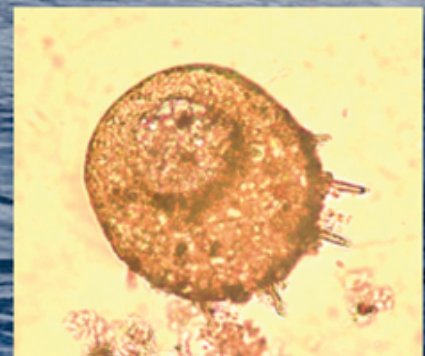
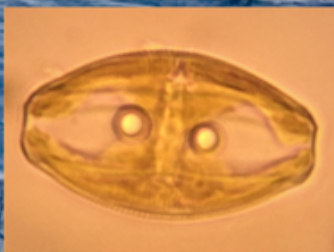
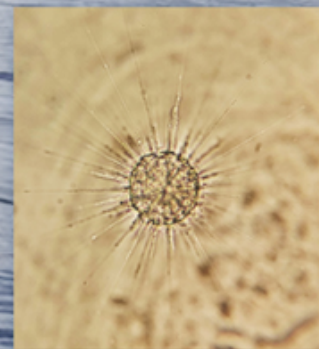
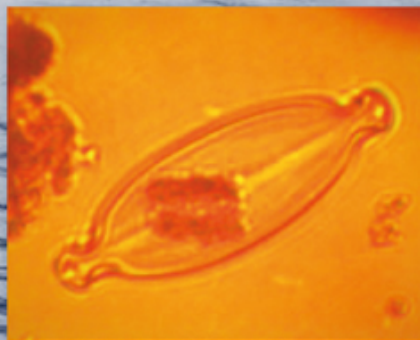
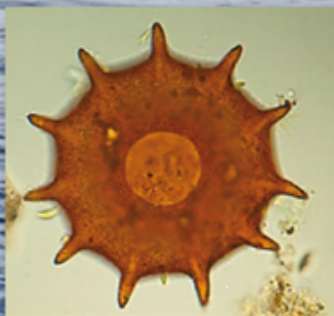
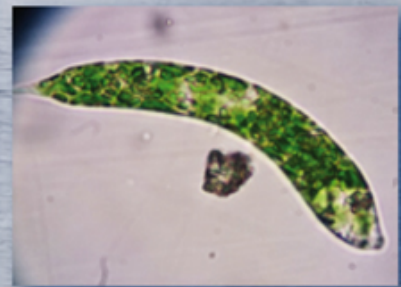


С.Н. Городилова, И.Ю. Лябов

Протисты водоемов города Красноярска: некоторые аспекты биологии и экологии

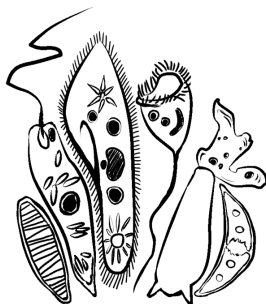


МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. В.П. Астафьева»

С.Н. Городилова, И.Ю. Лябов

ПРОТИСТЫ ВОДОЕМОВ ГОРОДА КРАСНОЯРСКА: НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ

Учебное пособие



КРАСНОЯРСК
2021

ББК 28.6
Г 701

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Красноярского государственного педагогического университета
им. В.П. Астафьева

Рецензенты:

Доктор биологических наук, профессор

А.А. Баранов

Доктор биологических наук, доцент

В.В. Виноградов

Кандидат биологических наук, доцент

О.Н. Мельник

Городилова С.Н., Лябов И.Ю.

Г 701 Протисты водоемов города Красноярск: некоторые аспекты
биологии и экологии: учебное пособие / Краснояр. гос. пед. ун-т
им. В.П. Астафьева. – Красноярск, 2021. – 222 с.

ISBN 978-5-00102-462-0

Предназначено обучающимся по программам бакалавриата и магистратуры по УГСН Образование и педагогические науки для занятий по дисциплинам: «Зоология»; «Биоразнообразие животных Средней Сибири»; «Экология», «Фоновые виды беспозвоночных животных Средней Сибири» и «Биоразнообразие растений Средней Сибири», а также может использоваться при прохождении предметной практики.

Будет полезно преподавателям общеобразовательных учреждений в качестве дополнительного материала для изучения многообразия простейших животных на примере региональной фауны как на учебном занятии, так и при НИР с обучающимися. Приводится современная классификация протистов, описаны основные виды одноклеточных животных и растений, которые составляют фон фауны южной части Средней Сибири. Рассмотрены их экологические специализации. Приводятся задания для самоконтроля, а также лабораторно-практические работы.

ББК 28.6

ISBN 978-5-00102-462-0

© Красноярский государственный
педагогический университет
им. В.П. Астафьева, 2021

© Городилова С.Н., Лябов И.Ю., 2021

Содержание

Предисловие	4
Введение	7
Глава 1. ОБЩАЯ ИНФОРМАЦИЯ О ПРОСТЕЙШИХ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ.....	23
1.1. Справочно-иллюстративный материал по Одноклеточным эукариотам.....	23
1.1.1. Покровы тела протистов.....	30
1.1.2. Способы локомоции и особенности строения органелл движения.....	34
1.1.3. Транспортные системы протистов.....	46
1.1.4. Энергетические системы протистов.....	58
1.1.5. Ядерный аппарат и размножение протистов	65
1.2. Современная система подцарства Простейшие Protozoa	82
1.2.1. Адаптированная система простейших для обучающихся педвузов.....	96
Глава 2. ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО ПРОТИСТОФАУНЕ ВОДОЕМОВ ГОРОДА КРАСНОЯРСКА	103
2.1. Определительные таблицы.....	106
2.2. Характеристика таксономических групп протистов.....	113
ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАНИЯ	176
ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ.....	200
Интересные факты (справочная информация)	200
Ссылки на видеофильмы по данной теме.....	202
Ссылки на сайты по протистам	204
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	205
Терминологический словарь.....	212

Предисловие

Биология в XXI веке – пожалуй, самая быстро развивающаяся из наук. Каждый день сотни новых научных статей дополняют наше понимание удивительного феномена жизни, а произошедший в конце прошлого века значительный прорыв в сфере молекулярной биологии и геномики полностью перекроил наши представления о системе органического мира. Но, к сожалению, школьное и часто даже вузовское образование не всегда поспевает за новыми научными открытиями. Поэтому мы попробуем помочь вам разобраться в том, кто кому среди одноклеточных эукариот приходится родственником «на самом деле», и познакомим вас с биоразнообразием фоновых простейших и одноклеточных автотрофов.

На сегодняшний момент в педагогических вузах давно изданные учебники и учебные пособия либо просто износились, либо устарели, а новые в необходимых для работы объемах не поступали. И назрела необходимость в создании учебного пособия для обучающихся высших учебных заведений, в котором представлены современные данные и показан региональный материал, собранный авторами при изучении проб воды из толщи и придонного слоя водотоков (Енисей; Мана; Есауловка; Кача; Базаиха; Березовка; пруд, расположенный на Кузнецовское плато (55°56'39.30' с.ш. и 93°03'21.88' в.д.); озеро Мясокомбинат; старица р. Енисей на острове Татышев) города Красноярска и его окрестностей. Новейшие исследования (морфологические, ультраструктурные, молекулярные) по данной группе животных с применением современных микроскопов приводят к накоплению новых фактов, которые заставляют пересматривать специалистов классификацию Protozoa, при которой таксономические ранги переходят в другие систематические категории. В данном пособии приведены в соответствии с со-

временной классификацией научные (латинские) и национальные (при их наличии) названия протистов. Кроме этого, представлен новый подход (основанный на филогенетических принципах), предложенный В. Вестхайдером и Р. Ригером в учебнике «Зоология беспозвоночных», где они полностью отказываются от традиционных формальных таксономических категорий и выделяют 15 соответствующих групп протистов. Эта концепция также отказывается от традиционного деления организмов на растительные и животные на уровне одноклеточных (в основе пособия лежит принцип одноклеточной организации («Одноклеточные Eukaryota»)). Кроме этого, в работе показана современная филогения по Burki F. et al, 2019 г., 2020 г.; Strasser F.H. et al, 2019 г. в объединенном варианте. Для обучающихся педагогических вузов дана адаптированная система протистов по С.А. Карпову (2005) и И.Х. Шаровой (2014), что позволит в итоге внести некоторые изменения в программу школьного и вузовского курса зоологии по данной группе животных, так как сейчас наблюдается несоответствие современных исследований и учебных программ общеобразовательных учреждений. Причем такая тенденция отмечается не только в зоологии, но и других биологических разделах.

Данное учебное пособие рассчитано не только на практические занятия по некоторым разделам биологических курсов, таких как «Зоология беспозвоночных»; «Биоразнообразие животных Средней Сибири»; «Биоразнообразие растений Средней Сибири»; «Экология» и «Фоновые виды беспозвоночных животных Средней Сибири», но и на самостоятельную работу обучающихся по биологическому профилю как в природе, так и в лаборатории. Материал, представленный в пособии, может служить студентам ступенью к подготовке выпускной квалификационной работы, а также является базовой частью в подготовке молодых специалистов протозоологов.

Пособие состоит из трех глав, богато иллюстрировано фотографиями как авторов, так и взятыми из сети Интернет схемами авторов, рисунками, позволяющими обучающимся более детально изучить видовое богатство протистов водотоков города Красноярска, а также запомнить механизмы их функционирования и жизнедеятельности. Но прежде, чем перейти к описанию протистов, необходимо рассмотреть историю их изучения, что описано во введении. Однако осветить весь исторический опус довольно сложно в связи с большим его объемом. Также в учебном пособии рассматриваются общая биология протистов, методы культивирования и исследования одноклеточных эукариот.

В качестве заданий для обучающихся даются контрольные вопросы как один из видов задания для самоконтроля, практические задания и лабораторные работы по двум темам: «Изучение видового биоразнообразия одноклеточных Eukaryot» и «Изучение особенностей организации и функционирования простейших и одноклеточных автотрофов», которые могут быть применены в соответствующих разделах учебных курсов: «Зоология», «Биоразнообразие животных Средней Сибири» и «Биоразнообразие растений Средней Сибири» по программе бакалавриата и специалитета. Лабораторно-практические занятия решают задачи по приобретению обучающимися практических навыков, умений и закреплению теоретического материала, полученного на лекциях или семинарских занятиях. Кроме этого, студенты оттачивают умение работать с оптическими приборами, с живыми и фиксированными микропрепаратами, знакомятся с методами культивирования простейших организмов, а также самостоятельно подготавливают и проводят простейшие эксперименты с данной группой организмов.

Введение

Протисты (Protista) – группа одноклеточных организмов, относящихся к домену эукариоты. К ним относятся простейшие, одноклеточные автотрофы (диатомовые водоросли) и низшие грибы. По мнению Клауса Хаусманна, их следует считать парафилетической совокупностью мелких, преимущественно микроскопических организмов, которые не образуют единой, естественной группы.

Открытие и начало исследования микроскопических организмов (создание протозологии) началось с Антони Ван Левенгука (Antoni van Leeuwenhoek) (рис. 1). Он создавал однолинзные микроскопы (по-нашему лупы), которые увеличивали до 275 раз и обладали поразительной разрешающей способностью. В них можно было увидеть объекты до 1,4 микрона. Однако первый микроскоп был изобретен в 1610 г. профессором математики Падуанского университета Галилео Галилеем, который он назвал «Оккиалино». В шлифовке линз ему помогал мастер Бацци. Термин «микроскоп» впервые употребил в 1625 г. Иоганн Фабер. Формально считается, что Левенгук начал свои наблюдения за простейшими (преимущественно за *Ciliata*, *Mastigophora*, но также *Sarcodina*, *Bacteria* (спириллы, спирохеты, палочки, кокки)) с 1647 г. Для обозначения этих организмов он предложил термин «Зверушки», или «Анималькули», хотя к нему относились не только Protozoa, но и все микроскопические существа, обитающие в воде, жидкостях тела высших животных и даже сперматозоиды



Рис. 1. Antoni van Leeuwenhoek
(1632–1723)

(открыл их в 1677 г). В 1696 г. был издан его труд под названием «Тайны природы, открытые Антониом Левенгуком с помощью современных микроскопов» («*Arcana naturae detecta ab Antonio van Leeuwenhoek...*»). В 1932 г. биолог Клиффорд Добелл писал о работе Левенгука: «Его пытливость была ненасытна, и его открытия протистов и бактерий были только эпизодом в его жизни, полной открытий и действительных, и воображаемых. Например, его наблюдения за насекомыми, коловратками и множеством других «анималькулей» были равным образом замечательны; его исследования кровяных телец и капиллярного кровообращения были уже классическими; его сравнительное изучение сперматозоидов теперь стоит вехой в истории биологии; его открытия партеногенеза (у тлей) и почкования (у гидр) общеизвестны, в то время как его исследования в анатомии, гистологии, физиологии, эмбриологии, зоологии, ботанике, химии, кристаллографии и физике еще ожидают оценки...». Исследования Антони Ван Левенгука послужили толчком для изучения микрообъектов другими учеными, ибо «*Verba docent, exempla trahunt!*», что с латыни переводится как «Научают слова, но увлекают примеры!».

Микроскопические исследования на рубеже XVI и XVIII вв. значительно расширили знания о простейших. В 1718 г. Луи Жобло (Louis Joblot) проиллюстрировал в книге о применении микроскопа целый ряд протистов (впервые им были описаны *Heliozoa*). Он привел одни из первых описаний субклеточных структур, таких как ядра, сократительные вакуоли, цилиатура и кишечник у инфузории.

Открытия, совершенные Левенгуком в области микроскопических наблюдений, увеличили интерес не только ученых, но и культурного общества. К таким исследованиям нужно отнести труды немецкого натуралиста-любителя, юриста по профессии Мартина Фрабена Ледермюллера

(М. P. Ledermuller) (им описаны новые виды *Ciliophor*, которые были изображены в книге 1762 г. «Микроскопические забавы для глаз и души» и именно ему принадлежит термин «инфузория»). К их числу также относятся работы немецкого энтомолога и микроскописта Августа Иоганна Реселя фон Розенгофа (August Johann Rosel von Rosenhof) – натуралиста, оставившего замечательные рисунки многих изученных форм (в честь него назван вид инфузорий-трубачей *Stentor roeselii*, кроме того, он описал амебу в 1755 г., назвав ее протеем и подробно описал амебоидное движение). Генри Август Райсберг (Рисберг) (Henrici Augusti Wrisberg) в своем труде «Observationum de animalculis infusoriis satura» (1765 г.) формализовал название Infusoria. В настоящее время данный термин используется для обозначения таксона Ciliophora – инфузории. Николас Теодор де Соссюр (Nikolas Theodore de Saussure) был первым, кто в 1769 г. наблюдал поперечное деление цилиат и выделил клональную культуру, т. е. совокупность клеток как результат бесполого размножения одной особи. Процесс инцистирования впервые был описан около 1775 г.

Датский ученый-натуралист Отто Мюллер (Otto Friedrich Muller) (рис. 2) описал до 200 видов простейших (например, Цератиум ласточковый *Ceratium hirundinella*, Бурсария *Bursaria truncatella*, Еуплотес пателла, Лакримария *Lacrymaria olor*, Ракушковидная щетонорожка *Stylonychia mytilus*). Он первый классифицировал инфузорий, разделив известные на тот момент виды по родам (например,



Рис. 2. Otto Friedrich Muller (1730–1784)

род Monas) (труд «*Vermium terrestrium et fluviatilium historia*» (1773)). Итальянский естествоиспытатель, ученый-физик Феличе Фонтан (Felice Fontan) писал в своей книге в главе «О микроскопических ошибках, которые происходят при микроскопических наблюдениях», что «Посмотреть в микроскоп может каждый, но лишь немногие могут судить о виденном» (1781 г.). В итоге к концу XVIII в. был накоплен



Рис. 3. Тереховский Мартын Матвеевич (1740–1796)

значительный материал о строении и биологии простейших. Так, российский врач и натуралист Мартын Матвеевич Тереховский (рис. 3) является первым исследователем биологического эксперимента. Мартын Матвеевич был против учения Жоржа-Луи Леклерка (Georges-Louis Leclerc), графа де Бюффона (Comte de Buffon), что микроорганизмы представляют собой «органические молекулы», высвобождающиеся при распаде (гниении) органического материала. В своей диссертации «О наливочном хаосе Линнея» (1775 г.) Тереховский описал малоизученных простейших, которым Линней дал характерное название «хаоса». Задача, которую поставил для себя ученый в диссертации, заключалась в экспериментальном исследовании вопроса о природе и возникновении «инфузорий» или «наливочных анималькулей». Он показал, что инфузории являются настоящими сложноустроенными организмами микроскопической величины. Кроме этого, на основе экспериментов Тереховский доказывал в своей работе ошибочность господствовавшего тогда учения Нидхэма, Бюффона и многих других авторов о самопроизвольном зарождении жизни.

Карл Линней (K. Linne), выдающийся шведский естествоиспытатель, который заложил основы научной классификации животных и растений. Он внес неоценимый вклад в развитие систематической зоологии, в которой выделил четыре взаимно подчиненных систематических категории: вид, род, отряд (порядок), класс (в своей книге «Система природы», 1735 г.). В пределах вида Линней допускал вариации (разновидности). Для видов он ввел бинарную номенклатуру, что в последующем привело к единым международным названиям. Над своим трудом К. Линней работал всю свою жизнь: в I издании 1735 г. было всего лишь 14 страниц, в X издании – 1758 г. – 1384 страницы, XIII посмертное издание (1788–1793), подготовленное И.Ф. Гмелином и изданное в трех томах, содержит уже 6257 страниц.

В развитие зоологии низших организмов большой вклад внес германский физиолог и зоолог Карл Теодор Эрнст фон Зибольд (Karl Theodor Ernst von Siebold). Именно он в 1845 г. впервые дал определение Protozoa как животных «самые разные системы органов, которых разделены нечетко, а неправильная форма и простая организация которых могут быть сведены к одной клетке». Однако сам термин был введен в 1818 г. немецким зоологом и палеонтологом Георгом Августом Гольдфуссом (Georg August Goldfuss).

В 1860 г. Джон Хогг (John Hogg) ввел царство Protoctista, которое дополнило Линнеевскую систему, включающую на тот момент Vegetabile (растения), Animalia (животные) и Lapides (минералы). В это царство вошли простейшие (Protozoa) и Protophyta (водорослевые предки растений). Хогг считал, что эти группы возникли раньше растений и животных и в пирамиде занимали базальную группу (рис. 4). В настоящее время Protoctista используется для пятицарственной системы органического мира по Роберту Уиттекеру (см. ниже).

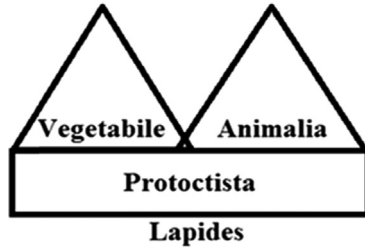


Рис. 4. Четырехцарственная система по Джону Хоггу (John Hogg), 1860 г.

Впервые термин (монофилетический таксон) Protista был предложен в 1866 г. Эрнстом Геккелем (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel) (рис. 5) для обозначения группы организмов, не относящихся к царствам ни Животные, ни Растения. В него вошли прокариоты, простейшие, водоросли, низшие грибы и многоклеточные (такие как Губки Porifera), которых он потом отнес к царству Животные, в составе Protozoa, 1873–75 гг., а в 1894 г. они были выделены в самостоятельный тип) (рис. 6).



Рис. 5. Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834–1919)

Геккель допускал, что для некоторых протистов характерны растительные и животные свойства. В основе такого деления был принцип простоты их организации и неясности физиологии. Кроме этого, Геккель утверждал, что простейшие представляют собой самостоятельную линию эволюционного развития. Им были открыты новые виды радиолярий Radiolaria (120 видов) из морского планктона в Мессинском проливе (Stretto di Messina), о которых Эрнст Геккель представил в 1860 г. доклад на тридцать пятом съезде Общества немецких естествоиспытателей и врачей.

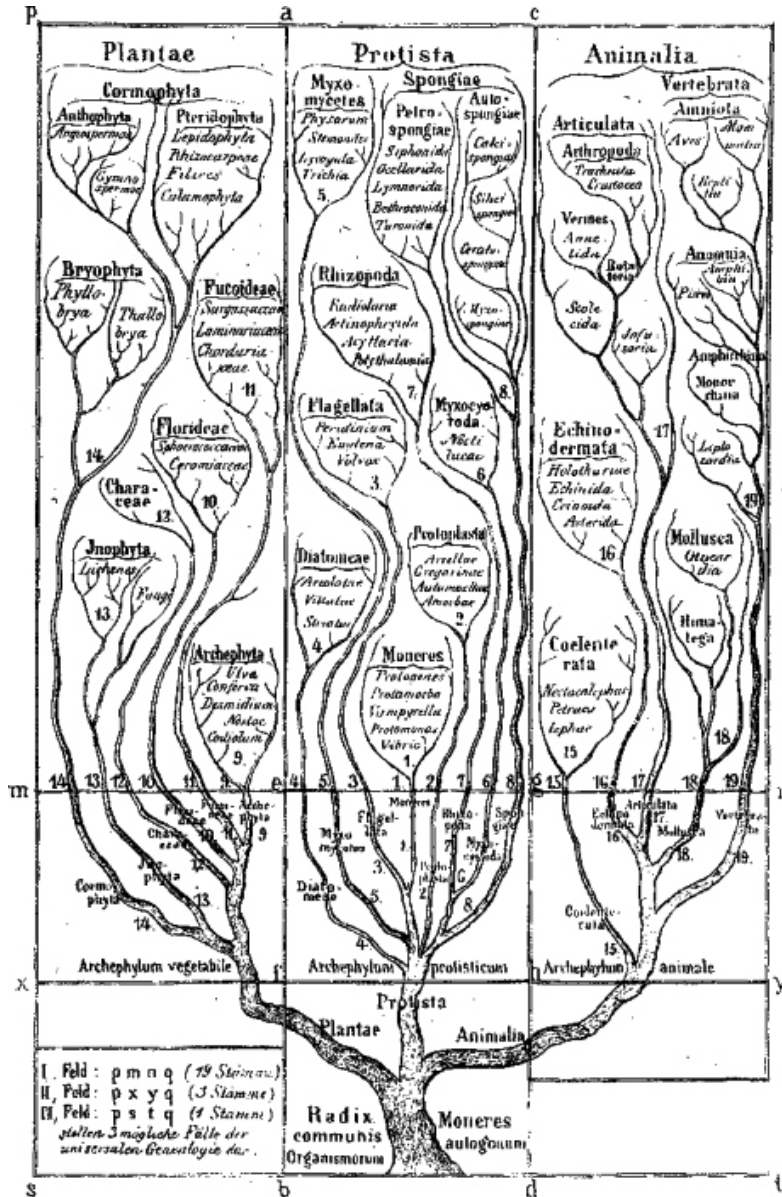


Рис. 6. Филогенетическое древо по Эрнсту Геккелю (Ernst Haeckel), 1866 г.

Данное направление исследований стало для него одним из основных, по которому он публикует монографию. Геккель за свою жизнь описал более 4000 видов радиолярий. Последний его внушительный вклад в науку – это создание труда «Систематическая филогения» (*Die systematische Phylogenie*) (1894–1896), в которой он выдвинул метод «тройного параллелизма».

Немецкий натуралист, зоолог Кристиан Готфрид Эренберг (*Christian Gottfried Ehrenberg*) (рис. 7) внес неоценимый вклад в зоологическую систематику и Микропалеонтологию (изучение ископаемых микроорганизмов). Его можно считать одним из основателей протистологии. В течение почти 30 лет *Ehrenberg* исследовал образцы воды, почвы, донных отложений и описал тысячи новых видов (среди них:



Рис. 7. *Christian Gottfried Ehrenberg* (1795–1876)

Paramecium aurelia, *Paramecium caudatum*, *Tetrahymena pyriformis*, *Amoeba radiosa*, *Arcella vulgaris*, *Pinnularia viridis*, *Pinnularia borealis*, *Volvox aureus*, *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia ampulla*). Он дал наименование ряду хорошо известных родов, таких как: *Amoeba*, *Actinophrys*, *Peridinium*, *Arcella*, *Carchesium*, *Spirostomum*, *Cryptomonas*, *Dinobryon*, *Chlamydomonas*, *Euplotes*, *Loxodes*, *Euglena*, *Prorodon*, *Synura* и многим другим. Именно он, исследуя различные геологические формации, доказал, что они состоят из мельчайших форм одноклеточных ископаемых, таких как диатомовых водорослей, фораминифер, радиолярий. Он, исследуя свечение моря, доказал, что вызывают его планктонные микроорганизмы, т. е. простейшие (ночесветки) и показал их участие в образовании осадочных горных пород.

Сам термин «протисты» (Protista) был введен в биологическую систематику выдающимся американским экологом и фитиценологом Р. Х. Уиттекером (R. H. Whittaker) в 1969 г. Роберт Хардинг данное царство также широко понимал с охватом прокариот (Prokaryota (лат. pro – перед, до и др.-греч. karyon – ядро)), но в последующем оставил только эукариот (лат. Eukaryota (др.-греч. Eu – хорошо; полностью» и karyon – ядро)). Он первым обосновал разделение организмов на пять царств – прокариоты, протисты, грибы, растения, животные, выделив грибы в отдельную систематическую категорию (впервые попытку выделить грибы в отдельное царство в 1816 г. предпринял немецкий ботаник Эзенбек (Christian Gottfried Daniel Nees von Esenbeck)). Аргументировал он это тем, что неправильно учитывать при выделении монофилетических групп только распределение объектов на группы по признаку с более чем двумя модальностями. В качестве примера Уиттекер рассмотрел живые организмы с точки зрения типов питания. Заметив, что их существует 3 – фотосинтез, абсорбция, пищеварение и соответствующие им экологические группировки организмов: продуценты, редуценты и консументы. Поэтому правильнее грибы отнести к отдельному царству наравне с растениями и животными.

В XIX в. одним из основателей отечественной протистологии и микробиологии следует считать Льва Семеновича Ценковского (рис. 8). Он изучал низшие организмы, такие как инфузории, низшие водоросли, грибы, бактерии, и посредством экспериментов установил гене-



*Рис. 8. Ценковский
Лев Семенович (1822–1887)*

тическую связь между монадами (Monada) и миксомицетами (Мухомycetes), солнечниками (Heliozoa) и радиоляриями (Radiolaria), флагеллатами (Flagellatus) и водорослями, имеющими пальмеллоидную структуру тела (способность клеток выделять слизь и образовывать слизевые колонии, при этом клетки погружены в общую слизь, но независимы друг от друга и плазматических связей между собой не имеют). Его докторская диссертация на тему «О низших водорослях и инфузориях» (1856 г.) посвящена морфологии и истории развития различных микроскопических организмов, относящихся к протистам (зеленая водоросль *Sphacrolepa annulina*, *Achlya prolifera* из порядка Saprolegniales, род *Actinosphaerium*, относящийся к Солнечникам, и т. д.). В своей работе Лев Семенович показал, что между растительным и животным миром нет резкой границы и что их морфологические и физиологические процессы совпадают и нельзя найти никаких четких признаков, разграничивающих оба царства. Кроме этого, Ценковский в своих публичных лекциях первый обратил внимание на явление симбиоза у низших организмов.

В этот период были открыты новые виды паразитических простейших. Так, впервые в 1875 г. была описана дизентерийная амеба (*Entamoeba histolytica*) русским ученым Ф.А. Лешем, которая вызывает амебиаз. В 1882 г. в Ташкенте нашим соотечественником П.Ф. Боровским была обнаружена лейшмания, возбудитель болезни «кала-азар», которая поражает внутренние органы, в частности печень. Также в 1898 году Петр Фокич сделал доклад на заседании Русского хирургического общества в столичном Петербурге и подготовил статью «О сартовской язве» для опубликования в «Военно-медицинском журнале», где описал лейшманий в срезах кожных язв, которые вызывают заболевание «пендинка», или восточная язва. Именно Боровский отнес лейшманий к типу простейших (Protozoa).



Рис. 9. Владимир Тимофеевич Шевяков (1859–1930)

В 90-х гг. XIX в. появляется первая протистологическая школа в Санкт-Петербурге под руководством Владимира Тимофеевича Шевякова, который являлся специалистом по инфузориям и радиоляриям (рис. 9). В.Т. Шевяков впервые описал карокинез у корненожек. Занимался паразитическими простейшими (например, лямблией человека, которая впервые была описана чешским медиком-анатомом В.Д. Лямблем в 1859 г. как возбудителем лямблиоза), сделав описание живых паразитов. Профессор

Шевяков подготовил несколько известных протозоологов уже XX в. Его лучший ученик русский и советский зоолог профессор Валентин Александрович Догель.

Исследования протистов XX в. сосредоточены на структурном уровне организации посредством ультраструктурных исследований. Так, в 1925 г. профессор, президент зоологического общества Франции Эдуард Шаттон (Edouard Pierre Leon Chatton) (рис. 10) сформулировал внутриклеточные различия между прокариотами и эукариотами (статья: «Pansporella perplex: Размышления о биологии и филогении простейших»), которые прив-



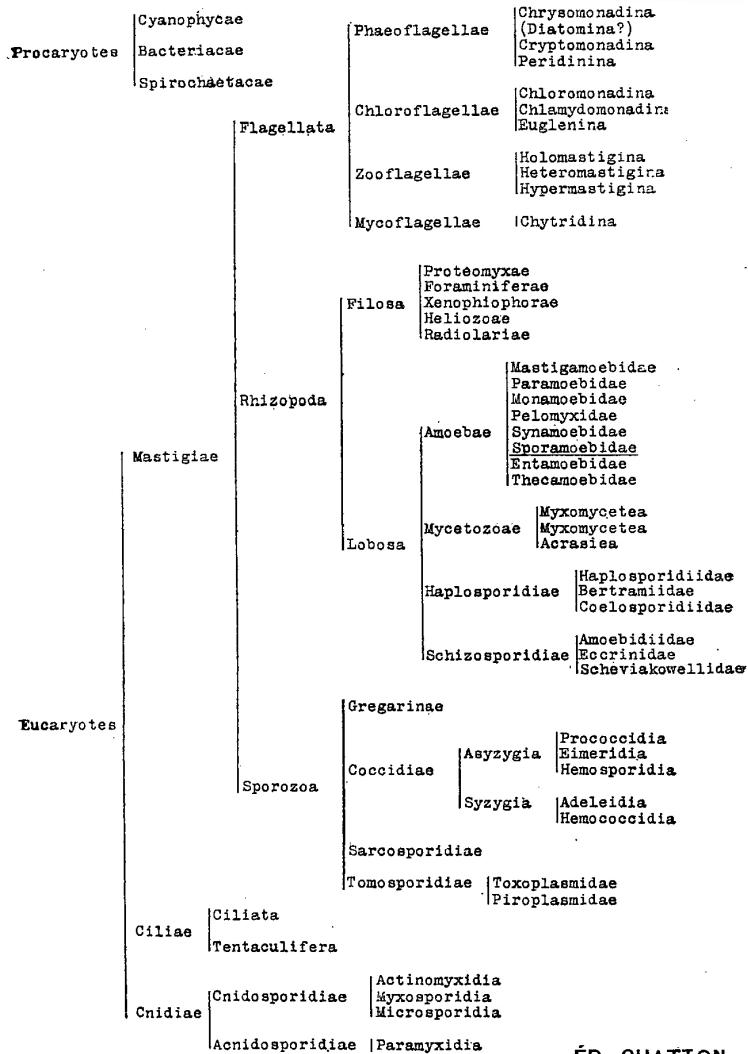
Рис. 10. Edouard Pierre Leon Chatton (1883–1947)

лекли внимание научного сообщества только спустя 35 лет. Он изучал одноклеточных паразитов (относящихся к *Apicomplex*) в организме человека, например, трипаносомы, а позднее занимался морскими простейшими, такими как динофлагелляты и инфузории. Он описал 60 новых родов и более 150 новых видов простейших. На основе своих исследований Шаттон разработал классификацию протистов, где он четко разделяет их на про- и эукариот (рис. 11). Долгое время после этого прокариотные сине-зеленые водоросли вместе с массой эукариотных водорослей многими ботаниками рассматривались в качестве самостоятельного класса *Cyanophyceae*, относящихся к отделу *Algae*. И только во второй половине XX в. стало почти общепринятым разделение клеточных организмов на 2 надцарства *Procaryota* и *Eukaryota*.

Само царство прокариоты под именем *Mychota* было выделено в 1925 г. Гюнтером Эндерляйном (Enderlein). Имя *Procaryotae* в 1968 г. в качестве названия царства было предложено Мюрреем (Murray).

Прокариоты, в отличие от эукариот, не имеют настоящего ядра. Аналогом ядра является структура, состоящая из ДНК, РНК и белков. Ядро у эукариот отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой, образованной двумя мембранами, внешней и внутренней, которые имеют поры. Несовершенная мембрана, не имеющая пор, отмечена у прокариот трех планктомицетных родов – *Planctomyces*, *Gemmata* и *Isosphaera*. У первых двух нуклеоид ограничен двумя мембранами, у последнего – одной. У *Procaryota* нет митотического веретена, центриолей, митохондрий, хлоропластов, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, лизосом и ряда других характерных для *Eukaryota* органелл. Генетическая система закреплена на клеточной мембране и соответствует примитивной хромосоме. Рибосомы прокариот отличаются от эукариот по числу белков и коэффициенту седиментации.

ESSAI DE CLASSIFICATION DES PROTISTES



ÉD. CHATTON

(1) La subdivision n'a été poussée jusqu'aux familles que dans quelques groupes. Il ne s'agissait pas de dresser ici un tableau complet et détaillé de la classification de Protistes, mais de résumer et d'illustrer les vues exposées dans ce mémoire et de montrer en quoi elles diffèrent des notions classiques.

*Рис. 11. Классификация протистов,
Эдуард Шаттон (Edouard Chatton), 1925 г.*

Для целой рибосомы коэффициент равен 80S, малой субчастицы – 30S и большой – 50S. У эукариот внутри ядра имеется ядрышко. Молекулы ядерной ДНК обычно линейные, реже кольцевые, вместе с хромосомными белками (гистонами) образуют нуклеопротеидный комплекс, заключенный в хромосомах, концы которых защищены теломерами. В генах имеются незначительные участки – интроны (участки ДНК, копии которых удаляются из первичного транскрипта, и они отсутствуют в зрелой РНК). Присутствует митоз и мейоз. Рибосомы с константой седиментации 80S (в хлоропластах 70S). Их малые субчастицы – 40S и большой – 60S. Анаэробное дыхание осуществляется в митохондриях. В целом у эукариот система мембран и цитоскелета обеспечивает компартментализацию биохимических процессов – разделение функций между разными органеллами.

В XX в. королевство Protista было изменено для того, чтобы выделить прокариотические организмы в отдельное царство Monera, оставляя простейших как группу эукариотических микроорганизмов. В этот период было накоплено и систематизировано много знаний о свободноживущих протистах (Ю.И. Полянский, А.А. Стрелков, А.В. Иванов, С.А. Ноаре, Л.Н. Серавин, Е.М. Хейсин, J. Dembowski, С.В. Аверинцев, А.Л. Зеликман) и начали накапливаться сведения о многих паразитических и патогенных формах (Dofflein (1901) – выделил группы кровяных споровиков (Haemosporidia); J.E. Dutton (1902) – обнаружил и описал возбудителя сонной болезни *Trypanosoma gambiense*; Догель (1941–47) – разработал курс «Общей паразитологии»; Е.Н. Павловский – «Природная очаговость эндемичных паразитарных заболеваний (лейшманиоз)»). Была собрана значительная информация по сложным жизненным циклам этих организмов (Луи Вестенра Самбон (Louis Westenra Sambon) сыграл важную роль в понимании причин (этиологии) таких заболеваний, как сонная болезнь и малярия. Он

работал (1902) год в Уганде и в 1903 г. опубликовал статью «Сонная болезнь в свете последних знаний» в журнале тропической медицины). В 1994 г. О.Г. Кусакин в соавторстве с А.Л. Дроздовым опубликовал фундаментальный труд по мегасистематике живой природы «Филема органического мира» (вышли два тома: «1. Пролегомены к построению филемы» (1994 г.) и «2. Прокариоты и низшие эукариоты» (1997 г.)). В данном двухтомнике кратко освещены почти все таксоны протистов, приведена оригинальная система прокариот и эукариот, обсуждены проблемы таксономии и филогении органического мира.

Во втором томе (1997 г.) в систематическом порядке рассматриваются царства и типы (отделы) всех прокариот и низших эукариот, большая часть которых ранее рассматривалась как протисты и водоросли. В монографии приводится описание 11 царств и 29 типов прокариот, 7 царств и 36 типов эукариот. Обсуждаются вопросы происхождения и основных направлений эволюции рассматриваемых групп с привлечением особенностей ультраструктуры клеточных органелл и анализа нуклеотидных последовательностей нуклеиновых кислот.

В современном мире благодаря дешевым методам секвенирования (установления последовательностей ДНК) и внедрению компьютерной обработки данных мы получили возможность выявить истинные родственные связи между живыми организмами. Каждый год выходят десятки и сотни статей, посвященных протистам, их геному и месту в систематике. Первая декада XXI в. ознаменовалась разработкой новых систем классификации живых организмов на основе генетических исследований. В 2003 г. К. Хаусман выпускает учебник «Протистология» с включенной в него «Системой эукариот». Следом за ним, в 2004 г., Т. Кавалье-Смит в своих статьях публикует «Систему живых организмов». Затем, в 2005 г. международный комитет протистологов так-

же разрабатывает современную систему протистов. Разумеется, данные классификации постоянно дополняются и изменяются, отражая результаты новых исследований. В российской науке не последнюю роль играет С.А. Карпов, опубликовавший немало статей и книг, посвященных протистам, в том числе и фундаментальный трехтомный труд «Протисты». Также проводятся различные протистологические форумы и съезды, а в 2016 г. на базе МГУ был проведен международный форум PROTIST-2016, объединивший ежегодный съезд Международного общества протистологов (ISOP), XXI съезд Международного общества эволюционной протистологии, I Международный симпозиум по почвенной протистологии и V Всероссийскую конференцию по экологии свободноживущих водных и почвенных простейших. Одно можно сказать точно – несмотря на скорость развития данной науки, перед ней все еще стоит множество нерешенных проблем, и каждый день появляются новые.

В заключение данного раздела следует отметить, что Protista являются идеальной моделью для изучения общебиологических принципов и закономерностей, т.к. эта группа организмов достаточно быстро увеличивает свою численность за счет размножения, а также их легко культивировать. Некоторые из них имеют фотосинтезирующие органеллы, некоторые живут в симбиозе друг с другом, занимают все среды жизни и имеют разнообразные размеры (от нескольких мкм (спорозоиты *Apicomplexa*) до десятков см (фораминиферы) и десятков м (водоросли)). По уровню организации тела являются: одноклеточными (широко распространена и представлена амeboидной, жгутиковой и коккоидной (споры, цисты) формами), монадными (включая гемимонадный), сифональными, трихальными, паренхиматозными, колониальными, плазмодиальными и многоклеточными. Многоклеточность протистов рассматривается как простая совокупность морфологически сходных, не дифференцированных клеток.

ОБЩАЯ ИНФОРМАЦИЯ О ПРОСТЕЙШИХ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

1.1. Справочно-иллюстративный материал по Одноклеточным эукариотам

Мы в своей работе будем использовать термины как «простейшие», «одноклеточные эукариоты», так и «протисты».

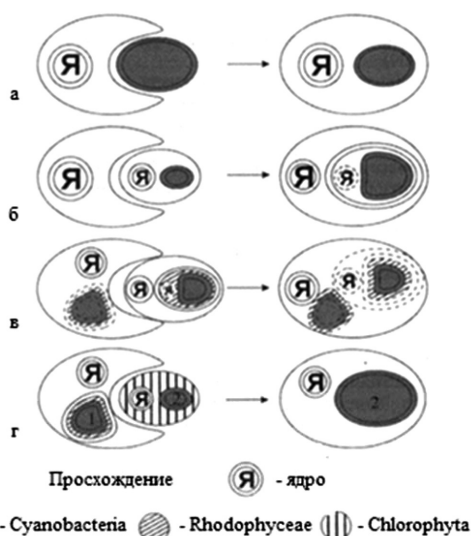
В настоящее время подсчитать реальное количество Protist в биосфере просто невозможно, по разным оценкам их насчитывается до несколько сот тысяч видов. Роль протистов в экосистеме (биосфере) очень значима, т.к. они: 1) представляют основание трофической пирамиды эукариот на планете, кроме этого, для них характерны все трофические группы: продуценты, редуценты и консументы, и их роль в круговороте веществ очевидна; 2) принимают участие в образовании разных осадочных пород (кремневые илы образуются радиоляриями (*Radiolaria*), а мощные меловые отложения – кокколитофоридами (*Coccolithaceae*), фораминиферами (*Foraminifera*)); 3) образуют устойчивые сообщества в водных экосистемах, разных уровней сложности (водный объект, включающий в себя как минимум 25 представителей простейших, можно считать богатым и устойчивым к повреждающему воздействию извне, и это является индикатором степени самодостаточности стабильных экосистем); 4) представители фитопланктона (к которым относятся диатомовые водоросли (*Diatomeae*)) являются продуцентами автотонного органического вещества, тем самым выступают важным элементом самоочищения и фотосинтетической аэрации воды; 5) простейшие служат индикаторами общего состояния гидробиоценоза, так как именно они первыми реагируют на измене-

ния в окружающей среде; б) являются хозяевами для вирусов, бактерий и других протистов, но также могут являться симбионтами многоклеточных животных. Примеры симбиотического взаимодействия: 1) в 1933 г. австралийский биолог Дж. Л. Сазерленд (J. L. Sutherland) открыл *Myxotricha paradoxa* Sutherland – одноклеточный организм, живущий в кишечнике термитов и способствующий перевариванию целлюлозы. Реснички на его поверхности – это многочисленные бактерии (родов спирохеты (*Spirochaeta*) и трепонемы (*Treponema*)), а функции митохондрий выполняют аэробные бактерии. Метаболические пути этой симбиотической ассоциации тесно связаны с обменом веществ насекомого-хозяина; 2) зеленая гидра (*Hydra viridissima* Pallas) взаимодействует с фотосинтетическими одноклеточными водорослями рода хлореллы (*Chlorella*), которые расположены в энтодермальных эпителиальных клетках и для защиты заключены в отдельную вакуолярную мембрану; 3) заднежаберные брюхоногие отряда Мешкоязычные (*Sacoglossa*), в тканях которых накапливаются хлоропласты съеденных водорослей, отчего моллюск приобретает зеленый цвет и способность к фотосинтезу (клетопластия); 4) двустворчатый моллюск *Corculum cardissa* L. вступает в симбиоз с протистом *Symbiodinium corculorum* Trench из группы динофлагеллят (*Dinoflagellata*), клетки последнего обнаруживаются в тканях мантии и жабр моллюска; 5) в тканях двустворчатых моллюсков рода тридакны (*Tridacna*) обитают зооксантеллы (симбиотические водоросли), которые живут за счет фотосинтеза, кормят моллюска и придают ему яркую окраску; 6) панцирные жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) рода *Symbiodinium* обитают в тканях кораллов, сцифоидных медуз, двустворчатых и голожаберных моллюсков, инфузорий, радиолярий и фораминифер. Водоросли снабжают своих хозяев низкомолекулярными органическими веществами (сахарами, аминокислотами, жирными кислотами) и кислородом. Однако хозяин не позволяет фотосимбион-

ту слишком пролиферировать. При этом он контролирует их численность либо перевариванием определенного числа симбионтов, либо удаляет их посредством экзоцитоза, либо ограничивает подачу неорганических соединений. Кроме того, симбиотические взаимодействия между разными представителями могут даже образовывать новую группу организмов, например, симбиотический комплекс грибов (микобионт) и водорослей (фотобионт) образуют лишайники.

В ходе эволюции прокариот возникла клеточная организация – эуцит (настоящая эукариотная клетка). Она полигеномна, и данное открытие является одним из важнейших конца XX в. Именно тогда были получены молекулярно-генетические доказательства происхождения эукариотической клетки в результате симбиоза нескольких прокариотических клеток разного происхождения. Для эуцит характерно наличие таких органелл, как одно-несколько ядер, митохондрии, иногда пластиды, диктиосомы, лизосомы, акантосомы, рибосомы, пероксисомы (микротельца), микротрубочки и микрофиламенты, эндоплазматическая сеть. У первичных эукариот (Archaezoa: группа Archamoebae (роды Entamoeba и Endolimax), Microsporidia, Diplomonadida, Oxymonads, Parabasalia) митохондрий нет, их функцию выполняет гидрогеносома (имеется только у амитохондриальных организмов), которая окисляет пируват–ферредоксин ферментом оксиредуктазой, т.е. в них протекают реакции бескислородного этапа окислительного фосфорилирования. В клетках Entamoeba и Giardia имеются митосомы (предполагают, что они образовались от митохондрий), в которых присутствуют анаэробные митохондриальные ферменты, в наиболее упрощенном варианте только Fe-S кластеры. Гидрогеносомы и митосомы не имеют ДНК, но представляют редуцированные митохондрии (исключение – анаэробные инфузории из кишечника тараканов, которые сохранили в гидрогеносомах ДНК, причем секвенирование показало ее сходство с митохондриальной ДНК).

Самые первые пластиды образовались при симбиозе предков водорослей из супергруппы археопластиды Archaeplastida и типа цианобактерий Cyanobacteria. Позже происходили неоднократные вторичные симбиозы других эукариот с протистами-фотосинтетиками: так пластиды появлялись у организмов из других таксонов (рис. 12). Анализ ДНК и морфологии пластид у разных организмов показывает, что эукариоты приобретали пластиды в несколько этапов и часто независимо друг от друга.



При первичном симбиозе (а) праводоросль захватывает цианобактерию с образованием пластиды. Полученная пластида имеет две мембраны бактериального происхождения. Вторичные пластиды образуются в результате симбиоза протиста без пластиды с первичным симбионтом (б). В этом случае число мембран увеличивается до трех (+плазмалемма праводоросли) или четырех (+фагосомальная мембрана хозяина). Третичный симбиоз (в, г) характерен для водорослей из группы Dinoflagellata: последние чаще всего уже имеют вторичную пластиду, но могут заменить ее или дополнить новой, полученной из другого организма. Новая пластида появляется при захвате либо вторичного симбионта с пластидой от красной водоросли (в), либо зеленой водоросли (г). Пунктиром на рисунке показаны структуры, которые могут отсутствовать.

Рис. 12. Типы симбиозов (Мухина, 2014)

Для всех эукариот характерен общий белок актин, который необходим для фагоцитоза, т.е. активного поглощения пищевых частиц. Это могло облегчить приобретение клеткой предка необходимых органоидов. Так, эволюция митохондрий – это результат симбиоза эукариотной и прокариотной клетки (теория стадийного эндосимбиоза). Геном митохондрий родственен геному альфа-протеобактерий. А геном хлоропластов сходен с геном сине-зеленых водорослей. Из изученных на сегодняшний момент свободноживущих цианобактерий к предкам хлоропластов ближе всего *Gloeomargarita lithophora* (выделена в 2007 г.). По молекулярно-филогенетическим данным ветви предков разошлись около 2,1 млрд лет назад.

Имеются предположения, что в ходе эволюции типичные для эукариотных организмов митохондрии и характерные для фототрофных эукариот пластиды могут редуцироваться (эволюционный путь – морфофизиологический регресс). Об их наличии будут свидетельствовать лишь несколько генов (митохондриальных тишковых белков), перенесенных и сохранившихся в ядерном геноме. К родам, вторично утратившим митохондрии, относятся энтамеба (*Entamoeba*), лямблии (*Lambliа*) и грегарины (*Giardia*). Представители семейства Трипаносоматиды (*Trypanosomatidae*) и класса оомицеты (*Oomycetes*) утратили пластиды, типичные для их предков, а у *Apicomplexa* (или по системе Бючли – споровики (*Sporozoa*); на сегодняшний момент по системе В. Вестхайде и Р. Ригера относится к таксону *Alveolata*) есть апикопласт – остаток бывшей пластиды, утративший фотосинтетическую функцию и участвующий в синтезе жирных кислот и некоторых других веществ. В последнем случае наблюдается целый ряд различных типов симбиозов: 1) временное владение чужими пластидами – клептопластия; 2) захват и использование целой клетки водоросли с ядром,

митохондриями и другими органоидами. Кроме этого, возникает вероятность использовать свои «старые» пластиды для других целей – например, одноклеточная водоросль *Kryptoperidinium*, происходящая от динофлагеллят, модифицировала старый хлоропласт в фоторецептор – глазок (светочувствительный органоид). В клетке *Kryptoperidinium* в общей сложности находятся пять «чужих» геномов: свой митохондриальный, старого хлоропласта (фоторецептор), ядерный, митохондриальный и хлоропластный геномы симбионта-диатомеи.

