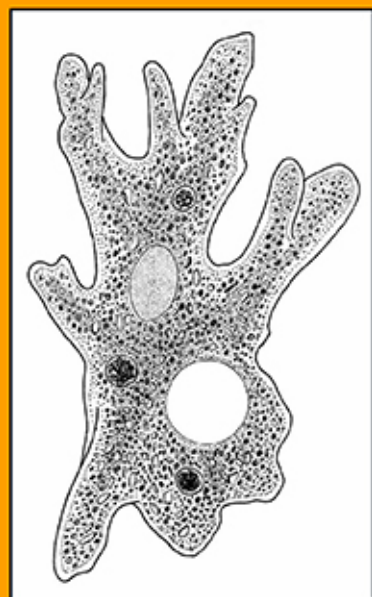




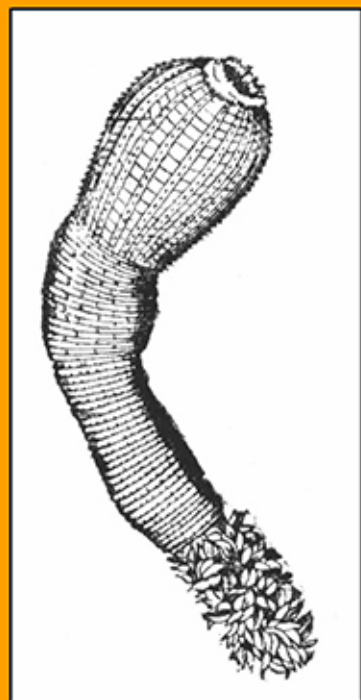
# **МАЛЫЙ ПРАКТИКУМ**

**по зоологии  
беспозвоночных**

## **Часть 1**

**И. А. Тихомиров  
А. А. Добровольский  
А. И. Гранович**

**Москва  
Санкт-Петербург  
2008**



**Тихомиров И. А., Добровольский А. А., Гранович А. И.**

Малый практикум по зоологии беспозвоночных. Часть 1. 2-е, исправл. изд.  
М.–СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 302 с. + XIV табл.

Первая часть «Малого практикума по зоологии беспозвоночных» знакомит читателей с ключевыми объектами — представителями основных групп протистов и некоторых групп многоклеточных: от губок до первичнополостных беспозвоночных — и является первой ступенью базового зоологического образования в высших учебных заведениях. Это тот минимум знаний о фантастически разнообразном мире простейших и многоклеточных животных, который необходим любому биологу независимо от его дальнейшей специализации в молекулярной биологии, генетике, физиологии или любой другой области современной биологии. С одной стороны, предлагаемая книга — это опыт нескольких поколений зоологов, проводивших занятия по Малому практикуму на кафедре зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета, с другой — это попытка отразить изменения в представлениях о многих группах протистов и многоклеточных, произошедшие в последние годы. В целом можно охарактеризовать предлагаемую книгу как руководство по выполнению Малого практикума. В этом смысле она адресована непосредственно студентам младших курсов высших учебных заведений, а также их преподавателям. Мы надеемся, однако, что аудитория книги будет значительно шире. Прежде всего, это учителя школ. Ведь использовать «Малый практикум...» можно и при организации дополнительных занятий в школах, и во внешкольной образовательной деятельности. Книга может оказаться незаменимым подспорьем в самостоятельных исследованиях всех интересующихся природой и неравнодушных к ее обитателям.

Рецензент — член-корреспондент РАН, профессор *В.В. Малахов*

*Печатается по решению ученого совета биолого-почвенного факультета  
Санкт-Петербургского государственного университета*

© Тихомиров И. А., Добровольский А. А.,  
Гранович А. И., текст, 2005, 2008

© Гोनобоблева Е. Л., Тихомиров И. А., Доб-  
ровольский А. А., рисунки, 2005, 2008

## ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МАКРОСИСТЕМЕ: КАКИЕ ГРУППЫ ОРГАНИЗМОВ РАССМАТРИВАЮТСЯ В МАЛОМ ПРАКТИКУМЕ?

Многообразие живых организмов велико и измеряется сотнями тысяч уже известных видов. Их количество постоянно увеличивается за счет описания новых. Еще со времен К. Линнея (1707–1778) это разнообразие традиционно рассматривается в системе иерархических **таксономических категорий**. Сходные организмы группируются в виды, которые в свою очередь объединяются в таксономические категории более высокого порядка — роды, семейства, отряды, классы, типы. Высшая категория — царство — объединяет комплексы видов, сходных по какому-либо наиболее общим характеристикам. В середине XVIII века (период формулировки К. Линнеем принципов таксономии) все организмы разделялись только на две группы: животные и растения. Такие представления надолго закрепились в сознании ученых. Вплоть до начала XX века все уже известные и открываемые вновь группы организмов относили либо к царству **растений (Plantae)**, либо к царству **животных (Animalia)**. Так, грибы и бактерии считались растениями, а простейшие — животными. Однако уже здесь начали накапливаться серьезные противоречия. Дело в том, что основные критерии, позволяющие отнести организм к растениям или животным, включали его подвижность (подвижные формы — животные; неподвижные — растения) и способ питания (гетеротрофные формы — животные; автотрофные — растения). Эти признаки не позволяли построить целостную двухцарственную систему. Например, грибы и большинство бактерий характеризуются одновременно отсутствием автотрофного питания и подвижности. Многие подвижные одноклеточные организмы характеризуются автотрофией, а некоторые из них могут менять автотрофный тип питания на гетеротрофный (миксотрофия) в зависимости от условий существования. Для большинства групп фотосинтезирующих одноклеточных можно найти родственные им формы, но лишенные пигментов и питающиеся гетеротрофно. Все эти существа трудно с определенностью отнести к животным или растениям.

Соответственно к середине XX века традиционное деление живого на два царства перестало соответствовать уровню знаний об организмах. Этому способствовало развитие методической базы научных исследований. Пожалуй, наиболее сильное влияние оказало широкое использование техники электронной микроскопии. Применение электронного микроскопа позволило перейти на ультраструктурный уровень анализа строения клетки, детально обосновать различия между организмами, клетки которых имеют оформленное клеточное ядро, и «безъядерными» формами, определить наиболее значимые морфологические признаки одноклеточных организмов.

Формируются представления о существенных различиях **прокариот** и **эукариот**, при этом внутри последних выделяются, по крайней мере, четыре царства. Эти взгляды формализованы в схеме Уиттекера (Whittaker, 1969) (рис. 1). Такая пятицарственная схема в самых общих чертах иллюстрирует возможные пути исторического развития живых существ.

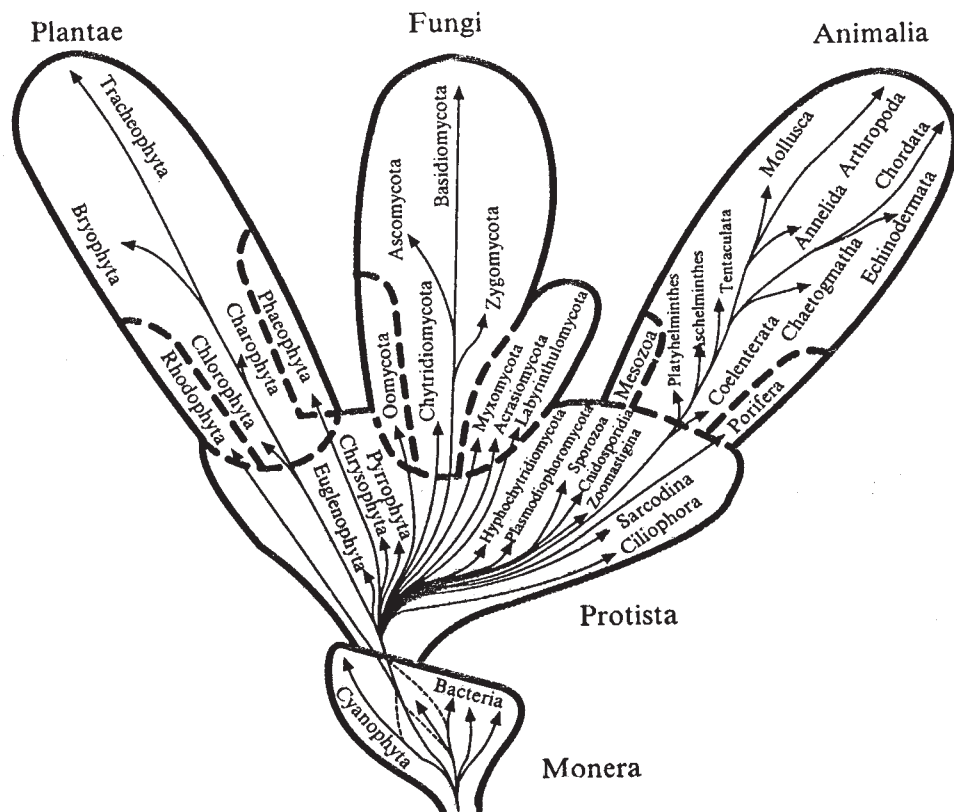


Рис. 1. Филогенетические взаимоотношения между основными группами живых организмов (из «Протисты», по Whittaker, 1969)

В основании этой схемы — организмы, характеризующиеся отсутствием клеточного ядра (бактерии и цианобактерии). Все они выделяются в царство **прокариот (Monera)**. У этих организмов одноклеточная или колониально-одноклеточная организация; цитоплазматические связи между клетками отсутствуют. Представители большинства групп прокариот питаются абсорбционно, однако имеются также фото- и хемосинтетики. Подвижность клеток осуществляется при помощи простых жгутиков (структурной основой которых служит белок флагеллин) или скользящим способом. Многие представители лишены способности к передвижению. Важной особенностью прокариот является отсутствие отграниченных мембранами клеточных органоидов и тубулиновых микротрубочек. Генетический материал сосредоточен в единственной кольцевой молекуле ДНК, в упаковке которой не участвуют специальные белки. Для прокариот характерны относительно небольшой размер генома и практически полное отсутствие интронов — последовательностей нуклеотидов ДНК, с которых не осуществляется трансляция.

