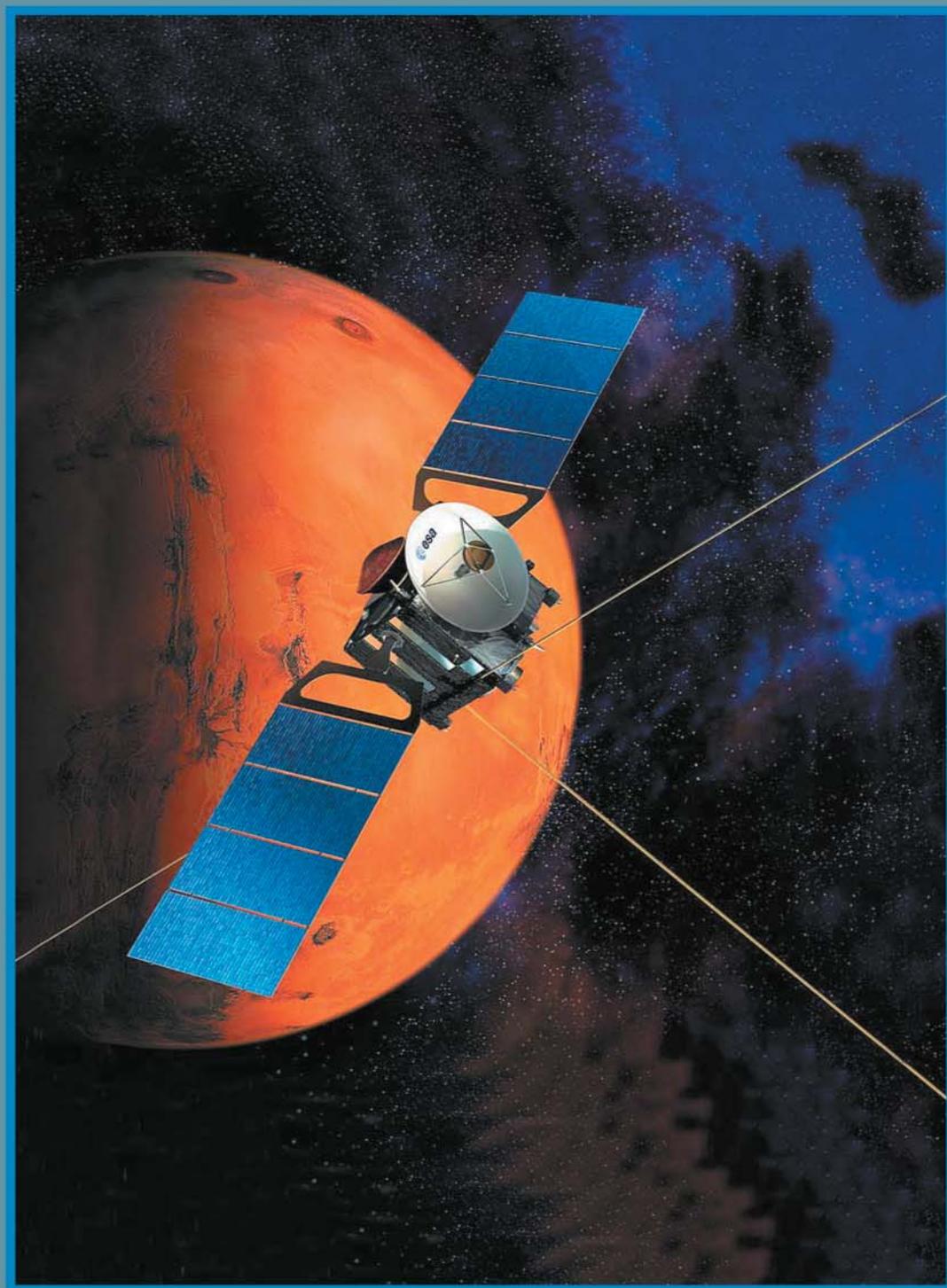


ПРИРОДА

9 05



В НОМЕРЕ:**3 О КОСМОСЕ И О ЗЕМЛЕ**

К 40-летию Института космических исследований РАН

Ермолаев Ю.И., Зеленый Л.М.

«Ветер, ветер, ты могуч...»

Солнечный ветер и космическая погода (4)

О том, что ожидаются геомагнитные возмущения, мы часто слышим в метеорологических сводках. Как воздействие от Солнца передается Земле с помощью солнечного ветра и насколько точны могут быть подобные прогнозы? Эти вопросы много лет изучаются в отделе космической плазмы ИКИ.

Павлинский М.Н., Вихлинин А.А., Ревнивцев М.Г., Арефьев В.А.

Рентгеновские маяки Вселенной
Астрофизика высоких энергий (15)

Благодаря целой флотилии спутников-обсерваторий, изучающих небо в рентгеновском и гамма-диапазонах длин волн, собирается информация о разнообразных процессах во Вселенной — от аннигиляции позитронов до вспышек сверхновых.

Мороз В.И., Кораблев О.И., Родин А.В.

Новые исследования Марса и сравнительная планетология (25)

Успехи в исследованиях Марса последних лет дали толчок к развитию сравнительной планетологии — науки об общих закономерностях формирования и развития планет.

Митрофанов И.Г.

Поиски воды на Марсе (34)

Впервые в практике космических исследований в российском научном приборе, установленном на американском космическом аппарате, был использован метод нейтронной спектроскопии для поиска воды в приповерхностном слое Марса.

Барталев С.А., Лупян Е.А.

Спутниковый мониторинг бореальных экосистем (44)

Существующие в настоящее время спутниковые приборы и методы анализа данных дистанционного зондирования позволяют получать оценки характеристик растительного покрова, необходимых для исследований изменений климата и биосферы.

