

Министерство науки и высшего образования  
Российской Федерации  
Дальневосточный федеральный университет

Национальный научный центр морской биологии  
Дальневосточного отделения Российской академии наук

## **РАДИОЛЯРИИ И ФЕОДАРИИ: МОРФОЛОГИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ**

Учебно-методическое пособие  
по проведению практических занятий  
по зоологии беспозвоночных и сравнительной анатомии

*Составители:*

д-р биол. наук, профессор А.В. Чернышёв;  
канд. биол. наук, доцент Т.И. Мухина

Владивосток



2019

УДК 579.8

ББК 28.4

P15

- Радиолярии и феодарии: морфология и разнообразие :**  
P15 учебно-методич. пособие по проведению практических занятий по зоологии беспозвоночных и сравнительной анатомии / сост.: А.В. Чернышёв, Т.И. Мухина ; Дальневост. федерал. ун-т ; Нац. научный центр морской биологии. – Владивосток : Изд-во Дальневост. федерал. ун-та, 2019. – 44 с.

Пособие разработано на кафедре биоразнообразия и морских биоресурсов ДВФУ. Радиолярии (*Radiolaria sensu lato*) являются сборной группой простейших, объединяющей классы Polycystina, Acantharea и Phaeodaria. Они широко распространены на разных глубинах морей и составляют значительную часть планктона морской фауны. Цель данной работы – познакомить студентов с системой, строением, размножением и образом жизни наиболее распространённых видов радиолярий.

Пособие может быть использовано на лекциях и практических занятиях курса зоологии беспозвоночных, а также в рамках лекционных курсов: «Сравнительная анатомия животных» и «Основы биологической мегасистематики».

УДК 579.8

ББК 28.4

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	4
1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАДИОЛЯРИЙ .....	6
2. СИММЕТРИЯ .....	7
3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.....	9
3.1. Класс Polycystinea Ehrenberg, 1838 – полицистины .....	9
3.1.1. Отряд Collodaria Haeckel, 1881 – коллодарии.....	10
3.1.2. Отряд Spumellaria Ehrenberg, 1875 (=Sphaerellaria) – спумеллярии .....	12
3.1.3. Отряд Nassellaria Ehrenberg, 1875 - населлярии .....	16
3.2. Класс Acantharea Haeckel, 1881 (=Acantharia) - Акантарии .....	20
3.3. Класс Phaeodaria Haeckel, 1879 – феодарии .....	26
4. МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.....	36
ЛИТЕРАТУРА .....	40

## ВВЕДЕНИЕ

Радиолярии – группа морских планктонных простейших, имеющих длинные и тонкие псевдоподии (аксоподии) в виде лучей (отсюда и название группы – «лучевики»). Первое упоминание о радиоляриях было сделано российским ученым В.Г. Тилезиусом в 1809 г. Г. Мейер в 1834 г. привел первое изображение ископаемых радиолярий. В том же году Ф. Мейен описал ныне живущих радиолярий. Х.Г. Эренберг с 1838 по 1875 гг. изучил множество современных и ископаемых радиолярий и предложил их первую систему, выделив такие группы, как Spumellaria, Nassellaria и Polycystina. Название Radiolaria было введено Й.Г. Мюллером в 1858 г. (Müller J.). Он же описал первых акантарий, которых отнес к радиоляриям.

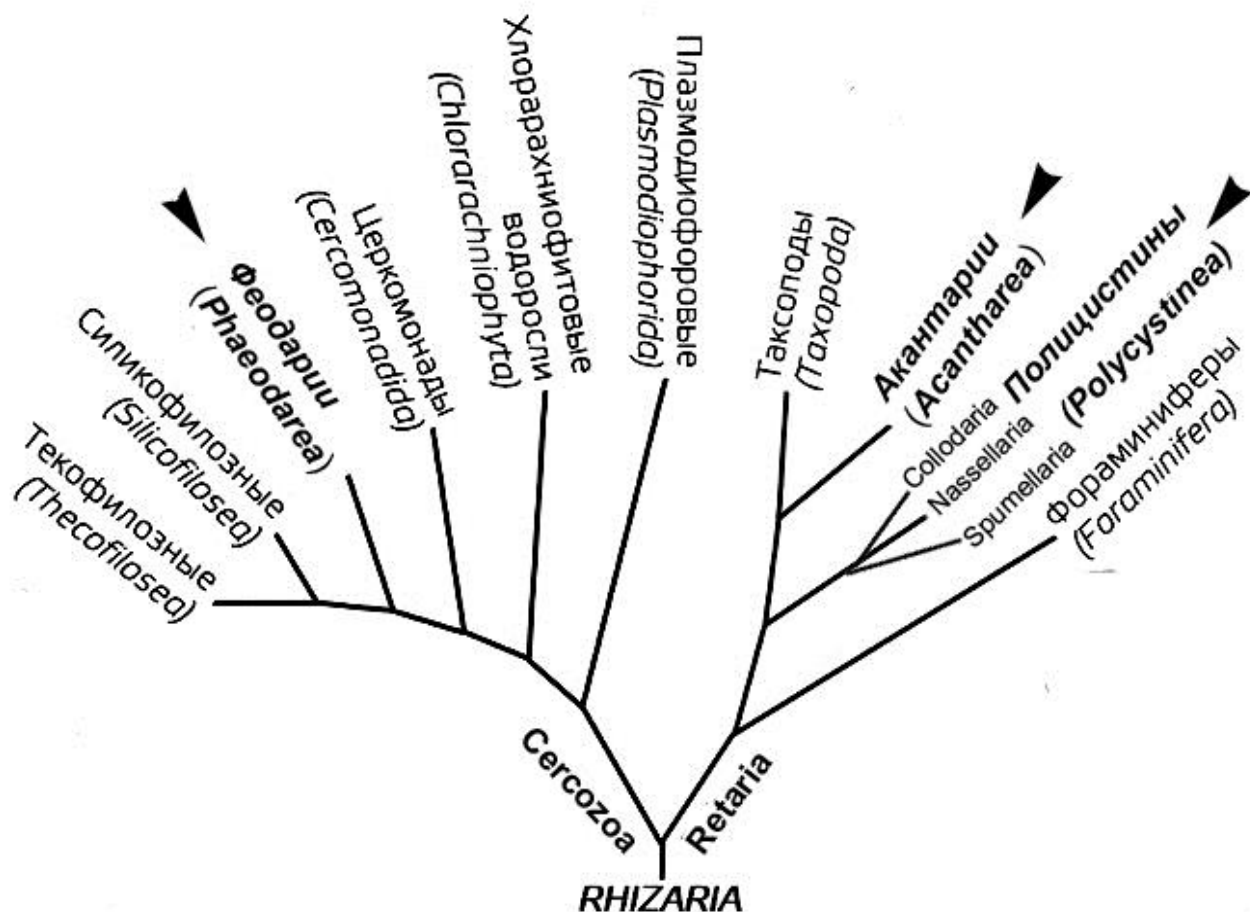


Рис. 1. Филогенетическое древо царства Rhizaria  
(Radiolaria sensu lato показаны стрелками)

Огромный вклад в исследование радиолярий внес Э. Геккель, опубликовавший в 1887 г. двухтомную монографию «Report on the Radiolaria», в которой даны подробные сведения о систематике и морфологии этой группы. Ранее Э. Геккель выделил еще одну группу радиолярий – Phaeodaria. К началу 20 века было описано подавляющее большинство ныне живущих радиолярий. Во второй половине 20 века вышли работы, посвященные ультраструктуре радиолярий. Долгое время радиолярий рассматривали в составе типа Protozoa, а позже – типа Sarcomastigophora и подтипа Actinopoda. Молекулярно-филогенетический анализ радиолярий позволил отнести их в царство Rhizaria, причем радиолярии в их широком понимании были признаны сборной группой (см. рис. 1). Гипотеза происхождения радиолярий от солнечников не нашла подтверждения.

## 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАДИОЛЯРИЙ

Согласно данным молекулярно-генетического анализа радиолярии относятся к царству Rhizaria, причем классы Polycystina и Acantharea отнесены к типу Retaria (к этому типу, кроме радиолярий, также относят фораминифер и Taxorodida), а класс Phaeodaria принадлежат типу Cercozoa того же царства, т.е. их сходство с радиоляриями является конвергентным (независимо приобретенным) (рис. 1). Общими у полицистин, акантарий и феодарий являются следующие особенности:

1) Все они исключительно морские планктонные гетеротрофные организмы, не переносящие опреснений (за исключением населяющей эстуарии реки Ла-Плата, Южная Америка).

2) Имеют минеральный внутриклеточный скелет (исключая некоторых бесскелетных форм), который выполняет опорную и, вероятно, защитную функцию. В простом варианте скелет состоит из игл (спикул) двух типов – радиальных и тангентальных. У многих форм спикулы формируют монолитный скелет, который принято называть раковиной. У полицистин и акантарий спикулы могут проходить сквозь центральную капсулу, у феодарий они всегда отделены от центральной капсулы.

3) Цитоплазма разделена на наружный слой (**эктоплазму**) и внутренний (**эндоплазму**). У большинства представителей в эктоплазме имеются фотобионты (одноклеточные водоросли), которые снабжают хозяина продуктами фотосинтеза.

4) Псевдоподии представлены **актиноподиями** – длинными прямыми неветвящимися выростами с **аксонемой** (комплексом микротрубочек) внутри. Микротрубочки соединены мостиками (полицистины и акантарии) или свободные (феодарии). Аксонемы из аксоподий продолжают в цитоплазму и обычно проходят сквозь центральную капсулу. В основании аксонемы крепятся к особым органеллам – **аксопластам**. Аксоподии не уникальны для радиолярий –

они также встречаются у солнечных и возникали в ходе эволюции неоднократно. Кроме аксоподий, имеются и **филлоподии** – ветвящиеся псевдоподии без аксонемы.

5) Имеется **центральная капсула**, внутри которой находится ядро и эндоплазма. Капсула имеет стенку органической природы. У полицистин и феодарий она внутриклеточная, у акантарий – внеклеточная. Центральная капсула снабжена отверстиями. Различное строение центральной капсулы полицистин, феодарий и акантарий показывает, что она возникла в этих группах независимо.

6) В эктоплазме имеются вакуоли, содержащие морскую воду. Они образуют особый слой – **калимму**. Благодаря калимме полицистины, акантарии и феодарии поддерживают нулевую плавучесть.

7) В жизненном цикле присутствует стадия двужгутиковых зооспор. До сих пор нет ясности, могут ли зооспоры сливаться попарно и формировать диплоидную зиготу (т.е. имеется ли половой процесс) или же они – способ бесполого размножения (см. Акантарии).

## 2. СИММЕТРИЯ

В скелетах радиолярий можно выделить следующие типы симметрии (подробнее о симметрии биологических объектов см. Урманцев, 2007):

1. **Сферическая**. Бесконечное число осей симметрии проходит через один центр симметрии. Симметрии сферы (шара), у радиолярий встречается только у бесскелетных Collodaria (рис. 3В).

2. **Полиаксонная**. Строго определённое число осей симметрии равного для всех порядка (до 4-6). Чаще всего скелеты имеют форму, производную от сферы или правильных многогранников (рис. 7Б, 8, 14Б, 3, 21, 22), или состоит из правильно расположенных игл равной длины (рис. 14В, 18).

3. **Ставраксонная**. Имеется одна главная ось симметрии (от бесконечного до второго порядка), которую под прямым углом пересекают вторичные оси второго порядка. При этом скелет оказывается сплюснутым в направлении этой оси или вытянут вдоль неё (рис. 8,

14, Б, Ж). Ряд авторов выделяют гомо- и гетерополярную ставраксонную симметрию (см. Беклемишев, 1964; Афанасьева, Амон, 2013), однако последняя, по своей сути, является формой радиальной симметрии.

4. **Радиальная (монаксонная).** Полюсы единственной оси не равнозначны, а центр симметрии исчезает. Исходно гетерополярные формы радиолярий имеют более или менее удлинённые конические скелеты. Порядок оси симметрии 2-4, редко 5-6 (рис. 9, В, 11, 26). Сюда также относятся формы со сферическим скелетом, но имеющие отверстие пилома (рис. 23)

5. **Билатеральная.** Оси симметрии нет, но имеется одна плоскость симметрии. Этот тип симметрии характерен для ряда населлярий (рис. 12) и феодарий (рис. 25, 27)

6. **Вращательная симметрия.** Характеризуется наличием одной оси симметрии, но отсутствием плоскостей симметрии. Характерно для форм со спирально ориентированными элементами в скелете (рис. 5В).

7. Радиолярии с **асимметричным** скелетом характеризуются отсутствием каких-либо элементов симметрии. Характерен для *Colodaria* (рис. 5), но также встречается у полицистин (рис. 7).

Симметрия радиолярий – это, прежде всего, симметрия их скелета. Согласно принципу Пьера Кюри, симметрия объекта отражает симметрию факторов среды, в которых этот объект формируется. В этом плане исходной для радиолярий и феодарий, обитающих в толще океана, является сферическая или полиаксонная симметрия. Беклемишев (1964) считает исходной симметрией сферическую, что справедливо, по крайней мере, для коллодарий. Однако для *Polycystinea*, по-видимому, исходным является скелет, в основе которого лежит тетраэдрическая спикула (Назаров, 1975; Точилина, 1997; Афанасьева, Амон, 2006, 2013).



