

© Л.В. ЧЕРНАЯ, С.Ф. ЛИХАЧЕВ
echnaya@mail.ru, likhashev@mail.ru

УДК 636.32./38:591.433

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНФУЗОРИЙ ИЗ ЖЕЛУДКА ОВЕЦ КАК СИСТЕМА АДАПТАЦИЙ К ЭНДОБИОНТНОМУ ОБИТАНИЮ

АННОТАЦИЯ. Специфических инфузорий находили в пищеварительном тракте самых разных животных — как беспозвоночных, так и позвоночных. Несмотря на значительные различия в биологии, экологии и филогении хозяев, прослеживаются сходные тенденции в приуроченности инфузорий к определенным отделам желудка и кишечника.

SUMMARY. Specific Ciliata were found in digestive tracts of different animals, both invertebrate and vertebrate animals. In spite of significant differences in biology, ecology and phylogeny of the hosts, similar trends in the attachment places of Ciliata to specific parts of stomach and bowels.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Инфузории, желудок, овца домашняя.

KEY WORDS. Infusoria, belly, sheep home.

Ресничные инфузории желудка овцы домашней в общих чертах строения и функционирования соответствуют дифференциальному диагнозу класса: пелликула, реснички, цитосом, дуализм ядер, конъюгация [1], [2], но в связи с обитанием в желудке хозяина они приобрели ряд признаков и свойств, отличающих их от других представителей класса и указывающих на их специфичность и пищевую специализацию.

Покров клетки. Постоянная, определенная для данного вида, форма тела обусловлена наличием плотной кутикулы. Наружный слой кутикулы представлен мембраной (собственно пелликулой), которая покрыта сверху хлопьевидным гликокаликсом. Под наружной мембраной располагается слой губчатого материала, который благодаря впячиванию наружной мембраны образует правильные продольные гребни. Этот слой образован альвеолами, альвеолы этого слоя обширны и неупорядочены. К альвеолярному слою пелликулы прилегает снизу тонкий пласт, который у инфузорий именуется эпиплазмой. Под эпиплазмой размещается слой микротрубочек. Например, у рода *Entodinium* слой микротрубочек представлен мощным филаментозным пластом, толщина которого на разных участках тела инфузории слегка варьирует. Таким образом, покровы клетки большинства видов имеют специфические черты строения только для данной группы инфузорий. Прежде всего, у большинства видов пелликула гладкая и зачастую практически лишена ресничного покрова либо содержит рудиментарные группы ресничек (род *Entodinium*). Если имеются реснички, то они собраны в пучки (*Entodinium bursa*, *Epidinium ecaudatum*). Лишь два вида *Dasytricha ruminantium* и *Isotricha intestinalis* имеет хорошо развитые со-

матические реснички, покрывающие клетку ровными продольными рядами, которые выполняют локомоторную функцию.

Отсутствие сплошного ресничного покрова, вероятно, связано с обитанием инфузорий в пищеварительном тракте, где реснички как локомоторные органеллы теряют свою значимость, то есть утрату ресничек можно рассматривать как морфофизиологическую адаптацию к жизни в среде с ограниченным пространством для плавания или отсутствием такового вообще.

С пелликулой ассоциированы скелетные пластинки или кортикальные пластинки, которые располагаются в дорзальной стороне клетки. Именно пелликула и скелетные пластинки образуют цитоскелет эндобionтных инфузорий. У большинства найденных видов скелетных пластинок 1-2. Перечисленные образования не являются абсолютно твердыми — это все эластичные элементы, позволяющие изменять форму тела. Например, в ряде случаев наблюдается деформация тела под влиянием проглоченных частиц пищи.

Расположение, форма, число скелетных пластинок рассматриваются как важный диагностический признак. Каждая пластинка состоит из отдельных гранул неправильной формы, плотно скрепленных между собой. Скелет отсутствует у видов *Diplodinium bubalidis ssp. bubalidis*, *Entodinium bursa* и у всех изотрихид.

У большинства видов Ophryoscolecidae скелет развивается главным образом на вентральной стороне тела, где образуют одну или две продольных пластинки, у некоторых видов число пластинок увеличивается до трех (*Epidinium*), при этом они развиваются и на нижней стороне тела и захватывают часть правой его стенки. В скелетных пластинках находится основной запас питательных веществ, гранулы скелета состоят из амилопектина, являющегося для Ophryoscolecidae основным запасным веществом.

Второй особенностью инфузорий является наличие разнообразных выростов (шипов), обычно расположенных на заднем конце тела (*Entodinium bursa*, *E. caudatum*). У вида рода *Diplodinium* задний конец тела имеет длинный, часто подвижный, серповидно изогнутый хвостовой отросток (*D. bubalidis ssp. bubalidis*), а вид *Entodinium nanellum* снабжен лопастями. Можно предположить, что при отсутствии у инфузорий специальных прикрепительных органелл именно выросты, или шипы препятствуют выносу эндобionтов из желудка в кишечник, т.е. являются морфологическими адаптациями, направленными на удержание инфузорий не только в организме хозяина, но и в специфичном для них отделе пищеварительного тракта — в желудке.

Значение скелета сводится, по мнению В.А. Догеля [3], к двум функциям:

- укрепление стенок глотки, а в случае более сильного развития скелета для опоры наружной стенки тела;
- в пластинках находится основной запас питательных веществ.

Гранулы скелета состоят из амилопектина, являющегося для офриосколецид основным запасным веществом. Кроме пластин скелета, амилопектин находится в виде отдельных гранул.

При голодании инфузории используют прежде всего полисахарид, содержащийся в цитоплазме в свободном виде, а затем уже сконцентрированный в пластинах. Причем погибают инфузории при истощении прежде, чем весь запас амилопектина скелетных пластинок будет исчерпан.

При цитохимическом исследовании запасных веществ, кроме амилопектина нами были обнаружены нейтральные липиды и гранулы гликогена.

Форма тела. У найденных эндобионтных инфузорий из желудка овец домашних тело продолговато-овальное с закругленным задним концом (*Entodinium caudatum*), построено ассиметрично, и на нем всегда удается различить передний конец с ресничной зоной и задний, где открывается анальное отверстие и иногда формируются различные отростки. В редких случаях тело широкое и короткое (*Entodinium simulans — dubardi*), лишь вид *Epidinium ecaudatum* клетка имеет веретеновидную форму.

В той или иной степени передний конец клетки расширен и уплощен, а у некоторых видов косо срезан (*D. bubalidis ssp. bubalidis*), у других — передний конец сужен (*Entodinium caudatum*). Задний конец тела всегда закруглен. Форма тела отвечает условиям существования и способствует передвижению в заполненной пищей желудке. Эти инфузории ведут пристеночный образ жизни и в толще пищевого комка не встречаются.

Надо отметить, что у инфузорий, обитающих в разных преджелудках, изменяются размеры тела (табл. 1). Наименьшие размеры имеют инфузории (роды *Entodinium*, *Epidinium*, *Dasytricha*) рубца, тогда как наиболее крупные особи встречены в сетке и книжке. Вероятно, что динамика размеров тела зависит от численности видов в разных отделах желудка. При максимуме численности инфузорий рубца их размеры минимальны.

Таблица 1

Динамика длины клетки у эндобионтных инфузорий в отделах желудка домашней овцы (n=200 каждого вида, в каждом отделе)

Виды инфузорий	Рубец		Сетка		Книжка	
	min-max	ср. длина	min-max	ср. длина	min-max	ср. длина
<i>Entodinium bursa</i>	23-35	29,5±0,9	—	—	—	—
<i>E. nanellum</i>	13-19	17,1±0,1	16-20	17,4±0,4	18-19,8	18,9±0,6
<i>E. caudatum</i>	23-35	29,5±0,9	35-38	32,2±0,2	40-47	34,5±0,4
<i>E. simulans-dubardi</i>	20-24	22,1±0,1	25-30	26±0,6	30-45	34,5±0,2
<i>E. ovinum</i>	50-70	49,6±0,3	—	—	—	—
<i>Ophryoscolex caudatus</i>	126-174	163,1±3,0	—	—	—	—
<i>Epidinium ecaudatum</i>	50-79	67,0±1,7	90-110	96,4±0,4	—	—
<i>Diplodinium bubalidis ssp.</i>	94-129	112,9±2,4	—	—	—	—
<i>Isotricha intestinalis</i>	25-30	23±0,4	40-47	34,5±0,4	43-50	40,3±0,2
<i>Dasytricha ruminantium</i>	40,7-46,2	41,2±0,3	40-52	46,3±0,3	48-60	54,7±0,1

Органеллы клетки. У всех видов на переднем конце открывается цитостом, или перистом. У некоторых видов этих инфузорий можно говорить о наличии перистомального диска. У найденных эндобионтных инфузорий отмечено две формы цитостомов:

1. Цитостом в виде сифона, представляет собой трубку, проходящую в продольном направлении почти до конца клетки.

2. Сложный цитостом, имеющий отверстие, открывается на переднем конце тела, а на заднем конце — порошица («анальное отверстие»).

Строение цитостома, несомненно, является морфофизиологической адаптацией к питанию клетчаткой. Длина цитостома позволяет осуществлять долгий процесс расщепления. Наличие порошицы позволяет инфузориям пропускать растительные волокна через тело.

Таким образом, пищеварительный аппарат *Ophryoscolecidae* очень сложен и может иметь вид как бы непрерывного «кишечного канала», состоящего из передней, средней и задней кишки [3].

Сложность строения пищеварительного аппарата *Ophryoscolecidae* определяется интенсивностью обмена веществ и структурой потребляемой пищи. Так как большинство видов не способны образовывать пищеварительные вакуоли, переваривание частиц происходит непосредственно в полости цитостома и дефекация осуществляется через цитопрокт (особое отверстие, открывающиеся наружу). Такое строение цитостома позволяет инфузориям захватывать очень крупные растительные частицы и постепенно участками их переваривать.