Бреус Т.К., Рапопорт С.И.

Возрождение гелиобиологии (54)

К настоящему времени получены убедительные доказательства влияния крайне слабых переменных электромагнитных полей на биологические системы. Хотя единого мнения по поводу механизма такого воздействия еще нет.

63**Калейдоскоп**

Куда девается углекислый газ? (63). Корабельный червь в Балтийском море (63). Метеоритное поле в Ливийской пустыне (63). Космический телескоп будет еще мощнее (63). Научно-политический «прорыв» в пустыне (64). «Перековать эсминец в кораллы» (64).

65

Алёшин В.В., Мыльников А.П., Петров Н.Б.

Дерево корненожек

Научные сообщения**73**

Панова Т.Д.

Грот Александровского сада, археология и... мухоморы

Басов И.А.

Газогидраты в осадках континентальной окраины 204-й рейс «ДЖОИДЕС Резолюшн» (75)

77**Новости науки**

В поисках темного вещества (77). Рентгеновское излучение протозвезды. **Вибе Д.З.** (77). Когда на Марсе еще шли дожди (78). Программа «Двойная звезда» (79). Нанотрубки-манганиты (79). Разнообразие рыб как память об исчезнувшем озере. **Гиляров А.М.** (80). Для конюг-крошек 100 километров за едой — не крюк. (81). Обоняние у трубконосых птиц (81). В очереди на размножение (82). Как воют шимпанзе (82). Пластмассы загрязняют океан (83). Япония и Китай изучают дно океана (83). Леса Бразилии под угрозой (83). Палеоклимат Новой Зеландии (84). Археоптерикс летал как курица? (84). Динозавры Антарктики (85). Новости из Стоунхенджа (85).

Коротко (62)

Рецензии**86**

Сурдин В.Г.

О науке — доступно и кратко

90**Новые книги****Встречи с забытым****92**

Филина Л.А.

«Люди вглядывались в темную синеву небес и мечтали...»

Дерево корненожек

В.В.Алёшин, А.П.Мыльников, Н.Б.Петров

В предыдущей статье мы рассмотрели филогенетическое древо эвкариот в целом и выделили 12 монофилетических супертаксонов, в половине которых имеются более или менее многочисленные группы амёб. Об одном таком таксоне мы уже рассказали, в оставшихся пяти два представлены исключительно амёбами — это центрохелидные солнечники и лобозные амёбы.

Супертаксон солнечники

Центрохелидные солнечники — супертаксон по рангу, но не по числу видов, которых всего около сотни [1]. Подобно другим солнечникам, они используют аксоподии как ловчую сеть для поимки добычи. От шаровидных клеток во все стороны равномерно отходят прямые неветвящиеся аксоподии. Внутри каждой тянется пучок микротрубочек, организованных в гексагональную в поперечном сечении структуру. Поскольку центрохелиды полностью лишены жгутиков, у них есть своеобразный центр организации микротрубочек, не имеющий отношения к базальному телу. В электронном микроскопе он выглядит как плотный диск в центре клетки, от которого к аксоподиям расходятся пучки

микротрубочек. Клеточная поверхность большинства центрохелид покрыта кремниевыми чешуйками и игловидными спикулами. Митохондрии центрохелид имеют пластинчатую форму крист (складок внутренней мембраны), такую же, как у животных, грибов, зеленых растений, красных водорослей и еще немногих групп. Но у большинства одноклеточных кристы трубчатой формы. Центрохелиды — не родня десмотерацидным солнечникам, входящим в супертаксон церкомонад, а их сходная внешность объясняется образом жизни: эти сидячие или малоподвижные бентосные хищники улавливают мелких жгутиконосцев частоколом аксоподий и поедают их. Такая форма возникла по крайней мере еще дважды или трижды в другом супертаксоне, среди разножгутиковых — актинофриидных и цилиофриидных солнечников, а также у гетеротрофных видов пединеллид.

Разножгутиковые

Большинство видов этого супертаксона — микроскопические одноклеточные жгутиконосцы. Встречаются нитчатые формы, у диатомовых клетки заключены в двустворчатый кремниевый домик, а бурые водоросли образуют многоклеточные талломы, иногда гигантские, до 30 м длиной. У многих видов тело неподвижное, неоп-

ределенно-неправильной формы, грибовидной или мицелиоподобной. Гифохитридиевые и траустохитриевые паразитируют главным образом на водорослях, поэтому они мелкие и не образуют разветвленного мицелия. У них можно выделить тело клетки и тонкие выросты, которые тянутся в субстрат. Оомицеты, напротив, нацелены на большие массы органики, живой или мертвой. Это водные «грибы» сапролегния, ахлия или завоевавшая сушу всех континентов фитофтора — паразит пасленовых: картофеля и томатов. Оомицеты, как и грибы, прорастают в субстрат почти целиком, только спорангий выходит наружу. Хотя форма тела оомицетов, как и грибов, неопределенная, они не амёбы: амёба меняет форму не из-за роста, а в процессе образования ложноножек, а ее питание связано с захватом и фагоцитозом заметных частиц, а не отдельных органических молекул.

Сложнее классифицировать тип организации лабиринтовых. Они, как оомицеты, паразитируют на крупных пищевых объектах, например на морской траве зостере или на устрицах. Их вегетативное тело — большой сетчатый плазмодий, состоящий из тонких анастомозирующих нитей. В этой внеклеточной эктоплазматической сети нет ядер или каких-либо других органелл, за исключением вакуолей, но не простых. В каждой лежит веретеновидная клет-

© Алёшин В.В., Мыльников А.П., Петров Н.Б., 2005
Окончание. Начало см. в №8.

