

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

Б. Ф. Жуков, С. А. Карпов

ПРЕСНОВОДНЫЕ ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ

Ответственный редактор
А. В. МОНаКОВ

ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА”
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1985

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

Institute of the Biology of Inland Waters

B. F. Zhukov, S. A. Karpov

FRESH-WATER CHOANOFLLAGELLATES

Editor-in-Chief A. V. MONAKOV

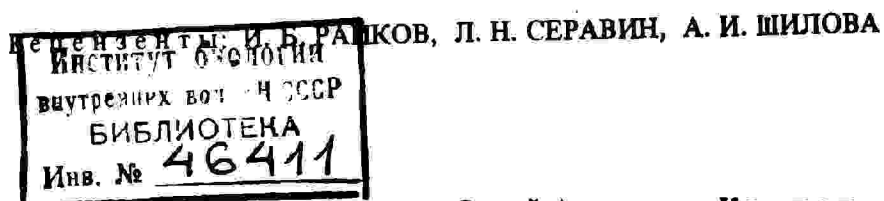
УДК 593.161.14

ЖУКОВ Б. Ф., КАРПОВ С. А. ПРЕСНОВОДНЫЕ ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ. Л.: Наука, 1985 г. — 120 с.

Монография содержит полную сводку современных данных о морфологии, ультраструктуре, биологии, включая питание и размножение, и экологии пресноводных воротничковых жгутиконосцев. Завершает монографию определитель, включающий 69 видов.

Книга предназначена для биологов широкого профиля, гидробиологов, протозологов, альгологов.

Библиогр. 175 назв. Ил. 53. Табл. 3.



Борис Федорович Жуков, Сергей Алексеевич Карпов

ПРЕСНОВОДНЫЕ ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ

Утверждено к печати

Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства Л. И. Сметанкина. Художник В. Н. Васильев

Технический редактор Е. Н. Никитюк. Корректор А. Х. Салтанова

ИБ № 21357

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 19.07.85. М-27964. Формат 60х90 1/16. Бумага для глубокой печати. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 7.50. + 1.0 вкл. Усл. кр.-от. 7.88. Уч.-изд. л. 8.72. Тираж 650. Тип. зак. № 23.

Цена 1 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство „Наука“, Ленинградское отделение 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука“ 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ВВЕДЕНИЕ

Воротничковые жгутиконосцы (отряд Choanoflagellida Kent, подтип Mastigofora Diesing, Protozoa) — одна из древнейших и процветающих групп одноклеточных организмов, широко представленных во всех типах пресных водоемов, морях и океанах. Эта чрезвычайно своеобразная группа флагеллат отличается от других жгутиконосцев характерным признаком — присутствием на апикальном конце клетки цитоплазматического воротничка, окружающего единственный жгутик. С точки зрения систематики и классификации, воротничковые жгутиконосцы уникальны. Значительно и разнообразие форм хоанофлагеллат. Среди них встречаются одиночные и колониальные формы, в домиках и без таковых. Среди колониальных форм можно найти все типы колоний, встречающиеся у простейших. Наряду с этим важно отметить, что в основе всего многообразия жизненных форм хоанофлагеллат лежит один, общий для всех тип строения клетки.

Несмотря на то что первые воротничковые жгутиконосцы были описаны более ста лет тому назад, их планомерное и углубленное изучение началось сравнительно недавно. Этому способствовало общее расширение гидробиологических исследований, прогресс в световой оптике и внедрение в биологические исследования электронного микроскопа. Тем не менее и до сегодняшнего дня при изучении жгутиконосцев приходится сталкиваться с трудностями методического характера, что в первую очередь связано с очень малыми размерами и нежностью этих организмов.

Как один из компонентов пресноводных биоценозов, воротничковые жгутиконосцы привлекли к себе внимание лишь в последние несколько десятилетий. В СССР первые работы в этом плане были начаты в 1968 г. в лаборатории биологии низших организмов Института биологии внутренних вод АН СССР. Исследования, проведенные в последующие годы, позволили выяснить, что данная группа — одна из ведущих среди всех зоофлагеллат в планктоне, бентосе и обрастаниях внутренних водоемов. Их численность и биомасса в некоторые сезоны года соизмеримы с таковыми бактерий и зоопланктона. Имея широкую экологическую валентность, обладая большой скоростью размножения, являясь активными бактериофагами, воротничковые жгутиконосцы играют значительную роль в жизни водоемов.

Необходимо отметить, что за последние годы удалось также получить много новых данных по биологии этих организмов (размножение, способы питания), что стало возможным после разработки методик выделения и ведения чистых и клональных культур ряда видов.

Большую помощь в разработке вопросов систематики, филогении, родственных связей хоанофлагеллат с другими жгутиконосцами оказывают электронно-микроскопические исследования. Уже накопившиеся к данному времени материалы по ультратонкому строению воротничковых жгутиконосцев позволяют более аргументированно говорить о сходстве и различии этих организмов внутри отряда и их связях с другими зоофлагеллатами, критически рассматривать проблему возникновения многоклеточных животных, в которой хоанофлагеллатам отводится важное место. В настоящее время в разных странах мира продолжают работы по изучению этих своеобразных организмов в пресных водах и морях, описываются новые виды и роды.

Данная работа — первая в СССР обобщающая сводка по пресноводным воротничковым жгутиконосцам.

ПОЛОЖЕНИЕ ХОАНОФЛАГЕЛЛАТ В СИСТЕМЕ ПРОСТЕЙШИХ

Краткие сведения по истории изучения

Впервые самые крупные особи хоанофлагеллат как представители нового вида инфузорий *Epistylis botrytis* были описаны Эренбергом (Ehrenberg, 1838). Позднее Джеймс-Кларк (James-Clark, 1866) привел краткое описание этого колониального простейшего, указав, что на переднем конце его клеток находится воронковидное образование, и выделил его как новый род и вид *Codosiga¹ pulcherrima*. В 1868 г. автор более подробно описал этот вид (James-Clark, 1868). В своей работе он описал также ряд других воротничковых жгутиконосцев, которых впервые выделил в особую группу *Craspedomonadines*, и сравнил их с хоаноцитами губок. Джеймс-Кларк, указав на большое сходство тех и других, впервые предположил, что губки и воротничковые жгутиконосцы — близкородственные группы животных.

Окончательное видовое название *Codonosiga botrytis* дал Штейн (Stein, 1878). Автор, сопоставив описания Эренберга (1838) и Джеймса-Кларка (James-Clark, 1866, 1868), убедился, что это один и тот же вид, и оставил первоначальное видовое название. Если судить по приведенным в работе Штейна (Stein, 1878) рисункам, то колония может иметь от 2 до 17–22 особей на стебельке. Размножение внутри колонии идет за счет продольного деления клетки на 2 дочерние. Часто процесс деления из двух исходных клеток протекает неравномерно. Например, одна из двух исходных клеток успевает дать потомство в 4 клетки, а другая за это время только увеличивается в размерах. Автор описал расселительную форму, которая представляет собой отделившуюся от колонии одиночную клетку, плавающую задним концом вперед. Отмечена также конъюгация свободноплавающей и стебельковой форм (Stein, 1878).

Исследования по воротничковым жгутиконосцам были продолжены Кентом (Kent, 1880–1882). Он описал ряд новых родов и видов и впервые выделил этих простейших в отряд *Choanoflagellata*, к которому отнес одножгутиковых простейших, имеющих на переднем конце воронковидное образование — воротничок. Среди представителей сем. *Codonosigidae* Кент описал новый род *Monosiga*: это одиночные организмы, без домика, тело овальное или сферическое, пластично и изменчиво по форме; сидячие, иногда с небольшим стебельком; спереди имеется хорошо выраженный мембранный воротничок, окружающий единственный жгутик; 2 или 3 сократительные вакуоли лежат в задней части клетки; эндопласт (ядро)

¹ Правильнее — *Codonosiga*, так как название рода образовано из двух греческих слов: *χωδων* — молчаливый, *σιγαω* — колокол.

сферический, субцентральный. Живут в соленой и пресной водах. Размножаются при помощи поперечного деления или распада клеточной массы на споры.

При первоописании рода *Protospongia* Кент (1880—1882) указывает на то, что пропорции воротничковых клеток в колонии могут нарушаться и тогда некоторые особи принимают амебоидную форму, при этом жгутик и воротничок втягиваются. По его данным, клетки в колонии *Protospongia haeckeli* размножаются за счет поперечного деления и образования спор. При благоприятных условиях споры начинают расти. Сначала у них появляется жгутик, затем воротничок.

Позднее Фиш (Fisch. 1885) также видел у хоанофлагеллат образование цист, из которых выходили подвижные споры, сначала не имеющие воротничка.

В более поздних исследованиях по воротничковым жгутиконосцам авторы не отмечали ни конъюгации особей, ни поперечного деления, ни спорообразования. В качестве единственного способа размножения хоанофлагеллат указывалось продольное деление клетки на 2 дочерние. Иногда в результате такого деления получались особи разных размеров, а сам процесс напоминал почкование (Saedeleer, 1929a).

Многих исследователей в конце прошлого и первой половине нашего столетия интересовал вопрос о природе и функции воротничка — этого необычного для простейших образования. Одни авторы (Francé, 1893, 1897; Ehrlich, 1908; Schouteden, 1908) считали, что воротничок образован спирально закрученной цитоплазматической мембраной, которая начинается примерно на уровне середины тела клетки и увеличивает ее передний конец. Другие авторы (James-Clark, 1868; Bütschli, 1878; Stein, 1878; Kent, 1880—1882; Lapage, 1925) указывали, что мембрана, образующая воротничок, представляет собой полый цилиндр вокруг жгутика. Лишь немногие исследователи (Griessmann, 1914; Petersen, 1929; Ellis, 1930) отмечали продольную исчерченность воротничка. Морфологически воротничок предполагалось разделить на 2 части (Griessmann, 1914; Ellis, 1930): верхние 2/3 воротничка, как считали авторы, образованы тонкими филоподиями, которые в нижней его части объединялись общим слоем цитоплазмы (Griessmann, 1914), или наряду с филоподиями там имелись короткие аксоподии и лобоподии для захвата пищи (Ellis, 1930).

С появлением электронного микроскопа было установлено строение воротничка. Петерсен и Хансен (Petersen, Hansen, 1954) на тотальных препаратах показали, что жгутик *Codonosiga botrytis* окружен тонкими цитоплазматическими выростами, которые при просмотре в световой микроскоп создают иллюзию целого однородного образования — воротничка.

Положение хоанофлагеллат в системе жгутиконосцев

Прежде чем рассматривать эту важную и еще нерешенную проблему, необходимо вкратце остановиться на основных системах жгутиконосцев. Мастигофоры, как известно, представлены окрашенными (автотрофными) и бесцветными (гетеротрофными) формами. Поскольку разделение на царства животных и растений осуществляется на основании типа питания (Тахтаджан, 1973), то жгутиконосцы с хлоропластами относятся к растени-

ям, а бесцветные монады — к животным. В связи с таким пограничным положением мастигофор их изучают с одной стороны ботаники (альгологи), с другой — протозоологи. В результате такого подхода до последнего времени в литературе не было сходных систем жгутиконосцев. Ботаники разделяют их на несколько классов (Dodge, 1973), типов или отделов (Жизнь растений, т. 3, 1977), часто не учитывая бесцветные формы. Протозоологи же считают мастигофор одним классом (Honigberg et al., 1964) или подтипом Mastigophora (Levine et al., 1980), который делят на отряды.

Сложившаяся ситуация отразилась и на положении хоанофлагеллат в системе жгутиконосцев (Hargrave, 1976). Первоначально этих простейших считали зоологическими объектами и относили к подклассу Zoomastigina (Lemmertmann, 1910; Wenyon, 1926). Однако в дальнейшем были описаны 2 вида окрашенных воротничковых жгутиконосцев — *Stylochomonas minuta* (Lackey, 1940) и *Microsportella fiordensis* (Scagel, Stein, 1961), что сразу же послужило основой для сближения хоанофлагеллат с хризофитовыми водорослями. С тех пор ботаники помещают воротничковых в один из порядков среди Chrysophyceae (Skuja, 1956; Bourrelly, 1957, 1968; Fott, 1959; Norris, 1965; Starmach, 1980), а зоологи — в один из таксонов Zoomastigophorea (Hollande, 1952; Honigberg et al., 1964; Kudo, 1966; Levine et al., 1980).

Таким образом, чтобы разобраться в вопросе о систематическом положении Choanoflagellida, нужно говорить о 2 основных системах классификаций: „ботанической” и „зоологической”.

„Ботаническая система”

Отнесение хоанофлагеллат к царству растений вызвано следующими причинами:

а) описано 2 вида воротничковых жгутиконосцев с хлоропластами;
б) среди хризофитовых водорослей выделяется сем. Pedinellaceae Pascher, представители которого обладают цитоплазматическими выростами (филоподиями) вокруг жгутика, напоминающими тентакулы воротничка Choanoflagellida. Учитывая, что наличие воротничка является необходимым и достаточным признаком для того, чтобы отнести одножгутиковых простейших в группу хоанофлагеллат, можно говорить о сем. Pedinellaceae как о переходной группе между собственно хризофитовыми водорослями и воротничковыми жгутиконосцами.

На этом основании Буррелли (Bourrelly, 1951, 1957) филогенетически связывает воротничковых жгутиконосцев с пединелловыми водорослями, а Норрис (Norris, 1965) прямо помещает последних в порядок Craspedomonadales в отделе Chrysophyta.

Делая следующий шаг в цепочке логических рассуждений, авторы предполагают, что воротничковые жгутиконосцы — это хризофитовые водоросли, вторично утратившие хлоропласты.

„Зоологическая система”

Благодаря уникальности характерного систематического признака (наличие воротничка) группа Choanoflagellida настолько резко очерчена, что практически невозможно обнаружить ее связь с другими группами бесцветных жгутиконосцев.

Однако на основании сходства воротничковых с хоаноцитами губок (James-Clark, 1868; Fjordingstad, 1961a, и др.) филогенетически легко связать хоанофлагеллат с губками и вообще с Metazoa, что и делают большинство зоологов на протяжении уже более 100 лет (James-Clark, 1868; Kent, 1880-1882; Fjordingstad, 1961a, 1961b; Иванов, 1968, 1976; Laval, 1971; Thronsdon, 1974; Hibberd, 1975, и др.).

Поскольку подразумевается, что многоклеточные животные могли произойти от простейших животного царства, а произошли они, по многим предположениям, от хоанофлагеллат или их предков, то воротничковые жгутиконосцы обязательно должны быть первично бесцветными. Следовательно, их непременно нужно относить к царству животных и к классу Zoomastigophorea. Развитие этой мысли приводит к поискам родственных групп только среди зоофлагеллат и исключает из поля зрения водоросли.

Таким образом, собственные взгляды, или, точнее говоря, специальность исследователя обычно определяет и его симпатии к той или иной системе жгутиконосцев. Например, Штармах (Starmach, 1980) помещает в отдел хризофитовых водорослей не только хоанофлагеллат, но также бодонид (отряд Kinetoplastida) и бикозоецид.

Воротничок широко распространен у специализированных клеток многоклеточных животных (Wilson, 1969; Brill, 1974; Lyons, 1973; Догель, 1975; Заварзин, 1976) и возникал в различных тканях конвергентно, чего нельзя сказать о простейших. По-видимому, можно считать, что все жгутиконосцы с воротничком на переднем конце родственны между собой. Однако это положение могут подтвердить или опровергнуть только ультраструктурные исследования объектов и сравнение их на уровне общей морфологии клетки.

Итак, проблема переходит в другую плоскость. Теперь важным или даже основополагающим признаком в выделении отрядов жгутиковых следует считать общую морфологию или взаимное расположение органелл клетки.

В последних работах по систематике и филогении жгутиконосцев (Taylor, 1976, 1978; Серавин, 1980) предлагается отказаться от деления Mastigophora на 2 традиционные группы: фитофлагеллаты и зоофлагеллаты. В основу их классификации положены ультраструктурные и биохимические особенности этих простейших независимо от наличия или отсутствия хлоропластов. В таком случае вышеизложенная проблема снимается. При рассмотрении новой макросистемы Mastigophora (Серавин, 1980) возникают вопросы, стимулирующие дальнейшее изучение ультраструктуры жгутиконосцев. Такой взгляд нам кажется более правильным при филогенетических построениях. При этом воротничковых нельзя сближать с хризофитовыми водорослями, так как в последних — митохондрии с трубчатыми кристами, а у изученных хоанофлагеллат — митохондрии с пластинчатыми кристами (Taylor, 1978). В связи с этим Л. Н. Серавин (1980) помещает эту группу жгутиконосцев в подтип Lamellacristata Seravin, а золотистые водоросли — в подтип Tubulacristata Seravin. Родство Chrysophyceae, в частности Pedinellaceae, с Choanoflagellida опровергают и следующие различия. По свидетельству Буррелли (Bourrelly, 1968), у хоанофлагеллат неизвестны эндогенные кремниевые цисты, характерные для пединелловых водорослей. Кроме того, филоподии последних не могут служить гомологами-тентакул

воротничка, так как имеют другое ультратонкое строение (см. главу 2). Л. Н. Серавин (1980) сближает их с прازیнофитовыми, которые похожи на хоанофлагеллат формой тела и отсутствием параксиального тяжа в жгутиках. К тому же у некоторых прازیнофитовых водорослей происходит редукция одного из жгутиков, что также можно оценивать как переход к одоножгутиковому состоянию.

Отвлекаясь от филогенетических построений, которые в отношении хоанофлагеллат, с нашей точки зрения, пока преждевременны, мы все же согласимся с основным прогрессивным изменением в макросистеме жгутиконосцев — отказом от традиционного деления этих простейших на 2 условные группы: фито- и зомастигин. В то же время нам более импонирует предположение о выделении из группы *Sarcomastigophora* 2 самостоятельных типов: *Mastigophora* и *Sarcodina*.

Обсуждая вопрос о ранге группы воротничковых жгутиконосцев, одни авторы предлагают выделить их в подкласс (Калкинс, 1912) и даже в надкласс в типе *Mastigophora* (Серавин, 1980), другие низводят эту группу до уровня подотряда (Wenyon, 1926; Догель и др., 1962; Кутикова, Старобогатов, 1977). Большинство исследователей рассматривают этих простейших как самостоятельный отряд (Kent, 1880—1882; Hollande, 1952; Grassé et al., 1961; Honigberg et al., 1964; Полянский, Хейсин, 1964; Kudo, 1966; Colliss, 1967; Grell, 1973; Жуков, 1974b, 1981a, 1981b; Levine et al., 1980). Исключив из системы жгутиконосцев классы *Zoomastigophorea* и *Phytomastigophorea* и повысив ранг *Mastigophora* до типа, мы вынуждены повысить и ранг всех отрядов жгутиконосцев до классов. Следовательно, при дальнейшем изложении мы будем говорить об отряде *Choanoflagellida* в классе *Choanomastigina*.

Представления о принципах деления этого отряда на семейства со временем значительно менялись. Подробно описанные Эллисом (Ellis, 1930) жгутиконосцы с 2 воротничками (*Dicraspedella stokesi*) убедили некоторых исследователей в реальном существовании дополнительного воротничка у некоторых представителей хоанофлагеллат. В результате Буррелли (Bourrelly, 1957) разделил краспедомонад на 2 семейства: *Monosigaceae* (= *Codonosigaceae*) и *Diplosigaceae*. К первому семейству он отнес формы с 1 воротничком, ко второму — с 2. Однако позднее этот автор (Bourrelly, 1968) отказался от такого деления под влиянием взглядов Норриса (Norris, 1965), который предложил более удачную классификацию, впоследствии с изменениями принятую большинством исследователей. Норрис включил в порядок *Craspedomonadales* (= *Choanoflagellida*) сем. *Pedinellaceae*, о котором мы уже упоминали, а из сальпингоецид выделил самостоятельную группу *Acanthoesaceae* Norris, которой он придал ранг семейства. Его система порядка *Craspedomonadales* выглядит следующим образом.

Сем. *Pedinellaceae* — клетки лишены домика, часто фотосинтезируют, ризоподии располагаются вокруг жгутика, но более редко, чем у настоящих *Codonosigaceae*;

Сем. *Codonosigaceae* — клетки лишены домика или погружены в слизь, близко расположенные псевдоподии вокруг жгутика образуют воротничок;

Сем. *Salpingoesaceae* — клетки в домиках, гладких и прочных, из хитина или целлюлозы, без видимой исчерченности и отверстий;

Сем. Acanthoecaceae — клетки в домиках, состоящих из отдельных кремниевых волокон, которые образуют корзинку определенной формы.

В последних 2 семействах домики хоанофлагеллат четко различаются не только по форме и строению, но и по химическому составу. У сальпингоецид основное вещество домика — целлюлоза, а у акантоецид — кремний (Thomsen, 1973; Leadbeater, Manton, 1974; Leadbeater, Morton, 1974a). Следовательно, разделение семейств Salpingoecaceae и Acanthoecaceae вполне обоснованно.

При электронно-микроскопических исследованиях (Leadbeater, 1972a; Leadbeater, Morton, 1974b; Hibberd, 1975; Карпов, 1981a) у представителей сем. Codonosigaceae была обнаружена тонкая оболочка. Последняя найдена и у Salpingoecaceae, которым, по-видимому, служит основой для формирования домика (Ellis, 1930; Laval, 1971; Leadbeater, 1977). В этом отношении сем. Codonosigaceae филогенетически более древнее, чем семейства Salpingoecaceae и Acanthoecaceae.

Позднее Буррелли (Bourrelly, 1968) согласился с мнением Норриса (Norris, 1965), что для выделения семейств недостаточно такого признака, как двойной воротничок, и разделил порядок воротничковых жгутиконосцев (Monosigales) на 4 семейства: Monosigacees (=Codonosigacees), Salpingoecacees, Acanthoecacees, Phalansteriacees.

К последнему семейству относится всего 1 род с 2—3 видами. Для этих хоанофлагеллат характерны редуцированный воротничок и обилие слизистой массы, в которую клетки погружены вместе с воротничком. Они практически не изучены¹.

В обширной работе по описанию планктонных хоанофлагеллат из североатлантических вод Трондсен (Throndsen, 1974) оставил в отряде Choanoflagellida всего 3 семейства, придав зоологические окончания их названиям: Codonosigidae, Salpingoecidae и Acanthoecidae. Этой системы хоанофлагеллат придерживаются и другие авторы (Parke, Dixon, 1968; Parke, Leadbeater, 1977).

Позднее была предложена сугубо зоологическая классификация этого отряда (Жуков, 1978б). Пресноводные воротничковые жгутиконосцы выделены в 2 семейства: Monosigidae и Salpingoecidae. Замена Codonosigidae на Monosigidae оправдана тем, что филогенетически род *Monosiga* является более древним и как бы прообразом предка всех остальных родов отряда. В группу сальпингоецид отнесены все воротничковые, имеющие целлюлозный домик с гладкой поверхностью. Домики в форме корзинки из кремниевых ребер встречаются только у морских и солоновато-водных хоанофлагеллат, поэтому акантоециды были намеренно опущены автором. Среди морских форм встречаются домики, в которых сочетаются особенности обоих семейств. Однако принимая во внимание немногочисленность этих переходных видов, различия в структуре и химическом составе до-

¹ Ультратонкое строение единственного представителя этого семейства *Phalansterium digitatum* детально изучено в работе Хибберда (Hibberd, 1983). Автор показал, что по морфологическим признакам этот вид принципиально отличается от хоанофлагеллат и других жгутиконосцев, и выделил род *Phalansterium* в самостоятельный отряд Phalansteriida Hibberd.

миков, мы считаем необходимым разделить хоанофлагеллат с домиками на 2 семейства: Salpingoecidae и Acanthoecidae.

При дальнейшем изложении мы будем пользоваться следующей системой:

тип Mastigophora Diesing
класс Choanomastigina Kent
отряд Choanoflagellida Kent
сем. Monosigidae Kent
сем. Salpingoecidae Kent
сем. Acanthoecidae Norris

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ

Воротничковые жгутиконосцы отличаются друг от друга наличием или отсутствием домика или его строением. Клетки же у колониальных и одноклеточных видов независимо от принадлежности к семейству устроены одинаково (рис. 1). Тело особи имеет грушевидную или овальную форму. Сужение его в передней части называется шейкой. Из апикальной части шейки выходит жгутик, окруженный воротничком. Нитевидные образования, из которых состоит воротничок, впервые были названы тентакулами (Petersen, Hansen, 1954), и с тех пор этот термин закрепился в литературе.

Описание у некоторых видов хоанофлагеллат второго, дополнительного воротничка вызвало длительное обсуждение. Нередко его считали временным образованием, служащим для захвата пищи. Однако Эллис (Ellis, 1930) отмечает дополнительный воротничок как постоянную структуру у некоторых видов рода *Dicraspedella*. Поскольку у *Dicraspedella* второй воротничок не участвует в захвате пищи, автор считает его рудиментарным образованием. Второй воротничок есть и у редкого вида *Diplosiga socialis* (Жуков и др., 1978). Среди других исследователей нет единого мнения по этому поводу, поэтому вопрос о существовании форм с 2 воротничками остается открытым.

Тонкие псевдоподиальные выросты иногда встречаются и в других частях клетки хоанофлагеллат, чаще всего на заднем ее конце. Эти нитевидные отростки могут быть временными или постоянными образованиями. Число их значительно меняется даже в пределах онтогенеза одной клетки. У особей некоторых видов наряду с задними выростами были обнаружены и боковые. Назначение этих псевдоподиальных образований различно. У „голых” (без домиков) форм (*Codonosiga botrytis* и *Dicraspedella stokesi*) они служат для прикрепления к субстрату и участвуют в образовании стебелька, а у акантоецид и сальпингоецид, кроме того, принимают участие в образовании домика (Ellis, 1930).

Снаружи тело клетки монозигид одето тонким материалом, обычно не видимым в световой микроскоп. Для обозначения этого покрова в литературе нет единого термина, поэтому мы будем называть его оболочкой, имея в виду, что последняя значительно отличается от оболочки растительных клеток. Оболочка имеется и у сальпингоецид. При помощи нее тело особи фиксируется внутри домика.

Домики сальпингоецид и акантоецид значительно различаются по структуре и химическому составу. В связи с этим были предложены и

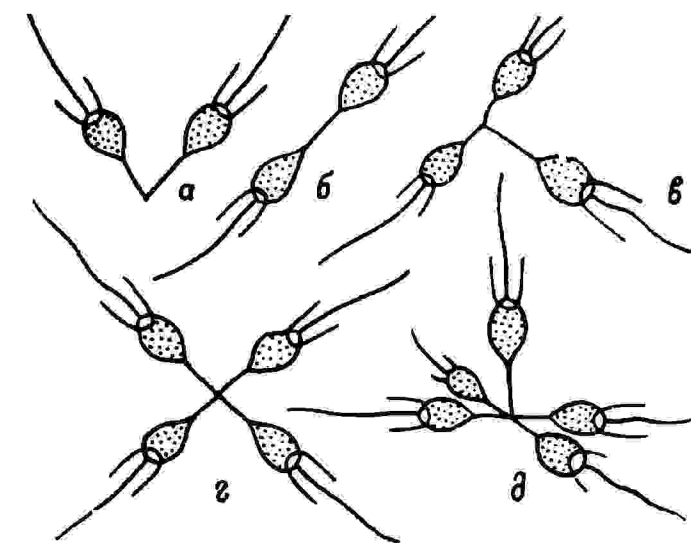
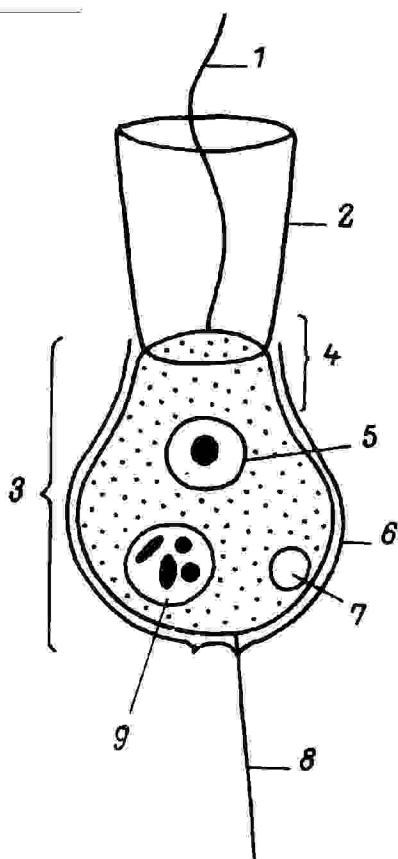


Рис. 2. Мелкие колонии *Sphaeroeca volvox* в культуре.

а, б — двухклеточные; в — трехклеточные; г — четырехклеточные; д — пятиклеточные колонии.

Рис. 1. Схема строения клетки хоанофлагеллат.

1 — жгутик; 2 — воротничок; 3 — тело клетки; 4 — шейка клетки; 5 — ядро с ядрышком; 6 — оболочка; 7 — сократительная вакуоль; 8 — задние выросты; 9 — пищеварительная вакуоль.

разные названия. Лидбере (Leadbeater, 1977) термином тека (theca) называет гладкие прозрачные домики сальпингоецид, а термином лорика (lorica) — панцирь, состоящий из жестких кремниевых ребер акантоэцид. Такие терминологические уточнения вполне обоснованны, поэтому мы будем ими пользоваться при дальнейшем изложении материала.

Под световым микроскопом у сальпингоецид видны только контуры домиков, форма которых различна и считается видовым признаком. Тека может быть трубчатой, колбовидной, похожей на удлиненную вазу и т.д. (см. наст. книгу, с. 111). В верхней части домика имеется устье, из которого выступают воротничок и жгутик особи. Края устья слегка расширены. Нижняя часть домика обычно заостряется и постепенно переходит в стебелек. Последний бывает разной длины и в месте прикрепления к субстрату образует небольшое расширение. Если стебелек отсутствует, тогда нижний конец теки закруглен и прикрепляется к поверхности предметов тонкими псевдоподиями.

Среди представителей сем. Monosigidae наряду с одноклеточными видами часто встречаются и колониальные. Причем колонии бывают прикрепленными и свободноплавающими. Среди них можно найти все основные типы колоний простейших: линейные — род *Desmarella* Kent, род *Kentrosiga* Schiller (рис. 23), плоскостные или табличные — род *Protospongia* Kent (см. наст. книгу, с. 108), шаровидные — род *Sphaeroeca* Lauterborn — (рис. 24), древовидные — род *Codonosiga* J.-Clark (рис. 25) и род *Codonosigopsis* Senn (см. наст. книгу, с. 106-109). Общая морфология колоний хорошо видна на приведенных в определителе рисунках.

В описании строения одного из наиболее типичных видов рода *Sphaeroeca* — *Sphaeroeca volvox* — недавно было сделано дополнение (Карпов, Жгарева, 1981). В ходе исследования развития культуры этого жгутиконосца были прослежены этапы формирования колоний из 1 клетки (рис. 2, 26). Оказалось, что все зооиды задними отростками соединяются с центром колонии, где постепенно формируется центральное тело. Последнее было обнаружено и у взятых из природных вод крупных колоний, у которых оно может достигать больших размеров (рис. 26).

Строение покровов клетки

В современных исследованиях по воротничковым жгутиконосцам преобладают работы по морским видам. Причем большинство этих работ носит характер фаунистических описаний. Поскольку такие исследования проводятся на тотальных препаратах, то авторы имеют дело лишь с домиками акантоецид, а не с их клетками (Thronsdon, 1970a, 1970b; Leadbeater, 1972a, 1972b, 1972c, 1973, 1974a, 1974b, 1978, 1980; Thomsen, 1973, 1976, 1979; Manton et al., 1976; Reynolds, 1976; Manton, Leadbeater, 1978; Manton, Oates, 1979; Buck, 1981). Только в некоторых работах приведены срезы клетки для того, чтобы показать, как она закрепляется в домике, и уточнить его строение.

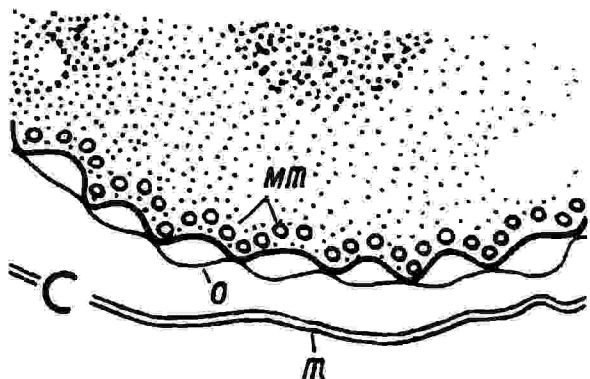
Лорика акантоецид построена из кремниевых полосок или ребер, которые образуют ажурную корзинку вокруг особи. Взаимное расположение ребер и форма корзинки различны и считаются видовыми признаками (Leadbeater, 1973).

Домики сальпингоецид бывают различной формы и имеют гладкую поверхность. Основным видовым признаком считается форма домика (см. наст. книгу, с. 69). На рис. 29 (А–Д) представлены некоторые типы домиков пресноводных сальпингоецид, положение особи в теке *Salpingoeca ringens* и ее строение. Стебельковые формы прикрепляются к субстрату при помощи расширения на конце стебелька (рис. 30, А, Г). Домики с закругленным задним концом удерживаются на поверхности субстрата тонкими псевдоподиальными выростами (рис. 29, Г). На ультратонких срезах видно, что у *S. pelagica* (Laval, 1971) и у сидячих особей *Choanoecca perplexa* (Leadbeater, 1977) тека состоит из 2 электронно-плотных слоев, разделенных светлой зоной.

При электронно-микроскопических исследованиях монозигид часто выявляется окружающий клетку аморфный материал, или оболочка. Она хорошо развита и состоит из 2 слоев у морской формы *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972a) и у пресноводного вида *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975). *C. gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) и *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981a) имеют более тонкую однослойную оболочку. Подобное образование обнаружено и у сальпингоецид. Плавающие особи *Choanoecca perplexa* окружены тонкой однослойной оболочкой, похожей на таковую *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, 1977). На ее основе формируется тека сидячих особей, в то же время сохраняется и сама оболочка. Она служит для прикрепления клетки в области шейки к внутренней стенке домика (Laval, 1971; Leadbeater, 1974b, 1977). На поверхности шейки в этом месте образуются небольшие

Рис. 3. Схема строения шейки *Salpingoeca pelagica* в месте ее прикрепления к оболочке клетки (по: Laval, 1971).

мт — микротрубочки; о — оболочка;
т — тека.



выступы, которые подстилаются с внутренней стороны микротрубочками корешковой системы жгутика (рис. 3).

Оболочка, как правило, плотно прилегает к наружной мембране клетки, охватывая всю поверхность тела, и доходит на переднем конце до оснований тентакул воротничка. Так, на поперечных срезах через шейку зооида *Sphaeroeca volvox* оболочка еще видна (рис. 30, В), а на срезе выше основания жгутика отсутствует (рис. 30, Б). Она покрывает поверхность особей у морской формы *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972a) и пресноводных *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975) и *Sphaeroeca volvox* (см. рис. 30, В; 32, Б; 45; 54, Г, Е).

Пресноводная форма *Monosiga ovata* в отличие от морской, по-видимому, не имеет оболочки. Особи этого вида окружены слизью, которая иногда проявляется на ультратонких срезах в виде отдельных уплотнений. То же, вероятно, относится и к *Kentrosiga thienemanni*. Если учесть, что клетки колонии погружены в слизь и соединяются друг с другом латеральными мостиками, то становится понятно, почему отсутствует оболочка у этого вида.

Интересно, что на срезах домики сальпингоеид и оболочка клетки у некоторых монозигид выглядят одинаково: 2 электронно-плотных слоя, разделенных светлым пространством. Однако они хорошо различаются на тотальных препаратах, где тека выглядит более плотной и лучше сохраняет форму.

Структура наружных выростов клетки

К наружным выростам клетки хоанофлагеллат относятся: жгутик, (ундулиподия), окружающие его тентакулы воротничка, задние выросты клетки и цитоплазматические мостики между соседними особями некоторых колониальных видов.

Во всех исследованиях по воротничковым жгутиконосцам отмечается, что у этих простейших жгутик оканчивается тонким волоском — акронемой, т.е. по классификации Афцелиуса (Afzelius, 1961) относится к кнутовидному типу жгутиков. Акронема представляет собой тонкий цитоплазматический вырост, лишенный микротрубочек аксонемы (рис. 30, Д, Е; 31). Граница между ундулиподией и акронемой или очень четкая (рис. 30, Д), или сглаженная (рис. 30, Е). Акронема жгутика у особей одного вида

В описании строения одного из наиболее типичных видов рода *Sphaeroeca* *Sphaeroeca volvox* – недавно было сделано дополнение (Карпов, Жгарева, 1981). В ходе исследования развития культуры этого жгутиконосца были прослежены этапы формирования колоний из 1 клетки (рис. 2, 26). Оказалось, что все зооиды задними отростками соединяются с центром колонии, где постепенно формируется центральное тело. Последнее было обнаружено и у взятых из природных вод крупных колоний, у которых оно может достигать больших размеров (рис. 26).

Строение покровов клетки

В современных исследованиях по воротничковым жгутиконосцам преобладают работы по морским видам. Причем большинство этих работ носит характер фаунистических описаний. Поскольку такие исследования проводятся на тотальных препаратах, то авторы имеют дело лишь с домиками акантоецид, а не с их клетками (Thronsdon, 1970a, 1970b; Leadbeater, 1972a, 1972b, 1972c, 1973, 1974a, 1974b, 1978, 1980; Thomsen, 1973, 1976, 1979; Manton et al., 1976; Reynolds, 1976; Manton, Leadbeater, 1978; Manton, Oates, 1979; Buck, 1981). Только в некоторых работах приведены срезы клетки для того, чтобы показать, как она закрепляется в домике, и уточнить его строение.

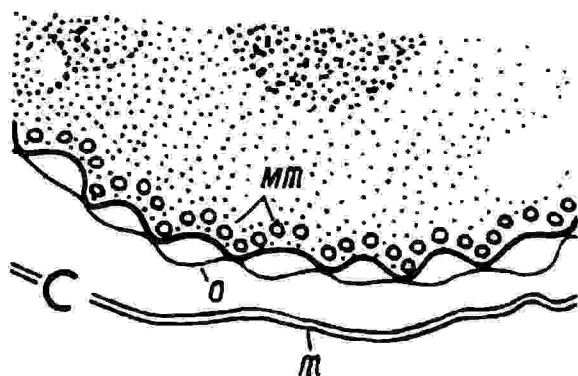
Лорика акантоецид построена из кремниевых полосок или ребер, которые образуют ажурную корзинку вокруг особи. Взаимное расположение ребер и форма корзинки различны и считаются видовыми признаками (Leadbeater, 1973).

Домики сальпингоецид бывают различной формы и имеют гладкую поверхность. Основным видовым признаком считается форма домика (см. наст. книгу, с. 69). На рис. 29 (А–Д) представлены некоторые типы домиков пресноводных сальпингоецид, положение особи в теке *Salpingoeca ringens* и ее строение. Стебельковые формы прикрепляются к субстрату при помощи расширения на конце стебелька (рис. 30, А, Г). Домики с закругленным задним концом удерживаются на поверхности субстрата тонкими псевдоподиальными выростами (рис. 29, Г). На ультратонких срезах видно, что у *S. pelagica* (Laval, 1971) и у сидячих особей *Choanoecca perplexa* (Leadbeater, 1977) тека состоит из 2 электронно-плотных слоев, разделенных светлой зоной.

При электронно-микроскопических исследованиях монозигид часто выявляется окружающий клетку аморфный материал, или оболочка. Она хорошо развита и состоит из 2 слоев у морской формы *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972a) и у пресноводного вида *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975). *C. gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) и *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981a) имеют более тонкую однослойную оболочку. Подобное образование обнаружено и у сальпингоецид. Плавающие особи *Choanoecca perplexa* окружены тонкой однослойной оболочкой, похожей на таковую *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, 1977). На ее основе формируется тека сидячих особей, в то же время сохраняется и сама оболочка. Она служит для прикрепления клетки в области шейки к внутренней стенке домика (Laval, 1971; Leadbeater, 1974b, 1977). На поверхности шейки в этом месте образуются небольшие

Рис. 3. Схема строения шейки *Salpingoeca pelagica* в месте ее прикрепления к оболочке клетки (по: Laval, 1971).

мт — микротрубочки; о — оболочка; т — тека.



выступы, которые подстилаются с внутренней стороны микротрубочками корешковой системы жгутика (рис. 3).

Оболочка, как правило, плотно прилегает к наружной мембране клетки, охватывая всю поверхность тела, и доходит на переднем конце до оснований тентакул воротничка. Так, на поперечных срезах через шейку зооида *Sphaeroeca volvox* оболочка еще видна (рис. 30, В), а на срезе выше основания жгутика отсутствует (рис. 30, Б). Она покрывает поверхность особей у морской формы *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972a) и пресноводных *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975) и *Sphaeroeca volvox* (см. рис. 30, В; 32, Б; 45; 54, Г, Е).

Пресноводная форма *Monosiga ovata* в отличие от морской, по-видимому, не имеет оболочки. Особи этого вида окружены слизью, которая иногда проявляется на ультратонких срезах в виде отдельных уплотнений. То же, вероятно, относится и к *Kentrosiga thienemanni*. Если учесть, что клетки колонии погружены в слизь и соединяются друг с другом латеральными мостиками, то становится понятно, почему отсутствует оболочка у этого вида.

Интересно, что на срезах домики сальпингоеид и оболочка клетки у некоторых монозигид выглядят одинаково: 2 электронно-плотных слоя, разделенных светлым пространством. Однако они хорошо различаются на тотальных препаратах, где тека выглядит более плотной и лучше сохраняет форму.

Структура наружных выростов клетки

К наружным выростам клетки хоанофлагеллат относятся: жгутик, (ундулиподия), окружающие его тентакулы воротничка, задние выросты клетки и цитоплазматические мостики между соседними особями некоторых колониальных видов.

Во всех исследованиях по воротничковым жгутиконосцам отмечается, что у этих простейших жгутик оканчивается тонким волоском — акронемой, т.е. по классификации Афцелиуса (Afzelius, 1961) относится к кнуто-видному типу жгутиков. Акронема представляет собой тонкий цитоплазматический вырост, лишенный микротрубочек аксонемы (рис. 30, Д, Е; 31). Граница между ундулиподией и акронемой или очень четкая (рис. 30, Д), или сглаженная (рис. 30, Е). Акронема жгутика у особей одного вида

значительно варьирует: например, у *Monosiga ovata* она составляет 1/4 длины жгутика или вовсе отсутствует (Карпов, 1982а). Подобные изменения обнаружены и у других видов: *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а), *Codonosiga botrytis* (рис. 30, А, Д) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982б).

В последних сводках по жгутиконосцам (Taylor, 1976; Серавин, 1980) жгутик хоанофлагеллат характеризуется наличием мастигонем, что считается важным таксономическим признаком. Впервые „опущение” жгутика было обнаружено при исследовании тотальных препаратов *Codonosiga botrytis* (Petersen, Hansen, 1954). В последующей работе у этого вида мастигонемы не отмечены (Fjerdingsstad, 1961а). Более основательное изучение *C. botrytis* (Hibberd, 1975) показало, что от ундулиподии по всей ее длине действительно отходят тонкие боковые нити, образующие зону шириной 2 мкм. Подобные образования Хибберд (Hibberd, 1975) обнаружил также у видов *Monosiga* sp. и *Salpingoeca frequentissima*. Автор отмечает, что эти нежные выросты, которые можно считать мастигонемами, при неадекватной фиксации не сохраняются и, вероятно, поэтому не были обнаружены у других видов. Именно такое заключение послужило основой для предположения о том, что все воротничковые имеют мастигонемы. Это в свою очередь было использовано в качестве еще одного аргумента в пользу родства хоанофлагеллат и губок (Hibberd, 1975; Taylor, 1976, 1978; Серавин, 1980).

Однако, с нашей точки зрения, подобное заключение преждевременно. Во-первых, эти тонкие фибриллы не похожи на известные типы мастигонем (Bouck, 1972), и поэтому, если говорить о них как о мастигонемах, то надо иметь в виду их своеобразие. Во-вторых, при исследовании тотальных препаратов морских и пресноводных видов хоанофлагеллат — *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972а; Карпов, 1982а), *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b), *Choanoeca perplexa* (Leadbeater, 1977), *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а) — не была отмечена „перистость” жгутика. Конечно, вероятность того, что эти нежные структуры разрушаются при неадекватной фиксации, довольно велика. Но ответить однозначно на вопрос, являются ли мастигонемы характерным признаком всего отряда Choanoflagellida, пока нельзя.

Воротничок — одна из наиболее изменчивых частей клетки у хоанофлагеллат. Его длина может сильно меняться в зависимости от состояния жгутиконосца. Например, у *Monosiga ovata* при неблагоприятных условиях он широко раскрывается и затем втягивается. Некоторые расселительные стадии *Codonosiga botrytis* имеют редуцированный воротничок (см. главу 4).

После выяснения структуры воротничка (Petersen, Hansen, 1954) стихли споры о его строении и функциях. Однако электронно-микроскопические исследования поставили новые вопросы, в частности, каким образом эти тончайшие псевдоподиальные выросты — тентакулы — остаются в расправленном состоянии и придают воротничку определенную ригидность. Даже при движении особей *Monosiga ovata* передним концом вперед воротничок сохраняет свою форму. Сначала такими структурами считались анастомозы между тентакулами и фибриллярные образования внутри каждой тентакулы воротничка (Laval, 1971). Работа Лаваль, впервые выполненная на современном уровне электронно-микроскопических исследований, посвящена изучению ультратонкого строения *Salpingoeca pelagica*. Автор, обобщив результаты исследования срезов, привела схему строения клетки этого вида (рис. 4). Воротничок *S. pelagica* образован примерно 30 ворсинками,

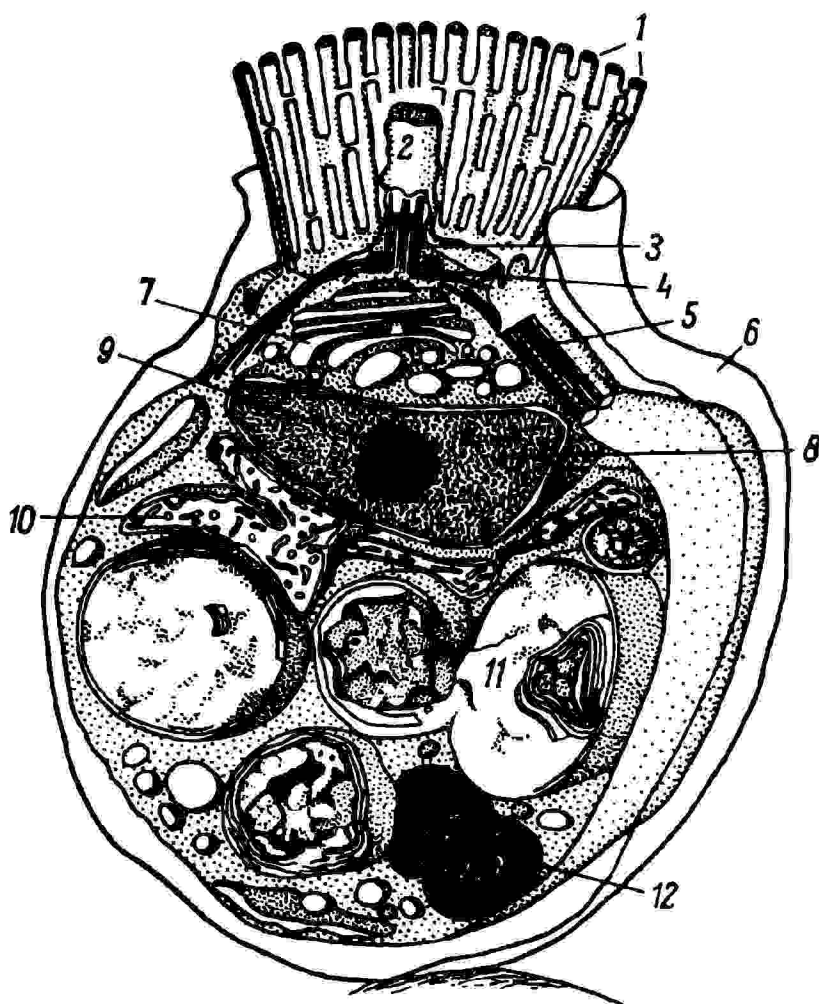


Рис. 4. Схема ультратонкого строения клетки *Salpingoeca pelagica* (по: Laval, 1971).

1 — тентакулы воротничка с микрофиламентами внутри; 2 — жгутик; 3 — кинетосома жгутика; 4 — сателлит кинетосомы; 5 — микротрубочки корешковой системы жгутика; 6 — целлюлозный домик (тека); 7 — аппарат Гольджи; 8 — ядро; 9 — ядрышко; 10 — митохондрии с пластинчатыми кристами; 11 — пищеварительные вакуоли; 12 — липидные капли.

или тентакулами, между которыми обнаружены тонкие мостики — анастомозы, соединяющие тентакулы на всех уровнях (рис. 4). Дальнейшие исследования ультратонкого строения *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) показали, что эти анастомозы — временные образования, которые образуются в нижней части воротничка при питании (подробнее см. главу 4).

Микрофиламенты внутри тентакул воротничка отмечают у *Salpingoeca pelagica*, *Acanthoea spectabilis*, *Sphaeroeca volvox*, *Monosiga ovata*, *Kentrosiga thienemanni* в ряде работ (Laval, 1971; Leadbeater, Morton, 1974а; Карпов, 1981а, 1982а, 1982б, 1982в). Однако подобных структур не обнаружено у *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975), морской формы *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972а) и *Choanoeca perplexa* (Leadbeater, 1977). Хибберд (Hibberd, 1975) считает, что фибриллярный материал в основании тентакул — это часть случайно попавшей туда корешковой системы жгутика. Изучение ультратонкого строения *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а), *Monosiga ovata* (Карпов,

1982а) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в) свидетельствует о том, что микрофиламенты встречаются по всей длине тентакул (рис. 30, Е; 31, В–Ж; 32, I), а следовательно, случайно в них попасть не могут. Пучок микрофиламентов с основанием тентакул четко отличается от близлежащих микротрубочек корешковой системы (рис. 31, Ж; 39). Отсутствие этих структур на срезах можно объяснить тем, что при некоторых способах фиксации они маскируются более плотной цитоплазмой. Вероятно, только пучки микрофиламентов поддерживают эти тонкие выросты в расправленном состоянии.

Внешнее сходство тентакул хоанофлагеллат с цитоплазматическими выростами других простейших натолкнуло исследователей на мысль о том, что эти образования гомологичны филоподиям солнечных (Saedeleer, 1927; Ellis, 1930) и пединелловых водорослей (Norris, 1965). Эта идея была поддержана и другими авторами (Bouqrelly, 1951, 1957). Однако современные исследования показывают, что филоподии существенно отличаются от тентакул. Последние не дифференцированы на верхнюю и нижнюю части и имеют примерно одинаковую толщину по всей длине (200 нм). Впоследствии эти данные неоднократно подтверждались исследованиями тотальных препаратов и срезов (Fjerdingsstad, 1961a; Laval, 1971; Leadbeater, 1972a, и др.)

Тентакулы морфологически соответствуют микровилям некоторых специализированных клеток многоклеточных животных (Norrevang, Wingeland, 1970; Rieger, 1976). В отличие от филоподий микровилии имеют постоянную толщину по всей длине, расположены более упорядоченно вокруг жгутика, имеют одинаковую длину и находятся ближе друг к другу. Внутри каждой из них проходит пучок микрофиламентов (а не микротрубочек, как у филоподий), поддерживающий постоянство формы этих тонких образований. Поэтому филоподиальные выросты простейших не гомологичны тентакулам воротничка хоанофлагеллат. Следовательно, их внешнее сходство не может служить основой для поисков родственных воротничковым жгутиконосцам групп среди солнечных и пединелловых водорослей.

Количество тентакул в воротничке у разных видов оказалось различным, в то же время для каждого вида хоанофлагеллат оно постоянно (Карпов, 1982б) (табл. 1). Особенно хорошо выделяются в этом отношении *Monosiga ovata* и *Kentrosiga thienemanni*. Между видами *Sphaeroeca volvox* и *Codonosiga botrytis* различия не столь резкие, однако числовые интервалы не перекрываются. Конечно, этот анализ носит предварительный характер, поскольку для *C. gracilis* и *C. botrytis* данные не обработаны статистически. Более того, еще не проведены исследования по оценке количества тентакул в воротничке у нескольких видов 1 рода, и пока можно говорить только о межродовых различиях.

Тонкие выросты в задней части клеток хоанофлагеллат обнаружены во всех семействах как у сидячих, так и у плавающих особей. Задние, или базальные, нити хорошо видны у плавающих клеток *C. gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b), *Choanoeca perplexa* (Leadbeater, 1977) и у прикрепленных особей *Monosiga ovata* (рис. 31, Б, З). Количество их у разных клеток различно, они неодинаковы по длине, и взаимное расположение их непостоянно. Тем не менее бросается в глаза внешнее сходство выростов с тентакулами воротничка. Это подтверждается и внутренним строением тех и дру-

Таблица 1

КОЛИЧЕСТВО ТЕНТАКУЛ В ВОРОТНИЧКЕ У ХОАНОФЛАГЕЛЛАТ
СЕМ. MONOSIGIDAE

Вид	Среда обитания	Количество тентакул в воротничке	Литературный источник
<i>Monosiga ovata</i>	Море	20–25	Leadbeater, 1972a
<i>M. ovata</i>	Пресные воды	23–26	Карпов, 1982a
<i>Codonosiga gracilis</i>	" "	30	Leadbeater, Morton, 1974b
<i>C. botrytis</i>	" "	35–40	Hibberd, 1975
<i>Sphaeroeca volvox</i>	" "	30–35	Карпов, 1981a
<i>Kentrosiga thienemanni</i>	" "	52–60	Карпов, 1982b

гих. Внутри задних выростов также проходит тяж микрофиламентов, что хорошо видно как на тотальных препаратах (рис. 31, 3), так и на срезах (рис. 32, Б, В). Недавно прикрепившаяся клетка *Codonosiga botrytis* тоже имеет тонкие выросты по бокам и в задней части (рис. 30, А; 32, Г). По-видимому, несколько таких выростов пошли на образование стебелька (рис. 32, Д), а остальные оказались неиспользованными и находятся на разных стадиях втягивания внутрь тела (рис. 32, Г). Подобные структуры имеются не только сзади, но и по бокам зооидов, что свидетельствует о способности воротничковых жгутиконосцев образовывать их в любой части тела.

Производными базальных нитей являются, должно быть, длинные и тонкие отростки, соединяющие зооиды *Sphaeroeca volvox* с центральным телом колонии. Проксимальная часть заднего отростка – стебелек – более толстая и хорошо видна в световой микроскоп. Строение стебелька показано на электронограммах (рис. 32, А–В). Основу его составляют пучки микрофиламентов, которые начинаются в цитоплазме задней части клетки и проходят вдоль оси всего заднего отростка (рис. 32, Б, В).

По-другому устроен стебелек прикрепленной колонии *Codonosiga botrytis*. Он имеет примерно одинаковую толщину на всем протяжении и лишь слегка расширяется в месте прикрепления к субстрату (рис. 30, А, Г). При большом увеличении в его основании видны тонкие выросты, увеличивающие площадь соприкосновения стебелька с субстратом, что, безусловно, позволяет колонии лучше удерживаться на его поверхности (рис. 30, Г).

Внутреннее строение стебелька *C. botrytis* подробно описано Хиббердом (Hibberd, 1975). В проксимальной его части располагаются пальцевидные выросты заостренного заднего конца клетки, состоящие из фиброзно-ретикулярного материала. Такие выросты внутри стебелька видны и при изучении тотальных препаратов этого вида (рис. 30, А; 32, Д). Очевидно, они идентичны базальным нитям плавающих особей и соответственно сходны по строению с тентакулами воротничка. Средняя и дистальная части стебелька состоят из лакун, которые на поперечном срезе имеют вид окружностей, число их (5, 7 или 9), по предположению автора (Hibberd, 1975), соответствует количеству сидящих на стебельке клеток. На негативно окрашенных или напыленных препаратах наружная поверхность стебелька приобретает косую исчерченность. Подобное явление обнаружено и у *C. gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b).

Сравнивая ультратонкое строение задних и боковых выростов со структурой тентакул воротничка, необходимо отметить их несомненное сходство (Карпов, 1982б). Можно считать, что и те, и другие образования аналогичны микровилям (Norrevang, Wingstrand, 1970; Rieger, 1976), как считают многие авторы, исследующие воротничковые клетки многоклеточных животных.

Латеральные цитоплазматические мостики между зооидами некоторых колоний можно отнести к еще одному типу наружных выростов клетки воротничковых жгутиконосцев. Они описаны у двухклеточной колонии *C. botrytis* (Fjerdingsstad, 1961a; Hibberd, 1975). Боковой мостик соединяет 2 особи и располагается в задней трети клетки. Электронно-микроскопическое исследование показало, что цитоплазма клеток в центре этой перегородки не сливается, а разделена осмиофильным слоем толщиной 60 нм, в котором имеются поры диаметром 20 нм (Hibberd, 1975). При дальнейшем росте числа клеток в колонии этот мостик исчезает, поэтому Хибберд (Hibberd, 1975) справедливо считает его временным образованием — результатом не прошедшего до конца деления.

В связи с этим особенно интересно исследование ультраструктуры латеральных мостиков в колонии *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в), которые считаются постоянными структурами, а их наличие в колонии линейного типа служит видовым признаком. Оказалось, что внутри этих мостиков также есть электронно-плотная перегородка толщиной 50–75 нм, пронизанная порами диаметром около 15 нм (рис. 33, А, Б). Таким образом, по своему строению, толщине, диаметру пор перегородка в мостиках *K. thienemanni* не отличается от таковых *Codonosiga botrytis*. Поэтому можно заключить, что и связи между клетками в колонии *Kentrosiga thienemanni* носят не постоянный, а временный характер и являются результатом не прошедшего до конца продольного деления особей. Следовательно, и сама колония может существовать только при постоянном делении зооидов, когда неуспевшие разорваться связи вместе с окружающей колонию слизью придают ей характерную геометрическую форму (рис. 23).

Строение жгутика и его базального комплекса

Внутреннее строение жгутика и структура его базального аппарата детально изучены лишь у 4 видов воротничковых жгутиконосцев из сем. *Monosigidae*: *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975), *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а), *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в). В других электронно-микроскопических исследованиях ставились иные задачи, поэтому в них можно почерпнуть только фрагментарные или косвенные данные об организации жгутиковой системы. Анализируя немногочисленные сведения, можно отметить большое сходство этих структур у изученных хоанофлагеллат. Главные различия касаются организации корешковой системы микротрубочек вокруг жгутиковой кинетосомы. Отметим сначала общие, характерные, возможно, для всех воротничковых жгутиконосцев признаки.

Строение свободной части жгутика — ундулиподии — типично для большинства подобных образований (Gibbons, Grimstone, 1960). Это длинный цитоплазматический вырост апикальной части шейки клетки, внутри кото-

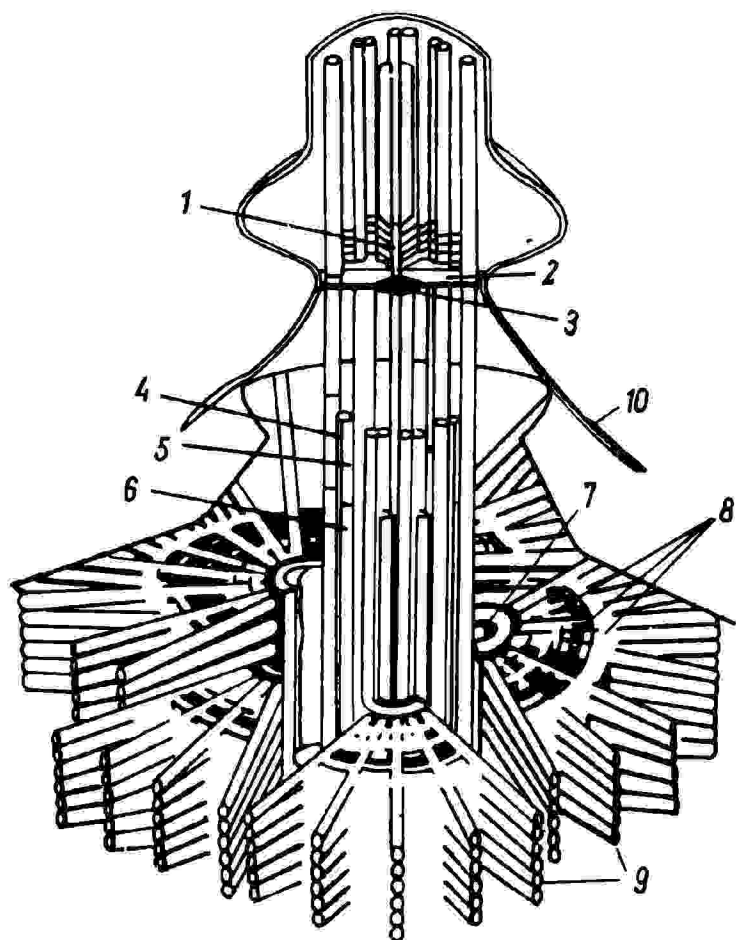


Рис. 5. Схема ультратонкого строения базального аппарата жгутика *Codonosiga botrytis* (по: Hibberd, 1975).

1 — центральный филамент; 2 — поперечная пластинка; 3 — аксосома; 4-5 — а-б-трубочки переходной зоны; 6 — с-трубочки кинетосомы; 7 — сателлит кинетосомы; 8 — зоны промежуточного материала; 9 — микротрубочки корешковой системы; 10 — конусообразное возвышение поверхностной мембраны вокруг основания жгутика.

рого проходит аксонема, составленная из 2 центральных и 9 периферических дублетов микротрубочек.

Между кинетосомой и аксонемой жгутиков и ресничек находится так называемая переходная зона. Она начинается в том месте, где оканчиваются с-трубочки кинетосомы, и состоит из дублетов периферических микротрубочек (а-, b-трубочек), которые продолжают в периферические группы аксонемы. Верхней границей переходной зоны считается начало 2 центральных трубочек аксонемы (Pitelka, 1969, 1974). Обычно они начинаются от центрального утолщения поперечной пластинки (аксосомы), отделяющей аксонему от переходной зоны жгутика. Переходные зоны жгутиков и ресничек имеют разное строение, поэтому Пителка (Pitelka, 1974) разделяет их на 2 основные группы, которые характеризуют 2 типа базальных тел. К типу I она относит все базальные тела, у которых длина переходной зоны равна примерно 100 нм, а поперечная пластинка располагается на уровне выхода жгутика из тела клетки. Базальное тело типа II характеризуется переходной зоной, длиной более 200 нм, и положением поперечной пластинки в свободной части жгутика.

Таблица 2

РАЗМЕРЫ КЛЕТКИ И СТРУКТУР БАЗАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ЖГУТИКА
У МОНОЗИГИД

Вид	Длина			
	клетки, мкм	жгутика, мкм	кинетосомы жгутика, нм	центрального филамента, нм
<i>Monosiga ovata</i>	3-7	5-10	110	—
<i>Codonosiga botrytis</i>	8-10	30	200-250	150
<i>Kentrosiga thienemanni</i>	8-10	30-35	300	100-120
<i>Sphaeroeca volvox</i>	8-10	50-60	200	200

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Длина безжгути- ковой кинетосомы, нм	Расстояние от кинетосомы до поперечной пластинки, нм	Высота сателлитов, нм	Литературный источник
<i>Monosiga ovata</i>	160-170	130	50	Карпов, 1982а
<i>Codonosiga botrytis</i>	350	100	160	Hibberd, 1975
<i>Kentrosiga thienemanni</i>	300-350	100	150-200	Карпов, 1982в
<i>Sphaeroeca volvox</i>	300	220-250	200	Карпов, 1981а

Примечание. Длина кинетосомы и переходной зоны жгутика *Codonosiga botrytis* измерена по приведенным в работе фотографиям.

Особенностью переходной зоны жгутика хоанофлагеллат можно считать наличие тонкой нити, соединяющей центральные микротрубочки аксонемы с аксосомой поперечной пластинки. Впервые она была обнаружена Хиббердом (Hibberd, 1975) у *Codonosiga botrytis* и названа центральным филаментом (рис. 5). Позднее центральные филаменты были найдены у *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а), *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в). Длина их у разных видов различна (табл. 2). Они хорошо видны на поперечных срезах через переходную зону жгутика (рис. 34, В; 36, Б). Непосредственно под поперечной пластинкой цилиндр переходной зоны заполнен электронно-плотным аморфным содержимым (рис. 34, А, Д, З; 35). Расстояние от кинетосомы до поперечной пластинки варьирует от 100 до 250 нм (табл. 2). Сложив это расстояние с длиной центрального филамента, мы можем убедиться в том, что размеры переходной зоны у изученных хоанофлагеллат превышают 200 нм. А поскольку поперечная пластинка располагается в свободной части жгутика, то, по справедливому замечанию Хибберда (Hibberd, 1975), переходную зону хоанофлагеллат можно отнести к типу II.

Базальное тело жгутика, или кинетосома, состоит из 9 триплетов периферических микротрубочек. С-трубочки оканчиваются на том уровне, где поверхностная мембрана клетки изгибается вверх и образует конус вокруг основания жгутика (рис. 34, А; 35; 36, А; 37, А). На этом же уровне дистальная часть кинетосомы соединяется с поверхностной мембраной 9 переходными фибриллами. Каждая фибрилла отходит от кинетосомы перпен-

дикулярно плоскости соответствующего триплета и состоит из 2 нитей (рис. 36, Г). Одна из нитей начинается от с-трубочки триплета, другая прикрепляется к а-трубочке. На расстоянии 110 нм от кинетосомы нити сходятся и образуют в месте прикрепления к мембране электронно-плотную гранулу (рис. 36, Г).

Наиболее подробно изучено строение кинетосомы у *K. thienemanni* (Карпов, 1982в). В целом ее структура типична для кинетосом и активных центриолей (Warner, 1972; Wolfe, 1972; Pitelka, 1974; Ченцов, 1978). С внутренней стороны дистальной части базального тела с-трубочка одного из триплетов дугообразным длинным мостиком соединяется с а-трубочкой соседнего триплета. Эти пересекающиеся мостики образуют девятиугольный цилиндр внутри верхней половины кинетосомы (рис. 36, Г–Е). В нижней части они отсутствуют. Подобные мостики ранее у простейших не отмечались (Wolfe, 1972; Pitelka, 1974). На рис. 34, Е, Ж (*Monosiga ovata*), рис. 36, Д–Ж (*Kentrosiga thienemanni*) и на рис. 37, В (*Sphaeroeca volvox*) также видны короткие связи между а- и с-фибриллами соседних триплетов. Эти связи прослеживаются по всей длине базального тела и вместе с его микротрубочками образуют непрерывную стенку цилиндра. В проксимальной части кинетосомы *Monosiga ovata* иногда видна короткая центральная втулка (рис. 34, З), которая вместе с отходящими к периферии спицами образует на поперечном срезе характерную картину колеса.

Так устроена жгутиковая кинетосома. Ниже и перпендикулярно к ней расположена безжгутиковая кинетосома, которая на срезах выглядит как обычная центриоль (рис. 38, А, Б). У *M. ovata* и *Kentrosiga thienemanni* она слегка сужается к одному концу, вследствие чего появляется полярность вдоль ее продольной оси, которая усиливается осмиофильным веществом вокруг более широкого основания (рис. 34, А; 38, В). Безжгутиковую кинетосому *Codonosiga botrytis* окружает осмиофильная оболочка толщиной 40 нм (Hibberd, 1975), которая у других видов не обнаружена.

Базальный комплекс жгутика, по-видимому, у всех хоанофлагеллат имеет диплосомное строение. Дополнительная кинетосома не отмечена только у *Salpingoeca pelagica* (Laval, 1971), но это можно объяснить невысоким уровнем исследования. Интересно, что у потерявших жгутик особей *Savillea micropora* (Leadbeater, 1974b), *Choanoeca perplexa* (Leadbeater, 1977) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в) сохраняется базальный аппарат жгутика в виде диплосомы и корешковой системы из микротрубочек.

Корешковая система жгутиков хоанофлагеллат состоит из лент микротрубочек, которые радиально расходятся от жгутиковой кинетосомы и лежат в одной плоскости с ее продольной осью (рис. 5). Такая организация корешковой системы отмечена у всех изученных в настоящее время воротничковых жгутиконосцев. Детали ее строения хорошо известны только у 4 видов хоанофлагеллат: *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975), *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а), *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в). Однако общие особенности можно видеть у *Salpingoeca pelagica* (Laval, 1971), *Acanthoeca spectabilis* (Leadbeater, Morton, 1974а), *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) и *Choanoeca perplexa* (Leadbeater, 1977).

У всех перечисленных видов микротрубочки корешковой системы выходят из слоя электронно-плотного материала, расположенного около кинетосомы. Видимой связи этого материала с кинетосомой, что характерно для ножек кинетосом, не наблюдается (Hibberd, 1975; Карпов, 1981а).

1982а, 1982в). Более всего эти образования соответствуют фокусам схождения микротрубочек как постоянным интерфазным структурам клетки. Такое же строение имеют сателлиты центриолей многоклеточных животных (Wolfe, 1972; Воробьев, Ченцов, 1977; Ченцов, 1978). Поэтому в дальнейшем мы будем называть фокусы схождения микротрубочек сателлитами кинетосомы.

Распределение лент микротрубочек вокруг кинетосомы и в связи с этим форма и число сателлитов различны у разных видов хоанофлагеллат.

Так, сателлит кинетосомы у *Salpingoeca pelagica* имеет форму широкого и плоского осмиофильного кольца (рис. 4). От него отходят микротрубочки, образующие корешковую систему жгутика и определяющие форму шейки особи. По мнению Лаваль (Laval, 1971), эти микротрубочки расположены в 1 слой.

Более детально такой тип строения корешковой системы жгутика можно продемонстрировать на примере пресноводной формы *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а). Сателлит кольцом охватывает нижнюю часть кинетосомы (рис. 34, А, Ж). Высота его равна 50 нм. От него радиально расходятся ленты микротрубочек, каждая из которых состоит из 2 микротрубочек (рис. 34, А). Между проксимальными концами лент находится интерстициальный материал, который на поперечных срезах выглядит как 2 окружности, расположенные от электронно-плотного кольца на расстоянии соответственно 20 и 60 нм (рис. 34, Ж). Ленты микротрубочек проходят под поверхностной мембраной клетки, минуя зону основания tentaкул и продолжают до уровня нижней поверхности ядра, т.е. до середины зооида (рис. 41). Отдельные микротрубочки встречаются и в его задней части.

Сателлит кинетосомы представлен электронно-плотным кольцом у *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) и *Choanoeca perplexa* (Leadbeater, 1977). По-видимому, такую же форму он имеет у морской формы *Monosiga ovata* (Leadbeater, 1972а), *Savillea microphora* (Leadbeater, 1974b) и *Acantoecca spectabilis* (Leadbeater, Morton, 1974а), хотя в этих случаях не было получено поперечных срезов через корешковую систему жгутика. Чаще всего микротрубочки, отходящие от сателлита, расположены в 1 слой (Leadbeater, 1977). Однако у *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) авторы отмечали 2 или 3 слоя микротрубочек.

Корешковая система жгутика *C. botrytis* устроена довольно своеобразно (рис. 5). Кинетосому охватывает не сплошное осмиофильное кольцо, а 5 или больше электронно-плотных дуг сателлитов высотой 160 нм, которые имеют разную длину и асимметрично расположены вокруг кинетосомы. Ленты из 4—6 микротрубочек выходят из сателлитов кинетосомы *C. botrytis* и, проходя под поверхностной мембраной клетки, охватывают ее шейку по периферии. Проксимальные концы микротрубочек объединяются 3 зонами промежуточного материала (рис. 5). Общее число микротрубочек в корешковой системе жгутика равно 120—200 (Hibberd, 1975).

Сходным образом устроена корешковая система *Kentrosiga thienemanni* (рис. 36, Д—Ж). Высота сателлитов варьирует от 200 до 50 нм. Они неодинаковы по форме и несимметрично расположены вокруг кинетосомы. 4 основных сателлита имеют постоянное взаимное расположение и примерно одинаковую высоту, но разное число отходящих от них лент микротрубочек (рис. 36, Д, Е). Если смотреть на корешковую систему снизу, т.е. от

проксимального конца кинетосомы, то их расположение можно описать следующим образом. Первый сателлит имеет форму половинки полого цилиндра высотой 200 нм. Он опоясывает осмиофильный столбик, расположенный вдоль первого триплета кинетосомы¹. От него отходят примерно 12 лент с 6–7 микротрубочками в каждой. Второй и третий сателлиты расположены соответственно против третьего и четвертого триплетов. По форме — это 2 электронно-плотных столбика высотой около 200 нм, соединенных между собой тонкой перемычкой. В совокупности от них отходят 10–12 лент с 6 микротрубочками в каждой. От короткой дуги четвертого сателлита высотой 150 нм, лежащего против седьмого триплета, расходятся 5 лент с 5 микротрубочками в каждой. Другие сателлиты не всегда обнаруживаются на срезах и, кроме того, не имеют постоянного расположения. Они лежат на участке между четвертым и седьмым триплетами как в верхней, так и в нижней части базального тела, а их размеры не превышают 50 нм. Таким образом, вся корешковая система жгутика *K. thienemanni* состоит из 4 основных и 2–3 дополнительных сателлитов, от которых берут начало в общей сложности 150–200 микротрубочек. Проксимальные концы лент расположены вдоль продольной оси кинетосомы. Вблизи от первого сателлита на расстоянии от него соответственно 30, 60 и 90 нм их пересекают 3 зоны интерстициального материала. У второго–четвертого сателлитов — только 2 зоны промежуточного материала на расстоянии от фокуса схождения 30 и 45 нм. Далее ленты микротрубочек проходят под поверхностной мембраной шейки тела (рис. 40). По мере удаления от кинетосомы число микротрубочек в ленте уменьшается. Затем они идут вдоль боковой стенки и достигают, по-видимому, середины тела. Отдельные микротрубочки можно обнаружить под поверхностной мембраной в задней части клетки.

Корешковая система *Sphaeroeca volvox* значительно отличается от только что описанных (Карпов, 1981а). Микротрубочки веерами расходятся от 2 сателлитов, которые имеют форму полых цилиндров, или трубок, высотой 200 нм и наружным диаметром 50–60 нм. Они расположены не строго диаметрально противоположно, а слегка смещены к одному краю кинетосомы (рис. 37, А–Г). Микротрубочки организованы в ленты (по 7–9 в каждой), расположенные в одной плоскости с продольной осью сателлита (рис. 35; 37, А, Б). От каждого из сателлитов отходят по 15–17 лент микротрубочек. Проксимальные концы последних объединяются 3 зонами интерстициального материала, заполняющего промежутки между микротрубочками на расстоянии от сателлита соответственно 25, 60 и 90 нм (рис. 37, А, В, Г). Количество микротрубочек в каждой ленте по мере удаления от кинетосомы уменьшается. Проходя под поверхностной мембраной, они доходят до середины тела клетки (рис. 39).

Основные типы организации корешковых систем жгутика

Таким образом, различия в строении корешковой системы жгутика у разных представителей хоанофлагеллат касаются способа организации

¹ Счет триплетов кинетосомы ведется по часовой стрелке от первого сателлита.

Таблица 3

ВЗАИМОСВЯЗЬ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ КОРЕШКОВОЙ СИСТЕМЫ
ЖГУТИКА С ДРУГИМИ ПАРАМЕТРАМИ КЛЕТКИ У РАЗНЫХ ВИДОВ
МОНОЗИГИД

Вид	Длина тела клетки, мкм	Отношение длины жгути- ка к длине клетки	Распределение микротрубочек вокруг кинетосомы
<i>Monosiga ovata</i>	3-7	1.5-2	Равномерное
<i>Codonosiga gracilis</i>	4-8	2-2.5	"
<i>C. botrytis</i>	8-10	3-4.5	5 или больше неравных фокусов в форме дуг
<i>Kentrosiga thienemanni</i>	8-10	3-4	4 или больше неравных фокусов в форме дуг
<i>Sphaeroeca volvox</i>	8-10	5-6	2 фокуса в форме полых цилин- дров-трубок

Таблица 3 (продолжение)

Вид	Число микро- трубочек в ленте	Общее число микротрубочек	Литературный источник
<i>Monosiga ovata</i>	2	60-80	Карпов, 1982а
<i>Codonosiga gracilis</i>	2-3	80-120	Leadbeater, Morton, 1974b
<i>C. botrytis</i>	4-5	120-200	Hibberd, 1975
<i>Kentrosiga thienemanni</i>	5-7	150-200	Карпов, 1982в
<i>Sphaeroeca volvox</i>	7-9	180-260	Карпов, 1982б

Примечание. Общее число микротрубочек у *Codonosiga gracilis* подсчитано по приведенным в работе фотографиям.

микротрубочек вокруг кинетосомы жгутика и их числа в каждой ленте (табл. 3). Зная число лент, легко сосчитать примерное количество микротрубочек в корешковой системе каждого вида. По способу распределения лент микротрубочек вокруг кинетосомы этих жгутиконосцев можно разделить на 3 группы (рис. 6). К первой группе относятся *Monosiga ovata* и *Codonosiga gracilis*, у которых сателлит образует сплошное электронно-плотное кольцо вокруг нижней части кинетосомы, а ленты микротрубочек распределены равномерно. Во вторую группу входят *C. botrytis* и *Kentrosiga thienemanni* с несколькими сателлитами в форме осмиофильных дуг, являющихся фокусами схождения лент микротрубочек. К третьей группе относится *Sphaeroeca volvox*, у которой сателлиты кинетосомы имеют форму полых цилиндров („замкнутых дуг”) с расходящимися лентами микротрубочек. Общее число микротрубочек в корешковой системе также распределяется по этим 3 группам и увеличивается в ряду *Monosiga ovata*—*Sphaeroeca volvox* (табл. 3).

Итак, ясно прослеживается связь между количеством микротрубочек в корешковой системе и способом их распределения вокруг кинетосомы: с увеличением числа микротрубочек изменяется и организация их вокруг кинетосомы. Хибберд (Hibberd, 1975) связывал степень развития корешко-

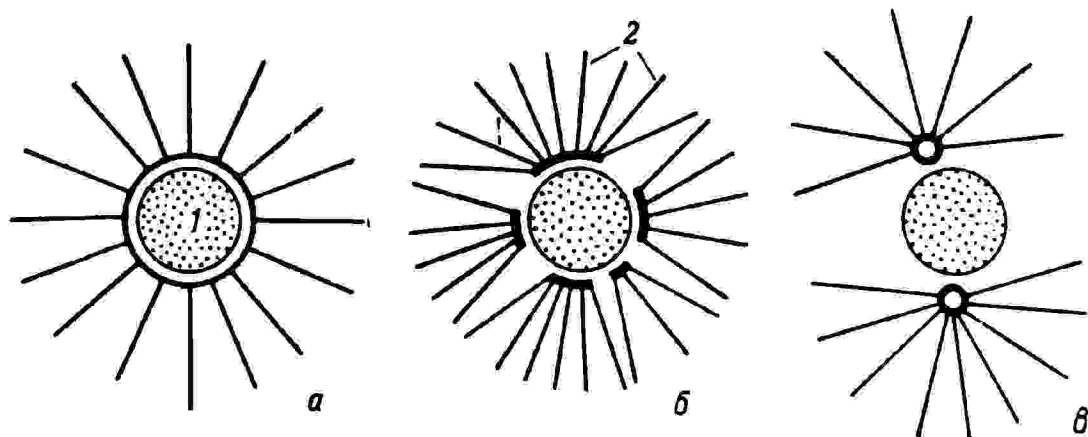


Рис. 6. Схема 3 основных способов организации корешковой системы у одноклеточных (а) и колониальных (б, в) хоанофлагеллат (вид сверху).

а — равномерно-радиальное распределение лент микротрубочек, сателлит в виде сплошного кольца вокруг нижней части кинетосомы; б — несколько сателлитов в форме неравных дуг, асимметрично расположенных вокруг кинетосомы; в — 2 сателлита по бокам кинетосомы в форме полых цилиндров. 1 — кинетосома; 2 — ленты микротрубочек корешковой системы.

вой системы хоанофлагеллат с увеличением размеров клетки: чем больше ее размеры, тем мощнее должна быть корешковая система жгутика. Из табл. 3 видно, что *Codonosiga botrytis*, *Kentrosiga thienemanni* и *Sphaeroeca volvox* имеют одинаковые размеры клетки, но разную степень развития корешковой системы микротрубочек. Следовательно, такой взгляд не соответствует действительности. Однако логично предположить, что мощность корешковой системы определяется отношением длины жгутика к длине тела клетки. У *Monosiga ovata* и *Codonosiga gracilis* (табл. 3) это отношение невелико (от 1.5 до 2.5 раз). Для их корешковых систем характерно равномерное распределение микротрубочек вокруг кинетосомы и сравнительно небольшое общее их число (60–120). У 2 других видов — *C. botrytis* и *Kentrosiga thienemanni* — отношение длины жгутика к длине клетки выше (3–4.5 раз), что влечет за собой увеличение общего количества микротрубочек (120–200) и совершенно иной способ их распределения вокруг кинетосомы. Наконец, жгутик *Sphaeroeca volvox* обладает самой мощной корешковой системой (180–260 микротрубочек), что, очевидно, вызвано более высоким, чем у других видов, отношением его длины к длине тела клетки (5–6 раз).

Таким образом, чем больше отношение длины жгутика к длине тела клетки, тем сильнее развита корешковая система. Степень развития последней характеризуется общим числом микротрубочек и способом их распределения вокруг кинетосомы.

Различия в строении корешковой системы жгутика связаны и с другим признаком хоанофлагеллат: одноклеточностью и колониальностью. У всех изученных одноклеточных воротничковых, независимо от семейства, сателлит представлен в виде электронно-плотного кольца, охватывающего проксимальную часть кинетосомы (рис. 6, а). Число микротрубочек в ленте

в этом случае не превышает 3 (*Codonosiga gracilis*). Сателлит жгутиковой кинетосомы колониальных видов (рис. 6, б) выглядит уже не сплошным кольцом, а фрагментирован на несколько самостоятельных фокусов схождения микротрубочек (*C. botrytis*, *Kentrosiga thienemanni*). Высота сателлитов увеличивается до 160–200 нм, а количество микротрубочек в ленте также возрастает до 4–7. Наибольшего развития корешковая система достигает у колониального воротничкового жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* (рис. 6, в). От его жгутиковой кинетосомы отходит самое большое число микротрубочек (до 260), а сателлиты принимают форму 2 замкнутых дуг – полых цилиндров, – по высоте равных кинетосоме.

Приведенный пример изменения корешковой системы микротрубочек хоанофлагеллат хорошо иллюстрирует положение об олигомеризации гомологичных органов, которая, хотя и не является основным направлением в эволюции простейших, но все же имеет место в некоторых группах (Догель, 1954; Полянский, 1980). В результате увеличения числа элементов (микротрубочек) в системе меняется распределение лент микротрубочек вокруг кинетосомы от равномерного (*Monosiga ovata*, *Salpingoeca pelagica*) до группировки их в нескольких фокусах (*Codonosiga botrytis*, *Kentrosiga thienemanni*), число которых затем уменьшается до двух (*Sphaeroeca volvox*). Таким образом, на фоне увеличения количества микротрубочек как в каждой ленте, так и во всей системе происходит концентрация лент вокруг все меньшего числа сателлитов.

Строение внутренних органелл клетки

На рис. 4 изображено взаимное расположение органелл *Salpingoeca pelagica* (Laval, 1971). Эта схема может служить иллюстрацией плана строения клетки всех воротничковых жгутиконосцев (рис. 41, 42).

Ядро пузырьковидного типа с 1 крупным ядрышком располагается в передней половине клетки. Его диаметр зависит от размеров последней и обычно колеблется от 1.5 до 3 мкм. Ядро шаровидное, часто слегка сплющено или даже вогнуто сзади под давлением пищеварительных вакуолей. По этой же причине оно может значительно смещаться в передний конец тела (рис. 40; 42, А). Двухслойная ядерная оболочка пронизана порами. По краям пор расположены 8 периферических глобул, в центре каждой поры 1 гранула (рис. 44, Г, Д). Глыбки гетерохроматина распределены в интерфазном ядре довольно равномерно (рис. 43; 44, А). Между ядром и базальным комплексом всегда располагается единственная диктиосома аппарата Гольджи (рис. 39; 41; 42, А; 45; 46). Цистерны аппарата Гольджи немногочисленны. У *Monosiga ovata* большая его часть представлена мелкими периферическими пузырьками (рис. 46, А). По сравнению с небольшими размерами клеток *Salpingoeca pelagica* и *Monosiga ovata* диктиосомы выглядят весьма внушительно и занимают почти всю шейку клетки.

Митохондрии с пластинчатыми кристами чаще расположены вблизи ядра. У *Kentrosiga thienemanni* и *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1982б) они небольшие и встречаются по всему объему клетки (рис. 40; 42, Б; 45). У *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) 1 митохондрия иногда охватывает большую часть периметра ядра (рис. 44, Б, В). Отдельные мелкие митохондрии встречаются в шейке особи.

Сократительная вакуоль расположена в задней половине клетки, недалеко от поверхности. При сокращении ее содержимое изливается наружу через отверстия в боковой стенке тела (рис. 51, B).

В задней части клетки скапливаются пищеварительные вакуоли и липидные включения. Последние обнаружены у *Salpingoeca pelagica* (Laval, 1971), *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в). Пищеварительные вакуоли относительно невелики у одноклеточных видов — *Salpingoeca pelagica*, *Choanoeca perplexa* и *Monosiga ovata*. В них содержится по 1–3 бактерии (рис. 41). Клетки колониальных видов — *Codonosiga botrytis*, *Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni* — имеют весьма крупные пищеварительные вакуоли. Иногда на срезе можно насчитать до 20 бактерий в 1 вакуоли *Sphaeroeca volvox* (рис. 42, A).

Цитоплазма у хоанофлагеллат плотная, с большим количеством рибосом. У *Choanoeca perplexa* были обнаружены немногочисленные симбиотические бактерии (Leadbeater, 1977).

Единство плана строения хоанофлагеллат

Светооптические данные об однообразном строении клетки воротничковых жгутиконосцев полностью подтвердились электронно-микроскопическими исследованиями, большинство которых связано с определением морских видов. Поскольку для определения морских хоанофлагеллат необходимо знать строение домика, то исследователи пользуются данными электронной микроскопии преимущественно тотальных препаратов (Leadbeater, 1972а, 1972с, 1973, 1974а, 1978, 1980; Thomsen, 1973; Throndsen, 1974, и др.) Однако в некоторых работах попутно приводятся срезы через тело клетки, на которых можно определить взаимное расположение оргanelл (Leadbeater, 1972а, 1972с, 1974b; Leadbeater, Manton, 1974; Leadbeater, Morton, 1974а). Все эти данные наряду с более детальными исследованиями (Laval, 1971; Leadbeater, Morton, 1974b; Hibberd, 1975; Leadbeater, 1977; Карпов, 1981а, 1982а, 1982в) свидетельствуют о едином плане строения клетки у хоанофлагеллат. Это особенно важно потому, что выделяемая ранее только по наличию воротничка группа простейших оказалась однородной и по многим другим признакам. У всех воротничковых между пузырьковидным ядром и базальным комплексом жгутика лежит единственная диктиосома аппарата Гольджи. Митохондрии — с пластинчатыми кристами. Жгутик 1, кнутовидного типа; базальный аппарат имеет диплосомное строение, в переходной зоне обнаружен центральный филамент. Цитоскелет образован радиальными лентами микротрубочек, которые расходятся от сателлитов жгутиковой кинетосомы и охватывают шейку особи. Практически все клетки хоанофлагеллат способны образовывать на заднем конце временные и постоянные выросты, морфологически сходные с тентакулами воротничка.

Таким образом, поразительное однообразие ультраструктурной организации хоанофлагеллат свидетельствует об их филогенетическом единстве. Вместе с тем слабая изученность воротничковых жгутиконосцев пока не дает возможности найти среди них переходные формы, связывающие хоанофлагеллат с другими отрядами мастигофор. Вероятно, поэтому некото-

в этом случае не превышает 3 (*Codonosiga gracilis*). Сателлит жгутиковой кинетосомы колониальных видов (рис. 6, б) выглядит уже не сплошным кольцом, а фрагментирован на несколько самостоятельных фокусов схождения микротрубочек (*C. botrytis*, *Kentrosiga thienemanni*). Высота сателлитов увеличивается до 160–200 нм, а количество микротрубочек в ленте также возрастает до 4–7. Наибольшего развития корешковая система достигает у колониального воротничкового жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* (рис. 6, в). От его жгутиковой кинетосомы отходит самое большое число микротрубочек (до 260), а сателлиты принимают форму 2 замкнутых дуг – полых цилиндров, – по высоте равных кинетосоме.

Приведенный пример изменения корешковой системы микротрубочек хоанофлагеллат хорошо иллюстрирует положение об олигомеризации гомологичных органов, которая, хотя и не является основным направлением в эволюции простейших, но все же имеет место в некоторых группах (Догель, 1954; Полянский, 1980). В результате увеличения числа элементов (микротрубочек) в системе меняется распределение лент микротрубочек вокруг кинетосомы от равномерного (*Monosiga ovata*, *Salpingoeca pelagica*) до группировки их в нескольких фокусах (*Codonosiga botrytis*, *Kentrosiga thienemanni*), число которых затем уменьшается до двух (*Sphaeroeca volvox*). Таким образом, на фоне увеличения количества микротрубочек как в каждой ленте, так и во всей системе происходит концентрация лент вокруг все меньшего числа сателлитов.

Строение внутренних органелл клетки

На рис. 4 изображено взаимное расположение органелл *Salpingoeca pelagica* (Laval, 1971). Эта схема может служить иллюстрацией плана строения клетки всех воротничковых жгутиконосцев (рис. 41, 42).

Ядро пузырьковидного типа с 1 крупным ядрышком располагается в передней половине клетки. Его диаметр зависит от размеров последней и обычно колеблется от 1.5 до 3 мкм. Ядро шаровидное, часто слегка сплющено или даже вогнуто сзади под давлением пищеварительных вакуолей. По этой же причине оно может значительно смещаться в передний конец тела (рис. 40; 42, А). Двухслойная ядерная оболочка пронизана порами. По краям пор расположены 8 периферических глобул, в центре каждой поры 1 гранула (рис. 44, Г, Д). Глыбки гетерохроматина распределены в интерфазном ядре довольно равномерно (рис. 43; 44, А). Между ядром и базальным комплексом всегда располагается единственная диктиосома аппарата Гольджи (рис. 39; 41; 42, А; 45; 46). Цистерны аппарата Гольджи немногочисленны. У *Monosiga ovata* большая его часть представлена мелкими периферическими пузырьками (рис. 46, А). По сравнению с небольшими размерами клеток *Salpingoeca pelagica* и *Monosiga ovata* диктиосомы выглядят весьма внушительно и занимают почти всю шейку клетки.

Митохондрии с пластинчатыми кристами чаще расположены вблизи ядра. У *Kentrosiga thienemanni* и *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1982б) они небольшие и встречаются по всему объему клетки (рис. 40; 42, Б; 45). У *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) 1 митохондрия иногда охватывает большую часть периметра ядра (рис. 44, Б, В). Отдельные мелкие митохондрии встречаются в шейке особи.

Сократительная вакуоль расположена в задней половине клетки, недалеко от поверхности. При сокращении ее содержимое изливается наружу через отверстия в боковой стенке тела (рис. 51, B).

В задней части клетки скапливаются пищеварительные вакуоли и липидные включения. Последние обнаружены у *Salpingoeca pelagica* (Laval, 1971), *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982в). Пищеварительные вакуоли относительно невелики у одноклеточных видов — *Salpingoeca pelagica*, *Choanoeca perplexa* и *Monosiga ovata*. В них содержится по 1–3 бактерии (рис. 41). Клетки колониальных видов — *Codonosiga botrytis*, *Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni* — имеют весьма крупные пищеварительные вакуоли. Иногда на срезе можно насчитать до 20 бактерий в 1 вакуоли *Sphaeroeca volvox* (рис. 42, A).

Цитоплазма у хоанофлагеллат плотная, с большим количеством рибосом. У *Choanoeca perplexa* были обнаружены немногочисленные симбиотические бактерии (Leadbeater, 1977).

Единство плана строения хоанофлагеллат

Светооптические данные об однообразном строении клетки воротничковых жгутиконосцев полностью подтвердились электронно-микроскопическими исследованиями, большинство которых связано с определением морских видов. Поскольку для определения морских хоанофлагеллат необходимо знать строение домика, то исследователи пользуются данными электронной микроскопии преимущественно тотальных препаратов (Leadbeater, 1972а, 1972с, 1973, 1974а, 1978, 1980; Thomsen, 1973; Throndsen, 1974, и др.) Однако в некоторых работах попутно приводятся срезы через тело клетки, на которых можно определить взаимное расположение оргanelл (Leadbeater, 1972а, 1972с, 1974b; Leadbeater, Manton, 1974; Leadbeater, Morton, 1974а). Все эти данные наряду с более детальными исследованиями (Laval, 1971; Leadbeater, Morton, 1974b; Hibberd, 1975; Leadbeater, 1977; Карпов, 1981а, 1982а, 1982в) свидетельствуют о едином плане строения клетки у хоанофлагеллат. Это особенно важно потому, что выделяемая ранее только по наличию воротничка группа простейших оказалась однородной и по многим другим признакам. У всех воротничковых между пузырьковидным ядром и базальным комплексом жгутика лежит единственная диктиосома аппарата Гольджи. Митохондрии — с пластинчатыми кристами. Жгутик 1, кнотовидного типа; базальный аппарат имеет диплосомное строение, в переходной зоне обнаружен центральный филамент. Цитоскелет образован радиальными лентами микротрубочек, которые расходятся от сателлитов жгутиковой кинетосомы и охватывают шейку особи. Практически все клетки хоанофлагеллат способны образовывать на заднем конце временные и постоянные выросты, морфологически сходные с тентакулами воротничка.

Таким образом, поразительное однообразие ультраструктурной организации хоанофлагеллат свидетельствует об их филогенетическом единстве. Вместе с тем слабая изученность воротничковых жгутиконосцев пока не дает возможности найти среди них переходные формы, связывающие хоанофлагеллат с другими отрядами мастигофор. Вероятно, поэтому некото-

рые авторы выделяют эти организмы в надкласс Choanomastigonta в типе Mastigophorea (Серавин, 1980). Однако учитывая диплосомное строение базального комплекса жгутика, можно предположить, что существовавший у их предков второй жгутик редуцировался в процессе эволюции (Hibberd, 1975). Редукция одного из жгутиков имеет место у прازیномонадовых, а поскольку строение жгутика воротничковых такое же, как у прازیновых водорослей, то последние — единственная группа, с которой можно филогенетически сближать хоанофлагеллат (Серавин, 1980). Более аргументированно можно будет говорить об их филогенетических связях в том случае, если удастся исследовать ультраструктуру пигментированных воротничковых жгутиконосцев *Stylochomonas minuta* (Lackey, 1940) и *Microsporella fiordensis* (Scagel, Stein, 1961), а также выяснить биохимический состав их хлоропластов.

ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Все известные виды воротничковых жгутиконосцев либо чисто планктонные формы (*Sphaeroeca*, *Desmarella*, *Kentrosiga*), либо планктеры-эпибионты (*Monosiga*, *Salpingoeca*, *Codonosiga*), либо обрастатели (*Monosiga*, *Salpingoeca* и др.), хотя 2 последние группы четких различий между собой не имеют. Среди воротничковых жгутиконосцев чисто планктонных видов немного, и к ним относятся преимущественно колониальные формы. Основная же масса хоанофлагеллат в пресных водоемах представлена эпибионтами и обрастателями, встречающимися и в планктоне, и в бентосе. В большом количестве эти животные поселяются на планктонных водорослях, высшей водной растительности, ракообразных и на других гидробионтах. Например, для *Monosiga ovata* в качестве субстрата служат сократимые стебельки инфузорий *Vorticella* и щупальца гидр.

Можно сказать, что пресноводные воротничковые жгутиконосцы — организмы с широкой экологической валентностью, что большинство из них — эврибионты, хотя предпочитают водоемы мезотрофного типа с небыстрым течением. Пожалуй, одним из основных факторов, лимитирующих их численность, следует считать кислород. Они не встречаются в анаэробной зоне. Большинство хоанофлагеллат способны развиваться при различной температуре с оптимумом примерно $+20-25^{\circ}\text{C}$. Имеется лишь несколько видов из родов *Sphaeroeca*, *Kentrosiga*, *Protospongia*, *Stelexomonas* и *Aulomonas*, которые явно предпочитают более низкие температуры и достигают высокой численности в весеннее, позднеосеннее время и даже зимой подо льдом.

Воротничковые жгутиконосцы при наличии пищи неприхотливы к солевому составу среды и значению pH. Оптимальное значение pH для них сдвинуто в щелочную сторону. Соленость среды для их развития также имеет небольшое значение, так как они встречаются и в солоноватых, и морских, и даже в гипергалинных водоемах (Горячева, Жуков, 1976).

Эврибионтность воротничковых подтверждается и их присутствием в искусственных экосистемах — очистных сооружениях, в основном в аэротенках и вторичных отстойниках (Жуков, Мыльников, 1983). Сладечек (Sladeček, 1977) приводит около 20 видов хоанофлагеллат в качестве организмов-индикаторов показателей олиго- и β -мезосапробных зон. Олигосапробы — *Protospongia haeckeli*, *Diplosiga socialis*; олиго- β -мезосапробы — *Codonosiga botrytis*, *Monosiga ovata*, *Stelexomonas dichotomata*, *Diplosigopsis entzi*; β -сапробы: *Salpingoeca bütschli*, *S. gracilis*, *S. amphoridium*, *S. vaginicola*, *Lagenoeca globulosa*, *L. obovata*, *Diplosiga francei*, *Diploeca flava*, *Codonosigopsis robini*.

Следует, однако, отметить, что в водоемах с большим содержанием минеральной взвеси и сильно мутных, даже при прочих благоприятных условиях, они не развиваются. Это явление, безусловно, связано с особенностью питания жгутиконосцев и наличием нежного цитоплазматического воротничка.

Говоря о географическом распространении хоанофлагеллат, необходимо вспомнить работу В. Шевякова (1893) о географическом распространении вообще всех пресноводных простейших. Вывод о космополитизме простейших, сделанный автором, в полной мере относится и к воротничковым жгутиконосцам. Одни и те же виды хоанофлагеллат отмечены в пресных водоемах всех континентов и всех климатических зон мира (Maskell, 1886; Stokes, 1888; Шевяков, 1893; Болохонцев, 1903, 1911; Зыков, 1903; Lemmermann, 1910; Lackey, 1939, 1942, 1959; Bourrelly, 1957; Hilliard, 1971; Скворцов, Митзуцо, 1972а, 1972б; Жуков, 1973, 1978а, и др.).

Работы, проведенные нами на территории СССР, полностью подтверждают постулируемый выше тезис. Одни и те же воротничковые жгутиконосцы встречаются в бассейне рек Волги и Колымы, в реках Казахстана, Киргизии и Украины, в озерах, прудах и временных водоемах Карелии и Приморского края.

Космополитизм и эврибионтность воротничковых, да и вообще флагеллат, возможно, даже шире, чем у инфузорий и саркодовых. Многие виды, преимущественно представители родов *Monosiga*, *Codonosiga* и *Salpingoeca*, встречаются как в пресной воде, так и в морских и даже супергалинных водоемах. В работах английских авторов (Parke, Dixon, 1968; Parke, Leadbeater, 1977), исследовавших воды Северной Атлантики, приведено 12 видов хоанофлагеллат, обычных для пресных вод. Близкие данные приводят и ряд других авторов для Атлантики и Ла-Манша (Lackey, Lackey, 1963; Boucaud-Camou, 1967; Throndsen, 1974). Гриссманн (Griessmann, 1914) отмечал „пресноводных” жгутиконосцев в Черном, Средиземном и Балтийском морях. По нашим наблюдениям, „пресноводные” жгутиконосцы встречаются в водах Балтийского, Черного, Баренцева и Японского морей (Жуков, 1983). 2 вида обычных для пресных вод *Monosiga ovata* (= *brevicollis*) и *Salpingoeca oblonga* (= *sphaericola*) обнаружены нами в гипергалинных озерах Крыма (озера Саки и Мойнаки) с соленостью 76–83 ‰. Морфологически морские и пресноводные виды почти неотличимы. Возможно, в данном случае следует говорить об эколого-физиологических расах или видах-двойниках. По крайней мере наши попытки адаптировать пресноводных жгутиконосцев, правда из отряда Kinetoplastida, к морской воде, а морских к пресной успехом не увенчались.

Рассматривая вопрос о развитии хоанофлагеллат в конкретном водоеме, в качестве примера можно привести некоторые данные для водохранилищ Волги, в частности для Рыбинского и Ивановского, которые к настоящему времени в этом плане наиболее изучены (Жуков, 1974а, и др.). Как показали исследования, представители отряда Choanoflagellida – безусловно ведущая группа среди зоофлагеллат обследованных водоемов. Доминирующее положение они занимают особенно весной и осенью, а некоторые виды наиболее многочисленны в зимнее время. В планктоне водохранилищ в весенне-летний период жгутиконосцы в основном представлены одиночными формами, относящимися к родам *Monosiga*, *Codono-*

sisiga и *Salpingoeca*. Это не типичные планктеры, а виды, использующие в качестве субстрата планктонные водоросли, чаще всего диатомовые (*Stephanodiscus*, *Asterionella* и *Melosira*). Виды указанных родов и создают основную численность и биомассу всех зоофлагеллат в летний период (21.2 тыс. экз./л с биомассой 3 мг/л).

К зиме происходит смена видового состава хоанофлагеллат. В это время на первое место выступают колониальные, типично планктонные формы, летом практически не встречающиеся. В зимнее время, подо льдом, воротничковые жгутиконосцы — единственная группа из всех зоофлагеллат, активно участвующая в жизни водоема. В это время в планктоне присутствуют обычно 3—4 вида (*Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni*, *Protospongia haeckeli*, *Stelexomonas dichotomata*), однако доминирует *Sphaeroeca volvox*. Ее численность может превышать таковую жгутиконосцев летнего планктона. Зимой в водоеме практически отсутствуют водоросли и простейшие; возможно, что данный вид занимает в это время освободившиеся экологические ниши.

Широко представлены воротничковые и в обрастаниях. Так же как и в планктоне, это в основном представители родов *Monosiga*, *Codonosiga*, *Salpingoeca*. Наблюдения за стеклами обрастаний в Рыбинском водохранилище показали, что наиболее обычными и многочисленными из обрастателей являются колониальные жгутиконосцы *Codonosiga botrytis*. Однако при длительной экспозиции стекол хоанофлагеллаты вытесняются водорослями. Возможно, что им мешает также накопление на субстрате значительного количества взвесей.

Биологические особенности хоанофлагеллат наиболее эффективно и полно можно изучать в условиях ведения чистых культур. Появление таких работ в последнее время значительно увеличило наши знания о питании, размножении и формах существования отдельных видов. Наличие чистых культур дает возможность изучать процессы питания и размножения на ультраструктурном уровне, что предполагает выявление новых подробностей и, следовательно, позволяет по-новому интерпретировать данные светооптических наблюдений. Исследование чистых культур приобретает особое значение для изучения многообразия жизненных форм и изменчивости видов под влиянием различных факторов.

Питание

Очень многих исследователей интересовала специфика процесса питания жгутиконосцев. Ранние гипотезы были тесно связаны с представлениями о структуре воротничка. Большинство этих предположений имеет только историческую ценность, поэтому мы остановимся на наблюдениях, которые способствовали формированию современных представлений о способе питания хоанофлагеллат.

Кент (Kent, 1880—1882), Лапаж (Lapage, 1925), Догель с соавторами (1962) и другие отмечали определенные токи жидкости, которые возникают вследствие биения жгутика вокруг тела клетки и воротничка (рис. 7). Движение жидкости направлено таким образом, что увлекаемые им пищевые частицы попадают на наружную поверхность воротничка и прилипают к ней. Подробный анализ „рисунка” биения жгутика у сидячей особи *Codonosiga botrytis* показал, что жгутик бьет в одной плоскости, волны пробегают от основания жгутика к его концу, образуя синусоиду с постепенно увеличивающейся амплитудой (Sleigh, 1964). Этот тип биения жгутика мы в дальнейшем будем называть пищевым, поскольку он характерен для питающихся особей.

Далее процесс питания описывается следующим образом (Saedeleer, 1929a; Hollande, 1952; Grasse et al., 1961). В районе шейки простейшего появляется язычковидная псевдоподия, которая растет по направлению к воротничку. Между этой псевдоподией (мы будем называть ее пищевой) и наружной поверхностью шейки клетки образуется пищевая чашечка. В нее с наружной поверхности воротничка попадают пищевые частицы (бактерии), и пищевая чашечка замыкается в пищеварительную вакуоль. Послед-

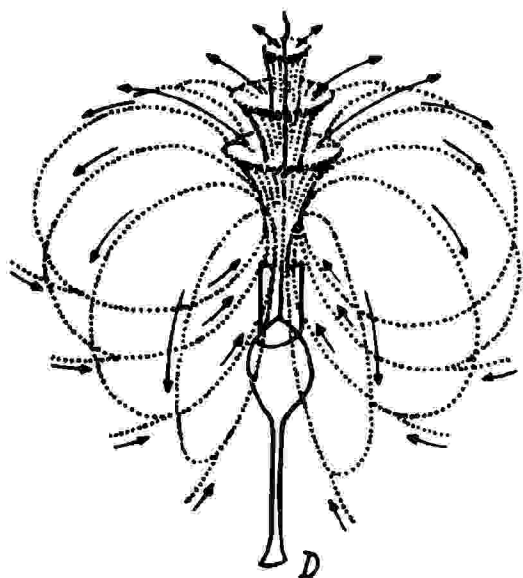


Рис. 7. Схема токов жидкости, возникающих при пищевом биении жгутика *Codonosiga botrytis* (по: Догель и др., 1962).

Стрелками показано направление движения жидкости.

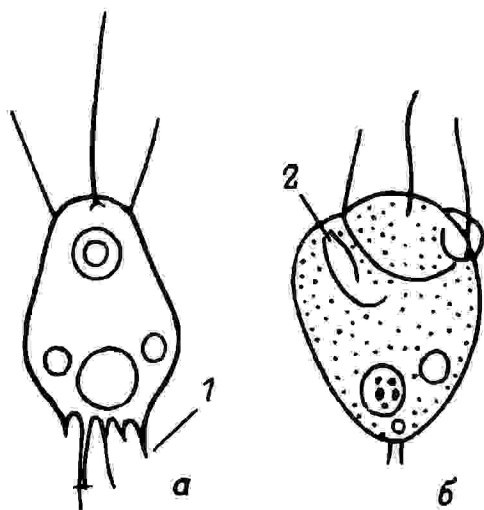


Рис. 8. Свободноплавающая (а) и прикрепленная (б) формы *Codonosiga botrytis* (по: Saedeller, 1929a).

1 — филоподии в задней части особи; 2 — лобоподии (пищевые псевдоподии) питающейся клетки.

няя быстро проталкивается в заднюю половину особи, где концентрируются все пищеварительные вакуоли и происходит переваривание пищи.

При изучении морской формы *C. botrytis* Лапаж (Lapage, 1925) обнаружил хорошо выраженную оболочку вокруг особи. Исследовав процесс питания, он пришел к выводу, что после прилипания пищевой частицы у основания воротничка, по поверхности клетки от переднего конца к заднему пробегает волна сокращения. В результате между мембраной особи и оболочкой образуется небольшое пространство, в которое увлекается пища. Волна сокращения проталкивает частицу к основанию клетки, где образуется пищеварительная вакуоль. Захват пищи и образование пищеварительных вакуолей происходят через равные промежутки времени, т.е. носят циклический характер. Лапаж (Lapage, 1925) объясняет это тем, что волна сокращения пробегает по периметру всей клетки.

Цикличность в питании *C. botrytis* отмечали и другие авторы (Saedeleer, 1929a; Ellis, 1930; Карпов, 1982б). Однако захват пищи и образование пищеварительных вакуолей, по их мнению, происходят не за счет сокращений поверхности клетки, а при помощи пищевых псевдоподий (лобоподий), находящихся в области шейки особи (рис. 8, 9).

Пищевая псевдоподия появляется примерно на уровне передней трети тела. Вследствие этого между наружной поверхностью шейки и псевдоподией образуется пищевая чашечка, в которую попадают пищевые частицы с воротничка. В результате роста пищевой псевдоподии по направлению к переднему концу клетки пищевая чашечка углубляется, и в этот период в нее могут попасть новые пищевые частицы. Затем вершина псевдоподиального выроста смыкается с шейкой тела у основания воротничка, что приводит к образованию пищеварительной вакуоли. Последняя транспортируется в заднюю часть клетки. Сразу после окончания процесса заглатывания пи-

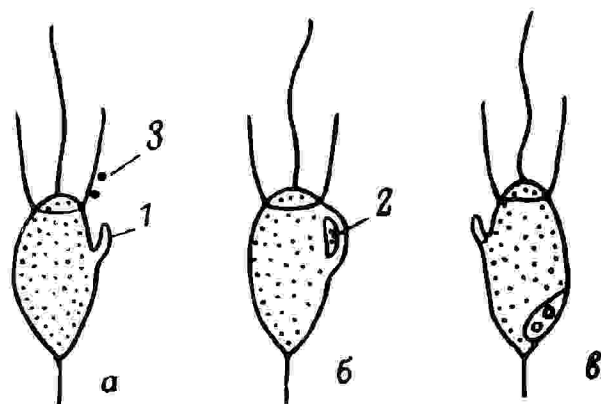


Рис. 9. Схема способа питания *Codonosiga botrytis*.

а — образование пищевой чашечки; *б* — образование пищеварительной вакуоли; *в* — появление пищевой псевдоподии с другой стороны тела. 1 — пищевая псевдоподия; 2 — пищеварительная вакуоль; 3 — бактерии.

щи на противоположной стороне особи образуется псевдоподиальный вырост, который зеркально повторяет те же движения (образование пищеварительной вакуоли и перевод ее в заднюю половину клетки), что и во время захвата пищи. После этого цикл повторяется вновь без каких-либо перерывов. Так может продолжаться до тех пор, пока особь не прекратит питаться. От появления пищевой псевдоподии до локализации пищеварительной вакуоли в задней части клетки проходит 1—1,5 мин, причем это время постоянно в течение нескольких циклов.

Важно отметить также, что замыкание пищевой чашечки в пищеварительную вакуоль не всегда предполагает наличие в ней оформленных частиц. Поэтому иногда образуются оптически пустые вакуоли. Все это свидетельствует о том, что процесс питания у *C. botrytis* в высокой степени автоматизирован. В ходе электронно-микроскопического исследования *C. botrytis* было показано, что под оболочкой клетки действительно образуется псевдоподия для захвата пищи (Fjerdingsstad, 1961a; Карпов, 1982б).

Изучение питания *C. gracilis* убедительно доказывает, что, несмотря на наличие у этого простейшего оболочки, последняя не участвует в захвате пищи и образовании пищеварительной вакуоли. И то, и другое осуществляется образующимися в основании воротничка псевдоподиальными выростами (Leadbeater, Morton, 1974b). Более того, пищевые псевдоподии морфологически связаны с тентакулами воротничка, а пищевая чашечка замыкается в пищеварительную вакуоль на уровне воротничка.

Наиболее убедительны данные, полученные путем сопоставления светоптических наблюдений с электронно-микроскопическими исследованиями. Изученный таким образом способ питания прикрепленных особей *Monosiga ovata* имеет все основные черты захвата и заглатывания пищи, характерные для одноклеточных видов (Карпов, 1982а). Приносимые токами жидкости пищевые частицы (бактерии) попадают на наружную поверхность воротничка и могут передвигаться по ней вверх и вниз. Бактерии, оказавшиеся у основания воротничка, захватываются пищевой псевдоподией. Процесс образования пищевой псевдоподии выглядит следующим образом. Основание воротничка с одной стороны клетки начинает утолщаться в направлении от шейки к пищевой частице. Это утолщение и есть пищевая псевдоподия, которая движется по наружной поверхности воротничка. При контакте с бактерией она немного загибается наружу, и между воротничком и дистальной частью пищевой псевдоподии образуется пищевая чашечка. Затем следует замыкание пищевой чашечки в вакуоль, и последняя быстро втягивается в шейку особи. Пищевая вакуоль транспортируется

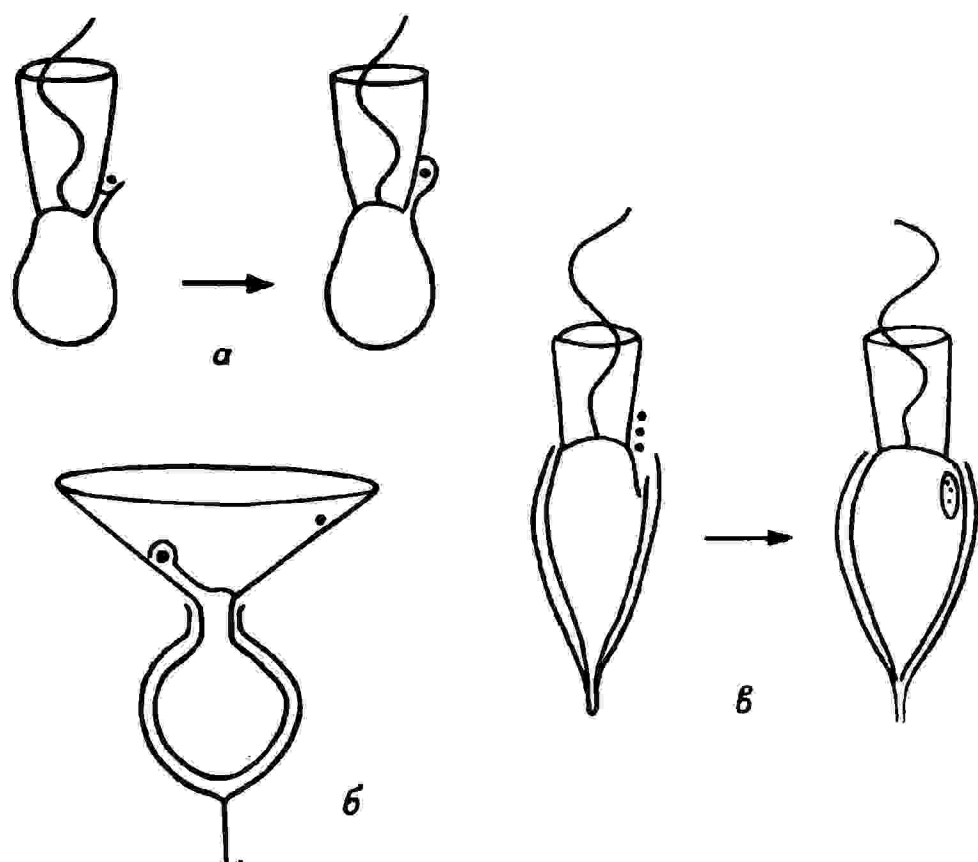


Рис. 10. Три основных способа захвата и заглатывания пищи воротничковыми жгутиконосцами.

а — одноклеточные виды (*Monosiga ovata*); *б* — безжгутиковые формы (*Choanoecca perplexa*); *в* — колониальные виды (*Sphaeroeca volvox*).

внутри цитоплазмы по периферии клетки в ее заднюю часть, где происходит переваривание пищи. Так выглядит способ питания *M. ovata* при наблюдении в световой микроскоп.

Электронно-микроскопические исследования позволили зафиксировать отдельные моменты процесса фагоцитоза. На рис. 52 отражены основные этапы захвата и заглатывания пищи. Ясно видно взаимодействие пищевой псевдоподии с тентакулами воротничка при образовании пищевой чашечки (рис. 52, А) и замыкании ее в пищеварительную вакуоль (рис. 52, Б–Д). В образовании пищеварительной вакуоли всегда участвуют 2 или несколько тентакул воротничка, что вызывает слияние их цитоплазмы при помощи цитоплазматических мостиков (рис. 52, В, Г). После образования пищеварительной вакуоли (рис. 52, Г, Д) стенки ее сокращаются и перед втягиванием внутрь тела более плотно прилегают к пищевому объекту (рис. 52, Е).

Сходные результаты были получены при исследовании способов захвата и заглатывания пищи у сальпингоецид. Язычковидные пищевые псевдоподии *Salpingoecca pelagica* (Laval, 1971) вытягиваются вдоль наружной поверхности воротничка и при контакте с находящимися на нем бактериями охватывают их, а затем, сливаясь с цитоплазмой тентакул воротничка, образуют пищеварительные вакуоли. Последние скользят вдоль наружной поверхности воротничка к телу клетки, втягиваются внутрь ее и попадают в зад-

нюю половину особи. Таким же способом (рис. 10, а) заглатывают пищевые частицы плавающие формы *Choanoecca perplexa* (Leadbeater, 1977).

Принципиально отличным образом питаются безжгутиковые особи *Ch. perplexa* (рис. 10, б). Их воротничок значительно больше, чем у плавающих клеток, и обычно широко раскрыт. Бактерии оседают на его внутреннюю поверхность и постепенно концентрируются в основании воротничка. Периодически из апикальной части шейки внутри воротничка появляются пищевые псевдоподии, которые движутся вдоль внутренней поверхности воротничка по направлению к бактериям и захватывают их в пищевую чашечку, замыкающуюся впоследствии в пищеварительную вакуоль. Затем она втягивается внутрь клетки и транспортируется в заднюю часть тела для переваривания содержащейся в ней пищи (Leadbeater, 1977).

Способы питания *Sphaeroeca volvox* и *Kentrosiga thienemanni* похожи на таковые *Codonosiga botrytis*, однако у первых нет цикличности в образовании пищевых псевдоподий (Карпов, 1982б). Применение наряду со светооптическими электронно-микроскопическими методами исследования позволило обнаружить некоторые подробности процесса питания *Sphaeroeca volvox*. Пищевая псевдоподия образуется на уровне середины тела под оболочкой клетки, по мере продвижения ее вперед и в сторону растягивается оболочка на переднем конце тела (рис. 53). В результате этого в образовавшемся между оболочкой и поверхностной мембраной шейки пространство (пищевую чашечку) втягиваются бактерии с нижней части воротничка. Пища охватывается пищевой псевдоподией, которая затем замыкается у основания воротничка в пищеварительную вакуоль (рис. 53, Б). Последняя втягивается в шейку клетки (рис. 53, В) и транспортируется по периферии в заднюю часть (рис. 53, Д, Е). При таком способе питания может захватываться по нескольку бактерий одновременно, поэтому образуются преимущественно крупные пищеварительные вакуоли. В отличие от *Monosiga ovata* у *Sphaeroeca volvox* отсутствует связь между пищевой псевдоподией и тентакулами воротничка. Важную функцию при питании играет оболочка клетки. Помимо этого основного способа захвата пищи существует еще один, обусловленный способностью воротничковых образовывать псевдоподии практически в любом месте клетки. Попавшие под оболочку, но не заглоченные бактерии могут захватываться отдельными короткими псевдоподиями в любой части тела (рис. 53, Г). При этом образуются маленькие транспортирующие вакуоли, содержащие по 1 пищевой частице (рис. 53, Д), которые впоследствии сливаются с крупными пищеварительными вакуолями (рис. 53, Д). После переваривания пищи остатки выбрасываются через отверстие на заднем конце зооида (рис. 53, Е).

Привлечение методов электронной микроскопии к изучению способов захвата и заглатывания пищи во многом прояснило картину питания хоанофлагеллат. Способ питания *Salpingoecca pelagica* (Laval, 1971) принципиально сходен с таковым *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) и *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а). Кроме того, Лаваль (1971) обнаружила у *Salpingoecca pelagica* цитоплазматические мостики между тентакулами воротничка, служащие, по ее мнению, для поддержания его формы. У других видов хоанофлагеллат такие анастомозы не найдены. Исследования ультраструктуры *Monosiga ovata* показывают, что эти мостики не постоянные, а временные образования, возникающие в процессе питания при движении пищевой

псевдоподии вдоль наружной поверхности воротничка. В этом случае цитоплазма соседних тентакул может сливаться для образования стенки пищевой чашечки, а затем и пищеварительной вакуоли.

Таким образом, можно выделить 3 основных способа питания хоанофлагеллат. У безжгутиковых клеток пищевые частицы захватываются (1) на внутренней поверхности воротничка. У имеющих жгутик особей пищеварительные вакуоли образуются в одном случае (2) на наружной поверхности воротничка, в другом (3) — на уровне шейки клетки. Интересно отметить, что второй способ характерен для одноклеточных видов хоанофлагеллат (*M. ovata*, *Salpingoeca pelagica*, плавающие особи *Choanoeca perplexa*), а третий — для колониальных видов (*Codonosiga botrytis*, *Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni*). Способ питания *Codonosiga gracilis* больше приближается ко второму, но в этом случае пищевая псевдоподия не всегда связана с воротничком и анастомозы между его тентакулами не образуются (Leadbeater, Morton, 1974b). Следовательно, такой способ питания можно считать переходным между вторым и третьим. По-видимому, особенность питания *C. gracilis* находится в соответствии со слабой способностью этого вида образовывать колонии, т.е. с его промежуточным положением между одноклеточностью и колониальностью.

Чем же было вызвано появление нового способа питания у колониальных хоанофлагеллат? Видимо, причина кроется в том, что наличие соседей в колонии затрудняет попадание пищевых частиц на воротничок особи (см. рис. 7). Следовательно, эффективность питания каждой особи резко снижается. Поэтому у клеток колониальных видов, во-первых, увеличивается относительная длина жгутика (см. табл. 2), что вызывает более мощные токи жидкости; во-вторых, увеличивается количество бактерий, захватываемых за 1 прием, и процесс захвата пищи становится автоматическим.

Размножение

Размножение у хоанофлагеллат бесполое, осуществляется, как и у большинства жгутиконосцев, путем продольного деления клетки пополам. Описанные в ранних исследованиях споруляция (Kent, 1880—1882), конъюгация (Stein, 1878) и поперечное деление клеток (Kent, 1880—1882; Francé, 1897) в дальнейшем не были обнаружены. Что касается поперечного деления, то, вероятно, справедливо замечание Эллиса (Ellis, 1930), что авторы, которые отмечали такой способ деления, видели делящуюся клетку с заднего конца. В этом случае действительно создается иллюзия поперечного деления особей.

В качестве редкого, почти аномального явления отмечено образование разных по величине дочерних особей, что напоминает почкование (Ellis, 1930; Карпов, 1982б). Такой необычный способ деления иногда встречается в старой культуре *Monosiga ovata* (рис. 11). В конце цитокинеза необычно крупной клетки образовались 2 дочерние особи неравного размера и еще 1, значительно более мелкая, у которой не было обнаружено ни жгутика, ни воротничка. Затем, без какого-либо периода покоя, более крупная клетка разделилась пополам. В результате образовалось 4 особи:

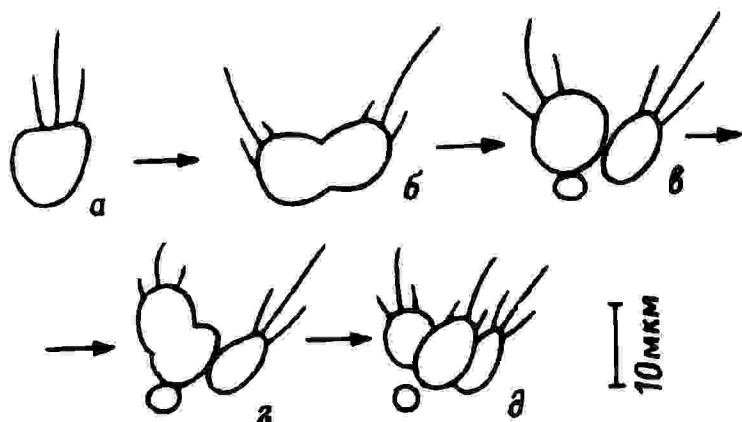


Рис. 11. Аномальная форма деления *Monosiga ovata*.

a—в — первое деление с образованием мелкого тела без жгутика и воротничка; *г—д* — последующее деление более крупной особи.

3 обычных и 1 гораздо меньшая без жгутика и воротничка. Следует отметить, что в старых культурах подобные мелкие тельца встречаются довольно часто. Иногда у них имеется небольшой неподвижный жгутик. Одна из таких форм показана на рис. 49.

В подавляющем большинстве случаев клетка делится на 2 равные дочерние особи. Этот процесс описан в ряде работ на примере *Codonosiga botrytis* (Stein, 1878; Kent, 1880—1882; Saedeleer, 1927; Ellis, 1930; Карпов, 1981б), *Monosiga ovata* (Kent, 1880—1882; Карпов, 1980), *Dicraspedella stokesi* (Ellis, 1930), *Choanoecca perplexa* (Ellis, 1930; Leadbeater, 1977), *Sphaeroeca volvox* (Карпов, Жгарев, 1981) и *Kentrosiga thienemanni* (Карпов, 1982б).

Деление *Dicraspedella stokesi* (Ellis, 1930) показано на рис. 12. Перед началом деления жгутик и воротничок укорачиваются. В процессе последующего увеличения переднего конца клетки образуется второй жгутик, затем оба они постепенно начинают расходиться. При этом общий воротничок еще сохраняется. По мере дальнейшего расширения передней части клетки происходит обособление воротничков вокруг каждого из жгутиков, цитоплазма клетки начинает разделяться в направлении от переднего конца к заднему, и в конце концов образуются 2 дочерние особи, у которых воротнички и жгутики приобретают нормальные размеры.

Цитокинез *Monosiga ovata* также начинается с переднего конца. Шейка особи как бы набухает, увеличиваясь в диаметре. В связи с этим раздвига-

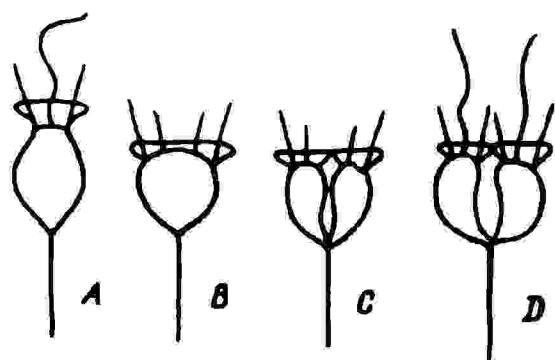


Рис. 12. Схема деления прикрепленной особи *Dicraspedella stokesi* (по: Ellis, 1930).

A — клетка перед делением; *B* — стадия двухжгутиковой клетки в начале деления; *C* — обособление дочерних клеток в конце деления; *D* — двухклеточная колония через некоторое время после деления.

ются в стороны тентакулы воротничка, который, если смотреть на клетку сверху, из окружности вытягивается в эллипс. Расстояние между противолежащими тентакулами увеличивается. Рядом со жгутиком очень быстро вырастает новый. Внутри 1 воротничка на этой стадии имеется 2 жгутика, которые обычно неподвижны. К этому времени кариокинез заканчивается. Затем между жгутиками вырастает перегородка из новых тентакул и происходит обособление 2 воротничков, принадлежащих дочерним клеткам. Борозда деления появляется на переднем конце и распространяется затем по всему периметру продольно делящейся клетки. В результате углубления борозды деления образуются 2 дочерние особи, которые впоследствии полностью отделяются друг от друга.

Деление плавающих особей *M. ovata* не отличается от описанного выше. Жгутик при этом также неподвижен, и клетка просто парит в толще воды. После окончания процесса деления 2 дочерние особи еще некоторое время плавают в паре.

Очень похоже протекает деление плавающих особей *Choanoeoa perplexa* (Leadbeater, 1977). Лидбете удалось зафиксировать очень раннюю кратковременную фазу, с которой собственно и начинается деление — это образование второго жгутика, выходящего из клетки в том же месте, что и первый. В дальнейшем жгутики расходятся, и после деления ядра клетка делится продольно в направлении от переднего конца к заднему. Образовавшиеся дочерние особи полностью обособляются друг от друга и переходят к активному плаванию. Подобную картину мы наблюдали и у зооидов *Sphaeroeca volvox* (рис. 13).

С появлением жгутика начинается процесс деления безжгутиковой формы *Choanoeoa perplexa* (Ellis, 1930; Leadbeater, 1977). Клетка слегка высовывается из домика, шейка набухает, и в ней происходит деление ядра. После этого она делится продольно, и дочерняя особь со жгутиком уплывает, а безжгутиковая клетка занимает прежнее место в домике. Таким образом, при делении прикрепленных особей сальпингоецид всегда образуются плавающие клетки, т.е. этот процесс непосредственно связан с расселением.

Суммируя данные по светооптическому описанию продольного деления клетки хоанофлагеллат, отметим его характерные особенности: перед делением уменьшается длина воротничка и жгутика; последний неподвижен; второй жгутик появляется очень быстро; иногда удается зафиксировать тот момент, когда оба жгутика выходят из 1 базального зерна (Saedeleer, 1929a; Leadbeater, 1977; Карпов, 1982б).

При исследовании ультратонких срезов *Kentrosiga thienannii* нам удалось обнаружить начальные стадии деления клетки (рис. 50; 51, В). После формирования второй диплосомы (рис. 50) обе пары кинетосом постепенно рас-

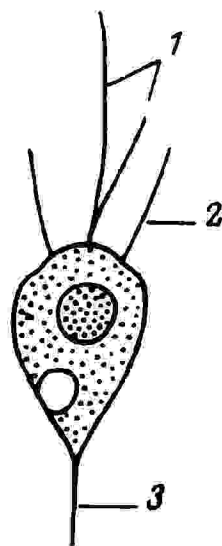


Рис. 13. Двухжгутиковая стадия делящейся клетки *Sphaeroeca volvox*.

1 — жгутики; 2 — воротничок; 3 — задний отросток.

ходятся, и у активной кинетосомы дочерней пары образуется корешковая система из микротрубочек (рис. 51, Б). На ранних этапах деления микротрубочки корешковых систем обеих кинетосом перекрываются и напоминают внеядерное веретено деления (рис. 51, Б). Важно отметить, что обе диплосомы в это время находятся в непосредственной близости от ядра. Последнее вытягивается и слегка изгибается (рис. 51, В). Эти ультраструктурные изменения соответствуют, по-видимому, стадии двухжгутиковой клетки и началу обособления 2 воротничков.

Зачаток третьей кинетосомы отмечался и у других видов *Codonosiga botrytis* (Hibberd, 1975), *Sphaeroeca volvox* (Карпов, 1981а) и *Monosiga ovata* (Карпов, 1982а). По-видимому, образование третьей и четвертой кинетосом (второй диплосомной пары) связано с начальными этапами деления клетки. Обе дополнительные кинетосомы образуются на базе жгутиковой и безжгутиковой кинетосом и в непосредственной близости от них (рис. 36, А; 39; 50). Вероятно, новая корешковая система и жгутик будущей дочерней клетки формируются еще до начала расхождения диплосом. Близость последних к ядру в ранней профазе позволяет предположить, что они выполняют функции центриольного аппарата и являются центрами организации микротрубочек корешковых систем (внеядерного митотического веретена?). Все эти предположения могут быть подтверждены или опровергнуты лишь при изучении следующих этапов митоза.

Одним из эффективных способов увеличения численности колониальных видов следует считать деление целых колоний. Лентовидные колонии *Kentrosiga thienemanni* размножаются путем фрагментации на группы из нескольких особей. При этом нет какого-либо постоянного критического количества клеток, с которого начинается распадение колонии на фрагменты (Карпов, 1982б). Одной из возможных причин деления колонии может быть механическое воздействие. Однако таким образом трудно объяснить деление шаровидных колоний *Sphaeroeca volvox* (рис. 27). Сначала она принимает форму эллипсоида. Затем по его малому экватору образуется углубление (перетяжка), которое, постепенно увеличиваясь, приводит к образованию 2 дочерних колоний (Карпов, Жгарев, 1981). Деление происходит независимо от размеров, и при этом часто образуются 2 неравные колонии. Механизм этого способа размножения совершенно неясен.

Интересно сопоставить между собой размножение и расселение хоанофлагеллат. У одноклеточных жгутиконосцев эти процессы протекают одновременно, т.е. деление клетки на 2 вызывает образование расселительной формы (Ellis, 1930; Leadbeater, 1977, и др.).

У колониальных монозигид расселительная форма образуется независимо от деления. Из колоний выходят (отрываются), как правило, взрослые зооиды, которые морфологически не отличаются от других особей. Разделение во времени процессов размножения и расселения предполагает пространственно-временную дифференцировку особей колонии в связи с выполнением этих функций. Расселительные формы очень важны для сидячих колоний типа *Codonosiga botrytis*. Именно поэтому у этого вида имеются 3 одноклеточные формы с расселительной функцией (см. наст. книгу, с. 47). Это привело соответственно к сложному чередованию одноклеточных и колониальных стадий в цикле развития культуры этого вида. Для плавающих колоний расселение не столь актуально, поэтому разнообразие одноклеточных форм у них невелико (см. наст. книгу, с. 48).

Основные жизненные формы

Имеющиеся сведения о разнообразии жизненных форм у отдельных видов хоанофлагеллат немногочисленны. Седелер (Saedeleer, 1929a) обнаружил свободноплавающую одиночную клетку у колониального вида *Codonosiga botrytis* (рис. 8, А). У прикрепленных могозигид *Dicraspedella stokesi* (Ellis, 1930) и *Codonosiga gracilis* (Leadbeater, Morton, 1974b) также имеются одноклеточные расселительные стадии (рис. 14). Оказалось, что все изученные представители семейств Salpingoecidae и Acanthoecidae образуют при делении свободноплавающие особи, лишенные домиков и служащие этим прикрепленным видам для расселения (Saedeleer, 1927, 1929a; Ellis, 1930; Leadbeater, 1977). Для всех расселительных форм характерны выросты в задней части клетки и активное движение в толще воды чаще всего задним концом вперед.

Особенностью могозигид, как и большинства примитивных жгутиконосцев, следует считать их полиморфизм. В основном это относится к видам, не образующим колоний в своем развитии. При подробном описании того или иного вида из рода *Monosiga* авторы приводят несколько рисунков, отражающих различные морфологические вариации. Наиболее показателен в этом отношении пример с *Monosiga consociatum*, отдельные особи которого значительно отличаются друг от друга формой и размерами клетки и воротничка (рис. 15), а также наличием или отсутствием боковых и задних выростов (Wenyon, 1926). Подобное явление наблюдается и у других видов этого рода (Saedeleer, 1927; Skuja, 1948, 1956, и др.). В связи с этим чрезвычайно затруднено определение видовой принадлежности обнаруживаемых в природе отдельных клеток хоанофлагеллат.

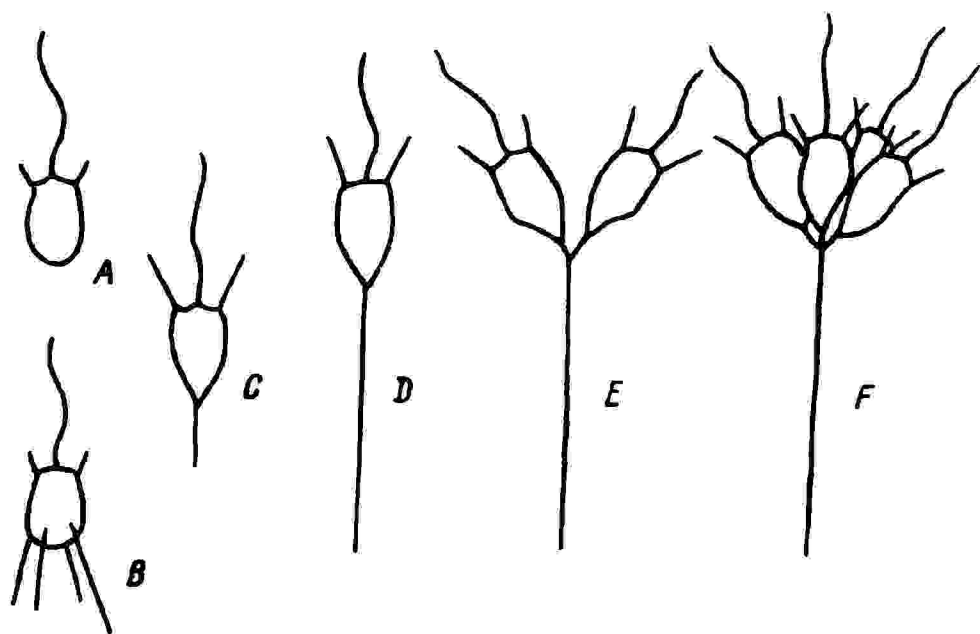


Рис. 14. Формы существования вида *Codonosiga gracilis* в культуре (по: Leadbeater, Morton, 1974b).

А–В – свободноплавающие расселительные особи; С – молодая прикрепленная клетка на коротком стебельке; D – прикрепленная особь на длинном стебельке; E – двухклеточная колония; F – четырехклеточная колония.

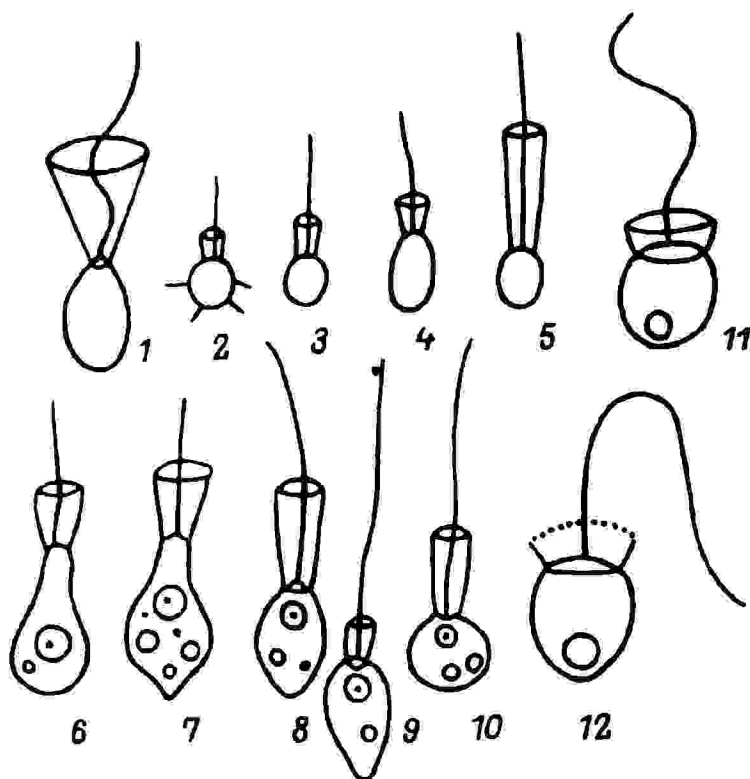


Рис. 15. Виды рода *Monosiga*.

1-5 — *M. consociatum* (по: Wenyon, 1926); 6, 7 — *M. ovata* (по: Kent, 1880-1882); 8-10 — *M. varians* (по: Skuja, 1948); 11-12 — *M. brevicollis* (по: Ruinen, 1938).

По-видимому, степень изменчивости видов целесообразно исследовать на чистых культурах. Так, изучение культуры *M. ovata* (Карпов, 1980) подтверждает предположение о широкой модификационной изменчивости представителей рода *Monosiga*. В зрелой культуре присутствуют 2 основные формы вида — плавающая и сидячая (рис. 16). Тело у прикрепленных особей грушевидной формы с хорошо выраженной шейкой (рис. 16, а). Плавающие клетки *M. ovata* обычно вытянуты в длину, имеют овальную форму и слабо выраженную шейку (рис. 16, б-г).

Для сидячих клеток *M. ovata*, как и для всех прикрепленных воротничковых, характерен пищевой тип биения жгутика (см. наст. книгу, с. 34). Если особь оторвется от субстрата и не изменит при этом способ биения жгутика, то она будет плавно двигаться в толще воды задним концом вперед. Жгутик выполняет в этом случае функцию двигателя, который направляет токи жидкости от заднего конца клетки к переднему. Тяга, создаваемая пищевыми токами жидкости, вызывает медленное движение особи в противоположную сторону, т.е. задним концом вперед.

Чаще, однако, плавающие зоиды движутся не задним, а передним концом вперед. Скорость плавания при этом значительно увеличивается. Способ биения жгутика в этом случае принципиально отличается от пищевого. Активно плывущая клетка описывает довольно крутую спираль. Передний конец тела совершает сильные колебательные движения. При наблюдении в темном поле хорошо видно, как часть tentакул воротничка загибается наружу и назад от встречного сопротивления жидкости. Следовательно, воротничок отнюдь не способствует движению передним концом вперед, а затраты энергии весьма значительны. Вероятно, поэтому такой способ движения не нашел распространения среди других видов хоанофлагеллат.

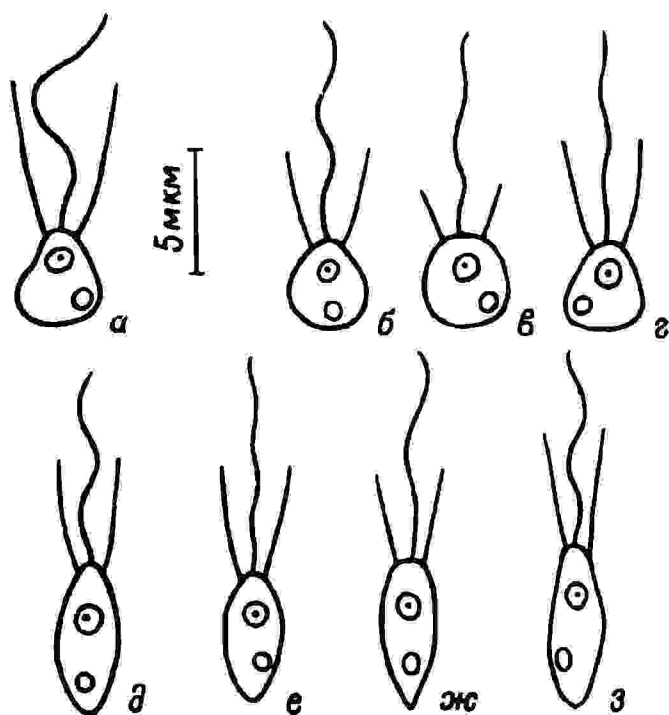


Рис. 16. Формы существования вида *Monosiga ovata* в культуре.

а — наиболее типичная прикрепленная форма; *б–г* — прикрепленные особи с мало заметной шейкой; *д–з* — преимущественно плавающие клетки удлиненной формы.

Кроме прикрепленных и плавающих форм в культуре *M. ovata* иногда встречаются особи, лишенные воротничка, которые появляются в результате неравномерности деления клеток (рис. 49) (см. наст. книгу, с. 101). Кнутовидный жгутик обычной длины, короткие выросты видны в задней части и по бокам клетки, размеры тела у них меньше, чем у нормальных особей, и не превышают 2.5 мкм. Цисты *M. ovata* крупнее вегетативных особей, имеют шаровидную форму и гладкую поверхность. Они снаружи одеты плотной оболочкой, которая помогает им переносить неблагоприятные условия. В таком состоянии *M. ovata* может переживать даже высыхание.

Особи *M. ovata* в начальный период развития культуры имеют примерно одинаковую форму, характерную для этого вида, и представлены прикрепленными клетками (Карпов, 1980). По мере увеличения их численности все чаще появляются плавающие расселительные формы, которые отличаются от сидячих относительно коротким воротничком. В стареющей культуре полиморфизм особей настолько велик, что многие из них очень похожи на представителей других видов этого рода — *M. varians* Skuja и *M. consociatum* Wenyon (рис. 15, 16). Изучение форм и размеров клеток, живущих на среде с повышенной соленостью (до 15 ‰), показало, что по этим параметрам особи *M. ovata* сходны с представителями морского вида *M. brevicollis* (рис. 15, 16).

Таким образом, формы существования видов *M. ovata*, *M. consociatum*, *M. varians* и *M. brevicollis* в значительной мере сходны между собой. Поскольку 3 последних вида были описаны позднее, то можно было бы свести их названия в синонимы *Monosiga ovata*. Однако мы считаем этот акт преждевременным по следующим причинам: 1) необходимо убедиться

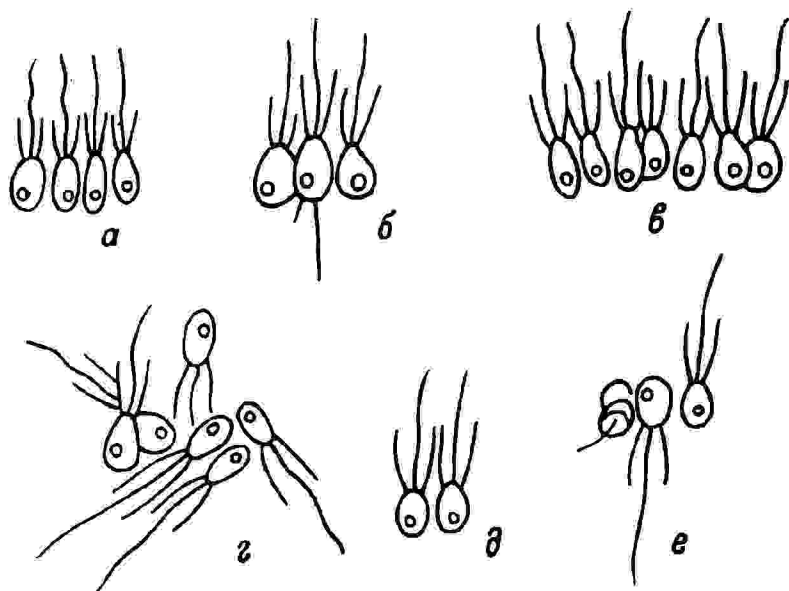


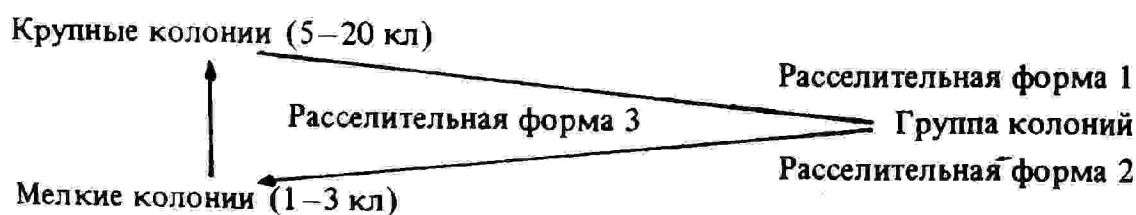
Рис. 17. Псевдоколонии *Monosiga ovata*.

a, б – псевдоколонии типа *Desmarella*; б – группа из 3 клеток, напоминающая колонию *Kentrosiga*; c–e – наиболее часто встречающиеся псевдоколонии.

в том, что виды *M. consociatum*, *M. varians* и *M. brevicollis* также обладают широкой модификационной изменчивостью и не являются стенобионтами, т.е. не только могут принимать типичную для *M. ovata* форму, но и жить в характерных для нее условиях; 2) необходима идентификация представителей этих видов на электронно-микроскопическом уровне.

Весьма своеобразным оказалось развитие культуры *M. ovata* на среде с повышенным содержанием органического вещества. В этих условиях появляется большое количество бактерий, что, по-видимому, стимулирует обильное выделение слизи у простейших. В результате потомство 1 клетки и образует группу особей, объединенных общей слизью. Такие группы могут отрываться от субстрата и свободно плавать в толще воды. Мы называли их псевдоколониями. Чаще всего особи соединяются друг с другом беспорядочно, но встречаются и такие псевдоколонии, которые похожи на настоящие колонии других родов сем. Monosigidae – роды *Desmarella* Kent и *Kentrosiga* Schiller (рис. 17).

При исследовании развития клональной культуры *Codonosiga botrytis* (Карпов, 1981б) было установлено, что многообразие жизненных форм этого простейшего довольно велико. В процессе культивирования происходит закономерная смена одних форм другими, и весь этот процесс можно представить в виде цикла развития культуры:



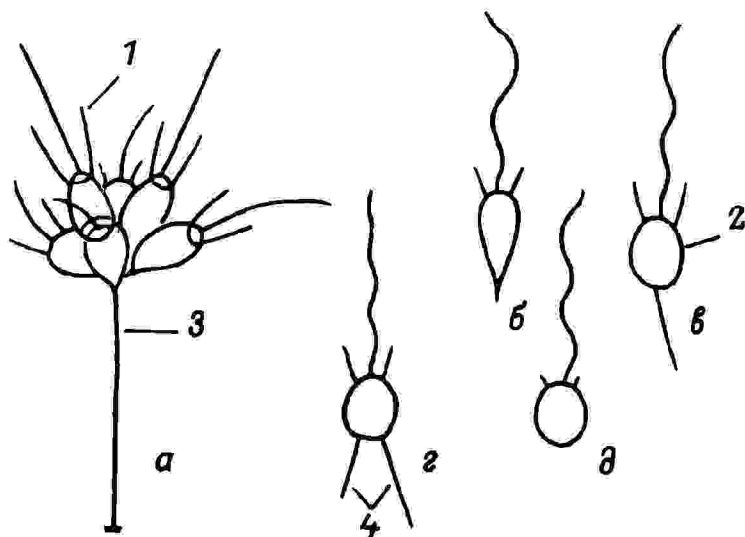


Рис. 18. Формы существования вида *Codonosiga botrytis* в культуре.

a — крупная колония; *б* — расселительная форма 1; *в-г* — расселительная форма 2; *д* — расселительная форма 3. 1 — воротничок; 2 — тело клетки; 3 — стебелек; 4 — задние выросты.

После пересева колоний или одиночных особей в свежую среду сначала появляются крупные колонии. От них отрываются отдельные зооиды (расселительная форма 1) с 1 коротким отростком (ножка) в задней части (рис. 18). Недалеко от материнской колонии они дают новые. В результате появляются группы колоний, в которых крупные располагаются в центре, а мелкие по периферии (рис. 28). Следующий этап развития культуры характеризуется появлением расселительной формы 2 с 1–2 длинными задними выростами (рис. 18). В старой культуре преобладают мелкие колонии и одиночные особи с редуцированным воротничком (расселительная форма 3) (рис. 18). Если последних перенести в свежую среду, то весь цикл повторится снова. Вероятно, все отмеченные формы в цикле развития культуры *C. botrytis* могут иметь место в природе.

Лидбете и Мортон (Leadbeater, Morton, 1974b) подробно исследовали развитие культуры другого представителя этого рода — *C. gracilis*. Авторы отметили вариации размеров у отдельных клеток и описали формы существования видов в культуре (рис. 14). В процессе развития культуры плавающие одиночные клетки сменяются прикрепленными колониями на стебельках. У некоторых особей имеются базальные нити для прикрепления к субстрату. Наблюдения за монокультурой позволили авторам выяснить и другие биологические особенности этого вида, а также изучить ультра-тонкое строение.

Много общих черт было обнаружено в развитии культур *Kentrosiga thiemanni* и *Sphaeroeca volvox*. У тех и других кроме колониальных форм всегда присутствуют одноклеточные. Более того, оказалось, что в лабораторных условиях, как и в природных, колонии преобладают зимой и ранней весной, а в летний период оба вида пребывают в стадии одиночных клеток и цист. Одиночные особи сохраняют способность к размножению, но численность их растет очень медленно.

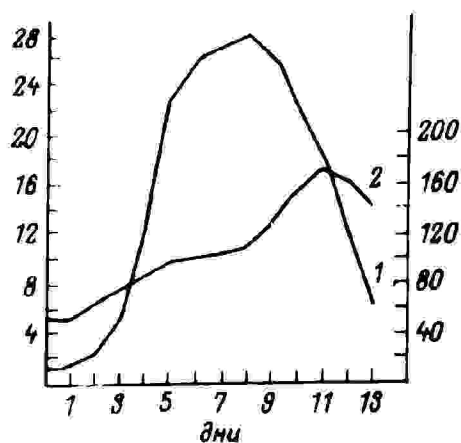


Рис. 19. Динамика численности колоний (1) и одиночных клеток (2) в культуре *Sphaeroeca volvox*.

По оси ординат: слева — число колоний в 1 мл, справа — число одиночных клеток в 1 мл.