Клетки всех остальных одноклеточных и многоклеточных организмов имеют клеточное ядро, ограниченное двумя мембранами (ядерной оболочкой), и могут быть объединены в группировку эукариот. Впрочем, последняя группировка не получила официального таксономического статуса, поскольку с самого начала внутри нее различали три царства: традиционные уже растения и животные, а также вновь выделенное царство **грибов (Fungi)**. Эти представления также получили свое отражение в упомянутой уже системе Уиттекера (рис. 1).

В качестве общих особенностей эукариотных организмов можно указать (помимо ядерной оболочки) упаковку линейной ДНК в хромосомы, в которых ДНК связана с белками — гистонами. Жгутики и реснички эукариот имеют характерную структуру, в основе которой — система тубулиновых микротрубочек. Последние также выступают как важный элемент цитоскелета эукариотической клетки. Все эукариотические клетки характеризуются наличием внутренних мембранных структур, позволяющих эффективно использовать разные части такой клетки для выполнения специальных функций.

Использование ультраструктурных данных предопределило формирование представлений об особых путях эволюции **одноклеточных эукариотных организмов**. Общее для них — реализация адаптаций на **клеточном уровне организации**. Основа пластичности этих организмов — органоиды и иные структурные элементы клетки. В отличие от клетки многоклеточного организма — специализированного элемента, выполняющего свою функцию в составе клеточных пластов, клетка одноклеточного «вынуждена» оставаться полифункциональной. Клетка одноклеточного организма функционирует «один на один» с разнообразными условиями среды обитания. Отсюда и различия строения одноклеточных эукариот: разнообразие мембранных структур, цитоскелетных элементов, модификации обычных органоидов эукариотической клетки и приобретение внутриклеточных структур, не характерных для клеток многоклеточных организмов.

Именно такие представления легли в основу концепции еще одного царства, выделяемого в составе эукариотических организмов — царства **протистов (Protista)**. Это царство включает в себя организмы, ранее рассматривавшиеся как простейшие (одноклеточные животные). Сюда относятся также фотосинтезирующие организмы с различным набором пигментов (водоросли). Среди последних — большое количество видов одноклеточных. Однако есть и формально многоклеточные, тело которых хоть и состоит из большого числа клеток, но лишено тканевой организации (талломная структура).

В состав протистов вошли также некоторые группы, относимые ранее к грибам. Среди них плазмодияльные и клеточные слизевики. Первые формируют плазмодии с многочисленными ядрами. Общая цитоплазма таких организмов не разделена клеточными мембранами. Вторые представляют собой так называемые псевдоплазмодии: на первый взгляд они подобны плазмодиям, однако клеточные мембраны делят их цитоплазму в соответствии с количеством ядер на отдельные клетки.

Очевидно, что концепция царства протистов шире, чем традиционно рассматриваемая зоологами концепция простейших. Понятие «простейшее» как одноклеточное животное отражает лишь самые общие морфологические особенности — соответствие строения простейшего схеме строения клетки многоклеточного. Однако в физиологическом отношении простейшие, как целостные

организмы, эквивалентны всему организму многоклеточных животных. Более того, морфологическая равноценность простейшего клетке многоклеточного в известной степени относительна, ибо дифференцировка органоидов может достигать большей сложности. Это было ясно уже в эпоху световой микроскопии и окончательно подтвердилось благодаря использованию ультраструктурных данных.

Простейшие занимали место в системе царства животных вначале в ранге типа (Protozoa). Затем, с углублением представлений о разнообразии их строения — уже в качестве подцарства Protozoa в царстве Animalia. В обоих случаях простейших представляли как филогенетически единую группу; всех одноклеточных животных считали родственными формами. С появлением концепции отдельного царства протистов одноклеточные животные стали рассматриваться как составная часть этого царства.

Строение протистов (и одноклеточных животных, в частности) чрезвычайно разнообразно. Это отражается в выделении внутри царства Protista групп организмов, характеризующихся различными планами строения — типов. Филогенетическое единство некоторых из них не вызывает сомнения. Так, в предлагаемом издании рассматриваются организмы, относящиеся к достаточно четко очерченному типу Ciliophora (инфузории), Apicomplexa (споровики). В то же время в отношении других групп такая «систематическая» определенность пока отсутствует. Группы, ранее традиционно считавшиеся филогенетически едиными, представители которых, как полагали, имеют существенные черты структурного сходства, ныне рассматриваются как независимые. На основании ультраструктурных данных и результатов молекулярных исследований установлены существенные различия жгутиковых и амебоидных организмов (ранее объединявшихся в тип Sarcomastigophora). Более того, как внутри жгутиконосцев, так и внутри амебоидных протистов сейчас выделяется целый ряд групп, по-видимому не связанных непосредственным общим происхождением. Эти группы рассматриваются протистологами ныне как отдельные типы. Например, тип Rhizopoda, тип Foraminifera и др. среди амебоидных протистов; тип Polymastigota, тип Euglenozoa, тип Choanomonada, тип Chlorophyta и многие другие среди жгутиковых. С этой точки зрения основной признак «амебоидности» — способность формировать псевдоподии различного вида — теряет систематическую значимость. Точно так же само по себе наличие жгутикового аппарата уже не может рассматриваться как основание для объединения имеющих его протистов в отдельном типе. Можно говорить только о **конструктивных принципах организации** амебоидных и жгутиковых протистов. Важно подчеркнуть нетаксономический (а значит, без филогенетического смысла) характер конструктивных принципов организации. В Малом практикуме при изложении материала применяется именно такой подход. Он позволяет рассматривать амебоидных протистов (нетаксономическая группа) на примере представителей конкретных типов амебоидных организмов. Аналогично мы рассматриваем жгутиковых протистов, приводя для каждого объекта его систематическое положение в определенном типе. Та же логика использована и при изложении материала по некоторым группам многоклеточных животных (см. ниже).

Помимо грибов и протистов, эукариоты включают две крупные группировки многоклеточных организмов — растений и животных (**царство Plantae** и **цар-**

ство *Animalia*). Необходимо помнить, что сама по себе многоклеточность — лишь один из признаков этих организмов (известно, что многие протисты также состоят из большого количества клеток — см. выше). Наиболее существенным для них оказывается дифференцировка и специализация вегетативных клеток в многоклеточном теле. Примеры этого можно найти уже у наиболее примитивных представителей растений и животных. У более сложно организованных многоклеточных эукариот клетки, выполняющие сходные функции и формирующиеся из сходных камбиальных элементов, объединяются в клеточные пласты — ткани. Формируются специализированные части организма — органы.

Таким образом, можно указать основные направления эволюции, реализующиеся на этом уровне организации. Это «разделение труда» вегетативных клеток организма с соответствующей их специализацией, развитие механизмов кооперативного клеточного взаимодействия, формирование клеточных пластов, изолирующих внутреннюю среду многоклеточного тела, развитие общих для всего организма интегрирующих систем.

Все эти черты ярко проявляются в организации представителей царства *Animalia* — гетеротрофных многоклеточных организмов. Ранее в составе этого царства рассматривали два подцарства — *Protozoa* и *Metazoa*. После выделения протистов в отдельное царство все одноклеточные животные заняли в нем свое достойное место. Соответственно царство *Animalia* ныне по объему соответствует ранее выделявшемуся подцарству *Metazoa*.

Исследования последних десятилетий позволили в значительной степени уточнить казавшуюся уже традиционной систему *Animalia*. Основанием к этому были новые данные об ультраструктуре клеток многоклеточных животных, сравнение белков и последовательностей нуклеотидов ДНК различных генов. Некоторые из этих изменений в системе, а значит и в представлениях о филогенетической близости различных групп, отражены в этой книге.

Так, ранее не подвергалось сомнению единство типа *Porifera* (Губки). Результаты морфо-эмбриологического и молекулярно-генетического анализов позволили заключить, что губки представляют собой группу из четырех параллельных эволюционных линий. Соответственно обосновывается существование четырех типов губок — *Demospongia*, *Homosclerospongiae*, *Hexactinellida*, *Calcispongiae*. Как же относиться теперь ко всей группе *Porifera*? Возможно, для них будет предложена систематическая категория высшего порядка. Однако очевидно, что всех губок объединяет единый **конструктивный принцип организации**. Его мы и заявляем в заголовке соответствующей части этой книги. Конкретные же объекты относим к тому или иному типу губок.

Аналогичный принцип используется и при изложении материала по первичнополостным беспозвоночным. Главный признак, который лежал в основе выделения нескольких крупных группировок беспозвоночных, — наличие у них первичной полости тела (шизоцеля). Однако планы строения животных, относящихся к этим группировкам, существенно отличаются. Более того, сама по себе первичная полость тела, по-видимому, приобреталась в процессе эволюции не единожды. Такие представления соответствуют данным ультраструктурного и молекулярно-генетического анализов: эти новые результаты свидетельствуют о существовании нескольких неродственных групп первичнополостных беспозвоночных.

Следовательно, филогенетическое единство всей группы в целом отсутствует. Система первичнополостных беспозвоночных в последние годы активно пересматривается. Это связано не только с представлениями о неоднородности уже известных, но также с открытием совершенно новых групп беспозвоночных — Loricifera, Cycliophora, Micrognathozoa, положение которых в системе пока также дискусионно. Оставляя за рамками нашей книги вопросы макросистемы данной группы беспозвоночных, мы будем основываться на том, что уже сейчас принимается всеми исследователями: разнообразие первичнополостных беспозвоночных обусловлено существованием нескольких групп организмов — типов животных, характеризующихся разными планами строения. Соответственно в нашем учебном пособии рассмотрены представители типов нематод (Nematoda), коловраток (Rotatoria), скребней (Acanthocephala), цефалоринхов (Cephalorhyncha).

