

Министерство образования и науки Российской Федерации

Орский гуманитарно-технологический институт (филиал)  
Государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»

**В. А. Старков**

**ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ.  
ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ,  
ИЛИ ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)**



УДК 592  
ББК 28.6  
С77

### Научный редактор

*Вельц Н. Ю., кандидат биологических наук, доцент,  
заведующий кафедрой общей биологии ОГТИ*

### Рецензенты:

*Русаков А. В., кандидат биологических наук,  
доцент кафедры зоологии, экологии и анатомии ОГПУ;*

*Быстров И. В., кандидат биологических наук,  
доцент кафедры биоэкологии и зоологии ОГАУ*

**С77 Старков, В. А. Зоология беспозвоночных. Подцарство  
Одноклеточные животные, или Простейшие (Protozoa) : учебное  
пособие / В. А. Старков. – Орск : Издательство ОГТИ, 2011. – 123 с. –  
ISBN 978-5-8424-0553-4.**

ISBN 978-5-8424-0553-4

© Старков В. А., 2011  
© Издательство ОГТИ, 2011

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
1. ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (PROTOZOA).....	7
1.1. Общая характеристика простейших .....	8
1.2. Органеллы простейших. Строение и функции.....	10
1.3. Происхождение, филогения и экологическая радиация простейших.....	18
1.4. Значение простейших в природе и жизни человека .....	23
1.5. Вопросы для самоконтроля .....	28
2. ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ (Sarcomastigophora).....	29
2.1. Подтип Саркодовые (Sarcodina).....	30
2.1.1. Класс Корненожки (Rhizopoda).....	31
2.1.2. Класс Радиолярии, или Лучевики (Radiolaria).....	38
2.1.3. Класс Солнечники (Heliozoa) .....	42
2.2. Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora) .....	43
2.2.1. Класс Растительные жгутиконосцы (Phytomastigophorea)...	47
2.2.2. Класс Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea).....	49
2.3. Подтип Опалины (Opalinata) .....	57
2.4. Вопросы для самоконтроля .....	58
3. ТИП АПИКОМПЛЕКСЫ (Apicomplexa) .....	59
3.1. Класс Споровики (Sporozoea).....	63
3.2. Вопросы для самоконтроля .....	73
4. ТИП МИКСОСПОРИДИИ (Muxozoa).....	74
4.1. Класс Миксоспоридии (Muxosporea).....	74
4.2. Вопросы для самоконтроля .....	77
5. ТИП МИКРОСПОРИДИИ (Microspora).....	77
6. ТИП АСЦЕТОСПОРИДИИ (Ascetospora).....	78

7. ТИП ЛАБИРИНТУЛЫ (Labyrinthomorpha) .....	79
8. ТИП ИНФУЗОРИИ, ИЛИ РЕСНИЧНЫЕ (Ciliophora).....	79
8.1. Класс Ресничные инфузории (Ciliata) .....	85
8.1.1. Подкласс Равноресничные инфузории (Holotricha) .....	85
8.1.2. Подкласс Кругоресничные инфузории (Peritricha) .....	87
8.1.3. Подкласс Спиральноресничные инфузории (Spirotricha).....	87
8.2. Класс Сосущие инфузории (Suctoriu).....	90
8.3. Вопросы для самоконтроля .....	91
9. ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ.....	91
9.1. Микроскоп: его устройство и использование .....	92
9.2. Работа с микроскопическими препаратами.....	94
9.3. Изучение живых объектов.....	95
9.4. Фиксация объектов изучения .....	96
9.5. Вскрытие объектов изучения .....	97
9.6. Зарисовка изучаемых объектов.....	98
9.7. Лабораторные работы .....	99
ГОССАРИЙ.....	118
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....	123

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение курса «Зоология беспозвоночных» складывается из двух взаимосвязанных частей: курса лекций и малого лабораторного практикума, в ходе которого студенты знакомятся с конкретными представителями разных таксономических групп беспозвоночных животных и приобретают навыки их исследования. Это дает возможность закрепить, а в некоторых случаях расширить и дополнить материал, излагаемый в лекционном курсе.

В результате освоения дисциплины обучающийся должен

*знать:*

- принципы классификации организмов;
- морфофизиологические особенности основных таксонов животных;
- роль животных в трансформации вещества и энергии в биосфере;
- значение биологического многообразия в поддержании стабильности биосферы;
- основные этапы прогрессивной эволюции животных;
- региональные проблемы охраны редких видов животных;

*уметь:*

- идентифицировать основные виды местной фауны;
- определять степень антропогенной нагрузки на экосистемы, используя виды – индикаторы;
- собирать, фиксировать и монтировать коллекционный материал;

*владеть:*

- основными биологическими понятиями, знаниями биологических законов и явлений;
- основными знаниями об особенностях морфологии, экологии, размножения и географического распространения животных, пониманием их роли в природе и хозяйственной деятельности человека;

*приобрести опыт деятельности:*

- самостоятельного проведения исследований;
- анализа и оценки результатов лабораторных и полевых исследований.

Настоящее учебное пособие составлено в соответствии с типовой рабочей программой по зоологии ОГТИ (филиала) ГОУ ОГУ, направления 050100 «Педагогическое образование» профиль «Биология». В учебном пособии рассматривается первый раздел подцарство – Одноклеточные животные (Protozoa) темы тип Саркомастигофоры, тип Апикомплексы, тип Микроспоридии, тип Инфузории.

Учебное пособие для повышения эффективности должно дополняться рабочей тетрадью и (или) терминологическим словарем, который будет способствовать лучшему (более полному) усвоению знаний. Для улучшения качества проведения лабораторных занятий, к работе допускаются студенты, имеющие в рабочей тетради определенные схемы-рисунки с соответствующими конспектами (аннотациями) по теме данного занятия. Этот материал используется ими в качестве вспомогательного при проведении лабораторных работ. Конкретное задание приводится в разделе «Самоподготовка» по каждой теме.

После окончания занятий оцениваются как качество выполнения работы по самоподготовке, с учетом способности студента отвечать на вопросы по теме работы, так и сама лабораторная работа.

Так как многие студенты первого курса впервые сталкиваются с методами проведения зоологических исследований, мы приводим те из них, что наиболее часто употребляются зоологами в практической исследовательской работе. То же самое касается микроскопической техники, которая используется при проведении лабораторных занятий.

## 1. ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (PROTOZOA)

К подцарству одноклеточных относят животных, тело которых состоит из одной клетки. Морфологически они сходны с клетками многоклеточных животных, но физиологически отличаются тем, что кроме обычных функций клетки (обмен веществ, синтез белка и др.) они выполняют функции целостного организма (питание, движение, размножение, защита от неблагоприятных условий среды). Отдельные функции у многоклеточных организмов выполняются специальными органами, тканями или клетками, а у одноклеточных функции организма выполняют структурные элементы одной клетки – органеллы. Деление клеток у многоклеточных животных приводит к росту организма, а у простейших – к размножению.

*Таким образом, простейшие – это организмы на одноклеточном уровне организации. Целостность организма простейших поддерживается функциями одной клетки, а у многоклеточных – за счет взаимодействия клеток, тканей и органов.*

*Жизненный цикл простейших складывается из фаз развития с одноклеточной организацией, а у многоклеточных чередуются одноклеточные фазы развития с многоклеточными.*

В настоящее время известно более 39 тысяч видов простейших, однако ежегодно обнаруживаются десятки и сотни новых видов, что является показателем недостаточной изученности этой группы животных.

Впервые простейшие были обнаружены голландским ученым А. ван Левенгуком – первым изобретателем микроскопа (1675). Его микроскопы представляли собой сильно увеличивающие лупы, которые давали увеличение в 100 и даже в 200 раз. Особенно много простейших первые микроскописты обнаруживали в настоях трав (*infusum* – означает «настойка»), поэтому первое время этих животных называли «настоечными», или инфузориями. Теперь это название со-

хранилось лишь за одной группой простейших. В первой системе животных К. Линнея (1759) простейшие были отнесены к одному роду – Chaos – класса червей. Только в XIX в. *Келликер и Зибольд* их выделили в самостоятельный тип (1845). На Международном конгрессе протозоологов в 1977 г. была принята новая система простейших, отразившая последние достижения науки. Согласно новым принципам, опубликованным в 1980 г. (Левайн и др.), простейшие объединены в подцарство одноклеточных и подразделены на семь типов.

### 1.1. Общая характеристика простейших

Простейшие широко распространены в различных средах. Большинство простейших – обитатели морей и пресных вод. Некоторые виды обитают во влажной почве. Множество простейших паразитируют в других организмах. Экологическая радиация простейших отражена на рисунке 1.

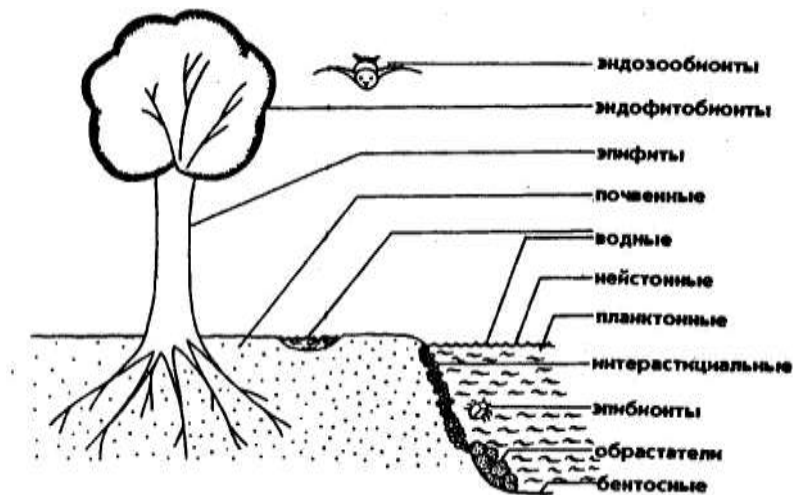


Рис. 1. Экологическая радиация у простейших (по Хаусману)

Большинство простейших – мелкие организмы. Их средние размеры измеряются несколькими десятками микрометров (1 мкм равен 0,001 мм). Самые мелкие простейшие – внутриклеточные паразиты – достигают всего 2-4 мкм, а длина самых крупных видов, например некоторых грегаринов, может достигать 1000 мкм. Ископаемые раковинные корненожки, например нуммулиты, в диаметре достигали 5-6 см и более.



Форма тела простейших чрезвычайно разнообразна. Среди них имеются виды с непостоянной формой тела, как амебы. Разнообразны типы симметрии у простейших. Широко распространены формы с радиальной симметрией: радиолярии, солнечники. Это, в основном, плавающие планктонные простейшие. Двусторонняя симметрия наблюдается у некоторых жгутиковых, фораминифер, радиолярий. Поступательно-вращательная симметрия характерна для фораминифер со спирально закрученной раковиной. У некоторых видов наблюдается метамерия – повторяемость структур по продольной оси. Разнообразны жизненные формы простейших, или морфоадаптивные типы. Наиболее широко распространенными формами являются: *амебoidные*, которые ведут ползающий образ жизни на различных субстратах в воде или в жидкой среде в теле хозяина; *раковинные* – малоподвижные бентосные формы; активно плавающие *жгутиконосцы* и *ресничные*; парящие в составе планктона *радиальные*, или *лучистые*, формы; сидячие – *стебельчатые*; узкотелые или плоско-телые скважники субстратов – *интерстициалы*, а также округлые неподвижные, *покоящиеся* формы (цисты, споры).

Строение клетки простейших характеризуется всеми основными признаками клеточного строения эукариот. Ультраструктура строения простейших изучена биологами благодаря использованию электронно-микроскопической техники. Разрешающие способности современного электронного микроскопа позволяют получать увеличение в 200-300 тыс. раз.

Клетка простейших типична для эукариотных организмов и состоит из цитоплазмы и одного или нескольких ядер. Цитоплазма ограничена снаружи трехслойной мембраной. Общая толщина мембраны около 7,5 нанометров ( $1 \text{ нм} = 10^{-6} \text{ мм}$ ). В цитоплазме простейших различают наружный, более прозрачный и плотный слой – эктоплазму и внутренний, зернистый слой – эндоплазму. В эндоплазме сосредоточены все основные органеллы клетки: ядро, митохондрии,

рибосомы, лизосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и др. Кроме того, у простейших имеются особые органеллы: опорные, сократительные фибриллы, пищеварительные и сократительные вакуоли и др. Ядро покрыто двуслойной мембраной с порами. Внутри ядра находится кариоплазма, в которой распределены хроматин и ядрышки. Хроматин представляет собой деспирализованные хромосомы, состоящие из ДНК и белков типа гистонов. Ядрышки подобны рибосомам и состоят из РНК и белков. Ядра простейших разнообразны по составу, форме, размерам.

У простейших можно выделить особые функциональные комплексы органелл, которые соответствуют системам органов и тканей многоклеточных.

## **1.2. Органеллы простейших. Строение и функции**

***Покровные и опорные органеллы.*** Часть видов одноклеточных не обладает покровными и опорными структурами. Клетка таких простейших ограничена лишь мягкой цитоплазматической мембраной. Такие виды не имеют постоянной формы тела (амебы). У других видов имеется плотная эластичная оболочка – пелликула, образующаяся за счет уплотнения периферического слоя эктоплазмы и наличия в нем различных опорных фибрилл. В этом случае простейшие обладают определенной формой тела (инфузории, эвглены) и вместе с тем они сохраняют гибкость и могут изгибаться при движении, частично сокращаться. Другие одноклеточные выделяют снаружи панцирь из чешуек, что препятствует изменению формы тела (диатомовые жгутиковые). Форму тела дополнительно могут поддерживать и другие опорные структуры – фибриллы, образующие, например, у некоторых инфузорий кортекс.

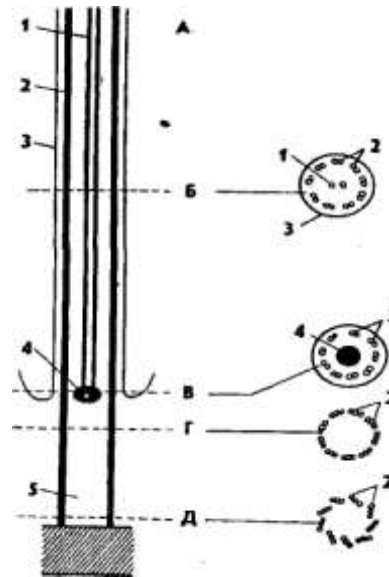
К опорным образованиям относится еще и скелет. Скелет простейших может быть наружным (раковина) или внутренним (скелетные капсулы, иглы). Раковина выделяется эктоплазмой клетки, и при

этом появляется внеклеточное образование, имеющее защитную функцию. Внутренний скелет образуется в эндоплазме клетки. Формирование скелетных капсул и игл происходит путем биокристаллизации. Скелетные образования состоят из органических и минеральных веществ. Чаще всего скелеты простейших включают карбонат кальция ( $\text{CaCO}_3$ ) или оксид кремния ( $\text{SiO}_2$ ), реже сульфат стронция ( $\text{SrSO}_4$ ).

*Двигательные органеллы.* Наиболее примитивным способом движения у простейших можно считать амебоидное движение при помощи ложных ножек, или псевдоподий. При этом образуются особые выступы клетки, в которые перетекает цитоплазма. Такие органеллы движения присущи одноклеточным с непостоянной формой тела.

Более сложное движение свойственно простейшим, имеющим в качестве органелл движения жгутики или реснички. Строение жгутика и ресничек сходно (рис. 2). Каждый жгутик снаружи покрыт трехслойной цитоплазматической мембраной. Внутри жгутика имеются фибриллы: две центральные и девять двойных периферических. Жгутик крепится в цитоплазме при помощи базального тельца – кинетосомы. Обычно жгутики производят вращающее движение, а реснички – гребное. Жгутики свойственны жгутиконосцам, а реснички – инфузориям.

Некоторые простейшие способны к быстрому сокращению тела за счет особых сократительных фибрилл – мионем. Например, сидячие инфузории – сувойки – способны резко сокращать свой длинный стебелек и сворачивать его в спираль. Радиолярии способны то растягивать тело клетки на радиальных иглах, то сокращать его за счет сократительных волокон. Это обеспечивает им регуляцию свободного плавания в толще воды. При неблагоприятных условиях многие простейшие инцистируются, то есть выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в цисту.



*Рис. 2. Схема строения жгутика (по Нуаро – Тимотэ):*

*А – продольный разрез жгутика, Б, В, Г, Д – поперечные разрезы жгутика на разных уровнях; 1 – центральные фибриллы, 2 – периферические фибриллы, 3 – наружная мембрана жгутика, 4 – аксиальная гранула, 5 – кинетосома*

Среди простейших немало внутриклеточных паразитов, ведущих неподвижный образ жизни и не имеющих органелл движения.

**Трофические органеллы и типы питания.** По типу питания простейшие разнообразны. Среди них имеются автотрофы, способные к фотосинтезу. Это одноклеточные водоросли из жгутиковых. У них имеются в цитоплазме хлорофилловые зерна, или хроматофоры.

Большинство простейших – гетеротрофы, питающиеся, как животные, готовыми органическими веществами. Часть из них обладает голозойным способом питания, проглатывая твердые комочки пищи. Другие питаются сапрофитным способом, поглощая растворенные органические вещества. Частицы пищи заглатывают амёбы, инфузории. У них в цитоплазме образуются пищеварительные вакуоли, где происходит переваривание пищи. Такое заглатывание твердой пищи клеткой получило название фагоцитоза. При сапрофитном способе питания пищеварительные вакуоли не образуются. Однако известно, что многие простейшие могут заглатывать жидкость через временное впячивание мембраны – особую воронку. Такое поглощение жидкости называется пиноцитозом.

Некоторые виды обладают смешанным типом питания (миксотрофы). Они способны к фотосинтезу как растения и к питанию готовым органическим веществом как животные. У них имеются в цитоплазме хлорофилловые зерна, но могут образовываться и пищеварительные вакуоли. К таким простейшим со смешанным типом питания относятся, например, эвглены, питающиеся на свету как растения, а в темноте как животные.

**Органеллы выделения и осморегуляции.** Выделение и осморегуляция осуществляются у простейших сократительными вакуолями. Они имеются только у пресноводных форм и отсутствуют у морских и паразитических видов, живущих в изотонической среде. Сократительная вакуоль в простейшем случае представляет собой пузырек в цитоплазме, регулярно заполняющийся жидкостью, которая затем удаляется наружу через пору в мембране клетки. Постоянное удаление избытка воды из клетки позволяет регулировать осмотическое давление в цитоплазме. Выделение продуктов обмена происходит у большинства простейших через поверхность клетки, а также через сократительную вакуоль, если она имеется. Особых органелл дыхания у них нет, и они поглощают кислород через клеточную мембрану.

**Ядерный аппарат и типы размножения.** Состоит из одного или нескольких ядер. Ядра регулируют обменные процессы клеток простейших и обеспечивают размножение. Ядра простейших варьируют по форме, числу, плоидности, функциям. У некоторых многоядерных простейших различают два типа ядер: генеративные и вегетативные. Это явление получило название ядерного дуализма. Вегетативные ядра регулируют все жизненные процессы в клетке, а генеративные участвуют в половом процессе. Ядерный дуализм характерен для инфузорий, некоторых фораминифер. Ядра простейших могут быть гаплоидными на определенном этапе жизненного цикла, или диплоидными, или полиплоидными. Большинство простейших одноядерные (моноэнергидные). Виды, у которых много ядер, называют полиэнергидными.

При бесполом размножении простейших ядра делятся путем митоза. Ядра простейших, для которых известен половой процесс, претерпевают мейоз, или редукционное деление. В отличие от многоклеточных, мейоз у одноклеточных разнообразен. В примитивном случае мейоз осуществляется в процессе одного деления клетки, в других, как у высших животных, в результате двух последовательных делений. В одних случаях редукционное деление происходит после образования зиготы (зиготическая редукция), в других, как у многоклеточных, при формировании гамет (гаметическая редукция).

Типы размножения простейших разнообразны. Им свойственно бесполое и половое размножение. Бесполое размножение осуществляется путем деления клетки на две или множество клеток (агамогамия) при митотическом делении ядер. Половое размножение простейших характеризуется образованием половых клеток – гамет (гамогамия) с их последующим слиянием (копуляция), что приводит к формированию зиготы, из которой развивается новый дочерний организм. У некоторых простейших (инфузории) половой процесс – конъюгация – происходит путем слияния, но не гамет, а слиянием генеративных ядер из разных клеток. При процессе копуляции сливающиеся гаметы могут быть одинаковыми по размеру и форме (изогамия) или разными (гетерогамия). В случае резких различий между гаметами, когда одна из гамет крупная, неподвижная, без жгутиков (оогамета), а другая мелких размеров, со жгутиками, такая копуляция получила название оогамии. При этом макрогамета (оогамета) приравнивается к яйцеклетке многоклеточных, а микрогамета – к спермию.

Жизненный цикл простейших представляет собой циклически повторяющийся отрезок развития вида между двумя одноименными фазами (например, от зиготы до зиготы). Жизненный цикл простейших может характеризоваться только бесполом типом размножения (от деления до деления), или только половым размножением (от зиготы до зиготы), или чередованием полового и бесполого размножения (метагенез). В дальнейшем будут рассмотрены более подробно различные типы жизненных циклов простейших.

## *Классификация простейших*

Согласно современным концепциям, в протозоологии простейшие подразделены на семь типов:

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)	– 25 тыс. видов
Тип Апикомплексы (Apicomplexa)	– 4800 видов
Тип Микроспоридии (Microspora)	– 800 видов
Тип Миксоспоридии (Muxozoa)	– 875 видов
Тип Инфузории (Ciliophora)	– 7500 видов
Тип Лабиринтулы (Labyrinthomorpha)	– 35 видов
Тип Асцетоспоровые (Ascetospora)	– 30 видов

В основу подразделения простейших на типы положены принципы строения их ядерного аппарата, органелл движения, ряда микроструктур, типов размножения и жизненных циклов.

Так, саркомастигофоры характеризуются наличием органелл движения: жгутиков и псевдоподий, ядрами одного типа (за редкими исключениями), половым процессом (если он имеется) по типу копуляции.

Апикомплексы, как исключительно паразитическая группа простейших, обладают особым комплексом органелл на переднем (апикальном) конце молодых клеток для проникновения в клетку хозяина. У них отсутствуют органеллы движения, а жгутики имеются только у мужских гамет. У большинства наблюдается половой процесс – копуляция, и у многих образуются из зиготы ооциста со спорами, с молодыми паразитами – спорозитами.

Микроспоридии – внутриклеточные паразиты, образующие одноклеточные споры с амебоидным зародышем – споробластом и с одной полярной нитью, свернутой спирально внутри споры. При выстреливании полярной нити амебоидный зародыш по каналу нити попадает в клетку хозяина. Затем в зародыше происходит автогамия – слияние ядер.

Миксоспоридии – тканевые паразиты животных, имеющие форму плазмодия с множеством ядер. У них наблюдается ядерный дуализм. Они образуют многоклеточные споры с несколькими полярными капсулами, в каждой из которых находится свернутая спирально полярная нить, половой процесс – автогамия.

Инфузории передвигаются при помощи органелл движения – ресничек или их производных; обладают ядерным дуализмом и полиэнергидностью. Половой процесс осуществляется при помощи конъюгации.

Лабиринтулы обитают на водных морских растениях и представляют собой лабиринт цитоплазматических тяжей, по которым передвигаются веретеновидные клетки. Размножаются зооспорами со жгутиками.

Асцетоспоровые – паразиты с многоклеточными спорами с одним или несколькими споробластами, но без стрекательных капсул.

Сравнительная характеристика типов простейших приведена в таблице 1.

Таблица 1

*Сравнительная характеристика типов простейших*

<b>Типы</b>	<b>Органеллы движения</b>	<b>Ядерный аппарат</b>	<b>Половой процесс</b>	<b>Споры</b>	<b>Образ жизни</b>
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)	Жгутики, псевдоподии	Одноядерные, многоядерные	Копуляция гамет	Нет	Свободноживущие
Апикомплексы (Apicomplexa)	Жгутиковые гаметы	Одноядерные, многоядерные	Копуляция гамет	Многоклеточные со спорозоидами	Паразиты
Миксоспоридии (Muxozoa)	Нет	Многоядерные с дуализмом	Автогамия	Многоклеточные с полярными капсулами	Паразиты



1	2	3	4	5	6
Микроспори- дии (Microspora)	Нет	Одно- ядерные	Автогамия	Однокле- точные с полярной нитью	Парази- ты
Инфузории (Ciliophora)	Реснички	Много- ядерные с дуализ- мом	Конъюга- ция	Нет	Свобод- ножи- вущие, парази- ты
Лабиринтулы (Labyrintho- morpha)	Нет	Много- ядерные без дуа- лизма	Нет	Многокле- точные без полярных капсул	Парази- ты
Асцетоспори- дии (Ascetospora)	Жгутиковые зооспоры	Много- ядерные в многокле- точной структуре колоний	Нет	НЕТ	Свобод- ножи- вущие

В целом (И. Х. Шарова) система Простейших выглядит следу-  
ющим образом:

- Подцарство Простейшие или Одноклеточные (Protozoa)
  - Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)
    - Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)
      - Класс Растительные жгутиконосцы (Phytomastigophorea)
      - Класс Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea)
    - Подтип Опалины (Opalinata)
      - Класс Опалины (Opalinatea)
    - Подтип Саркодовьи<sup>1</sup> (Sarcodina)
      - Класс Корненожки (Rhizopoda) Класс Лучевики (Radiolaria)
      - Класс Солнечники (Heliozoa)
  - Тип Апикомплексы (Apicomplexa)
    - Класс Перкинсеи (Perkinsea)
    - Класс Споровики (Sporozoea)

- Отряд Грегарины (Gregarinida)
- Отряд Кокцидии (Coccidia)
- Тип Миксоспоридии (Muxozoa)
  - Класс Миксоспоридии (Muxosporea)
  - Класс Актиноспоридии (Actinosporea)
- Тип Микроспоридии (Microspora)
- Тип Асцетоспоридии (Ascetospora)
- Тип Лабиринтулы (Labirinthomorpha)
- Тип Инфузории (Ciliophora)
  - Класс Ресничные инфузории (Ciliata)
  - Класс Сосущие инфузории (Suctoria)

### **1.3. Происхождение, филогения и экологическая радиация простейших**

Простейшие (Protozoa) относятся к примитивным одноклеточным эукариотам (надцарство Eucaryota). В настоящее время общепризнано, что эукариоты произошли от прокариот. Об их единстве свидетельствует сходство процессов синтеза белка в клетке. Прокариоты развились на планете раньше эукариот, это подтверждают ископаемые остатки их жизнедеятельности, а также способность ряда прокариот существовать в бескислородной среде (как доказано, атмосфера Земли около 2 млрд. лет назад была восстановительной).

Существуют две гипотезы происхождения эукариот от прокариот.

Сукцессивная гипотеза утверждает, что мембранные органеллы клетки (ядро, митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи) возникли постепенно (сукцессивно) из мембраны клетки прокариот.

Эндосимбиотическая гипотеза предполагает, что в эволюции эукариот большую роль сыграл симбиоз различных прокариот. Допускается, что митохондрии и хлоропласты могли развиваться из симбиотических бактерий, живших в клетке хозяина. Однако каждая из указанных гипотез имеет слабые стороны. Пока нет убедительных дока-

зательств эволюции эукариот, что затрудняет выяснение эволюционных взаимоотношений между современными Protozoa.

Из известных нам семи типов простейших четыре (Apicomplexa, Muxozoa, Microspora, Ascetospora) исключительно паразитические группы, возникшие явно поздно, после появления в процессе эволюции их хозяев – высших многоклеточных. Поэтому при выяснении наиболее примитивной группы среди простейших, которую можно было бы сопоставить с предковой, следует обратиться к свободноживущим формам, к которым относятся три типа. Из них инфузории относятся к самым высокоорганизованным простейшим, многие из которых обладают надклеточным уровнем организации и являются полиэнергидными. Лабиринтулы несут черты многоклеточности и чрезвычайно специализированы. Только саркомастигофоры обладают многими первичными признаками (плезиоморфными), общими с предками всех простейших.

Однако саркомастигофоры неоднородны, и особенно резко различаются среди них подтипы Sarcodina и Mastigophora. Мысль о том, какая из этих групп простейших ближе к предкам, занимала и занимает умы многих современных ученых.

Так, Пашер (1914) предположил, что наиболее плезиоморфной группой следует считать жгутиковых. У жгутиковых близкая связь с одноклеточными растениями, разнообразные типы питания, а органеллами движения являются жгутики, которые встречаются даже у прокариот. Кроме того, жгутики имеются у гамет Protozoa и Metazoa. Упрощенность организации саркодовых (отсутствие жгутиков, пелликулы) Пашер считал вторичным явлением в связи с переходом к активному фагоцитозу (анимальному способу питания), а наличие жгутиковых гамет у некоторых саркодовых рассматривал как свидетельство их происхождения от жгутиковых.