### 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Царство Rhizaria Cavalier-Smith, 2002 – ризарии

Тип Retaria Cavalier-Smith, 1999 – ретарии

Подтип Radiolaria Cavalier-Smith, 1987 – радиоляриевые

#### 3.1. Класс Polycystinea Ehrenberg, 1838 – полицистины

**Общая характеристика.** Одиночные или колониальные одноклеточные. Размер клетки составляет от 50 до 800 мкм. Скелет разнообразный, закладывается вне центральной капсулы, состоит из аморфного кремнезема ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ). Ультраструктурные элементы плотно упакованы, что позволяет скелету сохраняться в ископаемом состоянии. Скелетные иглы, как правило, сплошные. У некоторых колониальных форм скелет редуцирован или отсутствует. Микротрубочки в аксонамах соединяются друг с другом. Центральная капсула внутриклеточная, окружает эндоплазму и ядро (ядра). Аксоподии проходят сквозь центральную капсулу через многочисленные фузулы – особые сосочки с отверстиями. Ядро одно, полиплоидное, реже ядер много. Размножаются зооспорами и делением клетки, половой процесс неизвестен, но, возможно, зооспоры являются гаметами.

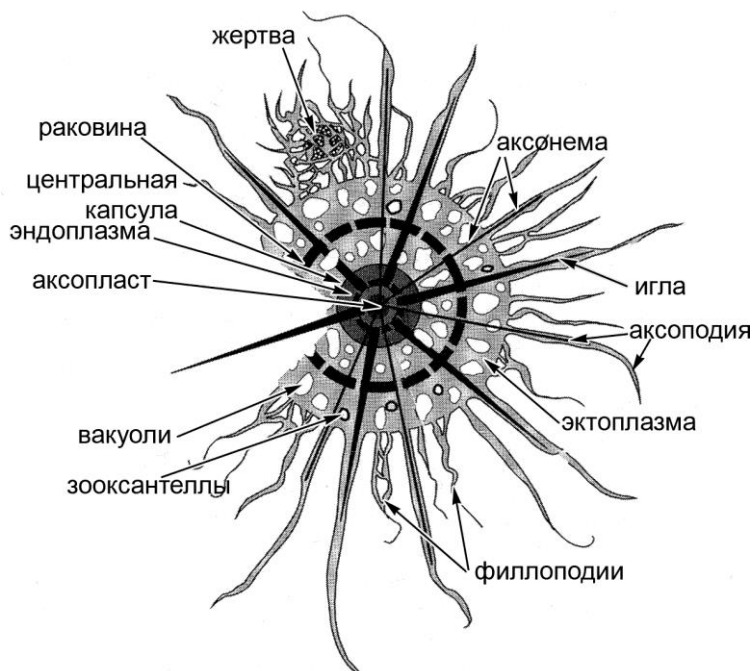


Рис. 2. Схема строения Polycystinea (из: «Протисты...»).

Число современных видов полицистин по разным оценкам составляет от 400 до 800 видов (около 420 видов согласно WoRMS, [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org)). С учетом ископаемых, описано около 14 тысяч видов. В классе три современных группы высокого ранга: Collodaria, Spumellaria и Nassellaria. Ранг этих групп в разных системах различен – от отряда до класса и выше (в зависимости от ранга Polycystinea). Для определения полицистин можно использовать следующие сводки: Takahashi, 1991; Boltovskoy, 1998.

### 3.1.1. Отряд Collodaria Haeckel, 1881 – коллодарии

Крупные колониальные, реже – одиночные радиолярии. Размеры клеток 400–800 мкм (реже 150–200 мкм), колоний – от 1–3 см до 3 м. У колониальных форм клетки находятся в общей студенистой оболочке (рис. 3, А–В). У некоторых коллодарий в цитоплазме располагаются альвеолы – пузырьки с воздухом. Ядер много, они крупные. Аксонемы не проникают в эндоплазму, аксопласты располагаются около внутренней капсулы. В эндоплазме часто имеются кристаллы сульфата стронция ( $\text{SrSO}_4$ ). Кремнеземовый скелет двух основных типов: 1) в виде отдельным простых или ветвистых игл, расположенных в эктоплазме или студенистой оболочке (рис. 3, А) (семейство Collozoidae); 2) сферический пористый скелет, поры разного размера, расположены неупорядоченно (рис. 3, Б). Радиальных игл либо нет, либо они имеют вид цилиндрических шипов, расположенных неупорядоченно (семейство Collosphaeridae) и не продолжающиеся внутрь сферы. Некоторые коллодарии имеют трубковидные отростки. У ряда коллодарий (*Thalassicolla*, *Collozoum*) полностью скелет отсутствует (рис. 3, В). Питаются за счет симбиотических водорослей (зооксантелл), но могут захватывать мелких планктонных организмов. Обитают в приповерхностных водах. Наиболее многочисленны в тропиках и субтропиках.

Скелеты коллодарий семейства Collosphaeridae встречаются в донных осадках всех дальневосточных морей и хорошо отличаются от сферических спумеллярий отверстиями неправильной формы и

разного размера (рис. 3, Б). Для определения коллодарий можно использовать сводку Стрелкова и Решетняк (1971).

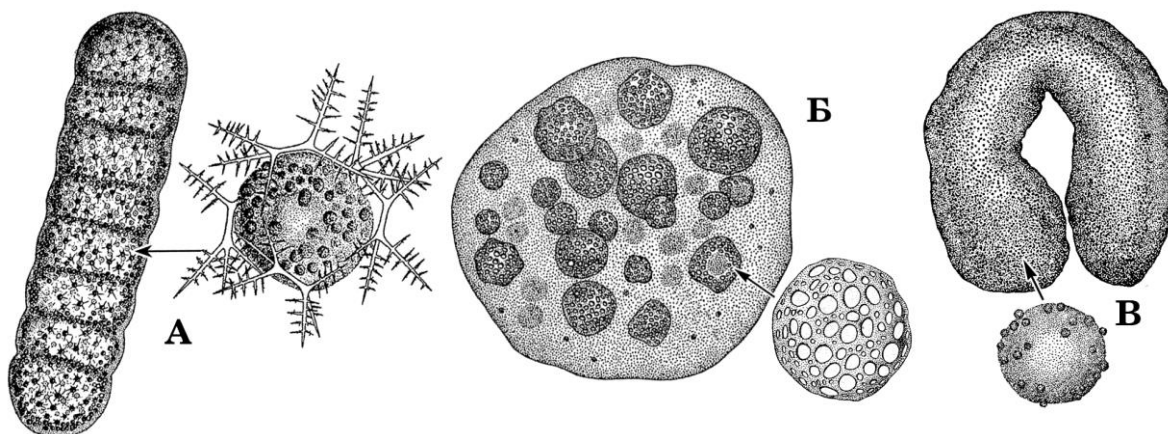


Рис. 3. Collodaria (колонии и отдельные клетки): А – *Sphaerozoum*; Б – *Collosphaera*; В – *Collozoum* (из разных источников)

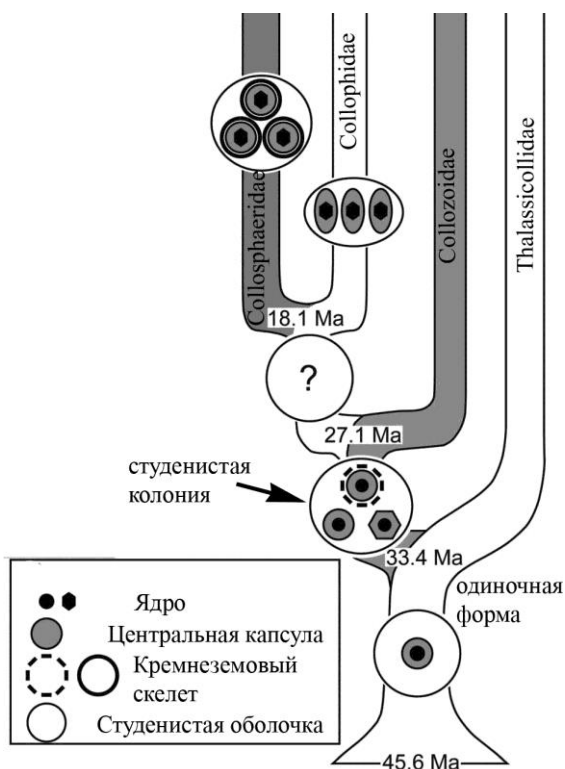


Рис. 4. Эволюционная история Collodaria по данным молекулярно-филогенетического анализа (из: Ishitani et al., 2012).  
Ma – миллионов лет назад

Бесскелетные коллодарии имеют почти сферическую форму. Скелет коллодарий отличается отсутствием явной симметрии из-за неупорядоченного расположения пор, игл и трубковидных отростков, что может быть результатом колониального образа жизни. При высокой скученности скелетных форм они уже не парят свободно внутри колонии и постоянно соприкасаются друг с другом. Таким образом, условия обитания коллодарий резко отличаются от таковых у других радиолярий, что, по-видимому, отражается на их форме (см. принцип П. Кюри).

Коллодарии наиболее близки к отряду Nassellaria. Данные молекулярно-генетического анализа показали, что коллодарии, вероятно, появились около 46 млн. лет назад и первые формы были одиночными и лишенными скелета (Ishitani et al., 2012). Позже возникли колониальные бесскелетные формы и виды со скелетом из отдельных игл (сем. Collozonidae). Более продвинуты формы со сплошным сферическим скелетом (сем. Collosphaeridae) (рис. 4). Из пермских отложений Китая была описана колониальная полицистина *Guiuva sashidai* Ito et al., 2017, но ее принадлежность к коллодариям сомнительна.

**Задание для самостоятельной работы:** исходя из рис. 4 найдите на рис. 5 наиболее примитивную форму коллодарий.

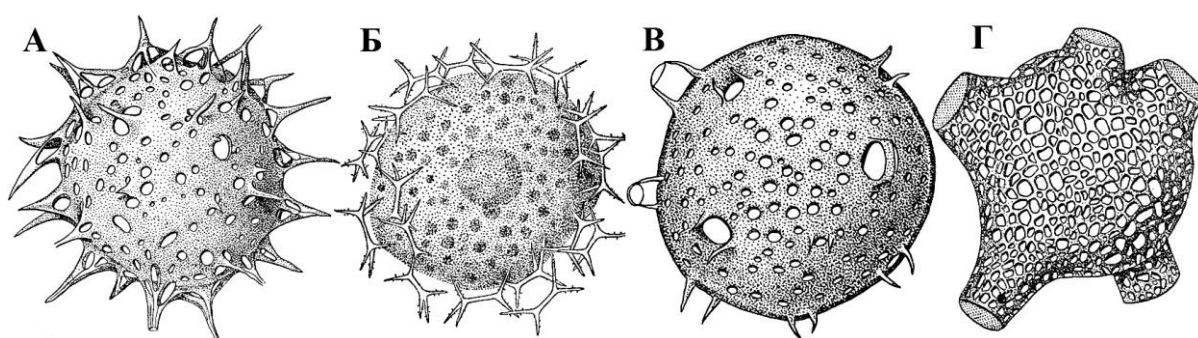


Рис. 5. Collodaria: А – *Acrospuera*, Б – *Sphaerozoum*, В – *Siphonosphaera*, Г – *Solenosphaera* (из: Стрелков, Решетняк, 1971)

### 3.1.2. Отряд Spumellaria Ehrenberg, 1875 (=Sphaerellaria) – спумеллярии

Одиночные радиолярии, размер скелета 150–350 мкм (редко – 1–5 мм), ядро одно. Аксоподии расположены радиально, аксонемы заходят в эндоплазму, а часто и в ядро, аскопласты находятся в эндоплазме. Скелет чаще сферический, реже – дисковидный, спиральный, веретеновидный, эллипсоидный или 3-4-лопастный. Часто скелет (раковина) представлен двумя, а то и 3 и 4 вложенными друг в друга сферами. Наружная сфера (или раковина) называется **кортикальной**, а внутренняя (их может быть 1–3) – **медуллярной сферой** (рис. 6, А,

Б). По структуре различают **решетчатые, сетчатые** или **губчатые раковины**. **Решетчатые и сетчатые раковины** состоят из правильно расположенных перекладин, которые образуют ячейку разного размера (рис. 6, А). В **губчатых раковинах** тонкие перекладины образуют более или менее хаотичное сплетение. Для скелета спумеллярий характерны **радиальные иглы** – **главные** (первичные) и **второстепенные** (вторичные). Главные иглы связаны с внутренним каркасом (т.е. продолжают под кортикальной сферой и сходятся в центре скелета); они, как правило, длинные, обычно с гранями, желобками или углублениями в основании; число таких игл от 2 до 12. Второстепенные иглы (если имеются) более многочисленные, развиваются на поверхности кортикальной сферы, обычно короче главных и всегда без граней, желобков и углублений.

Название *Sphaerellaria* было предложено Геккелем вместо *Spumellaria*, в которое Эренберг исходно включал коллодарий. Многие палеонтологи используют название *Sphaerellaria*, но в литературе по современным радиоляриям приоритет отдается названию *Spumellaria*.