Систематическое положение других групп беспозвоночных приводится в соответствии с традиционно принятым выделением типов и, на наш взгляд, не требует дополнительных комментариев.

Таким образом, Малый практикум по зоологии беспозвоночных включает описания объектов, принадлежащих к двум царствам эукариотических организмов: Protista и Animalia. Их строение иллюстрирует особенности двух направлений эволюции организмов, внутри которых реализуются различные эволюционные принципы. С этой точки зрения говорить об одноклеточных организмах как о простейших, то есть характеризующихся заведомо более примитивной организацией, безусловно не следует.

В заключение необходимо отметить, что поиск объективных подходов к построению системы организмов продолжается. Появляются все новые методы исследования, способы обработки данных. Приведенная в качестве основы для изложения материала в этой книге пятицарственная система живых организмов Уиттекера ныне может считаться удобной лишь в учебном плане — для первичного знакомства с биоразнообразием. Исследования трех последних десятилетий принесли обширный материал для новых обобщений. Предложены десятки вариантов макросистемы, большинство из которых характеризуется увеличением количества группировок уровня царств. Некоторые модификации макросистемы организмов уже можно признать официально принятыми. Так, в пределах прокариот по целому комплексу признаков выделяется группа археобактерий (ныне — царство Archaea). Однако основной материал для увеличения количества царств в новейших системах — разнообразие эукариотических организмов. Среди них в соответствии с некоторыми системами выделяют семь, десять и даже восемнадцать царств. Наиболее существенные изменения макросистемы предлагаются для протистов как наиболее гетерогенной по ультраструктурным признакам группы эукариотических организмов. Яркий пример такого подхода — выделение семи царств только среди жгутиконосцев в соответствии с системой Лидэла (Leedale, 1974).

Разнообразие мнений, выраженное в работах последних лет, не позволяет пока говорить о предпочтительной схеме макросистемы живых организмов. Здесь мы подошли к кругу вопросов, которые находятся в стадии активного исследования. Освещение этих вопросов — прерогатива научной литературы, а значит, далеко выходит за рамки нашего учебного издания.

## ТЕМА: КОРНЕНОЖКИ (тип Rhizopoda)

К Rhizopoda, или корненожкам, относятся фаготрофные, одно- и много-ядерные протисты, образующие ложноножки (псевдоподии). Последние преимущественно представлены лобоподиями или филоподиями. Жгутиковые стадии встречаются редко (классы Peloflagellatae, Aphelidea). Многие корненожки имеют домики, или раковины. В основном агамные формы: половой процесс описан только у нескольких видов. Представители многих видов способны инцистироваться; плодовые тела и споры на протяжении жизненного цикла не образуются. Морские, пресноводные и почвенные формы. Возможно, что к этому же таксону относится и ряд паразитических амёб (семейство Entamoebidae).

Корненожки — сборная группа. В настоящее время к ним предположительно относят пять классов: Lobosea, Filosea, Peloflagellatae, Xenophyophorea и Aphelidea. Ниже рассмотрены представители класса Lobosea.

### Класс Lobosea (лобозные амёбы)

*Материал.* Ризопод, или корненожек, изучают на примере 2–3 видов, относящихся к классу Lobosea. Чаще всего это *Amoeba proteus* и *Arcella* spp. Обе эти формы легко доступны. Их культуры хорошо поддерживаются в лабораторных условиях. Для создания лабораторной культуры из небольших водоемов (канавы, прудики и т. п.) берут пробы воды с гниющими на дне растительными остатками, листьями, взмученным илом и т. д. Пробы помещают в чашки Петри и дают им отстояться. В каплях воды, взятых пипеткой со дна этих чашек, почти наверняка можно найти крупных амёб. Этих амёб размещают по чашкам Петри, лучше с водой из водоема, где водятся амёбы, и добавляют зернышки риса (2–4 на чашку).

Вместо видов рода *Arcella* можно с успехом использовать многочисленные виды широко распространенного рода *Diffugia*.

Кроме живых культур рекомендуется иметь и набор постоянных окрашенных препаратов. В первую очередь это относится к *Amoeba proteus*.

Класс Lobosea, или лобозные амёбы, представлен свободноживущими морскими, пресноводными и почвенными видами. Для всех представителей этого таксона характерно наличие псевдоподий особого типа — лобозных псевдоподий, или лобоподий. Лобоподии чаще всего имеют относительно крупные размеры и пальцевидную форму. В их образовании принимают участие и гиалоплазма, и гранулоплазма. Большинство лобозных амёб лишено наружных защитных образований в виде раковины. Такие формы объединяются в подкласс Gymnamoebia (голые амёбы). К этому подклассу относится *Amoeba proteus*. Амёбы, у которых имеются защитные образования в виде домика, или раковины, образуют подкласс Testacealobosia, или раковинные амёбы (роды *Arcella*, *Diffugia*).

### ПРЕПАРАТ — *Amoeba proteus* (рис. 2)

*Методические указания.* Амёбу изучают in vivo (при жизни) на временных препаратах. На предметное стекло наносят с помощью пипетки капельку культуральной жидкости, содержащей амёб. Эту каплю накрывают покровным стеклом. Сначала к капле подводят один край покровного стекла. Культуральная жидкость за счет сил поверхностного натяжения

растекается вдоль всего края покровного стекла. Далее стекло нужно очень аккуратно отпустить. Жидкость при этом равномерно растечется между покровным и предметным стеклами. Если капля оказалась слишком большой и покровное стекло свободно «плавает» по ее поверхности, то избыток жидкости следует убрать с помощью фильтровальной бумаги. Для этого узкую полоску такой бумаги аккуратно подводят к краю покровного стекла и оттягивают лишнюю влагу. Эту операцию лучше всего контролировать, используя бинокуляр или малое увеличение микроскопа.

Изготовленные таким образом временные препараты изучают при малом (8<sup>×</sup>) и большом (40<sup>×</sup>) увеличениях микроскопа. Сначала необходимо понаблюдать за движением амебы, используя для этого малое увеличение. Детали строения клетки амебы рассматривают при большом увеличении. На живых амебах далеко не всегда удастся рассмотреть ядро. Для того чтобы восполнить этот пробел, рекомендуется демонстрационно выставить постоянные препараты, окрашенные ядерными красителями (гематоксилин Гейденгайна, гематоксилин Бемера и т. п.).

*Amoeba proteus* — крупный амeboидный организм. Его размеры достигают 200–500 мкм. Амебы этого вида характеризуются наличием многочисленных (до 10 и более) длинных, лопастных *псевдоподий* (лобоподий). Такие формы называются полиподиальными. Псевдоподии постоянно меняют свою форму и размеры. Вновь образующиеся псевдоподии быстро удлиняются, иногда ветвятся, тогда как более старые на глазах укорачиваются и часто исчезают совсем.

*A. proteus*, как и другие представители голых амeb, снаружи покрыты только *плазмалеммой*. Цитоплазма амeбы отчетливо подразделяется на две зоны. Непосредственно под плазмалеммой залегает оптически прозрачный, лишенный каких-либо включений тонкий слой цитоплазмы, называемый *эктоплазмой*, или гиалоплазмой. Толщина гиалоплазмы в разных участках тела амeбы различна. У основания псевдоподий и на их боковых поверхностях она, как правило, образует очень тонкий слой, а вот на концах псевдоподий ее толщина заметно увеличивается. Эти утолщенные участки называются *гиалиновыми колпачками*, или «шапочками».

Внутренняя масса клетки представлена так называемой *эндоплазмой*, или гранулоплазмой, которая содержит все клеточные органоиды и большое количество разнообразных включений. При наблюдении за движущейся амeбой с использованием большого увеличения микроскопа хорошо заметны различия в подвижности разных участков цитоплазмы. Гиалоплазма и самые периферические участки гранулоплазмы по сути дела остаются неподвижными — включения, имеющиеся в гранулоплазме, почти не перемещаются относительно друг друга. Совершенно иная картина наблюдается в центральной зоне гранулоплазмы. Здесь постоянно возникают токи цитоплазмы той или иной интенсивности. Сами эти токи хорошо заметны, потому что в них вовлекаются не только мелкие гранулы и включения, но и органоиды клетки, включая ядро. В растущей псевдоподии цитоплазма перемещается к ее концу. Из укорачивающихся псевдоподий цитоплазма оттекает в центральную часть клетки.

Наблюдаемая картина легко объясняется тем, что цитоплазма может находиться в одном из двух возможных агрегатных состояний — состоянии золя и состоянии геля. Будучи в состоянии золя, цитоплазма характеризуется повышенной текучестью. Переход в состояние геля знаменует повышением плотности цитоплазмы и утратой ею текучести. Переход цитоплазмы из состояния золя

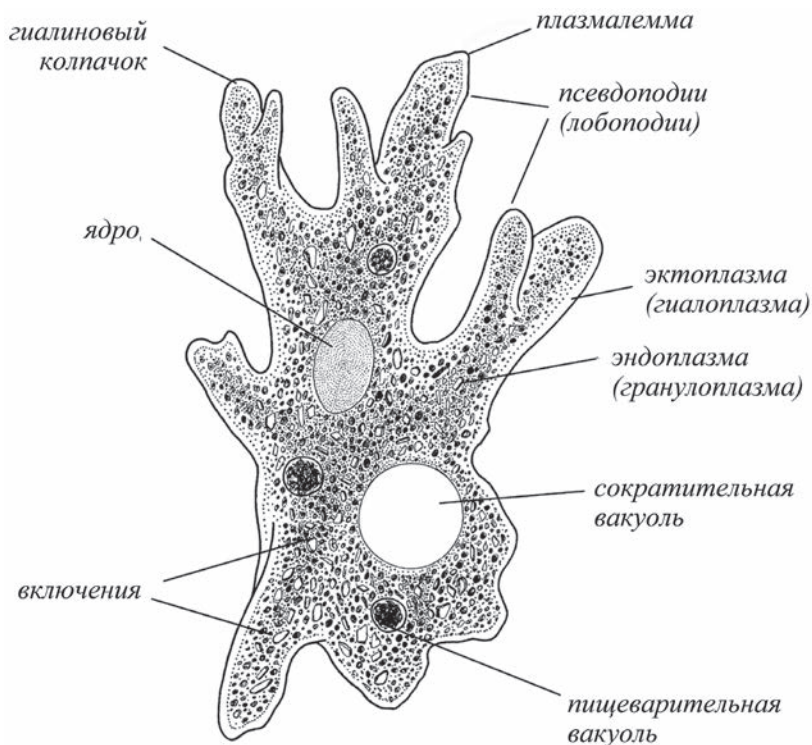


Рис. 2. *Amoeba proteus*, внешний вид

в состояние геля и обратно совершается в клетке амебы постоянно и, по-видимому, играет важную роль в реализации механизмов амебоидного движения.