Ряд других ученых, в том числе и отечественный ученый А. Н. Опарин (1924), придерживались другой позиции и рассматрива-

ли в качестве первичной группы саркодовых. По их мнению, отсутствие оболочки, непостоянство формы тела, наличие псевдоподий и гетеротрофное питание – примитивные признаки. Это соответствовало постулатам популярной в то время теории происхождения жизни на Земле А. Н. Опарина. Согласно этой теории, образование первых существ произошло от белковых комочков (коацерватов), похожих на амёб. Опарин признавал первичность гетеротрофов, питавшихся готовыми органическими веществами в первичном «бульоне» океанов.

В дальнейшем выяснились новые факты, проливающие свет на происхождение Protozoa. Во-первых, среди Procaryota обнаружено восемь типов метаболизма, поэтому вопрос о том, какой способ питания был у первичных одноклеточных (Eucaryota), усложнился. А изучение трофики Mastigophora показало, что во многих группах зеленых жгутиконосцев (Phytomastigophorea) наблюдается утрата автотрофности и переход к гетеротрофности. По-видимому, разнообразие способов питания у жгутиковых явилось основой для дальнейшей их дивергенции на автотрофов и гетеротрофов.

Появились и новые доказательства вторичной упрощенности саркодовых. Так, у некоторых амёб обнаружены остатки кинетосомы в цитоплазме, что свидетельствует о редукции жгутиков у взрослых форм. А с другой стороны, описано немало случаев модификации клеток со жгутиками в амёбоидные (у колониальных форм и многоклеточных). Кроме того, имеются формы, обладающие псевдоподиями и жгутиками одновременно.

На основании этих данных подавляющее большинство ученых придерживаются точки зрения Пашера и предполагают, что предками современных Protozoa были древние Sarcomastigophora с разнообразными способами питания и со жгутиками примитивного строения. От этих предковых форм развились три ветви: саркодовые и эволюционно продвинутые жгутиконосцы, опалиновые.

В настоящее время не вызывает сомнений родство споровиков (Apicomplexa) и инфузорий со жгутиковыми. Первые упростились в

строении, по-видимому, в связи с паразитизмом, но при этом усложнили свой жизненный цикл. Однако у них сохранились жгутиковые гаметы и зиготическая редукция хромосом, что подтверждает их родство со жгутиковыми. У инфузорий произошла полимеризация многих органелл и возникла особая форма полового процесса – конъюгация.

Такие типы, как Мухозоа и Microspora, возможно, произошли от каких-то древних саркодовых, так как у них развитие начинается с амебоидного зародыша и жгутиковых гамет нет. Однако жизненный цикл и образование спор у этих типов не находят аналогов среди Protozoa, и поэтому некоторые авторы признают автономность их эволюционного развития. Своеобразны и такие типы, как лабиринтулы и асцитоспоридии, у которых не прослеживаются черты сходства с другими группами.

На основе всего сказанного можно предложить следующую филогенетическую схему Protozoa (рис. 3).

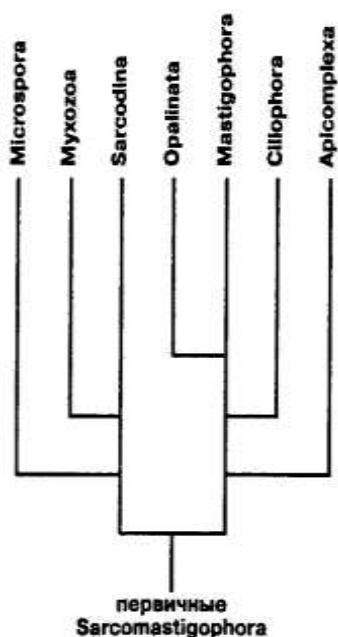


Рис. 3. Филогения Protozoa

Сопоставляя жизненные формы и комплексы адаптивных признаков, можно выявить следующие основные пути экологической эволюции одноклеточных животных.

Центральную группу для экологической радиации представляли, по-видимому, многообразные древние саркомастигофоры с преобладанием жгутиковых форм. Как и теперь, среди них, возможно, господствовали адаптации к активному движению в воде. В дальнейшем четко обозначились различия между подтипами жгутиконосцев и саркодовых. Последние, утратив жгутики, перешли к ползающему образу жизни и фагоцитозу – строго голозойному питанию. Их дальнейшая специализация к бентосному существованию сопровождалась образованием защитных раковин (раковинные корненожки, фораминиферы). Некоторые из саркодовых проявили способность образовывать скелетные иглы, а затем и сложный радиальный скелет (радиолярии, солнечники). Так возникли парящие планктонные простейшие.

Другое генеральное направление в экологической эволюции Protozoa связано с прогрессом клеточного строения и возникновением крупных полиэнергидных, активно плавающих форм – инфузорий. Эта группа претерпела широкую экологическую радиацию: среди них немало как плавающих, так и ползающих, сидячих бентосных форм, скважников-интерстициалов, заселяющих промежутки в грунтах.

Паразитические простейшие возникли исторически позже, после появления на Земле многоклеточных животных. К паразитизму эволюционно приспособились представители практически всех типов одноклеточных, а четыре типа представляют исключительно паразитов.

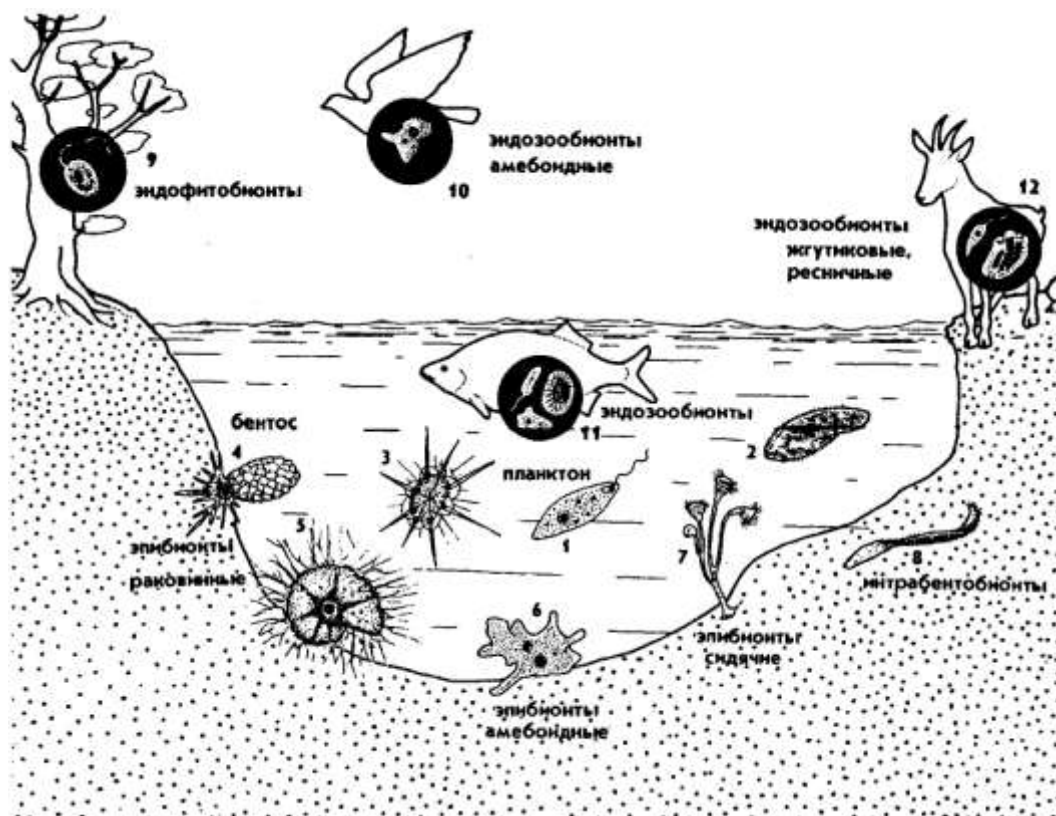


Рис. 4. Морфоэкологическая радиация простейших (по Шаровой):  
 1 – жгутиконосец, 2 – инфузория, 3 – радиолярия, 4 – раковинная амеба,  
 5 – фораминифера, 6 – амеба, 7 – сувойка, 8 – инфузория, 9 – лептомонас,  
 10 – кишечная амеба, 11, 12 – различные паразитические простейшие

#### 1.4. Значение простейших в природе и жизни человека

Простейшие, обитающие в океанах, пресных водах, почве и высших организмах, занимают важнейшее место в круговороте веществ в биосфере. В водной среде простейшие – основа планктона, используемая в пищу другими более крупными животными. Из скелетов простейших: фораминифер, радиолярий и панцирных жгутиконосцев – кокколитофорид образуются мощные пласты осадочных пород.

Пресноводные раковинные амебы защищают свое тело раковинкой из силикатных или известковых пластиночек, выделяемых цитоплазмой на поверхность клетки. У арцеллы раковинка имеет форму блюдечка, в центре которого расположено устье – отверстие, через которое наружу высовываются ложноножки амебы.

Диффлюгия использует для построения раковины микроскопические песчинки или обломки скелета диатомовых водорослей. За

строительством домика диффлюгии можно проследить (конечно, только под микроскопом) во время ее размножения. Перед делением клетка простейшего набирает много воды и выпирает из устья раковинки. Видно, как диффлюгия собирает ложноножками песчинки и обломки раковин водорослей. Твердые частицы накапливаются на поверхности цитоплазмы и склеиваются в раковинку для дочерней клетки при помощи особой застывающей жидкости.

Эти раковинные амебы обитают в мелких стоячих водоемах – прудах, канавах, глубоких лужах. Численность их невелика, и их «постройки» не создают значительных донных отложений. Совсем другое дело – морские простейшие, сыгравшие колоссальную роль в создании земной суши.

Радиолярии строят свой ажурный скелет из солей кремния, поглощаемых из морской воды. Радиолярии – планктонные организмы, жизнь их протекает в состоянии парения в морской воде, поэтому в строении их скелета должны сочетаться легкость и прочность, что достигается ажурной структурой, увеличивающей поверхность. Разнообразие форм скелетов радиолярий потрясает, эти существа – одни из самых красивых и изящных организмов на Земле. Знаменитый немецкий зоолог и эволюционист XIX в. Э. Геккель, бывший хорошим художником, посвятил им большой раздел своего атласа рисунков «Красота форм в природе».

Большой сложности и разнообразия достигают скелеты и других морских раковинных простейших – фораминифер. В морях и океанах фораминифер можно обнаружить во всех широтах и на всех глубинах, однако наибольшее их разнообразие наблюдается в придонных слоях на глубинах до 200-300 м. Раковины одних фораминифер, как и у диффлюгии, состоят из посторонних частиц – песчинок. Фораминиферы поглощают песчинки, а затем выделяют их на поверхность клетки, где они «приклеиваются» к наружному слою цитоплазмы. Другая, большая часть фораминифер обладает известковыми раковинами. Эти раковины построены из веществ собственного тела живот-



ных, которые способны концентрировать в клетке соли кальция, содержащиеся в морской воде.

На дне морей и океанов отмершие раковины фораминифер рода глобигерина образуют известковый ил, который носит название голубого, или глобигеринового. Правда, далеко не все раковинки достигают дна. Подсчитано, что при размере 0,4 мм раковинки фораминифер опускаются со скоростью 2 см/с, то есть для того, чтобы погрузиться на глубину 1000 м, им нужно 14 ч. За это время многие из них успевают просто раствориться в морской воде, так что прирост голубого ила идет весьма медленно, в среднем на 0,5-2 см за 100 лет. Тем не менее такой ил покрывает площадь в 120 млн. кв. км, то есть примерно треть поверхности дна мирового океана. Местами толщина ила достигает нескольких сотен метров. В толще ила идут химические процессы, которые превращают его в мел, известняк и другие осадочные породы.

До недавнего времени бытовало мнение, что мел целиком образован раковинками фораминифер. Однако на самом деле в состав ила входят еще и панцири одноклеточных жгутиконосцев, и мел как таковой на 90-98% состоит как раз из известковых панцирей жгутиконосцев кокколитофорид. Каждый панцирь, или коккосфера, состоит из 10-20 взаимосвязанных известковых щитков. Количество таких щитков в 1 см<sup>3</sup> писчего мела исчисляется астрономическими цифрами – 10<sup>10</sup>-10<sup>11</sup>. Одна черта, проведенная школьным мелом на классной доске, содержит в себе остатки многих миллионов ископаемых простейших.

За десятки и сотни миллионов лет в результате геологических процессов из отложений раковинок простейших образовалась монолитная горная порода – известняк. В результате геологических поднятий участков морского дна горы известняка оказались на поверхности суши. Из известняка состоит Ливийский массив, из которого древние египтяне добывали материал для строительства пирамид фараонов. Дворцы и храмы Владимиро-Суздальской Руси, белокаменной Моск-

вы тоже построены из таких известняков. Известняки – основная порода, из которой слагаются Альпы и Пиренеи, горы и нагорья Северной Африки. Пояс известняковых гор тянется от Гималаев в Среднюю Азию и на Кавказ.

Определенные группы видов вымерших фораминифер связаны с нефтеносными пластами. По видовому составу остатков фораминифер, обнаруженных при бурении в осадочных породах, образованных за миллионы лет отложениями раковинок этих животных, можно предсказать, имеются в данном месте нефтеносные пласты или нет.

А вот скелеты отмерших радиолярий, оседая на дно, образуют другие осадочные горные породы – радиоляриты, к которым относятся, например, яшмы, опалы, халцедоны, кремнистые сланцы и глины. Целиком из радиоляритов состоят яшмы Кавказа, кремнистые породы на Урале, Дальнем Востоке (Сихотэ-Алинь) и в Средней Азии.

Многие водные простейшие – седиментаторы, питающиеся взвешенными органическими частицами и бактериями, играют существенную роль в биологической очистке вод. Почвенные амёбы, инфузории и жгутиконосцы – важное звено почвенной фауны: они принимают участие в почвообразовании. Ряд видов простейших составляют полезную группу симбионтов высших животных, улучшают пищеварение и обменные процессы в организме. Например, малоресничные инфузории в рубце у жвачных, а жгутиковые в кишечнике термитов помогают хозяину переваривать клетчатку. Паразитические простейшие в природе представляют важный фактор естественного отбора, регулирующий численность других видов животных и растений.

Однако в жизни человека простейшие могут приносить не только пользу, но и большой вред.

В организме человека паразитируют около 30 видов простейших, некоторые из них вызывают опасные протозойные заболевания: амёбиаз, трипаносомозы, лейшманиозы, лямблиоз, трихомониаз, малярию, токсоплазмоз, балантидиаз (табл. 2). Возбудители этих заболеваний относятся к различным типам простейших: *Entamoeba*

histolytica – дизентерийная амеба из подтипа Sarcodina, трипаносома *Trypanosoma gambiense* – возбудитель сонной болезни и виды лейшмания *Leishmania*, вызывающие пендинскую язву и кала-азар, а также лямблия *Lamblia intestinalis*, трихомонас *Trichomonas hominis* – из подтипа Mastigophora; малярийный плазмодий – *Plasmodium vivax* и токсоплазма – *Toxoplasma gondii* из типа апикомплекс; балантидий *Balanthidium* – из типа Ciliophora.

Таблица 2

*Протозойные заболевания человека в России и сопредельных странах*

<b>Виды паразитов</b>	<b>Систематическое положение паразита</b>	<b>Заболевание</b>	<b>Поражаемые органы</b>	<b>Инвазия</b>	<b>Переносчики</b>
Дизентерийная амеба ( <i>Entamoeba histolytica</i> )	Подтип Саркодовые ( <i>Sarcodina</i> )	Амебиаз	Кишечник	Кишечная	–
Лейшмания ( <i>Leishmania tropica</i> )	Подтип Жгутиковые ( <i>Mastigophora</i> )	Кожный лейшманиоз	Кожа	Инокуляция	Москиты
Лямблия ( <i>Lamblia intestinalis</i> )	Подтип Жгутиковые ( <i>Mastigophora</i> )	Лямблиоз	Кишечник, печень	Кишечная	–
Трихомонада ( <i>Trichomonas vaginalis</i> )	Подтип Жгутиковые ( <i>Mastigophora</i> )	Трихомоиаз	Мочеполовые пути	Половым путем	–
Малярийный плазмодий ( <i>Plasmodium vivax</i> )	Тип Апикомплексы ( <i>Apicomplexa</i> )	Малярия трехдневная	Эритроциты крови	Инокуляция	Малярийные комары
Токсоплазма ( <i>Toxoplasma gondii</i> )	Тип Апикомплексы ( <i>Apicomplexa</i> )	Токсоплазмоз	Внутренние органы	Кишечная	–
Балантидий ( <i>Balanthidium coli</i> )	Тип Инфузории ( <i>Ciliophora</i> )	Балантидиаз	Толстый кишечник	Кишечная	–

В борьбе с указанными заболеваниями наиболее существенная роль отводится профилактике, которая базируется на знании жизненных циклов патогенных простейших. Так, в борьбе с протозойными заболеваниями, с кишечной инвазией (амебиаз, лямблиоз, токсоплазмоз, балантидиаз) важно соблюдение гигиены питания. Профилактика трансмиссивных заболеваний (малярия, трипаносомозы, лейшманиозы) предполагает борьбу с переносчиками возбудителя и предохранительные меры от укусов кровососущими насекомыми.

К наиболее опасным протозойным заболеваниям домашних животных (птиц, млекопитающих) относятся: трипаносомозы, лейшманиозы, кокцидиозы, токсоплазмоз, пироплазмоз, балантидиаз. Шелководству и пчеловодству наносят ущерб микроспоридии, а рыбоводству – миксоспоридии.

В последнее время все шире используются простейшие для биотехнологии. Разводят инфузорий на корм малькам ценных пород рыб на рыбозаводах. Простейших используют в системе очистки вод в больших городах, для чего содержат культуры нескольких видов инфузорий, жгутиковых, питающихся бактериями и органикой. При рекультивации почв наряду с искусственным заселением их почвенными животными вносят культуру почвенных простейших для активизации почвообразования. Имеется опыт разведения паразитических простейших для микробиологической борьбы с вредными насекомыми.

Простейших используют для биоиндикации степени органического загрязнения водоемов, так как многие виды жгутиконосцев, инфузорий тонко реагируют на содержание органики в воде. По составу видов простейших можно судить об эвтрофности водоемов, то есть об их органическом загрязнении.

### **1.5. Вопросы для самоконтроля**

1. Каковы отличия в строении одноклеточных эукариот – Protozoa от прокариот?
2. Охарактеризуйте гипотезы происхождения эукариот.

3. Каковы опорно-двигательные органеллы и типы движения у простейших?
4. Охарактеризуйте способы питания у простейших и органеллы пищеварения.
5. Какова роль простейших в пищевых цепях экосистем?
6. Раскройте понятия моно- и полиэнергидные простейшие. Какова специфика способов деления их ядерных аппаратов?
7. Размножение простейших и разнообразие жизненных циклов.
8. Перечислите признаки плезиоморфности и апоморфности у типов Protozoa.
9. Каковы филогенетические связи между типами простейших?
10. Назовите основные направления экологической радиации простейших.
11. Каково экологическое значение простейших?
12. Охарактеризуйте значение простейших в жизни человека.

## **2. ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ (Sarcomastigophora)**

Этот тип объединяет амeboидных простейших – саркодовых и жгутиконосцев. Ранее эти группы резко противопоставлялись по органеллам движения. В настоящее время их объединили в один тип в связи с тем, что между саркодовыми и жгутиковыми имеются переходные формы, обладающие сразу двумя типами органелл, жгутиком и псевдоподиями (Mastigamoeba). Кроме того, нередко наблюдается смена типов органелл в процессе жизненного цикла (гаметы со жгутиками, а взрослые формы – с псевдоподиями). У саркомастигофор может быть одно или несколько одинаковых ядер. Исключение составляют лишь некоторые многоядерные фораминиферы с разными ядрами. Половой процесс – копуляция, но большинство видов размножаются только бесполом путем.

Согласно современной системе, саркомастигофор подразделяют на три подтипа: подтип Саркодовые (Sarcodina), подтип Жгутиковые (Mastigophora) и подтип Опалины (Opalinata).

Подтип саркодовых включает одноклеточных с псевдоподиями. Эта группа представляет собой, преимущественно, свободноживущих одноклеточных с голозойным способом питания, редко среди них встречаются паразиты. Гаметы со жгутиками.

Подтип жгутиковых ближе стоит к предковым группам простейших. У жгутиковых наблюдается наивысшее разнообразие типов питания, органелл движения, типов оболочек и других особенностей. О первичности жгутиковых форм свидетельствует тот факт, что саркодовые, размножающиеся половым путем, обязательно проходят жгутиковую стадию – гамет. Кроме того, среди жгутиконосцев просматриваются переходные формы между одноклеточными растительными и животными жгутиконосцами. Все это дает основание считать жгутиконосцев плезиоморфной группой подцарства одноклеточных животных.

Подтип опалин с многочисленными мелкими жгутиками представляет собой уклонившуюся группу эндопаразитов, у которых в связи с крупными размерами развились полиэнергидность (много ядер) и многожгутиковость.

## **2.1. Подтип Саркодовые (Sarcodina)**

Большинство саркодовых – свободноживущие виды, которые обитают в морях, пресных водах, во влажной почве. Редко среди них встречаются паразиты животных и человека.

Это простейшие без постоянной формы тела, так как покрыты лишь мембраной и не имеют уплотненных оболочек, но могут выделять раковину или внутренний скелет. Передвигаются при помощи псевдоподий или за счет циркуляции цитоплазмы. Псевдоподии саркодовых могут быть лопастевидными (лобоподии), нитевидными (филоподии), ветвистыми (ризоподии) и лучеподобными с опорными микротрубочками (аксоподии) (рис. 5).

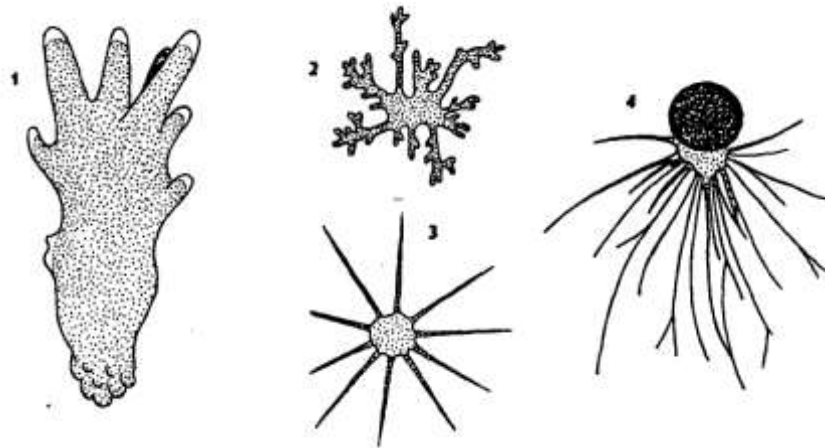


Рис. 5. Типы псевдоподий у саркодовых (по Хаусману):  
1 – лобоподии, 2 – ризоподии, 3 – аксоподии, 4 – филоподии

Жгутики могут присутствовать лишь на кратковременной стадии развития (гаметы, агаметы, зооспоры). Для большинства видов известно лишь бесполое размножение: простое деление надвое или множественное. Половой процесс известен для немногих и осуществляется путем копуляции жгутиковых или амебоидных гамет.

Классификация саркодовых недостаточно устоялась в протозоологии. Новейшая система саркодовых очень сложная (выделяют около 12 классов) и вызывает пока еще много возражений. Поэтому мы ограничимся обзором важнейших таксономических групп по общепринятой традиционной системе, приведенной И. Х. Шаровой.

Среди саркодовых четко выделяются три класса: класс Корненожки (*Rhizopoda*), класс Лучевики (*Radiolaria*) и класс Солнечники (*Heliozoa*). Они хорошо различаются по форме псевдоподий, по скелетным образованиям, жизненным циклам и экологическим особенностям.

### **2.1.1. Класс Корненожки (*Rhizopoda*)**

Для корненожек характерны псевдоподии типа лобоподии или ризоподий, подобных ветвящимся корням растений. Отсюда возникло название класса – корненожки. У многих корненожек имеется скелет в форме раковины, органический или минеральный. Для больш-

шинства видов характерно только бесполое размножение, а у некоторых наблюдается чередование полового и бесполого размножения.

К классу корненожек (Rhizopoda) относятся отряды: отряд Амебы (Amoebina), отряд Раковинные амебы (Testacea), отряд Фораминиферы (Foraminifera).

**Отряд Амебы (Amoebina).** Амебы лишены скелета; ложноножки типа лобоподии, которые варьируют по форме у разных видов. Снаружи амебы покрыты эластичной мембраной – плазмолеммой. Амебы живут в воде или во влажной почве, где питаются одноклеточными водорослями, бактериями. Некоторые виды паразитируют у человека и животных.

Типичным представителем отряда являются пресноводная амеба – протей (*Amoeba proteus*, рис. 6). Это довольно крупный вид амебы, размер которой достигает до 500 мкм. При движении амебы форма тела постоянно меняется, образуются новые псевдоподии. Внутри клетки имеются ядро, сократительная вакуоль и множество пищеварительных вакуолей. При движении амеба как бы обтекает пищевые частицы, которые оказываются внутри цитоплазмы. Цитоплазма выделяет вокруг пищевого комка пищеварительный сок. Так образуется пищеварительная вакуоль. После переваривания пищи из вакуоли удаляются непереваренные остатки через мембрану клетки. Заглатывание твердой пищи называется фагоцитозом. Кроме фагоцитоза, амебе свойственен пиноцитоз – заглатывание жидкости. При этом образуются на поверхности клетки впячивания в форме трубочки, по которой поступает внутрь цитоплазмы капелька жидкости. Образующая вакуоль с жидкостью отшнуровывается от трубочки. После всасывания жидкости вакуоль исчезает. Процесс пиноцитоза можно изучать лишь при помощи электронной микроскопии.

Сократительная вакуоль обычно одна, реже две. Они поддерживают постоянство осмотического давления внутри клетки. У пресноводных простейших всегда существует разница в осмотическом давлении с окружающей средой, поэтому в клетку постоянно проникает



вода, избыток которой удаляется сократительными вакуолями. У морских и паразитических амёб сократительных вакуолей нет.

Амебы при неблагоприятных условиях *инцистируются*. Они выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в покоящуюся фазу – *цисту*. Цисты переносят высыхание, действие низких и высоких температур. Они обеспечивают выживаемость вида, а также расселение. Цисты переносятся течением, а также ветром на большие расстояния. При благоприятных условиях амебы выходят из цист и снова ведут активный образ жизни.

Долгое время считали, что амебы размножаются только простым делением. И действительно, у большинства амёб путем митоза делится ядро, а затем материнская клетка делится на две или несколько дочерних клеток. Но во второй половине XX в. ученым Л. Н. Серавиным был открыт парасексуальный процесс у амёб, например у *Амёба marina*, обитающей в море. Эта многоядерная амеба обычно размножается бесполом путем. При этом ядра митотически делятся, а потом распределяются между двумя дочерними клетками. Суть парасексуального процесса заключается в том, что две амебы с полным набором ядер сливаются. При этом число ядер увеличивается в два раза. Затем эта особь делится на две со смешанным набором ядер. Таким образом, в результате парасексуального процесса дочерние особи отличаются генетически от материнских особей.

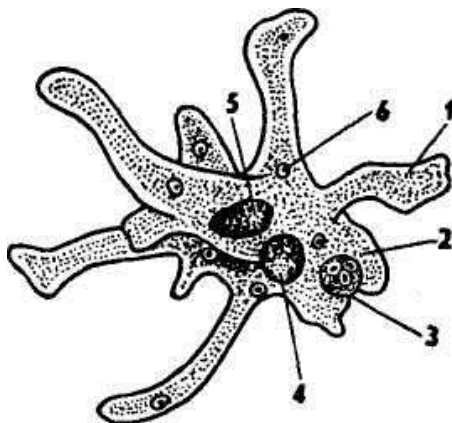


Рис. 6. Амеба *Амёба proteus* (по Дофлейну):

1 – эктоплазма, 2 – эндоплазма, 3 – заглатываемые пищевые частицы, 4 – сократительная вакуоль, 5 – ядро, 6 – пищеварительные вакуоли

В кишечнике человека и домашних животных обитает множество видов амёб. Часть из них не причиняют вреда хозяевам, так как являются их квартирантами (комменсалами). К таким безвредным сожителям человека относится *Entamoeba coli*, питающаяся содержимым кишечника и обитающими в нём бактериями. Но среди кишечных амёб имеются и паразитические виды, например *E. histolytica*, возбуждающая кишечный амёбиаз. Этот вид может внедряться в стенку кишечника и вызывать изъязвления. Симптомы амёбиаза похожи на дизентерию, поэтому амёбу называют дизентерийной. Лечение амёбиаза часто приводит заболевание к неактивной фазе, когда амёбы снижают темпы размножения и переходят к питанию содержимым кишечника. Через некоторое время может снова проявиться активная фаза амёбиаза. Зараженность дизентерийной амёбой проверяется при анализе содержимого кишечника, в котором могут содержаться паразиты и их цисты. Цисты *E. histolytica* отличаются от таких *E. coli* тем, что у первой четыре ядра, а у второй восемь. Некоторые люди могут быть носителями амёб, причем не страдают от этого паразита.

