

**ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

На правах рукописи

УДК 593.16

ЛИХАЧЕВ
Сергей Федорович

РГБ ОД
17 июл 2000

СИСТЕМА ЭВГЛЕНОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург
2000

Работа выполнена на кафедре зоологии Российского государственного педагогического университета имени А.И.Герцена и на кафедре зоологии Омского государственного педагогического университета.

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

доктор биологических наук С.А.Карпов
доктор биологических наук А.О.Фролов
доктор биологических наук А.П.Мыльников

ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ:

Хабаровский государственный педагогический университет

Защита состоится *"17" апреля* 2000 г. в 14 часов на заседании Специализированного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан *"11" апреля* 2000 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук



Т.Г.Лукина

E 691.125, 0

Актуальность проблемы

В большинстве современных систем эукариот эвгленовых относят к царству Protozoa Goldfuss, 1818, к типу Euglenozoa Cavalier-Smith, 1981 и классу Euglenoidea Bütschli, 1884 (Cavalier-Smith, 1981, 1993; Montegut-Felkner, Tricmer, 1997; Simpson, 1997; Lee et al., 1999). В тип Euglenozoa наряду с эвгленовыми жгутиконосцами обычно помещают кинетопластид и диплонематид в рангах самостоятельных классов – Kinetoplastidea Honigberg, 1963 и Diplonematidea Simpson, 1997 (Карпов, 1990; Cavalier-Smith, 1978, 1981, 1983, 1987, 1995; Simpson, 1997), хотя некоторые исследователи считают кинетопластид самостоятельным типом Kinetoplastida Honigberg, 1963 (Крылов, 1996; Фролов, 1997).

Класс Euglenoidea по последним данным (Hausmann, Hülsmann, 1986; Грант, 1991; Corliss, 1994; Margulis et al., 1996; Кусакин, Дроздов, 1998) объединяет от 800 до 1000 видов жгутиконосцев, обитающих в почве, в пресных, в солоноватых и морских водоемах. При благоприятных условиях эвгленовые могут достигать большой численности и занимать доминирующее положение в экосистемах. При этом автотрофные представители эвгленовых способны существенно влиять на фотосинтетическую активность водоемов, а гетеротрофные виды играют важную роль в пищевых цепях на уровне формирования так называемой “микробиальной петли”.

Значение и роль эвгленовых в гидроценозах определяют важность изучения фауны этих жгутиконосцев. Данные о фауне дают богатый морфофизиологический материал, который необходим для исследований в области систематики и эволюции организмов. Разные виды эвгленовых имеют морфофизиологические и биологические особенности, которые определяют отличия групп видов в пределах класса Euglenoidea. Анализ этих признаков позволяет по-новому оценить положение и ранги низших таксонов в пределах класса Euglenoidea.

Первые попытки создания научной системы эвгленовых жгутиконосцев были предприняты еще в XIX веке (Ehrenberg, 1838; Dujardin, 1841; Perty, 1852; Stein, 1878; Klebs, 1883; Bütschli, 1884). В XX веке система эвгленовых неоднократно обсуждалась в литературе, время от времени, подвергаясь существенным изменениям (Senn, 1900; Oltmanns, 1904; Lemmermann, 1914; Pascher, 1931; Воронихин, Шляпина, 1949; Попова, 1955, 1966; Fott, 1959; Chadefaud, 1960; Leedale, 1967, 1978, 1982; Ветрова, 1980, 1985; Серавин, 1980; Крылов и др., 1980; Hausman, Hülsmann, 1986; Cavalier-Smith, 1993, 1995, 1998 Zakrus, 1995; Corliss, 1994; Margulis et al., 1996; Simpson, 1997). С конца 60-х годов и до наших дней доминирующее положение в литературе занимает система эвгленовых жгутиконосцев, предложенная Лидалом, согласно которой все эвгленовые распределяются по 6 отрядам (Leedale, 1967). Однако новейшие данные по ультраструктуре, физиологии и биохимии

эвгленовых, а также результаты молекулярно-биологических исследований, сегодня все чаще противоречат взглядам Лидала. Назрела необходимость создания новой системы эвгленовых, отвечающей уровню современных знаний.

Цель и задачи исследования

Цель настоящей работы заключается в создании новой системы эвгленовых жгутиконосцев и обосновании вероятных путей их эволюции. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Изучить фауну эвгленовых жгутиконосцев водоемов Омской области, Северного Казахстана и некоторых других регионов России и зарубежья;
2. На основе собранного материала изучить морфологию представителей основных родов эвгленовых на световом и электронно-микроскопическом уровнях;
3. Провести сравнительно-морфологический анализ эвгленовых и выявить таксономически значимые признаки;
4. Выявить таксономически значимые особенности физиологии и экологии эвгленовых;
5. Провести таксономический анализ и обосновать естественные группировки в пределах класса эвгленовых;
6. Создать новую систему эвгленовых жгутиконосцев;
7. Обосновать новую гипотезу эволюции эвгленовых.

Защищаемые положения

1. Эвгленовые жгутиконосцы обладают признаками, позволяющими разделить их на три обособленные группы: первично бесцветные, пластидные и вторично бесцветные эвгленовые, которым придается статус подклассов. Новая система класса Euglenoidea включает три новых подкласса: Подкласс Euglenoidia – первично бесцветные эвгленовые, объединяет три отряда: Entosiphonoida, Scytomonoida, Petalomonoida; Подкласс Euglenoplastidia – пластидные эвгленовые, включает четыре отряда: Eutreptida, Euglenida, Trachelomonoida, Colaciumoida; Подкласс Euglenoapoplastidia – вторично бесцветные эвгленовые, включает шесть отрядов: Menoidiumoida, Sphenomonoida, Distigmoida, Astasiida, Parastasiida, Peranemoida.
2. В пределах класса эвгленовых установлены наборы морфологических и биохимических признаков, позволяющие предложить новую гипотезу эволюции эвгленовых.
3. Эволюция в пределах класса Euglenoidea шла от первично бесцветных видов, которые дали начало пластидным видам с цитостомом и без цитостома. Пластидные виды без цитостома дали начало вторично бес-

цветным видам с сапрофитным питанием. Пластидные виды с цитостомом дали начало вторично бесцветным эвгленовым с цитостомом.

Научная новизна

Впервые проведено сравнительно-морфологическое исследование всех известных групп эвгленовых жгутиконосцев. Произведена ревизия видоспецифичных признаков, выявлены ценные, ограничено ценные и несущественные для систематики признаки. В соответствии со сравнительно-морфологическими данными и ревизией признаков предложена новая система класса Euglenoidea, который включает теперь три новых подкласса: Euglenoidia Likhachev, 1999, Euglenoplastidia Likhachev, 1999 и Euglenoapoplastidia Likhachev, 1999. Проведена ревизия отрядов эвгленовых, в результате выделено 9 новых отрядов и 2 подотряда (Лихачев, 1999). В процессе фаунистических исследований был описан новый род *Sophiensia* и два новых вида этого рода: *S. sibirica* и *S. mirabilis* (Лихачев, 1998), один новый вид рода *Strombomonas* – *S. spiralis* (Лихачев, 1997); три новых вида и один подвид рода *Parastasia*: *P. fennica* ssp. *minor* (Лихачев, 1985), *P. vermicularis* (Лихачев, 1987), *P. mobilis* (Лихачев, 1996), *P. similis* (Лихачев, 1997); один новый вид рода *Euglena*: *E. sukhanovi* (Лихачев, 1991). Впервые для водоемов юга Западной Сибири и Северного Казахстана отмечено 147 видов эвгленовых жгутиконосцев, относящихся к 14 родам (Лихачев, 1997, 1999). Для фауны России описано 9 ранее не отмеченных видов (Лихачев, 1997, 1999).

Теоретическое и практическое значение

Сравнительно-морфологические исследования позволили провести оценку систематической значимости разнообразных признаков эвгленовых жгутиконосцев и на основании их комплексного анализа предложить оригинальную систему класса Euglenoidea. Полученные результаты существенно расширяют представления о морфологии, эволюции и систематике эвгленовых. Материалы работы могут быть использованы для преподавания курсов зоологии беспозвоночных, протистологии, экологии, цитологии и эволюционного учения, для выполнения выпускных и дипломных работ, на полевых практиках по зоологии беспозвоночных.

Апробация работы

Основные результаты исследования докладывались на заседаниях кафедры зоологии и научно-практических конференциях преподавателей биологического факультета Омского государственного педагогического университета в 1984–1999 г.г., на заседаниях кафедры зоологии Российского государственного педагогического университета им. А.И.Герцена (г. Санкт-Петербург в 1982–1990 г.г.), на республиканской научной конференции “Герценовские чтения” в 1982–1990 г.г., на III съезде общества протозоологов (Вильнюс, 1982г.), на IV симпозиуме по поведению водных бес-

позвоночных (Борок, 1983 г.), на семинарах кафедры зоологии Санкт-Петербургского университета (октябрь 1985 г., ноябрь 1989 г.), на совещании по зоологии беспозвоночных в Рязанском педагогическом институте (март 1987 г., март 1992 г.), на республиканском совещании министерства образования РСФСР (Омск, декабрь 1990 г.), на научно-практических конференциях в Цицикарском и Шеньянском университетах (КНР, август, 1992 г.), на семинаре биолого-химического факультета Пекинского педагогического университета (КНР, октябрь 1993 г., апрель 1994 г.), на семинаре департамента биологии и химии университета в Абу-Даби (ОАЭ, январь 1997 г.). На II международной научно-практической конференции по экологии в Поморском государственном университете (Архангельск, ноябрь 1998 г.). На семинаре Лаборатории протозоологии ЗИН РАН (февраль 2000 г.).

Материалы диссертации используются автором в курсе зоологии беспозвоночных на биологическом факультете Омского государственного педагогического университета (Лихачев, 1986а, 1986б, 1986в, 1989а, 1992а, 1992б, 1995а, 1995б, 1996а, 1996б, 1999), для выполнения выпускных и дипломных работ. За период 1985–1999 г.г. на кафедре зоологии ОмГПУ под руководством автора диссертации защищено 56 выпускных и дипломных работ, из которых 37 посвящены исследованиям различных групп простейших, в том числе и эвгленовых жгутиконосцев.

По теме диссертации диссертантом опубликовано 43 работы, из них четыре монографии:

1. Эндопаразитические эвгленовые жгутиконосцы // Омск: изд-во ОмГПУ, 1994. –170 С.
2. Эвгленовые водоемов Омской области // Омск: изд-во ОмГПУ, 1997. –242 С.
3. Зональные комплексы эвгленовых жгутиконосцев водоемов Омского Прииртышья // СПб: изд-во РГПУ им. А.И.Герцена, 1998. –191 С.
4. Система эвгленид // СПб: изд-во РГПУ им.А.И.Герцена, 1999. –120 С.

Структура и объем диссертации

Диссертация изложена на 460 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (768 названия, из них 278 отечественных и 490 иностранных) и приложения. В диссертации имеется 3 таблицы и 48 рисунков. Приложение содержит 171 рисунок и 11 таблиц микрофотографий.

ГЛАВА I. ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ СИСТЕМЫ ЭВГЛЕНОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Первый этап изучения эвгленовых жгутиконосцев (XIX век) включает: накопление материалов по видовому разнообразию эвгленовых жгутиконосцев; систематизацию полученных данных и описание основных родов и семейств эвгленовых (Ehrenberg, 1938; Dujardin, 1841; Perty, 1852; Stein, 1878). В этот период было описано 24 рода. Эвгленовые жгутиконосцы в ранге отряда *Euglenida* были выделены из состава класса Инфузории в класс *Flagellata* Cohn, 1853. Г.Клебсом и О.Бючли была создана первая научная система эвгленовых жгутиконосцев (Klebs, 1883; Bütschli, 1884, 1885):

Класс *Flagellata* Cohn, 1853

Отряд *Euglenida* Bütschli, 1884

Семейство *Euglenidae* Klebs, 1883

Семейство *Astasiidae* Klebs, 1883

Семейство *Peranemidae* Klebs, 1883

Второй этап (с начала 10-х до середины 60-х г.г. XX века) характеризуется накоплением данных по видовому разнообразию, с использованием светооптической техники; обособлением эвгленовых в отдельную группу с повышением рангов таксонов; поисками критериев для построения естественной системы. Но, лишь некоторые исследователи того времени занимались классификацией исключительно эвгленовых жгутиконосцев (Senn, 1900; Oltmanns, 1904, 1922; Playfair, 1915, 1921; Попова, 1955, 1966). Большинство исследователей работало над созданием макросистем, и эвгленовые жгутиконосцы в ранге класса, типа (отдела) рассматривались лишь как часть общих классификаций водорослей или простейших.

Третий этап связан с активным применением электронно-микроскопической техники для исследования ультраструктуры отдельных видов эвгленовых (Mignot, 1966; Leedale, 1967; Fize, Michel, 1972; Dodge, 1973; Kivik, Walne, 1984; Triemer, Farmer, 1991; Conforti et al., 1993; Triemer, Lewandowski, 1994; Vouck, Ngô, 1996; Dragoș et al., 1997; Conforti, 1998 и др.). Новые данные по ультраструктуре, физиологии и биохимии позволили выделить особенности организации и биологии, объединяющие эвгленовых в единый таксон. К середине 90-х годов XX века сформировалось мнение, что эвгленовые жгутиконосцы представляют собой обособленный класс либо в пределах царства Protozoa в типе Euglenozoa (Corliss, 1994; Cavalier-Smith, 1995; Angeler et al., 1999 и др.), либо отдел в пределах подцарства Algae (Conforti, 1994; Silva, Avila, 1995; Tell, 1998 и др.). Создатели многоцарственных систем объединяют в пределах одного царства эвгленовых жгутиконосцев и кинетопластид (иногда и диплонематид) (Cavalier-Smith, 1995; Старобогатов, 1986; Кусакин, Дроздов, 1998 и др.). Тем не менее, за последние 30 лет принципиальных изменений системы эвгленовых не произошло.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в период с 1981 по 1998 г.г., главным образом на территории Ленинградской и Омской областей, а также в Мурманской, Московской, Рязанской, Ярославской, Читинской, Челябинской областях, Хабаровском крае, Карелии. Кроме того, в разное время сборы производили в водоемах Северного Казахстана (Акмолинская и Павлодарская области), Грузии – (Зугдидский, Ланчхутский районы и Аджария), Туниса (Сус), Египта (Луксор), КНР (Цицикар, Шеньян, Пекин, Шанхайгуан), ОАЭ (Абу-Даби, Фуджейра), с применением стандартных методов сбора протистологических проб. Всего был найден и определен 221 вид эвгленовых жгутиконосцев, относящихся к 25 родам. Культивирование свободноживущих эвгленовых осуществлялось в стерильных чашках Петри при комнатной температуре. В качестве основной среды для выращивания использовалась церофиловая среда.

Жгутиконосцев исследовали *in vivo* или на фиксированных препаратах, с применением стандартных цитохимических методик. В полевых условиях использовали МБИ-3 с фазово-контрастным устройством. В стационарных условиях применяли микроскоп Reichert с фазово-контрастным устройством и фотонасадкой. Для изучения ультраструктуры эвгленовых применяли общепринятые методы фиксации, обезвоживания и заливки материала. Ультратонкие срезы получены на ультрамикротоме Ultracut (Reichert-Jung) и просматривались под электронным микроскопом Tesla-BS-613. Проведено электронно-микроскопическое исследование 11 видов свободноживущих и паразитических эвгленовых жгутиконосцев: *Euglena spirogyra*, *E. acus*, *E. viridis*, *Trachelomonas hispida*, *T. volvocina*, *Astasia klebsii*, *A. longa*, *Parastasia vermicularis*, *P. fennica*, *Sophiensia mirabilis*, *S. sibirica*.

Компьютерная реконструкция филогенетических деревьев, основанная на анализе дискретных (0–1), морфофизиологических признаков, выполнена с использованием пакета программ Phylip3.5 (Felsenstein, 1981, 1985). Статистическая обработка материала выполнена с применением пакетов программ Statistica ver.5.0 и StatSoft.

ГЛАВА III. МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭВГЛЕНОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

3.1. Видоспецифичные признаки эвгленовых на световом уровне

На основании изучения 221 вида эвгленовых жгутиконосцев можно выделить основные морфофизиологические и биологические особенности, которые использовались нами при описании видов на световом уровне: форма и размеры тела, строение переднего и заднего концов тела, форма

поперечного сечения тела; окраска тела; строение кутикулы; форма и особенности расположения ребер кутикулы; число свободных жгутиков; отношение длины жгутиков к длине тела; соотношение жгутиков между собой по длине у двужгутиковых видов; форма и размеры жгутикового резервуара; форма и расположение цитостома; характер движения; наличие стигмы, интенсивность ее окраски и расположение в клетке; форма, число, размеры и расположение сократительных вакуолей; форма, размеры, число и расположение хлоропластов; наличие пиреноидов; интенсивность окраски хлоропластов; форма, размеры, число и расположение в клетке зерен парамиллона; форма и размеры ядра; локализация ядра в клетке; особенности деления; характер и особенности питания; приуроченность к разнотипным водоемам.

Для видов, имеющих домики (роды *Klebsiella*, *Ascoglena*, *Trachelomonas* и *Strombomonas*), дополнительными видоспецифичными признаками являются: форма и размеры домика; строение переднего и заднего концов домика; окраска домика и ее интенсивность; характер поверхности домика; форма и особенности размещения скульптурных образований на поверхности домика; горлышко, его форма и размеры, характер его наружного края; особенности расположения монады в домике (характер прикрепления монады в домике, полнота использования монадой внутреннего объема домика).

Для эктобионтных видов рода *Colasium*, дополнительными признаками являются: особенности морфологии зооспоры; характер прикрепления трофозоитов к субстрату; одиночный или колониальный образ жизни; специфичные животные-хозяева.

Для эндопаразитических эвгленовых жгутиконосцев дополнительными признаками являются: наличие свободного жгутика у трофозоитов; наличие стигмы; особенности морфологии и жизнедеятельности инвазионной зооспоры (наличие свободного жгутика и прикрепительной ножки, характер движения, особенности поведения); место локализации трофозоитов в организме хозяина; особенности течения трофической и репродуктивной (характер деления) стадий жизненного цикла; специфичные животные-хозяева.

Многие из указанных особенностей имеют разную систематическую значимость у разных видов.

3.2. Форма тела

Морфологический анализ 221 вида показывает, что по форме тела бесцветные и окрашенные эвгленовые в большинстве случаев различаются. Для бесцветных неметаболирующих видов характерны овальная и бобовидная форма тела. А для метаболирующих бесцветных видов – веретено-

видная и булавовидная. Для окрашенных эвгленовых наиболее характерной является веретенovidная форма и ее многочисленные вариации. Формы переднего и заднего концов тела для большинства эвгленовых являются вспомогательными признаками при описании формы тела и мало ценными для систематики. Лишь для трахеломонасов и стромбомонасов форму переднего и заднего конца домиков можно считать видоспецифичной особенностью.

3.3. Покровы

Покровы эвгленовых жгутиконосцев имеют сложное и во многом уникальное строение. Основу их составляет плазмалемма, аморфный белковый слой, микротрубочки и связанные с ними микрофиламенты. Этот тип покровов принято называть кутикулой (Mignot, 1966; Карпов, 1990). Виды эвгленовых жгутиконосцев различаются по строению кутикулы – от гладкой до несущей продольные или спирально закрученные ребра, что позволяет выделить пять групп видов. По расположению микротрубочек мы выделяем 2 основных группы эвгленовых жгутиконосцев: 1) микротрубочки расположены одной или несколькими повторяющимися группами и не образуют комплексов с микрофиламентами; 2) микротрубочки располагаются двумя повторяющимися группами, одна из которых образует комплексы с микрофиламентами. Первую группу составляют неметаболирующие бесцветные виды, вторую – как бесцветные, так и окрашенные метаболирующие виды. Кроме того, на поверхности клеток могут формироваться бугорки, шипики, полоски, чешуйки. Многие виды имеют домики различной формы и размеров, что является важным систематическим признаком.

3.4. Жгутики и корешковые системы

У большинства окрашенных и у части бесцветных видов имеется один плавательный жгутик, а второй короткий находится в жгутиковом резервуаре и не выходит за его пределы. Некоторые виды имеют 3–4 или множество жгутиков (роды *Euglenomorpha*, *Hegneria*). Виды некоторых бесцветных (*Eutrosiphon*, *Peranema*, *Distigma*, *Sphenomonas*) и окрашенных родов (*Eutreptia*) имеют два плавательных жгутика. У одних они почти равны между собой, у других – плавательный жгутик длинный и направлен вперед, а рулевой короткий и направлен назад. У эвгленовых можно выделить три морфотипа: 1) изоконты – виды, имеющие 2 свободных жгутика одинаковой длины направленных в одну сторону, с одинаковыми способами биения (виды рода *Eutreptia*); 2) анизоконты – виды, имеющие два неравных по длине жгутика, направленных в одну сторону и отличающихся по способу биения, (виды рода *Distigma*); 3) гетероконты – виды, имеющие

два неравных по длине и расположению жгутика (один из них направлен вперед, а другой – назад), отличающиеся по способу биения (виды родов *Heteronema*, *Peranema*, *Anisonema*, *Dinema*, *Entosiphon*). Эндопаразитические эвгленовые жгутиконосцы рода *Parastasia*, эктобионтные жгутиконосцы рода *Colacium* и некоторые виды рода *Euglena* (*E. deses*) утратили плавательные жгутики. У трофозонтов *Parastasia fennica* была обнаружена безжгутиковая кинетосома, а в жгутиковом резервуаре один короткий жгутик (Лихачев, 1994). У трофических особей видов рода *Colacium* происходит утрата жгутиков, но имеются обе кинетосомы.

Жгутики всех эвгленовых имеют сложное ультратонкое строение. Ундулоподия включает цитоплазматический матрикс, аксонему и параксиальный тяж (ПАТ). У большинства изученных в этом отношении видов аксонема устроена по схеме 9+2 (плавательный жгутик) и 9+0 (короткий жгутик). Жгутики несут простые, нетрубчатые, длинные и короткие мастигонемы. Кинетосомы эвгленовых длинные, их всегда две, они располагаются параллельно друг другу. Корешковая система представлена тремя лентами микротрубочек, которые выстилают стенки жгутикового резервуара и направлены в переднюю часть клетки.

Анализ данных по строению жгутиков и их количеству позволяет выделить следующие группы эвгленовых: 1) виды, не имеющие плавательных жгутиков, но с коротким жгутиком в резервуаре и безжгутиковой кинетосомой, либо с двумя безжгутиковыми кинетосомами (бесцветные и окрашенные метаболирующие эвгленовые); 2) виды, имеющие один плавательный жгутик и короткий жгутик в резервуаре (бесцветные и окрашенные метаболирующие эвгленовые); 3) виды, имеющие два равных плавательных жгутика (окрашенные метаболирующие эвгленовые); 4) виды, имеющие два неравных жгутика (бесцветные неметаболирующие и метаболирующие эвгленовые); 5) виды, имеющие 3–7 равных жгутиков (бесцветные и окрашенные метаболирующие эвгленовые).

3.5. Другие органеллы

Митохондрии. У эвгленовые жгутиконосцы имеется несколько митохондрий. Каждая митохондрия имеет две мембраны и пластинчатые (или дисквидные) кристы.

Хлоропласты. По форме, различают дисквидные, овальные, округлые, пластинчатые, лентовидные и звездчатые хлоропласты. Их количество различно, от 1–2 до множества. По месту положения в клетке можно выделить: осевые хлоропласты, которые либо разбросаны в эндоплазме, либо занимают центральное положение в клетке и периферические хлоропласты, т.е. расположенные пристеночно. Хлоропласты имеют оболочку из 3 мембран. Внутри хлоропласта находятся ламеллы, состоящие обычно из 3

тилакоидов. Основными пигментами хлоропластов являются – хлорофиллы $a + b$, β -каротин и ксантофиллы. Помимо перечисленных пигментов эвгленовые имеют и другие, свойственные только им – диатиноксантин и диатоксантин. У части видов, хлоропласты имеют пиреноиды, которые располагаются либо полностью внутри хлоропластов, либо выступают наружу. У некоторых бесцветных видов (роды: *Entosiphon*, *Scytomonas*, *Petalomonas*, *Anisonema* и др.) пигментов нет, другие же бесцветные эвгленовые (роды *Astasia*, *Khawkienea*) имеют ограниченный набор пигментов, таких как каротины и ксантофиллы.

Стигма. Все окрашенные и некоторые бесцветные эвгленовые имеют красный глазок или стигму. Эта органелла, представляет собой ряд липидных гранул, содержащих пигмент астаксантин, или гематохром. Стигма расположена вне хлоропласта и лежит вдоль боковой стенки жгутикового резервуара. Каждая гранула окружена мембраной.

Сократительные вакуоли. У пресноводных видов возле жгутикового резервуара расположены 1–2 сократительные вакуоли. У морских и солоноватоводных видов, сократительные вакуоли отсутствуют.

Экструсомы. У многих эвгленовых жгутиконосцев под плазмалеммой обнаружены три типа экструсом. Наиболее хорошо известны трихоцисты. Довольно часто встречаются мукоцисты, выделяющие на поверхность клетки слизь. Экструсомы третьего типа также выделяют слизь, но она затвердевает в воде и участвует в образовании скульптурных элементов (бугорков, шипиков, полосок, чешуек) и домиков у некоторых видов, а также служит для прикрепления особей к субстрату. Эти экструсомы квалифицируются нами как цементоцисты. Мукоцисты и цементоцисты играют важную роль в процессах формирования и восстановления покровов эвгленовых.

3.6. Резервные вещества

Все эвгленовые содержат резервное вещество гликоген, который запасається в виде мелких гранул. У некоторых бесцветных видов (роды: *Entosiphon*, *Scytomonas*, *Petalomonas* и др.) гликоген является основным резервным веществом.

Для всех окрашенных и некоторых бесцветных эвгленовых специфичным резервным веществом является парамилон (парамил) – α -1,3-глюкан. По химическому составу парамилон близок к крахмалу, ламинарину и хризоламинарину. У окрашенных видов парамилон имеет пластидное происхождение, а у бесцветных видов – внепластидное. Парамилон откладывается в виде округлых, овальных или палочковидных зерен. У особей некоторых, неметаболизирующих окрашенных видов, образуются крупные зерна парамилона (парамии). Кроме парамилона, у некоторых видов эвгленовых

вых (род *Euglena*) резервным веществом является гематохром, скопления которого придают красную окраску клетке.

3.7. Ядро и деление клетки

Ядро эвгленовых овальное или округлое с одним крупным центральным ядрышком. Эвгленовые обладают закрытым внутриядерным оргомитозом. В течение всего митоза сохраняется ядерная оболочка, ядрышко не растворяется, а делится перетяжкой. Хромосомы все время находятся в конденсированном состоянии, они не собираются в экваториальную пластинку и расходятся в анафазе параллельно оси деления. Для эвгленовых можно выделить два типа деления клетки:

1. Монотомия – простое деление на две или на четыре дочерние клетки в цисте размножения (пальмелле) или в свободноплавающем состоянии.
2. Палинтомия – по определению В.А. Догеля – процесс, который “состоит из ряда равномерных повторных делений, приводящих к образованию совершенно одинаковых продуктов размножения”, т.е. гомологичных дочерних клеток (Догель, 1951).

Монотомия характерна для большинства свободноживущих видов. Деление следует сверху вниз в продольном направлении, при этом ядро перед делением перемещается в переднюю часть клетки. В результате монотомии образуется 2, крайне редко 4 дочерние клетки.

Палинтомия характерна для эндопаразитических видов родов *Parastasia* и *Sophiensiä*. В результате палинтотических делений образуется от 8 до 256 дочерних особей. По литературным данным, у нескольких видов рода *Parastasia* наблюдается синтомия (Michajlow, 1967, 1972), но эти данные не подтверждаются поздними исследованиями.

Половой процесс у эвгленовых жгутиконосцев до сих пор не обнаружен.

3.8. Особенности биологии

Питание эвгленовых. По характеру питания можно выделить три группы эвгленовых жгутиконосцев.

1. Фототрофные эвгленовые (голофиты, автотрофы) – фотосинтезирующие виды. Они синтезируют на мембранах хлоропластов различные полисахариды и, прежде всего парамилон.
2. Гетеротрофные эвгленовые (фаготрофы - голозои и сапрофиты). Голозойные виды захватывают пищу с помощью цитостома. У одних цитостом имеет вид трубки, расположенной продольно и закрывающейся крышечкой или губой (*Entosiphon*, *Lentomonas*), у других – губа отсутствует и цитостом открывается отверстием возле жгутикового резервуара (*Peranema*).

Сапрофитное (сапрозойное) питание, свойственно некоторым бесцветным свободноживущим видам, и является единственным для эндопаразитических видов. При сапрофитном питании пища воспринимается осмотическим (диффузным) путем через покровы тела.

3. Миксотрофные эвгленовые – организмы со смешанным характером питания. Они одновременно питаются и фототрофно, и гетеротрофно (сапрофитно).

Цисты. Многие эвгленовые переживают низкую температуру воды, пересыхание водоемов, изменение pH, изменения содержания кислорода и т.п. в состоянии цист покоя (Pascher, 1931; Rochman, 1942, 1957; Лихачев, 1994). Цисты покоя могут образовывать как окрашенные, так и бесцветные виды. У некоторых видов цисты покоя имеют 2 оболочки. Инцистированные особи не имеют плавательных жгутиков, лизосом и пищеварительных вакуолей. У них происходит уменьшение объема клетки за счет уплотнения цитоплазмы. Многие окрашенные и некоторые бесцветные виды перед делением образуют цисты размножения или пальмеллы.

Экологические группы. Можно выделить три группы видов эвгленовых жгутиконосцев: свободноживущие, эктобионтные и паразитические виды. Свободноживущих эвгленовых можно разделить на планктонные и бентосные виды. Основу комплекса планктонных эвгленовых составляют представители родов *Euglena*, *Phacus*, *Astasia*. Для планктонных видов характерно эвгленоидное движение; длинные плавательные жгутики; у окрашенных видов имеется стигма. Комплекс бентосных эвгленовых составляют виды родов *Trachelomonas*, *Strombomonas*, *Entosiphon*, *Anisonema*, *Scytomonas*. Одни из них имеют домики, другие домиков лишены, но имеют не метаболизирующее тело. Многие бентосные эвгленовые способны ползать по субстрату.

Эктобионтные виды заселяют различные субстраты, в том числе поверхность тела различных гидробионтов и, прежде всего рачков семейства Cyclopidae. В водоемах Северо-Запада России и юга Западной Сибири колациумы обнаружены на покровах 21 вида циклопид. Они встречаются на поверхности тела рачков в течение всего года, кроме января. Трофозоиты колациумов приобрели ряд морфологических адаптаций: прикрепление передним концом тела к субстрату, потеря плавательного жгутика, образование прикрепительных ножек или дисков. В жизненном цикле колациумов имеются стадия зооспоры, которая чрезвычайно напоминает свободноживущих эвгленовых.

Паразитические эвгленовые представлены бесцветными видами родов *Parastasia*, *Sophiensa*, *Hegneria* и окрашенными видами рода *Euglenomorpha*. В настоящее время наиболее изучены виды двух первых родов, являющиеся паразитами пищеварительного тракта, полости тела и яйцевых мешков

рачков семейства Cyclopidae (Michajlow, 1972; Wita, 1991; Лихачев, 1994). Имея морфо-физиологические адаптации к паразитированию, они сохранили многие черты организации свободноживущих эвгленовых.

ГЛАВА IV. ПРОБЛЕМЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ ЭВГЛЕНОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

4.1. Общие признаки эвгленовых

Сходство эвгленовых, в пределах единого класса, определяется объединяющими их признаками и свойствами:

- 1) сходное строение покровов – кутикулы: плазмалемма, аморфный белковый слой, микротрубочки и их комплексы с микрофиламентами;
- 2) жгутики всех эвгленовых снабжены параксиальным тяжем и простыми нетрубчатыми мастигонемами, переходная зона всегда длинная;
- 3) кинетосомы две, они длинные и расположены параллельно друг другу;
- 4) корешковые системы представлены тремя корешками-лентами, двумя узкими и одной широкой;
- 5) ядро с одним центральным ядрышком, хроматин всегда в конденсированном состоянии и расположен по периферии ядра;
- 6) закрытый ортомитоз, с постоянно конденсированными хромосомами, с сохранением ядерной оболочки;
- 7) экструсомы – трихоцисты, мукоцисты и цементоцисты – обильны и расположены непосредственно под кутикулой;
- 8) синтез лизина по ААК-пути через α -аминоадипиновую кислоту;
- 9) наличие гликогена и гликогеноподобных веществ у всех видов.

4.2. Признаки и свойства, определяющие различия между эвгленовыми жгутиконосцами

Несмотря на сходство эвгленовых, есть особенности, определяющие различия между видами. Главное различие между эвгленовыми определяется отсутствием или наличием хлоропластов. Выделение этих двух групп выглядит вполне естественным и принимается многими авторами (Попова, 1966; Leedale, 1967, 1978, 1982; Ветрова, 1980; Corliss, 1993, 1994; Cavalier-Smith, 1995). Бесцветные эвгленовые не имеют никаких следов хлоропластов, поэтому разумно считать их первично бесцветными, а все окрашенные формы – результат симбиоза бесцветных эвгленовых с предками зеленых водорослей (Margulis et al., 1996; Simpson, 1997; Кусакин, Дроздов, 1998; Cavalier-Smith, 1998).

Однако детальный анализ большой группы бесцветных эвгленовых показывает, что она неоднородна. В ней также выделяются две группы, различающиеся, прежде всего по типу запасных питательных веществ. Для

одних характерно наличие и гликогена, и парамилона, как и для всех окрашенных видов, тогда как для других – только гликоген. Следовательно, можно предположить, что среди бесцветных форм есть вторично бесцветные, т.е. утратившие хлоропласты в процессе эволюции, но сохранившие способность синтезировать парамилон, как и виды с хлоропластами.

Проведенный кластерный анализ позволяет провести четкую границу между всеми тремя группами. Кроме того, эти два признака (наличие/отсутствие хлоропластов, а также парамилона) дополняются несколькими другими, составляющими комплексы признаков, характеризующих разные группы эвгленовых.

1. Первую группу составляют виды, для которых характерны: постоянная форма тела (неметаболирующие особи); покровы скульптурированы продольными ребрами; отсутствие хлоропластов, стигмы, парамилона; резервное вещество – гликоген; фаготрофное питание, с помощью сложно устроенного цитостома; монотомия только в подвижном состоянии, с образованием 2 дочерних клеток. Это первично бесцветные эвгленовые.
2. Вторую группу составляют виды, для которых характерны: метаболизирующее и не метаболизирующее тело; покровы скульптурированы либо продольными, либо спирально закрученными ребрами; хлоропласты, с хлорофиллом а+в; имеется стигма; резервное вещество – парамилон; фототрофное питание; монотомия с образованием двух дочерних клеток, часто в пальмелле. Это пластидные, или окрашенные эвгленовые.
3. Третью группу составляют виды, для которых характерны: метаболизирующее движение; покровы со спирально закрученными ребрами; отсутствие хлоропластов; наличие у некоторых видов стигмы; резервное вещество – парамилон. Виды этой группы фаготрофы: сапрофиты и голозой, с просто устроенным цитостомом. Монотомия, с образованием 2–4 дочерних клеток как в пальмелле, так и без нее; палинтотомия. Это апопластидные, или вторично бесцветные эвгленовые.

Сравнительно-морфологический анализ (рис. 1) показывает, что при высокой степени сходства эвгленовых жгутиконосцев в целом, отличия выделенных групп между собой существенны. Эти результаты подтверждаются и молекулярно-биологическими данными (Montegut-Felkner, Triemer, 1997).

Таким образом, на основании сравнительно-морфологического анализа, в составе класса Euglenoidea можно выделить три новых подкласса:

1. Подкласс Первично бесцветные эвгленовые – *Euglenoidia Likhachev, 1999*.
2. Подкласс Окрашенные, или пластидные эвгленовые – *Euglenoplastidia Likhachev, 1999*.

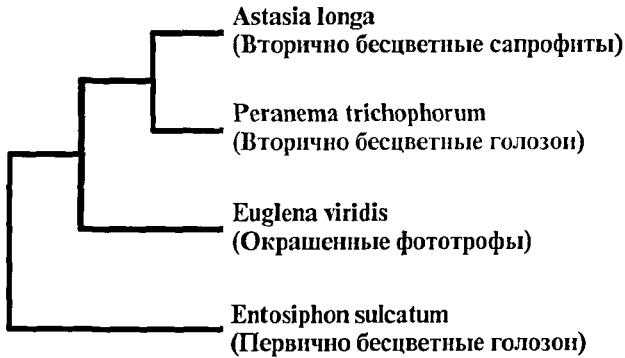


Рис. 1. Схема филогенетических отношений эвгленовых построенная, по результатам сравнительно-морфологического анализа по алгоритму Polymorphism parsimony v.3.51c (Лихачев, 1999).

3. Подкласс Вторично бесцветные, или апопластидные эвгленовые – Euglenoapoplastidia Likhachev, 1999.

ГЛАВА V. НОВАЯ СИСТЕМА ЭВГЛЕНОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ КЛАСС EUGLENOIDEA (BÜTSCHLI) OLTMANN'S, 1904

Характерна исключительно монадная организация. Форма тела веретеновидная или овальная, реже иная. Покровы тела представлены кутикулой. У части видов кутикула имеет скульптурные элементы – бугорки, шипики, полоски. Для некоторых видов характерны домики или “раковинки”. Неметаболирующие и метаболирующие жгутиконосцы. Метаболия в виде изгибательных движений или активных волнообразных и перистальтических сокращений клетки. Двужгутиковые (изоконты, анизоконты, гетероконты), редко многожгутиковые. Жгутики имеют длинную переходную зону, параксиальный тяж и простые мастигонемы. Жгутиковых корешков три: вентральный, дорсальный и промежуточный.

У окрашенных видов хлоропласты различные по форме; с пиреноидами и без них. Оболочка хлоропласта из 3 мембран, тилакоиды собраны в ламеллы по 3. Хлорофиллы a + b. У части видов имеется стигма, расположенная вне хлоропласта.

Для всех видов характерно запасание гликогена или гликогеноподобных веществ. У всех окрашенных и части бесцветных видов основное резервное вещество – парамилон. У части бесцветных видов имеется цитостом. Митохондрии с пластинчатыми (или дисковидными) кристами. Ядро

с центральным ядрышком. Деление – закрытый ортомитоз. Хромосомы в постоянно конденсированном состоянии, ядрышко сохраняется во время митоза. Синтез лизина по ААК-пути.

Свободноживущие, эктобионтные или паразитические организмы. Фототрофы и гетеротрофы (голозои и сапрофиты). Преимущественно пресноводные виды, реже – обитатели солоноватоводных и морских водоемов, и почвы. В пределах класса *Euglenoidea* (Bütschli) Oltmanns, 1904, представляется возможным выделить три подкласса: *Euglenoidia* Likhashev, 1999, *Euglenoplastidia* Likhashev, 1999 и *Euglenoapoplastidia* Likhashev, 1999.

I. Подкласс *Euglenoidia* Likhashev, 1999 – Первично бесцветные эвгленовые

Гетеротрофные жгутиконосцы с постоянной формой тела. Кутикула с продольными ребрами. Запасное вещество – гликоген. Фаготрофы – голозои с развитым цитостомом. Деление – монотомия с образованием двух дочерних клеток, только в подвижном состоянии. Подкласс, включает следующие отряды, семейства и роды:

1. Отряд *Entosisiphonoida* Likhashev, 1999

Неметаболирующие с овальной формой тела жгутиконосцы. Кутикула с продольными ребрами. Двужгутиковые. Передний плавательный жгутик – короткий, длинный рулевой жгутик тянется назад вдоль тела. Ползающие, реже плавающие виды. Цитостом, проходит почти через всю клетку в продольном направлении и имеет закрывающую крышечку. Деление в подвижном состоянии на две дочерние клетки. Гетеротрофы – голозои. Семейство *Entosisiphonoidae* Likhashev, 1999 включает роды: *Entosisiphon* Stein, 1878; *Dinema* Perty, 1852; *Anisonema* Dujardin, 1841; *Ploeotia* Dujardin, 1841; *Lentomonas* (Preisig) Farmer, Triemer, 1994.

2. Отряд *Scytomonoida* (Mignot, 1967) Likhashev, 1999

Неметаболирующие жгутиконосцы. Тело овальной формы, выпуклое со спинной стороны и сплющено с брюшной стороны. Кутикула плотная, с хорошо выраженными широкими продольными ребрами (гребнями). Каждое ребро армировано микротрубочками. Пространство между ребрами не несет микротрубочек. Двужгутиковые (гетероконты). Передний плавательный жгутик короче тела в 2 раза, а рулевой жгутик длиннее тела в 1,5–2 раза. Жгутики выходят из жгутикового резервуара субапикально, из впадины на брюшной стороне. Ползают по субстрату, плавают значительно реже. Цитостом проходит в продольном направлении через всю клетку. Он армирован четырьмя полосами микротрубочек, две из которых широкие, а две узкие. Полосы в конце цитостома объединены между собой электронеплотным мостом. С внешней стороны цитостом закрывается крышеч-

кой. Обитатели соленых, часто заболоченных водоемов. Семейство Scytomonoidae Mignot, 1967 включает роды: Scytomonas Stein, 1878; Calycimonas Christen, 1959; Atraktomonas Christen, 1962.

3. Отряд Petalomonoida (Fott, 1959) Likhachev, 1999

Неметаболирующие жгутиконосцы. Форма тела овальная или бобовидная, реже грушевидная, полуовальная или листовидная. Кутикула гладкая или несет продольные ребра. Имеют один плавательный длинный жгутик, короткий жгутик находится в жгутиковом резервуаре. У большинства видов имеется цитостом. Деление в подвижном состоянии на две дочерние клетки. Семейство Petalomonoidae Fott, 1959 включает роды: Petalomonas Stein, 1878; Rhabdomonas Fresenius, 1901; Rhabdospira Pringsheim, 1963.

Роды с неопределенным систематическим положением: Marsupiogaster Schewiakoff, 1893; Clautriavia Massart, 1900; Hegneria Brumpt et Lavier, 1924; Triangolomonas Lackey, 1940; Phizapis Skuja, 1924; Helikotropis Pochman, 1955; Dinematomonas Silva, 1960; Dylakosoma Skuja, 1964; Dolium Larsen, Patterson, 1990.

II. Подкласс Euglenoplastidia Likhachev, 1999 – Окрашенные, или пластидные эвгленовые

Фототрофные метаболирующие и неметаболирующие жгутиконосцы. Кутикула с продольными или со спирально закрученными ребрами. Имеются хлоропласты и стигма. Хлорофилл а+b. Резервное вещество – парамилон. Деление клетки – монотомия с образованием двух дочерних клеток, часто в пальмелле. Подкласс, включает следующие отряды, подотряды, семейства и роды:

1. Отряд Eutreptida (Hollande) Schussnig, 1968

Сильно метаболирующие жгутиконосцы. Форма тела веретенovidная или булавовидная. Кутикула складчатая, со спирально закрученными ребрами. Двужгутиковые (изоконты). Оба жгутика длинные, плавательные. Имеется ярко красная стигма. Многочисленные дисковидные хлоропласты занимают пристеночное положение в клетке. Мелкие овальные или палочковидные зерна парамилона расположены возле ядра, реже разбросаны в эндоплазме. Семейство Eutreptioidae Hollande, 1942 включает роды: Eutreptia Perty, 1852; Eutreptiella da Cunha, 1913.

2. Отряд Euglenida Bütschli, 1884

Не метаболирующие и метаболирующие жгутиконосцы. Форма тела преимущественно веретенovidная. Кутикула складчатая, с продольными или спирально закрученными ребрами. Некоторые виды имеют на поверхности – бугорки, полоски, шипики. Двужгутиковые. Имеют один длинный

плавательный жгутик, короткий жгутик не выходит за пределы жгутикового резервуара. Стигма есть у всех видов. Хлоропласты и зерна парамиллона имеют разнообразную форму, размеры, число и локализацию в клетке. Свободноживущие фототрофы, обитатели пресных, реже солоноватых и морских вод. Отряд включает два подотряда: *Phacusidia*, *Euglenidia*.

Подотряд *Phacusidia* Likhachev, 1999

Неметаболирующие жгутиконосцы. Форма тела сердцевидно-листовидная или веретеновидная. Кутикула гладкая или складчатая. Несет продольные ребра. Многочисленные дисковидные хлоропласты разбросаны в эндоплазме. Немногочисленные мелкие овальные зерна парамиллона сконцентрированы в центральной части клетки. У многих видов имеется 1–2 крупных кольцеобразных или удлинено-палочковидных парамиллоновых зерна или парамилии. Они расположены пристеночно или в центральной части клетки, выше ядра. У большинства видов деление в пальмелле на 2 дочерние клетки. Семейство *Phacusioidae* Likhachev, 1999 включает роды: *Phacus* Dujardin, 1841; *Lepocinclis* Perty, 1849; *Monomorphina* Mereschkowsky, 1877.

Подотряд *Euglenidia* Likhachev, 1999

Метаболирующие жгутиконосцы. Форма тела разнообразна, от овальной и веретеновидной до уплощенно-червеобразной. Кутикула со спирально закрученными ребрами. Двужгутиковые. Плавательный жгутик может иметь различную длину. У некоторых видов ундулиподия – почти полностью редуцирована. Стигма есть у всех видов. Зерна парамиллона мелкие, округлой или овальной формы, разбросаны в эндоплазме. У некоторых видов в эндоплазме откладывается гематохром. Хлоропласты с пиреноидами или без них, разнообразны по форме – от округлой до звездчатой. Ядро имеет разные размеры и локализацию в клетке. Деление в пальмелле, реже в подвижном состоянии. Семейство *Euglenoidae* Klebs, 1883 включает роды: *Euglena* Ehrenberg, 1830; *Euglenomorpha* Wenrich, 1924; *Cryptoglena* Ehrenberg, 1831

3. Отряд *Trachelomonoida* Likhachev, 1999

Метаболирующие жгутиконосцы, имеющие домики или “раковинки”. Форма домиков, их переднего и заднего концов, характер поверхности стенок домиков видоспецифичны и чрезвычайно разнообразны. Некоторые виды имеют неполные домики, имеющие обрезанную переднюю часть. У большинства видов монада полностью занимает внутренний объем домика. У части видов монада отстает от стенок домика. Кутикула со спирально закрученными ребрами. Монады имеют один плавательный жгутик. Короткий жгутик не выходит за пределы жгутикового резервуара. У всех

видов имеется стигма. У большинства видов хлоропласты мелкие дисковидные и разбросаны в эндоплазме. Зерна парамиллона мелкие овальные или палочковидные, разбросаны в эндоплазме. Деление в подвижном состоянии, реже в пальмелле, внутри домика на 2 дочерние клетки, одна из которых покидает материнский домик и строит свой. Семейство *Trachelomonoidae* Likhachev, 1999 включает роды: *Trachelomonas* Ehrenberg, 1833; *Ascoglena* Stein, 1878; *Strombomonas* Deflandre, 1930; *Klebsiella* Pascher, 1931.

4. Отряд *Colaciumoida* (Smith, 1955) Likhachev, 1999

Неметаболирующие или слабо метаболирующие жгутиконосцы. Имеют сложный жизненный цикл, включающий две фазы: трофозонт, прикрепляющийся на различных субстратах, в том числе на поверхности тела различных водных беспозвоночных. Зооспора, ведущая свободноплавающий образ жизни. Трофозонт имеет овальную или удлинненно – овальную форму тела. Кутикула гладкая. Для прикрепления к субстрату образуют прикрепительную ножку, диск или стебелек. В жгутиковом резервуаре находятся два коротких жгутика. У некоторых видов обнаружен скрытый (редуцированный) цитостом. Немногочисленные дисковидные хлоропласты разбросаны в эндоплазме. Зерна парамиллона мелкие овальные и разбросаны в эндоплазме. Деление в пальмелле на 2–4 дочерние клетки, которые образуют зооспоры. Зооспора от трофозонтов отличается наличием длинного плавательного жгутика, короткий жгутик находится в жгутиковом резервуаре. Перед прикреплением к субстрату зооспоры теряют плавательный жгутик, на месте которого образуют ножку, диск или стебелек. Эктобионты. Фототрофы. Семейство *Colaciumoidae* Smith, 1955 включает род *Colacium* Ehrenberg, 1838

Роды с неопределенным систематическим положением: *Amphitropis* Gicklhorn, 1920; *Euglenocapsa* Steinecke, 1932; *Protoeuglena* Subrahmanyam, 1954; *Tereutrepia* McLachlan, Sequel, Fritz, 1994.

III. Подкласс *Euglenoapoplastidia* Likhachev, 1999 –

Вторично бесцветные, или апопластидные эвгленовые

Гетеротрофные метаболирующие жгутиконосцы. Кутикула со спирально закрученными тонкими ребрами. У некоторых видов имеется стигма. Резервное вещество – парамилон. Фаготрофы: сапрофиты и голозон, с цитостомом. Деление клетки: монотомия с образованием 2–4 дочерних клеток как в пальмелле, так и без нее; палинтомия, с образованием 8–256 дочерних клеток. Подкласс, включает следующие отряды, семейства и роды:

1. Отряд *Sphenomonoida* Leedale, 1967

Слабо метаболизирующие жгутиконосцы. Форма тела веретенovidная. Кутикула гладкая или имеет продольные ребра. Двужгутиковые (гетероконты). Длинный плавательный жгутик направлен вперед, а короткий рулевой жгутик – назад. Стигмы и цитостома нет. Зерна парамиллона мелкие и крупные, овальной и удлинено-овальной формы. Ядро находится в центре клетки. Деление в подвижном состоянии с образованием двух дочерних клеток. Сапрофиты. Семейство *Sphenomonoidae* Likhachev, 1999 включает роды: *Sphenomonas* Stein, 1878; *Tropidoscyphus* Stein, 1878; *Notosolenus* Stokes, 1884

2. Отряд *Menoidiumoida* (Hollande, 1942) Likhachev, 1999

Слабо метаболизирующие жгутиконосцы. Форма тела полулунно-цилиндрическая, овальная и игловидная. Кутикула гладкая, реже со спиральными ребрами. Двужгутиковые. Длинный плавательный жгутик выходит во внешнюю среду, короткий жгутик находится в жгутиковом резервуаре. У некоторых видов имеется стигма. Зерна парамиллона крупные палочковидные или удлинено – овальные, реже кольцеобразные. Ядро овальное или удлинено-овальное, находится ближе к заднему концу или в центре клетки. Деление в свободноплавающем состоянии с образованием двух дочерних клеток. Сапрофиты. Семейство *Menoidiumoidae* Hollande, 1942 включает роды: *Menoidium* Perty, 1852; *Rhabdomonas* Frisenius, 1901; *Parmidium* Christen, 1963; *Hyalophacus* Pringsheim, 1936; *Gyropaigne* Skuja, 1948; *Cyclidiopsis* Korschikov, 1941.

3. Отряд *Peranemoida* (Klebs) Hollande, 1942

Метаболирующие жгутиконосцы. Форма тела веретенovidная, реже овальная. Кутикула либо гладкая, либо с ребрами или скульптурирована бугорками. У некоторых видов наружный покров может нести песчинки. Гетероконты. Обычно имеют длинный плавательный жгутик и короткий рулевой жгутик. У некоторых видов короткий жгутик прирастает к кутикуле. У большинства видов при движении, волнообразно изгибается только передняя небольшая часть плавательного жгутика. Стигмы нет. Характерен хорошо развитый цитостом. Овальные немногочисленные зерна парамиллона располагаются в задней части клетки. Деление в подвижном состоянии с образованием двух дочерних клеток. Хищники (голозой). Семейство *Peranemoidae* Klebs, 1883 включает роды: *Peranema* Dujardin, 1841; *Heteronema* Dujardin, 1841; *Urceolus* Mereschkowsky, 1879; *Jenningsia* Schaeffer, 1918; *Chasmostoma* Massart, 1920.

4. Отряд *Distigmoida* (Hollande, 1942) Likhachev, 1999

Сильно метаболизирующие жгутиконосцы. Форма тела удлинненно-веретеновидная, реже обратно-грушевидная. Кутикула со спиральными ребрами или несет спиральные ряды точек. Двужгутиковые. У одних, длинный плавательный жгутик направлен вперед, а короткий рулевой жгутик тянется вдоль тела (гетероконты). У других, два неравных жгутика направлены вперед (анизоконты). Стигмы нет. Мелкие овальные зерна парамилона, немногочисленны и разбросаны в эндоплазме. Деление в подвижном состоянии на две дочерние клетки. Сапрофиты. Семейство *Distigmoidae* Hollande, 1942 включает роды: *Distigma* Ehrenberg, 1838; *Distigmopsis* Hollande, 1942.

5. Отряд *Astasiida* (Klebs, 1883) Likhachev, 1999

Сильно метаболизирующие жгутиконосцы. Форма тела веретеновидная, реже булавовидная. Кутикула со спирально закрученными ребрами. Двужгутиковые. Плавательный жгутик длинный. Короткий жгутик всегда находится в жгутиковом резервуаре. Со стигмой или без нее. Цитостома нет. Мелкие овальные или округлые зерна парамилона разбросаны в эндоплазме. Деление в движении или в пальмелле, с образованием 2–4 дочерних клеток. Свободноживущие сапрофиты. Семейство *Astasioidae* Klebs, 1883 включает роды: *Astasia* Dujardin, 1841; *Euglenopsis* Klebs, 1883; *Khawkinia* Jahn et McKibben, 1937.

6. Отряд *Parastasiida* Likhachev, 1998

Факультативные или облигатные эндопаразиты водных беспозвоночных. Жизненный цикл состоит из двух чередующихся фаз: трофической, представленной паразитирующим трофозоитом и репродуктивной, включающей палинтомические деления трофозоитов и образование инвазионных жгутиковых клеток или зооспор. Сильно метаболизирующие жгутиконосцы. Форма тела трофозоитов веретеновидная и булавовидная. Кутикула обычно со спирально закрученными ребрами, редко гладкая. У трофозоитов, находящихся в организме хозяина, оба жгутики короткие и не выходят за пределы жгутикового резервуара. Трофозоиты некоторых видов образуют длинный плавательный жгутик при выходе из организма хозяина в воду. У части видов имеется стигма. Цитостома нет. Овальные или палочковидные зерна парамилона чрезвычайно многочисленны. Деление – палинтотомия, с образованием 8–256 дочерних клеток, которые формируют инвазионные зооспоры. Зооспоры большинства видов имеют длинный плавательный жгутик, прикрепительный стебелек или “ножку”. По остальным особенностям морфологии, зооспоры мало отличаются от трофозоитов. Сапрофиты. Паразиты пищеварительного тракта, полости тела и яй-

цевых мешков пресноводных рачков семейства Cyclopidae, реже других водных беспозвоночных. Семейство Parastasioidae Likhashev, 1999 включает роды: *Parastasia* Michajlow, 1972; *Sophiensa* Likhashev, 1998.

Роды с неопределенным систематическим положением: *Metanema* Senn, 1900; *Protaspis* Skuja, 1939; *Rhynchopus* Skuja, 1948; *Astasiella* Skvortzow, 1958; *Calkinsia* Lackey, 1960; *Pseudamaeba* Behre, 1961; *Pentamonas* Lackey, 1962; *Pseudoperanema* Christen, 1962; *Mononema* Michajlow, 1969; *Dinema* Michajlow, 1969; *Dinemula* Michajlow, 1969; *Embryocola* Michajlow, 1969; *Parastasiella* Michajlow, 1969; *Paradinemulla* Michajlow, 1969; *Naupliicola* Michajlow, 1970; *Paradistigma* Wita, 1974; *Paradistigmoides* Michajlow, 1976; *Mesastasia* Palienko et Monchenko, 1979.

ГЛАВА VI. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭВГЛЕНОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

6.1. Филогенетические связи эвгленовых жгутиконосцев с другими протистами

Начиная со второй половины XIX века и до недавних пор, высказывались предположения о филогенетической близости эвгленовых жгутиконосцев с зелеными (Klebs, 1893; Christensen, 1964; Klein, Cronquist, 1967), рафидофитовыми (=хлоромонадовыми) (Senn, 1900; Lemmermann, 1913; Pascher, 1931; Попова, 1955), криптофитовыми и динофитовыми водорослями (Chadefaud, 1960; Bourgelly, 1987). В настоящее время, основываясь на положениях симбиотической гипотезы, многие исследователи поддерживают идею о первичности бесцветных форм над пластидными, которые произошли и эволюционировали вследствие симбиоза фаготрофных предков с зелеными водорослями (Margulis, 1981; Willey, Wibel, 1985, 1987; Surek, Melkonian, 1986; Карпов, 1990; Кусакин, Дроздов, 1994, 1998; Margulis et al., 1996 и др.).

Чрезвычайно скудны палеонтологические находки эвгленовых. Известны остатки 9 ископаемых видов, 8 из которых принадлежат к роду *Trachelomonas* и обнаружены в плиоценовых горных породах Мадагаскара (Deflandre, Lenoble, 1948). Один вид из рода *Phacus* или *Lepocinclis* – найден в эоценовых породах Северной Америки (Grassé, 1952). Недостаточность палеонтологических данных привела к поискам среди современных протистов групп филогенетически близких эвгленовым.

Ультраструктурные и молекулярно-биологические данные, указывают на близкие филогенетические связи эвгленовых с кинетопластидами (Kivic, Walne, 1984; Brugerolle, 1985; Melkonian, 1986; Sogin et al., 1986; Wolters, Erdmann, 1988; Triemer, Farmer, 1991; Simpson, 1997 и др.). При отличиях этих групп жгутиконосцев друг от друга (разные пути синтеза лизина, на-

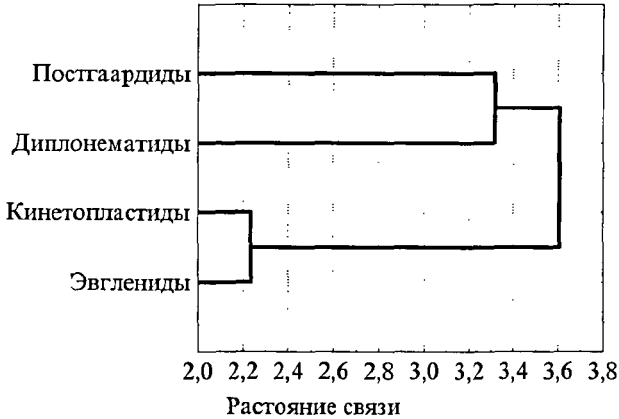


Рис. 2. Схема филогенетических связей эвгленозоев, построенная по результатам сравнительно-морфологического анализа с использованием алгоритма Polymorphism parsimony v.3.51c (Лихачев, 1999).

личие у кинетопластид уникальной органеллы – кинетопласта), имеются некоторые сходные признаки, указывающие на их родство (сходство в строении экструсом, сходное строение корешковых систем, тип митоза).

В качестве родственных эвгленовым жгутиконосцам, могут рассматриваться, и не без основания, диплонематиды и постгаардиды (рис. 2). Диплонематиды (Schuster et al., 1968; Porter, 1973; Triemer, Ott, 1990; Montegut-Felkner, Triemer, 1990; Triemer, 1992) и постгаардиды (Fenchel et al., 1995; Fenchel, Finloy, 1995; Simpson et al., 1996/1997; Simpson, 1997) сходны с эвгленовыми по строению: жгутикового аппарата и жгутикового резервуара, корешковых систем, митохондрий, цитостома, ядра, экструсом. При этом, диплонематиды имеют отличающие их от эвгленовых жгутиконосцев признаки: покровы образованные плазмалеммой со слоем продольных взаимосвязанных микротрубочек; их жгутики гладкие, без мастигонем; отсутствует параксиальный тяж; хромосомы в метафазе митоза принимают форму колец. Но, не смотря на указанные отличия, правильность объединения эвгленовых и диплонематид в ранге классов в единый тип Euglenozoa не вызывает сомнения. Постгаардиды имеют в отличие от эвгленовых иное строение покровов, жгутики без мастигонем. Но, существенное сходство постгаардид и эвгленовых, позволяет включить их в ранге класса Postgaardiidea в тип Euglenozoa.

6.2. Пути происхождения окрашенных и бесцветных эвгленовых

Для решения проблем происхождения и эволюции эвгленовых, важное значение имеет вопрос о филогенетических связях окрашенных и бесцветных видов. Наиболее старой является гипотеза о первичности окрашенных и вторичности бесцветных эвгленовых. Последователи этой гипотезы считают, что бесцветные эвгленовые произошли от зеленых видов в результате утраты хлоропластов (Zumstein, 1900; Попова, 1955; 1966; Попова, Сафонова, 1976; Lewin, 1962; Lelaud, 1968; Grant, 1985).

Ультроструктурные исследования показали, что эвгленовые могут быть связаны только с водорослями, имеющими пластинчатые кристы в митохондриях, и содержащими хлорофилл *b*. Таким сочетанием признаков обладают только зеленые водоросли, которые совсем не похожи на эвгленовых по строению клетки. Со сменой парадигмы, вызванной возрождением симбиогенетических идей на клеточном уровне, первичными в эволюции стали считаться гетеротрофные формы, т.к. хлоропласты могли приобретаться неоднократно. Вероятно, следует предположить, что в основе древа эвгленовых стоят бесцветные гетеротрофы, давшие начало окрашенным видам, которые потеряли хлоропласты под влиянием факторов внешней среды и дали начало бесцветным сапрофитным эвгленовым.

6.3. Эволюция отдельных родов эвгленовых

На первичности пластидных видов, основывались гипотезы происхождения и филогенетического родства представителей отдельных родов. В этой связи представляют интерес труды некоторых ученых (Попова, 1951; Christen, 1962; Leedale, 1967; Ветрова, 1980). Последователями идеи о первичности бесцветных видов, вопросы микроэволюции эвгленовых жгутиконосцев не разрабатывались.

По-видимому, в основание филогенетического древа эвгленовых следует поставить бесцветные голозойные виды (подобные видам современных родов *Entosiphon*, *Anisonema*), от которых в результате утраты одного из плавательных жгутиков произошли виды, подобные современным скитомонасам и петаломонасам. Предки энтосифоноид в результате симбиоза с зелеными водорослями дали начало двужгутиковым окрашенным формам похожим на представителей рода *Eutreptia*, и окрашенным видам с цитостомом, которые дали начало организмам подобным перанеме. Предки современной эвтрепции явились родоначальниками двух ветвей эволюции. Утрата ими одного плавательного жгутика в первой ветви привела к появлению эвглен, а редукция хлоропластов во второй ветви дала многообразие видов рода *Distigma*. Некоторые виды, подобные *Euglena*, приобрели способность строить домики, так появились предки трахеломонадовых.

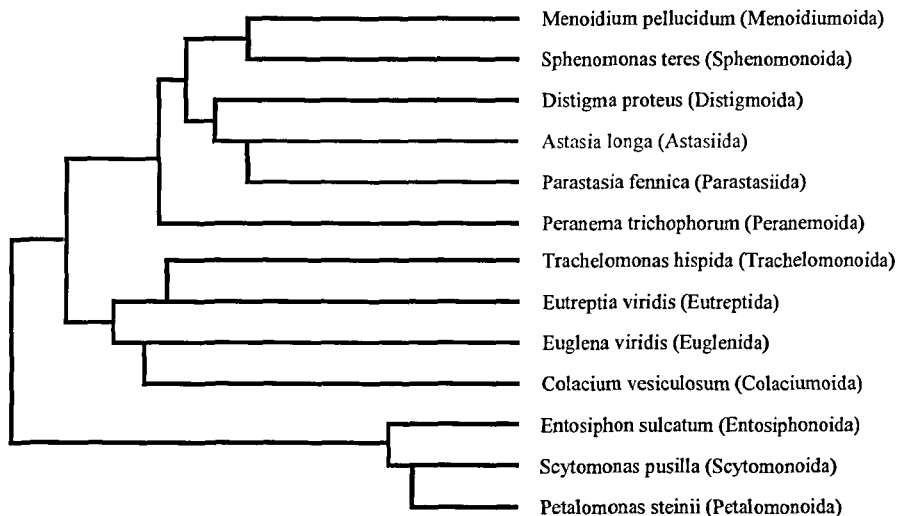


Рис. 3. Схема филогенетических отношений разных видов эвгленовых, построенная по результатам сравнительно-морфологического анализа с использованием алгоритма Polymorphism parsimony v.3.51c (ориг.)

Часть видов перешла к прикрепленному образу жизни (Colaciumoidea). Виды, подобные *Euglena*, дали начало бесцветным астазидам. Некоторые из них в процессе морфологической эволюции почти не изменились с тех пор, как приобрели хлоропласты и вторично потеряли их, сохранив стигму и парамилон. Это характерно для видов рода *Khawkinia*. Другие, в частности, виды рода *Astasia*, при очень высокой степени сходства с окрашенными видами утратили стигму. Некоторые астазииды, перейдя к паразитизму в организмах водных беспозвоночных, дали начало видам родов *Parastasia* и *Sophiensia*. Возможно, в процессе длительной эволюции вначале возникли и существовали какие-то промежуточные формы, которые были связующим звеном между исходными окрашенными и современными вторично бесцветными видами, о которых мы сейчас ничего не знаем (рис. 3).

Поэтому, о прямом филогенетическом родстве между родами эвгленовых жгутиконосцев можно говорить лишь в некоторых случаях, например в линиях: *Euglena* – *Khawkinia* – *Astasia*; *Khawkinia* – *Astasia* – *Sophiensia* – *Parastasia*; *Phacus* – *Lepocinclis* – *Hyalophacus*; *Euglena* – *Colacium*, *Eutreptia* – *Euglena*, *Eutreptia* – *Distigma*

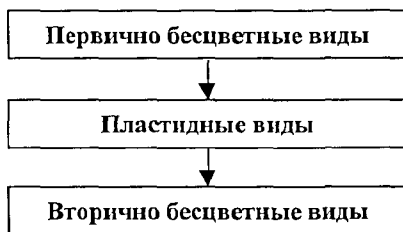


Рис. 4. Направление эволюции эвгленовых жгутиконосцев (ориг.)

6.4. Новая гипотеза эволюции эвгленовых

Исходя из положений симбиотической гипотезы происхождения и эволюции эукариотной клетки, можно предположить, что эвгленовые жгутиконосцы произошли от некогда широко распространенной группы фаготрофных двужгутиковых неметаболирующих жгутиконосцев. Эвгленовые, как и кинетопласты, диплонематиды и постгаардиды, рано отделились от предковой группы жгутиконосцев. Можно предположить, что отдельные большие группы эвгленовых возникали в следующем порядке (рис. 4):

Таким образом, эволюция эвгленовых шла поэтапно (рис.5):

1. Древние примитивные эвгленовые жгутиконосцы обладали овальным не метаболирующим телом, двумя неравными жгутиками, были фаготрофами – голозоями, с хорошо развитым цитостомом. Основным резервным веществом этих проэвгленид был гликоген. Вероятно, они были подобны современным видам рода *Entosiphon*. В ходе эволюции часть древних фаготрофов – голозоев утратила цитостом, став паразитами различных гидробионтов, и перешли к сапрофитному питанию. Первичные сапрофиты были подобны современным видам рода *Neopetia*. Две эти группы дали начало современным первично бесцветным эвгленовым.
2. Именно первично бесцветные виды в результате симбиоза с водорослями дали начало окрашенным, или пластидным видам. С одной стороны, появились виды, которые наряду с хлоропластами сохранили цитостом, мы их называем примитивными миксотрофами. Часть из этих видов, в последствии, утратила цитостом и дала начало некоторым пластидным фототрофам, подобным современным видам рода *Euglena*. Пластидные виды вместе с хлоропластами получили: способность к фототрофному питанию; новое резервное вещество – парамилон, синтез которого осуществлялся на пиреноидах хлоропластов. Кроме того, они получили стигму, которая также имела пластидное происхождение. В дальнейшем некоторые виды утратили пиреноиды и приобрели способ-

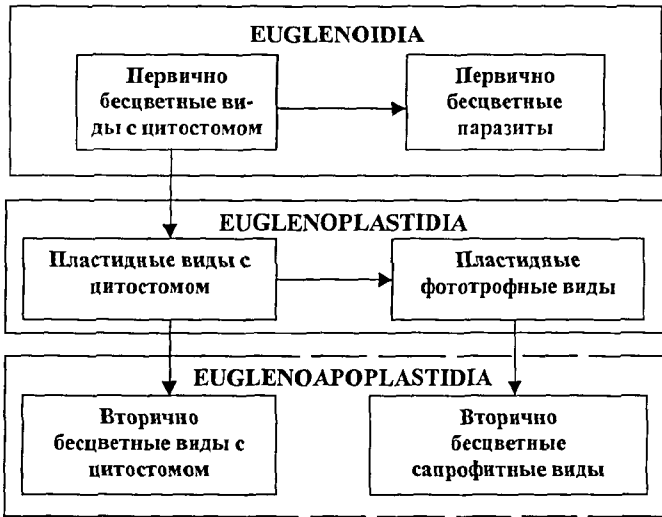


Рис. 5. Схема направлений эволюции в пределах класса Euglenoidea (ориг.)

ность к внепластидному синтезу параамилона. Стигма у большинства видов стала располагаться внепластидно, как у всех современных эвгленовых. Пластидные фототрофы дали начало пластидным эктобионтным (*Colasium*) и паразитическим фототрофам (*Euglenomorpha*).

- На третьем этапе некоторые пластидные виды, утратив хлоропласты, но сохранив внепластидный синтез параамилона, дали начало вторично бесцветным видам, подобным современным представителям родов *Peranema*, *Heteronema*, *Distigma*, *Cyclidiopsis*, *Rhodomonas*, *Khawkina*, *Astasia* и др. Часть вторично бесцветных видов берет свое начало от пластидных видов с цитостомом, такие как современные представители родов *Peranema* и *Heteronema*, которые сохранили цитостом и параамилон. В ходе дальнейшей эволюции пластидные голозои полностью вымерли. Другая группа вторично бесцветных видов берет свое начало от пластидных фототрофов. При этом все они сохранили способность к внепластидному синтезу параамилона, а некоторые сохранили стигму (роды *Menoidium*, *Khawkina*, *Astasia*, *Rhodomonas*). Вторично бесцветные свободноживущие эвгленовые, подобные видам родов *Astasia* и *Khawkina*, дали начало паразитическим сапрофитам (*Parastasiida*).

Выводы

- Морфологический, таксономический и молекулярно-биологический анализ позволяет предложить новую макросистему класса Euglenoidea,

который включает три новых подкласса: *Euglenoidia* – первично бесцветные эвгленовые; *Euglenoplastidia* – окрашенные, и пластидные эвгленовые; *Euglenoapoplastidia* – вторично бесцветные, или апопластидные эвгленовые.

2. Эвгленовые жгутиконосцы представляют собой хорошо очерченный единый класс *Euglenoidea* по строению покровов, жгутиков, корешковых систем, митохондрий, хлоропластов, ядерному аппарату и запасным питательным веществам;
3. Оценка особенностей организации и биологии, изученных с применением различных методов, позволяет выявить сходство и различия эвгленовых между собой. Ультраструктурные и биохимические данные объединяют эвгленовых в единый таксон, тогда как признаки и особенности биологии, выявленные на световом уровне и молекулярно-биологические данные, позволяют в пределах единого класса *Euglenoidea* выявить различия между отдельными группами видов;
4. Применение нового подхода в систематике эвгленовых привело к формированию 9 новых отрядов и двух подотрядов. Всего класс *Euglenoidea* включает 13 отрядов.
5. Филогенетические связи в классе *Euglenoidea* определяются предполагаемыми этапами эволюции эвгленовых от первично бесцветных дву-жгутиковых видов с неметаболирующим телом, к пластидным голозомам (ныне вымершей группе). Современные потомки этой группы утратили цитостом, и перешли на фототрофное питание, синтезируя парамилон в качестве запасного вещества. От пластидных голозоев и фототрофов образовались вторично бесцветные эвгленовые с голозойным и сапрофитным питанием. Они, утратив хлоропласты, сохранили способность к синтезу парамилона.
6. Группы первично бесцветных и пластидных видов являются монофилетическими (голофилетическими) таксонами. Группа вторично бесцветных видов представляет собой, по-видимому, полифилетическую группу.
7. Фауна эвгленовых жгутиконосцев России и ближнего зарубежья (Омская область, Северный Казахстан, Грузия) имеет значительно большее видовое разнообразие, чем это предполагалось ранее. Всего обнаружено и исследовано 221 вид эвгленовых жгутиконосцев, относящихся к 25 родам. Описано 8 новых видов и один новый род эвгленовых.

Материалы диссертации опубликованы в следующих работах:

1. Лихачев С.Ф. К вопросу о заражении пресноводных веслоногих рачков бесцветными жгутиконосцами рода *Parastasia* Michajlow // В кн.: Сове-

- менные проблемы протозоологии: IV Всесоюзный съезд протозоологов. Вильнюс, 1982. –С. 203.
2. Лихачев С.Ф. Особенности экологии и сезонные изменения зараженности пресноводных рачков жгутиконосцами // В кн.: Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвузов: Материалы всесоюзной межвузовской конференции. Витебск, 1984. –С. 266–267.
 3. Лихачев С.Ф. *Parastasia fennica* ssp. *minor* ssp. *nova* из пищеварительного тракта копепод пресных водоемов Мурмана // Зоологический журнал, 1985, 64, 8. –С. 1254–1256.
 4. Лихачев С.Ф. Эндопаразитические эвгленовые жгутиконосцы из пищеварительного тракта пресноводных копепод // В кн.: Наблюдения и эксперименты в природе. Омск: изд-во ОГПИ, 1986. Выпуск 1. –С. 32–33.
 5. Лихачев С.Ф. Адаптации и поведенческие реакции у паразитических эвгленовых жгутиконосцев рода *Parastasia* // Биология внутренних вод. Л.: Наука, 1987. 73. –С. 25–27.
 6. Лихачев С.Ф. Видовой состав эндопаразитических эвгленовых жгутиконосцев из водоемов Омской области // В кн.: Проблемы формирования животного населения наземных и водных биоценозов. Омск: изд-во ОГПИ, 1987. –С. 99–115.
 7. Лихачев С.Ф. Эндопаразитические эвгленовые жгутиконосцы // Омск: изд-во ОГПИ, 1989. –34 С.
 8. Лихачев С.Ф. Фауна и биология эвгленовых жгутиконосцев водоемов Омской области // Омск: изд-во ОГПИ, 1989. –24 С.
 9. Лихачев С.Ф. Фауна и жизненные циклы эндопаразитических эвгленовых жгутиконосцев рода *Parastasia Michajlow*, 1972 // Автореферат дисс. канд. биолог. Наук. Ленинград, 1989. –16 С.
 10. Лихачев С.Ф. Особенности морфологии и жизненные циклы эндопаразитических эвгленовых жгутиконосцев в водоемах Омской области // В кн.: Эколого-фаунистические исследования простейших. Омск: изд-во ОГПИ, 1991. Выпуск 1. –С. 3–20.
 11. Лихачев С.Ф. Эвгленовые жгутиконосцы Омской области // В кн.: Эколого-фаунистические исследования простейших. Омск: изд-во ОГПИ, 1991. Выпуск 2. –С. 3–30.
 12. Лихачев С.Ф. Новый вид рода *Euglena* из кишечника веслоногих рачков (*Cyclopidae*) водоемов окрестностей Ленинграда // В кн.: Полевые и экспериментальные биологические исследования. Омск: изд-во ОмПИ, 1991. –С. 82–87.
 13. Лихачев С.Ф. Бесцветные жгутиконосцы водоемов Омска // В кн.: Полевые и экспериментальные биологические исследования. Омск: изд-во ОмПИ, 1991. –С. 88–103.

14. Лихачев С.Ф. Опыты по изучению биологии эндопаразитических жгутиконосцев // В кн.: Наблюдения и эксперименты в природе. Омск: изд-во ОГПИ, 1992. Выпуск 2. –С. 14–19.
15. Лихачев С.Ф. Эндопаразитические эвгленовые жгутиконосцы // Омск: изд-во ОмГПУ, 1994. – 170 С.
16. Likhashev S.F. Ultrastructure of *Parastasia* (Euglenoidea) // China. Beijing State Pedagogical University. 1994. –P. 22.
17. Лихачев С.Ф. Свободноживущие эвгленовые жгутиконосцы водоемов Омской области // Омск: изд-во ОмГПУ, 1995. –48 С.
18. Лихачев С.Ф. Эвгленовые жгутиконосцы рода *Trachelomonas* из водоемов Омской области // В кн.: Ученые записки биологического факультета. Омск: изд-во ОмГПУ, 1996. –С. 93–122.
19. Лихачев С.Ф. Эвгленовые жгутиконосцы рода *Phacus* из водоемов Омской области // В кн.: Ученые записки биологического факультета. Омск: изд-во ОмГПУ, 1996. –С. 123–142.
20. Лихачев С.Ф. Эвгленовые водоемов Омской области // Омск: изд-во ОмГПУ, 1997. –242 С.
21. Лихачев С.Ф. Комплексный подход к изучению протистов на примере эвгленовых // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, ОмГПУ, 1997. Выпуск 1. –С. 102–110.
22. Лихачев С.Ф. Методика эколого-фаунистических исследований протистов на примере эвгленовых // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, ОмГПУ, 1997. Выпуск 1. –С. 111–127.
23. Лихачев С.Ф. Таксономический состав эвгленовых жгутиконосцев водоемов центральной лесостепи Омской области // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, ОмГПУ, 1997. Выпуск 1. –С. 179–193.
24. Лихачев С.Ф. Характер распределения эвгленовых в водоемах таежной зоны Омского Прииртышья // В кн.: Ученые записки биологического факультета ОмГПУ. Омск: изд-во ОмГПУ, 1997. Выпуск 1. –С. 121–133.
25. Лихачев С.Ф. Некоторые особенности экологии жгутиконосцев рода *Parastasia* // В кн.: Ученые записки биологического факультета ОмГПУ. Омск: изд-во ОмГПУ, 1997. Выпуск 2. –С. 72–81.
26. Лихачев С.Ф. К истории изучения эвгленовых в водоемах Омской области // В кн.: Ученые записки биологического факультета ОмГПУ. Омск: изд-во ОмГПУ, 1997. Выпуск 1. –С. 163–182.
27. Likhashev S.F. Taxonomic problems in the Euglenoidea // United Arab Emirates University. Aby-Dabi, Dubai, 1997. –P. 5.
28. Лихачев С.Ф. Основные принципы эколого-фаунистического анализа таксономических структур протистов на примере эвгленовых. Сообще-

- ние I. // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1998. Выпуск 2. –С. 202–205.
29. Лихачев С.Ф. Основные принципы эколого-фаунистического анализа таксономических структур протистов на примере эвгленовых. Сообщение II. // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1998. Выпуск 2. –С. 206–235.
30. Лихачев С.Ф. Форма тела эвгленовых жгутиконосцев // В кн.: Полевые и экспериментальные биологические исследования. Санкт-Петербург, Омск: РГПУ, ОмГПУ, 1998. Выпуск 2. –С. 41–61.
31. Лихачев С.Ф. Систематическое положение и пути эволюции парастазид // В кн.: Полевые и экспериментальные биологические исследования. Санкт-Петербург, Омск: РГПУ, ОмГПУ, 1998. Выпуск 2. –С. 62–75.
32. Лихачев С.Ф. Строение и биология эвгленовых // В кн.: Свободноживущие и паразитические простейшие. Санкт-Петербург: изд-во РГПУ, 1998. Выпуск 1. –С. 3–25.
33. Лихачев С.Ф. Эколого-фаунистические исследования эвгленовых жгутиконосцев водоемов Омской области // В кн.: Актуальные проблемы экологического образования и охраны природы. Тезисы докладов II международной научно-практической конференции. Архангельск, 1998. –С. 111.
34. Лихачев С.Ф. Зональные комплексы эвгленовых жгутиконосцев водоемов Омского Прииртышья // Санкт-Петербург, издательство РГПУ им. А.И.Герцена, 1998. –192 С.
35. Лихачев С.Ф. История создания системы эвгленовых жгутиконосцев. Сообщение I. // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1998. Выпуск 3. –С. 31–41.
36. Лихачев С.Ф. Покровы эвгленовых жгутиконосцев // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1998. Выпуск 3. –С. 42–67.
37. Лихачев С.Ф. История создания систем эвгленовых жгутиконосцев. Сообщение II. // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1999. Выпуск 4. –С. 81–94.
38. Лихачев С.Ф. Система эвгленовых жгутиконосцев // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1999. Выпуск 4. –С. 95–143.
39. Лихачев С.Ф. История создания систем эвгленовых жгутиконосцев. Сообщение III. // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1999. Выпуск 5. –С. 53–74.
40. Лихачев С.Ф. Филогенетические связи эвгленид с другими протистами / // В кн.: Методология и методика естественных наук. Омск: ОМИПКРО, 1999. Выпуск 5. –С. 134–159.

41. Лихачев С.Ф. Основные положения новой гипотезы эволюции эвгленид // В кн.: Полевые и экспериментальные биологические исследования. Санкт-Петербург, Омск: РГПУ, ОмГПУ, 1999. Выпуск 4. –С. 3–11.
42. Лихачев С.Ф. Система эвгленид // Санкт-Петербург: изд-во РГПУ им. А.И.Герцена, 1999. –120 С.
43. Лихачев С.Ф. Атлас эвгленовых жгутиконосцев из водоемов юга Западной Сибири и Северного Казахстана // Омск: изд-во ОмГПУ, 1999. –160 С.
44. Likhashev S.F. The taxonomic and evolutionary of Parastasiida (Euglenoidea) // J. Protistology (in press).
45. Likhashev S.F. Ultrastructure of Parastasia vermicularis Likhashev (Euglenoidea, Parastasiida) // J. Protistology (in press)

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность своему учителю и консультанту диссертации заслуженному деятелю науки Российской Федерации, профессору кафедры зоологии РГПУ, доктору биологических наук Ксении Мироновне Сухановой.

Автор благодарен коллективам кафедр зоологии ОмГПУ и РГПУ им. А.И.Герцена за товарищескую помощь и поддержку, коллективу Лаборатории протозоологии ЗИН РАН и лично, заведующему лабораторией доктору биологических наук, профессору М.В.Крылову за предоставленную возможность апробировать результаты работы, доброжелательность и ценные замечания.

Искреннюю благодарность автор выражает близким и друзьям, оказавшим неоценимую помощь и поддержку за годы работы над диссертацией.

Лихачев