У перемещающейся амебы в ведущей по направлению движения псевдоподии центральный ток жидкой гранулоплазмы, достигнув конца псевдоподии, растекается в стороны в виде струй фонтана. Повернув назад, эти многочисленные струйки очень скоро сталкиваются с плотной, находящейся в состоянии геля периферической гранулоплазмой, за счет которой под слоем гиалоплазмы фактически образуется своего рода упругая и нетекучая «стенка» псевдоподии. Значительная часть жидкой гранулоплазмы при этом сразу же переходит из состояния золя в состояние геля. Таким образом, на конце псевдоподии по мере ее продвижения вперед периферическая плотная зона гранулоплазмы постоянно надстраивается. В это же время в задней по ходу движения и центральной частях клетки столь же постоянно осуществляется переход геля в золь — плотная гранулоплазма разжижается и включается в общий поток, направляющийся к свободному концу растущей псевдоподии. Вместе с токами цитоплазмы в клетке постоянно перемещаются и различные органоиды.

Способность образовывать псевдоподии лежит и в основе фагоцитоза — процесса заглатывания пищевых частиц амебами. Питаются амебы, поглощая

бактерий, одноклеточные водоросли и мелких простейших. Захват пищи можно легко наблюдать на временных препаратах. После возникновения контакта между пищевым объектом и плазмалеммой на поверхности тела амебы в этом участке формируется так называемая пищевая чашечка. Ее стенки в виде складки охватывают поглощаемую частицу со всех сторон. В конце концов края этой складки смыкаются, и пища оказывается заключенной внутри небольшого округлого пузырька, полностью изолированного от внешней среды и называемого пищеварительной вакуолью. Мембрана, ограничивающая пищеварительную вакуоль, по своему происхождению является дериватом поверхностной мембраны клетки. *Пищеварительные вакуоли* распознаются довольно легко. Они, как правило, заполнены пищевыми частицами (скопления бактерий, мелкие простейшие, полупереваренная пища и т. д.).

Сформированные пищеварительные вакуоли поступают в центральную часть клетки, где и подхватываются токами цитоплазмы. Форма, размеры и окраска вакуолей зависят от характера содержащихся в них пищевых частиц. Количество же вакуолей определяется обилием доступной для амеб пищи в культуральной жидкости. Амебы, выращенные в аксеничных условиях, то есть в культурах, не содержащих бактерий, могут вообще не иметь фагоцитозных пищеварительных вакуолей. Питание таких амеб осуществляется с помощью других механизмов, в том числе и за счет пиноцитоза.

Выбрасывание непереваренных остатков пищи (дефекация) может происходить в любой точке поверхности тела. Вакуоль с непереваренными остатками подходит к поверхности, ограничивающая ее мембрана сливается с поверхностной мембраной клетки, при этом содержимое вакуоли выбрасывается наружу.

Осморегуляторный аппарат амебы представлен одной *сократительной вакуолью*. Как и другие органониды, она постоянно меняет свою локализацию. У живых и подвижных амеб вакуоль имеет вид прозрачного пузырька правильной округлой формы. В отличие от большинства других клеточных структур сократительная вакуоль постоянно меняет свои размеры, причем в этих изменениях проявляется определенная цикличность. В обычных условиях при комнатной температуре этот цикл занимает 5–8 мин. Самые ранние стадии формирования сократительной вакуоли удастся заметить далеко не всегда. Как правило, она становится хорошо заметной, когда ее размеры увеличиваются и становятся соизмеримыми с размерами самых крупных гранул и липидных капель. В этот момент она выглядит как светлое, прозрачное пятнышко на фоне зернистой гранулоплазмы. Постепенно диаметр вакуоли увеличивается. Эта стадия роста вакуоли, обусловленная поступлением в ее полость воды из цитоплазмы, называется диастолой. Когда размеры вакуоли достигают максимальной величины, наступает стадия систолы — она резко и очень быстро сокращается, выбрасывая свое содержимое наружу из клетки через временно образующееся отверстие. Через 1–2 минуты цикл повторяется.

*Ядро A. proteus* обычно приурочено к центральной части клетки, хотя постоянно меняет свое положение. Оно неправильной дисковидной формы, поэтому при изучении живых движущихся амеб его можно увидеть то как неправильный круг, то как овал, а то и как палочковидную структуру. Наблюдаемая форма, таким образом, зависит от того, как в данный момент времени

ядро лежит по отношению к оптической оси микроскопа. От других органоидов ядро можно отличить не только по форме, но и по внутренней структуре. Оно равномерно заполнено мелкозернистым материалом и поэтому хорошо выделяется как светло-серое пятно на фоне грубозернистой цитоплазмы, содержащей гетерогенные включения. Если ядро не удалось рассмотреть у живой амебы, это следует сделать, используя окрашенные постоянные препараты.

**Включения**, заполняющие гранулоплазму, имеют самую разную природу. Это гранулы резервных полисахаридов, липидные капли и многочисленные кристаллы. Соответственно для каждого типа включений характерны специфическая форма и размеры.

*Amoeba proteus* (тип **Rhizopoda**; класс **Lobosea**; подкласс **Gymnamoebia**; отряд **Euamoebida**) обитает в иле на дне водоемов со стоячей, часто загрязненной водой. Как и многие другие амебоидные организмы, представители рассматриваемого вида могут изменять присущую им форму тела в зависимости от своего состояния. Наиболее полно морфологические особенности, присущие каждому конкретному виду амеб, в том числе и *A. proteus*, выражены у так называемых направленно перемещающихся амеб. Их часто называют локомоторными формами. Именно этой форме и принадлежит вся приведенная выше характеристика.

При определенных условиях клетки амеб могут демонстрировать подвижность и даже выпускать короткие многочисленные псевдоподии, но при этом никуда не перемещаются. Эти клетки, как правило, имеют округлое в плане и уплощенное тело, которое по краю несет многочисленные и очень короткие псевдоподии. Последние могут длительное время сохранять форму и размеры. В них не удастся наблюдать активного движения гранулоплазмы. Кроме того, амебы могут свободно парить в воде. При этом они прикрепляются от субстрата и пассивно перемещаются с токами воды. В этом случае амебы приобретают характерную звездообразную форму — от небольшой центральной массы цитоплазмы радиально расходятся длинные, узкоконические и малоподвижные псевдоподии. Такие амебы называются флотирующими.

Размножается *A. proteus* только агамно, путем бинарного деления, или деления надвое. Половой процесс у этого вида не описан. Непосредственно перед делением амеба перестает ползать и расплывается по субстрату. У нее исчезают сократительная вакуоль и диктиосомы аппарата Гольджи. Вначале делится ядро, затем следует цитокинез — деление цитоплазматического тела клетки.

### ПРЕПАРАТ — *Arcella* sp. (рис. 3, А, Б)

**Методические указания.** Живых арцелл изучают на временных препаратах под микроскопом, используя малое (8 $\times$ ) и большое (40 $\times$ ) увеличения. Для более детального знакомства со структурой раковины и ядер можно воспользоваться постоянными препаратами. В этом случае лучше работать с иммерсионным объективом (90 $\times$ ).

*Arcella* sp., как и другие представители раковинных амеб, одета снаружи **раковинной** (рис 3, А). Последняя у амеб рассматриваемого вида имеет форму плоско-выпуклой или выпукло-вогнутой линзы: верхняя сторона раковины отчетливо выпуклая, тогда как нижняя уплощена или даже слабо вогнута. На плоской стороне раковины располагается округлое отверстие — **устье**, через которое активная амеба выпускает 2–3 псевдоподии, чаще всего отходящие от общего основания. Псевдоподии массивные, пальцевидные. Формируются они главным образом за счет гиалоплазмы. Лишь в осевой части самых крупных псевдоподий и ближе к их основанию удастся рассмотреть небольшое количество гранулярного материала.

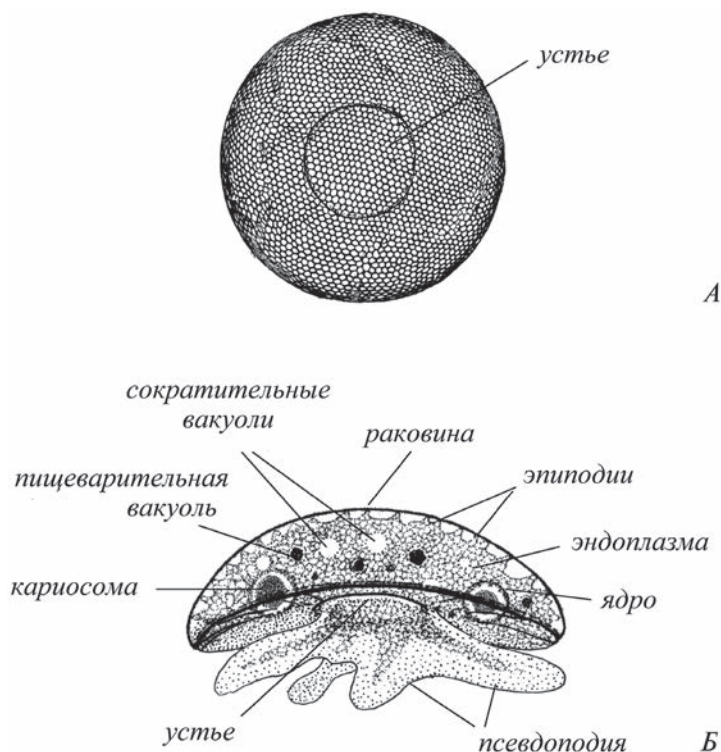


Рис. 3. *Arcella* sp.: А — раковина, вид со стороны устья;  
Б — внешний вид (сбоку)

Старые раковины очень плотные и окрашены в темно-коричневый цвет. Рассмотреть содержимое раковины практически не удастся. Совершенно иная картина наблюдается у амёб, недавно завершивших процесс деления и сформировавших новую раковину. У таких молодых особей она настолько прозрачна, что сквозь нее хорошо видна часть тела амёбы, заключенная внутри раковины (рис. 3, Б). Цитоплазма заполняет не весь объем раковины: между стенкой раковины и поверхностью клетки амёбы остается узкое щелевидное пространство. Тем не менее, связь между раковинной и амёбой существует. Она обеспечивается особыми псевдоподиеобразными выростами — *эпиподиями*. Свободные концы коротких и тонких эпиподий прочно прикрепляются к внутренней поверхности раковины.

Зернистая *эндоплазма* содержит хорошо заметные *пищеварительные вакуоли*. У *Arcella* sp. имеется несколько *сократительных вакуолей*, но рассмотреть их удастся далеко не всегда. Иногда при длительном наблюдении за активными амёбами удастся увидеть 1–2 вакуоли, имеющие вид правильно округлых, прозрачных пузырьков. Ядерный аппарат арцеллы представлен двумя довольно крупными овальными или округлыми

*ядрами*, занимающими в клетке супротивное положение. Рассмотреть ядра у живых амёб довольно трудно. Чаще всего они видны как более светлые вакуолеподобные структуры, слабо выделяющиеся на фоне более гетерогенной, зернистой цитоплазмы. На окрашенных постоянных препаратах ядра видны очень хорошо. Более того, можно рассмотреть, что они содержат центрально расположенную крупную *кариосому*. Кроме того, у хорошо зафиксированных амёб отчетливо различима особая окрашивающаяся зона цитоплазмы. Она имеет форму кольца и занимает более или менее периферическое положение в клетке. За этим образованием и по сей день часто сохраняется название «хромидиальное кольцо».

На окрашенных препаратах хорошо выявляется и структура стенки раковины арцеллы. При использовании большого увеличения (а еще лучше иммерсионного объектива 90 $\times$ ) можно рассмотреть, что в стенке раковины отчетливо выявляются гексагональные поля, разделенные узкими промежутками (рис. 3, *А*). Эти поля, или альвеолы, представляют собой пластинки белковой природы. У старых особей в альвеолах откладываются соли железа, поэтому раковина приобретает, как уже говорилось выше, темно-коричневую окраску и становится непрозрачной.

*Arcella* spp. (тип **Rhizopoda**; класс **Lobosea**; подкласс **Testacealobosia**, отряд **Arcellinida**), как и другие раковинные амёбы, широко распространены в пресных водоемах. Несколько видов этого рода часто встречаются и в сфагновых мхах болот. Некоторые виды арцелл поселяются в почве.

Арцеллы малоподвижны. Это, скорее всего, связано с наличием раковины. Домик во время движения приподнимается над субстратом. Скорость движения от 3 до 5 мм/ч. Фаготирование пищевых частиц осуществляется с помощью выступающих из раковины псевдоподий. Арцелла, как и большинство других раковинных амёб — полифаг. Она питается органическим детритом, бактериями, водорослями, простейшими. Выведение непереваренных остатков происходит только при втянутых псевдоподиях — пищеварительная вакуоль транспортируется к устью, где и осуществляется процесс экзоцитоза остатков пищи. Таким образом, не прикрытый раковинной участок поверхности клетки в области устья функционально превращается в постоянно локализованную клеточную порошницу (цитопрокт).

Размножаются арцеллы бинарным делением, которое характеризуется рядом специфических особенностей, обусловленных наличием у них раковины. Перед делением в цитоплазме накапливаются так называемые текагенные гранулы — пузырьки с плотно упакованными альвеолами, необходимыми для построения дочерней раковины. Процесс деления начинается с того, что через устье материнской раковины наружу выпячивается часть цитоплазмы. Постепенно образуется почка, которая по размеру примерно равна материнской особи. Текагенные гранулы распределяются под мембраной почки в один слой. На поверхности почки выделяется гомогенный матрикс, и вслед за этим путем экзоцитоза выводятся альвеолы. Эти сложные процессы завершаются формированием новой, дочерней раковины. И старая, и новая раковины тесно прилегают друг к другу устьями. Завершается размножение арцеллы распределением ядер между дочерними клетками и разделением особей после разрушения специального «замка», соединяющего устья раковин.

При наступлении неблагоприятных условий раковинные амёбы образуют цисты. Устье раковины закрывается тонкой органической мембраной — эпифрагмой. Помимо обычных, покоящихся цист у *A. vulgaris* образуются особые мейотические цисты, в которых протекает половой процесс по типу автогамии — слияния имеющихся ядер с последующим мейотическим делением сложного ядра — синкариона. Достоверных данных о половом процессе у других раковинных амёб пока нет.

## ТЕМА: ФОРАМИНИФЕРЫ (тип Foraminifera)

*Материал.* На занятии студенты работают с объектами, заключенными в постоянные препараты и сухие камеры. Подбор объектов определяется необходимостью познакомить студентов с разными типами раковин фораминифер — агглютинированными и секреторными, одно- и многокамерными, с линейным и спиральным расположением камер и т. д. Набор конкретных видов может варьировать.

Фораминиферы — гетеротрофные, преимущественно свободноживущие простейшие, характеризующиеся уникальным набором признаков.

1. Клетка фораминифер заключена в раковину, или домик. Однако часть периферической цитоплазмы находится вне раковины и покрывает последнюю снаружи в виде относительно тонкого слоя. Таким образом, скелет фораминифер, по сути дела, является не наружным, а внутренним.

2. Раковины могут быть чисто органическими, агглютинированными (различного рода мелкие частицы экзогенного происхождения склеиваются органическим матриксом, продуцируемым самим простейшим) и секреторными (в исходном органическом матриксе откладываются минеральные соли, преимущественно кальцит).

3. Раковина несет одно или несколько отверстий — устье, через которые осуществляется связь организма с внешней средой.

4. У более архаичных фораминифер полость раковины сплошная и не разделена перегородками. Такие раковины называются однокамерными. Более специализированные виды обладают многокамерными раковинами — их полость разделена перегородками, или септами, на отдельные камеры, которые сообщаются друг с другом с помощью специальных отверстий, иногда называемых внутренними устьями.

5. Фораминиферы обладают особыми псевдоподиями — гранулоретикулоподиями. Это очень тонкие, ветвящиеся и анастомозирующие выросты цитоплазмы, вдоль которых постоянно перемещаются мелкие гранулы. Гранулоретикулоподии образуют вокруг фораминиферы динамично изменяющуюся ловчую сеть. С помощью гранулоретикулоподий фораминиферы перемещаются по субстрату.

6. На протяжении значительной части своего сложного жизненного цикла фораминиферы многоядерны. У некоторых видов обнаружен ядерный гетероморфизм — дифференциация ядер на вегетативные и генеративные.

7. Жизненный цикл фораминифер представляет собой гетерофазное чередование поколений, то есть достаточно правильную смену гаплоидного (гамонт) и диплоидного (агамонт) поколений (подробнее см. ниже).

Фораминиферы в своем подавляющем большинстве — морские, преимущественно бентосные организмы, отдельные виды ведут планктонный образ жизни. Еще реже фораминиферы переходят к паразитизму.

В настоящее время в составе типа Foraminifera выделяют шесть классов: Astrorhizata, Spirillinata, Nodosariata, Miliolata, Rotaliata и Globigerinata, из которых ниже будут рассмотрены представители лишь четырех.

**ПРЕПАРАТ — раковина *Rhabdammina* sp. (рис. 4)**

*Методические указания.* Раковины *Rhabdammina* sp., заключенные в сухие камеры или помещенные в часовое стекло, рассматривают под биноклем в падающем свете.

*Rhabdammina* sp. обладает *однокамерной* раковиной. Последняя имеет форму трубки, на концах которой располагаются простые округлые *устья*. Она *агглютинированная*, то есть образована плотно склеенными мелкими песчинками.

**ПРЕПАРАТ — раковина *Astrorhiza* sp. (рис. 5)**

*Методические указания.* Раковины *Astrorhiza* sp., заключенные в сухие камеры или помещенные в часовое стекло, рассматривают под биноклем в падающем свете.

Раковины представителей рода *Astrorhiza* в большинстве своем характеризуются отчетливо выраженной звездчатой формой — от *центральной*, часто неправильно округлой части в разные стороны расходятся *отростки*, длина которых варьирует у разных видов. На свободном конце каждого такого отростка расположено *устье*. Раковины — *однокамерные, агглютинированные*. Их стенки образованы гетерогенным материалом. Основу стенки составляют мелкие песчинки, между которыми могут быть вкраплены более крупные частицы, отличающиеся по цвету и форме.



Рис. 4. Однокамерная агглютинированная раковина *Rhabdammina* sp.

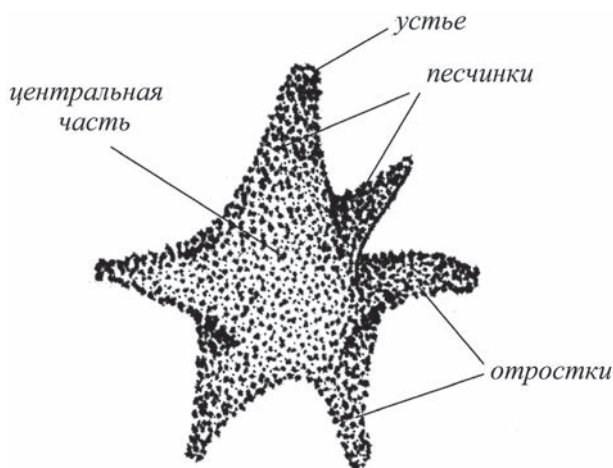


Рис. 5. Однокамерная агглютинированная раковина *Astrorhiza* sp.

**ПРЕПАРАТ — раковина *Nodosaria* sp. (рис. 6)**

*Методические указания.* Крупные раковины нодозарий удобнее всего изучать в сухих камерах или в часовом стекле, используя для этого бинокль с падающим светом.

Раковины представителей рода *Nodosaria* — *многокамерные, секреторные*. В их стенках откладывается углекислая известь. Раковина характеризуется линейным расположением *камер*. На одном ее конце находится самая маленькая камера, которая первой формируется в процессе развития фораминиферы и называется *эмбриональной*, или *зародышевой*. Камеры, образующиеся позднее, постепенно увеличиваются в размерах, так что самая последняя камера чаще всего оказывается и самой крупной. На ней же располагается наружное *устье*. Из-за непрозрачности стенок раковины рассмотреть внутренние устья в большинстве случаев не удастся.

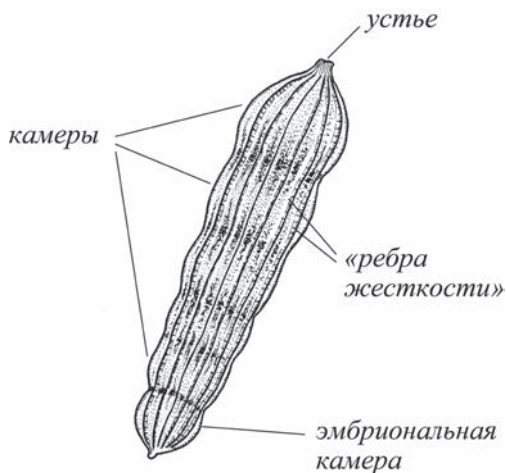


Рис. 6. Многокамерная секреторная раковина *Nodosaria* sp.

Линейные многокамерные раковины многих видов фораминифер для увеличения запаса механической прочности часто приобретают своего рода *«ребра жесткости»*. Последние действительно имеют вид настоящих ребер, тянущихся вдоль всей раковины и переходящих с одной камеры на другую.

### ПРЕПАРАТ — раковина *Peneroplis* sp. (рис. 7)

*Методические указания.* Постоянные препараты с заключенными в них прозрачными раковинами пенероплисов изучают, используя малое увеличение микроскопа.

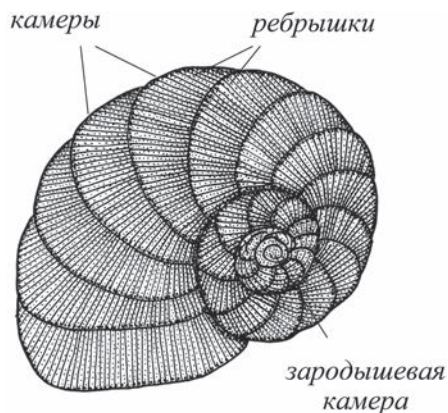


Рис. 7. Многокамерная секреторная раковина *Peneroplis* sp.

*Секреторные многокамерные* раковины пенероплисов характеризуются спиральным расположением *камер*. *Зародышевая камера* занимает центральное положение в раковине. Последующие камеры нарастают по спирали, причем их длина очень сильно уступает ширине. Камеры оказываются вытянутыми поперек относительно направления витка спирали. Это придает раковинам разных видов рода *Peneroplis* характерную форму рога изобилия или веера. На фоне прозрачных желтоватых стенок раковины хорошо заметны многочисленные короткие *ребрышки*, пересекающие камеры в продольном направлении.

### ПРЕПАРАТ — раковина *Spiroloculina* sp. (рис. 8)

**Методические указания.** Мелкие и прозрачные раковины изучают на постоянных препаратах, используя малое (8×) и большое (40×) увеличения микроскопа. Крупные непрозрачные раковины следует помещать в часовое стекло и рассматривать под биноклем в падающем свете.



Рис. 8. Многокамерная секретионная раковина *Spiroloculina* sp.

Секретионная раковина спиро-локулины демонстрирует один из возможных вариантов модификации спиральных раковин. Все *камеры* располагаются в одной плоскости, сильно вытянуты в длину, имеют трубчатую форму и дуговидно изогнуты. При этом один виток спирали образован всего двумя камерами. В процессе формирования раковины камеры нарастают поочередно с одной и с другой стороны. Положение устья по отношению к полюсам раковины соответственно каждый раз меняется на противоположное. В результате камеры располагаются супротивно справа и слева от зародышевой, занимающей срединное положение. Устье расположено на свободном конце последней камеры. В целом раковина имеет вид овально вытянутой пластинки с заостренными концами.

### ПРЕПАРАТ — раковина *Rotalia* sp. (рис. 9)

**Методические указания.** Постоянные препараты из раковин разных видов рода *Rotalia* изучают с использованием малого (8×) и большого (40×) увеличений микроскопа.

Раковины роталий *многокамерные* и *секретионные* (известковые). Камеры располагаются строго по спирали. При этом формируется так называемая турбоспираль — начиная от эмбриональной камеры, все последующие витки располагаются не в одной плоскости, а один под другим. Раковины такого типа часто называются трохоидными. Маленькая *эмбриональная камера* оказывается расположенной на вершине, в центре раковины. По ходу одного витка располагаются не две, как у *Spiroloculina*, а значительно большее количество камер.

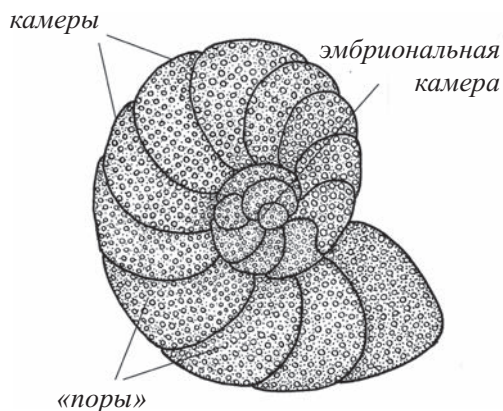


Рис. 9. Многокамерная секретионная раковина *Rotalia* sp.

Устье раковины роталии небольшое, щелевидное, располагается сбоку и обычно плохо заметно. Стенка раковины несет большое количество очень мелких, округлых «п о р». Долгое время считалось, что это сквозные отверстия, обеспечивающие связь наружной и внутрираковинной цитоплазмы. Изучение тонкого строения таких «перфорированных» раковин показало, что эти «поры» представляют собой лишь точечные углубления в стенке раковины — их дно затянато органическим матриксом.

Описанные выше представители фораминифер — *Rhabdammina* sp., *Astrorhiza* sp. (класс **Astrorhizata**; отряд **Astrorhizida**; семейство **Astrorhizidae**), *Nodosaria* sp. (класс **Nodosariata**; отряд **Nodosariida**; семейство **Nodosariidae**), *Peneloplis* sp. (класс **Miliolata**; отряд **Soritida**; семейство **Penelopliidae**), *Spiroloculina* sp. (класс **Miliolata**; отряд **Miliolida**; семейство **Spiroloculinidae**), *Rotalia* sp. (класс **Rotaliata**; отряд **Rotaliida**; семейство **Rotaliidae**) относятся к разным таксонам. Традиционно при построении системы этой группы амебоидных организмов в первую очередь используются признаки, характеризующие особенности строения их раковин. Хорошая сохранность раковин в палеонтологической летописи и анализ богатой современной фауны позволяют реконструировать основные этапы их эволюции.

Эволюционные изменения раковины фораминифер связаны с несколькими признаками. Прежде всего, они затронули материал, из которого создается раковина. В этом направлении легко выделяются три основных этапа. Обособление фораминифер как самостоятельной эволюционной ветви было связано с приобретением предковыми формами, наряду с другими признаками, способности создавать вокруг своего тела чисто органические раковины, состоящие из белков и полисахаридов. Такие раковины иногда называют тектиновыми. Считается, что они присущи самым архаичным и древним представителям рассматриваемого таксона. В составе рецентной фауны доля таких форм не очень велика. Эволюционно более продвинутые формы приобрели и более прочную раковину, надежно защищавшую центральный участок их клеточного тела, содержащий ядра, элементы белоксинтезирующего аппарата и т. д. Увеличение механической прочности достигалось за счет того, что органическая (тектиновая) основа используется в качестве своеобразного цемента, склеивающего различные минеральные частицы небιοгенного (например, песчинки) или биогенного (минеральные скелетные спикулы других организмов и т. п.) происхождения. Такие раковины получили название агглютинированных. Со временем органический цемент заменяется минеральным — минеральные соли секретируются самой фораминиферой и откладываются в толще стенки агглютинированной раковины. Однако наиболее широкое распространение получают так называемые секреционные раковины, стенка которых целиком состоит из минеральных продуктов, выделяемых самим организмом. Чаще всего это известь ( $\text{CaCO}_3$ ), которая обычно представлена кальцитом или арагонитом.

Процесс замены одного «строительного материала» на другой сопровождает всю эволюцию фораминифер. Основу палеозойской фауны составляют агглютинированные формы. Но уже с конца палеозоя — начала мезозоя сначала постепенно, а потом все быстрее и быстрее нарастает число видов с секреционными известковыми раковинами. И у агглютинированных, и у секреционных раковин все равно остается тонкая тектиновая выстилка внутренней поверхности стенки раковины. Особо следует подчеркнуть, что процесс этот совершался независимо практически во всех крупных филогенетических ветвях фораминифер.

Второе очень важное направление преобразований раковины фораминифер — изменение конструкции. На первом этапе изменяется количество камер. На смену более древним однокамерным формам, раковина которых имеет одну общую полость, не разделенную перегородками на отдельные участки, приходят так называемые многокамерные. Это было связано с приобретением фораминиферами способности к периодическому росту — периоды роста сменяются периодами относительного ростового покоя, когда увеличения объема цитоплазмы у развивающейся фораминиферы не происходит. В период роста вновь образовавшаяся цитоплазма выступает из устья последней камеры, и вокруг нее формируется новая камера, снабженная и новым устьем. Через некоторое время этот процесс повторяется. В пределах наиболее архаичного класса *Astrorhizata* встречаются почти исключительно формы с одно-

камерными раковинами. Среди *Nodosariata* многокамерные формы уже явно доминируют над однокамерными, а у *Miliolata* виды с однокамерными раковинами вообще встречаются очень редко. И, наконец, весь класс *Rotaliata* представлен исключительно многокамерными видами.

Многокамерные раковины различаются по характеру расположения камер относительно друг друга. По-видимому, для более архаичных форм (в первую очередь, многие *Nodosariata*) характерно линейное расположение камер в раковине — камеры образуют один ряд, на одном конце которого лежит самая «старая» зародышевая камера, или пролокулюм, а на противоположном — самая «молодая», то есть образовавшаяся последней. Как правило, она и самая крупная. Более многочисленны и разнообразны среди фораминифер виды, в раковинах которых камеры располагаются по спирали. Вероятно, клубковидный способ навивания камер в спираль (это главным образом характерно для представителей класса *Miliolata*) более архаичен, чем формирование планоспиралей (все витки спирали располагаются в одной плоскости) или трохонидных спиралей (витки располагаются один над другим). Самые различные варианты секретионных, многокамерных, трохонидных спиральных раковин встречаются у представителей класса *Rotaliata*.

У наиболее специализированных многокамерных фораминифер появляются специальные системы «протоков», обеспечивающих связь между отдельными камерами и камер с внешней средой. Обычно они называются интегрирующими системами. Наиболее сложного развития достигает система каналов у *Rotaliata*. Каналы эти залегают в стенках раковины между камерами, сложно ветвятся и заполнены эктоплазмой, которая у представителей *Rotaliata* очень четко отличается от эндоплазмы, заполняющей камеры. Столь заметная дифференцировка цитоплазматического тела у более архаичных фораминифер отсутствует.

От наружного слоя цитоплазмы отходят многочисленные псевдоподии. Они относятся к особому морфологическому типу и называются гранулоретикулоподиями. Гранулоретикулоподии обильно ветвятся и анастомозируют друг с другом. Благодаря этому вокруг тела фораминиферы формируется трехмерная ажурная цитоплазматическая сеть, по которой постоянно перемещаются многочисленные светопреломляющие гранулы. Сеть эта весьма динамична — она практически постоянно меняет свою конфигурацию и объем. Как и псевдоподии других типов, гранулоретикулоподии в первую очередь используются для добывания пищи и передвижения. Пищей фораминиферам служат как частицы детрита, так и разнообразные живые организмы — от бактерий до относительно крупных личинок раков. Захваченная добыча обволакивается слоем цитоплазмы, и вокруг нее формируется пищеварительная вакуоль. Крупные вакуоли остаются в пределах сети, и здесь же происходит переваривание в них пищи. Более мелкие — токами цитоплазмы переносятся в основную часть клетки, которая заключена в раковину. Непереваренные частицы перемещаются вдоль гранулоретикулоподий в обратном направлении — от клетки к концам псевдоподий. Здесь и осуществляется экзоцитоз — выбрасывание остатков пищи во внешнюю среду.

Многие фораминиферы вступают в симбиотические отношения с одноклеточными водорослями, которые поселяются непосредственно в цитоплазме. Последняя, благодаря присутствию симбионтов, обычно ярко окрашена.

Взрослые, полностью сформированные особи фораминифер многоядерны. У более архаичных форм (классы *Astrorhizata*, *Spirillinata*, *Nodosariata*) все ядра морфологически совершенно одинаковы. В то же время для представителей более продвинутых таксонов (классы *Miliolata*, *Rotaliata* и *Globigerinata*) характерны проявления ядерного гетероморфизма. В подобных случаях в клетке присутствуют ядра двух типов: вегетативные (или соматические) и генеративные (см. также с. 23).

Жизненный цикл фораминифер протекает по типу гетерофазного чередования поколений, в котором сменяющие друг друга генерации различаются по пloidности: одно поколение представлено гаплоидными организмами, тогда как второе — диплоидными. Это становится возможным благодаря тому, что основные события, связанные с реализацией половых процессов у фораминифер (гаметогенез и копуляция гамет, с одной стороны, и редукционное деление — с другой) сильно разнесены во времени.

Обобщенная схема жизненного цикла фораминифер выглядит следующим образом. Половые особи (гамонты) дают начало гаплоидным гаметам. Гаметы, сформировавшиеся из разных особей, сливаются друг с другом. Так осуществляется процесс копуляции гамет, в результате чего формируется *диплоидная* ( $2n$ ) зигота.

Соответственно из зиготы развивается диплоидная особь, называемая агамонтом. Начинается этот процесс с того, что вокруг зиготы формируется маленькая камера, которая у многокамерных форм в дальнейшем становится зародышевой камерой (пролокулюмом). Единственное поначалу ядро агамонта последовательно делится. У «высших» фораминифер одновременно с процессом увеличения числа ядер имеет место их дифференцировка на соматические и генеративные. У вполне зрелых агамонтов крупное соматическое ядро (или ядра, если их несколько) обычно располагается ближе к устьевой части раковинки. Генеративные ядра тоже демонстрируют тенденцию к смещению в более «молодые» камеры, однако значительная их часть все-таки располагается позади соматического ядра. На заключительных этапах развития агамонта генеративные ядра претерпевают редукционное деление, протекающее в форме двухступенчатого мейоза.

По завершении мейоза вновь образовавшиеся *гаплоидные* ( $n$ ) ядра могут продолжать митотически делиться. Все это приводит к значительному увеличению числа гаплоидных ядер в теле агамонта. Одновременно с описанными выше процессами протекает постепенная дегенерация соматического ядра (или ядер), которое в конце концов исчезает.

В полости раковины происходит фрагментация тела агамонта — вокруг гаплоидных ядер обособливаются участки цитоплазмы. Так формируются *гаплоидные* ( $n$ ) одноядерные гаметы, дающие начало *гаплоидным* ( $n$ ) гамонтам.

Развитие молодого гамонта сопровождается двумя процессами. Прежде всего, гамонт растет, при этом у многокамерных видов в этот период и формируется многокамерная раковина. Преобразования ядерного аппарата у гамонтов протекают немного иначе, чем у агамонтов. Гамонты долгое время могут оставаться одноядерными. Лишь непосредственно в процессе гаметогенеза ядро многократно делится и дает начало гаплоидным ядрам гамет. Естественно, что в подобных случаях ни о каком ядерном гетероморфизме у гамонтов говорить не приходится. Пока известное исключение составляет лишь один представитель класса *Rotaliata* и, возможно, еще несколько видов: у гамонтов *Cibicides lobatulus* достоверно описан ядерный гетероморфизм.

Двухжгутиковые гаметы (правда, у некоторых видов они могут быть полностью лишены жгутиков или, наоборот, нести три жгутика) отделяются от распадающегося гамонта, покидают раковину и копулируют в воде. У более специализированных форм этот процесс усложняется за счет своеобразного феномена пластогамии. У пластогамных видов две раковины плотно прикладываются друг к другу своими нижними поверхностями. В зоне контакта формируется специальное уплотнение, полностью изолирующее небольшой просвет, остающийся между раковинками. Стенки раковин, ограничивающие этот просвет, растворяются. Это приводит к формированию небольшой полости, в которую и поступают освобождающиеся из раковин гаметы. Копуляция гамет протекает в ограниченном объеме этой полости, что значительно повышает вероятность успешного завершения полового процесса.

Слияние гаплоидных гамет приводит, как уже говорилось выше, к образованию диплоидной зиготы, дающей начало диплоидному агамонту.

Гетерофазное чередование поколений часто встречается у водорослей (макрофитов), папоротников и т. д. В подобных случаях редукционное деление протекает в период образования спор на диплоидном спорофите (отсюда широко используемое название — спорическая редукция). Соответственно из гаплоидных спор развивается гаплоидный же гаметофит.

Ископаемые формы сохраняются хорошо и найдены в отложениях от кембрия до голоцена. На изучении ископаемой фауны фораминифер основан так называемый «фораминиферный анализ», используемый при поиске и разработке перспективных нефтяных месторождений.