**Отряд Раковинные амёбы (*Testacea*).** Это свободноживущие амёбы, имеющие раковину. Раковины *Testacea* могут состоять из органического рогоподобного вещества, нередко инкрустированного песчинками. Они живут в пресной воде, болотной почве, в сфагновых мхах. Их численность в почве может быть очень высокой, и они имеют значение в почвообразовании. Наиболее часто в болотистой почве встречаются *Diffugia*, *Arcella* (рис. 7).

Размножаются *Testacea* делением клетки надвое. При этом одна дочерняя клетка остается в материнской раковине, а другая строит новую.

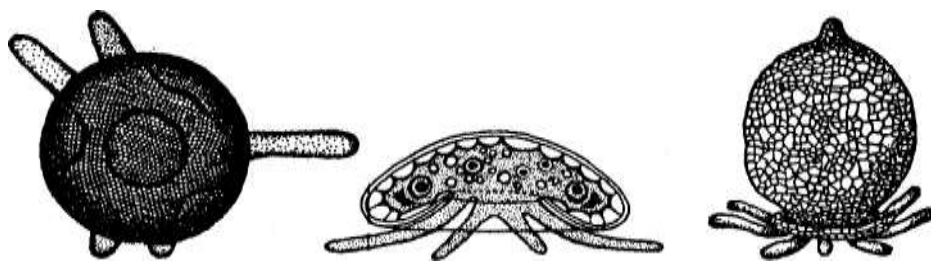


Рис. 7. Раковинные корненожки *Testacea* (по Хаусману):  
 А – *Arcella* (вид сверху и сбоку), Б – *Diffugia*

**Отряд Фораминиферы (*Foraminifera*).** Фораминиферы – морские раковинные корненожки. Это самая многочисленная группа саркодовых. Фораминиферы встречаются во всех морях и особенно многообразны на глубинах 100-200 м. Они входят в состав бентоса, ведут ползающий образ жизни. Редкие виды фораминифер, например, из рода *Globegirina*, ведут планктонный образ жизни.

Раковины фораминифер бывают трех типов: *органические* из псевдохитина, *инкрустированные*, главным образом, песчинками и *известковые*. Это наружный скелет, выделяемый эктоплазмой клетки. Наиболее распространены известковые раковины. Размеры раковин варьируют от 20 мкм до 5-6 см. Известковые раковины фораминифер могут быть однокамерными или многокамерными с устьем. Перегородки между камерами пронизаны отверстиями, и цитоплазма клетки представляет единое целое. Стенки раковин могут быть с отверстиями или цельными (рис. 8).

Через устье раковины и отверстия в ее стенке выступают тонкие ветвящиеся ризоподии. Ризоподии выполняют две функции: двигательную и захват пищи. Фораминиферы при помощи ризоподий прикрепляются к субстрату и медленно передвигаются на этих перетекающих тонких нитях, а также с их помощью захватывают пищу. Они питаются бактериями, мелкими простейшими и даже многоклеточными. В некоторых случаях фораминиферы могут переваривать пищу вне раковины при помощи соединяющихся между собой ризоподий. У фораминифер одно или множество ядер. У некоторых ви-

дов фораминифер присутствуют различные симбионты: бактерии и одноклеточные водоросли.

Фораминиферы многочисленны в морях и играют существенную роль в цепях питания, а также в аккумуляции извести из морской воды.

*Жизненные циклы фораминифер.* У большинства видов фораминифер в процессе жизненного цикла наблюдается чередование полового и бесполого размножения. На рисунке изображен цикл развития однокамерной фораминиферы *Muxotheca agenilega*, который отражает типичные черты развития раковинных корненожек (рис. 9).

Бесполое поколение раковинных корненожек – агамонты – путем множественного деления образуют дочерние клетки агаметы. Эти амeboидные клетки покидают опустевшую материнскую раковину, растут, выделяют вокруг себя новую раковину и дают начало другому поколению раковинных корненожек – гамонтам, размножающимся половым путем.

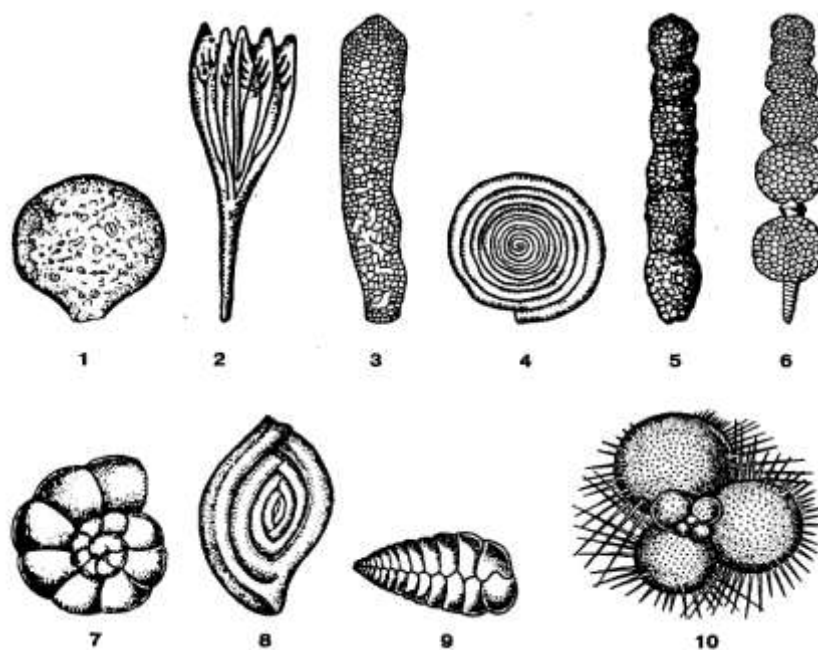


Рис. 8. Раковины фораминифер (из Кеимана, Дофлейна, Ланга):  
 1 – *Saccamina sphaerica*, 2 – *Lagena plurigera*. 3 – *Hyperammina elongate*,  
 4 – *Ammodiscus incertus*, 5 – *Rheophax noduloeus*, 6 – *Nodosarula hispida*  
 7 – *Discorbis vesiculina depressa* 8 – *Spiro;oculina depressa* 9 – *Taxularia sagittula*  
 10 – *Globigerina sp.*

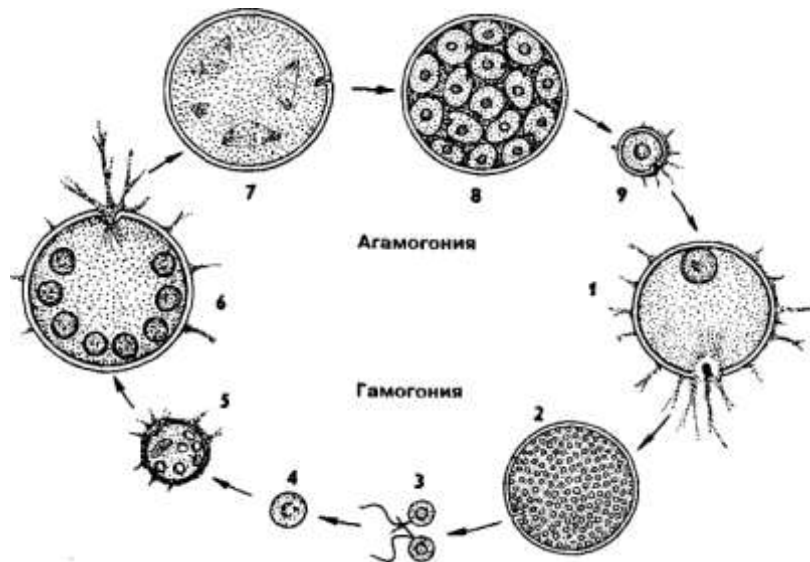


Рис. 9. Жизненный цикл фораминиферы *Murchiesella arenilega* (по Грелю):  
 1 – гамонт одноядерный, 2 – образование гамет (гамогония), 3 – копуляция гамет,  
 4 – зигота, 5, 6 – развитие агамонта, 7 – мейоз при делении ядер,  
 8 – образование агамет (агамогония), 9 – агамета (молодой гамонт)

Гамонты претерпевают множественное деление (гамогонию), и при этом образуются мелкие клетки со жгутиками – гаметы. Гамет образуется при гамогонии значительно больше (сотни), чем число агамет при агамогонии (десятки). Гаметы выходят в воду, где происходит их копуляция. У большинства фораминифер наблюдается изогамная копуляция гамет, одинаковых по размерам и форме. Это наиболее примитивная форма полового процесса. Из зиготы формируются агамонты, выделяющие вокруг себя раковину.

Чередование полового и бесполого размножения в жизненном цикле видов получило название метагенеза.

В жизненном числе фораминифер происходит чередование гаплоидного и диплоидного поколений. Агамонты, развивающиеся из зиготы, диплоидны. В процессе агамогонии одно из первых делений ядра – мейоз. Таким образом, в отличие от многоклеточных животных, у которых мейоз происходит при образовании гамет (гаметическая редукция), у фораминифер редукция хромосом наблюдается при формировании агамет. В отличие от типичной зиготической редукции, свойственной, например, вольвоксовым, у фораминифер редук-

ция хромосом называется промежуточной, так как происходит не сразу после образования зиготы, а только при образовании агамет.

*Палеонтология и геологическое значение фораминифер.* Из раковин отмерших фораминифер образованы известковые осадочные породы: мел, нуммулитовые, глобигериновые известняки. В этом проявляется геологическая роль фораминифер.

Фораминиферы известны в ископаемом состоянии с кембрия. Всего известно около 30 тыс. ископаемых видов фораминифер. Из раковин крупных видов фораминифер – нуммулитов, размеры которых достигали 5-16 см, состоят нуммулитовые известняки. Из них построены египетские пирамиды, многие дворцы и старинные здания в столицах европейских государств и в нашей стране. Фузулиновые известняки, состоящие из более мелких раковин фузулин, распространены более широко. Меловые отложения состоят из наиболее мелких раковин фораминифер, а также из известняковых панцирей жгутиконосцев – кокколитофорид.

Для каждого геологического периода были характерны особые массовые виды фораминифер, которые служат руководящими формами в стратиграфии для определения возраста геологических пластов.

Кроме того, ископаемые фораминиферы используются геологами как индикаторы нефтеносных пластов на основе взаимосвязи нахождения отдельных видов фораминифер с залеганием нефти.

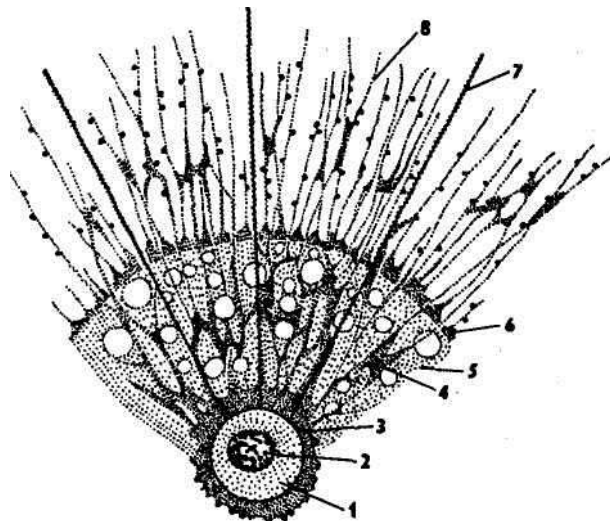
### ***2.1.2. Класс Радиолярии, или Лучевики (Radiolaria)***

Радиолярии исключительно морские планктонные саркодовые. Известно 7-8 тыс. видов радиолярий. Еще больше видов известно в ископаемом состоянии. Большинство радиолярий обладают радиальной симметрией, что связано с приспособлениями к парению в толще воды. В отличие от фораминифер, у радиолярий скелет внутренний, выделяемый центральной цитоплазмой. Образуется центральная скелетная капсула и радиальные иглы. Скелет радиолярий состоит из

сульфата стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) или из оксида кремния ( $\text{SiO}_2$ ). Псевдоподии представлены тонкими радиальными нитями.

Цитоплазма подразделяется на внутрикапсулярную, содержащую одно или несколько ядер, и внекапсулярную, сильно вакуолизованную. Стенка центральной капсулы пронизана многочисленными порами, через которые проходят цитоплазматические нити, связывающие внутрикапсулярную и внекапсулярную цитоплазму (рис. 10).

Псевдоподии радиолярий могут быть нескольких типов. От внутрикапсулярной плазмы отходят лучевидные псевдоподии – аксоподии с осевыми микротрубочками внутри. Поверхностный слой цитоплазмы образует тонкие нитевидные псевдоподии – филоподии, иногда анастомозирующие друг с другом.

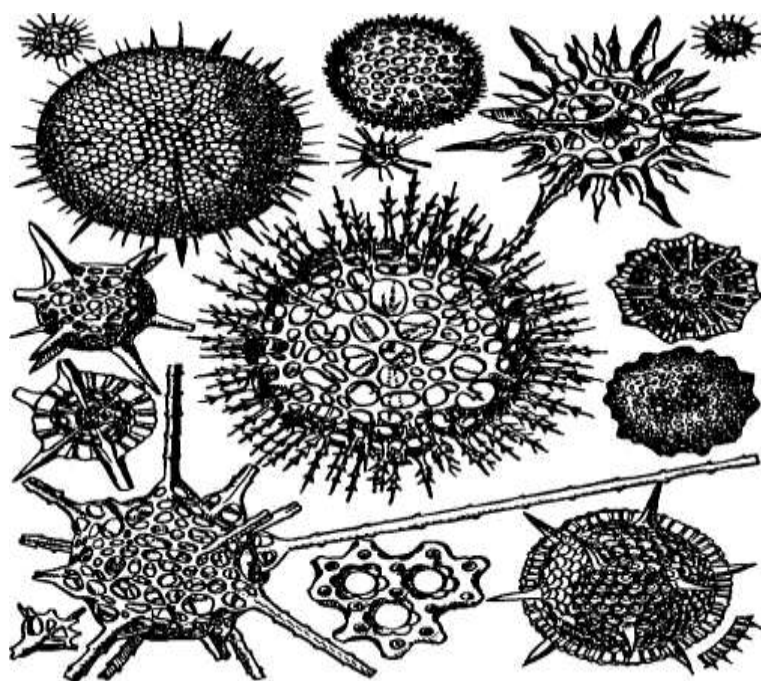


*Рис. 10. Схема частей тела радиолярии (по Стрелкову):*

*1 – внутрикапсулярная цитоплазма, 2 – ядро, 3 – плотный слой внекапсулярной цитоплазмы, 4 – основание псевдоподий, 5 – пенистый слой, 6 – уплотненный слой цитоплазмы, 7 – аксоподии, 8 – филоподии*

Аксоподии увеличивают плавательную поверхность радиолярий, а филоподии в основном служат для улавливания пищевых частиц. Внутри цитоплазмы радиолярий нередко содержатся симбионты – одноклеточные водоросли, поглощающие углекислый газ. Радиолярии используют выделяемый водорослями кислород для дыхания и также частично их переваривают в пищеварительных вакуолях. Водоросли надежно защищены внутри клеток радиолярий.

Скелет радиолярий нередко отличается большой сложностью и разнообразием (рис. 11). По причудливости форм радиоляриям нет равных среди живых существ. Их скелеты могут быть похожи на короны, кубки, ажурные шары. Однако вся эта сложность и красота форм скелета погружена в цитоплазму. Адаптивное значение скелета – прочность и поддержание формы тела в толще морской воды, в том числе и на больших глубинах. К скелетным иглам нередко прикрепляются сократительные волокна – миофриски. Их сокращение натягивает цитоплазму на радиальных лучах, увеличивая объем тела радиолярий и способствуя уменьшению удельного веса.



*Рис. 11. Различные радиолярии (по Геккелю)*

*Размножение.* Радиолярии размножаются либо путем простого деления с распределением скелетных элементов, либо путем образования мелких дочерних клеток – зооспор, которые затем вырастают и образуют скелет.

Для некоторых радиолярий известен половой процесс, который впервые открыт В. Т. Шевяковым. При этом образуются гаметы со жгутиками. Из зиготы формируется радиолярия.



**Классификация.** Радиолярии не представляют единой по своей организации группы. По составу и строению скелета, микроструктуре аксоподий выделяется несколько подклассов радиолярий, которых нередко рассматривают даже как самостоятельные классы.

***Подкласс Акантариум (Acantharea)***

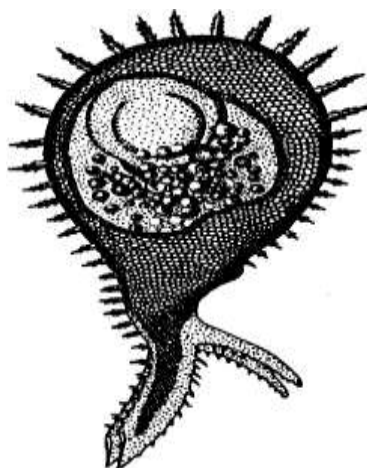
Радиолярии имеют более простой скелет из 10-20 игл, состоящий из сульфата стронция ( $\text{SrSO}_4$ ). Цитоплазма соединена с иглами при помощи миофрисков. Расположение микротрубочек в аксоподиях гексагональное.

***Подкласс Полицистияеум (Polycystinea)***

Характеризуются радиолярии сложным ажурным скелетом из оксида кремния ( $\text{SiO}_2$ ). Микротрубочки в аксоподиях расположены в форме шестиугольной структуры. Среди них имеются и бесскелетные формы.

***Подкласс Феодарми (Phaeodaria)***

Это специализированные глубоководные радиолярии со скелетом из кремнезема с органическим материалом (рис. 12). В скелете имеются три отверстия: одно – как рот (цитостом), а из двух других выдвигаются аксоподии. В цитоплазме масса симбионтов – феодий, играющих роль в кремниевом обмене.



*Рис. 12. Радиолярия из подкласса Phaeodaria (по Хаусману)*

*Палеонтология.* Радиолярии образуют осадочные породы – радиоляриты: кремнистые глины, сланцы, трепел, яшмы. Кремниевые породы протозойного происхождения находят большое практическое применение. Трепел используется для шлифовки. Яшмы, опалы представляют собой полудрагоценные камни. Радиолярии – древняя группа простейших, известная с кембрия. Многие виды древних радиолярий используются в стратиграфии как руководящие формы для определения возраста горных пород.

### 2.1.3. Класс Солнечники (*Heliozoa*)

Солнечники – пресноводные и морские саркодовые с аксоподиями, образующими лучи, и подобны изображению солнца (рис. 13). Аксоподии с микротрубочками, расположенными по спиралям. Обычно скелет отсутствует, но у некоторых видов солнечныхников имеется сферический кремниевый скелет.

Размножаются солнечники путем простого деления или образования зооспор со жгутиками, которые потом приобретают амебоидную форму с последующим образованием скелета. Для некоторых видов известен половой процесс. В последнее время солнечныхников нередко сближают с радиоляриями.

В пресных водах чаще всего встречается солнечник (*Actinosphaerium eichhorni*), который питается жгутиконосцами, инфузориями и даже коловратками. Добыча ловится аксоподиями.

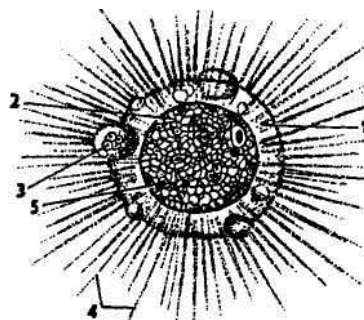


Рис. 13. Солнечник *Actinosphaerium eichhorni* (из Дофлейна):  
1 – эктоплазма, 2 – эндоплазма, 3 – пища, 4 – аксоподии, 5 – ядро

## 2.2. Подтип Жгутиконосцы (*Mastigophora*)

Жгутиконосцы – обширная и многообразная группа простейших, насчитывающая около 8 тыс. видов. Они обитают в морях, пресных водах, в почве, а также в организмах животных и растений. Среди жгутиконосцев немало опасных паразитов животных и человека. Значение их в природе чрезвычайно велико. Многие жгутиконосцы составляют основу планктона в водоемах и играют важную роль в биогенном круговороте в биоценозах. Зеленые жгутиконосцы – продуценты органического вещества, а гетеротрофные виды, будучи консументами и редуцентами, участвуют в переработке и дальнейшей минерализации органики. Жгутиконосцы – важное звено в цепях питания водных экосистем и служат объектом питания для более крупных организмов. Некоторые виды жгутиконосцев являются полезными симбионтами животных.

Подтип жгутиконосцев характеризуется следующими морфологическими особенностями:

1. Органеллами движения им служат жгутики – выросты цитоплазмы. Их может быть 1, 2, 4, 8 или множество.

2. В отличие от саркодовых, у жгутиконосцев имеется *пелликула*, или панцирь. Поэтому у большинства жгутиковых форма тела постоянная.

3. Жгутиконосцам свойственны разнообразные способы питания. Среди них имеются автотрофы, способные к фотосинтезу, гетеротрофы – с животным питанием, а также миксотрофы, сочетающие животный и растительный способы питания. По характеру питания жгутиконосцев подразделяют на два класса: Класс Растительные жгутиконосцы (*Phytomastigophorea*) и Класс Животные жгутиконосцы (*Zoomastigophorea*).

4. Размножение чаще бесполое, путем продольного деления, реже наблюдается половое размножение (гамогамия) с образованием гамет и последующей копуляцией. Им свойственна зиготическая редукция хромосом.

*Общая характеристика жгутиконосцев.* Размеры жгутиконосцев варьируют от 1-2 мкм до нескольких миллиметров. Форма тела может быть овальной, веретеновидной, бутылковидной. Панцирные жгутиконосцы нередко бывают причудливой формы с отростками.

Клетка некоторых жгутиконосцев покрыта только мембраной, и они способны образовывать псевдоподии. Однако у большинства жгутиковых имеется пелликула, а у некоторых видов образуется панцирь, состоящий из клетчатки или из хитиноидного органического вещества. В ряде случаев жгутиконосцы выделяют пластинки из минеральных веществ на поверхность клетки.

Жгутиковый аппарат разнообразен по числу и форме жгутиков, а также их расположению. Жгутики могут иметь вспомогательные структуры. У некоторых видов жгутик тянется вдоль всего тела клетки, образуя ундулирующую мембрану. Движение жгутика обычно винтообразное, и клетки жгутиконосцев как бы ввинчиваются в толщу жидкости, в которой они обитают.

Ультраструктура жгутика, по данным электронной микроскопии, довольно сложная (рис. 12). Жгутик состоит из наружной части – бича и базальной части – кинетосомы, находящейся в эктоплазме клетки. Снаружи жгутик покрыт трехслойной мембраной, а внутри его располагаются 11 фибрилл. В центре жгутика располагаются две центральные фибриллы, а по периферии размещаются девять фибрилл, каждая из которых состоит из двух спаянных микротрубочек. Центральные фибриллы выполняют опорную функцию, а периферические – локомоторную.

*Кинетосома* цилиндрической формы покрыта мембраной. В кинетосоме имеется особая аксиальная гранула, к которой прикрепляются центральные фибриллы жгутика. Периферические девять фибрилл продолжают в кинетосому, только становятся более сложными и состоят уже не из двух, а из трех спаянных микротрубочек. Центральные фибриллы в кинетосоме ниже аксиальной гранулы отсутствуют. Рядом с кинетосомой (базальным тельцем) может располагаться особая органелла – *кинетопласт*, который по своей функции

соответствует митохондрии и обеспечивает генерацию энергии жгутику. В состав кинетопласта входит дополнительно значительное количество ДНК. У части видов жгутиконосцев у основания жгутика может находиться еще и парабазальное тельце или *блефаропласт*, содержащий запас резервных веществ, расходуемых жгутиком при движении. По своему строению парабазальное тельце близко к аппарату Гольджи.

Внутри клетки жгутиконосцев имеется ядро, а также другие органеллы. У зеленых жгутиконосцев в цитоплазме располагаются *хроматофоры*, содержащие хлорофилл. В результате происходящего фотосинтеза в клетке автотрофных жгутиконосцев накапливаются резервные питательные вещества: зерна парамила, близкого к крахмалу, капельки жироподобных веществ.

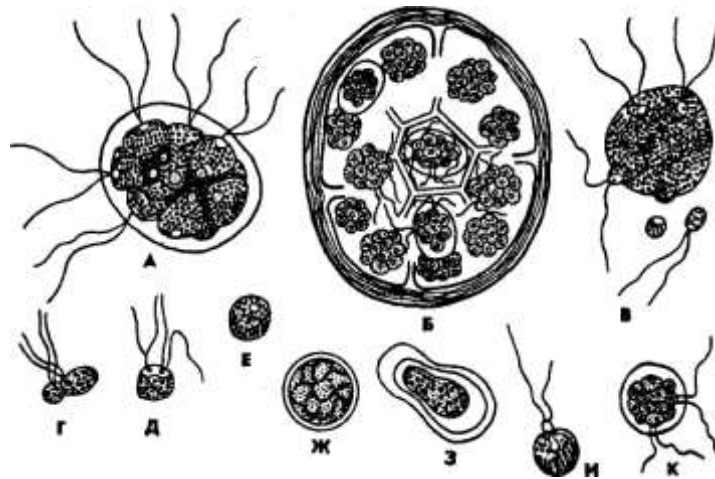
Гетеротрофные жгутиконосцы способны либо к голозойному питанию, заглатывая органические частицы пищи, либо к сапрофитному путем всасывания жидкой органической пищи всей поверхностью клетки. У основания жгутика у ряда видов имеется клеточный рот, а в цитоплазме образуются пищеварительные вакуоли.

У пресноводных жгутиконосцев часто имеется сократительная вакуоль, иногда с большим резервуаром, открывающимся наружу порой. Зеленые жгутиконосцы, как правило, имеют красный «глазок» – *стигму*, представляющую собой светочувствительную органеллу. У жгутиконосцев со стигмой хорошо выражен *положительный фототаксис*, то есть проявляется избирательность к наиболее освещенным участкам водоема, где наиболее эффективно происходит фотосинтез.

*Размножение.* Большинство жгутиковых размножается бесполом способом, путем продольного деления клетки на две дочерние. При этом ядро делится путем митоза. Делятся надвое базальные и парабазальные тельца, жгутик же переходит к одной из дочерних клеток, а у другой образуется заново.

У колониальных жгутиконосцев бесполое размножение колоний может происходить двумя способами. При монотомическом делении

образующиеся дочерние клетки сразу вырастают до размеров материнских клеток. В делящейся колонии число клеток увеличивается, а затем она перешнуровывается надвое (*Synura*). При палинтомическом делении из каждой материнской клетки колонии путем многократного деления возникает новая дочерняя колония, состоящая из мелких клеток (*Pandorina*, *Volvox*). В дальнейшем каждая дочерняя колония растет и достигает размеров материнской колонии (рис. 14).



*Рис. 14. Размножение колониального жгутиконосца Pandorina togit (по Принсгейму): А – колония, Б – бесполое палинтомическое деление, В – образование гамет, Г, Д – копуляция гамет, Е, Ж, З – зигота, И – плавающая зооспора, К – молодая колония*

Половое размножение известно для немногих жгутиконосцев, в основном для растительных видов. При этом образуются жгутиковые гаметы, которые в последующем образуют зиготы, из которых формируются взрослые формы. У жгутиконосцев может быть изогамия (равногаметность) или анизогамия (разногаметность). Например, у *Polytoma* гаметы одинаковые, а у *Chlamidomonada* образуются мелкие и крупные гаметы. У *Volvox* крупные гаметы лишены жгутиков и потому напоминают яйцеклетку. В жизненном цикле *Volvox* наблюдается чередование полового и бесполого размножения. У них зиготическая редукция хромосом и потому преобладает состояние гаплонта в жизненном цикле.

### 2.2.1. Класс Растительные жгутиконосцы (*Phytomastigophorea*)

Этот класс объединяет множество отрядов жгутиконосцев с автотрофным и миксотрофным типом питания. Морфологически они характеризуются наличием хроматофоров с хлорофиллом. Иногда среди некоторых отрядов этого класса встречаются виды с гетеротрофным питанием. Рассмотрим некоторые важнейшие отряды растительных жгутиконосцев.

