

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ КРУГОРЕСНИЧНЫХ ИНФУЗОРИЙ К ПРИКРЕПЛЕННОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ

У кругоресничных инфузорий отмечаются адаптивные изменения в размерах и форме перистомы в зависимости от объекта прикрепления, от степени использования носителя как источника пищи и от пищевых условий водоема (зона сапробности). При недостатке пищевых ресурсов преобладают виды с широким перистомом. При улучшении условий питания размеры перистомы уменьшаются (в основном у эпизоев и миксобионтов).

Ключевые слова: кругоресничные инфузории, адаптация, объект прикрепления, морфологические признаки, условия питания.

Основой существования сидячих Peritricha является прикрепленный образ жизни, в связи с чем в их строении сформировались необходимые адаптации. Они поселяются на различных субстратах неорганического и органического происхождения. Кругоресничные инфузории, встречаясь на различных находящихся под водой предметах (коряги, камни и др.), на растениях и животных (циклопидах), являются составной частью перифитона.

Таксономия сидячих перитрих базируется на системе, предложенной Калем [10]. Кругоресничные инфузории относятся к типу Ciliophora Doflein, 1941, классу Peritricha Stein, 1859, отряду Sessilida Kahl, 1933.

Перитрихи участвуют в процессах поддержания биологического равновесия в водоемах, в процессах самоочищения воды, являются организмами-индикаторами санитарно-гигиенического состояния водоемов, а также входят в спектры питания различных гидробионтов.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследования послужили гидробиологические пробы, взятые из некоторых водоемов г. Омска и Омской области.

Сбор материала проводился планктонным (в толще воды) и бентосным (пробы ила и наилка) сачками (газ №77), качественной планктонной сетью Апштейна (газ №70, диаметр входного отверстия 12 см). Количественные пробы брались малой количественной сетью Апштейна (газ №77, диаметр входного отверстия 10,8 см, длина надставного конуса 15 см). При исследовании мелководий количественные пробы получали путем процеживания 30 литров воды через планктонную сеть (газ №77).

Пробы брались в прибрежной, хорошо прогреваемой зоне водоемов, с глубины 10-20 см. В данных участках водоемов активно идут процессы зарастания их макрофитами, последующее отмирание которых способствует увеличению содержания органики в воде. Использовалась также методика получения проб перифитона, т. е. обрастаний, состоящих из организмов, которые развиваются на поверхности подводных предметов [2].

Инфузории изучались *in vivo* и *in vitro* с помощью микроскопа «МБИ-6» при увеличении окуляра х 10, х 16; объектива – х 40. Проводилась окраска как живых, так и фиксированных объектов. В качестве фиксатора использовалась жидкость Карнуа на этиловом спирте.

Для изучения клетки использовались прижизненные и витальные красители [8]. Для контрастирования органелл и контуров клетки использовали 0,001% водный раствор нейтрального красного, метиленового синего и метиленового зеленого.

При исследовании общей морфологии клеток применяли окраску по Романовскому-Гимза и гематоксилин по Мейеру. Реснички окрашивали 1% спиртовым раствором йода. При этом реснички и клетки окрашивались в коричневый цвет. Выявление кислых мукополисахаридов проводили по методу Стивенса с окраской алциановым синим [8]. Гликокаликс выявляли действием на живые объекты 0,1% раствора алцианового синего [6]. Нейтральные липиды выявляли действием судана III. Лизосомы и пищеварительные вакуоли выявляли действием 0,1% водного раствора нейтрального красного. Для исследования процессов внутриклеточного пищеварения приме-

няли окраску 0,1% раствором конго красного. Ядра выявляли действием 0,1% раствора ледяной уксусной кислоты.

Морфометрические промеры производились с помощью окулярного микрометра.

Определение видовой принадлежности найденных форм проводилось как на живых, так и на фиксированных объектах по описаниям, содержащимся в литературе [2, 3, 7, 10].

Результаты исследования

В фауне Peritricha из исследованных нами водоемов г. Омска и Омской области было отмечено 24 вида инфузорий, относящихся к родам *Vorticella*, *Epistylis*, *Carchesium* и *Vaginicola*, которые по избирательности к субстратам, служащим для прикрепления, можно разделить на три группы:

1. Эпифиты – виды, поселяющиеся на растениях (4 вида рода *Vorticella*).

