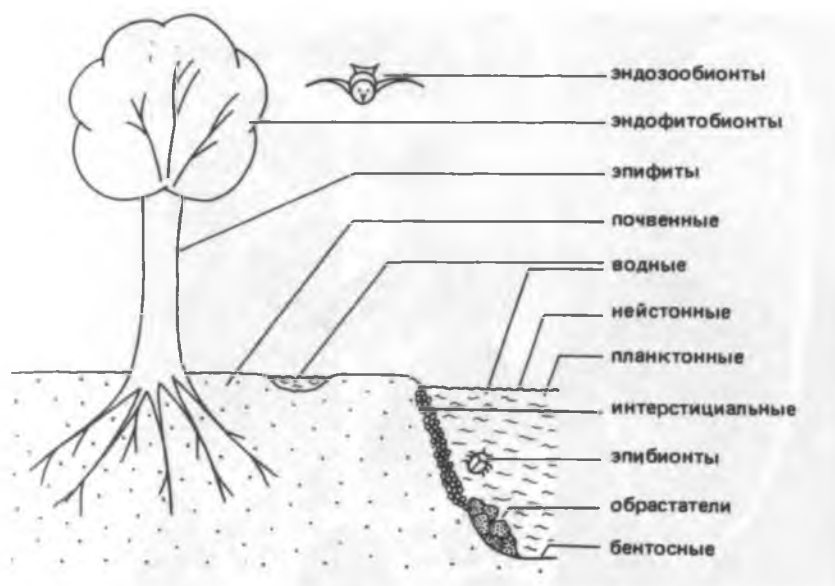


Рис. 204. Важнейшие экологические группы протистов.

Изучение экологии протистов связано с рядом проблем. Оно затрудняется особенно тем, что эти организмы очень мелки, могут очень быстро размножаться, часто населяют лишь «микроэкотопы», нередко встречаются, хотя и с большим обилием, но только очень короткое время и, наконец, тем, что они до сих пор были малодоступны для интенсивных полевых экспериментов. Этим объясняется, почему наши знания по экологии протистов еще очень скудны.

#### Паразиты, симбионты, комменсалы.

Если понятие «свободноживущие» протисты едва ли затруднительно для понимания, то в отношении паразитов и симбионтов это не совсем так. В самом деле, протистов (а также прокариот) очень часто называют паразитами или симбионтами без проверки того, действительно ли между организмами существуют именно такие отношения.

Еще сравнительно легко решить, можно ли данное одноклеточное считать паразитом. Гораздо труднее установить симбиотический характер отношений (как факультативный, так и облигатный), поскольку в этих случаях нужно доказать, что оба партнера извлекают выгоду из сожительства.

Подобное доказательство было пока получено лишь в очень немногих случаях. Так, например, известно, что инфузория *Euplotes aediculatus* (Hypotrichida) должна обязательно содержать в своей цитоплазме бактерии определенного вида, называемые «омикрон», без которых она не может размножаться. Впрочем, и здесь точно неизвестно, какова именно функция прокариот.

Бактерии, живущие в клетках *Paramecium* и известные как каппа-, лямбда-, сигма-, пи- или мю-частицы, часто придают особые свойства этим простейшим. Размножение таких бактерий находится под контролем ядерных генов хозяина. Следовательно, они зависят от хозяина. Обратная зависимость была показана для лямбда-частиц, выделяющих в цитоплазму хозяина фолиевую кислоту, без которой парамеция была бы нежизнеспособна.

Особенно интенсивно изучались каппа-частицы, которые живут в клетках штаммов-убийц (киллеров) *Paramecium aurelia*. Киллерами называются *P. aurelia*, способные убивать с помощью своих каппа-частиц чувствительные особи того же вида, у которых эти бактерии отсутствуют. Каппа-частицы встречаются в двух модификациях, обозначаемых как «блестящие» (brights) и «неблестящие» (non-brights). «Блестящие» частицы содержат сильно светопреломляющее R-тело и не могут делиться, в то время как у «неблестящих» частиц этих структур нет и они способны к делению. R-тело представляет собой туго свернутую в рулон ленту, которая может взрывообразно разворачиваться. По форме и способу выстреливания оно очень напоминает эжектосомы.

«Блестящие» частицы выделяются киллер-штаммами в окружающую среду и фагоцитируются чувствительными особями. В их пищевых вакуолях R-тела выстреливают. Вследствие разрыва мембраны пищевой вакуоли пищеварительные ферменты попадают оттуда в цитоплазму. Кроме того, при разворачивании R-тела высвобождаются вирусы. И то и другое ведет к гибели чувствительных особей. Предполагается, что в «неблестящих» частицах вирусы существуют в виде неактивных про-вирусов. При переходе в активную форму они, возможно, запускают синтез R-тел и подавляют дальнейшее размножение самих бактерий.

Другие виды бактерий, встречающиеся, например, у саркодовых из анаэробных экотопов (например, в клетках *Pelomyxa palustris*), по-видимому, выполняют функции митохондрий, которые у таких протистов отсутствуют. Считается, что многочисленные бактерии, живущие в цитоплазме жгутиконосцев из кишечника термитов и инфузорий из рубца жвачных, поставляют целлюлазы, необходимые для расщепления заглоченных растительных частиц. Впрочем, это еще не доказано.

Число видов свободноживущих жгутиконосцев, саркодовых и инфузорий, обладающих внутриклеточными бактериями, гораздо больше, чем

принято считать. Игруют ли в данном случае прокариоты существенную роль в клетках своих хозяев, совершенно неизвестно. Почти все компартменты клетки могут заселяться бактериями. Они могут располагаться в цитоплазме (без окружающей мембраны), вакуолях, эндоплазматической сети, ядерной оболочке, ядре, альвеолах (у инфузорий) и даже (хотя и в очень редких случаях) внутри митохондрий. Однако в хлоропластах и диктиосомах бактерии пока обнаружены не были.

Особый тип сожительства наблюдается у спирилл, обитающих внеклеточно на плазматической мембране некоторых жгутиконосцев из кишечника термитов. У *Mixotricha paradoxa* спириллы закономерно распределены по поверхности клетки и движутся метахронально (как реснички инфузорий) благодаря гидродинамическому взаимодействию между ними; при этом они способствуют передвижению клетки хозяина. Извлекают ли спириллы какую-нибудь выгоду из такого образа жизни, остается неясным.

Кроме прокариот, в простейших живут и эукариоты. Помимо определенных паразитических жгутиконосцев и саркодовых, в других протистах находят в основном одноклеточные водоросли. Некоторые виды *Chlorella* (зоохлореллы) живут преимущественно в пресноводных инфузориях, в то время как определенные динофлагелляты (зооксантеллы) встречаются главным образом в морских саркодовых (фораминиферах и «радиоляриях»). Этот вид сожительства, по-видимому, представляет собой настоящий симбиоз, так как в природе обычно ни тот, ни другой партнер по отдельности в свободноживущем состоянии не обнаруживается. Однако в лаборатории раздельное культивирование часто оказывается возможным. Симбионты всегда окружены в цитоплазме хозяина периальгальной вакуолью. Они выделяют в цитоплазму хозяина сахара, например мальтозу, глюкозу, фруктозу и ксилозу, и тем самым обеспечивают его углеводами. Для водорослей преимущество этого сожительства может состоять в том, что они обитают в относительно защищенном месте.

Протисты, поселяющиеся снаружи на других организмах или временно прикрепляющиеся к ним, как правило, хозяину вреда не наносят, по крайней мере непосредственного. Для этого вида сожительства был предложен термин «симфоризм». Симфорионты – это большей частью подгонятели пищи или суктории, которые прикрепляются к таким многоклеточным животным, как водяные жуки, рачки или полихеты, и передвигаются вместе с ними. Существуют также протисты, живущие на других протистах. Преимущество для переносимого организма состоит обычно в том, что он часто меняет местообитание и тем самым набор

имеющейся пищи, не тратя при этом собственную энергию наперемещение. Часто при этом наблюдается комменсализм.

Наконец, следует упомянуть протистов, живущих в теле многоклеточных животных в качестве паразитов, симбионтов или комменсалов. Заболевания, вызываемые паразитическими одноклеточными, уже были кратко освещены на нескольких примерах в «Систематической части» (например, сонная болезнь, кокцидиоз, малярия).

Жгутиконосцев из кишечника термитов можно отнести к числу симбионтов. Хотя и неизвестно, какую конкретную роль они играют в расщеплении съеданной термитами клетчатки, было показано, что насекомые, у которых экспериментально удалены жгутиконосцы, через некоторое время погибают.

Инфузории из рубца, хотя и могут активно участвовать в переваривании растительного материала, по-видимому, не имеют для жвачных жизненно важного значения. Если удалить у них инфузорий, коровы не только не погибают, но и живут длительное время без всяких осложнений. Таким образом, не исключено, что инфузории *Entodiniomorphida* являются чрезвычайно специализированными комменсалами. Действительно, эти инфузории до сих пор были обнаружены только в рубце жвачных.

Поскольку в большинстве случаев сожительства описана лишь структурная ассоциация организмов, но не доказана их физиологическая взаимозависимость, в настоящее время существует тенденция употреблять нейтральные термины: эндобионты (организмы, живущие внутри Других организмов), эндоцитобионты (живущие в других клетках) и эктобионты (живущие снаружи на других организмах).

### Местообитания

Протисты, встречающиеся в различных экотопах, биологически всегда приспособлены к своим условиям обитания. Так, например, пресноводные одноклеточные обладают иными осморегуляторными механизмами по сравнению с морскими протистами. Формы, встречающиеся в часто пересыхающих местах, могут образовывать либо стадии переживания (цисты), либо относительно подвижные стадии. Паразиты и виды, живущие на других организмах, выработали специальные механизмы, служащие для их передачи от одного хозяина к другому.

Если рассматривать сообщества протистов, то различные макроэкотопы, как правило, подразделяются на ряд микроэкотопов, отличающихся друг от друга, как и «нормальные» местообитания, по наличию пищи, химическим параметрам и т.д.

Примером микроэкотопа может служить непосредственно окружающая корни растений ризосфера. Эта зона особенно богата метаболитами,

выделяемыми корнями. Такие вещества служат основой для усиленного роста бактерий, а это в свою очередь является причиной развития крупных популяций протистов.

Некоторые микроэкоотопы существуют только благодаря своим малым размерам. Протисты могут жить в очень тесных пространствах – например, в пространствах между песчинками (в интерстициали). Особенно много протистов встречается в осадках с размером частиц 100-250 мкм. Большинство многоклеточных животных не могут проникнуть в этот микроэкоотоп из-за своих собственных размеров, и в результате там часто отсутствуют естественные хищники. Подобные микроэкоотопы могут, особенно на морских побережьях, подразделяться еще и стратиграфически, так как простейшие с различной потребностью в кислороде предпочитают разные зоны в пределах интерстициали.

Кислород проникает вглубь грунта благодаря диффузии и движению воды. Органический материал, осаждающийся из верхних слоев воды, разлагается бактериями. Начиная с известной глубины, кислорода для аэробных микроорганизмов перестает хватать, т.е. окислительно-восстановительный потенциал становится отрицательным. Возникают восстановительные, бескислородные условия, и начинается анаэробное разложение. Многие инфузории, живущие в подобных экоотопах, предпочитают совершенно определенный окислительно-восстановительный потенциал, в результате чего они встречаются в соответствующих слоях грунта.

В пределах этих слоев протисты занимают различные экологические ниши, так как специализированы к питанию совершенно определенной пищей. Одни протисты питаются в основном аэробными бактериями, другие – анаэробными прокариотами, третьи – водорослями, простейшими или непосредственно детритом. Специализация может заходить настолько далеко, что, например, различные виды инфузорий рода *Remanella*, фагоцитирующие диатомовые водоросли, предпочитают совершенно определенные размеры пищевых организмов и благодаря этому могут сосуществовать в одном и том же сообществе, почти не конкурируя между собой за пищу.

### **Роль свободноживущих протистов в общей экосистеме**

Большая часть свободноживущих протистов принадлежит к микроконсументам и микрохищникам. Их положение в экосистеме в целом аналогично положению более крупных организмов. Они могут быть растительноядными (питающимися водорослями), плотоядными (питающимися другими протистами или мелкими многоклеточными) или сапрофагами (питающимися мертвым растительным или животным материалом).



У мелких организмов относительно быстро протекают метаболические процессы, поэтому простейшие вносят больший вклад в общий круговорот веществ в местообитании, чем можно было бы предположить, исходя из их сравнительно малой биомассы. Чем выше скорость обменных реакций организма, тем больше его суммарный вклад в круговорот органического вещества и в особенности углерода, экспериментальные исследования подтвердили, что протисты ускоряют разложение растительного материала.

Это на первый взгляд кажется противоречивым, ибо число бактерий (т.е. первичных деструкторов) должно постоянно уменьшаться за счет фагоцитарной активности простейших. Преимущество такого процесса, по всей видимости, в том, что в среду возвращаются определенные вещества, отсутствие которых в противном случае сказывалось бы отрицательно на росте бактерий-деструкторов. Кроме того, протисты, вероятно, ускоряют рост бактерий и тем, что в ходе своего питания (как правило, связанного с созданием токов воды) способствуют обновлению растворенных в воде соединений, в том числе кислорода, и в целом обеспечивают постоянный приток необходимых для бактерий веществ. Заглатывание и переваривание бактерий – это, впрочем, не единственный вклад, который простейшие вносят в экосистему. Растительноядные и хищные организмы тоже играют очень важную роль, непосредственно участвуя в расщеплении растительного и животного материала.

### **Факторы, определяющие распространение**

Встречаемость и распределение организмов в природе определяются абиотическими и биотическими факторами среды. Абиотические факторы включают физические и химические параметры. К биотическим относятся, например, наличие пищи, пищевая конкуренция и естественные враги. По-видимому, от абиотических факторов зависит, могут ли те или иные организмы вообще жить в данном экотопе, а биотические факторы контролируют размер соответствующих популяций.

**Абиотические факторы.** В общем можно сказать, что протисты очень устойчивы к абиотическим факторам и поэтому встречаются в самых разнообразных экотопах. Большая часть информации о действии абиотических факторов на одноклеточных получена в ходе лабораторных исследований или же измерений непосредственно в их местообитаниях. Данные об абиотических факторах, полученные в полевых условиях, касаются главным образом крупных водоемов и поэтому часто не передают точно особенностей тех или иных микроэкотопов, где живут простейшие. Оба этих обстоятельства приводят к тому, что лабораторные результаты не могут быть безусловно перенесены на естественные местообитания. Например, известно, что цисты инфузории *Colpoda* способны

выдерживать очень низкие температуры. Однако этих инфузорий не находят в Антарктике, где зимой преобладают именно такие низкие температуры и где летние температуры в общем еще достаточны для экцистирования и активного существования. Вероятно, в этой климатической зоне летний период слишком короток для данных одноклеточных.

Жизненно важна для многих простейших их способность в известных пределах приспособляться к изменениям абиотических факторов, при условии что эти изменения происходят достаточно медленно. Если различных пресноводных протистов быстро перенести в морскую воду, лишь очень немногие виды смогут пережить такую резкую перемену. Однако если воду заменять медленно и постепенно, то довольно много видов (хотя и не все) адаптируется к морской воде.

Некоторые протисты способны выносить и недостаток воды. Эти формы инцистируются и могут переносить даже полное высыхание цист. Было установлено, что в течение 12 ч *Colpoda* успевают экцистироваться, обеспечить себя пищей,делиться и снова инцистироваться. Благодаря таким способностям эти инфузории могут, например, использовать ночную росу как среду обитания.

Температурный диапазон нормального существования большинства протистов лежит в пределах 4-30°C, однако некоторые виды могут выдерживать экстремальные температуры. Одноклеточные, обнаруженные в горячих источниках, живут при температуре до 54°C, а некоторые виды *Euplotes* выносят в морской воде температуру до - 2°C. Исследования различных видов *Euplotes* показали, что каждый вид имеет свой температурный оптимум.

Для большинства простейших необходимо наличие в окружающей среде растворенного кислорода. Однако известны и виды, живущие в бескислородных экотопах и даже в средах с восстановительными свойствами. Сюда относятся такие инфузории, как *Micropus* и *Caenomorphia*, а также свободноживущие *Diplomonadida*, например *Trepomonas*. Некоторые из этих одноклеточных (как и инфузории рубца жвачных) содержат в своей цитоплазме метанобразующие бактерии. В присутствии CO<sub>2</sub> бактерии этих протистов могут превращать поступающие из среды и, вероятно, токсичные для клетки ионы водорода в метан, выделяя при этом кислород.

В глубине эвтрофных озер часто возникают бескислородные условия, когда в летние месяцы верхние (богатые кислородом) слои воды нагреваются и перестают перемешиваться с нижележащими холодными массами воды. В ответ на это одноклеточные, которые провели зиму в составе бентоса, поднимаются до пограничной зоны между бескислородной и богатой кислородом водными толщами.

Кроме того, абиотическими факторами, влияющими на распространение протистов, являются значение pH, концентрация CO<sub>2</sub>, содержание растворенных ионов, свет, а также физические свойства субстратов.

**Биотические факторы.** К важнейшим биотическим факторам относятся наличие пищи, пищевые конкуренты и хищники. Изменения этих параметров вызывают изменения величины и состава популяций протистов.

Изменения популяций, происходящие с определенной периодичностью, зависят от времени генерации тех или иных одноклеточных. Виды с временем генерации порядка нескольких месяцев, например многие фораминиферы, могут жить только в очень стабильных биотопах, образуя в них весьма сложные сообщества. С другой стороны, время генерации у некоторых одноклеточных измеряется часами, например, у многих жгутиконосцев, саркодовых и инфузорий. Эти организмы к тому же способны быстро находить новые источники пищи. Их популяции стремительно развиваются, но вскоре угасают. Первой стадией в развитии сообщества организмов является заселение нового местообитания. Известны пионерные виды, с которых начинается такое заселение. Эти формы очень быстро размножаются и могут использовать много различных источников пищи.

Заселение может происходить с большой скоростью, как показывают опыты с помещением в пруды искусственных субстратов. В пределах трех недель на этих субстратах обнаруживали до 60 видов простейших. Напротив, в экстремальных условиях освоение новых экотопов может идти крайне медленно, особенно если они сильно удалены от потенциальных обитателей. В наполненных пресной водой бочках, которые были установлены на возникшем в конце 1963 г. около южного побережья Исландии вулканическом острове Суртсэй, в течение двух лет было отмечено всего лишь около 15 видов протистов.