Однако в процессе эволюции могут не только утрачиваться, но и приобретаться дополнительные органеллы (общепризнанная теория симбиогенеза), так считается, что хлоропласт у фототрофных эвгленовых (*Euglenida*) образовался в результате симбиоза (вторичного эндосимбиоза) гетеротрофной эвглениды и одноклеточной зеленой водоросли, относящейся к роду *Rugamimonas* (считается, что пластиды зеленых водорослей произошли от бактерий, содержащих хлорофилл *b*, а пластиды красных водорослей – от цианобактерий, имеющих фикобилины (пример последнего захвата – динофлагелляты)). Остаток этого фотосимбионта сохранился в виде хорошо развитых пластид, а специфичные кодирующие последовательности прослеживаются в ядерном геноме гетеротрофных *Kinetoplast*. Еще один пример независимого первичного эндосимбиоза: амёбы рода *Paulinella* (пресноводные амёбы *P. Chromatophora*, Lauterborn 1895; *P. Micropora*, Lhee et al. 2017; морская – *P. longichromatophora*, Kim & Park, 2016), относятся к типу *Cercoszoa* из инфрацарства (или супергруппа) *Rhizaria*, приобрели первичный хлоропласт от *Synechococcus* подобной альфа-цианобактерии (из порядка *Prochlorales* (грамотрицательных автотрофных фотосинтезирующих бактерий), имевшего место относительно недавно – около 60–140 млн лет назад. Хроматофоры *Paulinella* внешне похожи

на свободноживущий *Synechococcus* (одноклеточная цианобактерия), однако они не способны выживать вне клетки хозяина, поскольку лишены ряда важнейших генов, кодирующих аминокислоты и коферменты. Геном хроматофора сильно редуцирован (размером около миллиона пар оснований), в нем осталось около 40 % генов от генома цианобактерии, и их деление синхронизировано с делением клетки-хозяина. Это серьезное сокращение генома в значительной степени связано с утратой эндосимбиотических генов, включая уничтожение целых путей биосинтеза различных аминокислот и кофакторов, таким образом, навсегда закрепляя хроматофор на его хозяине.

Эукариоты, обладающие вторичными хлоропластами, происходящими от красной водоросли, широко распространены в природе – они есть у половины Protozoa, представителей всех монофилетических групп (*Excavata*, *Rhizaria*, *Alveolates*, *Stramenopiles*, *Arhaeplastida*, CCTH Clade по: Dorrell, Smith, 2011), кроме *Amoebozoa* (Амебозои) и *Opisthocoonta* (Опистоконты), у которых в генетическом коде нет следов автотрофных представителей. Предполагается, что вторичный симбиоз с красной водорослью мог возникнуть у общего предка всех этих групп (клад), после чего имели место многочисленные акты потери и приобретения вторичных хлоропластов. Третичные хлоропласты, окруженные четырьмя мембранами, есть результат симбиоза между эукариотической клеткой и клеткой со вторичным хлоропластом. Наличие нуклеоморфа (рудимент ядра эукариотного эндосимбионта) в перипластидном пространстве (криптофитовые, хлорарахниофитовые, динофитовые) является наиболее веским доказательством приобретения сложных пластид. Благодаря эндосимбиозу трофический спектр эукариот сильно расширился: появились миксотрофы со смешанным питанием, вторичные фототрофы и гетеротрофы (рис. 13).



Рис. 13. Схема трофической специализации эукариот

Все же на сегодняшний момент имеются некоторые неясности в процессе эволюции пластид в связи с отсутствием промежуточных групп. Однако в 2006 г. были выдвинуты предположения, что Телонемиды *Telonemia* (группа хищных микроскопических одноклеточных эукариот) представляют собой недостающее звено между фотосинтезирующими видами, несущими вторичные пластиды, и гетеротрофными организмами.

1.1.1. Покровы тела протистов

Клетки протистов имеют множество морфологических особенностей. К одной из таких структур будет относиться цитоскелет. Основу покровов составляют плазмалемма, которая сформирована поверхностной мембраной (имеет трехслойное строение и образована билипидным слоем), и прилегающий к ней слой гликокаликса (мукоидный слой), который состоит из олигосахаридных цепочек гликопротеинов мембраны и гликолипидов. Гликокаликс позволяет клетке избирательно поглощать растворенные вещества из окружающей среды. Основу скелета составляют внутри- и внеклеточные элементы. К последним будут относиться гликокисти, тегумент, кутикула, перилемма (дополнительная

мембрана, которые покрывает плазмалемму и сдвигается по мере роста), клеточные стенки, чешуйки различной формы и размеров (фибрилярные образования и даже структуры, подобные клеточной стенке), изредка соматонемы (волоски), домики (раковинки или панцири (лорики)). Цитоплазма многих протистов дифференцирована на экто- и эндоплазму. У некоторых видов в эктоплазме выделяют более плотный наружный слой – эпиплазму и субмембранный слой – микрофиламентов (4–10 нм). Последние образованы разными белками: актином, миозином, центрином, динеином, спазмином, нексином, ассамблином и др. Микрофиламенты формируют сократимые и несократимые фибриллярные тяжи. У некоторых амёб эти фибриллы представляют собой актино-миозиновые комплексы, обеспечивающие не только изменение формы тела, но и участвующие в движении клетки, в питании, работе сократительной вакуоли. К субмембранным структурам покровов также относятся микротрубочки (24–26 нм), которые связаны с мембраной при помощи нитевидных мостиков и образуют единый комплекс – тубулемму. У опалин и протеромонад образуется гребенчатая тубулемма. Стенки микротрубочек состоят из спирально упакованных субъединиц белка тубулина, состоящего из двух глобул, представляющего собой димер (рис. 14).



Рис. 14. Схема строения тубулина

Микротрубочки (м/т) выполняют ряд функций: 1) поддерживают цитоскелетные элементы; 2) стабилизируют определенные типы псевдоподий в сочетании с актиновыми микрофиламентами; 3) закрепляют органеллы в клетке в определенном положении (например, сократительные вакуоли у инфузорий); 4) участвуют во многих внутриклеточных процессах (транспортная функция: вдоль пучков микротрубочек могут перемещаться пузырьки (вакуоли) и митохондрии); 5) участвуют в процессе расхождения хромосом при митозе (за счет микротрубочек, содержащих χ – тубулин, в процессе деления ядра формируется ахроматиновое, или митотическое, веретено, которое обеспечивает расхождение хромосом в анафазе); 6) участвуют в формировании перегородки между дочерними клетками делящейся водоросли, компартиментализации цитоплазмы у крупных инфузорий. Таким образом, выполняют опорную, сократительную и транспортную функции. Так, например, у солнечников *Heliozoa* микротрубочки объединяются в пучки, образуя лучевидные псевдоподии – аксоподии, а у эвглен *Euglenozoa* и инфузорий *Ciliophora* – опорный палочковидный аппарат (кортекс) (рис. 15).

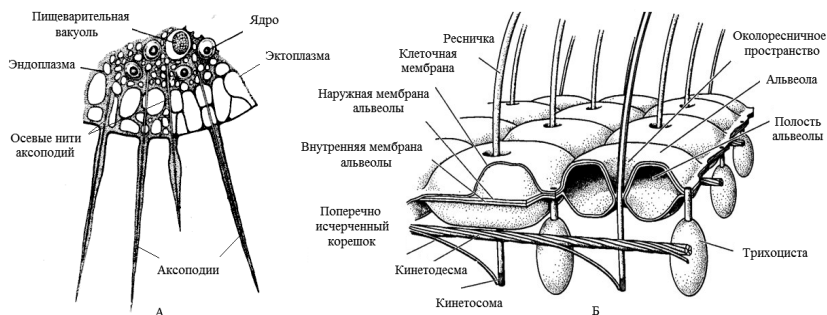


Рис. 15. Схема строения части тела *Heliozoa* (А) и кортекса *Ciliophora* (Б)

Более сложный покров образован белковыми или фибриллярными слоями под плазмалеммой, подстилаемый

микротрубочками, идущими как в продольном, так и в поперечном направлении, называется кутикулой (рис. 16).



Рис. 16. Схема строения некоторых покровов протистов на поперечном срезе (Карпов, 2001): А – Плазмалемма; Б – Тубулемма; В – Гребенчатая тубулемма; Г – Пелликула; Д – Кутикула эвгленовых; Е – Перилемма

Нередко он может усиливаться эпиплазмой. У большинства протистов под плазмалеммой располагается один слой плоских пузырьков – альвеол. Такой покров называется пелликулой (рис. 15, 16). Сам по себе данный вид покрова гибок и эластичен, не препятствует некоторому изменению формы тела (*Peranema trichophorum* (Ehrenberg) Stein, 1859 – очень пластична и может передвигаться не только с помощью жгутика, но и с помощью метаболии). У грегаринов в эктоплазме имеются скелетно-опорные волокна – морфонемы, которые увеличивают прочность пелликулы и придают постоянную форму тела. Очень редко отмечается появление под плазмалеммой дополнительной мембраны, которая плотно прилегает к ней (характерно для апузомонад *Apusomonadida* и некоторых гемимастигофор *Nemimastigophora*). На основе пелликулы формируется панцирь диатомовых водорослей, при этом кремневые структуры закладываются внутри подстилающих плазма-

лемму альвеол, которые в дальнейшем сливаются друг с другом по мере формирования панциря. Под альвеолами пелликулы почти всегда обнаруживаются микротрубочки. У некоторых протистов внутренний скелет усиливается за счет минеральных игл (акантарыи Acantharea – образуется внутренний скелет из сульфата стронция $SrSO_4$; радиолярии Radiolaria из хитина и аморфного диоксида кремния SiO_2 или из сернокислого стронция (целестина) $SrSO_4$). Раковина полицистин Polycystina также может считаться внутренним скелетом, так как их цитоплазма часто обволакивает раковину снаружи.

1.1.2. Способы локомоции и особенности строения органелл движения

Для большинства одноклеточных организмов характерно активное передвижение, которое обеспечивается за счет движения жгутиков и ресничек. Однако передвижение животных может осуществляться за счет еще одного механизма – движения цитоплазмы (рис. 17), который приводит к образованию псевдоподий. Последний механизм характерен для типа Cercozoa, подтипов Lobosa, Foraminifera, Conosa, Heterokonta, классов Mesomycetozoa, Acantharea, Polycystinea, Phaeodarea, подкласса Aconchulina.

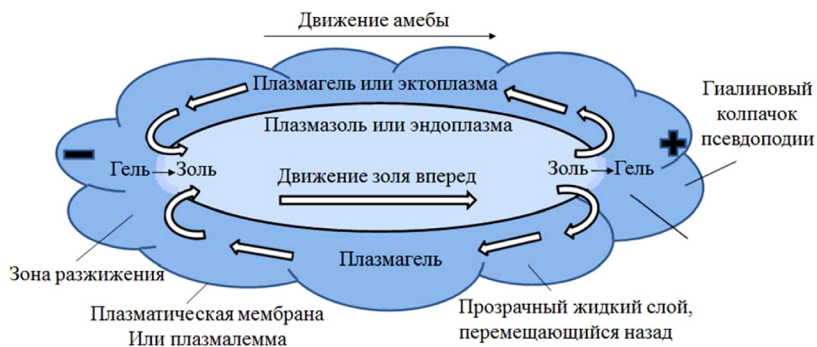


Рис. 17. Схема движения протоплазмы и образование псевдоподий у амебидных организмов

Движение животного происходит благодаря коллоидным изменениям цитоплазмы, которая переходит из состояния вязкого в более жидкое, т. е. из геля в золь и наоборот. В месте образования псевдоподии плазмагель разжижается и перетекает в локомоторный орган. В наружной части псевдоподии золь быстро переходит в состояние геля, образуя плотный воротничок. Процесс изменения вязкости цитоплазмы сопровождается изменением давления в разных частях тела животного, при движении и формировании ложноножек плотность вещества увеличивается в переднем конце тела животного за счет перетекания вещества с заднего конца тела при его сокращении. Однако установлено, что в клетке амебодных организмов имеется сократительная система, молекулярную основу которой составляют белки актин и миозин I. Причем актин, присутствующий в виде тонких фибрилл, плотно связан с миозином, образуя в периферических областях клетки трехмерную сеть. При сокращении этой сети возникает ток цитоплазмы. Реакция сопровождается гидролизом АТФ. При этом уменьшение соответствующей области клетки происходит благодаря активности миозиновых головок, актиновые и миозиновые филаменты скользят друг относительно друга с затратой энергии, приводя к сокращению клетки. Данный механизм напоминает мышечные сокращения млекопитающих.

Выделяют следующие виды псевдоподий.

1. Лобоподии – широкие лопастевидные, цилиндрические, временные выросты, образующиеся за счет тока цитоплазмы, включающие в состав и гиалоплазму, и гранулоплазму (рис. 18). При этом в зависимости от того, как и сколько формируется лобоподий у амёб, их подразделяют на моноподиальные и полиподиальные. Для первой группы характерно формирование только одной лобоподии или нескольких, но ведущая при движении остается одна. Для второй группы – несколько псевдоподий, при этом лидирующая (определяет направление движения) постоянно меняется.

Amoeba proteus в данном плане является универсальным организмом, так как она способна при движении переходить из одной группы в другую.

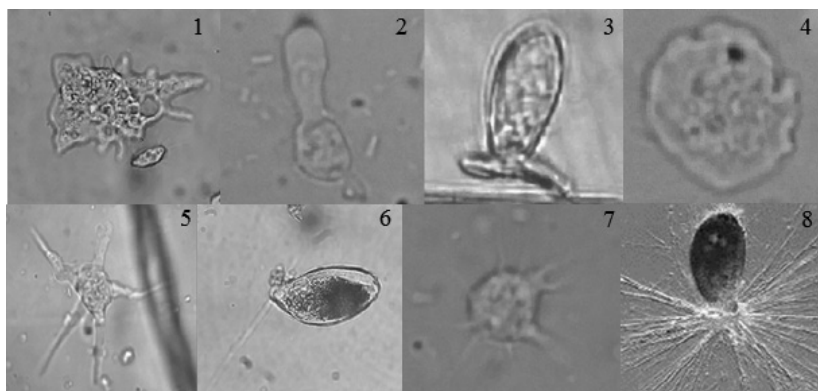


Рис. 18. Различные виды псевдоподий: 1 – лобоподии *Chaos* sp.;
 2 – моноподиальная лобоподия амебы морфотима *Monotactic*;
 3 – лобоподии *Diffugia viscidula*; 4 – ламеллиподия *Vannella simplex*;
 5 – филоподии филозной амебы, имеющие радиальную жизненную форму;
 6 – филоподии *Cyphoderia* sp.; 7 – филоподии *Nuclearia* sp.;
 8 – гранулоретикулоподии *Lacogromia cassipara*

2. Филоподии – длинные, нитевидные выросты, не имеют микротрубочек, представляют собой выступ цитоплазмы. Характерны для филозных амеб и выполняют стандартные функции: питание и передвижение. Скелет филоподий образован актиновыми микрофиламентами. Данные выросты могут содержать одиночные микротрубочки, но чаще всего они отсутствуют. Для филозных амеб характерно наличие двух жизненных форм: субстратная (характерна для амеб, лежащих на субстрате, их клетка уплощена) и флотирующая, или радиальная (характерна для амеб, парящих в толще воды, их клетка имеет шаровидную форму с радиально расходящимися филоподиями).

3. Ризоподии, или ретикулоподии – цитоплазматические выросты в виде тонких нитей, анастомозирующие (т. е. псев-

доподия контактирует с другой псевдоподией) между собой с образованием ловчей сети. Основные функции, которые выполняют ризоподии – это перемещение организма, прикрепление его к субстрату, а также они принимают активное участие в захвате пищевого компонента. В основе скелета ретикулоподий всегда отмечаются микротрубочки, которые могут быть как одиночными, так и формируют толстые пучки, однако они не образуют упорядоченные структуры и не связаны между собой. Крупные ризоподии очень часто содержат в своей цитоплазме гранулы (гранулоподии – филоподии с зернистой структурой) и пищеварительные вакуоли. Характерны для акантарий, фораминифер, хлораракхид.

4. Гранулоретикулоподии – филоподии, имеющие гранулы, анастомозирующие и ветвящиеся и образующие псевдоподиальные сети. Характеризуются либо быстрым двунаправленным потоком гранул (характерный для Foraminifera), либо двусторонним потоком гранул (например, для Trivalvularidae).

5. Ламеллиподии – сильно уплощенные выросты, представляющие собой широкие гиалоплазматические лопастные псевдоподии, характерные для амёб рода *Vannella* (рис. 18), некоторых динофлагеллат.

6. Субпсевдоподии – кольцообразные, выступающие через клеточную оболочку выпуклости цитоплазмы и покрытые на дистальном конце клеточной мембраной, которые образуются на вентральной стороне тела амёбы. Служат маленькими ножками, поддерживающими тело во время передвижения, причем они остаются на одном месте, пока клетка катится по субстрату. Функции данных псевдоподий – это передвижение и фагоцитоз. Характерны для подкласса *Flabellinia*, родов *Dactylosphaerium*, *Pellita* (рис. 19). Иногда субпсевдоподии становятся акантоподиями – многочисленными тонкими и суживающимися псевдоподиями, иногда ветвящимися у основания и придающие клетке колючий вид. Данное явление характерно для рода *Acanthamoeba* (рис. 20).



Рис. 19. *Pellita spec.* Smirnov and Kudryavtsev, 2005

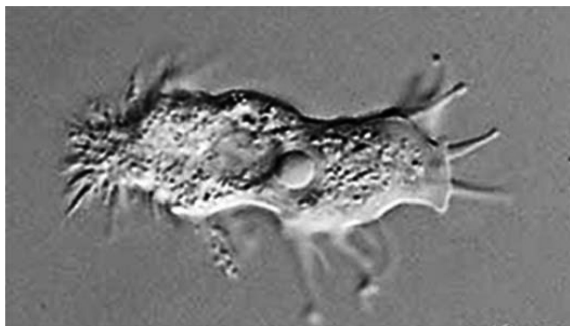


Рис. 20. *Acanthamoeba* Volkonsky, 1931

7. Аксоподии – длинные, лучевые, опорные (содержащие осевые микротрубочки), радиально расходящиеся конусовидные цитоплазматические выросты. Характерны для солнечников Heliozoa (рис. 21), акантарий Acantharea, феодарий Phaeodaria, пединеллид Pedinellales, полицистин Polycystina.

Осевой скелет аксоподии составляет аксонема, или стереоплазма (ее основа состоит из

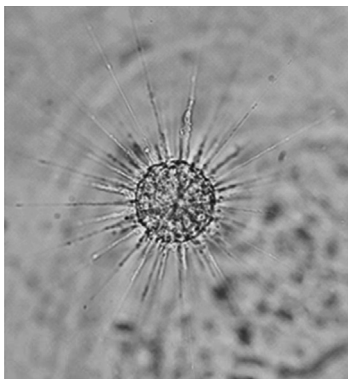


Рис. 21. Солнечник обыкновенный *Actinosphaerium eichhorni* Ehr., 1840

микротрубочек). Аксонема окружена слоем цитоплазмы – реоплазма, которая находится в постоянном движении, и она принимает участие не только в передвижении животного (за счет укорачивания одних аксоподий и удлинения других, за счет разборки и сборки микротрубочек, при этом сменяется центр тяжести животного), но и в питании (в реоплазме данных протистов содержатся экструсомы (кинетоцисты и мукоцисты), которые обездвигивают коснувшихся их протистов). Микротрубочки (м/т) могут иметь разную валентность, что может характеризовать разные таксоны (рис. 22).

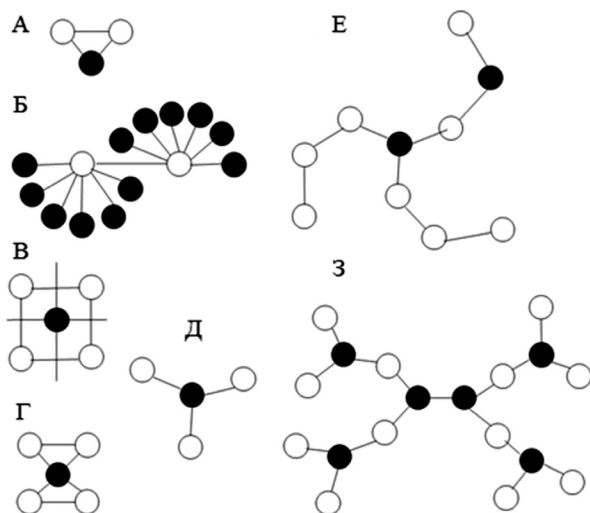


Рис. 22. Схема организации микротрубочек (м/т) и их связь в аксонемах разных таксонов актинопод (Карпов, 2001): А – *Cyliophrys*: м/т образуют треугольник; Б – *Actinophrys*, *Echinospaerium*: м/т образуют две спирали, закручивающиеся одна вокруг другой; В – *Dimorpha*: м/т 4-валентные, образуют пересекающиеся квадраты; Г – *Heterophrys*, *Raphidiophrys*, *Acanthocystis*: м/т 4-валентные, образуют 3-угольники или 6-угольники; Д – *Actinocoryne*, *Hedraiophrys*, *Gymnosphaera*, *Acantharia*: м/т 3-валентные, образуют 6-угольники; Е – *Acantharia*, *Polycystina*: м/т 2–3-валентные, образуют додекаэдр; З – *Phaeodaria*: псевдо-«Х» организация микротрубочек, формирующая изогнутые «палисады»

При помощи одностороннего движения протоплазмы способны передвигаться и диатомовые водоросли (рис. 23). Однако имеются предположения (особенно это характерно для двустворчатых *Diatomeae*), что их передвижение связано с механизмом «биения» створок раковин или за счет микроволоконца, образующихся благодаря току протоплазмы, и которые как бы высовываются через разрез створок или клапанов фистулы и обеспечивают отталкивание водоросли от поверхности субстрата. Кроме этого, для некоторых *Diatomeae* и *Desmidiiales* характерно активное передвижение с помощью выделения и тока слизи либо в межстворчатом шве (специфично для первых), либо клеточной стенки (свойственно второй группе).



Рис. 23. *Navicula kotschy*
Grunow, 1860

Активные колебательные, змееобразные, вращательные и поступательные движения характерны для гормогониевых водорослей *Oscillatoria limnetica* Lemmermann, 1900. Все же активное передвижение большинства протистов осуществляется за счет движения жгутиков и ресничек (различные типичные жгутиконосцы, инфузории, зооспоры водорослей и низших грибов).

Жгутики обычно располагаются на переднем конце тела протистов и чаще всего их один или два, но может быть больше. Для животных, имеющих два жгутика, характерно образование ундулирующей мембраны, которая выполняет функцию руля (рис. 24). Данное явление называется анизоконтия или гетероконтия. По структуре он представляет собой жгутик, который тянется вдоль тела и соединяется с ней при помощи цитоплазматической перепонки.

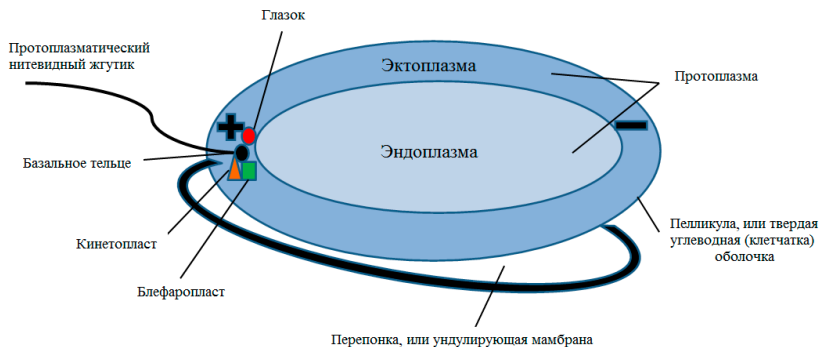
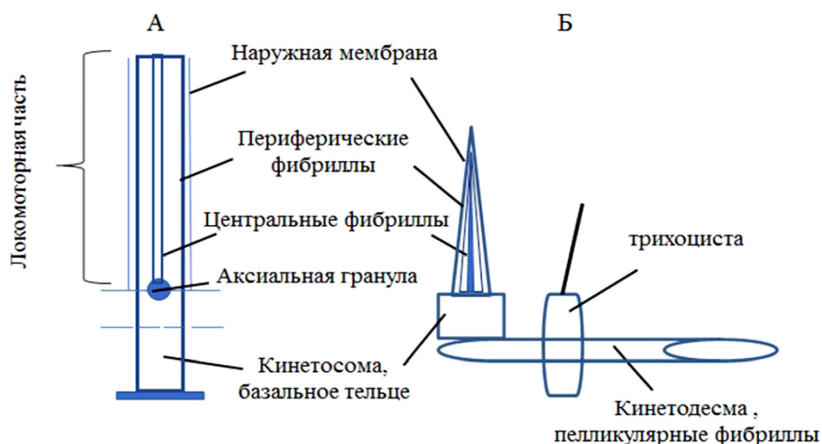


Рис. 24. Схема строения жгутиковых (на примере эвгленовых *Euglenoidea*)

Для жгутика типичны два типа движения: вращательные, или винтообразные (обеспечивают вращательные передвижения животного в пространстве) и колебательные или их еще называют биение (совершается как правило в одной плоскости и способствует поворотам животного в стороны). Реснички же располагаются по всему телу либо равномерно, либо концентрируются на определенных участках тела и даже могут слипаться, образуя следующие структуры: цирры (кисточки из ресничек, которые делятся на: лобные (фронтальные), брюшные, анальные, каудальные и краевые, или маргинальные); мерцательную перепонку, или мембрану (ряды из ресничек); мембранеллы (пластинка из ресничек). Последняя структура носит название гетеротрихия – это наличие ресничек разной длины, которые выполняют различные функции. Наиболее сложная соматическая цилиатура характерна для инфузорий. Так, на спинной стороне реснички расположены продольными рядами, а на брюшной стороне расположение цилиатуры довольно сложно и закономерно, в которой выделяют пять зон: *переднее правое поле* (состоит из кинетид, проходящих параллельно преоральному шву); *переднее левое поле* (включает кинетиды, идущие перпендикулярно ко шву); *циркуморальное, или вестибулярное поле* (окружает ротовое

углубление); *посторальное правое поле* (слагается из кинетид, идущих параллельно щели порошицы); *посторальное левое поле* (кинетида, расположенные под острым углом к порошице). Биение ресничек представляют собой гребневые движения, которые создают трехмерную волну, формируя по телу «волны» их активности в одном направлении – метакхронный ритм, и работает она как единая локомоторная система, вызывая поступательные и вращательные движения животного.

Жгутики и реснички представляют собой нитевидные структуры от 0,3 до 5 мкм. Эти структуры имеют одинаковое строение (реснички – это укороченный вариант жгутика, которые располагаются группами) и состоят из внешней части (ундулиподии), переходной зоны, кинетосомы (базальное тельце) и корешковой системы (рис. 25).



И жгутики, и реснички являются внутриклеточными образованиями, т.к. кинетосома и корешковая система расположены в кортексе и выполняют закрепляющую функцию исходной структуры. Кроме этого, ундулиподия со своей фибрильной структурой (аксонемой) покрыта плазматической мембраной.

Структурную основу ундулоподии составляет аксонема, состоящая из микротрубочек по формуле $9 \times 2 + 2$, т.е. в ней девять двойных периферических микротрубочек (так называемые дуплеты) и две центральные м/т (синглеты) (рис. 26).

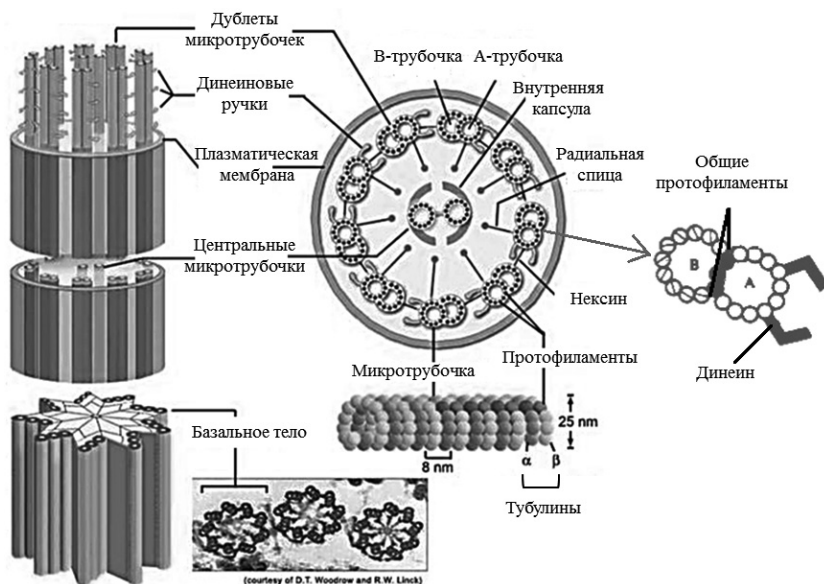


Рис. 26. Схема строения аксонемы жгутика в продольном и поперечном срезах и дуплета с общими протофиламентами

Выше мы уже описывали структуру и функции микротрубочек в разделе «Покровы тела протистов». Однако следует добавить, что каждый дуплет состоит из полной микротрубочки А с 13 протофиламентами и прилегающей к ней неполной микротрубочки В с 10 протофиламентами так, что у них 3 протофиламента общие. Каждая м/т А несет по паре динеиновых («ручек»), которые направлены к м/т В из соседнего дуплета. От центральной трубочки отходят радиальные спицы, которые направлены к дуплетам. Дуплеты же связаны между собой нексиновыми мостиками, которые

соединяют А-трубочку одного дуплета с В-трубочкой соседнего. Аксонемы образованы более чем 250 белками. Кончик жгутика может быть тупым или острым (то есть вытянута в акронему – тонкий бичевидный отросток). В первом случае периферические и центральные микротрубочки одной длины, а во втором – имеются только пары центральных м/т, которые покрыты плазмолеммой.

Кроме аксонемы в жгутиках может присутствовать параксиальный тяж, который состоит из микрофиламентов и тянется вдоль всего жгутика (рис. 27). Такая структура характерна для эвгленовых (Euglenoidea), трихомонад (Trichomonadea), пединеллид (Pedinellales), динофитовых (Dinoflagellata), кинетопластид (Kinetoplastea).

Переходная зона представляет собой место выхода жгутика из клетки и характеризуется, как правило, наличием поперечной пластинки, в центре которой имеется утолщение – аксосома.

Кинетосома имеет структуру полого цилиндра, который образован девятью триплетами микротрубочек, из которых к периферическим дуплетам присоединяется С-трубочка, имеющая общие протофиламенты с В-трубочкой (по аналогии с А- и В-трубочками в аксонеме жгутика/реснички) (см. рис. 26). Центральные м/т упираются в аксиальную гранулу. Кинетосомы часто связаны между собой фибриллярными мостиками и окружены электронно-плотным веществом. В теле животного они располагаются параллельно друг другу, но у некоторых зеленых водорослей наблюдается антипараллельное расположение, т.е. развернутое под углом 180°.

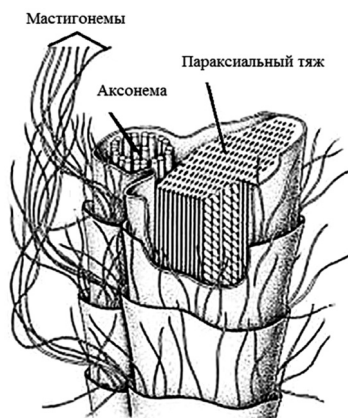


Рис. 27. Схема организации жгутика Эвгленовых с параксиальным тяжом

Кинетосома переходит в корешковую систему, которая либо начинается в слое аморфного вещества глубоко в клетке, либо состоит из фибрилл и микротрубочек, соединенных короткими фибриллярными связками. Функция данной структуры – это закрепление жгутика в клетке. Нет жгутиков/ресничек, не имеющих корешки, так как при ударе/биении базальные тела испытывают сильное механическое усилие, поэтому им нужно быть крепко закрепленными глубоко в клетке. Микротрубочковые корешки выполняют также цитоскелетную функцию, поддерживая форму клетки (свойственно, например, для *Kinetoplastea*). У ресничных инфузорий гомологию корешковой системы выполняет такой комплекс, как кинетида (включает в себя ресничку, кинетосому и фибриллы), которая характеризуется наличием трех корешков: фибриллярного (кинетодесмальный филамент – направляется в сторону переднего конца клетки) и двух микротрубочковых (трансверсальная фибрилла (направо) и постцилиодесма (отходит от кинетосомы назад)), участвующие в координации ресничек (рис. 28).

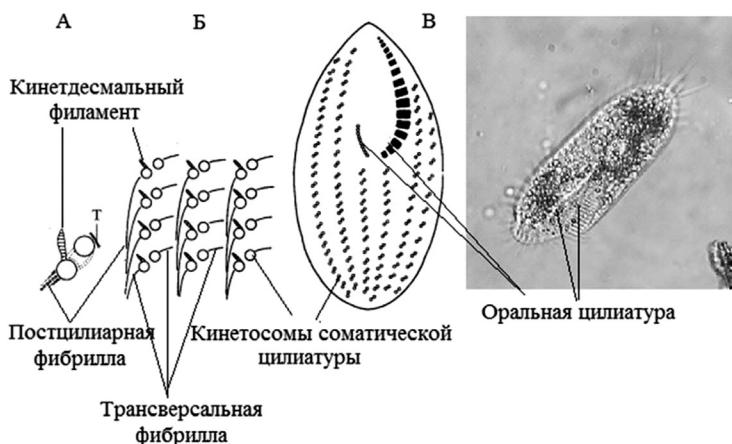


Рис. 28. Схема организации кинетиды и кинетома и инфузорий (Карпов, 2001): А – структура соматической кинетиды; Б – строение соматических кинет; В – кинетома (соматическая и оральная цилиатура)

Относительно механизма работы жгутика/реснички полагают, что их изгибание связано с присоединением двух динеиновых отростков микротрубочки А к соседним микротрубочкам В в периферических фибриллах. Данный процесс сопровождается гидролизом АТФ, при этом м/т скользят друг относительно друга, приводя структуру в движение. При этом ключевая роль в данном механизме отводится динеиновым ручкам, именно они генерируют усилие в ресничке и жгутике. Так, в состоянии покоя она расположена перпендикулярно обоим дуплетам и прикреплена обоими концами, но когда АТФ связывается с динеином, ручка быстро открепляется от В-трубочки и сильно сгибается. При гидролизе АТФ ручка вытягивается вниз под углом 40° , но, когда уходят продукты гидролиза (АДФ+Ф), расправленная ручка прикрепляется к новому сайту. Затем весь процесс повторяется заново, причем с высокой скоростью (≈ 50 раз в секунду). Было установлено, что для работы жгутика/реснички необходимо присутствие ионов Mg^{2+} и что направление биения определяется присутствием ионов Ca^{2+} . Плавное изгибание данных органоидов движения является результатом сглаженной работы различных ручек на разных дуплетах.

Что касается движения безжгутиковых *Euglenida*, то предполагают, что они обладают особым типом движения – метаболией. Пока данный механизм до конца не исследован, но на основе статистических методов и огромного количества наблюдений была разработана математическая модель, в которой ключевую роль играет скольжение мембраны за счет деформаций клетки.

1.1.3. Транспортные системы протистов

Протисты получают необходимые для жизни вещества различными способами: либо синтезируют их из внешней среды, перерабатывая энергию солнца (автотрофы), либо

поглощают готовое органическое вещество (гетеротрофы), которое попадает в организм животного двумя способами: 1) пассивно (перенос вещества по градиенту концентрации и осуществляется без затрат энергии) – посредством *диффузии* (транспорт веществ из области с высокой к низкой концентрации) и *осмоса* (диффузия воды из области с меньшей концентрацией солей в область более высокой их концентрации); 2) активно (перенос вещества белками-переносчиками против градиента концентрации происходит с затратой энергии) – относятся: *ионные насосы* (транспорт ионов через белки-каналы в мембране (Na-K насос)); *мизоцитоз* (поглощение клеточного содержимого жертвы (цитоплазмы со всеми ее органоидами) при протыкании ее покрова с помощью растягивающегося трубковидного хоботка, такой способ характерен для *Peridiniopsis*, *Gymnodinium*); *фагоцитоз* (поглощение твердых частиц пищи); *пиноцитоз* (поглощение капель жидкости с растворенными в ней веществами). Причем провести четкую границу между фагоцитозом и пиноцитозом не всегда возможно, т.к. с током жидкости происходит поглощение очень мелких частиц, но известны случаи образования пиноцитозных каналов и пиносом у амёбы обыкновенной. Данный феномен четко отличает эти два процесса. Выше в первом разделе на рисунке 13 представлена схема трофической специализации эукариот, где показано, что кроме фототрофов и гетеротрофов имеются организмы со смешанным питанием – миксотрофы. Но также встречаются амфитрофы – организмы, которые в зависимости от условий могут питаться то как автотрофы, то как гетеротрофы. Однако в пищевой специализации Protista выделяют еще одну группу – осмотрофы, которые получают питательные вещества путем активного транспорта через клеточную мембрану (характерно для паразитических протистов и гетеротрофных эвгленид *Euglenida*). Для «активного

поглощения» в процессе эволюции выработались **специализированные органы** – *ротовые аппараты* (палочковый аппарат (состоит из пучков, микротрубочек, которые соединены друг с другом поперечными мостиками, и данная конструкция имеет вид трубки), перистом (хорошо выраженный оральный аппарат, который состоит из перистомального углубления (вестибулума), в нем может располагаться волнообразная перепонка. На дне вестибулума имеется отверстие, которое ведет в глотку, а она открывается в эндоплазму ротовым отверстием, где и происходит формирование пищеварительных вакуолей. В предротовой полости (глотке) на противоположных полюсах располагаются такие кинеты, как пеникулюсы (peniculus) и парорале (parogae), которые формируют направление тока воды со взвешенными веществами к ротовому отверстию) или их функцию выполняют *микропоры* (которые можно назвать цитостомы) как постоянные структуры, через которые осуществляется поступление веществ в клетку (рис. 29).



Рис. 29. Схема организации представителей супергруппы SAR:
 А – Токсоплазма (*Toxoplasma*); Б – Инфузория (*Ciliophora*)

Так через микропоры поступают питательные вещества для следующих групп: Coccidiasina, Gregarinasina, Aconoidasida (*Babesia*, *Plasmodium*), т.е. характерны для альвеолатных паразитов, входящих в подтип Apicomplexa (по К. Хаусману и др., 2010).

Хорошо выраженным ротовым аппаратом обладают Ciliophora. По способу поступления пищи разделяют на две группы: 1) фильтраторы, которые за счет ресничек и мембранелл создают ток воды, приносящий им пищевые компоненты, отбор частиц идет в оральной зоне, а у некоторых представителей подтипа Примнезиомонады *Prymnesiomonada* (морские жгутиконосцы) функцию собирания и захвата пищевых компонентов выполняет гаптомема, которая также играет важную роль в адгезии и локомоции (рис. 30);

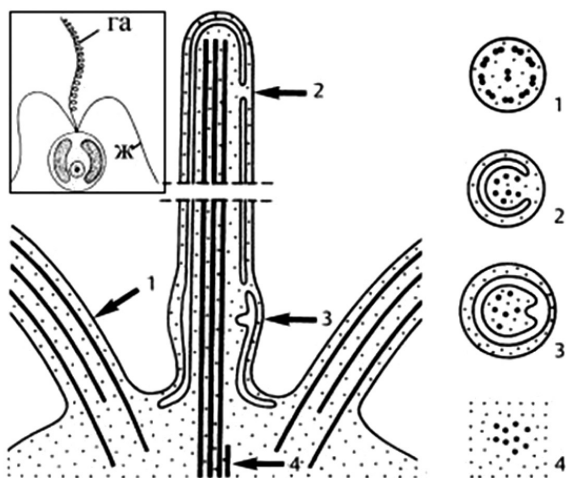


Рис. 30. Схема апикальной части клетки с гаптомемой (2–4) между двумя жгутиками (1) (Hausmann, 1996)

2) плотатели, которые имеют ротовой аппарат, способный сильно растягиваться, т.к. данные организмы в качестве компонентов питания используют других крупных одноклеточных организмов (например, инфузории рода *Didinium*, ко-

которые питаются инфузориями рода *Paramecium*, при встрече хищник выстреливает специальные структуры – токсицисты, которые содержат вещество, парализующее работу жгутиков жертвы, и *Didinium* спокойно ее поглощает через цитостом, который способен сильно растягиваться (этот процесс был описан еще в 1873 г. Г. Бальбиани (Balbiani)) (рис. 31). Как правило, представители, входящие во вторую группу, очень медлительны и не способны догнать жертву, поэтому в качестве вспомогательных структур они имеют токсицисты. Эти экструсомы содержат структурное вещество, которое либо убивает, либо парализует жертву.

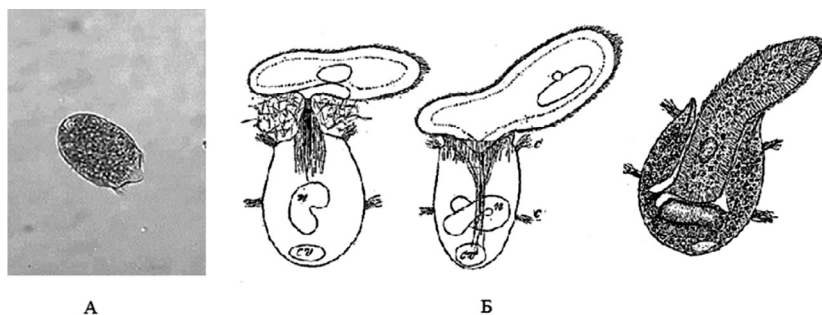


Рис. 31. Схема поглощения инфузории рода *Didinium* другой инфузурии рода *Paramecium*: А – *Didinium nasutum* (Muller, 1773) в световой микроскоп; Б – процесс атаки и поедания

Также органеллами захвата являются щупальца (например, хищные сосущие инфузории подкласса Suctoria, для которых свойственен неподвижный образ жизни и которые характеризуются наличием сосательных трубочек) (рис. 32). По своей структуре щупальца гомологичны цитофарингальной корзиночке. В щупальце не питающейся хищной инфузории обнаружены актиноподобные микрофиламенты и микротрубочки, последние расположены в виде спирали. При захвате пищевого компонента пластины раздвигаются, что приводит к сокращению щупальца. При этом покровы жертвы

разрываются, но так как прилегание их плотное (жертвы и щупальца), цитоплазма не вытекает. Далее по наружной трубке щупальца центробежно перемещаются пузырьки (вакуоли), которые сливаются с мембраной, и происходит формирование пищеварительной вакуоли. Мембрана головки щупальца начинает впячиваться внутрь, создавая отрицательное давление, что приводит к быстрому опустошению клетки жертвы. Когда мембрана доходит до проксимального конца трубки, от нее отшнуровывается пищеварительная вакуоль.

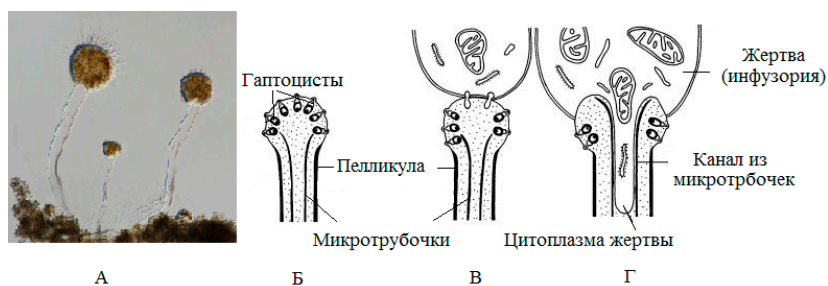


Рис. 32. Схема процесса питания сосущих инфузорий подкласса *Suctoriozoa* (Sleigh, 1989): А – солнечнико-подобные суктории семейства *Ephelotidae*; Б – дистальный конец щупальца суктории с головкой; В – момент контакта с жертвой; Г – всасывание цитоплазмы жертвы

Процесс пищеварения у гетеротрофных организмов протекает одинаково, но имеются специфические особенности в зависимости от сложности организации. Так, например, для голых амёб и некоторых жгутиконосцев рода *Trichonympha* (одноклеточные анаэробные парабазалии отряда *Hypermastigia* из крупной клады *Excavata*) пищеварительные вакуоли образуются в результате инвагинации плазматической мембраны. Предполагают, что в данном процессе принимает участие актино-миозиновый комплекс. У саркодовых с аксоподиями пищеварительные вакуоли формируются довольно сложно. Так, изначально происходит прилипание жертвы к аксоподии за счет кинетоцисты. Затем

происходит формирование крупной вакуоли за счет быстрой трансформации плотных гранул, которые лежат под плазматической мембраной. Их содержимое разрыхляется, они увеличиваются в размере, формируя пузырьки, которые сливаются друг с другом и выстраивают крупную, окружающую пищевой компонент, пищеварительную вакуоль (рис. 33).

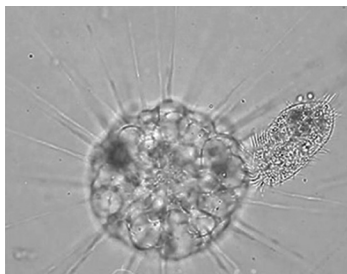


Рис. 33. *Actinophrys sol*
ноймал *Stylonychia*

Для организмов, имеющих постоянную форму тела, пищеварительная вакуоль образуется благодаря транспортной системе, которая доставляет готовую мембрану к месту формирования вакуоли (дно ротового аппарата). К такой системе относятся мелкие пузырьки (внутриклеточные органеллы везикулы, которые являются инструментом клетки и обеспечивают процессы метаболизма, транспорта веществ и хранение ферментов). У инфузорий данные везикулы присутствуют в цитоплазме, поэтому она может питаться, пока они не закончатся. Образуются они в аппарате Гольджи и содержат пищеварительные гидролитические ферменты, такие везикулы называются первичные лизосомы. Именно они устремляются к цитостому вдоль лент микротрубочек, где сливаются с мембраной пищеварительной вакуоли, обеспечивая тем самым ее рост. Таким образом, пищеварительная вакуоль – это первичная лизосома + фаго- или пиноцитарная вакуоль. Весь этот процесс четко координирован.

После отшнуровывания вакуоли от мембраны ее рН становится кислой, что приводит к запуску гидролитических ферментов. В процессе переваривания выделяют четыре стадии:

1. Отшнуровывание вакуоли. При этом она имеет неровную мембрану, от которой отделяются мелкие везикулы, что приводит к уменьшению ее площади. Предполага-

ют, что также из вакуоли через полупроницаемую мембрану посредством осмоса выходит большая часть жидкости в цитоплазму клетки. Однако данный механизм до конца неясен. В эту стадию одновременно с процессом отделения везикул в пищеварительную вакуоль встраиваются ацидосомы, которые снижают рН пузырька до 1.4. Эта фаза важна для умерщвления и денатурации белков жертвы.

2. Фагоацидосома – связана с подходом и присоединением к стенке вакуоли лизосом.

3. Фаголизосома – происходит слияние лизосом с вакуолью, что приводит к быстрому увеличению ее объема до первоначального. На этой стадии происходит переваривание пищевого комка. При этом к вакуоли подходят дополнительные лизосомы и происходит удаление отделяющихся в форме мелких пузырьков веществ. Ее рН становится 7.5–8.0, что, вероятно, вызвано секрецией в вакуоль щелочных соков. Секрет, поступающий в вакуоль во время щелочной фазы, содержит протеазы (сходны с трипсином хордовых), карбогидразы и липазы. Пищеварение в данной среде происходит довольно быстро.

4. Дефекационная вакуоль – непереваренные остатки пищи посредством экзоцитоза выводятся наружу. В этих вакуолях рН становится почти нейтральной, ферментативная активность отсутствует. В процессе дефекации содержимое вакуоли извергается наружу. При этом данный процесс у *Rhizopoda* напоминает обратный процесс фагоцитоза, т.е. вакуоль сливается с плазмалеммой и опорожняется. У *Ciliophora* он происходит в специальной зоне клетки – цитопрокт (цитопинг), где вакуоль может подойти в плотную к плазмалемме, т.к. именно в этом месте отсутствуют кортикальные структуры (рис. 34).

На каждом из этих этапов происходит изменение мембраны пищеварительной вакуоли, что связано с последующим распознаванием мембраны разных антигенов и рециклингом.

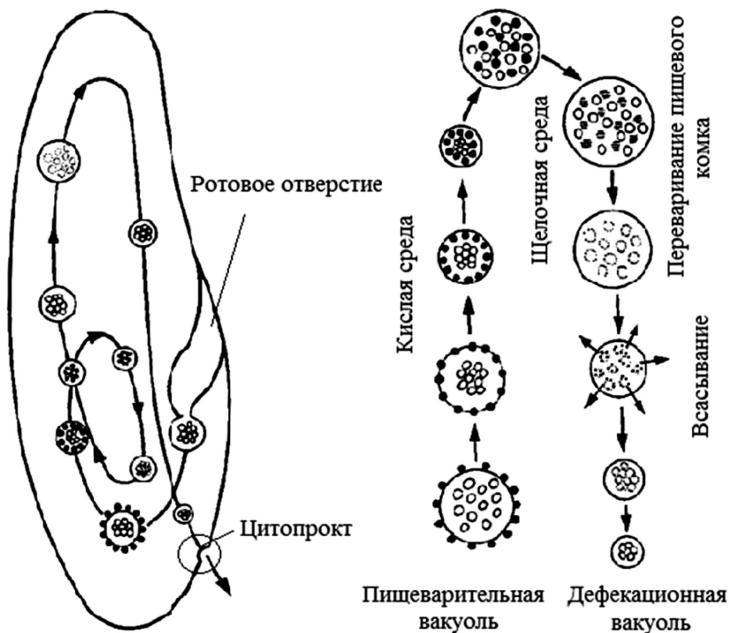


Рис. 34. Схема внутриклеточного пищеварения у *Paramecium caudatum*: А – путь пищеварительной вакуоли в ходе цикла; Б – изменение пищеварительной вакуоли в процессе переваривания

В эндоплазме разных протистов присутствуют резервные питательные вещества, которые используются в процессах метаболизма. Как правило, это высокомолекулярные углеводы – полисахариды и липиды. У фотосинтезирующих простейших парамилон – это близкое по химическому составу к крахмалу вещество, которое является производным глюкозы. Откладывается оно в виде мелких зерен крахмала.