ка, соединенная с эктоплазмой тонким мостиком (ножкой) сложного строения (сагенетогеносомой), по которому плазмалемма веретеновидной клетки переходит непосредственно в оболочку вакуоли. Таким образом, эктоплазматическую сеть можно рассматривать как ложноножку, необычайно разросшуюся вокруг выпустившей ее клетки. А поскольку в сети лабиринтовых множество клеток, то это как бы одна общая ложноножка множества клеток. Они перемещаются в эктоплазматических трубках в разных направлениях с высокой скоростью. Считается, что их подвижность обеспечивается теми же самыми актином и миозином, что амебоидное движение и мышечное сокращение. Раз эктоплазматическая сеть — это гигантская ложноножка, то неудивительно, что клетки двигаются с ее помощью (внутри ложноножки).

Кроме веретеновидных, в состав колонии лабиринтовых входят и амебоидные клетки, которые выпускают обычные ложноножки и фагоцитируют бактерии и другие мелкие пищевые объекты. Так что тип организации лабиринтовых похож на грибной только на первый взгляд. Двужгутиковые зооспоры лабиринтовых устроены наподобие зооспор остальных разножгутиковых, например траустохитриевых. Последние можно рассматривать как одиночных близких родственников лабиринтовых: от их округлой клетки отходит одна ножка, которая далее разветвляется, но не окружает клетку целиком и не сливается с ложноножками других клеток.

Лобозные амёбы и слизевики

Хотя лобозных амёб (амёб с широкими ложноножками, таких как протей) открыли из амёб первыми, до сих пор они остаются большой филогенети-

ческой загадкой. Только в последние годы история этого супертаксона начинает понемногу проясняться. Первый факт, родство почти всех лобозных амёб, обнаружили при сравнении нуклеотидных последовательностей рРНК [2, 3], так же, как это было сделано ранее в отношении филозных амёб. Стало быть, амёбы — не просто виды произвольных групп протистов, потерявших жгутики: большинство современных видов — потомки не одной, но относительно немногих предковых форм. В XIX в. их искусственно объединили в один таксон, однако витавшая в умах систематиков последние полвека идея о широкой полифилии амёб также была некоторым преувеличением.

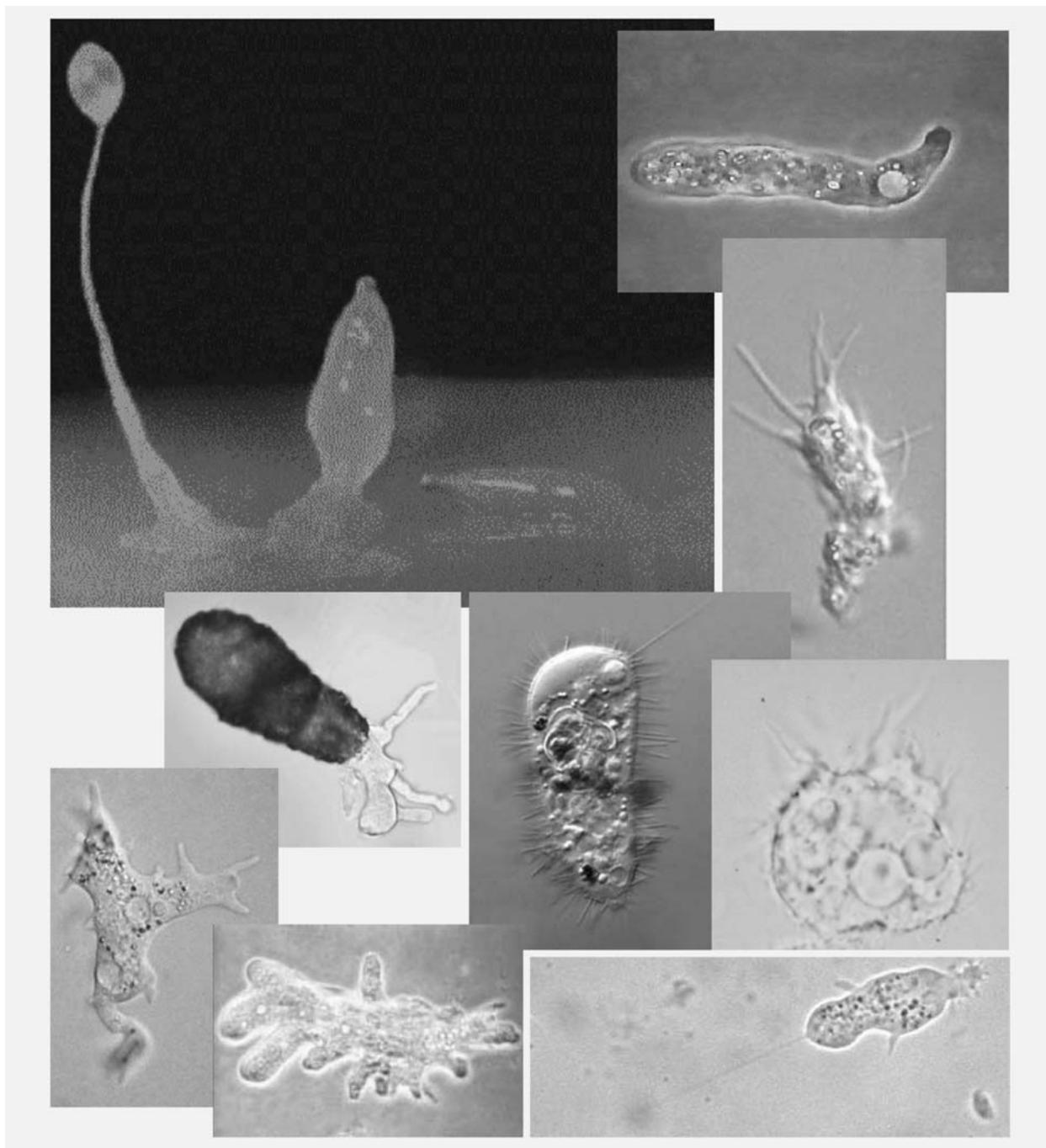
Второе достижение связано с установлением родства лобозных амёб с многоклеточными протистами (диктиостелиевыми), с видами, имеющими жгутики, именно со слизевиками (настоящими миксомицетами) и с анаэробными амёбофлагеллятами. Но для этого знаний о последовательностях рРНК оказалось недостаточно, потребовалась информация о десятках генов, которую получили в последние годы [4]. Диктиостелиум на одноклеточной стадии выглядит как мелкая амёба с филозными и лобозными ложноножками, ползающая в почве или навозе, собирая бактерии и дрожжевидные грибы, и размножающаяся обычным клеточным делением. Небольшую часть добытых веществ она тратит, на первый взгляд, совершенно напрасно: выделяет в навоз небольшое количество нуклеотидов — циклического аденозинмонофосфата (цАМФ). Это обычно происходит, когда пищи становится меньше и клетки голодают. По достижении высокой плотности амёбы уже могут обнаружить цАМФ в среде. Двигаясь по градиенту возрастания концентрации нуклеотида, они начинают сползаться. Вблизи маленькой груп-