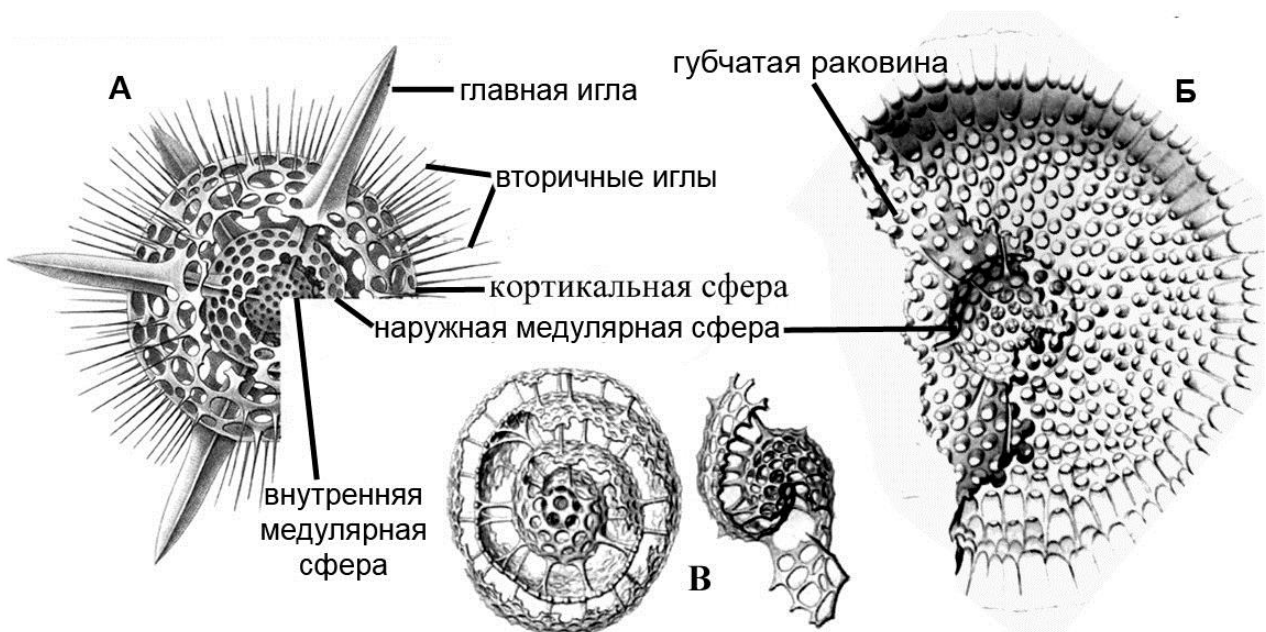
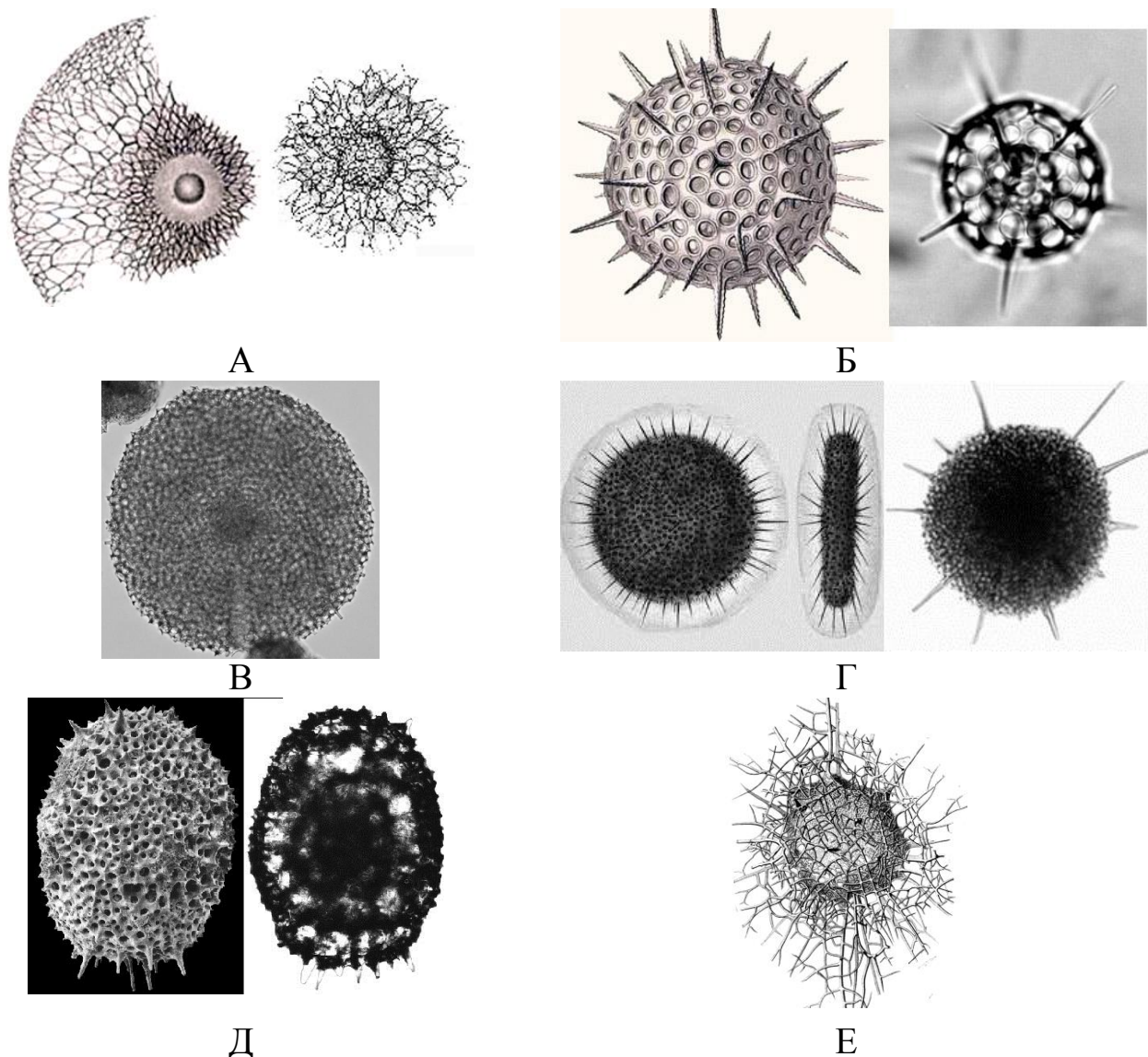


Рис. 6. Схемы строения раковин *Spumellaria* (часть скелета удалена):  
 А – сферическая решетчатая раковина, Б – дисковидная губчатая раковина, В – спиральная раковина



*Рис. 7. А – Plegmosphaera* – раковина сферическая, скелет состоит из мягкой губчатой массы, имеющей вид неправильной сети; в центре находится полость. Обычно без радиальных игл. Б – *Actinomma* – сетчатая, с неправильными ячейками, раковина сферическая, с более чем 6 трехгранными радиальными иглами одинаковой длины. Имеются две медулярные сферы. В – *Spongodiscus* – скелет губчатый, плотный, раковина дисковидная (линзовидная), без игл по краям и на поверхности. Г – *Spongotrochus* – скелет как у *Spongodiscus*, но с иглами на поверхности. Д – *Larcopyle* – скелет губчатый, раковина мелкая, эллипсоидная, с шипами; внутри скелет имеет спиральную структуру. Е – *Oroscena* – скелет решетчатый, в виде округлого многогранника с длинными разветвленными и часто переплетенными иглами, которые покрыты беспорядочно расположенными шипами. В целом раковина явно асимметричная.

Крупная форма – длиной до 5 мм.

Симметрия спумеллярий может быть полиаксонной с определенным числом осей симметрии (при отсутствии главных игл – с большим числом осей), ставраксонной, реже – радиальной. Билатеральная симметрия, в этой группе очень редка. Есть формы с вращательной симметрией, у которых скелет состоит из лежащих в разных плоскостях, спиральных лент (рис. 6, В), хотя снаружи раковина сферическая или эллипсоидная. Виды рода *Orosцена* обладают асимметричной раковиной (рис. 7, Е).

**Важно помнить!** Медуллярную сферу студенты нередко принимают за центральную капсулу, которая у мертвых радиолярий быстро разрушается.

Для определения спумеллярий можно использовать следующие сводки: Takahashi, 1991; Boltovkoy, 1998.

В донных осадках дальневосточных морей России можно встретить скелеты представителей следующих родов:

**Задание для самостоятельной работы:** опишите симметрию спумеллярий представленных на рисунке 8.

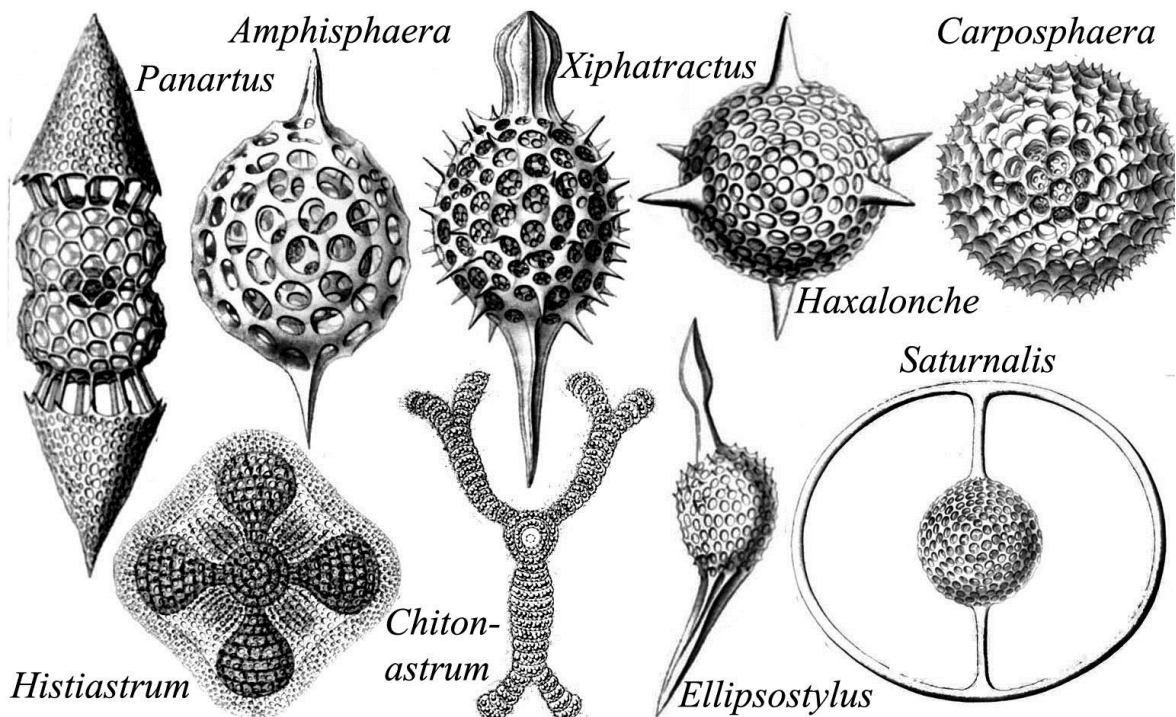


Рис. 8. Разнообразие спумеллярий (из: Naeckel, 1887)

### 3.1.3. Отряд *Nassellaria Ehrenberg, 1875* - населлярии

Одиночные радиолярии, размер скелета 100–300 мкм, ядро одно. Аксоподии образуют **терминальный конус**, выходящий наружу через устье; аксонемы оканчиваются в эндоплазме, аксопласт обычно контактирует с ядром. Скелет чаще конический, шлемовидный, пирамидальный, иногда в виде треножника. По структуре различают решетчатый, сетчатый или (реже) губчатый скелеты. В полном виде скелет состоит из 4 основных отделов (**сегментов**) (рис. 9, Г): **цефалис** (I сегмент), **торакс** (II), **абдомен** (III), **постабдомен** (IV и последующие сегменты). У всех населлярий имеется цефалис, остальные отделы развиты в разной степени – от форм, у которых имеется только цефалис, цефалис + торакс, цефалис + торакс + абдомен до форм с 6-10 и более сегментами (Рис. 9). Внутри цефалиса находится **основная** (центральная) **спикула**, состоящая из **средней балки** (MB) и 8 **внутренних игл** – **дорзальной (D)**, **апикальной (A)**, **вертикальной (Vert)**, **аксобласта (Ax)**, двух **главных латеральных (L<sub>1</sub> и L<sub>r</sub>)** и двух **дополнительных вертикальных (I<sub>1</sub> и I<sub>r</sub>)**. Степень развития внутренних игл различна, иногда некоторые из них не выражены или сливаются в дуги. Скелет некоторых населлярий состоит только из основной спикулы. Внутренние иглы могут проходить сквозь стенку скелета и торчать наружу в виде 4 игл: 1) апикальная игла дает начало **апикальному шипу** («рогу»); 2) дорзальная и главные латеральные иглы дают начало базальным придаткам (зубцам апертуры или «ногам») – в результате скелет многих населлярий имеет вид треножника. Иногда «ног» больше трёх. У некоторых видов вертикальная игла продолжается в **затылочный шип**. Кроме них на поверхности могут располагаться дополнительные иглы или шипики. У некоторых видов между апикальным рогом и цефалисом находится небольшой шлемовидный отдел – **галея**. В нижней части раковины располагается широкое или узкое **устье (апертура)**, которое у ряда форм замыкается после окончания роста скелета. Иногда приустьевая часть имеет вид трубки, называемым **перистомом**.