К транспортной системе у пресноводных форм протистов также относятся сократительные вакуоли, которые выполняют осморегуляторную функцию. Кроме этого, она выводит продукты обмена и предполагают, что через сократительную вакуоль могут активно выделяться катионы натрия и кальция. Осморегуляция играет важное значе-

ние, т.к. простейшие вынуждены выводить наружу избыток жидкости из организма, которая поступает в результате осмоса извне. Связано это с тем, что цитоплазма более осмомолярна (она имеет высокую концентрацию ионов) по сравнению с жидкостью окружающей среды, т.е. окружающая среда является по отношению к организму гипотоничной. В изотоничной среде данный процесс, как правило, отсутствует, поэтому у морских простейших сократительные вакуоли отсутствуют. Однако у солоноватоводных протистов они имеются, кроме того, в зависимости от среды, в которую помещают животное, у него может либо появляться, либо исчезать сократительная вакуоль. Таким образом, организмы, которые адаптированы к изменению осмомолярности, поддерживают цитозоль всегда в гипертоничном (внутреннее давление клетки всегда повышено) состоянии по отношению к среде. Так, например, фаготрофный свободноживущий кинетопластид *Bodo saltans* Ehrenberg, 1832 при переносе из пресной воды в соленую утрачивает сократительную вакуоль, а если его поместить обратно в пресную среду обитания, то он снова приобретает данный органоид. Частота сокращений вакуолей разнообразна от нескольких секунд (*Paramecium caudatum*: 5–10, а при t 16°C пульсация осуществляется примерно через 20–25 с) до несколько десятков минут (*Spirostomum*: 30–40). В цикле их работы выделяют 2 периода: *диастола* (медленное наполнение органоида водой) и *систола* (быстрое изливание содержимого во внешнюю среду посредством сокращения). Механизм сокращения ее до конца не выяснен, однако имеются данные, что опорожнение сократительной вакуоли происходит под воздействием внутриклеточного давления. Тем не менее имеются доводы согласно собственного момента сократимости вакуоли, которые связаны с тем, что на ее периферии имеется актин и миозин, а перед систолой она немного округляется и сжимается, что приводит к натя-

жению мембраны примерно в 35 раз. Натяжение необходимо для слияния с плазмалеммой.

По структуре сократительная вакуоль включает сам резервуар, спонгиом и пору, которая соединяет органоид с окружающей средой. У инфузорий резервуар связан с радиально расположенными ампулами, которые переходят в длинные узкие каналы, окруженные системой трубочек и пузырьков – спонгиоплазмой (проводящая система) (рис. 35).

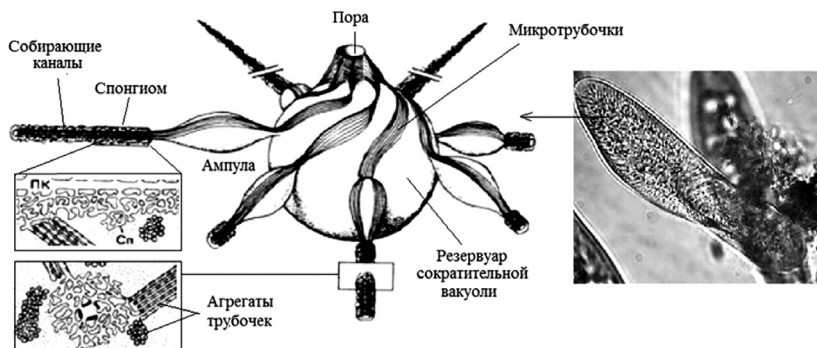


Рис. 35. Комплекс сократительной вакуоли *Paramecium caudatum* (Hausmann and all, 2010)

Трубочки украшены грибовидными структурами, которые, по-видимому, и выполняют транспорт воды в сократительные вакуоли (против градиента концентраций). Процесс отделения жидкости еще не до конца понятен, но имеются предположения, что грибовидные тела являются протонными помпами, то есть через них закачиваются протоны в полость трубочек спонгиома, где они замещаются другими ионами. Это приводит к гипертоничности и обеспечивает поступление воды в полость сократительной вакуоли за счет осмоса. Путь, по которому продвигается излишек жидкости из тела протиста в окружающую среду, представлен на схеме (рис. 36). Причем вся структура расположена в передней и задней частях клетки животного.

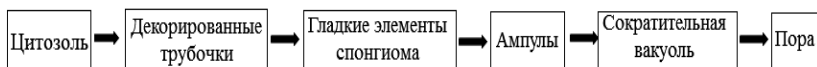


Рис. 36. Схема пути излишек жидкости из клетки протиста в окружающую среду

Типы спонгиома

1. Простейший, или везикулярный – многочисленные мелкие пузырьки окружают большую вакуоль (характерен в основном для протистов с нефиксированным положением сократительной вакуоли – для амёб и некоторых жгутиковых (например, *Euglena viridis* Ehrenberg, 1832; *Trachelomonas hispida* Stein, 1878)). Такие спонгиомы состоят из двух типов пузырьков: имеющие гладкую мембрану (обеспечивают увеличение и уменьшение мембраны сократительной вакуоли) и опушенные (предположительно клатрином, участвующие в отделении воды из цитозоля).

2. Трубоччатый (у некоторых амёб и жгутиконосцев, а также большинства инфузорий) устроен довольно сложно, для него характерны постоянные трубочки, связанные с сократительной вакуолью (см. рис. 35).

Излияние вакуоли (слияние ее с плазмолеммой) может происходить у большинства амёб в любом месте, но чаще всего это происходит в районе уроида путем экзоцитоза. Для некоторых жгутиковых (*Euglena viridis*) при систоле содержимое сократительной вакуоли изливается в довольно крупный резервуар, который сообщается с наружной средой при помощи узкого канала (воронки), открывающегося наружу на переднем конце тела животного. Постоянные выводящие поры характерны для инфузорий, имеющих кортекс. Сопровождается данный процесс падением электрического потенциала мембраны сократительной вакуоли, связанного с тем, что протонные насосы отсоединяются от вакуоли перед открытием поры.

У динофлагеллят Dinoflagellata (надтип Alveolata) вместо сократительной вакуоли имеются пузулы, которые рас-

положены в основании жгутиков, постоянно сообщаются с внешней средой. Именно им отводится осморегуляторная роль, но доказательств данной функции пока что нет. Они представляют собой трубковидную ветвящуюся инвагинацию клеточной мембраны, которые тесно связаны с системой внутриклеточных вакуолей (рис. 37).

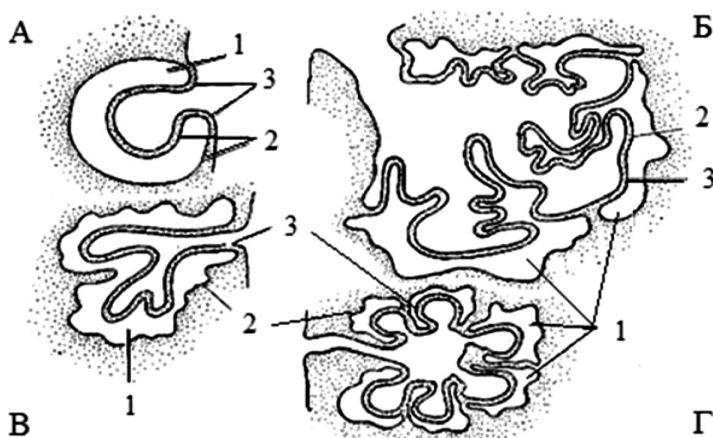


Рис. 37. Различные типы пузырей динофлагеллят *Dinoflagellata*:
 А – простая мешковидная; Б – мешковидная с инвагинациями;
 В – простая трубчатая; Г – собирательная 1 – вакуоль с клеточным соком; 2 – тонопласт; 3 – цитоплазматическая мембрана

1.1.4. Энергетические системы протистов

За обеспечение энергией клетки отвечают митохондрии, которые являются двумембранными структурами: внешняя мембрана гладкая, а внутренняя образует выросты – кристы, увеличивающие общую площадь органоиды. В матриксе митохондрии находятся ферменты, рибосомы, ДНК и РНК. Функция данных структур сводится к образованию молекулы аденозинтрифосфата АТФ (для этого используется энергия, выделяющаяся при окислении органических соединений (окислительного фосфорилирования)).

Кристы в клетках одноклеточных имеют вариации (морфотипы): трубчатые, пластинчатые, пузырьревидные, но имеется вариант трубчатых крист – это ампуловидные (рис. 38).

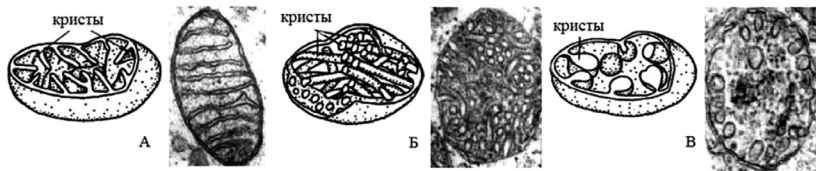


Рис. 38. Морфотипы крист в митохондриях: А – пластинчатые; Б – трубчатые; В – пузырьревидные (дискоидальные)

У всех протистов, имеющих митохондрии в цитоплазме, имеются пероксисомы, тельца круглой формы, в которых заключен компактный гомогенный матрикс. В них повышенное содержание оксидаз, которые продуцируют H_2O_2 , каталазу и ферменты глиоксилатного цикла. Для кинетопластид характерно наличие гликосом – играют важную роль в утилизации глюкозы, кроме этого, они содержат ферменты, участвующие в гликолизе и пиримидиновом синтезе.

Многие виды, проживающие в условиях дефицита кислорода, вместо митохондрий имеют гидрогеносомы (которые являются «вырожденными» митохондриями) или митосомы, которые также, как mitochondria, выполняют энергетическую функцию (рис. 39). Первые научились получать энергию без кислорода, на выходе производя водород, а вторые – потеряли все функции, кроме нескольких ферментов (см. ниже). Амитохондриальные протисты (Oxymonada, Parabasalia, Diplomonadida, Entamoeba, Pelobiontea) окисляют пируваты ферментом пируват-ферродоксин оксиредуктазой, синтезируют АТФ исключительно в ходе гликолиза и субстратного фосфорилирования. Данные организмы часто называют ферментирующими, т.к. они не способны в процессе окисления органического субстрата образовывать двуокись углерода и воды.

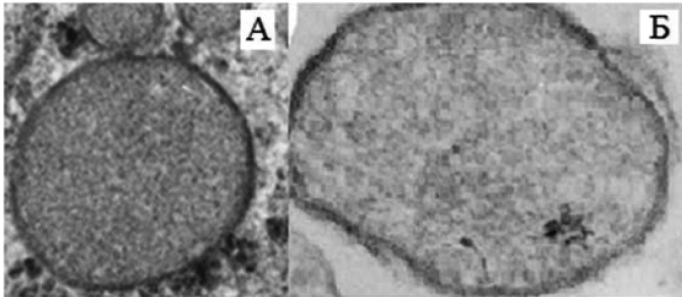


Рис. 39. Клеточные органеллы амитохондриальных организмов:
 А – гидрогеносомы *Neocallimastix patriciarum*;
 Б – митосома *Entamoeba histolytica*

Гидрогеносомы обнаружены у многих организмов, таких как Trichomonadida, Hypermastigida, Chytridiomycota, анаэробных цилиат, некоторых жгутиконосцев. А у амeboфлагелляты *Psalteriomonas lanterna* Broers et al, 1990 имеются и митохондрии, и гидрогеносомы (образуют объемный комплекс, состоящий из множества отдельных, уложенных друг на друга гидрогеносом, а на стадии жгутиковых клеток отдельные гидрогеносомы окружены 1–2 цистернами грубого эндоплазматического ретикулума). Данные клеточные органеллы представляют собой небольшие пузырьки, ограниченные от цитоплазмы либо одной, либо двумя мембранами, в которых содержатся ферменты, окисляющие пируваты, малаты с освобождением молекулярного водорода, играющего важную функцию в анаэробном метаболизме. Именно наличие молекулярного водорода H_2 дало название органеллы.

Митосома в качестве органеллы описана у *Entamoeba histolytica* Schaudinn, 1903, *Giardia lamblia* Lambl, 1859. Они имеют двойную мембрану. Современные исследования показывают, что митосомы играют важную роль в сборке кластера Fe-S (белки: фратаксин (frataxin), цистеин десульфуреза (cysteine desulfurase), Isu1 и митохондриальный Hsp70).

У фотосинтезирующих протистов имеются такие пла­стиды, как хлоропласты, а у бесцветных гетеротрофов – лей­копласты. Первые участвуют в процессе фотосинтеза и об­наружены у протистов, имеющих жгутик, а также встре­чаются у амёб и инфузорий в процессе симбиотического су­ществования. У многих эукариотических водорослей в хро­матофоре имеются плотные образования – пиреноиды, в ко­торых находятся скопления питательных веществ, и они яв­ляются зоной с наиболее активно протекающим процессом фотосинтеза (рис. 40). Для криптонад в качестве запасно­го продукта образуется крахмал, который не откладывается в перипластидном пространстве хлоропласта, что не свой­ственно водорослям. Лейкопласты же характерны для гете­ротрофных хризомонад (*Chrysomphyceae*) и располагают­ся обычно в перинуклеарном пространстве ядра и выполня­ют такие важные функции, как синтез аминокислот и ути­лизация липидов. Разновидностью лейкопласта у предста­вителей, входящих в *Alveolophyceae*, является апикопласт, ко­торый представляет собой крупную вакуоль с гетерогенным содержимым. По современным результатам исследова­ния установлено, что данная структура имеет 4 мембраны и не­сет в себе ген *rbsS* и является, вероятнее всего, редуцирован­ным хлоропластом водорослей.

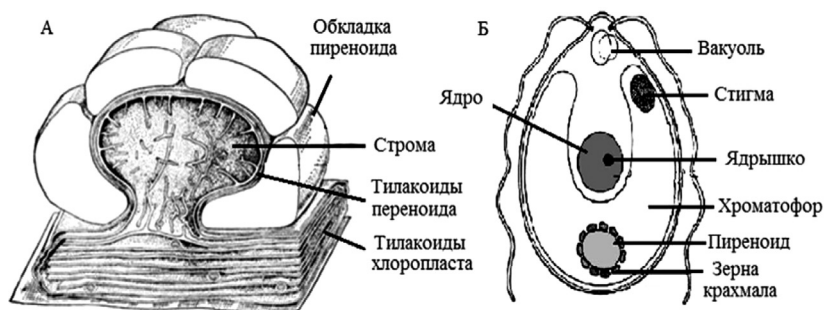


Рис. 40. Схема строения пиреноида *Rhodophyta* (А) и *Chlorophyta* (на примере *Chlamydomonas*) (Б)

Хлоропласты отделены от цитоплазмы клетки двумя (Rhodophyta, Chlorophyta), тремя (Euglenophyta, Dinophyta) или четырьмя (Ochromytophyta) мембранами, внутренняя мембрана образует впячивания (тилакоиды), на поверхности которых имеются светособирающие пигменты. Тилакоиды чаще собраны в стопки – ламеллы или граны, что увеличивает продуктивность пластиды (рис. 41). Они, в зависимости от группы организмов, подразделяются на монотилакоидные у красных и сине-зеленых водорослей, двухтилакоидные у криптофитовых, трехтилакоидные и более у динофитовых, охрофитов, эвгленовых. У зеленых водорослей тилакоиды собраны в стопки, но имеют разную длину и количество, что напоминает граны высших растений.

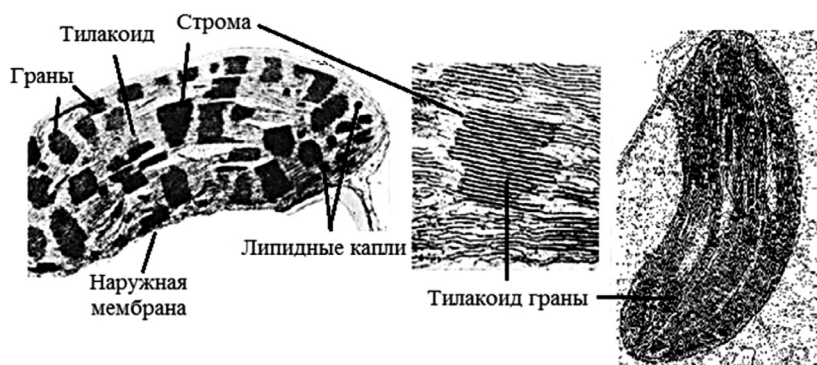


Рис. 41. Строение хлоропласта

Внутренняя часть хлоропласта – строма, или матрикс, в которой содержится хлоропластная ДНК и рибосомы прокариотного типа. В зависимости от группы организмов ДНК может иметь вид кольца (кольцевая для Ochromytophyta) или расположена по всей строме (для Rhodophyta, Chlorophyta, Dinophyta, Cryptophyta, эустигмафитовых микроводорослей).

Хлоропласты некоторых групп флагоеллят содержат глазок (стигму), который представляет собой скопление капель каротиноидов, расположенных вблизи основания жгутика.

Опыты с эвгленовыми и зелеными водорослями показывают, что его функция – фототаксис соответствующих одноклеточных организмов, т.е. он работает как фоторецептор.

Выделяют пять типов фоторецепторного аппарата:

1. Хлорофитный тип – глазок не связан со жгутиком. Он состоит, как правило, из нескольких слоев липидных глобул внутри хлоропласта, которые содержат в себе специфические каротиноиды, белок-рецептор – родопсин. Снаружи он покрыт мембранами плазмалеммы и пластида, которые в этой части содержат внутримембранные частицы. Мембраны глазка с помощью фибрилл плотно примыкают друг к другу. Чаще всего такой тип глазка в организме протиста располагается под покровами его тела в средней части клетки, реже в передней и задней.

2. Криптофитный тип характерен для криптононад. Глазок расположен в коническом участке хлоропласта и состоит из большого числа пигментных глобул, собранных параллельными рядами. Предполагают, что глазок состоит из фикобилинов (светособирающие фикобилипротеины), который может включать либо: фикоцианин (синий пигментный белок) или – фикозеритрин (красный фотосинтетический пигмент).

3. Эвгленоидный тип характеризуется более сложной структурой глазка, состоящего из парааксонемального тела жгутика, которое обращено к обогащенным каротиноидами глобулам под плазмалеммой боковой стенки жгутикового резервуара и прикрепленного к филаментам параксиального тяжа. Глобулы крупные и не упорядочены в гексагональные структуры. Фоторецепторами являются родопсин (светочувствительный пигмент, состоящий из соединения белка скотопсина и каротиноидного пигмента ретиналя), флавины/птерины (гетероциклические соединения).

4. Феофитный тип – парааксонемальное тело расположено в основании короткого жгутика и обращено в углубление на поверхности клетки, под которым внутри хлоропласта

локализуется глазок. Он состоит из глобул, расположенных в один слой сразу под мембраной хлоропласта, которая тесно контактирует с плазмалеммой. В лейкопласте глазок сохраняется. Данный тип глазка встречается у хризофитовых, бурых водорослей, ксантофитовых и некоторых гаптофитовых.

5. Эустигматофитный тип – парааксонемальное тело находится в основании опушенного жгутика (у других гетероконтов в основании гладкого органоида передвижения), а глазок представлен большим скоплением крупных гранул без мембран, которые расположены в апикальной части клетки. Глобулы глазка разной формы: одна крупная и имеет вид полумесяца, локализована непосредственно под плазмалеммой и вогнутой стороной направлена к парааксонемальному телу. Остальные глобулы округлой формы и не отражают синезеленый свет. Такой тип глазка характерен для эустигмафитовых, что создает их уникальность среди протистов.

6. Динофлагеллатный тип – у динофитовых строение глазков довольно разнообразно. В основном стигма располагается на вентральной поверхности клетки рядом с кинетосомой и тесно связана с сулькусом. Парааксонемальное тело отсутствует, но глазное пятно и продольный жгутик расположены в непосредственной близости друг с другом. По строению стигмы могут состоять из пяти глобул, которые свободно лежат в цитоплазме. А могут располагаться вне хлоропласта, но при этом окружены тремя мембранами (такая структура характерна для динофитовых, которые включают внутриклеточных симбионтов: криптофитов, зеленые и золотистые водоросли, бактерии). Динофлагелляты, содержащие апокаротиноидный пигмент (перидинин – который вместе с хлорофиллом-с и белками образует светособирающий комплекс (то есть выполняет функцию отсутствующих у SAR фикобилисом – это белковые комплексы полудисковидной или полусферической формы, которые прикреплены к мембранам тилакоидов)), имеют глазок из одного слоя глобул, который

расположен сразу же под мембраной хлоропласта. Наиболее сложная стигма (оцеллоид) представляет собой отдельную органеллу, которая состоит из системы линз (гиалосома) и фокусирующая свет на меланосоме (характерно для *Warnowia* sp) (рис. 42). Также для динофитовых характерен и другой вид глазка, состоящего из стопки мембран, содержащих правильно упакованные гранулы, локализованные в области сулькуса (формируются в хлоропласте).

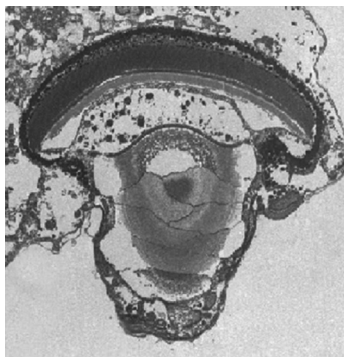


Рис. 42. Глазоподобная структура, характерная для Warnowia sp.

1.1.5. Ядерный аппарат и размножение протистов

Ядра протистов характеризуются стандартным строением для всех эукариот, однако их количество в клетке может быть различным. Так, большинство протистов обладают одним ядром, однако встречаются организмы среди одноклеточных форм, имеющие много идентичных ядер, число которых может достигать до нескольких сотен (это гомакариотные одноклеточные: некоторые солнечники, многоядерная амеба *Chaos*, миксомицеты, опалины). У некоторых таксонов наблюдается в стадиях жизненного цикла изменение по количественному составу ядер, так, например, у *Coccidia* спорозоиты и мерозоиты имеют по одному ядру, а шизонты и микрогамонты имеют по много ядер. Аналогичное явление характерно для фораминифер: гамонты – одноядерные, а агамонты – многоядерные.

Для инфузорий, акантарий, миксоспоридий и фораминифер характерны ядра разных типов, которые выполняют разные функции (данное явление носит название ядерный дуализм). Таких протистов именуют гетерокариотными, или гетероморфными. Однако у некоторых одноклеточ-

ных дифференцировка ядер на макро- и микронуклеус наблюдается в определенные жизненные стадии. Так, например, для *Acantharea* перед стадией инцистирования происходит разделение полиплоидного ядра сначала на соматические, а уже из оставшегося вторичного ядра в результате многократного деления возникают генеративные, количество которых может достигать несколько сотен.

Число хромосом у разных видов простейших варьирует в широких пределах: они могут быть гаплоидными – 2–4 и до 125 (большинство жгутиковых и апикомплекс), и диплоидными – до 500. Кроме того, имеются ядра с кратным набором увеличения числа хромосом – полиплоидные (характерно для ядер некоторых радиолярий и макронуклеуса инфузорий).

Данное явление – прогрессивный путь эволюции на клеточном уровне. Установлено, что геном инфузории *Tetrahymena thermophila* содержит около 27 500 тысяч генов (рис. 43). У нее, как и у других инфузорий, имеется два клеточных ядра – микронуклеус, содержащий две копии генома (пять пар хромосом), и макронуклеус с многократно дублированным геномом (несколько сотен хромосом). Микронуклеус (генеративное ядро) бережно хранит наследственный материал для передачи следующим поколениям, но его гены практически не работают, т.е. лишены экспрессии. Гены макронуклеуса (соматическое ядро), наоборот, активно работают (то есть транскрибируются: считываются и используются для синтеза белков), но они не передаются последующим поколениям. Эксперименты показали, что инфузории могут жить без микронуклеуса, а вот без макронуклеуса быстро погибают.



Рис. 43. *Tetrahymena thermophila*

Для простейших характерно как бесполое, так и половое размножение (рис. 44).

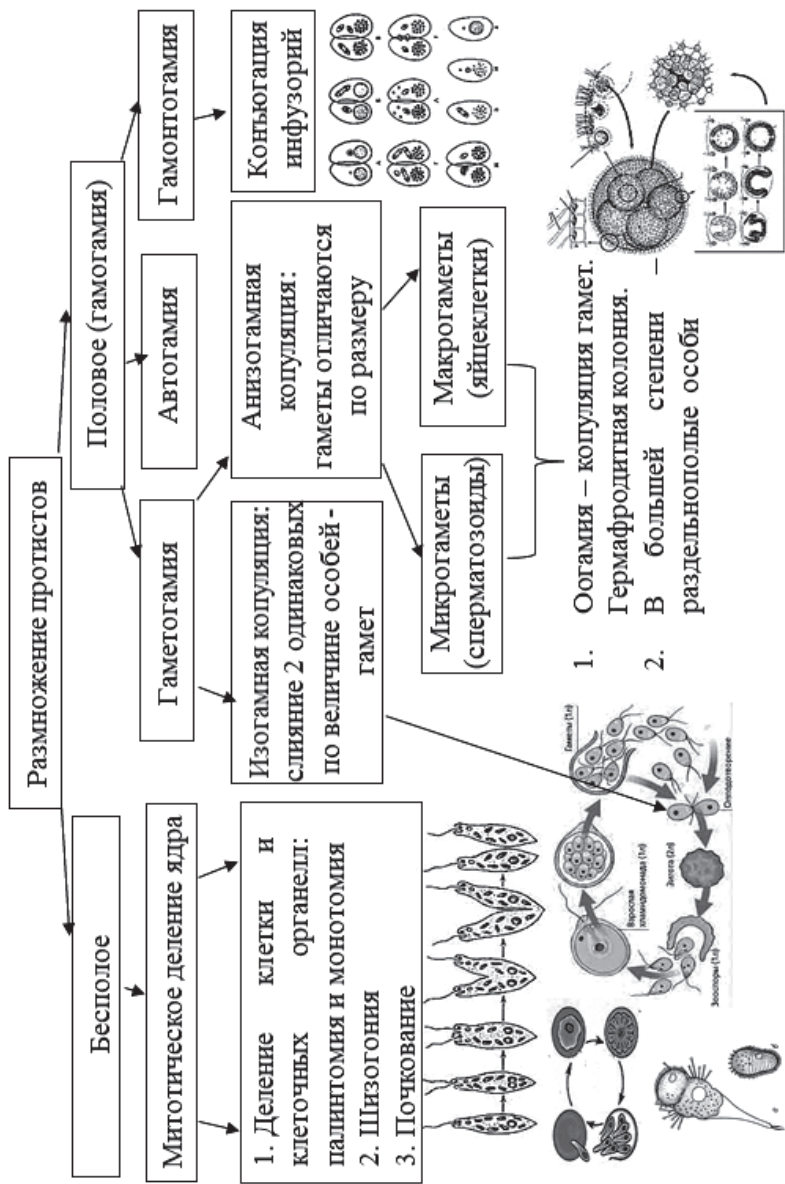


Рис. 44. Общая схема разных типов и способов размножения протистов

В основе бесполого типа размножения лежит митотическое деление ядра, при котором происходит правильное равномерное распределение хромосомного материала между дочерними клетками. Причем процесс митоза у простейших протекает так же как и у многоклеточных, но встречаются исключения. Так, например, у некоторых *Euglenida* ядерная оболочка может сохраняться на протяжении всего периода кариокенеза, отсутствует типичная для митоза стадия метафазы (хромосомы располагаются по центральной оси клетки, а центральная экваториальная пластина вдоль оси ядра не формируется), а веретено деления проходит вне ядра, ядрышко сохраняется.

Выделяют следующие способы бесполого размножения.

1. Деление на две клетки или множество клеток – это преобладающий способ размножения, для которого характерно образование перетяжки либо в любом месте клетки (амебидные формы), либо в определенном месте (при сохранении полярности клетки характерен для форм, имеющих раковину, при этом надстройка раковины происходит зеркально, например, данный способ свойственен для пресноводной раковинной амебы *Euglypha alveolata* Dujardin, 1841) (рис. 45).

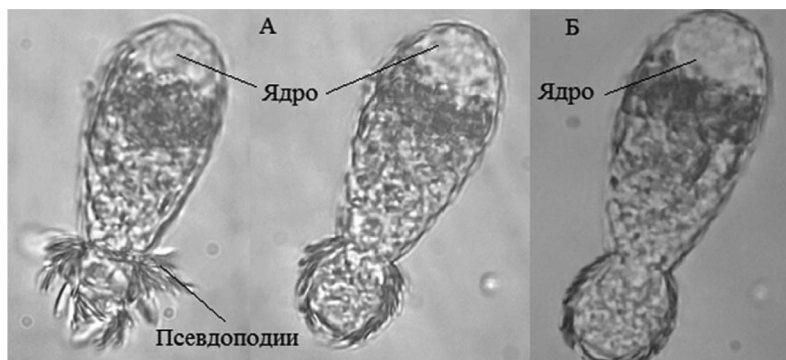


Рис. 45. Бесполое размножение пресноводной *Euglypha alveolata*:

А – образование цитоплазматической почки;

Б – деление ядра, скелетные пластинки образуют новую раковину

Жгутиконосцы делятся на две клетки *вдоль* их продольной оси от переднего конца тела к заднему. Такое деление сопровождается удвоением жгутиков, кинетосом и цитоскелетных элементов.

Поперечное деление характерно для инфузорий и сопровождается сложными морфогенетическими процессами: стоматогенез (образование нового ротового аппарата), образование второго цитопига (порошицы), удвоение сократительных вакуолей, увеличение кортикальной системы (рис. 46). Причем дочерняя клетка (протер) наследует старый набор органелл, а задняя клетка (описст) формирует данные структуры заново. Установлено, что в определение места плоскости деления участвуют Ca^{2+} и кальмодулин (белок, состоящий из 148 аминокислотных остатков).

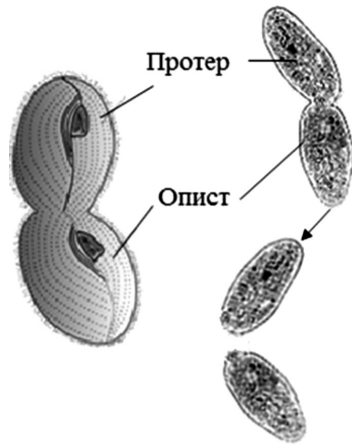


Рис. 46. Поперечное деление инфузорий с образованием двух одинаковых дочерних клеток

Для вольвокса *Volvocida* (по современной систематике является порядком зеленых водорослей) характерно ассиметричное деление. Колонии вольвоксов могут содержать специализированные клетки, называемые партеногонидии, способные к бесполому размножению. Происходит перпендикулярное поверхности шара митотическое деление этих клеток. В результате формируется пластинка, которая выворачивается, смыкается краями и образует дочерний шар. Дочерние клетки высвобождаются, разрастаясь и разрывая материнский организм. Таким образом, в процесс вегетативного размножения вольвоксов выделяют пять следующих стадий (рис. 52).

1. Стадия пластинки (гоническая стадия).

2. Стадия полого шара, передние концы клеток которого ориентированы вовнутрь.

3. Стадия выворачивания и образования ценобия с нормально ориентированными клетками (жгутиками наружу).

4. Стадия перехода дочерних ценобиев в полость материнского ценобия.

5. Стадия освобождения дочерних ценобиев (при разрыве стенок и гибели материнского ценобия *Coenobium* (колонии)).

Выделяют разные виды деления клеток: бинарное деление, или монотомия (гр. *monos* – один, единый, *tome* – отсечение), и палинтомия (гр. *palin* – повторение, *tome* – отсечение). Для первого вида характерно образование двух одинаковых дочерних клеток, которые приступают к процессу размножения только после того, как достигнут размеров исходного материнского организма. То есть – это деление надвое. О.М. Иванова-Казас (1975) выделяет в онтогенезе простейших, размножающихся путем монотомии, несколько периодов: 1) период деления, когда собственно зарождается два новых индивида; 2) период дифференциации, когда формируются все структуры, утраченные при делении; 3) период питания и роста, во время которого масса тела удваивается; 4) период подготовки к новому делению.

Для палинтомии характерен ряд последовательных делений, при каждом из которых образуются по две дочерние особи, которые не растут. В результате с каждым последующим делением клетки уменьшаются в размере. Они вступают в рост после завершения данного вида деления. Возникшие в результате палинтомии мелкие клетки (томиты) выполняют расселительную функцию. Данный способ размножения характерен для инфузорий *Astomatia* и *Apostomatia*, а также для жгутиконосцев (рис. 47).

Множественное деление (шизогония) характерно для представителей *Aricomplexa* и имеет важное биологическое значение: существенное увеличение численности паразита

и возможность заражения большего количества хозяев. При шизогонии сначала происходит несколько делений ядра, что приводит к многоядерности протиста (стадия многоядерного шизонта), а затем вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы, что приводит к распаду (плазмогония) на несколько десятков–сот клеток (особей – мерозоитов) (рис. 48).

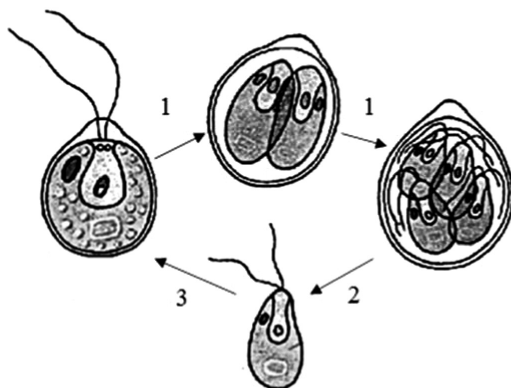


Рис. 47. Палинтомия у хламидомонады *Chlamydomonas*:
 1 – потеря жгутиков и образование зооспор;
 2 – выход зооспор; 3 – активный рост

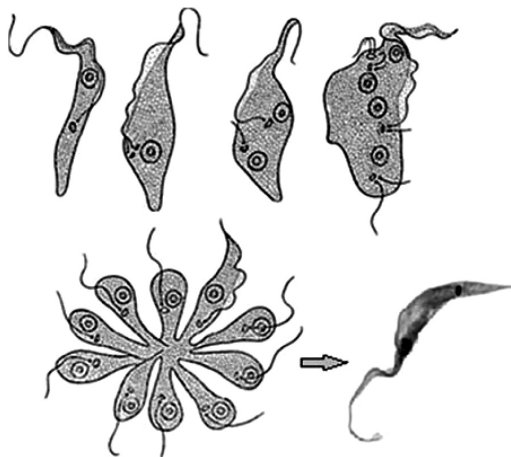


Рис. 48. Множественное деление *Trichomonas lewisi* Kent, 1880
 (Иванова-Казас, 1975)

2. Почкование – это отделение от материнской особи одной или нескольких мелких дочерних клеток. Данный процесс характерен для сидячих инфузорий. Его функция имеет важное экологическое значение – почки дифференцируются в бродяжек (у сосущих инфузорий Suctoria), которые представляют в жизненном цикле животных активную фазу (так как снабжены пояском ресничек) и, будучи свободноживущими формами, осваивают новое пространство (расселение вида и освоение новых экологических зон). Они приобретают родительскую форму после прикрепления к подходящему субстрату.

Выделяют следующие типы почкования сосущих инфузорий: наружное, или экзогенное (формирование наружного выроста родительской клетки, который потом отщепляется и становится самостоятельным организмом, и от родительской формы он получает фрагмент лопастного макронуклеуса и один микронуклеус), и внутреннее, или эндогенное (мелкая дочерняя клетка развивается в выводковой сумке, причем при развитии кольцевая борозда на апексе материнской формы отделяет осевую зону цитоплазмы, в которую заходит лопасть макронуклеуса, кроме этого, в особом кинетосомальном поле идет репликация кинетосом, из которых в последующем формируется цилиатура бродяжки) (рис. 49). Наружу она выходит через отверстие выводковой камеры, сквозь которые пролезает с трудом. Процесс внутреннего почкования с момента активности почек и прорастания бродяжки занимает в среднем около 45 мин. Бродяжки на антеро-вентральном полюсе имеют скопулоид, которым она прикрепляется к субстрату. Этот полюс соответствует базальному у трофонта. У примитивных форм ресничная зона располагается на вентральной поверхности, затем проходит антеро-трансверсально, огибая скопулоид.

У ряда пресноводных форм (комменсалов беспозвоночных) имеется особый тип бесполого размножения – инвагинативное почкование, или инверсогеммия. При таком поч-

ковании сначала (за счет аллометрического роста) происходит формирование глубокого впячивания кутикулы, на поверхности которого образуется локомоторная цилиатура бродяжки. После этого вогнутый фрагмент кутикулы быстро выворачивается наружу и в него заходит фрагмент цитоплазмы с дочерними ядрами. Образованная таким образом бродяжка быстро отшнуровывается и уплывает. Данный способ почкования характерен для рода *Actinoscyathula* Kent, 1882. Полуциркумвагинативное почкование можно рассматривать как промежуточный этап при переходе от наружного к внутреннему почкованию.

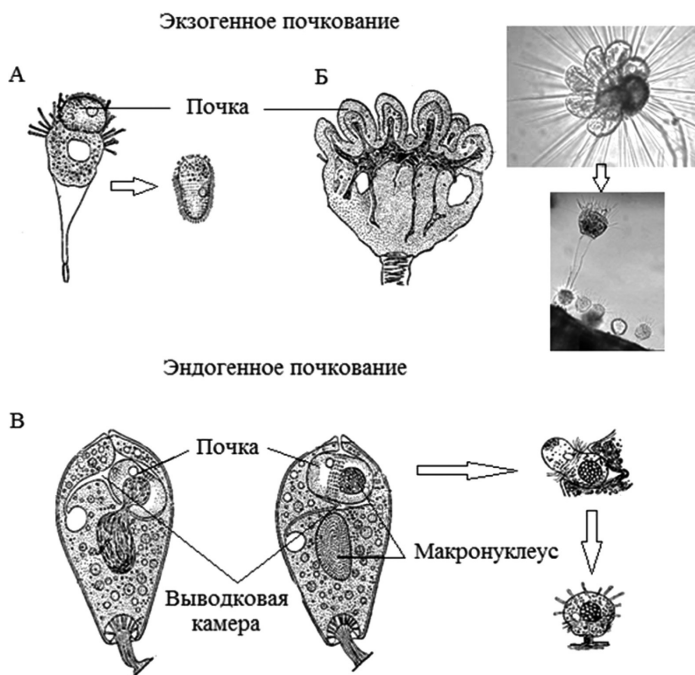


Рис. 49. Виды почкования у инфузорий: А – образование одной почки с последующим отделением бродяжки у *Paracineteta patula* Collin, 1911; Б – множественное наружное почкование у представителей рода *Ephelota*; В – последовательность внутреннего почкования у *Tosophrusa cycloporum* Claparede et Lachmann, 1859

Выделяют несколько морфотипов бродяжек (рис. 50).

1. Крупные бродяжки с щупальцами и ресничками на вентральной стороне. Они могут быть либо плоскими, либо с выпуклой дорсальной стороной. Характерна, например, для *Ephelota gemmipara* Hertwig, 1875, который является паразитом ресничных инфузорий. Бродяжка, найдя жертву, прикрепляется к ней и внедряет в его цитоплазму сосущие щупальца. Их клетка очень выпуклая с дорсальной стороны, а на ее вентральной стороне расположено глубокое углубление подковообразной формы, в котором расположена цилиатура, окружающая скопулоид. По поверхности томиа расположены многочисленные зачатки (аксонемы) щупалец.

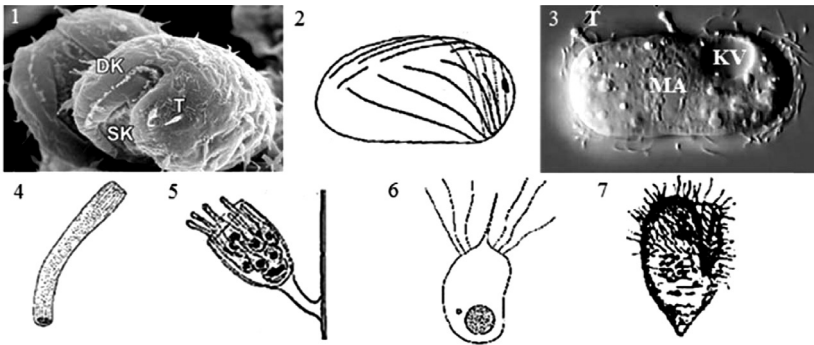


Рис. 50. Морфотипы бродяжек различных сукторий Suctoria:

1. *Ephelota gemmipara*; 2. *Acineta tuberosa*; 3. *Sphaerophrya parameciorum*; 4. *Dendrosomides paguri*; 5. *Tachyblaston ephelotensis*;

6. *Endosphaera terebrans*; 7. *Cyathodinium conicum*

DK – спинные кинети; SK – соматические кинети; T – щупальца;

MA – макронуклеус; KV – сократительная вакуоль

У бродяжки *Discophrya copemiciana* Wietrzykowski, 1914 локомоторная цилиатура сосредоточена на вентральной стороне тела. Причем дорсальная поверхность практически лишена ресничек, кроме одного продольного ряда прямых длинных ресничек, заканчивающихся перед цитоплазматической верхушкой. Функция этих ресничек не ясна, предпо-

лагают, что они способствуют стабилизации движения бродяжки, которая при плавании вращается вокруг своей оси, описывая вытянутую спираль. Но также существует мнение, что, возможно, у них сенсорная функция.

2. Относительно мелкие бродяжки (во время формирования занимает до 40 % материнской клетки, но после почкования теряет значительную часть своего тела и щупальца) дисковидной или чечевицеобразной формы, ресничная зона у которых начинается на вентральной стороне тела и продолжается трансверсально. Щупальца располагаются в виде шести радиальных рядов, а скопулоид расположен на переднем полюсе клетки (например, у *Acineta tuberosa* Ehrenberg, 1833).

3. Крупные, эллипсоидные, с поперечными или продольными рядами ресничек и многочисленными короткими щупальцами, на конце которых имеются утолщения в виде вздутия, расположенные на заднем конце тела томита (аборальном полюсе). В щупальцах имеются гаптоцисты, размер которых составляет всего около 0,3 мкм. Скопулоид расположен на переднем конце клетки тела бродяжки, а может и отсутствовать, например, у анаэробных сукторий (*Enchelyomorpha vermicularis* Smith, 1899). Такой тип бродяжек характерен для *Sphaerophrya parameciorum* Mauras, 1881.

4. Червеобразный томит, у которого только на апикальном полюсе расположены неподвижные реснички с редуцированной (имеющей только 7 простых микротрубочек) аксонемой. Скопулоид расположен на противоположном полюсе клетки. Характерен, например, для *Dendrosomides paguri* Collin, 1905.

5. Колбовидные бродяжки (дактилозоиты), обнаруженные у *Tachyblaston ephelotensis* Martin, 1909 (эктопаразит морской сосущей инфузории *Ephelota gemmipara* Hertwig, 1875), лишены ресничек и снабжены на переднем конце узким выростом (перфораториум), выполняющим функцию прикрепления и внедрения в клетку хозяина. Скопулоид расположен на заднем конце тела.

Аналогичные бродяжки характерны для морских сукторий (офриодендрид, леканофриид, рабдофриид), в основном обитающих на поверхности тела различных Harpacticoida (отряд в подклассе Веслоногие ракообразные (Copepoda)), которые также утратили ресничный аппарат, но у них имеется присоска, с помощью которой они прикрепляются к субстрату и переползают по нему, в том числе и на новых хозяев.

6. Сферические или эллипсоидные томиты, снабженные поясом локомоторных кинет (два кольца ресничек) и приспособлением для проникновения в клетку хозяина – перфораториумом (заостренный игольчатый клеточный выступ). Характерен, например, для *Endosphaera terebrans* Matthes & Guhl, 1973, сукториального эндокомменсала перитрих.

7. Неотенические бродяжки инверсогеммин-циатодинид (*Cyathodinium conicum* Cunha, 1914) имеют грушевидную форму и сходны с упрощенной бродяжкой сукторий–дискофриин. Они лишены скопулоида и снабжены обширной субтрансверсальной ресничной зоной, окружающей «вестибулярное» углубление, на поверхности которого расположены щупальца (эндосприты).

Сходство некоторых бродяжек свидетельствует о наличии сходных личиночных адаптаций у экологически близких групп цилиат. Кроме этого, наличие разных жизненных форм (стадий) одного вида протистов существенно снизило конкуренцию за субстрат и пищу, что является экологически выгодным с точки зрения эволюции.

Половой процесс характерен для Foraminifera, Phytomonadina, Ciliophora, представителей апикомплекса Apicomplexa. Он является биологически более эволюционно прогрессивным, по сравнению с бесполом, так как половое размножение обеспечивает биологическое разнообразие видов, усиливает их адаптивные возможности к действию различных факторов окружающей среды, что увеличивает эволюционные перспективы протистов, обменивающихся ге-

нетической информацией. Данный процесс заключается в слиянии двух гаплоидных гаметических ядер, образовавшихся в результате мейоза с последующим формированием диплоидной зиготы. Формирование таких ядер происходит в гаметах, а родительские особи, у которых проявляется дифференцировка по половой принадлежности называются гамонтами. Если копулируют гаметы морфологически (фенотипически) сходные, то есть одинаковые, то этот процесс называется изогамия, а копулирующие гаметы – изогаметы. При анизогамии размеры, форма или структура гамет (анизогаметы) различны. Разновидностью анизогамии является оогамия, при которой формируются мужские (мелкие, подвижные) и женские (крупные, неподвижные) гаметы.

В процессе размножения протистов следует различать слияние гамет (гаметогамия) и слияние гамонтов (гамонтогамия). Кроме этих разновидностей полового процесса выделяют автогамию (самооплодотворение) – это слияние гаметических ядер или гамет, происходящих от одного гамонта (родительской клетки). Данный вид размножения характерен для Heliozoa, Foraminifera, Ciliophora (для *Paramecium aurelia* Sonneborn, 1975; *Tetrahymena rostrata* Kahl, 1926), Hypermastigida (для рода *Barbulanympha*, входящего в группу протистов Excavata). Эффект автогамии заключается в рекомбинации генов.

Для некоторых протистов половой процесс представляет собой типичную хологамию (например, у слизевиков), который заключается в слиянии вегетативных особей (миксамеб или жгутиконосных клеток) с образованием диплоидной зиготы (характерно для семейств: Physaraceae и Plasmodiophoraceae). У некоторых диктиостелид Dictyostelia отмечается образование специализированных гамет (однойядерные амeboидные особи) одинаковой морфологии (изогамия). Однако для большего количества представителей сборной группы слизевиков характерны агамные отношения, которые за-

ключаются в нерегулярном обмене генетической информацией. Предполагают, что агамное слияние амебоидов в данной группе организмов отражает ранние этапы становления полового процесса (переход от прокариотической конъюгации к кариогамии и мейозу у высших эукариот). Особая разновидность гамонтогамии – это конъюгация, которая является своеобразным типом полового процесса, свойственным инфузориям (*Ciliophora*) и одной группе зеленых водорослей (например, характерно для спирогиры *Spirogyra* – при данном процессе размножения клетки двух соседних нитей различных типов спаривания (условно «♀» и «♂») соединяются между собой боковыми выростами, происходит формирование копуляционного канала, по которому протопласт одной клетки перетекает в другую и происходит слияние их содержимого). Скрещиваться между собой могут не все особи одного морфологического вида, а особей, способных к спариванию, назвали синген, которые представляют собой генетически изолированные виды. На процесс конъюгации инфузорий влияют экзогенные факторы (освещенность, состав среды (наличие K^+ , Mg^{2+} и Cs^+), температура, наличие пищи). Готовые к спариванию инфузории секретируют в воду индукторы спаривания (гормоны, связывающиеся с поверхностью клетки), которые помогают партнерам найти друг друга. Между конъюгирующими клетками образуется цитоплазматический мостик (формируется через 3 часа после контакта), через который осуществляется слияние ядер партнеров с образованием диплоидного синкариона, после чего клетки расходятся. Макронуклеусы в процессе конъюгации разрушаются. Исходный набор обоих ядер восстанавливается после расхождения клеток из синкариона. Для инфузорий конъюгация является половым процессом без размножения. В нее вступают две особи, и в результате этого процесса образуются также 2 особи, но обладающие другим геномом (рис. 51).

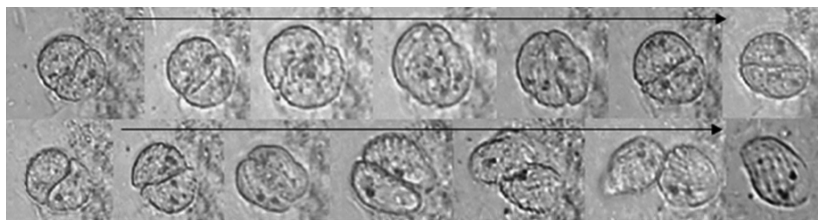


Рис. 51. Последовательность конъюгации *Colpoda steinii* (Маурас, 1883) в световой микроскоп

В процессе слияния у конъюгат (лат. *conjugatio* – соединение) может сливаться частично или полностью цитоплазма. У большинства видов конъюганты морфологически не отличимы друг от друга, но у сидячих цилиат (перитрихи и хоотрихи) спариваются клетки разных размеров. При этом происходит перетекание содержимого (ядро и цитоплазма) мелкой клетки (подвижного микрогамонта) в клетку макрогамонта. Этот процесс получил название тотальная конъюгация, которая по сути является гамонтогамной копуляцией инфузорий.

