

*На правах рукописи*

**КАРГАПОЛОВА Елена Олеговна**

**ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ  
ВОДОЕМОВ ГОРОДА ОМСКА**

**03.00.08 - зоология**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**



Омск 2004

Работа выполнена на кафедре зоологии Омского государственного педагогического университета.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Лихачев Сергей Федорович

Официальные оппоненты: заслуженный деятель науки РФ,  
доктор биологических наук, профессор  
Рябиков Анатолий Яковлевич  
кандидат биологических наук, доцент  
Фролов Константин Викторович

Ведущая организация: Ленинградский государственный  
университет имени А.С. Пушкина

Защита состоится « 6 » Июля 2004 года в 10.00 час, на заседании диссертационного совета К 212.177.02 в Омском государственном педагогическом университете по адресу: 644099, наб. Тухачевского, 14.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Омского государственного педагогического университета

Автореферат разослан « 7 » апреля 2004 года.

Ученый секретарь диссертационного совета  
к.б.н., доцент



Е.С. Березина

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** При внимательном фаунистическом изучении водоемов обнаруживается значительное участие в их жизни организмов, на которые прежде обращали недостаточное внимание. Одними из таких организмов являются гетеротрофные жгутиконосцы или бесцветные флагаеллаты. В эту группу входят виды воротничковых жгутиконосцев, относящиеся к царству Protozoa Goldfuss, 1818 типу Choanomopada Kent, 1880, который представлен одним классом Choanomopadea Kent, 1880, содержащим единственный отряд Choanoflagellida Kent, 1880.

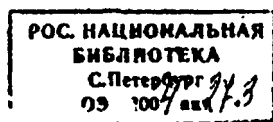
В большинстве своем эти жгутиконосцы микроконсументы первого порядка, основной пищей которых являются в первую очередь бактерии, отчасти водоросли, органический детрит и растворенное органическое вещество. То есть в пресноводных экосистемах они играют сходную роль с инфузориями, коловратками, ракообразными, со всеми бактериофагами и детритофагами, т.е. участвуют в процессах самоочищения воды и поддержания биологического равновесия в водоемах.

Воротничковые жгутиконосцы широко представлены во всех экологических группировках гидробионтов и встречаются практически во всех биотопах: в планктоне, бентосе, обрастаниях, значительная часть является эпибионтами. До недавнего времени считалось, что у воротничковых жгутиконосцев нет четкой границы между этими группировками, и одни и те же виды могут одновременно существовать и в планктоне, и в бентосе, и в обрастаниях.

В последнее время активно развиваются исследования морских хоанофлагеллид и в значительно меньшей мере исследуются их пресноводные виды, хотя они изучены еще недостаточно и требуют к себе внимания.

**Целью** нашего исследования было изучение фауны, биологии и некоторых особенностей экологии воротничковых жгутиконосцев пресных водоемов города Омска. Из настоящей цели вытекают следующие задачи:

1. Изучить видовой состав жгутиконосцев отряда Choanoflagellida водоемов города Омска. Выявить характер распределения, локализации видов и сезонную динамику видового разнообразия в обследованных водоемах;
2. С применением светооптических, морфометрических и цитохимических методик изучить морфологию найденных видов, составить дифференциальные диагнозы и атлас-определитель видов;
3. Изучить жизненные циклы наиболее многочисленных видов, выявить жизненные формы и определить морфотипы клеток в жизненных циклах, выявить экологические группы воротничковых жгутиконосцев и их видовое разнообразие;
4. Выявить особенности роста, питания и размножения одиночных и колониальных видов, на основе чего с учетом некоторых абиотических и биотических факторов



среды изучить сезонные изменения численности отдельных многочисленных видов.

**Научная новизна.** В пресных водоемах города Омска впервые для протозойной фауны Западной Сибири описано 24 вида жгутиконосцев, относящихся к семейству Monosigidae отряда Choanoflagellida.

На основе морфометрических и цитохимических методик подробно изучено строение всех найденных форм, выявлены таксономические признаки и проведено видовое определение, на основании этих данных составлены дифференциальные диагнозы и первый в научной литературе атлас видов воротничковых жгутиконосцев водоемов Омска.

Впервые подробно изучены характер распределения видов хоанофлагеллид в водоемах города Омска и их приуроченность к определенной экологической группе, определен видовой состав каждой экологической группы. Изучена сезонная динамика видового разнообразия хоанофлагеллид, выявлены осенне-зимний и весенне-летний комплексы видов.

Впервые полностью изучены и описаны жизненные циклы для видов: одиночного - *Monosiga ovata* Kent, 1880 и колониального - *Codonosiga botrytis* (Ehrenberg) Kent, 1880. Выявлены жизненные формы этих видов в культуре и в природных популяциях, изучены морфотипы клеток на всех этапах жизненного цикла. На основании этих данных предложен новый подход к определению видов и их описанию.

Проведена ревизия видов родов *Monosiga* и *Codonosiga*: виды: *M. consociatum* Wenyon, 1926; *M. brevicollis* Ruinen, 1938; *M. varians* Skuja, 1948; *M. steini* Skuja, 1948 сведены в синонимы вида *Monosiga ovata* Kent, 1880; виды: *Codonosiga elegans* de Sadeleer, 1927; *C. pulcherium* Clark, 1968 сведены в синонимы вида *Codonosiga botrytis* (Ehrenberg) Kent, 1880.

Подробно изучены особенности роста и питания одиночных и колониальных видов. Впервые выявлены неравномерный рост и циклический характер питания в колонии вида *Codonosiga botrytis* и *Astrosiga radiata*.

Для вида *Codonosiga botrytis* и в целом для отряда Choanoflagellida впервые показан палинтомический характер деления при образовании новой колонии, разная степень готовности к делению особей одной колонии, выявлены шесть возможных вариантов расхождения дочерних клеток.

Впервые показано, что в колонии *C. botrytis* особи неодинаковы физиологически, одни из них питающиеся - трофозоиты, другие - репродуктивные зоиты.

Для водоемов Омска изучен характер сезонной динамики численности отдельных видов воротничковых жгутиконосцев, показано, что эти изменения связаны с температурным фактором и сезонной динамикой численности некоторых хищных инфузорий.

**Теоретическое и практическое значение.** Фаунистические, морфометрические, цитохимические и экологические исследования позволили: провести оценку видового состава воротничковых жгутиконосцев в водоемах Омска; выявить особенности распределения видов в разнотипных водоемах, особенности жизненных циклов, характер сезонной динамики численности и видового разнообразия.

Полученные результаты существенно расширяют представления о региональной фауне, морфологии, биологии и особенностях экологии воротничковых жгутиконосцев, а расшифровка жизненных циклов видов *Monosiga ovata* и *Codonosiga botrytis* является большим вкладом в зоологическую науку.

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 и представлялись для рассмотрения на различных семинарах и конференциях: заседания кафедры зоологии и научных конференциях студентов и аспирантов кафедры зоологии Омского государственного педагогического университета в 1998–2003 гг.; на семинаре кафедры зоологии Российского государственного педагогического университета им. Л.И. Герцена (Санкт-Петербург, апрель 2001 г.), на республиканской научной конференции «Герценовские чтения» в 2001 г., на семинаре кафедры биологии Ишимского педагогического института (г. Ишим, март 2002 г.), на конференции по изучению экосистемы природного парка регионального значения «Птичьа Гавань» (содокладчик) (Омск, октябрь 2002 г.), на расширенном заседании кафедры зоологии ОмГПУ (Омск, март 2004).

По теме диссертации опубликовано 6 работ, из них один атлас-определитель видов воротничковых жгутиконосцев водоемов Омска.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 140 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы (181 название, из них 47 отечественных и 134 иностранных) и приложения. В диссертации имеется 3 таблицы и 10 рисунков. Приложение содержит атлас видов воротничковых жгутиконосцев водоемов города Омска с рисунками и микрофотографиями.

**. Положения, выносимые на защиту.**

1. Фауна воротничковых жгутиконосцев водоемов города Омска, насчитывает 24 вида, относящийся к двум родам отряда Choanoflagellida Kent, 1880;
2. Среди хоанофлагеллид выделяется две группы видов: 1 - планктонные, колонизальные, встречающиеся в массе зимой; 2 - бентосные, одиночные, встречающиеся в массе летом. И у планктонных, и у бентосных форм обнаружены морфотипы одиночных клеток: плавающие и амeboидные;

3. Жизненный цикл вида *Monosiga ovata* включает: материнские клетки, делящиеся монотомически, плавающие (расселительные) клетки и амебодные (питающиеся) клетки, прикрепляющиеся клетки. Жизненный цикл вида *Codonosiga botrytis* включает: материнские прикрепленные клетки, делящиеся монотомически, плавающие (расселительные) клетки и амебодные (питающиеся) клетки, прикрепляющиеся клетки, делящиеся палинтомически и образующие новые древовидные колонии.

## **ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ХОАНОФЛАГЕЛЛИД**

В главе содержится краткий обзор состояния изученности хоанофлагеллид с момента первого описания Х.Эренбергом и выделением их в отдельный отряд жгутиконосцев С. Кентом (Ehrenberg, 1838; James-Clark, 1866, 1868; Kent, 1880; Hollande, 1952; Grasse et al., 1961; Honigberg et al., 1964; Kudo, 1966; Corliss, 1967; Grell, 1973; Жуков, 19746, 1981a, 19816; Levine et al., 1980). В настоящее время большинство исследователей относят хоанофлагеллид к царству Protozoa типу Choanomonada, который представлен одним классом Choanomonadea, содержащим единственный отряд Choanoflagellida (Leadbeater, 1972a; Leadbeater, Morton; 1974b; Hibberd; 1975гКарпов; 1990, 1999, 2001; Протисты..., 2000). Воротничковые жгутиконосцы устроены весьма однообразно. Сначала это заключение было основано на светооптических наблюдениях, а затем полностью подтвердилось электронно-микроскопическими исследованиями (Leadbeater., 1994; Thottren eLal.,-1997; Карпов, Coupe, 1998; Cavalier-Smith, 1998; The Flagellates..., 2000; Протисты..., 2000; Карпов, 2001).