**Симметрия** населлярий определяется симметрией основной спикулы, которая всегда билатеральная. Раковина населлярий обычно билатерально- или радиально-симметричный (3-лучевой, 2-лучевой или многолучевой), но возможно развитие асимметрии. «Дуализм» симметрии населлярий выражается в том, что у одних форм симметрия основной спикулы начинает определять симметрию раковины, а у других раковина строго радиально симметричная и симметрия центральной спикулы внешне никак не проявляется. У ряда форм происходит частичная или полная редукция раковины (рис. 12), причем у некоторых представителей формируется скелет со ставраксонной симметрией (например, *Trissocircus*).

**Важно помнить!** Основную спикулу различить очень сложно, поскольку она плотно срастается с остальным скелетом (рис. 9, Б).

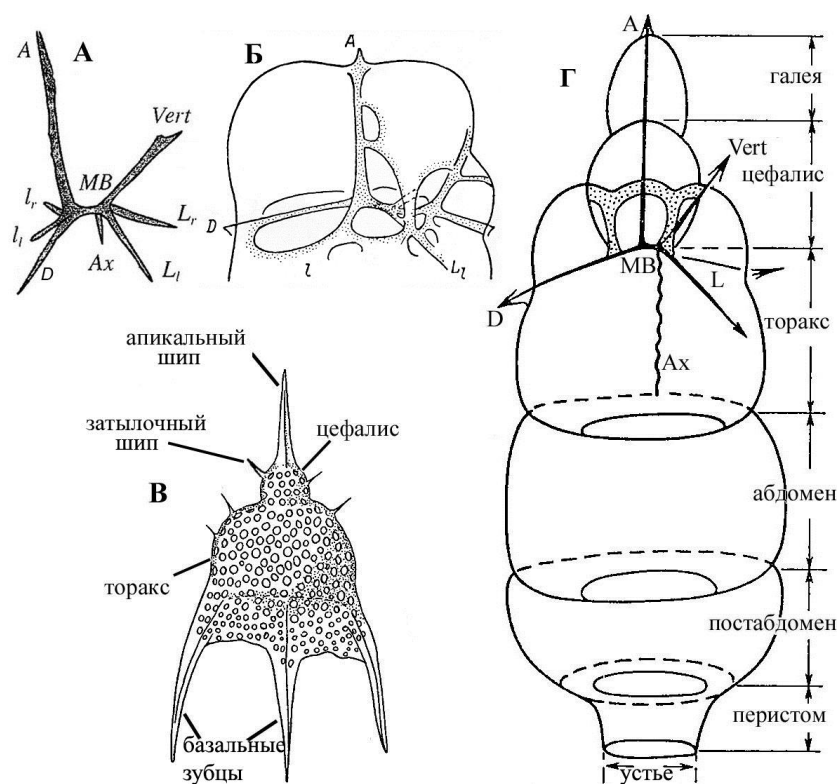


Рис. 9. Строение Nassellaria. А – центральная спикула (обозначения см. в тексте); Б – центральная спикула, сросшаяся с наружным скелетом; В, Г – строение раковины (Г – показано расположение центральной спикулы)

Насселлярии, в отличие от спумеллярий, ловят пищу с помощью терминального конуса – соединенных мембранами аксоподий, которые образуют некое подобие зонтика. У некоторых форм также имеется длинный терминальный отросток – длинная аксоподия.

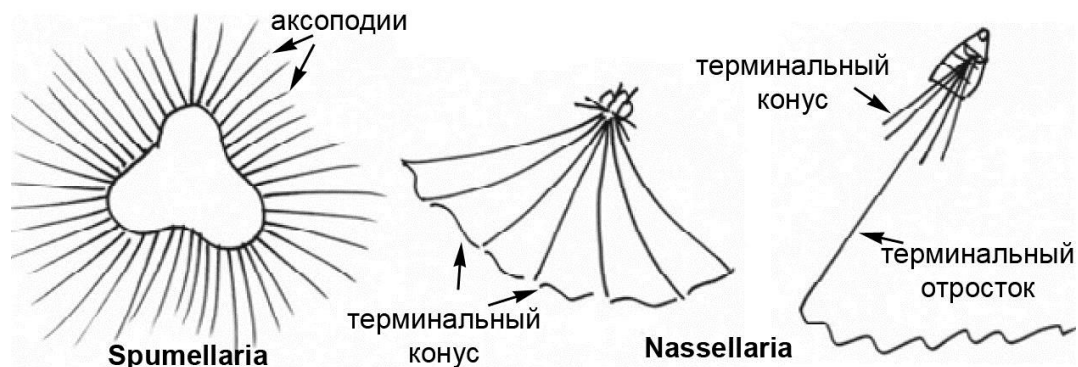


Рис. 10. Схемы расположения аксоподий у спумеллярий и насселлярий (по: Matsuoka, 2007)

Определение насселлярий может проводиться по работам Петрушевской (1971; 1981). Ниже приведены изображения некоторых представителей.

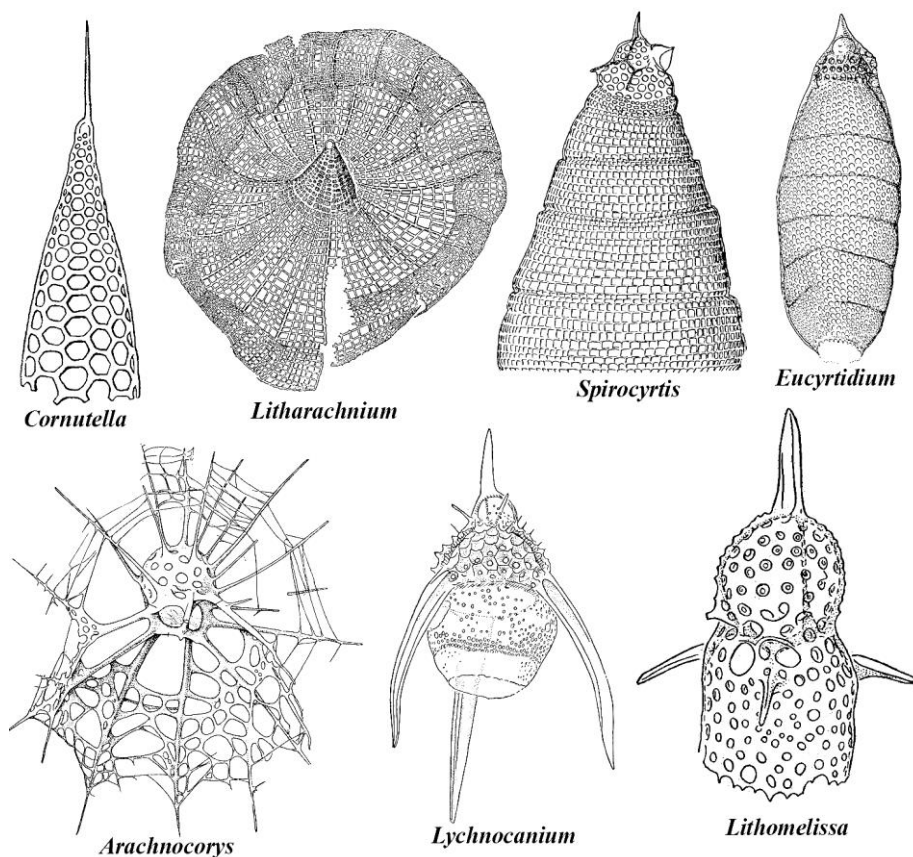


Рис. 11. Некоторые представители Nassellaria (из: Петрушевская, 1981)

У некоторых насселлярий скелет представлен только центральной спикулой (см. рис. 9). Являются ли такие формы исходными или результатом редукции – неизвестно. По мнению Афанасьева и Амона (2006), радиолярии, подобные *Plagiacantha*, являются единственными дожившими до наших дней представителями особого класса *Aculearia*.

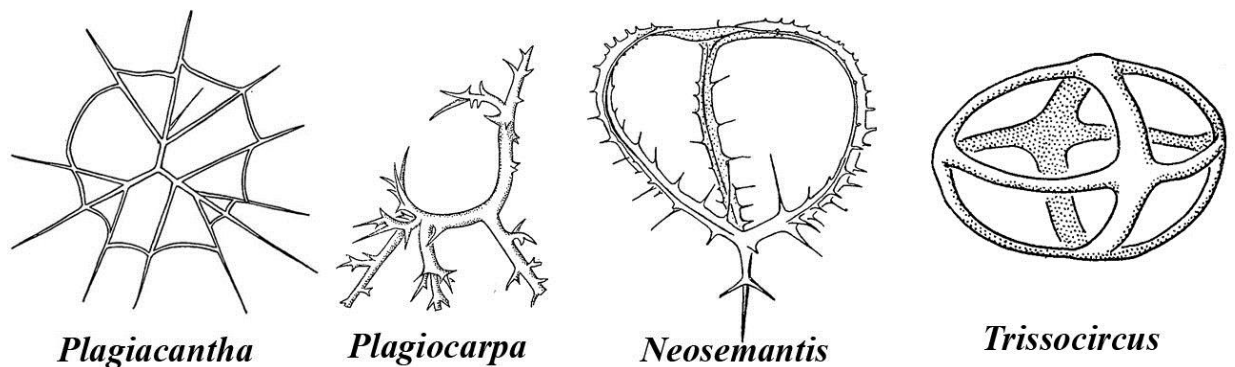


Рис.12. Nassellaria с редуцированной раковиной  
(из: Петрушевская, 1981).

**Эволюция Polycystinea.** Единых взглядов на эволюцию Spumellaria и Nassellaria нет, молекулярно-филогенетические построения пока охватывают небольшое число видов и не дают ясной картины, но однозначно указывают на монофилию Polycystinea. Огромный палеонтологический материал трактуется разными авторами по-разному. Так, Афанасьева и Амон (2006) выделяют 5 классов полицистин и 3 класса коллодарий, считая последних обособленной ветвью эволюции. Такой подход не находит поддержки у неонтологов. По мнению ряда палеонтологов (Назаров, 1975; Точилина, 1997), Nassellaria и Spumellaria обособились от предка, имеющего скелет в виде 4-осной тетраэдрической спикулы, еще в раннем палеозое. При любой трактовке эволюции радиолярий-полицистин несомненно то, что на рубежах палеозоя-мезозоя и мезозоя-кайнозоя вымерло подавляющее большинство крупных ветвей радиолярий.

**Значение полицистин.** Отложения скелетов радиолярий на дне называются «радиоляриевыми илами». Существует программа глубо-

ководного бурения («deep-sea drilling programs»), в ходе которой керны с глубоководными донными осадками анализируют на предмет видового состава полицистин: накапливаясь на морском дне в течение миллионов лет, скелеты полицистин дают информацию о том, как менялись условия в океане в кайнозой. Радиоляриевый анализ – один из важнейших анализов в палеонтологии (Петрушевская, 1986).

В последнее время получил распространение «радиоляриевый дизайн» и «радиоляриевая архитектура», в основу которых положено разнообразие скелетов радиолярий.

**Задание для самостоятельной работы:** опишите симметрию населлярий, представленных на рис. 8.

### **3.2. Класс Acantharea Haeckel, 1881 (=Acantharia) – Акантарии**

Формы с внутриклеточным скелетом, состоящим из сернокислого стронция или целестина ( $\text{SrSO}_4$ ) с незначительными примесями  $\text{BrSO}_4$ . Количество радиальных элементов скелета 20 радиальных или 10 диаметральных игл (спикул). Их расположение строго упорядоченно и названо законом Мюллера: иглы организованы в пять кварталов и расходятся от геометрического центра скелета: 2 квартета полярных игл, 2 квартета тропических игл и один квартал экваториальных игл (рис. 13, А, Б). Иглы могут быть одинаковыми или разными по длине и строению. Кортекс (внеклеточный эластичный покров) толщиной до нескольких микрон прикрепляется к иглам при помощи сократимых тяжей – **миофрисков** (рис. 13В). Имеется калимма – внешняя зона с пищеварительными вакуолями и цистернами с морской водой. Внутренняя капсула внеклеточная. Аксонемы радиально расходятся из центра клетки; микротрубочки в аксонемах соединяются друг с другом. Имеются **экструсомы** – органеллы, задействованные в захвате и обездвигивании добычи. Ядер много.