Для крупных колоний *Volvocida* свойственна анизогамная копуляция посредством оогамии. Так, например, у *Volvox carteri* Stein, 1878 половое размножение запускается благодаря белковому индуктору – гликопротеину 30 кД, который вырабатывается в ответ на повышение температуры окружающей среды. Причем его действие очень сильное и эффективное, способное запустить половое размножение всех колоний биотопа, образованное одной колонией в малых количествах (6×10^7 м). Единый организм приступает к эмбриогенезу, при котором гаплоидная вегетативная клетка дает начало либо множеству микрогамет, либо одной крупной, неподвижной макрогамете, которые формируются в задней части колонии из отдельных клеток ценобия. Причем у разных видов *Volvocida* колонии могут быть обоеполыми, т.е. гаметы созревают в одной колонии (*Volvox globator* L., 1758), а могут быть разнополыми – созревают в разных колониях (*Vovox*

aureus Ehrenb, 1832). После оплодотворения яйцеклетки образуется зигота (ооспора), которая покрывается плотной многослойной оболочкой и наполняется необходимыми запасными веществами для дальнейшего деления и созревания. Деление зиготы происходит посредством мейоза, после чего начинается формирование колонии (гаплоидные клетки) митотически, которые внутри материнского организма формируются в шар (рис. 52). Таким образом, вольвокс является – гаплобионтом с зиготической редукцией).

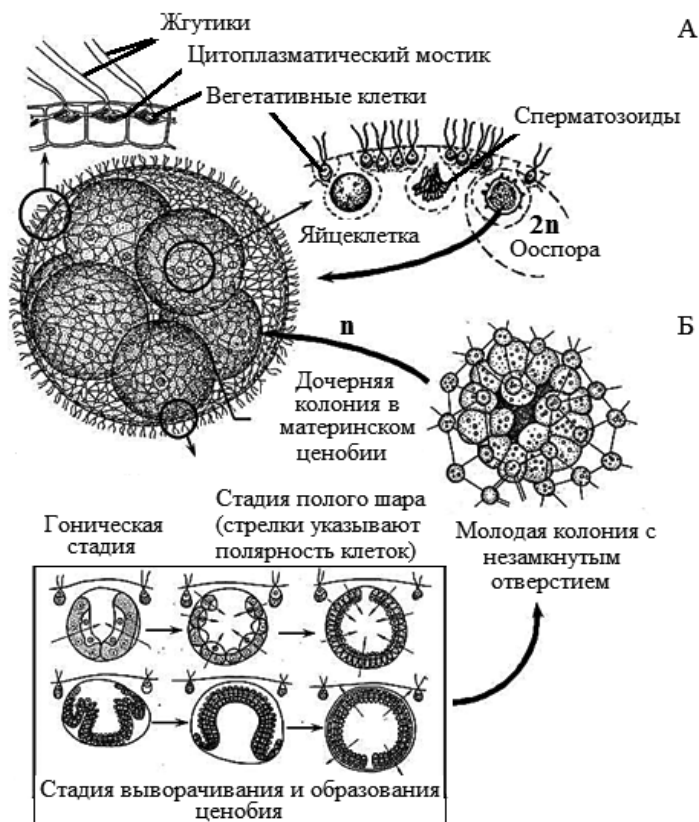


Рис. 52. Схема жизненного цикла представителей рода вольвокс *Volvox*: А – половое размножение; Б – вегетативное размножение (Бачура и др., 2016)

В жизненных циклах протистов можно выделить различные типы чередования поколений: гаплофазный цикл с зиготической редукцией (или его еще называют гапло-гомофазный тип) – диплоидна только зигота ($2n$), а остальные стадии гаплоидные (n) (характерно для вышеописанного *Volvocida*, *Apicomplexa*, *Hypermastigida*, *Dinoflagellata*, *Oxymonadea*); диплофазный с гаметической редукцией (или дипло-гомофазный тип) – все стадии жизненного цикла диплоидны ($2n$), а гаметы (или гаметные ядра) гаплоидны (n) (характерно для *Ciliophora*, некоторых *Actinophryida* (род: *Actinophrys*) и для некоторых *Dinoflagellata* (род: *Noctiluca*)); гапло-диплофазный, или гетерофазный – в жизненном цикле присутствуют диплоидные и гаплоидные поколения, и на этих стадиях происходят митотические деления, которые приводят к размножению или росту протиста (например, у *Foraminifera*).

В заключение данного раздела отметим, что несмотря на кажущуюся простоту протистов, строение их организма и его функционирование является сложным и функционально многогранным. В их клетке происходят все жизненно важные для биологической системы процессы, сопровождающиеся сложными биохимическими реакциями. При рассмотрении строения (клеточных мембран, цитоплазмы, органоидов) и функционирования клетки протистов с биохимической точки зрения все происходящие в них процессы сводятся к разрыву одних химических связей и образованию других. Это дает возможность клетке поддерживать свою жизнедеятельность, получая энергию, необходимую для функционирования данной биосистемы, а также позволяет выполнять индивиду такие жизненно важные биологические функции, как: поддержание постоянства внутренней среды (гомеостаза) организма, реагирование на определенные внешние воздействия и их изменения (различного рода таксисы, кинезы), что обеспечивает целостность данной системы.

Кроме этого, протисты играют важную экологическую роль, например, в поддержании углеродного равновесия в при-

роде (фотоавтотрофные и гетеротрофные микроорганизмы морского планктона), которое в современных условиях нарушается в связи со снижением общего объема планктона. А это грозит миру глобальными экологическими изменениями.

1.2. Современная система подцарства Простейшие Protozoa

Исследования генома простейших с помощью генетического секвенирования в корне поменяло и продолжает менять систематическое положение многих групп одноклеточных животных, порой даже вынося их в отдельные группировки за пределы таксономических определений. В этом разделе мы постараемся отразить современные представления о классификации протистов, а также представить упрощенную классификацию, более удобную для работы обучающихся.

Все живые организмы делятся на три домена: бактерии, археи и происходящие от них эукариоты (рис. 53). Первые два домена принято также объединять под общим названием «прокариоты», противопоставляя их третьему домену.

В современной системе протистов по определенным признакам принято выделять интегральные супергруппы (SAR и TSAR) и супергруппы (Amoebozoa, Opisthokonta, Discoba, Metamonada, Archaeplastida, Stramenopiles, Alveolata, Rhizaria, а также к ним присоединилась Telonemia). Однако следует заметить, что в настоящее время изучение филогении идет довольно быстро, поэтому любая из предложенных систем может оказаться недолговечной, так как современная филогеномика направлена на изучение геномов клеточных органелл (пластид и митохондрий) различных групп протистов в контексте теории симбиогенеза, осуществляется поиск пластидных генов у гетеротрофных форм, проводится сравнение элементов генома одноклеточных и многоклеточных. Данное древо является не полным, так как на сегодняшний момент имеются таксоны пока неясного генеза.

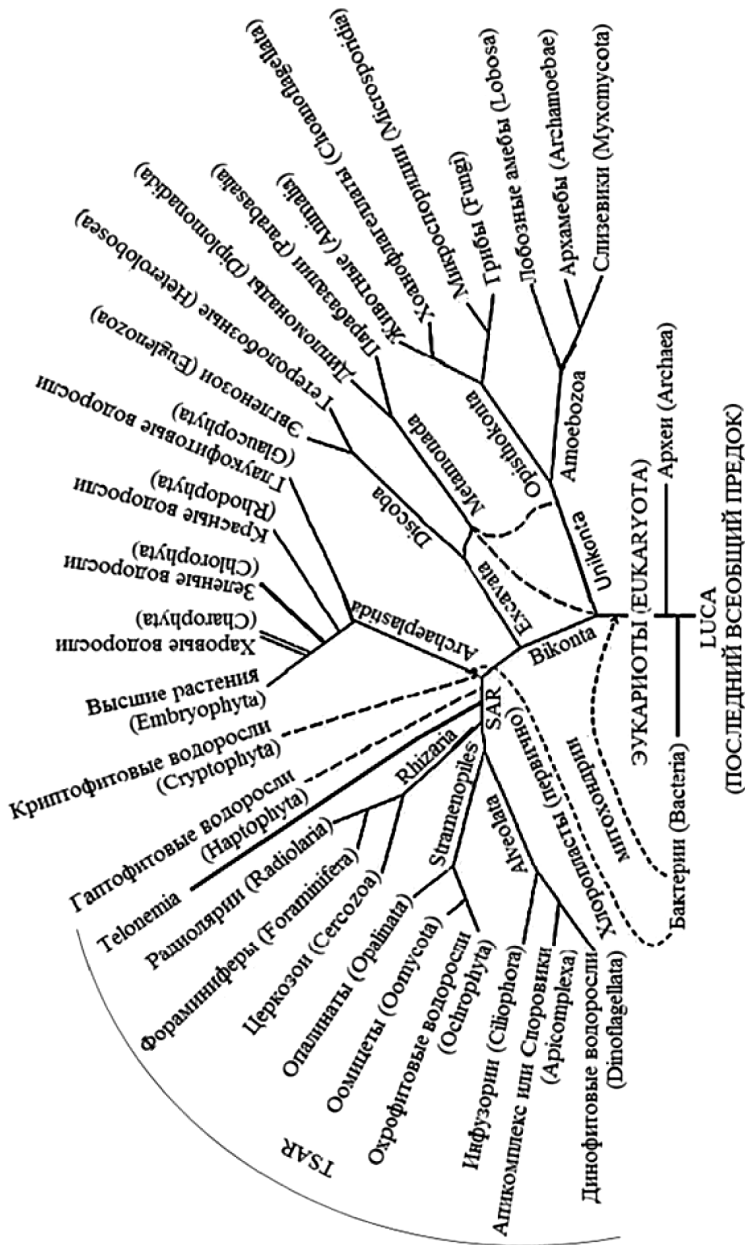


Рис. 53. Современное древо домена Eukaryota (Burki F, et al, 2019) с некоторыми правками (Strassert F.H. et al, 2019)

Супергруппа Amoebozoa

Данная супергруппа – монофилетическая клада. Она является сестринской группой клады Opisthokonta, в которую входят несколько сот видов одноклеточных простейших. Amoebozoa и Opisthokonta объединяются в монофилетический надцарственный таксон – Unikonta (одножгутиковые), так как только для них характерно слияние трех генов, кодирующих ферменты синтеза пиримидинов (цитозин, урацил и тимин).

Для всех представителей супергруппы Amoebozoa характерно наличие ложноножек, поддерживаемых актиновым цитоскелетом, и крист трубчатой формы в митохондриях (если они вообще есть). В данную супергруппу входят лобозные амёбы, архамебы и слизевики (рис. 54).

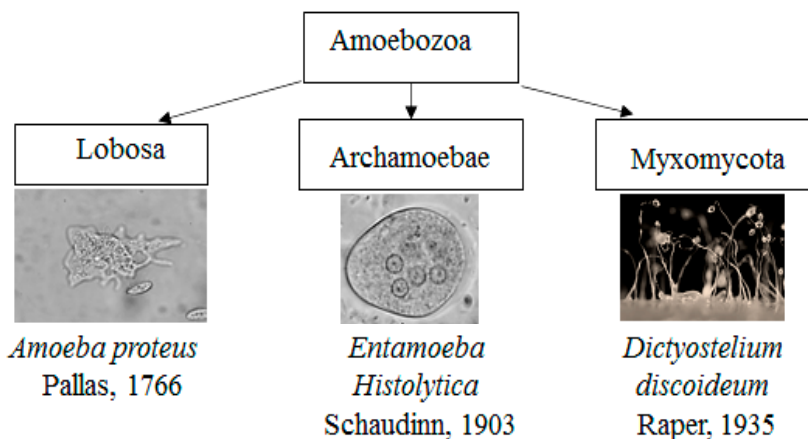


Рис. 54. Таксономическая схема супергруппы Amoebozoa

Лобозные амёбы (Lobosa) – амёбидные протисты с лобоподиями (лопастными ложноножками, или лобозными псевдоподиями). Псевдоподии могут возникать и снова втягиваться в различных местах клетки, поэтому форма клеток

постоянно меняется. Передвигаются при помощи так называемого амебоидного движения, «перетекая» с одного места на другое. Все эти процессы связаны с локальным изменением поверхностного натяжения клетки и с обратимым переходом золь–гель в гиалоплазме. Тело клетки голое либо имеет органическую или состоящую из склеенных минеральных частиц раковинку.

Архамебы (*Archamoebae*) – небольшая группа амёб, утративших митохондрии в связи с анаэробным (бескислородным) образом жизни. Известный представитель – патогенная дизентерийная амеба (*Entamoeba histolytica*).

Слизевики представляют собой сборную группу подвижных наземных одноклеточных фаготрофов, формирующих крупные спороносные структуры, и объединяющую представителей неродственных эволюционных ветвей: 1) плазмодиальные слизевики, или миксомицеты *Mucomycota* (включая протостелевых и миксогастровых); 2) клеточные слизевики, или акразиомицеты *Acrasiomycota* (включая акразид и диктиостелид); 3) плазмодиофоровые слизевики *Plasmodiophoromycota* (плазмодиофориды); 4) лабиринтовые слизевики *Labyrinthulomycota* (лабиринтулы). Причем в современной классификации миксомицеты, диктиостелиды и плазмодиофориды рассматриваются в пределах царства Мухобionта, акразиды – в царстве Euglenobionта, а лабиринтулы – в царстве Heterokonta.

Диктиостелиевые слизевики (*Dictyosteliida*) – это общественные амебы, формирующие псевдоплазмодий: отдельные клетки собираются вместе и действуют сообща, но не теряют самостоятельности. Это отличает их от настоящих слизевиков – миксомицет (*Mucomycota*), которые перед размножением сливаются в одну огромную многоядерную клетку – настоящий плазмодий, из которого затем формируются органы спороношения.

Супергруппа Opisthokonta

Заднежгутиковые (Opisthokonta) – ветвь эукариот, включающая животных, грибы и родственные им группы простейших (рис. 55). Их жгутик, если он есть, направлен при плавании назад, они запасают гликоген и имеют пластинчатые кристы в митохондриях. Рассмотрим некоторые группы.

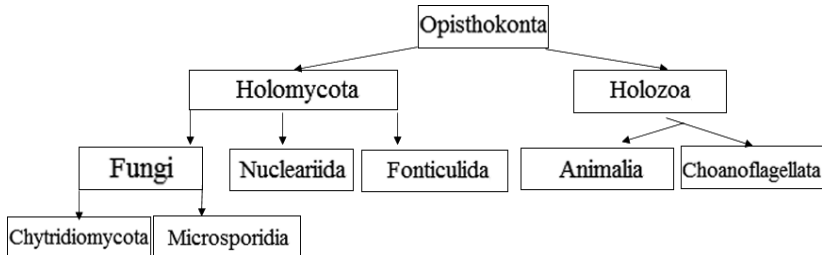


Рис. 55. Таксономическая схема заднежгутиковых (Opisthokonta)

Группа Holomycota объединяет несколько малоизвестных групп простейших, родственных грибам. Среди них нуклеарииды (Nucleariida) – почвенные и водные амёбы с нитевидными ложноножками, фонтикулиды (Fonticulida) – маленькая группа общественных амёб, формирующих псевдоплазмодий (отдельные амёбы собираются вместе и действуют как многоклеточный организм).

Микроспоридии (Microsporidia) – очень необычные внутриклеточные паразиты животных, чей геном – самый маленький среди эукариот. Они не имеют митохондрий, зато есть несколько только им свойственных органоидов. На сегодняшний момент данную группу принято формально относить к таксону Fungi, однако не все систематики придерживаются данной точки зрения. Их ближайшие родственники, криптомицеты (Cryptomycota) – внутриклеточные паразиты грибов.

Вторая крупная ветвь опистоконт – Holozoa. Она объединяет формы простейших, близкие к многоклеточным

животным. К ней относятся, например, мезомицетозои (Mesomycetozoea) – кишечные паразиты или симбионты водных животных. Филастерии (Filasteria) – это всего-навсего два вида одноклеточных: водный поедатель бактерий *Ministeria vibrans* Tong, 1997 и симбионт из крови тропической улитки *Capsaspora owczarzaki* Hertel, Bayne & Loker, 2002, который является единственным представителем монотипного рода Capsaspora. С эволюционной точки зрения интересны воротничковые жгутиконосцы (Choanoflagellata) – сидячие фильтраторы и, вероятно, предки животных.

Бывшая супергруппа «Excavata»

Экскаваты (Excavata) – древняя ветвь эукариот, которая сейчас не рассматривается как монофилетическая. Данный таксон имеет множество свободноживущих и симбиотических организмов, а также содержит некоторых паразитов человека, включая лямблий и трихомонад. В данную супергруппу входят два крупных близкородственных таксона: Discoba и Metamonada (рис. 56). Так, в первую группу входит класс Jakobea, представители которого являются невзрачными жгутиконосцами, сохранившими план строения общего предка всех ядерных организмов: на брюшной стороне у них имеется бороздка, на дне которой расположен клеточный рот. Один из двух жгутиков загоняет в него пищу. Якобид и других Discoba отличают дисковидные кристы митохондрий. Еще один класс данной группы Heterolobosea, отряд Шизопирениды (Schizopyrenida) способны переходить из амебной формы в жгутиковую. Одним из представителей данного отряда является *Naegleria fowleri* Carter, 1970, который вызывает у человека амебный менингоэнцефалит, а заражение происходит, когда паразит находится в жгутиковой стадии развития. Акразиевые (Acrasida) – групповые амёбы, формирующие псевдоплазмодий.

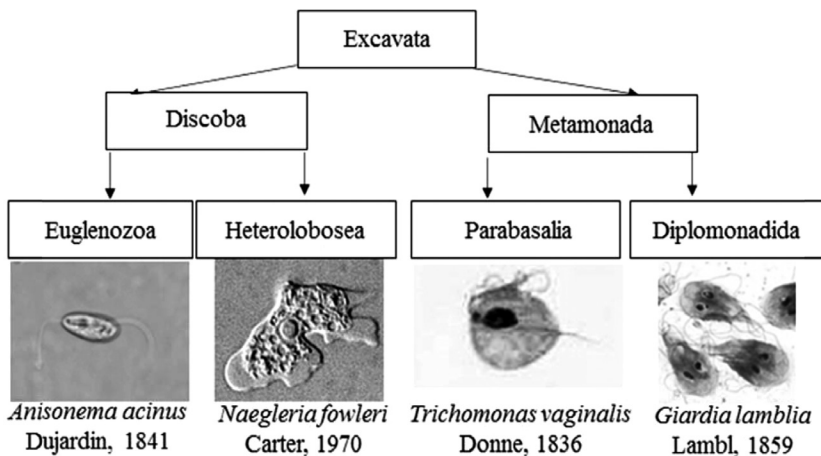


Рис. 56. Таксономическая структура супергруппы «Excavata»

Эвгленовые (Euglenophyta) – группа простейших жгутиконосцев, способных к фотосинтезу благодаря хлоропласту, приобретенному в результате симбиоза с зеленой водорослью. Они объединяют около 1000 видов, среди которых около половины имеют хлоропласты и питаются фототрофно, а остальные – путем фагоцитоза или сапротрофно. Большинство имеют, как правило, 2 неравных жгутика, однако один из них часто сильно редуцирован. Их родня, кинетопластиды (Kinetoplastida), известны из-за трипаномы (*Trypanosoma brucei*) – возбудителя сонной болезни.

Все Metamonada утратили митохондрии. Кроме того, в этой группе наблюдается тенденция к увеличению числа жгутиков. Рекордсмены – гипермастигины (Hypermastigida), которые кроме огромного числа своих жгутиков, достигающих иногда до тысячи, содержат внутриклеточных симбиотических бактерий, которые также участвуют в движении. Большинство Metamonada – симбионты насекомых (гипермастигины, оксимонады) и паразиты позвоночных (трихомонады, дипломонады).

Еще несколько лет назад не было сомнений в том, что экскаваты образуют единую группу. Но последнее время исследования показывают, что метамонады должны отходить от корня Unikonta (рис. 53). Судя по всему, супергруппа Excavata должна уйти в историю.

Супергруппа Archaeplastida

К ветви архепластид (Archaeplastida), или растений в широком смысле, относятся эукариоты, которые используют энергию света. Это стало возможно благодаря симбиозу с цианобактериями (сине-зелеными водорослями) – бактериями, которые изобрели кислородный фотосинтез. Фактически все хлоропласты в клетках эукариот – потомки цианобактерий.

Архепластиды включают Viridiplantae (зеленые водоросли и наземные растения), Glaucophyta и Rhodophyta. Кроме того, многократное и независимое поглощение этих организмов, несущих первичные пластиды, клетками других эукариот привело к возникновению организмов со вторичными и третичными пластидами, что послужило диверсификации эукариот и увеличению биоразнообразия на планете.

Самые древние из архепластид – глаукофитовые, или глаукоцистофитовые водоросли (Glaucophyta). Их хлоропласты еще очень похожи на цианобактерий, хотя уже потеряли большую часть генома и самостоятельность. Между двумя мембранами хлоропластов даже сохраняется муреин – компонент клеточной стенки бактерий.

Немногом младше глаукофит красные водоросли (Rhodophyta), которые за миллиард лет независимой эволюции выработали ряд очень специфических черт, например, уникальный жизненный цикл и полное отсутствие жгутиков. Фотосинтетические пигменты красных водорослей позволяют им очень эффективно улавливать свет, особенно синий, поэтому они могут жить на относительно больших глубинах в морях, даже там, где человеческий

глаз свет уже почти не улавливает. Это самые глубоководные фотосинтетики.

В 2019 г. был открыт родельфис (*Rhodelfhis* (Tikhonenkov et al., 2019)) – уникальный родственник красных водорослей (рис. 57). Это хищный жгутиконосец, у которого сохранилась пластида, но фотосинтез в ней не идет. Изучение родельфиса только началось, но уже понятно, что он прольет свет на новые детали эволюции водорослей. Сам факт того, что родственник красных водорослей – хищник, говорит о том, что фагоцитоз не был утрачен предками архепластид после приобретения хлоропластов.

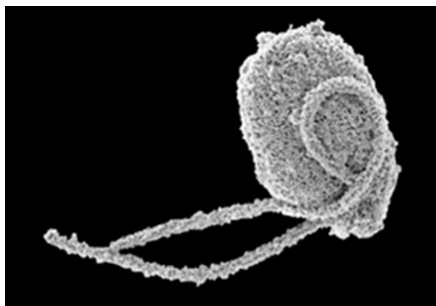


Рис. 57. *Rhodelfhis* (Tikhonenkov et al., 2019)

Наиболее молодые и одни из самых многочисленных групп архепластид (вместе они составляют огромную ветвь зеленых растений) это зеленые (*Chlorophyta*) и харовые (*Charophyta*) водоросли, давшие начало и высшим растениям (*Embryophyta*): мхам, плаунам, папоротникам, голосеменным, цветковым. Традиционно харовые водоросли трактовали в узком смысле (*Charophyceae*), но молекулярные данные и детали строения клетки показывают, что в эту группу входят и другие организмы. Впрочем, внутренняя система *Chlorophyta* и *Charophyta* все еще постоянно меняется вслед за новыми данными. Эти две группы особенно разнообразны в пресных водах, тогда как в морях харовых нет совсем, а зеленые менее обильны, чем другие крупные отделы водорослей.

Интегральная супергруппа SAR

Обширная клада эукариот, включающая Stramenopiles, Alveolata и Rhizaria (рис. 58). В нее входят гетероконтные водоросли (например, диатомовые и бурые), динофлагелляты, инфузории, споровики (к ним принадлежит *Plasmodium falciparum* William H. Welch, 1897 – возбудитель малярии), фораминиферы и радиолярии, оомицеты (пример: *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary 1876, который вызывает заболевания картофеля).

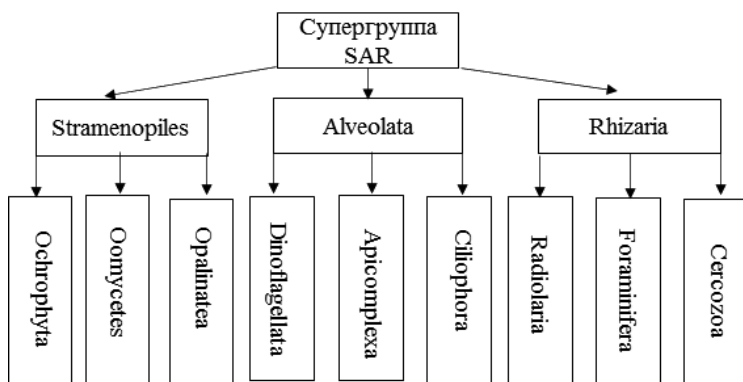


Рис. 58. Классификация супергруппы SAR до крупных таксонов

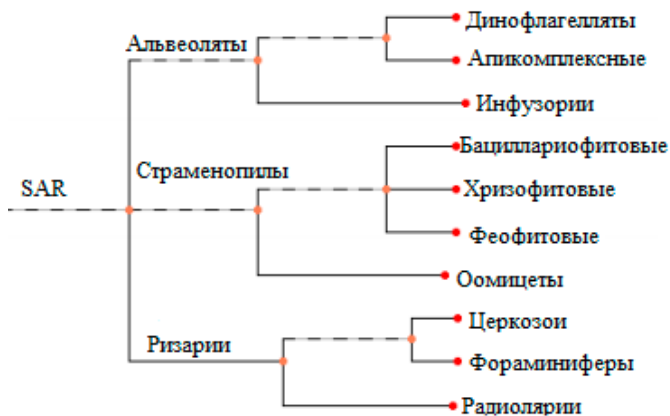


Рис. 59. Филогенетическое древо супергруппы SAR

Представители данной супергруппы – одноклеточные, многоклеточные и колониальные формы организмов, которые по пищевой специализации являются как автотрофами, так и гетеротрофами, различны по местообитанию и образу жизни. Согласно молекулярно-генетическим исследованиям, несмотря на серьезные морфологические различия, эти три группы произошли от одного общего предка.

Супергруппа Rhizaria

Ризарии (Rhizaria) – группа эукариот, выделенная практически исключительно по молекулярным данным. Единственным общим признаком может служить склонность к формированию тонких ложноножек (аксо-, фило- и ретикулоподий), которые отличаются от толстых лобоподий амёбозой не только формой, но и цитоскелетным каркасом – в данном случае он обычно образован микротрубочками. Протистов, которые при компактном «тельце» образуют длинные тонкие ложноножки, называют лучистыми простейшими. Как и все представители группы, ризарии имеют трубчатые кристы в митохондриях. Ризарии делятся на две крупные ветви – Retaria и Cercozoa:

1. Ретарии – бентосные и планктонные лучистые протисты. Фораминиферы имеют органическую или известковую раковину и сеть гранулоритикулоподий вокруг нее, радиоляриям же свойственен скелет из кремнеземных спикул и аксоподии, помогающие парить в толще воды. Акантарии и таксоподы также имеют аксоподии. Интересно, что скелет первых содержит стронций.

2. Церкозои являются более разнородной группой. Среди ее представителей встречаются: лучистые акантарии; грибоподобные паразиты – плазмодиофоровые; водоросли – хлораракниофитовые; жгутиконосцы – церкомонады; раковинные амёбы – силикофилозные и текофилозные. Один пред-

ставитель последних, паулинелла (*Paulinella chromatophora* Lauterborn, 1895), приобрел хлоропласты в результате симбиоза с цианобактерией – это уникальный случай за пределами ветви археplastид.

Супергруппа Stramenopiles

О том, что страменопилы (Stramenopiles), или разножгутиковые (Heterokonta), составляют особую ветвь эукариот, биологи начали догадываться задолго до повсеместного внедрения молекулярных методов, а причина тому – особенности строения клетки. Так, в типе представителям этой группы свойственны трубчатые кристы в митохондриях и два разнокачественных жгутика, один из которых несет волоски (мастигонемы). Кроме того, общий предок страменопил, видимо, имел хлоропласт, полученный в результате симбиоза с красной водорослью, однако некоторые современные представители его утратили. Опалины (Opalinata), например, являются сожителями или паразитами лягушек, актинофриидные солнечники (*Actinophryida*) – планктонные хищники, а оомицет (*Oomycota*), лабиринтуловых (*Labyrinthulomycota*) и гифохитридиомицет (*Hyphochytridiomycota*) долгое время относили к грибам из-за схожего способа питания. Большинство же представителей страменопил сохраняют хлоропласт и фотосинтезируют. Это разнообразные охрофитовые водоросли (*Ochrophyta*): желто-зеленые (*Xanthophyceae*), золотистые (*Chrysophyceae*), синуровые (*Sinurophyceae*), диатомовые (*Diatomeae*), бурые (*Phaeophyceae*) и т.д. Бурые водоросли достигают высокого уровня организации, имея ткани и многоклеточные органы размножения. Диатомовые водоросли – одноклеточные и колониальные, но чрезвычайно широко распространены. Им приписывают 40 % всего выделяемого на Земле кислорода.

Супергруппа Alveolata

Альвеолаты (Alveolata) – относительно молодая ветвь эукариот. Ее представителей можно опознать по покровам: под клеточной мембраной у них залегает слой мембранных цистерн – альвеол, которые представители данной супергруппы унаследовали от общего предка, жившего около 1200 млн лет назад. В данную группу входят представители таких крупных таксонов, как: инфузории, споровики, динофитовые и некоторые другие протисты (рис. 60).

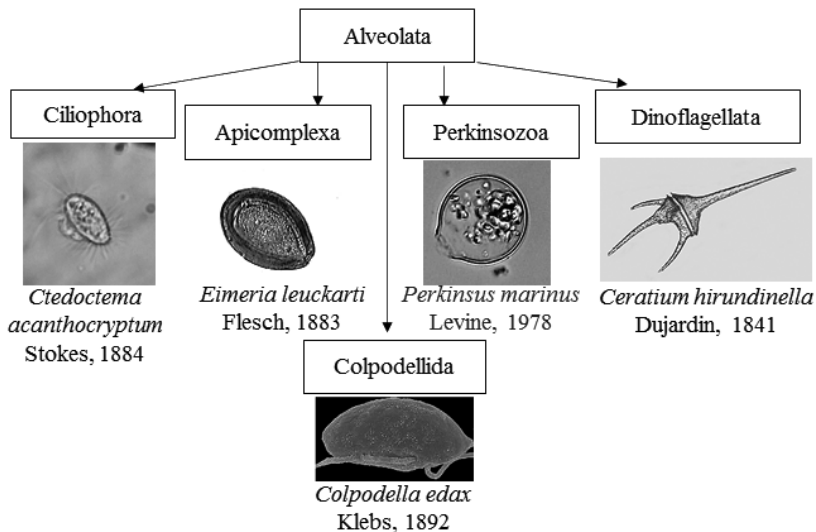


Рис. 60. Крупные таксоны супергруппы Alveolata

Инфузории (Ciliophora) устроены сложнее всех других простейших. Как пишет Александр Марков, «строение инфузорий во многом напоминает многоклеточных, даром что клетка всего одна». Споровики (Sporosoa), или апикомплексы (Apicomplexa), – специализированные паразиты, которые заражают хозяев с помощью особого апикального комплекса органов. Их предок имел хлоропласт, но сами они отказались от фотосинтеза, сохранив при этом пластиду для вы-

полнения некоторых биохимических задач. Кольподеллиды (*Colpodellida*), ближайшие родственники споровиков, свободноживущие, а апикальный комплекс используют для охоты.

Перкинсиды (*Perkinsozoa*) паразитируют на моллюсках, а вот динофитовые (*Dinoflagellata*, или *Dinophyta*) в массе сохраняют фотосинтезирующий хлоропласт, хотя некоторые его теряют, приобретая новые пластиды в результате симбиоза с другими водорослями. В этой группе описаны даже случаи третичного эндосимбиоза. Динофитовым характерно необычное устройство ядра и генетического аппарата. Исключение составляют ночесветки, которые интересны также способностью светиться.

Совершенствование методов систематики и открытие новых групп простейших показало, что не всех протист можно распределить по крупным ветвям (супергруппам) эукариот. Оказалось, что многие мелкие таксоны, состоящие иногда из нескольких видов, отходят из самых глубин эволюционного дерева. Если бы мы вводили ранги, что сейчас не принято, каждую из этих групп можно было назвать царством или надцарством.

Так, несколько лет назад была предложена группировка *Harcobia*, но позже стало ясно, что это сборная группа: некоторые ее представители ближе к *Archaeplastida*, некоторые – к SAR. Кроме того, обнаружили микрогруппы, отходящие от корня *Unikonta* и *Opisthokonta*. Они объединяются под сборным названием *Sulcozoa*. Последние исследования показали, что малавимонады (*Malawimonadidae*), которых ранее относили к *Excavata*, также входят в *Unikonta*; более того, есть предположение, что *Metamonada* должны последовать за ними или вовсе оказаться в корне дерева эукариот, что уничтожит *Excavata* как монофилетическую группу.

Кроме этих спорных групп, накапливаются современные геномные данные по новым видам одноклеточных организмов, которые могут в корне изменить представления

о филогенезе некоторых групп протистов. Так, в 2019 г. (F.H. Strassert end al) было установлено систематическое положение телонемид (Telonemia) (из Карского моря), которые представляют отдельную группу видов, ответвляющуюся близко к линиям хромистов (рис. 61; см. рис. 53).



Рис. 61. Филогенетическое родство телонемид (*Telonemia*) с крупнейшей супергруппой эукариот SAR, выделенных в отдельную группу TSAR

Транскриптомы *Telonemia* сравнили с 263 генами 234 видов эукариот. В результате оказалось, что данная группа протистов выступает в качестве сестринской ветви к крупнейшей супергруппе эукариот SAR. Ее назвали TSAR: *Telonemia* + SAR. В результате телонемиды приняли таксономический ранг – тип.

1.2.1. Адаптированная система простейших для обучающихся педвузов

Первую попытку подготовить адаптированный вариант системы протистов для обучающихся предпринял А. Карпов в 2005 г. вместе с протистологами Санкт-Петербурга. Он выделил 6 крупных таксонов в основном по органеллам движения – Жгутиковые, Саркодовые, Радиолярии, Альвеоляты, Микроспоридии, Макроспоридии. Первые два таксона отсутствуют в современной научной системе протистов и выделены искусственно для удобства. Так, к жгутиковым отнесены: Экскаваты (эвгленовые, парабазалии), Хромальвеоляты (опалиновые), Лабиринтоморфы и Заднежгутиковые (воротничковые). Таксон Саркодовые включает амебовых, фораминифер, солнечников и мицетозоев. В полном соответствии с но-

вой системой в адаптированный вариант включены Альвеоляты (динофлагелляты, споровики, инфузории). Авторы считали главным выделить таксоны по органеллам движения.

Адаптированная система простейших
по С.А. Карпову (2005)

I. Жгутиконосцы

Тип Choanomonada

Тип Euglenozoa

Класс Euglenoidea

Класс Kinetoplastidea

Тип Polymastigota

Класс Diplomonadea

Класс Охумонатеа

Класс Parabasalea

Тип Opalinata

Тип Labyrinthomorpha

II. Саркодовые

Тип Foraminifera

Тип Heliozoa

Тип Amoebozoa

Класс Lobosea

Класс Filosea

Класс Heterolobosea

Класс Mycetozoa

III. Радиолярии

Класс Acantharea

Класс Polycystinea

Класс Phaeodarea

IV. Альвеоляты

Тип Dinophyta

Тип Ciliophora

Тип Apicomplexa

V. Микроспоридии

Тип Microsporidia

VI. Миксоспоридии

Тип Mxozoa

В 2008 г. В. Вестхайде и Р. Ригер предложили новый подход в системе одноклеточных организмов, основанный на филогенетических принципах. Они считают, что разделение одноклеточных эукариот на животные и растительные организмы противоречит ходу филогенеза, поскольку, вероятно, фотоавтотрофные (так называемые растительные) одноклеточные многократно и независимо (вторично) развились из гетеротрофных (так называемых животных) клеток. В результате они выделили 15 основных групп одноклеточных монофилетического таксона Eukaryota:

1. Microspora
 - 1.1. Rudimicrosporea
 - 1.2. Microsporea
2. Archamoebaea
3. Tetramastigota
 - 3.1. Retortamonada
 - 3.1.1. Retortamonadea
 - 3.1.2. Diplomonadea
 - 3.1.2.1. Enteromonadida
 - 3.1.2.2. Diplomonadida
 - 3.2. Axostylata
 - 3.2.1. Oxymonadea
 - 3.2.2. Parabasalea
 - 3.2.2.1. Trichomonadida
 - 3.2.2.2. Polymonadida
 - 3.2.2.3. Hypermastigida
4. Euglenozoa
 - 4.1. Euglenata
 - 4.1.1. Euglenidea
 - 4.1.2. Hemimastigophorea
 - 4.2. Kinetoplasta
 - 4.2.1. Bodonea
 - 4.2.2. Trypanosomatidea
 - 4.3. Pseudociliata
5. Heterolobosa
 - 5.1. Schizopyrenidea

- 5.2. Acrasea
- 6. Dictyostela
- 7. Protostela
- 8. Myxogastra
- 9. Chromista
 - 9.1. Prymnesiomonada
 - 9.2. Cryptomonada
 - 9.3. Heterokonta (= Stramenopilata)
 - 9.3.1. Proteromonadea
 - 9.3.2. Opalineae
 - 9.3.3. Chrysomonadea
 - 9.3.3.1. Chrysomonadida
 - 9.3.3.2. Pedinellidida
 - 9.3.3.3. Silicoflagellida
 - 9.3.4. Heteromonadea
 - 9.3.5. Labyrinthulea
 - 9.3.6. Raphidomonadea
 - 9.3.7. Plasmodiophorea
 - 9.3.8. Bicosoecida
- 10. Alveolata
 - 10.1. Dinoflagellata
 - 10.2. Apicomplexa
 - 10.2.1. Gregarineae
 - 10.2.2. Coccidiae
 - 10.2.2.1. Coelotrophiida
 - 10.2.2.2. Adeleida
 - 10.2.2.3. Eimeriida
 - 10.2.3. Haematozoa
 - 10.2.3.1. Haemosporida
 - 10.2.3.2. Piroplasmida
 - 10.3. Ciliophora
 - 10.3.1. Postciliodesmatophora
 - 10.3.1.1. Karyorelictea
 - 10.3.1.2. Spirotrichea
 - 10.3.2. Rhabdophora
 - 10.3.2.1. Prostomatea

- 10.3.2.2. Litostomatea
 - 10.3.3. Cytrophora
 - 10.3.3.1. Phyllopharyngea
 - 10.3.3.2. Nassophorea
 - 10.3.3.3. Oligohymenophorea
 - 10.3.3.4. Colpodea
- 11. Chlorophyta
 - 11.1. Phytomonadea (Volvocida)
 - 11.2. Prasinomonadea
- 12. Choanoflagellata
- 13. Одноклеточные Eukaryota incertae sedis, полифилетические группы неопределенного положения
 - 13.1. Amoebozoa
 - 13.1.1. Lobosea
 - 13.1.1.1. Gymnamoebia
 - 13.1.1.2. Testacealobosea
 - 13.1.2. Acarpomyceta
 - 13.1.3. Filosea
 - 13.2. Granuloreticulosea
 - 13.2.1. Athalamea
 - 13.2.2. Monothalamea
 - 13.2.3. Foraminifera
 - 13.3. Actinopodea
 - 13.3.1. Acantharea
 - 13.3.2. Polycystinea
 - 13.3.3. Phaeodarea
 - 13.3.4. Heliozoa
 - 13.3.4.1. Actinophryida
 - 13.3.4.2. Desmothoracida
 - 13.3.4.3. Ciliophryida
 - 13.3.4.4. Taxopodida
 - 13.3.4.5. Centrohelida
- 14. Ascomycota
 - 14.1. Haplosporea
 - 14.2. Paramycota
- 15. Myxozoa

В 2014 г. И.Х. Шарова с коллегами из Московского государственного педагогического университета предложили свой вариант системы протистов для обучающихся. Адаптированная система, подготовленная ими, составлена позднее, после выхода основных монографий по протистам с учетом генетико-морфологического, физиологического и онтогенетического критериев. Для удобства пользования системой, кроме латинского названия с русской транскрипцией, дано русское название, отражающее важнейшие особенности таксона по комплексу критериев. Для самых крупных таксонов дано его название на латыни в русской транскрипции. Тип Хромальвеоляты подразделяется на два близких таксона – Разножгутиковые и Альвеоляты.

Адаптированная система простейших по И.Х. Шаровой (2014)

I. Экскаваты *Excavata* – переднежгутиковые

Тип Эвгленовые

Тип Парабазалии

II. Хромисты (гетероконта) *Chromista* – разножгутиковые (гетеротрофы, миксотрофы, фототрофы)

Тип Хризомонадовые – миксотрофы

Тип Опалиновые – гетеротрофы (паразиты)

Тип Диатомовые – фототрофы

III. Альвеоляты *Alveolata* – альвеолярные (с мембранными пузырьками альвеолами в покровах клетки)

Тип Динофлагелляты – миксотрофы

Тип Споровики – апикомплексы – гетеротрофы (паразиты)

Тип Инфузории – цилиафоры – гетеротрофы

IV. Архепластиды *Archaeplastida* – с первичными пластидами (фототрофы)

Тип Зеленые растения (одноклеточные и многоклеточные)

Тип Красные водоросли (одноклеточные и многоклеточные)

V. Амебовые *Rhizopoda* – с псевдоподиями (гетеротрофы)

Тип Лобоподы (голые и раковинные амебы)

Тип Конозы (жгутиковые амебы)

VI. Ризарии (корненожки) Rhizaria – с ризоподиями и филоподиями (гетеротрофы)

Тип Фораминиферы (раковинные)

Тип Радиолярии (с внутренним скелетом)

Тип Солнечники (без скелета, с аксоподиями)

VII. Опистоконты Opisthokonta – заднежгутиковые (гетеротрофы)

Тип Воротничковые жгутиконосцы (одноклеточные и колониальные). К этому таксону относятся царство Грибы и царство Многоклеточные животные.

Мы находим данную классификацию наиболее удачной для работы с обучающимися, так как она в меру упрощена для лучшего понимания и при этом отражает современные тенденции систематики протистов.

ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО ПРОТИСТОФАУНЕ ВОДОЕМОВ ГОРОДА КРАСНОЯРСКА

В данной главе приводятся описания крупных таксонов протистов, их фоновых родов и видовые очерки некоторых видов пресноводных свободноживущих простейших, обитающих в водотоках окрестностей города Красноярска, южная территориальная часть Средней Сибири. Сугубо морские, редкие, а также паразитические таксономические группы, как правило, имеют лишь краткий очерк, характеризующий основные особенности, и не иллюстрированы.

В качестве классификации протистов была выбрана адаптивная система по И.Х. Шаровой 2014 г. В нее входит 7 основных групп (Экскаваты *Excavata*, Хромисты *Chromista*, Альвеоляты *Alveolata*, Архепластиды *Archaeplastida*, Амебовые *Rhizopoda*, Ризарии *Rhizaria* и Опистхонты *Opisthokonta*), где выделяют 16 основных типов протистов, представители которых встречаются на территории Средней Сибири.

Материал для данной главы был собран в окрестностях города Красноярска из толщи и придонного слоя проб воды с реки Енисей и его притоков (рис. 62): Мана; Есауловка; Кача; Базаиха, Березовка, старица р. Енисей на острове Татышев, а также пруда, расположенного на Кузнецовском плато (55°56'39.30" с.ш. и 93°03'21.88" в.д.), и озера Мясокомбинат. В результате исследования выявлено 45 фоновых протиста, из которых 8 определены до ранга род и 37 – вид (приложение 1; приложение 2, рис. 1–2).

Размеры протистов варьируют от нескольких микрон до нескольких миллиметров. В приведенных очерках особи оцениваются как «мелкие» – при размере меньше 15 мкм, «среднего размера» – 15–50 мкм, «крупные» – более 50 мкм.



Рис. 62. Район исследования протистов на территории южной части Красноярского края

Прежде чем искать в определителе представителя протистофауны, что вы увидели в микроскоп, стоит убедиться, действительно ли он относится к протистам. В микромире существует достаточно большое количество живых существ, сходных по размерам с простейшими, но простейшими не являющимися. Это относится, например, к бактериям, некоторые из которых могут достигать достаточно крупных размеров, вплоть до 20–30 микрометров (например, пурпурные серные бактерии сравнимы по размеру со многими некрупными простейшими), а также к цианобактериям, или сине-зеленым водорослям, которые образуют очень крупные колонии. Хватает и обратных примеров – зачастую в окуляр микроскопа попадают многоклеточные животные, тем не менее относящиеся к микромиру. Это относится к коловраткам, брюхоносам, плоским и круглым червям, различным низшим ракообразным, таким как циклопы и дафнии, тихоходкам и так далее (рис. 63; приложение 3, рис. 1).

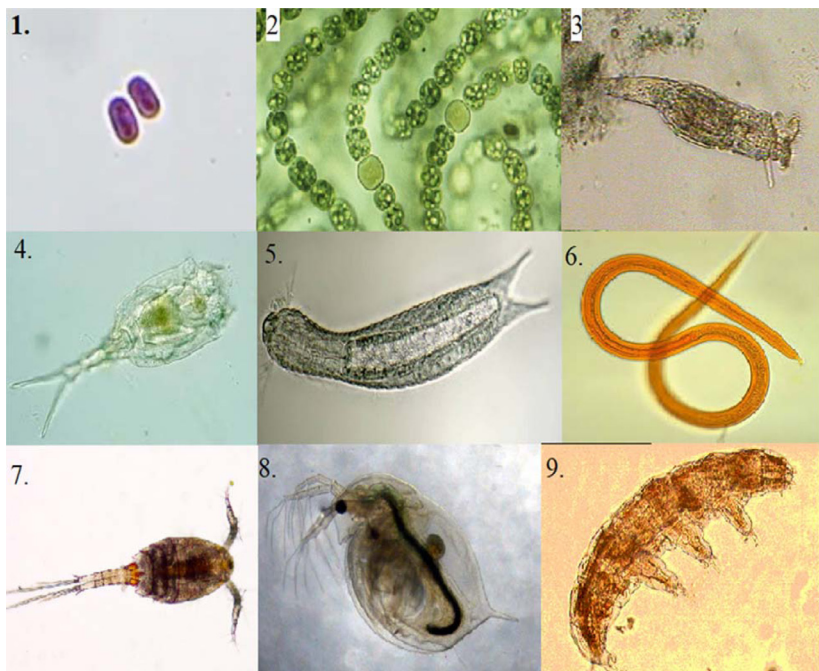


Рис. 63. 1 – Пурпурные серные бактерии; 2 – Нитчатые цианобактерии;
 3–4 – Коловратки; 5 – Брюхоресничный червь; 6 – Нематода;
 7 – Циклоп; 8 – Дафния; 9 – Тихоходка

Ниже приводятся определительные таблицы с наглядным материалом для первоначальной идентификации протистов, видимых в микроскоп. Краткий определитель составлен по ключам: тезы и антitezы. Принцип основан на сравнении признаков, рассматриваемых взаимноисключающе. Поэтому каждая ступень в определительной таблице содержит наборы признаков, отличающихся по значению друг от друга. Цифра в конце каждой строки обозначает номер ступени, к которой следует обращаться для дальнейшего определения. После установления отношения протиста к конкретному крупному таксону следует перейти к разделу «Характеристика таксономических групп протистов» для

дальнейшей идентификации до таксонов ниже рангом и выявления морфологических и экологических характеристик данного организма.

Для более узкоспециализированного определения стоит обращаться к литературе, посвященной определенным таксонам.

2.1. Определительные таблицы

Цвет клетки: зеленый (1); желтый, коричневый или бурый (7); красный (15); бесцветный (18) (рис. 64).

1. Цвет клетки зеленый. Количество клеток:

- клетка одна (2);
- клеток несколько или много, в колонии (5);
- клетки соединены между собой последовательно друг за другом (6);
- клетки объединены в крупную шарообразную колонию, каждая клетка имеет два жгутика, обращенных наружу колонии (*Volvox sp.*).

2. Клетка одна. Наличие жгутиков или ресничек:

- жгутики или реснички отсутствуют (3);
- один жгутик или более (4);
- клетка покрыта ресничками, имеется поясок удлиненных ресничек вокруг цитостома (инфузория *Stentor sp.*).

3. Жгутики или реснички отсутствуют:

- клетки состоят из двух полуклеток, разделенных перетяжкой почти полностью, полуклетки симметричны (*Chlorophyta*, семейства *Peniaceae*, *Desmidiaceae*);
- иные формы (*Chlorophyta*, *Chlorohyceae*).

4. Один жгутик, два или более. Имеется красный глазок, передвижение активное:

- форма тела вытянутая или листовидная (тип *Euglenozoa*);
- форма тела овальная или шарообразная (*Chlamydomonas sp.*, *Chlorella sp.*).