**Отряд Хризомонадовые (*Chrysomonadida*).** Хризомонады – обитатели морских и пресных вод. У них 1-3 жгутика, дисковидный хроматофор. Хроматофоры золотисто-бурые или зеленые. Часть видов образует псевдоподии, некоторые образуют домики. Существуют также колониальные формы.

**Отряд Панцирные жгутиконосцы (*Dinoflagellida*).** У них обычно имеется панцирь из пластинок клетчатки (у *Peridinium*). Форма клеток динофлагеллят разнообразна (рис. 15). Жгутиков два, они прикреплены на переднем конце тела. Один из жгутиков загибается назад и свободен в движении, а другой вкладывается в поперечную борозду в экваториальной плоскости. Большинство динофлагеллят с бурожелтыми или зелеными хроматофорами. Они входят в состав планктона и играют важную роль в первичной биологической продукции.

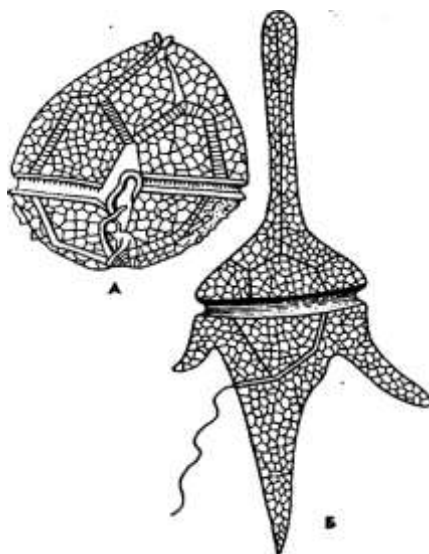


Рис. 15. Панцирные жгутиконосцы (по Рылову):  
А – *Peridinium*, Б – *Ceratium tripos*

Среди динофлагеллят встречаются бесхлорофильные формы, перешедшие к животному типу питания, например ночесветка (*Noctiluca miriabilis*, рис. 16).

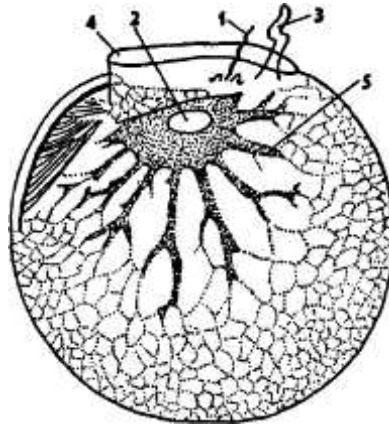


Рис. 16. Ночесветка *Noctiluca miliaris* (по Гессе):

1 – жгутик, 2 – ядро, 3 – щупальце, 4 – ротовая впадина, 5 – тяжи цитоплазмы

Ночесветки встречаются в теплых морях. Например, их много в Черном море. У ночесветки округлое тело до 2 мм в поперечнике, жгутики редуцированы. Они способны светиться в темноте. При ударе весел по воде или при движении плывущего предмета начинается искрящееся фосфорическое свечение. Это явление объясняется окислением жировых включений в цитоплазме ночесветки. Некоторые панцирные жгутиконосцы являются полезными симбионтами радиолярий и коралловых полипов.

**Отряд Примнезиидовые (*Prymnesiida, Haptomonadida*).** Имеют два жгутика и спиральный придаток – гаптонему. К этому отряду относят группу жгутиконосцев – кокколитофорид. Это мелкие планктонные жгутиконосцы с известковым панцирем. Отмирая, они падают на дно и вместе с раковинами фораминифер образуют меловые отложения. Их панцири (коккосферы) входят в состав мела и различных известняков, мергелей.

**Отряд Эвгленовые (*Euglenida*).** Эвглены в большей мере характерны для пресноводного планктона. Среди них имеются типичные автотрофы, миксотрофы и реже встречаются виды с животным типом



питания – гетеротрофы. Типичным представителем миксотрофов являются виды рода *Euglena*.

**Отряд Вольвоксовые (*Volvocida*).** Это жгутиконосцы с 2-4 жгутиками и чашевидным хроматофором (рис. 17). Обитают в морях и преимущественно в пресных водоемах.

Среди них имеются как одиночные (*Chlamidomonas*), так и колониальные формы (*Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Gonium*). Некоторые виды гетеротрофы (*Polytoma*).

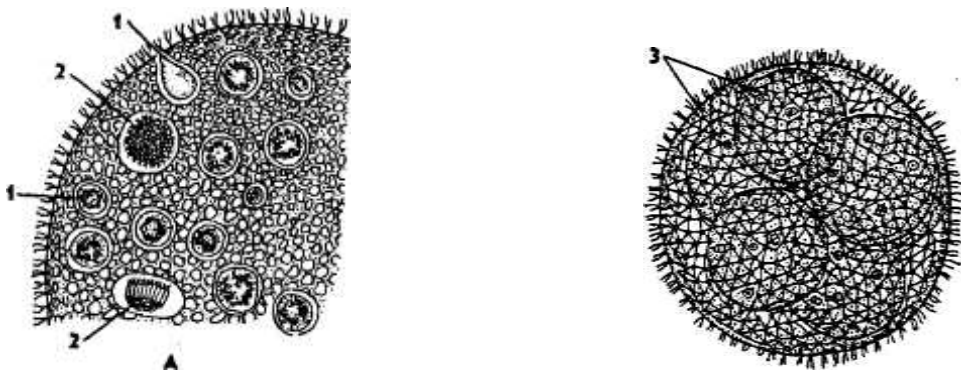


Рис. 17. Вольвокс:

*А* – *Volvox globator* – участок колонии с половыми клетками (по Кону);  
*Б* – *Volvox aureus* – образование дочерних колоний (по Клейну); 1 – макрогаметы,  
2 – микрогаметы, 3 – дочерние колонии

### 2.2.2. Класс Животные жгутиконосцы (*Zoomastigophorea*)

Этот класс включает гетеротрофных жгутиконосцев. Среди них большинство – паразиты животных и растений.

**Отряд Воротничковые жгутиконосцы (*Choanoflagellida*).** Это морские одиночные и колониальные жгутиковые. Для них характерно наличие одного жгутика, окруженного воронкой – «воротничком» из микроворсинок (рис. 18).



Рис. 18. Воротничковый жгутиконосец (по Хаусману):

1 – жгутик, 2 – домик

Это приспособление к захвату пищи. Движением жгутика жгутиконосец загоняет пищевые частицы в воротничок, которые затем погружаются в цитоплазму клетки, где перевариваются в пищеварительных вакуолях. Колонии воротничковых жгутиковых могут быть шаровидными или прикрепленными древовидными.

**Отряд Кинетопластиды (*Kinetoplastida*).** Кинетопластиды в своем большинстве эндопаразиты животных, реже встречаются свободноживущие виды и паразиты растений. Им свойственно наличие кинетопласта, находящегося у основания кинетосомы жгутика. Кинетопласт значительно крупнее кинетосомы и хорошо заметен под световым микроскопом. Жгутиков один, реже два. Нередко жгутик образует *ундулирующую мембрану*.

К числу свободноживущих кинетопластид относят водные виды рода *Vodo* с двумя жгутиками. На растениях паразитируют виды рода *Leptomonas*, обитающие в сосудах с млечным соком. Лептомонасы продолговатой формы со жгутиком на переднем конце клетки.

Опасными паразитами человека и животных являются виды трипаносом (*Trypanosoma*). Их тело лентовидное с одним жгутиком, отходящим от заднего конца тела (рис. 19).

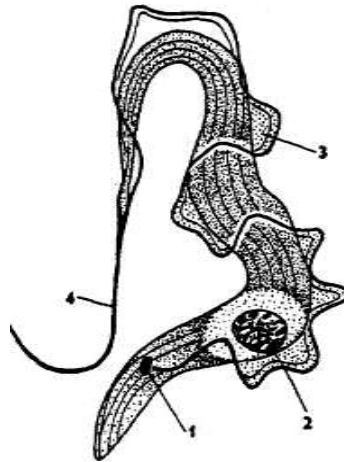


Рис. 19. Трипаносома *Trypanosoma vittatae* (по Робертсону):  
1 – кинетопласт, 2 – ядро, 3 – ундулирующая мембрана, 4 – жгутик

Жгутик направлен свободным концом вперед и прикреплен вдоль продольной оси клетки при помощи цитоплазматической ундулирующей мембраны. На переднем конце клетки жгутик свободен. Трипаносомные жгутиконосцы могут изменять форму в процессе жизненного цикла. Формы обозначаются в зависимости от места отхождения жгутика: трипаносомная форма (трипомастигота), у которой жгутик начинается у заднего конца клетки; критидиальная форма (эпимастигота) со жгутиком, отходящим от середины клетки; лептомонадная форма со жгутиком на переднем конце клетки (промастигота); лейшманиальная форма (амастигота) без жгутика (рис. 20).

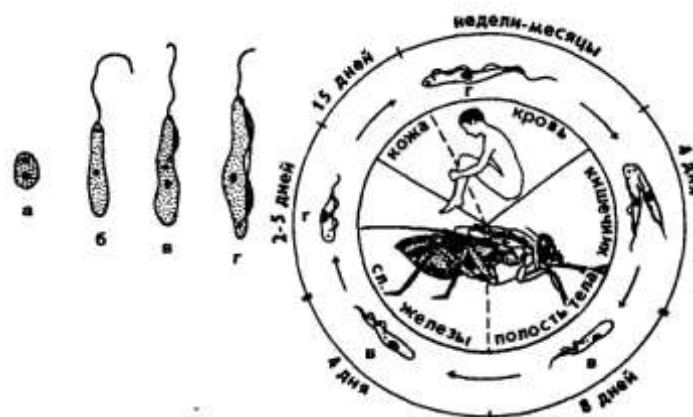


Рис. 20. Морфологические формы трипаносом и жизненный цикл *Trypanosoma rhodesiense* – возбудителя сонной болезни (по Хаусману):  
а – лейшманиальная форма, б – лептомонадная форма,  
в – критидиальная форма, г – трипаносомная форма;  
справа – цикл развития

Трипаносомы паразитируют главным образом в крови и спинномозговой жидкости животных и человека, вызывая тяжелые заболевания – трипаносомозы.

*Trypanosoma rhodesiense* и *T. brucei gambiense* вызывают «сонную болезнь» людей в Тропической Африке. На ранних фазах развития болезни трипаносомы живут в крови человека и вызывают лихорадку, затем переходят в спинномозговую жидкость, что приводит к нервному расстройству, сонливости, а в дальнейшем наступает смерть больного от истощения. В первые три десятилетия XX в. от сонной болезни погибло более миллиона человек. Возбудители сонной болезни были открыты французским ученым Луисом Самбоном в 1903 г. На обстоятельное изучение жизненного цикла этих паразитов потребовались еще долгие годы. В настоящее время имеются действенные препараты, подавляющие течение болезни уже на начальных этапах.

Переносчиком возбудителей сонной болезни является кровососущая муха цеце (*Glossina palpalis*) и некоторые другие виды этого рода. В кишечнике мухи цеце трипаносомы размножаются и накапливаются в слюнных железах и хоботке. Природным резервуаром трипаносом – возбудителей сонной болезни могут служить антилопы и некоторые другие животные, которые почти не страдают от этих паразитов, но являются их носителями. Муха цеце переносит паразитов от больных людей и зараженных животных к здоровым. Передача паразитов путем укуса кровососущими насекомыми называется *инокуляцией*.

Сонная болезнь – *очаговое трансмиссивное протозойное заболевание*. Очаговость этого заболевания определяется ареалом распространения переносчика мухи цеце, обитающей только в Экваториальной Африке. Трансмиссивная передача паразитов осуществляется насекомым-переносчиком, который является и вторым хозяином.

Возбудители сонной болезни (*Trypanosoma brucei gambiense* и *T. rhodesiense*) в крови позвоночных животных и человека имеют

трипаносомную форму (трипомастиготы) и размножаются продольным делением надвое, а их развитие в переносчике (мухе цеце) включает смену форм: трипаносомной (трипомастиготы) и критидиальной (эпимастиготы). Вначале трипаносомы типичной формы размножаются в средней кишке мухи, а затем мигрируют в ее слюнные железы, где превращаются в критидиальную форму. Последние размножаются и дают начало трипомастиготам, скапливающимся в слюнных протоках.

В Америке трипаносома – *T. cruzi* вызывает болезнь Чагаса. Паразиты живут в крови человека, а затем проникают в клетки внутренних органов, где размножаются, превращаясь в амастиготы без жгутиков. В дальнейшем они проходят последовательные фазы эпимастигот и трипомастигот, которые снова попадают в кровяное русло. Переносчиком и вторым хозяином возбудителя болезни Чагаса являются кровососущие триатомовые клопы. Клопы при питании кровью больного человека заглатывают трипаносом, которые превращаются в эпимастиготы и размножаются в средней кишке насекомого. В задней кишке клопа паразиты превращаются в метациклических трипаносом, способных заразить человека. Трипаносомы выделяются с экскрементами клопа и могут попасть в ранку кожи человека.

Среди трипаносом имеется немало видов, вызывающих трипаносомозы домашних животных. Так, *T. brucei brucei* вызывает нагану – болезнь рогатого скота в Африке. Переносчиком этого возбудителя являются мухи цеце (*Glossina*). *T. evansi* – возбудитель сурры – болезни верблюдов в Южной Азии, Африке, которая передается кровососущими двукрылыми – слепнями (род *Tabanus*). *T. equiperdum* вызывает случайную болезнь лошадей в Азии. Передача паразитов происходит без переносчиков при случке лошадей.

Опасными паразитами человека среди Kinetoplastida являются лейшмании (*Leishmania*), вызывающие лейшманиозы. Лейшмании – внутриклеточные паразиты, лишенные жгутика, однако в процессе

развития они проходят жгутиковую стадию в кишечнике переносчиков-москитов.

*Leishmania tropica* вызывает кожный лейшманиоз – пендинскую язву. Это заболевание распространено в Средней Азии, Закавказье. Переносчиком лейшманиозов являются мелкие кровососущие двукрылые – москиты рода *Phlebotomus*, в желудке которых паразиты размножаются, образуя промастиготы.

Как доказал советский ученый Латышев, природным резервуаром кожного лейшманиоза могут быть различные грызуны, некоторые другие животные. Носителем кожного лейшманиоза чаще всего являются большие песчанки, живущие колониями. Поэтому для профилактики лейшманиоза проводится регулярное обследование колоний грызунов на зараженность лейшманиями. Санэпидстанциями проводится борьба с очагами лейшманиоза.

В Средней Азии, Индии и Индокитае распространен висцеральный лейшманиоз кала-азар, вызываемый *L. donovani*. Переносчиком возбудителей кала-азар являются также москиты, а природным резервуаром этого лейшманиоза в основном являются бродячие собаки. При укусе москитами в кровь человека попадают лейшмании со жгутиками, а затем они разносятся по кровеносным сосудам к внутренним органам (печень, селезенка), где паразитируют внутри клеток. После внедрения в клетки паразиты теряют жгутик и приобретают форму амастигот. Пораженные органы увеличиваются, а человек без лечения погибает от лихорадки и общего истощения. В настоящее время существуют эффективные препараты для лечения лейшманиозов.

**Отряд Дипломонады (*Diplomonadida*).** Дипломонады имеют удвоенное строение и напоминают неразделенную до конца клетку. Это паразиты с несколькими жгутиками и опорным стержнем – аксостилем. У человека паразитируют виды родов *Lambliа*. Лямблии были детально описаны отечественным ученым Д. Ф. Лямблем, хотя ранее уже были известны. Существует около 40 видов лямблий.

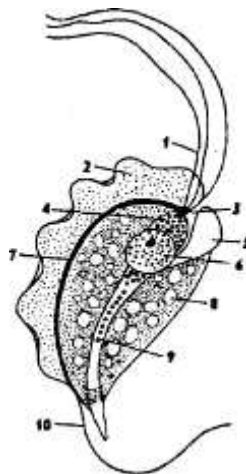
*Lamblia intestinalis* паразитирует в кишечнике человека и вызывает болезнь – лямблиоз, сходный с колитом. Тело лямблий с двусторонней симметрией и напоминает по форме половину груши (рис. 21).



*Рис. 21. Лямблия *Lamblia intestinalis* (по Родевальду): видны два ядра, четыре пары жгутиков*

У них имеется с уплощенной стороны присоска, с помощью которой они прикрепляются к стенке кишечника человека. Заражение происходит цистами с потреблением загрязненной пищи или воды.

**Отряд Трихомонадовые (*Trichomonadida*).** Это эндопаразиты с 4-6 жгутиками, причем один из них рулевой и образует ундулирующую мембрану (рис. 22).



*Рис. 22. Трихомонас *Trichomonas angusta* (по Кофонду и Свизи): 1 – передние жгуты, 2 – ундулирующая мембрана, 3 – базальные тела жгутиков, 4 – парабазальное тело (кинетопласт), 5 – цитостом, 6 – ядро, 7 – опорная фибрилла, 8 – вакуоли, 9 – аксостиль, 10 – задний жгутик – продолжение жгута ундулирующей мембраны*

Внутри клетки имеется опорная органелла – аксостиль. Среди трихомонад имеются опасные паразиты человека.

Так, *Trichomonas hominis* вызывает хронические поносы, а *T. vaginalis* обитает в мочеполовых путях человека, вызывая трудно-излечимые заболевания, иногда называемые грибковыми. Сейчас имеются препараты против болезнетворных трихомонад.

**Отряд Многожгутиковые (*Hypermastigida*).** Гипермастигиды – обитатели кишечника насекомых – ксилофагов, питающихся древесиной. У них много жгутиков, образующих пучки, а внутри клетки имеются один или несколько опорных аксостилей (рис. 23). Представителями многожгутиковых из кишечника термитов могут служить *Calonympha grosi*, *Teratonympha mirabilis* и др. Они способны образовывать псевдоподии и заглатывать частицы древесины.

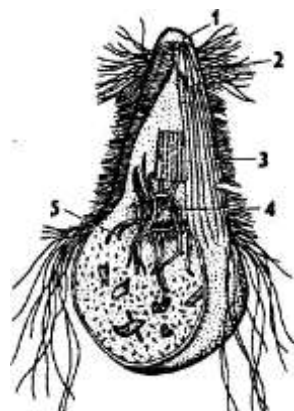


Рис. 23. Многожгутиковый жгутиконосец *Trichonympha* из кишечника термитов (из Хайман).

Часть поверхности клетки не изображена, чтобы показать внутреннее строение трихонимфы: 1 – передний конец клетки, 2 – жгутики, 3 – опорные фибриллы, 4 – ядро, 5 – внутриклеточные органеллы

Многожгутиковые – полезные симбионты термитов. Только жгутиконосцы выделяют фермент целлюлазу, переваривающий клетчатку, а термиты этого фермента не имеют. Без жгутиконосцев термиты не способны переваривать древесину. Некоторые многожгутиковые обитают в кишечнике тараканов.



### 2.3. Подтип Опалины (Opalinata)

К этому подтипу относятся полиэнергидные *Sarcomastigophora* с многочисленными ядрами и жгутиками. Они образуют один класс *Opalinatea*. Это крупные паразитические простейшие с плоским телом и многочисленными рядами жгутиков. Представителем этой группы простейших является Опалина лягушачья (*Opalina ranarum*).

Долгое время опалин относили к инфузориям в связи с тем, что многочисленные жгутики принимались за ресничный аппарат. Однако современные данные по организации и физиологии опалин опровергли предположение об их родстве с инфузориями. Расположение жгутиков у опалин не имеет ничего общего с ресничным аппаратом инфузорий. Ядра опалин одинаковые, в то время как у инфузорий наблюдается ядерный дуализм. Половой процесс у опалин – копуляция, а не конъюгация, как у инфузорий. Все это позволило выделить опалин как особую группу, близкую жгутиконосцам. Жизненный цикл *Opalina ranarum* показан на рисунке 24.

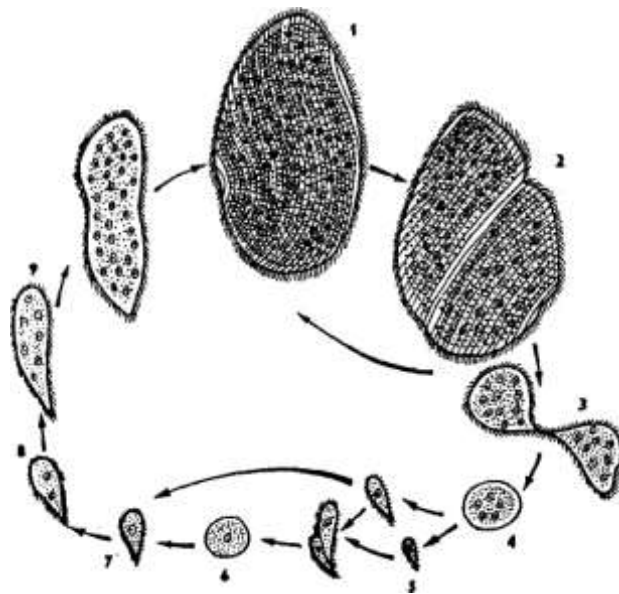


Рис. 24. Жизненный цикл опалины *Opalina ranarum* (по Натали):  
1 – взрослая опалина, 2 – бесполое размножение, 3 – образование цист,  
4 – циста, 5 – гаметы, 6 – зигота, 7-10 – развитие опалины

В кишечнике взрослой лягушки опалины размножаются путем простого продольного деления клетки с распределением ядер (плазмотомия). В период икрометания из кишечника лягушки выходят цисты опалин в воду, где заглатываются головастиками. В кишечнике головастика происходит половое размножение опалин. Гаметы многожгутиковые с одним ядром. Зиготы образуют цисты, которые снова выходят в воду. При повторном заглатывании цист головастиками из них формируются многоядерные опалины.

## 2.4. Вопросы для самоконтроля

1. Назовите основные морфофизиологические отличия подтипа Саркодовые от других представителей типа Саркомастигофор.
2. Дайте общую характеристику отряда Амебовые.
3. Каковы особенности строения и распространения представителей отряда Раковинные амебы?
4. Каковы особенности строения тела фораменифер?
5. Каковы морфофизиологические особенности строения представителей класса Лучевики?
6. Назовите особенности морфофункциональной организации и размножения представителей класса Солнечники.
7. Дайте общую характеристику строения жгутиконосцев. В чем отличия в строении растительных жгутиконосцев от животных?
8. Какова структура жгутика?
9. Назовите основные отряды жгутиконосцев и их укажите их место в системе простейших.
10. Назовите жгутиконосцев – паразитов человека и животных, вызываемые ими заболевания.
11. Дайте характеристику понятия «очаговое трансмиссивное протозойное заболевание». Профилактика заболеваний, вызываемых жгутиконосцами.

12. Каково значение жгутиковых в биологическом круговороте веществ биосферы? Их роль как индикаторов степени загрязненности вод и значение в процессе биологической очистки воды.

13. Каковы особенности строения и жизненного цикла опалиновых?

14. Каковы особенности полового процесса, сближающие опалиновых с многожгутиковыми?

### 3. ТИП АПИКОМПЛЕКСЫ (*Apicomplexa*)

Это большая группа паразитических простейших, насчитывающая около 4800 видов. Среди них много опасных паразитов человека и животных. К апикомплексам относятся исключительно паразитические простейшие, в большинстве случаев образующие особую фазу развития – спору, которая служит для расселения паразита во внешней среде при переходе от одного хозяина к другому.

Ранее апикомплекс объединяли с другими группами паразитических простейших, образующих споры: микроспоридиями (*Mixospora*), микроспоридиями (*Microspora*) и аскетоспоридиями (*Ascetospora*), которые теперь выделены в самостоятельные типы. Выяснилось, что споры всех указанных групп простейших имеют принципиальные различия в строении. Это пример конвергентного развития паразитических простейших. Но они существенно отличаются между собой по особенностям размножения и жизненного цикла и ряду морфологических особенностей.

Апикомплексы отличаются от свободноживущих простейших отсутствием органелл движения на протяжении большей части жизненного цикла. Только на фазе гамет у апикомплексов появляются жгутики.

По сравнению с паразитическими спорообразующими простейшими апикомплексы отличаются особым типом жизненного

цикла, спецификой строения спор и особых ранних фаз – зоитов, осуществляющих внедрение паразита в клетку хозяина.

Для жизненного цикла большинства апикомплексов, характерно чередование бесполого (агамогония) и полового (гамогония) размножения (рис. 25). Схема жизненного цикла складывается из следующих этапов.



Рис. 25. Схема жизненного цикла *Apicomplexa* (по Хаусману)

Множественное бесполое размножение паразитов на фазе агамонтов (шизогония) приводит к образованию мерозоитов – молодых фаз развития, поражающих новые клетки хозяина. Мерозоиты представляют особое поколение половых особей паразитов – гамонтов, размножающихся половым путем. В результате деления гамонтов формируются гаметы (гамогония), которые сливаются (копуляция) с образованием зиготы. Копуляция обычно гетерогамная или оогамная. Жгутик имеется только у микрогамет. В дальнейшем зигота претерпевает дополнительное множественное бесполое размножение с образованием спорозоитов (спорогония). При этом происходит зиготическая редукция хромосом. Шизогония обеспечивает увеличение численности паразита внутри хозяина; гамогония и последующая спорогония способствуют увеличению числа паразитов на расселительной фазе развития (ооцисты со спорами). Ооцисты и споры покрыты плотными оболочками, защищающими клетки спорозоитов (спорозоиты) от внешних воздействий (рис. 26).

У некоторых споровиков наблюдается смена хозяев в жизненном цикле.

При помощи электронной микроскопии удалось выяснить, что молодые фазы развития апикомплекс – зоиты (мерозоиты, спорозоиты), выполняющие функцию проникновения в клетки хозяина, имеют сложное и специфическое для типа строение. Подобные фазы развития не имеют аналогов у других типов простейших.

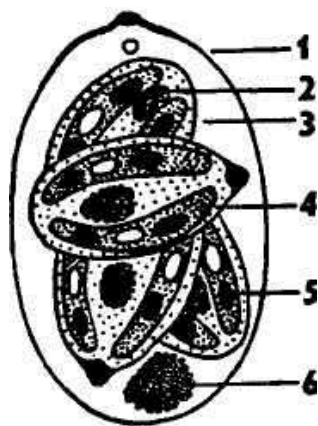
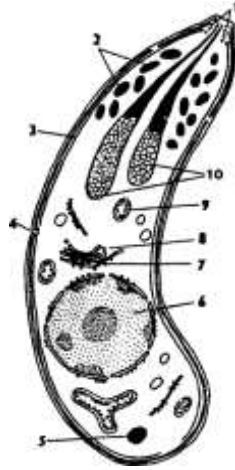


Рис. 26. Ооциста со спорами и спорозоитами кокцидии *Eimeria stiedae* (по Хаусману):

1 – ооциста, 2 – остаточное тело, 3 – спора, 4 – спорозоит,  
5 – ядро спорозоита, 6 – остаточное тело в ооцисте

Зоиты обладают особым апикальным комплексом органелл на переднем конце клетки. Отсюда название типа – апикомплексы (Apicomplexa).

Зоит представляет узкую клетку с крупным ядром, покрытую трехмембранной пелликулой (рис. 27).



*Рис. 27. Ультраструктура зоита споровиков (по Греллю):*  
 1 – коноид, 2 – микронемы, 3 – микротрубочки, 4 – микропора,  
 5 – жировая капля, 6 – ядро, 7 – эндоплазматическая сеть,  
 8 – аппарат Гольджи, 9 – митохондрии, 10 – роптрии

Наружная мембрана непрерывная, а две внутренние прерываются на заостренном переднем конце клетки и в области микропоры. Под мембранами располагается слой продольных микротрубочек, образующих опорный остов клетки. На переднем, заднем концах клетки и в области микропоры этот слой микротрубочек не замкнут. Специфичен апикальный комплекс органелл проникновения. На переднем конце зоита располагается упругая спираль из фибрилл – коноид и два узких мешковидных образования – роптрии. В момент проникновения зоита в клетку хозяина коноид оказывает механическое воздействие на стенку клетки, а из роптрий изливается содержимое с растворяющим действием. Вокруг роптрий располагаются извивающиеся тяжи – микронемы, функция которых еще не выяснена. Предполагается, что в них, как и в роптриях, вырабатываются вещества, способствующие проникновению зоита в клетку.

*Итак, для апикомплексов характерно: отсутствие органелл движения, сложный жизненный цикл с чередованием агамогонии (шизогонии), гамогонии и спорогонии, наличие фаз проникновения в хозяина – зоитов и расселительных фаз – ооцист со спорами и спорозоитами. У отдельных споровиков имеются отклонения в сторону усложнения или упрощения жизненного цикла.*

*Классификация.* Тип Апикомплексы (Apicomplexa) в настоящее время подразделяют на два класса: класс Перкинсеи (Perkinsea) со слабо выраженным апикальным комплексом и отсутствием полового процесса и класс Споровики (Sporozoea) – с совершенным апикальным комплексом и наличием полового процесса. Мы остановимся на изучении лишь основного центрального класса этого типа – споровиков, к которым и относится множество опасных паразитов человека и животных.

### 3.1. Класс Споровики (Sporozoea)

Класс Споровики (Sporozoea) включает отряды: отряд Грегарины (Gregarinida), отряд Кокцидии (Coccidia).

**Отряд Грегарины (Gregarinida).** Грегарины – паразиты беспозвоночных животных. Известно более 500 видов грегарин. Среди них встречаются крупные виды размером до 16 мм и мелкие внутриклеточные паразиты (10-15 мкм).

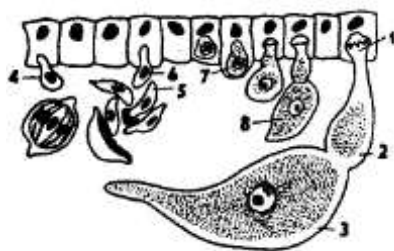
В жизненном цикле грегарин своеобразен процесс полового размножения, при котором два гамонта соединяются в *сизигий*, а затем покрываются общей оболочкой, образуя цисту. Бесполое размножение – шизогония может отсутствовать. К подклассу грегарин относятся несколько подотрядов, из которых мы познакомимся лишь с одним, наиболее многочисленным – собственно грегаринами (Eugregarinina).

Хозяевами грегарин в основном являются насекомые, а также черви, реже водные моллюски, иглокожие.

Большинство грегарин – внутрикишечные паразиты беспозвоночных животных, меньшее число видов паразитируют в полости тела или в гонадах. Кишечные формы грегарин более сложны по строению. Так, у грегарины *Corycella armata* из кишечника жука-вертячки (*Gyrinus natator*) тело состоит из трех отделов: *эпимерита*, *протомерита* и *дейтомерита*, а у *Gregarina cuneata* из кишечника жука мучного хруща (*Tenebrio molitor*) – из двух отделов: прото- и дейтомери-

та. Эпимерит служит для прикрепления к стенке кишки и нередко снабжен крючьями. Прото- и дейтомерит разделены между собой слоем прозрачной эктоплазмы. В дейтомерите расположено ядро. Эндоплазма грегариин перегружена зернами парагликогена – запасного энергетического материала. Грегарины – эндопаразиты и характеризуются анаэробным, то есть бескислородным, дыханием, при котором парагликоген расщепляется на более простые вещества с выделением энергии, необходимой для обменных процессов. Тело грегариин, обитающих в гонадах и других внутренних органах, не подразделяется на отделы и имеет червеобразную или сферическую форму. Пелликула грегариин плотная, что определяет их относительно постоянную форму тела. Под пелликулой у некоторых грегариин обнаружены кольцевые и продольные мионемы – сократительные волокна. Их сокращение обеспечивает способность к медленному движению в плотной жидкости. Движению грегариин может также способствовать ундуляция пелликулы. Питаются грегарины сапрофитно, впитывая органические вещества всей поверхностью клетки.

Рассмотрим для примера жизненный цикл грегарины *Stylocerphalus longicol* из кишечника жука-чернотелки (рис. 28).



*Рис. 28. Развитие грегарины (из Натали):*

*1 – эпимерит, 2 – протомерит, 3 – дейтомерит, 4 – спорозоит,  
5-7 – выход спорозоитов из ооцисты и внедрение в клетки кишечника,  
8 – развитие грегарины*

Перед размножением грегарины соединяются попарно в цепочку (сизигий). В дальнейшем они округляются и покрываются общей оболочкой – цистой. Ядро каждого партнера претерпевает много-



кратное деление. Вокруг ядер обособляется цитоплазма и образуются гаметы. Гаметы партнеров могут быть одинаковыми или разными по размеру, то есть наблюдается изо- или анизогамия. Микрогамета со жгутиком. Часть цитоплазмы от грегариин остается в виде остаточного тела, которое в дальнейшем расходуется как питательный материал для развивающихся зигот. После копуляции гамет партнеров образуются зиготы, которые покрываются плотной оболочкой и формируются ооцисты. Цисты с ооцистами выходят из кишечника наружу. Их дальнейшее развитие происходит во внешней кислородной среде. Внутри ооцисты ядро зиготы несколько раз делится, и затем образуются узкие клетки – спорозоиты. Этот процесс размножения ооцисты получил название спорогонии. В процессе спорогонии происходит редукционное деление. После образования спорозоитов ооцисты становятся инвазийными, то есть способными к заражению других особей жуков-чернотелок. Жуки вместе с пищей заглатывают ооцисты грегарины и заражаются паразитами. Под действием пищеварительных соков жука оболочка ооцисты растворяется и спорозоиты выходят в полость кишечника. Они внедряются в клетки кишечника и некоторое время развиваются внутриклеточно. При дальнейшем росте они разрывают клетку кишечника и вырастают в крупную грегариину – внутриполостного паразита с трехчленностью строения.

Таким образом, рассмотренный нами жизненный цикл грегарины характеризуется тем, что в теле хозяина происходит только половое размножение (гамогония), а в кислородной среде происходит спорогония – с образованием спорозоитов. Инвазия паразита кишечная. Хозяин заражается грегариной при поедании цист с ооцистами и спорозоитами. У грегариин, как и у всех споровиков, в жизненном цикле доминирует *фаза гаплонта*. Диплонтom является лишь зигота. Ее первое же деление – мейоз, и потому образующиеся молодые фазы споровиков – спорозоиты уже гаплоидны. Таким образом, грегарины – гаплонты с зиготической редукцией хромосом.

**Отряд Кокцидии (*Coccidia*).** Кокцидии – внутриклеточные паразиты, в основном позвоночных и редко беспозвоночных животных. Всего известно более 400 видов этого подкласса. Клетка кокцидии округлая, не дифференцированная на отделы, как у грегаринов. Это, в основном, очень мелкие формы, размеры которых достигают всего нескольких микрометров. Отряд включает несколько подотрядов: подотряд Эймериевые (*Eimeriina*), подотряд Кровяные споровики (*Haemosporina*), подотряд Пироплазмы (*Piroplasma*).

**Подотряд Эймериевые (*Eimeriina*).** Эймериевые паразитируют только у позвоночных животных, преимущественно у млекопитающих и птиц. Заболевания, вызываемые кокцидиями, называются кокцидиозами. Кокцидиозам подвержены, главным образом, молодые животные. От кокцидиоза наиболее часто страдают кролики, овцы, телята, куры. Кокцидии паразитируют в клетках стенок кишечника и вызывают кровавый понос, изнуряющий организм хозяина.

Рассмотрим жизненный цикл эймериевых кокцидий на примере *Eimeria magna* – возбудителя кокцидиоза у кроликов (рис. 29). Кролики заражаются кокцидиозом, проглотив вместе с пищей ооцисты *Eimeria magna*. В кишечнике из ооцист выходят спорозоиты, внедряющиеся в клетки стенки кишки. Питающаяся фаза кокцидии называется трофо-зоитом. Ядро трофозоиота начинает многократно делиться и формируется многоядерная форма – *шизонт* (агамонт), приступающий к бесполому размножению, шизогонии (агамогонии). В результате шизогонии образуются десятки мелких узких клеток – *мерозоитов*. Пораженная клетка хозяина разрушается, и из нее мерозоиты выходят в полость кишечника. Они поражают здоровые клетки, и цикл шизогонии повторяется. У *Eimeria magna* наблюдается пять генераций мерозоитов. Последняя генерация мерозоитов преобразуется в клетках кишечника в *гамонтов*. Одни гамонты (микрогамонты) образуют путем деления множества гамет со жгутиками (микрогамет). Другие – макрогамонты – не делятся, и каждый из них преобразуется в одну макрогамету, соответствующую яйцеклетке. Микрогаметы выходят

в полость кишечника, проникают к макрогамете. После копуляции гамет образуется зигота, покрываемая оболочкой, – ооциста. Ооцисты выносятся из кишечника наружу. В кислородной среде в ооцистах происходит процесс спорогонии. Вначале образуются четыре клетки – споробласты, покрываемые оболочкой, и из них формируются споры. В каждой споре споробласт образует два спорозоида. После завершения спорогонии споры становятся инвазийными, то есть способными к заражению животных.

Таким образом, в жизненном цикле кокцидий – *Eimeria magna* наблюдается пять поколений шизонтов (агамонтов), одно поколение гамонтов и несколько поколений в результате деления зиготы (спорогония). После завершения всего жизненного цикла эймерии, на который уходит 175-208 ч, организм кролика освобождается от паразита.

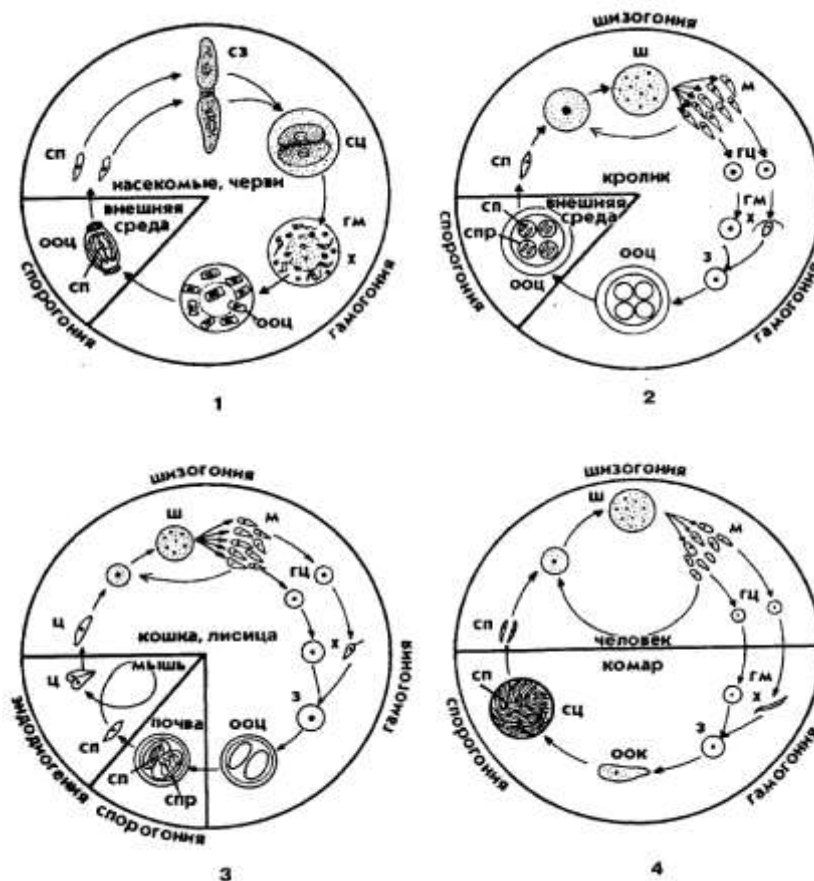
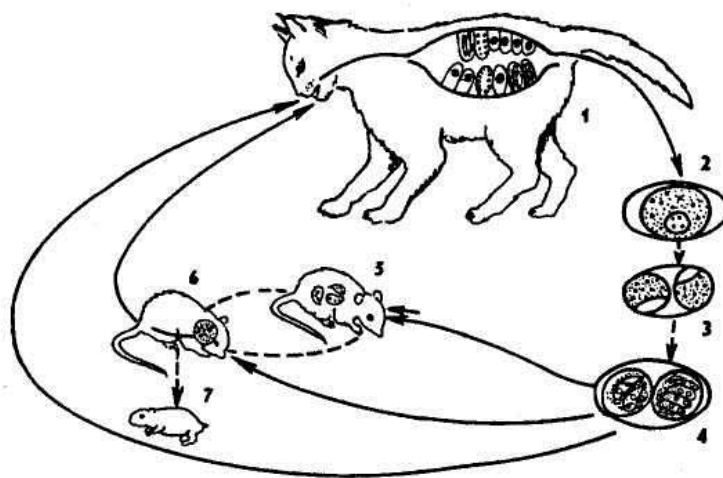


Рис. 29. Схемы жизненных циклов споровиков:  
 1 – грегарины, 2 – кокцидии, 3 – токсоплазмы, 4 – малярийного плазмодия.  
 Обозначения: гм – гаметы, гц – гаметоциты, з – зигота, м – мерозоиты,  
 ооц – ооциста, сз – сизигий, сп – спорозоит, спр – спора, сц – спороциста,  
 ш – шизонт, ц – цистозоит

При борьбе с кокцидиозом необходимо принимать меры по предупреждению повторной инвазии. Кокцидиозами заражаются многие домашние животные. Лечение больных животных, их изоляция от здоровых, соблюдение санитарных норм содержания помещений для животных, хороший уход обеспечивают успешную борьбу с кокцидиозами.

Среди эймериевых кокцидий опасность для человека представляет токсоплазма (*Toxoplasma gondii*). Заболевание, вызываемое этим паразитом, называется токсоплазмозом, который широко распространен по всему миру.

Жизненный цикл токсоплазмы похож на таковой у эймерии, но усложнен сменой хозяев и появлением дополнительных форм размножения (рис. 29, 30). Основным хозяином токсоплазмы являются кошки, в кишечнике которых паразиты размножаются путем шизогонии, а затем половым путем (гамогония) с образованием ооцист.



*Рис. 30. Жизненный цикл Toxoplasma gondii (по Френкелю):*

*1 – кошка – окончательный хозяин, в котором паразит проходит шизогонию и стадии полового цикла, 2-4 – стадии развития ооцисты с образованием двух спор в каждой с четырьмя спорозоитами, 5, 6 – промежуточный хозяин, в котором происходит дополнительное бесполое размножение паразита (эндодииогения) и образование цисты с цистозоитами, 7 – внутриутробное заражение мышей*

В дальнейшем ооцисты развиваются во внешней кислородной среде, и в результате спорогонии в них формируется по две споры с четырьмя спорозоидами. Промежуточным хозяином токсоплазмы могут быть любые виды птиц и млекопитающих, в том числе и человек. Заражение промежуточных хозяев происходит путем заглатывания цист токсоплазмы с загрязненной пищей или водой. Особенно опасны для заражения человека токсоплазмозом контакты с кошками. Основным хозяином – кошка – заражается, поедая некоторых промежуточных хозяев. Наиболее обычным промежуточным хозяином для *Toxoplasma* являются мыши.

В кишечнике промежуточного хозяина, к которым относится и человек, оболочки ооцист и спор растворяются, и из них выходят спорозоиды, внедряющиеся в ткани и попадающие в кровяные сосуды. Паразиты могут локализоваться в любых органах, в том числе мышцах, печени, мозге, глазах. В местах локализации паразиты размножаются путем эндодиогении. Это особый способ бесполого размножения, когда дочерние клетки возникают внутри материнской и лишь позднее обособляются. В результате эндодиогении образуется скопление паразитов, выделяющих вокруг себя уплотненную оболочку. Это цисты токсоплазмы, внутри которых сосредоточены цистозоиды серповидной формы.

Токсоплазма может через плаценту передаваться плоду млекопитающих и человека, что вызывает обычно гибель потомства (трансплацентарная инвазия).

Токсоплазмозы у человека могут протекать как в легкой форме и даже быть незамеченными, так и в тяжелой – с летальным исходом. Отмечено, что у людей, зараженных СПИД, часто активизируется токсоплазмоз, нередко приводящий человека к гибели.

В борьбе с токсоплазмозом проводятся обследование людей, лечение больных и осуществляются профилактические мероприятия. Соблюдение санитарных норм, гигиена питания, осторожность по

отношению к бродячим кошкам предохраняют человека от заражения токсоплазмозом.

**Подотряд Кровяные споровики (*Haemosporina*).** Кровяные споровики – специализированные внутриклеточные паразиты крови млекопитающих, птиц и рептилий. Эти паразиты поражают эритроциты крови. Некоторые виды рода *Plasmodium* паразитируют у человека, вызывая опасную болезнь малярию. Только в конце XIX в. французским врачом Лавераном был обнаружен ее возбудитель – малярийный плазмодий в крови человека, а англичанином Россом обнаружены цисты со спорозоитами из желудка малярийного комара.

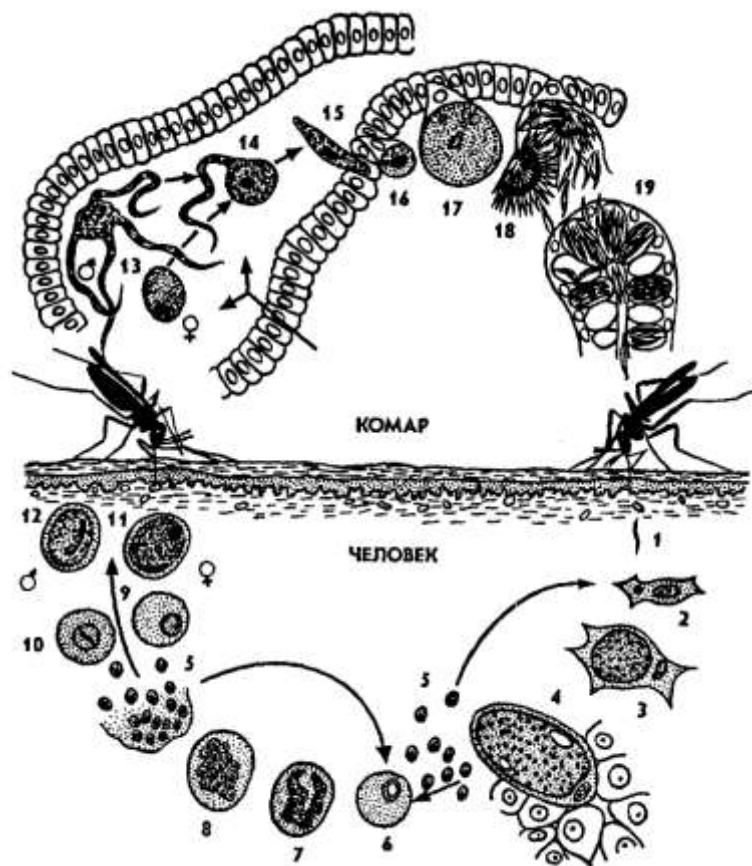
Полностью жизненный цикл малярийного плазмодия описан итальянским зоологом Грасси. Приоритет в разработке противоэпидемических мероприятий по борьбе с малярией принадлежит отечественным ученым: Е. И. Марциновскому, Л. М. Исаеву, Е. Н. Павловскому, В. Н. Беклемишеву, Н. И. Латышеву.

Жизненный цикл малярийного плазмодия (*Plasmodium vivax*) характеризуется сменой хозяев и чередованием поколений с половым и бесполом размножением (рис. 31). Перенос паразита осуществляется малярийными комарами рода *Anopheles*, которые являются окончательными хозяевами плазмодия.

Человек – промежуточный хозяин малярийного плазмодия. Заражение происходит при укусе комара, в слюне которого содержатся спорозоиты. Вначале спорозоиты внедряются в паренхимные клетки печени и размножаются путем шизогонии. Так происходит накопление паразита в крови, после чего мерозоиты внедряются в эритроциты. В процессе развития плазмодий проходит фазу *трофозоита*, а затем многоядерного шизонта. Пораженные эритроциты разрушаются, и мерозоиты выходят в плазму крови и внедряются в другие эритроциты. Продолжительность одного цикла шизогонии видоспецифична. Так, у *P. vivax* и *P. falciparum* цикл шизогонии длится 48 ч, у *P. malariae* – 72 ч. Завершение шизогонии и выход мерозоитов из эритроцитов

сопровождается у больного повышением температуры и лихорадкой. Это связано с тем, что из разрушенных эритроцитов в кровь поступают продукты диссимиляции паразита (меланины и др.), вызывающие интоксикацию. После нескольких циклов шизогонии болезненные явления прекращаются, а паразиты развиваются в покоящуюся фазу – гамонтов. Человек становится носителем малярийного паразита.

У комара, напившегося крови больного малярией, продолжается развитие плазмодия (гамонтов). В кишечнике комара происходит гамогония. Из микрогамонта образуются узкие мужские гаметы (4-8), а из макрогамонта формируется одна крупная макрогамета (яйцеклетка).



*Рис. 31. Жизненный цикл малярийного плазмодия рода Plasmodium (по Хаусману):*

*1 – спорозоит, 2, 3 – рост шизонта (агамонта), 4 – шизогония в клетках печени, 5 – мерозоиты, 6-8 – эритроцитная шизогония, 9-12 – образование гамонтов (микро- и макрогамонтов), 13 – образование макрогамет и микрогамет, 14 – копуляция гамет, 15 – зигота (оокинета), 16-18 – спорогония и образование спороцисты со спорозоитами, 19 – накопление спорозоитов в слюнных железах комара*

После копуляции гамет образуется зигота – червеобразная *оокинета*, которая внедряется в стенку кишки. На внешней поверхности кишечника оокинета преобразуется в цисту, покрытую тонкой оболочкой. В цисте происходит спорогония паразита с образованием множества спорозоитов (до 500). После разрыва стенки цисты спорозоиты по руслу гемолимфы комара попадают в слюнные железы, где происходит их накопление. При укусе зараженным малярийным комаром в кровь человека попадают спорозоиты. У кровяных спорозоитов в отличие от кокцидий споры не образуются в связи с тем, что паразит распространяется с помощью переносчика (трансмиссивно).

**Малярия и борьба с ней.** Малярия – тяжелое трансмиссивное заболевание человека, вызываемое кровяными спорозоитами рода *Plasmodium*. Поражение эритроцитов крови человека плазмодиями вызывает малокровие, анемию, интоксикацию, увеличение селезенки. Малярия сопровождается лихорадкой. Течение болезни зависит от видов малярийных плазмодиев. Наиболее распространена трехдневная малярия, возбуждаемая *P. vivax* (48 ч), которая распространена в регионах с умеренным и тропическим климатом. Четырехдневная малярия, вызываемая *P. malariae* (приступы через 72 ч), чаще встречается в южных широтах.

Известны случаи заболеваний этим паразитом в Закавказье, Средней Азии. Тропическая малярия, возбудителем которой является *P. falciparum*, преимущественно распространена в тропиках. Развитие *P. falciparum* характеризуется 48-часовым циклом шизогонии, однако приступы лихорадки происходят значительно чаще, так как выход паразитов из эритроцитов происходит нерегулярно, асинхронно.

Переносят малярию комары рода *Anopheles*, главным образом вид *A. maculipennis*. Малярийные комары отличаются от наиболее часто встречающихся комаров родов *Culex* и *Aedes* по морфологии и поведению имаго и личинок.



Всемирной организацией здравоохранения были разработаны, а затем реализованы меры борьбы с малярией. Во многих странах мира малярия в значительной степени ликвидирована (страны Европы, США и др.). Успехи борьбы с малярией в нашей стране связаны с активной работой Института тропической медицины, Военно-медицинской академии и ряда противоэпидемиологических станций. К 1959 г. были ликвидированы основные очаги малярий. Однако и сейчас в некоторых регионах Закавказья, Средней Азии требуются постоянный контроль и проведение противомаларийных мероприятий.

К мерам борьбы с малярией относятся: обследование населения на зараженность малярийными плазмодиями и их лечение, борьба с малярийными комарами и ликвидация очагов их выплода (временные водоемы, сырые подвалы), а также профилактические мероприятия по предупреждению инвазии.

**Подотряд Пироплазмы (*Piroplasmida*).** Пироплазмы паразитируют в эритроцитах крови жвачных животных и вызывают тяжелые заболевания, нередко летальный исход. Переносчиками пироплазмозов являются иксодовые клещи. Особенно опасные заболевания вызывают пироплазмы рода *Babesia*. Например, тexasскую лихорадку рогатого скота вызывает *B. bigemina*, случаи которой встречаются в Средней Азии и на Кавказе. Переносчиком болезни является клещ *Margaropus*. Другие пироплазмы вызывают заболевания лошадей, овец. К профилактическим мероприятиям относятся: борьба с переносчиками пироплазм, лечение больных животных, проведение карантина.

### **3.2. Вопросы для самоконтроля**

1. В чем выражаются адаптации апикомплексов к эндопаразитизму?
2. Каковы особенности строения грегаринов?
3. Дайте характеристику жизненного цикла кокцидии *Eimeria magna*.

4. Охарактеризуйте жизненный цикл *Toxoplasma gondii*. В чем заключается профилактика токсоплазмоза?

5. Дайте характеристику жизненного цикла плазмодия рода *Plasmodium*.

#### **4. ТИП МИКСОСПОРИДИИ (Myxozoa)**

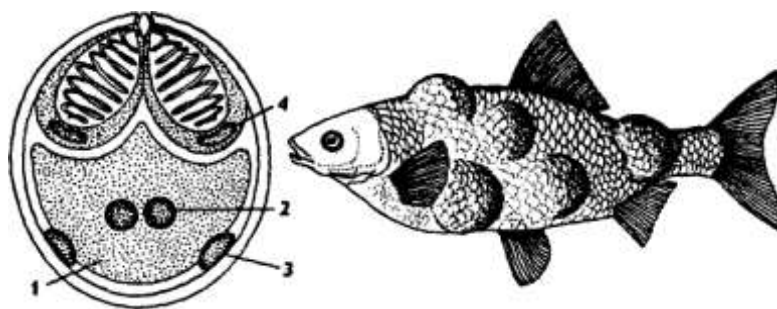
Это паразиты рыб или малощетинковых червей. Известно более 875 видов миксоспоридии. Ранее их ошибочно относили к споровикам – апикомплексам, так как они образуют споры в конце жизненного цикла. Но электронная микроскопия позволила выяснить конвергентную природу спор миксоспоридии. Споры миксоспоридии, в отличие от спор апикомплекса, – многоклеточные образования с полярными капсулами, в каждой из которых находится спиральная полярная нить. Жизненный цикл миксоспоридии не включает чередования шизогонии, гамогонии и спорогонии, столь характерных для споровиков – апикомплекса. Их жизненный цикл включает развитие паразита от одноядерной фазы к многоядерной, которая завершается образованием множества многоклеточных спор с двуядерным амебоидным зародышем. В зародыше происходит слияние ядер – процесс автогамии. Взрослым паразитам свойствен ядерный дуализм. Большая часть жизненного цикла проходит в фазе диплонта.

Среди миксоспоридии различают два класса: класс собственно Миксоспоридии (*Myxosporea*) и класс Актиноспоридии (*Actinosporea*).

##### **4.1. Класс Миксоспоридии (*Myxosporea*)**

Миксоспоридии – тканевые паразиты рыб, они наносят серьезный ущерб рыбному хозяйству. Паразитируют преимущественно в коже рыб, образуя желваки и опухоли. В этих опухолях находятся взрослые многоядерные плазмодии миксоспоридии, размером от нескольких микрометров до двух сантиметров.

Ядра плазмодиев делятся на вегетативные и генеративные (ядерный дуализм): первые регулируют все обменные процессы в клетке, а вторые участвуют в образовании спор. Формирование спор происходит внутри плазмодия. Вокруг каждого генеративного ядра образуется генеративная клетка. В ней происходит неоднократное деление ядра и образуется панспоробласт, внутри которого формируются две споры. Каждая спора образуется из шести и более ядер. Споры миксоспоридии разнообразны по форме, но всегда представляют многоклеточные образования с полярными капсулами. Рассмотрим строение споры *Mухоболус* (рис. 32) – возбудителя шишечной болезни у рыбы-усача (*Barbus*). Она образуется из шести клеток, о чем можно судить по числу ядер. Из двух клеток образуются две створки споры, из двух других – капсулы свернутой полярной нитью, и еще два ядра содержатся в амeboидном зародыше.



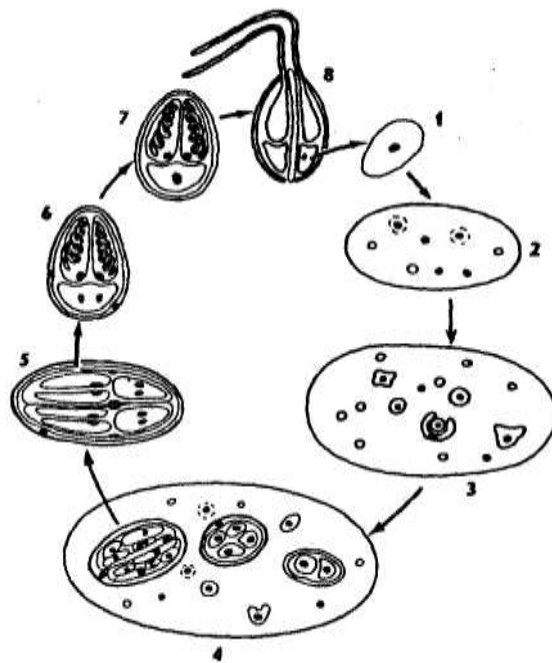
*Рис. 32. Строение споры миксоспоридия Мухоболус, вызывающего шишечную болезнь у рыб (по Хаусману):*

*А – спора, Б – рыба, пораженная миксоспоридиями; 1 – амeboидный зародыш, 2 – ядра зародыша, 3 – ядра створок споры, 4 – ядра стрекательных капсул*

Споры миксоспоридий из больной рыбы попадают в воду, а затем заглатываются другой. В кишечнике рыбы полярные капсулы выстреливают и нити вонзаются в стенку кишки. Затем створки споры открываются, и амeboидный зародыш с двумя ядрами проникает через эпителий в кровь. Зародыши по кровяному руслу попадают под кожу или в другие ткани и органы, где вначале два ядра сливаются и зародыш становится диплоидным, а в результате деления ядер преобразуется в многоядерный плазмодий с ядерным дуализмом, в котором вскоре снова образуются споры (рис. 33). Ядра плазм-

модиев диплоидны, только при образовании спор происходит мейоз, и все ядра многоклеточной споры гаплоидны. После попадания двухъядерного амебоидного зародыша в тело хозяина происходит слияние его ядер с восстановлением диплоидного состояния ядра. Слияние двух гаплоидных ядер в одной зародышевой клетке получило название автогамии. Таким образом, в отличие от споровиков, которые большую часть цикла являются гаплонтами, кроме зиготы, в жизненном цикле миксоспоридий преобладает состояние диплонта (кроме спор с амебоидным зародышем).