**Систематическое положение и родственные связи.** Акантарий рассматривали как отряд, подкласс, класс, подтип и даже тип (Решетняк, 1981). Молекулярно-филогенетический анализ (Krabberød et al.,

2011) показал, что акантарии являются сестринской группой по отношению к *Taxorodida* (с единственным видом *Sticholonche zanclea*) – обе группы объединяют в надкласс *Spasmaria*. По другим данным (Krabberød et al., 2017), акантарии – сестринская группа *Polycystinea*. В любом случае несомненно близкое родство *Polycystinea* и *Acantharea*, однако открытым остается вопрос о происхождении уникального скелета акантарий. У некоторых полицистин (коллодарий) во внутренней капсуле выявлены кристаллы сернокислого стронция, из чего В.А. Догель выдвинул предположение, что от подобных форм могли произойти две линии радиолярий – в одной исчезли кристаллы  $SrSO_4$  (спумеллярии и населлярии), в то время как у акантарий исчез кремнеземовый скелет, а на основе кристаллов  $SrSO_4$  сформировался новый скелет (цит. по: Решетняк, 1981). Однако некоторые авторы считают, что скелеты полицистин и акантарий сформировались совершенно независимо. В ископаемом состоянии акантарии неизвестны.

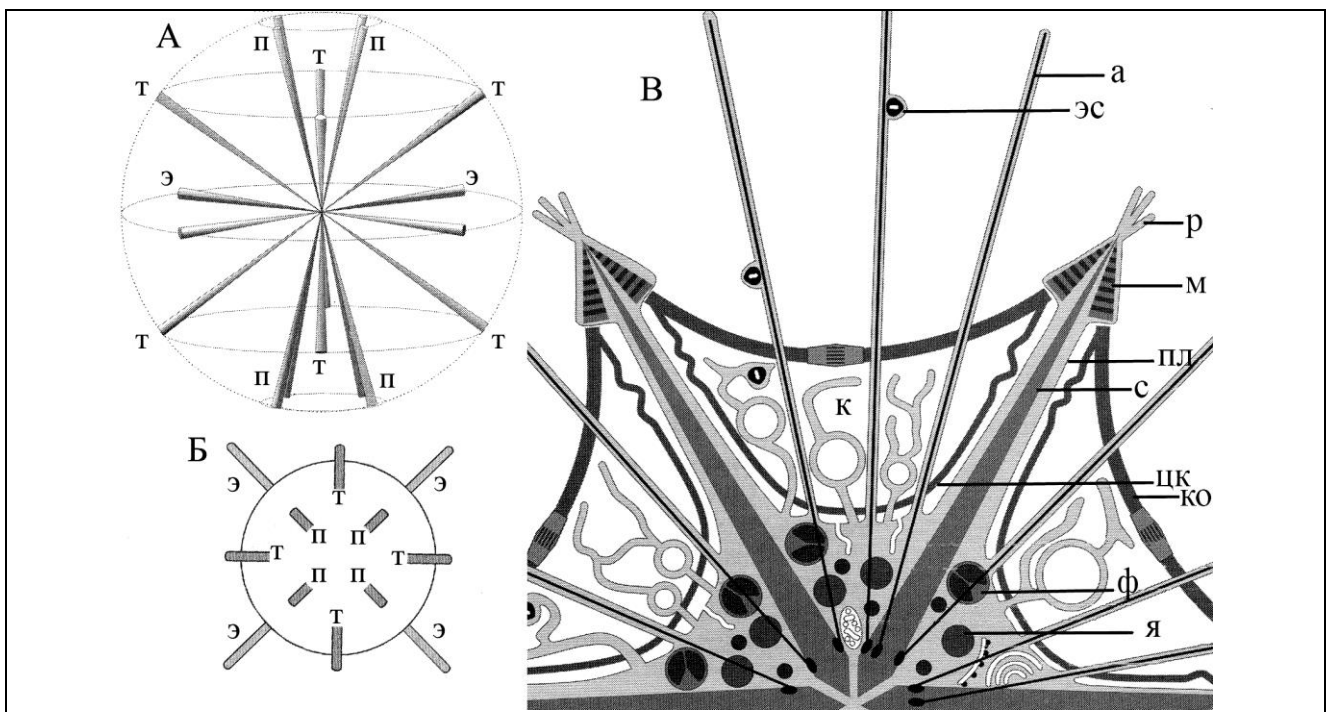


Рис. 13. А, Б – схема расположения игл акантарий (п – полярные, т – тропические, э – экваториальные). В – схема строения акантарий. а – аксоподия, к – калимма, ко – кортекс, м – миофриски, пл – плазмалемма, р – ризоподии, с – спикула, ф – фотосимбионт, цк – центральная капсула, эс – экструсома, я – ядро. (По: «Протисты...»)

**Система акантарий.** Описано около 150 видов акантарий, которые распределены по 20 семействам и 50 родам (Решетняк, 1981). Систему акантарий разработал русский протистолог В.Т. Шевяков (Schewiakoff W., 1926). Выделяют 4 отряда:

Отряд *Holacanthida* – спикулы диаметрально, в количестве 10 (рис. 14, А).

Отряд *Symphuacanthida* – 20 радиальных спикул, основания которых сливаются в единый конгломерат (рис. 14, Б).

Отряд *Chaunacanthida* – 20 радиальных спикул, сочлененных подвижно; спикулы могут менять свой угол (рис. 14, В).

Отряд *Arthracanthida* – 20 радиальных спикул, сочлененных неподвижно; спикулы могут нести латеральные выросты (апофизы) (рис. 14, Г-З).

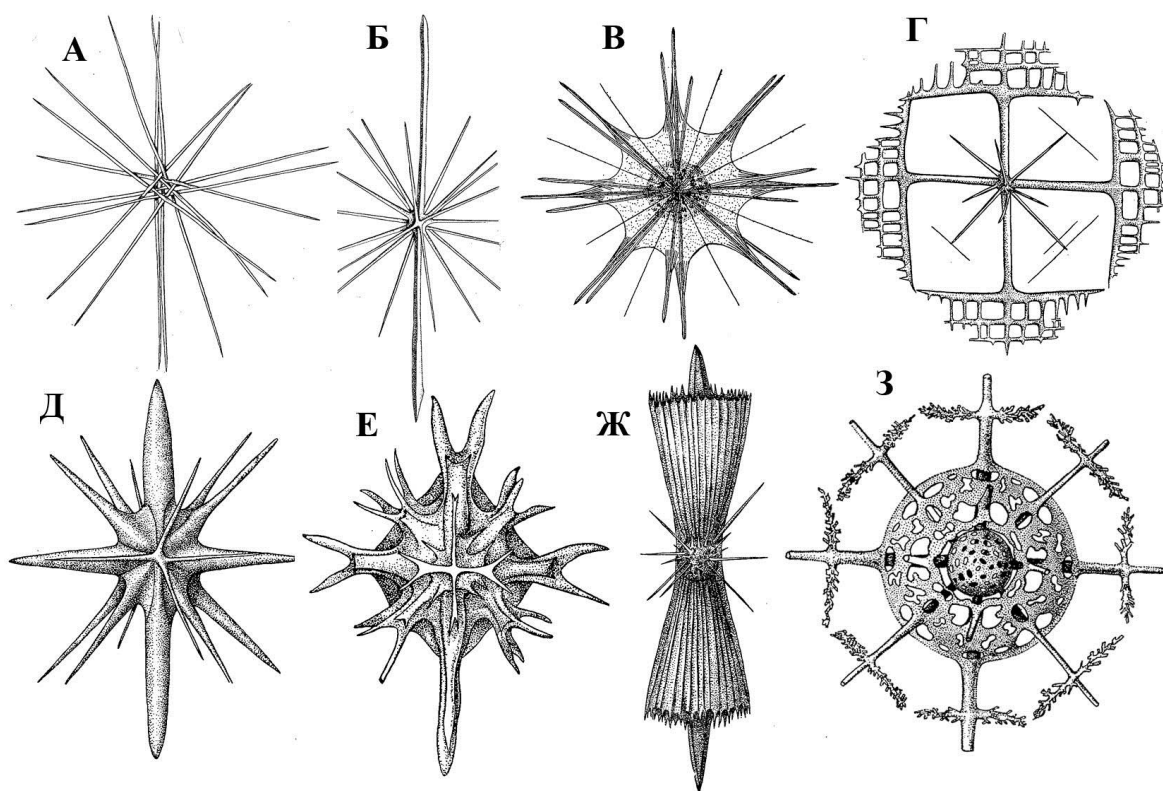


Рис. 14. Акантарии:

А – *Acanthochiasma*, Б – *Amphibelone*, В – *Acanthometra*, Г – *Lithoptera*,  
 Д – *Lonchostaurus*, Е – *Zygostaurus*, Ж – *Diploconus*, З – *Phractopelta*  
 (из: Решетняк, 1981).

В наиболее архаичном состоянии иглы диаметрально, в более продвинутом – радиальные. В ходе эволюции намечается две основные тенденции: 1) исходно одинаковые спикулы дифференцировались, когда 2 или 4 экваториальные спикулы в той или иной степени отличаются от остальных, т.е. исходная полиаксонная симметрия переходит в ставраксонную или радиальную; 2) апофизы спикул сливались, образуя решетчатую раковину.

Молекулярно-филогенетический анализ (Decelle et al., 2012) показал полифилию не только отрядов, но многих семейств (рис. 15). Наиболее базальное положение занимает род *Acanthoplegma* (клада А) из отряда Holacanthida. Остальные Holacanthida попадают в кладу В и D.

Представители Chaunacanthida попадают в кладу С. Положение Arthracanthida в более продвинутых кладах Е и F подкреплено их более продвинутой морфологией скелета; представители Symphyacanthida находятся в кладах F. В кладу D попал род *Trizona*, который многие авторы выводили из состава акантарий, т.к. у него скелет состоит из 18 спикул.

**Жизненный цикл.** Хотя жизненный цикл акантарий полностью не выяснен, о нем больше сведений, чем о жизненном цикле полицистин. Деление описано только у примитивных акантарий из семейства Acanthachiasmidae.

Стадию питания и роста называют трофонтом, стадию размножения – гамонтом. У гамонта происходит разрушение кортекста и миофрисков, исчезают фотосимбионты, количество ядер увеличивается до несколько сотен или тысяч; вокруг каждого ядра образуется участок цитоплазмы, формируется два жгутика. Являются ли образовавшиеся клетки зооспорами или гаметами – неизвестно, хотя Т.В. Шевяков наблюдал их слияние, но судьба «зиготы» не была прослежена. Перед образованием зооспор у акантарий может формироваться «покоящееся» стадии (цисты).

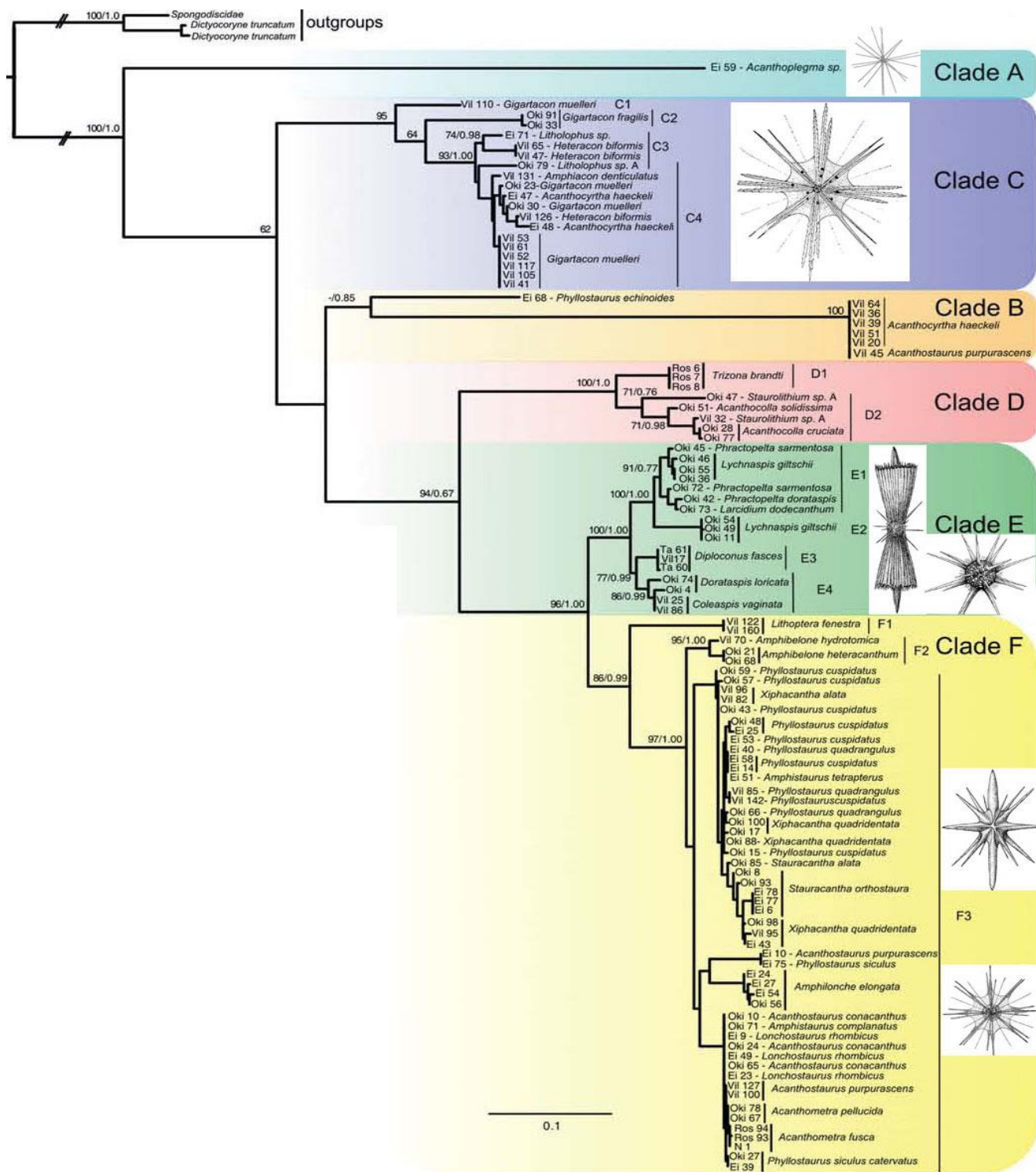


Рис. 15. Молекулярно-филогенетическое дерево акантарий (по: Decelle et al., 2012)