2. Эпизои – виды, поселяющиеся исключительно на животных организмах (4 вида рода *Vorticella* и 1 вид рода *Epistylis*).

3. Эпибионты, или миксобионты, – виды, обитающие на растениях и животных (11 видов рода *Vorticella*, 2 вида рода *Epistylis*, *Carchesium polypinum* и *Vaginicola striata*).

Род *Vorticella* имеет наибольшее видовое разнообразие – 19 видов, что составляет 79,2% от общего числа видов Peritricha, род *Epistylis* содержит 3 вида, соответственно 12,4%, роды *Carchesium* и *Vaginicola* – по 1 виду (4,2%).

Характерные признаки, учитываемые при определении видовой принадлежности Peritricha: форма тела; размеры тела (длина, максимальная ширина); перистомальный валик (форма, толщина, наличие гранул, выпуклостей); перистомальный диск (форма (плоская, выпуклая), неровности поверхности); цилиатура (форма, расположение ресничек); пелликула (исчерченность тела (тип пелликулярных линий: вогнутые или выпуклые)); цитоплазма (структура, цвет); цитостом (положение и размеры); цитофаринкс (буккальный аппарат: положение и размеры цитостома и цитофаринкса); макронуклеус (форма, положение в клетке); микронуклеус (форма, положение в клетке); сократительная вакуоль (положение в клетке, форма, размер); пищеварительные вакуоли (положение в клетке, форма, размер); сте-

белек (размеры, строение, наличие гранул, тип спирализации).

Перитрихи имеют морфологические и поведенческие особенности, связанные с прикрепленным образом жизни, что отличает их от других инфузорий.

Тело перитрих чаще всего колоколовидной или чашевидной формы. Длина клетки варьирует от 30 мкм до 150 мкм. Верхний (апикальный) полюс занят воронковидным перистомом, окруженным адоральной зоной мембранелл, которая образует спираль, направленную к отверстию вестибулума против часовой стрелки. Зона мембранелл в вестибулуме переходит в специальную цилиатуру. Над впадиной перистома расположен перистомальный диск. Диск и валик несут на себе двойную ресничную спираль, закрученную влево и спускающуюся внутрь ротовой полости (вестибулума), вход в которую расположен асимметрично. Цитостом заканчивается более суженным отделом – цитофаринксом – в эндоплазме клетки [5].

Нижний (терминальный) полюс тела представлен подошвой, обращенной к субстрату, на котором обитает животное. Подошва образует несократимый (эластичный) (виды рода *Epistylis*) или сократимый (снабженный мионемой) (виды родов *Vorticella*, *Carchesium*) стебелек. Мионема – это пучок сократимых волокон, проходящий сквозь подошву из тела животного в центральную часть стебелька. Строение стебелька имеет большое значение в экологии и систематике перитрих.

Ядерный аппарат представлен вытянутым, часто изогнутым или извитым макронуклеусом и одним небольшим микронуклеусом.

Кругоресничным инфузориям свойственны ундулирующие мембраны (мембранеллы). Это подвижные тонкие перепонки, которые в основном прикрепляются к наружному краю цитостома, – наружные мембраны, а также к внутренней стенке цитофаринкса – внутренние мембраны.

Наружная часть ресничной спирали служит для захвата и направления пищи в цитостом, внутренний ресничный аппарат цитостома – для проталкивания пищи в цитофаринкс, на конце которого формируются пищеварительные вакуоли. Ресничный аппарат у взрос-

лых особей представлен только адоральной зоной мембранелл. На теле ресничный покров полностью редуцирован, за исключением двигательного венчика ресничек, временно формирующегося у подвижной стадии, которая выполняет расселительную функцию (бродяжка).

Пища является одним из факторов, определяющих взаимоотношения видов, поэтому необходимо учитывать особенности питания при изучении взаимоотношений в системе «эпибионт – носитель». О питании кругоресничных инфузорий известно немного. У *Peritricha* как типичных седиментаторов питание осуществляется путем осаждения (седиментации) пищевых частиц [5].