Миксоспоридии вызывают массовую гибель многих рыб. Особенно большой ущерб наносит форели паразит *Myxosoma cerebralis*, поражающий скелет, в том числе и полукружные каналы рыбы. Заболевание проявляется в искривлении позвоночника и в нарушении координации движения у мальков.



*Рис. 33. Жизненный цикл миксоспоридиев Мухогоа (по Хаусману):*  
 1 – амебоидный зародыш с диплоидным ядром,  
 2, 3 – образование многоядерного плазмодия с вегетативными и генеративными ядрами, 4 – формирование спор и генеративных клеток, 5 – мейоз при образовании спор, 6 – сформированная спора с двухъядерным амебоидным зародышем, 7 – образование диплоидного ядра в зародыше, 8 – выстреливание стрекательных нитей из споры при выходе зародыша в теле рыбы

Класс Actinomyxidia – паразиты малощетинковых червей. Они отличаются от микроспоридий некоторыми особенностями в строении спор.

#### 4.2. Вопросы для самоконтроля

1. Каковы особенности организации и жизненного цикла микроспоридий?

2. Заболевания, вызываемые микроспородиями, микроспородиозы рыб.

#### 5. ТИП МИКРОСПОРИДИИ (*Microspora*)

Микроспоридии – внутриклеточные паразиты насекомых и некоторых других беспозвоночных, реже позвоночных животных. Известно около 800 видов микроспоридий. Ранее микроспоридий также объединяли в один тип со споровиками и микроспоридиями в связи с тем, что их жизненный цикл также завершается образованием спор. Но споры микроспоридий имеют совершенно другое строение, чем у споровиков – апикомплекс и микроспоридий. Спора микроспоридий – одноклеточное образование с 1-2 ядрами и с ввернутой полярной нитью (рис. 34). У них отсутствует половой процесс, реже наблюдается автогамия.

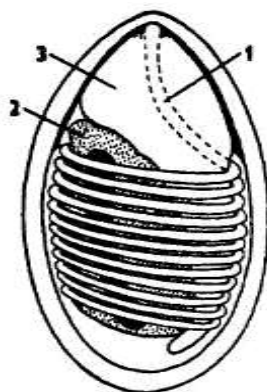


Рис. 34. Спора микроспоридия *Microspora* (по Хаусману):  
1 – стрекательная нить, 2 – амeboидный зародыш с ядром, 3 – полярoplast

Микроспоридии – самые мелкие простейшие (4-6 мкм). Они размножаются бесполом путем, образуя цепочки мелких клеток внутри клетки хозяина. Заражение животных происходит при поедании спор микроспоридий. В кишечнике споры разбухают и из них выстреливает полярная нить, которая вонзается в стенку кишки хозяина. Из споры зародыш по каналу нити попадает внутрь кишечной клетки, где размножается бесполом путем, образуя цепочки клеток. В дальнейшем из них образуются одноклеточные споры с полярной нитью. После разрушения клеток хозяина споры попадают в просвет кишечника и выносятся наружу. Находящийся в споре амебоидный зародыш с одним ядром претерпевает деление ядра надвое с последующим их слиянием (автогамия).

Некоторые микроспоридии наносят хозяйственный ущерб. Так, *Nosema apis* поражает клетки кишечника пчел, а *N. bombycis* патогенна для гусениц тутового шелкопряда и вызывает заболевание – пембрину.

Другие микроспоридии, паразитирующие в организме вредных насекомых, используются в биологической защите растений от вредителей.

## **6. ТИП АСЦЕТОСПОРИДИИ (*Ascetospora*)**

Асцетоспоридии – группа паразитических простейших. Известно 30 видов. Асцетоспоридии паразитируют в морских моллюсках. Некоторые из них наносят вред устричным хозяйствам. Споры многоклеточные, тонкостенные, с порой, через которую один или несколько зародышей входят в тело хозяина. Из зародыша развивается многоядерный плазмодий. Споры без стрекательных капсул. В одной споре может быть один или несколько зародышей.

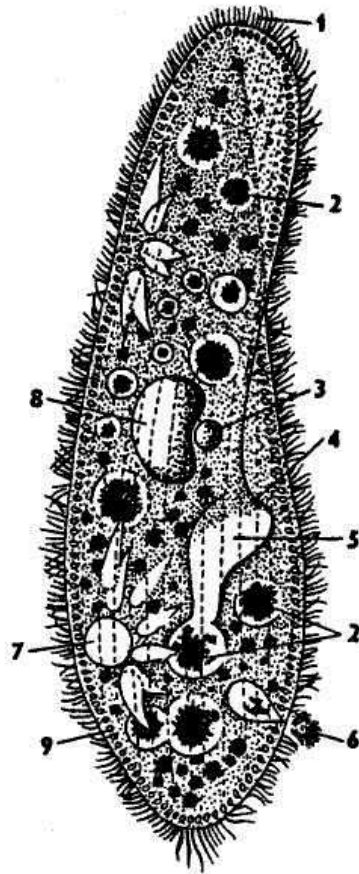
## 7. ТИП ЛАБИРИНТУЛЫ (Labyrinthomorpha)

Лабиринтул ранее относили к грибам. Однако последующее изучение этой своеобразной группы организмов позволило отнести их к Protozoa. Всего известно 35 видов лабиринтул. Они обитают на поверхности морских растений и похожи на ветвящиеся цитоплазматические нити, в которых скользят веретеновидные клетки. Размножаются они с помощью жгутиковых зооспор. Это вариант переходных форм простейших к многоклеточности, так как лабиринтулы представляют скопления множества клеток в единой цитоплазме.

## 8. ТИП ИНФУЗОРИИ, ИЛИ РЕСНИЧНЫЕ (Ciliophora)

Инфузории характеризуются наличием двигательных органелл – ресничек, ядерным дуализмом и особой формой полового процесса – конъюгацией. Всего известно 7500 видов. Большинство инфузорий – свободно живущие морские и пресноводные простейшие. Реже среди них встречаются симбионты и паразиты различных животных.

Инфузории – высокоорганизованные простейшие с наиболее сложной системой органелл (рис. 35). Клетка инфузорий покрыта пелликулой, обеспечивающей постоянство формы тела. Пелликула состоит из плазматической мембраны и уплотненного периферического слоя цитоплазмы, в котором располагаются в мозаичном порядке особые мешочки – альвеолы (рис. 36). Под пелликулой располагается эктоплазма, в которую погружены многие другие органеллы. Прежде всего это кинетосомы – базальные тельца ресничек. От базальных телец отходят три корневые структуры: кинетодесма и два пучка микротрубочек. Они обеспечивают синхронность веслообразных движений ресничек. Совокупность пелликулы и эктоплазмы со всеми структурами образует опорный комплекс – кортекс клетки инфузории. При помощи электронной микроскопии удалось получить трехмерные реконструкции кортекса инфузорий. Структуры кортекса видоспецифичны и используются в систематике.



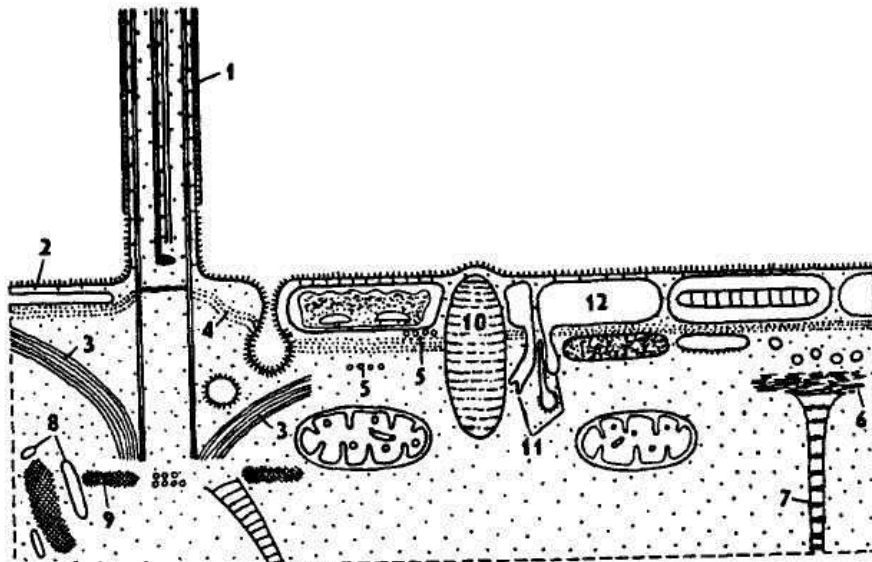
*Рис. 35. Инфузория-туфелька Paramecium caudatum*  
(по Полянскому и Стрелкову):

1 – реснички, 2 – пищеварительные вакуоли, 3 – микронуклеус, 4 – рот, 5 – глотка, 6 – порошица, 7 – сократительная вакуоль (центральный резервуар и приводящие каналы), 8 – макронуклеус, 9 – трихоцисты

Реснички инфузорий имеют сходное строение со жгутиками. В центре реснички имеются две микротрубочки (фибриллы) и девять двойных групп микротрубочек по периферии: в кинетосоме центральные фибриллы исчезают, а периферические становятся тройными. Ресничный аппарат у инфузорий разнообразен. Реснички могут склеиваться в пучки – цирры, в пластинки – мембранеллы или мембраны. Особо сложный ресничный аппарат около рта. В зависимости от образа жизни инфузорий их форма тела и адаптации ресничного аппарата сильно варьируют. Многие плавающие инфузории имеют обтекаемую форму тела и равномерное распределение ресничек (инфузория-туфелька – *Paramecium*). Сидящие и прикрепляющиеся ин-

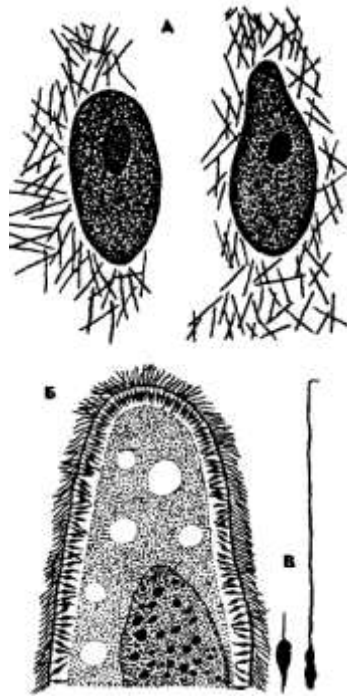


фузории нередко имеют форму трубы, колокольчика. На расширенном конце тела около рта обычно располагаются длинные реснички или мембранеллы (сувойка – *Vorticella*, трубач – *Stentor*). Ползающие инфузории уплощены и снабжены особыми «ножками» – циррами (стилонихия – *Stylonichia*).



*Рис. 36. Структурные элементы в кортексе инфузорий (по Хаусману):*  
 1 – ресничка, 2 – мембрана, 3 – микротрубочки, 4 – эктоплазма, 5 – рибосомы,  
 6 – чехол из филаментов, 7 – кинетодесы, 8 – цистерны, 9 – чехол,  
 10 – трихоцисты, 11 – альвеолоцисты, 12 – альвеолы

В эктоплазме инфузорий могут находиться сократительные волоконца – мионемы или защитные органеллы – трихоцисты (рис. 37), которые при раздражении «выстреливают» и превращаются в упругую нить. Выстреливание множества трихоцист способно поразить врага из микромира, оказывая парализующее действие.



*Рис. 37. Трихоцисты инфузории-туфельки (по Натали):  
 А – выстреливание трихоцист при воздействии на инфузорию раствором синьки с уксусной кислотой, Б – трихоцисты в эктоплазме инфузории,  
 В – трихоцисты в покое и после выстреливания*

У многих инфузорий имеется сложная система органелл пищеварения. Рот нередко расположен во впадине тела – воронке (перистом), окруженной длинными ресничками, или мембранеллами. При помощи ресничек пища загоняется в рот (*цитостом*). Нередко рот ведет в длинную глотку (*цитофаринкс*), погруженную в эндоплазму. Пищевые комочки, попавшие в эндоплазму, тотчас же окружаются мелкими пузырьками – везикулами с ферментами, что способствует образованию пищеварительных вакуолей. В начале пищеварения в вакуолях образуется кислая среда, а на последующих фазах – щелочная, что аналогично процессам пищеварения у высших животных. Непереваренные частицы выбрасываются из клетки в определенном месте – порошице (*цитопрокт*) (рис. 35). Некоторые хищные инфузории обладают ротовым «хоботком», прокалывающим покровы одноклеточной жертвы (*Didinium*).

У пресноводных инфузорий имеются сократительные вакуоли – органеллы осморегуляции и выделения. Иногда сократительные ва-

куоли образуют сложную систему. Так, у инфузории-туфельки две сократительные вакуоли с 5-7 приводящими каналами каждая. Вначале избыток жидкости собирается в лучеобразные каналы, а из них выпрыскивается в центральную вакуоль, представляющую собой резервуар, из которого затем выталкивается наружу.

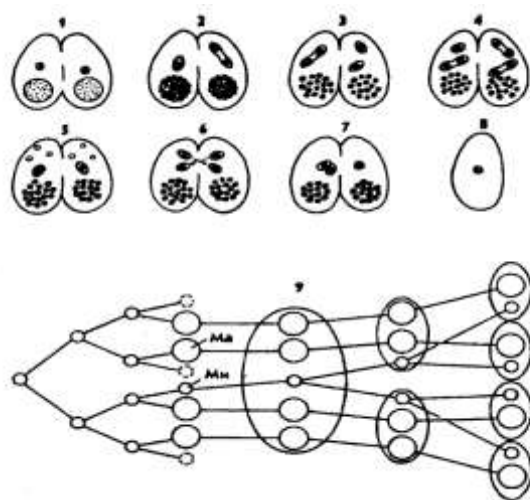
В эндоплазме инфузорий расположен ядерный аппарат, им свойствен ядерный дуализм. Крупные ядра – макронуклеусы регулируют клеточный метаболизм, а мелкие ядра – микронуклеусы участвуют в половом процессе. В простейшем случае, как у инфузории-туфельки, имеется один бобовидный макронуклеус и маленькое ядро-микронуклеус (рис. 35). А, например, у трубача (*Stentor*) несколько макро- и микронуклеусов. Макронуклеусы богаты ДНК и обладают высокой плоидностью, в отличие от диплоидного микронуклеуса. В макронуклеусах происходит синтез РНК. ДНК макронуклеуса способна и к репликации. В микронуклеусах же происходит лишь репликация ДНК перед делением, а синтез РНК не осуществляется.

*Размножение.* Инфузории размножаются бесполым путем – делением клетки надвое в поперечном направлении, причем ядро делится митотически. Половой процесс – конъюгация, не сопровождается размножением, то есть увеличением числа особей. *Конъюгация* – особая уникальная форма полового процесса, свойственная только инфузориям. При конъюгации инфузории попарно соединяются и обмениваются в результате миграции ядрами (рис. 38). Перед конъюгацией в каждой особи макронуклеус распадается, а микронуклеус мейотически делится, образуя четыре гаплоидных ядра, из которых три рассасываются, а оставшееся ядро митотически делится еще на два. Одно из этих ядер – стационарное – остается в клетке, а другое – мигрирующее – переходит в другую особь. После обмена мигрирующими ядрами происходит слияние стационарного ядра с «чужим» мигрирующим ядром с образованием диплоидного ядра – синкариона. Затем особи расходятся. Из синкариона в каждой клетке формируется макронуклеус и микронуклеус. *В результате конъюгации образуется*

ядро двойственной природы с измененным генотипом, что обеспечивает большую пластичность организма. В некоторых случаях происходит ядерная реорганизация без конъюгации. В этом случае в одной особи образуются стационарное и миграционное ядра, которые потом сливаются. А затем из этого ядра образуется макро- и микронуклеус. Такой процесс называется *автогамией*. При этом ядро не получает двойственной наследственности, однако при мейозе обычно всегда происходят геномные мутации, что приводит к возникновению измененного генотипа.

Образование макро- и микронуклеуса из синкариона происходит следующим образом. Синкарион митотически делится 1-2 или 3 раза, и часть ядер преобразуется в макро-, другая – в микронуклеусы. В макронуклеусах идет повторная репликация молекул ДНК и происходит повышение ploидности, при этом масса ядер возрастает. Многоядерная инфузория делится с распределением ядер и дополнительным делением микронуклеусов.

На рисунке 38 показана схема формирования ядерного аппарата инфузорий из синкариона.



*Рис. 38. Конъюгация у инфузорий (по Хаусману):*

1 – соединение конъюгантов, 2-4 – деление микронуклеуса на четыре ядра, 5 – редукция трех ядер из четырех, 6 – деление оставшегося ядра на стационарное и мигрирующее ядро и обмен мигрирующими ядрами, 7 – слияние ядер и образование синкариона, 8 – расхождение конъюгантов, 9 – реорганизация ядерного аппарата при делении клеток после конъюгации; *Ma* – макронуклеус, *Mи* – микронуклеус

*Классификация инфузорий.* В настоящее время существует несколько систем этого многочисленного типа простейших. Обычно при подразделении типа на классы используют особенности ротового аппарата, но эту точку зрения разделяют не все протозоологи. Значительно большей популярностью пользуется система инфузорий, базирующаяся на структуре ресничного аппарата всего тела, в том числе и окологротового. Воспользуемся этой традиционной системой инфузорий.

Инфузории делятся на два класса: класс Ресничные инфузории (Ciliata) и класс Сосущие инфузории (Suctoria). Представители ресничных инфузорий обладают ресничками на протяжении всех фаз развития, а сосущие – лишены ресничек на большей части жизненного цикла, и только на ранних фазах развития дочерняя клетка – «бродажка» снабжена ресничками.

### **8.1. Класс Ресничные инфузории (Ciliata)**

Класс ресничных, центральный, наиболее многочисленный класс инфузорий, который включает около 20 отрядов, относящихся к трем подклассам. Рассмотрим некоторые из них.

#### ***8.1.1. Подкласс Равноресничные инфузории (Holotricha)***

Тело равноресничных равномерно покрыто ресничками равной длины. Около рта, как правило, мембранелл нет.

**Отряд *Gymnostomatida*** характеризуется расположением рта на переднем конце клетки или сбоку. Это, в основном, хищные инфузории, и у многих из них хорошо развит палочковый аппарат в цитоплазме около рта, который способствует прободению клетки жертвы. Представителями этого отряда являются хищная инфузория *Didinium* с двумя поясками ресничек и вершинным положением рта, а также *Dileptus* с щупальцевым отростком на переднем конце и с боковым положением рта (рис. 39). *Didinium* нападает на инфузорию-туфельку, прокалывает ее выступающим ротовым конусом с палоч-

ным аппаратом из фибрилл. *Dileptus* загоняет пищу в рот при помощи длинного переднего отростка.

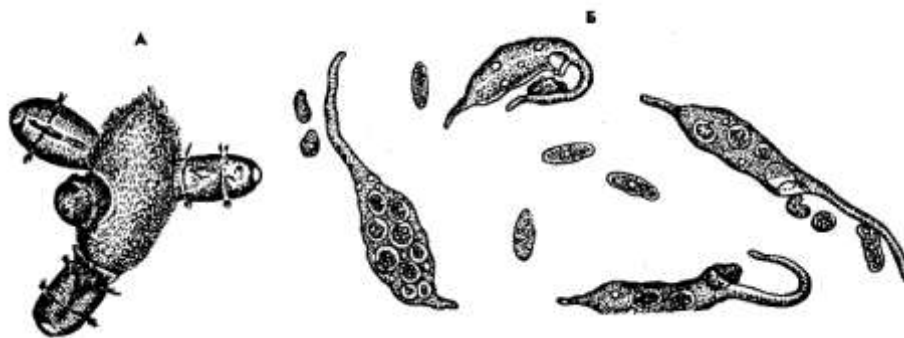


Рис. 39. Хищные равноресничные инфузории:  
А – *Didinium nasutum* поедают инфузорию (по Гессе),  
Б – *Dileptus* заглатывают инфузорий

**Отряд *Trichostomatida*** – свободноживущие и паразитические формы, питающиеся бактериями. Это тоже равноресничные инфузории, но в отличие от предыдущего отряда у них рот располагается в углублении тела (вестибулюме), окруженном ресничками, при помощи которых загоняется пища. У человека и свиней в кишечнике встречается паразитический вид этого отряда *Balantidium coli*. Хотя эта инфузория в основном питается содержимым кишечника, но может также разрушать слизистую кишечника, вызывая болезнь – балантидиоз. Заражение происходит путем попадания в кишечник цист балантидия.

**Отряд *Hymenostomatida*** – наиболее многочисленный по числу видов. Большинство видов отряда – свободно живущие, например инфузория-туфелька (*Paramecium caudatum*). Реже встречаются паразитические виды, как *Ichthyophthirius* – паразит рыб. Для этого отряда характерно наличие ротовой воронки – *перистома*, окруженной с одной стороны длинной мембраной, напротив которой на другой стороне расположены три мембранеллы.

### 8.1.2. Подкласс Кругоресничные инфузории (*Peritricha*)

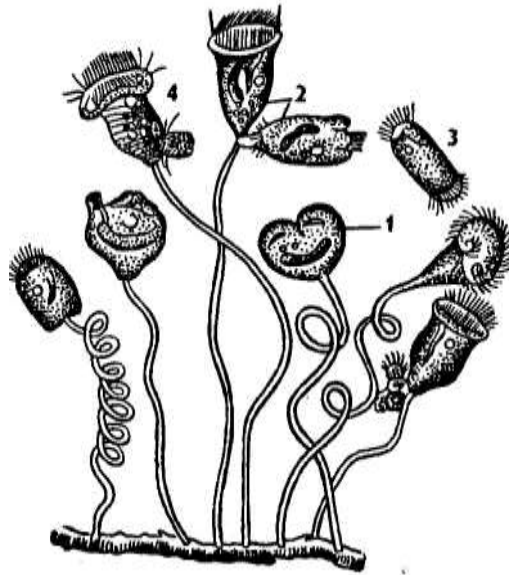


Рис. 40. Кругоресничные инфузории сувойки *Vorticella* (по Натали):  
1, 2 – размножение делением, 3 – отделение «бродяжки», 4 – конъюгация

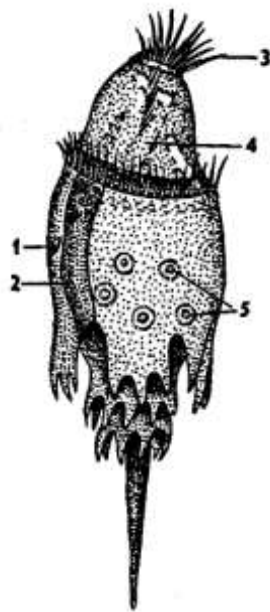
Реснички у кругоресничных располагаются только вокруг ротовой воронки, образуя левозакрученную спираль. К этому подклассу относится одноименный отряд Peritrichida. Большинство видов этого отряда ведут прикрепленный образ жизни. Типичный представитель – сувойка (*Vorticella*) (рис. 40), имеющая длинный сократимый стебелек, в котором проходит пучок мионем. При сворачивании стебелька спиралью сувойка мгновенно спасается от опасности. Некоторые перитрихи живут в домиках, другие образуют колонии (*Zoothamnium*), имеющие вид пальмы.

### 8.1.3. Подкласс Спиральноресничные инфузории (*Spirotricha*)

У спиральноресничных спиральная полоса мембранелл, ведущая ко рту, закручена вправо. Питаются, загоняя пищу в рот током воды, создаваемым окологротовыми мембранеллами.

**Отряд *Entodiniomorpha*** включает инфузорий, обитающих в рубце жвачных животных. Для них характерно наличие кутикуляр-

ных пластинок, отростков на теле (рис. 41). Они питаются клетчаткой и бактериями. Эти полезные симбионты не только способствуют перевариванию клетчатки, но и сами служат источником дополнительного белкового питания для жвачных животных, так как темпы размножения энтодиниоморф велики и их биомасса быстро восстанавливается. Отечественный протозоолог В. А. Догель детально изучил энтодиниоморф и раскрыл сущность их симбиоза со жвачными животными.



*Рис. 41. Инфузория из отряда Entodiniomorpha из рубца жвачных животных (по Догелю):*

*1 – микронуклеус, 2 – макронуклеус, 3 – околоротовые мембранеллы, 4 – глотка, 5 – сократительные вакуоли*

**Отряд Разноресничные (*Heterotrichida*)** характеризуется двумя типами ресничек: мелкими, покрывающими все тело, и крупными мембранеллами в околоротовой области. К крупным представителям отряда относятся свободноплавающие пресноводные инфузории: трубач (*Stentor*) и спиростомум (*Spirostomum*), бурсария (*Bursaria*), размеры которых могут достигать 1-2 мм в длину. У них макронуклеус четковидный, состоящий из десятка и более ядер. Макронуклеус сопровождает много микронуклеусов (рис. 42).



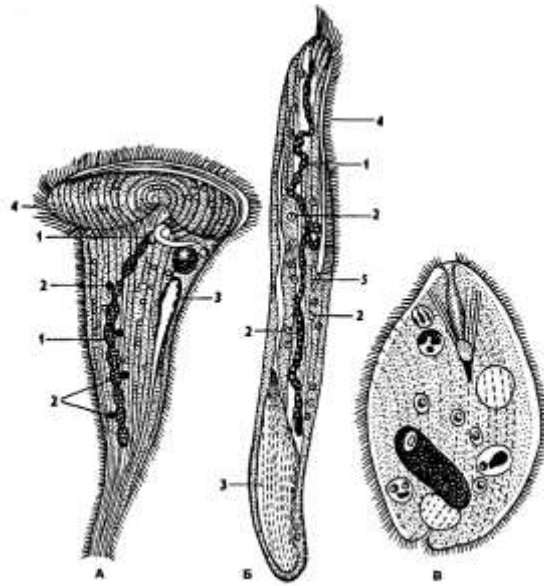


Рис. 42. Спиральноресничные инфузории (из Натали):  
 А – *Stentor polymorphic*, Б – *Spirostomum ambiguum*, В – равноресничная инфузория *Balanthidium coli*; 1 – макронуклеус, 2 – микронуклеус, 3 – приводящий канал и сократительная вакуоль, 4 – мембранеллы, 5 – глотка

**Отряд Брюхоресничные (*Hypotricha*).** Отличаются уплощенной формой тела и наличием крупных цирр на нижней поверхности тела.

При помощи цирр хипотрихи могут передвигаться по субстрату. К ним относятся *Stylonichia*, *Oxytricha* (рис. 43).

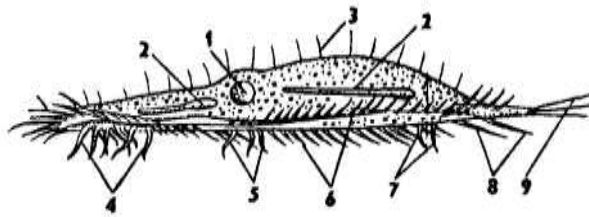
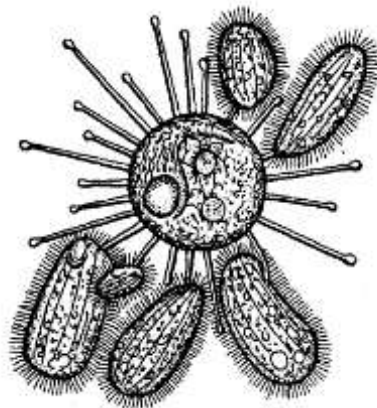


Рис. 43. Инфузория стилонихия *Stylonichia*, вид сбоку (по Бючли):  
 1 – сократительная вакуоль, 2 – приводящие каналы, 3 – спинные «щетинки», 4 – околоротовые мембранеллы, 5-7 – цирры, 8, 9 – хвостовые «щетинки»

**Отряд Малоресничные (*Oligotricha*)** включает множество видов из морского планктона. У них имеются только околоротовые реснички. Некоторые виды выделяют тонкостенную раковину.