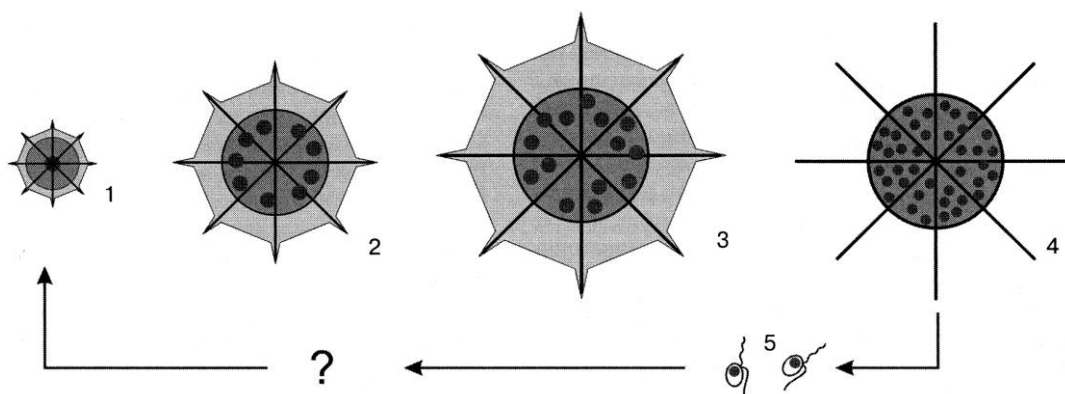


Рис. 16. Жизненный цикл акантарий отряда Arthracanthida (по: Протисты..., 2011): 1 – ювенильный одноядерный трофонт, 2, 3 – многоядерные трофонты, 4 – гамонт, 5 – жгутиковые клетки

**Значение акантарий.** Акантарии обитают преимущественно в теплых акваториях Мирового океана, населяя верхние 800 м толщи воды. Скелет акантарий после их смерти растворяется, поэтому в отложениях они неизвестны. Играют важную роль в круговороте стронция и бария в Мировом океане. Поток тонущих скелетов акантарий приводит к тому, что верхние слои океана обеднены растворенным стронцием и барием. Акантарии способны накапливать радиоактивный изотоп  $^{90}\text{Sr}$ .

**Задание для самостоятельной работы.** Опишите симметрию акантарий на рис. 14, найдите среди них эволюционно продвинутые и наиболее примитивные формы.

**Задание для полевых и лабораторных исследований.** Акантарии – единственная группа радиолярий, доступная для сбора на мелководье Японского моря. Здесь в августе в хорошо прогреваемых бухтах и заливах встречается *Acanthometra* sp. (отряд Chaunacanthida). Пик ее численности приходится на август, при температуре воды  $+23$ – $+25^\circ\text{C}$ . Собирать их следует планктонным сачком или сеткой с ячейей не более 0,3 мм. Изучать следует в живом состоянии, помня, что акантарии быстро погибают. Некоторые детали строения можно рассмотреть под биноклем (рис. 17, 18) при максимальном увеличении. Фиксацию производят 4% формалином, но при этом клетка деформируется. У живых акантарий хорошо видны 20 спикул, соеди-

ненные в центре клетки, миофриски, прозрачная калимма и эндоплазма. Аксоподии видны только, если живые акантарии находятся в покое.

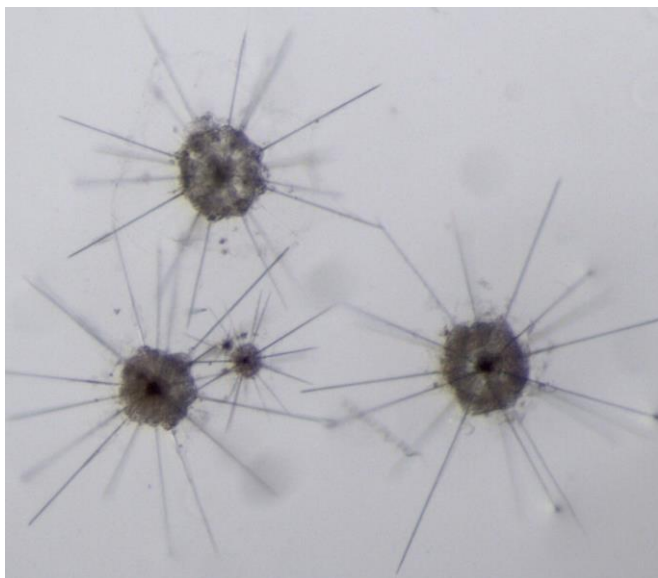


Рис. 17. Живые акантометры (зал. Восток)

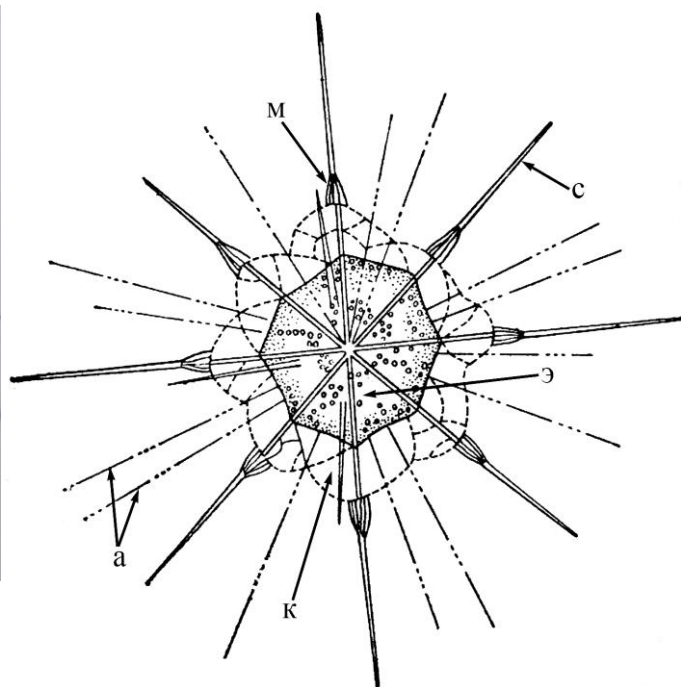


Рис. 18. Строение живой акантометры: а – аксоподии, к – калимма, м – миофриски, с – спикулы, э – эндоплазма. (из: Иванов и др., 1981).

**Тип Cercozoa Cavalier-Smith, 1998 – церкозои**  
**Подтип Filosa Cavalier-Smith, 2003 – филоза**

**3.3. Класс Phaeodaria Haeckel, 1879 – феодарии**

Скелет внутриклеточный, расположен в эктоплазме, разнообразного строения, размеры 0,1–10 мм (иногда до 10 см в диаметре), состоит из обводненного SiO<sub>2</sub> (опала) в комбинации с органическим веществом неизвестного состава, после смерти клетки быстро разрушается. Иглы скелета полые, только в тонких спикулах нет просвета. Полый скелет феодарий иногда называют **склеракомой**, а мягкую часть «тела» – **малакомой**. У форм со сплошным скелетом (раковинной) обычно имеется одно крупное отверстие – **пиллом**. Скелет вокруг пиллома часто формирует наружную трубку – **перистом**. У некоторых

форм имеется внутренняя трубка – **фарингс**. У некоторых видов скелет отсутствует. Одно полиплоидное ядро, диаметром от 100 до 650 мкм. Центральная капсула (иногда их 2 и более) с толстой стенкой с двумя типами отверстий – **астропиле** и **парапиле**. Астропиле – сложноорганизованное отверстие воронковидной формы, всегда одно. Парапиле – простое отверстие, (обычно их два, реже – 3–4), через которые выходят стволы микротрубочек, берущие начало от **аксопластов**. Стволы микротрубочек дают начало аксонамам аксоподий, микротрубочки аксонем не связаны друг с другом (рис. 19). Около астропиле располагается окрашенный в зеленовато-коричневый цвет **феодиум** – скопление пищеварительных вакуолей, запасных веществ и отходов жизнедеятельности. Из пилома пища попадает в феодиум.

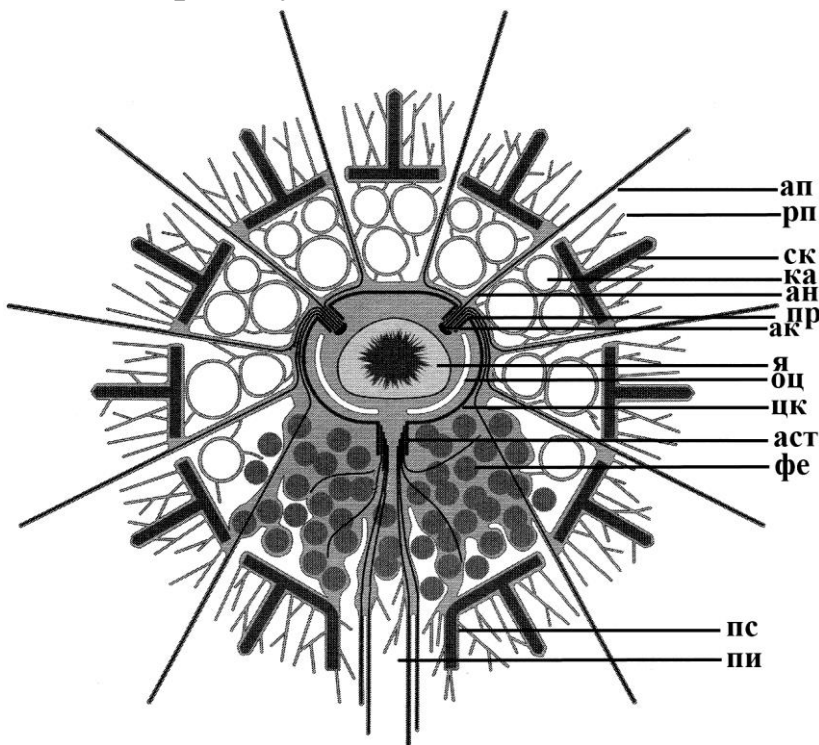


Рис. 19. Схема строения феодарии (по: Протисты..., 2011): ак – аксопласт, ан – аксонемы, ап – аксоподии, аст – астропиле, ка – калимма, оц – околоядерные цистерны, пи – пилом, пр – парапиле, пс – перистом, рп – ризоподии, ск – спиккулы, фе – феодиум, цк – центральная капсула, я – ядро

Известно около 400–600 современных видов феодарий, населяющих толщу Мирового океана от поверхностных вод до глубин 7–8 тысяч метров (Решетняк, 1965, 1966). Одиночные формы, но некоторые виды способны образовывать легко распадающиеся при сборе колонии из 2–5 (семейство *Coelodendridae* и отряд

Phaeosphaerida) или 7–20 (семейство Tuscaroridae, рис. 28) особей. В ископаемом состоянии они встречаются крайне редко, известны в отложениях Триаса и Мела (Hori et al., 2009).

**Жизненный цикл феодарий.** Выявлено два типа размножения – бинарное деление и формирование зооспор. При бинарном делении образуется 2, 4, 8, 12 или 16 особей, которые отличаются от материнской только меньшими размерами. Зооспоры имеют два жгутика и образуются при множественном делении. Судьба зооспор не прослежена, однако выдвинута гипотеза, что часть из них превращается в молодых феодарий, а часть может сливаться попарно, т.е. имеет место половой процесс (Протисты...., 2011).

**Систематическое положение и родственные связи феодарий.** Феодарии относятся к Cercozoa (ранг церкозой в разных системах варьирует от типа до подцарства), внутри которых они попадают в группу Filosa. Филогенетически феодарии имеют родство с рядом жгутиконосцев (Criomonadida и другие) и амебоидных форм (например, *Pseudodifflugia*), которых помещают в группу Thecofilosea, однако внутри этой группы феодарии занимают обособленное положение. Ранг феодарий в разных системах варьирует от типа до отряда.

**Система феодарий.** Принято различать следующие отряды:

**Отряд Phaeocystida** – скелет представлен изолированными спикулами. Считается наиболее архаичным отрядом.

**Отряд Phaeosphaerida** – скелет имеет вид решётки из ячеей треугольной, четырёхугольной или полигональной формы. Перекладины решётки полые.

**Отряд Phaeocalpida** – пористая, обычно сферическая раковина с радиально отходящими шипами имеет одно крупное отверстие (пиллом).