пы случайно сблизившихся амёб концентрация цАМФ повышается, что притягивает все новых и новых амёб диктиостелиума. В результате сотни тысяч собравшихся особей образуют хорошо заметный глазом многоклеточный псевдоплазмодий, который приобретает червеобразную форму и начинает ползти к свету. Выбрав подходящее место, псевдоплазмодий формирует плодовое тело — блестящую капельку или головку на тонкой ножке. Клетки внутри головки превращаются в цисты (споры), которые, завершая жизненный цикл, прорастут амёбами, а клетки, образовавшие ножку и оболочку головки, пропадут, не оставив потомства.

Похожий жизненный цикл характерен и для слизевиков. Их одиночные клетки — не обязательно амёбы, это могут быть и жгутиконосцы с одним, двумя равными или двумя неравными жгутиками. Амёбы и жгутиконосцы легко превращаются друг в друга. Второе их отличие от диктиостелиевых проявляется на многоклеточной стадии. Собственно, таковой у слизевиков нет: собравшиеся амёбы не просто прижимаются друг к другу, а сливаются, образуя единую гигантскую клетку — настоящий плазмодий с сотнями тысяч ядер. Плазмодии и плодовые тела настоящих миксомицетов обычно более крупные, с вишню или еще больше, ярко окрашенные. Многие их видели на пнях.

Мало известно, что такие амёбы, как протей, считающиеся одиночными, при определенных условиях также образуют временные многоклеточные агрегаты из нескольких десятков амёб [5]. Видимо, у лобозных амёб способность к клеточному узнаванию широко распространена.

Еще одна группа лобозных амёб со жгутиками — мастигамебы, безмитохондриальные обитатели анаэробных биотопов [6, 7]. Их клетки имеют направленный вперед жгутик и многочислен-



Лобозные амебы.

ные ложноножки. Рудименты жгутиков нашлись и у родственной им амебы пеломиксы [8]. Они рассеяны во множестве по ее поверхности и часто отличаются «аномальным» набором микротрубочек (по типу 9+1, 9+0, 8+1 и др. вместо канонического 9+2). Поскольку жгутики

пеломиксы неподвижны и не играют роли в ее движении, их долго не могли обнаружить. У близкого родственника пеломиксы — дизентерийной амебы — рудиментов жгутика нет, зато есть рудимент митохондрии — маленький пузырек в цитоплазме, окруженный двойной

мембраной. В нем иммунохимическими методами выявлены белки, которые в обычных аэробных клетках локализируются в митохондриях, хотя кодируются ядерными генами. Значит, анаэробные амебы произошли от аэробных митохондриальных жгутиковых предков.

Гетеролобозные амёбы

Много лет назад один из авторов, еще работая над дипломным проектом, многократно пытался выделить в чистую культуру какого-то мелкого быстро плавающего жгутиконосца, перенося одну клетку из пробы прудовой воды в маленькую каплю, помещаемую в герметичную камеру. Но раз за разом никаких плавающих клеток в капле на следующий день не находилось. И только проследив, что происходит с клеткой при манипуляциях, удалось выяснить, что жгутиковая клетка буквально за несколько минут превращалась в амёбу, ползающую по поверхности капли. Эта амёба *Naegleria gruberi* (неглерия) оказалась представителем интереснейшей группы амёбофлагеллят — одноклеточных организмов, легко переходящих из жгутиковой стадии в амёбную и обратно. При этом в амёбе не видно никаких остатков жгутикового аппарата. Этим неглерия похожа на лобозных амёб, хотя относится к совсем другому супертаксону — гетеролобозным амёбам. Эта группа внешне совершенно непохожих организмов осталась крохотным островком стабильности в системе протистов. Ее выделили всего 20 лет назад из общей массы корненожек, жгутиконосцев, миксомицетов и инфузорий [8–10], а ее монофилия полностью подтвердилась строением генов рРНК и других генов [11]. Гетеролобозы включают амёб, жгутиконосцев, виды с чередованием амёбной и жгутиковой стадий, особых гетеролобозных «миксомицетов» — акразиевых (они очень похожи на диктиостелиума) и стефанопогона — ресничного, сходного с инфузорией. Общие для них признаки — дисковидная форма крист митохондрий; своеобразный тип митоза (закрытый отромитоз), протекающий без растворения ядерной оболочки; отсутствие полового

процесса. Кроме того, гетеролобозные амёбы отличаются «пульсирующим» способом движения. Если у амёбы протей и других лобозных амёб постоянно заметны токи цитоплазмы и конфигурация ложноножек непрерывно меняется, гетеролобозы только время от времени выпускают одну ложноножку, в которую перетекает все тело клетки. Затем следует перерыв до появления следующей ложноножки.

Именно представители гетеролобоз особенно часто вызывают страшный амёбный энцефалит. Но сейчас интерес к ним возрастает не только среди медиков. Это связано с открытием некоторых деталей в строении клетки и структуры отдельных генов гетеролобоз, которые кажутся очень примитивными по сравнению с другими эвкариотами. Большого внимания заслуживает наличие сложного жизненного цикла у многих видов, особенно акразиевых — самых обычных амёб на одноклеточной стадии и настоящих многоклеточных на стадии псевдоплазмодия. В дальнейшем родстве с гетеролобозами состоят эвгленовые, кинетопласты (в том числе трипаносомы и лейшмании), трихомонады, гипермастигиины, лямблии и многочисленные обитатели бескислородных биотопов, которые только сейчас попадают в поле зрения протистологов.

Заднежгутиковые — еще один супертаксон со множеством амёб

Нам остается рассмотреть шестой монофилетический супертаксон, к которому мы сами принадлежим. Хотя в нем немало видов с амёбными клетками, обычно их не принимают в расчет и характеризуют таксон по жгутиковым представителям. Например, одноклеточные стадии многоклеточных животных — сперматозоиды — чаще всего снабжены един-

ственным направленным назад жгутиком («хвостом») — вот животных и относят к заднежгутиковым. Таковы и воротничковые жгутиконосцы, и зооспоры низших грибов. Это признак довольно редкий и необычный, свидетельствующий в пользу общего происхождения от одножгутикового предка. Для эвкариотической клетки типично два жгутика, и рудимент второго жгутика — вторая центриоль — обычна у заднежгутиковых. К сожалению, такой легко наблюдаемый признак, как число жгутиков, не всегда позволяет установить родственные связи. Большинство грибов полностью потеряло жгутики и центриоли; даже у некоторых животных (круглых червей и некоторых видов членистоногих) жгутики встречаются почти исключительно в рецепторных клетках.

Еще сложнее с безжгутиковыми видами, которые ни на кого не похожи. Наибольшую сумятицу внесли в свое время микроспоридии и микроспоридии. Первые существуют в виде слабоподвижного амёбного многоядерного плазмодия — полостного паразита позвоночных и беспозвоночных. Они оказались специализированными Metazoa. Микроспоридии, вездесущие внутриклеточные дрожжевидные паразиты позвоночных, беспозвоночных и одноклеточных, совершенно неподвижные, лишённые митохондрий и центриолей, рибосомы которых на 20% меньше прокариотических, долгое время рассматривались как самые примитивные эвкариоты. Теперь по совокупному анализу многих генов они признаны деградировавшими заднежгутиковыми, близкими к грибам. Более подробно мы на микроспоридиях не останавливаемся, поскольку наша задача — обзор амёбных форм. Но вначале рассмотрим так называемый воротничок жгутиковых клеток.

У воротничковых жгутиконосцев имеется своеобразная

структура, окружающая жгутик, которую ни с чем не спутать, — воротничок. Гипотеза о происхождении многоклеточных животных из колонии жгутиконосцев получила всеобщее признание, когда в середине XIX в. обнаружили, что клетки свободноживущих воротничковых жгутиконосцев под микроскопом совершенно не отличаются от клеток, выстилающих жгутиковые камеры губок, но больше их ни с какими другими клетками невозможно спутать из-за воротничка. Воротничковые клетки есть и у двустороннесимметричных животных — это клетки ресничного пламени в протонефридиях выделительной системы. Под электронным микроскопом в деталях разобрали устройство воротничка. Он состоит из тесно прижатых друг к другу, как пальцы в перчатке, тонких выростов клетки — микроворсинок. Работа жгутика приводит к тому, что на воротничок оседают мелкие пищевые частицы. Если солнечник ловит крупную добычу сетью аксоподий, то здесь добыча — бактерии, которые «прилипают» к воротничку, а затем транспортируются к его основанию, где и фагоцитируются клеткой. На самом деле «прилипание» — процесс вряд ли менее специфический и сложный, чем конформационные перестройки белков в стрекательных органеллах, как и транспорт по воротничку по сравнению с передачей добычи аксоподиями солнечника. Микроворсинки воротничка можно рассматривать как своеобразные ложноножки: они не вытягиваются, на них не ползают, но ими можно подтянуть бактерию к цитостому. По такой трактовке воротничковая клетка — это своеобразная амебофлагеллята с постоянной формой ложноножек. Ее отличие от солнечника определяется специализацией по размеру пищевых частиц. Промежуточное положение занимает жизненная форма пединеллид из разножгутиковых и *Ministeria* из заднеж-

гутиковых — у них тоже жгутик создает пищевой ток, но воротничок построен из редких отдельных ложноножек, не спаянных воедино.

Заднежгутиковые без жгутиков

Одна из таких групп — грибы — объект специальных курсов по микологии в университетах, они не амёбы. Другая группа давно известна как голые филозные амёбы нуклеарии. Только раньше не знали, что их надо относить к заднежгутиковым. Нуклеарии имеют две жизненные формы, обе безжгутиковые. Ползущая по твердой поверхности амёба вытягивается и уплощается, выставляя вперед пучок изящных тоненьких филоподий. Другая форма — флотирующая, в таком виде нуклеарии расселяются с токами воды. Клетка при этом становится округлой, филоподии равномерно растопырены во все стороны.

Парящая в воде амёба общими чертами напоминает всплывший солнечник, у которого, однако, отсутствуют стрекательные органеллы на ложноножках. Нуклеарии не используют ложноножки как ловчую сеть. Питаются они одним из двух способов. Первый обычен для амёб: ползущая нуклеария фагоцитирует попавшиеся ей на пути мелкие пищевые объекты — бактерии, мелкие водоросли. Но если встречается крупная клетка, то у многих видов нуклеарий в запасе есть и второй способ. Амёба прикрепляется к клеточной стенке, продырявливает ее и запускает внутрь клетки разветвленную ложноножку, с помощью которой постепенно вытягивает ее содержимое. Такую стратегию нуклеарии из семейства вампиреллид используют, нападая на крупную добычу (обычно клетки водорослей). Для некоторых видов нуклеарий (или по крайней мере похожих на них амёб) характерно бесполое объедине-

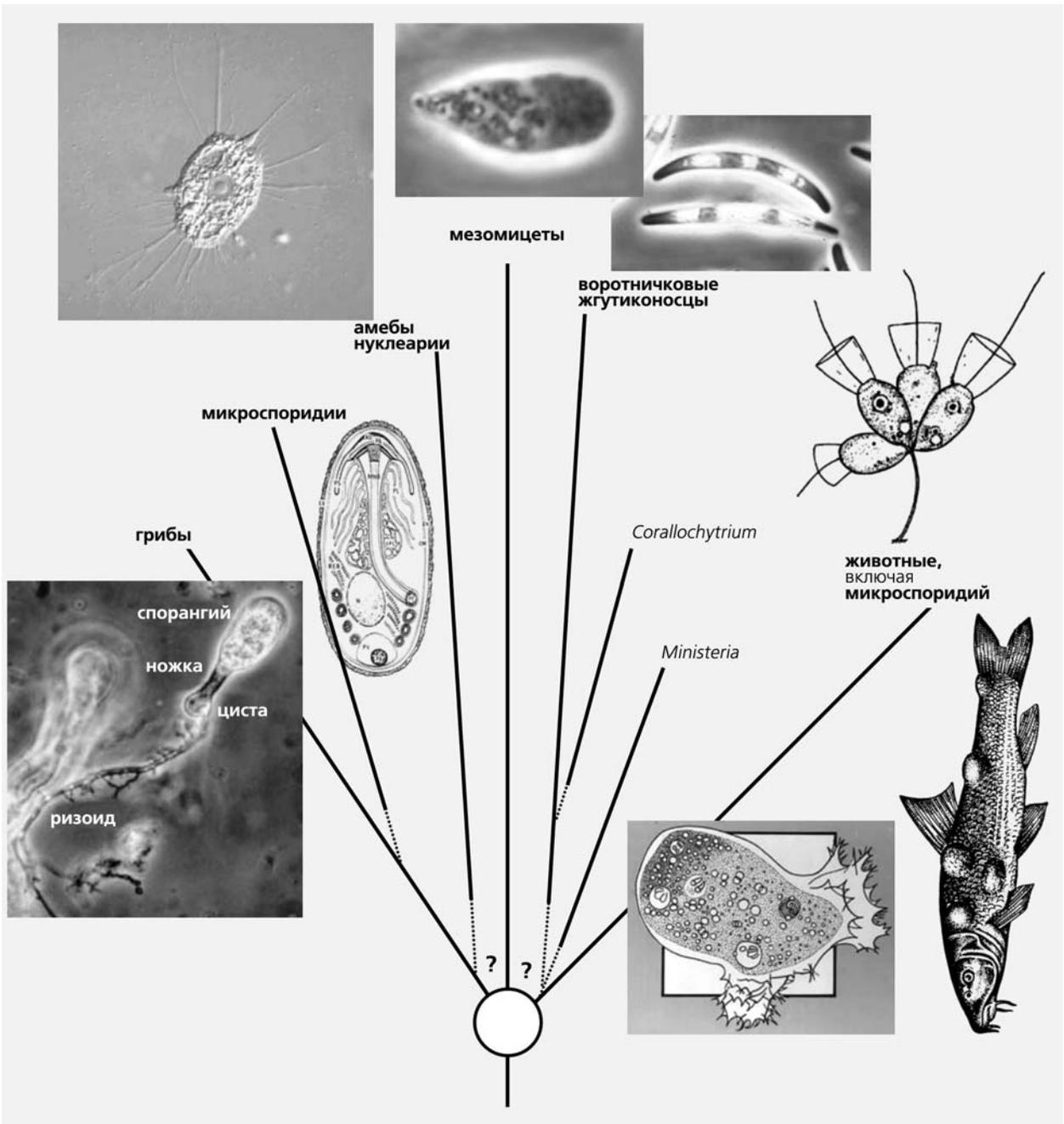
ние в крупные (1 мм) разветвленные или сетчатые плазмодии с десятками ядер.

Данные о последовательностях генов рРНК нуклеарий однозначно свидетельствуют об их принадлежности к заднежгутиковым, но над установлением их ближайших родственников еще придется поработать. Судя по гену 28S рРНК, скорее всего нуклеарии ближе к грибам [12]. Действительно, проникающую внутрь клетки-жертвы ложноножку вампиреллид можно сопоставить с ризомицелием низших хитридиевых грибов — безъядерным выростом клетки, проникающим в субстрат. Основное отличие ризомицелия от ложноножки вампиреллид заключается в том, что через него идет поглощение отдельных органических молекул, а не фагоцитоз частичек протоплазмы.

Еще один кандидат на роль предка многоклеточных животных

Совсем недавно установлена еще одна группа преимущественно (но не исключительно) амёбодных заднежгутиковых, которая не имеет пока общепринятого названия. Ее история началась 10 лет назад с неожиданно обнаруженного сходства в нуклеотидной последовательности гена 18S рРНК возбудителя розеточной (rosette) болезни лососевых рыб и воротничковых жгутиконосцев [13]*. Тут же последовал ряд работ, обосновавших новую группу микроорганизмов (паразитов позвоночных и членистоногих), которая занимала на сконструированных деревьях промежуточное положение между одноклеточными и грибами или между грибами и многоклеточными животными. За этой группой закрепилось название DRIPs — аб-

* В настоящее время «rosette agent» классифицирован как *Sphaerothecum destruens*, представитель Mesomycetozoea (Arkush et al., 2003).



Заднежгутиковые. Пунктиром показаны предположительные родственные связи, а нерешенная начальная радиация — белым кружком.

бревиатура, представляющая акроним названий первоначально отнесенных к ней родов — *Dermocystidium*, rosette agent, *Ichthyophonus*, *Psorospermium* [14]. По мере включения в нее все более широкого круга организмов более употребительными стали названия Ichthyos-

porea, Mesomycetozoa или Mesomycetozoea. Обычно эта группа обозначается классом, хотя по правилам кладистики ей необходимо присвоить ранг, одинаковый с рангом грибов или животных.

Видам Mesomycetozoea свойственен сложный жизненный

цикл с чередованием различных типов вегетативных клеток и спор [15]. У большинства сферические вегетативные клетки образуют эндоспоры; для других характерны подвижные амёбы, например для паразита насекомых амёбидиума (*Amoebidium*); некоторые виды обра-

зуют плазмодий, а ихтиофонус (*Ichthyophonus boferi*) — плазмодий и септированный мицелий, который производит сферические одноклеточные спорангии с эндоспорами. Из-за этого сходства ихтиофонуса принимали за паразитический гриб неясного систематического положения, под именем которого и указывали в руководствах по болезням аквариумных рыбок. Споры Mesomycetozoa прорастают амебами либо одноклеточными зооспорами. У многих видов жгутиковые стадии не обнаружены и, вероятно, отсутствуют.

Как объяснить тот парадокс, что Mesomycetozoa — один из кандидатов на роль предка (сестринской группы) многоклеточных животных — состоит из паразитов многоклеточных? По нашему мнению, паразитические Mesomycetozoa просто лучше всего известны, а в целом эта группа — айсберг, большая часть видов которой пока скрыта от исследователей. Это подтверждается косвенными данными, оценить которые нам поможет небольшое отступление. Микробиологи знают, что при посеве пробы из какой-то сложной природной среды (например, почвы) на чашку Петри с питательным агаром на каждом конкретном типе микробиологической среды вырастает не более 1% видов бактерий, содержащихся в данном материале. Для многих видов вообще до сих пор не удалось подобрать пригодную для их культивирования среду. Одноклеточные эвкариоты не так капризны, но тоже могут проявлять специфичность к пище — виду бактерий. В последние годы разработана техника изучения биоразнообразия, позволяющая проводить эту процедуру без выведения микроорганизмов в чистую культуру. По этой методике выделяют из природных субстратов суммарную ДНК, амплифицируют из нее с помощью полимеразной цепной реакции гены рРНК, клонируют их в кишеч-

ных палочках и анализируют последовательности сотен клонов. Такая процедура недешева, зато позволяет выявить те виды микроорганизмов, которых в природных сообществах много, но обнаружить их на искусственных средах не удается. С помощью этой техники в разных природных сообществах найдены гены неизвестных видов Mesomycetozoa. Ничто не мешает предположить, что источником ДНК для них послужили не только споры паразитических форм, но и свободноживущие виды.

О большем, чем предполагается, разнообразии Mesomycetozoa и родственных групп свидетельствует пример амебы *Capsaspora owczarzaki* — симбионта легочного моллюска *Biomphalaria glabrata*. Питается она спороцистами кровяной двуустки *Schistosoma mansoni* и обеспечивает резистентность моллюска-хозяина к двуустке. Микроскопические исследования не позволяют отличить капсаспору от амеб нуклеарий, тогда как последовательность малой рРНК показывает, что на самом деле *C.owczarzaki* ближе к Mesomycetozoa, чем к нуклеариям. Таким образом, существующие морфологические диагнозы каждой из групп заднежгутиковых не позволяют различить их представителей. Не исключено, что какие-то свободноживущие амебы, отнесенные к семейству нуклеарий, на самом деле принадлежат к Mesomycetozoa.

О недостаточном знании заднежгутиковых говорят описания видов, не нашедших пока бесспорного положения в системе, например, *Corallochytrium limacisporium*. Этот вид, вероятно, родственен воротничковым, но его клетки, окруженные толстой клеточной стенкой, не имеют жгутика; *Ministeria vibrans* — морской жгутиконосец с радиально расходящимися микроворсинками (микровиллями), подобными воротничковым, однако не образующими

воротничка. На дереве рРНК он занимает положение сестринской группы воротничковых жгутиконосцев либо многоклеточных животных [16]. Наконец, из природных субстратов выделены гены, занимающие обособленное положение на дереве рРНК заднежгутиковых; о морфологии клеток, несущих эти гены, ничего не известно.

У заднежгутиковых различна не только внешняя морфология, но и ультраструктура клеток. Так, форма крист митохондрий, обычно постоянная в пределах больших групп одноклеточных, у них неодинакова. Кристы Mesomycetozoa, как у большинства видов заднежгутиковых, пластинчатые, однако у *Ichthyophonus boferi* они трубчато-везикулярные. У нуклеарийных амеб кристы дисковидные, а у животных, наряду с обычными для них пластинчатыми кристами, как редкое исключение в немногих таксонах (дициемиды, отдельные виды миксоспоридий) или как патологическая клеточная реакция на осмотический шок в гепатоцитах позвоночных встречаются трубчатые кристы.

Монофилетические таксоны в филогенетической системе выделяются (по В.Хеннигу) синапоморфиями, а таксоны в естественной системе — диагнозами. Ясного диагноза таксона, объединяющего микроспоридии, одноклеточные воротничковые жгутиконосцы, безжгутиковые амебы нуклеарии, грибы и многоклеточные животные, пока нет, и вряд ли он будет разработан в будущем. Для этого таксона найдены только молекулярные синапоморфии. Пример заднежгутиковых, представленных столь разными формами, заставляет усомниться в том, что для любой монофилетической группы можно выделить содержательный морфологический диагноз.

* * *

На заре жизни амебоидная фагоцитарная активность дале-

ких предков эвкариотов привели к захвату ими свободноживущих аэробных бактерий, давших начало митохондриям, и фотосинтезирующих бактерий, прародителей хлоропластов. Видимо, именно способность к амeboидному движению и связанному с ним фагоцитозу обусловила главные различия между прокариотами и эвкариотами. В организме многоклеточных животных мы видим множество незаменимых функций амeboидных клеток. В мире протистов амeboидные формы встречаются в разных неродственных таксонах, и по крайней мере в двух из них (у диктиостелиевых и акразиевых) амeboиды непосредственно переходят в многоклеточное состояние. Спрашивается, не возникли ли многоклеточные животные как агрегация амeboидов наподобие диктиостелиевых и акразиевых? Не лучше ли принять такую гипотезу взамен старой о происхождении животных из колоний жгутиконосцев? Актуальность таких идей повышается в последнее время [5]. Кратко рассмотрим такую возможность.

Многоклеточное животное — это агрегат генетически сходных потомков одной клетки — зиготы. Напротив, псевдоплазмодий диктиостелия и акразия образован теми клетками, которые приползли на сигнал, и может состоять из генетически разнородных клеток, т.е. представлять собой генетическую химеру. Жизненный цикл Metazoa напрямую несопоставим с жизненным циклом акразия и диктиостелия, и они не могли быть предками животных. Акразий, диктиостелий и животные — это неродственные организмы из разных супертаксонов. Однако сходство в поведении их клеток вряд ли случайное. Клональные клетки колонии, которую представляет собой индивидuum животного, должны посылать, правильно понимать и реализовывать в поведении сигналы других клеток, так же как и не принадлежащие к одному клону клетки псевдоплазмодия. Возможно, животные, акразиевые и диктиостелиевые используют в своих жизненных циклах элементы клеточного поведения, выработанные еще древнейшими эвкариотами (конечно, в измененном виде). Основой клеточного поведения служили те таксисы и способы регуляции метаболизма, которые живые существа приобрели очень давно, а мы находим их в клетках бактерий, использующих,

в частности, такие внутриклеточные сигнальные вещества, как цАМФ. Бактерии умеют распознавать сигналы соседних клеток и изменять работу отдельных генов в зависимости от плотности клеточной популяции. Главнейшее свойство клеток многоклеточного — способность ограничить свое размножение в зависимости от нужд соседних клеток. Бактерии тоже регулируют свой рост и образуют на плотной среде колонии характерной формы, по которой микробиологи их отличают. Один из примеров регуляции деления — это образование покоящихся стадий — спор и цист. Обычно этот процесс начинается задолго до того, как питательные вещества исчерпаны, и представляет собой вариант клеточной дифференцировки. Так что, по всей видимости, предки многоклеточных уже умели распознавать соседние клетки и дифференцироваться сообразно с полученными от соседей сигналами. Эта способность приобрела еще большее значение при соединении амeboидных и жгутиковых стадий в единый агрегат, подобно тому, как они соединены в многоклеточном теле современных губок. ■

Исследования выполнены при поддержке программы «Научные школы Российской Федерации» (проект НШ-1712.2003.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48180, 02-04-48958, 02-04-48265).

Литература

1. Микрюков А.А. Центрохелидные солнечники. М., 2002.
2. Milyutina I.A. et al. // Gene. 2001. V.272. №1–2. P.131–139.
3. Bolivar I. et al. // Mol. Biol. Evol. 2001. V.18. №12. P.2306–2314.
4. Baptiste E. et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. V.99. №3. P.1414–1419.
5. Серавин Л.Н., Гудков А.В. // Зоол. журн. 2003. Т.82. №10.
6. Silberman J.D. et al. // Mol. Biol. Evol. 1999. V.16. №12. P.1740–1751.
7. Алешин В.В. Эукариоты, лишённые митохондрий // Биология в школе. 2004. №3. №4.
8. Гудков А.В., Серавин Л.Н. Класс Peloflagellata // Протисты. Ч.1. СПб., 2000. С.508–516.
9. Page F.C., Blanton R.L. // Protistologica. 1985. №21. P.121–132.
10. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч.2. СПб., 1998.
11. Nikolaev S.I. et al. // J. Eukaryot. Microbiol. 2004. V.51. №5. P.575–581.
12. Medina M. et al. // Int. J. Astrobiology. 2003. V.2. P.203–211.
13. Kerk D. et al. // Mar. Biol. 1995. V.122. P.187–192.
14. Ragan M.A. et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V.93. №21. P.11907–11912.
15. Mendoza L. et al. // Annu. Rev. Microbiol. 2002. V.56. P.315–344.
16. Cavalier-Smith T., Chao E.E. // J. Mol. Evol. 2003. V.56. №5. P.540–563.