## 8.2. Класс Сосущие инфузории (Suctoriu)

Представители сосущих инфузорий не имеют ресничек, рта и околоротовой воронки. Они имеют шаровидное тело с радиальными щупальцами, иногда разветвленными. Они прикрепляются к субстрату при помощи ножки. Внутри клетки имеется макро- и микронуклеус. Щупальца представляют собой ловчий аппарат. Суктории ловят других более мелких инфузорий, например туфелек. Внутри щупалец проходит канал, а на вершине выделяется липкая капля секрета. Проплывающие инфузории, задев щупальца суктории, прилипают к ним. Содержимое жертвы по каналам щупалец перетекает в эндоплазму суктории, где и переваривается. Представителями суктории могут служить *Sphaerophrya*, *Dendrocometes* (рис. 44).



*Рис. 44. Сосущая инфузория Sphaerophrya, всасывающая щупальцами несколько ресничных инфузорий (по Дюфлейну)*

Происхождение Suctoria от Ciliata подтверждается общностью их организации. Им свойствен ядерный дуализм и процесс конъюгации. При бесполом размножении суктории отпочковывается маленькая дочерняя особь – бродяжка, покрытая ресничками. В дальнейшем она теряет реснички и превращается в сукторию со щупальцами. Это еще одно онтогенетическое доказательство родства сосущих инфузорий с ресничными.

### 8.3. Вопросы для самоконтроля

1. Дайте общую характеристику морфофизиологического строения инфузорий как наиболее дифференцированных и высокоорганизованных простейших
2. Каково физиологическое значение конъюгации?
3. Что такое автогамия и каково ее эволюционное значение?
4. Дайте характеристику подкласса Равноресничные – Holotricha. Назовите важнейшие отряды и их укажите их место в системе простейших.
5. Дайте характеристику подкласса Спиральноресничные – Spirotricha. Назовите важнейшие отряды и их укажите их место в системе простейших.
6. Дайте характеристику подкласса Кругоресничные – Peritricha. Назовите важнейшие отряды и их укажите их место в системе простейших.
7. Каковы особенности строения представителей класса Сосущие инфузории?
8. Охарактеризуйте основные теории происхождения инфузории.

### 9. ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ

В целях повышения самостоятельности и активности студентов при освоении курса зоологии беспозвоночных планируются лабораторно-практические занятия.

На лабораторных занятиях студенты изучают живых или фиксированных животных – представителей различных систематических групп. На наглядных примерах изучают особенности строения и характерные черты животных, рассматриваемых на лекционных курсах. Лабораторные занятия наполняют изучаемую дисциплину фактическим материалом и способствуют выработке глубоких и прочных знаний. Кроме того, студенты знакомятся с техническими приемами

работы с животными и получают целый ряд навыков, необходимых для дальнейшей профессиональной деятельности. Знания фактического материала по зоологии являются фундаментом, на котором в дальнейшем обосновываются закономерности общебиологического характера.

Объектами изучения являются животные, которые прочно вошли в практику лабораторно-практических занятий в высших учебных заведениях. Однако в зависимости от конкретных условий материального обеспечения лаборатории в структуру работ могут быть внесены изменения по объектам изучения.

Приступая к работе, следует прочесть задание, и, только уяснив ход работы, начинать его выполнение.

Применяемые на лабораторно-практических занятиях способы изучения животных различны и определяются как природой изучаемого животного, так и тем, каким учебным материалом располагает кафедра.

### **9.1. Микроскоп: его устройство и использование**

Микроскоп состоит из трех основных частей:

1. Механическое устройство, включающее в себя штатив, предметный столик, кремальеру (макровинт), микрометрический винт, тубус и револьвер.

Нижняя часть штатива придает микроскопу устойчивость, а его колонка служит держателем для всех остальных частей прибора. К колонке прикреплен и предметный столик, на котором располагают объект изучения. Подвижная пластинка столика может передвигаться в двух взаимно перпендикулярных направлениях, что дает возможность рассмотреть разные участки препарата.

2. Осветительное устройство. В него входит двухстороннее зеркальце (или лампа накаливания), диафрагма и конденсор.

Собирая лучи, идущие от источника освещения, вогнутое зеркало отражает их в виде более или менее узкого пучка лучей, который

через отверстие в центре столика направляется на объект. При наличии в микроскопе лампы накаливания вместо зеркала свет подается на изучаемый объект с максимальной интенсивностью и общее освещение лаборатории не влияет на световой поток в микроскопе.

С помощью диафрагмы меняется площадь поперечного сечения световых лучей. Чем меньше отверстие диафрагмы, тем меньше сечение светового пучка. Этим достигается большая резкость изображения предмета. Дополнительным устройством служит конденсор – это система линз, которая собирает рассеивающиеся световые лучи в пучок с меньшим поперечным сечением.

3. Оптическая система микроскопа состоит из окуляра, объектива и связывающего их тубуса (трубки). Окуляр в виде короткой цилиндрической трубки вставлен в верхнее отверстие тубуса; в трубку окуляра вмонтированы линзы. Объектив, также состоящий из нескольких линз, ввинчен в нижний конец тубуса. В учебном микроскопе чаще всего используются два вида объективов: для малого увеличения (в 10 раз) и для большого увеличения (в 40 раз). При необходимости сменить объектив пользуются револьвером – вогнутой металлической пластинкой, в которую они ввинчены.

Порядок работы с микроскопом:

1. Поставить микроскоп в рабочее положение: колонкой к себе и столиком от себя, край штатива от края стола на 7-10 см (в процессе работы микроскоп с места не сдвигать).

2. Пользуясь кремальерой и глядя на объектив сбоку, опустить или поднять тубус (в некоторых моделях – предметный столик) так, чтобы объектив малого увеличения (x10) находился над столиком микроскопа примерно на 1 см.

3. Осветить поле зрения: направить зеркальце вогнутой стороной к источнику света, добиваясь яркого и ровного освещения. В микроскопах с лампой накаливания поле зрения освещено всегда, при помощи диафрагмы установить необходимую интенсивность освещения.

4. Наблюдения за объектом начинать при малом увеличении: ознакомиться с препаратом в целом. После этого выбрать наиболее показательный участок.

5. Навести на резкость, вращая в противоположных направлениях ручку кремальеры.

6. При необходимости рассмотрения объекта на большом увеличении ( $\times 40$ ) перевести револьвер на объектив большого увеличения так, чтобы он пришелся против отверстия в столике микроскопа. Наведение на резкость в этом случае осуществляется только при помощи микровинта, который осторожно вращается в одну и в другую сторону, но не более чем на два оборота. Длительным вращением микровинта в одном направлении можно вывести из строя эту часть микроскопа.

7. После окончания работы осторожно перевести револьвер на малое увеличение и только после этого снять препарат с предметного столика!

## **9.2. Работа с микроскопическими препаратами**

В зависимости от способа приготовления микропрепараты подразделяют на временные и постоянные.

Временные микропрепараты готовятся, как правило, в ходе занятия и используются лишь на этом же занятии. Простейшие просматриваются в живом виде, особенно свободно живущие формы, которые легко культивируются в лаборатории. Для приготовления временных микропрепаратов необходимы предметные стекла, покровные стекла, пипетки. Иногда возникает необходимость в использовании специальных реактивов. Изучение происходит при помощи лупы или микроскопа.

Например, каплю, культуры микроскопических животных переносят пипеткой на предметное стекло и накрывают покровным стеклом, руководствуясь следующим: покровное стекло прижимают од-

ной гранью к предметному стеклу и медленно, держа за боковые грани, опускают. После этого препарат готов к работе.

Постоянные микропрепараты готовятся заранее сотрудниками кафедры или используются препараты, изготовленные на специальных предприятиях. В обоих случаях применяются многообразные и сложные технологии, описанные в специальных пособиях. Такие препараты используются на занятиях многократно.

### **9.3. Изучение живых объектов**

При исследовании живых объектов особенно важно подобрать не только увеличение, но и освещение. Это объясняется тем, что живые ткани многих животных прозрачны и отдельные их компоненты мало отличаются друг от друга по коэффициенту светопреломления. В связи с этим часто прибегают к частичному затемнению поля зрения при помощи диафрагмы или опускания осветителя. Иногда рассматривают живые объекты или детали их строения не в проходящем, а в падающем свете.

Серьезным препятствием для изучения многих живых объектов является их подвижность (инфузории, коловратки и др.). Для преодоления этого прибегают к различным методам. Чаще всего осторожно придавливают объект между покровным и предметным стеклом, отсасывая жидкость фильтровальной бумагой. При рассмотрении очень подвижных объектов (особенно инфузорий) используют следующий прием: на предметном стекле в капле жидкости с изучаемым объектом препаровальной иглой расщипывается на отдельные волокна маленький кусочек гигроскопической ваты, после чего препарат покрывается покровным стеклом. Благодаря тигмотаксису мелкие животные как бы прилипают к волокнам ваты, оставаясь некоторое время неподвижными.

Для замедления движения инфузорий и других мелких двигающихся при помощи ресничек животных в каплю воды добавляют раствор вишневого клея или чистого гуммиарабика, иногда для этих це-

лей используют глицерин. В вязкой среде движения животного замедляются. Неудобство этого метода заключается в некоторой деформации тела животного, поэтому используемый раствор не должен быть очень густым.

В некоторых случаях, в основном это касается водных животных, прибегают к анестезии. Например, анестезия высокой температурой, которая применяется к некоторым простейшим (объект осторожно нагревают до 30-35°C), при этом движение прекращается, но разрушения еще не происходит. Для анестезии применяется и целый ряд химических веществ: хлоралгидрат, серноокислый магний, слабые растворы спирта (10-15%). Анестезирующие вещества добавляют в среду с животными постепенно в виде капель крепкого раствора или кристаллов.

При изучении мелких, нежных объектов, для того чтобы их не раздавить покровным стеклом, делают небольшие восковые или пластилиновые ножки. Для этого углами покровного стекла осторожно царапают размягченные заранее воск или пластилин, благодаря чему на четырех углах стекла и образуются «ножки».

#### **9.4. Фиксация объектов изучения**

Кроме живого материала в большинстве случаев при изучении зоологических объектов используются фиксированные препараты. Фиксирование животных преследует основную цель – быстро умертвить животное, не вызвав значительных нарушений анатомических и гистологических структур.

В состав фиксирующих жидкостей входят сильнодействующие на живую протоплазму вещества, достаточно быстро проникающие в ткани объекта. Обычными компонентами фиксаторов являются растворы сулемы, пикриновой и хромовой кислоты, а также формалин, спирт, уксусная кислота и некоторые соли. Продолжительность про-



цесса фиксирования варьирует в зависимости от объекта и состава жидкости в широких пределах.

В состав фиксирующих жидкостей входят некоторые ядовитые вещества. Поэтому необходимо строго соблюдать все установленные правила безопасности (инструктаж по технике безопасности проводится перед началом курса малого практикума преподавателем или заведующим лабораторией).

Наиболее часто для фиксирования используются консервирующие жидкости. Обычно применяется 4% раствор формалина, который готовят разбавлением 40% раствора формальдегида в 10 раз. Непосредственно в формалине можно и хранить объект.

Абсолютный (100%) спирт хорошо фиксирует небольшие объекты. Часто используют также 96% спирты. Недостатком спиртовой фиксации служит сильное сморщивание объектов, из-за сильного обезвоживания.

При гистологическом изучении животных широко применяется смесь спирта и формалина, которая используется для начальной фиксации.

## **9.5. Вскрытие объектов изучения**

Вскрытию подлежат крупные беспозвоночные животные при изучении их внутренней организации.

Все вскрытия производятся в препаровальной ванночке под водой, если только не оговариваются особо другие методы. Дно препаровальной ванночки состоит из восковой массы. При вскрытии следует соблюдать следующие правила.

1. Орган или животное, подлежащее вскрытию, прочно прикрепляют ко дну ванночки булавками, которые следует втыкать в самые плотные части препарата, наиболее удаленные от препарируемого места. Булавки вкалываются под углом  $45^\circ$  к поверхности ванночки.

2. Вскрытие не следует производить под грязной водой. Если вода становится мутной, то объект необходимо промыть под слабой струей воды и сменить воду в ванночке.

3. Не следует ничего отрезать и удалять без надобности. Удаляются после внимательного рассмотрения только те части и органы, которые мешают дальнейшему вскрытию или исследованию.

4. Инструменты, применявшиеся для исследований, следует тщательно обтереть и обсушить, а сочленение ножниц смазать любым техническим маслом.

### **9.6. Зарисовка изучаемых объектов**

Особое внимание при прохождении зоологического практикума уделяется рисованию изучаемых объектов. Только рисуя объект, можно правильно понять и основательно его изучить. В процессе рисования внимание фиксируется на тех деталях, которые ускользают при простом просмотре препарата.

Приступая к зарисовке объекта, следует иметь в виду, что морфологический рисунок представляет собой рисунок технический, которому может научиться каждый. В ходе выполнения такого рисунка особое внимание уделяется общей форме изучаемого объекта, форме и размерам его отдельных частей. Важно, чтобы на рисунке эти параметры соответствовали изучаемому препарату (возможно выполнение рисунка в масштабе), а не повторяли книжные схемы.

Лучше всего начинать рисунок с зарисовки общего контура объекта, затем, внимательно рассмотрев все видимые детали его строения, поочередно врисовывать их в общий контур, следя за соответствием их формы, размеров и положения относительно общих параметров и относительно друг друга.

Рисунки выполняют на плотной и гладкой бумаге, хорошо выдерживающей стирание резинкой. Рисунки лучше делать карандашом, а подписывать ручкой. Все детали, имеющиеся на рисунке, обозначают цифрами, а затем делают необходимые подписи.

В рисунках, изображающих внешнюю морфологию животных или картину вскрытия, основное внимание следует обращать на точность и четкость контуров. Накладка теней и раскрашивание имеет второстепенное значение, и без них можно обойтись.

## 9.7. Лабораторные работы

### *Лабораторная работа 1 (2 ч)*

*Тема:* Подцарство Простейшие. Тип Саркомастигофора.

Подтип Саркодовые.

*Цель:*

- изучить многообразие свободноживущих саркодовых и их адаптацию к среде обитания;
- изучить их значение в природе и жизни человека.

*Оборудование:* микроскоп и предметы микроскопирования, водная культура с простейшими, таблица «Многообразие Простейших», мультимедиа сопровождение.

*Литература для самоподготовки:*

Беклемишев, К. В. Зоология беспозвоночных / К. В. Беклемишев. – С. 4-23.

Буруковский, Р. Н. Зоология беспозвоночных. Часть 1. Простейшие / Р. Н. Буруковский. – С. 21-53, 115-140.

Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – С. 22-51. Рис. 1(Б), 9 (1, 3, 17), 10, 12, 20 (А), 22, 23 (Б), 35.;

Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – С. 40-64.

*Задание:*

I. Рассмотреть на малом (x10) и большом (x40) увеличении микроскопа препараты амебы-протей, дифлюгии, арцеллы, фораминифер и солнечников.

II. Зарисовать:

1. Амёба proteus. а) особенности внешней морфологии и характер движения амебы (временный препарат – живая культура); б) осо-

бенности внешней морфологии и детали внутреннего строения амёбы (постоянный препарат).

2. *Difflugia periformes*. Особенности внешней морфологии дифлюгии (временный и постоянный препараты).

3. *Arcella vulgaris*. Морфология раковины арцеллы (временный препарат, мультимедиа сопровождение).

4. Особенности внешней морфологии различных раковин Foraminifera (временный препарат, мультимедиа сопровождение).

5. Особенности внешней морфологии представителя Heliozoa (мультимедиа сопровождение).

### III. Ответить на вопросы:

1. Дать таксономическую характеристику саркодовых, их место в общей системе простейших.

2. Охарактеризовать саркодовый (амебоидный) тип организации простейших на примере *Amoeba proteus* (форма тела, два слоя протоплазмы, наличие и функции вакуолей, характер пищеварения, экскреции, осморегуляции, движение (псевдоподии, их типы), строение и функции ядра).

3. Рассмотреть возникновение и усложнение скелета у саркодовых. Особенности образования и строение скелета у представителей основных групп саркодовых: раковинные амёбы (*Difflugia periformis*, *Arcella vulgaris*), фораминиферы, лучевики и солнечники. Наружный и внутренний скелет.

4. Дать характеристику полового и бесполого размножения. Понятие жизненного цикла. Каковы типы жизненных циклов у простейших, их представленность в разных таксономических группах саркодовых?

IV. Раскрыть основные термины: пелликула, сократительная вакуоль, аутотрофное, гетеротрофное, анимальное, сапротрофное, миксотрофное питание, инкрустированная раковина, агамонт, метагенез.

### *Ход работ:*

1. Из капли живой культуры изготовить временный препарат. Так как объект очень нежный, покровное стекло можно снабдить

«ножками». Под микроскопом при малом увеличении отыскать комочки, сходные с амебой, и перевести на большое увеличение. Некоторое время, не допуская толчков и сотрясений препарата, спокойно понаблюдать за амебой.

Особенно отчетливо ее контуры и отдельные структуры видны в затемненном поле микроскопа, для чего нужно опустить осветительную систему под столиком микроскопа.

Зарисовать контуры тела амебы на двух – трех последовательных стадиях изменения ее формы. Рассмотреть экто- и эндоплазму, отметив различия в их консистенции на рисунке. Проследить процесс образования псевдоподий, зарисовать их, учитывая количество и форму. Если позволяет время, попробовать найти пищеварительную и сократительную вакуоли, которые будут различаться по форме и местоположению в клетке (сократительная вакуоль более прозрачна по сравнению с пищеварительной и, как правило, больше ее по размерам).

Ядро у живой амебы выражено неясно. Поэтому его рассматривают на постоянном окрашенном препарате, где хорошо видна его дисковидная форма.

2. Из капли живой культуры изготовить временный препарат для изучения морфологии раковинных корненожек – дифлюгии (*Difflugia periformes*) и арцеллы (*Arcella vulgaris*). Раковина дифлюгии имеет грушевидную форму, обычно с легким заострением на вершине. Суженная часть раковины – ее основание, там расположено устье. Часто на живых препаратах хорошо видно ядро (в виде прозрачного пузырька с более темным кариозом внутри).

Раковина арцеллы дисковидная. Устье открывается наружу в центре вогнутой стороны. Наружу через устье высовываются немногочисленные лопастные закругленные на концах псевдоподии. Чаще всего на временных препаратах раковина живых арцелл видна сверху, поэтому она имеет вид круга с отверстием внутри. Это объясняется

прозрачностью раковины, что позволяет рассмотреть сквозь нее округлое устье.

### 3. Строение раковины фораминифер.

Для ознакомления с раковинами фораминифер морской песок распределяют тонким слоем на предметном стекле; покровное стекло – с пластилиновыми ножками; рассматривать под микроскопом при малом увеличении на черном фоне в падающем свете. При наличии постоянных препаратов многокамерных фораминифер рассмотреть строение раковины под лупой или биноклем.

## *Лабораторная работа 2 (2 ч)*

*Тема:* Подцарство Простейшие. Тип Саркомастигофора. Подтип Жгутиковые

*Цель:*

– изучить многообразие жгутиковых и их адаптацию к среде обитания;

– изучить их значение в природе и жизни человека;

*Оборудование:* микроскоп и предметы микроскопирования, водная культура с простейшими, таблица «Многообразие Простейших», мультимедиа сопровождение.

*Литература для самоподготовки:*

Беклемишев, К. В. Зоология беспозвоночных / К. В. Беклемишев. – С. 15-23.

Буруковский, Р. Н. Зоология беспозвоночных. Часть 1. Простейшие / Р. Н. Буруковский. – С. 21-53, 115-140.

Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – С. 36-51. Рис. 20 (А), 22, 23(Б), 35, нарисовать схему жизненного цикла представителей рода *Trypanosoma* и *Leishmania*.

Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – С. 40-64.

*Задание:*

I. Рассмотреть на малом (x10) и большом (x40) увеличении микроскопа препараты *Euglena viridis*. *Leishmania tropica*. *Trypanosoma* sp.

## II. Зарисовать:

1. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения *Euglena viridis*.

2. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения *Leishmania tropica*.

3. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения *Trypanosoma* sp.

## III. Ответить на вопросы:

1. Дать таксономическую характеристику жгутиковых.

2. Охарактеризовать жгутиковый (монадный) тип организации простейших на примере эвглены (*Euglena viridis*) (пелликула, жгутик, хроматофоры, стигма, ядро и т.д.).

3. Раскрыть особенности строения трипаносом (р. *Trypanosoma*) (кинетопласт, его функции). Жизненный цикл (тип жизненного цикла, модификация жгутика в ходе жизненного цикла, классификация морфологических форм трипаносоматид). Вызываемые заболевания, переносчики, хозяева, локализация в организме человека. В каких странах они встречаются?

4. Каковы особенности строения лейшманий (р. *Leishmania*)? Жизненный цикл. Какие основные болезни вызываются лейшманиями? Кто служит переносчиком и первоначальным хозяином? В каких странах они встречаются?

5. Назовите отличительные черты организации многоядерных жгутиконосцев на примере лямблии. В чем заключается специфика жизненного цикла? Каковы причины возникновения многоядерности?

6. Колониальность у жгутиковых и ее значение.

IV. Раскрыть основные термины: кинетосома, кинетопласт, стигма, палинтомия, монотомия, изогамия, анизогамия, природная очаговость, трансмиссивные болезни, организмы-носители, инвазия, инфекция, патогенность, вирулентность.

## *Ход работы:*

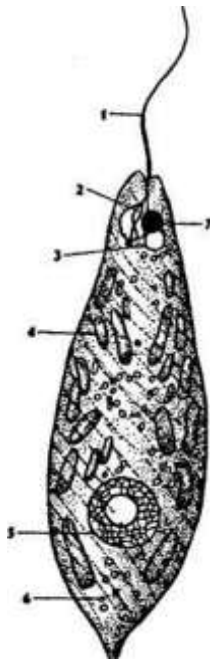
1. Приготовить временный микропрепарат с живыми эвгленами. Проследить за движением эвглен. Найти в поле зрения небольшое

скопление эвглен, после чего перевести окуляр микроскопа на большое увеличение. Для снижения двигательной активности животных можно использовать слегка подогретый 3% раствор желатина, жидкость при этом становится более плотной, и движение эвглен замедляется. Так как при движении жгутик обнаруживается с трудом, лучше рассмотреть его на фиксированных животных. Для этого на покровное стекло (рядом с предметным) следует поместить каплю йодного раствора (1 грамм кристаллического йода в 100 мл 1% раствора йодистого калия; при использовании он разбавляется водой вдвое). Эвглен можно фиксировать также 96% спиртовым раствором. После такой фиксации каплю с эвгленами помещают на предметное стекло до полного высыхания, после чего без помощи покровного стекла рассматривают на большом увеличении.

При отсутствии живой культуры рассматривают постоянные окрашенные препараты с эвгленой, используя большое увеличение микроскопа.

Выполняя рисунок, следует обратить особое внимание на веретеновидную форму тела эвглен и способность ее к изменению – часть животных выглядит округлыми. Это является следствием активного клеточного метаболизма, в ходе которого сокращающаяся вдоль своей продольной оси эвглена становится короче и шире. На фиксированных препаратах редко хорошо видны ядра. В цитоплазме клетки наиболее заметны довольно крупные хроматофоры и многочисленные парамилловые зерна. Жгутик при фиксации разрушается, поэтому на препарате он не виден (рис. 45).





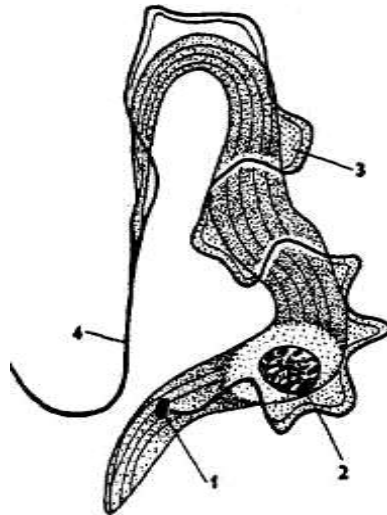
*Рис. 45. Строение эвглены Euglena viridis (по Дофлейну):*

*1 – жгутик, 2 – резервуар сократительной вакуоли, 3 – сократительная вакуоль, 4 – хроматофоры, 5 – ядро, 6 – зерна парамила, 7 – глазок*

2. Изучение представителей группы Kinetoplastidae (Тип Kinetoplastidae, кл. Trypanosomamonadida) проводят на примере двух представителей сем. Trypanosomidae – *Trypanosoma equiperdum* и *Leishmania tropica*. На окрашенных сухих мазках следует изучить морфологию представителей этих двух видов.

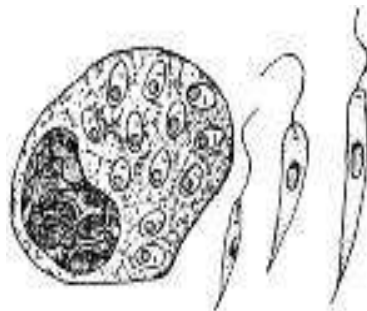
Размеры трипаносом составляют 20-70 мкм, тело лентовидное, заостренное на концах, с одним жгутом и ундулирующей мембраной. Ядро занимает почти весь поперечник клетки и располагается на границе передней трети тела. Среди эритроцитов крови трипаносомы выглядят как довольно длинные (примерно длина двух эритроцитов), тонкие, изогнутые в разных направлениях клетки (см. рис. 46).

Препараты лейшманий изготовлены из специальной культуры этих жгутиконосцев. Поэтому они выглядят как типичные промастиготы, то есть имеют веретеновидную форму тела, жгутиковый карман, открывающийся терминально на переднем конце тела. У хорошо прокрашенных форм жгутик можно рассмотреть. По сравнению с трипаносомами клетки лейшманий более прогонистые и ровные, у многих также хорошо видно ядро (см. рис. 47).



*Рис. 46. Трипаносома Trypanosoma vittatae (по Робертсону):  
1 – кинетопласт, 2 – ядро, 3 – ундулирующая мембрана, 4 – жгутик*

Препарат изготовлен из специально выращенной культуры клеток. В отличие от паразитирующих в клетках хозяина безжгутиковых (амастиготных) форм, они обладают жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана, удлиненные клетки – промастиготы (как и у эвглены, жгутик при фиксации разрушается и на препарате не виден).



*Рис. 47. Leishmania sp. Постоянный препарат:  
1 – оболочка клетки; 2 – ядро*

### **Лабораторная работа 3 (2 ч)**

*Тема:* Подцарство Простейшие. Тип Апикомплекся. Подтип Споровики.

*Цель:*

- изучить многообразие паразитических апикомплексей и их адаптацию к среде обитания;
- изучить их значение в природе и жизни человека.

*Оборудование:* микроскоп и тотальные микропрепараты, таблица «Многообразие Простейших», мультимедиа сопровождение.

*Литература для самоподготовки:*

Беклемишев, К. В. Зоология беспозвоночных / К. В. Беклемишев. – С. 27-30.

Буруковский, Р. Н. Зоология беспозвоночных. Часть 1. Простейшие / Р. Н. Буруковский. – С. 65-84.

Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – С. 52-66. Рис. 39(А), 40, 41, 42, 47.

Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – С. 67-77.

*Задание:*

I. Рассмотреть на малом (x10) и большом (x40) увеличении микроскопа препараты амебы-протей, дифлюгии, арцеллы, фораминифер и солнечников.

II. Зарисовать (по выбору):

1. Особенности внешней морфологии грегарины. Разные стадии жизненного цикла.

2. Разные стадии эндогенной части жизненного цикла кокцидий. Спорозоит, трофозоит, многоядерная стадия развития шизонта, макро- и микрогаметоцит.

III. Ответить на вопросы:

1. Таксономическая характеристика споровиков, их общие признаки, особенности биологии и жизненного цикла представителей этой группы. Процессы споро-, шизо- и гаметогонии.

2. Морфофункциональная характеристика представителей кл. *Gregarinomorpha*. Отличительные особенности строения, связанные с паразитированием во внутренних органах и полостях тела на примере представителей отр. *Eugregarinida* (сем. *Monocystidae*). Разделение тела-клетки на разные отделы (эпи-, прото- и дейтомерит), значение каждого из них, биологический смысл такого разделения. Своеобразие движения грегарин. Жизненный цикл (по выбору).

3. Класс Coccidioriorpha, отр. Coccidiida. Ультраструктура мерозоида (или спорозоида) кокцидий. Особенности жизненного цикла кокцидий рода Eimeria. В каких средах протекают разные стадии цикла? Заболевания, вызываемые представителями этой группы (по выбору).