**Отряд Phaeogromida** – мелкопористая билатеральная раковина с пилломом, малочисленные шипы отходят только в определенных местах (шипы могут отсутствовать).

**Отряд Phaeoconchida** – раковина состоит из двух толстостенных створок, ветвящихся выростов нет.

**Отряд Phaeodendrida** – раковина состоит из двух тонкостенных створок, от которых отходят дихотомически ветвящиеся выросты.

**Отряд Phaeogymnocellida** – скелет отсутствует или развит только около астропиле.

Болтовской с соавторами (Boltovskoy et al., 2017) признают самостоятельными только 4 отряда: Phaeocystina, Phaeoconchia, Phaeogromina, Phaeosphaeria.

Эволюция феодарий. Считается, что эволюция феодарий шла от форм со скелетом из отдельных спикул (Phaeocystida) к формам со сферической раковиной, а далее – к формам с бирадиальной и билатеральной раковиной (Phaeogromida, Phaeoconchida и Phaeodendrida). У отряда Phaeogymnocellida раковина редуцируется.

Молекулярно-филогенетические исследования (Nakamura et al., 2015) подтвердили то, что представители отряда Phaeocystida являются наиболее архаичными, однако показано, что этот отряд не является монофилетическим (как и отряд Phaeogromida) (рис. 20). Представитель Phaeogymnocellida занимает базальное положение, в то время как отряд Phaeosphaerida оказался неожиданно эволюционно продвинутым. Сложно устроенные Phaeoconchida и Phaeodendrida, считавшиеся вершиной эволюции феодарий, оказались ближе к базальной части древа.

Симметрия феодарий. Из-за наличия астропиле среди феодарий нет форм со строгой полиаксонной симметрией, но скелет Phaeocystida (рис. 21) и Phaeosphaerida (рис. 22) наиболее приближен к таковому, поскольку не имеет пилома. У большинства Phaeocalpida (рис. 23, 24) скелет сферический, но наличие пилома делает его радиально симметричным. Однако в этом отряде есть и билатерально симметричные формы (рис. 20). Phaeodendrida (рис. 26) и Phaeoconchida (рис. 27) обладают резко выраженной бирадиальной симметрией, причем это касается даже строения ядра. Наконец, большинство Phaeogromida (рис. 20, 23) – билатерально симметричны. Таким образом, у феодарий наблюдается явная эволюционная тенденция к формированию бирадиальной и билатеральной симметрии.

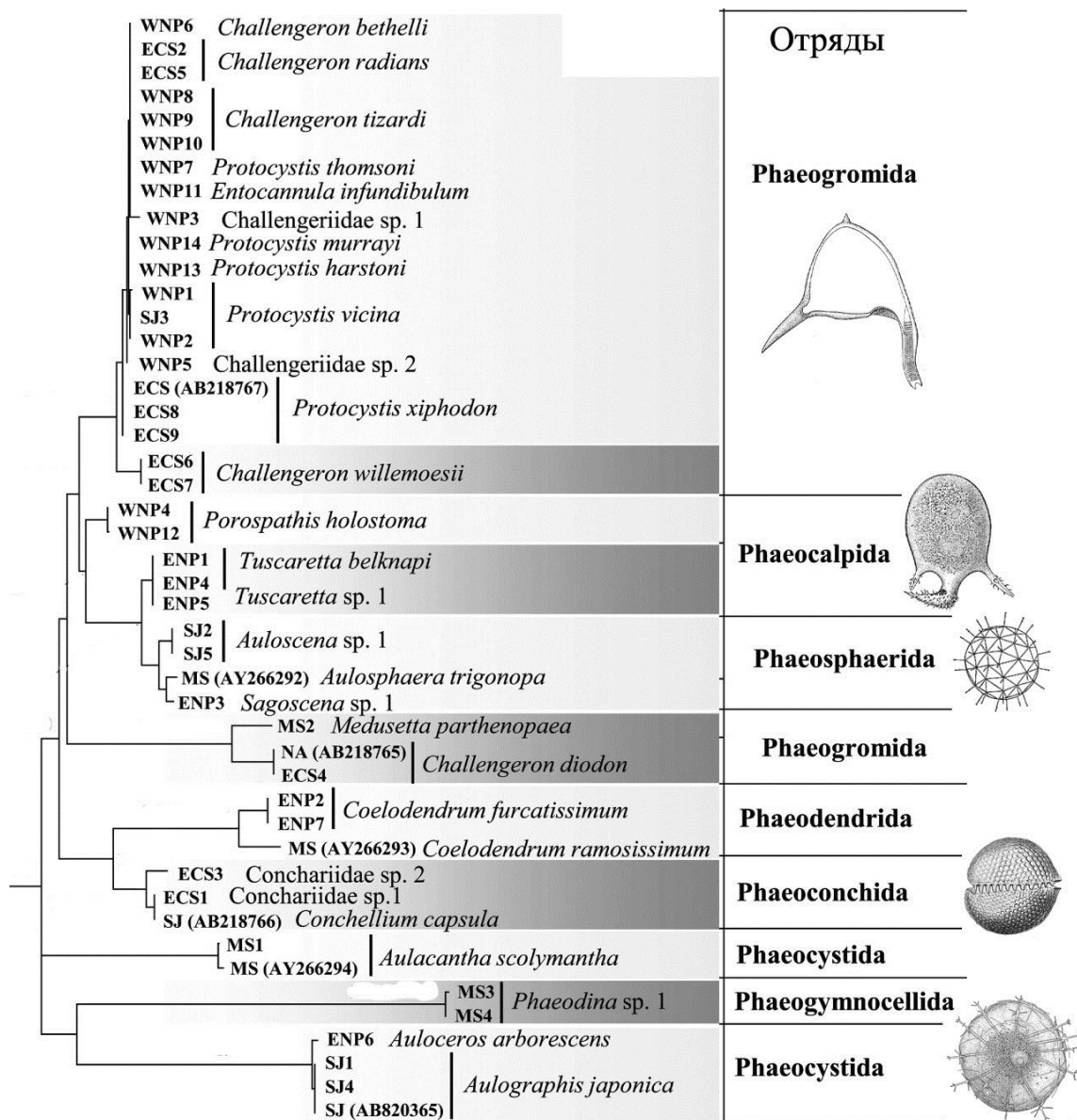
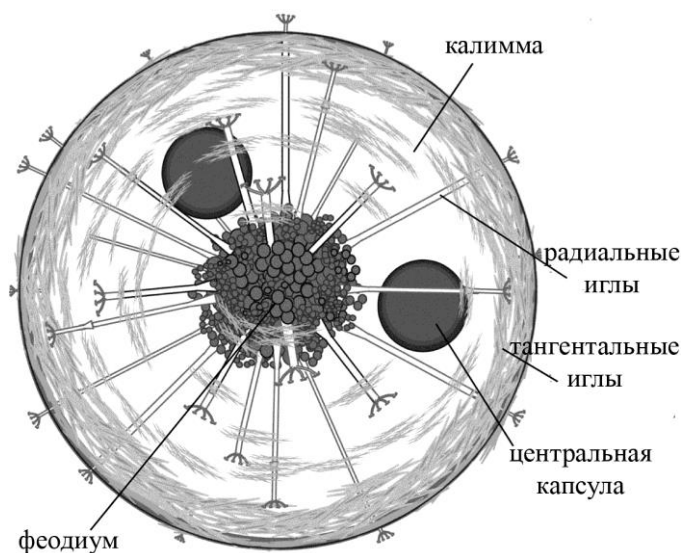


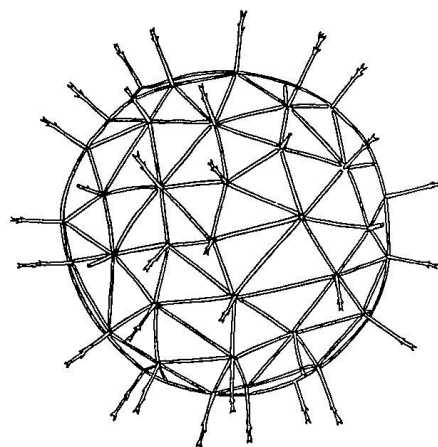
Рис. 20. Молекулярно-филогенетический анализ феодарий на основе фрагмента гена 18S ДНК (по: Nakamura et al., 2015).

Определение феодарий следует проводить по книге Решетняк (1966).

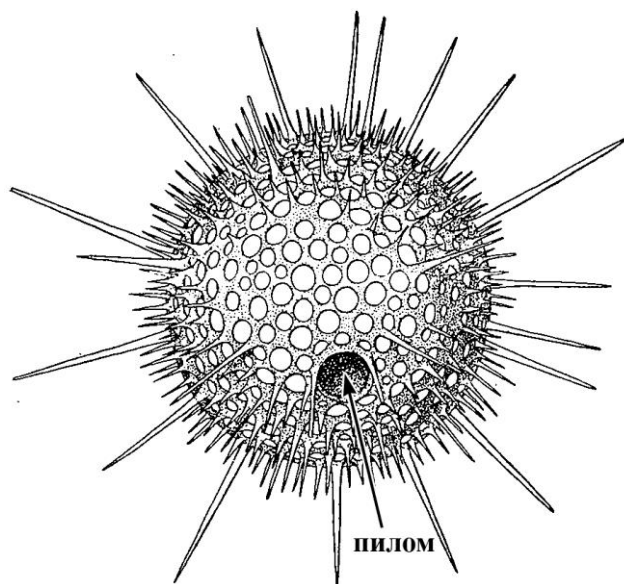
Ниже приведены некоторые представители феодарий:



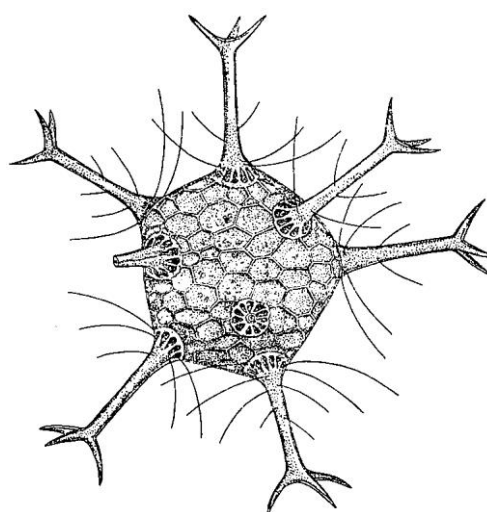
*Рис. 21.* Отр. Phaeocystida *Aulographis* spp. – диаметр сферы до 5 мм. Скелет состоит из несвязанных радиальных и мелких тангентальных игл. Радиальные игла на конце разветвлены. Часто две центральные капсулы



*Рис. 22.* Отряд Phaeosphaerida *Aulosphaera* sp. – диаметр до 2 мм. Скелет относительно мягкий, имеет вид решетчатой сферы с радиальными иглами



*Рис. 23.* Отряд Phaeocalpida *Castanidium variable* – диаметр 0,3–0,7 мм. Скелет в виде пористой сферы с многочисленными длинными иглами. Пилом не окружен зубцами



*Рис. 24.* Отряд Phaeocalpida *Circospathis sexfurca* – диаметр 0,6–0,8 мм, раковина ячеистая, с 6–7 радиальными иглами, которые на концах с 3 веточками

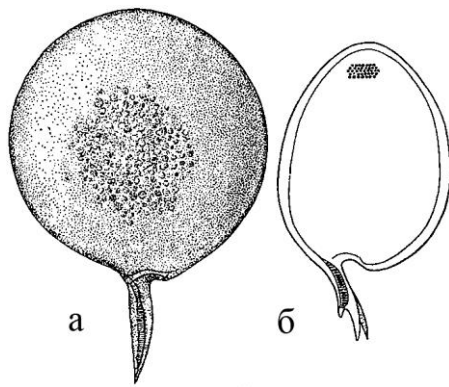


Рис. 25. Отряд Phaeogromida *Protocystis naresi* (а) и *P. thompsoni* (б). Раковина билатеральная, 0,3–0,6 мм в диаметре, перистом с 1 (а) или 3 зубца-ми (б)

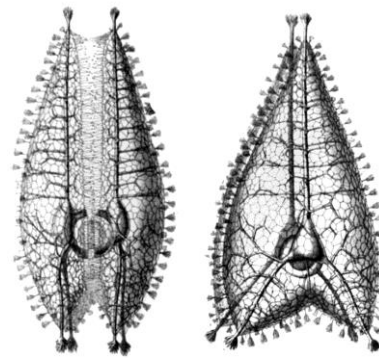


Рис. 26 (вид с двух сторон) Отряд Phaeodendrida *Coelographis* spp. – длина сеточ-ки до 3 мм; раковина двуствор-чатая, каждая створка с главной и боковыми иглами, имеющими ветвистые отростки

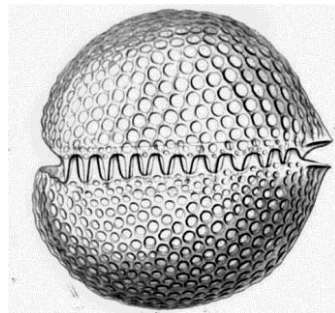


Рис. 27 (вид сбоку).