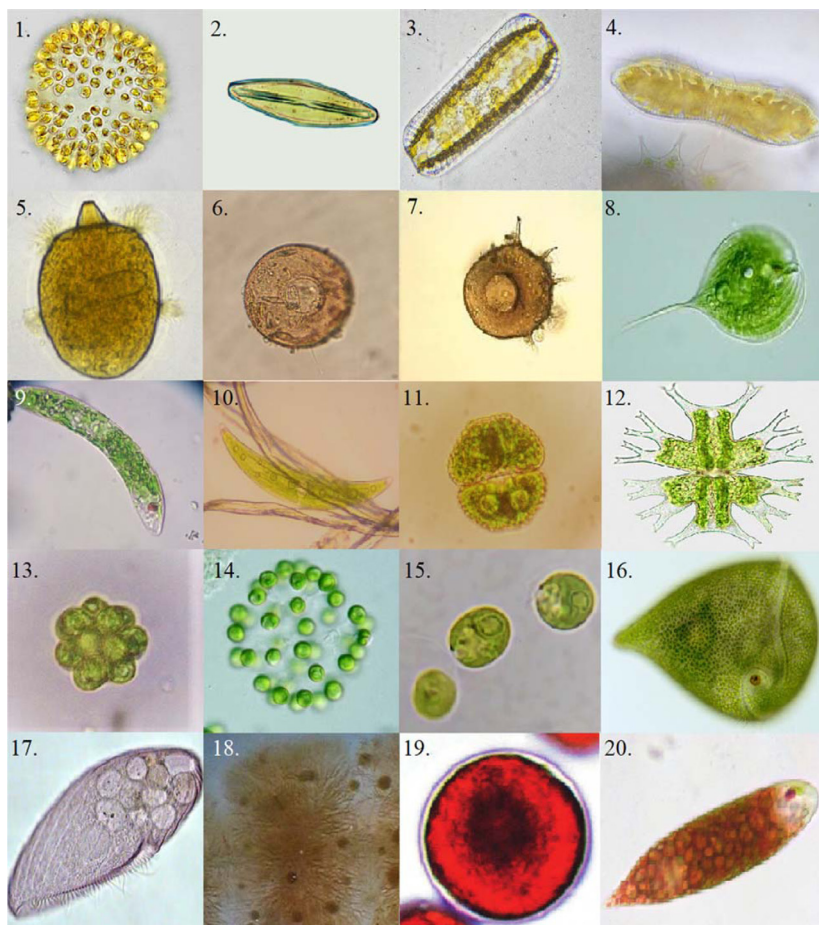


Рис. 64. Протисты желтой, бурой и коричневой расцветок 1–7;
протисты зеленой расцветки 8–16;
протисты красной и розовой расцветки 17–20.

- 1) *Uroglena* sp., 2) *Frustulia* sp., 3) *Surirella* sp., 4) *Cymatopleura* sp.,
5) *Didinium* sp., 6) *Arcella* sp., 7) *Centropyxis* sp., 8) *Phacus* sp.,
9) *Euglena* sp., 10) *Closterium* sp., 11) *Cosmarium* sp.,
12) *Micrasterias* sp., 13) *Coelastrum* sp., 14) *Dictyosphaerium* sp.,
15) *Chlamydomonas* sp., 16) *Stentor* sp., 17) *Blepharisma* sp.,
18) *Rhodophyta*, 19) циста *Chlamydomonas nivalis*,
20) *Euglena sanguinea*

5. Клеток несколько или много, в колонии:
– колонии плоские, количество клеток кратно двум (*Gonium sp.* или *Scenedesmus sp.*);
– колонии шарообразные (*Coleastrum sp.*, *Volvox sp.*, *Eudorina sp.*).
6. Клетки соединены между собой последовательно друг за другом:
– ширина клетки превышает длину, поверхность ослизнена (*Desmidium sp.*);
– длина клетки превышает ширину (*Spyrogyra sp.*, *Zygnema sp.*).
7. Цвет клетки желтый, коричневый или бурый. Количество клеток:
– клетка одна (8);
– клеток несколько или много, в колонии (*Synura sp.*, *Uroglena sp.*);
– клеток много, находятся в больших ветвящихся колониях (*Rhodophyta*, *Bryophyta*).
8. Клетка одна. Наличие жгутиков, ресничек или ложноножек:
– имеются жгутики (9);
– имеются реснички (10);
– имеются ложноножки (11);
– ничего из перечисленного (13).
9. Имеются жгутики:
– жгутиков два, клетка покрыта крепким панцирем с различными выростами (тип *Dinophyta*);
– жгутиков два, клетка небольшая, округлая (одиночные клетки *Synura sp.*, *Uroglena sp.*).
10. Имеются реснички. Тип *Infusoria*:
– клетка покрыта ресничками полностью, реснички удлинены у цитостома (класс *Heterotrichea*);
– клетка покрыта ресничками полностью, реснички расположены продольными рядами, создавая исчерченность (класс *Oligohymenophorea*);

- клетка покрыта ресничками, имеются один или два пояса удлиненных ресничек (*Didinium sp.*, *Monodinium sp.*);
- клетка удлиненная, покрыта ресничками, имеется выраженная подвижная «шея» клетки (класс *Litostomatea*);
- клетка бочкообразная, покрыта ресничками, имеет внешнюю оболочку из пластинок (*Coleps sp.*) (рис. 65);
- клетка покрыта ресничками, некоторые реснички сращены в длинные жесткие цирры, на которых клетка передвигается (класс *Spirotrichea*).

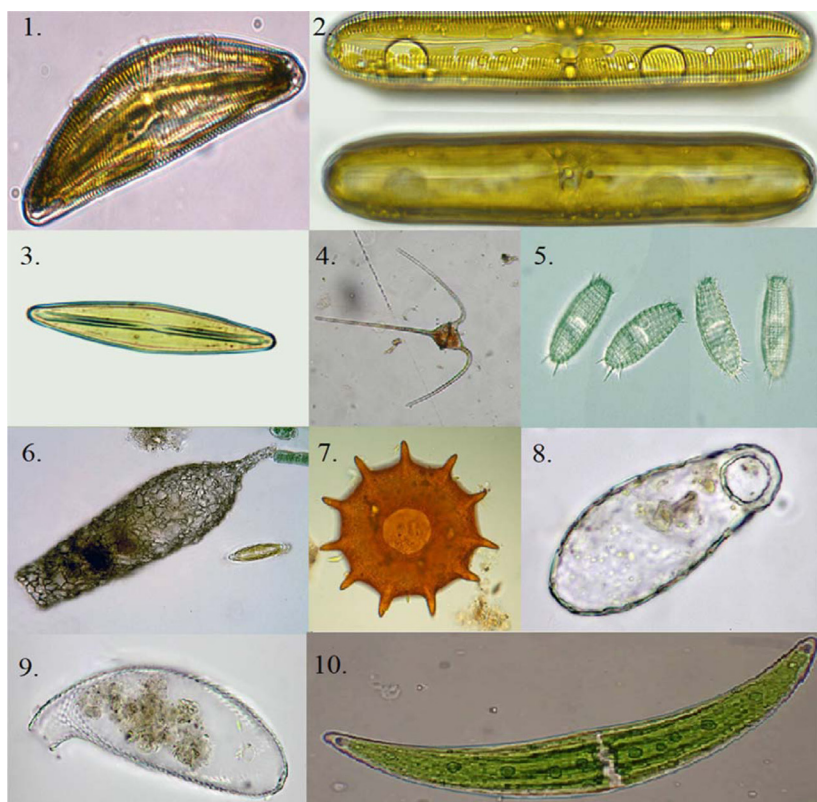


Рис. 65. Примеры простейших, имеющие раковину, либо же неизменную форму тела. 1) *Cymbella sp.*, 2) *Pinnularia sp.*, 3) *Frustulia sp.*, 4) *Ceratium sp.*, 5) *Coleps sp.*, 6) *Diffugia sp.*, 7) *Arcella dentata*, 8) *Trinema sp.*, 9) *Cyphoderia sp.*, 10) *Closterium sp.*

11. Имеются ложноножки. Амебовые, класс *Lobosea*, подкласс *Testacealobosea*. Окрашена раковина, сами ложноножки бесцветны. Форма раковины:

- форма раковины близка к округлой (12);
- раковина темная, вытянутая, может иметь один или несколько выростов на торце (*Diffugia sp.*).

12. Форма раковины близка к округлой. Ложноножки – широкие лобоподии. В случае наличия только раковины, ложноножек может не быть:

- раковина круглая или близка к этому, ксеносом не имеет, псевдостом виден, находится в центре клетки (*Arcella sp.*) (рис. 65);

- раковина неровная, состоит из крупных песчинок обломков диатомей и других ксеносом, расположена, как правило, псевдостомом вверх, на нижней части раковины имеются выросты (*Centropyxis sp.*).

13. Ресничек, ложноножек или жгутиков нет. Клетка покрыта твердой раковинной и имеет неизменную форму.

- раковина прозрачна, клетке придают желтый цвет хлоропласты внутри, также могут быть прозрачные оставшиеся раковины (14);

- раковина имеет бурый или коричневый цвет сама по себе (12).

14. Раковина прозрачна, клетке придают желтый цвет хлоропласты внутри, также могут быть прозрачные оставшиеся раковины. Клетки симметричные, круглые или вытянутые, могут быть одиночными или в колониях. Лежат на месте, либо медленно ползут по поверхности (тип *Diatomae*).

15. Цвет клетки красный. Клетка одна (16), или ветвящаяся колония (*Rhodophyta*).

16. Цвет клетки красный. Клетка одна.

- Имеются жгутики (*Euglena sanguinea*);
- имеются реснички (*Blepharisma sp.*);
- ничего из перечисленного (17).

17. Жгутиков и ресничек нет. Клетки шарообразные, покрыты толстой оболочкой. Подобным образом выглядят различные цисты протистов, в частности, цисты *Chlamydomonas nivalis*.

18. Клетка бесцветна. Количество клеток:

- клетка одна (19);
- клеток несколько или много, в колонии (29);
- клетки соединены между собой последовательно друг за другом (30).

19. Клетка одна. Форма тела:

- непостоянная, аморфная, перетекающая (20);
- в целом постоянная, с подвижными частями (21);
- постоянная, без подвижных частей (28).

20. Форма тела непостоянная, аморфная, перетекающая. Ядро одно, или несколько, иногда много. В цитоплазме могут быть гранулы запасенных веществ. Амебовые, класс *Lobosea*.

21. Форма тела постоянная, есть подвижные части:

- имеются жгутики (22);
- имеются ложноножки (23);
- имеются реснички (24),
- имеются крупные вакуоли, расширяющиеся на границе клетки (27).

22. Имеются жгутики. Жгутика два. Форма тела:

- вытянутая, длинная (*Peranema sp.*);
- округлая (*Polytoma uvella*).

23. Имеются ложноножки. Подвижны лишь псевдоподии, сама клетка находится в прозрачной раковине. Ложноножки бывают не всегда, иногда можно наблюдать лишь раковину без обитателя. Филозные раковинные амебы (*Filosea*):

- форма раковины яйцевидная, состоит из чешуек, покрыта шипами, устье раковины с зубчиками (*Euglypha sp.*),
- форма вытянутая, эллиптическая, псевдостом круглый, расположен вентрально (*Trinema sp.*);

– форма яйцевидная, есть короткая изогнутая «шея» раковины (*Cyphoderia sp.*).

24. Имеются реснички. Тип *Infusoria*:

– клетки передвигаются свободно (25);

– клетки прикреплены на ножку или стебель к субстрату, или к другому живому существу (26).

25. Инфузории передвигаются свободно:

– клетка покрыта ресничками полностью, реснички удлиненны у цитостома (класс *Heterotrichea*);

– клетка покрыта ресничками полностью, реснички расположены продольными рядами, создавая исчерченность (класс *Oligohymenophorea*);

– клетка удлиненная, покрыта ресничками, имеется вырванная подвижная «шея» клетки (класс *Litostomatea*);

– клетка бочкообразная, покрыта ресничками, имеет внешнюю оболочку из пластинок (*Coleps sp.*);

– клетка покрыта ресничками, некоторые реснички сращены в длинные жесткие цирры, на которых клетка передвигается (класс *Spirotrichea*);

– клетка покрыта ресничками полностью, почковидная форма (*Colpoda steinii*);

– клетка покрыта ресничками полностью, крайне крупная, около 1 мм, широко раскрыта на переднем конце (*Bursaria sp.*).

26. Инфузория прикреплена к субстрату или живому существу:

– инфузория очень крупная, воронкообразная, расширяющаяся к цитостому, крепится узким концом-ножкой, но может открепляться и передвигаться по необходимости (*Stentor sp.*);

– инфузория небольшая, напоминающая колокольчик, располагается на отдельном длинном стебельке, способном сокращаться, вокруг цитостома располагаются удлиненные реснички (*Vorticella sp.*);

– инфузория небольшая, напоминающая вытянутый колокольчик, стебельки формируют древовидную колонию (*Carchesium sp.*);

– инфузория прикреплена к другому живому существу с помощью трубочек-щупалец или к субстрату на стебелек, клетка сферической формы (подкласс *Suctorina*).

27. Клетка шаровидная, неподвижная, покрыта длинными шипообразными аксонемами по всей поверхности, поверхность клетки иногда изменяется расширяющимися вакуолями (тип *Heliozoa*).

28. Клетка без подвижных частей:

– клетка прозрачная, является раковиной из твердого материала (23);

– клетка шаровидная, покрыта длинными аксонемами по всей поверхности (27).

29. Бесцветных клеток несколько или много, в колонии. Колония шаровидная, каждая клетка имеет жгутик. Жгутик окружен воротничком из микроворсинок. Тип Воротничковые жгутиконосцы – *Choanomonada*.

30. Бесцветные клетки соединены между собой последовательно друг за другом. Скорее всего, оставшиеся раковины от колониальных диатомовых водорослей.

2.2. Характеристика таксономических групп протистов

В данном подразделе дано описание таксонов разного ранга протистов, их ключевых характеристик и видовые очерки фоновых видов одноклеточных, обитающих в водотоках окрестностей г. Красноярск.

I. Экскаваты

Обширная группа протистов. К данной группе принадлежит множество разнообразных видов: свободно живущих, симбиотических и паразитических, в том числе некоторые важные виды паразитов человека.

Типичные представители данной группы имеют одно ядро и два жгутика. Один из жгутиков направлен назад и лежит в вентральной борозде. В ней же и расположен клеточный рот. Один из жгутиков, как правило, длиннее другого (основной), при делении каждой дочерней клетке отходит по одному жгутику. У той клетки, которой отошел короткий жгутик, он становится основным.

Тип Эвгленозои – *Euglenozoa*

Класс – Эвгленивые – *Euglenoidea*

Отряд – Эвглени – *Euglenales*

Семейство – *Euglenaceae*

Род *Euglena* Ehrenberg, 1830. Жгутиконосец длиной 35–55 мкм, один из самых известных микроорганизмов. Клетки окрашенные, фотосинтезирующие, вытянутые в длину, иногда несколько спирально скрученные. Передний конец закруглен или вытянут, задний также закруглен или сужен и заострен, у ряда видов заканчивается узким шиловидным отростком. Жгутик один, нередко довольно длинный, у крупных видов хорошо заметный. Пелликула бесцветная, реже окрашенная в бурый цвет, с продольными или спирально проходящими штрихами, иногда с рядами точек. Хлоропласты зеленые, разной формы (дисковидные, звездчатые, лентовидные). У ряда видов известны бесцветные разновидности. Глазок выпукло-вогнутой формы. Некоторые виды имеют гематокром, из-за чего окрашены в красно-бурый цвет (*Euglena sanguinea*). Передвигается с помощью жгутика и вращения тела вокруг продольной оси. Метаболические формы способны также передвигаться ползком по субстрату, отбросив при этом жгутик.

Виды *Euglena* встречаются в планктоне, бентосе и обрастаниях, в пресных и солоноватых водоемах. Наилучшие условия для эвглени там, где имеется изобилие продуктов распада, органических отходов. Существует более 100 различных видов эвглени. Самым распространенным видом

является *Euglena viridis* (рис. 66). Эвглены также способны к сокращению участков тела для изменения направления движения. Подобный тип движения называется метаболией, или эвгленоидным движением.

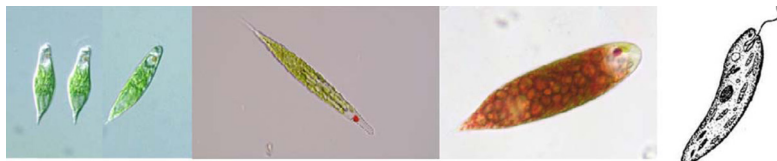


Рис. 66. Слева направо – *Euglena viridis*, *Euglena acus*, *Euglena sanguinea*, *Euglena viridis* (схематичный рисунок)

Класс – Эвгленовые – *Euglenoidea*

Отряд – Эвглены – *Euglenales*

Семейство – *Euglenaceae*

Род *Peranema* Dujardin, 1841. Небольшие жгутиконосцы, имеющие размер от 20 до 70 мкм в диаметре. Ярким представителем данного рода является *Peranema trichophorum* (рис. 67). Очень активные хищники и падальщики. Этот жгутиконосец распространен в водах, богатых органическими питательными веществами, особенно в воде, в которой происходит разложение органических веществ. Единственный жгутик растет на переднем конце тела, и быстрое вращение его крайнего конца плавно протягивает перанему через воду. Тело инфузории может достаточно сильно сокращаться и изгибаться в процессе перемещения.

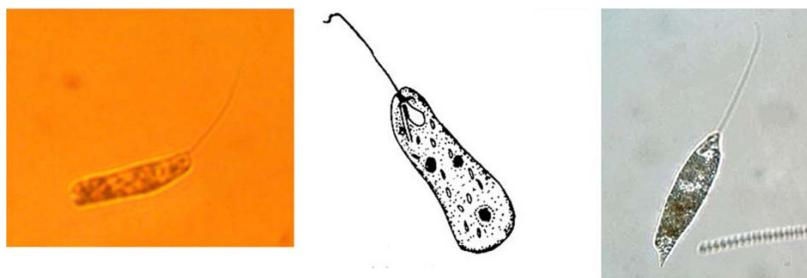


Рис. 67. *Peranema* sp.

Перанему иногда можно увидеть в телах мертвых коловерток, поглощающих питательные вещества через пелликулу. Кроме того, она способна проглатывать детрит, бактерии, водоросли и даже крупные организмы путем расширения цитостома – полости, которая лежит у основания жгутика.

Класс – Эвгленовые – *Euglenoidea*

Отряд – Эвглены – *Euglenales*

Семейство – *Phacaceae*

Род *Phacus* Dujardin, 1841

Клетки одиночные, с одним жгутиком. По форме клетки плоскосжатые (до листовидных), обычно заканчивающиеся на заднем конце бесцветным прямым или изогнутым узким концевым отростком, реже отростка нет (рис. 68).

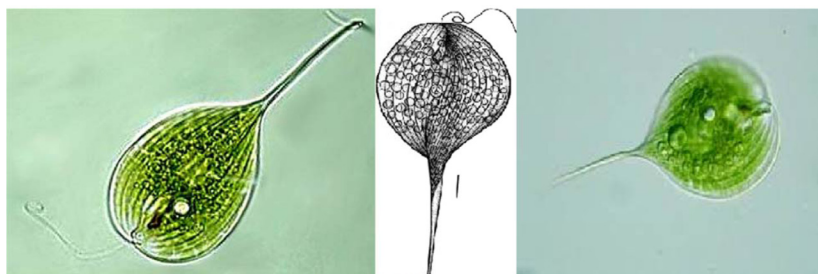


Рис. 68. *Phacus* sp.

Жгутик выходит наружу посередине переднего конца клетки, реже несколько сбоку от него. Хлоропласты дисковидные, пристенные, без пиреноидов. Ядро с ядрышком, обычно лежит в задней половине клетки. Парамилон откладывается в двух формах: одной-двух крупных округлых парамилий, располагающихся обычно по средней продольной линии клетки, и многих мелких, рассеянных. Поступательное движение сопровождается одновременно вращением клетки вокруг продольной оси. Виды *Phacus* встречаются в планктоне и бентосе, в пресных и солоноватых водоемах.

Класс Кинетопластидия – *Kinetoplastidea*

Класс жгутиковых простейших. Имеются разнообразные свободноживущие формы, обитающие в почве, либо в воде. Тем не менее в основном включает в себя паразитов, поражающих представителей всех основных групп эукариот, включая других протистов. Паразитические виды могут иметь как одного хозяина (обычно беспозвоночных), так и двух, где второй хозяин является животным или растением. Отличаются они от других эвгленозоев наличием кинетопласта – образования, содержащего в себе ДНК. Кинетопласт находится внутри гигантской митохондрии и соединен с основаниями жгутиков.

Большинство видов имеют ведущий и отстающий жгутики, последний при этом бывает прикреплен к боковой поверхности клетки и часто используется для закрепления на поверхностях или перемещения по ним.

Большинство представителей класса *Kinetoplastidea* являются паразитами (рис. 69), а свободноживущие формы не встречаются на территории Средней Сибири.

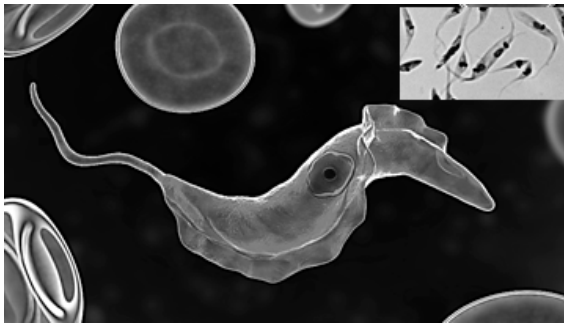


Рис. 69. Trypanosoma cruzi

Тип Парабазалии – *Parabasalea*

Характерны наличием особой внутренней структуры – парабазального аппарата, являющей собой аппарат Гольджи, объединенный с поперечно исчерченными филаментами. Все

представители, за редким исключением, имеют от 4 до десятков тысяч жгутиков. Митохондрии редуцированы до особых органелл, называемых гидрогеносомами, а также в клетке имеется особое цитоскелетное образование – аккостиль.

Большинство парабазалий ведут симбиотический образ жизни, обитая внутри других организмов. Встречаются паразиты (рис. 70), в том числе возбудители заболеваний человека (*Trichomonas vaginalis*). Свободноживущие формы на территории водоемов Средней Сибири не встречаются.



Рис. 70. *Trichomonas vaginalis*

II. Хромисты

Тип Хризомонадовые (Хризофиты) – *Chrysmonada*

Хризофиты, или золотые водоросли, включают в себя около 1200 видов, главным образом в пресноводном фитопланктоне. Они имеют особое значение для изучения связей между водорослями и простейшими. Многие из них сочетают в себе особенности обеих этих групп организмов в своем строении и способе питания. Мембрана обеспечивает фаготрофию, а также есть пластиды.

Большинство хризомонадовых – подвижные одноклеточные жгутиконосцы. Клетка имеет два жгутика: плевронематический жгутик длинный, покрытый волосками, и короткий гладкий жгутик. Встречаются и амебовидные формы, также неподвижные, и даже разветвленные и нитчатые формы, и многие виды способны в течение жизненного цикла изменять форму жизни.

Ядро в центре клетки, а за ним имеется большая накопительная вакуоль, содержащая углевод хризоламинан. Ядерных мембран две, наружная из них непрерывно связана

с внешней мембраной хлоропластов. Есть один хлоропласт, который часто имеет стигму, прилегающую к фоторецептору около короткого жгутика. Фотосинтетические пигменты – это хлорофиллы *a* и *c*. Их зеленый цвет скрыт коричневым пигментом фукоксантином; в этом причина желтоватобурого цвета этих водорослей. Пресноводные формы всегда имеют сократительные вакуоли, которые поддерживают осмотическое равновесие. Характерной чертой хризофитов является их эндогенная окремненная стадия покоя, стоматоциста, которая отличает их от всех других групп водорослей. Большинство таксономически важных характеристик хризомонад можно исследовать только с помощью электронной микроскопии.

Хризофмонады в основном одиночные, но у некоторых родов клетки расположены в сферических (*Uroglena*, *Synuga*) или разветвленных колониях (*Dinobryon*).

Размножение чаще всего бесполое путем продольного деления клетки. Однако половое размножение происходит у некоторых видов путем изогамного или анизогамного слияния гамет, которые часто невозможно отличить от вегетативных клеток. В результате слияния образуется зигота, которая формирует кремнистую стенку, как вегетативная стоматоциста. К концу вегетационного периода клетки инцистируются.

Возможно проследить, как различные бесцветные группы могли образоваться из пигментированных хризофитов. Некоторые бесцветные амебы, судя по всему, являются редуцированными потомками хризомонад, поскольку они все еще способны образовывать стоматоцисты.

Большинство хризофитов обитает в пресной воде. Они предпочитают пруды и небольшие озера, часто со стоячей водой и низким содержанием питательных веществ. Избегают очень богатых питательными веществами вод с массовым развитием цианобактерий и зеленых водорослей. Од-

нако различные виды предъявляют широкий спектр экологических требований. Некоторые предпочитают олиготрофные (*Synura curtispina*), другие – более эвтрофные места (*Mallomonas heterospina*), а многие сильно зависят от pH среды (*Dinobryon divergens*, *Mallomonas acaroides*). Их можно использовать в качестве индикаторных видов. Это особенно характерно для видов, содержащих кремнеземные чешуйки, потому что чешуйки можно легко идентифицировать до видов, и они сохраняются в донных отложениях. Таким образом, они могут использоваться в исследованиях истории озера как маркеры эвтрофикации или закисления.

Сезонная встречаемость хризофитов имеет характерные особенности. Большинство видов и наибольшее количество клеток обнаруживаются весной, обычно вскоре после ледохода. Некоторые виды менее зависимы от температуры и встречаются круглый год (*Chryso-sphaerella brevispina*, *Paraphysomonas imperforata*). А некоторые виды (*Synura* и *Uroglena*) способны при массовом развитии придавать воде неприятный запах и вкус. Таким образом, они могут вызвать проблемы в резервуарах с питьевой водой.

Класс – Синурофитовые – *Synurophyceae*

Отряд – Synurales – Синуровые

Семейство – Synuraceae

Род – *Synura* Ehrenberg, 1835

Клетки собраны в колонии, свободноплавающие. Колонии шаровидные или овальные, без общей слизистой оболочки, плотные или довольно рыхлые. Клетки шаровидные, обратнойцевидные, удлинённо-конусовидные, соединённые оттянутыми, иногда длинными задними концами. Поверхность клеток покрыта кремниевыми чешуйками. Жгутиков два, неравной длины, хорошо заметных на большом увеличении. Хлоропластов по два в каждой клетке, пристенных, с пиреноидами. Глазок отсутствует. В нижней части клетки часто присутствует вакуоль с хризоламинарином.

Виды *Synura* встречаются в планктоне и придонном слое пресных водоемов (рис. 71).



Рис. 71. *Synura uvella*

Класс – Хризофитовые – *Chrysophyceae*

Отряд – Chromulinales

Семейство – Chromulinaceae

Род *Uroglena* Ehrenberg, 1834

Водоросли колониальные, свободноплавающие, до 3 мм в диаметре. Колонии шаровидные или овальные, состоящие из большого числа клеток, расположенных равномерно по периферии колонии. Клетки эллипсоидные или грушевидные, соединены между собой длинными, слизистыми, разветвленными тяжами или свободно погружены в упругую слизь колонии. Жгутиков два, неравной длины. Хлоропластов один-два, корытообразных или неправильной формы. Иногда имеется глазок. Пульсирующих вакуолей две, в передней части клетки.

Виды *Uroglena* встречаются в планктоне пресных водоемов (рис. 72).

Тип Опалиновые – *Opalinata*

Класс Опалины – *Opalinatea*

Это крупные (до 1 мм) паразиты с плоским телом и многочисленными рядами жгутиков.

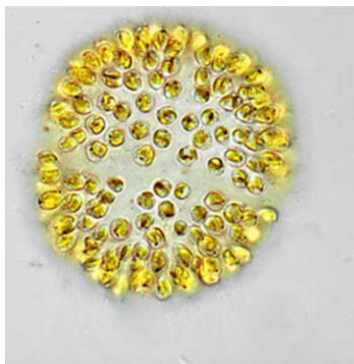


Рис. 72. *Uroglena volvox*

Питание сапротитное. Чаще всего – кишечные паразиты лягушек. Свободноживущих форм нет.



Рис. 73. Опалина лягушачья (*Opalina ranarum*)

Тип Диатомовые – Diatomeae

Диатомовые водоросли, или диатомеи – самая распространенная на Земле группа водорослей. Диатомеи обитают в соленых и пресных водоемах, на поверхности снега и в горячих гейзерах (при температуре около 85°C), во влажных почвах, на скалах и коре деревьев. Они создают около 1/2 биомассы Мирового океана, 2/3 кислорода, производимого Мировым океаном, и около 1/4 всего органического вещества на Земле.

Диатомовые водоросли – очень мелкие одноклеточные организмы (от 4 до 1000 мкм); иногда они образуют небольшие колонии. Целлюлозной оболочки, характерной для клеток растений, у диатомовых водорослей нет. Цитоплазму отделяет от внешней среды только гибкая клеточная мембрана. Живут диатомеи в маленьких изящных панцирях. Материал коробочек – аморфная окись кремния, ближе всего по составу и строению к полудрагоценному камню опалу. Стенки коробочек пронизаны порами, поверхность которых составляет от 10 до 75 % от общей поверхности панциря. Панцири диатомеи украшены выступами и могут иметь сложную, причудливую форму.

Панцирь состоит из двух половинок – доньшка (гипотеки) и крышечки (эпитеки). Стенки створок диатомеи прорезает щель – шов. Долгое время был непонятен механизм передвижения диатомей. Согласно современным представлениям некоторых ученых, в области шва мембрана контактирует с водой, и пробегающие по ней колебания позволяют диатомеям активно передвигаться в толще воды и по поверхности дна. По этим представлениям, орган движения диатомей – шов. Жгутиков у них нет.

Размножаются диатомеи делением. При этом одна дочерняя клетка получает в наследство крышечку, а другая – доньшко, которое по размеру, естественно, меньше крышечки. Однако достраивать крышечку диатомеи не умеют. Поэтому диатомея, которой досталось «доньшко», превращает его в крышечку и достраивает к ней новое доньшко (по размеру оно, конечно, будет меньше крышечки). Благодаря этому своеобразному процессу размер диатомей может уменьшиться вполовину, а то и больше. Восстановление размера происходит при половом размножении.

Приступая к половому размножению, диатомеи сбрасывают створки, затем часть диатомей превращается в женские гаметы, а часть – в мужские. Мужские и женские гаметы сливаются попарно, образуя ауксоспору, которая дорастает до нормальных размеров и строит себе новый панцирь.

Класс – *Coscinodiscophyceae*

Отряд – *Thalassiosirales*

Семейство – *Stephanodiscaceae*

Род *Cyclostephanos* Round in Theriot et al., 1987

Клетки одиночные, реже колониальные. Колонии нитевидные, короткие. Хлоропласты дисковидные. Панцирь с пояска дисковидный. Створки округлые, поверхность их концентрическо-волнистая. На створках имеются радиальные штрихи (рис. 74). На краю створки ареолы сгруппиро-

ваны в пучки, разделенные гребнями. Эти гребни у краев створки вильчато разветвлены.

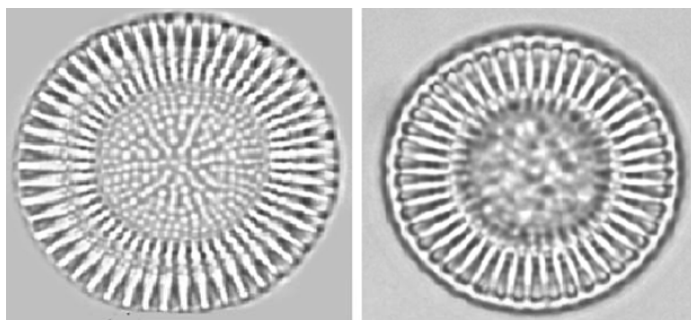


Рис. 74. Слева: *Cyclostephanos* sp., справа: *Cyclostephanos dubius*

Виды *Cyclostephanos* встречаются в планктоне пресных водоемов. *Cyclostephanos* традиционно рассматривали среди рода *Stephanodiscus*. Отличается от *Stephanodiscus* краевыми ареолами, разделенными гребнями, которые, в свою очередь, на краю створки вильчато разветвляются.

Класс – Косцинодискофитовые – *Coscinodiscophyceae*

Отряд – *Thalassiosirales*

Семейство – *Stephanodiscaceae*

Род *Cyclotella* Kützing et Brébisson, 1838

Клетки одиночные, реже собираются в короткие колонии, в которых соединяются с помощью слизи. Хлоропласты многочисленные, дискообразные. Панцирь с пояска дисковидный. Створки округлые (рис. 75). На створках имеются радиальные штрихи, образованные альвеолами, которые с наружной поверхности закрыты тонким, перфорированным ареолами, слоем. На краю створки ареолы сгруппированы в пучки. В центре штрихи могут отсутствовать. Центральные и краевые поля различаются по структуре.

Виды встречаются в планктоне пресных и солоноватых водоемов. Несколько представителей рода характерны для прибрежной зоны морей.

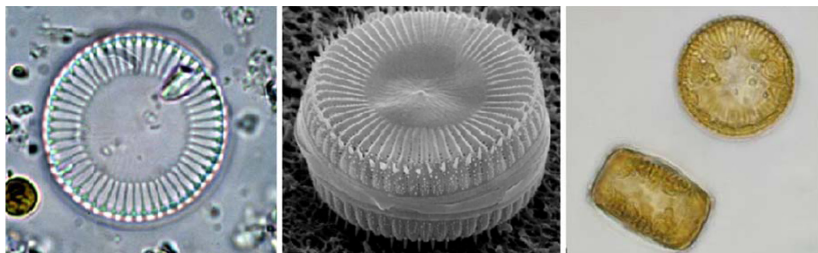


Рис. 75. Слева направо: *Cyclotella* sp., *Cyclotella meneghiniana* в электронном микроскопе, *Cyclotella meneghiniana* в световом микроскопе

Класс – Фрагилариофитовые – *Fragilariophyceae*

Отряд – *Fragilariales*

Семейство – *Fragilariaceae*

Род *Diatoma* Bory, 1824

Клетки собраны в зигзагообразные, звездчатые или линейные колонии. Хлоропласты многочисленные, мелкие. Панцирь с пояска бывает прямоугольным или линейным. Створки от линейных до эллиптических. Концы створок широко закруглены, реже головчатые или слегка клювовидные. Шва нет. На створках имеются грубые поперечные ребра, разделяющие штрихи. Поясковые ободки Y-образной формы, с двумя рядами ареол.

Виды *Diatoma* встречаются в планктоне пресных и солоноватых водоемов (рис. 76).



Рис. 76. *Diatoma vulgaris*

Класс – Фрагиляриофитовые – *Fragilariophyceae*

Отряд – *Fragilariales*

Семейство – *Fragilariaceae*

Род *Synedra* Ehrenberg, 1830

Клетки одиночные, свободноплавающие или прикрепленные к субстрату одним из концов. Редко клетки образуют пучковидно-веерообразные или пучковидно-звездчатые колонии (рис. 77). Хлоропластов два. Панцирь с пояска линейный. Створки линейные, иногда расширенные в средней части. Шва нет. Виды *Synedra* встречаются в бентосе и планктоне пресных водоемов.



Рис. 77. *Synedra* sp.

Класс – Бацилляриофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Цимбелловые – *Symbellales*

Семейство – *Symbellaceae*

Род *Symbella* C. Agardh, 1830

Клетки формируют колонии, прикрепленные к субстрату ветвящимися слизистыми стебельками, или клетки одиночные. Хлоропласт один, H-образной формы, соединенный на спинной стороне пояска мостиком, в котором содержится пиреноид (рис. 78).

Панцирь с пояска прямоугольный. Поясковая часть клетки со спинной и брюшной сторон одинаковой ширины. Клетки имеют дорсовентральное строение, асимметричны относительно продольной оси. Шов щелевидный (име-

ется на обеих створках), располагается вдоль продольной оси, изогнутый. Наружные центральные поры шва загнуты на брюшную сторону, конечные – на спинную (этот признак четко отделяет данный род от рода *Encyonema*). Штрихи состоят из одного ряда пороидов. В световой микроскоп штрихи выглядят гладкими или пунктирными. На брюшной стороне среднего поля может быть одна или несколько стигм (в световой микроскоп заметны как изолированные точки).



Рис. 78. *Cymbella* sp.

Виды *Cymbella* встречаются в обрастаниях, в пресных водоемах.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Цимбелловые – *Symbellales*

Семейство – *Symbellaceae*

Род *Symbopleura* (Krammer) Krammer, 1999

Клетки одиночные, обычно в препарате ложатся со стороны створки. Панцирь с пояска прямоугольный. Поясковая часть клетки со спинной и брюшной стороны одинаковой ширины. Клетки имеют дорсовентральное строение, слегка асимметричны относительно продольной оси, почти симметричные (рис. 79). Створки почти эллиптические, ланцетные или линейные. Концы

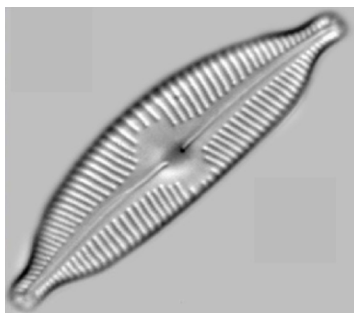


Рис. 79. *Symbopleura* sp.

разнообразной формы. Шов щелевидный (имеется на обеих створках), располагается вдоль продольной оси. Штрихи состоят из альвеол (в световой микроскоп выглядят пунктирными или гладкими). Стигма отсутствует.

Виды *Symborleura* встречаются в бентосе пресных водоемов.

Цимбоплевру традиционно рассматривали среди рода *Symbella*. Она отличается от данного рода слабой асимметричностью створок и тем, что клетки не способны формировать колонии.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Навикуловые – *Naviculales*

Семейство – *Amphipleuraceae*

Род *Frustulia* Rabenhorst, 1853

Клетки одиночные или формируют колонии в виде слизистых трубок, клетки обычно в препарате видны со стороны створки. Хлоропласт один. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки от линейно-ланцетных до ланцетных, концы створок часто головчатые. Шов щелевидный (имеется на обеих створках), прямой, центральный. Осевое поле в виде двух грубых ребер, между которыми заключен шов.

Центральный узелок удлинённый, занимает примерно 1/8 длины створки.

Виды Фрустулии встречаются в обрастании и бентосе пресных и солоноватых водоемов (рис. 80). Некоторые таксоны (комплекс *F. rhomboides* (Ehrenberg) De Toni) обычны для водоемов с кислой водой.



Рис. 80. *Frustulia* sp.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Навикуловые – *Naviculales*

Семейство – *Pleurosigmaaceae*

Род *Gyrosigma* Hassall, 1845

Клетки одиночные или живущие в слизистых трубках, обычно в препарате ложатся со стороны створки.

Хлоропластов два, пластинчатой формы, каждый расположен напротив пояска. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки S-образно изогнутые по продольной оси, на концах суженные. Концы тупо закругленные или оттянутые (рис. 81). Шов щелевидный (имеется на обеих створках), S-образно изогнутый. Осевое поле узкое, среднее – слегка расширенное. Штрихи образованы одним рядом пор. Поры в штрихах расположены так, что образуют продольные и поперечные линии, пересекающиеся под прямым углом. Поясок состоит из открытых поясковых ободков, без пор.

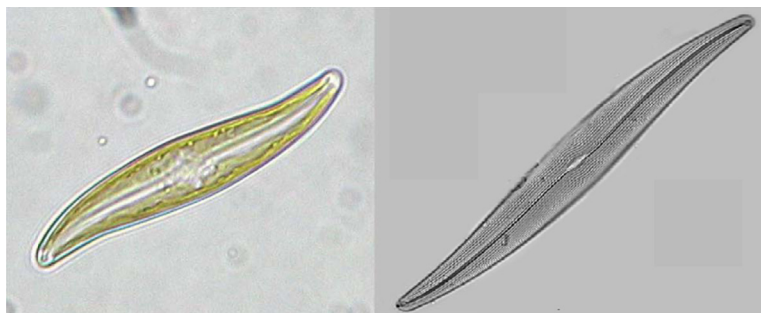


Рис. 81. *Gyrosigma* sp.

Представители *Gyrosigma* встречаются в бентосе пресных, реже солоноватых водоемов и морях.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Навикуловые – *Naviculales*

Семейство – *Naviculaceae*

Род *Navicula* Bory, 1822

Клетки одиночные. Хлоропластов два. Каждый хлоропласт содержит по одному пиреноиду (рис. 82). Панцирь с пояска прямоугольный. Створки ланцетные, линейные, с закругленными, клювовидными или головчатыми концами. Шов щелевидный (имеется на обеих створках), прямой, центральный. Осевое и среднее поля разнообразной формы.



Рис. 82. *Navicula* sp.

В световой микроскоп штрихи выглядят гладкими или пунктирными. Поясок состоит из нескольких открытых, обычно гладких, поясковых ободков.

Виды *Navicula* встречаются в бентосе пресных водоемов и морей.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Навикуловые – *Naviculales*

Семейство – *Neidiaceae*

Род *Neidium* Pfitzer, 1871

Клетки одиночные, в препарате ложатся как со стороны пояска, так и со створки. Хлоропластов обычно четыре, расположенных в клетке симметрично. Панцирь с пояска прямоугольный (рис. 83).

Створки от линейных до ланцетных. Концы створок закругленные или клювовидно оттянутые.



Рис. 83. *Neidium iridis*

Шов щелевидный (имеется на обеих створках), прямой, центральный. Центральные поры шва довольно длинные, изогнуты в разные стороны, полярные щели раздвоены (имеют форму рогатки). В све-

товой микроскоп штрихи выглядят как линии, состоящие из округлых или поперечно удлинённых пор.

Виды *Neidium* встречаются в бентосе пресных водоемов.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Навикуловые – *Naviculales*

Семейство – *Pinnulariaceae*

Род *Pinnularia* Ehrenberg, 1843

Клетки одиночные, в препарате ложатся как со стороны пояска, так и со стороны створки. Хлоропластов два, имеющих вид пластин, содержат пиреноиды. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки линейные, ланцетные или эллиптические, иногда с волнистыми краями. Концы разнообразной формы, широко закругленные, головчатые или клювовидные. Шов щелевидный (имеется на обеих створках), прямой или изогнутый, центральный. В световой микроскоп выглядит нитевидным или двухконтурным. Осевое и среднее поля разнообразны по форме. Штрихи образованы альвеолами. В световой микроскоп пороиды не заметны, поэтому штрихи выглядят как бесструктурные довольно грубые камеры. У мелких форм штрихи обычно выглядят гладкими. У большинства видов штрихи по краю створки прерываются продольными линиями. Поясок образован несколькими открытыми поясковыми ободками.

Виды *Pinnularia* встречаются в бентосе пресных водоемов и морей.



Рис. 84. *Pinnularia* sp.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Сурирелловые – *Surirellales*

Семейство – *Surirellaceae*

Род *Campylodiscus* Ehrenberg et Kützing, 1844

Клетки одиночные, седловидноизогнутые, в препарате обычно ложатся со стороны створки (рис. 85). Хлоропласт один, состоящий из двух больших пластин, связанных очень узким перешейком на одном из концов клетки. Панцирь седловидный. Створки округлые, выпуклые в апикальной плоскости, вогнутые в поперечной плоскости. Поверхность створок бородавчатая, гребенчатая или складчатая. Шов каналовидный (имеется на обеих створках), расположен по краю крыла, идущего вокруг створки. Штрихи радиальные, состоят из двух или нескольких рядов округлых пороидов. Штрихи прерываются бесструктурными гиалиновыми полями.



Рис. 85. *Campylodiscus* sp.
в различных плоскостях

Представители *Campylodiscus* встречаются в бентосе морей, пресных и солоноватых водоемов.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Сурирелловые – *Surirellales*

Семейство – *Surirellaceae*

Род *Surirella* Turpin, 1828

Клетки одиночные, в препарате ложатся как со стороны створки, так и с пояска (рис. 86). Хлоропласт один, состоящий из двух больших пластин, связанных очень узким перешейком на одном из концов клетки, или хлоропластов два. Края хлоропластов лопастные. Панцирь с пояска прямоугольный или трапециевидный. Створки разнообразные по форме, от линейных до эллиптических, могут быть яйцевидные, реже

гитаровидные. Поверхность створок гладкая или чаще с вогнутостями, расположенными параллельно апикальной оси, за счет чего поверхность выглядит волнистой. Шов каналовидный (имеется на обеих створках), расположен по краю крыла, идущего вокруг створки. На створках, помимо штрихов, имеются довольно грубые поперечные ребра. Поясок состоит из нескольких поясковых ободков.



Рис. 86. *Surirella* sp.

Виды *Surirella* встречаются в бентосе пресных водоемов и морей.

Класс – Бациллариофитовые – *Bacillariophyceae*

Отряд – Сурирелловые – *Surirellales*

Семейство – *Surirellaceae*

Род *Cymatopleura* W.Smith, 1851

Клетки одиночные, в препарате ложатся как со стороны створки, так и с пояска. Хлоропласт один, состоящий из двух больших пластин, связанных очень узким перешейком, на одном из концов клетки. Панцирь с пояска линейный, с волнистыми краями. Створки гитаровидные, линейные или эллиптические. Поверхность створок поперечно-волнистая. Шов каналовидный (имеется на обеих створках), расположен по краю крыла, идущего вокруг створки.

Штрихи состоят из одного ряда маленьких округлых пороидов (в световой микроскоп трудно различимы). На створках, помимо штрихов, имеются довольно грубые поперечные ребра (рис. 87).



Рис. 87. *Cymatopleura* sp.

Виды *Суматорлеура* встречаются в бентосе пресных и соленоватых водоемов.

III. Альвеоляты

Надтип протистов (*Protista*), объединяющий ряд таксономических групп, в том числе инфузорий, споровиков и динофлагеллят. Наиболее заметной общей характеристикой является наличие кортикальных (наружных) областей, альвеол (мешочков). Это сплющенные везикулы (мешочки), упакованные в сплошной слой под мембраной и поддерживающие его, обычно образуя гибкую пленку (тонкую кожу). У динофлагеллятов они часто образуют броню. Митохондрии альвеолят имеют трубчатые кристы, а жгутики или реснички имеют четкую структуру.

Тип Динофитовые – *Dinophyta*

Динофлагелляты, или динофитовые водоросли, или динофиты, или панцирные жгутиконосцы (рис. 88). Известно около 4000 ископаемых и более 2500 современных видов, из которых 90 % обитает в морях, остальные – в пресных водах. Примерно половина динофлагеллят – свободноживущие фотосинтетики, однако известны и бесцветные гетеротрофные формы, и паразитические формы. Некоторые виды ведут симбиотический образ жизни с коралловыми полипами и двустворчатыми моллюсками.

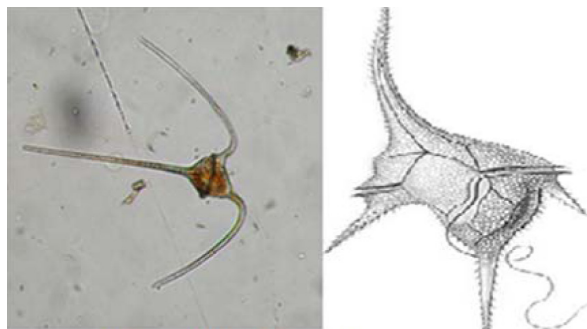


Рис. 88. *Ceratium* sp.

Динофлагелляты представлены преимущественно одноклеточными монадными формами, подвижные клетки снабжены двумя жгутиками разной длины. Размножение зачастую происходит продольным делением клетки пополам. Бесполое размножение – зооспорами и апланоспорами. У некоторых видов наблюдается половой процесс. Многие виды могут образовывать цисты.

Многие виды имеют способность к свечению – биолюминесценции. Также часто в клетках динофитов образуются токсины, к примеру, гониатоксин, накапливающийся в тканях моллюсков, ракообразных, рыб, что приводит к отравлению животных, питающихся ими, равно как и человека.

Динофлагелляты играют важную роль в биоценозах морей и океанов, выступая, наряду с диатомеями, в качестве основных первичных продуцентов. Фототрофные динофлагелляты способны вызывать цветение воды, а массовые вспышки их численности в прибрежных водах ответственны за возникновение «красных приливов».

Класс Динофитовые – *Dinophyceae*

Отряд Гониауляциды – *Gonyaulacida*

Семейство – *Ceratiaceae*

Род *Ceratium* включает в себя виды пресноводных и морских динофлагеллятов. Яркие черты рода – панцирные пластинки, два жгутика и «рога». Панцирь имеет в основе целлюлозу и состоит из двух половинок. В целом организмы достигают размеров 20–120 мкм.

Тип Апикомплексы, или Переднекомплексные – *Apicomplexa*

Все представители типа являются паразитами позвоночных и беспозвоночных животных. Особенность строения выражается в наличии особого комплекса органелл – апикального комплекса. Покровы представлены характерной для альвеолят пелликулой. В жизненном цикле наблюдается половой процесс.

Тип включает более 5000 видов, среди которых встречаются возбудители заболеваний человека и животных (малярийный плазмодий, токсоплазма, криптоспоридии).

Поскольку все представители типа являются паразитами и в свободноживущих формах не встречаются, в данном определителе они не рассматриваются.

Тип Инфузории – Ciliophora

Инфузории (Infusoria), или ресничные (Ciliophora) – группа наиболее высокоорганизованных гетеротрофных простейших. Инфузории перемещаются при помощи согласованной работы многочисленных ресничек. Некоторые реснички способны к восприятию раздражений. Сосущие инфузории ресничек не имеют, но у них есть большое количество щупалец, способных впиваться в добычу.

Размеры инфузорий варьируют от 12 мкм до 3 мм. Морфология разнообразна: бывают сидячие и подвижные, одиночные и колониальные, меняющие и не меняющие форму клетки. Реснички располагаются рядами, их основания располагаются под клеточной оболочкой. Клетка инфузории покрыта плотной оболочкой и желеобразной эндоплазмой. Хорошо развиты микрофибриллы. В цитоплазме находятся два типа ядра – макронуклеус и микронуклеус. Первое контролирует процессы метаболизма и дифференцировки клетки, второе – процесс размножения. Микронуклеус дает начало новым макронуклеусам.