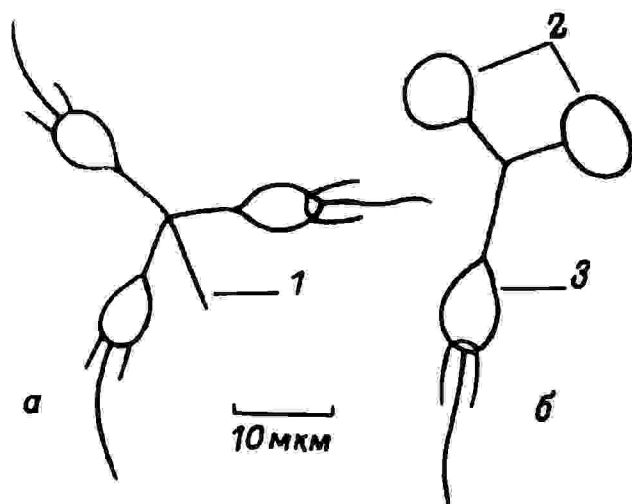


Рис. 20. Колонии *Sphaeroeca volvox* с пустым стебельком (а) и с цистами (б) в старой культуре.

1 — пустой стебелек; 2 — цисты; 3 — зоониды.

При изучении количественных соотношений одноклеточных и колониальных форм в процессе развития культуры *S. volvox* было обнаружено, что пики численности обеих форм не совпадают (рис. 19). Кривая 1, демонстрирующая динамику численности колоний в культуре, показывает, что после 3-суточной лаг-фазы их количество резко возрастает, а после пересева достигает к 8-м суткам своего максимума (28 колоний/мл). Затем наблюдается довольно резкий спад, и к 13-м суткам число колоний не превышает 5–6 тыс./л. Иной ход имеет кривая 2, которая отражает количественные изменения одиночных клеток *S. volvox* за тот же период. За короткой лаг-фазой следует постепенное нарастание их численности в культуре. Этот относительно плавный ход кривой нарушается лишь к 8-м суткам культивирования. В период резкого уменьшения числа колоний наблюдается значительно более интенсивное образование одиночных форм, численность которых на 11-е сутки достигает 170 экз./мл. В дальнейшем их количество довольно быстро снижается.

Таким образом, в цикле развития культуры существуют определенные взаимоотношения между одиночными и колониальными формами. Колебания численности этих форм находятся в противофазе: при резком увеличении числа колоний (2–8-е сутки) количество одиночных клеток в культуре существенно не меняется, в то же время пик численности одиночных особей приходится на фазу спада численности колоний.

Важно отметить также, что переход *S. volvox* к одноклеточному состоянию всегда связан с последующим инцистированием. Следовательно, способ существования вида в форме одиночных клеток ближе к аномалии, чем к норме. Последнее предположение подтверждает и факт возможного образования цист непосредственно в колониях (рис. 20), т.е. одноклеточная форма как бы выпадает из жизни вида. В то же время, учитывая способность одиночных клеток размножаться, мы должны отметить несом-

Рис. 21. Динамика численности колоний *Kentrosiga thienemanni* (1) и бактерий (2) в культуре.

По оси ординат: слева — число колоний в 1 мл, справа — число бактерий, млн./мл.

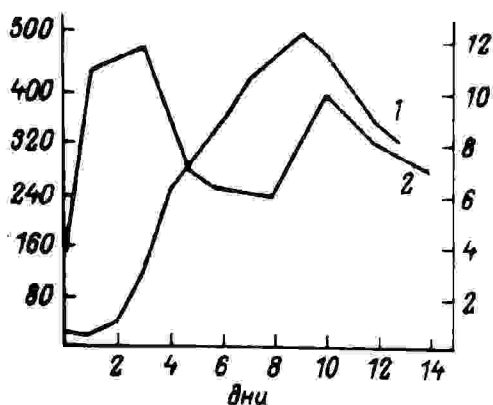
ненную значимость этой формы существования в сохранении вида *S. volvox* в неподходящих для колоний условиях.

Сходные результаты получены при исследовании развития культуры *Kentrosiga thienemanni*. На рис. 21 показаны количественные изменения колоний и бактерий в процессе роста культуры. Численность колоний достигает 500 экз./мл. Кривая изменения численности бактерий показывает, что лаг-фаза связана с накоплением достаточного количества пищи, вызывающей впоследствии активный рост числа колоний. В связи с выеданием в этот период резко снижается численность бактерий. Небольшое увеличение их количества на 10-е сутки развития культуры связано с отмиранием колоний. Однако к 11-м суткам сказывается обеднение среды органическим веществом и численность бактерий поэтому вновь снижается. По-видимому, отсутствие пищи для *K. thienemanni* — одно из условий перехода одиночных клеток в цисты. Очевидно также, что основной пищей для *K. thienemanni*, как и для других хоанофлагеллат, следует считать микрофлору.

Итак, на основании приведенного материала можно отметить, что одноклеточная стадия у *K. thienemanni* — одна из вполне закономерных форм существования этого вида. Одиночные особи обладают способностью к размножению, хотя и не очень активному, но, как и у *Sphaeroeca volvox*, они вряд ли могут служить расселительной формой. Эти особи появляются в культуре в условиях, неблагоприятных для жизни колоний.

Из сем. Salpingoecidae в условиях культуры был изучен только 1 вид *Choanoecca perplexa* (Leadbeater, 1977). В жизненном цикле этого простейшего описываются безжгутиковые особи в домиках с широко раскрытым воротничком, которые при делении дают плавающие жгутиковые формы без домика с коротким воротничком. Расселительные особи могут образовывать базальные нитевидные выросты, служащие для прикрепления к субстрату. Они имеют различную форму тела, от шаровидной без шейки до овальной и грушевидной с хорошо выраженной шейкой. Молодые сидячие клетки в отличие от старых полностью заполняют нижнюю часть колбовидного домика. Варьируют и размеры тела сидячих и плавающих особей.

Голд с соавторами (Gold et al., 1970) культивировали 2 вида акантоецид — *Diaphanoeca grandlis* и *Acanthoeccopsis* sp. — на полуаксичной среде сложного состава. К сожалению, из-за чувствительности этих жгутиконосцев к антибиотикам авторам не удалось получить безбактериальную культуру и достаточно высокую численность хоанофлагеллат. Поэтому было показано только строение домиков обоих видов, а биология и морфологические вариации отдельных особей не изучались.



ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ПРЕСНОВОДНЫХ ХОАНОФЛАГЕЛЛАТ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Филогенетические взаимоотношения в отряде Choanoflagellida следует рассматривать исходя из факта, что клетки всех воротничковых жгутиконосцев имеют одинаковое строение. Следовательно, формы с наиболее примитивной организацией, имеющие все основные черты отряда, должны стоять ближе других к предковой форме. Такой наиболее простой и, очевидно, самой древней группой можно считать род *Monosiga* (Boutrelly, 1957; Жуков, 19786; Карпов, 19826). От этого рода прослеживаются 2 основных направления в развитии Choanoflagellida: 1) образование свободноплавающих и прикрепленных колоний сем. Monosigidae; 2) образование форм, живущих в домиках.

Прежде чем обсуждать проблему происхождения колониальных хоанофлагеллат, остановимся на 2 постулатах, отражающих нашу точку зрения на этот вопрос.

1) Один из наиболее вероятных путей образования свободноплавающих колоний в эволюции — через псевдоколонии.

2) Процесс образования колониальных форм происходит при изменении условий существования для одноклеточных хоанофлагеллат (возможно, при увеличении содержания органического вещества в среде).

Один из путей образования плавающих колоний в эволюции воротничковых жгутиконосцев мог выглядеть следующим образом. Псевдоколонии *Monosiga ovata* можно считать первой ступенью в переходе одноклеточных монозигид к колониальному состоянию. Следующее звено в этой цепи представляют простейшие колонии линейного типа из рода *Desmarella*. У представителей вида *D. moniliformis* колонии, как правило, короткие (4–8 клеток). Особи не имеют постоянных задних выростов и не соединяются друг с другом латеральными цитоплазматическими мостиками (Жуков и др., 1978). Другими словами, их объединяет только слизь. Следовательно, можно предположить, что недостаток слизи не позволяет клеткам *Monosiga ovata* образовывать псевдоколонии в обычных условиях. При повышенном содержании органических веществ в среде появляется большое количество бактерий. По-видимому, значительное увеличение числа оформленных частиц в среде стимулирует у жгутиконосцев повышенное выделение слизи, как это имеет место у амёб и инфузорий. В результате дочерние особи *M. ovata* долгое время после деления остаются в паре, и только после определенного периода роста, находясь в общей слизистой массе, начинают делиться. Так образуются временные скопления одиночных клеток — псевдоколонии. В дальнейшем в среде с повышенным содержанием бактерий

все чаще стали появляться геометрически правильные (линейные) псевдоколонии. Причиной этому служил, с одной стороны, продольный тип деления одиночных хоанофлагеллат, с другой — повышенное выделение слизи особями. Последняя физиологическая особенность могла закрепиться генетически, временные скопления клеток стали постоянными, а их колониальность уже не зависела от количества бактерий в среде. Так псевдоколонии превратились в истинные колонии типа *Desmarella*.

При описании процесса становления колоний в ходе эволюции необходимо учитывать основные физиологические и структурные перестройки, которым подвергались одиночные клетки, оказавшиеся по соседству друг с другом, т.е. в колонии.

Принципиально новым условием для одноклеточных особей при переходе к колониальной форме оказалось уменьшение площади, с которой доставлялась пища при помощи токов жидкости, и следовательно уменьшение количества пищи. Помехой в этом были соседние клетки. В среде с повышенным содержанием бактерий и такие временные группы клеток могли существовать наряду с одиночными. Более того, псевдоколонии имели некоторое преимущество, так как в результате биения жгутиков нескольких особей они могли эффективнее освобождаться от налипших бактерий и слизи, усиливать движение окружающей жидкости и, активно двигаясь в толще воды, обеспечить расселение вида. Таким образом, нерасхождение клеток после деления вполне могло закрепиться в процессе отбора, и колониальная форма, как более выгодная в условиях евтрофикации, стала постоянной в жизни вида. Однако при попадании таких первичных колоний в олиготрофные условия преимущества оборачивались недостатками, и тогда конкуренция особей за пищу стала причиной морфологических изменений, которые привели к формированию современных колоний. Относительное увеличение длины жгутика у особей колонии вызвало усиленные токи жидкости вокруг них, что соответственно увеличило территорию облова.

Удлинение жгутика повлекло за собой и ультраструктурные изменения его корешковой системы, которой, как и всем постоянным микротрубочковым образованиям, обычно приписывается опорная функция (Pitelka, 1974). Предполагается, что наряду с закреплением основания жгутика корешковая система сглаживает вибрацию клетки, возникающую при его биении. Поэтому увеличение мощности корешковой системы жгутика у колониальных хоанофлагеллат, вызванное относительным увеличением его длины, вполне объяснимо. Оно выражается прежде всего в увеличении общего числа микротрубочек и их распределении вокруг кинетосомы, которое сопровождается олигомеризацией ее сателлитов.

Другой отличительной чертой колониальных воротничковых от одноклеточных является принципиально иной способ питания. Клетки в колониях образуют пищевые псевдоподии с большей частотой, захватывая за один прием большее число бактерий, а замыкание пищевой чашечки в пищеварительную вакуоль становится настолько автоматичным, что не предполагает непосредственного контакта с пищевыми частицами и может происходить при их отсутствии. Вероятно, такой способ питания в значительной мере возмещает потери, вызванные сокращением пространства облова, и в условиях колониальности более прогрессивен.

Таким образом, в процессе эволюции появились, вероятно, плавающие колонии типа *Desmarella*. В дальнейшем, при переходе зооидов к питанию сразу после деления, полное разделение их цитоплазмы, по-видимому, стало необязательным, и между ними сохранялись временные цитоплазматические мостики в задней части тела, характерные для колоний *Kentrosiga*.

Отмеченное родство 3 групп монозигид (*Monosiga* → *Desmarella* → *Kentrosiga*) не вызывает сомнений и у других авторов (Bourrelly, 1957; Жуков, 1978б). В основе сем. Monosigidae, по мнению этих авторов, также лежит род *Monosiga*. Однако в родственных связях других хоанофлагеллат имеются существенные различия. Система отряда Буррелли (Bourrelly, 1957) привлекает тем, что отражает не один, а несколько возможных путей образования того или иного рода. Тем не менее трудно согласиться с представлением автора о возможном формировании рода *Sphaeroeca* по пути *Astrosiga* → *Codonosiga* → *Sphaeroeca* или непосредственно от рода *Astrosiga*. Существование последнего вообще сомнительно, так как он был описан лишь однажды (Zacharias, 1894). Но даже используя его как промежуточную форму, трудно предположить, что в ходе эволюции такая колония распалась на отдельные клетки со стебельками, а они перешли к прикрепленному образу жизни со сложным циклом развития, который характерен для *Codonosiga botrytis*.

Также маловероятна и филогенетическая близость родов *Codonosiga* и *Sphaeroeca*, поскольку основой, объединяющей клетки, для колоний первого рода служит общий стебелек, а для колоний второго — слизь и задние выросты клеток. По-видимому, оба эти рода появились независимо друг от друга и венчают 2 разные филогенетические ветви развития соответственно прикрепленных и свободноплавающих колоний.

Вероятнее всего, что существуют 2 основных направления в образовании колониальных форм сем. Monosigidae: образование свободноплавающих колоний; образование прикрепленных колоний (рис. 22). К первому направлению относятся роды *Desmarella*, *Kentrosiga*, *Protospongia*, *Sphaeroeca*; ко второму — *Codonosiga*, *Diplosiga*, *Codonosigopsis*, *Phalansterium* и *Sphaerodendron*. Линия *Monosiga* → *Desmarella* → *Kentrosiga*, как мы уже отмечали, наиболее очевидна. Должно быть, и колонии *Protospongia* родственны 2 последним родам. Наши немногочисленные наблюдения за отдельными колониями *Protospongia haeckeli* позволили обнаружить тонкие нитевидные выросты в задней части клеток, которые погружены в слизистую массу колонии. Это придает им сходство с особями в колонии *Kentrosiga* и указывает на их происхождение от одного предка.

Особняком от других плавающих колоний стоит род *Sphaeroeca*. У особей *Sphaeroeca volvox* всего 1 задний отросток, который более мощный, чем нитевидные выросты у *Kentrosiga thienemanni* и *Protospongia haeckeli*. Кроме того, морфологическая связь всех особей рода *Sphaeroeca volvox* с центром колонии существенно отличает его от родов *Kentrosiga* и *Protospongia*. Поэтому естественнее предположить, что род *Sphaeroeca* имеет предков в виде одиночных клеток, похожих на представителей из рода *Monosiga*, которые для прикрепления имеют небольшой вырост (ножку) в задней части тела. Если при переходе к свободноплавающему состоянию задний отросток сохраняется, то такая клетка приобретает большое сходство с одиночными особями *Sphaeroeca volvox* — родоначальницами будущих колоний. Именно благо-

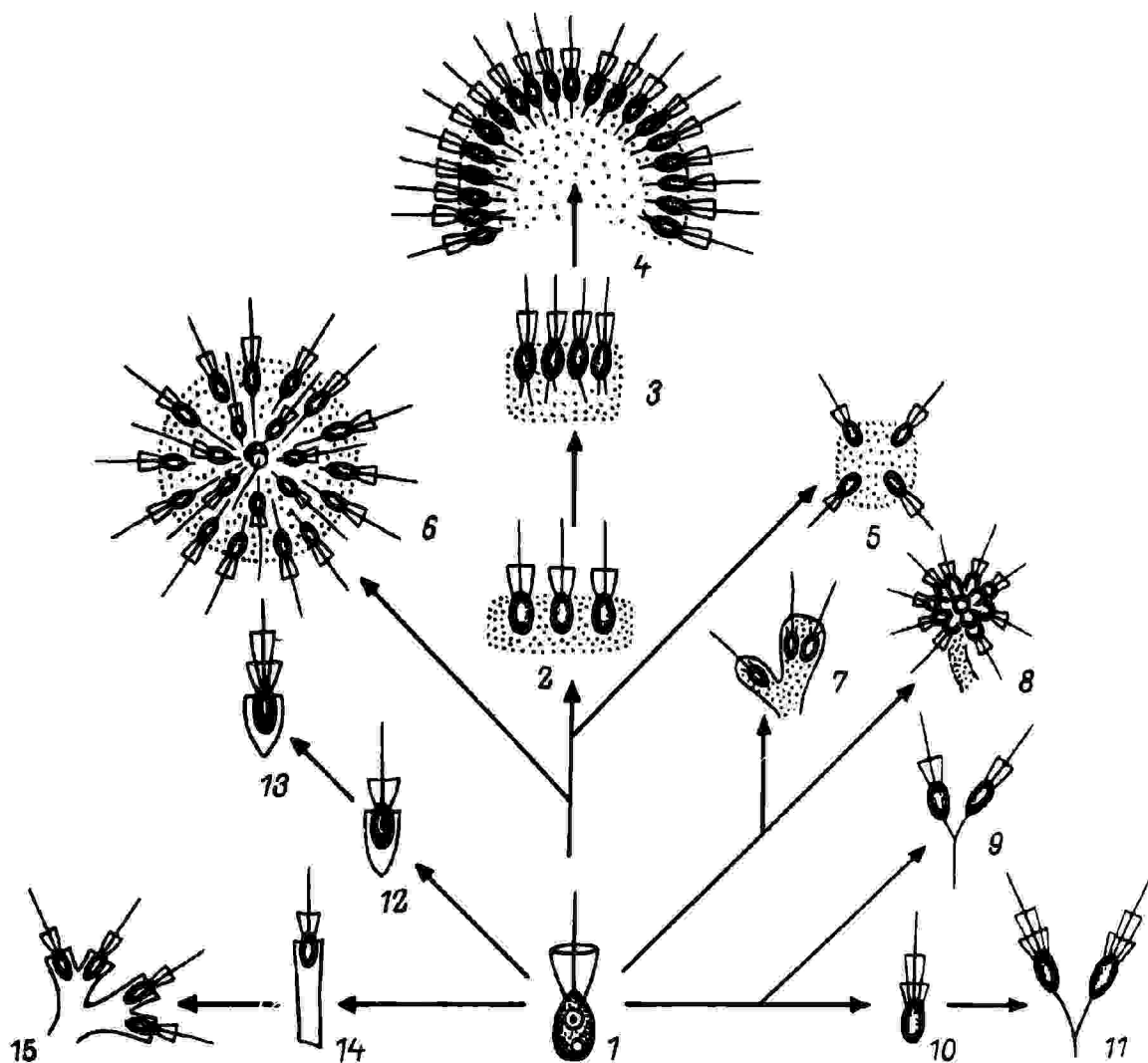


Рис. 22. Система отряда Choanoflagellida.

1 – *Monosiga*; 2 – *Desmarella*; 3, 4 – *Kentrosiga*; 5 – *Protospongia*; 6 – *Sphaeroeca*; 7 – *Phalansterium*; 8 – *Sphaerodendron*; 9 – *Codonosiga*; 10 – *Diplosiga*; 11 – *Codonosigopsis*; 12 – *Salpingoeca*; 13 – *Diplosigopsis*; 14 – *Aulomonas*; 15 – *Stalexomonas*.

даря заднему выросту дочерние клетки в результате деления не расходятся, а занимают определенное положение, образуя двухклеточную колонию (см. рис. 2). Последующие деления приводят к росту числа зооидов в колонии, которая по форме все больше приближается к шару.

Что касается происхождения прикрепленных колоний, то в этом отношении наиболее интересен вид *Codonosiga gracilis*. Его способ питания, отношение длины жгутика к длине тела, количество микротрубочек в корешковой системе жгутика свидетельствуют, что *C. gracilis* можно считать переходной формой между одиночными и колониальными жгутиконосцами. Очевидно, причина таких особенностей заключается в неспособности представителей этого вида образовывать многоклеточные колонии даже в условиях ведения культуры. В природе же чаще встречаются одиночные особи на стебельках. Следовательно, слабая конкуренция соседних клеток за пищу не стимулирует увеличение длины жгутика и изменение способа питания *C. gracilis*. Судя по всему, этот вид очень близок к предковой форме рода.

К настоящему времени известно еще 2 рода прикрепленных студнеобразных колоний — *Phalansterium* Cienk. и *Sphaerodendron* Zhukov et Moiseev (Жуков и др., 1978). *Phalansterium* (рис. 22) образует древовидные ветвящиеся колонии. Клетки с редуцированными воротничками расположены в булавовидных концах колонии и полностью погружены в слизистую массу, наружу выступает лишь жгутик. Колония *Sphaerodendron* (рис. 22) состоит из толстой слизистой ножки с расширенной верхней частью и из сидящих на ней десятками воротничковых клеток. Зооиды плотно примыкают друг к другу, образуя неправильный шар. Если у *Phalansterium* клетки полностью погружены в слизь, то у *Sphaerodendron* они закреплены на вершине стебелька с помощью псевдоподиальных выростов. Очевидного родства между этими 2 формами нет. Вероятно, их развитие происходило независимо друг от друга.

Второе направление развития включает большую группу организмов, развившихся от исходного типа *Monosiga*. Это воротничковые жгутиконосцы в домиках — *Salpingoecidae*. Здесь нужно отметить 2 довольно сильно отличающихся типа домиков: трубчатые и бокаловидные. К первому типу — назовем его *Siphosalpingoecinae* — относятся 2 рода (*Aulomonas* Lackey и *Stelexomonas* Lackey). *Aulomonas* (рис. 22) имеет простой трубчатый домик, в котором находится всего 1 клетка. *Stelexomonas* (рис. 22) образует кустовидные колонии с дихотомическим ветвлением трубчатого домика. Второй тип значительно более многочислен. Это собственно *Salpingoecinae*. В приводимой схеме мы отмечаем только главный род *Salpingoeca* Clark. Другие близкие роды приведены в определителе (см. наст. книгу, с. 68). Виды рода *Salpingoeca* (рис. 22) имеют домики с 1 отверстием (устьем) и отличаются друг от друга формой домиков и размером. Большинство из них — прикрепленные организмы. Принципиальных отличий в строении домиков этой группы, на наш взгляд, не имеется, поэтому более подробно мы на ней останавливаться не будем.

Необходимо отметить еще 1 группу воротничковых жгутиконосцев, которую мы внесли в схему, хотя в реальности ее существования имеются сомнения. Одни авторы (Bouttelly, 1957) выделяют эти организмы в отдельное семейство — *Diplosigaceae* Bourr. Это жгутиконосцы, имеющие 2 воротничка — наружный и внутренний. Другие же авторы (Saedeleer, 1927) вообще отрицают существование данных организмов, считая, что второй, наружный воротничок — это временный цитоплазматический вырост. С достоверностью мы лишь 1 раз наблюдали *Diplosiga socialis* Frenzel в большом количестве и с четко видимыми 2 воротничками, поэтому считаем возможным сохранить эти организмы в системе Choanoflagellida, но не выделять их в отдельное семейство. Они должны быть распределены между семействами *Monosigidae* и *Salpingoecidae*, так как одни из них имеют домик, а другие нет. Тогда в системе хоанофлагеллат положение этих организмов представляется следующим образом: от предковой формы *Monosiga* сформировались одиночные клетки *Diplosiga* Frenzel (см. рис. 22), которые затем дали прикрепленные колонии *Codonosigopsis* Senn. Оба последних рода можно вычлени в подсемейство. От *Salpingoeca* шло развитие *Diplosigopsis* France (жгутиконосцы в домиках, но с 2 воротничками). Как и в предыдущем случае, эту группу, очевидно, можно выделить в подсем. *Salpingoecinae*.

Обращаясь снова к схеме, отображающей связи воротничковых жгутиконосцев, отметим следующие интересные особенности. Наибольшее разнообразие форм наблюдается у колоний, формирующихся на основе выделяемой клетками слизи. Здесь в настоящее время насчитывается 6 родов. Среди тех же Monosiginae имеются всего 2 рода колониальных жгутиконосцев — *Astrosiga* и *Codonosiga*, особи которых объединяются не слизью, а общим стебельком. Одиночные формы — среди Monosigidae — *Monosiga* и *Diplosiga*. Salpingoecidae, наоборот, колониальные формы и представлены слабо. В подсем. Salpingoecinae имеется лишь 1 род (*Polyoeca*), который образует ветвящиеся колонии такого же типа, как *Dinobryon*. В подсем. Siphosalpingoecinae входит также лишь 1 колониальная форма — *Stelexomonas*. Таким образом, в отряде Choanoflagellida явно просматриваются 2 пути развития: у форм без домиков наблюдается образование преимущественно слизистых колоний различных типов, но с небольшим числом видов в каждом роду; у форм, живущих в домиках, колониальность развития не получила, зато велико видовое разнообразие за счет полиморфизма домиков, что особенно заметно в роду *Salpingoeca*. Предполагаемая нами схема системы отряда Choanoflagellida не представляет собой идеального варианта. Продолжают описываться новые роды и виды, по мере изучения может быть также пересмотрено положение тех или иных таксонов.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ВОРОТНИЧКОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Система хоанофлагеллат, принятая в определителе

Отряд CHOANOFLAGELLIDA KENT

I. Сем. MONOSIGIDAE

1. Подсем. MONOSIGINAE

1. Род *Monosiga* Kent
2. Род *Codonosiga* (Clark) Stein
3. Род *Astrosiga* Kent
4. Род *Desmarella* Kent
5. Род *Kentrosiga* Schiller
6. Род *Protospongia* Kent
7. Род *Sphaeroeca* Lauterb.
8. Род *Sphaerodendron* Zhukov
9. Род *Cladospongia* Iyengar et Ramanathan

2. Подсем. PHALANSTERIINAE

1. Род *Phalansterium* Cienkowski

3. Подсем. DIPLOSIGINAE

1. Род *Diplosiga* Frenzel
2. Род *Codonosigopsis* Senn

II. Сем. SALPINGOECIDAE

1. Подсем. SALPINGOECINAE

1. Род *Salpingoeca* Clark
2. Род *Lagenoeca* Kent
3. Род *Polyoeca* Kent
4. Род *Diploeca* Ellis

2. Подсем. SIPHOSALPINGOECINAE

1. Род *Aulomonas* Lackey
2. Род *Stelexomonas* Lackey

3. Подсем. DIPLOSIGOPSINAE

1. Род *Diplosigopsis* Francé

Отряд CHOANOFLAGELLIDA KENT, 1880

Одиночные или колониальные жгутиконосцы, планктонные или прикрепленные. Клетки на апикальном конце имеют 1, реже 2 цитоплазматических воронковидных воротничка, окружающих единственный жгут. Клетки в домиках или без них, иногда заключены в слизь. Ядро пузырьковидного типа, кинетопласт отсутствует, митохондрии с пластинчатыми

кристами. Размножение продольным делением. Половой процесс неизвестен. Цисты имеются.

Отряд включает 3 семейства: Monosigidae, Salpingoecidae и Acanthoecidae. Последнее семейство представлено только морскими формами и в настоящей работе не рассматривается. 2 первых семейства четко отличаются друг от друга по наличию домика.

I. Сем. MONOSIGIDAE

Клетки лишены домиков, иногда погружены в слизь. Одиночные или колониальные. Воротничок чаще 1, реже 2. Свободноплавающие или прикрепленные.

Семейство включает в себя 3 подсемейства: Monosiginae, Diplosiginae и Phalansteriinae.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ

1. Клетки с 1 воротничком 2
- Клетки с 2 воротничками 3. Diplosiginae
2. Клетки с хорошо развитым воротничком; если погружены в слизь, то воротничок всегда выступает наружу 1. Monosiginae
- Клетки вместе с редуцированным воротничком погружены в слизистую массу, наружу выступает лишь жгутик 2. Phalansteriinae

1. Подсем. MONOSIGINAE

Жгутиконосцы с 1 хорошо развитым воротничком, одиночные или колониальные, домиков не имеют, но клетки часто погружены в слизь; свободноплавающие или прикрепленные формы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Клетки одиночные прикрепленные 1. Monosiga
- Клетки собраны в колонии 2
2. Колонии образованы с помощью клеточных стебельков 3
- Колонии формируются за счет слизи 4
3. Клетки собраны в группы на конце общего стебелька; прикрепленные формы 2 Codonosiga
- Клетки располагаются на концах стебельков, отходящих от общего центра, колонии звездчатого типа, свободноплавающие формы 3. Astrosiga
4. Колонии лентовидные 5
- Колонии иного типа 6
5. Клетки с помощью слизи соединяются боками, базальных отростков нет; планктонные формы 4. Desmarella
- Клетки имеют развитые базальные отростки, проникающие в слизь; планктонные формы 5. Kentrosiga
6. Колонии неправильной пластинчатой формы; планктонные организмы 6. Protospongia
- Колонии иного типа 7

7. Колонии шаровидной формы; свободноплавающие 7. *Sphaerocysta*
- Колонии иного типа 8
8. Колонии в виде толстых слизистых стеблей, с клетками, собранными на их концах в виде шара; прикрепленные формы 8. *Sphaerodendron*
- Колонии в виде пальцевидных, дихотомически разветвленных на концах выростов, по периферии которых располагаются клетки; прикрепленные формы 9. *Cladospongia*

1. Род *Monosiga* Kent, 1880

Kent, 1880 : 329

Одноклеточные жгутиконосцы, без домика. Прикрепленные к субстрату непосредственно базальной частью клетки или с помощью небольших цитоплазматических выростов. Поселяются на различных субстратах, часто встречаются на планктонных водорослях.

Необходимо отметить, что из-за небольших размеров и значительной изменчивости формы тела монозиги довольно трудно определяются, существует ряд переходных форм. Поэтому, на наш взгляд, целесообразно некоторые виды свести в синонимы, несмотря на то что само число видов в данном роду невелико.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетка круглая, овальная, яйцевидная или грушевидная, длина 5—12 мкм 1. *M. ovata*
- Клетка веретеновидная, длина 10 мкм 2. *M. fusiformis*
2. Клетка удлинённая, булабовидная, иногда почти цилиндрическая с заостренным концом, длина 10—12 мкм 3. *M. angustata*

1. *Monosiga ovata* Kent, 1880 (табл. I, 1a, 1б).

Kent, 1880 : 332, Taf. II, fig. 33—35; *ibid* : 329, Taf. II, fig. 7—9 (*M. brevipes*); *ibid* : 330, Taf. IV, fig. 19—27 (*M. consociatum*); *ibid* : 331, Taf. IV, fig. 12 (*M. steini*); Skuja, 1948 : 299—300, Taf. XXXIV, fig. 19—21 (*M. varians*).

Клетка округлой, яйцевидной, овальной или близкой формы, чаще всего суженная в апикальной части, длина 5—12 мкм. Воротничок хорошо развит и равен половине длины клетки; жгутик, как правило, равен или немного длиннее тела клетки, 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в разнообразных водоемах на различных планктонных организмах.

2. *Monosiga fusiformis* Kent, 1880 (табл. I, 2).

Kent, 1880 : 330, Taf. IV, fig. 17.

Клетка веретеновидной формы, длина обычно 10 мкм. Воротничок в 2 раза короче тела клетки, жгутик примерно равен длине тела.

Встречается в стоячих водах, часто поселяется на *Asterionella*.

3. *Monosiga angustata* Kent, 1880 (табл. I, 3).

Kent, 1880 : 330, Taf. II, fig. 31, 32.

Клетка удлинённая, чаще всего булабовидная с заостренным задним концом, иногда почти цилиндрическая, длина 10–12, ширина 3–4 мкм. Воротничок широкоразвернутый, примерно в 2 раза короче тела клетки, жгутик почти равен длине клетки.

Встречается в стоячих водах на планктонных организмах.

2. Род *Codonosiga* Clark, 1866

Clark, 1866 : 435; 1868 : 313 (*Codonosiga*)

Колониальные прикрепленные жгутиконосцы, клетки на конце общего стебелька собраны в группы по 2–20.

1. *Codonosiga botrytis* (Ehrnb.) Kent, 1880 (табл. I, 4).

Ehrenberg, 1838 : 284, Taf. XXVII, fig. 4 (*Epistylis botrytis*); Clark, 1868 : 313–319, Pl. V, fig. 7–27 (*Codonosiga pulcherrima*); Kent, 1880 : 334, Taf. II, fig. 22–29; Taf. IX, fig. 6–16 (*C. botrytis*); ibid : 331, Taf. II, fig. 3 (*Monosiga gracilis*); Stokes, 1888 : 128, Taf. III, fig. 10 (*M. limnobia*); ibid : 126, Taf. III, fig. 6 (*M. robusta*); Taf. III, fig. 9 (*M. longipes*); ibid : 129, Taf. III, fig. 5 (*Codonosiga longipes*); Saedeleer, 1927 : 127–129, Pl. I, fig. 19–22 (*Codonosiga elegans*).

Клетки собраны в группы на вершине общего стебелька, соединяясь с ним короткими (вторичными) стебельками, или цитоплазматическими выростами. Общий стебелек своим основанием прикрепляется к субстрату. Число клеток в зависимости от возраста колонии меняется от 1 до 18–20. Одиночная клетка чаще всего овальной формы, длиной 8–15 мкм. Воротничок хорошо развит и равен длине клетки, жгутик в 2–2.5 раза длиннее тела клетки. Стебелек может достигать в длину 30–40 мкм в зависимости от условий обитания и возраста колонии. В основании клетки располагаются 1–2 сократительные вакуоли.

Сразу после деления молодые особи *Codonosiga* напоминают клетки *Monosiga ovata*, только мельче взрослых и не имеют стебелька. Далее, во время роста и формирования взрослой колонии, сами клетки, а также форма и размер колонии меняются. Поэтому в литературе описано много видов кодонозиг, которые целесообразно свести в синонимы.

Встречается повсеместно, предпочитает водоемы мезотрофного типа, поселяется на зоопланктоне, водорослях и других субстратах.

2. *Codonosiga furcata* Kent, 1880 (табл. I, 5).

Kent, 1880 : 339, Taf. II, fig. 15–19; Stein, 1878 : 17, Taf. IX, fig. 1–7 (*Codonocladium umbellatum*).

Клетки данного вида, так же как и у *C. botrytis*, собраны в группы на конце общего стебелька, но имеют более развитые вторичные стебельки, поэтому колония иногда напоминает зонтик. Клетка овальная. Длина тела 5–8 мкм. Воротничок широко развернут и равен половине длины клетки, жгутик длиннее ее примерно в 2 раза.

Встречается в стоячих водоемах на зоопланктоне и растениях.

3. Род *Astrosiga* Kent, 1880

Kent, 1880 : 341

Колонии звездчатого типа, стебельки отходят от общего центра, клетки расположены на концах стебельков.

1. *Astrosiga radiata* Zach, 1894 (табл. I, 6).

Zacharias, 1894 : 76–77, Taf. I, fig. 8, a–b.

Вид имеет признаки рода. Стебельки могут быть равной длины, иногда в несколько раз длиннее тела клетки. На концах стебельков прикреплены 1–3 зооида, колония может насчитывать до 100 и больше особей. Клетка чаще всего овальной формы со слегка вытянутым задним концом. Длина тела 10–16 мкм. Воротничок хорошо развит, жгутик в 2–3 раза длиннее клетки.

Планктонная форма.

В данном роде указывается иногда еще один вид *A. disjuncta* Kent, 1880, образующий плавающие колонии из клеток, соединенных своими базальными частями. Вид сомнителен. По описанию очень напоминает оторвавшуюся колонию (без стебелька) кодонозиги.

4. Род *Desmarella* Kent, 1880

Kent, 1880 : 341; Schiller, 1953 : 252 (*Kentia*)

Клетки соединяются друг с другом боковыми сторонами с помощью слизистого вещества, образуя лентовидные, иногда разветвленные колонии. Планктонные организмы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|--|---------------------------|
| 1. Колонии неправильные, разветвленные, клетки овальной формы, длина 8–11 мкм | 1. <i>D. irregularis</i> |
| – Колонии прямолинейные или слегка изогнутые | 2 |
| 2. Клетки в колонии не соприкасаются боками, шаровидной формы, длина 10–11 мкм | 2. <i>D. sphaeroidea</i> |
| – Клетки плотно прилегают друг к другу боковыми сторонами | 3 |
| 3. Клетки грушевидной формы, длина 10–13 мкм | 3. <i>D. pyriformis</i> |
| – Клетки овальной формы, длина 6–11 мкм | 4. <i>D. moniliformis</i> |

1. *Desmarella irregularis* Stokes, 1888 (табл. I, 7a, 7b).

Stokes, 1888 : 135–137, Taf. III, fig. 11..

Клетки с помощью слизи соединяются боками, образуя неправильные разветвленные колонии. Клетка овальной формы, длина 8–11 мкм, с легким сужением в основании воротничка. Жгутик примерно в 4–5 раз длиннее тела, 1–2 сократительные вакуоли расположены в базальной части клетки. В колонии может насчитываться до 50 клеток.

Встречается в стоячих водоемах.

2. *Desmarella sphaeroidea* (Schiller) Bourrelly, 1957 (табл. I, 8)

Schiller, 1953 : 253, Taf. 4, Abb. 5 (Kentia); Bourrelly, 1957 : 320.

Колонии состоят обычно из 4 клеток. Колонии прямолинейные. Клетки боками не соприкасаются, в студенистом веществе между клетками иногда видны более плотные тяжи. Клетки почти шаровидной формы, на апикальном конце имеется небольшой выступ, от основания которого отходит воротничок. Длина клетки 10–11 мкм, воротничок больше клетки, жгут в 2 раза длиннее клетки.

Позднеосенняя и зимняя форма, встречается подо льдом.

3. *Desmarella pyriformis* (Schiller) Bourrelly (табл. I, 9).

Schiller, 1953 : 252, Taf. 4, a, b, Abb. 4, a, b (Kentia); Bourrelly, 1957 : 320.

Колонии состоят обычно из 4, реже из 8 клеток, плотно соприкасающихся боками. Форма клетки грушевидная, в основании расширена и закруглена, вверху сужена, длина клетки 10–13 мкм, воротничок бокаловидный, широко развернутый, длиннее тела клетки, жгут примерно в 3 раза длиннее.

Позднеосенняя и зимняя форма, встречается подо льдом.

4. *Desmarella moniliformis* Kent, 1880 (табл. I, 10).

Kent, 1880 : 341, Taf. II, fig. 30; Stein, 1878 : 27, Taf. IX, fig. 10–12; Skuja, 1939 : 63, Taf. II, fig. 13 (*D. brachycalix*).

Колонии лентовидные, состоят обычно из 4–12 клеток. Клетка овальной или яйцевидной формы. Длина 6–11 мкм, воротничок превышает длину клетки, жгут длиннее ее в 2–3 раза.

Встречается повсеместно в мезотрофных водоемах, чаще в холодное время года.

5. Род *Kentrosiga* Schiller, 1953

Schiller, 1953 : 255

Клетки собраны в лентовидные, однослойные колонии, иногда дугообразно изогнутые. В базальной части клеток имеются тонкие выросты, проникающие в слизь, формирующие колонию.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|---------------------------|
| 1. Клетки овальной формы, длина 11–12 мкм | 1. <i>K. thienemannii</i> |
| — Клетки цилиндрической или грушевидной формы | 2 |
| 2. Клетки грушевидной формы, с 3–5 тонкими выростами, длина 21–23 мкм | 2. <i>K. setifera</i> |
| — Клетки цилиндрической формы | 3 |
| 3. Клетки цилиндрической формы, удлинённые, с 2–5 тонкими выроста- | |

3. Род *Astrosiga* Kent, 1880

Kent, 1880 : 341

Колонии звездчатого типа, стебельки отходят от общего центра, клетки расположены на концах стебельков.

1. *Astrosiga radiata* Zach, 1894 (табл. I, б).

Zacharias, 1894 : 76-77, Taf. I, fig. 8, a-b.

Вид имеет признаки рода. Стебельки могут быть равной длины, иногда в несколько раз длиннее тела клетки. На концах стебельков прикреплены 1-3 зооида, колония может насчитывать до 100 и больше особей. Клетка чаще всего овальной формы со слегка оттянутым задним концом. Длина тела 10-16 мкм. Воротничок хорошо развит, жгутик в 2-3 раза длиннее клетки.

Планктонная форма.

В данном роде указывается иногда еще один вид *A. disjuncta* Kent, 1880, образующий плавающие колонии из клеток, соединенных своими базальными частями. Вид сомнителен. По описанию очень напоминает оторвавшуюся колонию (без стебелька) кодонозиги.

4. Род *Desmarella* Kent, 1880

Kent, 1880 : 341; Schiller, 1953 : 252 (*Kentia*)

Клетки соединяются друг с другом боковыми сторонами с помощью слизистого вещества, образуя лентовидные, иногда разветвленные колонии. Планктонные организмы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|--|---------------------------|
| 1. Колонии неправильные, разветвленные, клетки овальной формы, длина 8-11 мкм | 1. <i>D. irregularis</i> |
| — Колонии прямолинейные или слегка изогнутые | 2 |
| 2. Клетки в колонии не соприкасаются боками, шаровидной формы, длина 10-11 мкм | 2. <i>D. sphaeroidea</i> |
| — Клетки плотно прилегают друг к другу боковыми сторонами | 3 |
| 3. Клетки грушевидной формы, длина 10-13 мкм | 3. <i>D. pyriformis</i> |
| — Клетки овальной формы, длина 6-11 мкм | 4. <i>D. moniliformis</i> |

1. *Desmarella irregularis* Stokes, 1888 (табл. I, 7a, 7б).

Stokes, 1888 : 135-137, Taf. III, fig. 11..

Клетки с помощью слизи соединяются боками, образуя неправильные разветвленные колонии. Клетка овальной формы, длина 8-11 мкм, с легким сужением в основании воротничка. Жгутик примерно в 4-5 раз длиннее тела, 1-2 сократительные вакуоли расположены в базальной части клетки. В колонии может насчитываться до 50 клеток.

Встречается в стоячих водоемах.

2. *Desmarella sphaeroidea* (Schiller) Bourrelly, 1957 (табл. I, 8)

Schiller, 1953 : 253, Taf. 4, Abb. 5 (Kentia); Bourrelly, 1957 : 320.

Колонии состоят обычно из 4 клеток. Колонии прямолинейные. Клетки боками не соприкасаются, в студенистом веществе между клетками иногда видны более плотные тяжи. Клетки почти шаровидной формы, на апикальном конце имеется небольшой выступ, от основания которого отходит воротничок. Длина клетки 10–11 мкм, воротничок больше клетки, жгутик в 2 раза длиннее клетки.

Позднеосенняя и зимняя форма, встречается подо льдом.

3. *Desmarella pyriformis* (Schiller) Bourrelly (табл. I, 9).

Schiller, 1953 : 252, Taf. 4, a, b, Abb. 4, a, b (Kentia); Bourrelly, 1957 : 320.

Колонии состоят обычно из 4, реже из 8 клеток, плотно соприкасающихся боками. Форма клетки грушевидная, в основании расширена и закруглена, вверху сужена, длина клетки 10–13 мкм, воротничок бокаловидный, широко развернутый, длиннее тела клетки, жгутик примерно в 3 раза длиннее.

Позднеосенняя и зимняя форма, встречается подо льдом.

4. *Desmarella moniliformis* Kent, 1880 (табл. I, 10).

Kent, 1880 : 341, Taf. II, fig. 30; Stein, 1878 : 27, Taf. IX, fig. 10–12; Skuja, 1939 : 63, Taf. II, fig. 13 (*D. brachycalix*).

Колонии лентовидные, состоят обычно из 4–12 клеток. Клетка овальной или яйцевидной формы. Длина 6–11 мкм, воротничок превышает длину клетки, жгутик длиннее ее в 2–3 раза.

Встречается повсеместно в мезотрофных водоемах, чаще в холодное время года.

5. Род *Kentrosiga* Schiller, 1953

Schiller, 1953 : 255

Клетки собраны в лентовидные, однослойные колонии, иногда дугообразно изогнутые. В базальной части клеток имеются тонкие выросты, проникающие в слизь, формирующие колонию.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|---------------------------|
| 1. Клетки овальной формы, длина 11–12 мкм | 1. <i>K. thienemannii</i> |
| — Клетки цилиндрической или грушевидной формы | 2 |
| 2. Клетки грушевидной формы, с 3–5 тонкими выростами, длина 21–23 мкм | 2. <i>K. setifera</i> |
| — Клетки цилиндрической формы | 3 |
| 3. Клетки цилиндрической формы, удлинённые, с 2–5 тонкими выроста- | |

ми, длина клетки 18–21, ширина 2–3 мкм 3. *K. cylindrica*
Клетки короче и шире, с 2 выростами, длина клетки 15, ширина 4.5–
5 мкм 4. *K. skujae*

1. *Kentrosiga thienemanni* Schiller, 1953 (табл. II, 1а, 1б).

Schiller, 1953 : 256, Taf. 5, Abb. 7 а–с.

Лентовидные, часто дугообразно изогнутые колонии состоят из клеток, плотно соприкасающихся или не соприкасающихся между собой. От базальной части клетки отходит обычно 1–3 тонких псевдоподиальных выроста, погруженных в слизистую массу. Число клеток в колонии обычно 4–12, но иногда встречаются колонии, насчитывающие десятки клеток, которые образуют дугу, по форме приближающуюся к полному витку спирали.

Клетки овальной формы, длина тела клетки 9–12 мкм, ширина 6–7 мкм. Воротничок узкий, со слегка заметным расширением в устье, примерно равен длине тела, жгутик длиннее тела в 2–2.5 раза. Сократительная вакуоль ближе к базальному концу тела. Часто в задней части клетки располагается крупная пищеварительная вакуоль.

Ранневесенняя и позднеосенняя форма. Встречается в планктоне мезотрофных водоемов.

2. *Kentrosiga setifera* Schiller, 1953 (табл. I, 12).

Schiller, 1953 : 258, Taf. 5, Abb. 10.

Клетки грушевидной формы, в апикальной части сужены. Длина тела клетки 21–23, ширина 8–9 мкм. Воротничок, длиной 20–30 мкм, хорошо развит и широко раскрыт в устье.

Вид обнаружен в зимнем планктоне.

3. *Kentrosiga cylindrica* Schiller, 1953 (табл. I, 11).

Schiller, 1953 : 257, Taf. 5, Abb. 9.

Колонии состоят обычно из 4 несоприкасающихся боками клеток. Клетки цилиндрической формы, удлинённые, длина 18–21, ширина 2.5–3 мкм, апикальный конец клеток срезан, базальный закруглен и сужен. Воротничок примерно равен длине тела, в устье широко раскрыт (до 20 мкм), жгутик немного длиннее тела. В базальной части клетки 2–3 тонких псевдоподиальных выроста.

Встречается в зимнем планктоне.

4. *Kentrosiga skujae* Schiller, 1953 (табл. I, 13).

Schiller, 1953 : 257, Taf. 5, Abb. 8.

Клетки цилиндрической формы, длина 15, ширина 4.5–5 мкм. Колонии состоят из 2–4 несоприкасающихся боками клеток. Воротничок коро-

че тела (высота 10, ширина 5 мкм), жгутик в 2–2.5 раза длиннее клетки. В базальной части обычно 2 тонких протоплазматических выроста.

Встречается в зимнем и ранневесеннем планктоне.

6. Род *Protospongia* Kent, 1880

Kent, 1880 : 363

Колонии слизистые, неправильной, иногда пластинчатой формы. В колонии клетки группируются в агрегаты по 4 штуки, отростки в базальной части клеток отсутствуют.

1. *Protospongia haeckeli* Kent, 1880 (табл. II, 2а, 2б).

Kent, 1880 : 363, Taf. X, fig. 20–30; Skuja 1956 : 309, Taf. VIV, fig. 16–17, Taf. VV, fig. 1 (*P. haeckeli* var. *gracilis*).

Клетки собраны в группы по 4 и погружены в слизь. Число их в колонии колеблется, но обычно кратно 4 (4–8–16). Форма тела овальная или почти шаровидная, со слегка суженным апикальным концом, от которого начинается воротничок. Длина клеток 6–12 мкм. Воротничок обычно в 2 раза, а жгутик в 3–4 раза длиннее тела. Ядро медиальное, 1–2 сократительные вакуоли в базальной части.

Планктонные формы, встречаются в мезотрофных водоемах. *P. haeckeli* var. *gracilis* отличается от *P. haeckeli* меньшими размерами клеток, однако границы естественной изменчивости вида неизвестны.

Шиллер (Schiller, 1953) описал еще 1 вариацию этого вида: *P. haeckeli* var. *clarki* (1953 : 254–255, Abb. 6), но данный организм скорее всего надо перенести в род *Sphaeroeca*.

7. Род *Sphaeroeca* Lauterborn, 1894

Lauterborn, 1894 : 394–395

Колониальные жгутиконосцы, колонии представляют собой слизистый шар, в поверхностном слое которого расположены воротничковые клетки. Клетки погружены в слизь, наружу выступают воротничок и жгутик. От базальной части отходит отросток, направляющийся к центру колонии. Планктонные организмы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетки расположены равномерно по всему поверхностному слою слизистого шара, на равном расстоянии друг от друга 2
- Клетки расположены неравномерно, цепочками, образуя своеобразную сеть; размер колонии 250–600 мкм в диаметре 1. *Sph. globosa*
2. Колонии крупные, 100–300 мкм в диаметре, базальные отростки соединяются между собой и центральным телом 2. *Sph. volvox*
- Колонии мелкие, до 50 мкм в диаметре, с числом клеток до 20, в базальной части клеток кроме 1–2 отростков имеются короткие цитоплазматические выросты 3. *Sph. lackeyi*

1. *Sphaeroeca globosa* Wawrik, 1956 (табл. II, 3а, 3б).

Wawrik, 1956 : 294–295, Abb. 2, а, б.

Колонии шаровидные, 250–600 мкм в диаметре. Клетки в колонии расположены более или менее плотно, образуя своеобразную сеть. Клетки почти шаровидной формы, реже грушевидной, длина 7–10 мкм. Базальный отросток равен 16–18 мкм. Протоплазматический воротничок короткий и широкий, длина его 4–6 мкм. Жгутик длинный, 55–70 мкм, 2–5 сократительные вакуоли.

Внутри некоторых колоний встречается *Chlamydomonas*. Вид обнаружен в планктоне рыбных прудов при температуре воды 13–14 °С.

2. *Sphaeroeca volvox* Lauterborn, 1894 (табл. II, 4а, 4б).

Lauterborn, 1894 : 394–395; 1898 : 5–7, Taf. V, fig. 1–2.

Колонии шаровидные, 100–300 мкм в диаметре. Клетки в колонии расположены на одинаковом расстоянии друг от друга. Их число может достигать нескольких сотен. Клетки чаще всего грушевидной или овальной формы с заостренным задним концом, длина клетки 8–12 мкм. Воротничок развит хорошо и обычно в 1.5 раза длиннее клетки. Жгутик длиннее тела клетки в 4–5 раз. От базальной части клетки внутрь слизистого шара отходит отросток, который примерно в 2 раза длиннее клетки. Отростки клеток соединяются в тяжи, идущие к центру колонии. 1 сократительная вакуоль находится в базальной части клетки. Ядро медиальное.

Встречается в мезотрофных водоемах в основном в холодное время года.

3. *Sphaeroeca lackeyi* (Bourr.) n. comb. (табл. II, 5).

Bourrelly, 1968 : 134 (*Proterospongia lackeyi*); Lackey, 1939 : 203–205, Fig. A, B, C, D, E (*Protospongia* sp.).

Колонии небольшие, до 50 мкм в диаметре, чаще всего насчитывают до 20 клеток, располагающихся на равном расстоянии друг от друга. Клетка грушевидной формы со слегка суженным апикальным концом, длина ее 8–12 мкм. Воротничок хорошо развит, обычно в 2 раза длиннее клетки, в устье широко раскрыт (до 20 мкм диаметром). Жгутик длинный, до 50 мкм. От основания клетки отходят 1–2 цитоплазматических отростка, которые соединяются с другими отростками или свободно погружены в слизь. В базальной, слегка уплощенной части, иногда наблюдаются короткие цитоплазматические выросты. 1 сократительная вакуоль в базальной части тела. Ядро медиальное.

Встречается в речном планктоне.

В историческом плане, очевидно, целесообразно упомянуть еще об 1 виде *Sphaeroeca*, описанном Оксли (Oxley, 1884) как *Protospongia pedicellata* и переведенном Леммерманом (Lemmermann, 1910) в род *Sphaeroeca*.

Этот вид имеет шаровидные колонии, состоящие из 10–12 тыс. клеток. Клетка обратнояйцевидной формы, длина ее 8–10, базального отростка 2–2.5 мкм. Вид с момента его описания другими авторами не отмечался.

8. Под *Sphaerodendron* Zhukov, 1978

Zhukov, 1978 : 116

Прикрепленные колониальные жгутиконосцы. Основание колонии составляет толстый слизистый стебель, на расширенной вершине которого с помощью базальных выростов фиксируются воротничковые клетки, образуя неправильной формы шар.

Известен только 1 вид.

1. *Sphaerodendron mirabilis* Zhukov, 1978 (табл. III, 1a–1в).

Zhukov, 1978 : 116, Табл. I, рис. 3a, 3б.

Колониальный жгутиконосец, колонии прикрепленные. Клетки располагаются на булавовидной вершине толстого слизистого стебелька, где фиксируются с помощью псевдоподиальных выростов. Клетки расположены вплотную друг к другу и образуют неправильной формы шар до 58 мкм в диаметре. Стебелек в 2–2.5 раза длиннее диаметра шара. Колония насчитывает 80–90 клеток. Форма тела клетки овальная или грушевидная, с вытянутым задним концом. Длина, без базального цитоплазматического выроста, 7.5–8 мкм, воротничок узкий, с легким расширением в устье, в 1.5–2 раза длиннее клетки, жгутик в 2 раза длиннее воротничка. 1–2 сократительные вакуоли расположены в базальной части клетки; ядро — ближе к переднему концу.

Встречается в весенний период в бассейне р. Волги.

9. Под *Cladospongia* Iyengar et Ramanathan, 1940

Iyengar, Ramanathan, 1940 : 241

Колонии представляют собой слизистые выросты, дихотомически разветвленные на концах. Воротничковые клетки расположены по периферии колонии, погружены в слизь и связаны между собой цитоплазматическими выростами. Прикрепленные организмы. Известен лишь 1 вид.

1. *Cladospongia elegans* Iyengar et Ramanathan, 1940 (табл. III, 2a–2в).

Iyengar et Ramanathan, 1940 : 241.

Колонии прикрепленные. Многочисленные клетки расположены по периферии полых слизистых выростов, погружены в слизь, наружу выступают лишь воротничок и жгутик. Между собой они соединены тонкими псевдоподиальными выростами (4–7), отходящими от базальных частей клеток.

Клетка овальной формы, длина 10 мкм. Воротничок примерно равен длине клетки, жгутик в 3–4 раза длиннее. 1–2 сократительные вакуоли в передней части, ядро расположено ближе к переднему концу.

Вид лишь однажды отмечен и описан из пресных водоемов Мадраса.

Некоторые авторы (Lackey, 1959) высказывают предположение, что этот вид лишь фрагмент пресноводной губки.

1. *Sphaeroeca globosa* Wawrik, 1956 (табл. II, 3а, 3б).

Wawrik, 1956 : 294–295, Abb. 2, а, б.

Колонии шаровидные, 250–600 мкм в диаметре. Клетки в колонии расположены более или менее плотно, образуя своеобразную сеть. Клетки почти шаровидной формы, реже грушевидной, длина 7–10 мкм. Базальный отросток равен 16–18 мкм. Протоплазматический воротничок короткий и широкий, длина его 4–6 мкм. Жгутик длинный, 55–70 мкм, 2–5 сократительные вакуоли.

Внутри некоторых колоний встречается *Chlamydomonas*. Вид обнаружен в планктоне рыбных прудов при температуре воды 13–14°C.

2. *Sphaeroeca volvox* Lauterborn, 1894 (табл. II, 4а, 4б).

Lauterborn, 1894 : 394–395; 1898 : 5–7, Taf. V, fig. 1–2.

Колонии шаровидные, 100–300 мкм в диаметре. Клетки в колонии расположены на одинаковом расстоянии друг от друга. Их число может достигать нескольких сотен. Клетки чаще всего грушевидной или овальной формы с заостренным задним концом, длина клетки 8–12 мкм. Воротничок развит хорошо и обычно в 1.5 раза длиннее клетки. Жгутик длиннее тела клетки в 4–5 раз. От базальной части клетки внутрь слизистого шара отходит отросток, который примерно в 2 раза длиннее клетки. Отростки клеток соединяются в тяжи, идущие к центру колонии. 1 сократительная вакуоль находится в базальной части клетки. Ядро медиальное.

Встречается в мезотрофных водоемах в основном в холодное время года.

3. *Sphaeroeca lackeyi* (Bourr.) n. comb. (табл. II, 5).

Bourrelly, 1968 : 134 (*Proterospongia lackeyi*); Lackey, 1939 : 203–205, Fig. A, B, C, D, E (*Protospongia* sp.).

Колонии небольшие, до 50 мкм в диаметре, чаще всего насчитывают до 20 клеток, располагающихся на равном расстоянии друг от друга. Клетка грушевидной формы со слегка суженным апикальным концом, длина ее 8–12 мкм. Воротничок хорошо развит, обычно в 2 раза длиннее клетки, в устье широко раскрыт (до 20 мкм диаметром). Жгутик длинный, до 50 мкм. От основания клетки отходят 1–2 цитоплазматических отростка, которые соединяются с другими отростками или свободно погружены в слизь. В базальной, слегка уплощенной части, иногда наблюдаются короткие цитоплазматические выросты. 1 сократительная вакуоль в базальной части тела. Ядро медиальное.

Встречается в речном планктоне.

В историческом плане, очевидно, целесообразно упомянуть еще об 1 виде *Sphaeroeca*, описанном Оксли (Oxley, 1884) как *Protospongia pedicellata* и переведенном Леммерманом (Lemmermann, 1910) в род *Sphaeroeca*.

Этот вид имеет шаровидные колонии, состоящие из 10–12 тыс. клеток. Клетка обратнояйцевидной формы, длина ее 8–10, базального отростка 2–2.5 мкм. Вид с момента его описания другими авторами не отмечался.

8. Под *Sphaerodendron* Zhukov, 1978

Zhukov, 1978 : 116

Прикрепленные колониальные жгутиконосцы. Основание колонии составляет толстый слизистый стебель, на расширенной вершине которого с помощью базальных выростов фиксируются воротничковые клетки, образуя неправильной формы шар.

Известен только 1 вид.

1. *Sphaerodendron mirabilis* Zhukov, 1978 (табл. III, 1a-1в).

Zhukov, 1978 : 116, Табл. I, рис. 3a, 3б.

Колониальный жгутиконосец, колонии прикрепленные. Клетки располагаются на булавовидной вершине толстого слизистого стебелька, где фиксируются с помощью псевдоподиальных выростов. Клетки расположены вплотную друг к другу и образуют неправильной формы шар до 58 мкм в диаметре. Стебелек в 2-2.5 раза длиннее диаметра шара. Колония насчитывает 80-90 клеток. Форма тела клетки овальная или грушевидная, с оттянутым задним концом. Длина, без базального цитоплазматического выроста, 7.5-8 мкм, воротничок узкий, с легким расширением в устье, в 1.5-2 раза длиннее клетки, жгутик в 2 раза длиннее воротничка. 1-2 сократительные вакуоли расположены в базальной части клетки; ядро - ближе к переднему концу.

Встречается в весенний период в бассейне р. Волги.

9. Под *Cladospongia* Iyengar et Ramanathan, 1940

Iyengar, Ramanathan, 1940 : 241

Колонии представляют собой слизистые выросты, дихотомически разветвленные на концах. Воротничковые клетки расположены по периферии колонии, погружены в слизь и связаны между собой цитоплазматическими выростами. Прикрепленные организмы. Известен лишь 1 вид.

1. *Cladospongia elegans* Iyengar et Ramanathan, 1940 (табл. III, 2a-2в).

Iyengar et Ramanathan, 1940 : 241.

Колонии прикрепленные. Многочисленные клетки расположены по периферии полых слизистых выростов, погружены в слизь, наружу выступают лишь воротничок и жгутик. Между собой они соединены тонкими псевдоподиальными выростами (4-7), отходящими от базальных частей клеток.

Клетка овальной формы, длина 10 мкм. Воротничок примерно равен длине клетки, жгутик в 3-4 раза длиннее. 1-2 сократительные вакуоли в передней части, ядро расположено ближе к переднему концу.

Вид лишь однажды отмечен и описан из пресных водоемов Мадраса.

Некоторые авторы (Lackey, 1959) высказывают предположение, что этот вид лишь фрагмент пресноводной губки.

2. Подсем. PHALANSTERIINAE

В подсемейство входит лишь 1 род.

1. Род *Phalansterium* Cienk., 1870

Cienkowski, 1870 : 429

Колониальные жгутиконосцы. Колонии слизистые, часто разветвленные. Отдельные клетки вместе с редуцированным воротничком полностью погружены в слизистую массу, наружу выступает лишь жгутик. Прикрепленные формы.

Род включает 2 вида.

1. *Phalansterium consociatum* Cienk., 1870 (табл. III, 3а, 3б).

Cienkowski, 1870 : 429–430, Taf. XXIII, fig. 29–33.

Колонии дисковидной или шаровидной формы, состоят из слизистых тяжей с расширением на концах, где расположены воротничковые клетки. Клетки овальной или яйцевидной формы, длина 10 мкм, вместе с редуцированным воротничком полностью погружены в слизь, часть жгутика выступает наружу. Жгутик в 2–3 раза длиннее клетки. 1 сократительная вакуоль. Слизь часто имеет коричневый оттенок из-за присутствия солей железа. Цисты овальной формы с утолщенным гребнем по большому диаметру.

Отмечен в лужах с подстилкой из мха.

2. *Phalansterium digitatum* Stein (табл. III, 4).

Stein, 1878 : 21, Taf. VI, fig. 14.

Колонии древовидной или кустовидной формы, до 100 мкм высоты, прикрепленные общим основанием к субстрату. Во вздутиях на концах ветвей находятся жгутиковые клетки овальной формы с базальной частью в виде тонкого отростка. Жгутик в 2–3 раза длиннее тела клетки.

Встречается в стоячих водоемах, в лужах с подстилкой из мха вместе с жгутиконосцами *Dinobryon*, *Anthophysa* и др.

3. Подсем. DIPLOSIGINAE

Жгутиконосцы с 2 воротничками, наружным и внутренним, одиночные или колониальные. Домиков не имеют. Прикрепленные формы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- | | |
|----------------------------------|--------------------------|
| 1. Клетки одиночные | 1. <i>Diplosiga</i> |
| – Клетки собраны в колонии | 2. <i>Codonosigopsis</i> |

1. Род *Diplosiga* Frenzel, 1892

Frenzel, 1892 : 354–355

Одиночные, прикрепленные жгутиконосцы с 2 цитоплазматическими во-

ротничками на апикальном конце клетки. Наружный воротничок короче внутреннего.

Некоторые альгологи (Bouffelly, 1968) считают род дискуссионным, полагая, что наружный воротничок — это расширенное устье тонкостенного домика или псевдоподиальные выросты, воспринимающие пищу.

Род включает 2 вида.

1. *Diplosiga socialis* Frenzel, 1892 (табл. III, 5a).

Frenzel, 1892 : 354–355, Taf. XVII, fig. 3.

Клетка грушевидной формы, с расширенной и закругленной базальной частью, без стебелька, длина 9–12 мкм. Жгутик примерно в 1.5 раза длиннее тела клетки. Наружный воротничок, высотой 2–3 мкм, отходит от шейки клетки и немного ниже внутреннего воротничка. Внутренний воротничок высотой 8–10 мкм. Оба воротничка довольно широко раскрыты. 1–2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. Клетка прикрепляется к субстрату непосредственно своим основанием.

Встречается в мезосапробных водоемах на различных водорослях и других субстратах довольно редко.

D. socialis var. *longicollis* Zhukov, 1978 (табл. III, 5б).

Воротнички почти цилиндрические, внутренний воротничок в 2.5–3 раза больше клетки, наружный равен ее длине или в 1.5 раза больше.

2. *Diplosiga francei* Lemm. (табл. III, 6).

Lemmermann, 1914 : 114–117, Taf. 1, fig. 13; Zacharias, 1894 : 75, Taf. 1, fig. 4 (*D. frequentissima*).

Клетка грушевидной формы с расширенной базальной частью, переходящей в тонкую ножку, с помощью которой жгутиконосец прикрепляется к субстрату. Длина клетки 12 мкм. Жгутик примерно равен длине тела. Внутренний воротничок имеет форму узкой воронки и равен половине длины тела клетки, наружный раскрыт значительно шире и почти в 2 раза короче внутреннего. 1 сократительная вакуоль в базальной части тела.

Встречается в стоячих мезосапробных водоемах, заселяя различные субстраты.

2. Род *Codonosigopsis* Senn, 1900

Senn, 1900 : 129

Род включает 2 вида, которые образуют колонии, напоминающие таковые *Codonosiga*, но в отличие от последней клетки имеют 2 воротничка. Прикрепленные формы.

1. *Codonosigopsis robini* Senn, 1900 (табл. III, 7).

Senn, 1900 : 129, Pl. 25, fig. 7; Skuja, 1948 : 302–303, Taf. XXXIV, fig. 24 (*C. kosmos*).

Клетки по 2–16 штук собраны в колонии на конце общего длинного стебелька. К его вершине клетки прикрепляются с помощью хорошо развитых

вторичных стебельков. Тело клетки овальной или яйцевидной формы, длина 7–20, ширина 4–11 мкм. Жгутик длинный, до 40 мкм. Внутренний воротничок в 1.5–2 раза длиннее клетки. Наружный воротничок короче внутреннего и слегка скошен. У развитой колонии основной стебелек достигает 55 мкм в длину и 1–1.4 мкм в толщину.

Встречается преимущественно в стоячих водоемах на планктонных водорослях *Dinobryon divergens*, *D. cylindrica*, на видах рода *Microcystis* и на нитчатых водорослях.

2. *Codonosigopsis socialis* (Francé) Lemm., 1914 (табл. III, 8).

Francé, 1897 : 223–224; Lemmermann, 1914 : 85, fig. 140.

Клетки по 3–4 штуки собраны в колонии на конце общего короткого стебелька, где прикрепляются с помощью коротких псевдоподиальных выростов. Тело клетки яйцевидной формы, длина 15 мкм. Жгутик в 1.5–2 раза длиннее тела клетки. Наружный воротничок хорошо развит.

Встречается в стоячих чистых водоемах.

II. Сем. SALPINGOECIDAE

Клетки всегда имеют домики (теку). Одиночные, реже колониальные, жгутиконосцы. Воротничок 1, реже 2. Свободноплавающие или прикрепленные.

Семейство включает 3 подсемейства: *Salpingoecinae*, *Diplosigopsinae* и *Siphosalpingoecinae*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ

1. Клетки с 1 воротничком	2
– Клетки с 2 воротничками	3. <i>Diplosigopsinae</i>
2. Домики имеют одно устьевое отверстие	1. <i>Salpingoecinae</i>
– Домики трубчатые	2. <i>Siphosalpingoecinae</i>

1. Подсем. SALPINGOECINAE

Домики имеют 1 устьевое отверстие. Клетки с одним протоплазматическим воротничком. Одиночные, реже колониальные, чаще всего прикрепленные, иногда свободноплавающие организмы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Прикрепленные формы	2
– Свободноплавающие формы	2. <i>Lagenoeca</i>
2. Одиночные	3
– Колониальные	3. <i>Polyoeca</i>
3. Домики с однослойной стенкой	1. <i>Salpingoeca</i>
– Домики имеют двойную стенку, наружный слой толстый, коричневатый	

го цвета, внутренний тонкий, прозрачный, образует горлышко домика 4. *Diploeca*

1. Род *Salpingoeca* Clark, 1868

Clark, 1868 : 319

Прикрепленные жгутиконосцы. Домики однослойные, без видимых структур, чаще всего прозрачные, со стебельком или без стебелька. Строение клетки общее для всех воротничковых жгутиконосцев. Наиболее богатый по числу видов род.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Домики имеют стебелек, с помощью которого крепятся к субстрату 2
 - Домики стебелька не имеют, прикрепляются к субстрату непосредственно своим основанием 11
2. Стенки домика волнистые 3
 - Стенки домика ровные 4
3. Домик удлинённый, в базальной части заострен, в устье слегка расширен, высота 28—30 мкм, стебелек короткий 1. *S. serpettei*
 - Домик короткий, в средней части сильно расширен, в устье сужен, без горлышка, высота 11—13 мкм, стебелек длинный 2. *S. convolvulus*
4. Домик узкий и длинный 5
 - Домик широкий и короткий 7
5. Домик удлинённо-овальный, иногда почти веретеновидный, в устье сужен, без шейки, в задней части заострен, высота 21—26 мкм 3. *S. oblonga*
 - Домик конической формы или в виде удлинённой амфоры 6
6. Домик удлинённо-конический, внизу сужен, в устье расширен, высота 30—50 мкм 4. *S. gracilis*
 - Домик в виде узкой амфоры, с небольшим горлышком и слегка расширенным устьем, высота 16—20 мкм 5. *S. clarki*
- 7(4). Домик почти шаровидной формы, в верхней части прямо срезан, без шейки, высота 20—25 мкм 6. *S. balatonis*
 - Домик яйцевидной, колокольчиковидной или близкой формы 8
8. Домик колокольчиковидной формы с легким расширением в устье, высота 9—15 мкм 7. *S. ringens*
 - Домик яйцевидной формы или в форме вазы 9
9. Домик яйцевидной формы, в верхней части прямо срезан и сужен в небольшую шейку, высота 12—16 мкм, стебелек длинный 8. *S. urceolata*
 - Домик в виде вазы 10
10. Домик в виде короткой и широкой вазы с толстыми стенками, в устье слегка расширен, шейка выражена слабо, высота домика 20—21 мкм, стебелек короткий 9. *S. convallaria*
 - Домик в виде вазы с широко раскрытым устьем, хорошо выраженным горлышком и расширенной нижней частью, высота 12—15 мкм 10. *S. megachelia*

11(1). Домик шаровидной или близкой формы	12
Домик иной формы	14
12. Домик шаровидной формы, с непрозрачными стенками коричневатого цвета, с небольшим устьем в апикальной части	13
Домик почти шаровидной формы, в базальной части слегка заострен, в апикальной части прямо срезан, прозрачный, 5—6 мкм в диаметре	11. <i>S. pixidium</i>
13. Длинная узкая шейка клетки с хорошо развитым воротничком далеко выступает из домика, диаметр домика 8—10 мкм	12. <i>S. globulosa</i>
— Шейка клетки неразвита, из домика выступает только короткий воротничок, диаметр домика 8—12 мкм	13. <i>S. minor</i>
14(11). Домик цилиндрической формы, узкий, высота 33, ширина 3—4 мкм	14. <i>S. cylindrica</i>
— Домик иной формы	15
15. Домик в виде вазы	16
— Домик иной формы	17
16. Домик в виде вазы цилиндрической формы, удлинённый, с заостренной базальной частью и слегка расширенным устьем, высота 25—35 мкм	15. <i>S. vaginicola</i>
— Домик в виде вазы неправильной формы с неровными волнистыми боками, в устье расширен, высота 24—46 мкм	16. <i>S. lefevrei</i>
17. Домик в виде амфоры	18
— Домик иной формы	19
18. Домик в виде удлиненной амфоры с четко выраженным горлышком и расширенным устьем, высота 12—13 мкм	17. <i>S. amphora</i>
— Домик в виде короткой амфоры с сильно раздутыми боками, высота 8—20 мкм	18. <i>S. napiformis</i>
19. Домик в виде колбы	20
— Домик иной формы	21
20. Домик в виде колбы с округлой базальной частью, переходящей в довольно узкое горлышко, высота 7—15 мкм	19. <i>S. amphoridium</i>
— Домик в виде колбы с уплощенной базальной частью, широкая нижняя часть домика постепенно сужается к устью, стенки домика коричневатого цвета, высота 15—20 мкм	20. <i>S. brunea</i>
21. Домик грушевидной формы с узким коротким горлышком и расширенной базальной частью, высота 12—15 мкм	21. <i>S. minuta</i>
— Форма домика бокаловидная или яйцевидная	22
22. Домик в базальной части имеет несколько отростков, стенки домика коричневатого цвета, высота 7—8 мкм	22. <i>S. urnula</i>
— Домик не имеет отростков в базальной части	23
23. Домик бокаловидной, яйцевидной, иногда неправильной формы, апикальный конец прямо срезан, базальный расширен, коричневатого цвета, высота 6—8.5 мкм	23. <i>S. massarti</i>
— Домик в виде короткого бокала или половинки яйца с расширенной базальной частью, с прозрачными стенками, высота 8—9 мкм	24. <i>S. schilleri</i>

1. *Salpingoeca serpettei* Bourr., 1968 (табл. III, 9).

Bourrelly, 1968 : 136

Форма домика близка к цилиндрической, стенки волнистые, толстые, устье слегка расширено, в базальной части домик сужается и переходит в короткий стебелек с небольшой подошвой на конце. Высота домика со стебельком 28–30 мкм, длина стебелька 4–5 мкм. Клетка цилиндрической формы с закругленным основанием, ядро в передней части. 1–2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. Воротничок длинный, 8–10 мкм, примерно равен телу клетки, из домика обычно не выступает.

Встречается на нитчатых водорослях в лесных лужах.

2. *Salpingoeca convolvulus* Skuja, 1939 (табл. III, 10).

Skuja, 1939 : 63–64, Taf. II, fig. 4.

Домик в виде укороченной амфоры или колокола, высота 11–13, ширина 8–9.5 мкм. В устье сужен, шейки нет. Стенки слабоволнистые, сравнительно толстые. В базальной части имеется отросток, переходящий в длинный стебелек (15–20 мкм). Клетка полностью занимает домик, воротничок небольшой, его высота 5–6 мкм, жгутик в 2–2.5 раза длиннее тела клетки. Ядро в передней части. 1–2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается на водных растениях в стоячих водоемах.

3. *Salpingoeca oblonga* Stein, 1878 (табл. III, 11).

Stein, 1878 : 38, Taf. X, Abb. 4; Stokes, 1888 : 140, Taf. III, fig. 12 (*S. sphaericola*).

Домик овальной, иногда почти веретеновидной формы, удлинённый, в средней части расширен, к устью сужен, без шейки, в базальной части заострен, высота 21–26 мкм, стебелек жесткий, примерно равен длине домика. Клетка не заполняет весь домик, воротничок обычно выступает из него и примерно равен длине тела клетки, жгутик длиннее ее в 2–2.5 раза. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается в стоячих водоемах на водных растениях.

4. *Salpingoeca gracilis* Clark, 1868 (табл. III, 12).

Clark, 1868 : 319–320, Pl. IX, fig. 38–39; Lemmermann, 1914 : 83, fig. 141 (*S. elegans*).

Домик в виде узкой вазы, конической формы, удлинённый, в устье слегка расширен, базальная часть постепенно переходит в стебелек, высота домика 30–50 мкм. Клетка почти цилиндрической формы, заполняет только 1/3–1/4 часть домика. Воротничок примерно равен длине тела клетки, жгутик в 2 раза длиннее. Ядро и 1–2 сократительные вакуоли имеют обычное расположение.

У *S. gracilis* иногда наблюдается образование временных колоний, когда дочерние клетки, прикрепляясь к наружной стенке материнского домика, в свою очередь формируют домики. В этом случае вид очень напоминает

вид *S. aggregata* Valkanov (Valkanov, 1970), описанный как новый вид для Черного моря.

Встречается в чистых водоемах на водных растениях.

5. *Salpingoeca clarki* Stein, 1878 (табл. III, 13).

Stein, 1878 : 32, Taf. X, Abb. 5; nec. *S. clarki*; Schiller, 1953 : 251, Taf. 4, Abb. 2.

Домик в виде узкой амфоры, с небольшим горлышком и слегка расширенным устьем, в основании сужен и переходит в тонкий стебелек, высота 16–20 мкм. Клетка почти полностью заполняет домик, из которого выступает хорошо развитый воротничок. Жгутик в 1.5 раза длиннее тела клетки. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается в чистых водоемах на зоопланктоне и водных растениях.

6. *Salpingoeca balatonis* Lemm., 1910 (табл. III, 14).

Lemmermann, 1910 : 357, fig. 6.

Домик почти шаровидной формы, в верхней части прямо срезан, без шейки, в устье сужен, высотой 20–25 мкм, стебелек короткий с небольшой подошвой на конце. Клетка не заполняет весь домик. Воротничок выступает наружу, хорошо развит, жгутик длиннее тела клетки.

Встречается в мезотрофных водоемах на различных субстратах.

7. *Salpingoeca ringens* Kent, 1880 (табл. III, 15).

Kent, 1880 : 354, Taf. V, fig. 17–18; Stokes, 1888 : 227–228, fig. 25 (*S. eurystoma*).

Домик короткий и широкий в виде колокольчика или вазы с легким расширением в устье, в базальной части заострен, высота 9–15 мкм. Стебелек может быть разной длины, иногда в 2–3 раза больше домика. Клетка не заполняет всего домика. Воротничок хорошо развит, жгутик в 2 раза длиннее тела клетки. Ядро и 1–2 сократительные вакуоли имеют обычное расположение.

Встречается в чистых водоемах на разных субстратах.

8. *Salpingoeca urceolata* Kent, 1880 (табл. IV, 1).

Kent, 1880 : 353, Taf. V, fig. 14–16; Ellis, 1929 : 82, fig. 17 (*S. cardiforma*).

Домик яйцевидной формы, в верхней части прямо срезан и сужен в небольшую шейку, задний конец заострен, высота домика 12–16 мкм. Стебелек жесткий и длинный. Клетка не заполняет всего домика. Ядро и 1–2 сократительные вакуоли имеют обычное расположение.

Встречается в стоячих водоемах на водных растениях.

9. *Salpingoeca convallaria* Stein, 1878 (табл. IV, 2).

Stein, 1878 : 51, Taf. X, Abb. 1, fig. 1–8.

Домик в виде короткой и широкой вазы с толстыми стенками, в устье слегка расширен, в основании коротко заострен, шейка выражена слабо,

стебелек тонкий и короткий. Длина домика 20–21 мкм. Клетка занимает почти весь домик. Жгутик в 2–2.5 раза длиннее клетки. Расположение клеточных органелл обычное.

Встречается в стоячих водоемах на планктонных ракообразных.

10. *Salpingoeca megachelia* Ellis, 1929 (табл. IV, 3).

Ellis, 1929 : 81, fig. 16.

Домик в виде вазы с широкооткрытым устьем, в базальной части почти шаровидной формы, ближе к устью переходит в шейку или горлышко, расширяющееся затем в широкую воронку. Базальная часть слегка оттянута в отросток и переходит в стебелек различной длины. Высота домика 12–15 мкм, базальная часть 6×6 мкм, высота шейки примерно 6 мкм, диаметр устья 8–9 мкм. На границе воронковидной части и шейки имеется тонкая диафрагма. Клетка грушевидной формы заполняет почти весь домик, иногда видны тонкие филоподии, соединяющие ее со стенкой домика, воротничок хорошо развит, высота 8 мкм. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается на водорослях в стоячих водоемах.

11. *Salpingoeca pixidium* Kent, 1880 (табл. IV, 4).

Kent, 1880 : 347, Taf. III, fig. 16.

Домик почти шаровидной формы, бесцветный, в базальной части слегка заострен, в апикальной части прямо срезан, диаметр домика 5–6 мкм. Клетка не заполняет весь домик. Жгутик в 2.5 раза длиннее тела клетки. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается в стоячих водоемах на нитчатых водорослях, в планктоне часто поселяется на *Dinobryon*, *Melosira*.

12. *Salpingoeca globulosa* Zhukov, 1978 (табл. IV, 5).

Zhukov, 1978 : 119, Табл. I, рис. 9.

Домик шаровидной формы, коричневатого цвета, диаметр 8–10 мкм. Клетка заполняет почти весь домик, наружу выступает длинная тонкая шейка, примерно равная высоте домика. Воротничок высотой 9–11 мкм, жгутик длиннее воротничка примерно в 2 раза.

Встречается в мезотрофных водоемах на *Microcystis* и других водорослях.

13. *Salpingoeca minor* Dangeard, 1910 (табл. IV, 6).

Dangeard, 1910 : 98.

Домик шаровидной формы, коричневатого цвета, диаметр 8–12 мкм. Клетка заполняет весь домик, ее шейка неразвита, наружу выступает только короткий воротничок. Длина жгутика почти равна длине домика.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

14. *Salpingoeca cylindrica* Fott, 1953 (табл. IV, 7).

Fott, 1953 : 143–156.

Домик цилиндрической формы, узкий, бесцветный, высота 33, ширина 3–4 мкм. Клетка занимает примерно половину домика. Воротничок равен половине длины клетки. Ядро и несколько сократительных вакуолей — в передней части тела.

Встречается в ручьях и на водных растениях.

15. *Salpingoeca vaginicola* Stein, 1878 (табл. IV, 8).

Stein, 1878 : 43, Taf. X, Abb. II, fig. 1–3.

Домик в виде вазы, удлинённой, почти цилиндрической формы, с заостренной базальной частью и слегка расширенным устьем, высота 25–35, ширина 5–6 мкм, бесцветный. Клетка заполняет только 1/3–2/3 части домика. Высота воротничка 10–15 мкм, примерно равна телу клетки, жгутик 30–35 мкм длины. Местоположение ядра и сократительных вакуолей (2–3) обычное.

16. *Salpingoeca lefevrei* Bourrelly, 1968 (табл. IV, 9).

Bourrelly, 1968 : 136.

Форма домика изменчивая, с неравными боками, волнистыми, дважды суженными, стенки домика тонкие, его высота 26–46 мкм. Устье расширено, от базальной части отходит короткая полая ножка (не стебелек), заканчивающаяся расширением. Клетка не заполняет всего домика, 3–4 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в лесных лужах на нитчатых водорослях.

17. *Salpingoeca amphora* Kent, 1880 (табл. IV, 10).

Kent, 1880 : 347, Taf. V, fig. 13; *ibid* : 346, Taf. V, fig. 27–31 (*S. fusiformis*); Lemermann, 1914 : 81, fig. 130 (*S. bütschli*); Korschikov, 1926 : 260–261, Табл. XX, рис. 3 (*S. urnula*).

Домик в виде удлинённой амфоры с четко выраженным горлышком и расширенным устьем, в основании заострен, высота 12–13 мкм. Клетка обычная, заполняет почти весь домик.

Встречается в различных водоемах на планктонных организмах.

18. *Salpingoeca napiformis* Kent, 1880 (табл. IV, 11).

Kent, 1880 : 355, Taf. V, fig. 25–26.

Домик в виде короткой амфоры, с сильно раздутыми боками, с четко выраженным небольшим горлышком и широко раскрытым устьем, высота домика 8–20 мкм. Базальная часть переходит в короткий отросток. Клетка заполняет домик частично.

Встречается в стоячих водоемах на нитчатых водорослях и других субстратах.

19. *Salpingoeca amphoridium* Clark, 1868 (табл. IV, 12).

Clark, 1868 : 322–323, Pl. IX, fig. 37.

Домик в виде колбы с округлой базальной частью, переходящей в довольно узкое горлышко, в устье слегка расширен, высота домика 7–15 мкм. Клетка заполняет почти весь домик.

Встречается в стоячих водоемах, часто поселяется на различных водорослях.

20. *Salpingoeca brunea* Stokes, 1888 (табл. IV, 13).

L e m m e r m a n n, 1910 : 355; *ibid* : 1914 : 79, fig. 121.

Домик в виде колбы с уплощенной базальной частью, широкая нижняя часть домика постепенно сужается к устью, стенки домика коричневатого цвета. Его высота 15–20 мкм. Клетка почти полностью заполняет домик. Жгутик в 1.5 раза длиннее тела клетки. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в чистых стоячих водоемах на различных водорослях.

21. *Salpingoeca minuta* Kent, 1880 (табл. IV, 14).

K e n t, 1880 : 347, Taf. III, fig. 10–12.

Домик грушевидной формы с расширенной базальной частью и узким коротким горлышком, высота домика 12–15 мкм. Клетка заполняет весь домик, жгутик длиннее тела клетки. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в стоячих водах, часто на нитчатых водорослях.

22. *Salpingoeca urnula* Skuja, 1948 (табл. IV, 15).

S k u j a, 1948 : 302, Taf. XXXIV, fig. 18 (nec. *S. urnula* Korschikov).

Домик бокаловидной формы, в базальной части закруглен, иногда слегка заострен, в апикальной — прямо срезан. От его базальной части отходят 3–7 коротких отростков, с помощью которых домик прикрепляется к субстрату. Его стенки коричневатого цвета, редко бесцветные, высота домика 7–10, ширина 5–8 мкм, диаметр устья 1.5–2.8 мкм. Клетка не заполняет всего домика, воротничок примерно равен длине тела клетки, 8–14 мкм, жгутик в 2 раза длиннее. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в стоячих водоемах.

23. *Salpingoeca massarti* Saedeleer, 1927 (табл. IV, 16).

S a e d e l e e r, 1927 : 142–144, Pl. I, fig. 4–8.

Домик бокаловидной, яйцевидной, иногда неправильной формы, коричневатого цвета. Апикальный конец прямо срезан, базальный расширен. Высота домика 6–8.5 мкм. Клетка заполняет домик полностью, редко видна

четко, жгутик 6–7.5 мкм. Расположение ядра и 2 сократительных вакуолей обычное.

Встречается в стоячих водах, на *Melosira*.

24. *Salpingoeca schilleri* (Schiller) Starmach, 1968 (табл. IV, 17).

Schiller, 1953 : 251, Taf. 4, Abb. 2 (*S. clarki* Schiller, nec. *S. clarki* Stein).

Домик в виде короткого бокала или половинки яйца с расширенной закругленной базальной частью, с прозрачными стенками, высота 8–9 мкм. Клетка грушевидной формы, заполняет весь домик и выступает наружу. Длина клетки 12–13, ширина около 7 мкм, воротничок, высотой 7–8 мкм, широко развернут. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается довольно редко в осеннем планктоне.

2. Род *Lagenoeca* Kent, 1880

Kent, 1880 : 359

Свободноплавающие одиночные формы, в прозрачных или коричневатого цвета домиках. От прикрепленных *Salpingoeca* отличаются отсутствием стебельков и цитоплазматических выростов в базальной части домика. У некоторых видов имеются в этой части толстые постоянные выросты, которые не служат для фиксации домика на субстрате.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Домики не имеют выростов в базальной части 2
- Домики имеют выросты в базальной части 8
2. Домик овальной, шаровидной, яйцевидной, бокаловидной, конической или близкой формы 3
- Домик более или менее трапецевидной или прямоугольной формы, длина 10–12 мкм 1. *L. paculiformis*
3. Домик шаровидной формы, диаметр 10 мкм 2. *L. globulosa*
- Домик овальной, яйцевидной, конической, бокаловидной или близкой формы 4
4. Домик овальной формы, без шейки, длина 15 мкм 3. *L. ovata*
- Домик яйцевидной, бокаловидной, конической, амфоровидной или близкой формы 5
5. Домик яйцевидной формы с более узкой базальной частью и небольшим горлышком, длина 36–37 мкм 4. *L. obovata*
- Домик бокаловидной, амфоровидной, конической или колокольчиковидной формы 6
6. Домик в виде короткой амфоры с закругленной базальной частью и небольшим горлышком 5. *L. pascudi*
- Домик бокаловидной, колокольчиковидной или конической формы . . 7
7. Домик конической формы с морщинистыми краями и узким устьевым отверстием, высота домика 20–25 мкм 6. *L. torulosa*
- Домик изменчивой формы (бокаловидная, колокольчиковидная, овальная) с сильно инкрустированными различными частицами стенками, с широко раскрытым устьем, длина 9–15 мкм . . 7. *L. variabilis*

- 8(1). Домик бокаловидной или овальной формы с короткими отростками в базальной части 8. *L. cuspidata*
— Домик в форме усеченного конуса с расширенной базальной частью и довольно длинными отростками, коричневого цвета, слабопрозрачный, длина 6—11 мкм 9. *L. ruttneri*

1. *Lagenoeca paculiformis* Schiller, 1953 (табл. IV, 18).

Schiller, 1953 : 251, Abb. 3.

Домик трапециевидной или прямоугольной формы с вогнутыми боками, прозрачный, длина 10—12, ширина 3—5 мкм. Клетка полностью заполняет домик. Воротничок короткий, к устью слабо расширен, высота 3—3.5 мкм. Жгутик примерно в 5 раз длиннее тела клетки. Ядро в передней части, пищеварительная вакуоль в базальной. Сократительная вакуоль не просматривается.

Зимняя форма, встречается в стоячих водоемах, лужах.

2. *Lagenoeca globulosa* Francé, 1897 (табл. IV, 19).

Francé, 1897 : 240—242, Fig. 76.

Домик шаровидной формы, диаметр 10 мкм, в устье прямо срезан, прозрачный. Клетка почти круглая, не заполняет всего домика. Жгутик в 2 раза длиннее клетки. Ядро в передней части клетки, сократительная вакуоль — в базальной.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

3. *Lagenoeca ovata* Lemm., 1910 (табл. IV, 20).

Lemmermann, 1910 : 360, Fig. 14; Francé, 1897 : 240—242, Fig. 14 (*L. globulosa*).

Домик овальной формы, прозрачный, в устье прямо срезан, длиной примерно 15 мкм. Овальная клетка не занимает всего домика. Воротничок примерно в 2 раза короче тела клетки. Жгутик в 1.5 раза длиннее домика. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в болотных водах.

4. *Lagenoeca obovata* Lemm., 1914 (табл. IV, 21).

Lemmermann, 1914 : 84, Fig. 109.

Домик яйцевидной формы с более узкой базальной частью, небольшим горлышком, прозрачный, длина домика 36—37 мкм, ширина устья 16—17, горлышка 15—16 мкм. Клетка заполняет почти весь домик и тоже яйцевидной формы. Жгутик почти в 2 раза длиннее тела клетки. Положение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

5. *Lagenoeca pascaudi* Bourrelly, 1953 (табл. IV, 22).

Bourrelly, 1953 : 275, fig. 1-3.

Домик в виде короткой амфоры с небольшим горлышком и закругленной базальной частью, с плотными коричневатого цвета стенками. Клетка занимает весь домик, длина 6—8 мкм. Наружу выступает короткий воротничок. Жгутик длинный, в 2.5—3 раза длиннее тела клетки. Детали строения клетки не просматриваются.

Встречается в стоячих водоемах.

6. *Lagenoeca torulosa* Zhukov, 1978 (табл. V, 1a, 1б).

Zhukov, 1978 : 119, Табл. I, рис. 10a, 10б (*Salpingoeca*).

Домик неправильной формы, близкой к конической, с неровными морщинистыми стенками, прозрачный, желтоватого оттенка. Верхняя его часть расширена, стенки, загибаясь внутрь, образуют небольшую воронку, на дне которой расположено устье домика (диаметр 2—2.5 мкм). Высота домика примерно равна ширине его в верхней части и составляет 20—25 мкм. Клетка грушевидной формы, заполняет не весь объем домика и фиксирована в устье. Длина клетки 9.5—12 мкм, воротничок в 1.5, а жгутик в 2.5 раза длиннее тела клетки. Ядро расположено медиально, сократительная вакуоль ближе к переднему концу тела.

Встречается в мезотрофных водоемах.

7. *Lagenoeca variabilis* Skuja, 1956 (табл. IV, 24a, 24e).

Skuja, 1956 : 310—311, Taf. LV, fig. 8—12.

Домик изменчивой формы (бокаловидная, овальная, колокольчиковидная, коническая), край устья или ровный, или скошенный, или волнистый. Стенки домика прозрачные, иногда желтоватого цвета и инкрустированы большим количеством прилипших частиц. Длина домика 9—19, ширина 7—12 мкм. Клетка овальной, редко обратнойцевидной формы, домик полностью не заполняет, длина тела клетки 7—12 мкм, воротничок короче тела клетки, редко равен ему. Жгутик в 2—3 раза длиннее тела. Ядро в передней части, 2 базальные сократительные вакуоли.

Встречается в планктоне вместе с водорослями.

8. *Lagenoeca cuspidata* Kent, 1880 (табл. IV, 25).

Kent, 1880 : 360, Taf. III, fig. 25.

Домик бокаловидной или овальной формы, бесцветный, с короткими выростами (5) в базальной части, из которых средний — самый длинный (до 6 мкм). Длина домика 12—15 мкм. Клетка грушевидной формы, не заполняет всего домика. Воротничок сильно развернут в устье, жгутик в 1.5 раза длиннее тела. Положение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

9. *Lagenoeca ruttneri* Bourrelly, 1952 (табл. IV, 26a, 26б).

Bourrelly, 1952 : 462–464.

Домик в форме усеченного конуса, более узкого в апикальной части и расширенного в основании, от которого в виде утончающихся лучей одинаковой длины отходят 4–6 отростков, оканчивающихся небольшими вздутиями. Отростки полые, такой же структуры, что и домик. Стенки домика желтого или коричневого цвета, шероховатые. Домик без отростков размером 6–8 × 6–10 мкм. Клетка обычного типа, длина 6 мкм. Воротничок равен половине высоты домика, а жгутик в 2 раза длиннее его. Ядро и сократительная вакуоль из-за плотных и окрашенных стенок не просматриваются.

Встречается в олиготрофных и мезотрофных водоемах.

Следует отметить, что *L. ruttneri* внешне очень напоминает *Salpingoeca urnula* Skuja (пес. *S. urnula* Korschikov) — форму, прикрепленную к различным субстратам.

3. Род *Polyoeca* Kent, 1880

Колониальные жгутиконосцы. Домики, соединяясь с помощью базальных стебельков, образуют древовидные колонии.

Род включает 1 вид.

1. *Polyoeca dichotoma* Kent, 1880 (табл. V, 2).

Kent, 1880 : 360–361, pl. III, fig. 27, 28; pl. V, fig. 20; Dunkerly, 1910 : 189–191, fig. 3, 4; Pl. VI, fig. 2a–d, Pl. VII (*P. dumosa*).

Колониальный жгутиконосец, колонии древовидные, насчитывают до 15–20 индивидуумов. Домики колокольчиковидной формы, удлинённые, бесцветные, прозрачные, длина 14–15 мкм, в базальной части тонкий и длинный стебелек. При делении дочерняя клетка не уплывает, а, прикрепляясь к внутреннему краю материнского домика, формирует свой домик со стебельком, и таким образом образуется колония. Клетка круглой или овальной формы, длина 10–12 мкм, с бокаловидным воротничком. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение. Воротничок короче тела клетки, жгутик немного длиннее ее.

4. Род *Diploeca* Ellis, 1929

Ellis, 1929 : 68

Домики имеют двойную стенку и разделяются на 2 отдела: нижний и верхний. Наружный слой толстый, часто окрашенный, формирует нижнюю часть домика; внутренний, прозрачный, слой кроме того образует горлышко. Расширенное устье горлышка напоминает второй воротничок.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

(Форма домиков дается по их нижней части)

1. Домик удлинённо-овальной формы с коротким горлышком 1. *D. placita*

- Домик шаровидной, полусферической или близкой к этой формы 2
 2. Домик шаровидной формы, в базальной части иногда слегка уплощен . .
 2. *D. flava*
 Домик полусферической формы, при виде сверху полигональной
 3. *D. angulosa*

1. *Diploeca placita* Ellis, 1929 (табл. V, 3).

Ellis, 1929: 68–86, Pl. 2, fig. 21.

Домик удлинено-овальный, коричневого цвета, длина 8 мкм, горлышко короткое, высотой 2 мкм, в устье слегка расширенное. Клетка грушевидной формы заполняет почти весь домик, длинная шейка выходит из устья домика. Воротничок хорошо развит.

Встречается в стоячих водоемах на водорослях и водных растениях.

2. *Diploeca flava* (Korsch.) Bourg., 1968 (табл. V, 4).

Korschikov, 1926: 259–260, рис. 1 (*Salpingoeca*); Bourgelly, 1968: 138, Pl. 26, fig. 12–14.

Домик шаровидной формы, иногда слегка уплощенный в базальной части, темно-коричневого цвета, с довольно длинным горлышком. Вместе с горлышком домик имеет вид узкогорлой колбы. Общая высота домика примерно 10 мкм. Клетка заполняет весь домик, воротничок хорошо развит и примерно равен его высоте, жгутик в 1.5–2 раза длиннее. Ядро и сократительная вакуоль не видны из-за толстой и окрашенной наружной стенки.

Встречается на водорослях (*Oedogonium*, *Mougeotia*).

3. *Diploeca angulosa* de Saed., 1927 (табл. V, 5a, 5б).

Saedeleer, 1927: 144–145, Pl. 1, fig. 16–18 (*Salpingoeca*).

Домик полусферической, при виде сверху полигональной формы, желтоватого или красно-коричневого цвета. Тонкое цилиндрическое горлышко с легким расширением в устье. Общая высота домика 9–11, ширина 7.6–10 мкм. Высота горлышка 3.5–5 мкм, его диаметр примерно 2–2.5 мкм. Воротничок и жгутик развиты хорошо. Ядро и сократительная вакуоль не просматриваются.

2. Подсем. SIPHOSALPINGOECINAE

Жгутиконосцы живут в прозрачных трубчатых домиках, простых или дихотомически разветвленных, одиночные или колониальные. Воротничок 1. Планктонные организмы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Одиночные формы, живущие в простых неразветвленных трубчатых домиках 1. *Aulomonas*

— Колониальные формы, живущие в трубчатых дихотомически разветвленных домиках 2. *Stelexomonas*

1. Род *Aulomonas* Lackey, 1942

Lackey, 1942 : 39

Род включает 1 вид.

1. *Aulomonas purdyi* Lackey, 1942 (табл. V, 6).

Lackey, 1942 : 39, fig. 3, 4.

Клетка расположена в верхней части прозрачного трубчатого домика, прямого или слегка изогнутого, длина 40–50 мкм и диаметр по всей длине 5–6 мкм. Наружная его часть иногда инкрустирована прилипшими частицами. Клетка овальной формы, иногда крепится в верхней части домика с помощью тонких псевдоподиальных выростов, что не мешает ей иметь некоторую подвижность, длина 8–10 мкм. Воротничок может выступать полностью или остается невидимым, так как клетка опускается вглубь домика. Воротничок примерно равен длине клетки, жгутик в 2–2.5 раза длиннее. Ядро ближе к передней части тела, сократительная вакуоль — в базальной части.

Планктонный организм, встречается обычно в олиготрофных и мезотрофных водоемах в холодное время года.

2. Род *Stelexomonas* Lackey, 1942

Lackey, 1942 : 39

Род включает 1 вид.

1. *Stelexomonas dichotomata* Lackey, 1942 (табл. V, 7).

Lackey, 1942 : 39, fig. 1–2.

Колониальный жгутиконосец. Клетки располагаются в верхних частях трубчатого дихотомически разветвленного домика, равномерного по своему диаметру во всех частях. Домик прозрачный, стенки иногда инкрустированы прилипшими частицами. Его размер колеблется от 30 до 60 мкм.

Клетка овальной формы, крепится к стенкам домика с помощью тонких псевдоподиальных выростов, но обладает некоторой подвижностью, длина 8–10 мкм. Воротничок или выступает наружу, или находится внутри домика. Жгутик в 2–2.5 раза длиннее тела клетки, воротничок примерно равен ей или немного больше. Ядро — в переднем конце тела, сократительная вакуоль — в базальной части.

Планктонный организм, встречается в олиготрофных и мезотрофных водоемах в холодное время года.

3. Подсем. DIPLOSIGOPSINAE

Клетки в домиках с 1 входным отверстием (устьем), 2 цитоплазматических воротничка. Прикрепленные организмы. В подсемейство включен 1 род с теми же признаками.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Домик шаровидной формы, со срезанным передним концом 1. *D. francei*
..... 2
2. Домик веретеновидной формы со срезанным передним концом 2. *D. entzi*
..... 2. *D. entzi*
- Домик полусферической формы с уплощенной базальной частью 3. *D. siderotheca*
..... 3. *D. siderotheca*

1. *Diplosigopsis francei* Lemm., 1903 (табл. V, 8).

Lemmermann, 1903 : 116; Francé, 1897, fig. 78 (*D. entzi*).

Домик шаровидной формы, прозрачный, со срезанным передним концом, высота 8 мкм. Клетка не заполняет всего домика. Жгутик почти в 2 раза длиннее тела клетки. Внутренний воротничок в 1.5 раза длиннее тела, почти цилиндрической формы, наружный воротничок короче внутреннего и широко раскрыт. Ядро — в передней части клетки, сократительная вакуоль — в базальной части.

Встречается в стоячих чистых водоемах на нитчатых водорослях.

2. *Diplosigopsis entzi* Francé, 1897 (табл. V, 9).

Francé, 1897 : 243, fig. 4; Lemmermann, 1910 : 364 (*D. affinis*).

Домик веретеновидной формы, желтоватого цвета, передний конец срезан, задний заострен. Высота примерно 15 мкм. Клетка не заполняет всего домика. Жгутик в 1.5 раза длиннее тела клетки, внутренний воротничок в 2.5 раза ее короче. Ядро — в передней части клетки, сократительная вакуоль — в базальной части.

Встречается в стоячих чистых водоемах на нитчатых водорослях.

3. *Diplosigopsis siderotheca* Skuja, 1948 (табл. V, 10).

Skuja, 1948 : 303–304, Taf. XXXIV, fig. 25–27; *ibid*, 1956 : 311–312, Taf. LV, fig. 25–27.

Домик полусферической формы, с толстыми, слегка бугристыми стенками коричневатого цвета. Плоской базальной частью он прикрепляется к субстрату. Устье домика, из которого выходит тонкая шейка клетки, небольшое, диаметр 1.5–2 мкм. Ширина домика 8–12 мкм. Клетка эллипсоидная, неотчетливо видна, почти полностью заполняет домик. Из отверстия (поры) домика выходит тонкая шейка высотой 5, шириной 1.5–2 мкм. Внутренний воротничок, высота которого 10–12 мкм, хорошо развит, в устье широко развернут; наружный значительно меньше, высота его 3–5 мкм. Ядро медиальное, 1–2 сократительные вакуоли — в базальной части клетки.

Жгутиконосец часто поселяется на коловратках, диатомовых планктонных водорослях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе мы попытались собрать воедино и проанализировать результаты исследований воротничковых жгутиконосцев. Такой комплексный подход к изучению живого даже на примере небольшого отряда дал возможность продемонстрировать тесную взаимосвязь биологических, морфологических и таксономических исследований. Например, центральное тело в колониях *Sphaeroeca volvox* обнаружили лишь при изучении процесса образования колоний из одиночных клеток, а особенности жизненного цикла у колониальных видов, как оказалось, тесно связаны с типом колонии.

Наибольшее внимание уделяется строению воротничковых жгутиконосцев. Некоторые важные положения нашей работы подтверждаются последними данными, на которых необходимо остановиться. Выводы о принципиальном сходстве всех тентакулообразных выростов хоанофлагеллат и гомологии их микровилям клеток многоклеточных животных были подтверждены недавно Лидбете (Leadbeater, 1983b) на основе сравнительного изучения тентакул морских видов: *Choanoecca perplexa*, *Proterospongia choanojuncta*, *Stephanoecca diplocostata*. Таким образом, можно считать доказанным, что тентакулы воротничка и другие подобные выросты клеток воротничковых жгутиконосцев содержат внутренний пучок из микрофиламентов и морфологически сходны с микровилями.

Большое значение для систематики приобретает в настоящее время строение жгутикового аппарата. По строению корешковой системы воротничковые стоят особняком среди настоящих жгутиконосцев. По этому признаку они сильно отличаются от прازیнофитовых водорослей, для которых характерна крестообразная система из 4 микротрубочковых корешков, поперечно-исчерченных корешков и многослойных структур (Moestrup, 1982). Сходное с хоанофлагеллатами строение корешковой системы, правда с параллельным расположением кинетосом, имеют зооспоры диатомовых водорослей и некоторых хитридиевых грибов (Barr, 1981), что, конечно, не свидетельствует о таксономической и филогенетической близости этих организмов.

На фоне общего для всех хоанофлагеллат радиального расположения микротрубочек в корешковой системе есть различия в их количестве и способе распределения вокруг кинетосомы. Эти различия не имеют таксономического значения на уровне рода или вида, а связаны с другой морфологической особенностью — относительной длиной жгутика. Однако у *Proterospongia choanojuncta* отношение длины жгутика к длине тела клетки равно 4—5 при равномерно-радиальном расположении микротрубочек (Leadbeater, 1983a). Следовательно, этот вид является исключением из правила. Вероятно, при минимальных для хоанофлагеллат размерах клетки (около 3—4 мкм) усиление корешковой системы жгутика при увеличении его длины становится невозможным, т.е. полимеризация и последующая олигомеризация микротрубочек скованы ограниченным пространством клетки.

Самым важным признаком любого отряда мастигофор мы считаем взаимное расположение органелл в клетке, к чему относятся количество жгутиков и их расположение, форма клетки, взаимное расположение ядра, аппарата Гольджи и базального комплекса жгутиков. Для воротничковых жгутиконосцев наиболее характерно наличие воротничка из тентакул. Клетки всех изученных хоанофлагеллат устроены следующим образом: жгутик один, между его базальным комплексом и ядром лежит диктиосома аппарата Гольджи. Клетка имеет радиально-лучевую симметрию.

Исследования биологии жгутиконосцев тесно связаны со знанием их экологических особенностей. О конкретном ареале распространения хоанофлагеллат говорить не приходится. Они встречаются повсеместно от Антарктиды до льдов Арктики: в пресных, солоноватых и морских водах при температурах от -4 до $+30^{\circ}\text{C}$. Поскольку один и тот же вид может встречаться и в морских, и в пресных водах, весьма перспективны исследования по адаптации культур к разным условиям обитания. В связи с этим важно и выяснение всех жизненных форм вида. Примером может служить работа Лидбете (Leadbeater, 1983a) по изучению жизненного цикла и морфологии *Proterospongia choanojuncta*. Ряд стадий в развитии этого жгутиконосца полностью повторяет жизненный цикл *Choanoeca perplexa*, описанный автором ранее (Leadbeater, 1977), от которого особи *Proterospongia choanojuncta* отличаются только меньшими размерами. Как известно, при длительном культивировании всегда происходит уменьшение размеров клеток. Строение жгутикового аппарата у этих видов также одинаково. Следовательно, можно усомниться в том, что это 2 разных вида, и предположить, что в последней работе автор описал вторую часть жизненного цикла *Choanoeca perplexa*. Однако наибольший интерес в этой работе вызывает то, что в жизненных формах одного вида сочетаются признаки не только разных родов (*Choanoeca* и *Proterospongia*), но и разных семейств (Salpingoecidae и Monosigidae).

Из биологических особенностей наиболее важны питание и размножение. На основе имеющегося материала можно выделить 3 типа питания хоанофлагеллат, которые характеризуют безжгутиковые, колониальные и одноклеточные формы. Различия в способах питания одноклеточных и колониальных видов связаны с такими морфологическими признаками, как относительная длина жгутика и степень развития корешковой системы. Пока это лишь предположение, так как ультраструктура хоанофлагеллат еще недостаточно изучена.

У воротничковых жгутиконосцев неизвестен половой процесс. Бесполое размножение осуществляется в основном за счет продольного деления клетки пополам. Несмотря на то что с прошлого века не отмечались аномалии в способах размножения, сейчас можно говорить о размножении хоанофлагеллат при помощи небольших тел, которые мы предлагаем назвать генеративными. Они образуются при неравномерном делении клетки (*Monosiga ovata*) или просто выходят из вегетативных клеток (*Sphaeroeca volvox*). Сначала генеративные тела лишены каких-либо выростов и примерно в 3 раза меньше вегетативной особи. Затем у них вырастают жгутик и воротничок. Именно такие мелкие клетки с плохо развитым воротничком были отмечены Лидбете как „маленькие голые подвижные клетки” (Leadbeater, 1983a). Генеративные тела появляются в старых культурах, т.е. при

неблагоприятных для вегетативных особей условиях. Обычно они немногочисленны, поэтому их трудно исследовать в электронный микроскоп. Это явление, безусловно, еще следует изучать, но уже сейчас ясно, что воротничковые жгутиконосцы размножаются не только путем продольного деления клеток пополам.

Таксономическое и филогенетическое изучение этих простейших только начинается. Поэтому изолированное положение хоанофлагеллат в системе Mastigophora — состояние временное. Изучение окрашенных форм воротничковых должно привести к поискам близких таксономических групп среди водорослей.

СПИСОК УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ к рис. 23-53

а	— акронема	пп	— пищевая псевдоподия
аг	— аппарат Гольджи	пф	— переходные фибриллы
б	— бактерии	пч	— пищевая чашечка
бв	— боковые выросты	с	— сателлит кинетосомы
бк	— безжгутиковая кинетосома	св	— сократительная вакуоль
в	— воротничок	ст	— стебелек
гх	— глыбки гетерохроматина	тв	— тентакулы воротничка
д	— домик	тк	— тело клетки
дк	— дочерние кинетосомы	тр	— транспортные вакуоли
ж	— жгутик	у	— устье
жк	— жгутиковая кинетосома	цпм	— цитоплазматический мостик
зв	— задние выросты	цт	— центральное тело
здк	— зачаток дочерней кинетосомы	цф	— центральный филамент
зо	— задний отросток	эз	— электронно-плотные зоны промежуточного материала
лк	— липидные капли	эп	— электронно-плотная перегородка
м	— митохондрии	я	— ядро
мт	— микротрубочки	яд	— ядрышко
мф	— микрофиламенты	яо	— ядерная оболочка
но	— непереваренные остатки пищи	яп	— ядерная пора
о	— оболочка клетки		
пв	— пищеварительная вакуоль		

Рис. 23. Общий вид колонии *Kentrosiga thienemanni*. Прижизненный препарат, $\times 1000$.

Рис. 24. Общий вид колонии *Sphaeroeca volvox*. Прижизненный препарат, $\times 700$.

Рис. 25. Общий вид колонии *Codonosiga botrytis*. Прижизненный препарат, $\times 1000$.

Рис. 26. Центральное тело колонии *Sphaeroeca volvox*. Прижизненный препарат, $\times 900$.

Рис. 27. Делящаяся колония *Sphaeroeca volvox*. Прижизненный препарат, $\times 200$.

Рис. 28. Группа колоний *Codonosiga botrytis*. Прижизненный препарат.

а — крупные колонии в центре; *б* — мелкие колонии по периферии. $\times 100$.

Рис. 29. Домики некоторых сальпингоецид (с. 90).

А — положение клетки *Salpingoeca ringens* в домике, $\times 39\,000$; *Б* — пустой домик *S. ringens*, $\times 2000$; *В* — пустой домик *S. megachelia*, $\times 4800$; *Г* — прикрепительные выросты в задней части домика *Salpingoeca* sp., $\times 7000$; *Д* — структура поверхности домика *S. ringens*, $\times 5000$.

Рис. 30. Строение наружных выростов клетки хоанофлагеллат (с. 91).

А — внешний вид прикрепленной особи *Codonosiga botrytis*, $\times 2700$; *Б* — срез через верхнюю часть воротничка *Sphaeroeca volvox*, $\times 30\,000$; *В* — срез через нижнюю часть воротничка и шейку клетки *Sph. volvox*, $\times 25\,000$; *Г* — дистальная часть стебелька *Codonosiga botrytis* в месте прикрепления к субстрату, $\times 2000$; *Д* — акронома на конце жгутика *C. botrytis*, $\times 5000$; *Е* — тентакулы воротничка *Monosiga ovata*, $\times 6300$.

Рис. 31. Строение наружных выростов клетки хоанофлагеллат (с. 92).

А — общий вид плавающей особи *Monosiga ovata*, $\times 6000$; *Б* — общий вид прикрепленной особи *M. ovata*, $\times 5000$; *В-Г* — продольный и поперечный срезы тентакул воротничка *M. ovata*, $\times 48\,000$ (*В*), $66\,000$ (*Г*); *Д-Е* — то же, *Sphaeroeca volvox*, $\times 40\,000$ (*Д*), $60\,000$ (*Е*); *Ж* — продольный срез основания тентакулы воротничка *Sph. volvox*, $\times 40\,000$; *З* — строение задних выростов клетки *Monosiga ovata*, $\times 12\,000$.

Рис. 32. Строение задних и боковых выростов клетки (с. 93).

А — срез колонии *Sphaeroeca volvox*, $\times 1600$; *Б-В* — строение проксимальной и дистальной частей заднего отростка *Sph. volvox*, $\times 39\,000$ (*Б*), 4000 (*В*); *Г-Д* — задние выросты особи *Codonosiga botrytis* снаружи и внутри стебелька, $\times 3600$ (*Г*), 5300 (*Д*). Стрелками показаны задние отростки клеток в центре колонии.

Рис. 33. Строение латерального мостика между клетками в колонии *Kentrosiga thienemanni*.

А — цитоплазматический мостик в задней части соседних особей колонии, $\times 11\,500$; *Б* — строение электронно-плотной перегородки, $\times 54\,000$.

Рис. 34. Строение корешковой системы жгутика *Monosiga ovata*.

А — продольный срез жгутика и его базального комплекса, $\times 51\,000$; *Б* — строение аксономы; *В-Д* — строение переходной зоны; *Е* — строение дистальной части жгутиковой кинетосомы; *Ж* — строение корешковой системы жгутика, $\times 90\,000$; *З* — продольный срез жгутиковой кинетосомы, $\times 51\,500$.

Поперечные срезы жгутика и его корешковой системы — на уровнях, указанных на рис. 34, *А*. Стрелкой показана втулка кинетосомы.

Рис. 35. Продольный срез базального комплекса жгутика *Sphaeroeca volvox*, $\times 53\ 000$

Рис. 36. Строение жгутика и его базального комплекса у *Kentrosiga thienemanni* (с. 95).
А — продольный срез жгутика и базального аппарата; Б–В — срезы аксономы и переходной зоны жгутика, $\times 69\ 000$ (А–В); Г–Ж — серия последовательных срезов жгутиковой кинетосомы и корешковой системы, $\times 110\ 000$ (А–Е), $120\ 000$ (Ж). Стрелками показаны длинные а–с-связи соседних триплетов.

Рис. 37. Строение жгутика и корешковой системы *Sphaeroeca volvox*.
А — продольный срез жгутика и корешковой системы, $\times 49\ 000$; Б — тангентальный срез сателлита с отходящими микротрубочками, $\times 56\ 000$; В–Г — поперечные срезы дистальной и средней частей кинетосомы, $\times 66\ 000$ (Б–Г).

Рис. 38. Поперечные срезы безжгутиковой кинетосомы *Sphaeroeca volvox* (А) и *Monosiga ovata* (Б) и продольный срез безжгутиковой кинетосомы *Kentrosiga thienemanni* (В), $\times 56\ 000$ (А), $60\ 000$ (Б), $65\ 000$ (В).

Рис. 39. Продольный срез шейки клетки *Sphaeroeca volvox*, $\times 45\ 000$.

Рис. 40. Строение передней части клетки *Kentrosiga thienemanni*, $\times 17\ 000$.

Рис. 41. Продольный срез клетки *Monosiga ovata*, $\times 24\ 000$.

Рис. 42. Продольные срезы клеток *Sphaeroeca volvox* (А) и *Kentrosiga thienemanni* (В), $\times 14\ 500$ (А), $12\ 000$ (В).

Рис. 43. Строение ядра *K. thienemanni*, $\times 28\ 000$.

Рис. 44. Строение ядра хоанофлагеллат (с. 99).

А — срез ядра *Sphaeroeca volvox*, $\times 39\ 000$; Б — ядро *Monosiga ovata*, $\times 46\ 000$; В — митохондрия вокруг ядра *M. ovata*, $\times 42\ 000$; Г — строение оболочки ядра *Kentrosiga thienemanni*, $\times 105\ 000$; Д — поры на поверхности ядра *K. thienemanni* (показаны стрелками), $\times 44\ 000$.

Рис. 45. Строение внутренних органелл *Sphaeroeca volvox*, $\times 36\ 000$.

Рис. 46. Аппарат Гольджи *Monosiga ovata* (А) и *Kentrosiga thienemanni* (Б). $\times 46\ 000$ (А), $42\ 000$ (Б).

Рис. 47. Продольный срез клетки *Kentrosiga thienemanni*, не имеющей воротничка, $\times 20\ 000$.

Рис. 48. Клетка *K. thienemanni* в момент систолы сократительной вакуоли. Стрелками показаны отверстия, через которые выходит содержимое сократительной вакуоли, $\times 10\ 000$.

Рис. 49. Клетка без воротничка в старой культуре *Monosiga ovata*, $\times 12\ 000$.

Рис. 50. Удвоение базального аппарата жгутика перед делением клетки *Kentrosiga thienemanni*, $\times 45\ 000$.

Рис. 51. Серия последовательных срезов клетки *Kentrosiga thienemanni* в ранней профазе митоза (с. 102).

Стрелками показаны микротрубочки корешковых систем, $\times 50\ 000$ (А,Б), $45\ 000$ (В).

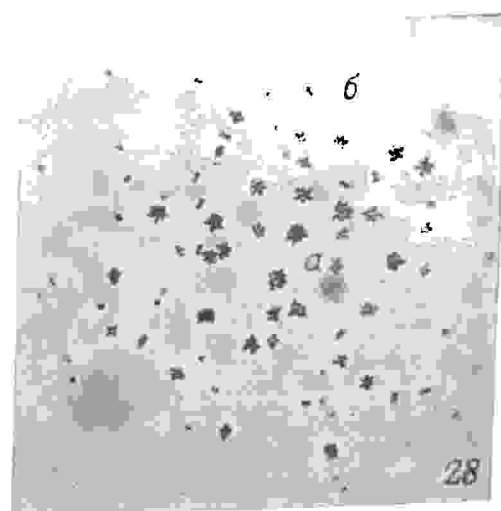
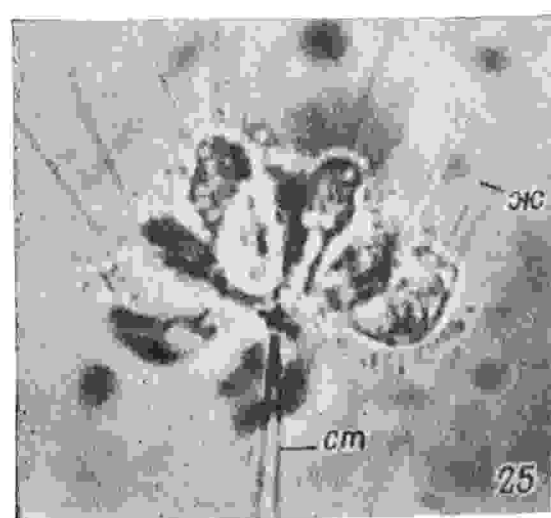
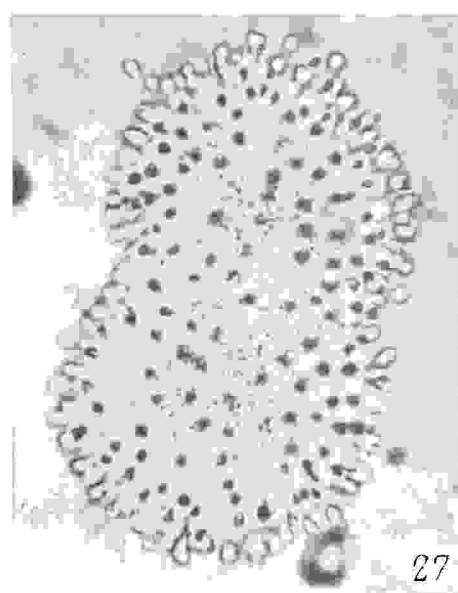
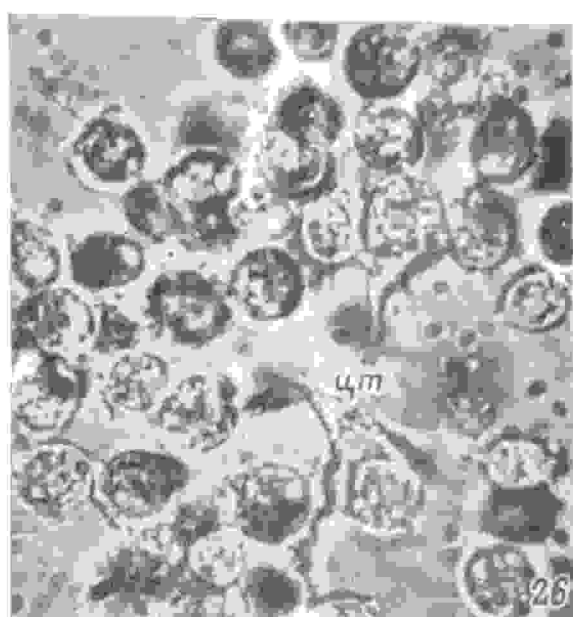
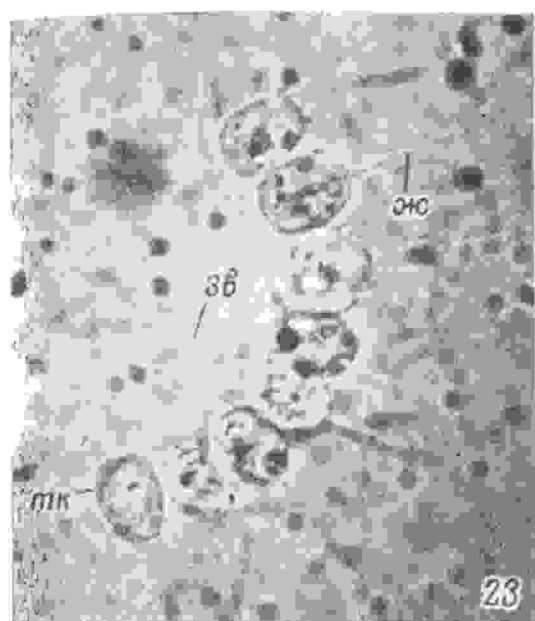
Рис. 52. Последовательные этапы захвата и заглатывания пищи клеткой *Monosiga ovata* (с. 103).

А — образование пищевой чашечки, $\times 21\ 000$; Б,В — продольный и поперечный срезы вновь образовавшейся пищеварительной вакуоли; Г, Д — то же сократившейся пищеварительной вакуоли; Е — втягивание вакуоли внутрь тела клетки, $\times 28\ 000$ (Б—Е).

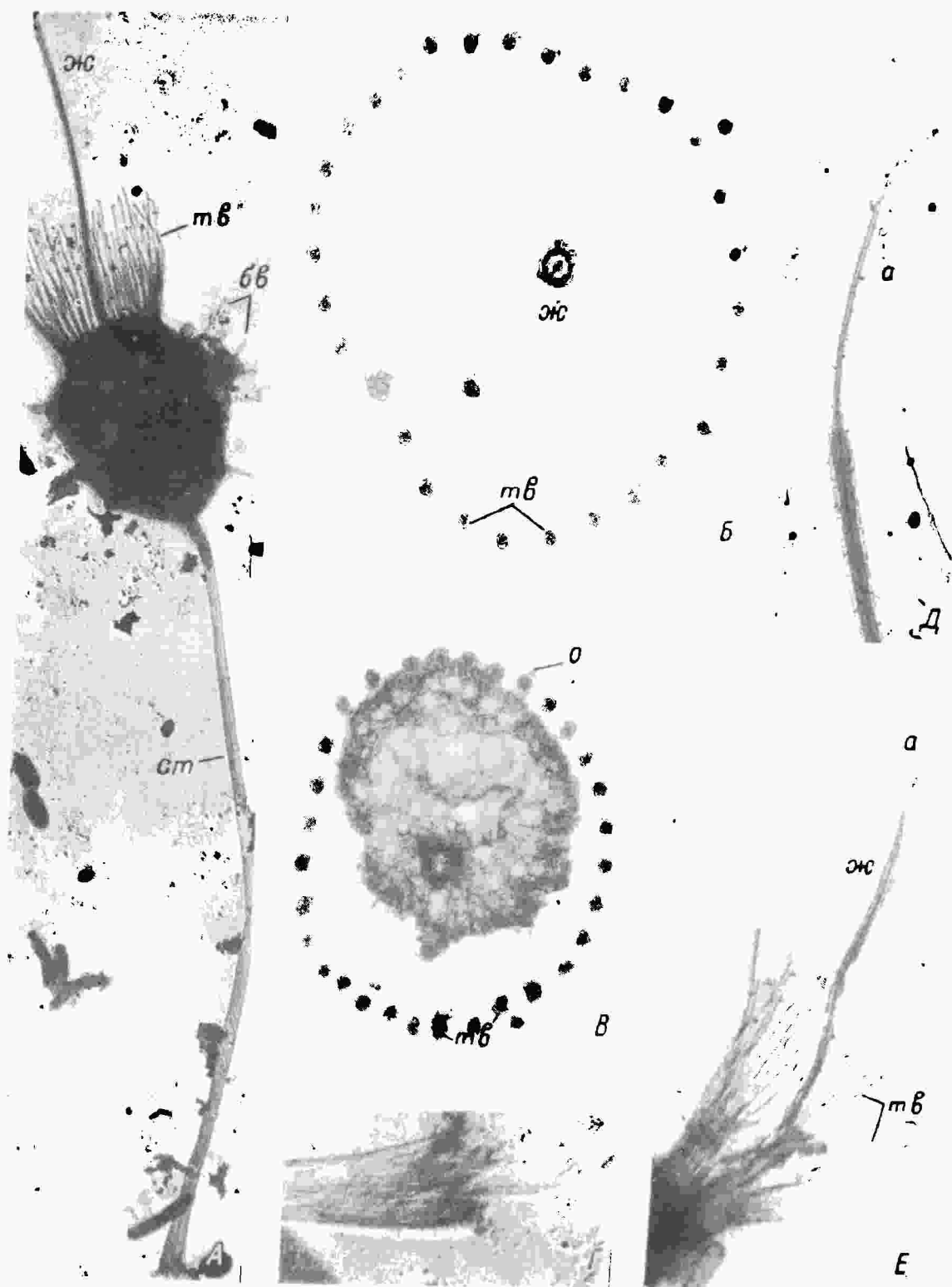
Стрелками показаны анастомозы между соседними тентакулами.

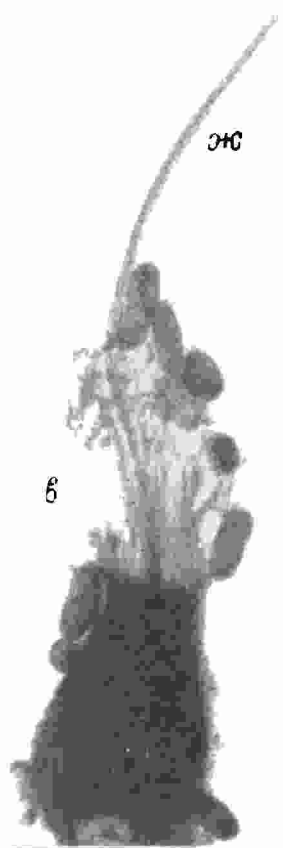
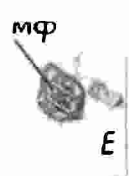
Рис. 53. Этапы фагоцитоза *Sphaeroeca volvox* (с. 104).

А — образование пищевой чашечки, $\times 18\ 000$; Б — образование пищеварительной вакуоли, $\times 25\ 000$; В — пищеварительная вакуоль в шейке клетки, $\times 40\ 000$; Г — захват отдельных бактерий боковыми псевдоподиями; Д — слияние транспортных вакуолей с пищеварительными, $\times 27\ 000$; Е — выбрасывание непереваренных остатков пищи, $\times 13\ 000$.









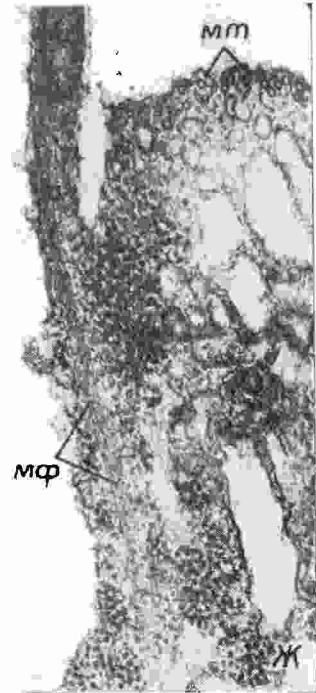
А



В



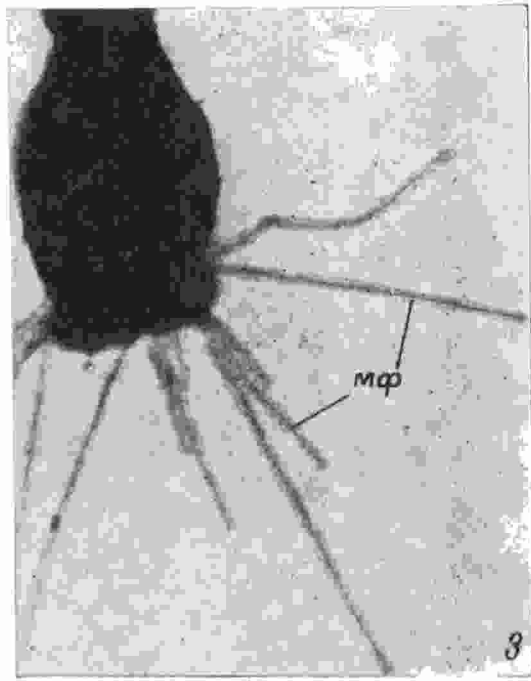
Д



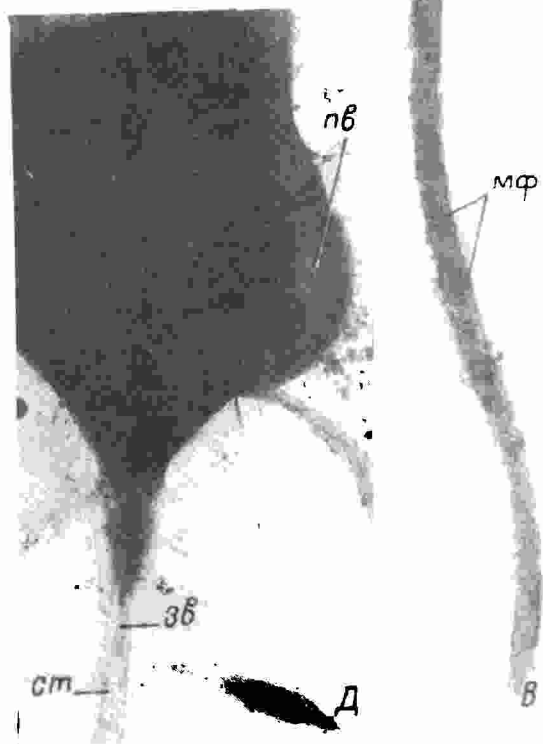
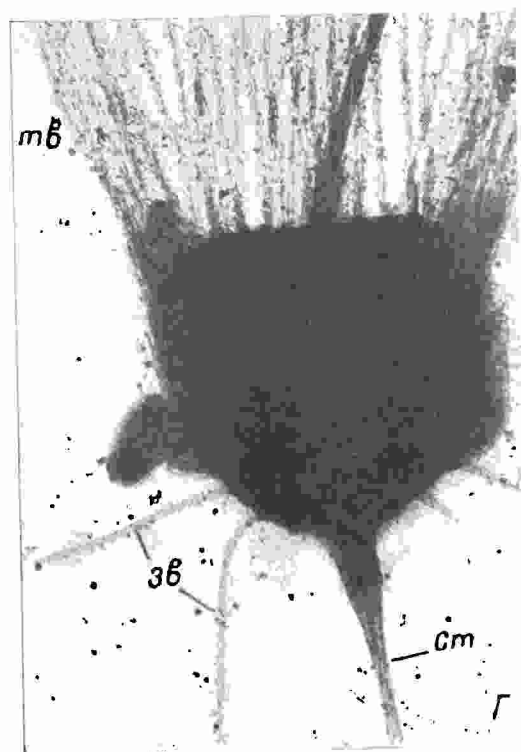
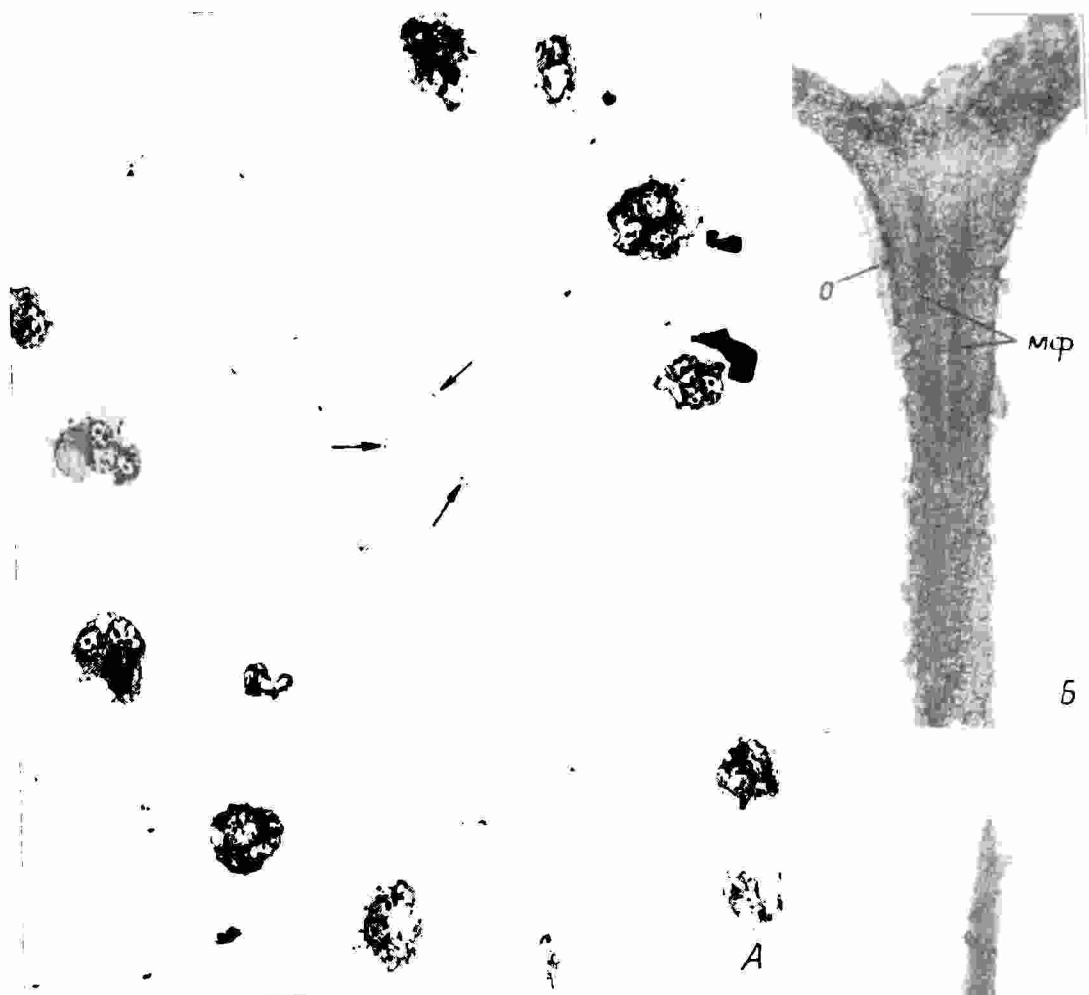
Ж

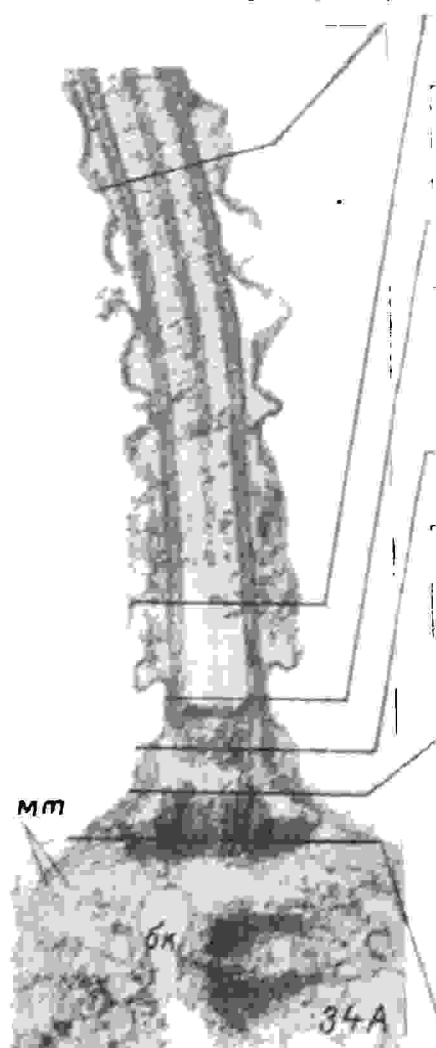
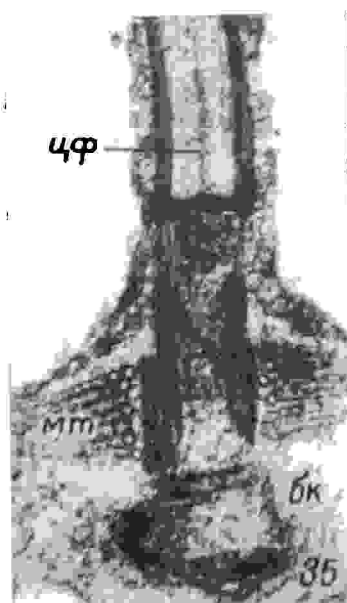
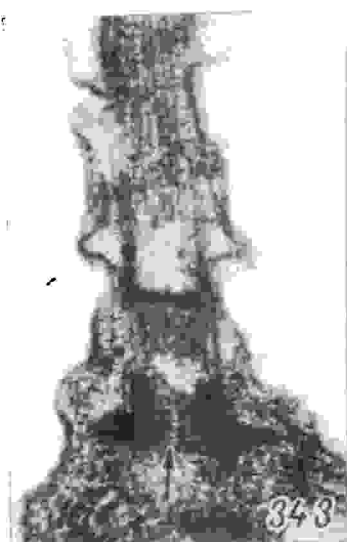
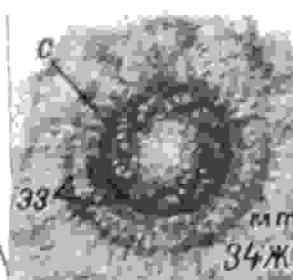
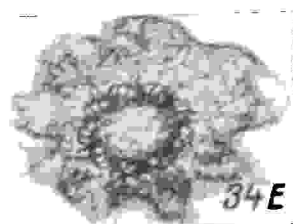
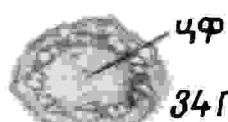
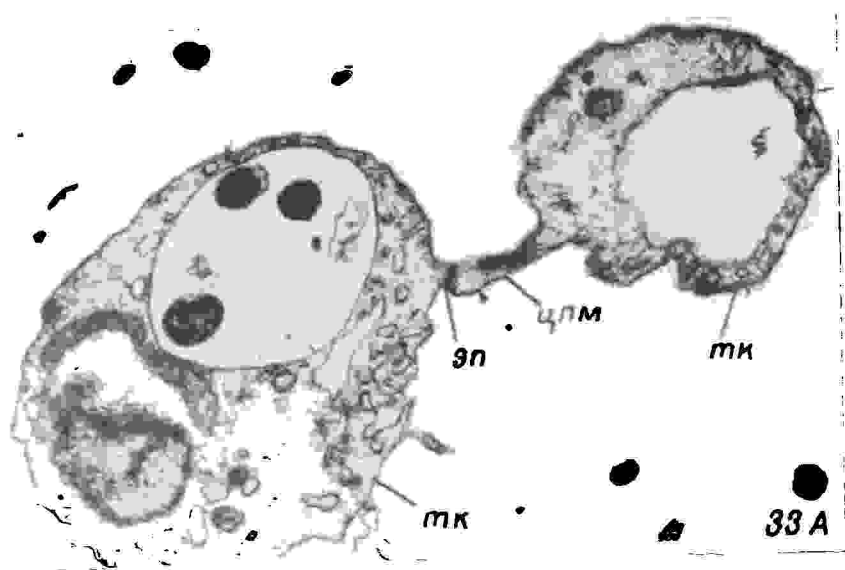


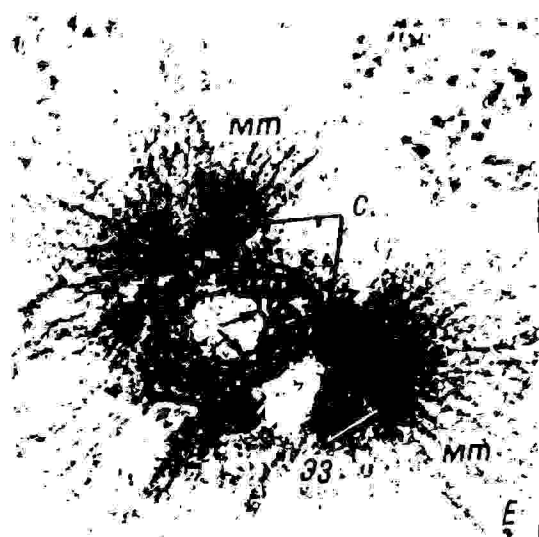
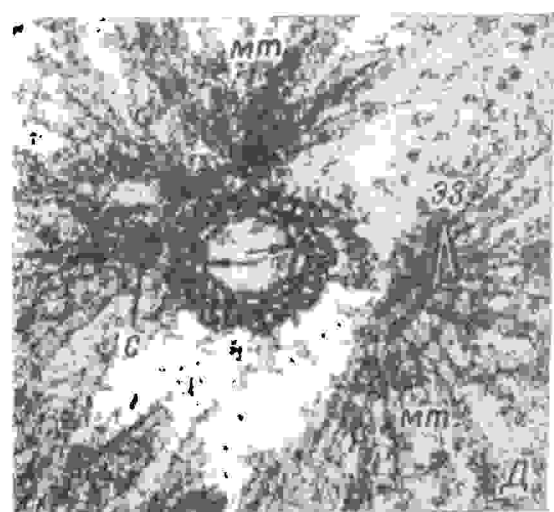
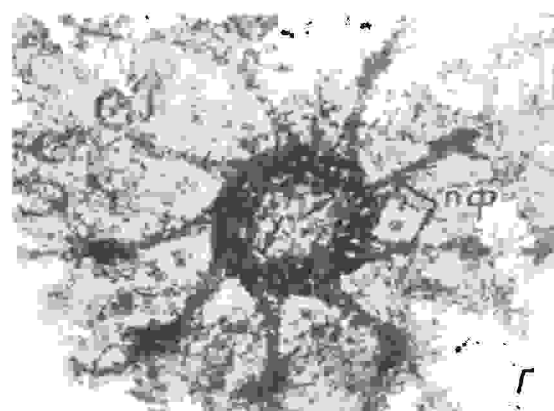
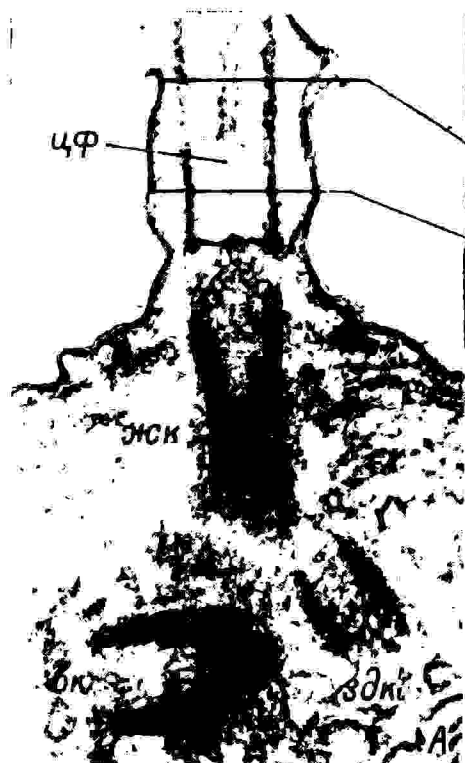
Б

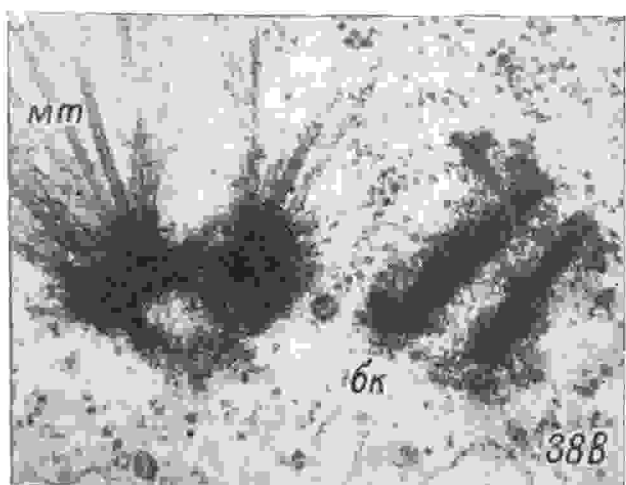
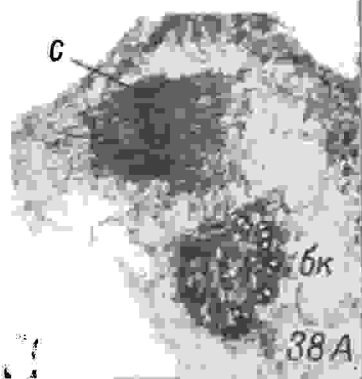
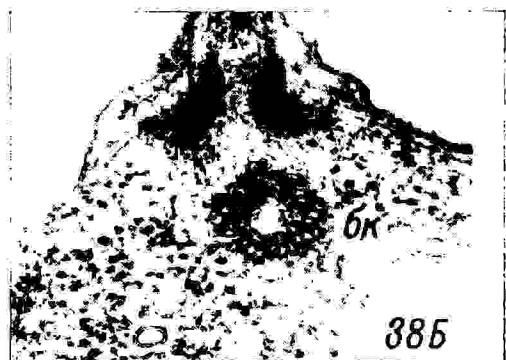
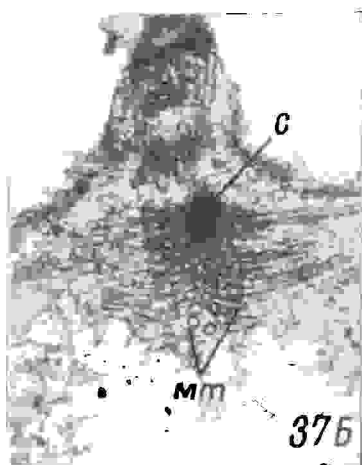
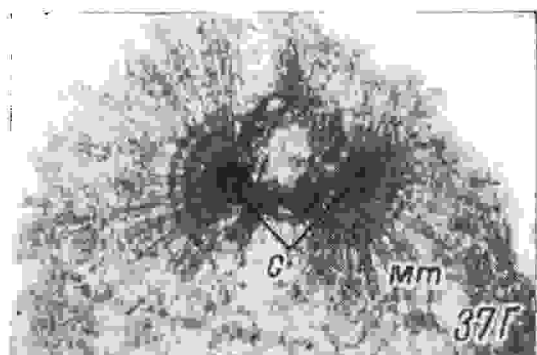
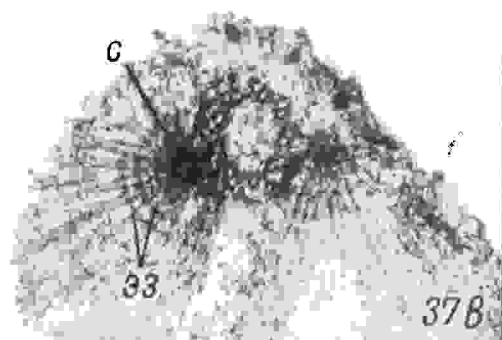
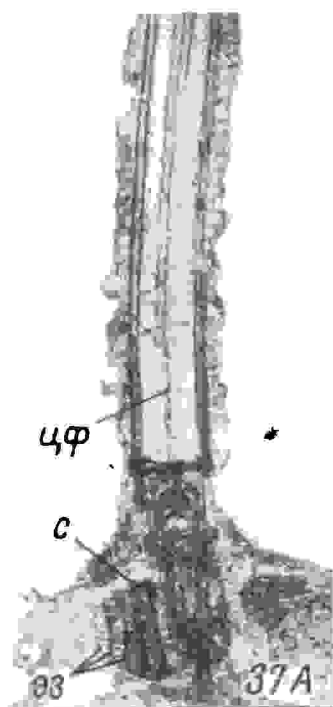


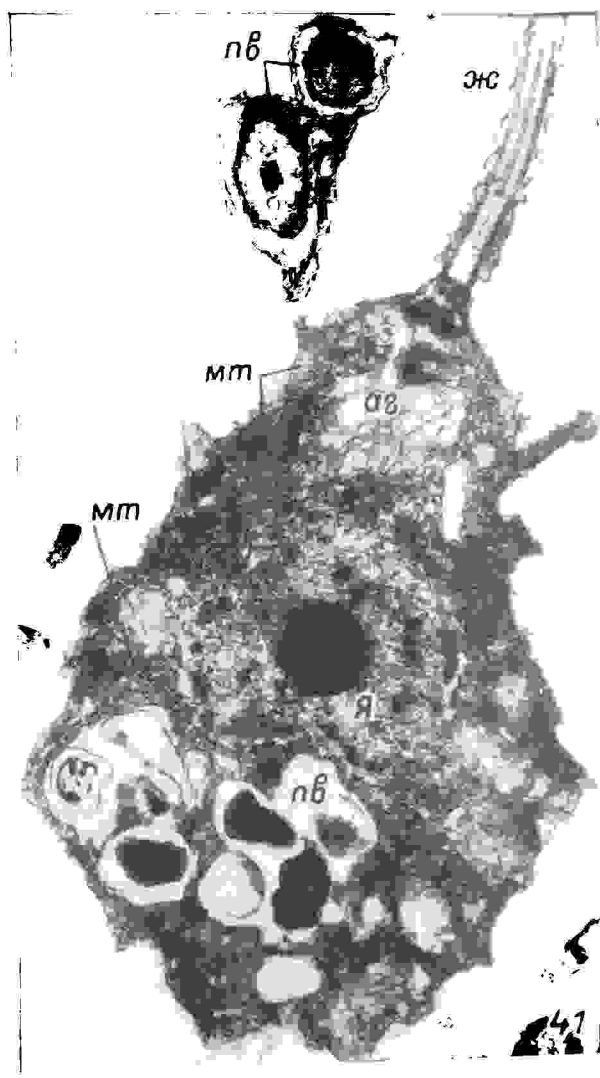
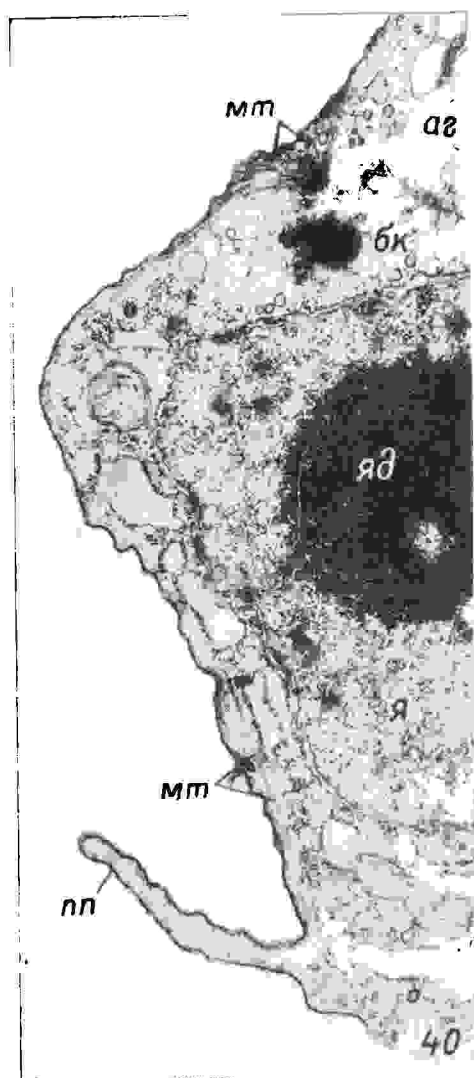
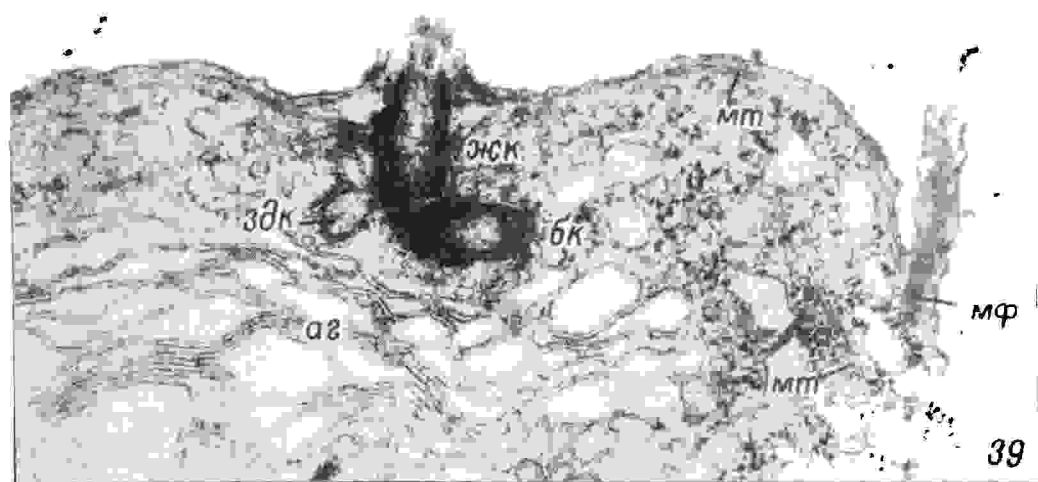
В

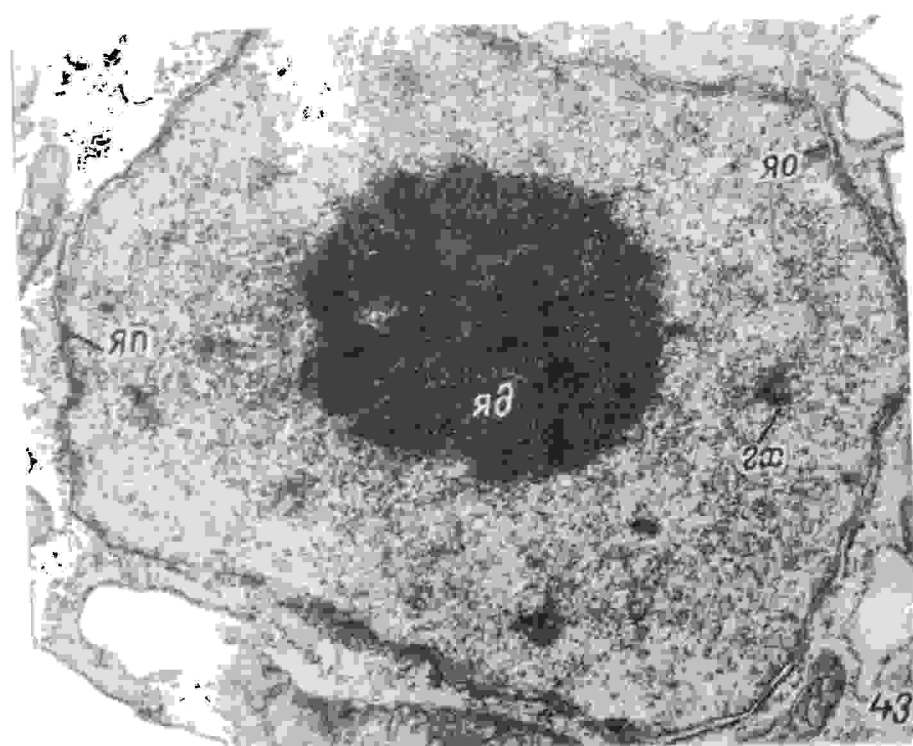
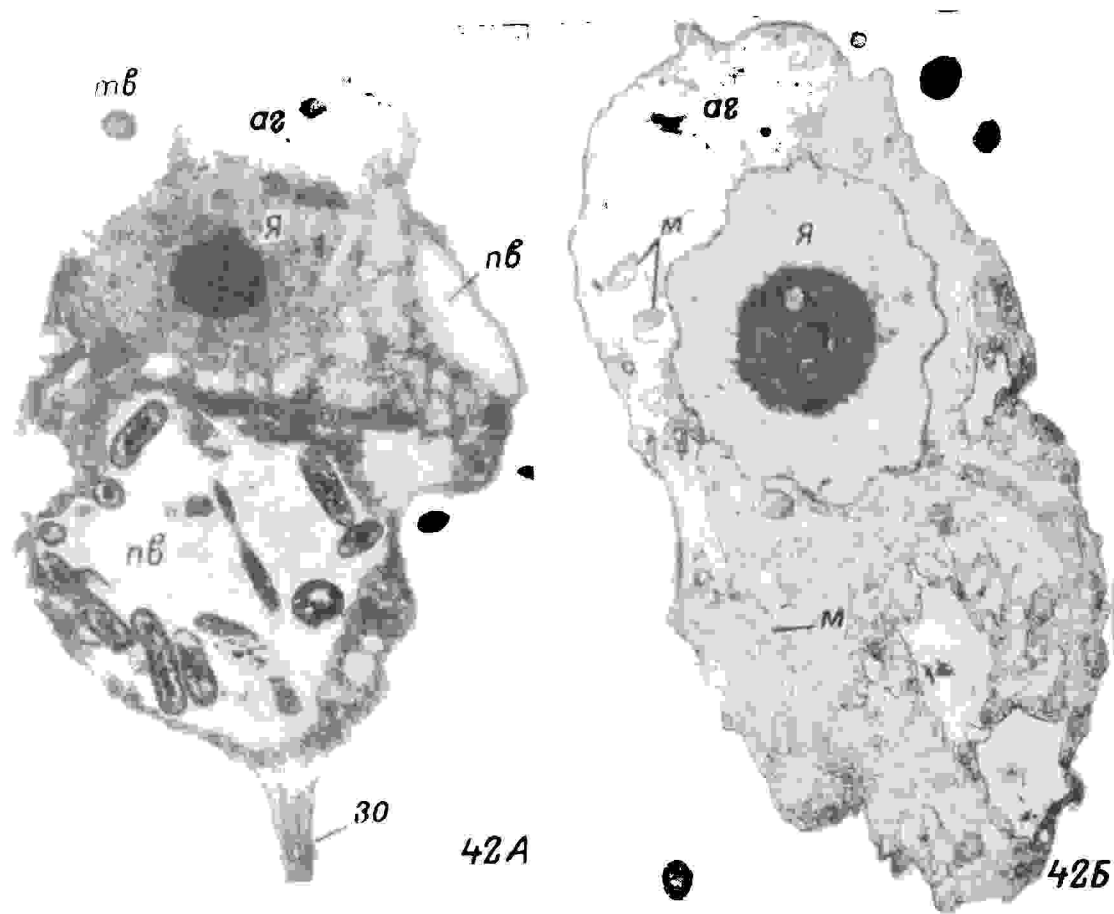


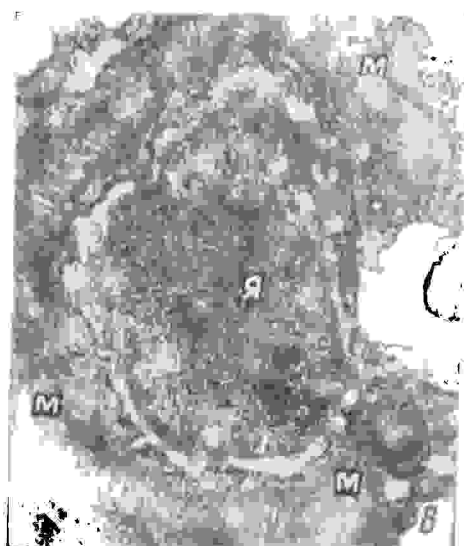
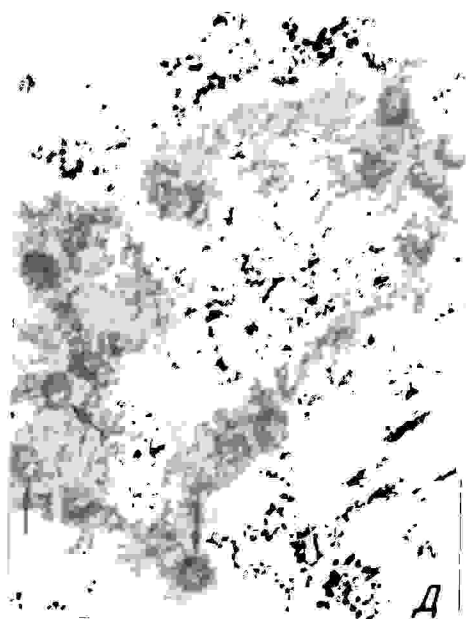
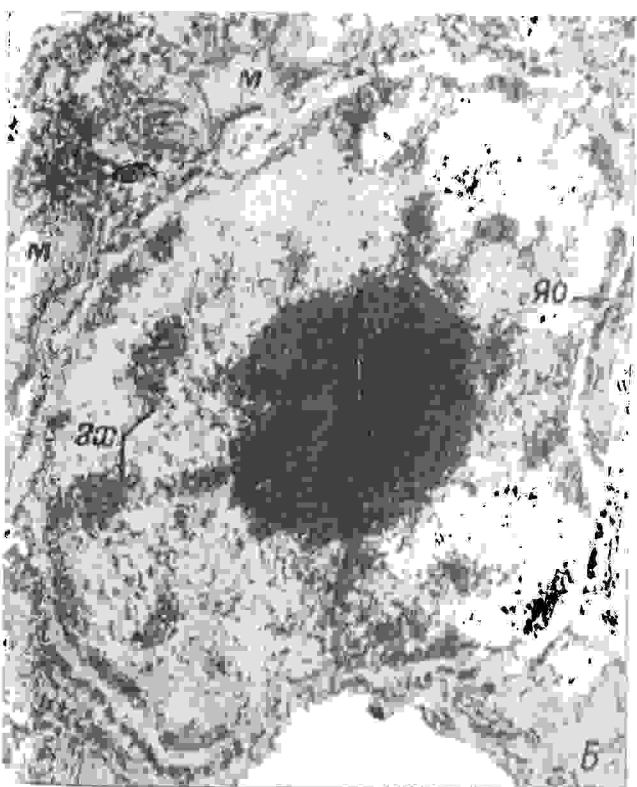
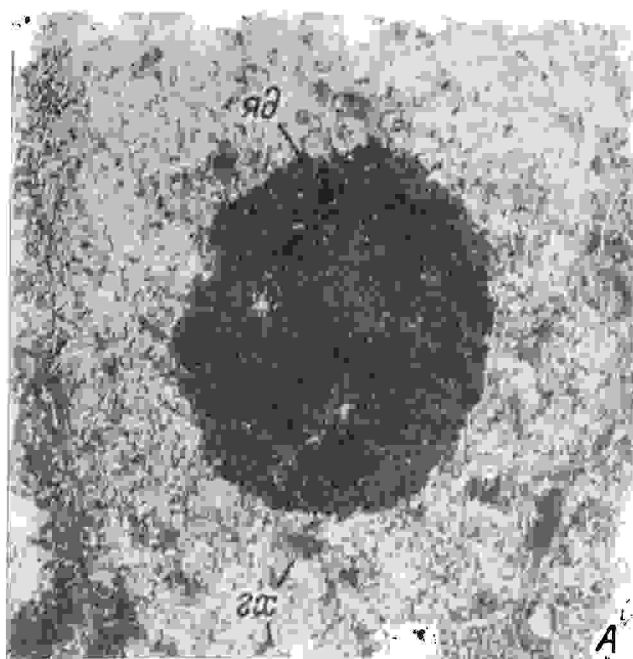


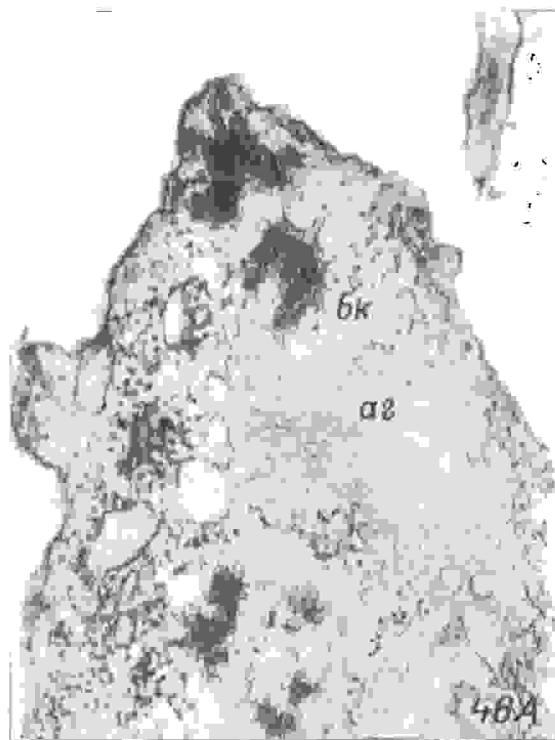
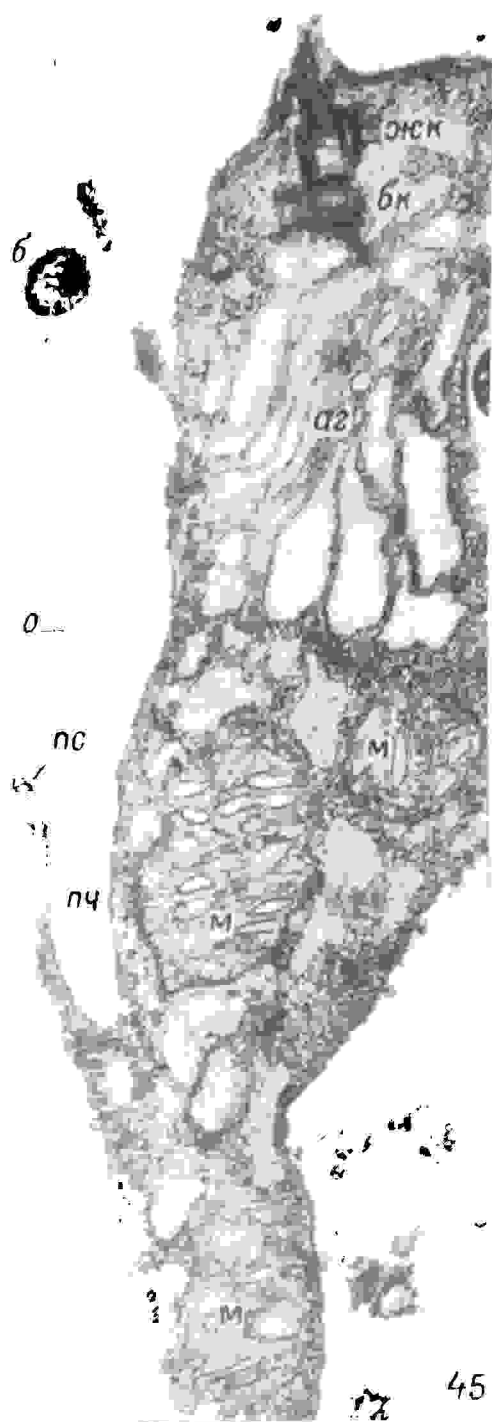


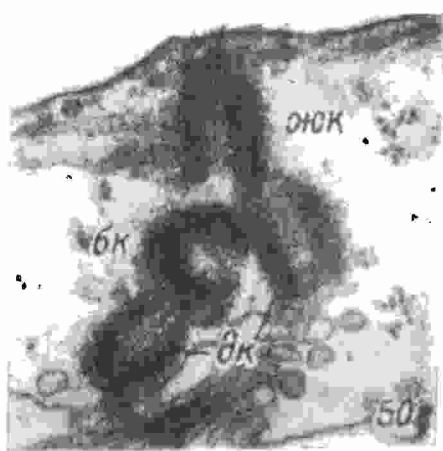
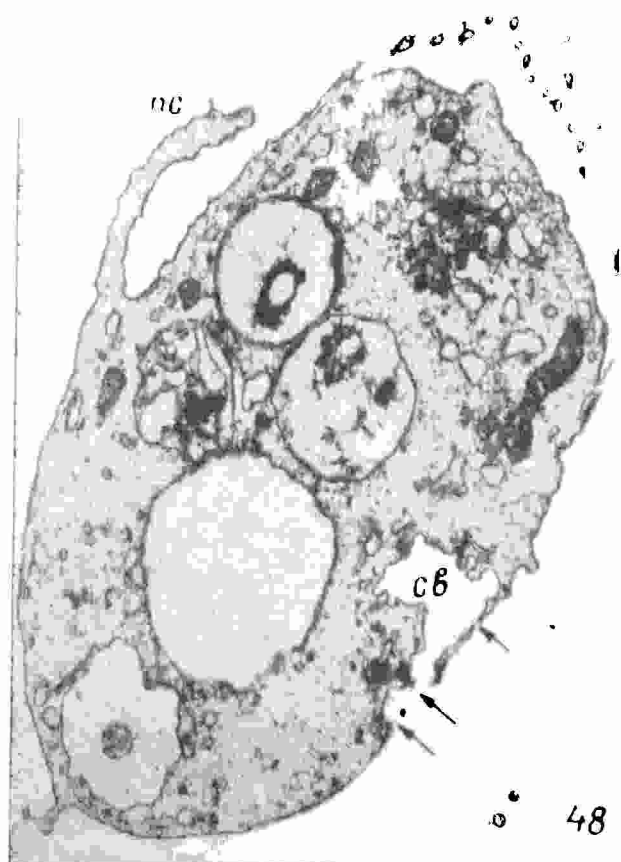
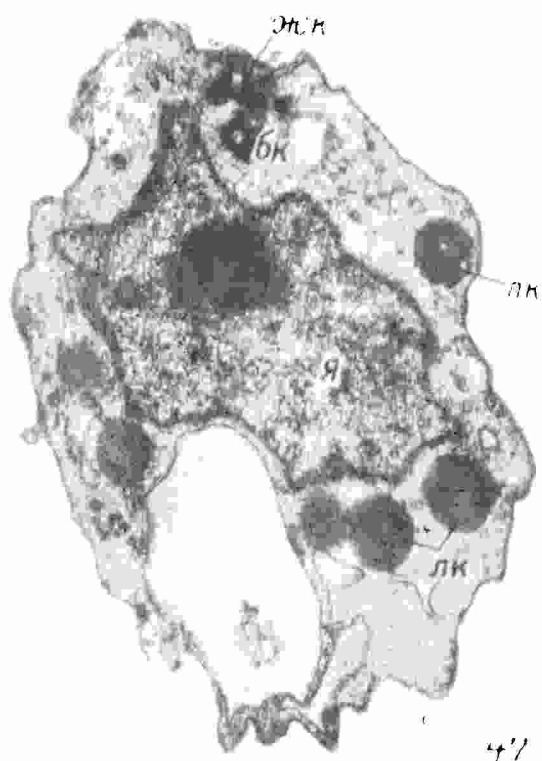


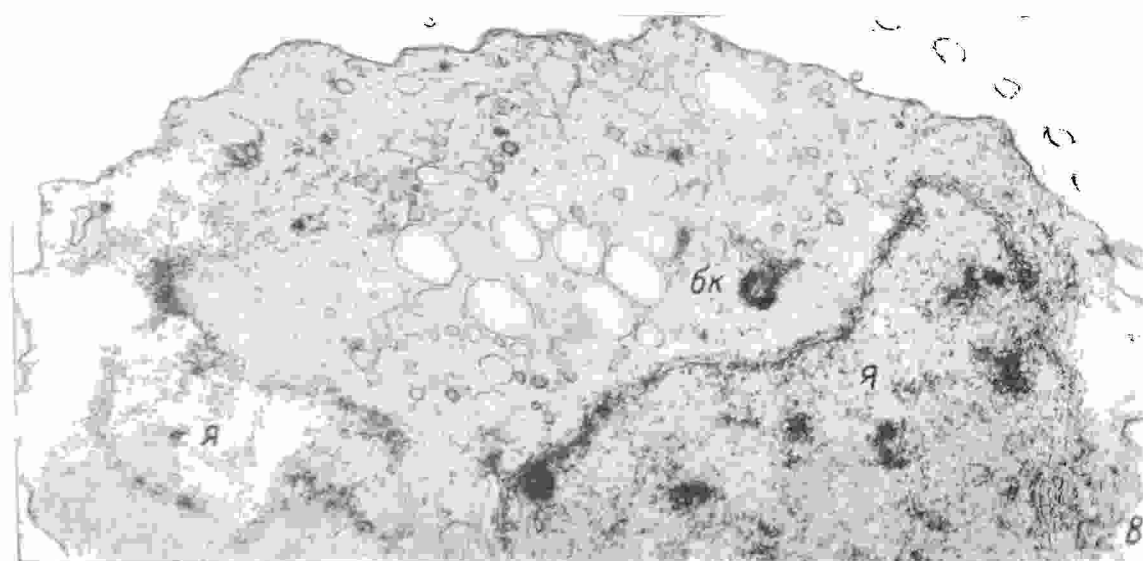
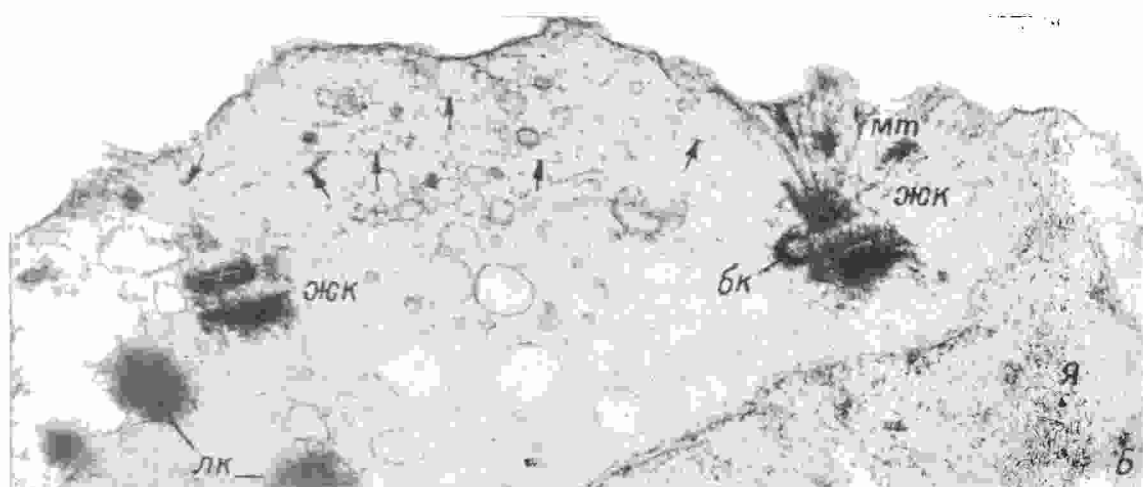
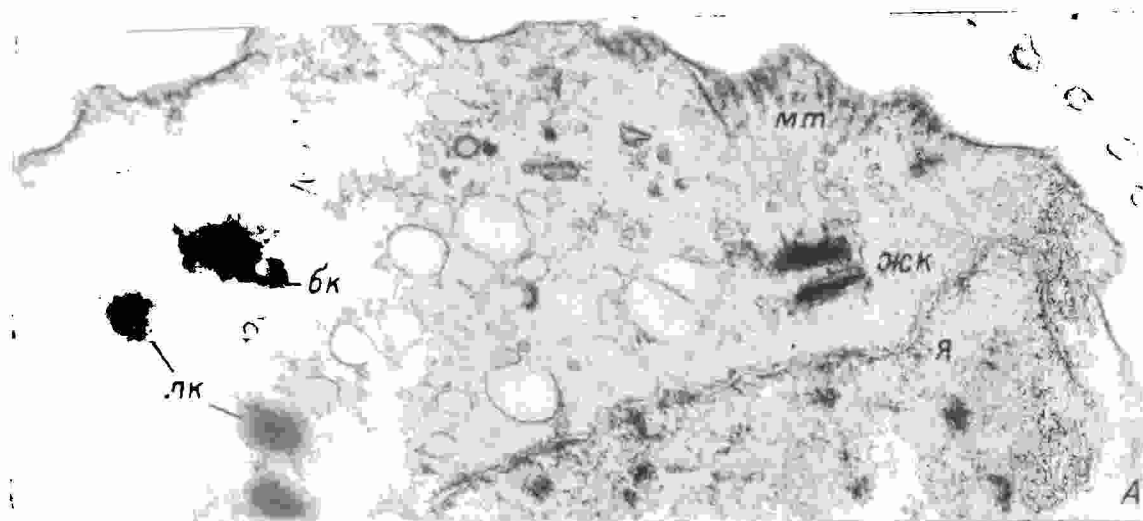


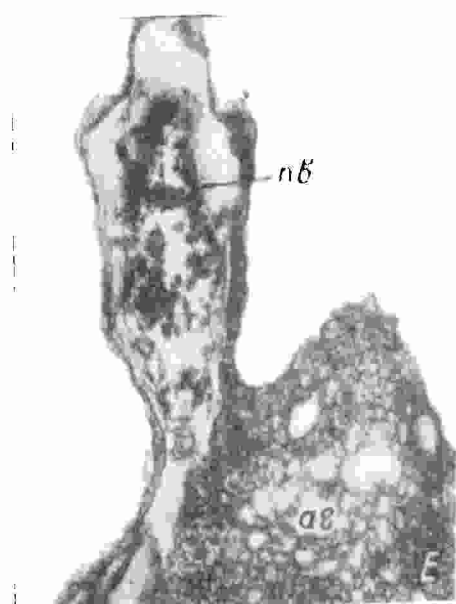
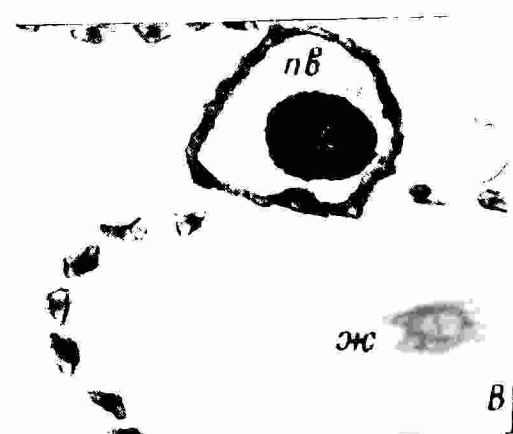
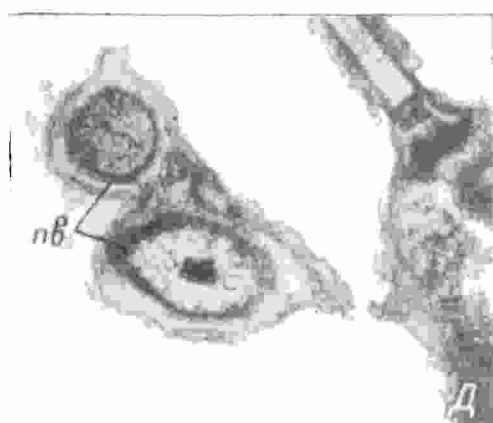
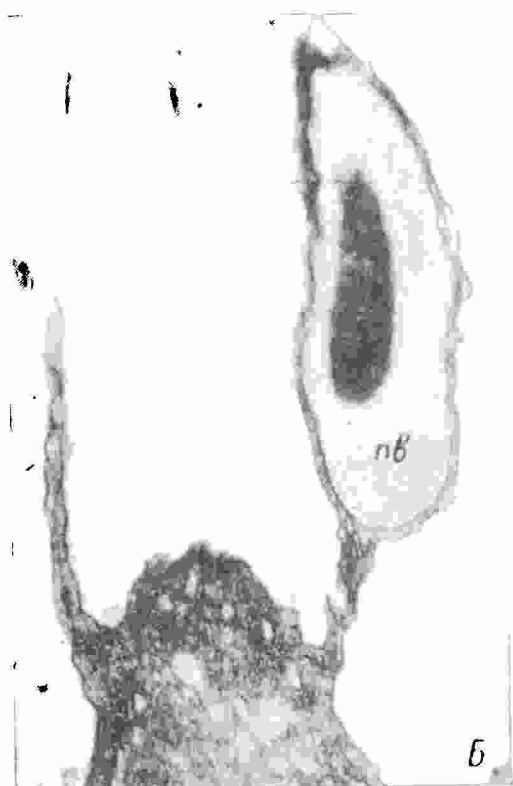


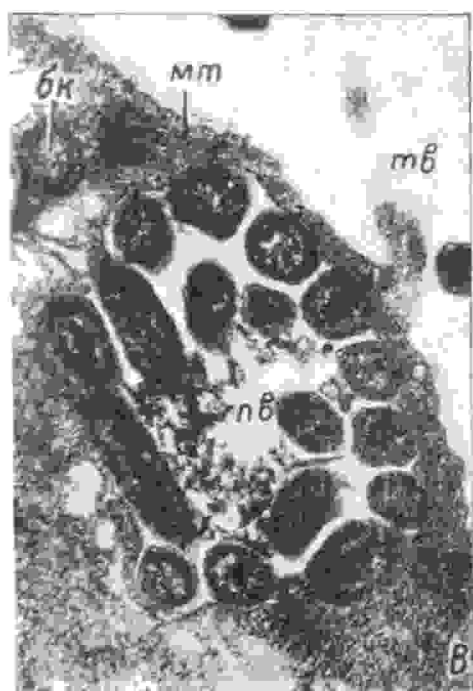
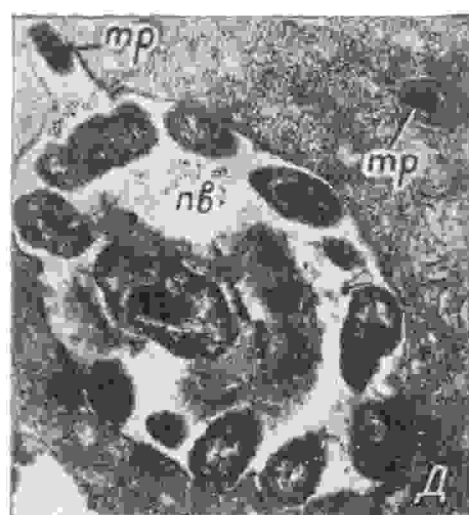
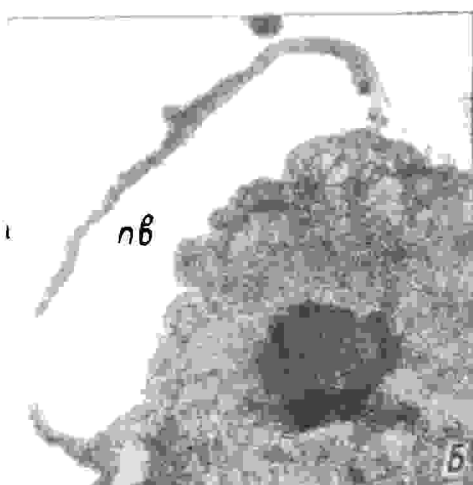
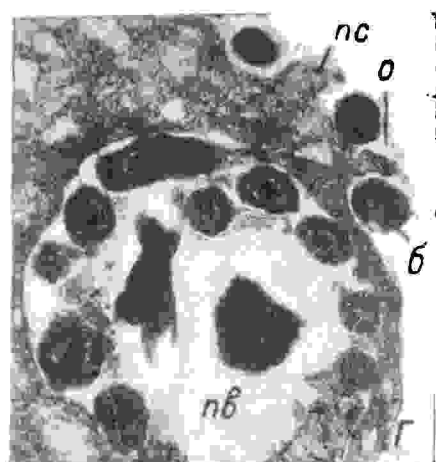
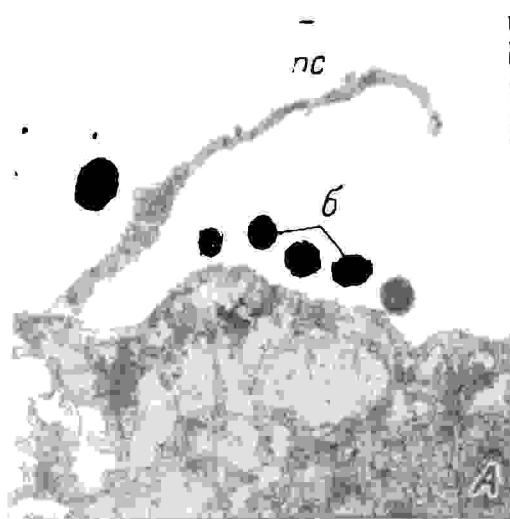












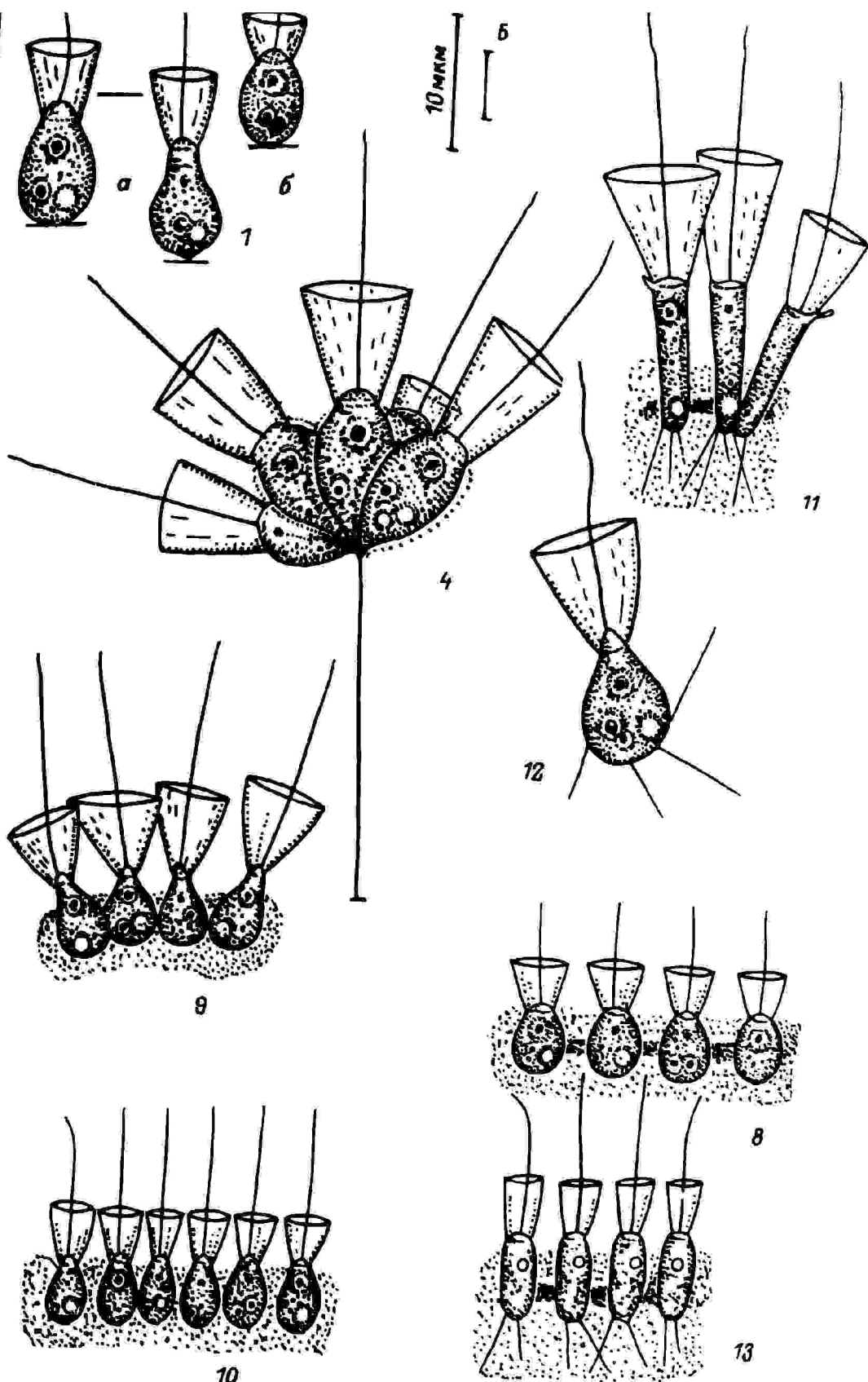


Таблица I

1a, 1b – *Monosiga ovata*; 2 – *M. fusiformis*; 3 – *M. angustata*; 4 – *Codonosiga botrytis*.
 5 – *C. furcata*; 6 – *Astrosiga radiata*; 7a, 7b – *Desmarella irregularis*; 7b – вид колонии

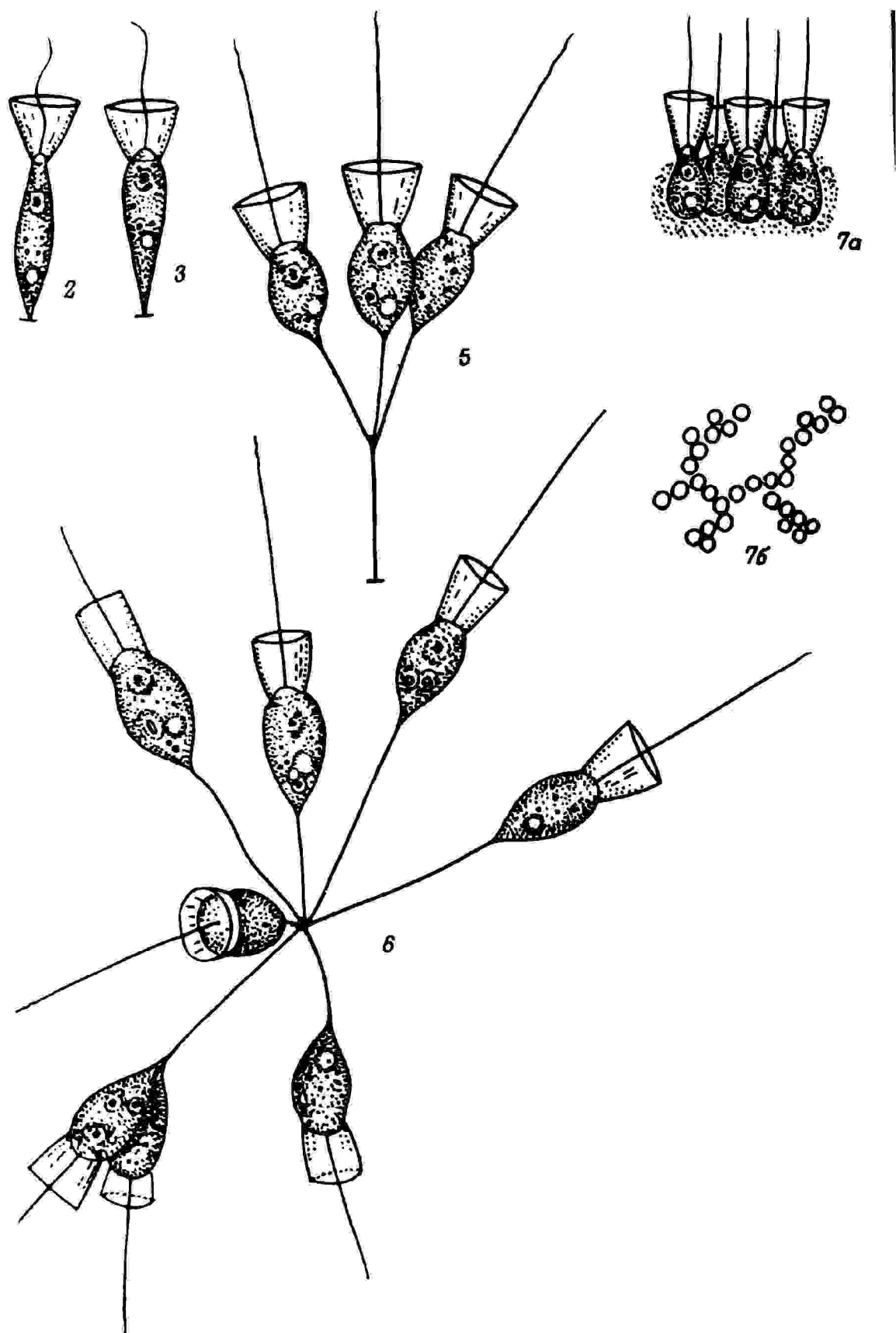


Таблица 1 (продолжение)

D. irregularis сверху; 8 - *D. sphaeroidea*; 9 - *D. pyriformis*; 10 - *D. moniliformis*; 11 - *Kentrosiga cylindrica*; 12 - *K. setifera*; 13 - *K. skujae*. Размер рисунков 1-10, 13 соответствует масштабу А, рисунков 11, 12 - масштабу Б.

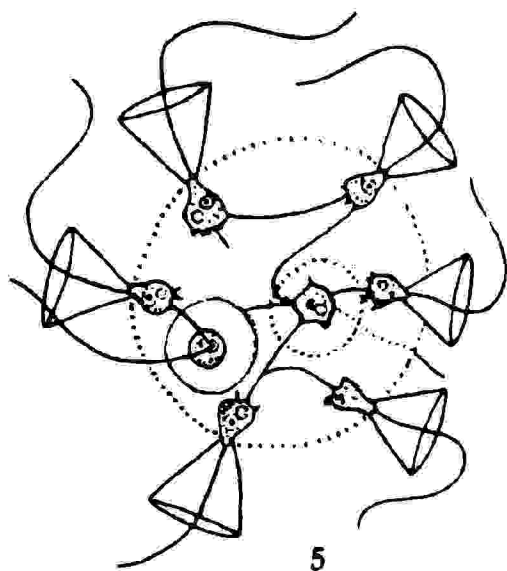
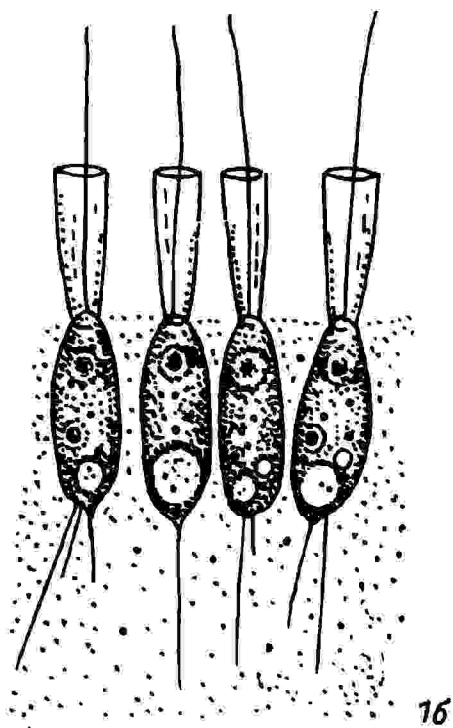
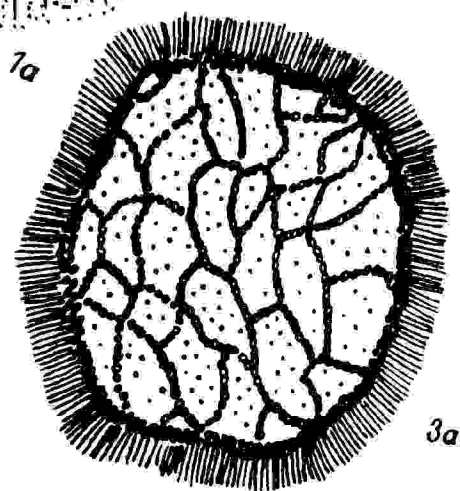
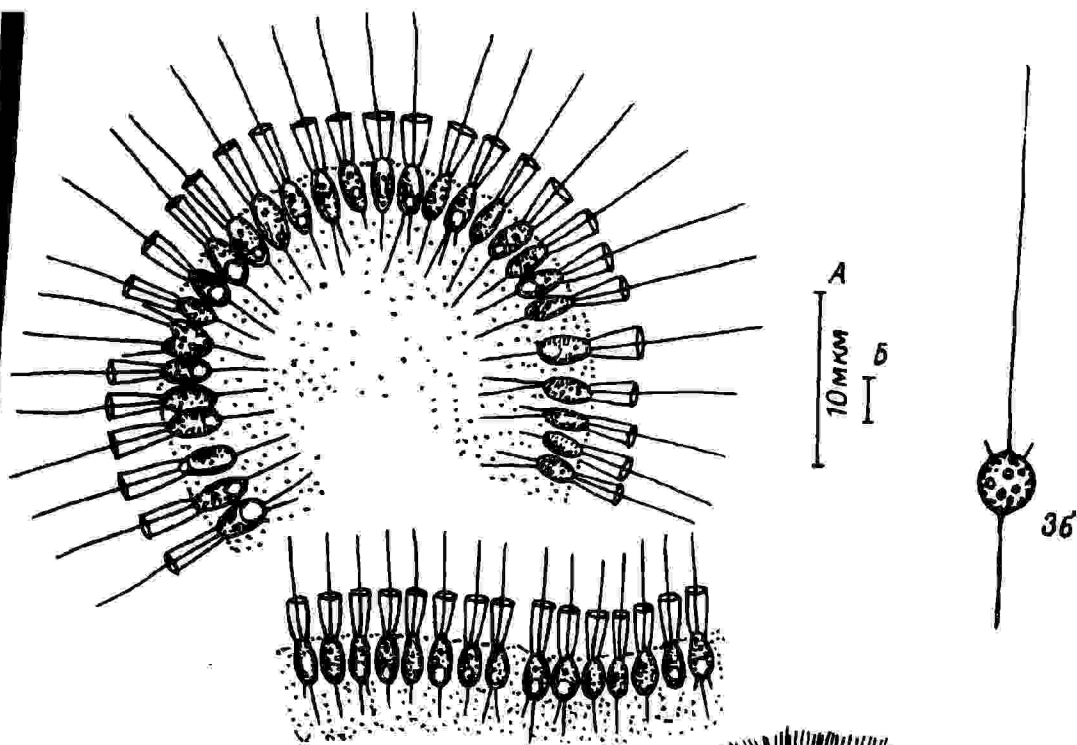
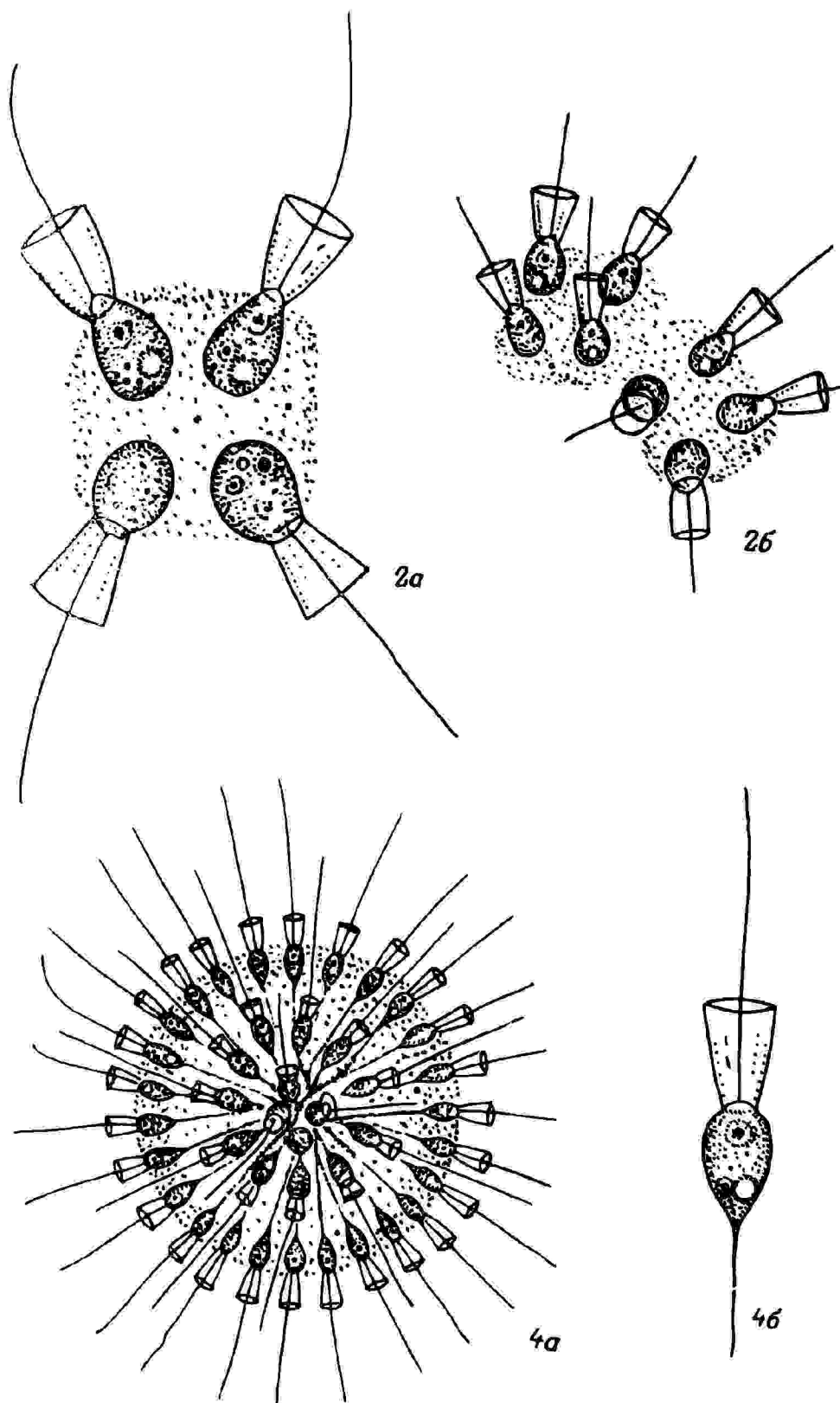


Таблица II

1a, 16 – *Kentrosiga thienemanni*; 2a, 26 – *Protospongia haeckeli*; 3a, 36 – *Sphaeroeca globo-sa* (Wawrik, 1956); 4a, 46 – *Sph. volvox*; 5 – *Sph. lackeyi* (по: Lackey, 1939). Размеры



Т а б л и ц а II (продолжение)

рисунков 1б, 2а, 4б соответствуют масштабу А; рисунков 1а, 2б, 3б и 5 — масштабу Б.

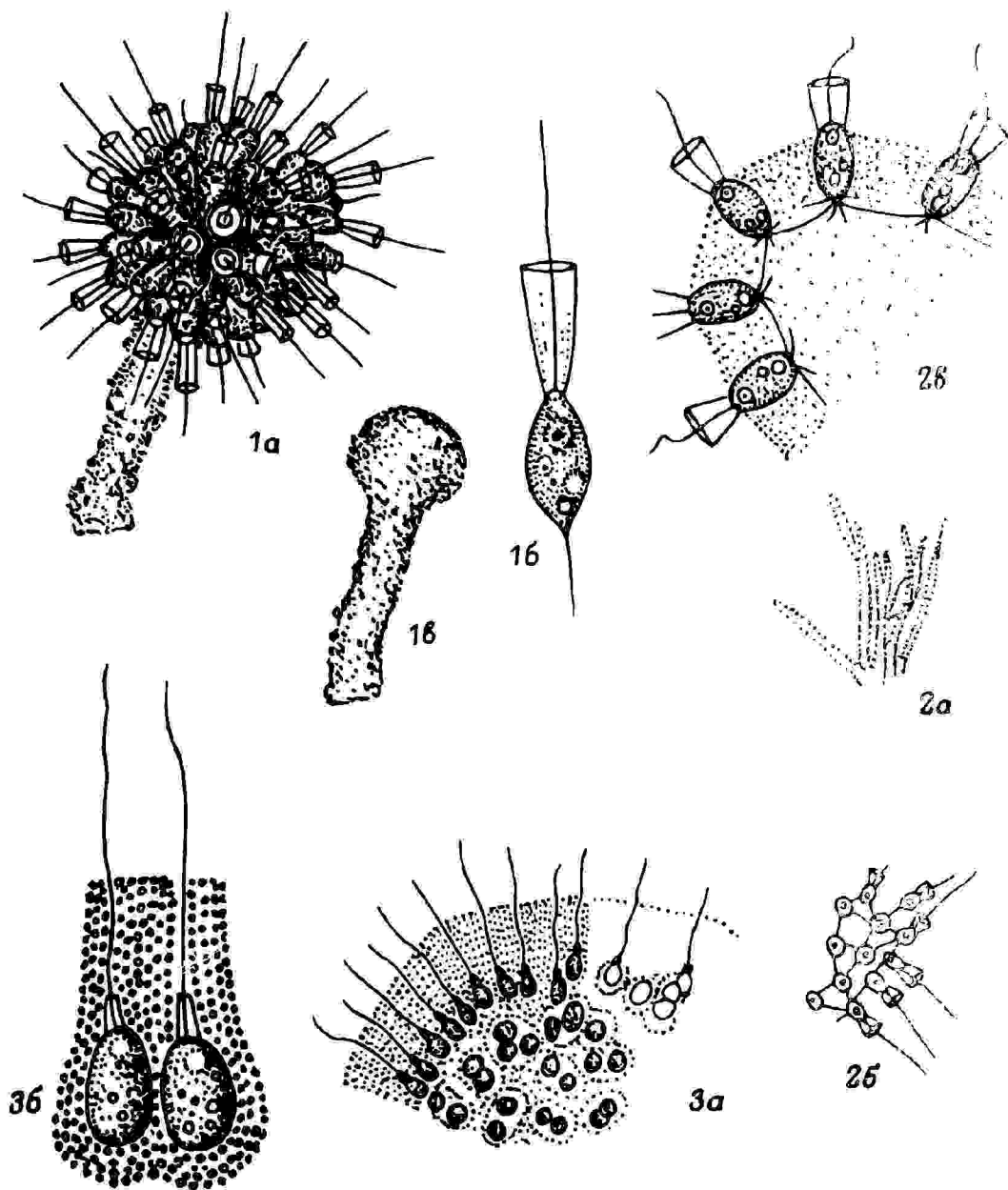


Таблица III

1a–1c – *Sphaerodendron mirabilis*: 1a – общий вид колонии, 1б – отдельная клетка; 1c – пустой студенистый стебелек; 2a–2c – *Cladospongia elegans* (по: Bourrelly, 1968): 2a – общий вид колонии, 2б, 2в – фрагменты колонии при разном увеличении; 3a, 3б – *Phalansterium consociatum*: 3a – фрагмент колонии, 3б – 2 клетки при большем увеличении (по: Bourrelly, 1968); 4 – *Ph. digitatum* (по: Lemmermann, 1914); 5a – *Diplosia socialis*; 5б – *D. socialis* var. *longicollis*; 6 – *D. francei* (по: Lemmermann, 1914); 7 – *Codonogopsis robini* (по: Skuja, 1956); 8 – *C. socialis* (по: Lemmermann, 1914); 9 – *Calpingoeca serpettei* (по: Bourrelly, 1968); 10 – *S. convolvulus* (по: Skuja, 1939); 11 – *S. oblonga*; 12 – *S. gracilis*; 13 – *S. clarki*; 14 – *S. balatonis* (по: Lemmermann, 1914); 15 – *S. ringens*.
Размер рис. 4 соответствует масштабу А.

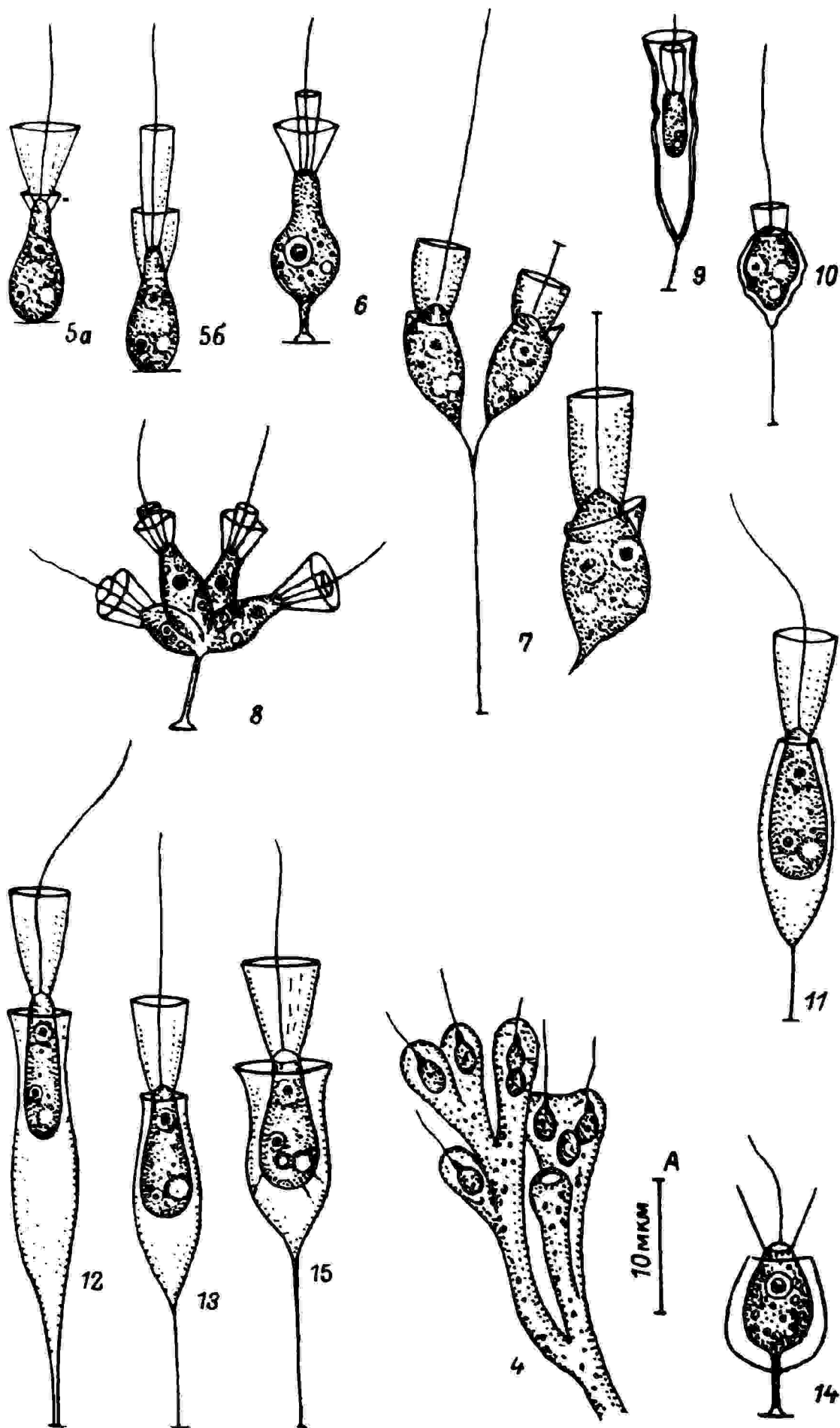


Таблица III (продолжение)

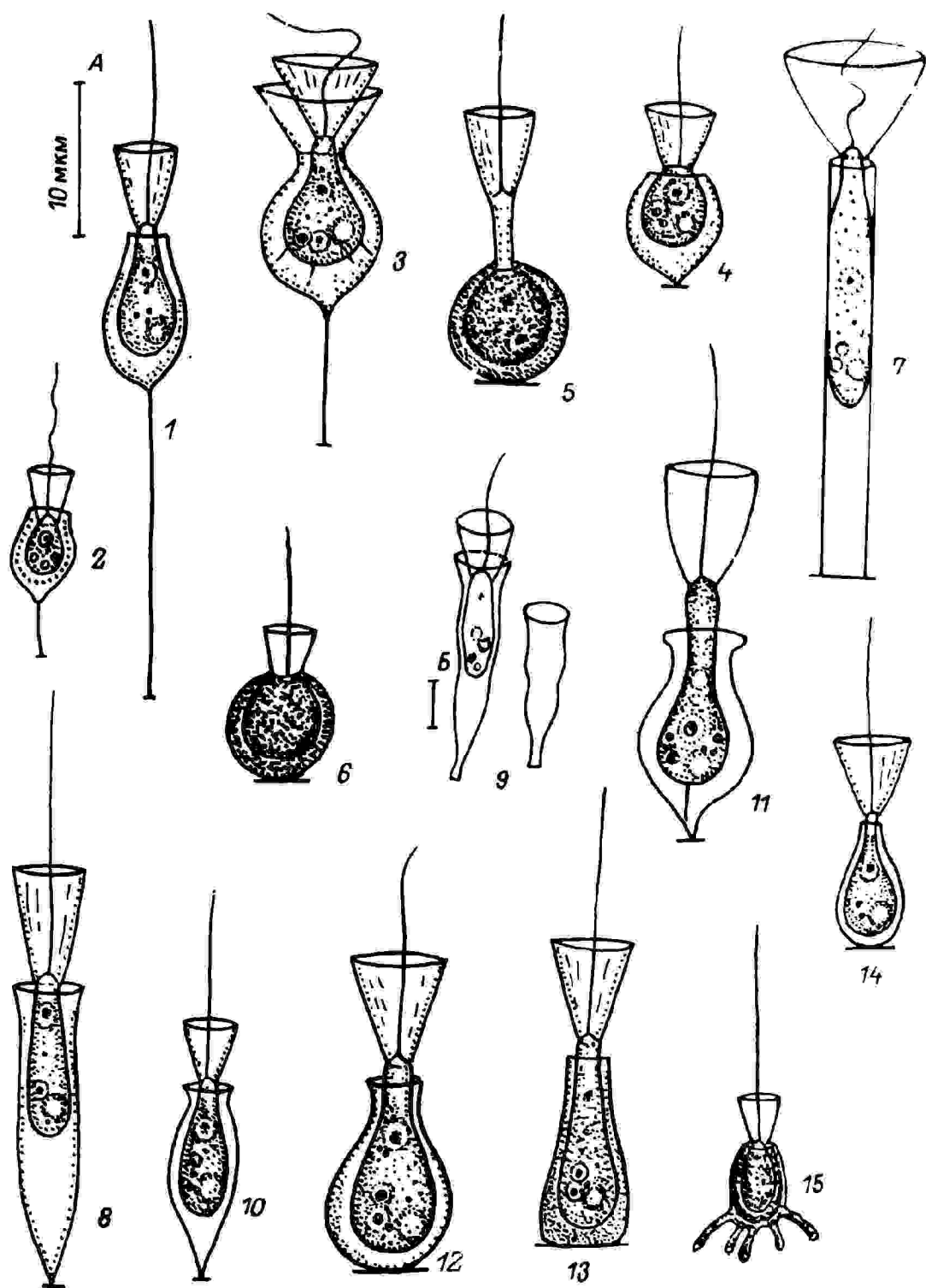


Таблица IV

1 — *Salpingoeca urceolata*; 2 — *S. convallaria* (по: Lemmermann, 1914); 3 — *S. megachelia*,
 4 — *S. pixidium*; 5 — *S. globulosa*; 6 — *S. minor*; 7 — *S. cylindrica* (по: Starmach, 1968); 8 —
S. vaginicola; 9 — *S. lefevrei* (по: Starmach, 1968); 10 — *S. amphora*; 11 — *S. napiformis* (по:
 Lemmermann, 1914); 12 — *S. amphoridium*; 13 — *S. brunea*; 14 — *S. minuta*; 15 — *S. urnula*
 (по: Skuja, 1956); 16 — *S. massarti* (по: Saedeleer, 1927); 17 — *S. schilleri*; 18 — *Lagenoeca*
poculiformis (по: Schiller, 1953); 19 — *L. globulosa* (по: Lemmermann, 1914); 20 — *L. ovata*
 (по: Lemmermann, 1914); 21 — *L. obovata* (по: Lemmermann, 1914); 22 — *L. pacaudi* (по:

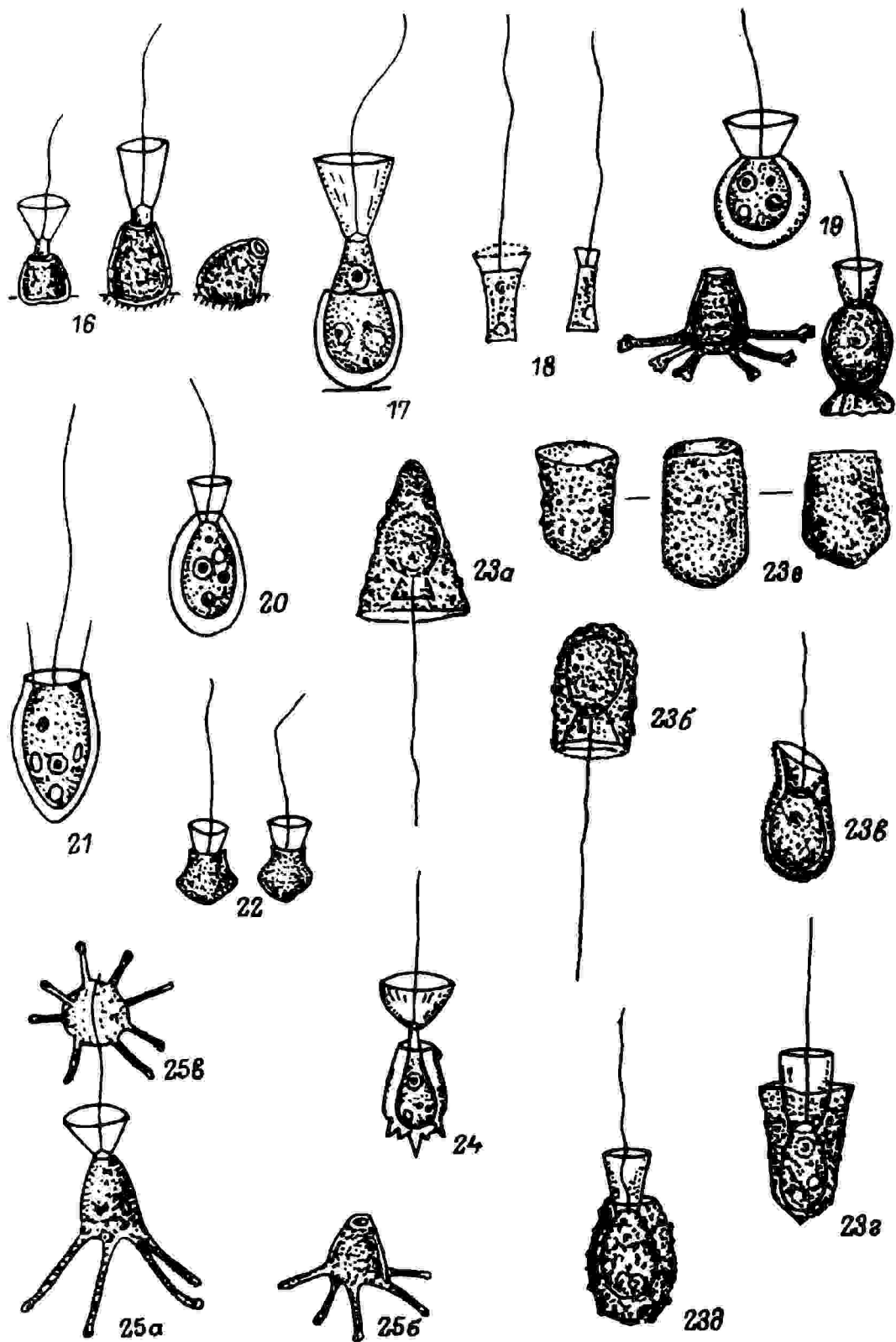


Таблица IV (продолжение)

Bourrelly, 1968); 23a–23e – *L. variabilis* (по: Skuja, 1956); 24 – *L. cuspidata* (по: Lemmermann, 1914); 25a–25e – *L. ruttneri* (по: Bourrelly, 1968); 25б – пустой домик, 25в – вид домика снизу.

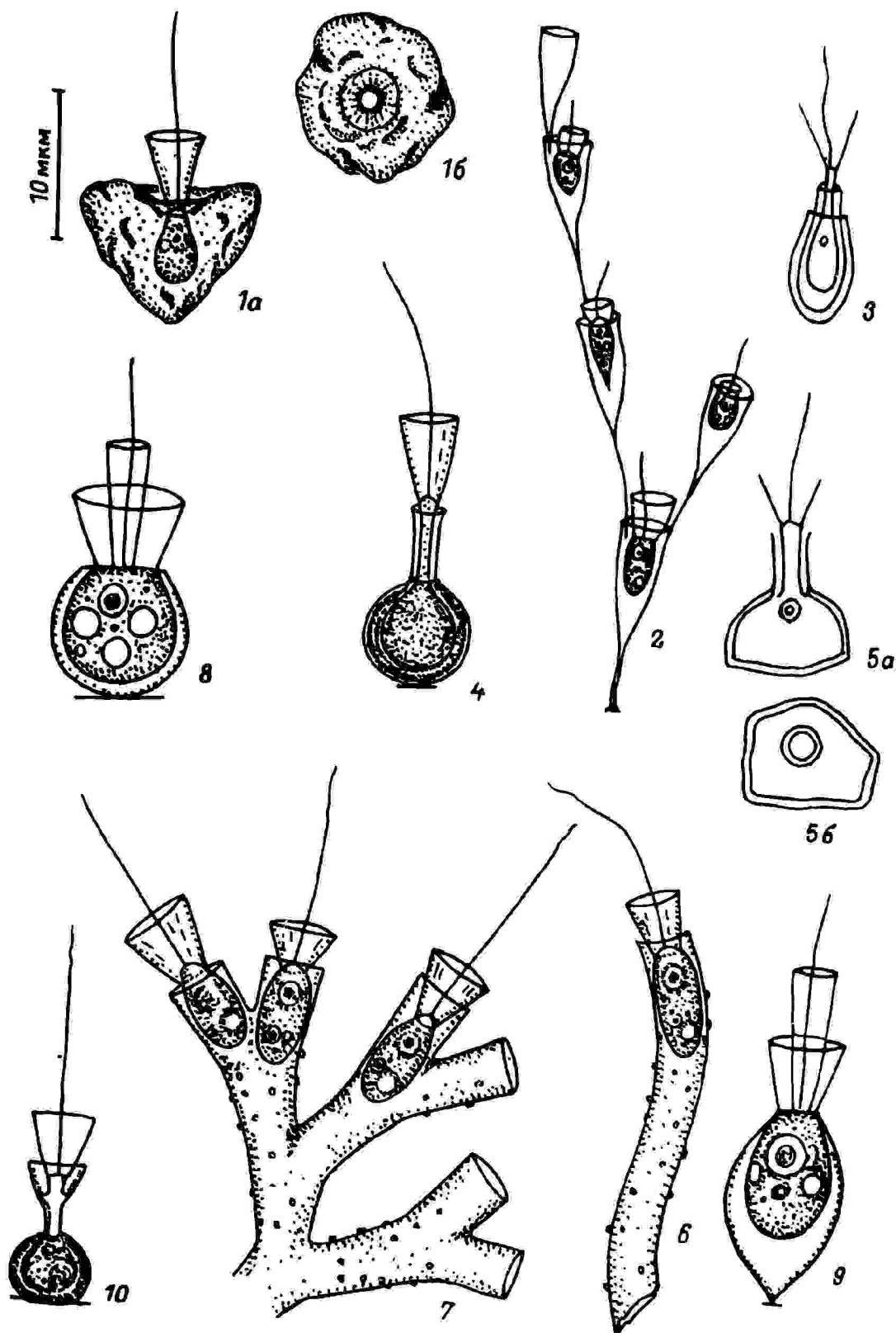


Таблица V

1a, 1b – *Lagenoeca torulosa*: 1b – вид домика сверху; 2 – *Polyoeca dichotoma* (по: Dinkerly, 1910); 3 – *Diploeca placita* (по: Ellis, 1930); 4 – *D. flava*; 5a, 5b – *D. angulosa* (по: Saedeleer, 1927): 5b – вид домика сверху; 6 – *Aulomonas purdyi*; 7 – *Stelexomonas dichotomata*; 8 – *Diplosigopsis franci* (по: Lemmermann, 1914); 9 – *D. entzi* (по: Francé, 1897); 10 – *D. siderotheca* (по: Skuja, 1948).

- Болохонцев Е. Н. Ежегодник волжской биологической станции Саратовского общества естествоиспытателей и любителей естествознания. Саратов, 1903, вып. 1. 201 с.
- Болохонцев Е. Н. Ботанико-биологические исследования Ладожского озера. — В кн.: Ладожское озеро как источник водоснабжения г. С.-Петербурга. СПб., 1911, с. 171—585.
- Воробьев И. А., Ченцов Ю. С. Ультраструктура центросомы в клетках кроветворной ткани аксолотля. — Цитология, 1977, т. 19, № 6, с. 598—603.
- Горячева Н. В., Жуков Б. Ф. Зоофлагеллаты соляных озер. — В кн.: Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Киев, 1976, с. 39—40.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Л., 1954. 367 с.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. 558 с.
- Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протозоология. М.; Л., 1962. 591 с.
- Жизнь растений. Т. 3. Водоросли и лишайники / Голлербах М. М. (ред.). М., 1977. 487 с.
- Жуков Б. Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, вып. 6, с. 82—92.
- Жуков Б. Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне р. Волги и ее водохранилищ. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974а, вып. 29, с. 28—31.
- Жуков Б. Ф. О систематике зоофлагеллат (Zoomastigophorea Calkins, Protozoa). — Зоол. журн., 1974б, т. 53, вып. 11, с. 1710—1712.
- Жуков Б. Ф. Зоофлагеллаты в планктоне волжских водохранилищ. — В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 91—101.
- Жуков Б. Ф. Бесцветные жгутиконосцы и инфузории. — В кн.: Ивановское водохранилище и его жизнь. Л., 1978а, с. 158—173.
- Жуков Б. Ф. Система воротничковых жгутиконосцев (Choanoflagellida Kent, Protozoa). — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978б, с. 104—112.
- (Жуков Б. Ф.) Zhukov B. F. Class Mastigophora. — In: The River Volga and its life. Hague; Boston; London, 1979, vol. 3, p. 405—407.
- Жуков Б. Ф. Ультраструктура клетки и некоторые вопросы систематики свободноживущих зоофлагеллат. — Зоол. журн., 1981а, т. 60, вып. 3, с. 341—347.
- Жуков Б. Ф. Воротничковые жгутиконосцы внутренних водоемов. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981б, вып. 51, с. 15—19.
- Жуков Б. Ф. К фауне зоофлагеллат Японского моря. — Биология моря, 1983, вып. 1, с. 57—58.
- Жуков Б. Ф., Мильников А. П. Фауна зоофлагеллат очистных сооружений. — В кн.: Простейшие активного ила. Л., 1983, с. 27—42.
- Жуков Б. Ф., Мильников А. П., Моисеев Е. В. Новые и редкие виды зоофлагеллат в бассейне р. Волги. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с. 113—127.
- Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л., 1976. 411 с.
- Зыков В. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии. М., 1903. 148 с.

- Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., 1968. 287 с.
- Иванов А. В. Новое подтверждение теории И. И. Мечникова о происхождении многоклеточных животных. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1976, т. 70, № 3, с. 53–57.
- Калкинс Г. Н. Протозоология. М., 1912. 310 с.
- Карпов С. А. Изменчивость *Monosiga ovata* (Choanoflagellida, Monosigidae) в культуре. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 2, с. 296–299.
- Карпов С. А. Ультратонкое строение воротничкового жгутиконосца *Sphaeroeca volvox*. — Цитология, 1981а, т. 23, № 9, с. 991–996.
- Карпов С. А. Особенности развития культуры *Codonosiga botrytis* (Ehr.) Stein (Choanoflagellida, Protozoa). — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981б, вып. 52, с. 19–23.
- Карпов С. А. Ультраструктура пресноводного воротничкового жгутиконосца *Monosiga ovata*. — Цитология, 1982а, т. 24, № 4, с. 400–404.
- Карпов С. А. Биология и ультраструктура воротничковых жгутиконосцев (сем. Monosigidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982б. 21 с.
- Карпов С. А. Ультратонкое строение *Kentrosiga thienemanni* (Choanoflagellida). — В кн.: Современные проблемы протозоологии. Вильнюс, 1982в, с. 159.
- Карпов С. А., Жгарев Н. А. Биология колониального жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* Laut. (Choanoflagellida, Monosigidae). — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 7, с. 1090–1094.
- Киселев И. А. Фитопланктон прудов Рыбхозшемайного питомника. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1959а, т. 26, с. 220–249.
- Киселев И. А. Обзор фитопланктона рыбоводных прудов Латвийской ССР. — В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов ЛатвССР. Рига, 1959б, вып. 3, с. 359–367.
- Коршиков А. А. Протистологические заметки. III. — Русский архив протистологии, 1926, т. 5, № 3–4, с. 259–261.
- Крылов М. В., Добровольский А. А., Исси И. В., Михалевич В. И., Подлипаев С. А., Решетняк В. В., Серавин Л. Н., Старобогатов Я. И., Шульман С. С., Янковский А. В. Новые представления о системе одноклеточных животных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 94, с. 122–132.
- Кутикова Л. А., Старобогатов Я. И. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л., 1977. 510 с.
- Полянский Ю. И. Морфо-физиологические закономерности эволюции на клеточном уровне организации (к проблеме „Эволюция эволюции”). — В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 37–42.
- Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Спорные вопросы построения системы простейших. — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 11, с. 1601–1609.
- Серавин Л. Н. Макросистема жгутиконосцев. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 94, с. 4–22.
- (Скворцов Б. Н., Митзуо Н.) Skvorzov B. N., Mitsuzo N. On species of genus *Monosiga* S. Kent (Craspedomonadaceae, Protomastiginae) from Japan, South Africa, Sweden and Brasil. 2. — Sci. Repts Nügata Univ., 1972а, (D), N 9, p. 45–48.
- (Скворцов Б. Н., Митзуо Н.) Skvorzov B. N., Mitsuzo N. On colourless flagellata of genus *Monosiga* S. Kent (Craspedomonadaceae, Protomastiginae) from Brasil, Australia and Hong Kong. — Sci. Repts Nügata Univ., 1972б, (D), N 9, p. 37–43.
- Снегиревская Е. С., Комиссарчик Я. Ю. Ультраструктура специализированных межклеточных контактов. — Цитология, 1980, т. 22, № 9, с. 1011–1036.
- Тахтаджан А. Л. Четыре царства органического мира. — Природа, 1973, № 2, с. 22–32.
- Ченцов Ю. С. Общая цитология. М., 1978. 344 с.
- (Шевяков В.) Schewiakoff W. Über die Geographische verbreitung des Süßwasser-Protozoen. — Mem. Acad. imper. Sci., 1893, ser. 7, vol. 41, N 8, p. 1–201.
- Afzelius B. A. Flimmer-flagellum of the sponge. — Nature (Lond.), 1961, vol. 191, N 4795, p. 1318–1319.
- Allen R. D. Cytoskeletal ultrastructure and motility of cells. — Canad. J. Bot., 1980, vol. 58, N 7, p. 745–749.

- Barr D. J. S. The phylogenetic and taxonomic implications of flagellar rootlet morphology among zoosporic fungi. — *BioSystems*, 1981, vol. 14, p. 359–370.
- Boucaud-Camou E. Les choanoflagelles des cotes de la Manche. I. Systematique. — *Bull. Linn. Normandie*, 1967, vol. 7, N 10, p. 191–209.
- Bouck G. B. Architecture and assembly of mastigonemes. — *Adv. Cell Molec. Biol.*, 1972, vol. 2, p. 237–271.
- Bourrelly P. Notes sur les Flagelles incolores. — *Arch. Zool. exp. gen.*, 1951, vol. 88, p. 73–84.
- Bourrelly P. Une nouvelle espece de *Lagenoecca*: *L. ruttneri*. — *Schweiz. Ztschr. Hydrologie*, 1952, vol. 14, f. 2, p. 462–464.
- Bourrelly P. Une nouvelle espece de *Lagenoecca*: *L. pacaudi*. — *Trav. ass. intern. limnol. theor. appl.* 12, Cambridge, 1953, p. 1–275.
- Bourrelly P. Recherches sur les Chrysophycees. — *Rev. algol., Memoire*, 1957, N 1, p. 1–142.
- Bourrelly P. Les Algues d'eau douce. T. II. Les Algues jaunes et brunes. Paris, 1968, p. 1–438.
- Brill B. Untersuchungen zur Ultrastructure der Choanocytes von *Ephydatia fluviatilis* L. — *Ztschr. Zellforsch. mikroskopische Anatomie*, 1973, Bd 144, S. 231–244.
- Buck K. Study of choanoflagellates (Acanthoecidae) from the Weddell Sea, including a description of *Diaphanoeca multiannulata* n. sp. — *J. Protozool.*, 1981, vol. 28, N 1, p. 47–54.
- Bütschli O. Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten und einiger verwandten Organismen. — *Ztschr. wiss. Zool.*, 1878, Bd 30, S. 205–281.
- Cienkowski L. Über Palmällaceen und einige Flagellaten. — *Arch. Mikrob., Anatomie*, 1870, Bd 6, S. 421–438.
- Corliss J. O. Systematics of the Phylum Protozoa. — In: *Chemical zoology*. New York; London, 1967, vol. 1, p. 1–8.
- Dangeard P. A. Etudes sur le developpement et la structure Müllery Bory. — *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3*, 1866, vol. 18, p. 1–300.
- Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London; New York, 1973, p. 1–261.
- Dodge J. D. Fine structure and phylogeny in the algae. — *Sci. Progr.*, 1974, vol. 61, N 242, p. 257–274.
- Dunkerly J. S. Notes on the Choanoflagellate genera *Salpingoecca* and *Polyoecca* with description of *Polyoecca dumosa* sp. n. — *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8*, 1910, vol. 5, p. 186–191.
- Ehrenberg D. Ch. G. Infusionsthierreichen als Wollkommene Organismen. Leipzig, 1838, S. 1–418.
- Ehrlich R. Ein Beitrag zur Frage von der Membran der Choanoflagellaten. — *Biol. Zbl.*, 1908, Bd 28, S. 117–120.
- Ellis W. N. Recent researches on the Choanoflagellata (Crespedomonadines). — *Ann. Soc. R. zool. Belg.*, 1930, vol. 60, p. 49–88.
- Fisch C. Untersuchungen über einige Flagellaten und Verwandte Organismen. — *Ztschr. wiss. Zool.*, 1885, Bd 42, S. 47–125.
- Fjerdingsstad E. J. Ultrastructure of the collar Choanoflagellate *Codonosiga botrytis* (Ehrbg). — *Ztschr. Zellforsch. mikroskopische Anatomie*, 1961a, Bd 54, S. 499–510.
- Fjerdingsstad E. J. The ultrastructure of Choanocyte collars in *Spongilla lacustris* (L.) — *Ztschr. Zellforsch. mikroskopische Anatomie*, 1961b, Bd 53, S. 645–657.
- Fott B. New Algae and Flagellata. — *Preslia*, 1953, vol. 25, p. 143–156.
- Fott B. Algenkunde. Jena, 1959, S. 1–482.
- France R. H. Über die Organisation der Choanoflagellaten. — *Zool. Anz.*, 1893, Bd 16, S. 44–46.
- France R. H. Der organismus der Crespedomonaden. Budapest, 1897, S. 1–248.
- Frenzel J. Über einige merkwürdige Protozoen Argentinien. — *Ztschr. wiss. Zool.*, 1892, Bd 53, S. 334–360.
- Fromental E. Etudes sur les microzoaires. Paris, 1874, p. 1–364.
- Gibbons I. R., Grimstone A. V. On Flagellar Structure in Certain Flagellates. — *J. Biophys., Biochem., Cytol.*, 1960, vol. 7, p. 697–713.
- Gold K., Pfister R. M., Liguori V. R. Axenic cultivation and electron microscopy of two species of choanoflagellida. — *J. Protozool.*, 1970, vol. 17, N 2, p. 210–212.

- Grassé P.P., Poisson P., Tuzet O. Zoologie. I. Invertébrés. Paris, 1961, p. 1-390.
- Grell K. G. Protozoology. Berlin; Heidelberg; New York, 1973, p. 1-554.
- Griessmann K. Über marine Flagellaten. - Arch. Protistenk., 1914, Bd 32, S. 1-78.
- Hargraver P.E. Choanoflagellates: Organisms on the Plant/Animal Borderline. Maritimes, 1976, vol. 20, N 34, p. 11-13.
- Hibberd D.J. Observations on the ultrastructure of the Choanoflagellate *Codonosiga botrytis* (Ehr.) Saville-Kent with special reference to the flagellar apparatus. J. Cell Sci., 1975, vol. 17, p. 191-219.
- Hibberd D.J. Ultrastructure of the colonial colourless zooflagellates *Phalansterium digitatum* Stein (Phalansteriidae ord. nov.) and *Spongomonas uvella* Stein (Spongomonadida ord. nov.). - Protistologica, 1983, vol. 19, N 4, p. 523-535.
- Hilliard D. K. Notes on the Occurrence and Taxonomy of some planctonic Chrysophytes in an Alaskan Lake. - Arch. Protistenk., 1971, Bd 113, S. 98-112.
- Hollande A. Ordre des choanoflagelles ou Craspedomonadines. - In: Traite de Zoologie, 1952, vol. 1 (1), p. 579-598.
- Honigberg B.M., Balamuth W., Bovee E. C., Corliss J. O., Goidies M., Hall R. P., Kudo R. R., Levine N. D., Loeblich A. R., Weiser J. J., Wenrich D. H. A Revised Classification of the Phylum Protozoa. - J. Protozool., 1964, vol. 11, N 1, p. 7-20.
- Iyengar M. O. P., Ramanathan K. Cladospongia, a new member of the Craspedomonadaceae from new Madras. - J. Indian Bot. Soc., 1940, vol. 19, N 5-6, p. 241-245.
- Jahn T. L., Bovee E. C. Protoplasmic movements and locomotion of Protozoa. - In: Biochemistry and Physiology of Protozoa. New York; London, 1964, vol. 3, p. 61-119.
- James-Clark H. On the structure and habits of *Anthophysa Mulleri* Bory, one of the Sedentary monadiform Protozoa. - Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3, 1866, vol. 18, p. 429-436.
- James-Clark H. On the Spongiae ciliatae as Infusoria flagellatae. - Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 1, 1868, vol. 4, p. 133-320.
- Jane F. W. Methods for collection and examination of fresh-water algae. - J. Quekett Micro Club, 1942, vol. 4, N 1, p. 1-217.
- Kent S. A manual of the Infusoria. London, 1880-1882, p. 1-701.
- Kudo R. R. Protozoology. London, 1966, p. 1-512.
- Lackey I. B. Notes on plancton Flagellates from the Scioto River. - Llogdia, 1939, vol. 2, p. 128-149.
- Lackey I. B. Some New Flagellates from the Woods Hole Area. - Ann. Midland Naturalist, 1940, vol. 23, p. 463-471.
- Lackey I. B. Two new flagellate Protozoa from the Tennessee River. - Trans. Amer. Microsc. Soc., 1942, vol. 61, N 1, p. 36-39.
- Lackey I. B. Morphology and biology of a species of Protospongia. - Trans. Amer. Microsc. Soc., 1959, vol. 78, N 2, p. 202-206.
- Lackey I. B., Lackey E. W. Microscope algae and protozoa in the Waters near Plymouth in august 1962. - J. marine Biol. Ass. U. K., 1963, vol. 43, N 3, p. 797-805.
- Lapage G. Note on the Choanoflagellate, *Codonosiga botrytis* Ehrbg. - Q. J. microsc. Sci., 1925, vol. 69, p. 471-508.
- Lauterborn R. Über die Winterfauna einiger Gewässer der Oberrheinebene. Mit Beschreibungen neuer Protozoen. - Biol. Zbl., 1894, Bd 14, S. 390-398.
- Lauterborn R. Protozoen-Studien. IV. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. - In: Habilitationsschrift. Univ. Heidelberg. Ludwigschafen an Rhein, 1898, S. 1-37.
- Laval M. Ultrastructure et mode de nutrition de choanoflagelle *Salpingoeca pelagica* sp. nov. comparaison avec les choanocytes des spongiaires. - Protistologica, 1971, vol. 7, N 3, p. 325-336.
- Leadbeater B. S. C. Fine structure observation on some marine choanoflagellates from the coast of Norway. - J. Marine Biol. Ass. U. K., 1972a, vol. 52, N 1, p. 67-79.
- Leadbeater B. S. C. Identification, by means of electron microscopy, of flagellate nanoplankton from the coast of Norway. - Sarsia, 1972b, vol. 49, p. 107-124.
- Leadbeater B. S. C. Ultrastructural observations on some marine choanoflagellates from the coast of Denmark. - Brit. phycol. J., 1972c, vol. 7, p. 195-211.
- Leadbeater B. S. C. External morphology of some Choanoflagellates from the coast of Yugoslavia. - Arch. Protistenk., 1973, Bd 115, S. 234-252.

- Leadbeater B. S. C. Ultrastructural observations on nanoplankton collected from the coast of Yugoslavia and the Bay of Algiers. — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1974a, vol. 54, N 1, p. 179–196.
- Leadbeater B. S. C. A microscopical study of the marine Choanoflagellate *Savillea micropora* (Norris) comb. nov., and preliminary observations on lorica development in *S. micropora* and *Stephanoeca diplocostata* Ellis. — Protoplasma, 1974b, vol. 83, p. 111–129.
- Leadbeater B. S. C. Observations on the life-history and ultrastructure of the marine Choanoflagellate *Choanoeca perplexa* Ellis. — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1977, vol. 57, p. 285–301.
- Leadbeater B. S. C. Renaming of *Salpingoeca sensu* Grøntved. — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1978, vol. 58, N 2, p. 511–515.
- Leadbeater B. S. C. Four new species of loricate choanoflagellates from South Brittany, France. — Canad. biol. mar., 1980, vol. 21, N 3, p. 345–353.
- Leadbeater B. S. C. Life-history and ultrastructure of a new marine species of *Proterospongia* (Choanoflagellida). — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1983a, vol. 63, p. 135–160.
- Leadbeater B. S. C. Distribution and chemistry of microfilaments in choanoflagellates, with special reference to the collar and other tentacle systems. — Protistologica, 1983b, T. 19, fasc. 2, p. 157–166.
- Leadbeater B. S. C., Manton I. Preliminary observations on the chemistry and biology of the lorica in a collared flagellate (*Stephanoeca diplocostata* Ellis). — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1974, vol. 54, N 2, p. 269–276.
- Leadbeater B. S. C., Morton C. A light and electron microscopy study of the choanoflagellates *Acanthoeca spectabilis* Ellis and *A. brevipoda* Ellis. — Arch. Microbiol., 1974a, vol. 95, N 4, p. 279–292.
- Leadbeater B. S. C., Morton C. A microscopical study of a marine species of *Codosiga* J-Clark (Choanoflagellata) with special reference on the ingestion of bacteria. — Biol. J. Linn. Soc., 1974b, vol. 6, N 4, p. 337–347.
- Lemmermann E. Das Plankton schwedischer Gewässer. — Ark. bot., 1903, Bd. 2, N 2, s. 1–2095.
- Lemmermann E. Algen 1: (Schizophyceen, Flagellaten, Peridineen). Leipzig, 1910, S. 1–712.
- Lemmermann E. Flagellatae 1. — In: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena, 1914, H. 1, S. 1–1925.
- Levin N. D., Corliss J. O., Cox E. G., Deroux G., Grain J., Honigberg B. M., Leedale G. F., Loeblich A. R., Lom J., Lynn D., Merinfeld E. G., Page F. C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallace F. G. A newly revised classification of the Protozoa. — J. Protozool., 1980, vol. 27, N 1, p. 37–58.
- Lyons K. M. Evolutionary implications of collar cell ectoderm in a coral planula. — Nature (London), 1973, vol. 245, p. 50–51.
- Manton I., Leadbeater B. S. C. Some critical qualitative details of lorica construction in the type species of *Calliakantha* Leadbeater (Choanoflagellata). — Proc. Roy. Soc. (London), Ser. B, 1978, vol. 203, p. 49–57.
- Manton I., Oates K. Further observations on *Calliakantha* Leadbeater (Choanoflagellata), with special reference to *C. simplex* sp. nov. from many parts of the World. — Proc. Roy. Soc. (London), Ser. B, 1979, vol. 204, N 1156, p. 287–300.
- Manton I., Sutherland J., Leadbeater B. S. C. Four new species of Choanoflagellates from Arctic Canada. — Proc. Roy. Soc. (London), Ser. B, 1975, vol. 189, N 1094, p. 15–27.
- Manton I., Sutherland J., Leadbeater B. S. C. Further observations on the fine structure of marine collared flagellates (Choanoflagellata) from arctic Canada and west Greenland: species of *Parvicorbicula* and *Pleurasiga*. — Canad. J. Bot., 1976, vol. 54, p. 1932–1955.
- Maskell W. N. On the fresh-water infusoria of the Wellington District. — Trans. Proc. of the New Zealand Institute, 1886, vol. 19, p. 49–61.
- Moestrup Ø. Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fucophyceae), Euglenophyceae and Reckertia. — Phycologia, 1982, vol. 24, p. 427–528.

- Norrevang A., Wingstrand K.G. On the occurrence and structure of choanocyt-like cells on some echinoderms. — Acta Zool. (Stockholm), 1970, vol. 51, N 3, p. 249–270.
- Norris R.E. Neustonic marine Craspedomonadales (Choanoflagellates) from Washington and California. — J. Protozool., 1965, vol. 12, N 4, p. 589–602.
- Oxley F. On „*Protospongia pedicellata*” a new compound infusorian. — Trans. Roy. Micr. Soc., 1884, vol. 2, p. 530–532.
- Parke M., Dixon P.S. Check-list of British marine algae-second revision. — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1968, vol. 48, p. 783–832.
- Parke M., Leadbeater B.S.C. Check-list of British marine Choanoflagellida — second revision. — J. Marine Biol. Ass. U. K., 1977, vol. 57, p. 1–6.
- Paulin I.I., Bussey I. Oral regeneration in the ciliate *Stentor coeruleus*: a scanning and transmission electron optical study. — J. Protozool., 1971, vol. 18, p. 201–213.
- Petersen J.B. Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten geisseln. — Bot. Tidsskr., 1929, Bd 40, S. 373–389.
- Petersen J.B., Hansen J.B. Electron microscopic observations on *Codonosiga botrytis* (Ehr.) James-Clark. — Bot. Tidsskr., 1954, Bd 51, S. 281–291.
- Pitelka D.R. Fibrillar systems in Protozoa. — In: Research in Protozoology, Oxford, 1969, vol. 3, p. 279–388.
- Pitelka D.R. Basal bodies and root structures. — In: Cilia and Flagella, London; New York, 1974, p. 437–469.
- Playfair G. Australian fresh-water flagellates. — Proc. Linn. Soc., 1921, vol. 46, p. 99–146.
- Reynolds N. Observations on *Salpingoeca spinifera* Thronsen and *S. minor* sp. nov. Craspedophyceae. — Br. Phycol. J., 1976, vol. 11, p. 13–17.
- Rieger R.M. Monociliated epidermal cells in Gastrotricha: significance for concepts of early metazoan evolution. — Z. Zool. Syst., Evolution, 1976, vol. 14, N 3, p. 198–226.
- Rodhe W. Environmental requirements of fresh-water plankton algae. — Symb. Bot. Upsal., 1948, vol. 10 (1), p. 1–49.
- Ruinen I. Notizen über Salzflagellaten. II. Über Verleitung der Salzflagellaten. — Arch. Protistenk., 1938, Bd 90, S. 210–258.
- Saedeleer H. de. Notes de Protistologie. I. Craspedomonadines. Material systematique. — Ann. Soc. roy. zool. (Belg.), 1927, vol. 58, p. 117–147.
- Saedeleer H. de. Notes de Protistologie. II. Craspedomonadines. Morphologie et physiologie. — Recueil Inst. Zool. Torley-Rousseau, 1929a, vol. 2, p. 241–287.
- Saedeleer H. de. Remarques relatives ou precedent travail de W. W. Ellis: „Recept Researches on the Choanoflagellata”. — Ann. Soc. roy. zool. (Belg.), 1929b, vol. 60, p. 89–95.
- Scagel R.F., Stein J.R. Marine Nannoplankton from a British Columbia Fjord. — Canad. J. Bot., 1961, vol. 39, p. 1205–1213.
- Schiller J. Über neue Craspedomonaden (Choanoflagellaten). — Arch. Hydrobiol., 1953, Bd 48, H. 2, S. 248–259.
- Schouteden H. Notes sur les Choanoflagellates. — Ann. Soc. Zool. malac. Belgique. 1908, vol. 18, N 43, p. 169–181.
- Senn G. Flagellata. — In: Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig, 1900, T. 1, S. 93–192.
- Skuja H. Beitrag zur Algenflora Lettlands. II. — Acta Horti Bot. Univ. Latviensis, 1939, vol. 11–12, p. 41–169.
- Skuja H. Taxonomic des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland Sweden. — Symb. Bot. Upsala, 1948, Bd 9, N 3, s. 1–386.
- Skuja H. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewässer. — Nov. Act. reg. Soc. Sc. Upsal. Ser. 4, 1956, vol. 16, N 3, p. 1–404.
- (Sládeček W.) Сладечек В. Методы биологического анализа вод. — В кн.: Унифицированные методы исследования качества вод. М., 1977. 227 с.
- Sleigh M.A. Flagellar movement of the sessile flagellates *Actinomonas*, *Codonosiga*, *Monas* and *Poteriodendron*. — Q. H. microsc. Sci., 1964, vol. 105, p. 405–414.
- Starmach K. Chrysophyta. I: Chrysophyceae-zlotowiciowce oraz wiciowce berbarwne-zooflagellata wilnozyjace. Warszawa, 1980, vol. 5, s. 1–775. (Flota Slodkowodna Polski; t. 5).

- Stein F. Der Organismus der Infusorienstrucke. Leipzig, 1878, S. 1-134.
- Stokes A. A preliminary contribution toward a history of the United States. - I. Thenton Nat. Hist. Soc., 1888, vol. 1, p. 1-365.
- Taylor F. J. R. Flagellate phylogeny: a study in conflicts. - J. Protozool., 1976, vol. 23, N 1, p. 13-40.
- Taylor F. J. R. Problems in the development of an explicit hypothetical phylogeny of the lower eucariotes. - BioSystems, 1978, vol. 10, N 1-2, p. 67-89.
- Thomsen H. A. Studies on marine choanoflagellates. I. Silicified choanoflagellates of the Isefiord (Denmark.). - Ophelia, 1973, vol. 12, N 1-2, p. 1-26.
- Thomsen H. A. Studies on the marine choanoflagellates. II. Fine structural observations on some silicified choanoflagellates from Isefiord (Denmark), including the description of two new species. - Norw. J. Bot., 1976, vol. 23, p. 33-51.
- Thomsen H. A. Electron microscopical observations of brackish-water nannoplankton from the Tvarminne area, SW coast of Finland. - Acta Bot. fenn., 1979, vol. 110, p. 11-37.
- Thronsdén J. *Salpingoeca spinifera* sp. nov., a new planktonic species of the Craspedophyceae recorded in the Arctic. - Br. Phycol. J., 1970a, vol. 5, p. 87-89.
- Thronsdén J. Marine planktonic Acanthoecaceans (Craspedophyceae) from arctic waters. - Nytt. Mag. Bot., 1970b, vol. 17, p. 103-111.
- Thronsdén J. Planktonic choanoflagellates from North Atlantic waters. - Sarsia, 1974, vol. 56, p. 95-122.
- Valkanov A. Beitrag zur Kenntnis der Protozoen des Schwarzen Meers. - Zool. Anzeiger., 1970, Bd 184, H. 3/4, S. 241-290.
- Vannroelen Ch., Vakaet L. The effect of the osmolazity of the beffer solution of the fixative on the visualization of microfilament bundles in the chick blastoderm. - J. Submicrosc. Cytol., 1981, vol. 13, N 1, p. 89-93.
- Warner F. D. Macromolecular organization of eucaryotic cilia and flagella. - Adv. Cell molec. Biol., 1972, vol. 2, p. 193-236.
- Wawrik F. Neue Planktonorganismen aus Waldviertel Fischteichen I. - Österr. Bot. Ztschr., 1956, Bd 103, N 2/3, S. 291-299.
- Wenyon C. M. Protozoology. London, 1926, vol. 1, p. 1-364.
- Wilson R. A. Fine structure studies on the micracidium of *Fasciola hepatica*. - J. Parasitol., 1969, vol. 55, p. 124-133.
- Wolfe J. Basal body fine structure and chemistry. - Adv. Cell molec. Biol., 1972, vol. 2, p. 151-192.
- Zacharias O. Forschungsberichte aus der Biologischen Station in Plon. Berlin, 1894, T. 2, S. 1-155.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	Стр 3
Глава 1. Положение хоанофлагеллат в системе простейших	5
Краткие сведения по истории изучения	5
Положение хоанофлагеллат в системе жгутиконосцев	6
Глава 2. Общая морфология и ультратонкое строение	12
Строение покровов клетки	14
Структура наружных выростов клетки	15
Строение жгутика и его базального комплекса	20
Основные типы организации корешковых систем жгутика	25
Строение внутренних органелл клетки	28
Единство плана строения хоанофлагеллат	29
Глава 3. Экология и распространение	31
Глава 4. Биология	34
Питание	34
Размножение	39
Основные жизненные формы	43
Глава 5. Пути формирования основных групп пресноводных хоанофлагеллат в процессе эволюции	50
Определитель воротничковых жгутиконосцев	56
Система хоанофлагеллат, принятая в определителе	56
Заключение	83
Список условных сокращений	85
Литература	114

CONTENTS

	Page
Introduction	3
Chapter 1. Position of the choanoflagellates in Protozoa	5
Brief history of the reseaches	5
Taxonomic position of the choanoflagellates in Mastigophora	6
Chapter 2. General morphology and ultrathin structure	12
Cell coverings	14
External projections of the cell	15
Flagellum and its basal apparatus	20
Main types of the flagellar rootlet system	25
Internal organells of the cell	28
Unity of the choanoflagellate general organisation	29
Chapter 3. Ecology and distribution	31
Chapter 4. Biology	34
Ingestion	34
Reproduction	39
Main living forms	43
Chapter 5. Evolutionary trends of the main groups of fresh-water choanoflagellates	50
A key to the choanoflagellates	56
Conclusion	83
List of abbreviations	85
References	114