Первыми поселенцами обычно бывают мелкие жгутиконосцы, например *Bodonidae*, за которыми следуют медленнее растущие саркодовые и инфузории. После приживания этих видов изменяется само местообитание, и возникают новые экологические ниши, например для хищных протистов. Видовой состав и численность бактерий также меняются за счет их выедания простейшими. Вновь появляющиеся виды протистов уже специализированы в отношении питания и, следовательно, могут занимать определенные экологические ниши. С этого момента численность популяций видов-пионеров начинает медленно, но неуклонно снижаться, пока они в конце концов не исчезнут совсем. Теперь в сообществе остаются лишь виды, наилучшим образом приспособленные к заметно изменившейся за это время среде. Такое чередование различных видов называется сукцессией.

Лабораторные исследования показали, что сообщества простейших нестабильны, поскольку число видов и число особей в них могут резко меняться за короткое время, нередко на протяжении суток. Эти сукцессии, вероятно, отражают истощение тех или иных пищевых ресурсов, а также увеличение роли хищников.

В простой системе можно показать влияние хищника на популяцию питающихся бактериями инфузорий. Если в хорошо растущую культуру *Vorticella* внести хищную инфузорию *Hemiophrys*, популяция *Vorticella* очень сильно редет, а численность *Hemiophrys* достигает максимума. Когда у *Hemiophrys* кончается пища и популяция этого хищника в свою очередь резко сокращается, *Vorticella* снова увеличиваются в числе и фагоцитируют сильно размножившихся за это время бактерий. Как только популяция *Vorticella* достигает максимальной плотности, снова появляются *Hemiophrys*, и цикл повторяется.

В природе ситуация, конечно, не столь проста, так как плотность популяций различных видов регулируется многими другими факторами. Пример одного из таких факторов – присутствие многоклеточных животных. Проникновение подобных организмов в местообитание может приводить к резким изменениям сообщества простейших. Некоторые многоклеточные питаются протистами, другие вытесняют их, оказываясь сильными конкурентами за пищу.

Популяции простейших с высокими плотностями особей встречаются в экотопах, где нет Metazoa. Как уже упоминалось, свободные пространства морской интерстициали могут быть слишком малы для многоклеточных. С другой стороны, крупные популяции протистов населяют местообитания с экстремальными физическими и химическими условиями, например в анаэробных средах, куда проникают лишь очень немногие Metazoa. Наконец, плотные популяции одноклеточных развиваются в некоторых искусственно созданных экотопах, например в активном или сооружений биологической очистки. В таких системах сточные воды закачивают в большие емкости, в которых органический материал разлагается бактериями. Бактерии пожираются соответствующими простейшими, в особенности сидячими инфузориями-подгонятелями. Поскольку расход воды в подобных очистных сооружениях относительно высок, здесь не развивается значительных популяций многоклеточных, которые могли бы быть опасны для простейших.

Протисты выработали различные стратегии, призванные обеспечить их существование при наступлении неблагоприятных для жизни условий. Одни формы инцистируются, а другие способны переживать полное высыхание и без цисты (криптобиоз). Сидячие виды могут временно становиться подвижными и отыскивать местообитания с более

благоприятными условиями жизни. Некоторые виды переходят в голодное состояние, в котором для минимального метаболизма требуется лишь 2-4% энергии, расходуемой быстрорастущими клетками. Еще одна альтернатива состоит в том, что при недостатке пищи в среду выделяются тормозящие рост метаболиты, в результате чего число особей данного вида поддерживается на минимальном уровне. Этот же эффект может быть достигнут и путем каннибализма.

Насколько известно, плотность особей и число видов простейших в экотопе зависят прежде всего от наличия соответствующей пищи. Различные виды предпочитают в каждом случае свой определенный набор пищевых объектов. Крайними вариантами здесь можно считать, например, крупных «всеядных» амёб, которые способны фагоцитировать особей почти любого вида, и таких инфузорий, как *Pseudomicrothorax*, предпочтительно питающихся сине-зелеными водорослями вполне определенных родов. В этой связи можно рассматривать паразитических одноклеточных как особенно высокоспециализированные формы, поскольку они нуждаются в совершенно определенных организмах-хозяевах для своего развития и распространения.

Важнейшими источниками пищи для свободноживущих гетеротрофных протистов являются бактерии, сине-зеленые водоросли, другие одноклеточные, диатомовые и нитчатые водоросли, грибы, мелкие Metazoa, а также гниющие ткани растений и животных. Какой вид может фагоцитироваться в качестве пищи, зависит главным образом от строения ротового аппарата. При этом возможна очень тонкая дифференцировка. Так, разные виды инфузорий-подгонятелей могут быть специализированы на захват пищевых частиц совершенно определенных размеров (рис. 216).

### Географическое распространение

Многочисленные свободноживущие простейшие умеренных климатических зон, вероятно, по своему распространению космополиты. Однако в некоторых случаях детальные исследования доказали, что те или иные виды одного рода встречаются только в совершенно определенных частях света. На рис. 217 показано распространение по всему миру 12 разных видов рода *Tetrahymena*. Интересно, что *T. australis* и *T. capricornis* встречаются только в Австралии. В тропиках, по-видимому, живет целый ряд протистов, которые, вероятно по климатическим причинам, больше нигде не встречаются. Ареалы паразитических форм в основном зависят от распространения их хозяев.

Повсеместная встречаемость одноклеточных может объясняться тем, что механизмы и возможности распространения у них очень разнообразны. Благодаря своим малым размерам они легко переносятся на большие расстояния в мельчайших каплях воды или во влажном мате-

риале на других, более крупных организмах. Цисты нередко далеко рассеиваются ветром.

Растущая склонность человечества к путешествиям на большие расстояния в последнее время приводит к проблемам, связанным с распространением паразитов. Возбудители болезней завозятся в страны, где раньше не наблюдались, или в регионы, где они уже давно были искоренены в результате успешных мер борьбы. Так, *Anopheles gambia* был завезен в 30-х годах из Африки в Бразилию, что привело в этой стране к крупной эпидемии малярии. Выборочные обследования самолетов, которые приземлялись между 1964 и 1968 гг. на Гавайских островах, показали, что туда были завезены 373 новых вида насекомых, среди которых 65 видов комаров. С подобными переносами можно связать заметное учащение случаев малярии, например, в США (между 1965 и 1971 гг. отмечено 17 000 заболеваний) или в европейских странах (только в 1971 г. зарегистрировано около 5000 случаев).

В результате совсем других изменений внешней среды некоторые протисты стали очень опасны для человека в новых для них районах. Свободноживущее саркодовое *Naegleria fowleri* (*Schizopyrenida*) в теплых тропических водах может превращаться в чрезвычайно патогенную форму, которая вызывает опасный «амебный менингит», ведущий к смерти в течение недели. Подобные заболевания стали встречаться теперь и в умеренном климате; впрочем, здесь заразиться можно только в искусственно подогреваемых плавательных бассейнах и купальнях, а также в местах сброса нагретой воды из охлаждающих систем электростанций.

### **Протисты как индикаторы чистоты воды**

Протисты служат индикаторами качества воды, в особенности степени ее загрязнения. При этом применяются два метода.

1. Пользуясь шкалой сапробности, выделяют среди видов, встречающихся в водоеме, ведущие организмы с точки зрения указания на ту или иную степень чистоты воды (табл. 1).

2. Для оценки качества воды привлекают индекс разнообразия и численные отношения отдельных видов в сообществе простейших.

Конечно, при пользовании обоими методами оценки наряду с протистами учитываются также водоросли, высшие растения и многоклеточные животные.

Таблица 1. Уровни сапробности и трофности вод

| Уровни сапробности   | Ступени трофности  | Примеры ведущих организмов   |
|--|--|--|
| Полисапробный:<br>очень сильное органическое загрязнение, мало кислорода, много бактерий; видовой состав беден, численность особей высокая | Политрофная:<br>очень большой избыток питательных веществ (гниющие воды)   | Ж: <i>Hexamita</i> ,<br><i>Trepomonas</i><br>С: <i>Pelomyxa</i> ,<br><i>Vahlkampfia</i><br>И: <i>Caenomorpha</i> ,<br><i>Colpidium</i> , <i>Vorticella</i> ,<br><i>Lacrymaria</i> , <i>Metopus</i> , |
| $\alpha$ -мезосапробный:<br>значительное органическое загрязнение, мало кислорода; видовой состав богат, численность особей высокая        | Эвтрофная:<br>много питательных веществ, много фотосинтезирующих протистов | Ж: <i>Bicoeca</i> , <i>Bodo</i> ,<br><i>Chilomonas</i><br>И: <i>Carchesium</i> ,<br><i>Chilodonella</i> ,<br><i>Paramecium</i> ,<br><i>Urocentrum</i>  |
| $\beta$ -мезосапробный:<br>слабое органическое загрязнение, много кислорода; видовой состав богат  |  | Ж: <i>Dinobryon</i> , <i>Synura</i><br>С: <i>Amoeba</i> ,<br><i>Echinospaerium</i><br>И: <i>Euplotes</i> , <i>Halteria</i> ,<br><i>Stentor</i> , <i>Spirostomum</i> .                                |
| Олигосапробный:<br>чистая, богатая кислородом вода; видовой состав беден, численность особей низкая  | Олиготрофная:<br>мало питательных веществ                                  | Ж: <i>Diplosiga</i><br>С: <i>Acanthocystis</i> ,<br><i>Mayorella</i><br>И: <i>Dileptus</i> , <i>Thuricola</i> ,<br><i>Strobilidium</i> .   |

### Сбор и культивирование протистов

Самое яркое впечатление от многообразия форм простейших можно получить, просматривая полевые пробы. Наряду с мелкими Metazoa (например, коловратками и нематодами) в них первыми бросаются в глаза инфузории, большей частью очень подвижные. Фотосинтезирующие жгутиконосцы часто легко узнаются по своей окраске. Чтобы обнаружить бесцветных жгутиконосцев, а также саркодовых, требуются некоторое терпение и хорошая установка для микроскопирования.

Для проведения опытов, описанных в конце каждой главы, нужны различные виды протистов. Иногда их удается получить в других институтах или купить у одной из фирм, торгующих по почте биологическим материалом. Однако их можно выделить и самому – из природных проб или соответственно из организмов-хозяев.

Ниже приводятся некоторые указания по сбору и культивированию одноклеточных. Затем помещен ключ для определения ряда широко распространенных пресноводных протистов до родового уровня.

### **Места сбора простейших**

Почти все влажные и водные биотопы населены одноклеточными. Зеленая или коричневая окраска воды указывает на обилие жгутиконосцев. В случаях такого водорослевого «цветения» число особей одного вида (или немногих видов) всегда бывает очень высоким, а число видов – очень небольшим.

Лучшие места для взятия проб в водоемах – это пологие берега с гниющим растительным материалом. Здесь происходит обильный рост бактерий, которые служат основной пищей для многих протистов.

Пробы следует брать с глубины не более нескольких сантиметров от поверхности воды, так как только здесь, как правило, преобладают условия, оптимальные для жизни одноклеточных. Сосудами для проб могут служить чистые стеклянные банки, а также пластиковые мешочки. В сосуды следует поместить, кроме воды, донный осадок из того же места водоема. В случае влажных субстратов (например, болотной почвы или подушек мха) рекомендуется залить их на короткое время водой, а затем сильно отжать и собрать выжатую жидкость. Если нужно выяснить состав одноклеточных в проточной воде или в далеких от берега частях водоема, целесообразно использовать планктонную сетку.

Симбиотических и паразитических протистов можно найти почти в любых Metazoa. Грегарины обнаружены у многих беспозвоночных, например в семенном пузырьке дождевых червей и кишечнике мучных червей. Жгутиконосцы обитают в прямой кишке термитов и питающихся древесиной тараканов. В рубце жвачных отмечено огромное количество инфузорий. Наконец, следует вспомнить и о том, что многие протисты, особенно сидячие инфузории (*Peritricha*, *Chonotricha*, *Suctorina*), живут на теле других животных, например рыб и членистоногих.

### **Культивирование протистов.**

Если полевые пробы хотят сохранить в течение некоторого времени в лаборатории, их лучше всего перелить в большие чашки Петри и добавить туда же несколько зерен риса или прокипяченной пшеницы. Эта добавка стимулирует рост бактерий. Если часть проб поставить в умеренно светлое место, в них будут преимущественно размножаться фотосинтезирующие формы. Для другой части проб желательно выбрать затемненное место, чтобы в них предпочтительно развивались гетеротрофные виды. Пробы не следует ставить в очень теплое место (достаточно комнатной температуры).



Подобные культуры, как правило, относятся к смешанным и содержат большое число разных видов. В таких условиях организмы выживают в лучшем случае несколько недель, а потом погибают. Если хотят получить чистые культуры определенных видов, надо выводить их из одной особи (так называемые клональные культуры). Обычно это не так просто, потому что в большинстве случаев оптимальные условия жизни для соответствующего организма неизвестны. Некоторые виды, впрочем, довольно легко поддаются культивированию. К ним относится *Paramecium*. Культуральной средой здесь может служить сенной отвар: 15 г измельченного сена кипятят 15 мин в бидистиллированной воде, затем фильтруют. Среду наливают в чашки Коха (высотой 6 см, диаметром 10 см) или в стеклянные банки. В каждый культуральный сосуд кладут также несколько прокипяченных стебельков сена. Сосуды следует оставить на ночь открытыми с тем, чтобы бактерии могли попасть в среду. Затем их закрывают неплотно прилегающей крышкой. Через 1-2 дня туда вносят парамеций, которые в таких культурах сохраняются несколько недель. Вместо бидистиллированной воды можно использовать продажную негазированную, т.е. не содержащую угольной кислоты минеральную воду. Этой же водой можно время от времени разбавлять полевые культуры.

Хищных протистов, питающихся другими одноклеточными, например, амёб, можно содержать в среде Чокли: 80 мг NaCl, 4 мг NaHCO<sub>3</sub>, 4 мг KCl, 4 мг CaCl<sub>2</sub> и 1,6 мг CaH<sub>4</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>·2H<sub>2</sub>O в 1 л бидистиллированной воды. Вместо этой среды, впрочем, тоже вполне можно употреблять упомянутые виды минеральной воды. Примерно два раза в неделю к культурам надо добавлять кормовые организмы – как правило, таких инфузорий, как *Paramecium* и *Colpidium* – для того, чтобы хищники не только оставались живыми, но и размножались. Через несколько недель, когда создается впечатление, что число особей начинает снижаться, необходим пересев в свежую среду.

Автотрофные одноклеточные, такие, как *Euglena*, нуждаются, как правило, только в определенных солях и хорошо развиваются при соответствующем освещении. Проще всего использовать продажное жидкое удобрение для цветов в концентрации 1 мл на 100 мл бидистиллированной воды. Такие культуры необычайно долгоживущи (несколько месяцев), но, впрочем, относительно медленно размножаются.

Для физиологических и биохимических исследований иногда необходимо выращивать одноклеточных в массовом количестве и в отсутствие любых других организмов (аксенически). Уже в течение нескольких десятилетий аксенически успешно культивируют инфузорию *Tetrahymena*, а в последнее время также и *Paramecium*. Культуральная среда, которую после приготовления необходимо проавтоклавировать,

состоит из 10 г протеозопептона, 5 г NaCl, 2 г декстрозы и 8 г дрожжевого экстракта на 1 л бидистиллированной воды. Инокуляция среды культивируемыми организмами требует строго стерильных условий работы, чтобы избежать ее бактериального загрязнения.

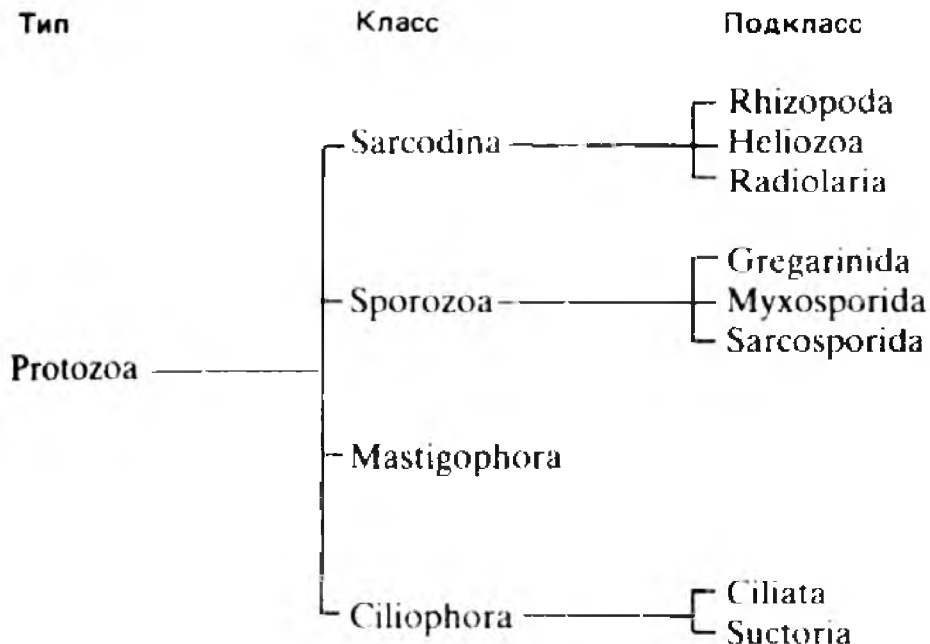
Здесь можно было дать лишь самые общие указания по культивированию протистов. За более подробной информацией следует обратиться к списку литературы по данной главе.

#### **4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ**

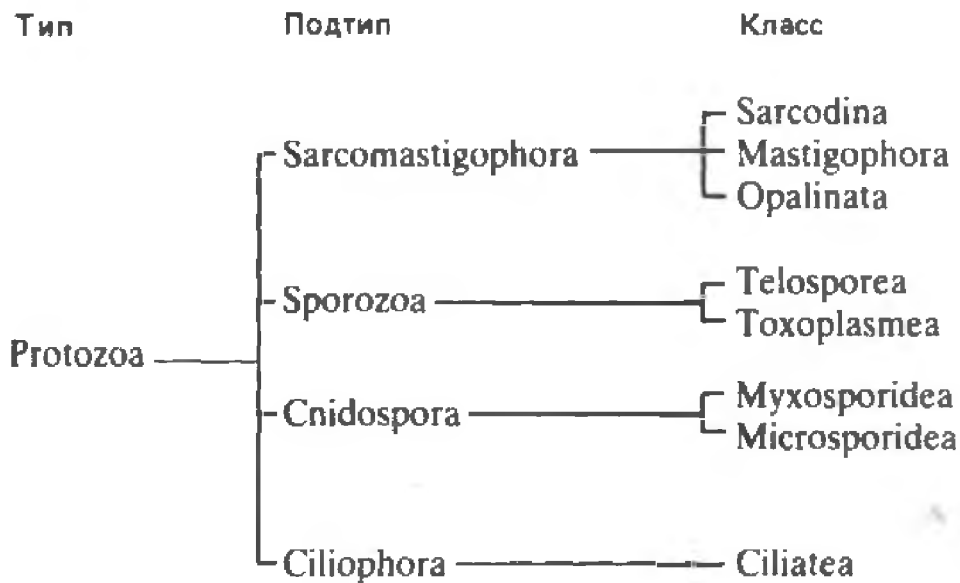
##### **История развития систематики**

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 объединялись 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 Эренберга 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 Бючли в своем учебнике протозоологии:



Такое подразделение сохранялось до переработки системы Хонигбергом и сотрудниками в 1964 г. Их новая схема выглядела так:



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

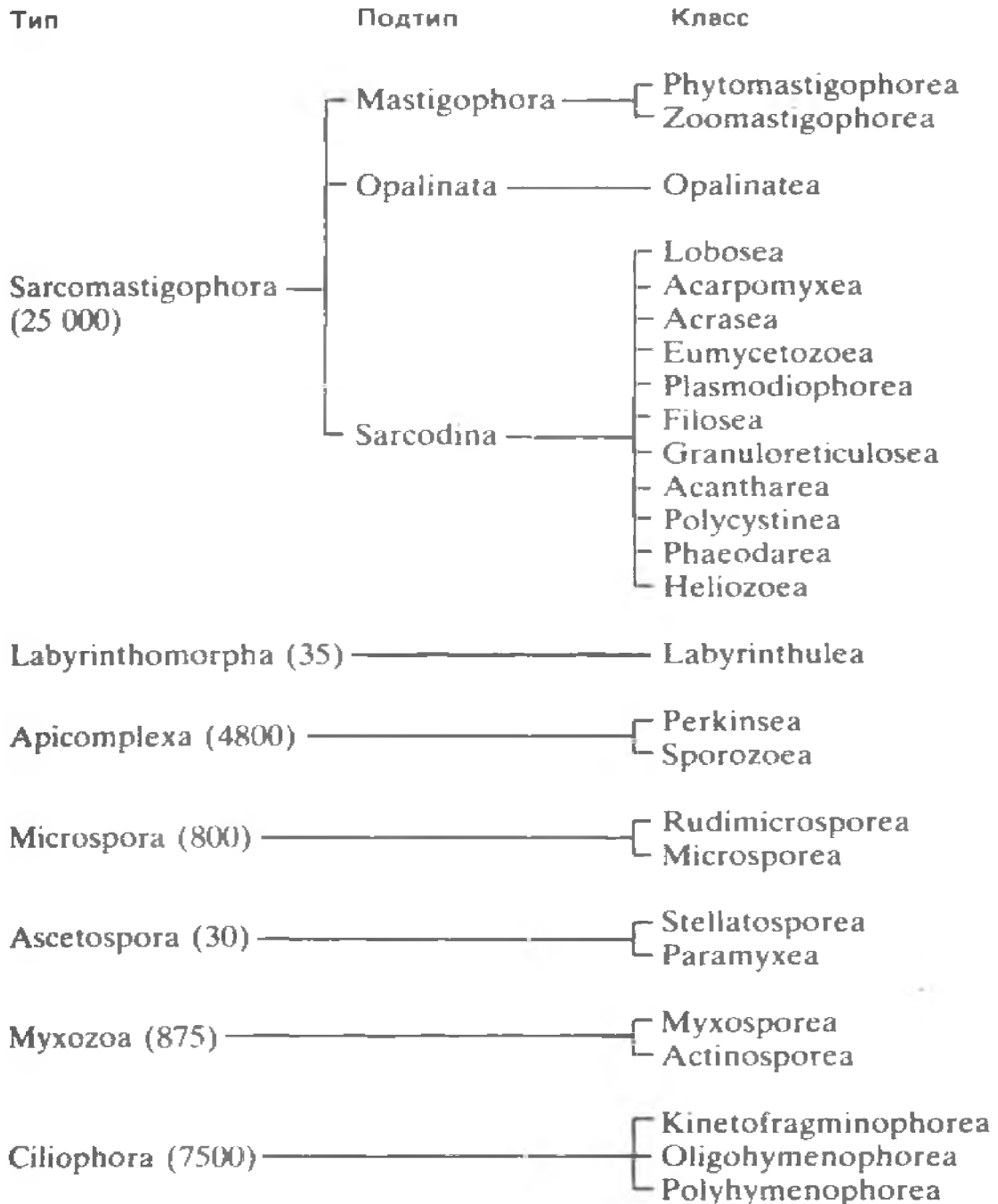
В связи с разработкой системы одноклеточных часто вставал вопрос о том, пригоден ли обычный в то время термин Protozoa, под которым часто понимали только представителей животной природы. Геккель и позже Добелл (Dobell) высказывались против предпринятого Зибольдом в

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. Си-

стематический термин Protozoa более не существует. В пределах отдельных типов также производятся крупные перестановки, что нередко затрудняет отождествление даже некоторых давно известных групп.

Нет нужды лишней раз подчеркивать, что сегодня в области систематики протистов царит большая неустойчивость и что система протистов в будущем, безусловно, сильно изменится. Существует огромное обилие «молекулярных» схем. Но проблема заключается в том, что нельзя «прочитать» весь геном организма. Методы секвенирования пока позволяют «читать» только короткие цепочки нуклеотидов. Потом нужно много коротких участков «состыковывать» между собой, а методика эта чрезвычайно дорогая и трудоемкая. Так что пока полностью «осилили» только геном человека, дрожофилы и еще двух-трех видов. В остальных случаях ограничиваются тем, что берут определенные участки генома, которые считаются эволюционно консервативными, подобно тому, как консервативным считают тип крист митохондрий.

Это последнее обстоятельство несколько поумерило пыл даже тех исследователей, которые считают результаты секвенирования и их последующей компьютерной обработки непогрешимыми. Ведь привлечение новых участков генома к анализу привело к тому, что в пределах общего эволюционного древа эукариот начали выделяться уже не шесть, а до 70 независимых ветвей! Такая схема уже никак не согласовывалась с системой, базирующейся на строении организмов.

Чтобы как-то выйти из ситуации, в 2005 году еще раз собралась группа ведущих специалистов-протистологов. Результатом явилась новая компромиссная система эукариот, известная как система Эдла с соавторами. В этой системе, построенной, в основном, на данных секвенирования, все эукариоты (не только протисты) относятся к шести кластерам. Далее эти кластеры подразделены на группы более низких рангов. Характерной особенностью этой системы является то, что в ней нет систематических категорий высокого ранга. Ранг обозначен звездочками, чем их меньше, тем систематический ранг выше.

Поэтому детально обсуждать систему протистов в в это м пособии мы не будем, так как даже новая система уже сейчас представляется настолько неустойчивой, что в обозримое время можно ожидать ее дальнейших изменений.

## ЗАДАНИЯ К ЛАБОРАТОРНЫМ РАБОТАМ

### Работа 1. Сбор и культивирование протистов.

В связи с достаточно ограниченным количеством часов на лабораторные работы по протозоологии сбор протистов непосредственно в ходе их выполнения не проводится. Для закладки культур протистов студенты получают задание собрать и принести сфагнум, огородную почву, донный ил, прудовую воду из богатых органикой водоемов. Так как лабораторные работы проходят осенью, то простейшие могут находиться в инцистированном или малоподвижном состоянии. Поэтому сфагнум, почва и ил необходимо залить прокипяченной и отстоянной в течении недели водопроводной водой и оставить в открытых сосудах на несколько дней в теплом, освещенном рассеянным светом месте в лаборатории. Аналогично необходимо оставить и прудовую воду.

Для содержания простейших используется только прозрачная (не зеленая) стеклянная посуда. Использование металлической посуды исключается, так как металл оказывает вредное влияние на животных. Для содержания простейших пригодны обычные банки для консервирования, но предпочтительнее банки с прямоугольным дном, прямоугольные стаканчики, кристаллизаторы, простоквашницы и чашки Петри. Банки с культурами держат закрытыми стеклянными пластинками. Это уменьшает испарение воды и загрязнение культуры пылью. Для сосудов с культурой лучше всего выделить специальное место и не перемещать их, избегая тем самым встряхивания жидкости.

Непосредственно на лабораторном занятии необходимо приготовить культуральные среды, богатые бактериями, которые чаще всего служат для них пищей. Существует несколько различных рецептов приготовления питательных сред:

1. В стеклянную банку кладут слой сеной трухи или нарезанного лугового сена (можно листьев) толщиной 0,5 см и заливают дождевой или прудовой водой. Банку накрывают стеклом и ставят на окно, но так, чтобы она была защищена от попадания прямых солнечных лучей. Через 3–4 дня в сосуд доливают воду из загрязненного стоячего водоема, на дне которого имеется гниющая растительность. При этом следует захватить со дна немного ила. Через некоторое время на поверхности жидкости в сосуде появляется пленка. Как правило, в приготовленной среде сначала появляются разные мелкие инфузории, затем амебы (их следует искать прежде всего в пленке) и, наконец, инфузории-туфельки (в среднем, через 15 дней после добавления прудовой воды).
2. В мешочке из марли прокипятить листья салата, который можно вырастить и на подоконнике. В небольшую банку налить прудовой воды и опустить в нее мешочек с салатом. Через 3–5 дней салат нужно поменять.

В этой питательной среде, как правило, появляется большое количество инфузорий.

3. На несколько дней положить в воду кусочки жабр или ноги беззубки. Появившихся инфузорий вылавливают пипеткой и переносят в сосуд с салатом.

4. Если к 200 см<sup>3</sup> питательной среды добавить либо 10–15 капель молока, либо щепотку картофельной муки, либо овсяного (рисового, пшеничного) отвара, то можно получить большое количество крупных простейших. Отвар круп готовится следующим образом: 50–100 г крупы 20–30 мин. кипятить в 1 л воды. Полученный отвар наливают в бутылку, закупоривают ее и доливают в культуру по 5–10 см<sup>3</sup> по мере надобности.

5. Готовят два настоя: 1) молодых облиственных веток березы или других деревьев в сырой (не водопроводной) воде; 2) огородной земли (1/4 объема) в сырой воде (3/4 объема). Через 10 дней оба раствора сливают вместе в равных объемах, а затем, через 6–8 дней, вносят в приготовленную питательную среду амёб. Если через каждые 2–3 месяца пересаживать амёб в свежую питательную среду, то их можно иметь в течение всего года.

6. В течение нескольких минут прокипятить зерна риса или пшеницы. Одновременно в другой колбе прокипятить воду, охладить ее, разлить в несколько чашек (например, Петри) и поместить в каждую несколько подготовленных зерен.

7. Для чистой культуры инфузорий-туфелек мелко нарезанное сено помещают слоем в 1 см в коническую колбу объемом 500 мл, заливают бидистиллированной водой и кипятят 15 мин, затем фильтруют. Среду наливают в стеклянные банки. В каждый культуральный сосуд кладут также несколько прокипяченных стебельков сена. Сосуды следует оставить на ночь открытыми с тем, чтобы бактерии могли попасть в среду. Затем их закрывают неплотно прилегающей крышкой. Через 1–2 дня туда вносят парамеций, которые в таких культурах сохраняются несколько недель.

## **Работа 2. Протисты уровня организации жгутиковых.**

В начале занятия необходимо ответить на вопросы, касающиеся общей организации жгутиконосцев и строения жгутика.

Затем в пробах из природных источников под микроскопом обнаруживают эвглен и при возможности вольвоксов. Эти объекты пересаживают в одну из культуральных смесей. Для того, чтобы легче было выловить эвглен, сосуд, в котором они содержатся, оборачивают со всех сторон черной бумагой с вырезанным в ней небольшим отверстием. Сосуд ставят в светлое место, и в течение суток все эвглены скапливаются около отверстия, откуда их и вылавливают пипеткой.



Для содержания эвглен на органическом субстрате готовят питательную среду. 8–10 раздавленных зерен овса и 1 кусочек сахара кипятят в 250 г воды до тех пор, пока зерна хорошо не разварятся. После того как раствор остынет, его фильтруют и разливают в широкие пробирки, а затем вносят в него эвглен. Пробирки закрывают ватными пробками. Через 15–20 дней из каждой пробирки 1/3 переливают в новые со свежим раствором. Пересадку повторяют до тех пор, пока есть необходимость сохранять эвглен живыми.

Можно приготовить специальную минеральную среду, например, смесь Кнопа: 0,25 г сернокислого магния ( $MgSO_4$ ), 1,0 г азотнокислого кальция ( $Ca(NO_3)_2$ ), 0,25 г фосфорнокислого калия ( $KH_2PO_4$ ), 0,12 г хлористого калия ( $KCl$ ), следы хлористого железа ( $FeCl_3$ ) разводят в 1 л дистиллированной воды. В чистой минеральной среде эвглены размножаются очень медленно. Поэтому к смеси Кнопа через каждые 1–2 дня рекомендуется добавлять несколько капель мясного бульона. Его готовят кипячением мелко нарезанных кусочков нежирного мяса. Затем бульон фильтруют через вату. Хорошо содержатся эвглены и на почвенной вытяжке (особенно при добавлении мясного бульона).

Для культивирования вольвоксов готовят питательную среду на почвенном наваре. 3 кг сухой огородной земли кипятят в 2 л воды в эмалированной посуде, а затем настаивают в течение двух дней и фильтруют. Профильтрованную жидкость уваривают до 0,5 л и добавляют в нее немного хлористого железа ( $FeCl_2$ ). Навар можно хранить в пробирке, закрытой пробкой из стерильной ваты. При использовании наvara для приготовления среды его разбавляют в 40 раз дистиллированной водой. В приготовленную таким образом питательную среду вносят живых вольвоксов, накрывают сосуд стеклом и ставят на светлое место (например, на подоконнике).

Эвглен и вольвоксов можно фиксировать. Для этого в пробирку с 90°-ным спиртом или 5%-ным формалином наливают немного воды, в которой они содержатся.

Обнаруженные жгутиконосцы наблюдают под микроскопом при малом и большом увеличении и фотографируют при помощи специальной насадки на микроскоп или с помощью мобильного телефона. Затем жгутиконосцев зарисовывают и определяют спомощью краткого определителя.

### **Работа 3. Протисты уровня организации саркодовых.**

В начале занятия необходимо ответить на вопросы, касающиеся общей организации саркодовых, механизма их движения и скелетных элементов.

Для наблюдений лучше всего использовать крупную *Amoeba proteus*. Её можно обнаружить в заранее принесенных пробах ила загрязненных водоемов со стоячей водой и гниющей растительностью. Для добывания амёб взмучивают ил в банке и берут пробы воды после отстаивания ила. Пробы берутся из придонного слоя культуры и с поверхностной пленки. Можно осторожно соскоблить скальпелем или ножом поверхностный налет на внутренней стороне плавающих листьев водных растений. Обнаруженных в них амёб переносят в заранее приготовленную питательную среду.

Для содержания амёб лучше всего подходит питательная среда, приготовленная путем смешивания почвенного настоя с настоем молодых древесных веток.

Если за несколько дней до занятия на поверхность воды в сосуде со смешанной культурой осторожно плашмя положить покровные стекла, то, как правило, на их нижней стороне собираются саркодовые. Перед занятием стекла снимают и, не переворачивая, переносят на предметные стекла, предварительно снабдив их восковыми (или пластилиновыми) ножками.

Сфагновый мох достают из воды и аккуратно отжимают. В жидкости можно обнаружить несколько видов раковинных амёб и почти всегда – арцеллу.

Обнаруженные объекты зарисовывают, при возможности проводят видеосъемку движения амёб. Затем проводят определение.

#### **Работа 4. Инфузории.**

В начале занятия необходимо ответить на вопросы, касающиеся общей организации инфузорий, строения кортекса, особенностей питания, строения ядерного аппарата и размножения.

Затем рассматривают инфузорий-туфельку из чистой культуры и наблюдают за особенностями их передвижения. Для детального изучения на предметное стекло необходимо поместить в один слой тонко расщипанные волокна гигроскопической ваты, на них нанести каплю культуры и накрыть покровным стеклом. Излишек воды, выступающий по краям покровного стекла, оттянуть фильтровальной бумагой. Инфузории, снижая скорость движения, задерживаются в петлях между волокнами ваты. Этот способ дает возможность наблюдать инфузорий в более естественном состоянии, так как между стеклами сосредоточен значительный объем воды.

Для наблюдения за питанием на часовое стекло надо нанести небольшое количество культуры инфузории-туфельки и положить несколько крупинки конго красного (туши или кармина), препаровальной иглой смешать жидкость с красителем и оставить стекло на 20 минут. Затем

можно наблюдать за процессом образования пищеварительных вакуолей, их движением в цитоплазме за опорожнением.

Для изучения послойной дифференцировки цитоплазмы краситель конго красный тонким слоем распределите по большей части предметного стекла и оставьте на столе до полного высыхания и после этого рассмотрите ее. Отрадите послойную дифференцировку цитоплазмы и пелликулу на контурном рисунке. На окрашенном препарате найдите трихоцисты и рассмотрите их.

Приведите трихоцисты в действие. Для этого приготовьте препарат с добавлением к культуре инфузорий 2%-ной уксусной кислоты. Рассмотрите препарат при большом увеличении.

Для дальнейшей работы из инфузорий готовят тотальные микропрепараты, фиксированных 3–4%-ным формалином. После фиксации осторожно отсасывают пипеткой фиксатор. Для обезвоживания в пробирку добавляют раствор, представляющий собой смесь глицерина и воды в равных количествах. Через несколько часов этот раствор заменяют на более концентрированный – две части глицерина и одна часть воды, а еще через несколько часов – на чистый глицерин. В чистом глицерине инфузорий держат не менее суток. При смене раствора следят (с помощью лупы) за тем, чтобы вместе с раствором не удалить инфузорий.

Для изучения ядерного аппарата рассмотрите при большом увеличении фиксированный окрашенный препарат. Проведите фото- и при возможности видеосъемку движения инфузорий.

При обнаружении других видов инфузорий сфотографируйте и зарисуйте их.

### **Работа 5. Определение и фиксация простейших.**

В начале занятия необходимо ответить на вопросы об истории развития систематики и современных подходах к таксономии протистов.

Для определения видового состава протистов наиболее подходят пробы воды из аэротенков очистных сооружений г. Бреста, содержащие биоценоз активного ила. Он может включать около десятка простейших, относящихся к различным таксонам, и доступен в любое время года. Вторым достоинством является наличие электронного атласа-определителя, облегчающего определение, так как, кроме рисунков и определительных таблиц, он включает микрофотографии и видеофрагменты. Необходимо определить и зарисовать минимум 5 видов протистов.

## ТЕКУЩИЙ КОНТРОЛЬ ПО ТЕМАМ

Для успешной сдачи курсового экзамена необходим регулярная подготовка. Для ее облегчения предлагается дать ответы на вопросы по основным блокам курса «Протозоология»

### 1. Введение. История развития протозоологии

1. По какому признаку выделяется объект изучения протозоологии? Какие организмы, по современным представлениям, относятся к протистам?
2. Кто является первооткрывателем простейших и в чем заключается его вклад в развитие протозоологии?
3. Как происходило развитие протозоологии в XVIII в.?
4. Как изменялись взгляды о строении и функционировании простейших в XIX в.?
5. Какие направления в протозоологии развивались в XX в. И развиваются сейчас?

### 2. Специальная часть

1. Какие формообразующие и скелетные элементы выделяются у протистов?
2. Каким образом осуществляется инцистирование и эксцистирование у протистов?
3. Какие типы прикрепительных аппаратов характерны для протистов и каким образом они функционируют?
4. Что такое экструсомы и по каким признакам их классифицируют?
5. Опишите строение и функционирование трихоцист.
6. Опишите строение и функционирование мукоцист.
7. Опишите строение и функционирование токсичист и рабдоцист.
8. Опишите строение и функционирование эжектосом.
9. Опишите строение и функционирование дискоболоцист и нематоцист.
10. Какую функцию выполняют сократительные вакуоли и каков механизм их действия?
11. Опишите строение и функционирование комплекса сократительной вакуоли у инфузорий.
12. Охарактеризуйте основные гипотезы, объясняющие механизм амебoidalного движения.
13. Каким образом осуществляется метаболизм у эвгленовых?
14. Охарактеризуйте предполагаемые механизмы сокращения тела и стебелька у инфузорий.
15. Какие способы питания характерны для протистов?
16. Каким образом осуществляется выбор и захват пищи у протистов?
17. Как происходит образование пищеварительных вакуолей?
18. Опишите процессы, происходящие в ходе циклоза у инфузорий.
19. Каким образом осуществляется дефекация у протистов?

20. Что называют морфогенезом и какие морфогенетические процессы характерны для протистов?
21. Какие формы размножения характерны для протистов?
22. Как осуществляется регенерация и реорганизация у протистов?
23. Каким образом осуществляется стоматогенез у инфузорий?
24. Как происходит регуляция морфогенеза?
25. Охарактеризуйте разнообразие ядерного аппарата у протистов.
26. Какие типы митоза характерны для протистов?
27. В чем сходство и отличие мейоза у многоклеточных организмов и протистов?
28. Опишите механизм конъюгации у инфузорий.
29. Какие формы поведения характерны для протистов?
30. Охарактеризуйте процесс фототаксиса.
31. Охарактеризуйте процесс механотаксиса.
32. Охарактеризуйте процесс гальванотаксиса.
33. Охарактеризуйте процесс хемотаксиса.
34. Охарактеризуйте процессы термотаксиса и гальванотаксиса.

### **3. Экология протистов**

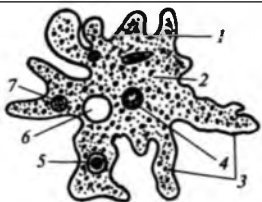
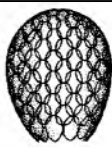

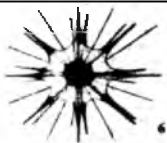
1. Какие формы симбиоза характерны для протистов и почему их трудно дифференцировать?
2. В каких микроэкоотопах способны обитать протисты?
3. Какие роли могут выполнять протисты в экосистемах?
4. Какие абиотические факторы определяют распространение протистов?
5. Какие биотические факторы определяют распространение протистов?
6. Охарактеризуйте географическое распространение протистов.
7. Каким образом можно использовать протистов для оценки качества воды?
8. Какие местообитания наиболее благоприятны для сбора протистов?
9. Какие способы культивирования протистов используются наиболее часто?

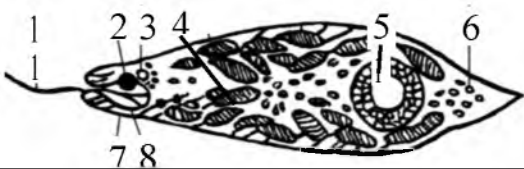
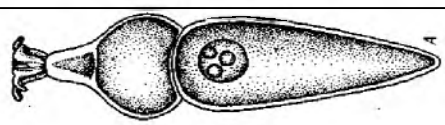
### **4. Систематическая часть**

1. Охарактеризуйте первую систему протистов Бючли?
2. Какие отличия от системы Бючли появились в системах Хонигберга и Левайна?
3. Какие особенности современных подходов к классификации протистов?
4. Почему в настоящее время нет единой общепринятой системы протистов и нет единого мнения даже о количестве типов?

## ПРИМЕРЫ ТЕСТОВЫХ ЗАДАНИЙ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

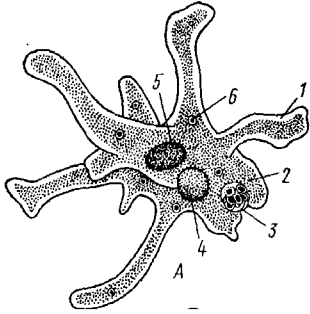
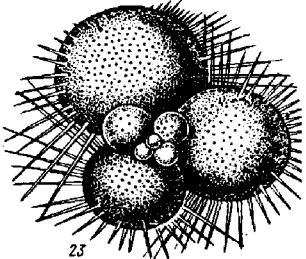
### Закрытые задания

| № п/п | Вопрос  | Варианты ответа   |
|-------|---|---|
| 1.    | По современной классификации «Протисты» – это                                       | 1) класс<br>2) тип<br>3) царство<br>4) империя  |
| 2.    | Цифрой 4 на схеме таксономии прстейших обозначен таксон: 1 → 2 → 3 → 4 → 5 → тип    | 1) семейство<br>2) класс<br>3) отряд<br>4) отдел  |
| 3.    | К протистам относятся   | 1) радиолярии и хлорококк<br>2) фораминиферы и анабена<br>3) кокколитофориды и стрептококк<br>4) осциллятории и плеврококк  |
| 4.    | Действию осмоса антагонистична работа органеллы, обозначенной под номером           | 1) 4<br>2) 5<br>3) 6<br>4) 7  |
|       |    |   |
| 5.    | У амебы форма тела поддерживается за счет более вязкой и прозрачной                 | 1) базальной пластинки<br>2) эндоплазмы<br>3) эктоплазмы<br>4) мезоглеи   |
| 6.    | Дизентерию вызывает   | 1) <i>Entamoeba coli</i><br>2) <i>Entamoeba histolytica</i><br>3) <i>Amoeba lumax</i><br>4) <i>Amoeba verrucosa</i>   |
| 7.    | Такая раковина характерна для   | 1) <i>Difflugia sp.</i><br>2) <i>Arcella vulgaris</i><br>3) <i>Euglypha alveolata</i><br>4) <i>Amoeba verrucosa</i>   |
|       |  |   |
| 8.    | На рисунке изображена   | 1) <i>Textularia sp.</i><br>2) <i>Globogerina sp.</i><br>3) <i>Difflugia sp.</i><br>4) <i>Spiroloculina sp.</i>   |
|       |  |   |
| 9.    | Редукция хромосом у фораминифер происходит при образовании                          | 1) гамет<br>2) агамет<br>3) гамонта<br>4) агамонта  |
| 10.   | Голозойное питание характерно только для  | 1) хламидомонад<br>2) инфузорий<br>3) фитофторы<br>4) 2 и 3   |
| 11.   | Скелет радиолярий состоит из  | 1) псевдохитина и CaCO <sub>3</sub><br>2) SrSO <sub>4</sub> и CaCO <sub>3</sub><br>3) SrSO <sub>4</sub> и SiO <sub>2</sub><br>4) CaCO <sub>3</sub> и SiO <sub>2</sub> |
| 12.   | Из остатков этих организмов состоят   | 1) известняки<br>2) халцедоны<br>3) писчий мел<br>4) 1 и 3  |
|       |  |   |

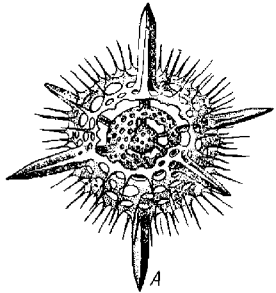
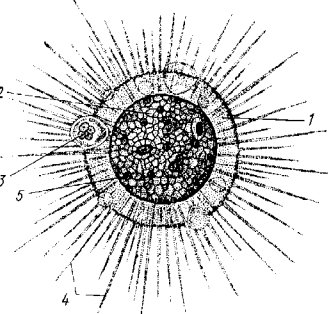
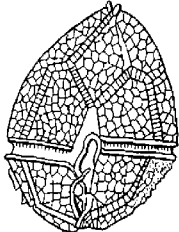
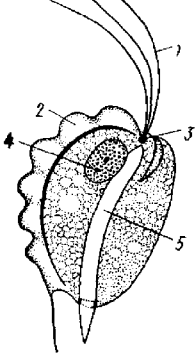
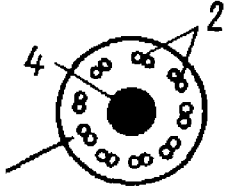
|     |  |   |
|-----|--|---|
| 13. | Миофриски характерны для   | 1) <i>Acantharia</i> 2) <i>Spumellaria</i><br>3) <i>Phaeodaria</i> 4) 2 и 3           |
| 14. | Зооспорами может размножаться только   | 1) эвглена<br>2) хламидомонада<br>3) вольвокс<br>4) 2 и 3                             |
| 15. | У хламидомонады гаплоидной фазой является только   | 1) зооспоры и гаметы<br>2) гаметы<br>3) взрослый организм и зооспоры<br>4) 2 и 3      |
| 16. | У хламидомонады путем мейоза образуются  | 1) дочерние клетки<br>2) гаметы<br>3) зооспоры и гаметы<br>4) гаметы и споры          |
| 17. | Пигменты содержатся только в органеллах под номером<br><br>(номера ми) | 1) 3<br>2) 4<br>3) 2 и 4<br>4) 4 и 6  |
| 18. | Регуляцию осмотического давления у эвглены обеспечивают органеллы, обозначенные под номером  | 1) 2<br>2) 3<br>3) 4<br>4) 5  |
| 19. | Форму пластинки имеют колонии представителей рода  | 1) <i>Eudorina</i> 2) <i>Pandorina</i><br>3) <i>Volvox</i> 4) <i>Gonium</i>           |
| 20. | Случную болезнь у лошадей вызывают представители рода  | 1) <i>Trichomonas</i> 2) <i>Leishmania</i><br>3) <i>Lambliа</i> 4) <i>Trypanosoma</i> |
| 21. | Сонную болезнь у человека вызывают представители рода  | 1) <i>Trichomonas</i> 2) <i>Leishmania</i><br>3) <i>Lambliа</i> 4) <i>Trypanosoma</i> |
| 22. | После двух делений малого ядра при конъюгации инфузорий образуются ядра  | 1) гаплоидные<br>2) диплоидные<br>3) полиплоидные<br>4) триплоидные                   |
| 23. | Непосредственно после конъюгации в клетке инфузорий находится ядро   | 1) гаплоидное<br>2) диплоидное<br>3) полиплоидное<br>4) 1 и 3                         |
| 24. | Общим для эвглен и инфузорий является  | 1) способ питания<br>2) пелликула<br>3) конъюгация<br>4) 1 и 2                        |
| 25. | В области цитопрокта у инфузорий происходит  | 1) фагоцитоз 2) эндоцитоз<br>3) экзоцитоз 4) 1 и 3                                    |
| 26. | На рисунке изображена<br>   | 1) опалина 2) токсоплазма<br>3) эймерия 4) грегарина                                  |

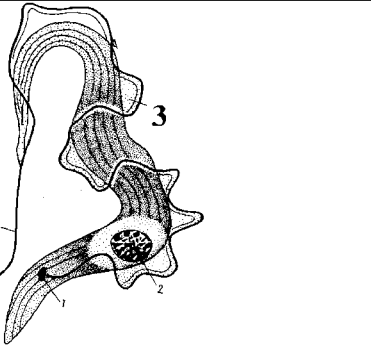
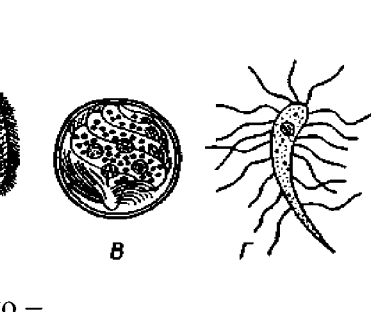
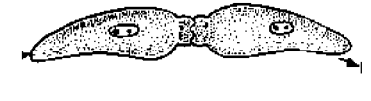
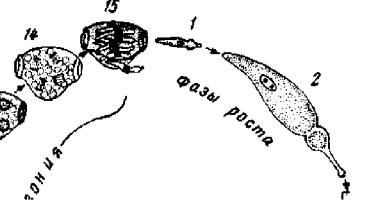
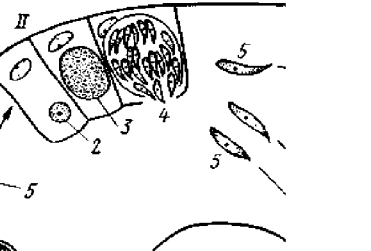
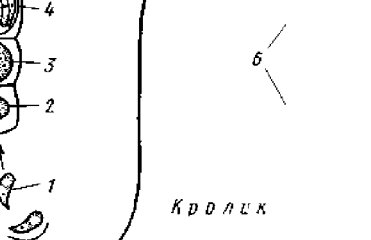
|     |   |  |
|-----|---|--|
| 27. | Слева на рисунке изображен   | 1) протомерит 2) дейтомерит<br>3) тритомерит 4) эпимерит |
| 28. | В апикальном комплексе ферменты содержат  | 1) роптрии 2) коноид<br>3) микроцитостомы 4) 1 и 2       |
| 29. | Выберите сочетание всех признаков, отличающих инфузорий от эвглен:<br>а) наличие пелликулы, б) голозойное питание, в) поперечное деление пополам, г) клеточный рот, д) сократительная вакуоль | 1) б, в, г, д<br>2) а, г, д<br>3) б, д<br>4) б, в, г     |
| 30. | В постконтъюгационном процессе у инфузории-туфельки первоначально (до первого деления организма) образуется ядер  | 1) 1 2) 2<br>3) 4 4) 8                                   |

### Открытые задания

|     |  |  |
|-----|--|--|
| 31. | Напишите название способа деления, который происходит в постконтъюгационном процессе у инфузории-туфельки для восстановления нормального кариотипа.                    |  |
| 32. | Запишите количество делений организма (цифрой), необходимых для восстановления нормального кариотипа в постконтъюгационном процессе у инфузории-туфельки.              |  |
| 33. | Запишите название способа деления макронуклеуса инфузорий.   |  |
| 34. | Под номером 1 обозначен слой – ...    |  |
| 35. | У фораминифер при образовании гамет происходит деление - ...   |  |
| 36. | У изображенного организма мелкие отверстия в раковине служат для выхода наружу ...  |  |
| 37. | Средний внекапсулярной цитоплазмы радиолярий – это ...   |  |



|  |   |  |
|--|---|--|
| 38. Напишите название типа организма, скелет которого изображен на рисунке             |    |  |
| 39. Напишите название класса, представитель которого изображен на рисунке              |    |  |
| 40. Напишите название вещества, пластинками которого покрыт изображенный организм      |   |  |
| 41. Напишите название рода, представитель которого изображен на рисунке                |  |  |
| 42. На поперечном разрезе жгутика на уровне плазмалеммы под номером 4 обозначено – ... |  |  |

|  |   |  |
|--|---|--|
| <p>43. Под номером 3 обозначено – ...</p>  |    |  |
| <p>44. Запишите название способа деления, происходящего у вольвокса при образовании дочерних колоний</p> |   |  |
| <p>45.</p>   |   |  |
| <p>46. Запишите название способа деления, происходящего у апикомплекс при образовании зоитов</p>         |   |  |
| <p>47. Запишите название стадии цикла развития грегариин</p>   |  |  |
| <p>48. Под номером 1 обозначено ...</p>  |  |  |
| <p>49. Организм на стадии развития, обозначенной под номером 3, называется ...</p>                       |  |  |
| <p>50. Под номером 5 обозначен ...</p>   |  |  |

**ВОПРОСЫ К КУРСОВОМУ ЭКЗАМЕНУ**

1. Общая организация клетки простейших: мембранные структуры. Определение простейших. История развития протозоологии.
2. Микрофиламенты, микротрубочки, сократительные вакуоли, ядерный аппарат, экструсомы.
3. Формообразующие и скелетные элементы: кортекс, чешуйки, домики, оболочки цист.
4. Прикрепительные устройства простейших: стебельки и присоски.
5. Трихоцисты, их строение, механизм выстреливания и биологическое значение. Мукоцисты, физиология разворачивания и значение для организма.
6. Строение, физиология и роль в организме простейших токсист, рабдоцист, дискоболоцист, нематоцист и эжектосом.
7. Строение, физиология и роль в организме комплекса сократительной вакуоли. Пузулы.
8. Ультраструктура и механизм изгибания ресничек и жгутиков.
9. Способы движения ресничек и жгутиков. Метахрония и ее формы. Аксостиль, коста и гаптонема.
10. Амебоидное движение и его механизм.
11. Явления подвижности у простейших: метаболия, сокращение стебелька и тела, изгибание тела, скольжение.
12. Выбор и захват пищи у простейших.
13. Образование пищеварительных вакуолей. Механизм пищеварения. Циклоз.
14. Механизм дефекации. Кристаллические включения в цитоплазме.
15. Морфогенез простейших, его ход и регуляция.
16. Размножение простейших. Чередование поколений.
17. Ядерный аппарат простейших. Процессы, происходящие в интерфазе.
18. Разновидности и механизмы митоза и мейоза у простейших.
19. Половой процесс у протист и его биологический смысл.
20. Поведение простейших. Виды таксисов и механизмы, их обеспечивающие.
21. Экологические группы простейших и их характеристика.
22. Места обитания протист и их роль в общей экосистеме.
23. Динамика численности простейших и факторы, определяющие их распространение. Протисты как индикаторы степени загрязненности водоемов.
24. Теории возникновения эукариотических организмов.
25. История развития систематики. Современная система простейших.
26. Общая характеристика типа *Chlorophyta*.
27. Общая характеристика типа *Euglenozoa*.
28. Общая характеристика типа *Cryptophyta*.