Отряд Phaeosonchida *Conchidium* sp. – раковина двустворчатая, без игл, с субцами по краю створок. Длина створок 0,3–0,6 мм

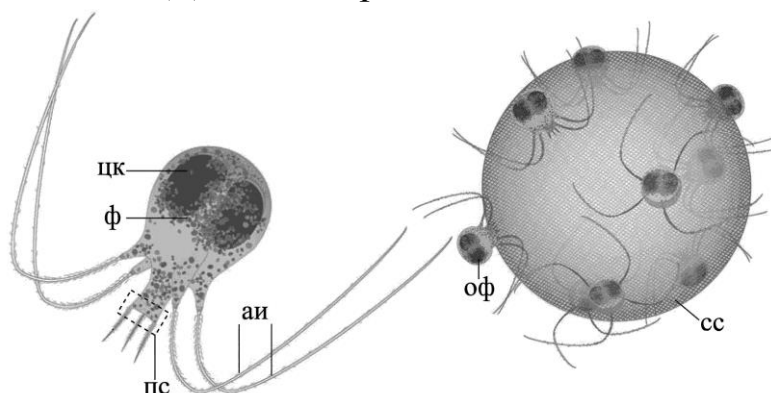


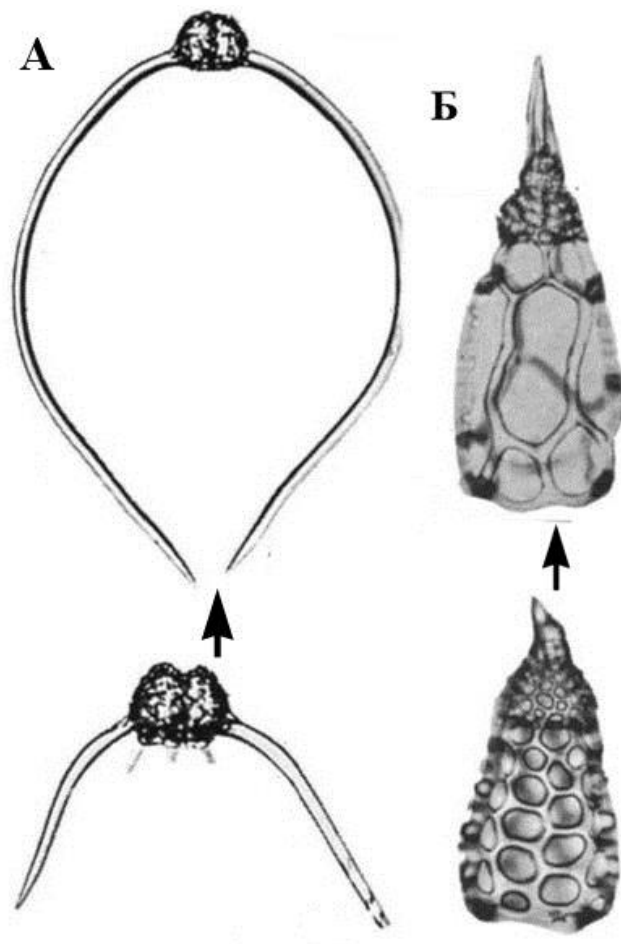
Рис. 28. *Tuscaretta* spp. (отряд Phaeocalpida): отдельная особь и колония (аи – аборальные иглы, оф – отдельная феодария, пс – перистом, сс – сетчатая сфера, цк – центральная капсула, ф – феодиум) (Из: Nakamura, Suzuki 2015)



### Задания для самостоятельной работы

Для чего радиоляриям и феодариям нужен скелет? На этот вопрос до сих пор нет однозначного ответа. А между тем его функциональное назначение дает ключ к пониманию того, в каком направлении шла эволюция скелета. Ниже приведены различные гипотезы и аргументы против них. Рассмотрите их и попробуйте сформулировать свое мнение по данной проблеме:

Гипотезы	Аргументы против
Скелет радиолярий носит защитную функцию от различных хищников и эволюционирует в сторону усиления защиты (формирования сплошной раковины, медуллярных сфер).	Скелет не защищает радиолярий от поедания крупными хищниками. Скелет есть у колониальных радиолярий, защищенных от хищников студенистым веществом колонии.
Радиальные иглы скелета позволяют парить в толще воды, в ходе эволюции формируются скелетные конструкции для парения (например, см. Lithoptera – рис. 14).	Существуют другие приспособления для нулевой плавучести (калимма); у многих радиолярий и феодарий радиальных игл нет или их 1–3; скелет акантарий очень тяжелый и лишние иглы могут его утяжелить.
Скелет радиолярий (прежде всего, радиальные иглы) играет функцию опоры для цитоплазмы и аксоподиев, в ходе эволюции формируются различные опорные элементы, увеличивающую площадь контакта клетки с внешней средой.	У многих радиолярий и феодарий радиальные иглы редуцируются до 1–3 или их нет вовсе, и в таком случае функция опоры сомнительна.
Скелет радиолярий – сложная конструкция, эволюционирующая в сторону прочности при минимальном использовании минерального вещества (массивные скелеты становятся более ажурными и легкими), что увеличивает плавучесть радиолярий.	У акантарий в ходе эволюции происходит формирование раковин и укрупнение экваториальных игл, что увеличивает массу скелета.



*Рис. 29.* Какие из перечисленных функций скелета наиболее подходят для объяснения эволюционных преобразований ископаемых радиолярий, приведенных на рисунке?

На рисунке 30 внизу распознайте представителей Collodaria, Spumellaria, Nassellaria, Acantaria и Phaeodaria и опишите их симметрию.

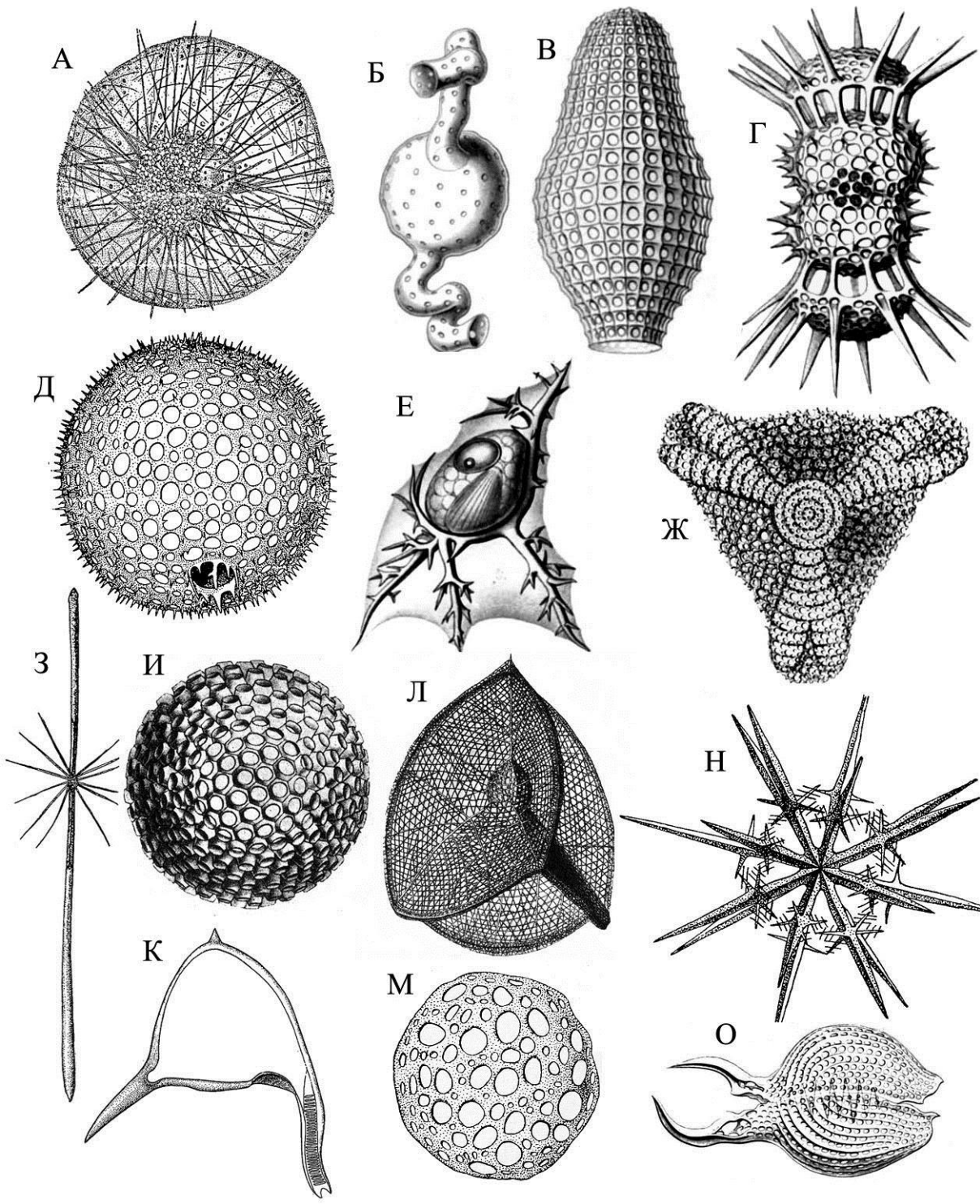


Рис. 30. Представители разных отрядов радиолярий, акантарий и феодарий

## 4. МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

На занятии используются радиолярии из разных классов и отрядов. Перед началом занятия студенты должны познакомиться с особенностями организации полицистин, спумиллярий, феодарий и записать основные признаки каждого класса. Записи сопровождаются рисунками схемы этих классов. После знакомства с признаками классов, следует изучить строение их представителей из разных отрядов. Для этого используют заранее приготовленные препараты различных видов радиолярий (в том числе – ископаемых). По общим вопросам строения радиолярий и феодарий можно использовать пособие Хаусмана с соавт. (2010).

### Тип Retaria

#### Класс Polycystinea

**Объект 1.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Collozouida, семейство Collozoidae, вид *Collozoum inerme* (или другие виды) (рис. 3).

Изучить строение объекта. Обратит внимание на форму тела и центральной капсулы радиолярии, наличие (или отсутствие) скелетных игл, ядро и включения в эндоплазме. Зарисовать радиолярию и обозначить названные структуры.

**Объект 2.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Spumellaria, семейство Actinommidae, вид *Actinomma* sp. (рис. 7, Б).

Скелет состоит из 3-х концентрических сфер. Кортикальная раковина сетчатая с неправильными ячейками. Вторая раковина крупная неправильной формы. Медулярная раковина маленькая, круглая. Есть радиальные иглы. Зарисовать радиолярию, обозначить названные структуры.

**Объект 3.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Spumellaria, семейство Spongodiscidae, виды *Spongodiscus* sp. и *Spongotrochus glacialis* (рис. 7, Г).

Двояковыпуклый губчатый диск, без игл (*Spongodiscus*) или с радиальными иглами по краям и на поверхности (*Spongotrochus*). Зарисовать радиолярию в двух позициях – фас и профиль.

**Объект 4.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Spumellaria, семейство Litheliidae, вид *Larcopyle* sp. (рис. 7, Д).

Наружная раковина эллипсовидная с неправильными порами. Поверхность часто колючая или покрыта шипами. Скелет губчатый. Внутренняя раковина спиральная. На одном из полюсов расположен пиллом с зубцами. Зарисовать радиолярию, обозначить поры, пиллом, шипы.

**Объект 5.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Spumellaria, семейство Orosphaeridae, вид *Orosцена* sp. (рис. 7, Е).

Раковина асимметричная, крупная. Скелет решетчатый, в виде округлых многогранников. Иглы длинные, переплетённые, покрытые беспорядочно расположенными шипами. Зарисовать радиолярию, обозначить раковину, иглы, шипы.

**Объект 6.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Nassellaria, семейство Theoperidae, вид *Luchnocanium korotnevi* (рис. 11).

Раковина напоминает шлем с тремя выростами (ноги). Цефалис маленький с одним или двумя рогами. Торакс тонкостенный с тремя рёбрами, которые заканчиваются «ногами». Зарисовать раковину, обозначить: цефалик, торакс, рёбра и ноги.

**Объект 7.** Подтип Radiolaria, класс Polycystinea, отряд Nassellaria, семейство Ascorygamididae, вид *Litharachnium tentorium* (рис. 11).

Раковина в виде широкого конуса. Число основных продольных рёбер 10-18, которые отходят от цефалика на расстоянии 10-20 мкм. Около устья число продольных рёбер возрастает в десятки раз за счёт тонких дополнительных. Поперечные перекладины не образуют колец. Поры ортогональные. Почти одинакового размера. Губчатый слой неизвестен. Апикального рога нет. Зарисовать объект и обозначить: устье, вершину, продольные, поперечные перекладины, поры.

## Класс Acantharea

**Объект 1.** Подтип Radiolaria, класс Acantharea, отряд Arthracanthida, семейство Acanthometridae, вид *Acanthometra pellucida* (рис. 17, 18).

Центральная капсула в форме многогранника. Внутрикапсулярная цитоплазма желто-зелёная с многочисленными ядрами и зооксантеллами. Все 20 игл одинакового строения и одинаковой длины, без выростов. