

УДК 593.17

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОРГАНЕЛЛ У ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

И. В. Довгаль

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина.

Получено 4 ноября 1997

Происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий (Ciliophora). Довгаль И. В. — Рассмотрены различные формы временного и постоянного прикрепления у инфузорий, обитающих в условиях воздействия потока воды. Основными абиотическими факторами в таких случаях являются гидродинамические нагрузки, в процессе адаптации к которым сформировались разнообразные прикрепительные органеллы. Представители разных таксонов цилиат независимо переходили к прикрепленному образу жизни. При этом они подвергались воздействию сходного комплекса факторов и вырабатывали аналогичные приспособления. Соответственно, сходны и этапы эволюции прикрепительных органелл у инфузорий: 1) факультативное прикрепление (тигмотаксис); 2) секреция клейких веществ; 3) увеличение площади прикрепления; 4) подъем над субстратом — образование прикрепительных органелл (ножек и стебельков); 5) образование структур, защищающих зону соединения стебелька и зооида.
К л ю ч е в ы е с л о в а : инфузории, прикрепительные органеллы, эволюция.

The Origin and Evolution of the Adhesive Organelles in Infusoria (Ciliophora). Dovgal I. V. — The various forms of a temporary and constant attachment in infusoria that are living in conditions of influence of a water flow are considered. Basic abiotic factors in such cases are hydrodynamic loads and during adaptation to that the diverse adhesive organelles were generated. The representatives of the different ciliates taxa independently passed to an attached mode of life. Thus they were exposed to influence of a similar complex of the factors and developed similar adaptations. Accordingly the stages of the adhesive organelles evolution in infusoria are similar: 1) facultative attachment (thigmotaxis); 2) secretion of sticky substances; 3) increases of the attachment area; 4) rises above substrate — formation of the fixing organelles (pedicles and stalks); 5) formations of structures protecting a zone of stalk and bell connection.

Key words: infusoria, adhesive organelles, evolution.

Эволюционная тенденция к оседанию на субстрат достаточно хорошо проявляется у инфузорий. Морфологические адаптации к прикреплению у цилиат чрезвычайно разнообразны, в этом отношении они значительно превосходят других простейших. В нескольких классах цилиат имеются факультативно и облигатно прикрепленные формы, а некоторые группы (хонотрихи, перитрихи, суктории, пилисукториды) в основном включают сидячие виды. Как в пределах типа Ciliophora в целом, так и в отдельных таксонах можно проследить переход от временного прикрепления к сидячему образу жизни.

По классификации Э. Форэ-Фремье (1969) существуют 9 основных способов фиксации на субстрате у инфузорий: ресничный тигмотаксис, слизистая секреция, секреты скопулы, железистый секрет, микрожелезистый секрет (скопулоид сукторий), присоски, прикрепительные кольца, шипы и крючки, хоботки (щупальца) ринходид. Адаптации к прикрепленному образу жизни неоднократно обсуждались в литературе (Янковский, 1972; Довгаль и др., 1995; Faure-Fremiet, 1952; Haider, 1964; Matthes, 1974, 1982; Corliss, 1979 и др.). Однако происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий отдельно не рассматривались.

Способы прикрепления к субстрату у инфузорий

Тигмотаксис. Многие подвижные цилиаты (например, парамеции) способны останавливаться и временно прикрепляться к субстрату с помощью специально для этого не дифференцированных ресничек. У Thigmotrichida эта тен-

денция развивается путем формирования специализированных ресничек перед-неспинного участка тела. У бродяжек фолликулинид тигмотактильные реснички имеются на боковой стороне, у *Condilostoma* spp., стенторов и т. п. — на заднем участке тела.

Слизистая секреция. Некоторые цилиаты выделяют слизь, которая либо затвердевает в виде тонких прикрепительных нитей (*Sonderia* spp., *Nychoerithix* spp., *Maryna* spp., *Colpodopsis* spp., *Urocenrum* spp.), либо в виде слизистых капсул (*Stentor roeseli* Ehrenberg, 1838, *Stichotricha* spp.).

Циртофорины обладают довольно сложным секреторным аппаратом — подитом (рис. 1, 1), с помощью которого они могут прикрепляться к субстрату (по Э. Форэ-Фреме (1969) — железистым секретом).

Присоски. Некоторые цилиаты прикрепляются к твердым поверхностям с помощью особой зоны ресничек (короны). Ее строение усложняется у Licnophoridae в результате образования круговой присоски. Иной тип присоски обнаружен у представителей рода *Haptophrya* (Astomatida), а также перитрих, как будет указано ниже.

Пилисукториды, обитающие на конечностях ракообразных, прикрепляются к щетинкам и членикам конечностей хозяев непосредственно стенками цисты, в которой проходит большая часть их жизненного цикла (рис. 1, 2).

Прикрепительные органеллы перитрих. У некоторых перитрих прикрепление осуществляется непосредственно секретом скопулы — антапикального участка кинетосом. Однако у большинства видов скопулой секретуются ножки (стебельки) различного строения, обычно снабженные базодиском. Несократимые стебельки *Epistylis* spp., *Opercularia* spp. и т. п. состоят из пучков микротрубочек, расположенных вокруг ресничек скопулы и покрытых мембраной. Секреция происходит только в периферической зоне скопулы.

У ряда перитрих имеются сократимые стебельки. При этом в центральную часть стебелька проникает антапикальная часть клетки (Nakajima et al., 1986), в которой находится пучок из филаментов, называемый спазмонемой (мионемой) (рис. 1, 3). Этот пучок по всей длине пронизан каналами эндоплазматической сети, служащими накопителями кальция, необходимого для сокращения. Обратный сокращению процесс (вытягивание) происходит за счет упругих свойств не клеточного (наружного) материала стебелька. В зависимости от степени развития спазмонемы, разные формы перитрих обладают и различной способностью к сокращению стебелька (Банина, 1977) — у видов рода *Intranstylum* (рис. 1, 4; 1, 5) стебельки могут только незначительно отклоняться в сторону (либо вообще не способны к сокращению), у зоотамнид стебелек способен только к изгибам, наконец, у вортицеллид спазмонема проходит вплоть до основания стебелька (рис. 1, 3; 1, 9), за счет чего он может сворачиваться в тугую спираль.

У некоторых перитрих, например у обитающих на рыбах апиозом, прикрепление осуществляется базальной частью клетки. У этих цилиат стебли, по-видимому, редуцированы в процессе эволюции, т. к. у них обнаружены рудиментарные остатки стебля в виде волокнистого слоя, залегающего между подошвой животного и телом хозяина (Lom et al., 1968; Lom, 1973). Известны и стебельчатые апиозомы (Банина, 1977; Scheubel, 1973). У некоторых представителей рода имеются корневидные выросты основания тела, проникающие между клетками эпителия хозяина (рис. 1, 6).

Перитрихи родов *Discophyson*, обитающие на детрите, и *Foissnerella* с жабр и плеоподов сфероматид (Isopoda) имеют стебельки с резким расширением (физоном), погруженным в детрит в первом случае (рис. 1, 7) или расположенным у основания зооида (Янковский, 1985, 1986), во втором (рис. 1, 8). Очевидно, что функция физона в этих случаях разная. Для *Discophyson* это — "заякоривание" в

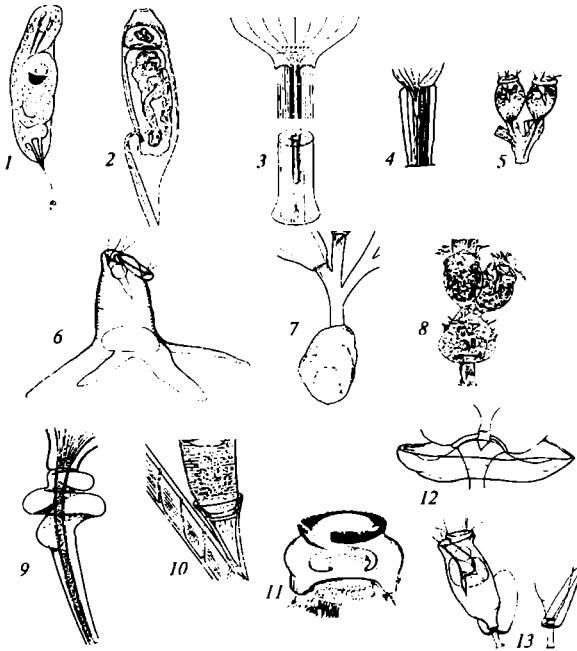


Рис. 1. Прикрепительные органы некоторых сидячих инфузорий: 1 — подит *Trochilioides* sp. (по Янковскому, 1973); 2 — прикрепление пилисукториды *Conidophrys* sp. (по Янковскому, 1972); 3 — схема морфологии стебелька вортицеллин (по Grell, 1973 — из Matthes, 1982); 4 — стебелек *Intranstylum simulans* (по Kahl, 1935); 5 — *I. steini* (по Kahl, 1935); 6 — *Apiosoma filiformis* (по Scheubel, 1973); 7 — физон *Discophyson liberus* (по Янковскому, 1985); 8 — физон *Foissnerella physonica* (по Янковскому, 1986); 9 — физон *Cotensita commensalis* (по Янковскому, 1982); 10 — фиксон *Corlissetta anivica* (по Янковскому, 1986); 11 — схема общей организации триходин (по Хаусману, 1988); 12 — полураковина *Allomeron* sp. (по Янковскому, 1967 с изменениями); 13 — *Pyxidiella tectiformis* (по Scheubel, 1973).

Fig. 1. Adhesive organs of some sessile infusorians: 1 — posterior style (podit) of *Trochilioides* sp. (after Jankowski, 1973); 2 — the attachment of *Conidophrys* sp. (after Jankowski, 1972); 3 — morphology of the vorticelling stalk (diagrammatic) (after Grell, 1973, redrawn from Matthes, 1982); 4 — stalk of *Intranstylum simulans* (after Kahl, 1935); 5 — *I. steini* (after Kah, 1935); 6 — *Apiosoma filiformis* (after Scheubel, 1973); 7 — physon of *Discophyson liberus* (after Jankowski, 1985); 8 — physon of *Foissnerella physonica* (after Jankowski, 1986); 9 — physon of *Cotensita commensalis* (after Jankowski, 1982); 10 — adhesive structure (fixon) of *Corlissetta anivica* (after Jankowski, 1986); 11 — general diagram of trichodinid ciliates organisation (after Hausmann, 1988); 12 — semilorica of *Allomeron* sp. (after Jankowski, 1967, modified); 13 — *Pyxidiella tectiformis* (after Scheubel, 1973).

Vaginicola, *Thuricola*, *Lagenophrys*). Некоторые из раковинных перитрих распластаны по субстрату — *Platycola* spp., *Lagenophrys* spp. Единственный стебельчатый род семейства *Lagenophryidae* — *Stylohedra* Kellicott, 1884. В процессе эволюции лагенофриды, вероятно, также утратили стебелек.

грунте, а для *Foissnerella* — защита основания зооидов. У представителей рода *Allomeron* (Янковский, 1967) и обитающей на личинках ручейников из Байкала вортицеллины *Cotensita commensalis* Jankowski, 1982 (рис. 1, 9) (Янковский, 1982) и др. имеется физон в зоне соединения стебелька с зооидом.

У перитрих довольно часто встречаются аллометрические расширения стебелька иного типа, закрывающие базальную часть зооида (или колонии) (Янковский, 1967).

У *Pyxidiella tectiformis* Scheubel, 1973 с жабр ельца стебелек снабжен крупным щитковидным выростом — полураковинной для защиты зооида от быстрого тока воды на жабрах (рис. 1, 13). Полураковина, закрывающая только основание тела, имеется и у представителей других родов перитрих (рис. 1, 12).

У *Corlissetta anivica* Jankowski, 1986 с щетинок полихет прикрепительная органелла (фиксон) представляет собой толстостенный конус из двух камер (рис. 1, 10). При этом верхняя камера полая — она закрывает (и, вероятно, защищает) нижнюю часть зооида, а нижняя — вытянутая, базодиск (прикрепительный диск) отсутствует.

У перитрих часто встречаются и полностью закрывающая зооид (или колонию) тектиновая раковина, прикрепляющаяся к субстрату при помощи стебелька (роды *Cothurnia*, *Pixicola*) или непосредственно поверхностью раковины (роды

Своеобразные прикрепительные кольца имеются у перитрих семейства *Ellobiophryidae*. У представителей рода *Ellobiophrya*, обитающих на щупальцах мшанок, жаберных филаментах моллюсков и дермальных выростах на поверхности тела рыб, кольцо (*cinctum*) сократимое, образуется двумя выростами тела, дистальные концы которых соединяются в "замок" (рис. 2, 1). У видов рода *Caliperia* с жабр рыб кольцо не сократимое, замка нет, и отростки кольца обычно не замыкаются (Найденова и др., 1969, Clamp, 1982). По всей видимости, эллобиофрииды произошли от стебельчатых перитрих, поскольку у их телотрохов имеется "личиночный" стебелек, с помощью которого бродяжка временно прикрепляется к материнской клетке. По мнению Дж. Клэмп (Clamp, 1982), *cinctum* может быть производным стебелька каких-то колониальных эпистилид, однако данные об ультраструктуре этого образования и его формировании в процессе онтогенеза отсутствуют, и данное предположение представляется недостаточно обоснованным.

Сходные кольца, но образуемые не выростами тела, а петлеобразным изгибом стебелька (рис. 2, 2) или разветвлением его основания (рис. 2, 3), имеются у эпистилид рода *Cyclostipes**, прикрепляющихся к основанию тела перитрих рода *Apiosoma* и других перитрих с поверхности тела рыб (Янковский, 1985; Lom et al., 1961; Clamp, 1982).

Виды рода *Riboscyphidia* прикреплены к поверхности тела хозяев (рыбы, головастики лягушек, жабры личинок тритонов) расширением нижнего конца тела — базальной присоской (Янковский, 1985). Однако наибольшее развитие присоски (базальные диски) получили у урцеоляриид, паразитирующих преимущественно на поверхности тела рыб (рис. 1, 11).

Прикрепительные органеллы сукторий. Часть сукторий прикрепляется к субстрату базальной частью тела либо стеблеобразным ее выростом. Трихофрииды и гелиофрииды прикрепляются к субстрату с помощью специальной секреции и без прикрепительных органелл. Представители этих отрядов обычно имеют распластанное по субстрату тело, хотя в пределах рода *Dendrosoma* проявляется тенденция к подъему несущих щупальца выростов тела (актинофоров) над субстратом.

Однако наиболее распространенный способ прикрепления у щупальцевых инфузорий — с помощью тектинового (псевдохитинового) стебелька или ножки, которые секретируются скопулоидом, выявляемым при импрегнации серебром и представляющим собой группу мешочков, от которых отходит сеть фибрилл. За счет аллометрического роста апикальной части стебелька часто формируется полураковина (базотека), покрывающая нижнюю часть зооида (рис. 2, б), или раковина, которая покрывает тело инфузории полностью. Кроме того, встречается еще стилотека — раковина, секретируемая кортикальными структурами (рис. 2, 7). При этом зооид, как правило, соединен с раковиной в области ее устья. Базальная часть стилотеки часто разрастается в пустотелый стеблеобразный вырост, с помощью которого, собственно, и происходит прикрепление к субстрату. Имеется еще третий тип раковины — слизистая (муциновая), но при этом обычно имеется и тектиновый стебелек (или ножка). В некоторых семействах сукторий (например, *Periacinetidae*) представлены все типы раковины, т. е. даже в пределах таксона сравнительно невысокого ранга структуры, связанные с прикрепленным образом жизни, формировались параллельно.

*По мнению некоторых авторов (напр., Clamp, 1982), все виды этого рода (а также формы с обычным базодиском) представляют собой один вид — *Heteropolaria lwoffii* (Faure-Fremiet, 1943). Однако трудно представить, что разные способы прикрепления (и разные способы секреции стебелька) могут быть сведены только к внутривидовой изменчивости.

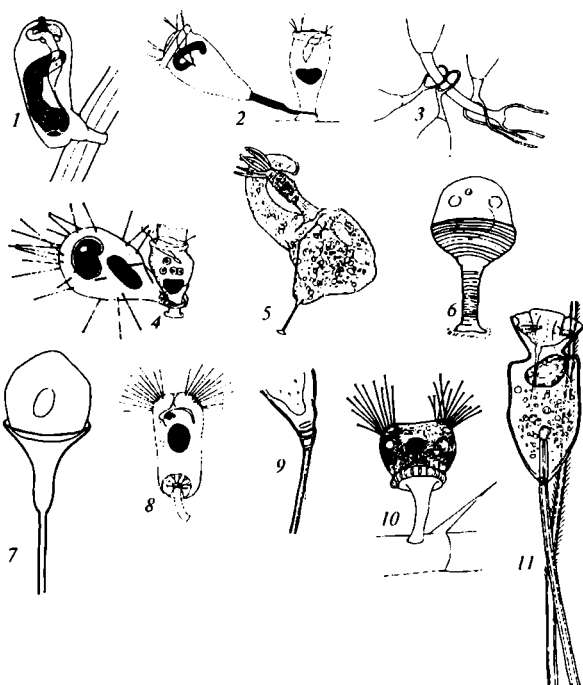


Рис. 2. Прикрепительные органеллы некоторых перитрих, сукторий и хонотрих: 1 — *Ellobiophrya conviva* (по Clamp, 1982); 2 — *Cyclostipes Iwoffi* (из Clamp, 1982); 3 — фрагмент гиперфоретической колонии *C. percarum* (по Lom et al., 1961); 4 — *Erastophrya chattoni* (по Curds, 1985); 5 — *Spongiarcon variabilis* (по Янковскому, 1981); 6 — полураковина *Discophrya* sp.; 7 — стилотека *Paracineta* sp.; 8 — *Tokophrya actinostyla* (из Curds, 1985); 9 — папилла *Acineta compressa*; 10 — *T. ornata* (из Curds, 1985); 11 — *Oxychona multifida* (по Янковскому, 1973).

Fig. 2. Adhesive organelles of some peritrichs, suctorians and chonotrichous ciliates: 1 — *Ellobiophrya conviva* (after Clamp, 1982); 2 — *Cyclostipes Iwoffi* (redrawn from Clamp, 1982); 3 — fragment of the hyperphoretic colony of *C. percarum* (after Lom et al., 1961); 4 — *Erastophrya chattoni* (redrawn from Curds, 1985); 5 — *Spongiarcon variabilis* (after Jankowski, 1981); 6 — semilorica of *Discophrya* sp.; 7 — stylotheca of *Paracineta* sp.; 8 — *Tokophrya actinostyla* (redrawn from Curds, 1985); 9 — papilla of *Acineta compressa*; 10 — *T. ornata* (redrawn from Curds, 1985); 11 — *Oxychona multifida* (after Jankowski, 1973).

Часть сукторий утратила стебельки в связи с переходом к планктонному (*Sphaerophrya*, *Mucophrya*) или паразитическому (*Sphaerophrya*, *Pseudogemma*) образу жизни (возможно, некоторые паразитические формы (*Pottsioeles*, *Phalacrocleptes*) не имели стебельков изначально). При этом функция временного (у планктонных видов) или постоянного (у паразитов) прикрепления к субстрату выполняется щупальцами (органеллами питания).

Необходимо отметить, что у бродяжек некоторых сукторий, подобно эллобиофриидам, могут формироваться временные прикрепительные органеллы. У томитов эндопаразитических эндосфериид имеется органелла прикрепления и проникновения в клетку хозяина — перфораториум, а у лишенных цилиатуры червеобразных бродяжек вермигеммин на апикальном конце клетки расположена присоска, с помощью которой они перемещаются по субстрату.

Для стебельчатых сукторий характерно большое разнообразие морфологии соединения стебелька и раковины или тела инфузории. Помимо полураковины стебельки расширяются в опорные диски, у *Tokophrya actinostyla* Collin, 1912 с циклопов имеется эндостиль, снабженный системой фибрилл (рис. 2, 8). Между стебельком и раковинной у *Acineta compressa* Cl., Lachm., 1858 расположено особое тектиновое образование — папилла (рис. 2, 9). Довольно сложная структура расположена между стебельком и телом байкальской токофриины *Tokophrya ornata* Gajewskaja, 1933, обитающей на гаммаридях (рис. 2, 10). Это свидетельствует о наличии каких-то факторов, требующих дополнительной защиты данной зоны.

У двух видов рода *Erastophrya* прикрепление к основанию тела перитрих-апиозом с жабр рыб осуществляется с помощью прикрепительных колец (сходных с *cinctum* перитрих), образованных одним (*Erastophrya wuchangensis* Chen, 1964) или двумя (*E. chattoni* Faure-Fremiet, 1943) (рис. 2, 4) выростами тела. Для сукторий рода *Spongiarcon* (рис. 2, 5), обитающих в каналах и оскулах губок, характерны образование выростов тела и полимеризация стебелька для "заякоривания" в тканях губок (Янковский, 1981).

Прикрепительные органеллы хонотрих. У хонотрих имеются лишь два вида прикрепительных структур — ножка и стебелек (Янковский, 1973). У *Chonotrichida* несколько секреторных органелл, сходных с описанными для *Disteriidae*, выделяют вещество, образующее волокна стебелька. Ножка и стебелек сходны по морфологии и различаются своей высотой: высота ножки примерно равна ширине (*Lobochona*) или не намного меньше (*Spirochona*) или больше ее (*Toxochona*); длина стебелька более чем вдвое больше его ширины. Ножки служат только для прикрепления, стебелек — для поднятия тела над субстратом. В разных группах хонотрих можно видеть постепенный переход от ножки к стебельку. Внутриклеточная часть ножки (между опорным диском и ампулой), остающаяся при отрыве трофонта на ножке, обозначается термином "эндостиль" (рис. 2, 11). В отличие от стебельков перитрих и сукторий, образующих чаши, диски и т. д., стебельки хонотрих в целом однотипны — это тонкие органеллы равномерной толщины, с округлым сечением. Стебелек хонотрих эластичен, может изгибаться и скручиваться без разрыва.

Раковины у хонотрих отсутствуют, защитная функция, вероятно, выполняется кутикулой, тело часто снабжено шипами, а у представителей рода *Segmentochona* на одной из сторон тела имеется сложно устроенная кортикальная пластина, которую А. В. Янковский (1989) считает опорным аппаратом.

Происхождение и эволюция основных форм прикрепления у инфузорий

Как видно из вышеизложенного, у инфузорий можно наблюдать большое число параллелизмов в формировании прикрепительных органелл. Подобные явления достаточно распространены среди цилиат, известны факты независимого возникновения морфологически даже более близких структур (мембранелл, циррей) (Серавин, 1987). Однако в случае с прикрепительными органеллами достаточно очевидно, что в процессе перехода к облигатному прикреплению разные таксоны цилиат сталкивались со сходным комплексом абиотических факторов.

При переходе к сидячему образу жизни инфузории получали определенные преимущества. В условиях повышенного массообмена улучшается обеспеченность организмов-обрастателей пищей (Перцов и др., 1977, 1986; Довгаль и др., 1995). Но при этом, вероятно, основной является проблема противостояния нагрузкам, связанным с воздействием потока воды (за исключением эндопаразитов — астоматид, ринходид, ликнофорид и др.). Известно, что водные сидячие организмы, имеющие размеры менее 1 мм, оказываются в пределах гидродинамического пограничного слоя (Silvester et al., 1985). Ведущими абиотическими факторами в этом случае являются напряжение сдвига и гидродинамический упор, а также турбулентность и нестационарность пограничного слоя (Довгаль и др., 1995; Dovgal et al., 1997).

Напряжение сдвига действует на прикрепленный объект с максимальной силой в области его контакта с субстратом. Воздействие гидродинамического упора, наоборот, возрастает по мере удаления от субстрата.

Условия обитания для прикрепленных простейших неоднородны в разных участках пограничного слоя. Так, в пределах толщины вытеснения (расстояние, на которое линии тока воды оттесняются от поверхности при формировании погранслоя) основной нагрузкой является напряжение сдвига, а значение гидродинамического упора незначительно. Здесь же формируется диффузный пограничный слой, где имеет место только молекулярная диффузия, скорость которой значительно ниже, чем у конвекционной диффузии. Это существенно сказывается на транспорте питательных веществ, феромонов и т. п. За пределами толщины вытеснения значительно повышается поступление питательных

веществ, однако здесь кроме напряжения сдвига действует гидродинамический упор. По длине обтекаемого субстрата условия также меняются — увеличивается толщина погранслоя, уменьшается величина напряжения сдвига, появляется турбулентность.

Неоднородность структуры пограничного слоя создает предпосылки для выработки прикрепленными простейшими различными адаптациями к действующим в различных его участках нагрузкам. При этом он может рассматриваться в качестве особой адаптивной зоны (Довгаль и др., 1995, Dovgal et al., 1997). Соответственно, эволюция прикрепительных органелл у сидячих инфузорий проходила в процессе освоения этой адаптивной зоны (Довгаль, 1997).

Достаточно очевидно, что в разных таксонах цилиат независимо появлялись сходные приспособления к одинаковым факторам. При этом перечисленные выше способы прикрепления инфузорий могут рассматриваться как адаптации к основным гидродинамическим факторам (Довгаль и др., 1995) и, соответственно, объединены в группы по отношению к основным нагрузкам на объекты, расположенные в пограничном слое (табл. 1). Это позволяет выделить основные направления в эволюции прикрепительных систем у инфузорий.

Оседающие на субстрат инфузории первоначально подвергались воздействию напряжения сдвига. Эволюция прикрепления в этих условиях проходила, очевидно, в направлении усиления функции тигмотаксиса за счет формирования и развития различных секреторных органелл (табл. 1), что у форм, перешедших к постоянному прикреплению, привело к появлению скопулы (у перитрих), скопулоида (у сукторий), секреторных ампул (у хонотрих) и т. п.

Как уже указывалось, помимо секреции клейких веществ, для противодействия напряжению сдвига необходимо увеличение площади контакта с субстратом. У перечисленных выше групп следующим этапом стала секреция тектинозой ножки. Вероятно, селективное преимущество при этом получали формы с расширенным основанием ножки, что привело к образованию базодисков.

У обитающих на рыбах апиозом функция прикрепления к поверхности тела хозяина перешла к базальной части клетки, полностью закрывшей стебелек, последний утратил функцию и превратился в рудимент. Усиление функции прикрепления у апиозом привело к формированию корневидных выростов основания тела (рис. 1, б).

Другая группа цилиат пошла по пути формирования распластанного по субстрату тела, не образуя прикрепительных органелл (суктории-трихофрииды и гелиофриины, фолликулины и т. п.).

Помимо гидродинамического пограничного слоя для прикрепленных организмов существенно наличие диффузного пограничного слоя. Как указано выше, в его пределах возможна только молекулярная диффузия. Поэтому, хотя за счет более интенсивного приноса растворенных веществ увеличивается концентрационный градиент и возрастает скорость молекулярной диффузии, выход за границу диффузного погранслоя в область конвекционной диффузии для инфузорий-седиментаторов (например, перитрих) или за пределы толщины вытеснения для хищников (сукторий) (см. Довгаль и др., 1995) давал существенное преимущество. В связи с этим, вероятно, после формирования ножки эволюция этой структуры пошла по пути ее удлинения, т. е. формирования стебелька, и к функции прикрепления добавилась функция подъема зооида над субстратом. Соответственно, стебельчатые инфузории начали подвергаться воздействию еще одной нагрузки — гидродинамического упора. Проблема напряжения сдвига при этом не снимается, поэтому сохраняются базодиски, появляются структуры для прикрепления к детриту — типа физона *Discophyson* (рис. 1, в).

Однако, наибольшее число структур сформировано у цилиат именно в процессе адаптации к гидродинамическому упору (табл. 1). Значение гидродинами-

Таблица 1. Группы адаптаций инфузорий к гидродинамическим факторам
 Table 1. The groups of infusoria adaptations to the hydrodynamic loads

ФАКТОРЫ	ГРУППЫ АДАПТАЦИЙ								
	Тигмо-таксис без дифференциации ресничек	Тигмотактильные реснички	Слизистая секрция	Подит ширтофорин	Ножки	Корневидные выросты апиозом	Прикрепительные диски	Физон у Discorhyson	Присоски
Напряжение сдвига									
Гидродинамический упор	Базодиски и их модификации	Физоны у Foispirella и Cotensita	Полуракови-ны	Раковины	Стилотеки	Папиллы	Слизистые раковины	Сократимые стельки	
Нестабильность пограничного слоя	Способность к наклону за счет эластичности стелька	Прикрепитель-ные кольца	Выросты тела Srongiarcon	Полимеризация стелька Srongiarcon				Сократимые стельки	
Турбулентность	Удлинение стелька	Прикрепитель-ные кольца	Выросты тела Srongiarcon	Полимеризация стелька Srongiarcon				Сократимые стельки	

ческого упора возрастает с подъемом тела над субстратом (Dovgal et al., 1997) и увеличением диаметра тела (Silvester et al., 1985). Следовательно, воздействие гидродинамического упора наиболее значительно в зоне соединения стебелька и зооида у сукторий, перитрих, хонотрих и т. п. Поэтому практически все адаптации к этому фактору обеспечивают прочность данного соединения — об этом, например, свидетельствует значительное разнообразие строения опорных пластинок, физонов, папилл и других структур сидячих инфузорий, формирующихся за счет апикального расширения стебелька.

Инфузории с развитым апикальным расширением стебелька, вероятно, имели селективное преимущество за счет меньшей вероятности отрыва зооида от стебелька. Это привело к тому, что дальнейшая эволюция пошла в направлении развития такого расширения, в результате появилась полураковина, а затем раковина, полностью покрывающая зооид (Довгаль, 1991, Dovgal, 1995). На этом этапе она начинает выполнять функцию защиты от хищных простейших, и последующие эволюционные изменения связаны уже с усилением этой функции.

У ряда бесстебельчатых инфузорий подъем над субстратом мог осуществляться за счет секреции тектина поверхностью клетки, а не скопулой или скопулоидом. При этом на определенном этапе также возникала необходимость защиты основания зооида. В результате преимущество получали формы с апикальными расширениями секретируемого (пустотелого) стебелька. Дальнейшая реализация этой тенденции, вероятно, привела к формированию стилотеки у сукторий. В какой-то мере это предположение подтверждается тем, что в процессе онтогенеза видов со стилотеккой бродяжки сначала секретируют стеблевидную часть, а затем происходит секреция собственно стилотеки, начинающаяся с расширения стебелька.

У некоторых лишенных стебелька (и аппарата для его секреции) форм также имеется раковина. Вероятно, первым этапом ее формирования можно считать слизистые капсулы, подобные секретируемым *Stentor roeseli*. Затем формировалась раковина, так же полностью закрывающая тело, как у фолликулин, перитрих-вагиниколит и т. п. Однако функция раковины такого типа, по всей видимости, изначально сводилась к защите от хищников либо механических повреждений.

Аллометрия базальной части зооида с погружением в него верхней части стебелька встречается (как непостоянный признак) у некоторых сукторий (например, *Misacineta cybistri* (Collin, 1912)). В результате закрепления такой морфологии соединения отбором, по-видимому, образовались уже постоянные структуры — эндостили хонотрих и *Tokophrya actinostyla*.

Наконец, у некоторых перитрих с апикальными расширениями стебелька эволюция этой органеллы пошла не в направлении дальнейшей аллометрии стебелька, а в направлении аллометрии базальной части зооида с проникновением ее в стебелек, что также повышало прочность соединения. При этом, вместе с базальной частью клетки, внутри стебелька оказались структуры, обеспечивающие сокращение зооида (филаменты и цистерны ЭПС), и такие стебельки (благодаря эластичности тектина) также приобрели способность к сокращению. Дальнейшая эволюция сформированной таким образом спазмонемы шла в направлении усиления уже функции сокращения за счет увеличения относительной длины спазмонемы и, соответственно, от наклона стебелька — к способности его к свертыванию в спираль.

Обтекаемые достаточно интенсивными потоками воды, обычно с высокой степенью турбулентности, участки тела различных водных животных представляют собой микробиотопы, хорошо снабжаемые растворенной органикой и с высокой численностью потенциальных жертв для хищников — за счет мини-

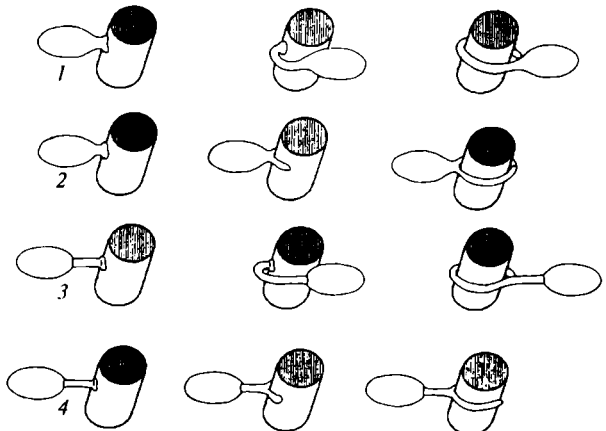
мальной толщины диффузного погранслоя и размерности толщины вытеснения. Они часто довольно плотно заселены прикрепленными организмами (диатомовыми водорослями, инфузориями и т. п.), т. е. для них характерен высокий уровень топической конкуренции. Это приводит к тому, что некоторым поселенцам приходится осваивать новые локусы, в результате разные виды поселяются на разных частях тела хозяев, что особенно отчетливо проявляется у хонотрих (по данным А. В. Янковского (1973), на одной особи *Nebalia* spp. можно обнаружить до 12 видов хонотрих 8 родов). При таком поселении эти цилиаты подвергаются воздействию сложного комплекса гидродинамических факторов (напряжения сдвига, гидродинамического упора, турбулентности и нестационарности пограничного слоя одновременно), в то же время часто сталкиваясь с необходимостью поселения на поверхностях, кривизна которых соизмерима с размерами самой инфузории.

У инфузорий, поселявшихся на поверхности тела водных животных, вероятно, появлялись дополнительные структуры, например, выросты тела. Такие структуры (корневидные выросты) уже упоминались для апиозом. Сходные образования имеются у инфузорий — комменсалов губок. В канальной системе губок постоянно циркулирует вода, причем со значительной силой. Здесь имеет место сложное сочетание гидродинамических факторов, что вызывает необходимость усиления функции прикрепления. У представителей рода *Spongiarcon* это осуществляется путем образования дополнительных выростов тела (рис. 2, 5), а также уникальным для инфузорий (и всех сидячих простейших) способом — полимеризацией стебелька.

Однако, вероятно, наиболее сложным случаем адаптации к прикреплению на различных частях тела хозяев являются прикрепительные кольца инфузорий. Некоторые суктории и перитрихи используют в качестве субстратов стебельки или основания зооидов других сидячих инфузорий (или особей своего вида — в случае гиперфоретических колоний), а также другие "нитевидные" субстраты. При этом задача повышения прочности прикрепления могла решаться двумя путями. Первый из них — это симметричный аллометрический рост основания тела (или стебелька), который привел к образованию парных выростов, охватывающих стебелек или основание тела носителя. Вероятно, таким способом сформировались прикрепительные кольца *Erastophrya chattoni* и эллобиофриид (рис. 3, 2). Таким же образом образовалось прикрепительное кольцо перитрихи *Cyclostipes percarum* Jankowski, 1985, но уже на базе стебелька (рис. 3, 4). Второй способ — это односторонний аллометрический рост стеблеобразного выроста тела (или стебелька), который привел к формированию изгиба этого выроста (стебелька). Необходимо отметить, что изогнутые стебельки довольно обычны у

Рис. 3. Возможные пути формирования прикрепительных колец у инфузорий (схема): 1 — формирование cinctum у *Erastophrya wuchangensis*; 2 — формирование cinctum у *E. chattoni* и эллобиофриид; 3 — формирование прикрепительного кольца у *Cyclostipes lwoffii*; 4 — формирование прикрепительного кольца у *C. percarum*.

Fig. 3. Possible ways of the adhesive rings formation in infusoria (diagrammatic): 1 — formation of the cinctum in *Erastophrya wuchangensis*; 2 — formation of the cinctum in *E. chattoni* and ellobiophryids; 3 — formation of adhesive ring in *Cyclostipes lwoffii*; 4 — formation of adhesive ring in *C. percarum*.



сукторий и перитрих, обитающих на антеннах или ногах хозяев — ракообразных или насекомых. За счет такого изгиба могло постепенно образоваться замкнутое кольцо. Таким образом, вероятно, сформировался *cinctum* у *E. wuchangensis* (рис. 3, I) и (из стебелька) прикрепительное кольцо *C. lwoffi* (Fauge-Fremiet, 1943) (рис. 3, J).

Наконец, некоторые перитрихи, утратившие стебелек в связи с обратным переходом к планктонному образу жизни, вторично перешли к прикреплению, преимущественно на активно плавающих хозяевах (рыбах, головастиках амфибий и т. п.). При этом опять возникла проблема факторов, действующих в пограничном слое, в частности напряжения сдвига. Однако, вместе со стебельком эти перитрихи утратили аппарат его секреции, поэтому прикреплению первоначально, вероятно, происходило с помощью локомоторных ресничек, которые сохранили способность к тигмотаксису. Прикрепление к субстрату с помощью ресничных "корон" (или присосок) с разной сложностью организации у представителей разных таксонов цилиат уже упоминалось, однако у перитрих-урцеоляриид, в условиях интенсивного потока воды, сформировалась настоящая, сложно организованная присоска — базальный диск (рис. 1, II), захватывающий фрагмент эпителиальной ткани хозяина, обеспечивая исключительно прочное прикрепление.

Таким образом, среди морфологических структур, обеспечивающих прикрепление инфузорий к субстрату, можно выделить несколько групп по типу адаптаций к основным нагрузкам, действующим на прикрепленные объекты в пограничном слое. Представители разных таксонов инфузорий независимо переходили к прикрепленному образу жизни. При этом они подвергались воздействию сходного набора факторов и вырабатывали аналогичные приспособления. Основные этапы, которые проходили представители разных таксонов цилиат при освоении новой адаптивной зоны также сходны: 1) факультативное прикрепление (тигмотаксис); 2) секреция клейких веществ; 3) увеличение площади прикрепления; 4) подъем над субстратом — образование прикрепительных органелл (ножек и стебельков); 5) образование структур, защищающих зону соединения стебелька и зооида. На последнем этапе характерной является смена функций формирующихся структур и, соответственно, последующего направления их эволюции, как это произошло в процессе формирования раковин и спазмонем.

При освоении новых локусов на поверхности тела водных животных из уже имеющихся прикрепительных органелл (или из дополнительных выростов тела) формировались новые структуры. Одновременно довольно часто имела место редукция или полная утрата старых органелл, в частности стебелька. Так, появление прикрепительных колец (по крайней мере, в случае *cinctum* перитрих) было связано с одновременной редукцией стебелька. При формировании прикрепительных колец существенную роль, помимо факторов, связанных с прочностью, сыграла форма субстрата.

Утрата стебелька у перитрих-урцеоляриид привела к тому, что при повторном поселении в пограничном слое прикрепительные органеллы у них сформировались на новой морфологической основе, что привело к образованию оригинальных структур — базальных дисков.

Автор выражает глубокую признательность Е. Г. Бошко за ценные замечания при обсуждении текста статьи.

Банина Н. Н. Морфолого-систематический очерк Peritricha Sessilina Kalh 1935 // Изв. ГОСНИОРХ. — 1977. — 119. — С. 5—11.