Большинство инфузорий ведут хищнический образ жизни. У некоторых видов между ресничками располагаются трихоцисты, впивающиеся при нападении в жертву. Пища заглатывается глоткой, хотя некоторые инфузории питаются путем пиноцитоза; пища переваривается в вакуолях, перемещающихся по цитоплазме, а остатки выделяются наружу через порошицу. Сократительные вакуоли регулируют в клетке осмотическое давление.

Размножение инфузорий бесполое, путем множественного деления или деления надвое, либо почкованием. При половом процессе – конъюгации – инфузории соединяются на несколько часов для обмена генетическим аппаратом. Макронуклеусы разрушаются, а каждый микронуклеус мейотически делится на четыре клетки, три из которых погибают, а четвертая делится с образованием стационарного и мигрирующего ядер. Мигрирующее ядро переходит в клетку партнера, сливаясь там с другим микронуклеусом. На каждые пятьдесят митотических делений у инфузории-туфельки приходится один половой процесс. Если проходит 700 делений, не сопровождавшихся половым процессом, то инфузория обычно гибнет.

Класс – Гетеротрихи – *Heterotrichea*

Зачастую у представителей гетеротрихид имеется ярко выраженная зона ротового отверстия, где реснички имеют наибольшую длину. Они используются для захвата пищи и движения. Остальное тело, как правило, покрыто ресничками меньшей длины. Зачастую многие виды удлинены, либо имеют коническую форму. В этот отряд входят одни из самых крупных простейших, такие как Трубоч (Stentor), Spirostomum, а также многие пигментированные виды, такие как Elepharisma.

Класс – Гетеротрихи – *Heterotrichea*

Отряд – Гетеротрихиды – *Heterotrichida*

Семейство – *Stentoridae*

Род *Stentor* Oken, 1815

Трубочи, или стенторы – род простейших из класса ресничных инфузорий. Насчитывает около 20 видов. Распространены в морях и пресных водах.

Длина 1 мм. Тело воронкообразное, расширенное на переднем конце, покрытое сросшимися ресничками (рис. 89). Способны резко сокращаться. Размножаются бесполом и половым путем. Питаются мелкими органическими остатками, бактериями, водорослями, простейшими.

Могут регенерировать: из каждой части тела, в которой есть макронуклеус (крупное ядро), восстанавливается целый организм. Биологические мелиораторы. Свободно плавают, могут прикрепляться к субстрату. Яркий представитель *Stentor elegans*. Некоторые виды (*Stentor amethystinus*) имеют в своей цитоплазме симбиотические фотосинтезирующие водоросли, что зачастую придает им расцветки разных тонов зеленого цвета.

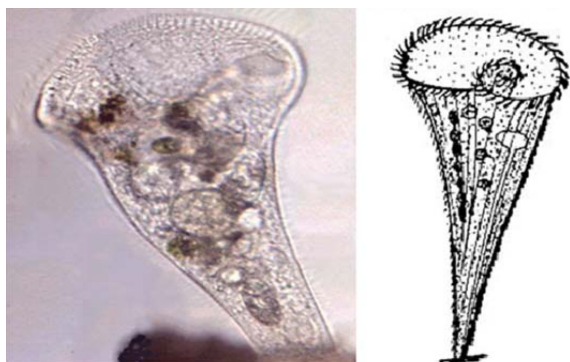


Рис. 89. *Stentor elegans*

Класс – Гетеротрихи – *Heterotrichea*

Отряд – Гетеротрихиды – *Heterotrichida*

Семейство – *Spirostomidae*

Род *Spirostomum* Ehrenberg, 1866. В гниющей болотной воде часто можно встретить в больших количествах длинную червеобразную *Spirostomum* (рис. 90). Эта инфузория достигает 2 мм длины и хорошо видна невооруженным глазом. Спиростомум является одной из самых крупных инфузорий, а вид *S. ambiguum* держит первое место по скорости среди живых существ на Земле. Он способен развивать скорость вплоть до 724 км/ч с помощью ресничек и сокращений тела. Адоральная зона мембранелл начинается у переднего конца и заканчивается в первой трети тела. У *S. arnbiguum* (наиболее обычный вид) длинный четко вид-

ный макронуклеус и несколько микронуклеусов. Большая сократительная вакуоль занимает почти весь задний конец тела, который поэтому кажется светлым. Один приводящий канал проходит почти по всему телу инфузории.

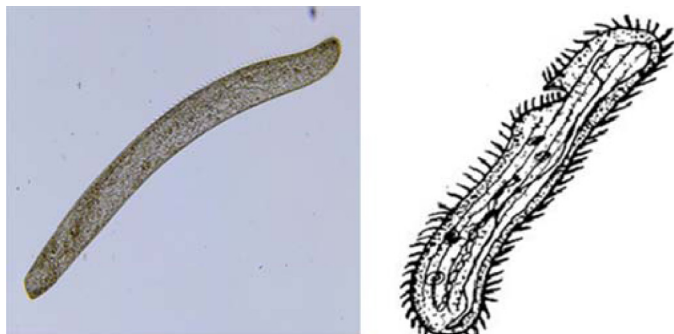


Рис. 90. *Spirostomum* sp.

Класс – Гетеротрихи – *Heterotrichea*

Отряд – Гетеротрихиды – *Heterotrichida*

Семейство – *Blepharismidae*

Род *Blepharisma* Perty, 1852. Достаточно крупная инфузория, от 150 до 300 мкм размером, хотя встречаются и особи рекордных размеров, вплоть до 1 мм. Отличительной особенностью ее является красновато-розовая окраска цитоплазмы (рис. 91).

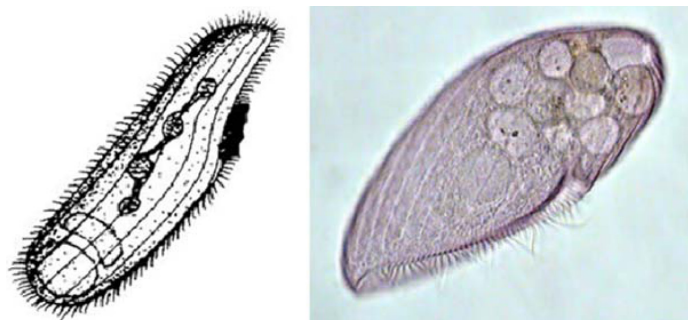


Рис. 91. *Blepharisma* sp.

Клетка каплевидной формы, задний конец закруглен. Клетка исчерчена продольными рядами ресничек. Крупная сократительная вакуоль находится в задней части клетки. Под ярким светом теряет окраску. Блефаризмы питаются мелкими инфузориями и жгутиконосцами. Также представители вида были замечены в каннибализме. Реснички покрывают тело инфузории равномерными продольными рядами.

Класс – Спиральноресничные – *Spirotrichea*

Группа ресничных простейших, распространенных в пресной воде, соленой воде, почве и мхе. Брюхоресничные инфузории обладают сложными ресничными органеллами, называемыми «цирры», которые состоят из толстых пучков ресничек, редко распределенных по вентральной поверхности клетки. На цирры инфузория опирается, передвигаясь по субстрату.

Класс – Спиральноресничные – *Spirotrichea*

Отряд Энтодиниоморфы – *Entodiniomorpha*

Паразитические инфузории со сложным строением. Прочный кутикулярный панцирь покрывает тело инфузории. Обычно имеется и цитоскелет, ограничивающий «эндоплазменный мешок», который выполняет пищеварительную функцию. Реснички распределены неравномерно. Обитают в пищеварительной системе растительоядных млекопитающих: крупного рогатого скота, верблюдов, оленей, овец, коз, лошадей, ослов, мулов, носорогов, человекообразных обезьян, слонов. Некоторые виды способны к хищничеству и каннибализму. Внедряясь в стенки желудка и кишечника, могут попадать в кровеносную систему и разносить болезнетворные бактерии по всему организму хозяина. Зачастую энтодиниоморфы сами заражены бактериями, грибами, инфузориями. Биомасса энтодиниоморфов в пищеварительном тракте животных-хозяев очень велика. Иногда энтодиниоморфам приписывают активирующее влияние на процессы ферментации в рубце жвачных. Передача паразитов от одного носителя к другому осуществляется со слюной и при поедании загрязненного навозом корма. Свободноживущих форм нет.

Класс – Спиральноресничные – *Spirotrichea*

Отряд – Спородотрихиды – *Sporadotrichida*

Семейство – *Oxytrichidae*

Род *Styllonichia* Ehrenberg, 1838. Стилонихия – инфузория длиной 100–300 мкм. Внешний вид характеризуется рядами сращенных ресничек, называемых циррами, на вентральной (нижней стороне) поверхности (рис. 92). *Styllonichia* использует цирры, чтобы бегать по поверхности, а также для продвижения сквозь толщу воды. Клетка овальной формы, уплощенная, негибкая. Это обычный обитатель прудов, охотящийся на более мелкие организмы. Питается бактериями, фитопланктоном и мелкими инфузориями. Стилонихия способна к каннибализму в случае голода.

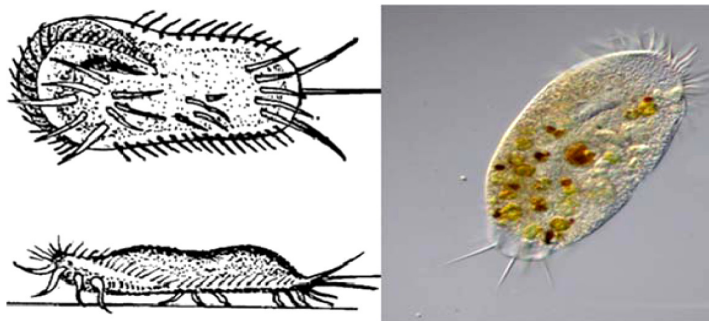


Рис. 92. *Styllonichia mytilis*

Класс – Спиральноресничные – *Spirotrichea*

Отряд – Эуплотиды – *Euplotida*

Семейство – *Euplotidae*

Род *Euplotes* Ehrenberg, 1830. Эуплетес – спиральноресничная инфузория с прозрачным телом (рис. 93). Клетка негибкая, округлая, иногда яйцевидной формы. Реснички формируют крупные цирры, с помощью которых инфузория может «ходить» по поверхности субстрата, пузырьков воздуха и других объектов. Макронуклеус имеет форму ленты и свернут внутри тела в форме повернутой буквы «С».

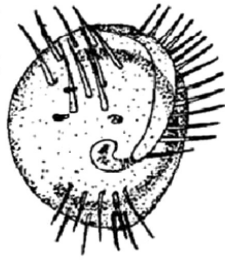


Рис. 93. *Euplotes* sp.

Класс – Литостоматы – *Litostomatea*

Отряд – Дилептиды – *Dileptida*

Семейство – *Dileptidae*

Род *Dileptus* Dujardin, 1841. Равноресничная инфузория длиной 250–500 мкм. Дилептус представляет собой инфузорию с длинным телом, заостренным сзади, а с другой стороны – длинной, извивающейся «шеей» (рис. 94). Ведет хищнический образ жизни, охотится с помощью экструсом, расположенных на переднем конце клетки. Экструсомы содержат парализующие токсические вещества, поражающие других протистов. Этот род легко определяется, когда он движется в препарате, поскольку «шея», извивающаяся назад и вперед, достаточно заметна.

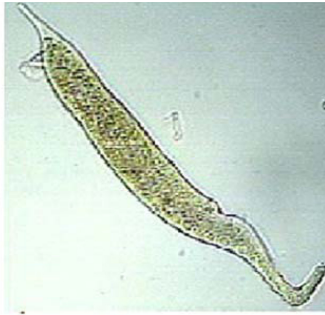


Рис. 94. *Dileptus* sp.

Дилептус – это одноклеточная инфузория, которую можно найти в пресной и соленой воде, мхе и почве.

Класс – Литостоматы – *Litostomatea*

Отряд – Гапториды – *Haptorida*

Семейство – *Didiniidae*

Род *Didinium* Stein, 1859. Свободноживущие хищники. Можно найти в пресной, либо слабосоленой воде; известно как минимум три морских вида. Охотятся в большей степени на представителей рода *Paramecium*, но могут нападать и на других ресничных инфузорий.

Круглые, овальные, либо бочковидной формы клетки, длиной около 50–150 мкм. Клетка опоясана двумя поясами ресничек, что является отличительной особенностью рода. На переднем конце имеется коническая структура, являющаяся собой цистостом, поддерживаемая стержнями микро-трубочек. Микро-трубочки способны открывать и закрывать клеточный рот (рис. 95).

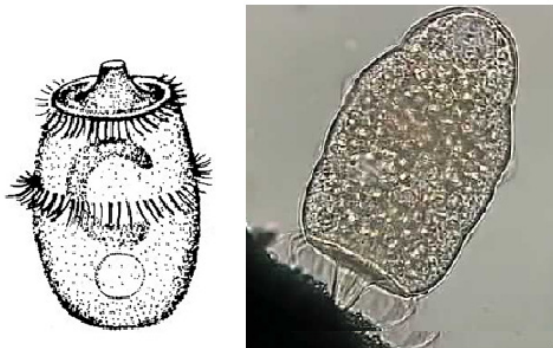


Рис. 95. *Didinium* sp.

Класс – Литостоматы – *Litostomatea*

Отряд – Гапториды – *Haptorida*

Семейство – *Lacrymariidae*

Род *Lacrymaria*. Это разновидность инфузорий, обычно длиной до 100 микрометров (0,10 мм), которая встречает-

ся в пресноводных прудах. Ее название в переводе с латыни означает «лебединая слеза» и относится к общей форме: клетке в форме капли с маленькой «головой» на конце длинной тонкой «шеи». Лакримария примечательна своей способностью вытягивать переднюю часть клетки вплоть до 7 длин тела и вращать ею во многих направлениях – даже вокруг препятствий – для захвата своей пищи. Лакримария обычно имеет два макронуклеуса и один микронуклеус. Все ее клеточное тело покрыто спиралевидными ресничками. Она имеет две сократительные вакуоли, по одной на каждом конце тела. Инфузория способна регенерировать новую головную часть в течение нескольких минут, если она будет оторвана.

Лакримарии питаются в основном более мелкими инфузориями, жгутиконосцами и амебами, но иногда могут отрывать куски от более крупных инфузорий.



Рис. 96. *Lacrymaria olor*

Класс Олигогименофоры – *Oligohymenophorea*

Отряд Гименостоматиды – *Hymenostomatida*

В отряд входит 200–300 видов морских и пресноводных инфузорий. К нему относится наиболее известная среди простейших инфузория-туфелька (*Paramecium caudatum*).

Гименостоматиды имеют клеточный рот, погруженный в воронку на брюшной поверхности тела и окруженное слева двумя-тремя сериями гребных пластинок, образованных слившимися ресничками, а справа – ундулирующей мембраной (продольным рядом из сближенных попарно ресничек). Гребные пластинки гонят пищевые частицы к ундулирующей мембране, которая направляет их в область рта.

Класс – Олигогименофоры – *Oligohymenophorea*

Отряд – Гименостоматиды – *Hymenostomatida*

Семейство – *Tetrahymenidae*

Род *Tetrahymena*. Род преимущественно свободноживущих пресноводных ресничных инфузорий, включающий около 40 видов. Обычны в прудах среди гниющей листвы на дне водоемов, но найдены также в водотоках и горячих источниках. Большинство видов – микрофаги, питающиеся бактериями, однако есть также хищные виды, питающиеся другими инфузориями. Тетрахимена представляет собой небольшую грушевидную инфузорию размером от 40 до 150 микрон (рис. 97), покрытую продольными рядами ресничек. Инфузории быстро размножаются и просты в разведении. *Tetrahymena* используются как модельные организмы в биологических и медицинских исследованиях, например, *Tetrahymena thermophila* и *Tetrahymena pyriformis*.



Рис. 97. *Tetrahymena* sp.

Класс – Олигогименофоры – *Oligohymenophorea*

Отряд – Гименостоматиды – *Hymenostomatida*

Семейство – *Tetrahymenidae*

Род *Colpidium* (Losana, 1829). Инфузории длиной 50–70 мкм. Клетка овальная, слегка почковидная, с заметной впадинкой на переднем конце клетки. Реснички расположены продольными рядами. По центру клетки расположен крупный округлый макронуклеус и маленький сферический микронуклеус. Сократительная вакуоль одна, расположена в задней трети клетки. *Colpidium* можно найти в пресных водоемах, включая ручьи, озера, пруды и реки. Эти инфузории часто встречаются на очистных сооружениях и используются в качестве показателя качества воды и даже производительности очистных сооружений. Представитель *Colpidium colpoda* является фоновым видом и была обнаружена во всех исследуемых реках окрестностей г. Красноярска (рис. 98).



Рис. 98. *Colpidium colpoda*

Класс – Олигогименофоры – *Oligohymenophorea*

Отряд – Пеникулиды – *Peniculida*

Семейство – *Parameciidae*

Род *Paramecium* Muller, 1773. *Paramecium caudatum* – «инфузория-туфелька» (рис. 99). Преимущественно прес-

новодная инфузория. Названа из-за постоянной формы тела, напоминающую подошву ботинка. Обитает в любых пресных водоемах со стоячей водой и разлагающимися в воде органическими веществами.

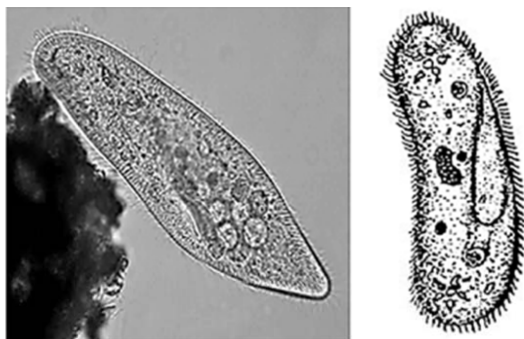


Рис. 99. *Paramecium caudatum*

Размер инфузории-туфельки составляет 0,1–0,3 мм. Форма тела напоминает подошву туфли. Наружный плотный слой цитоплазмы (пелликула) включает находящиеся под наружной мембраной плоские мембранные цистерны альвеолы, микротрубочки и другие элементы цитоскелета.

На поверхности клетки рядами продольно расположены реснички в количестве от 10 до 15 тысяч. В основании каждой реснички находится базальное тельце, а рядом – второе, от которого ресничка не отходит. Возле основания каждой реснички имеется впячивание наружной мембраны – парасомальный мешочек.

У парамеции имеется две сократительные вакуоли в передней и задней части клетки. Каждая состоит из резервуара и отходящих от него радиальных каналов. Резервуар открывается наружу порой, каналы окружены сетью тонких трубочек, по которым жидкость поступает в них из цитоплазмы. Вся система удерживается цитоскелетом из микротрубочек.

Класс – Олигогименофоры – *Oligohymenophorea*

Отряд – Сессилиды – *Sessilida*

Семейство – *Vorticellidae*

Род сувойки или *Vorticella* L., 1767. Особи выглядят как перевернутые колокольчики на длинном стебле-ножке. Стебель содержит сократительную фибриллу, называемую мионемой. Мионема способна сокращаться, заставляя стебель сокращаться, как пружина. Сувойки обычно прикрепляют себя к частичкам субстрата, однако, нередко можно увидеть их в свободном плавании. При делении они расщепляются вдоль продольной оси в процессе почкования. После деления одна особь остается на мионеме, а другая свободно уплывает и прикрепляется самостоятельно. Основное назначение ресничек – завлечение пищи в ротовое отверстие. Есть более 100 различных видов сувоек. Одним из представителей является *Vorticella convallaria* (рис. 100).



Рис. 100. *Vorticella convallaria*

Класс – Олигогименофоры – *Oligohymenophorea*

Отряд – Сессилиды – *Sessilida*

Семейство – *Vorticellidae*

Род *Carchesium* Ehrenberg, 1830. Кархезиум образует колонии с ветвистыми стеблями, древовидными по форме, высотой до 4 миллиметров (рис. 101). Колонии могут состоять

более чем из ста особей («зооидов»). Зооиды, сидящие на конце ветки, имеют форму колокола. У каждого зооида есть своя собственная мионема, которая проходит по всей длине его стебля, но не связана с мионемами других зооидов в колонии. Из-за индивидуальных мионем зооиды не сокращаются синхронно друг с другом. Покрытие ротового отверстия состоит из ресничек, которые вращаются против часовой стрелки. Обычно имеется нитевидное крупное ядро.

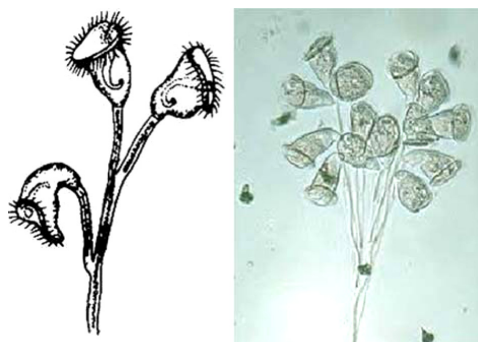


Рис. 101. *Carchesium* sp.

Класс – Кольподы – *Colpodea*

Отряд – Кольподовые – *Colpodida*

Семейство – *Colpodidae*

Род *Colpoda* Muller, 1773. Имеют размер от 40–110 мкм в длину. Клетки имеют почковидную форму, вогнутые с одной стороны, а с другой – выпуклые (рис. 102). Это первые простейшие, которые появляются в настояшках сена, и их часто можно найти во влажной почве и водоемах, естественных и искусственных. Большинство видов *Colpoda* в основном или исключительно являются бактериоядными животными, питающимися широким спектром бактерий, в том числе *Moraxella*. Было проведено несколько научных исследований о влиянии различных бактериальных диет на скорость размножения кольпод.

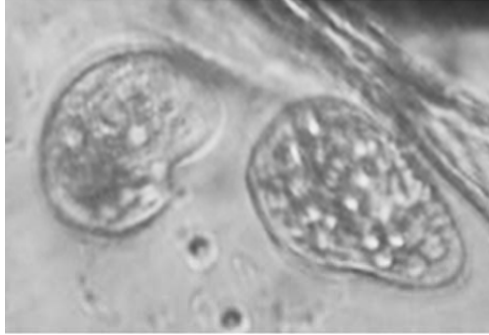


Рис. 102. *Colpoda steinii*

В дополнение к их роли хищников, Colpoda сами являются пищей для многих видов. Сюда входят другие простейшие, а также мелкие животные, такие как личинки комаров, личинки других насекомых и водяные блохи. Зачастую кольпод используют в качестве видов-индикаторов сапробности водоемов.

Класс – Кольподы – *Colpodea*

Отряд – Бурсариоморфиды – *Bursariomorpha*

Семейство – *Bursariidae*

Род *Bursaria* Muller, 1773. Это гигант среди инфузорий: ее размеры могут достигать 2 мм, наиболее обычные величины – 0,5–1,0 мм. Бурсарию хорошо видно невооруженным глазом. Инфузория имеет форму мешка, широко открытого на переднем конце и несколько расширенного на заднем конце. Все тело инфузории покрыто продольно идущими рядами коротких ресничек. Биение их обуславливает довольно медленное поступательное движение. Бурсария плывет как бы «переваливаясь» с бока на бок.

От переднего конца в глубь тела (примерно на 2/3 его длины) вдается околоротовое углубление – перистом (рис. 103). С брюшной стороны оно сообщается с наружной средой узкой щелью, на спинной стороне полость перистома с наружной средой не сообщается. Если посмотреть на по-

перечный разрез верхней трети тела бурсарии, то видно, что полость перистомы занимает большую часть тела, тогда как цитоплазма окружает ее в виде ободка.

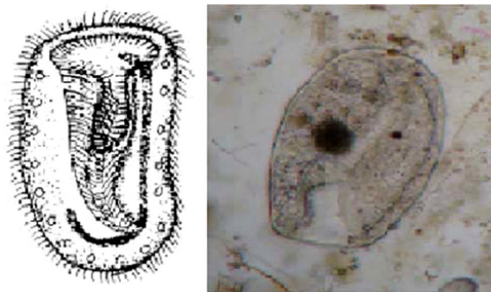


Рис. 103. *Bursaria* sp.

Класс – Простоматы – Prostomatea

Отряд – Прородонтиды – *Prorodontida*

Семейство – *Colepidae*

Род *Coleps* Nitzsch, 1827. Колепс характеризуется бочкообразным телом и раковиной из биоминерализованных пластинок (рис. 104).

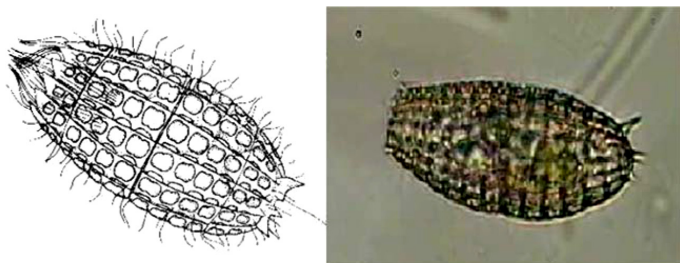


Рис. 104. *Coleps* sp.

Виды *Coleps* могут вырастать до 250 мкм в длину, но обычно имеют длину не более 100 мкм по вдоль. Таксономически колепсов можно отличить по орнаменту из эктоплазматических пластинок, из которых состоит их панцирь. Эти пластинки содержат как органические, так и неорганические компоненты, такие как аморфный карбонат кальция.

Класс – Филлофарингии – *Phyllopharyngea*

Подкласс Сосущие инфузории – *Suctorina*

Сосущие инфузории, или суктории (лат. Suctorina), – подкласс инфузорий, насчитывающий около 500 видов (как пресноводных, так и морских). Известны также под устаревшим названием ацинеты (Acineta). Сосущие инфузории характеризуются присутствием сосательных трубочек и неподвижным образом жизни, причем громадное большинство сосущих инфузорий прикрепляется к различным подводным предметам при помощи особых ножек, или стебельков. От ресничных инфузорий (от которых они, вероятно, и произошли), сосущие инфузории отличаются отсутствием ресничек и рта на поздних стадиях развития. Некоторые представители этого подкласса паразитируют в теле инфузорий.

Сосущие инфузории производят потомство путем почкования (наружного или внутреннего).

Отряд – Сукториды – *Suctorida*

Семейство – *Podophyridae*

Род *Sphaerophrya* Cl. Lachm., 1858. Инфузории сферической формы, без стебля (цисты имеют стебель). Щупальца могут быть расположены по всей поверхности, или их может вообще не быть. Размножение делением надвое или экзогенным почкованием. Щупальца длинные и тонкие, в большом количестве.

Макронуклеус на периферии клетки, сократительных вакуолей две. Диаметр около 50–100 мкм. В пресных водоемах является паразитом инфузорий. Встречается также в сточной воде и активном иле. Вид инфузории – *Sphaerophrya magna* (рис. 105).



Рис. 105. *Sphaerophrya magna*

IV. Архепластиды

Archaeplastida («древние пластиды») – это группа, содержащая практически все первичные водоросли (имеющие пластиды первичного эндосимбиотического происхождения), и подавляющее большинство живых видов в этой группе являются фотосинтезирующими. Их история, вероятно, насчитывает более 1 миллиарда лет, судя по скудным окаменелостям.

Отдел Хлорофиты – Chlorophyta

Отдел зеленые водоросли (Chlorophyta) объединяет 5700 видов. Зеленые водоросли – одна из самых распространенных и разнообразных групп водорослей. В отличие от красных или бурых водорослей, большинство зеленых водорослей обитает в пресноводных водоемах, а только некоторые виды – в морях. Отдельные представители приспособились к жизни на суше – в почве или в сырых, затененных местах с периодическим увлажнением (на коре деревьев, валунах, заборах).

Зеленые водоросли представлены одноклеточными, многоклеточными и колониальными формами. Некоторые зеленые водоросли имеют неклеточный таллом. Среди многоклеточных форм особенно распространены нитчатые водоросли, которые в прудах и реках образуют тину.

Зеленые водоросли считаются предками наземных растений. Они имеют одинаковый набор фотосинтетических пигментов: основной фотосинтетический пигмент – хлорофилл а, вспомогательные пигменты – хлорофилл b и каротиноиды. Оболочка клеток зеленых водорослей содержит целлюлозу и пектин, что является характерным признаком не только зеленых водорослей, но и наземных растений; запасное вещество – так же как у наземных растений – крахмал (иногда жир). Накапливаются запасные вещества зеленых водорослей не в цитоплазме (как у представителей других отделов водорослей), а в пластидах, что также указывает на родство зеленых водорослей и наземных растений.

Ярко-зеленая окраска водорослей этого отдела обусловлена присутствием хлорофиллов, но у некоторых видов она может маскироваться красным пигментом – гематохромом, поэтому существуют виды зеленых водорослей, которые вызывают красное «цветение» воды или снега.

Класс Конъюгатофициевые – *Conjugatophyceae*

Порядок – *Zygnematales*

Семейство – *Peniaceae*

Род *Closterium* Nitzsch, 1817

Клетки одиночные, суживающиеся к концам, без перетяжки посередине. Клетки вытянутые, от прямых до сильно дугообразно согнутых (рис. 106). Концы клеток заостренные или слегка притупленные, иногда до игловидных. Спинной край обычно выпуклый, брюшной – вогнутый, часто со вздутием в центральной части, или оба края параллельны. Клеточная оболочка гладкая или штриховатая, реже пунктированная, окрашенная или бесцветная.



Рис. 106. *Closterium* sp.

Клеточная оболочка гладкая или штриховатая, реже пунктированная, окрашенная или бесцветная.

Хлоропласты осевые, с разным числом ребер, по одному в каждой полуклетке. Пиреноиды шаровидные, расположенные по центральной оси хлоропласта, в редких случаях хаотично разбросанные по хлоропласту. Число их варьирует от 1–2 до 16–20. Для рода характерно присутствие терминальных вакуолей. Они располагаются по одной на каждом конце клетки, близко от хлоропласта и содержат один, два или несколько движущихся кристалликов гипса.

Ядро обычно хорошо видно и лежит посередине клетки между двумя хлоропластами.

Виды *Closterium* встречаются в планктоне и бентосе в пресных водоемах, редко на почве.

Класс Конъюгатофициевые – *Conjugatophyceae*

Порядок – *Zygnematales*

Семейство – *Desmidiaceae*

Род *Cosmarium* Corda, 1834

Клетки одиночные, округлых очертаний или правильно угловатые, с длиной, превышающей ширину, реже укороченные, симметричные. Клетки всегда перетянуты посередине, образуют две почти одинаковые полуклетки, соединяющиеся между собой перешейком (рис. 107). Синус различной глубины и формы: узкий, закрытый, широко открытый и т. д. Полуклетки цельные, не разделенные на лопасти, без верхушечного выреза, разнообразных очертаний: эллиптические, почти круглые, полукруглые, почти квадратные, удлинено-

прямоугольные или трапециевидные в зависимости от высоты полуклетки и очертаний ее боковых сторон, которые могут быть прямыми, косыми, вогнутыми или выпуклыми. Сбоку полуклетки такой же формы, но более узкие. Сверху клетки эллиптические, ромбические или круглые, часто с одним-двумя срединными вздутиями, с более или менее вытянутыми острыми или усеченными концами. Хлоропласты разнообразные, обычно осевые, по одному в каждой полуклетке, с одним или двумя центральными пиреноидами.

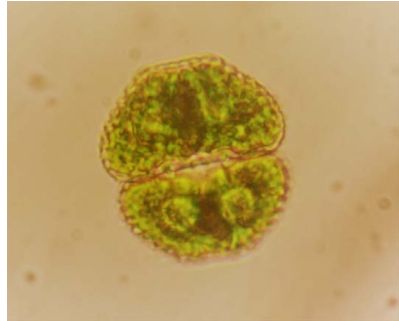


Рис. 107. *Cosmarium* sp.

прямоугольные или трапециевидные в зависимости от высоты полуклетки и очертаний ее боковых сторон, которые могут быть прямыми, косыми, вогнутыми или выпуклыми. Сбоку полуклетки такой же формы, но более узкие. Сверху клетки эллиптические, ромбические или круглые, часто с одним-двумя срединными вздутиями, с более или менее вытянутыми острыми или усеченными концами. Хлоропласты разнообразные, обычно осевые, по одному в каждой полуклетке, с одним или двумя центральными пиреноидами.

Виды *Cosmarium* встречаются в различных водных местообитаниях, большинство – в кислых водах.

Класс Конъюгатофициевые – *Conjugatophyceae*

Порядок – *Zygnematales*

Семейство – *Desmidiaceae*

Род *Desmidium* C. Agardh, 1824

Клетки соединены верхушками в однорядные длинные нити, свободноплавающие, скрученные, иногда заключенные в толстую слизистую обертку. Клетки прямоугольные, обычно укороченные, с шириной, превышающей их длину по основной оси, часто сильно уплощенные, умеренно перетянутые посередине, с более или менее хорошо заметным синусом (рис. 108).

Клетки прикрепляются друг к другу с помощью гребневидных утолщений на верхушках полуклеток или коротких усеченных отростков на их верхних углах. Оболочка гладкая; в каждой полуклетке над перешейком имеется один поперечный ряд ямок. Хлоропласты осевые, звездообразные, по одному в полуклетке, с массивными, радиально отходящими от центра лопастями, с одним пиреноидом в центре или в каждой лопасти.



Рис. 108. *Desmidium* sp.

Виды *Desmidium* встречаются в обрастаниях, в пресных водоемах с кислой водой.

Класс Конъюгатофициевые – *Conjugatophyceae*

Порядок – *Zygnematales*

Семейство – *Desmidiaceae*

Род *Micrasterias* С. Agardh, 1827

Клетки одиночные, эллиптические или округлые, перешнурованные посередине, плоские (рис. 109). Длина клеток немного (до 1,5 раз) превышает ширину, или почти равна ей. Полуклетки разделены на полярную и две боковые лопасти. Полярная лопасть разнообразна по форме, обычно возвышается над боковыми лопастями. Она может быть вытянута в длину или ширину и отделяется от боковых лопастей узким или широким вырезом.

Боковые лопасти цельные или разделены на лопасти второго, третьего и др. порядков в разной степени глубокими широкими или узкими вырезами. Конечные лопасти с зубчатыми шипиками. Клеточная оболочка пунктированная, гранулированная или покрыта мелкими шипиками, всегда пронизана мелкими порами, хотя может казаться практически гладкой. Хлоропласты осевые по одному в полуклетке, края сильно изрезанные, повторяют форму края клетки. Пиреноиды многочисленные, мелкие у мелких и крупные у крупных форм.



Рис. 109. *Micrasterias* sp.

Представители *Micrasterias* встречаются в обрастаниях и планктоне, в пресных стоячих водоемах с кислой водой.

Класс Конъюгатофициевые – *Conjugatophyceae*

Порядок – *Zygnematales*

Семейство – *Zygnemataceae*

Род *Spirogyra* Link, 1820

Таллом нитчатый, нити неразветвленные, свободноплавающие или прикрепленные ризоидами к субстрату, часто образующие густые, переплетенные скопления, на ощупь напоминающие мокрые волосы. Продольные стенки часто ослизненные. Хлоропласты спирально скрученные, до 16 в клетке, с многочисленными пиреноидами, расположенными в осевой части хлоропласта (рис. 110). Ядро



Рис. 110. *Spirogyra* sp.

одно, расположено в центральной части клетки на цитоплазматических тязжах, часто хорошо различимо.

Виды *Spiroguta* встречаются в обрастаниях, в пресных водоемах, часто образуют скопления нитей (тину).

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Хлорофитовые (хлорофициевые) водоросли. Класс зеленых водорослей. Один из самых многочисленных и разнообразных классов водорослей. На май 2018 г. известно 3 529 видов. Имеются одноклеточные, колониальные и многоклеточные представители.

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Порядок Хлорококковые – *Chlorococcales*

Семейство *Scenedesmaceae*

Род *Coelastrum* Nägeli, 1849

Ценобии шаровидные или овальные, полые, иногда сетевидно продырявленные или с отдельными, чаще всего 3–6-угольными отверстиями, из (2–4) 8–16 (64–128) клеток.

Клетки шаровидные, яйцевидные, овальные до угловатых (рис. 111). Оболочка иногда с отдельными боковыми отростками, при помощи которых клетки соединяются между собой. Хлоропласт пристенный, с одним пиреноидом в крахмальной обертке.

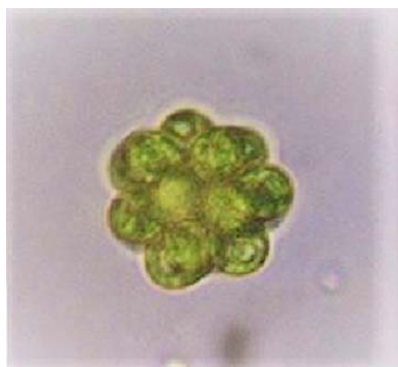


Рис. 111. *Coelastrum* sp.

Представители *Coelastrum* встречаются в планктоне пресных водоемов.

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Порядок Хлорококковые – *Chlorococcales*

Семейство *Scenedesmaceae*

Род *Scenedesmus* Meyen, 1829

Ценобии плоские, прямые или слегка изогнутые, одно- или двурядные, из (2), 4, 8, (16), иногда 32 клеток, соединенных продольными сторонами параллельно друг другу, поочередно, альтернативно или только концами продольных сторон. Клетки удлиненные, цилиндрические, овальные, эллипсоидные до яйцевидных, с закругленными, срезанными или зауженными и притупленными концами, часто с длинными шипами или рогами у полюсов (рис. 112). Хлоропласт пристенный, с одним пиреноидом.

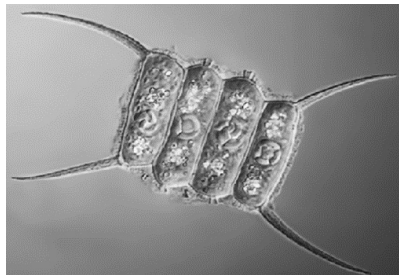


Рис. 112. *Scenedesmus* sp.

Виды *Scenedesmus* встречаются в планктоне, в пресных и солоноватых водоемах.

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Порядок Вольвоксовые – *Volvocida*

Семейство *Chlamydomonadaceae*

Род *Chlamydomonas* Ehrenberg, 1833

Клетки одиночные, подвижные, шаровидные, яйцевидные или эллипсоидные, редко цилиндрические, в поперечном сечении круглые. Оболочка хорошо выражена, гладкая, без выростов, плотно прилегает к протопласту, реже отстает от него, в передней части клетки образует более или менее выраженный носик. Жгутики такой же длины, как и клетка, расположены по бокам носика. Хлоропласт чашевидный, пластинчатый, реже звездчатый, без поперечной перемычки, иногда с перемычкой, гладкий или продольно исчерченный (рис. 113).



Рис. 113. *Chlamydomonas* sp.

Пиреноид один, в утолщенной задней или боковой части хлоропласта. Глазок округлый или эллиптический, расположенный в передней или средней части клетки. Крахмал в виде скорлупок на пиреноидах и отдельными зернами внутри хлоропласта. Все признаки, касающиеся строения хлоропласта, пиреноида и глазка, хорошо различимы только при использовании увеличения более 800 раз.

Представители *Chlamydomonas* встречаются в планктоне и придонном слое в пресных стоячих и слаботекучих водоемах.

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Порядок Вольвоксовые – *Volvocida*

Семейство *Volvocaceae*

Род *Gonium* O. Möller, 1773

Ценобии в виде пластинок, образованных 4 или 16 клетками, расположенными в один слой и соединенными в общий комплекс в результате сильного ослизнения клеточных оболочек, которые или целиком сливаются между собой, или соприкасаются в отдельных местах, оставляя свободные пространства (рис. 114). Одно из этих пространств (квадратное) находится в центре ценобии, другие (треугольные) расположены между центральными и периферическими клетками. Оболочка в передней части клетки образует носик (как у *Chlamydomonas*), по бокам которого отходят два одинаковых жгутика, длина которых в два раза превышает длину клетки. Хлоропласт чашевидный, у основания сильно утолщенный.

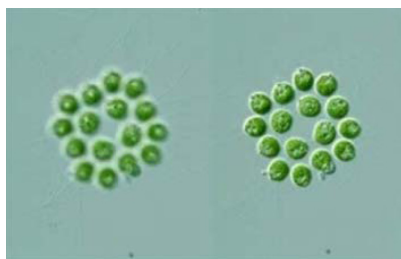


Рис. 114. *Gonium* sp.

Глазок располагается на переднем конце хлоропласта. Наблюдается пальмеллоидное состояние, при котором клетки значительно удалены друг от друга и не имеют жгутиков.

Глазок располагается на переднем конце хлоропласта. Наблюдается пальмеллоидное состояние, при котором клетки значительно удалены друг от друга и не имеют жгутиков.

Представители *Gonium* встречаются в планктоне, в пресных стоячих водоемах.

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Порядок Вольвоксовые – *Volvocida*

Семейство *Volvocaceae*

Род *Volvox* L., 1758.

Колониальные зеленые водоросли (рис. 115). Колонии большие, размером от 100 до 6000 микрон в поперечнике. Колония состоит из множества клеток, снабженных двойным жгутиком. Клетки соединены вместе протоплазматическими цепями. Образовывает полую зеленую сферу. Отдельные клетки имеют красный глазок и могут фотосинтезировать с помощью хлоропластов. При вегетативном размножении внутри материнской колонии образуется 8–15 дочерних колоний. Когда они созревают, стенки шара разрываются, и молодые колонии выходят наружу, а материнская колония погибает, поэтому иногда говорят, что вольвокс первый организм, который «изобрел» неизбежную (а не случайную) смерть. *Volvox* встречается в прудах, канавах и даже в мелких дождевых лужах.

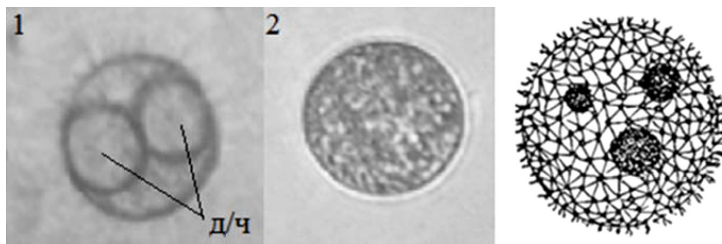


Рис. 115. Представители рода *Volvox*: 1 – *V. aureus* и 2 – *V. globator* (д/ч: дочерние колонии)

Класс Хлорофитовые – *Chlorophyceae*

Порядок Вольвоксовые – *Volvocida*

Семейство *Volvocaceae*

Эвдорина (*Eudorina*, Engrb, 1832) – род колониальных водорослей, относящийся к семейству вольвоксовые. Каж-

дая колония сферическая, формируется из 32, 64 или 128 клеток (у различных видов), которые расположены в комочке слизи. Каждая клетка имеет жгутики и, если они работают согласованно, то колония может довольно быстро передвигаться в толще воды. Фоновым представителем является *Eudorina elegans* (рис. 116).

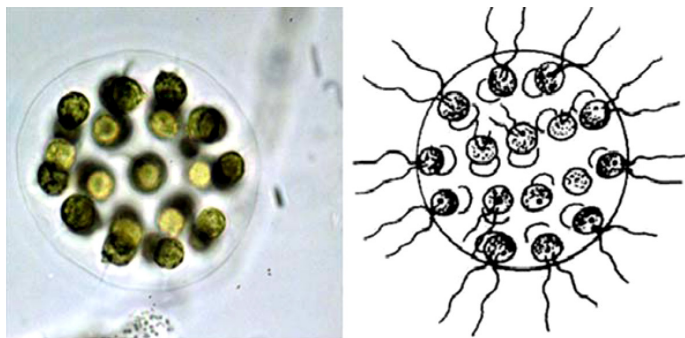


Рис. 116. *Eudorina elegans*

Отдел Красные водоросли – Rhodophyta

Красные водоросли, или багрянки (*Rhodophyta*), обитают преимущественно в морях (часто на большей глубине, чем зеленые и бурые водоросли, что обусловлено присутствием фикоэритрина, способного, по-видимому, использовать для фотосинтеза зеленые и синие лучи, проникающие глубже других в воду), меньше в пресных водах и почве (рис. 117).

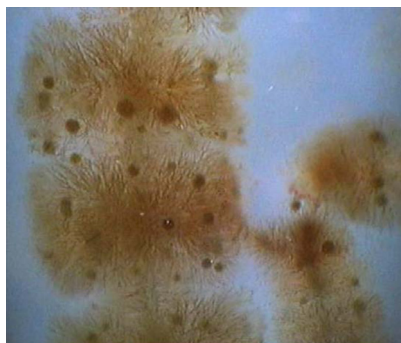


Рис. 117. *Batrachospermum* sp.

Из 4000 видов багрянок только 200 видов обитает в пресноводных водоемах и почвах. Багрянки – глубоководные организмы. Они могут обитать на глубине до 100–200 м

(а отдельные представители обнаружены на глубине до 300 и даже 500 м), но могут развиваться и в верхних горизонтах моря, в том числе и на литорали.

Чем короче длина световой волны, тем больше ее энергия, поэтому на большие глубины проникают только световые волны с короткой длиной волны и, соответственно, с высокой энергией. Вспомогательные пигменты красных водорослей расширяют спектр поглощаемого ими света в сине-зеленой и сине-фиолетовой областях спектра.

Предшественники хлоропластов у красных водорослей – цианобактерии. Основной фотосинтетический пигмент – хлорофилл *a* (зеленого цвета). Вспомогательные фотосинтетические пигменты: хлорофилл *d* (у некоторых видов), каротиноиды (желтого цвета) и фикобилины (синий – фикоцианин и красный – фикоэритрин). Именно фикобилины, имеющие белковую природу, поглощают остатки синего и фиолетового света, проникающие на большие глубины.

В соответствии с изменением соотношения фотосинтетических пигментов окраска красных водорослей с увеличением глубины меняется: на мелководье они желто-зеленые (иногда имеют голубой оттенок), затем становятся розовыми и, наконец, на глубине более 50 м приобретают интенсивный красный цвет. Красными эти водоросли выглядят, только если их вытащить на поверхность. На большой глубине водолазам они кажутся черными, настолько эффективно поглощают они весь падающий на них свет.

Запасное вещество красных водорослей – полимер глюкозы, который называют багрянковым крахмалом. По строению он близок к животному крахмалу – гликогену.

В связи с тем, что пресноводных представителей родофитов известно немного, а одноклеточных и того меньше, в данном пособии они широко освещаться не будут.

V. Амебовые

Амебовые – большая группа простейших, содержащая в себе множество разнообразных видов, объединяющая одноклеточных гетеротрофных протистов, у которых не имеется каких-либо жгутиков или ресничек. Все саркодовые – относительно примитивные животные; их цитоплазма слабо дифференцирована, равно как и наружная мембрана.

Амебозои отличаются наличием псевдоподий – выростов цитоплазмы, образующихся в различных частях клетки, за счет которых они движутся и захватывают пищу. Типичным представителем амебовидных является амеба-протей. Цитоплазма амебозоев зачастую разделена на зернистую массу, находящуюся в центре клетки – эндоплазму, и однородную наружную часть – эктоплазму. При перемещении по субстрату эктоплазма концентрируется в псевдоподиях, а эндоплазма остается в центре клетки, и псевдоподии ее вслед за собой «подтягивают». Таким образом, клетки многих корненожек в движении приобретают некоторую полярность. Некоторые представители данного типа формируют лишь одну ложноножку, в которой сконцентрирована вся, или большая часть эктоплазмы, играющая главную роль в передвижении клетки. Также крупные псевдоподии некоторых корненожек могут иметь отходящие от них псевдоподии второго порядка (субпсевдоподии), нужные для захвата пищи и передвижения. Ложноножки амебозоидных могут образовывать перемычки.

Класс Лобозные амебы – *Lobosea*

Большинство лобозных амеб обладают широкими, скругленными псевдоподиями, хотя один из родов группы, недавно обнаруженный *Sarcotribum*, имеет тонкие и нитевидные (филозные) псевдоподии.

По современным представлениям, класс *Lobosea* включает как раковинных (*Testaceae*), так и голых амеб, но исключает некоторые организмы, традиционно считавшихся

«лобозными», таких как *Pelomyxa* и *Entamoeba* (Amoebozoa) и некоторых Heterolobosea (Excavata).

Класс Лобозные амебы – *Lobosea*

Подкласс Голые амебы – *Gymnamoebia*

Отряд Настоящие амебы – *Euamoebida*

Семейство – *Amoebidae*

Amoeba proteus – Амеба протей имеет размеры 300–600 мкм и непостоянную форму (рис. 118). Клеточные органеллы, видимые в световом микроскопе, включают дискообразное ядро с многочисленными ядрышками и сократительную вакуоль. Также можно наблюдать пищевые вакуоли разного размера и содержания и кристаллосодержащие вакуоли с конечными продуктами пищеварения, такими как триурет, производное вещество мочево́й кислоты. Митохондрии, липидные капли и везикулы являются частью компактных гранул эндоплазмы.