29. Общая характеристика типа *Dinophyta*.
30. Общая характеристика типа *Chrysophyta*.
31. Общая характеристика типа *Haptophyta*.
32. Общая характеристика типа *Choanoflagellida*.
33. Общая характеристика типа *Kinetoplastida*.
34. Общая характеристика типа *Polymastigota*.
35. Общая характеристика типов типа *Opalinata*.
36. Общая характеристика типа *Rhizopoda*.
37. Систематика типа *Rhizopoda*.
38. Общая характеристика типа *Foraminifera*.
39. Общая характеристика типа *Actinopoda*.
40. Систематика типа *Actinopoda*.
41. Общая характеристика типа *Apicomplexa*.
42. Общая характеристика типа *Cnidosporidia*.
43. Общая характеристика типа *Microsporidia*.
44. Общая характеристика типа *Labyrinthomorpha*.
45. Общая характеристика типа *Mycetozoa*.
46. Общая характеристика типа *Plasmodiophora*.
47. Общая характеристика типа *Ciliophora*.
48. Систематика типа *Ciliophora*.

## ОТВЕТЫ К ТЕСТОВЫМ ЗАДАНИЯМ

### Закрытые задания

|                |          |          |          |          |          |          |          |          |          |          |
|----------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| №              | 1        | 2        | 3        | 4        | 5        | 6        | 7        | 8        | 9        | 10       |
| Вариант ответа | <b>3</b> | <b>3</b> | <b>1</b> | <b>3</b> | <b>3</b> | <b>2</b> | <b>3</b> | <b>1</b> | <b>2</b> | <b>2</b> |
| №              | 11       | 22       | 13       | 14       | 15       | 16       | 17       | 18       | 19       | 20       |
| Вариант ответа | <b>3</b> | <b>2</b> | <b>1</b> | <b>2</b> | <b>4</b> | <b>1</b> | <b>3</b> | <b>2</b> | <b>4</b> | <b>4</b> |
| №              | 21       | 22       | 23       | 24       | 25       | 26       | 27       | 28       | 29       | 30       |
| Вариант ответа | <b>4</b> | <b>1</b> | <b>2</b> | <b>2</b> | <b>3</b> | <b>4</b> | <b>4</b> | <b>1</b> | <b>4</b> | <b>4</b> |

### Открытые задания

|       |              |          |               |                   |                  |
|-------|--------------|----------|---------------|-------------------|------------------|
| №     | 31           | 32       | 33            | 34                | 35               |
| Ответ | <b>МИТОЗ</b> | <b>3</b> | <b>АМИТОЗ</b> | <b>ЭКТОПЛАЗМА</b> | <b>ШИЗОГОНИЯ</b> |
| №     | 36           | 37       | 38            | 39                | 40               |

|       |                                    |                               |                                    |                                 |                                  |
|-------|------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| Ответ | <b>ризоподий</b>                   | <b>пенистый</b>               | <b>Актиноподы<br/>(Радиолярии)</b> | <b>Солнечники<br/>(Хелизоа)</b> | <b>целлюлоза<br/>(клетчатка)</b> |
| №     | 41                                 | 42                            | 43                                 | 44                              | 45                               |
| Ответ | <b>Трихомонада<br/>Trichomonas</b> | <b>аксиальная<br/>гранула</b> | <b>ундулирующая<br/>мембрана</b>   | <b>палинтомия</b>               | <b>микрогамета<br/>(гамета)</b>  |
| №     | 46                                 | 47                            | 48                                 | 49                              | 50                               |
| Ответ | <b>шизогония</b>                   | <b>сизигий</b>                | <b>спорозоит</b>                   | <b>шизонт</b>                   | <b>мерозоит</b>                  |

## КРАТКИЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ПРОТИСТОВ

Этот определитель включает лишь наиболее распространенные формы. Идентификация идет только до рода. Для определения на видовом уровне нужна специальная литература.

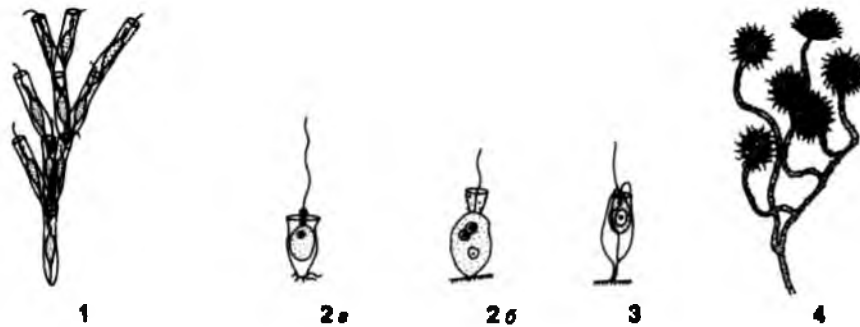
Размеры протистов варьируют от нескольких микрометров до нескольких миллиметров. В приведенном ключе организмы оцениваются словами «мелкие», «среднего размера» и «крупные». При этом имеются в виду следующие довольно широкие пределы:

- «мелкие» – меньше 15 мкм,
- «среднего размера» – 15-50 мкм,
- «крупные» – более 50 мкм.

1. Одноклеточные организмы с подвижными ресничками, жгутиками или псевдоподиями. Они в норме используются для движения или для создания токов воды (например, при захвате пищи). Клетки одиночные или входят в состав колоний, сидячие или свободно передвигающиеся. Формы с хлоропластами или без них .....2  
Существуют многочисленные организмы, которые благодаря своим очень малым размерам и (часто) свободной подвижности могут быть легко спутаны с простейшими. К ним относятся, например, диатомовые и сине-зеленые водоросли, бактерии, а также такие низшие Metazoa, как коловратки, гастротрихи, турбеллярии.
2. Клетки со жгутиками. Жгутики относительно длинные по сравнению с величиной клетки; их число обычно невелико (1, 2 или 4). Клетки мелкие или среднего размера, могут образовывать агрегаты или крупные колонии .....3
  - Клетки без жгутиков; снабжены относительно короткими многочисленными ресничками или способны образовывать псевдоподии.....21
3. Клетки прикреплены к субстрату, одиночные или в виде колоний. Виды с хлоропластами редки.....4
  - Клетки не прикреплены, а плавают или скользят .....7
4. Клетки без хлоропластов.....5
  - Клетки с хлоропластами. Организмы образуют средние по величине или крупные колонии, причем каждая клетка живет в органическом домике. Домики вставлены друг в друга, благодаря чему возникают древовидные колонии. Клетки мелкие. *Dinobryon* (рис. 1).
5. Клетки с единственным апикальным жгутиком, который окружен тонким цитоплазматическим воротничком. Одиночные или колониальные формы. Клетки прикреплены к субстрату либо непосредственно, либо с помощью тонкой органической или

состоящей из кремнеземных игл оболочки. Часто встречаются стебельки. Клетки мелкие: Choanoflagellida (воротничковые жгутиконосцы). *Salpingoeca* (рис. 2а); *Monosiga* (рис. 2б).

- Жгутиконосцы без воротничка, обычно с двумя жгутиками .....6
- 6. Одиночные жгутиконосцы, живущие в тонких бокаловидных домиках из органического материала. Один из двух жгутиков торчит из домика и используется для подгона пищи. Другой жгутик направляется назад внутри домика и прикрепляет к нему клетку. Клетки способны внезапно сокращаться. Мелкие формы. *Vicoeca* (рис. 3).
- Колониальные организмы, образующие шаровидные агрегаты на концах ветвей внеклеточного стебелька. Стебелек мягкий, гранулярный, у основания часто коричневатого цвета. Клетки мелкие, колонии среднего размера или крупные. *Anthophysa* (рис. 4).
- 7 (3). Клетки образуют колонии (хлоропласты обычно имеются).....8
- Клетки одиночные. Виды с хлоропластами или без них .....9

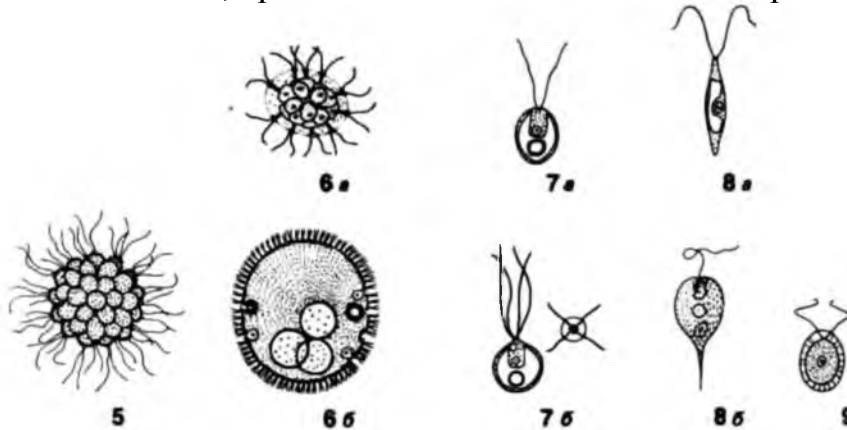


- 8. Окрашенные в золотистый цвет шаровидные колонии. Отдельные клетки связаны друг с другом задними концами. У каждой клетки два почти равных по длине, но неодинаково устроенных жгутика. Клетки среднего размера. *Synura* (рис. 5).
- Колония ярко-зеленая: жгутиконосцы отряда Volvocida. Каждая клетка имеет стенку и равные по длине жгутики. Размеры колоний варьируют от мелких клеточных агрегатов до крупных сфер. Клетки погружены в слизь. *Pandorina* (рис. 6а); *Volvox* (рис. 6б).
- 9(7). Клетки с хлоропластами.....10
- Клетки без хлоропластов..... 16
- 10. Клетки с ярко-зелеными хлоропластами .....11
- Клетки с хлоропластами другого цвета..... 12
- 11. Клетки с двумя или четырьмя жгутиками на одном из полюсов. Клетка окружена прозрачной стенкой, которая придает ей жесткость. Обычно имеется один хлоропласт и одно глазное пятно (стигма) в хлоропласте: жгутиконосцы отряда Volvocida. Клетки мелкие или средних размеров. *Chlamydomonas* (рис. 7а); *Carteria* (рис. 7б).

- У клетки, как правило, только один хорошо видимый жгутик, много пластид и одна стигма, лежащая вне хлоропластов. Организмы иногда с очень изменчивым телом: жгутиконосцы отряда Euglenida. Клетки средних размеров или крупные. *Euglena* (рис. 8а); *Phacus* (рис. 8б).

12(10). Красноватые клетки с толстой жесткой клеточной стенкой. Мелкие формы. *Haematococcus* (рис. 9).

- Клетки с зелеными, оранжевыми или золотистыми хлоропластами.....13



13. Клетки кажутся окрашенными в тона от оранжевого до синевато-черного. Каждая клетка живет в гладком или шиповатом домике с узким отверстием, из которого торчит наружу единственный жгутик. Пластиды зеленые. Общая окраска организма зависит от цвета стенки домика. Виды среднего размера. *Trachelomonas* (рис. 10).

- Жгутиконосцы с хлоропластами, имеющие иное строение .....14

14. Клетки постоянной формы. Поверхность голая или покрыта панцирем из отдельных пластинок. Два жгутика, из которых один в желобке, проходящем по экватору клетки, а другой в продольном желобке, направленном назад. Виды среднего размера или крупные: отряд Dinoflagellida. *Gymnodinium* (рис. 11 а); *Ceratium* (рис. 11б).

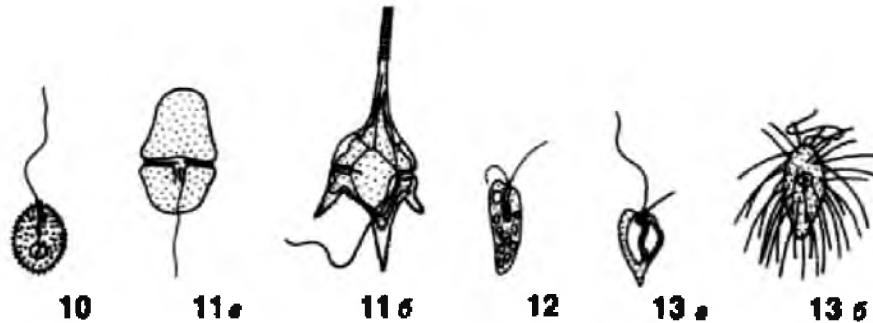
- Строение клеток иное.....15

15. Клетки постоянной формы. Два жгутика одинаковой длины выходят из слегка скошенного углубления на переднем конце клетки. Несколько продольных рядов светопреломляющих частиц (эжектосом) располагаются ниже жгутиков. Обычно с двумя зелеными, золотистыми, иногда оливково-зелеными, красными или синими пластидами. Клетки мелкие или средних размеров: отряд Cryptomonadida. *Cryptomonas* (рис. 12).

- Клетки не жесткие или с панцирем из силикатных чешуек или игл. Два жгутика неравной длины на переднем полюсе клетки. У некоторых видов возможен фагоцитоз. Две пластиды золотистого цвета. Мелкие формы: отряд Chrysomonadida. *Ochromonas* (рис. 13а); *Mallomonas* (рис. 13б).

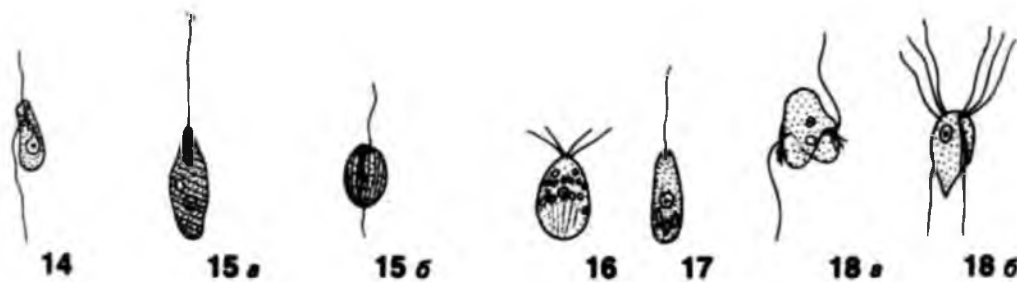


16(9). Клетки постоянной формы. Два жгутика одинаковой длины выходят из слегка скошенного углубления на переднем конце клетки. Несколько продольных рядов светопреломляющих частиц (эжектосом) располагаются ниже жгутиков. Обычно с двумя зелеными, золотистыми, иногда оливково-зелеными или синими пластидами (но есть исключения). Мелкие или средних размеров формы: отряд Cryptomonadida. *Cryptomonas* (рис. 12).



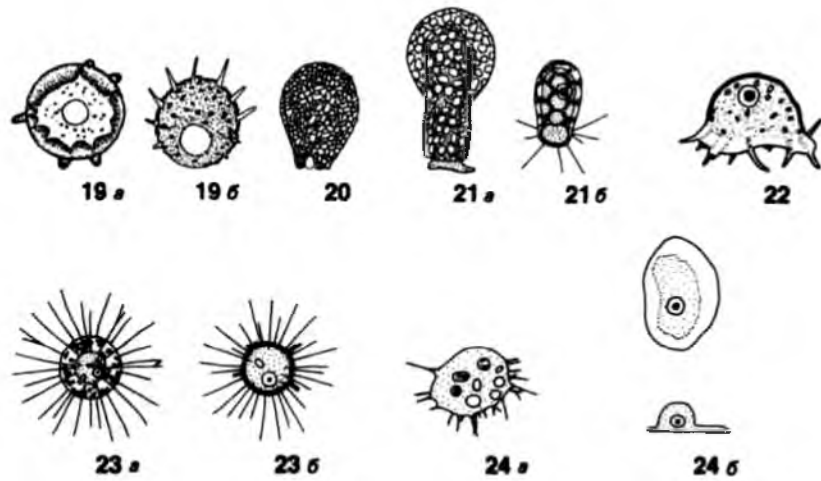
- Клетки изменчивой формы..... 17
- 17. Клетки скользят по субстрату..... 18
- Клетки плавают..... 19
- 18. Мелкие клетки с двумя жгутиками: одним тонким, направленным назад, и одним, направленным обычно вперед: подотряд Bodonina. У *Rhynchomonas* передний жгутик укорочен и превращен в подобие хоботка. Клетки большей частью скользят по субстрату. Однако *Bodo saltans* может на короткое время прикрепляться задним жгутиком к субстрату и выполнять тогда прыгающие движения. Мелкие формы. *Bodo* (рис. 14).
- Виды с одним или двумя жгутиками, из которых один направлен назад. Клетки могут выполнять перистальтические движения (метаболия): отряд Euglenida. Иногда наблюдаются палочковые аппараты, служащие для приема пищи. Мелкие или средних размеров формы. *Peranema* (рис. 15а); *Entosiphon* (рис. 15б).
- 19(17). Гибкие, хотя часто окруженные стенкой клетки с двумя-четырьмя жгутиками на одном из полюсов: бесцветные Volvocida. Мелкие формы. *Polytomella* (рис. 16).
- Клетки непостоянной формы..... 20
- 20. Один видимый жгутик. Клетки плавают медленно, по спирали: Euglenida. Формы средних размеров. *Astasia* (рис. 17).
- Мелкие короткие клетки с несколькими тонкими жгутиками, которые начинаются от передне-бокового края клетки и в некоторых случаях направлены назад: Diplomonadida. *Trepomonas* (рис. 18а); *Hexamita* (рис. 18б).