Довгаль И. В. Проблема происхождения раковины у сидячих инфузорий в связи с представлениями А. А. Любичева о преадаптациях // Теоретические проблемы эволюции и экологии. — Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. — С. 71—75.

- Довгаль И. В., Кочин В. А. Адаптации прикрепленных простейших к факторам, связанным с проточностью // Вестн. зоологии. — 1995. — № 4. — С. 19–24.
- Довгаль И. В. Пограничный слой как краевое сообщество и эволюция сидячих простейших // Проблемы изучения красных структур биоценозов: Тез. докл. Всерос. семинара. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1997. — С. 55.
- Найденова Н. Н., Заика В. Е. Два новых вида простейших из рыб Черного моря // Паразитология. — 1969. — 3, № 1. — С. 97–101.
- Перцов Н. А., Виленкин Б. Я. Первичная продукция растительного обрастания // Докл. АН СССР. — 1977. — 236, № 2. — С. 494–496.
- Перцов Н. А., Виленкин Б. Я. Скорость деления клеток водорослей на твердом субстрате при экспозиции на разной глубине // Гидробиол. журн. — 1986. — 22, № 5. — С. 67–70.
- Серавин Л. Н. О параллелизмах на субклеточном уровне живых систем // Вестн. ЛГУ. — 1987. — Сер. 3. — Вып. 1, № 3. — С. 3–10.
- Форе-Фремье Э. Органоиды и аппараты прикрепления у Ciliata // Усп. протозоологии. — Л.: Наука, 1969. — С. 14–15.
- Хаусман К. Протозоология. — М.: Мир, 1988. — 336 с.
- Янковский А. В. Аллометрическое развитие стебелька у кругоресничных инфузорий // Докл. АН СССР. — 1967. — 176, № 3. — С. 723–725.
- Янковский А. В. Повторение филогенеза в онтогенезе инфузорий // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, 1972. — Т. 2. — С. 95–123.
- Янковский А. В. Инфузории. Подкласс Chonotricha. — Л.: Наука, 1973. — 353 с. — (Фауна СССР; Т. 2. Вып. 1).
- Янковский А. В. Новые виды, роды и семейства шупальцевых инфузорий (класс Suctorina) // Эволюция и филогения одноклеточных животных. — Л., 1981. — С. 80–115 — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 107).
- Янковский А. В. Новые роды симбионтных простейших фауны Байкала // Новое о фауне Байкала. — Новосибирск: Наука, 1982. — С. 25–32.
- Янковский А. В. Жизненные циклы и систематика родов групп Scyphidia, Heteropolaria, Zoothamnium и Cothurnia (класс Peritricha) // Жизненные циклы простейших. — Л., 1985. — С. 74–100. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 129).
- Янковский А. В. Новые и малоизученные роды ресничных простейших (тип Ciliophora) // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. — Л., 1986. — С. 72–88 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 144).
- Янковский А. В. Segmentochona gen. n. (Chonotricha) — симбионт хелюрид (Amphipoda) // Симбиоз у морских животных. — М., 1989. — С. 7–13.
- Clamp J. C. Ellobiophrya conviva n.sp., a commensal of marine ectoprocts, and a revision of the family Ellobiophryidae (Ciliophora, Peritricha) // J. Protozool. — 1982. — 29, 2. — P. 149–156.
- Corliss J. O. The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. — Oxford, etc.: Pergamon Press, 1979. — 455 p.
- Dovgal I. V. The origin of lorica in the sitting ciliates // Second European Congress of Protistology and Eight European Conference on Ciliate Biology: Programme and Abstract. — Clermont-Ferrand, 1995. — P. 42.
- Dovgal I. V., Kochin V. A. Fluid boundary layer as an adaptive zone for sessile protists // Журн.Общ. Биол. — 1997. — 58, № 2. — P. 67–74.
- Faure-Fremiet E. La diversification structurale des Cilies // Bull.Soc.Zool.Fr. — 1952. — 77. — P. 274–281.
- Haider G. Monographie der Familie Urceolariidae (Ciliata, Peritricha, Mobilis). — Jena: Fischer, 1964. — 250 s.
- Kahl A. Urtiere Order Protozoa. 1:Wimpertiere Order Ciliata (Infusoria). Tierwelt Deutschlands.— 4. Peritricha und Chonotricha. — Jena: Fischer, 1935. — S. 651–886.
- Lom J., Vavra J. Epistylis lwoffii (?) from the skin of perches // Acta Soc.Zool.Bohem. — 1961. — 25. — P. 273–276.
- Lom J., Corliss J. O. Observations on the fine structure of two species of the peritrich ciliate genus Scyphidia and on their mode to attachment to the host // Trans.Amer.Micr.Soc. — 1968. — 87, 4. — P. 493–509.
- Lom J. The mode of attachment and relation to the host in Apiosoma piscicola Blanchard and Epistylis lwoffii Faure-Fremiet, ectocommensals of freshwater fish // Folia parasitologica. — 1973. — 20, 1. — P. 105–112.
- Matthes D. Sessile Ciliaten und ihre Adaptationen an die symphorionte Lebensweise // Zool.Anz. — 1974. — 192, № 314. — S. 153–164.
- Matthes D. Sesshafte Wimpertiere. — Leipzig: A. Ziemsen, 1982. — 120 s.
- Nakajima Y., Hashimoto K., Asai H. Developmental origin of ciliary root and spasmoneme in Protista // Cytobios. — 1986. — 46, № 185. — P. 107–114.
- Scheubel J. Die sessilen Ciliaten unserer Susswasserfischer unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Apiosoma Blanchard // Zool. Jahrb. (Syst.).— 1973. — 100. — S. 1–63.
- Silvester N. R., Sleight M. A. The forces on microorganisms at surfaces in flowing water // Freshwater Biology. — 1985. — 15. — P. 433–448.