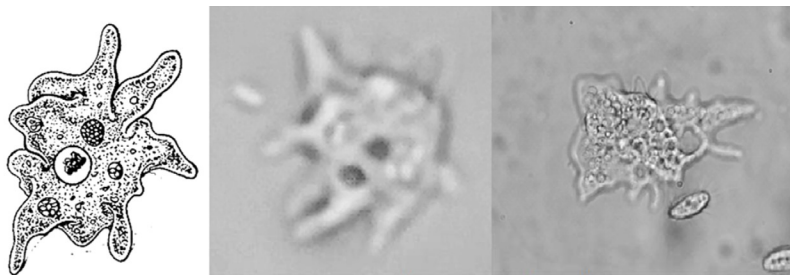


Рис. 118. Слева направо: схематичный рисунок *Amoeba proteus*; *Amoeba proteus*; *Chaos sp.*

Форма клетки постоянно меняется. Жесткие структурные элементы, поддерживающие плазматическую мембрану, такие как микротрубочки кортекса инфузорий, у амеб отсутствуют. Вместо них плазматическую мембрану поддерживает непостоянная сеть актиновых филаментов. Во-первых, эта сеть дает клетке некоторую стабильность и вместе с плазматической мембраной способствует

поддержанию высокого внутреннего гидростатического давления. Во-вторых, актиновые филаменты (через взаимодействие с миозином) поддерживают активные динамические процессы, такие как изменение формы, движение и фагоцитоз. Такие активные процессы имеют возможность происходить из-за способности актомиозиновых систем претерпевать быстрые структурные изменения. За сетью актомиозина следует прозрачная гелеобразная эктоплазма, называемая гиалоплазма.

Между эктоплазмой и последним слоем, эндоплазмой, находится второй слой актомиозина, который действует как фильтр. Жидкая гиалиновая цитоплазма протекает через ячейки, но более крупные клеточные органеллы задерживаются. Золь – подобная эндоплазма непрозрачна под световым микроскопом благодаря многочисленным органеллам («гранулам») и называется гранулоплазмой. Как и у большинства простейших, поверхность клетки (плазматическая мембрана) покрыта поверхностным слоем – гликокаликсом.

Во время движения образуются широкие псевдоподии (лобоподии), которые используются не только для передвижения, но и для захвата пищи. Обычно их 2–3. Если псевдоподий большое количество – около десяти, или более, то подобная форма называется полиподиальной.

Класс Лобозные амёбы – *Lobosea*

Подкласс Голые амёбы – *Gymnamoebia*

Отряд Настоящие амёбы – *Euamoebida*

Семейство – *Amoebidae*

Род *Chaos* L., 1767.

Уже более века хищные виды, принадлежащие к так называемой группе *proteus-chaos*, служат модельными организмами для изучения амёбоидного движения и играют центральную роль в изучении сократимости клеток. Важность этих родов основана на наличии акто-миозинов и связанных с ними белков в псевдоподиях.

Большинство представителей рода *Chaos* многоядерные и выглядят как полиподиальные клетки (рис. 118). Из-за их большого размера (довольно часто 1–2 мм) иногда может временно образовываться по две-три ведущих псевдоподии.

Подкласс Раковинные амёбы – *Testacealobosea*

Насчитывает несколько сотен видов. В отличие от голых амёб, образуют наружный скелет в виде раковинок (от 50 до 150 мкм); из устья раковины выступают лишь псевдоподии. Раковины бывают белковые («хитиноподобные»), например у *Arcella*, построенные из кремневых пластинок (*Euglypha*) или включающие посторонние агглютинированные частицы – мелкие песчинки и тому подобное (*Diffugia*). Ядро, как правило, одно. Размножаются делением надвое. Питание путем фагоцитоза. Постоянные бентосные обитатели пресноводных водоемов, в прибрежной зоне можно найти в почве.

Класс Лобозные амёбы – *Lobosea*

Подкласс Раковинные амёбы – *Testacealobosea*

Отряд Раковинные амёбы – *Testacea (Arcellinida)*

Семейство – *Arcellidae*

Род *Arcella* Ehrenberg, 1832. Небольшая раковинная амёба (рис. 119). Обитает в светло-коричневой или прозрачной хитиновой раковине. Раковина имеет форму купола сверху, а на дне вогнута. *Arcella* варьирует в размерах от 50 до 200 мкм.

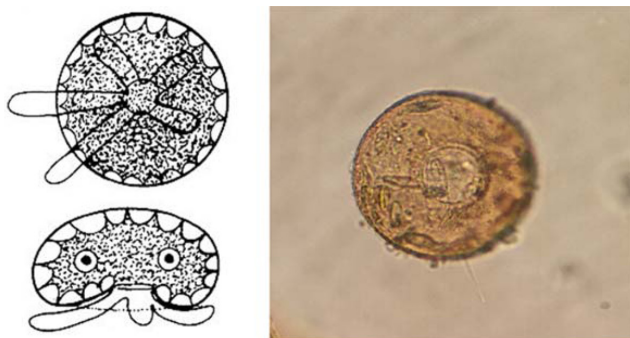


Рис. 119. *Arcella* sp.

Из-под раковины в различные стороны распространяются псевдоподии, используемые для передвижения.

Класс Лобозные амёбы – *Lobosea*

Подкласс Раковинные амёбы – *Testacealobosea*

Отряд Раковинные амёбы – *Testacea (Arcellinida)*

Семейство – *Centropyxidae*

Род *Centropyxis* Stein, 1857.

Виды *Centropyxis* билатерально симметричны и имеют эксцентрическое, часто круглое или овальное отверстие в раковине (тип раковины плагистома). Края псевдостома могут быть загнуты внутрь и могут соединять оральную раковинную стенку с дорсальной стороной мостиковидными структурами. Раковинка состоит из органического цемента, в который могут быть включены мелкие минеральные частицы (мелкие песчинки, фрагменты диатомовых водорослей). Некоторые виды (например, *Centropyxis aculeata*) украшены полыми шипами (рис. 120). Овальное ядро находится в задней половине клетки и содержит множество ядрышек.

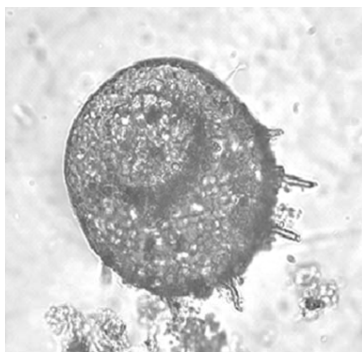


Рис. 120. *Centropyxis aculeata*

Centropyxis aculeata. Очень разнообразный вид с шипами по краю раковины. Дорсовентрально сжатая клетка, панцирь коричневатый, с различной долей встроенных ксеносом (песчинок, диатомей) в зависимости от среды обитания. Размеры 90–150 мкм, среда обитания – водная растительность, отложения.

Класс Лобозные амёбы – *Lobosea*

Подкласс Раковинные амёбы – *Testacealobosea*

Отряд Раковинные амёбы – *Testacea (Arcellinida)*

Семейство – *Diffugiidae*

Род *Diffugia* Leclerc, 1815. *Diffugia* – род, наиболее богатый видами водных раковинных амёб. Их раковины относятся к типу акростома или плоского акростома. В зависимости от вида форма раковинки варьируется от сферической до цилиндрической или грушевидной (рис. 121). Раковины состоят из ксеносом (минеральные частицы или диатомеи), агглютинированные органическим цементом. Край псевдостома никогда не бывает загнутым внутрь или щелевидным. Ложноножки распространяются из-под раковины и используются для передвижения. Питается эта раковинная амёба по большей части спирогирой и другими хлорофитными водорослями.



Рис. 121. Слева направо: *Diffugia* sp.; *Diffugia* вид сбоку; *Diffugia* вид сверху

Класс Филозные амёбы – *Filosea*

Амебоидные простейшие, обладающие филозными псевдоподиями (филоподиями) – длинными, тонкими, дихотомически ветвящимися выростами гиалоплазмы, обычно не содержащими микротрубочек. Представители класса *Filosea* представлены формами как с раковинкой, так и без нее. Филоподии служат как для передвижения, так и для питания. Филозные амёбы бывают как одноядерными, так и многоядерными. Жгутиковые формы и споры в жизненном цикле отсутствуют. У большинства видов половой процесс неизвестен. Преимущественно пресноводные организмы.

Класс Филозные амебы – Filosea

Отряд – Euglyphida

Семейство – Euglyphidae

Раковинка яйцевидная или в форме широкой груши, сплющенная, с шипами по всей поверхности, как у *Euglypha strigosa* (рис. 122). Устье круглое, ряд приустьевых чешуек отделяется от остальной раковинки, образуя подобие кольца. Размеры варьируют от 45 до 100 мкм.



Рис. 122. *Euglypha* sp.

Род *Trinema* Dujardin, 1841

Контур раковины удлинненно-эллиптический, с выделяющейся вентральной стороной со всегда вогнутым псевдостомом. Кремнистые идиосомы в основном круглые, группами разных размеров в одной раковине. Более мелкие идиосомы находятся вокруг псевдостома и между крупными чешуйками. Ротовые пластины имеют срединный зубец.

Trinema lineare. Форма вытянутого эллипса, щель круглая (рис. 123). Раковины сильно различаются по форме и размеру в зависимости от популяции. Одно ядро с одним центральным ядрышком размером 18–32 мкм, вид широко распространен во всех водных и наземных местообитаниях. *Tinema enchelys* похожа на *T. lineare*, но больше размером. Среда обитания такая же, размер 32–60 мкм.



Рис. 123. *Tinema* sp.

Род *Cyphoderia* Schlumberger, 1845

Раковинка яйцевидной формы, с короткой цилиндрической изогнутой шейкой, обычно в сечении круглая, иногда треугольная; основание круглое или сужающееся к вершине; пластинки круглые или треугольные, мелкие; филоподии длинные и тонкие; эндоплазма с преломляющими зернами; ядро шаровидное.



Рис. 124. *Cyphoderia* sp.

VI. Ризарии

Тип Фораминиферы – Foraminifera

Особенность фораминифер – наличие известковой раковины, в которую заключена цитоплазма. Раковина имеет вкрапления песка или других частиц и может быть однокамерной или многокамерной; иногда раковина может ветвиться. Это донные бентосные организмы, строго морские. Размерами от 0,1 мм до 1 мм, хотя бывают и настоящие гиганты – до 20 см. Внутренняя полость раковинки сообщается с окружающей средой через многочисленные поры, а также через отверстие в устье раковины.

У фораминифер половое и бесполое поколения сменяются последовательно. При этом на разных этапах жизненного цикла ядро дважды многократно делится. Образовавшиеся в результате клетки в дальнейшем сливаются, давая начало организмам нового поколения. Однако, в отличие от большинства других животных, подвижные мелкие двужгутиковые гаметы образуются у фораминифер в результате простого митотического деления. Мейоз наблюдается при образовании крупных, лишенных жгутиков агамет.

Фораминиферы не встречаются на территории водоемов Средней Сибири, поскольку являются преимущественно морскими обитателями и поэтому в данном определителе рассматриваться не будут.

Тип Солнечники – Heliozoa

Отличительной чертой типа являются нитевидные ложноножки, называемые аксоподиями. Они плотные и прямые, имеющие внутри аксонему – жесткую нить, являющую собой ребро жесткости и ось аксоподии. Аксоподии подобно лучам солнца расходятся из шаровидного тела солнечных. В цитоплазме находится от одного до нескольких ядер (вплоть до 500). В эндоплазме зачастую можно увидеть водорослей-симбиотов. Солнечники питаются водорослями и различными простейшими; для захвата более крупной добычи (коловраток, ресничных червей) несколько солнечных могут объединяться вместе. Предположительно, крупную добычу они убивают ядом. В отличие от радиолярий, также имеющих аксоподии, солнечники никогда не имеют внутриклеточного минерального скелета и центральной капсулы.

Отряд Актинофрииды – *Actinophryida*

Тело обычно сферическое; иногда бывает цилиндрическим или сплюснутым (рис. 125). В цитоплазме обычно наблюдается большое количество крупных вакуолей на периферии клетки. Граница между экто- и эндоплазма визуально различима. Диаметр эндоплазмы более, чем в два

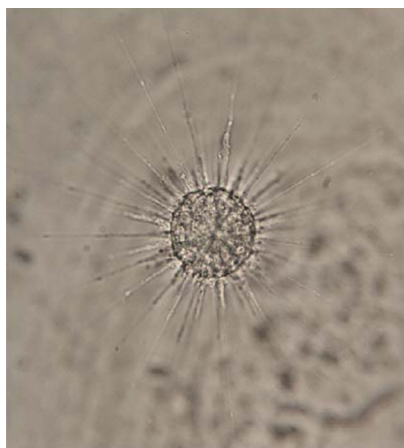


Рис. 125. *Actinosphaerium eichhornii*

раза больше толщины эктоплазмы. Имеется большое количество ядер, от 20 до 500, рассредоточенных по периферии эндоплазмы, в центре встречаются крупные частицы ядерного материала. Аксоподии крупные и широкие, обычно короче диаметра тела. Аксонемы кончаются либо в ядрах, либо в околядерном электронно-плотном веществе. Внутри клетки иногда присутствует зоохлорелла. Цисты покрыты слизистым слоем. Размеры варьируют от 30 до 2600 мкм.

Тип Радиолярии – Radiolaria

Тип Радиолярии, или Лучевики – *Radiolaria (Actinopoda)*. Это, по большей части, тепловодные планктонные протисты, обитающие только в морской воде. Размеры варьируют от 40 мкм до 1 мм. У радиолярий имеется подобие внутреннего скелета, образованного плотным слоем цитоплазмы и пронизанного многочисленными порами. Эктоплазма, находящаяся снаружи от скелета, имеет в себе множество липидных капелек, что позволяет радиоляриям парить в воде. Нитевидные ложноножки служат дополнительным приспособлением для парения и помогают захватывать пищу. Минеральный скелет состоит из кремнезема или сульфата стронция и принимает форму правильных геометрических фигур (шаров, многогранников, колец), состоящих из отдельных игл. Легкие и прочные, их раковины несут защитную функцию, а также значительно увеличивают площадь поверхности, что также является приспособлением к планктонному образу жизни. Размножаются лучевики делением; лишь у немногих видов наблюдается половой процесс (копуляция двужгутиковых гамет). Скелеты радиолярий образуют ил, формирующий со временем осадочную породу – радиолярит.

Радиолярии являются строго морскими протистами и в пресных водах водоемов Средней Сибири не встречаются.

VII. Опистоконты

Тип Воротничковые жгутиконосцы – *Choanomonada* (*Choanoflagellata*)

Характерная черта этого типа – воротничок из 30–40 микроворсинок, который окружает единственный жгутик клетки. Хоанофлагелляты бывают как одиночными, так и колониальными формами, обитают в соленых, равно как и в пресных водах (рис. 126). Описано всего около 150 видов. Размер хоанофлагеллят, как правило, превышает 10 микрон. У клеток можно заметить отчетливую полярность, которая зависит от положения жгутика. Зачастую клетка противоположным от жгутика концом прикрепляется к поверхностям или погружена во внеклеточный матрикс колонии. Некоторые хоанофлагелляты способны формировать бокаловидные «домики»; у морских форм они состоят из переплетенных кремниевых нитей. Пресноводные представители формируют домик из нитей целлюлозы.

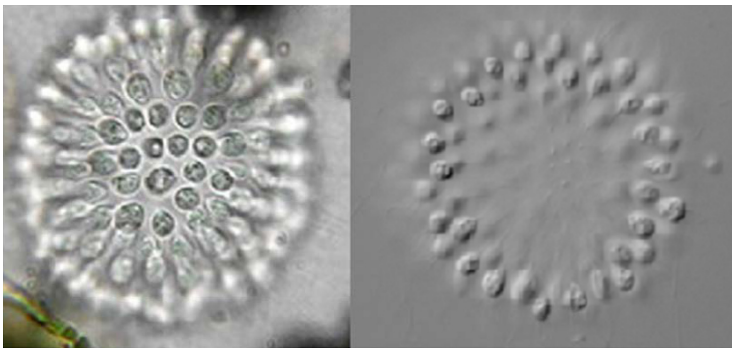


Рис. 126. *Choanomonadea* sp.

Жгутик окружен воротничком из микроворсинок (микровиллей) – выростов клетки, укрепленных изнутри актиновым цитоскелетом. Биение жгутика создает движение жидкости, направленное вдоль него от клетки. При этом

вода постоянно циркулирует внутри воротничка, проходя между микроворсинок. Эти токи жидкости используются хоанофлагеллятами в процессе питания: крупные частицы (бактерии, детрит) отсеиваются микровиллями и поглощаются путем фагоцитоза.

У плавающих в толще воды хоанофлагеллят движение жгутика также используется для локомоции. При этом организм перемещается жгутиком назад.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАНИЯ

В данном разделе предложены контрольные вопросы для самопроверки по курсу протистологии и задания для практических занятий: составление дидактических карточек, опорного конспекта, лабораторные работы, а также зоологического словаря.

1. Контрольные вопросы для проверки качества усвоения материала

1. Поясните, какой вклад внес германский физиолог и зоолог Карл Теодор Эрнст фон Зибольд в зоологию низших организмов.
2. Перечислите, какую роль в биосфере выполняют протисты.
3. Раскройте теорию симбиогенеза и какая роль согласно данной теории в эволюционном значении отводится *Cyanobacteria*.
4. Кто из ученых предложил термин «Зверушки», или «Анималькули», для обозначения простейших, обнаруженных в одналинзный микроскоп, и кто вошел в данную группу организмов?
5. Какой ученый является основателем отечественной протистологии и микробиологии? Перечислите основные достижения.
6. Раскройте методы, которые использует современная протистология для выявления филогенетических связей простейших организмов.
7. Какой ученый сформулировал внутриклеточные различия между прокариотами и эукариотами и какие его исследования послужили основой?
8. Какой вклад внес в развитие протистологии Эрнст Геккель?
9. Приведите примеры симбиотического взаимодействия протистов с многоклеточными животными.

10. Перечислите, какие черты организации характерны для простейших.
11. Перечислите внеклеточные элементы, составляющие основу скелета у одноклеточных эукариот.
12. Охарактеризуйте структуру, строение и функции микротрубочек.
13. Какие органеллы характерны для клеток различных протистов?
14. Охарактеризуйте трофический спектр эукариот и приведите конкретные примеры видов по каждому из типов питания.
15. Охарактеризуйте способы локомоции *Peranema trichophorum* (Ehrenberg) Stein, 1859. За счет каких механизмов осуществляется ее передвижение?
16. Что представляет собой кутикула? Опишите ее структуру.
17. Охарактеризуйте механизм образования псевдоподий, характерный, например для представителей таких крупных таксонов, как: Cercozoa, Lobosa, Foraminifera, Conosa, Phaeodarea.
18. Какие виды псевдоподий выделяют?
19. Какая структура является осевым скелетом аксоподии?
20. Опишите, какие выделяют зоны в соматической цилиа-туре у инфузорий.
21. Какое строение имеет аксонема жгутика?
22. Укажите органеллы клетки одноклеточных эукариот и перечислите функции этих структур.
23. Охарактеризуйте способы получения необходимых для жизни веществ извне в клетку протиста.
24. Какие выделяют стадии в процессе переваривания пищи у простейших?
25. Перечислите, какие выделяют группы протистов в зависимости от их пищевой специализации.
26. Какие специализированные органы выработались в процессе эволюции у гетеротрофных протистов для «активного поглощения» пищи.

27. Опишите процессы образования пищеварительных вакуолей у протистов, имеющих разную организацию.
28. Раскройте стадии процесса переваривания пищи у гетеротрофных протистов.
29. Какую структуру имеет сократительная вакуоль у *Ciliophora*?
30. Что такое пузулы и для какого типа протистов они характерны?
31. Перечислите, какие клеточные структуры обеспечивают протистов энергией.
32. Перечислите, какие бывают морфотипы крист в митохондриях.
33. Перечислите и охарактеризуйте типы бесполого размножения, характерные для одноклеточных эукариот.
34. Какие способы полового размножения характерны для протистов?
35. Опишите процесс конъюгации у *Ciliophora* и *Spirogyra*.
36. Поясните, какими способами происходит размножение колоний *Volvocida*.
37. Какие типы чередования поколения свойственны протистам в их жизненных циклах?
38. Раскройте, на какие интегральные супергруппы и супергруппы подразделяют в современной системе протистов по определенным признакам.
39. Перечислите крупные таксономические ранги, входящие в супергруппу *Opisthokonta*.
40. Какие супергруппы включает в себя интегральная супергруппа SAR и какая группа протистов выступает в качестве сестринской ее ветви?
41. Выделите основные особенности биологии и экологии представителей класса *Kinetoplastida*.
42. Какие представители относятся к полифилетической группе протистов – Хромисты (*Chromista*)?
43. Какая группа водорослей на Земле является самой распространенной?

44. Перечислите морфологические признаки представителей рода *Diatoma*.
45. Выделите признаки, характерные для типа Инфузории.
46. Перечислите фоновые виды *Ciliophora*, обитающие в водотоках окрестностей города Красноярск.
47. Какие особенности выделяют в морфологии представителей класса *Heterotrichea* и приведите несколько фоновых видов данного класса.
48. Выделите морфологические признаки рода *Sphaerophrya* как форм, ведущих паразитический образ жизни.
49. Перечислите фоновые виды типа *Chlorophyta*, обитающих в водотоках окрестностей города Красноярск.
50. Какие подклассы выделяют в классе *Lobosea* и дайте им характеристику.
51. Какие представители относятся к Филозным амебам *Filosea*?
52. Какой вид типа *Heliozoa* обнаружен в водах на территории Средней Сибири? Выделите особенности его биологии и экологии.
53. Какой образ жизни характерен для Микроспоридий?
54. Чем отличаются воротничковые жгутиконосцы (*Choanomonada*) от Эвдорина (*Eudorina*) и от Уроглена (*Uroglena*)?
55. Какие виды отряда *Volvocida* встречаются в водоемах юга Средней Сибири?

II. Задания для практических занятий

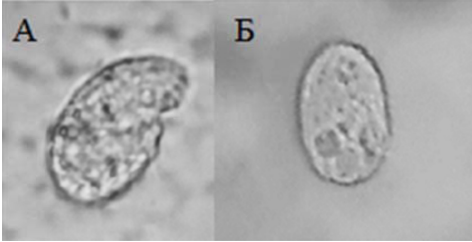
1. Подготовьте опорный конспект по одному из видов определенного класса одноклеточных эукариот обитателей водотоков Средней Сибири по следующей форме:
 - систематическое положение вида;
 - в виде схемы указать морфологические и биологические особенности вида и его экологическую специализацию;
 - распространение вида на территории региона с нанесением на карту места его находок;
 - указать роль вида в биоценозах.

2. На основе материала данного пособия, литературных источников, указанных в библиографическом списке, и интернет-сайтов разработайте дидактические карточки в виде видового очерка по 10 видам протистов водотоков Средней Сибири по следующей форме:

- систематика вида;
- фото объекта и подпись к нему;
- морфологическое описание;
- биология и экология вида с указанием его роли в биоценозах;
- распространение и места встреч вида _____ в регионе с обязательным нанесением на карту точек мест его находок;
- список использованной литературы.

По тексту обязательно должны быть ссылки на литературу, примененную для описания протиста по заданным пунктам.

Пример оформления дидактической карточки в форме видового очерка

Кольпидиум кольпода <i>Colpidium colpoda</i> Losana, 1829	
	<p>Тип: Инфузории <i>Ciliophora</i> Класс: Олигогименофореи <i>Oligohymenophorea</i> de Puytorac et al., 1974 Отряд: Гименостоматиды <i>Hymenostomatida</i> Семейство: <i>Turaniellidae</i> Род: <i>Colpidium</i> Stein, 1860 Вид: Кольпидиум кольпода <i>Colpidium</i> <i>colpoda</i> Losana</p>
<p>Подпись к рисунку: Внешний вид Кольпидиум кольпода <i>Colpidium colpoda</i>: А – вид сбоку, Б – вид сверху</p>	

Морфологическое описание

Мелкие инфузории, длина их тела колеблется в пределах 70–90 мкм, ширина – 35–50 мкм. Форма тела напоминает боб: вентральная сторона вогнутая, дорсальная – выпуклая. Ротовое отверстие треугольной формы, окаймлено рядами ресничек. Ресничный покров густой и равномерный, ресничных рядов много. Макронуклеус округлый, расположен в середине тела. Сократительная вакуоль находится на заднем конце тела [1].

Биология и экология вида

Инфузории обитают в мезосапробных водоемах (зоны умеренного загрязнения), в перегруженном иле. *Colpidium colpoda* также часто встречается на очистных сооружениях. Этот вид используется в качестве показателя качества воды и производительности очистных сооружений [1].

Colpidium colpoda является гетеротрофным животным, питающимся бактериями через клеточный рот.

Кольпидиум кольпода размножается бесполом путем каждые 4–6 часов. Скорость деления может различаться в зависимости от условий окружающей среды и особенностей доступного бактериального источника пищи [2].

Colpidium colpoda может использоваться для ускорения скорости разложения сырой нефти во время биоремедиации. Предположительно, дело в секреции слизи, которая действует как эмульгатор, а также в механическом действии ресничек, способствующего эмульгированию и уменьшению конкуренции между теми бактериями, которые способствуют разложению углеводов, и теми, которые не способствуют этому [3].

Распространение и места встреч вида

Colpidium Colpoda в регионе

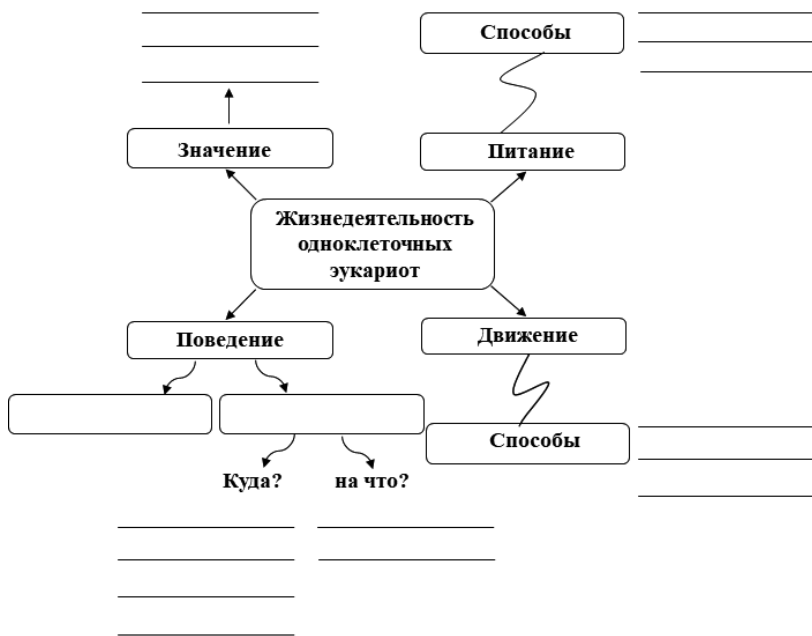
Вид был обнаружен в пробах воды таких рек, как: Енисей, Кача, Мана [3].

Список использованной литературы

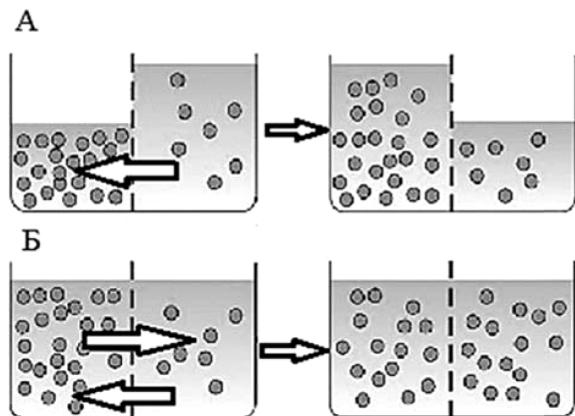
1. Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Т. 1. М.: Высш. шк., 1981 504 с.
2. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. М.: Владос, 1999. 592 с.
3. Городилова С.Н. Биоразнообразие беспозвоночных животных Средней Сибири: учебное пособие / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2019. С. 35–36.



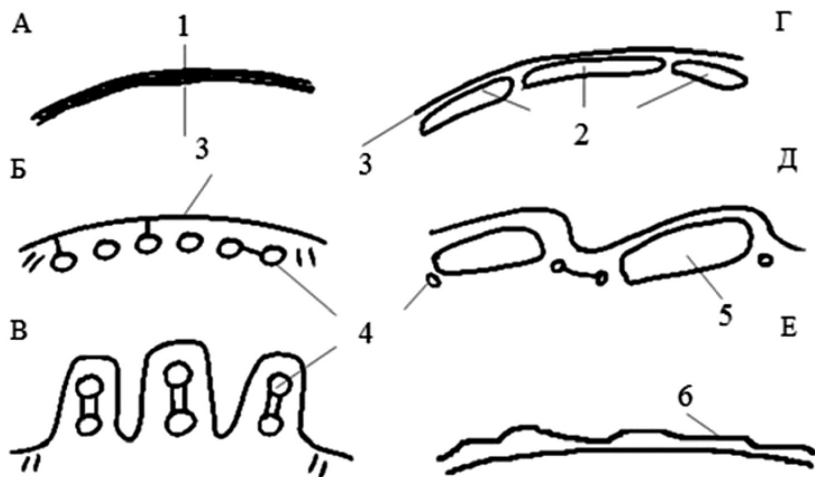
3. Используя материалы учебного пособия, заполните схему «Жизнедеятельность одноклеточных эукариот».



4. Какие процессы отражены на изображении под буквами А и Б? Дайте пояснение.



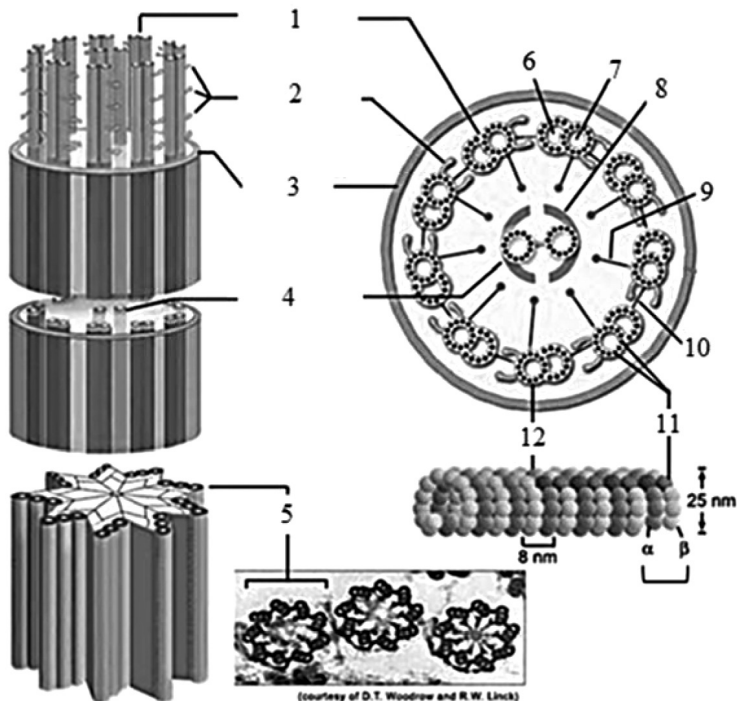
5. Используя материал данного пособия, опишите отличительные черты прокариот и эукариот. Ответ дополните схематическими рисунками.
6. Рассмотрите схематический рисунок покровов тела протистов.



Подпишите название каждого типа покрова, обозначенного буквой, и структуры, отмеченные цифрами:

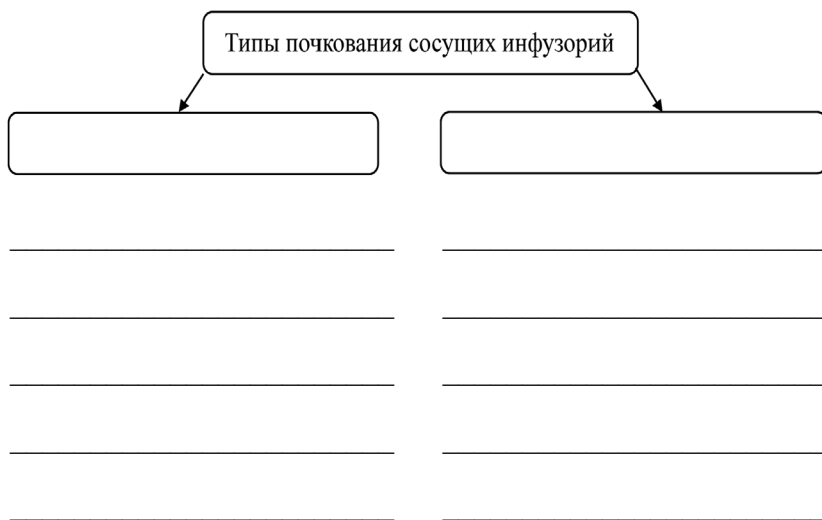
- A. _____ Б. _____
- В. _____ Г. _____
- Д. _____ Е. _____
1. _____ 2. _____
3. _____ 4. _____
5. _____ 6. _____

7. Определите систематическую принадлежность следующих протистов, обитающих в водотоках окрестностей города Красноярска (*Amoeba proteus* Pal.; *Arcella vulgaris* Ehrenberg; *Diffugia piriformis* Perty; *Centropyxis aculeata* Ehr.; *Euglypha acanthophora* Ehrenberg; *Vorticella campanula* Ehr.; *Stylonychia mytilus* Ehrenberg; *Bursaria truncatella* O.F. Muller; *Colpoda cucullus* O.F. Muller; *Paramecium aurelia* Ehrenberg; *Dileptus anser* M.; *Glaucoma scintillans* Ehrenberg; *Euglena viridis* Ehrenberg; *Volvox aurelis* Ehrenberg), укажите их определяющие признаки и местообитание в водоеме (экологическую группу).
8. Подпишите основные структурные единицы жгутика:



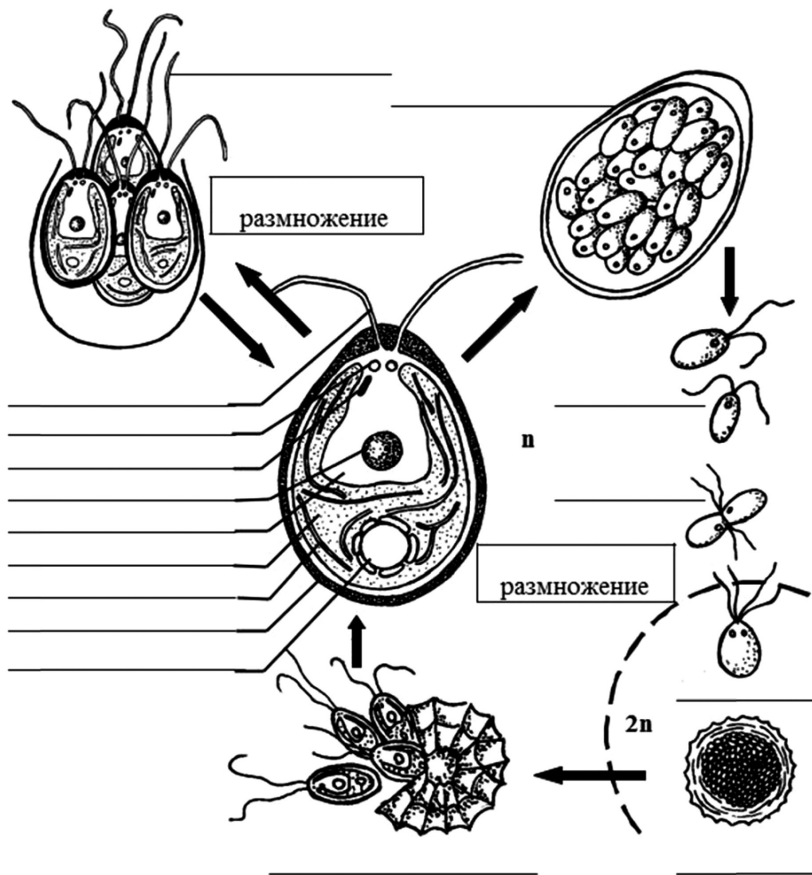
1. _____ 2. _____
3. _____ 4. _____
5. _____ 6. _____
7. _____ 8. _____
9. _____ 10. _____
11. _____ 12. _____

9. Заполните схему: «Типы почкования сосущих инфузорий» и охарактеризуйте эти типы.



10. Рассмотрите рисунок 53 и опишите его, указав все филогенетические связи, крупные группы и таксономические ранги.

11. Рассмотрите схему жизненного цикла представителя рода *Chlamydomonas*, подпишите типы, стадии его размножения и структурные единицы клетки.

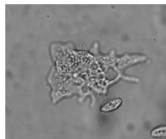


12. Составьте зоологический словарь из незнакомых вам терминов, используемых в тексте учебного пособия (например: Микобионт – это структурный грибковый компонент лишайника, в состав которого входят два вида грибов: аскомицеты и базидиомицеты).

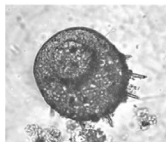
13. Определите вид простейшего, указав его таксоны:



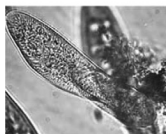
Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



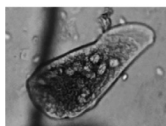
Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



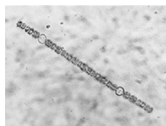
Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



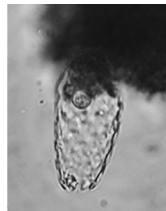
Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------



Вид	Род	Семейство	Отряд
-----	-----	-----------	-------

Лабораторно-практические работы

Цель лабораторных работ направлена на формирование компетентности в сфере самостоятельной познавательной деятельности обучающихся посредством практических занятий на примере изучения одноклеточных *Eukaryot*.

Правила выполнения практических заданий

Подготовка к практической работе заключается в самостоятельном изучении теории по рекомендуемой литературе, которая отражена в рабочей программе по дисциплине. Прежде чем приступить к такому типу задания, теория по данной группе организмов прорабатывается на семинарском занятии. Выполнение заданий производится индивидуально в часы, предусмотренные расписанием занятий в соответствии с методическими указаниями к практическим работам.

Отчеты по лабораторным работам составляются каждым студентом индивидуально и сдаются преподавателю на проверку.

Структура отчета

1. Название работы.
2. Цель и задачи работы.
3. Оборудование.
4. Ход лабораторной работы, включая все выполненные задания (рисунки, фотографии и подписи к ним, заполненные таблицы, ответы на контрольные вопросы (в зависимости от заданий), а также статистическую обработку собранного за время занятия материала).
5. Вывод по проделанной работе (в нем должны быть описаны конкретные результаты по работе, и он должен четко отражать задачи исследования).

Практическая работа считается выполненной, если она соответствует критериям, указанным в практической работе. Для выполнения заданий по лабораторной работе у обучающегося должна быть тетрадь для практических работ.

Кроме этого, он должен знать правила техники безопасности при работе с оборудованием по данной практической работе. В журнале инструктажа по технике безопасности обучающийся ставит свою подпись в определенной графе. После этого студент изучает учебную карточку по лабораторной работе и приступает к ее выполнению. Так как данные лабораторные работы рассчитаны на дисциплины по учебному плану, относящиеся к 3–4 курсам очно-заочной формы обучения, то при работе с микроскопом предполагается, что обучающиеся уже владеют знаниями по его устройству и обладают навыком при работе с ним. Поэтому в данном пособии эти аспекты не отражены.

Подготовка к данным лабораторным работам начинается с первых занятий и подразумевает забор воды с последующим культивированием одноклеточных *Eukaryot*.

Для содержания простейших используется только прозрачная стеклянная посуда. Наиболее предпочтительные места для взятия проб в водоемах – пологие берега с гниющим детритом. Там происходит обильный рост бактерий, служащих основным источником пищи для многих простейших. Для забора проб необходимо чистой тарой зачерпнуть немного воды с илом, водной растительностью. Если нужно собрать обитателей толщи воды, то можно использовать специальную планктонную сетку. Осадок помещают в банку и заливают водой в большом количестве, взятой в том же водоеме. Также для сбора голых и раковинных амёб, диатомовых водорослей необходимо с субстрата (камни, водные растения, гниющая растительность) аккуратно (соблюдая технику безопасности) при помощи скальпеля, бритвы или небольшого ножа соскоблить налет, состоящий из ила, мелких нитчатых водорослей, или снять покровные ткани (кутикула, верхний эпидермис) с водных растений. Затем данное содержимое необходимо переместить в стеклянную банку с пробой воды. Для получения как можно

более разнообразной протистофауны производят забор значительного количества проб из различных водоемов.

В дальнейшем банки с культурой простейших ставят вблизи окна, но не под прямыми солнечными лучами (ультрафиолетовый свет губителен для одноклеточных *Eukaryot*). Важную роль при их разведении играет температура воды, наиболее оптимальной считается 18–23 °С, т. е. нужно учитывать особенности трофики простейших. Важно помнить, что при температуре +10°С и ниже простейшие бесппроблемно существуют, но слабо размножаются, а при температуре +25°С метаболизм и размножение ускоряются, культура быстро растет количественно, но столь же быстро и вымирает. Кроме этого, необходимо следить, чтобы не было резких колебаний температуры. Для поддержания определенного уровня воды в пробе лучше всего использовать дождевую или талую воду. Воду из открытых водотоков, прежде чем долить в банку с простейшими, необходимо вскипятить и отфильтровать через бумажный фильтр. Водопроводная вода не пригодна для содержания простейших, так как она подвергается хлорированию. Ее можно использовать, но предварительно необходимо ей дать отстояться в течение 7–10 дней в стеклянном сосуде, периодически ее перемешивая. Банки с культурами простейших держат закрытыми стеклянными крышками, что уменьшает испарение воды и загрязнение пробы пылью.

В зависимости от того, какую группу протистов необходимо получить, такие и создают условия: так, для выведения фотосинтезирующих (зеленых) видов часть проб нужно ставить в умеренно освещенное место, и фотосинтетики (*Euglena*, *Volvox*) размножатся через пару недель. Для выведения гетеротрофных видов часть проб нужно поместить в затемненное место. Стоит помнить о том, что созданная лабораторная культура – это искусственная экосистема, в которой простейшие подвергаются воздействию разных факторов.

С течением времени протисты могут начать плохо размножаться, инцистироваться, или вовсе исчезнуть. Это явный показатель плохих условий содержания, в частности недостатка питательных веществ. Для культивирования простейших необходимо заранее приготовить питательную среду, богатую бактериями (пищевые компоненты). В качестве питательных сред могут выступать: сенная труха, листья салата, 10–15 капель молока, картофельная мука, овсяный (рисовый, пшеничный) отвар, настой свиного мозга, мясного бульона, почвенный навар, банановая кожура, дрожжи, а также можно использовать конский навоз.

Несколько примеров приготовления питательных сред

1. Отвар круп: 50–100 г крупы необходимо варить в 1 литре воды 20–30 мин. Полученный отвар по мере необходимости доливают в культуру по 5–10 см³. Сам отвар хранят в хорошо закрытой стеклянной таре.

2. Настой свиного мозга: 120 г мозга разрезать на мелкие кусочки и раздавить в небольшом количестве воды, через 12 часов профильтровать через марлю. Добавляя воду, довести объем настоя до 1 л, разлить полученную жидкость в несколько стеклянных банок и добавить в каждую по 1 см³ сенного настоя с инфузориями.

3. Суспензия фекалий млекопитающих с размером взвешенных частиц не более 2 мм: содержит 7–10 г фекалий на 1 л воды, при этом рН должна быть 6,0–8,0, если рН выходит за пределы данных показателей, то осуществляют подкисление 10%-ным раствором HCl, подщелачивание 10%-ным раствором NaOH.

4. Настой из банановой кожуры: 3–4 дольки кожуры кладут в трехлитровую банку и заливают до верха водой. Спустя 4–5 суток настой сливают и фильтруют.

5. Сенной настой: берут 10 г сена и помещают в 1 л воды, кипятят в течение 20 мин, затем фильтруют и разбавляют равным количеством или 2/3 отстоянной воды.

6. Отвар из овса: 8–10 раздавленных зерен овса и 1 кусочек сахара кипятят в 250 г воды до тех пор, пока зерна хорошо не разварятся. После остывания его фильтруют и разливают в пробирки.

Любой отвар хранят в прохладном месте и подливают в пробы с простейшими по мере необходимости.

В питательный отвар можно добавить либо 1–2 капель молока на 1 л культуры один раз в неделю, либо щепотку картофельной муки. Это будет способствовать развитию большого количества крупных простейших.

Прежде чем приступить к изучению одноклеточных, необходимо подготовить инвентарь и сам препарат. Стекла для препарата (предметное и покровное) должны быть чистыми и сухими, поэтому, приступая к работе, их надо хорошо протереть заранее заготовленным бинтом. Держать стекло следует двумя пальцами (удобнее всего большим и указательным) за его противоположные края, чтобы не загрязнить его.

Под микроскопом объекты рассматриваются в капле воды. Для изучения биоразнообразия простейших организмов из пробы с помощью пипетки берут несколько заборов воды (с поверхностной пленки, со дна, с срединного слоя, а также соскребают налет со стенки сосуда, в котором содержатся животные). Каплю с культурой переносят на предметное стекло, на нее помещают тонкую сеточку из ваты (функция адгезия и защита: так, например, благодаря такому явлению, как тигмотаксис, инфузории кратковременно могут словно «прилипнуть» к волокнам ваты, оставаясь некоторое время неподвижными или малоподвижными. Происходит это по причине тигмотаксиса – инстинктивного кратковременного движения инфузорий в сторону раздражителя, которого касаются их реснички) и накрывают покровным стеклом. Последнее имеет размеры 18x18 мм и изготавливается из высококачественного стекла, оно тонкое

и хрупкое. Его необходимо прикладывать нижним краем к предметному стеклу в основании капли и плавно опускать на пробу, чтобы на препарате не осталось пузырьков воздуха. Капля культуры должна быть небольшой, чтобы предметное стекло не плавало на ней. Лишнюю жидкость следует убрать при помощи фильтровальной бумаги.

Затем под микроскопом при малом увеличении рассматривают приготовленный микропрепарат на наличие одноклеточных *Eukaryot*. При их обнаружении необходимо перевести окуляр на большое увеличение и приступить к выполнению заданий по лабораторно-практическому занятию.

Количественный учет протистов в пробах

Просчет количества протистов в пробах (в определенном объеме воды) служит для оценки плотности популяции. Однако число данных организмов в пробе может быть слишком большим, тогда пробу делят на части и считают количество организмов в одной из частей. Для большей достоверности необходимо делать: забор нескольких повторных проб и подсчет организмов в частях этой пробы. В связи с тем что горизонтальное распределение протистов в пробе неравномерно, то для правильной оценки средней плотности популяции необходимо взять пробы в нескольких точках, а затем подсчитать среднее значение численности. Для подсчета организмов проба помещается в одну из счетных камер (Богорова, Кольквитца–Марссона, Горяева, Фукса–Розенталя).

Во время просмотра микропрепаратов для оценки относительной численности организмов используют метод по условной пятибалльной шкале. Данный метод позволяет довольно быстро за 10–15 мин просмотреть одну выборку. Недостаток – объекты оцениваются субъективно. При учете с помощью данного метода используют покровные стекла размером 24×24 мм. Для качественного статистического анализа необходимо делать забор не менее двух ка-

пель из каждого слоя пробы (с поверхности, толщи и со дна). Каждая капля делится на 40 полей зрения, которые просматривают зигзагообразным образом, так что материал проглядывается практически полностью. Учет проводится при увеличении 5×10 , детали рассматриваются при больших увеличениях. Учету подлежат: все активные животные, одноклеточные автотрофы и гифы грибов. Условные баллы встречаемости организмов: 1 – единичное нахождение, 2 – мало, 3 – порядочно, 4 – много, 5 – массовое скопление. Однако по данному методу довольно сложно просчитать активных протистов, которые свободно могут перемещаться по всей пробе.

Для изучения абсолютного количества организмов в единице объема учет можно проводить в счетных камерах различных систем (например, Богорова, Кольквитца–Марссона и в камерах для учета элементов крови и клеток в культуре – Горяева, Фукса–Розенталя). Счетная камера – это устройство, которое применяется для подсчета как клеток крови, так и для количества различных микроорганизмов и микроскопических частиц (рис. 127). При таком методе число организмов, подсчитанных в камере, делят на объем камеры в миллиметрах и получают число экземпляров в 1 мм жидкости аэротенка.



Рис. 127. Счетные камеры различных систем: А – Богорова; Б – Горяева и Фукса–Розенталя (1 – вид сбоку; 2 – вид сверху)

Наиболее часто используют открытые камеры Богорова, Горяева и Фукса–Розенталя. Камера Горяева с сеткой Горяева имеет объем 0,9 мкл (микролитры), площадь сетки 9 мм². Сетка состоит из 225 больших квадратов, из них: 100 – это пустые, 25 – разделены каждый на 16 малых квадратов и 100 – разделены полосами.

Счетная камера Фукса–Розенталя с сеткой Фукса–Розенталя имеет объем 3,2 мкл. При этом площадь сетки 16 мм²: состоит из 256 больших квадратов (квадраты, разделенные полосками, не считают).

Камера Богорова (рис. 127) изготовлена из толстого куска оргстекла, в котором имеется зигзагообразная канавка. При этом ширина дна канавки соответствует диаметру поля зрения бинокля при определенном увеличении. Проба заливается в канавку, затем камера двигается так, чтобы поле зрения двигалось вдоль частей канавки. Просчитываем и отмечаем всех обнаруженных протистов.

Наиболее удобным при абсолютном учете активных организмов является метод «откалиброванной капли». Принцип метода заключается в том, что в капле, точно измеренной пипеткой и помещенной под покровное стекло, учитываются организмы в нескольких полях зрения микроскопа. Путем подсчета определяется количество организмов в капле, а затем в 1 мл. При выполнении анализа жидкость с животными помещают в колбу объемом 150 мл и плавно встряхивают до получения равномерной взвеси. Микропипеткой набирают 0,1 мл жидкости, наносят каплю на предметное стекло и покрывают покровным стеклом (18x18 мм). Таких препаратов делают 3–5. В каждом препарате по диагонали покровного стекла при увеличении 5x10 подсчитывают организмы в 10 полях зрения. После подсчета количества гидробионтов в 30–50 полях зрения находят среднее арифметическое для 1 поля зрения. Количество организмов в 1 мл определяют по формуле $D = \frac{Sd}{\pi r^2 p}$, где D – количество

исследуемых организмов в 1 мл жидкости; d – количество организмов в одном поле зрения (среднее арифметическое из числа просмотренных полей зрения); πr^2 – площадь поля зрения объектива в квадратных миллиметрах (радиус r поля зрения объектива определяется по линейке объект-микрометра); S – площадь покровного стекла в квадратных миллиметрах (18x18); p – объем закапанной жидкости.