Сократительная вакуоль. Эндобионтные инфузории пищеварительного тракта домашней овцы имеют сократительные вакуоли, число которых от 1 до 3. Сократительные вакуоли располагаются в эктоплазме, непосредственно под пелликулой, причем их локализация зависит от вида простейших, например, у *Entodinium caudatum* одна сократительная вакуоль, которая располагается у переднего конца тела, вблизи макронуклеуса. У видов семейства *Isotricha* по одной сократительной вакуоли (*Isotricha intestinalis* — располагается вблизи макронуклеуса, *Dasytricha ruminantium* — лежит возле заднего конца тела). У видов *Diplodinium bubalidis ssp. bubalidis* и *Epidinium ecaudatum* сократительных вакуолей 2, которые располагаются на противоположных концах клетки. Строение сократительных вакуолей позволяет выбрасывать из клетки избыток водных растворов солей через особое отверстие — **цитопрокт**.

Сократительные вакуоли инфузорий — это еще и осморегулирующие вакуоли, поскольку они регулируют осмотическое давление простейших. В сравнении со свободноживущими видами у эндобионтов строение сократительных вакуолей упрощено, что связано с образом жизни последних. Сократительные вакуоли работают ритмически, то расширяясь и медленно заполняясь жидкостью, то сокращаясь и выталкивая содержимое наружу.

Ядра (макро- и микронуклеусы). Ядерный аппарат эндобионтных инфузорий состоит из одного макронуклеуса и одного микронуклеуса. У видов рода *Entodinium* макронуклеус имеет колбасовидную форму и располагается ближе к правой стороне тела. Очень редко макронуклеус имеет овальную форму (*Dasytricha ruminantium*). У видов рода *Diplodinium* форма макронуклеуса специфична, он имеет расширенную переднюю часть и суженную — заднюю.

У большинства инфузорий макронуклеусы крупные, что связано с их функцией — регуляция всех процессов жизнедеятельности клетки, за исключением полового размножения.

Микронуклеус у всех видов небольших размеров, овальный, его положение у разных видов варьирует незначительно, обычно микронуклеус прилегает

тесно к макронуклеусу. У *Diplodinium* округлый микронуклеус находится в выемке макронуклеуса.

Микронуклеус — это генеративное ядро, которое участвует непосредственно в половом процессе инфузорий.

Бесполое размножение офриосколецид и изотрихид осуществляется посредством поперечного деления надвое. Первым признаком готовящегося деления является узкий кольцевой канал, пролегающий непосредственно под пелликулой по экватору инфузории.

Микронуклеус образует маленькое веретено деления. Макронуклеус вытягивается, постепенно начинает перешнуровываться посередине. На более поздних стадиях на теле делящейся особи образуется четко выраженная экваториальная перетяжка. Экваториальная борозда все глубже врезается в тело инфузории, которое перешнуровывается на две дочерние особи — переднюю и заднюю.

Половой процесс эндобионтных инфузорий — конъюгация. У офриосколецид отличается от таковой у других инфузорий и имеет следующие особенности [3], [4]:

- наличие ясно выраженного программного деления;
- наличие только двух делений созревания микронуклеуса после соединения конъюгантов вместо трех;
- превращение мужского пронуклеуса в подобие «сперматозоида», проникающего в цитоплазму партнера;
- после обмена пронуклеуса инфузории сразу же расходятся. Синкарион образуется уже в конъюгантах;
- наличие одного деления синкариона, ведущее к образованию микронуклеуса и макронуклеуса [5].

У инфузорий семейства *Isotrichidae* установлено два пути образования конъюгантной пары. У вида *Dasytricha ruminantium* образование конъюгирующих пар происходит противоположными цитостому концами клеток. А у вида *Isotricha intestinalis* образование конъюгирующей пары происходит, как у большинства инфузорий, цитостомальными сторонами.

Таким образом, и половой процесс эндобионтных инфузорий претерпел существенные изменения, в сторону упрощения конъюгации, вероятно, вследствие их своеобразного образа жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Стрелков А.А. Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных семейства Equidae // Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена. 1939. Вып. 17 (7). 262 с.
2. Карпов С.А. Строение клетки протистов. СПб.: ТЕССА, 2001. С. 13-18.
3. Догель В.А. Простейшие — Protozoa. Малоресничные инфузории — Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. Определитель по фауне СССР. Л.: Изд. АН СССР. 1929. 96 с.
4. Догель В.А. Ход развития видов в семействе Ophryoscolecidae // Русс. арх. протистологии, 1923. Т. 2. С. 89-104.
5. Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Экспериментальное исследование изменчивости некоторых Ophryoscolecidae // Тр. Петергофск. биол. ин-та. 1938. Т. 16. С. 44-132.