Часть видов по способу питания – глотатели. Пищей перитрихам служат свободные бактерии и мелкие жгутиконосцы, поэтому их роль как седиментаторов, очищающих воду от бактерий (особенно болезнетворных), выше, чем других групп ресничных инфузорий.

У видов, питающихся мелкими пищевыми объектами, пища всегда попадает в воспринимающую вакуоль, которая образуется на дне глотки.

Постоянство пути, проходимого вакуолями в плазме ряда инфузорий, привело к вопросу о том, нет ли в плазме своего рода преформированного пищеварительного канала, по которому вакуоли движутся. Во время своего прохождения по телу вакуоли испытывают целый ряд изменений [4]:

1. Оторвавшись от глотки, вакуоль еще имеет характерную для внешней среды щелочную реакцию (первая щелочная фаза).

2. Скоро в заднем конце тела инфузории реакция вакуоли становится кислой, что приводит к гибели проглоченных инфузорией бактерий, которые во время прохождения вакуоли от глотки до заднего конца тела оставались внутри вакуоли еще живыми.

В недавно образованной вакуоли имеются оксидазы, образующиеся за счет так называемых ацидофильных зерен, которые возникают в непосредственном соседстве с ядром инфузории.

Этот период кислой реакции в вакуоли является необходимой подготовкой для дальнейшего переваривания и усвоения пищи. Он длится у разных видов перитрих от 4 до 60 минут.

3. Далее, по мере того, как вакуоль, увлекаемая циклозом плазмы, направляется кпереди, реакция ее содержимого становится щелочной и сохраняется таковой вплоть до дефекации. Во время щелочного периода, или второй щелочной фазы, длящейся несколько часов, вокруг вакуоли появляются сильно красящиеся нейтральными красками зернышки (лизосомы). Они проникают внутрь вакуоли и, по мнению Е. Ниренштейна [12], представляют собой скопления фермента.

Г.И. Роскин и Л.Б. Левинсон [9] обнаружили в этих зернах реакции на оксидазу, т. е. энзим, который в присутствии молекулярного кислорода в плазме способен вызывать реакции окисления.

К этому времени содержимое вакуолей сжимается в комок, а объем их увеличивается вследствие поступления в них жидкости из плазмы. Постепенно происходит растворение и всасывание белков, зернистый распад содержимого вакуолей.

4. Содержащие непереваренные остатки вакуоли направляются к порошице, и происходит дефекация.

У перитрих имеется типичный эндоцитоз. Пищевые частицы из цитостома попадают в пищеварительные вакуоли, с которыми взаимодействуют лизосомы. Они впрыскивают в вакуоли пищеварительные ферменты для переваривания пищевых объектов. Простые органические соединения, полученные в результате пищеварения, поступают на мембраны эндоплазматического ретикулума инфузории, где и происходят процессы синтеза специфичных для инфузории веществ [4].

Пищей для кругоресничных инфузорий является микропланктон, добываемый из воды биением ресничек перистоста. По питанию большинство видов *Peritricha* являются бактериофагами.

Для направления и сортировки пищевых частиц по величине, форме, весу у седиментаторов развивается сложный ресничный аппарат – это видоизмененные для питания органеллы движения.

Строение пищеварительного аппарата у седиментаторов существенным образом отличается от строения его у глотателей. У седиментаторов ротовое отверстие располагается

в углублении, где и осажается органическая взвесь, принесенная током воды. Это углубление – перистомальное околоротовое поле, или перистом. Центральная часть перистома вдавлена в виде воронки, которая образует вестибулум. В его глубине лежит цитостом, продолжающийся затем в воронковидную глотку – цитофаринкс [4].

Развитие перистома, или околоротовой впадины, имеет значение для установления более правильного тока воды с пищевыми частицами к ротовому отверстию. У *Peritricha* перистом в виде несколько асимметричной воронки занимает передний полюс тела, а горлышку воронки соответствует цитостом и следующий за ним цитофаринкс.

Форма перистомального валика и диска у различных видов перитрих значительно варьирует. Край перистома у кругоресничных инфузорий бывает слабо развит, тонкий, узкий (*Vorticella conica*, *V. microstoma*, *Vaginicola striata*); неширокий, плотно прилегающий к клетке (*V. hyalina*, *V. vernalis*, *V. nutans*, *V. extensa*); перистомальный валик может быть отогнут наружу (*V. campanula*, *V. convallaria*, *V. monilata*, *V. picta*, *V. striata*, *Carchesium polypinum*); край перистома широкий, утолщенный (*V. submicrostoma*, *V. aerotenci*, *V. alba*, *V. ovum*, *Epistylis urceolata*); двойной (*V. convallaria*, *V. striata*, *E. bimarginata*).

Перистомальный диск бывает плоским (*Vaginicola striata*, *Vorticella hyalina*, *V. monilata*, *V. picta*, *V. convallaria*, *V. submicrostoma*), слабо выпуклым (*V. conica*, *V. convallaria*, *V. nutans*, *V. microstoma*, *Epistylis urceolata*, *E. plicatilis*, *Carchesium polypinum*), широким (*V. convallaria*, *V. submicrostoma*, *E. urceolata*), выпуклым (*V. alba*, *V. aerotenci*, *V. fromenteli*, *V. extensa*, *V. ovum*).

Для питания перитрих ширина перистома имеет большое значение. Наиболее широкий перистом имеется у видов, живущих в местах водоемов, бедных пищей: эврибионтные (*Vorticella campanula*, *V. convallaria*, *V. hamata*, *Epistylis plicatilis*, *Carchesium polypinum*, *Vaginicola striata*), обитатели грунта и растений (*V. conica*, *V. submicrostoma*, *V. vernalis*), виды, поселяющиеся на открытых участках тела циклопов (на антеннах – *V. alba*, *V. communis*, *V. hamata*, *V. hyalina*, *V. picta*, *V. ovum*; на цефалотораксе – *V. aerotenci*, *V. alba*, *V. campanula*, *V. convallaria*, *V. extensa*, *V. hamata*, *V. hyalina*,

V. monilata, *V. nutans*, *V. picta*, *V. striata*; на сегментах торакса – *V. aerotenci*, *V. campanula*, *V. extensa*, *V. fromenteli*, *V. monilata*, *V. striata*; на генитальном сегменте – *V. alba*, *V. monilata*, *E. plicatilis*; на абдоминальных сегментах – *V. monilata*, *E. urceolata*; на фуркальных ветвях – *V. alba*, *V. hamata*, *V. monilata*, *E. bimarginata*). Виды с широким перистомом могут вести различный образ жизни.

Сужение перистомального конца характерно для видов *Peritricha*, живущих в условиях постоянного и обильного притока пищи. Такие условия встречаются далеко не везде, и поэтому выбор места обитания у этих видов более ограничен. Но среди них встречаются широко распространенные виды, например *Vorticella microstoma* – характерный эпибионт грунта и растений в полисапробных условиях, *V. ovum* использует в качестве субстрата растительные и животные организмы, *Epistylis urceolata* – обитает на внешних покровах циклопид, распространен в α - β -мезосапробных условиях, *Epistylis bimarginata* встречается как на растениях, так и на животных, приурочен к β - α -мезосапробной зоне водоемов.

Кругоресничные инфузории, использующие в качестве субстрата животных, находятся, как правило, в лучших условиях снабжения пищей, т. к. хозяин, активно передвигаясь, прямо или косвенно может способствовать снабжению пищей своих эпибионтов.

На наружных покровах циклопов поселяются *Vorticella aerotenci*, *V. communis*, *V. extensa*, *V. fromenteli*, *V. hyalina*, *V. nutans*, *V. picta*, *V. striata*. На плавательных конечностях *Cyclopidae* под прикрытием головогрудного щита обитают в массе *V. alba*, *V. monilata*, *Epistylis bimarginata*. Перистом у всех перечисленных видов не превышает ширины тела, т. к. движение хозяина, активная работа его конечностей способствуют созданию непрерывного тока воды, приносящей пищевые частицы. Это пример, когда поведение носителя является стимулом для улучшения питания эпибионтов.

Эпизойные виды чаще всего локализуются в местах, где сам хозяин может снабжать их пищей: *Vorticella alba*, *V. hyalina*, *V. picta* – на антеннах циклопов; *V. alba*, *V. ovum*, *V. communis* – у основания антенн; *V. monilata*, *V. alba*, *Epistylis plicatilis* – на генитальном сегменте; *V. monilata*,

E. urceolata – на абдоминальных сегментах; *V. alba*, *V. monilata*, *E. bimarginata* – на фуркальных ветвях; *V. monilata* встречается на яйцевых мешках самок. У всех вышеперечисленных видов перистом не превышает ширину тела или уже тела.

По данным Баниной и др. [1], три рода эпизойных видов – *Pyxidium*, *Opercularia* и *Orbopercularia* – имеют сильно суженный перистом, полностью лишенный перистомального валика. Основную фильтрующую функцию выполняет перистомальный диск, приподнятый на ножке и несущий мощные реснички. Такая форма перистома особенно благоприятна и выгодна для видов кругоресничных инфузорий, живущих на членистоногих, т. к. это позволяет им поселяться в узких пространствах между складками хитина, среди волосков и щетинок на теле хозяина. Возможно, такая форма перистома сформировалась в процессе эволюции как приспособление к жизни на водных Arthropoda. Это подтверждает и характер их распределения: из 80 видов *Opercularia*, описанных в работах Каля [10], Люста [11], Зоммер [13], 63 вида обитают на членистоногих, только 17 – на носителях других групп, а виды рода *Orbopercularia* полностью специфичны для imago водных насекомых.

Таким образом, объекты, к которым прикрепляются перитрихи, делятся на три категории: грунт, растения и животные. Из них только животные активно движутся.

Условия жизни на подвижных и неподвижных субстратах резко отличаются. Организм, прикрепленный к неподвижному предмету, омывается водой более или менее одинаково со всех сторон. Но любой движущийся в воде предмет при столкновении может травмировать сидячий организм, если тот не имеет специальной защиты [1].

Если эпибионт прикреплен к движущемуся животному, то он может быть смыт с поверхности тела хозяина, и эта опасность тем сильнее, чем быстрее движется хозяин. Поэтому прикрепление к животным возможно лишь для видов, способных адаптироваться к движению хозяина. Хорошим приспособлением в таких условиях у перитрих является стебелек, эластично изгибающийся или сократимый.

Условия снабжения пищей и кислородом (к чему перитрихи весьма чувствительны) на неподвижных объектах значительно хуже, чем на подвижных. В первом случае инфузории всецело зависят от окружающей водной среды, во втором активное движение хозяина увеличивает площадь облова, а встречный поток воды приносит и пищу, и кислород. Эти различия в условиях существования обуславливают распределение основных групп Peritricha.

Подвижность объекта прикрепления играет первостепенную роль в распределении перитрих и значительно влияет на их организацию. Увеличение подвижности животных-носителей ведет к ограничению видового состава заселяющих их видов кругоресничных инфузорий, выработке специализированной реофильной фауны.

Анализ процента встречаемости кругоресничных инфузорий на представителях различных отрядов гидробионтов свидетельствует об особенностях комплекса перитрих – эпизоев на веслоногих раках.

Таким образом у кругоресничных инфузорий отмечаются адаптивные изменения в размерах и форме перистома в зависимости от объекта прикрепления, от степени использования носителя как источника пищи и от пищевых условий водоема (зона сапробности). Укрепление взаимосвязи с хозяином в питании приводит к сужению перистома.

В результате анализа изменений перистомального аппарата перитрих можно сказать, что его размеры и форма определяются в основном условиями питания. При недостатке пищевых ресурсов в окружающей среде (олигосапробные, β -мезосапробные водоемы) преобладают виды с широким перистомом. При улучшении условий питания (α -мезосапробные, полисапробные водоемы) размеры перистома уменьшаются (в основном у эпизоев и миксобионтов), активность его деятельности снижается.

Сократительная вакуоль у перитрих открывается в цитостом и цитофаринкс, поэтому ее положение в теле тесно связано с их положением и размерами. У представителей родов *Epistylis* и *Vorticella* с широким перистомом цитофаринкс в виде трубки спускается в тело примерно на 1/3 длины. У таких видов

сократительная вакуоль расположена в верхней трети тела, часто непосредственно под перистомом.

Сократительная вакуоль у кругоресничных инфузорий может располагаться на уровне перистома (*Vorticella campanula*, *Epistylis urceolata*, *E. bimarginata*); под перистомом (*V. conica*,

V. fromenteli, *V. nutans*, *V. extensa*, *V. picta*, *V. striata*, *E. plicatilis*, *Vaginicola striata*); значительно ниже перистома (*V. convallaria*, *V. monilata*); в верхней трети клетки (*V. microstoma*, *V. submicrostoma*, *Vorticella vernalis*, *V. hyalina*, *V. aerotenci*, *V. alba*, *Carchesium polypinum*); ближе к центру клетки (*V. communis*, *V. ovum*).

Список использованной литературы:

1. Банина Н.Н., Бойцова И.Л., Полякова Л.Н. Сидячие перитрихи как эбибионтные организмы // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. №119. С. 53-73.
2. Банина Н.Н. Тип Инфузории // Фауна аэротенков. Л.: Наука, 1984. С. 136-186.
3. Банина Н.Н. Peritricha sessilida в биоценозе активного ила // Протозоология: Сб. статей. Вып. 8. Л.: Наука, 1983. С. 67-84.
4. Догель В.А. Общая протистология. М.: Сов. наука, 1951. 603 с.
5. Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. Общая протозоология. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 603 с.
6. Крыленко В.А., Левин С.В., Самойлова К.А. Прижизненное выявление внешних примембранных слоев (гликокаликса) с помощью алцианового синего // Цитология, 1979. Т. 21, №2. С. 157-163.
7. Лихачев С.Ф. Инфузории водоемов Омской области. Омск, 1996. 102с.
8. Пирс Э. Гистохимия. М.: Иностранная лит-ра, 1968. 962 с.
9. Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М., 1957. - 467 с.
10. Kahl A. Urtiere oder Protozoa. 1. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinniden // In: Dahl F. Die Tierwelt Deutschlands. Jena, T.18 (1930), 21 (1931), 25 (1932), 30 (1935).-860 s.
11. Lust S. Symphorionte Peritrichen auf Kafern und Wanzen // Zool. Jahrb. (Syst., Okol., Geogr.). 1950. Bd 79, №4. S. 353-436.
12. Nirenchtein E. Ueber die Natur und Starke der Saurebildung in den Nahrungs vakuolen von Paramecium caudatum. Z. Wiss. Zool. 124.1925.-60 p.
13. Sommer G. 1951. Die peritrichen Ciliaten des Grossen Ploner Sees. Arch. f. Hydrobiol. 44 (3). – 220-226 p.

Dementieva E.V., Likhachev S.F.

MORPHO-PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS OF PERITRICHOUS INFUSORIA TO ATTACHED LIFE STYLE

Adaptive changes in the size and form of peristome, depending on the object of attachment, the degree of carrier using as a source of food and nutritional conditions of the pond (zone of saprobic) are noted in peritrichous infusoria. With a lack of food resources the species with a wide peristome are dominated. At the improvement of nutrition conditions the size of peristome decreases (mainly in episoids and mixobionts).

Key words: peritrichous infusoria, adaptation, object of attachment, morphological features, feeding conditions.

Сведения об авторах:

Дементьева Евгения Викторовна доцент кафедры зоологии и физиологии Омского государственного педагогического университета, кандидат биологических наук, доцент 644109 г. Омск, наб. Тухачевского, 14, тел. (3812) 248105, e-mail: dementjeva1@mail.ru или dementjeva@omgru.ru

Лихачев Сергей Федорович профессор кафедры зоологии и физиологии Омского государственного педагогического университета, доктор биологических наук, профессор 644109 г. Омск, наб. Тухачевского, 14, тел. (3812) 248105, e-mail: likhashev@mail.ru