## ТЕМА: СОЛНЕЧНИКИ (Heliozoa)

*Материал.* Для использования на занятиях необходимо иметь постоянную культуру «солнечников». Удобнее всего для этой цели использовать так называемых актинофридных «солнечников» (см. ниже). Они часто встречаются в пресных водоемах, обогащенных органикой, их смешанные культуры с какими-либо другими видами простейших легко поддерживаются в лабораторных условиях, и, главное, эти организмы могут достигать крупных размеров (до 1 мм). Кроме живых объектов очень полезно на занятиях демонстрировать тотальные препараты, окрашенные по Фельгену или каким-либо гематоксилином. На таких препаратах хорошо видны ядра.

Чаще других в природе в пресных водоемах встречаются представители двух родов: *Actinosphaerium* и *Actinophrys*. Ниже приводится описание одного из самых широко распространенных видов *Actinosphaerium eichhorni*.

Название «солнечники» впервые было использовано Э. Геккелем для обозначения всей совокупности простейших, обладающих «лучистым», или «солнечным» строением. Соответственно Геккель включил в эту группу и «солнечников», и «радиолярий» (см. ниже). Однако очень скоро стало ясно, что «солнечники» и «радиолярии» весьма существенно отличаются друг от друга, и их разделили на две самостоятельные группировки, равные по таксономическому рангу — «Heliozoa» и Radiolaria. В свое время они входили в состав типа Protozoa в ранге двух подклассов, позднее же стали рассматриваться как два самостоятельных типа гетеротрофных протистов. Эту точку зрения и по сей день можно встретить в учебной и научной литературе.

«Солнечники» и «радиолярии» долгое время рассматривались как близкородственные группы, объединяемые одним общим признаком — наличием особого типа псевдоподий, называемых аксоподиями. Последние в отличие от псевдоподий других типов характеризуются наличием относительно стабильной продольной опорной структуры — аксонемы, или осевой нити. Аксонема построена из микротрубочек, связанных друг с другом короткими поперечными связками. Благодаря наличию аксонемы аксоподии приобретают ригидность: они не способны так быстро менять свои размеры и форму, как это свойственно псевдоподиям других типов. Аксонема аксоподий весьма существенно отличается по своему строению от аксонемы жгутиков (см. ниже).

Как уже было сказано ранее, детальный анализ строения и биологии как «солнечников», так и «радиолярий» показал, что эти две группы не родственны друг другу. Кроме того, выяснилось, что и сами эти группы являются сборными. Более мелкие группировки, входящие в их состав, объединяются лишь внешним сходством, которое было приобретено совершенно независимо и параллельно в процессе адаптации к существованию в сходных условиях.

Таким образом, понятие «солнечники» в настоящее время отражает лишь некоторые внешние особенности организации клетки. Оно указывает лишь на то, что конкретный объект обладает определенным морфотипом. Рассматриваемый конкретный морфотип — «Heliozoa», или «солнечники», характеризуется наличием аксоподий особого типа — гранулоаксоподий. Последние имеют не гладкую поверхность, а шероховатую. Это объясняется наличием в поверхностном слое цитоплазмы аксоподий большого количества экструсом —

специальных органоидов, содержимое которых под действием разных факторов выбрасывается из клетки наружу (см. также — трихоцисты инфузорий; с. 94, 99). Экструсомы у живых «солнечников» выглядят как мелкие гранулы, расположенные вдоль аксоподий. Кроме того, всех «солнечников» объединяет отсутствие внутреннего минерального скелета в виде иголочек, или спикул. По всем остальным признакам «солнечники» совершенно отчетливо распределяются между несколькими весьма удаленными друг от друга группами протистов.

Отсутствие общепринятой и сколько-нибудь устоявшейся системы протистов затрудняет определение систематического положения разных групп «солнечников». Рассматриваемый ниже таксон Actinophryida в соответствии с современными представлениями входит в состав большой филогенетической ветви Stramenopila. Под этим названием объединяются очень разные организмы, в том числе и тип Ochrophyta, основу которого составляют разнообразные группы водорослей (золотистые, желто-зеленые, бурые, диатомовые и т. п.). Класс Pedinellophyceae, принадлежащий к этому типу, объединяет в своем составе жгутиковые (отряды Pedinellales и Ciliophryida) и вторично безжгутиковые формы (отряд Actinophryida).

Actinophryida характеризуются следующим набором признаков.

1. Шаровидное тело несет радиально направленные гранулоаксоподии.
2. Цитоплазма отчетливо подразделяется на наружную, или периферическую, зону, иногда обозначаемую как корковый слой, и сердцевинную, содержащую большое количество разнообразных включений и органоидов.
3. Ядро одно (род *Actinophrys*) или несколько (род *Actinosphaerium*). В первом случае оно располагается центрально, а во втором ядра локализируются по периферии зернистой зоны цитоплазмы.
4. Аксономы гранулоаксоподий берут начало либо от поверхности центрально расположенного ядра (род *Actinophrys*), либо в периферической зоне цитоплазмы (род *Actinosphaerium*). В составе аксоном образующие их микротрубочки располагаются в виде двух продольных лент. На поперечных срезах через аксоному хорошо видно, что эти ленты почти соприкасаются своими боковыми краями в центре аксоподии. Далее они расходятся к наружному краю среза в виде обвивающих друг друга спиралей. Это — уникальное строение аксономы, больше не встречающееся ни у каких других протистов, обладающих аксоподиями.
5. Имеются экструсомы двух типов — с плотным и зернистым содержимым.
6. Митохондрии всегда с трубчатыми или пузыревидными кристами.
7. Жгутиковый аппарат полностью редуцирован.
8. Это хищники, иногда поглощающие крупную добычу. Заглатывание пищи осуществляется путем фагоцитоза.
9. Размножаются агамно путем бинарного деления. Половой процесс автогамный; он протекает в цисте, где сливаются две гаплоидные амебидные гаметы, сформированные одним организмом.

### **ПРЕПАРАТ — *Actinosphaerium eichhorni* (рис. 10)**

*Методические указания.* «Солнечники» изучаются *in vivo* на временных препаратах с использованием малого увеличения микроскопа. Крупные экземпляры помещаются в капле культуральной жидкости на поверхность покровного стекла. При этом покровное стекло

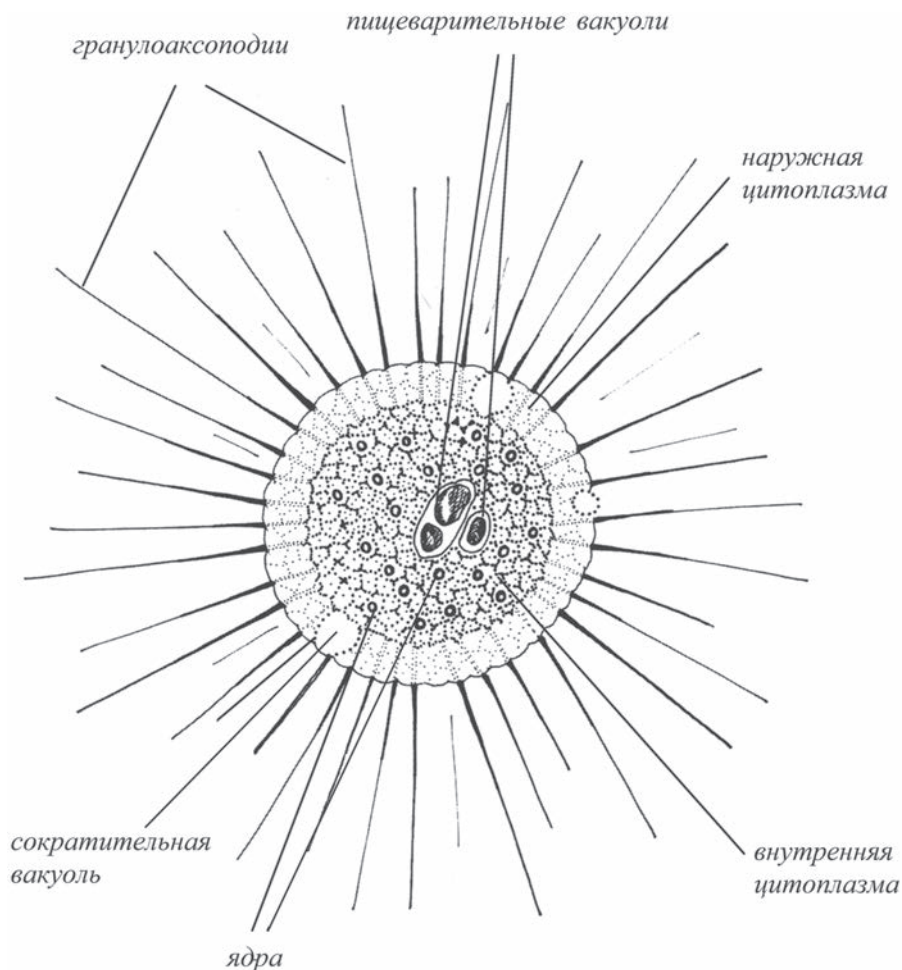


Рис. 10. *Actinosphaerium eichhorni*, внешний вид

должно быть обязательно снабжено восковыми ножками, предохраняющими «солнечника» от повреждений. Для этих же целей можно использовать предметные стекла с небольшими лунками. Лунка целиком заполняется культурой с изучаемыми простейшими и накрывается покровным стеклом. Подобные приемы позволяют длительное время наблюдать за живыми простейшими. При этом иногда удается увидеть и питание «солнечников», и их движение.

Постоянные препараты из окрашенных «солнечников» следует выставить на демонстрационных микроскопах, чтобы студенты могли хорошо рассмотреть ядерный аппарат. На отдельном демонстрационном микроскопе, снабженном фазово-контрастным устройством и иммерсионным объективом (90°), можно поставить препарат со слегка придавленным «солнечником» (но не настолько, чтобы у него разрушились псевдоподии). У таких объектов в аксоподиях можно рассмотреть аксоному в виде сплошного плотного тяжа.

От почти правильно сферического тела солнечника радиально, во все стороны отходят многочисленные прямые *гранулоаксоподии*. Они имеют