Лабораторная работа № 1 **«ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ** **ОДНОКЛЕТОЧНЫХ *EUKARYOT*»**

Цель работы: изучение видового биоразнообразия и относительной численности одноклеточных *Eukaryot*.

Задачи

1. Изучить биоразнообразие простейших в пробах воды из рек окрестностей города Красноярска.
2. Изучить видовое разнообразие одноклеточных автотрофов (диатомовые, зеленые и сине-зеленые водоросли) водотоков рек г. Красноярска.
3. Выявить относительную численность исследуемых организмов в пробах воды.

Материал и оборудование: световой микроскоп, стекла: предметное и покровное, чашка Петри, пипетка, фильтровальная бумага, вата, бинт, лакмусовая бумажка, фотоаппаратура (современный телефон), цифровая камера для микроскопа, пробы воды из естественных водоемов.

Материал для справки: если за несколько дней до занятия на поверхность воды в сосуде со смешанной культурой осторожно положить покровное стекло, то на ее нижней стороне скапливаются саркодовые. Перед занятием стекло аккуратно снимают и, не переворачивая, переносят на предметное стекло. При наблюдении голых амёб стоит сузить диафрагму микроскопа, потому что на очень светлом поле зрения прозрачные амёбы могут остаться незамеченными.

Ход работы

1. Приготовьте временный микропрепарат живых культур одноклеточных *Eukaryot* по вышеописанному плану и рассмотрите всех обнаруженных представителей. С помощью фотоаппарата сфотографируйте в разных ракурсах увиденные объекты и, пользуясь учебным пособием и определителями, идентифицируйте их видовую принадлежность.
2. Заполните таблицу: «Биоразнообразии одноклеточных *Eukaryot*».

Фотография или схематичный рисунок представителей пресноводной микрофауны	Систематическое положение	Название водотока и распределение по слоям (уровням): поверхность, толща и дно	Абсолютное количество данного вида в 1 мл пробы

3. Используя один из методов, определите абсолютное количество протистов из исследуемого водотока. Данные подсчета занесите в общую таблицу в перерасчете на 1 мл.
4. Сделайте вывод, указав видовой состав одноклеточных *Eukaryot* водотоков окрестностей города Красноярска, к каким крупным таксонам они относятся, отметьте их экологическую группу по вертикальному распределению в пробе воды и укажите их абсолютную численность, указав методику подсчета.

Лабораторная работа № 2 «ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПРОСТЕЙШИХ И ОДНОКЛЕТОЧНЫХ АВТОТРОФОВ»

Цель работы: изучение особенностей организации и функционирования простейших и одноклеточных автотрофов.

Задачи

1. Изучить особенности строения увиденных одноклеточных *Eukaryot*.
2. Изучить органоиды движения и особенности их функционирования у разных представителей простейших и одноклеточных автотрофов.
3. Изучить особенности питания простейших.

Материал и оборудование: световой микроскоп, стекла: предметное и покровное, чашка Петри, пипетка, вата, бинт, лакмусовая бумажка, фотоаппаратура (современный телефон), цифровая камера для микроскопа, проектор (для демонстрации представителей обучающимся), пробы воды из естественных водоемов.

Ход работы

1. Рассмотрите в микроскоп под малым и большим увеличением приготовленные временные и фиксированные препараты простейших и одноклеточных автотрофов.
2. Сделайте схематические рисунки изученных объектов одноклеточных *Eukaryot*, относящихся к разным крупным систематическим категориям (по 1 представителю), с обозначением основных элементов их строения, видимые в световой микроскоп.
3. Рассмотрите способы локомоции простейших и одноклеточных автотрофов и обратите внимание на особенности движения, биения, перетекания, вращение и т.п. локомоторных органов.

4. Пронаблюдайте за питанием простейших под микроскопом.
5. Заполните таблицу «Сходство и различия одноклеточных Eukaryot»:

Признак / представитель	Формы тела	Внеклеточные элементы скелета	Органоиды движения	Ядро	Сократительная вакуоль	Пищеварительная вакуоль	Светочувствительный глазок	Хлоропласты	Способы питания

6. Сделайте вывод в соответствии с целью и задачами работы, указав особенности строения увиденных одноклеточных Eukaryot, органоиды их передвижения, а также, используя собственные наблюдения и на основе литературных данных, укажите особенности питания данных простейших.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Интересные факты (справочная информация)

1. Джеймс Мюррей (James Murrey) в 1902 г. обследовал шотландские пресноводные озера. Он открыл для науки 113 видов коловраток и 66 видов тихоходок.
2. А знаете ли вы, что диатомовые водоросли непосредственно причастны к учреждению Нобелевской премии? Их окаменелые останки образуют осадочную породу диатомит, или кильзегур, благодаря которому прославился и разбогател Альфред Нобель. Именно диатомит стал идеальным наполнителем, позволившим перевести чрезвычайно взрывчатый нитроглицерин в безопасную контролируруемую форму – динамит.
3. Хламидомонада снежная (*Chlamydomonas nivalis* Wille, 1903) иногда является причиной появления снега красного цвета. Это явление также известно как «цветение» снега или «снежное мороженое». Эти одноклеточные прекрасно живут и размножаются при низкой температуре. Хламидомонада снежная погибает при температуре выше 4°C, поэтому розовый снег наблюдается в основном в приполярных или горных областях (выше 3 км). Известны случаи, когда наблюдался «арбузный», красный снег на Камчатке, Земле Франца-Иосифа, Северном Урале.
4. Одним из самых быстрых животных на планете является *Spirontocaris ambigua*, который развивает скорость до 724 км/ч. Чтобы сформировать такую скорость, животное сокращает длину своего тела на 60 %, а затем выстреливает, подобно пружине. Так укорачивание их тела на 40 % от своей длины происходит довольно быстро, всего за 5 миллисекунд; а вот разжимание происходит намного медленнее – за 1 секунду. Их движение происходит достаточно молниеносно, и оно практически незаметно для человеческого глаза. Этот процесс до сих пор является для ученых некой нерешенной проблемой, т.к. они не могут объяснить, за счет чего данному

животному удается развить такую скорость. Кроме этого явления, экспериментально показано, что *Spirostomum ambiguum* способны к общению (передача сигналов друг другу) за счет вибраций потоков воды. Так, при высокой плотности популяции животные демонстрируют согласованное коллективное поведение (при сокращении какой-то одной особи, вслед за ней, начинают сжиматься и другие. Причем волна сокращения распространяется со скоростью 0,25 м/с).

5. В Викторианскую эпоху, которая характеризовалась быстрыми научно-техническими изменениями, ученые-натуралисты, художники и просто любители природы, имеющие микроскоп, лупы, стали увлекаться новым направлением в искусстве: составлять из водорослей-диатомей сложные орнаменты, которые были невидимы глазу, но изысканы под микроскопом (рис. 128). Именно красота и многообразие форм раковин данных водорослей охватило воображение людей того времени, что привело к сотворению произведений искусства из диатомей. Формировать такие орнаменты очень сложно из-за микроскопического их размера и требует много терпения и усилия, так как создавать их приходилось под микроскопом или лупой, под объективами которых с помощью тонкой иглы раскладывали клетки диатомей на подложке из адгезивного вещества на предметном стекле.

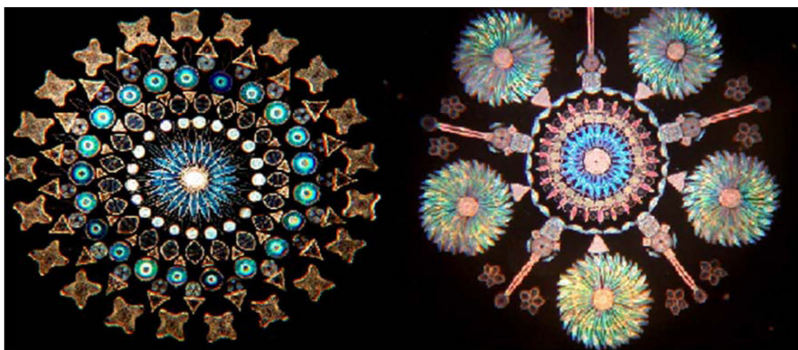


Рис. 128. Работы Клауса Кетра, мастера викторианского искусства аранжировки диатомовых водорослей

Ссылки на видеофильмы по данной теме

В данном разделе вы можете познакомиться с жизнью протистов, посмотрев следующие учебные видеоматериалы.

1. Простейшие различных таксонов. URL: https://vk.com/videos-37948240?z=video-37948240_456239659%2Fclub37948240%2Fpl_-37948240_-2
2. *Didinium nasulum*. URL: <https://vk.com/video-37948240456239914> или https://vk.com/videos-37948240?z=video-37948240_456239916%2Fclub37948240%2Fpl_-37948240_-2
3. Питание *Didinium nasulum*. URL: https://vk.com/videos-37948240?z=video-37948240_456239912%2Fclub37948240%2Fpl_-37948240_-2
4. Размножение тетрахимен. URL: https://youtu.be/W30VXm_qaQI
5. Бесполое размножение *Closterium division*. URL: https://vk.com/videos-37948240?z=video-37948240_456239185%2Fclub37948240%2Fpl_-37948240_-2
6. Биология инфузории-туфельки *Paramecium caudatum* Ehrenberg, 1838. URL: <https://www.youtube.com/watch?v=gN42ggEgO8g>
7. Питание амебы. URL: <https://www.youtube.com/watch?v=pvOz4V699gk> или https://www.youtube.com/watch?v=4XlZCe5gDu0&list=RD4XlZCe5gDu0&start_radio=1&t=0
8. Питание инфузории Спатидиум/Predacious ciliate in action. URL: <https://www.youtube.com/watch?v=kXEubCYfDew>
9. Прожорливая Бурсария/ Voracious cell (Bursaria). URL: https://www.youtube.com/watch?v=wmGL0F_Hqws
10. Lacrymaria. URL: <https://www.youtube.com/watch?v=xlPIJQJr7to> или <https://www.youtube.com/watch?v=SLCyZLWHYvw>
11. El maravilloso ciliado Stentor – The marvelous ciliate Stentor: https://www.youtube.com/watch?v=nqspxdI6_yE или <https://www.youtube.com/watch?v=RtMU2R433uQ>
12. Amoeba meets Stentor. URL: <https://www.youtube.com/watch?v=FcCvhYmjaXE>
13. A heliozoan eats a flagellate. URL: https://vk.com/videos-37948240?z=video-37948240_456239060%2Fclub37948240%2Fpl_-37948240_-2

14. Heteronema (I think) from the Harlem Meer exploring some piles of pond scum. URL: https://vk.com/videos-37948240?z=video-37948240_456239056%2Fpl_-37948240_-2
15. Простейшие: Систематика инфузорий и их биология, экология: трубачи, стилонихии, сувойки, сосущие инфузории. URL: https://yandex.ru/video/preview/?filmId=17000275374059525688&parent-reqid=1610180803662303-1707666792660127177800113-production-app-host-man-web-yp-329&path=wizard&text=%D1%83%D1%87%D0%B5%D0%B1%D0%BD%D1%8B%D0%B5+%D0%B2%D0%B8%D0%B4%D0%B5%D0%BE+%D0%BF%D1%80%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%B9%D1%88%D0%B8%D1%85&wiz_type=vital&url=http%3A%2F%2Fvk.com%2Fvideo6208117_163543973
16. Простейшие. Различные виды амёб и лучевики. URL: https://yandex.ru/efir?stream_id=v0HLHf0iFARw
17. Споровики: грегарины, кокцидии, токсоплазма, малярийный плазмодий. URL: <https://ok.ru/video/3725526442>
18. Материалы к урокам биологии, учебные фильмы по различным группам протистов. URL: <https://biologys.ru/%d0%b2%d0%b8%d0%.b4%d0%b5%d0%be%d1%84%d0%b0%d0%b9%d0%bb%d1%8b/13-1-0-1566/>
19. Раковинные корненожки, фораминиферы, радиолярии. URL: <https://yadi.sk/d/zqBqNOcZXsgt6>
20. Инфузория-туфелька (полный жизненный цикл, биология и экология вида). URL: <https://yadi.sk/d/aAL-WByXYnZTp>
21. Тип Простейшие: Амеба обыкновенная, дизентерийная, фораминиферы, радиолярии. Внешнее строение, питание, выделение, размножение, раздражимость и разнообразие: <https://yadi.sk/d/xZ5bU-XIZdXkK>
22. Пресноводные водоросли. Учебный фильм. URL: https://www.youtube.com/watch?v=65HQ54hR908&ab_channel=%D0%A0%D0%B5%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%9D%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B0%D0%BB%D1%8C%D0%B3%D0%B8%D1%8F
23. Вольвокс. URL: https://www.youtube.com/watch?v=ZRYaAr47IGI&ab_channel=%D0%90%D0%BD%D1%82%D0%BE%D0%BD%D0%93%D0%BB%D1%83%D1%89%D0%B5%D0%BD%D0%BA%D0%BE

24. Хламидомонада и ее размножение. URL: https://www.youtube.com/watch?v=BBwUdpDcuTs&ab_channel=BattleMap%E2%80%944%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%BE%D1%80%D0%B8%D1%8F%D0%B2%D0%BE%D0%B9%D0%BD%D0%B8%D1%81%D1%80%D0%B0%D0%B6%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B9
25. Bitye ciliate/ Кусачая инфузория под микроскопом. URL: https://www.youtube.com/watch?v=fjItKbl3o1Y&ab_channel=Microbia
26. Litonotus eats 2 ciliates / Литонотус съедает 2 инфузорий. URL: https://www.youtube.com/watch?v=sbwzvrVcP3w&ab_channel=Microbia
27. Journey to the Microcosmos. URL: <https://www.youtube.com/channel/UCBbnbBWJtwsf0jLGUwX5Q3g>

Ссылки на сайты по протистам

Сайт Michael Plewka. URL: <http://www.plingfactory.de/pling.html>

Сайт Microworld world of amoeoid organisms: <https://www.arcella.nl/>

Сайт Penard Labs: Welcome to the fascinating world of amoebae. URL: <http://www.penard.de/Introduction/>

Сайт по Сосущим инфузориям Suctorida. URL: <http://fishbio-system.ru/Protozoa/Ciliophora/Ciliatea/Suctorida/Suctorida.html>

Список Амеб. URL: <https://www.nies.go.jp/chiiki1/protoz/morpho/flagella/amoeba.htm>

URL: <https://en.ppt-online.org/327253>

Сайт Protista genera identification guide Discover Life. URL: <https://www.discoverlife.org/>

Сайт Diatoms of North America. URL: <https://diatoms.org/>

Сайт Справочник Экология. URL: <https://ru-ecology.info/>

Библиографический список

1. Абакумов В.А., Бубнова Н.П., Холикова Н.И. и др. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / под ред. В.А. Абакумова. Л.: ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ, 1983. 239 с.
2. Алимов А.Ф. Протисты // Руководство по зоологии. Ч. 2. 2007. 1141 с.
3. Аров И.В., Мишарина Е.А. Современное состояние и пути генезиса фауны коловраток (Rotifera) озера Байкал // Известия Иркутского государственного университета: «Биология. Экология». Т. 25. 2018. С. 70–90.
4. Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) / О.А. Тимошкин, Г.Ф. Мазепова, Н.Г. Мельник, Л.А. Оболкина, А.И. Таничев. Новосибирск: Наука. Сиб. издат. фирма РАН, 1995. 694 с.
5. Бачура Ю.М., Темралеева А.Д., Собченко В.А. и др. Зеленые водоросли: практическое руководство / М-во образования Республики Беларусь, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2016. 47 с.
6. Безматерных Д.М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири / Гос. публич. науч.-техн. б-ка сиб. отд-ния Рос. Акад. Наук, ин-т Вод. и экол. проблем. Новосибирск, 2007. 87 с.
7. Безматерных Д.М. Зообентос равнинных притоков верхней Оби: монография. Изд-во Алт. ун-та, 2008. 186 с.
8. Бляхер Л.Я., Быховский Б.Е., Микулинский С.Р. История биологии. С древних времен до начала XX века. М.: Наука, 1972. С. 181–191.
9. Бурковский И.В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: Изд-во МГУ, 1984. 208 с.
10. Вермель Е.М. История учения о клетке. М.: Наука, 1970. 256 с.
11. Вихтерман Р. Морфология и цитология Paramecium / Биология Paramecium. Спрингер, Бостон, Массачусетс. 1986. URL: https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0372-6_2
12. Володин Б.Г. И тогда возникла мысль. 2-е изд., доп. М.: Знание, 1985. 224 с.

13. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: КМК, 2004. 432 с., 266 ил.
14. Геккель Эрнст. Красота форм в природе. СПб.: Вернера Регена, 2007. С. 144.
15. Городилова С.Н. Биоразнообразие беспозвоночных животных Средней Сибири: учебное пособие / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2019. С. 35–36.
16. Довгаль И.В. Эволюция, филогения и система щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctorea): дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 2002. 450 с.
17. Догель В.А. Зоология беспозвоночных: учебник для университетов / под ред. проф. Ю.И. Полянского. 7-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1981.
18. Жмур Н.С. Технологические и биохимические процессы очистки сточных вод на сооружениях с аэротенками. М.: АКВАРОС (ФГУ ИПП Кострома), 2003. 507 с.
19. Загуменная О.Н., Леонов М.М., Хицова Л.Н. Euglyphidae (PROTOZOA, TESTACIDA) как элемент биоразнообразия болотных и других водных экосистем Усманского бора // Научное сетевое издание «COGNITIO RERUM». 2017. № 3. С. 5–9.
20. Зоология беспозвоночных в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод / под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. Пер. с нем. под ред. А.В. Чесунова. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. С. 16–84.
21. Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Простейшие, губки, кишечноротовые, гребневые, плоские черви, нематоды, круглые черви: учеб. пособие для биолог. спец. ун-тов. 3-е изд., перераб. и доп. Т. 1. М.: Высш. школа, 1981. 504 с.
22. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
23. Карпов С.А. Система простейших: история и современность. СПб.: ТЕССА. 2005. 72 с.
24. Карпов С.А. Строение аксонемы и наружных элементов жгутика у подвижных клеток водорослей и у бесцветных жгутиконосцев // Ботан. журн. Т. 72. 1987. С. 3–14.

25. Карпов С.А. Строение клетки протистов: учебное пособие. СПб.: ТЕССА, 2001. 384 с. ил.
26. Карпов С.А. Строение покровов жгутиконосцев // Цитология. Т. 28. 1986. С. 139–150.
27. Киселев И.А. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. М.–Л., 1950.
28. Комаров А.А. Структура сообществ почвообитающих раковинных амёб Печеро-Ильчского заповедника: дис. ...канд. биол. наук. Пенза, 2017. С. 46–103.
29. Крум Р.Л., Микрюков К.А. Изучение видового состава солнечников (Protista) в покрытых льдом водоемах // Вестник Моск. унив. Сер. 16. Биология. 2000. С. 31–36.
30. Кудрявцева В.А., Белевич Т.А., Житина Л.С. Видовой состав диатомовых водорослей во льду пролива Великая Салма Белого моря перед весенним цветением // Вестник. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. Т. 72, № 2. 2017. С. 63–69.
31. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Прокариоты и низшие эукариоты. Часть 2. Издательство «Наука», 1997. С. 325 [Электронный ресурс РФФИ]. URL: https://www.rffi.ru/rffi/ru/books/o_67999#1
32. Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
33. Кутикова Л.А. Фауна аэротенков (Атлас). Л.: Наука, 1984. 264 с.
34. Кутикова Л.А., Старобогатов Я.И. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 315 с.
35. Леонов М.М. Видовое разнообразие и морфология солнечников (Heliozoa) водоемов и водотоков в Европейской части России: дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 26 с.
36. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 300 с.
37. Методические указания. МУК 4.2.3145-13 «Лабораторная диагностика гельминтозов и протозоозов» (утв. Главным государственным санитарным врачом РФ 26 ноября 2013 г.) / Система ГАРАНТ. 2019. С. 45–59.
38. Микрюков К.А. Анализ системы и филогении Солнечников (HELIOZOA): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 48 с.

39. Микрюков К.А. Необычный тип митоза у амебы *Borkovia desadeleeri* // Зоол. журн. 77 (11): 1998б. С. 1221–1228
40. Мухина В.С. Возникновение и эволюция пластид. 2014. № 5, сентябрь–октябрь. Т. 75. С. 329–352.
41. Мыльников А.П. Определитель свободноживущих жгутиконосцев отряда Diplomonadida (Wenyon) Brugerolle // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука, 1985. С. 174–198.
42. Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Тихоненков Д.В. Общая морфология клетки пресноводной бесцветной хризомонады *Spumella* sp. (Ochromonadales, Chrysophyta) // Биол. внутр. вод. № 1. 2008. С. 35–39.
43. Николук В.Ф., Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие СССР. Ташкент: ФАН. 1972. 312 с.
44. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР: (планктон и бентос) / (Г.Г. Винберг, О.И. Чибисова, Н.С. Гаевская и др.; отв. ред. Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
45. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий // Низшие беспозвоночные. СПб., 1994. Т. 1. 340 с.
46. Определитель пресноводных водорослей СССР / Под ред. М.М. Голербаха, В.М. Полянского. М.-Л.: Советская наука, 1951. В. 1. 200 с.
47. Пантелеев В.Г., Егорова О.В., Клыкова Е.И. Компьютерная микроскопия. М.: Техносфера, 2005. 304 с.
48. Пауков А.Г., Тептина А.Ю., Кутлунина Н.А. и др. Водоросли: Цианобактерии, красные, зеленые и харовые водоросли: учеб.-метод. пособие. М-во образования и науки Рос. Федерации, Урал. федер. ун-т. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2017. 204 с.
49. Перфильева К. Возникновения и эволюция пластид, 2014. URL: http://elementy.ru/genbio/synopsis/429/Vozniknovenie_i_evolyutsiya_plastid
50. Полянский Ю.И. Подцарство Простейшие, или Одноклеточные (Protozoa) // Жизнь животных / под ред. Ю.И. Полянского, гл. ред. В.Е. Соколов. 2-е изд. М.: Просвещение. Т. 1: Простейшие. Кишечнополостные. Черви. 1987. С. 95–101.
51. Протисты. Ч. 1. СПб.: Наука, 2000. 679 с.

52. Раутиан М.С., Шнеер В.С., Родионов А.В. Полифилия носителей хлоропластов: где располагаются растения на древе жизни // *Turczaninowia* 22 (2). 2019. С. 121–132.
53. Тихомиров И.А., Добровольский А.А., Гранович А.И. Малый практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 1. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 304 с. XIV табл.
54. Тихоненков Д.В. Гетеротрофные жгутиконосцы: новые ветви филогенетического древа Эукариот и факторы формирования разнообразия и структуры сообществ в разных средах: дис. ... д-ра биол. наук. Борок, 2018. 465 с.
55. Тихоненков Д.В. Реконструирование ранней эволюции эукариот путем исследований гетеротрофных одноклеточных (отчет по гранту 2018–2020 гг). URL: https://rscf.ru/prjcard_int?18-14-00239
56. Тихоненков Д.В., Белякова О.И., Мазей Ю.А. Локальные и региональные факторы и пространственное распределение гетеротрофных жгутиконосцев наземных биотопов // *Зоол. журн.* Т. 92, № 4. 2013. С. 379–388.
57. Фокин С.И. Ревизия рода *Paramecium* O. F. Müller, 1773: Сравнительно-биологический анализ, систематика и филогенетические связи: дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 2002. 356 с.
58. Хаусман К. Протозоология. М.: Мир, 1988. 336 с.
59. Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р. Протистология: Руководство / под. ред. С.А. Корсуна. Пер. с англ. С.А. Карпова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 495 с.
60. Чорик Ф.П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев: Изд. АН ССР, 1968. 251 с.
61. Шакурова Н.В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных (Protozoa, Spongia, Coelenterata, Plathelminthes, Nematoda): учебно-методическое пособие. Казань: Казанский (Приволжский) федеральный университет, 2011. С. 5–19.
62. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. М.: Владос, 1999. 592 с.
63. Шарова И.Х., Макаров К.В., Жигарев И.А. Современная систематика одноклеточных-протистов, адаптированная для изучения в курсе зоологии педагогических вузов и средней школе // *Наука и школа: Педагогическое образование.* М.: Изд. Фе-

- деральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский педагогический государственный университет». 2014. № 4. С. 113–124.
64. Шаталкин А.И. Таксономия. Основания, принципы и правила. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 600 с., библиографический список 1134 назв., 95 ил. URL: <https://studylib.ru/doc/2712694/taksonomiya-osnovaniya-principy-i-pravila>
 65. Alekperov Ilham Kh., Snegovaya Natalya Yu. and Tahirova Elyana N. The cadastre of free-living ciliates and testate amoebae of Azerbaijan // *Protistology*. Vol. 11, no. 2, 2017. P. 57–129.
 66. Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M. end all. Phylogenomics Reshuffles the Eukaryotic Supergroups // *PLoS ONE* 2007. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0000790>
 67. Eisen J. A. et al. Macronuclear Genome Sequence of the Ciliate *Tetrahymena thermophila*, a Model Eukaryote // *PLoS Biology*. Volume 4. Issue 9. 2006. P. 1620–1642.
 68. Gawryluk et al. Non-photosynthetic predators are sister to red algae // *Nature*, Vol. 572 (7768), 2019. pp. 240–243. DOI: 10.1038/s41586-019-1398-6
 69. Gawryluk R. M-R, Tikhonenkov D.V., Hehenberger E. end all. Non-photosynthetic predators are sister to red algae // *Nature*. Vol. 572 (7768), 2019. P. 240–243. DOI: 10.1038/s41586-019-1398-6. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31316212/>
 70. Gregorio F.-L., Zitzler K. end Gabilondo R. Protozoan ciliate epibionts on the freshwater shrimp *Caridina* (Crustacea, Decapoda, Atyidae) from the Malili lake system on Sulawesi (Indonesia) // *Journal of Natural History*. Vol. 40 (35–37), 2006. P. 1983–2000. URL: http://www.plingfactory.de/Science/Atlas/Kennkarten%20Procaryota/e-procaryota/01_e-procaryo.html
 71. Lahr Daniel J. G., Grant Jessica, Nguyen Truc end all. Comprehensive Phylogenetic Reconstruction of Amoebozoa Based on Concatenated Analyses of SSUrDNA and Actin Genes // *PLoS ONE* Vol. 6, Issue 7, 2011. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0022780>
 72. Leander end all. Molecular Phylogeny and Surface Morphology of *Colpodella edax* (Alveolata): Insights into the Phagotro-

- phic Ancestry of Apicomplexans // *Eukaryot. Microbiol.*, Vol. 50, no. 5, 2003. P. 334–340.
73. Patterson D.J. *Free-living Freshwater Protozoa: A Colour Guide*. Wolfe Publishing, Bestemmelsesværk. 1992. 223 p.
 74. Photomacrography.net // An online community dedicated to the practices of photomacrography, close-up photography and photomicrography. URL: <http://www.photomacrography.net>
 75. Protozoan Guide// MicroBus. URL: <https://microscope-microscope.org/pond-water-critters-protozoan-guide/>
 76. Röttger Rudolf, Knight Robert and Foissner Wilhelm *Protozoological Monographs*. Vol. 4. Copyright Shaker Verlag, 2009. P. 1–259.
 77. Shalchian-Tabrizi K., Eikrem W., Klaveness D. end all. *Telonemia*, a new protist phylum with affinity to chromist lineages // *Proc. Royal Society B*. Vol. 273, 2006. P. 1833–1842.
 78. Strasser et al. *New Phylogenomic Analysis of the Enigmatic Phylum Telonemia Further Resolves the Eukaryote Tree of Life* // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 36 no. 4, 2019. pp. 757–765.
 79. Tazioli S., Di Camillo C.G. *Ecological and morphological characteristics of Ephelota gemmipara (Ciliophora, Suctorina), epibiontic on Eudendrium racemosum (Cnidaria, Hydrozoa) from the Adriatic Sea* // *European Journal of Protistology*. Vol. 49, no. 4, 2013. P. 590–599.
 80. Tikhonenkov D. V. end all. *Ecological and evolutionary patterns in the enigmatic protist genus Percolomonas (Heterolobosea; Discoba) from diverse habitats* // *PLoS One*. Vol. 14, no. 8, 2019. DOI: 10.1371/journal.pone.0216188
 81. Udalov I., Völcker E. and Smirnov A. *Korotnevelia novazelandica* n. sp. (Amoebozoa, Discosea, Dactylopodida) – a new freshwater amoeba with unusual combination of scales // *Protistology*. Vol. 11 (4), 2017. P. 238–247.
 82. Wichterman R. *The Biology of Paramecium*. Springer-Verlag US 1986. 473 p. URL: https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0372-6_2
 83. Wilhelm F., Helmut B. *A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology* / First published: April 1996. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1996.tb01775.x>

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

АГРЕГАЦИЯ – это процесс сближение некоторых амёб с образованием псевдоплазмодия (вегетативная фаза низших организмов, при которой организмы не сливаются полностью, а продолжают осуществлять самостоятельные ассимилятивные функции) у *Dictyosteliomycota* и *Acrasiomycota*.

АКРОНЕМА – это тонкий нитевидный цитоплазматический вырост на дистальном конце жгутика, в который заходят только две центральные микротрубочки.

АКТИН – это глобулярный белок, образующий нити диаметром 8 нм, которые формируют микрофиламенты, являющиеся одним из основных компонентов цитоскелета у эукариотических клеток и часто связанные с сократительными элементами.

АЛЬГОФЛОРА [от лат. *alga* – морская трава, водоросль и лат. *flora* – богиня весны и цветов в древнеримской мифологии] – это начало сложной биологической цепи, состоящей из водорослей (совокупность растительных таксонов, охватывающих отдельную группу растений).

АЦИДОСОМЫ – это пузырьки, которые первыми сливаются с образованной пищеварительной вакуолью и обеспечивают подкисление ее содержимого.

БРОДЯЖКА (характерна для сидячих инфузорий) – особь-расселительница и распространительница вида. Данные организмы не питаются и не способны к размножению.

ГАПТОНЕМА (характерна для некоторых золотистых водорослей) – это нитевидный подвижный вырост между двумя жгутиками гаптофитовых, внутри которого проходит стержень из 6–7 микротрубочек и в который заходят каналы ЭПР (выполняет функции прикрепления к субстрату и пищеварения).

ГЛАЗОК, или СТИГМА [с греч. *stigma* – укол, пятно] – это органелла, участвующая в фоторецепции, которая представляет собой ряд пигментных глобул, расположенных либо в хлоропласте

(например, у зеленых водорослей), либо в цитоплазме (характерно для эвглен). Отмечается корреляция между наличием жгутика и глазка, так, например глазков не бывает у красных, сине-зеленых и диатомовых водорослей, у которых нет жгутиков.

КИЛЬ (характерный для каналошовных диатомовых) – это вершина гребня, которая несет шов, при этом створка у шва резко загнута под углом или гребневидное утолщение створки.

КИЛЬ-ВОРОТНИЧОК (характерен для *Melosira nummuloides* C. Agardh, 1824) – это тонкий вырост на лицевой поверхности створки в виде кольцевой пластинки.

КОЛЬЦЕВАЯ БОРОЗДА, или СУЛЬКУС (характерна для видов рода *Aulacoseira*) – это внутренняя складка стенки створки, в которой лежит продольный жгутик.

КОЛЬЦЕВИДНАЯ ДИАФРАГМА (характерна для видов рода *Aulacoseira*) – это кремнеземная перегородка, выступающая внутрь створки у края загиба параллельно плоскости створки.

КОНЕЧНАЯ ПОРА ШВА, или ПОЛЯРНАЯ ПОРА ШВА (характерна для пеннатных диатомовых) – это расширенная щель ветви шва, которая присоединяется с конечным узелком.

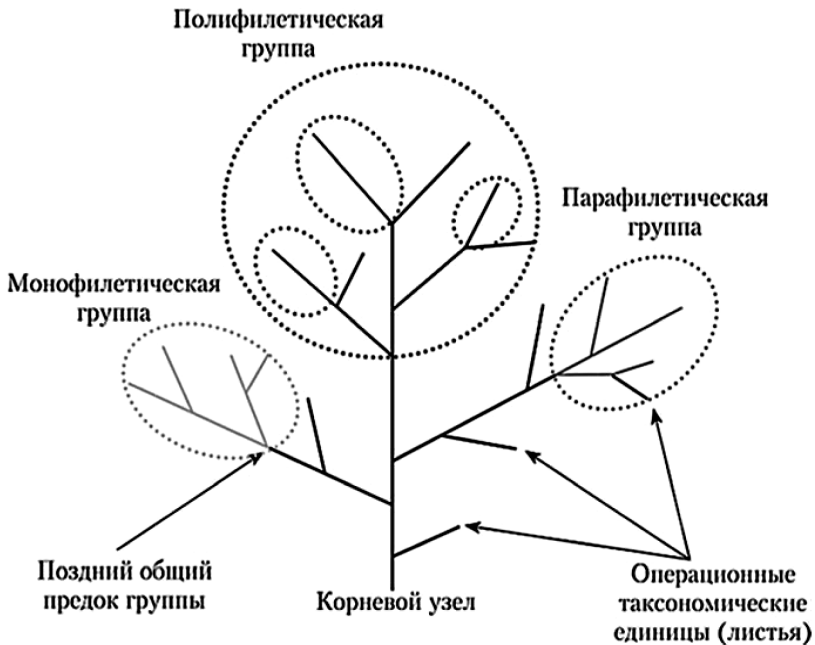
КОНЕЧНЫЙ УЗЕЛОК, или ПОЛЯРНЫЙ УЗЕЛОК (характерен для пеннатных диатомовых) – это внутреннее кремнеземное утолщение на концах створок, в которых оканчиваются ветви шва.

КОНОПЕУМ (характерен для пеннатных диатомовых, у видов рода *Sellaphora*) – это вытянутая бесструктурная кремнеземная пластинка, расположенная поверх кремнеземного слоя и прикрепленная к нему только одним краем вдоль осевого поля.

МОНОФИЛЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА, или КЛАДА – это группа, объединяющая родственные виды и общего предка, причем фенотипические признаки «родителя» сохранились у потомков и стали общими диагностическими признаками данной группы (см. рис. ниже).

ПАРАФИЛЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА – это группа, включающая часть потомков общего предка, которые объединяются по общим признакам, формируется данная группа из монофилетической. Возникают парафилетические группы в результате неравномерной скорости эволюции в разных ветвях (см. рис. ниже).

ПОЛИФИЛЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА – это группа, которая объединяет виды, обладающие схожими характеристиками, однако у их предков этих общих признаков не было. Возникает данная группа в результате параллельной и конвергентной эволюции (см. рис. ниже).



НУКЛЕОМОРФ – это маленькое рудиментарное ядро, находящееся между внешней и внутренней мембранами в пластидах криптофитовых и хлорарахниофитовых водорослей, которые представляют собой остатки ядер зеленой и красной водорослей, поглощенных более крупным эукариотом.

ПИНОЦИТОЗ [с греч. *pino* пить + *kytos*местилище и *osis* – клетка] – процесс активного поглощения клеткой жидких или коллоидных растворов различных веществ. Процесс пиноцитоза впервые был описан в 1931 г. Г. Льюисом.

ПИРЕНОИД [греч. *pyren* – зерно и *eidos* – форма] – это субклеточная, уплотненная область стромы хлоропласта, в которой содержится фермент Рубиско (RUBISCO), фиксирующий углекислый газ (CO₂), также является центром синтеза сахаров. Он может быть пронизан тилакоидами (как у зеленых и харовых водорослей), а может – нет (например, бурые водоросли).

ПРОЛИФЕРАЦИЯ [от лат. *proles* – потомство и *ferre* – носить, создавать] – данный термин применим как к образованию новых клеток путем митоза, так и к формированию внутриклеточных структур, таких как митохондрии, рибосомы и других органоидов клетки.

РЕКОМБИНАЦИЯ [лат. приставка *re-* – повторение, возобновление и *combinatio* – соединение] – это процесс перераспределения генетического материала (ДНК или РНК) путем разрыва и соединения разных молекул, приводящее к появлению новых комбинаций генов или других нуклеотидных последовательностей. В широком смысле слова включает в себя не только рекомбинацию между молекулами ДНК, но и перекомбинацию (сортировку) генетического материала на уровне целых хромосом или ядер, а также обмен плазмидами между клетками.

ТОМОНТ (характерен для паразитических, полупаразитических инфузорий) – это стадия развития, характеризующаяся наличием такой жизненной формы, как циста, которая прикреплена к хозяину, не способна к питанию и довольно быстро размножается с образованием множества бродяжек.

ТРОФОНТ (характерен для паразитических, полупаразитических инфузорий) – это стадия развития, характеризующаяся процессом роста, в результате которой организм увеличивает объем цитоплазмы и запасает резервные вещества за счет энергичного и быстрого питания. Организм на данной стадии развития к размножению не способен.

ЦЕНТРИН – это консервативный сократительный белок, входящий в поперечно исчерченную структуру (например, ризопласт – микрофибрилла у простейших) и играет фундаментальную роль в дупликации и разделении центросом.

ФАГОЦИТОЗ [с греч. *phagos* – пожирающий + *kytos* – вместилище и *osis* – клетка] – это процесс узнавания, активного захвата и заглатывание организмом относительно крупных и твердых пищевых компонентов. Процесс фагоцитоза был открыт в 1883 г. И.И. Мечниковым.

ЭКЗОЦИТОЗ – это процесс, при котором происходит перемещение веществ посредством активного транспорта из клетки протиста во внешнюю среду.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СУКЦЕССИЯ – это последовательная смена видового состава сообщества в процессе изменения экологических условий.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ – это подразделение организмов на группы в зависимости от их местообитания и приспособляемости к конкретным окружающим условиям, характеризующихся формированием сходных признаков, которые закрепляются в генотипе.

ЭКСКОНЬЮГАНТЫ – это «обновленные» особи инфузорий, которые отделились друг от друга после процесса конъюгации.

ЭКСКРЕТОРНЫЕ ТЕЛЬЦА – это нерастворимые в воде продукты обмена, которые появляются в протоплазме одноклеточных организмов в виде кристаллов или зернышек и представляющие собой образования, сильно преломляющие свет.

ЭНДОЦИТОЗ – это процесс активной транспортировки молекул, при котором вещества перемещаются внутрь клетки.

**Микропланктон и зообентос водотоков окрестностей
г. Красноярска**

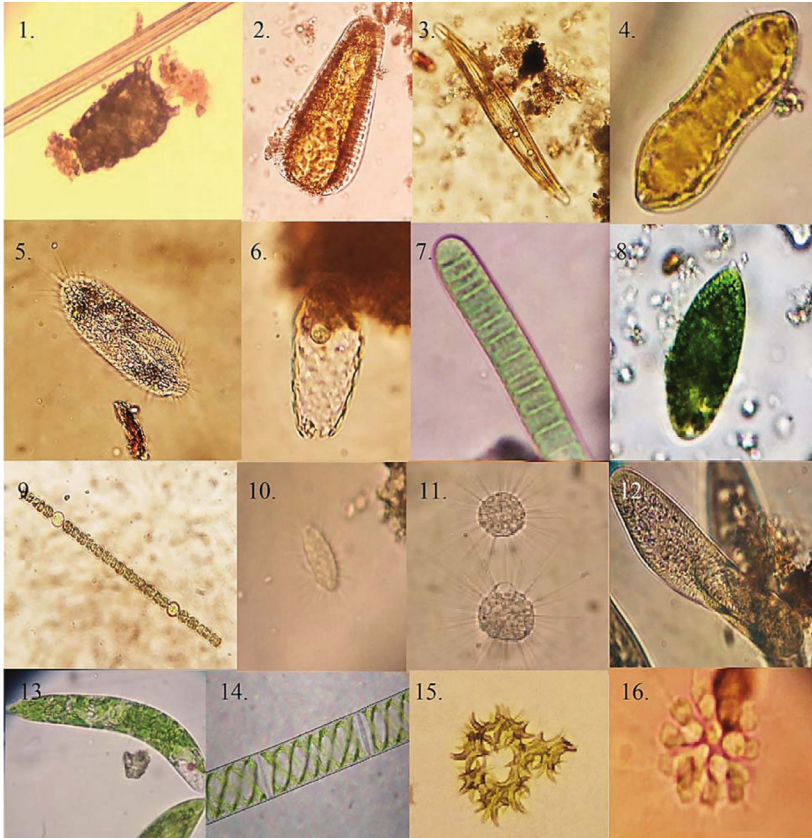
Таксон	Кача	Енисей	Базайха	Есауловка	Пруд Кузнецовского плато
1	2	3	4	5	6
<i>Coleps sp.</i> (Nitzsch, 1827)	+	-	-	+	+
<i>Colpoda steinii</i> (Maupas, 1883)	+	+	+	+	+
<i>Colpidium colpoda</i> (Losana, 1829)	+	+	+	+	+
<i>Glaucoma scintillans</i> (Ehrenberg, 1830)	+	-	+	-	-
<i>Paramecium caudatum</i> (Ehrenberg, 1838)	+	-	+	-	+
<i>Paramecium aurelia</i> (Ehrenberg, 1838)	+	+	+	+	-
<i>Dileptus cygnus</i> (O.F. Muller, 1786)	+	-	+	-	+
<i>Litonotus lamella</i> (Schewiakoff, 1896)	+	+	-	+	-
<i>Tetrahymena pyriformis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+	-
<i>Vorticella sphaerica</i> (D«Udekem, 1864)	+	+	+	+	-
<i>Vorticella campanula</i> (Ehrenberg, 1831)	+	-	+	+	+
<i>Vorticella convanllaria</i> (L., 1758)	+	-	-	-	-
<i>Aspidisca cicada</i> (Muller, 1786)	+	-	+	+	+
<i>Styllonichia mytilus</i> (Ehrenberg, 1838)	+	-	-	+	+
<i>Spirostomum ambiguum</i>	-	-	-	-	+
<i>Stentor polymorphus</i>	-	-	-	-	+
<i>Amoeba proteus</i> (Pal., 1766)	+	+	+	+	+
<i>Chaos sp.</i>	+	+	+	-	-
<i>Amoeba radiosa</i> (Ehr.)	+	+	+	+	+

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6
<i>Arcella vulgaris</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+	н/д
<i>Diffugia piriformis</i> (Perty, 1849)	+	-	-	+	+
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehr., 1838)	+	+	+	+	+
<i>Cyphoderia ampulla</i> (Ehr., 1840)	+	+	-	+	н/д
<i>Trinema sp.</i> (Dujardin, 1841)	+	+	+	+	н/д
<i>Peranema trichophorum</i> (F.Stein, 1859)	+	+	+	+	н/д
<i>Euglena viridis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+	+
<i>Choanophlagellata</i> (Kent, 1880)	+	-	-	-	-
<i>Diatoma vulgaris</i> (Bory, 1824)	+	+	+	+	н/д
<i>Pinnularia viridis</i> (Ehrenberg, 1843)	+	+	+	+	н/д
<i>Pinnularia borealis</i> (Ehrenberg, 1843)	+	-	+	+	н/д
<i>Cymbella ehrenbergii</i> (Kützing, 1844)	+	+	+	+	н/д
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst, 1853	+	-	-	+	н/д
<i>Cyclotella meneghiniana</i> (Kützing, 1844)	+	+	-	-	н/д
<i>Navicula cascadenis</i> (Sovereign, 1958)	+	+	+	+	н/д
<i>Navicula kotschyi</i> (Grunow, 1860)	-	+	+	-	н/д
<i>Tabularia fasciculata</i> (C.Agardh) D.M.Williams & Round, 1986	+	+	+	+	н/д
<i>Campylodiscus sp.</i>	+	-	+	+	+
<i>Surirella sp.</i>	+	+	+	+	+
<i>Cymatopleura sp.</i>	+	+	+	+	н/д
<i>Actinosphaerium eichhornii</i> (Ehrenberg, 1840) Stein, 1857	+	-	-	+	-
<i>Volvox globator</i> (L., 1758)	+	+	+	+	+
<i>Volvox aureus</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+	-
<i>Scenedesmus sp.</i> (Meyen, 1829)	+	-	-	+	+
<i>Closterium sp.</i>	+	-	-	+	+
<i>Polytoma uvella</i> (Ehrenberg, 1832)	+	-	-	-	-

н/д – нет данных

**Фотографии фоновых протистов водотоков окрестностей
г. Красноярска**



*Рис. 1. Простейшие в пробах воды
из водотоков окрестностей города Красноярска:
1) Diffugia sp., 2) Surirella sp., 3) Gyrosigma acuminatum,
4) Cymatopleura sp., 5) Stylonychia pustulata, 6) Euglypha sp.,
7) Oscillatoria sp., 8) Euglena velata, 9) Anabaena sp.,
10) Ctedoctema acanthocryptum, 11) Actinosphaerium eichhorni,
12) Paramecium caudatum, 13) Euglena acus, 14) Spirogyra sp.,
15) Selenastrum sp., 16) Synura sp.*

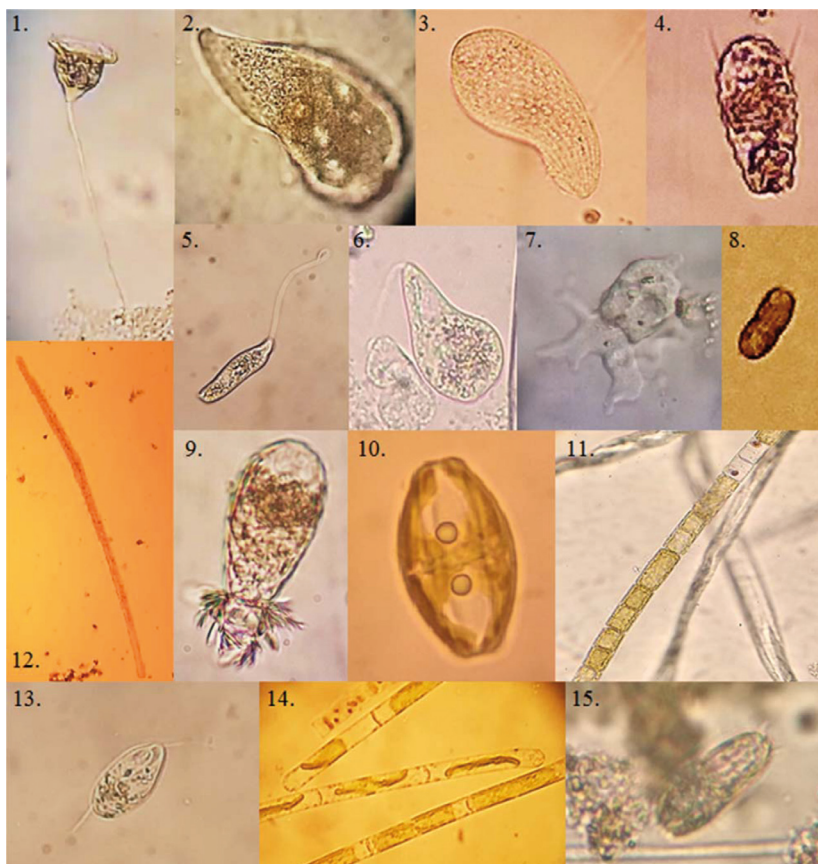


Рис. 2. Биоразнообразие протистофауны
из водотоков русла р. Енисей, окрестность г. Красноярск:
1) *Vorticella campanula*, 2) *Spathidium syrtis*, 3) *Tetrahymena pyriformis*,
4) *Euglypha acanthophora*, 5–6) *Peranema trichophorum*, 7) *Diffflugia* sp.,
8) *Collops* sp., 9) *Euglypha alveolata* в стадии размножения,
10) диатомовая водоросль: *Ampthora ovalis*,
11) диатомовая водоросль: *Melosira varians*,
12) *Spirostomum caudatum*, 13) *Anisonema acinus*,
14) *Mougeotia* sp., 15) *Collops nolandi*

**Фоновые многоклеточные беспозвоночные животные
в пробах воды из водотоков окрестностей г. Красноярска**



Рис. 1. Многоклеточные беспозвоночные, принадлежащие к микромиру и совместно обитающие с протистами в водотоках русла р. Енисей:

- 1) личинка *Cyclopoidea* sp., 2) ресничный червь *Turbellaria* sp.,
3) круглый свободноживущий червь *Nematoda* sp., 4) *Cyclopoidea* sp.,
5) Коловратка *Lecane* sp., 6 и 8) Коловратки *Lepadella* sp.,
7) *Rotifera* sp., 9) *Dicranophorus forcipatus*

Учебное издание

Светлана Николаевна Городилова
Иван Юрьевич Лябов

ПРОТИСТЫ ВОДОЕМОВ
ГОРОДА КРАСНОЯРСКА:
некоторые аспекты
биологии и экологии

Учебное пособие

Редактор *А.П. Малахова*
Корректор *М.А. Исакова*
Верстка *Н.С. Хасанишина*

660049, Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89.
Редакционно-издательский отдел КГПУ им. В.П. Астафьева,
т. 217-17-52, 217-17-82

Подписано в печать 12.03.21. Формат 60x84 1/16.
Усл. печ. л. 13,8. Бумага офсетная.
Тираж 100 экз. Заказ № 02-РИО-001

Отпечатано в типографии «Литера-принт»,
т. 295-03-40