IV. Раскрыть основные термины: апикомплекс, эпи-, прото- и дейтомерит, агамогония (шизогония), гамогония и спорогония, зоиия, трофозоит.

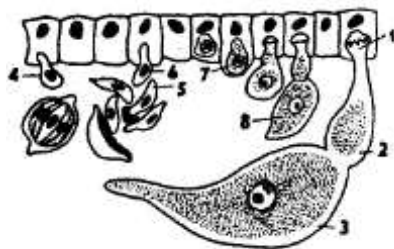
*Ход работы:*

1. Для изучения особенностей морфологии грегариин их легко можно добыть из кишечника таракана. Часть кишки вместе с внутренним содержимым помещают на предметное стекло и добавляют несколько капель воды. На таком временном микропрепарате хорошо видны все три отдела тела грегариин. Часто грегариины соединены попарно, образуя сизигий.

Эпимерит в этом случае не виден. При большом увеличении хорошо заметно разделение цитоплазмы на светлую эктоплазму и более темную эндоплазму. Для обнаружения в эндоплазме скоплений гликогена можно окрасить животных йодом по Люголю. Гликоген в этом случае приобретает красновато-коричневый цвет.

Изучать внешний вид и строение грегариин можно и на препаратах, изготовленных из семенных мешков дождевого червя, где они встречаются довольно часто. Для этого семенные мешки расщепляют иглами в капле физиологического раствора или воды. Такой препарат лучше накрыть стеклом с пластилиновыми «ножками». При большом увеличении микроскопа здесь можно найти инцистированные сизигии, цисты с образовавшимися в них ооцистами, ооцисты со сформированными в них спорозоидами. Это дает возможность зарисовать разные стадии жизненного цикла грегариин (см. рис. 48).

На постоянном препарате грегариин хорошо виден только прото- и дейтомерит. Эпимерит при фиксации разрушается.



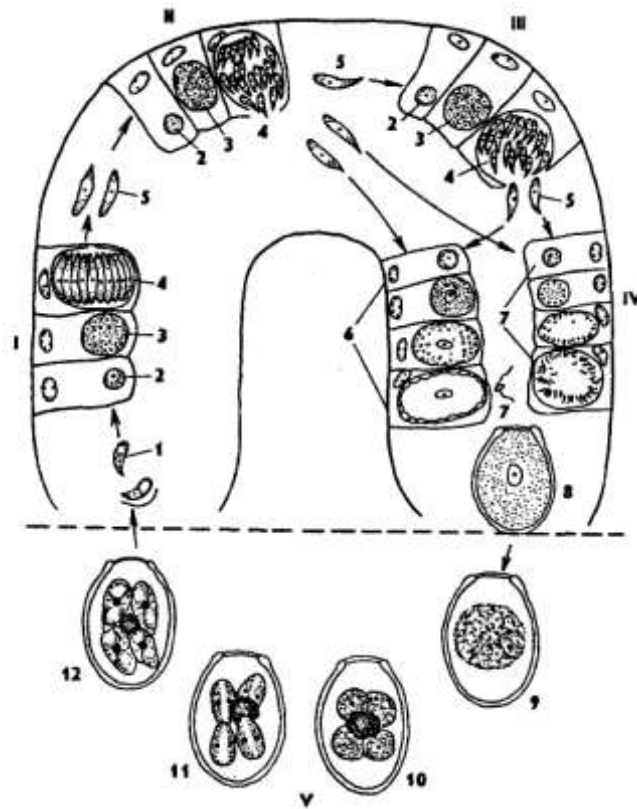
*Рис. 48. Развитие грегарины (из Натали):*

*1 – эпимерит, 2 – протомерит, 3 – дейтомерит, 4 – спорозоит,  
5-7 – выход спорозоитов из ооцисты и внедрение в клетки кишечника,  
8 – развитие грегарины*

2. Разные стадии эндогенной части жизненного цикла кокцидий изучают на постоянных окрашенных препаратах, изготовленных из эпителия кишечника кроликов, больных кокцидиозом. Особенно хорошо различимы отдельные стадии в ворсинках эпителия. Препараты рассматривают под микроскопом, на большом увеличении. Предварительно на малом увеличении просматривают весь препарат и выбирают наиболее показательный участок, где клетки, пораженные паразитом, наиболее разнообразны. Первые стадии развития шизонта протекают внутриклеточно в эпителиальных клетках ворсинок кишечника. По мере разрушения клетки хозяина шизонт переходит в подлежащую соединительную ткань, где и заканчивается агамное размножение. На самых ранних стадиях размножения шизонт является одноядерным и имеет правильную сферическую форму. Деление ядра начинается на ранних стадиях роста. Можно отыскать на срезах 2, 4, 8-ядерных шизонтов и т. д. Сами ядра обладают достаточно крупными кариосомами. По мере роста шизонт постепенно переходит в соединительную ткань стенки кишки.

Процесс шизогонии завершается формированием мерозоитов. Число последних варьирует в довольно широких пределах. Каждый шизонт дает начало от 8 до 60 мерозоитам по числу образовавшихся в нем во время роста ядер. Почти вся цитоплазма шизонта используется на образование мерозоитов, иногда часть ее остается в виде небольшого остаточного тела. Мерозоиты, особенно в тех случаях, ко-

гда их не очень много, располагаются друг около друга, словно дольки апельсина. Они имеют веретеновидную форму (длина 8 мкм, ширина 2-3 мкм) и одно ядро. Изредка встречаются мерозоиты с двумя, тремя и даже большим числом ядер (рис. 49).



*Рис. 49. Жизненный цикл кокцидии рода Eimeria (по схеме Хайсина): I – первое поколение шизогонии, II – второе поколение шизогонии, III – третье поколение шизогонии, IV – гамогония, V – спорогония; 1 – спорозоиты, 2 – одноклеточный шизоцит, 3 – многоклеточный шизоцит, 4 – образование мерозоитов, 5 – мерозоиты, 6 – развитие макрогамет, 7 – развитие микрогамет, 8 – ооциста, 9, 10 – образование споробластов (видно остаточное тело), 11 – образование спор, 12 – зрелая ооциста с четырьмя спорами, в каждой споре по два спорозоита*

### **Лабораторная работа 4 (2 ч)**

*Тема:* Подцарство Простейшие. Тип Инфузории.

*Цель:*

- изучить многообразие инфузории и их адаптацию к среде обитания;
- изучить их значение в природе и жизни человека.

*Оборудование:* микроскоп, живая культура и тотальные микропрепараты, таблица «Многообразие Простейших», мультимедиа сопровождение.

*Литература для самоподготовки:*

Беклемишев, К. В. Зоология беспозвоночных / К. В. Беклемишев. – С. 31-36.

Буруковский, Р. Н. Зоология беспозвоночных. Часть 1. Простейшие / Р. Н. Буруковский. – С. 87-115.

Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – С. 72-88. Рис. 54, 64(А), 65(Б), 68(А), 69(Б).

Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – С. 81-91.

*Задание:*

I. Рассмотреть и зарисовать на малом (x10) и большом (x40) увеличении микроскопа:

1. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения инфузории-туфельки *Paramecium caudatum* (живая культура).

2. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения инфузории-туфельки (тотальный препарат).

3. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения *Vorticella* (сувойка). Одиночная особь. Колония сувоек.

4. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения инфузории р. *Stentor* (трубач), *Spirostomum* (спиростомум), *Bursaria* (бурсария) по выбору.

5. Особенности внешней морфологии и детали внутреннего строения инфузории р. *Stilonicchia*.

III. Ответить на вопросы:

1. Таксономическая характеристика типа Инфузории, их общие признаки организации.

2. Особенности организации инфузорий на примере инфузории-туфельки *Paramecium caudatum* (покровы; локомоторная система, поня-

тие об эктоплазматической фибриллярной системе инфузорий (ЭФС) как о правильно построенной сети микрофибрилл и микрофиламентов, экскреция и осморегуляция; ядерный дуализм; пищеварение).

3. Половое и бесполое размножение инфузорий. В чем заключается биологический смысл конъюгации. Ее основные этапы и отличия от копуляции.

4. Строение и жизненные циклы представителей основных таксонов типа Инфузории.

#### *Ход работы:*

1. Для изучения инфузории-туфельки следует приготовить временный препарат из лабораторной культуры этих простейших. Изучают животных в небольшой капле. Чтобы приостановить движение инфузорий, следует удалить избыток воды фильтровальной бумагой либо положить на каплю с культурой небольшой комочек предварительно расщепленной ваты. Вата служит препятствием для инфузорий, движение их замедляется, что облегчает наблюдения. Для замедления движения парameций можно использовать и 3% раствор желатина, однако его применение часто приводит к деформации тела животных.

Зарисовать форму тела парameции. Как правило, она веретеновидна. После этого внести в препарат небольшое количество йодной тинктуры. Перевести микроскоп на большое увеличение и зарисовать участок ресничного покрова с окрашенными ресничками.

Приготовить новый препарат с «туфельками» и добавить туда 2% раствор уксусной кислоты или метиловой зелени (сто частей насыщенного водного раствора краски и одну часть уксусной кислоты). Это вызовет активное выстреливание трихоцист. Часть из них следует зарисовать.

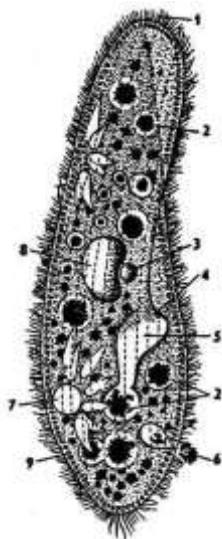
Для изучения процесса пищеварения следует добавить в культуру инфузорий мелко натертую твердую тушь или кармин. На приготовленном из такой культуры микропрепарате можно наблюдать раз-



ные стадии циклоза пищеварительной вакуоли, что позволяет сделать необходимые дополнения к рисунку.

На одном из микропрепаратов проследить за работой выделительных вакуолей. Зарисовать их. На постоянных микропрепаратах рассмотреть и зарисовать ядерный аппарат инфузорий, состоящий из большого почковидного макронуклеуса и одного довольно крупного микронуклеуса, один полюс которого остается неокрашенным.

В молодых активно размножающихся культурах нередко удается обнаружить разные стадии деления ядер (рис. 50).



*Рис. 50. Инфузория-туфелька Paramecium caudatum*  
(по Полянскому и Стрелкову):

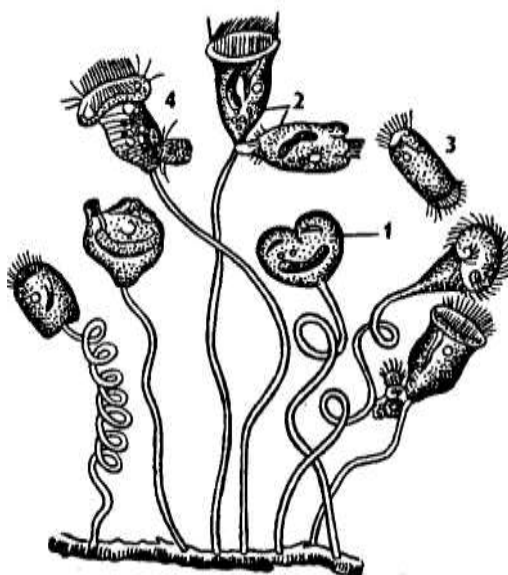
1 – реснички, 2 – пищеварительные вакуоли, 3 – микронуклеус, 4 – рот,  
5 – глотка, 6 – порошица, 7 – сократительная вакуоль (центральный резервуар  
и приводящие каналы), 8 – макронуклеус, 9 – трихоцисты

2. *Vorticella* sp. принадлежит к одиночным Peritricha (сем. Vorticellidae) и встречается сидящей на водяных растениях, камнях и других предметах, иногда в таких количествах, что образует видимый на глаз налет. При рассмотрении небольшого участка такого налета под малым увеличением микроскопа хорошо видны отдельные особи сувоек. Их колоколообразное тело сидит на длинном сократи-

мом стебельке. Понаблюдав некоторое время за животными, можно увидеть, как они время от времени зигзагообразно изгибаются.

Тело у большинства сувоек расширяется кпереди, так что перистомальный диск оказывается наиболее широкой его частью. Именно здесь сконцентрирован весь ресничный аппарат. Реснички аборальной зоны склеиваются в три ундулирующие мембраны, проходящие рядом друг с другом. При этом склеивание происходит неполное, концы ресничек остаются свободными, благодаря чему свободный край каждой мембраны оказывается бахромчатым. Интенсивная работа свободных концов ресничек хорошо видна под микроскопом. Постукивание по стеклу позволяет наблюдать, как весь перистом очень быстро втягивается и медленно выпячивается обратно после «успокоения» сувойки. Тело и стебелек лишены ресничек.

Следует зарисовать несколько особей «колонии» сувоек – с сократившимся стебельком, втянутым и выправленным перистомом. Найти на препарате животных, у которых лучше всего видны составные части и характер работы ресничного аппарата, зарисовать их (рис. 51).



*Рис. 51. Кругоресничные инфузории сувойки Vorticella (по Натали):  
1, 2 – размножение делением, 3 – отделение «бродяжки», 4 – конъюгация*

3. Тело трубача (р. *Stentor* сем. *Stentoridae*) сильно сократимо, и его истинная форма в расправленном состоянии может быть видна только тогда, когда стеклышко с инфузориями некоторое время лежит спокойно и трубачи имеют достаточное количество воды, чтобы расправиться. В расправленном состоянии длина тела достигает до 1-2 мм. Наиболее узкий конец – задний, которым тело прикрепляется к субстрату, на котором могут для этого образовываться короткие псевдоподии. Кпереди тело постепенно расширяется и на переднем конце образует раструб, занятый перистомальным полем. Работа окологротовой цилиатуры хорошо видна, что позволяет зарисовать отдельные детали ее строения. Все тело трубача покрыто нежными ресничками, хорошо заметными при удачном освещении. Для лучшего рассмотрения ресничек можно применить окрашивание их йодной тинктурой (рис. 42А).

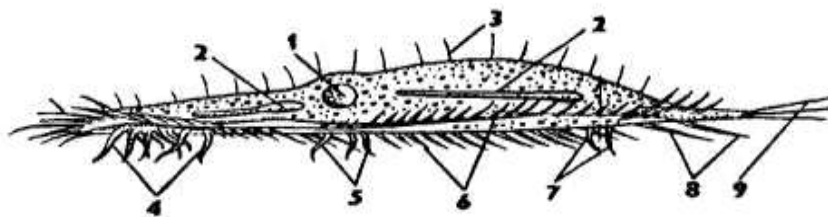
4. Изучение стилонихий (р. *Stylonichia* сем. *Oxitrichnidae*) ведут на живом материале. Иногда используют тотальные препараты, фиксированные пикриновыми смесями. Представители этого рода – одни из наиболее крупных *Hypotricha*. Они обитают в небольших стоячих водоемах. В пробах, взятых из придонных слоев воды планктонным сачком, после недельного стояния можно без труда обнаружить множество стилонихий. Тело инфузорий сплющено с боков. Передний конец его расширен и срезан углом, а задний более узкий и закругленный. На брюшной стороне, которая определяется по наличию на ней основной массы ресничек, находится ротовое отверстие, а чуть левее расположен перистом. Брюшная сторона, по сравнению со спинной, более выпуклая. Длина тела колеблется между 100-350 мкм.

Для работы с живой культурой стилонихий необходимо прежде всего обездвигить животных, так как скорость их движения настолько высока, что без этого будет невозможно провести наблюдения и сделать необходимые зарисовки. Замедлить движение инфузорий или обездвигить их совсем можно при помощи одного из ранее описанных методов.

Прежде чем начинать работу с приготовленным препаратом, необходимо разобраться с устройством ресничного аппарата. На спинной стороне неподвижно торчат редко расставленные, тонкие, короткие щетинки. Считается, что они выполняют осязательную функцию. На брюшной стороне видны сложные ресничные образования – цирры, расположенные группами. Каждый циррус – это пальцевидный органоид с широким основанием, постепенно сужающийся и заканчивающийся заострением. При наблюдении под микроскопом у стилонихий наиболее заметны брюшные цирры, которые подразделяются на несколько категорий: лобные (в количестве восьми) лежат справа от перистома. Наиболее крупные из них – грифелеобразные – три передних; собственно брюшные (в количестве пяти) занимают пространство позади перистома. Они примерно одинаковы по размерам; анальные (транверзальные) (в числе пяти) расположены на заднем конце брюшной стороны; каудальные (три) симметрично отходят от заднего конца тела и нередко бывают расщеплены на концах. Краевые (маргинальные) располагаются двумя рядами на брюшной стороне вдоль левого и правого краев тела. Первый ряд тянется от заднего конца тела и заканчивается в области передних цирр фронтальной группы. Количество цирр превышает здесь пять десятков. На левой же стороне ряд короче и заканчивается, не доходя до уровня ротового отверстия.

Нормальное, спокойное движение стилонихий осуществляется с помощью лобных, брюшных и части анальных цирр. Два крупных задних анальных цирруса вступают в действие, когда стилонихия совершает характерные для нее прыжки. Хвостовые и маргинальные цирры при этом не касаются субстрата. Зато они энергично работают, когда инфузория плавает. Очень часто идентификация цирр зависит от того, в каком положении находится инфузория. Если она видна сбоку, то можно рассмотреть практически все группы цирр. Особенно хорошо это удастся в том случае, когда правильно проведено обез-

двигание животных, то есть они сохраняют подвижность, но активность ее невысока. Это дает возможность наблюдать за инфузорией продолжительное время и позволяет увидеть разные типы движения этих животных – ползание, плавание и прыжки. В том случае, если стилонихии видны сверху, можно различить только лобные, анальные и каудальные цирры (см. рис. 52).



*Рис. 52. Передвижение по субстрату Stilonichia mytilis (×300)*  
(из кн. Бючли):

- 1 – спинные щетинки; 2 – резервуар сократительной вакуоли;
- 3 – лобные цирры; 4 – брюшные цирры; 5 – маргинальные цирры;
- 6 – анальные цирры; 7 – каудальные цирры;
- 8 – приводящий канал сократительной вакуоли

## ГОССАРИЙ

**Автогамия** – самооплодотворение как форма полового размножения у простейших путем слияния гаплоидных ядер в одной зародышевой клетке.

**Агаметы** – молодые особи у простейших, образовавшиеся в результате множественного бесполого размножения – агамогонии.

**Агамогония** – множественное бесполое размножение у простейших с образованием агамет.

**Агамонт** – особь у простейших, размножающаяся бесполом путем.

**Адаптация** – приспособление.

**Аксоподия** – лучеобразная псевдоподия с осевым стержнем у простейших.

**Амебоцит** – клетка, способная к амебоидному движению.

**Анаэробный** – безвоздушный; термин относится к организмам, существующим в бескислородной среде.

**Апоморфный** – признак отражает эволюционно продвинутое состояние морфологии органов.

**Ароморфоз** – тип биологического прогресса в эволюции, который приводит к повышению морфофизиологической организации организмов.

**Базальная мембрана** – аморфный слой, подстилающий эпителий.

**Бентос** – организмы, обитающие на дне водоемов.

**Бесполое размножение** – форма размножения, не включающая мейоз и слияние гамет.

**Билатеральная симметрия** – тип симметрии, при котором через тело животного можно провести лишь одну плоскость симметрии, делящую его на две идентичные половины.

**Гамета** – гаплоидная половая клетка.

**Гаметическая редукция хромосом** – мейоз происходит при образовании гамет.

**Гамогония** – половое размножение у простейших с образованием гамет.

**Гамонт** – половая особь у простейших.

**Гетерогония** – жизненный цикл животных с чередованием полового размножения с партеногенетическим.

**Гетеротроф** – питающийся готовыми органическими веществами.

**Двулучевая симметрия** – тип радиальной симметрии, при котором через тело животного можно провести две плоскости симметрии.

**Детритофаг** – питающийся разлагающимся органическим веществом на дне или определенном субстрате.

**Диapaуза** – фаза покоя в жизненном цикле вида как адаптация к неблагоприятным условиям.

**Зигота** – клетка, возникающая при слиянии гамет, имеет диплоидный набор хромосом.

**Зиготическая редукция хромосом** – мейоз происходит на фазе зиготы.

**Зоит** – ранняя стадия в развитии споровиков, способная проникать в клетку хозяина.

**Зибольд Карл Теодор Эрнст** (нем. *Carl-Theodor-Ernst von Siebold*; 16 февраля 1804, Вюрцбург – 7 апреля 1885, Мюнхен) – германский физиолог и зоолог. В 1840 году Зибольд стал профессором физиологии и сравнительной анатомии в Эрлангене, одновременно был и директором Физиологического института. Зибольд внёс значительный вклад в развитие зоологии своими исследованиями по строению, образу жизни и размножению низших животных.

**Жизненный цикл** – морфогенез вида между двумя одноименными фазами его циклического развития (от зиготы до зиготы и т. п.).

**Изогамия** – образование одинаковых гамет у особей одного вида.

**Интерстициал** – обитающий между частицами субстрата.

**Келликер Рудольф Альберт** (*Rudolf Albert von Koelliker*, 1817-1905) один из создателей современной гистологии и микроскоп. анатомии. В 1842 г. был прозектором у своего учителя Генле (*Henle*), в 1844 г. – профессором физиологии и сравнительной анатомии в Цюрихе; с 1847 по 1902 г. – профессором анатомии в Вюрцбурге. Главная деятельность К. связана с периодом гистологии после Шванна, когда устанавливалось понятие о клетке и происходило исследование всех тканей и органов с точки зрения клеточной теории. К. один из

первых принял учение Шванна и доказывал, что яйцо есть клетка; он же первый описал частичное дробление яиц. Его многолетняя исследовательская деятельность была чрезвычайно интенсивна (267 работ) и продолжалась до самой смерти.

**Колонии** – группа организмов, образовавшихся в результате бесполого размножения и оставшихся ассоциированными между собой.

**Конвергенция** – сходство, возникающее в процессе эволюции у неродственных таксонов на базе аналогий.

**Конъюгация** – половой процесс у инфузорий, сопровождающийся обменом ядерного материала между особями.

**Макронуклеус** – крупное вегетативное ядро у инфузорий.

**Метагенез** – чередование полового и бесполого размножения.

**Метамерия** – тип симметрии, характеризующийся линейной последовательностью морфологических структур.

**Метаморфоз** – резкое изменение строения тела в развитии при переходе от личинки к взрослому животному.

**Микронуклеус** – генеративное ядро у инфузорий.

**Микрофаг** – питающийся мелкими пищевыми частицами.

**Монофилия** – происхождение таксонов от общего предка.

**Нейстон** – обитатели поверхности воды.

**Нектон** – пелагические животные, активно плавающие и способные плыть против течения.

**Неотения** – укороченный онтогенез, при котором половозрелость животного наблюдается в ювенильном возрасте на стадии личинки.

**Онтогенез** – индивидуальное развитие организма.

**Ооциста** – зигота, покрытая оболочками (у споровиков).

**Оральный** – ротовой.

**Орган** – структурно-функциональная единица тела многоклеточного организма, образованная одной или несколькими тканями.

**Органелла** – структурно-функциональная единица одноклеточного организма.

**Паразит** – организм, постоянно или временно обитающий внутри другого или на нем и приносящий ему ущерб.

**Пиноцитоз** – поглощение клеткой мелких капель жидкости.



**Плазмодий** – многоядерная амeboидная клетка.

**Плезиоморфный признак** – отражает исходное состояние морфологии органов.

**Полимерный** – организм, состоящий из множества сегментов (мета-меров).

**Полиморфизм** – наличие у одного вида нескольких форм тела или типов окраски.

**Полифилия** – происхождение от нескольких предков.

**Полиэмбриония** – бесполое размножение в эмбриогенезе.

**Половое размножение** – форма размножения, которая сопровождается образованием гамет и последующим слиянием гамет во время оплодотворения.

**Почкование** – бесполое размножение путем образования новых особей из выростов тела родителей.

**Природная очаговость** – тип заболевания, имеющего строго определенный ареал, что определяется совпадением ареалов хозяина, паразита и переносчика.

**Прокариоты** – организмы с клетками без ядер и органелл, окруженных мембранами.

**Промежуточный хозяин** – хозяин, в котором паразит не размножается или размножается бесполом путем.

**Псевдоподия** – органелла движения у амeboидных клеток в форме временного выступа цитоплазмы.

**Радиальная симметрия** – симметрия по отношению к любой плоскости, проходящей через продольную ось тела.

**Реснички** – двигательные органеллы клеток, по строению похожие на жгутики у жгутинокосцев.

**Ризоподии** – ветвящиеся псевдоподии у саркодовых (простейшие).

**Сестон** – мелкие планктонные организмы и взвешенные в воде органические и неорганические частицы.

**Сестонофаги** – животные, питающиеся взвешенными в воде планктоном и органическими частицами.

**Симбиоз** – взаимополезное сожительство организмов разных видов.

**Сперматозоид** – мужская гамета, обычно способная к движению.

**Спора** – фаза в жизненном цикле некоторых паразитических простейших, выполняющая функцию расселения вида во внешней среде и содержащая молодые стадии паразита.

**Спорогония** – бесполое размножение на фазе зиготы с образованием спорозоитов.

**Трансмиссивное** заболевание – передается путем переноса возбудителя болезни от одного хозяина к другому через животных-переносчиков, являющихся кровососами.

**Трихоцисты** – защитные органеллы в эктоплазме инфузорий.

**Фагоцитоз** – поглощение пищевых частиц клеткой при помощи псевдоподий.

**Филогенез** – историческое развитие таксонов.

**Филоподии** – нитевидные псевдоподии у одноклеточных.

**Фурка** – парные придатки на тельсоне у ракообразных.

**Хлоропласт** – органелла эукариот, где протекает фотосинтез.

**Хроматофор** – пигментная клетка.

**Циста** – стадия жизненного цикла, характеризующаяся наличием плотной оболочки, защищающей организм от высыхания.

**Щетинки** – жесткие выросты покровов, могут содержать клетки или иметь кутикулярную природу.

**Эволюция** – происхождение и изменение живого в историческом масштабе.

**Эпибиос** – обитающий на поверхности субстрата.

**Эукариоты** – организмы, в клетках которых имеются окруженные мембранами ядро и органеллы.

**Ювенильный** – неполовозрелый.

**Яйцеклетка** – женская гамета.

**Яйцо** – яйцеклетка или зигота, окруженная оболочками, как начальная стадия развития организма. Сложное яйцо может содержать кроме яйцеклетки желточные клетки.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

### *Основная литература*

1. Беклемишев, К. В. Зоология беспозвоночных : курс лекций / К. В. Беклемишев. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1979. – 187 с.
2. Зоология беспозвоночных. Часть 1. Простейшие / Р. Н. Буруковский. – Калининград, 1999. – 161 с.
3. Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – Изд. 7-е. – М. : Высш. шк., 1981. – 605 с.
4. Иванов, А. В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных / А. В. Иванов, Ю. И. Полянский, А. А. Стрелков. – Изд. 3-е, перераб. и доп. – М. : Высш. шк., 1981. – 500 с.
5. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова – М. : Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 1999. – 592 с.

### *Дополнительная литература*

1. Бурковский, И. В. Экология свободноживущих инфузорий / И. В. Бурковский – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1984. – 208 с.
2. Герасимов, Г. П. План строения инфузорий (Ciliophora) / Г. П. Герасимов // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68. – Вып. 4. – С. 5-17.
3. Догель, В. А. Общая протозоология / В. А. Догель, Ю. И. Полянский, Е. М. Хейсин. – Л. : Наука, 1963. – 592 с.
4. Заренков, Н. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Часть 1. Введение. Простейшие. Двуслойные / Н. А. Заренков – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1988. – 179 с.
5. Карпов, С. А. Система протистов / С. А. Карпов. – Изд. 2-е, испр. – Омск, 1990. – Сер. Биол. – Вып.1. – 262 с.
6. Серавин, Л. Н. Простейшие... Что это такое? / Л. Н. Серавин. – Л. : Наука, 1984. – 174 с.
7. Серавин, Л. Н. Паразитарная (эндосимбионтная) гипотеза происхождения инфузорий / Л. Н. Серавин // Зоологический журнал. – 1996. – Т. 75. – Вып. 5. – С. 643-652.
8. Хаусман, К. Протозоология / К. Хаусман. – М. : Мир, 1988. – 334 с.

*Учебное издание*

**Владимир Анатольевич Старков**

**ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ.  
ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ,  
ИЛИ ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)**

*Учебное пособие*

Ведущий редактор  
**Е. В. Кондаева**

Ведущий инженер  
**Г. А. Чумак**

Подписано в печать 29.05.2011 г.  
Формат 60x84 1/16. Усл. печ. л. 7,1.  
Тираж 100 экз. Заказ 115/665.

**Издательство Орского гуманитарно-технологического института  
(филиала) Государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»**

**462403, г. Орск Оренбургской обл., пр. Мира, 15 А**

**Тел. 23-56-54**