## **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Материал для диссертации собирался с 1996 по 2003 г.г., в водоемах Омска и его окрестностей (озера: Чередовое, «Птичьей Гавани», Парк Победы, Озерки, Парка 30-летия ВЛКСМ, Моховое северное, Моховое южное, Старозагородная роща и водоемы заболоченной левобережной поймы Иртыша), с применением стандартных методов сбора и обработки проб (Гусева, 1956; Жадин, 1956; Киселев, 1956а, 19566; Мордухай-Болтовской, 1975; Карпов, Жуков, 1985; Жуков, 1993). Собрано и обработано 1200 проб.

Видовое определение приводилось по описаниям, содержащимся в литературе (Жуков, Карпов, 1985; Жуков, 1993; The Flagellates..., 2000; Протисты, 2000). Морфологические и цитохимические исследования проведены с помощью широко применяемых и апробированных методик (Роскин, Левинсон 1957; Пирс, 1968; Кононский, 1976; Гельцер, 1980; Гельцер, Карпова, Алексеев, 1985; Иванов и др., 1981; Волкова, Елецкий, 1982; Евгеньева, 1983; Суханова, 1984).

## ГЛАВА 3. ФАУНА ХОАНОФЛАГЕЛЛИД ВОДОЕМОВ ОМСКА

### 3.1. Видовой состав Воротничковых жгутиконосцев водоемов города Омска

В 11 пресных водоемах города Омска впервые для протозойной фауны Западной Сибири описано 24 вида, относящихся к 10 родам отряда Choanoflagellida семейства Monosigidae. Наиболее богатый видовой состав выявлен в озерах «Птичьей Гавани» — 18 видов и озере Чередовое — 16 видов. Видовые составы хоанофлагеллид других водоемов малочисленны и содержат от 2 до 7 видов.

Многочисленными видами являются: *Monosiga ovata*, *Codonosiga botrytis*, *Astrosiga radiata*, *Kentrosiga thienemanni* и *Sphaeroeca volvox*, они найдены в большинстве водоемов. Обычных видов 10, относящихся к 7 родам. Редких видов — 9 и они относятся к 6 родам. Большинство найденных видов — 18, относящихся к 8 родам являются колониальными жгутиконосцами, и только 6 видов родов *Monosiga* и *Diplosiga* относятся к одиночным формам.

### 3.2. Сезонная динамика видовой разнообразия

Хоанофлагеллиды в обследованных водоемах образуют два сезонных комплекса видов: 1. Осеннее-зимний — колониальные виды, встречающиеся в массе поздней осенью - зимой и выпадающие летом: *Astrosiga radiata*, *Sphaeroeca globosa*, *S. lackey*, *S. pedicillata*; 2. Весеннее-летний - одиночные (*Diplosiga socialis*, *D. longicollis*, *D. franci*) и колониальные (*Desmarella irregularis*, *D. sphaeroidea*, *D. pyriformis*, *D. moniliformis*, *Kentrosiga thienemanni*, *K. setifera*, *K. cylindrical*, *K. skujae*, *Protospongia haeckeli*, *Cladospongia elegans*), а также некоторые колониальные (*S. volvox*), встречающиеся в массе поздней весной - летом и выпадающие поздней осенью и зимой.

Группа видов образует полисезонный комплекс - эти виды эвритермны, т.е. встречаются в течение всего года. К ним относятся: одиночные (*Monosiga ovata*, *M. fusiformis*, *M. angustata*) и колониальные (*Codonosiga botrytis*, *C. furcata*, *Codonosigopsis robini*). Таким образом, наибольшее видовое разнообразие имеет весеннее-летний комплекс хоанофлагеллид.

## Глава 4. Биология и экология воротничковых жгутиконосцев

### 4.1. Морфологические особенности хоаноноад

Клетки воротничковых жгутиконосцев для одиночных и колониальных видов устроены сходно. Тело особи имеет грушевидную или овальную форму. В передней части находится сужение, или шейка, из апикальной части которой выходит жгутик, окруженный воротничком. Особи обычно окружены слизью, или тонкой оболочкой. Длина клетки 5-12 мкм (не более 30 мкм). Воротничок состоит из выростов тентакул, которые соединяются между собой в единое образование. Жгутик как правило равен или немного длиннее ее. В заднем конце клетки 1—2 сократительные вакуоли.

Ядро округлое, находится в передней части клетки. У питающихся особей имеются одна-две или много пищеварительных вакуолей. Большинство найденных видов имеют размеры трофозоитов - до 12 мкм в длину, лишь особи рода *Kentrosiga* отличаются значительными размерами до 30 мкм в длину. Некоторые морфометрические особенности всех найденных видов представлены в таблице 1.

Таблица 1

**Некоторые морфометрические особенности хоанофлагеллид**

Вид	Длина клетки (мкм)	Длина жгутика (мкм)	Отношение длины жгутика к длине клетки	Кол-во тентакул в воротничке	Длина тентакул (мкм)
<i>Monosiga ovata</i>	3-7	5-10	1,5-2	23-26	2-4
<i>M. fusiformis</i>	10	8-10	1	20	5-6
<i>M. angustata</i>	10-12	10	1	20-25	5
<i>Codonosiga botrytis</i>	4-8	8-20	2-2,5	35-40	4-8
<i>C. furcata</i>	8-10	28-30	3-4	30	4-6
<i>Astrosiga radiata</i>	10-16	20-30	2	20	10
<i>Desmarella irregularis</i>	8-11	30-50	4-5	25	12
<i>D. sphaeroidea</i>	10-11	20	2	20	15
<i>D. pyriformis</i>	10-13	30-36	3	24	15
<i>D. moniliformis</i>	6-11	12-25	2,5	20-25	10-15
<i>Kentrosiga thienemanni</i>	8-10	50-60	5-6	52-60	6-9
<i>K. setifera</i>	20-30	25-30	около 1	40-45	20-30
<i>K. cylindrica</i>	18-21	20	около 1	20-30	18-20
<i>K. skujae</i>	15	30-36	2	20	10
<i>Protospongia haeckeli</i>	6-12	18-30	2-2,5	20	12-25
<i>Sphaeroeca volvox</i>	8-10	30-35	3-4	30-35	13-15
<i>S. globosa</i>	7-10	55-70	6-7	15-20	4-6
<i>S. lackey</i>	8-12	50	5-6	20	15-20
<i>S. pedicellata</i>	8-10	45-50	5-6	20	10
<i>Cladospongia elegans</i>	10	30-35	3-3,5	20	10-12
<i>Diplosiga socialis</i>	9-12	15	1,5	15	(2-3) 8-10*
<i>D. longicollis</i>	8-10	20-30	3	15	(10) 15-25*
<i>D. francei</i>	12	10-12	1	15	(3) 5-6*
<i>Codonosigopsis robini</i>	15	40	2,5		(10) 20-30*

**Примечание:** \* – обозначены виды имеющие два воротничка: в скобках длина наружного воротничка, за скобками длина внутреннего воротничка.



#### 4.2. Жизненные основные формы некоторых видов воротничковых жгутиконосцев

При исследовании культур *Codonosiga botrytis* и *Monosiga ovata* нами также были обнаружены расселительные стадии, которые в общих чертах напоминают клетки, описанные в литературе как новые виды. Было выяснено, что процесс образования так называемых расселительных клеток значительно сложнее, чем это представлялось ранее и проходит многоступенчато (рис. 1).

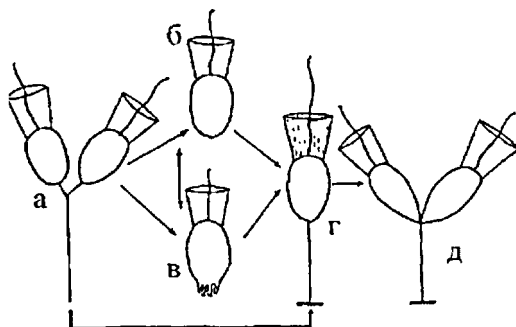


Рис. 1. Схема формирования расселительных клеток у *Codonosiga botrytis* (ориг.): а — делящаяся материнская особь; б — плавающая дочерняя особь; в — амебодная дочерняя особь; г — прикрепляющаяся особь; д — делящаяся прикрепленная особь.

У вида *Codonosiga botrytis* после деления материнской особи на две дочерние клетки в одних случаях образуются плавающие дочерние особи (рис. 1а, 1б), а в других — амебодные клетки с филоподиями на заднем конце (рис. 1в, 1г).

**Плавающая дочерняя особь** (рис. 1б). Клетки округло-вытянутой формы, сужаются к переднему апикальному концу. Задний конец закруглен. У одних особей на заднем конце имеется зачаток прикрепительного стебелька, у других его нет и он образуется позже. Длина клетки 5-15 мкм, при ширине 3-7 мкм. Воротничок развит хорошо и почти равен длине клетки. Жгутик примерно в два раза длиннее клетки. При окрашивании Суданом III выявляются капли липидов, занимающих  $\frac{1}{3}$  клетки. Сократительная вакуоль одна и расположена в задней части клетки. При окрашивании нейтральным красным в большинстве случаев в клетке имеются 1-2 пищеварительные вакуоли. Вероятно, плавающие дочерние особи действительно выполняют функцию расселения, но и питания. Ядро расположено в передней части клетки, оно округлой формы 2-3 мкм в диаметре с одним центральным ядрышком.

**Амебоидные дочерние особи** (рис. 1в). Клетки округло-вытянутой формы. На заднем конце находятся несколько филоподий, из одной из них позднее формируется прикрепительный стебелек. Длина клетки 7-12 мкм, при ширине 4-5 мкм. Воротничок развит хорошо и почти равен длине клетки. Жгутик примерно в два раза длиннее клетки. При окрашивании Суданом III выявляются 2-3 липидные капли, что значительно меньше, чем у плавающих особей. Сократительных вакуолей одна — две и расположены они в задней части клетки. При окрашивании нейтральным красным в 100% случаев выявляются от 2 до 5 пищеварительных вакуолей, т.е. вероятно, что основной функцией амебоидных клеток является питание и запасание резервных веществ. Ядро расположено в средней части клетки, оно округлой формы 2—3 мкм в диаметре с одним центральным ядрышком.

В условиях микроаквариума амебоидные дочерние клетки могут переходить в плавающее состояние, при этом теряют филоподий и образуют короткую прикрепительную ножку. В то же время выделяется небольшое количество особей, которые имеют прикрепительный стебелек и, расходясь после деления, сразу же прикрепляются и формируют новую колонию.

**Прикрепляющиеся дочерние клетки** (рис. 1г). По своей морфологии ничем не отличаются от особей колонии, но имеют меньшие размеры клеток и прикрепительных стебельков.

В результате деления *Codonosiga botrytis* больше всего образуется плавающих дочерних клеток около 50-55%. Амебоидные клетки составляют около 30% от общего числа дочерних особей, а сразу прикрепляющиеся дочерние особи составляют не более 10-15%.

Таким образом, у колониального вида *Codonosiga botrytis* в жизненном цикле можно выделить три морфотипа дочерних клеток: 1 - плавающая; 2 - амебоидная; 3 —прикрепляющаяся.

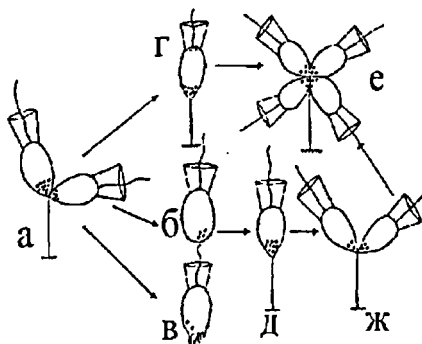
При исследовании проб из природы были обнаружены все три морфотипа дочерних клеток *Codonosiga botrytis* встречаются в водоемах, но характер морфогенеза и расхождения дочерних особей после деления имеет шесть вариантов (рис. 2):

1. Обе дочерние клетки плавающие без прикрепительного стебелька;
2. Обе дочерние клетки амебоидные с хорошо выраженными филоподиями;
3. Обе дочерние клетки прикрепляющиеся, имеющие в той или иной степени выраженный прикрепительный стебелек;
4. Одна дочерняя клетка плавающая, другая амебоидная;
5. Одна дочерняя клетка плавающая, другая прикрепляющаяся;
6. Одна дочерняя клетка амебоидная, другая прикрепляющаяся.

Последние два варианта, образуются при неполном расхождении дочерних клеток. Когда одна из них отделяется от материнского стебелька и становится либо пла-

вающей, либо амeboидной, а другая сохраняет материнский стебелек и способна формировать новую колонию. В дальнейшем и в условиях культуры были обнаружены все описанные варианты.

Различные варианты по морфогенезу и характеру расхождения дочерних особей, имеющиеся в природе и в культуре вероятно, можно объяснить запасом резервных веществ (например, липидов) у материнской особи и неравномерным их распределением по дочерним клеткам. Так, при цитохимических исследованиях материнских особей и дочерних клеток было обнаружено, что у особей сохраняющих материнский стебелек действием Судана III выявляются крупные липидные капли, запас которых в 2-3 раза меньше, чем у материнских клеток, но примерно в 2 раза больше, чем у отделившихся дочерних особей. При этом, плавающие дочерние клетки имеют в 2-3 раза больший запас липидов, чем амeboидные особи. Такие же результаты были получены по содержанию гликогена в материнских и дочерних клетках.



**Рис. 2. Образование одиночных клеток и колоний у *Codonosiga botrytis* (ориг.):** а — деление материнской особи; б — плавающая дочерняя особь; в — амeboидная дочерняя особь; г — прикрепляющаяся дочерняя особь; д- прикрепившаяся плавающая дочерняя особь; е, ж - новая колония.

Таким образом, сохранение у одной из дочерних особей материнского стебелька и отделение второй особи, вероятно связано с тем, что особь со стебельком готова к делению, тогда как отделившаяся должна не только расселиться, но и накопить достаточное количество резервных веществ для формирования новой колонии. Поэтому, вероятно, при неполном расхождении дочерних клеток, отделившаяся особь не столько выполняет расселительную функцию, сколько является питающейся особью — трофозоитом.

Исследование характера и интенсивности питания *Codonosiga botrytis* были проведены с помощью стандартного метода - выявление пищеварительных вакуолей

окрашиванием нейтраль роз. У дочерних особей *C. botrytis* при неполном расхождении особи, сохранившие материнский стебелек не питались, в эндоплазме их клеток пищеварительные вакуоли отсутствовали в 100% случаев. Тогда как, и плавающие, и амебодные клетки активно питались в 100% случаев в течение нескольких часов после расхождения. В эндоплазме этих клеток было выявлено от 1 до 10 пищеварительных вакуолей. После периода активного питания плавающие особи образовывали стебелек и прикреплялись к субстрату с дальнейшим образованием колонии, а амебодные клетки прежде переходили в плавающее состояние, а затем образовывали прикрепительный стебелек.

Исследование резервных веществ у плавающих и амебодных дочерних клеток показало, что до момента прикрепления они накапливали примерно  $\frac{1}{3}$  этих веществ от исходного материнского запаса и только потом были способны прикрепляться и образовывать новые колонии.

Какова же причина неравномерного распределения резервных веществ у дочерних клеток? В литературе подобный феномен описан для эндопаразитических жгутиконосцев рода *Parastasia* (Michajlow, 1972; Sukhanova, Wita, 1983; Wita, 1991), который авторы объяснили неравномерным распределением цитоплазмы с органеллами и резервными веществами в процессе цитокинеза, что было подтверждено цитохимическими и электронно-микроскопическими исследованиями. Вероятно, и у воротничковых жгутиконосцев мы имеем дело с неравномерным протеканием цитокинеза.

Подобные же результаты получены нами для вида *Monosiga ovata* в культуре и в природной популяции. Отличие заключается в том, что у данного вида имеется три морфотипа дочерних клеток, а именно: плавающая без задних выростов, плавающая с 2-3 задними выростами и амебодная. Причем все морфотипы являются и расселительными и питающимися. В связи с продолжительным периодом плавания или ползания эти трофозоиты имеют неравномерный рост, и особи одной и тоже культуры имеют существенные отличия по размерам и даже форме тела.

Физиологически дочерние клетки хоанофлагеллид можно разделить на две группы: 1 - расселительные и питающиеся трофозоиты (плавающие и амебодные клетки); 2 - репродуктивные зоицы (прикрепляющиеся и делящиеся клетки).

### **4.3. Полиморфизм видов**

Данные о морфотипах колониальных и одиночных видов хоанофлагеллид непосредственно связаны с вопросом о полиморфности видов у этих жгутиконосцев. В литературе вопрос о полиморфности видов хоанофлагеллид неоднократно обсуждался, при этом были описаны разнообразные подвиды и виды (Карпов, 1980; Карпов, Жуков, 1985; Жуков, 1993; Lcadbeatcr, 1994; Thomsen et al., 1997; Протисты..., 2000).

Исходя из наших данных о морфотипах клеток, особи, описанные разными авторами как новые подвиды и виды, есть ничто иное, как разные морфотипы дочерних клеток. Таким образом, полиморфность видов у хоанофлагеллид проявляется при образовании морфотипов дочерних клеток, что является эволюционно закрепленной в жизненном цикле морфо-физиологической адаптацией вновь образовавшихся особей для расселения, питания и формирования новых колоний.

Этот вопрос имеет также чрезвычайно важный таксономический аспект, т.к. например, без учета морфогенеза дочерних клеток видов *Codonosiga botrytis* и *Monosiga ovata* на основании изучения отдельных морфотипов их клеток разными авторами описаны так называемые «новые» виды родов *Codonosiga* и *Monosiga*. Учитывая данные о морфотипах клеток указанных видов и авторские описания «новых» видов нам представляется возможным провести ревизию видов *M. consociatum* Wenyon, 1926; *M. brevicollis* Ruinen, 1938; *M. varians* Skuja, 1948; *M. steini* Skuja, 1948 и свести их в синонимы вида *Monosiga ovata*; *Codonosiga elegans* de Saedeleer, 1927; *C. pulcherium* Clark, 1968 свести их в синонимы вида *Codonosiga botrytis*. В дальнейшем при описании вновь найденных видов необходимо исследовать их в культуре и описывать с учетом морфотипов дочерних клеток.

#### **4.4. Размножение и жизненные циклы**

Описанные нами морфотипы клеток позволяют по иному рассматривать жизненные циклы воротничковых жгутиконосцев. Размножение у хоанофлагеллид бесполое, осуществляется, путем продольного деления клетки пополам. У одиночных видов (например, *Monosiga ovata*) процесс монотомический, т.е. в результате деления материнской особи образуется две дочерние клетки. У колониального вида *Codonosiga botrytis* при формировании колонии из одной материнской клетки наблюдается палинтомия, т.е. процесс многократных последовательных делений материнской клетки на 8–32 дочерние, которые и образуют новую древовидную колонию. Таким образом, жизненный цикл вида *Codonosiga botrytis* включает: материнские прикрепленные клетки, делящиеся монотомически, плавающие (расселительные) клетки и амeboидные (питающиеся) клетки, прикрепляющиеся клетки, делящиеся палинтомически и образующие новые древовидные колонии.

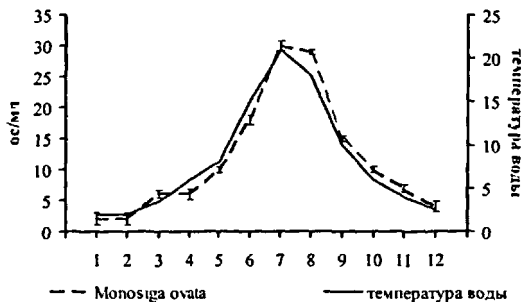
#### **4.5. Особенности роста и питания**

У видов *Astrosiga radiata* и *Codonosiga botrytis* отмечается неравномерный рост особей в одной колонии. Длина особей и их стебельков (*A. radiata*) могут отличаться в 2 и более раза. Вероятно, это связано с цикличным характером питания и скоростью эндоцитоза у отдельных особей в колонии.

Хоанофлагеллиды типичные гетеротрофы голозой, основной пищей которых являются бактерии. Способы захвата пищи различны у разных морфотипов клеток. У амебoidных клеток пищевые частицы захватываются на внутренней поверхности воротничка (*Monosiga ovata*, *C. botrytis*). У плавающих и прикрепленных клеток пищеварительные вакуоли образуются в одном случае на наружной поверхности воротничка (*Monosiga ovata*), в другом — на уровне шейки клетки (*Codonosiga botrytis*, *Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni*). Питание особей в колонии циклично. В одно и то же время, при наличии пищи, одни особи питаются, а другие нет. При цитохимическом исследовании выявлено, что цикличность питания особей одной колонии связана с числом пищеварительных вакуолей в клетке. При наличии в эндоплазме 5-10 пищеварительных вакуолей (для разных видов) особь прекращает питаться и при сокращении их до 2 особь вновь начинает питаться.

#### 4.6. Сезонная динамика численности хоанофлагеллид

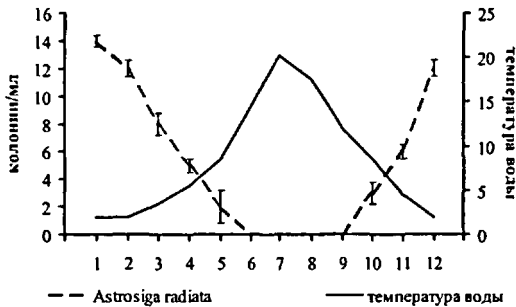
Динамика численности воротничковых жгутиконосцев зависит, прежде всего, от температурного режима водоема (большинство видов), от достаточного количества пищевых объектов, численности хищников. Для типичных перифитонных видов (например, *Monosiga ovata*) наблюдается единая тенденция сезонной динамики численности, т.е. выделяется один максимум численности — в середине лета, минимум численности - зимой (рис. 3) Этот вид эвритермный и встречается в течение всего года.



**Рис. 3.** Сезонная динамика численности *Monosiga ovata* и температурный режим водоема (оз. Птичьё Гавань, 2000 г.). По оси абсцисс: месяцы года; по оси ординат: Л - численность *Monosiga ovata* (ос/мл); Б - температура воды (°C).

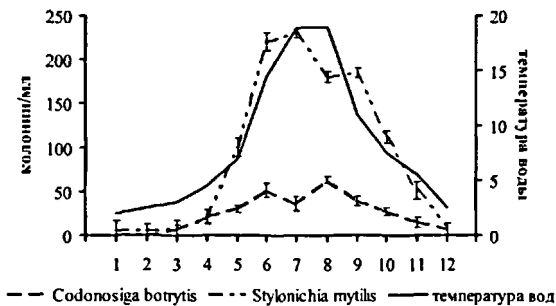
Для планктонных видов (например, *Astrosiga radmta*) пик численности СДВИНУТ на середину осени — начале зимы, а минимум на весну и раннюю осень, а летом особи вида в водоемах не встречены (рис. 4). Динамика численности *Astrosiga radiata* в

значительной степени зависит от температуры воды в водоемах. Выпадение вида из летней фауны и массовое развитие его в осеннее-зимний период свидетельствуют о том, что *Astrosiga radiata* является stenotherмным холодолюбивым видом.



**Рис. 4.** Динамика численности *Astrosiga radiata* (оз. Чередовое, 2001 г.). По оси абсцисс: месяцы года; по оси ординат: численность *Astrosiga radiata* (ос/мл) и температура воды (°C).

Резкое снижение численности у планктонных прикрепляющихся видов (например, *Codonosiga botrytis*) в середине лета, вероятно, связано не только с температурным режимом водоемов, но и с ростом численности микроконсументов, например хищной инфузории *Stylonichia mytilis* (рис. 5), которая использует хоанофлагеллид наряду с другими простейшими и бактериями для питания.



**Рис. 5.** Сезонные изменения численности *Codonosiga botrytis* (оз. Озерки, 1999г.). По оси абсцисс: месяцы года; по оси ординат: А - численность *Codonosiga botrytis* и *Stylonichia mytilis* (ос/мл); Б - температура воды (°C).

#### 4.7. Экологические группы хоанофлагеллид

Всех воротничковых жгутиконосцев по локализации их трофозоитов в обследованных водоемах можно разделить на 3 экологические группы:

1 - планктонные виды: *Astrosiga radiata*, *Sphaeroeca globosa*, *S. volvox*, *S. lackey*, *S. pedicillata*;

2 - бентосных колониальные виды: *Desmarella irregularis*, *D. sphaeroidea*, *D. pyriformis*, *D. moniliformis*, *Kentrosiga thienemanni*, *K. setifera*, *K. cylindrical*, *K. skujae*, *Protospongia haeckeli*, *Cladospongia elegans*, и одиночные виды: *Diplosiga socialis*, *D. longicolis*, *D. francei*;

3 - одиночные перифитонных виды *Monosiga ovata*, *M. fusiformis*, *M. angustata* и колониальные перифитонные виды *Codonosiga botrytis*, *C. furcata*, *Codonosigopsis robini*.

#### ВЫВОДЫ

1. В 11 пресных водоемах города Омска впервые для протозойной фауны Западной Сибири описано 24 вида жгутиконосцев, относящихся к 10 родам отряда Choanoflagellida Kent 1880, семейства Monosigidae Kent, 1880. Многочисленными видами являются: *Monosiga ovata*, *Codonosiga botrytis*, *Astrosiga radiata*, *Kentrosiga thienemanni* и *Sphaeroeca volvox*. Обычных видов 10, относящихся к 7 родам. Редких видов — 9 и они относятся к 6 родам.
2. Найденные виды образуют 3 экологические группы: 1 - группа планктонных хоанофлагеллид, включает 5 колониальных видов, родов *Astrosiga*, *Sphaeroeca*; 2 - группа бентосных хоанофлагеллид, включает 10 колониальных видов родов *Desmarella*, *Kentrosiga*, *Protospongia*, *Cladospongia* и 3 одиночных вида рода *Diplosiga*; 3 - группа перифитонных хоанофлагеллид, включает 3 одиночных вида рода *Monosiga* и 3 колониальных вида родов *Codonosiga* и *Codonosigopsis*.
3. Планктонные колониальные виды, встречаются в массе поздней осенью - зимой и образуют осеннее-зимний комплекс видов, бентосные одиночные и колониальные виды - поздней весной-летом и образуют весеннее-летний комплекс видов, перифитонные колониальные и одиночные хоанофлагеллиды - эвритермны и образуют полисезонный комплекс видов.
4. У видов *Monosiga ovata* и *Codonosiga botrytis* в природных популяциях и в культуре выделены три морфотипа дочерних клеток: прикрепляющиеся (делящиеся), плавающие (расселительные) и амебодные (питающиеся и расселительные). Физиологически дочерние клетки *M.ovata* и *C.botrytis* представлены двумя группами:



- расселительные и трофозоиты (плавающие и амeboидные клетки); репродуктивные зоиды (прикрепляющиеся и делящиеся). У особой колониальных видов *Codonosiga botrytis* и *Astrosiga radiata* хорошо выражены неравномерный рост и циклический характер питания.
5. Полиморфизм у хоанофлагеллид проявляется при образовании морфотипов дочерних клеток, что является эволюционно закрепленной в жизненном цикле морфо-физиологической адаптацией вновь образовавшихся особей для расселения, питания и формирования новых колоний. На основании ревизии видов родов *Monosiga* и *Codonosiga*: виды: *M. consociatum* Wenyon, 1926; *M. brevicollis* Ruinen, 1938; *M. varians* Skuja, 1948; *M. steini* Skuja, 1948 в синонимы вида *Monosiga ovata*; виды: *Codonosiga elegans* de Saedeleer, 1927; *C. pulcherrimum* Clark, 1968 в синонимы вида *Codonosiga botrytis*.
  6. Жизненный цикл вида *Monosiga ovata* включает: материнские клетки, делящиеся монотомически → плавающие (расселительные) клетки и амeboидные (питающиеся) клетки → прикрепляющиеся клетки. Жизненный цикл вида *Codonosiga botrytis* включает: материнские прикрепленные клетки, делящиеся монотомически → плавающие (расселительные) клетки и амeboидные (питающиеся) клетки → прикрепляющиеся клетки, делящиеся палинтомически и образующие новые древовидные колонии;
  7. Динамика численности воротничковых жгутиконосцев зависит, прежде всего, от температурного режима водоема (большинство видов), от достаточного количества пищевых объектов и численности хищников. Для типичных перифитонных видов (например, *Monosiga ovata*) выделяется один максимум численности - в середине лета, минимум численности - зимой; для колониальных планктонных видов (например, *Astrosiga radiata*) максимум в середине осени - начале зимы, а минимум весной и ранней осенью.

## **СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Каргаполова Е.О., Лихачев С.Ф. Гетеротрофные жгутиконосцы из водоемов Омска. Методология и методика естественных наук. Выпуск 6. Омск: ОмИПКРО, 2001. - С. 126-136.
2. Каргаполова Е.О. Краткая история изучения воротничковых жгутиконосцев на светооптическом уровне. Свободноживущие и паразитические простейшие. Выпуск 4. Омск: «Издатель-Полиграфист», 2003. - С. 7-9.

3. Каргаполова Е.О. Особенности изучения воротничковых жгутиконосцев. Методика исследования. Свободноживущие и паразитические простейшие. Выпуск 4. Омск: «Издатель-Полиграфист», 2003. -С. 22-26.
4. Каргаполова Е.О. Атлас-определитель воротничковых жгутиконосцев водоемов Омска. Омск: «Издатель-Полиграфист», 2003. — 20 с.
5. Каргаполова Е.О. Основные жизненные формы некоторых видов воротничковых жгутиконосцев в культуре и природных популяциях. Полевые и экспериментальные биологические исследования. Выпуск 7. СПб.: изд-во «ЛиСС», 2004. -С. 3-9.
6. Каргаполова Е.О. Полиморфность видов у воротничковых жгутиконосцев. Полевые и экспериментальные биологические исследования. Выпуск 7. СПб.: изд-во «ЛиСС», 2004. -С. 10-12.

---

ООО «Издатель-Полиграфист»

Объем 1 печ. л.

Бумага офсетная

Формат А5

Тираж 100 экз.

Лицензия ПЛД №58-53 от 24.07.97 г. №2155

6817