- 21 (2). Клетки передвигаются и захватывают пищу с помощью псевдоподий. Хлоропластов нет: отряд Amoebida (существует небольшое число амебоидных водорослей; для их определения нужна специальная литература) .....22
- Клетки не передвигаются очевидным образом с помощью псевдоподий (главным образом инфузории и солнечники).....34
22. Организмы живут в жесткой раковинке с одним, иногда двумя отверстиями, через которые выходят псевдоподии.....23

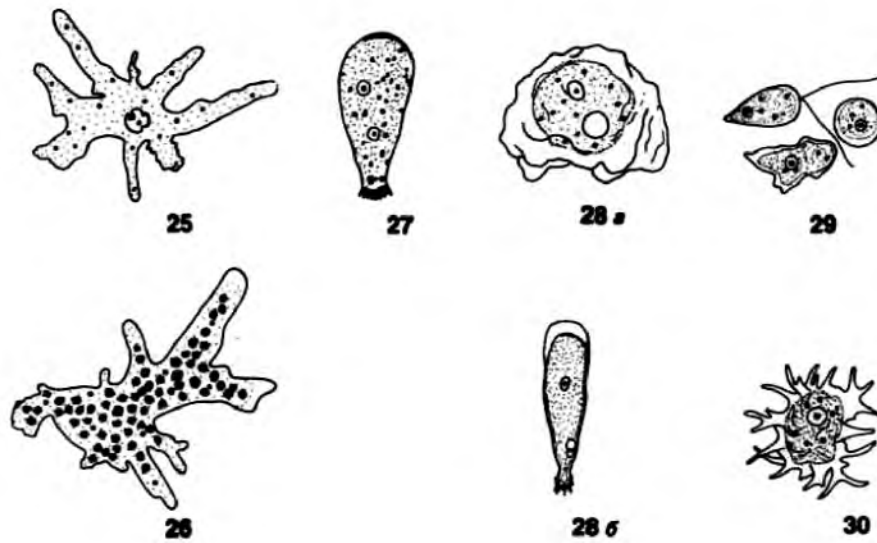


- Организмы не живут в раковинке .....25
23. Раковинка целиком органическая, с возрастом становится коричневатой. Мелкие или среднего размера формы. *Arcella* (рис. 19а); *Centropyxis* (рис. 19б).
- Раковинка состоит преимущественно из частиц, выделенных или захваченных клеткой.....24
24. Раковинка с встроенными посторонними частицами, например створками диатомей, зернами песка. Мелкие или среднего размера формы. *Diffugia* (рис. 20).
- Раковинка из силикатных пластинок правильной формы, выделенных клеткой. Мелкие или среднего размера организмы. *Nebela* (рис. 21а); *Trinema* (рис. 21б).
- 25(22). Амебы с очень гибкой оболочкой из очень тонких чешуек. Мелкие или среднего размера формы. *Cochliopodium* (рис. 22).
- Амебы иного строения.....26
26. Клетки с нитевидными псевдоподиями. Особи мелкие или среднего размера (некоторые не рассматриваемые здесь формы очень мелкие!).....27
- Клетки с широкими закругленными псевдоподиями. Размеры от мелких до крупных.....28
27. На поверхности находятся частицы, захваченные из среды или же выделенные самим организмом. Мелкие или среднего размера формы. *Elaeorhanis* (рис. 23а); *Pinaciophora* (рис. 23б).

- Поверхность тела голая. Некоторые виды заглатывают водоросли. Формы среднего размера. *Nuclearia* (рис. 24а); *Vampyrella* (рис. 24б).

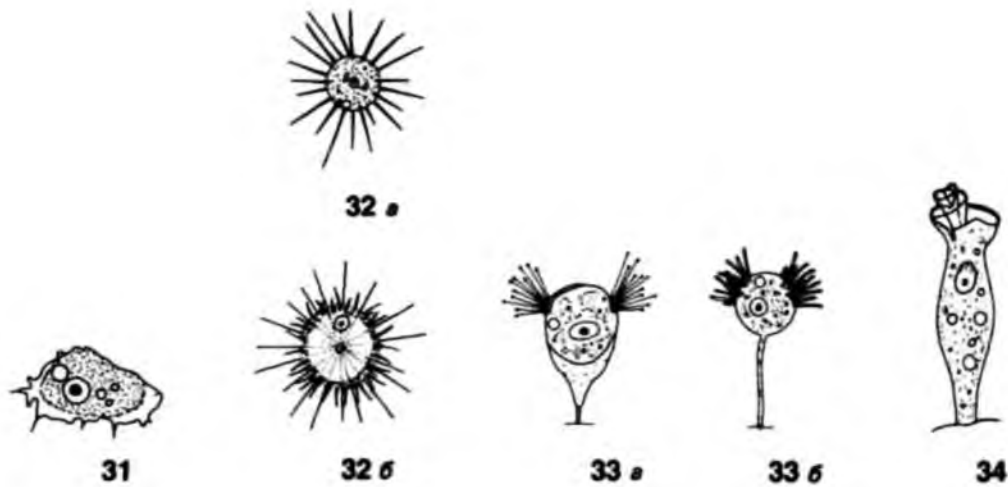


- 28(26). Амебы с многочисленными широкими закругленными псевдоподиями. Обычно крупные формы .....29
- Строение амеб иное.....30
29. Амебы с одним большим складчатым ядром. Крупные формы.
- Amoeba* (рис. 25).
- Амебы более чем с одним крупным ядром. Ядра трудноразличимы. Крупные формы. *Chaos* (рис. 26).
- 30(28). Амеба движется как единственная лобоподия. Размеры от очень мелких до крупных.....31
- Клетки иного строения.....33
31. Клетки, по-видимому, наполнены зернами песка. Уроид сильно складчатый. Крупные формы. *Pelomyxa* (рис. 27).
- Амебы иного строения.....32
32. Движение спокойное, типа равномерного перетекания. Мелкие или среднего размера формы. *Thecamoeba* (рис. 28а); *Saccamoeba* (рис. 28б).
- Трубочатой формы амебы с одной псевдоподией, которая внезапно (эруптивно) начинает расти в *одном!* направлении (впечатление вытекания содержимого из лопнувшего мешочка). Многие формы без культивирования не поддаются точному определению. Амебы могут образовывать жгутиковые стадии и цисты. Мелкие формы. *Naegleria* (рис. 29).
- 33(30). Формы с многочисленными короткими коническими псевдоподиями. Формы среднего размера. *Mayorella* (рис. 30).

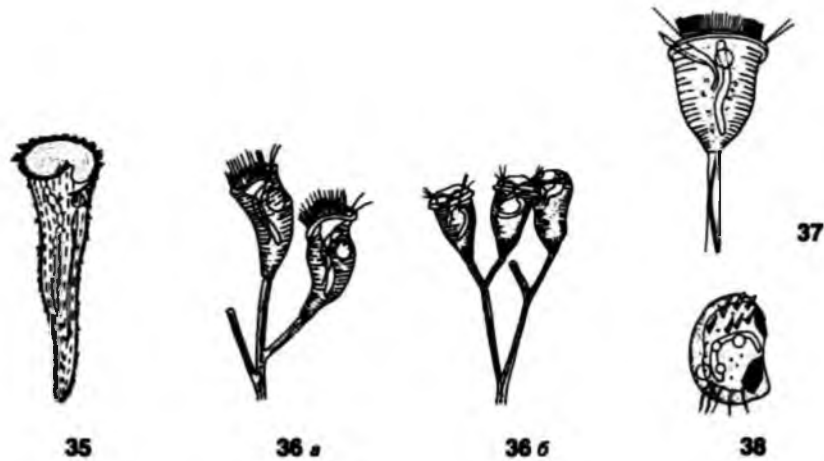


- Амебы с тонкими нитевидными субпсевдоподиями, отходящими от одной широкой псевдоподии. Мелкие формы. *Acanthamoeba* (рис. 31)
- 34(21). Клетки с жесткими лучевидно расположенными аксоподиями или щупальцами: *Heliozoa* и *Suctoria*.....35
- Клетки с ресничками, служащими для движения и (или) захвата пищи.....36
- 35. Клетки с жесткими лучевидно расходящимися аксоподиями. Непосредственно по поверхности клетки движутся мелкие гранулы. Некоторые виды несут на теле чешуйки или шипы. Мелкие или средних размеров формы: *Heliozoa*. *Actinophrys* (рис. 32а); *Acanthocystis* (рис. 32б).
- На концах щупалец характерные головчатые утолщения. Добыча (преимущественно инфузории) «высасывается» с помощью этих щупалец. Свободно передвигающиеся личинки с ресничками образуются в результате почкования. Взрослые организмы обычно прикреплены к субстрату стебельком или домиком. Тело относительно постоянной формы. Средних размеров или крупные организмы: *Suctoria*. *Discophrya* (рис. 33а); *Tokophrya* (рис. 33б).
- 36(34). Сидячие инфузории, прикрепленные к субстрату с помощью выделенного ими же стебелька. Время от времени образуют подвижных бродяжек. В препарате под покровным стеклом взрослые формы нередко отделяются от стебелька и начинают свободно плавать.....37
- Свободно передвигающиеся инфузории.....40
- 37. Бокаловидные клетки с цитоплазматическим воротничком на апикальном полюсе. Реснички, находящиеся в желобке внутри

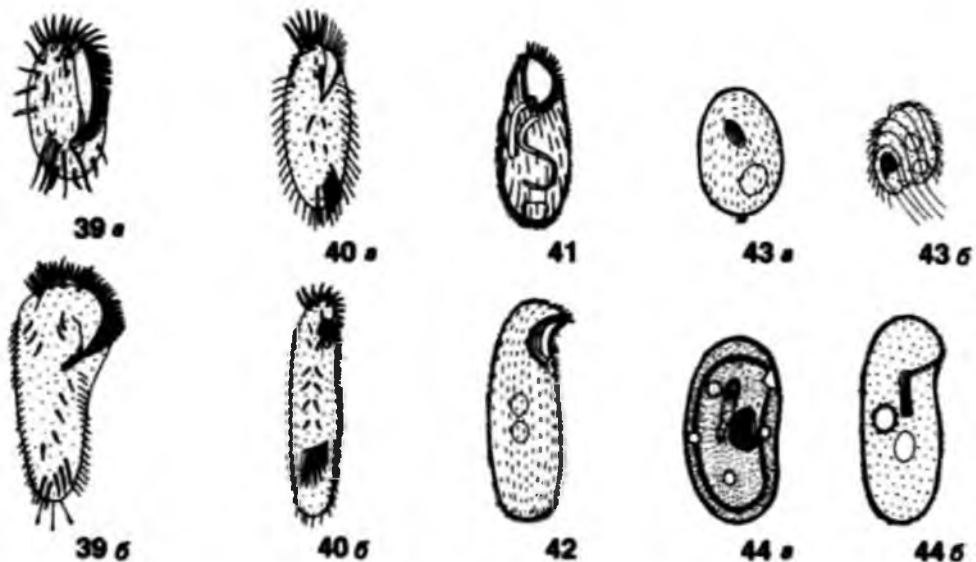
воротничка, прижизненно видны с трудом. Эктобионты на ракообразных. Формы среднего размера. *Spirochona* (рис. 34).



- Строение иное .....38
38. Клетки в форме трубы. Апикальная поверхность окаймлена хорошо развитой полосой ресничек. Тело с равномерной цилиатурой. Как правило, ярко окрашенные формы (зеленые, голубые, красноватые). Клетки очень сократимы; они легко отделяются от субстрата. Крупные формы. *Stentor* (рис. 35).
- Клетки конической формы с апикальным венчиком ресничек, но без цилиатуры на теле (в лучшем случае имеется ресничный пояс сзади). Обычно тело и стебелек сократимы: отряд Peritrichida.....39
39. Колониальные формы; клетки крупные: *Carchesium* (рис. 36а); *Zoothamnium* (рис. 36б).
- Одиночные формы; клетки крупные. *Vorticella* (рис. 37).
- 40(36). Виды, ползающие по субстрату; при неблагоприятных условиях могут отделяться от субстрата и плавать .....41
- Свободноплавающие формы, способные в поисках пищи ползать по субстрату.....48
41. Клетки с хорошо развитыми вентральными циррами, дающими им способность «бегать» по субстрату: отряд Hypotrichida.....42
- Цирр нет.....44
42. Ротовой аппарат малозаметен. Формы среднего размера. *Aspidisca* (рис. 38).

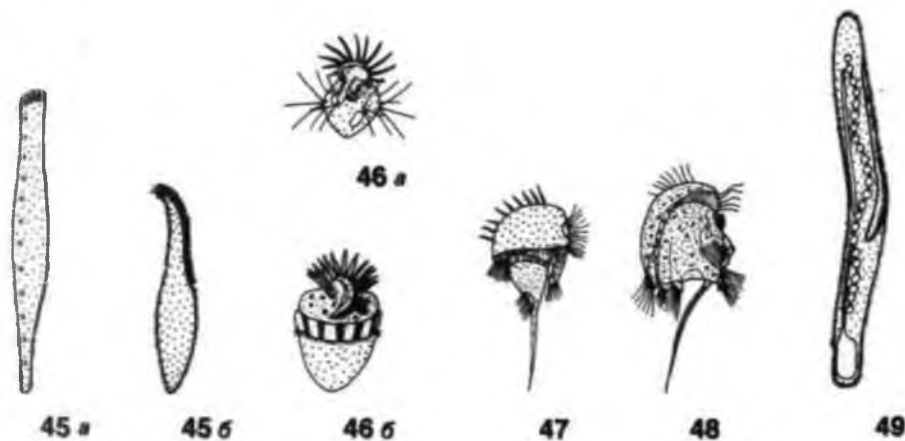


- Имеется адоральная зона мембранелл, проходящая по телу от переднего края клетки до вентрально расположенной ротовой области.....43
- 43. Форма тела постоянная. Цирры, как правило, развиты хорошо. Формы средних размеров. *Euplotes* (рис. 39а); *Stylonychia* (рис. 39б).
- Тело гибкое. Формы среднего размера. *Oxytricha* (рис. 40а); *Holosticha* (рис. 40б).
- 44(41). Клетки с эндобионтными водорослями. Тело равномерно покрыто ресничками, имеется адоральная полоса мембранелл. Крупные формы. *Climacostomum* (рис. 41).
- Строение иное.....45



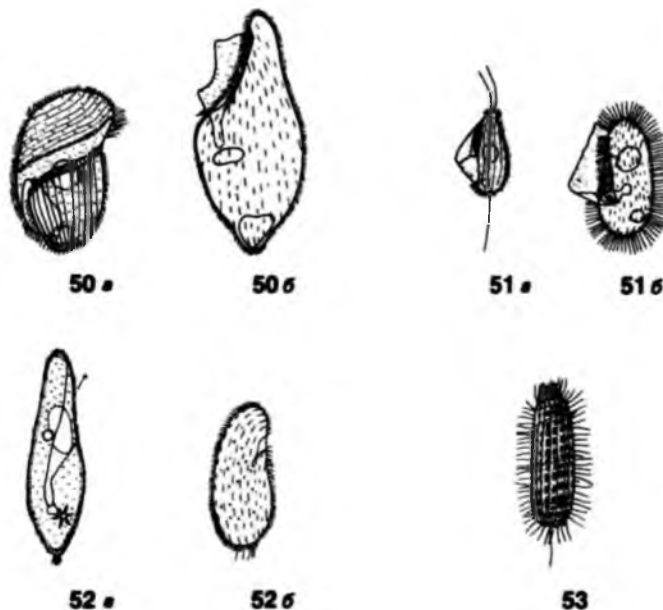
- 45. Рот в серповидном углублении близ переднего конца клетки. Цитоплазма сильно вакуолизирована. Инфузории среднего размера. *Loxodes* (рис. 42).

- Строение иное.....46
- 46. В ротовой области реснички, служащие для захвата пищи. Формы среднего размера. *Glaucoma* (рис. 43а); *Cinetochilum* (рис. 43б).
- Реснички для захвата пищи не используются.....47
- 47. Рот расположен в средней части вентральной стороны тела и усилен палочковым аппаратом из тонких палочек. Крупные формы. *Chlamydodon* (рис. 44а); *Nassula* (рис. 44б).
- Рот без палочкового аппарата, но с многочисленными токсицистами, используемыми для ловли и умерщвления добычи. Крупные формы. *Homalozoon* (рис. 45а); *Litonotus* (рис. 45б).
- 48(40). Клетки без равномерного ресничного покрова. Они могут иметь несколько цирр в экваториальной области, однако передвигаются главным образом с помощью сильно развитой адоральной зоны мембранелл. Характер движения «прыгающий»: отряд Oligotrichida. Формы среднего размера. *Halteria* (рис. 46а); *Strombidium* (рис. 46б).
- Строение иное.....49
- 49. Клетки с довольно жесткой поверхностью, на которой шипы и складки.....50
- Клетки без видимых шипов и складок.....51
- 50. Конусовидные клетки со спирально проходящей щелью, ведущей к хвостовому шипу. Формы среднего размера. *Caenomorpha* (рис. 47).
- Мелкие уплощенные клетки с ресничным покровом, редуцированным до нескольких пучков ресничек. *Epalxella* (рис. 48).



- 51 (49). Клетки с равномерным ресничным покровом на теле и адоральной полосой мембранелл: отряд Heterotrichida .....52
- Виды с равномерным ресничным покровом на теле, но без адоральной зоны мембранелл .....53

52. Явственно сократимые клетки размером часто до нескольких миллиметров. *Spirostomum* (рис. 49); *Stentor* (см. рис. 35).  
 - Клетки несократимы, иногда явственно пигментированы. Формы среднего размера или крупные.  
*Blepharisma* (рис. 50а); *Metopus* (рис. 50б).
- 53(51). В основном вытянутые в длину клетки с ротовой полостью, в которой с помощью густо сидящих ресничек создаются токи воды. В результате из окружающей среды отфильтровываются пищевые частицы .....54  
 - Клетки без ротовой полости, или она плохо выражена .....55
54. Когда клетки неподвижны и питаются, у них различима «вуаль» из ресничек, огибающая рот с одной стороны. Формы средних размеров. *Cyclidium* (рис. 51а); *Pleuronema* (рис. 51б).  
 - Ротовой аппарат без ресничной «вуали». Пищей, как правило, служат бактерии. Формы средних размеров или крупные.  
*Paramecium* (рис. 52а); *Colpidium* (рис. 52б).
- 55(53). Бочонковидные формы с многочисленными мелкими пластинками в кортексе. Формы средних размеров или крупные. *Coleps* (рис. 53).  
 - Строение иное .....56
56. Тело бочонковидное .....57  
 - Тело иной формы. Ротовой аппарат, лежащий на переднем конце клетки или вблизи него, окружен токсистами, используемыми при ловле добычи. Формы среднего размера или крупные.  
*Lacrymaria* (рис. 54а); *Dileptus* (рис. 54б).

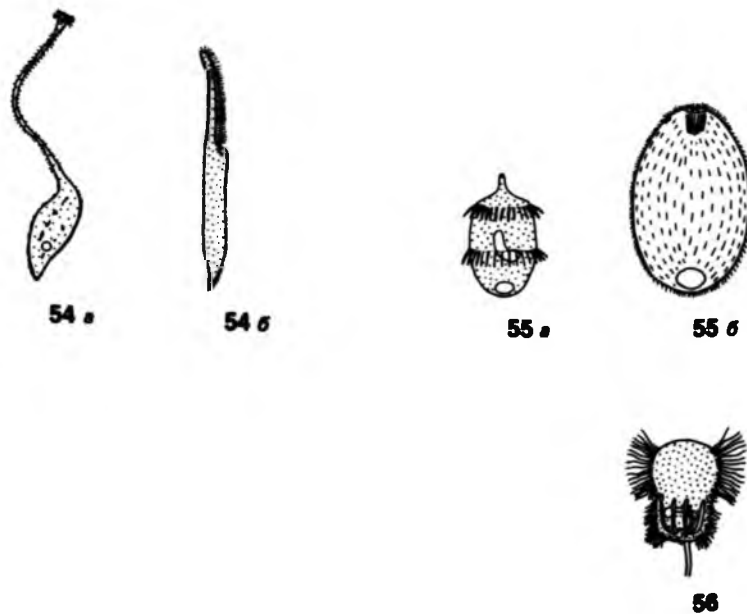




57. Рот на переднем полюсе, часто с палочковым аппаратом и токсистами вокруг ротового отверстия. Формы среднего размера или крупные. *Didinium* (рис. 55a); *Prorodon* (рис. 55б).

- Рот не на переднем полюсе, а сбоку или вблизи заднего конца тела, плохо различим. На дорсальной стороне тела пучок ресничек, с помощью которого клетка временами может прикрепляться к субстрату. Формы среднего размера. *Urocentrum* (рис. 56).

Если рассматриваемый организм определить не удалось, то либо где-то выше был сделан неправильный выбор между тезой и антитезой, либо речь идет о простейшем, не включенном в данный ключ для определения.



## СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

## А

- Аборальный: находящийся на стороне, противоположной рту.
- Автогамия (= педогамия): слияние двух гамет, возникших из одного и того же диплоидного ядра.
- Автотрофия (автотрофность): способность самостоятельно строить органические питательные вещества из неорганических компонентов в ходе фотосинтеза или хемосинтеза.
- Адоральный: окружающий ротовую область.
- АЗМ: адоральная зона (полоса) мембранелл.
- Аконтоболоциста: см. веретенообразная трихоциста.
- Акронема: тонкий нитевидный концевой отрезок неопушенного жгутика.
- Аксеническая: культура, свободная от других организмов.
- Аксиальная палочка: внутри поперечного жгутика *Dinoflagellida* поперечнополосатый тяж, вокруг которого обвивается аксонема.
- Аксонема: 9+2-структура из микротрубочек в ресничке или жгутике, а также пучок микротрубочек в аксоподии.
- Аксоподии: укрепленные микротрубочками псевдоподии у *Actinopoda*.
- Аксостиль: пучок из тесно прилегающих друг к другу лент микротрубочек у паразитических жгутиконосцев, например *Oxymonadida*, *Trichomonadida*, *Hypermastigida*. У ряда видов он подвижен и помогает передвижению особи.
- Активный ил: искусственно созданный биотоп, например, в очистных сооружениях, где сточные воды заселяются бактериями, которые расщепляют органические компоненты. Бактерии затем пожираются преимущественно сидячими инфузориями-подгонятелями.
- Альвеолярная система: мозаичная система из сильно уплощенных вакуолей (альвеол), расположенных непосредственно под плазматической мембраной в основном у инфузорий (рис. 83).  
Функция неясна; обсуждается ее участие в ионной регуляции.
- Амебоидное движение: способ движения протистов, при котором клетки непрерывно меняют свою внешнюю форму.
- Амебоидный зародыш (= амебула, спороплазма): инфекционная стадия у микроспоридий.
- Ампула: составная часть комплекса сократительной вакуоли, особенно у инфузорий.
- Амфиэсмальные пластинки: клетчаткоподобные, часто особым образом структурированные пластинки, которые расположены у панцирных *Dinoflagellida* в уплощенных вакуолях, лежащих непосредственно под плазматической мембраной (рис. 25).

Амфитрофия (амфитрофность): способность одного и того же организма в зависимости от внешних условий либо к чисто автотрофному, либо к чисто гетеротрофному способу питания.

Анархическое поле: область у делящихся инфузорий, где во время стоматогенеза закладываются предшественники ротовых органелл (обычно безресничные кинетосомы).

Анастомозы: частичное слияние структур (например, псевдоподии) друг с другом.

Анаэробный: живущий без доступа кислорода.

Апикальный комплекс: комплекс структур на переднем конце клетки у спорозоитов грегариин и кокцидий; состоит из коноида, полярного кольца, роптрий и микронем.

Аргиром (система аргентофильных линий): совокупность кортикальных структур (в особенности у инфузорий), выявляемая импрегнацией серебром и окраской протарголом.

Ацидосомы: совокупность пузырьков, которые первыми сливаются с новообразованной пищевой вакуолью и обуславливают подкисление ее содержимого.

Аэробный: живущий в среде, которая содержит кислород, и пользующийся кислородом.

## **Б**

Базальное тело (тельце): см. кинетосома.

Блефаропласт: устаревшее название кинетопласта.

Бродяжка (трофонт): расселительная стадия в жизненном цикле некоторых протистов. У некоторых сидячих инфузорий *Heterotrichida* (например, *Folliculina* и *Suctoria* бродяжки часто червеобразные.

Буккальная полость: углубление на апикальной и (или) вентральной поверхности тела инфузорий, снабженное специальной ротовой (оральной) цилиатурой (мембранеллы, ундулирующая мембрана).

Буккальный аппарат: см. ротовой аппарат.

## **В**

Веретенообразные трихоцисты: самый известный тип экструсом у инфузорий (например, у *Paramecium*) и жгутиконосцев (например, *Dinoflagellida*); их функция окончательно не выяснена.

Вестибулом: углубление на апикальном полюсе некоторых жгутиконосцев, из которого выходят жгутики; ротовое углубление у инфузорий.

## **Г**

Гамета: детерминированная в половом отношении (в мужскую или женскую сторону) гаплоидная клетка.

Гамонт: клетка, из которой образуется одна или несколько гамет.

Гамоны: химические вещества, с помощью которых особи комплементарных (дополнительных) типов спаривания узнают друг друга перед конъюгацией.

Гаптонема: нитевидное образование, встречающееся только у *Prymnesiida* и расположенное между двумя жгутиками. Обнаруживает характерное внутреннее строение из 6-7 микротрубочек и 1 цистерны эндоплазматической сети. Способна к скручиванию и раскручиванию, при этом может прикрепляться к субстрату; ей приписывают прикрепительную функцию.

Гаптоциста: тип токсист, который встречается в головках щупалец у *Suctorina* и служит для обездвиживания добычи.

Гетеродинамные: жгутики у жгутиконосца, имеющие разный тип биения.

Гетероконтный: с двумя неодинаковыми жгутиками – направленным вперед плевронемным жгутиком и направленным назад гладким рулевым жгутиком.

Гетеротрофия (гетеротрофность): питание органическими веществами, образованными другими организмами.

Гипотека: нижняя половина панциря *Dinoflagellida* (верхняя половина – эпитека).

Глазное пятно: см. стигма.

Глазок (*ocellus*): встречающийся у некоторых родов *Dinoflagellida* хлоропласт, модифицированный так, что на основе его морфологии ему приписывается функция воспринимающей свет органеллы. Однако доказательства этого отсутствуют.

Головчатые реснички: булавовидно расширенные на концах сенсорные реснички.

## Д

Дейтомерит: следующая за протомеритом часть клетки грегариин, содержащая ядро.

Дефекация (экскреция): выбрасывание непереваримого материала из клетки путем экзоцитоза.

Диастола: расширение сократительной вакуоли в комплексе сократительной вакуоли.

Динеиновые ручки: белковые структуры, обладающие АТФ-азной активностью, которые достают от одного дублета до соседнего дублета в аксонеме жгутиков и ресничек; непосредственно генерируют усилие при биении жгутиков (ресничек).

Домик: раковинка или оболочка у одноклеточных, особенно у раковинных саркодовых и у некоторых инфузорий.

Дублет: двойная микротрубочка в 9 + 2-структуре аксонемы.

## Ж

**Жгутик:** бичевидная органелла движения, которая ультраструктурно не отличается от реснички, но, как правило, значительно длиннее. Клетка обычно несет небольшое число жгутиков (исключения: *Hypermastigida* и *Opalinida*).

**Жгутиковое утолщение (парафлагеллярное тело):** утолщение, расположенное у эвглен на жгутике близ его основания и, возможно, связанное с фототаксисом этих жгутиконосцев.

**Жгутиковые волоски:** см. мастигонемы.

### З

**Зачаток (примордий):** развивающаяся и дифференцирующаяся структура уровня органеллы. Обычно уточняют природу зачатка (ядерный, кортикальный, ротовой).

**Зигота:** продукт слияния двух гамет различного пола.

**Зооксантеллы:** растительные жгутиконосцы, главным образом из отряда *Dinoflagellida* (реже *Chrysomonadida*), живущие в других протистах, а также в клетках многоклеточных. Насколько известно, симбионты.

**Зоохлореллы:** растительные жгутиконосцы рода *Chlorella* (рис. 206), живущие в других протистах, а также в клетках многоклеточных. Насколько известно, симбионты.

### И

**Идиосомы:** синтезируемые в цитоплазме раковинных корненожек гранулы-предшественники раковинки (обычно белковые).

**Изогамия:** слияние одинаковых по размеру гамет.

**Изоконтный:** с двумя жгутиками равной длины.

**Импрегнация протарголом:** см. аргиром.

**Инфразицилатура:** у инфузорий-совокупность всех кинетосом и связанных с ними агрегатов микротрубочек и микрофиламентов.

### К

**Каппа-частицы:** бактерии, живущие в клетках *Paramecium*, которые могут в определенных условиях вызывать гибель других парамеций. Существует целый ряд различных бактерий, обитающих внутриклеточно, которые обозначаются греческими буквами, поскольку они не могут быть точно отнесены к тому или иному виду.

**Квадрулюс:** мембранелла, состоящая из четырех кинет с относительно длинными ресничками; входит в состав ротовой цилиатуры *Paramecium*. Если смотреть сверху, квадрулюс лежит левее дорсального и вентрального пеникулюсов.

**Кинета:** ряд соматических ресничек, проходящий параллельно продольной оси тела инфузории, вместе с их добавочными структурами, например кинетодесмальными фибриллами, постцилиарными и трансверсальными микротрубочками.

- Кинетодесмальная фибрилла: встречающаяся у инфузорий поперечнополосатая, вытянутая в длину фибрилла, которая начинается от кинетосомы и направляется вперед параллельно продольной оси организма под пелликулой по левой (если смотреть с поверхности) стороне соответствующей кинеты.
- Кинетопласт: скопление ДНК, локализованное у Kinetoplastida позади кинетосом. Оно находится в особом участке единственной имеющейся в клетке митохондрии.
- Кинетосома (базальное тело): базальный отдел жгутика или реснички. Часто встречаются кинетосомы без стержня реснички. К таким кинетосомам нередко прикрепляются особые системы микрофиламентов и (или) микротрубочек.
- Кинетоцисты: тип экструсом, встречающийся у некоторых Actinopoda. Кинетоцисты постоянно находятся в движении. Их функции связаны с ловлей добычи и образованием пищевых вакуолей.
- Клон: культура протистов, происходящая от одной особи.
- Кокколиты: мелкие, обызвествленные, часто причудливой формы чешуйки на поверхности тела некоторых Prymnesiida.
- Комменсализм (нахлебничество): форма сожительства организмов разных видов, выгодная одному из них, так как он добывает пищу главным образом за счет активности второго сожителя. Для второго (активного) партнера первый не вреден и не полезен.
- Комплекс дорсальных щетинок: короткие реснички («ресничные пеньки»), всегда окруженные примерно 10 внутриклеточными, удлинненно-овальными ампулами. Такие реснички собраны в кинеты на дорсальной стороне тела инфузорий Nypotrichida. Их функция неизвестна.
- Комплекс сократительной вакуоли: заполненная жидкостью вакуоль у многочисленных пресноводных и морских протистов, которая сокращается с правильными интервалами, выбрасывая свое содержимое наружу. Поскольку всегда имеются дополнительные элементы (например, спонгиом), различимые лишь в электронном микроскопе, говорят о комплексе сократительной вакуоли. В наиболее сложном случае комплекс включает экскреторную пору, ампулы и приводящие каналы. Система служит для осморегуляции.
- Коноид: конус из спирально проходящих фибриллярных элементов в апикальном комплексе спорозоитов грегаринов и других споровиков. Возможно, органелла проникновения в ткани хозяина.
- Конъюгация: половой процесс у инфузорий. Клетки сливаются друг с другом (обычно в ротовой области) и обмениваются генетическим материалом, причем из каждой клетки гаплоидное мигрирующее ядро

переходит в партнера и сливается с оставшимся там (также гаплоидным) стационарным ядром.

Корковая плазма: см. кортекс.

Кортекс (= кортикальная плазма, корковая плазма): в широком смысле слова – внешний слой цитоплазмы протистов.

Кортикальная плазма: см. кортекс.

Коста: встречающаяся у некоторых жгутиконосцев поперечнополосатая белковая палочка, которая начинается от основания жгутиков и направляется назад. Функции-скелетная и двигательная.

## Л

Ламеллоподия: лопастная псевдоподия.

Lamina (Tela) corticalis: фибриллярный (филаментозный) слой, отделяющий у некоторых инфузорий эктоплазму от эндоплазмы; располагается более или менее близко к пелликуле. Во многих случаях, вероятно, сократим.

Либеркюнова органелла: сильно преломляющая свет структура в форме часового стекла с неизвестной функцией. Встречается только в кортексе правой (при виде сверху) стенки буккальной полости инфузорий *Ophryoglenina* (отряд *Hymanostomatida*).

Лизосома: пузырек, содержащий пищеварительные ферменты, из которых ведущим является кислая фосфатаза (рис. 177).

Литосома: сферическая, окруженная мембраной органелла с различными в электронный микроскоп светлыми и темными концентрическими слоями. Богата, помимо органических веществ, солями кальция и фосфора. Возможно, служит для запасаения ионов.

Лобоподия: пальцевидная, на конце явственно закругленная псевдоподия.

## М

Макрогамета: крупная, детерминированная в женском направлении гамета.

Макронуклеус: соматическое ядро у протистов, обладающих ядерным дуализмом.

Мастигонемы (жгутиковые волоски): тонкие, волосовидные, иногда состоящие из нескольких сегментов боковые придатки на жгутиках некоторых жгутиконосцев.

Мембранелла: органелла, состоящая из тесно сближенных (но не связанных друг с другом), правильно расположенных ресничек. Под световым микроскопом выглядит как цельное уплощенное образование.

Мерозоит: клетка, образующаяся в результате шизогонии (= мерогонии) у *Apicomplexa*. Морфологически почти идентична спорозоиту.

Метаболия: перистальтические движения тела у некоторых эвгленовых жгутиконосцев. Структурные и физиологические основы этого движения не ясны.

**Метахрония:** последовательность биения ресничек или жгутиков с определенным фазовым сдвигом.

**Метрозоит:** особым образом структурированный мерозоит; отличается глубокими впячиваниями поверхности клетки.

**Микрогамета:** мелкая, детерминированная в мужском направлении гамета.

**Микрономы:** многочисленные сильно разветвленные трубчатые образования с узким просветом в апикальной области спорозоитов грегариин и кокцидий. Вероятно, микрономы пространственно связаны с роптриями.

**Микроноклеус:** генеративное ядро у протистов, обладающих ядерным дуализмом.

**Микропоры:** впячивания плазматической мембраны у спорозоитов грегариин и кокцидий, делающие возможным пиноцитоз.

**Миксотрофия (миксотрофность):** в основном автотрофный образ жизни, при котором, однако, организм дополнительно нуждается в органических веществах.

**Мионема:** филаментозный тяж, способный сокращаться (во многих случаях это доказано). Мионемы, встречающиеся прежде всего у инфузорий, могут образовывать между собой анастомозы, берут начало от кинетосом, пелликулы или других структур.

**Миофриски:** мионемы у *Acantharea*.

**Морфогенез:** новообразование клеток или изменение их морфологии в ходе деления, а также регенерация поврежденных составных частей клеток.

**Мутуализм:** в широком смысле – синоним симбиоза, сожительство со взаимной пользой.

**Мюллеровское тельце:** наполненная жидкостью вакуоль, содержащая конкрецию в форме тутовой ягоды; встречается у инфузорий рода *Loxodes*. Конкреция содержит много бария. Обсуждается статоцистная функция данной органеллы; доказательств этого, впрочем, нет.

## Н

**Немадесма (= трихит):** палочковидное образование, берущее начало от основания кинетосомы. Немадесмы всегда состоят из многочисленных микротрубочек, обычно связанных друг с другом в гексагонально упакованный пучок.

## О

**Обрастание:** сообщество протистов, которые поселяются на органических или неорганических субстратах. При экологических исследованиях (как качественных, так и количественных) искусственными субстратами могут служить предметные стекла.



Оогамия: оплодотворение неподвижной макрогаметы подвижной микрогаметой.

Опушенный жгутик: см. плевронемный жгутик.

Осморофия (осмотрофность): поглощение питательных веществ непосредственно через плазматическую мембрану (по осмотическому градиенту), описанное преимущественно у паразитических протистов. Однако в некоторых случаях при этом доказано, а в подавляющем большинстве случаев не исключено, что, по сути дела, здесь речь идет о пиноцитозе.

## П

Палочковый аппарат: трубчатая структура в стенках цитофаринкса, построенная из палочковидных немадесм и суживающаяся к заднему концу наподобие верши. Обеспечивает очень эффективный, часто высокоспециализированный фагоцитоз.

Пальмеллоидная стадия: неподвижная стадия у некоторых *Phytomastigophorea* (например, *Euglena*), на которой клетки окружены аморфной студенистой массой.

Парабазальные тела: палочковидные или колбасовидные диктиосомы, встречающиеся у жгутиконосцев отрядов *Trichomonadida* и *Hypermastigida*; берут начало в апикальной области клетки вблизи кинетосом жгутиков и направляются назад.

Паразитизм: взаимоотношения между различными организмами, при которых паразит живет на хозяине или внутри его и питается за его счет.

Параксиальный пучок: филаментозный тяж, проходящий рядом с аксономой в жгутиках *Kinetoplastida* и *Euglenida*.

Парамилон: крахмалоподобный полисахарид, в котором молекулы глюкозы соединены друг с другом  $\beta$ -1,3-гликозидными связями (в отличие от крахмала, где они соединены  $\alpha$ -1,4- или  $\alpha$ -1,6-гликозидными связями).

Парасомальный мешочек: встречающееся у инфузорий впячивание плазматической мембраны в непосредственной близости от реснички. Через парасомальные мешочки, проходящие между альвеолами пелликулы вглубь клетки и тем самым имеющие непосредственный доступ к цитоплазме, могут поступать вещества посредством эндоцитоза.

Парафлагеллярное тело: см. жгутиковое утолщение.

Пароральная мембрана (= эндоральная мембрана, ундулирующая мембрана, пароральная кинета): однорядная или многорядная линия ресничек на левой (при рассматривании сверху) стороне перистомы инфузорий.

Педогамия: см. автогамия.

- Пелликула: плазматическая мембрана с лежащими под ней альвеолами; характерна прежде всего для инфузорий.
- Пеникулос: один из типов мембранелл в ротовой цилиатуре некоторых инфузорий отряда *Numenostomatida*, например *Paramecium*. Пеникулос состоит из 3-7 (максимум до 11) кинет с относительно короткими ресничками, которые часто сближены так тесно, что под световым микроскопом кажутся единым целым. В типичном случае (у *Paramecium*) на правой (если смотреть сверху) стороне буккальной полости расположены один дорсальный и один вентральный пеникулосы.
- Перилемма: мембраноподобная неживая структура с неизвестной функцией, которая окружает клетку снаружи, поверх плазматической мембраны. Встречается у некоторых инфузорий, например, из отрядов *Oligotrichida* и *Hypotrichida*.
- Перипласт: слой из плотно пригнанных друг к другу белковых пластинок, лежащий у *Cryptomonadida* свободно в цитоплазме, непосредственно под плазмалеммой. Некоторые авторы включают в понятие «перипласт» также и плазматическую мембрану.
- Перистом: в широком смысле-синоним буккальной полости.
- Пиноцитоз: по крайней мере отчасти избирательный прием извне жидкости и ионов путем впячивания плазматической мембраны и последующего отделения мелких пузырьков. Имеются плавные переходы между пиноцитозом и фагоцитозом.
- Пиреноид: структурно обособленная зона в пластидах водорослей, которая, вероятно, играет роль в превращении сахаров в полисахариды.
- Плевронемный (опушенный) жгутик: жгутик с одним или несколькими рядами мастигонем.
- Полярная нить: встречающаяся у *Microspora* и *Muxozoa*, способная к выбрасыванию наружу («выстреливанию») трубка, которая в покоящемся состоянии свернута в споре в тугую спираль. У микроспоридий с помощью этой трубки в клетку хозяина впрыскивается амебоидный зародыш. У миксоспоридий эти трубки, которых на одной споре может быть несколько, служат для закоривания споры в теле хозяина при новом заражении.
- Полярное кольцо: кольцевидная структура, находящаяся на переднем и заднем концах спорозоитов грегаринов и кокцидий. От него берут начало и на нем заканчиваются субпелликулярные микротрубочки.
- Полярные капсулы: капсулы в спорах *Muxozoa*, в которых находится свернутая полярная нить.

- Поляропласт: пластинчатая структура в спорах микроспоридий, которая может разбухать и тем самым, возможно, вызывает выстреливание полярной нити или способствует этому процессу.
- Постцилиарные микротрубочки: лента из 2-8 взаимосвязанных микротрубочек, встречающаяся у инфузорий. При рассматривании с поверхности отходит слева от кинетосом- вначале идет непосредственно под пелликулу, а затем перегибается и простирается назад.
- Почкование: тип деления, характерный для *Chonotrichida* и *Suctoria*. При этом от материнской клетки отщипываются одна или несколько дочерних; последние, как правило, значительно мельче исходной особи. Встречаются эндогенный, экзогенный и эвагинативный способы почкования.
- Приводящий (собирательный, радиальный) канал: часть комплекса сократительной вакуоли.
- Прикрепительный аппарат: устройство, служащее для временного прикрепления одноклеточного к субстрату. Прикрепительные аппараты могут состоять из агрегатов микротрубочек (например, у жгутиконосца *Giardia*, а также из особым образом сформированных и пригнанных друг к другу белковых элементов (например, у инфузории *Trichodina*).
- Примит: передний гамонт в сизигии. Задний гамонт называется сателлитом.
- Примордий: см. зачаток.
- Прокариоты: организмы, цитоплазма которых не подразделена на окруженные мембранами компартменты: бактерии и сине-зеленые водоросли.
- Протисты: автотрофные и гетеротрофные одноклеточные эукариоты, которые могут быть одноядерными или многоядерными (иногда только на известных стадиях жизненного цикла); некоторые из них могут обнаруживать тенденцию к образованию колоний.
- Протомерит: следующий за эпимеритом отрезок клетки грегариин.
- Прыгательные щетинки: длинные жесткие реснички, расположенные в сравнительно небольшом числе вокруг тела некоторых *Oligotrichida* (например, *Halteria*). Они служат для бросающихся в глаза очень быстрых, напоминающих прыжки движений этих инфузорий.
- Псевдоподия: ложноножка у протистов с амебоидным движением. Псевдоподии могут быстро втягиваться и столь же быстро образовываться заново. Существуют разные типы псевдоподий: аксоподии, филоподии, ламеллоподии, лобоподии, ризоподии.
- Псевдостом: отверстие в оболочке раковинных саркодовых, из которого выходят наружу псевдоподии.

Пузулы: мембранная система у Dinoflagellida, непосредственно сообщающаяся с плазматической мембраной. По аналогии с комплексом сократительной вакуоли служат, может быть, для осморегуляции. Пузулы устроены различно у разных видов.

## Р

Радиальный (приводящий, собирательный) канал: см. комплекс сократительной вакуоли.

Реорганизация: исчезновение и новообразование составных частей клетки, в особенности ротовых структур. Связана с ядерными преобразованиями, типичными для деления клетки, но происходящими без цитокинеза.

Репликационная полоска: светлая поперечная полоска в макронуклеусе, появляющаяся перед делением преимущественно у инфузорий отряда Nootrichida. Такие полоски, проходящие через макронуклеус либо от его середины к концам, либо от концов к середине, являются зонами синтеза ДНК.

Ресничка: относительно короткая нитевидная органелла движения, покрытая плазматической мембраной и содержащая внутри 9 + 2-структуру – аксонему. Ресничек на клетке много.

Ризопласт: лентовидная, поперечнополосатая структура, которая у некоторых жгутиконосцев берет начало от основания кинетосом и направляется вглубь цитоплазмы. Нередко контактирует с клеточными органеллами (ядром, диктиосомами и др.). Функции: механическое закоривание и стабилизация кинетосом и, поскольку ризопласты могут сокращаться, изменение положения кинетосом, а вследствие этого, возможно, управление плаванием. Сокращение ризопласта – зависимый от кальция процесс.

Ризоподии (= ретикулоподии): разветвленные псевдоподии, часто образующие анастомозы и содержащие в качестве структурного компонента микротрубочки.

Роптрии (= парная органелла): трубчатые образования, мешковидно расширенные на концах, которые располагаются часто попарно (но иногда и в большем числе) в апикальной зоне спорозоитов грегаринов и кокцидий. Вероятно, заполнены ферментами, выделяющимися наружу в ходе проникновения в клетку хозяина.

Ротовой аппарат (= буккальный аппарат) : совокупность структур и органелл, служащих для заглатывания пищи. Сюда входят, например, буккальная полость с ротовой цилиатурой и инфрацилиатурой, системы филаментов, цитостом, цитофаринкс.

Ротовой зачаток: см. анархическое поле.

Рулевой жгутик: у гетероконтных жгутиконосцев – жгутик, который при плавании направлен назад.

## С

- Сагеногенетосома: мембранная органелла; посредством нее трофические клетки *Labyrinthulida* связаны с сетью трубок, внутри которых они передвигаются.
- Сателлит: задний гамонт в сизигии (рис. 72). Передний гамонт называется примитом.
- Сенсорные (чувствительные) реснички: абберрантно структурированные (например, булавовидно расширенные) реснички, которым приписываются (хотя и без экспериментальных доказательств) сенсорные функции.
- Сизигий: продукт соединения гамонтов, в особенности у грегариин.
- Симбиоз: в широком смысле слова сожительство двух организмов (например, мутуализм, комменсализм, паразитизм).
- Симфоризм: сожительство, при котором один организм переносится с места на место на теле другого, не оказывая при этом сколько-нибудь заметного влияния на носителя. Например, некоторые сидячие инфузории (*Peritrichida* и *Suctoria*) живут на теле водяных жуков или морских полихет.
- Синген: группа индивидов в пределах одного вида инфузорий, обладающая общим генофондом. Представители разных сингенов друг с другом не скрещиваются. Вид может включать в себя много сингенов (например, *Paramecium aurelia* – 28).
- Синцилия: тесно упакованные в один пучок реснички у инфузорий *Entodiniomorpha*.
- Система аргентофильных линий: см. Аргиром.
- Система сапробности: система оценки биотопов по определенным одноклеточным (так называемым ведущим) организмам и особым сообществам протистов, позволяющая судить о качестве воды.
- Систола: фаза сокращения сократительной вакуоли в комплексе сократительной вакуоли.
- Скопула: блюдцевидная с утолщенным краем область тела на аборальном полюсе сидячих инфузорий отряда *Peritrichida*. Здесь имеются многочисленные, снабженные очень короткими неподвижными ресничками кинетосомы, а также пелликулярные поры (парасомальные мешочки). Скопула может непосредственно функционировать как прикрепительная органелла. Однако чаще с помощью этой структуры формируется несократимый или сократимый стебелек значительной длины.
- Собирательный (приводящий, радиальный) канал: часть комплекса сократительной вакуоли.
- Сократительная вакуоль: главная составная часть комплекса сократительной вакуоли.

- Сорокарп: шаровидное скопление многочисленных цист инфузорий, находящееся на конце стебелька, который выступает над поверхностью воды; формируется инфузориями рода *Sorogena*.
- Спазмонема: светомикроскопически различимый пучок филаментов внутри сократимых стебельков сидячих кругоресничных инфузорий (например, *Vorticella*). Спазмонема может, как мионема, мгновенно сокращаться. Ее сокращение- $\text{Ca}^{2+}$ -зависимый процесс.
- Спонгиом: составная часть комплекса сократительной вакуоли.
- Спорозоит: инфекционная стадия у *Apicomplexa*. Имеет типичный апикальный комплекс. Морфологически почти идентичен мерозоиту.
- Стефаноконтный: с несколькими жгутиками равной длины, расположенными в виде венчика.
- Стигма: внутривакуолярное или лежащее в цитоплазме скопление красных или оранжевых, богатых каротиноидами липидных глобул. Встречается у автотрофных жгутиконосцев.
- Стоматогенез: возникновение нового ротового аппарата.
- Субкинотальные микротрубочки: расположенные под кинетосомами у некоторых инфузорий ленты микротрубочек, направление которых совпадает с направлением кинет.
- Т**
- Таксис: реакция на раздражение в форме перемещения в пространстве.
- Тека: домик или панцирь у автотрофных протистов.
- Тело Мопы: встречающийся у *Cryptomonadida* пузырек в передней части клетки, заполненный остатками мембран. Может быть, соответствует лизосоме.
- Телотрох (бродяжка): свободноплавающая стадия в жизненном цикле сидячих инфузорий *Peritrichida*.
- Токсициста: удлиненная капсуловидная экструсома, из которой выбрасывается (путем выворачивания) трубка. Через трубку выделяется токсическое вещество. Функции – ловля добычи и отражение нападения врагов.
- Трансверсальные микротрубочки: лента из 4-6 связанных друг с другом микротрубочек, встречающаяся у инфузорий, которая начинается на правой (если смотреть с поверхности) стороне кинетосом. Сначала направляется к пелликуле, а затем простирается вправо под прямым углом к кинете.
- Трансформация: переход от одной клеточной формы к другой в ходе жизненного цикла или в ответ на изменение внешних условий.
- Триплет: тройная микротрубочка в составе кинетосомы.
- Трихит: см. нематесма.
- Трофонт (= трофозоит): у протистов со сложным жизненным циклом – стадия, на которой организм питается и растет.

**У**

Ундулирующая мембрана: у инфузорий – пароральная мембрана; у некоторых жгутиконосцев – складка плазматической мембраны, которая, по-видимому, соединяет рулевой жгутик с телом клетки.

Уроид: физиологически задний конец тела у Amoebida.

**Ф**

Фагоцитоз: захват оформленных веществ в пищевые вакуоли. Имеются плавные переходы между фагоцитозом и пиноцитозом.

Филоподия: нитевидная псевдоподия, которая может ветвиться и образовывать анастомозы.

**Х**

Хоботок: вытянутый, часто очень подвижный, снабженный токсическими передний конец тела некоторых инфузорий Gymnostomatida.

**Ц**

Цветение воды: массовое размножение автотрофных жгутиконосцев или водорослей, которые придают воде (в зависимости от вида) типичную зеленую или красную окраску.

Центропласт: у солнечных Centrohelida – структура, от которой берут начало аксоподиальные микротрубочки.

Циклоз: перемещение пищеварительных вакуолей в цитоплазме, которое сопровождается перевариванием пищи.

Цилиатура: совокупность ресничек у инфузорий.

Цингулом (cingulum): поперечная бороздка (для поперечного жгутика) на панцире динофлагеллят.

Цирра: комплекс ресничек в виде пучка.

Циста: неподвижная, окруженная одной или несколькими оболочками стадия в жизненном цикле многих протистов (существуют цисты переваривания, цисты размножения).

Цитогены: морфогенетически активные факторы, встречающиеся в цитоплазме, действие которых не зависит от ядра и которые влияют также и на ядро.

Цитопиг: клеточный анус, через который путем сложного процесса экзоцитоза могут выбрасываться непереваренные остатки пищи.

Цитопрокт: см. цитопиг.

Цитостом: участок в самой глубине ротового аппарата, на котором цитоплазма отграничена от внешней среды только одной мембраной

Цитофаринкс: непосредственно примыкающий к цитостому участок цитоплазмы, который часто усилен опорными структурами.

**Ч**

Чередование поколений: смена способов размножения в следующих друг за другом поколениях.

Чувствительные реснички: см. сенсорные реснички.

**Ш**

Шизогония (= мерогония): бесполое размножение у Apicomplexa, которое ведет к наводнению организма хозяина паразитами.

Шизонт (= меронт): многоядерная стадия у Apicomplexa, дающая начало множеству мерозоитов.

**Щ**

Щупальце: отросток цитоплазмы, укрепленный кольцевидно расположенными микротрубочками (не псевдоподия). У Suctoria известны щупальца для питания и щупальца для удерживания добычи. Некоторые инфузории Gymnostomatida имеют втягивающиеся щупальца с одной или несколькими токсичными на конце.

**Э**

Эвгленоидное движение: см. метаболия.

Эжектосома: тип экструсом, встречающийся только у Cryptomonadida и Pyramnesiida. Ультраструктурно эжектосома почти идентична с R-телом каппа-частицы.

Экскреторная пора: составная часть комплекса сократительной вакуоли.

Экскреция: см. дефекация.

Экструсома: окруженная мембраной органелла, которая в ответ на различные раздражения может выбрасывать свое содержимое из клетки путем экзоцитоза. В ходе экзоцитоза, который в определенных случаях может происходить взрывообразно (в доли секунды), содержимое экструсом изменяется характерным для каждого случая образом.

Эпимерит: апикальный отдел тела у грегариин, который служит для за-якоривания клетки в ткани хозяина. Кроме того, через него, вероятно, может происходить осмотрофное питание.

Эпиплазма: аморфный или фибриллярный белковый слой непосредственно под альвеолярной системой кортекса инфузорий. Функция его неизвестна.

Эпитека: верхняя половина панциря динофлагеллят. Нижняя половина называется гипотекой.

Эукариоты: организмы, клетки которых характеризуются наличием ядра и компартментацией цитоплазмы. Все протисты, а также все Metazoa.

**Я**

Ядерный дуализм: одновременное наличие одного или нескольких соматических макронуклеусов, которые управляют вегетативными функциями клетки, и одного или нескольких генеративных макронуклеусов, ответственных за половое размножение. Характерен для определенных фаз жизненного цикла некоторых фораминифер а также для всех инфузорий.



**УДК 592:591.4**  
**ББК 599.1/2я7 + 592**

©Издательство УО «БрГУ  
им. А.С. Пушкина, 2014

*Учебное издание*

## **ПРОТОЗООЛОГИЯ**

Учебно-методический комплекс

Составитель      С.Э. Кароза

Редактор:  
С.Э. Кароза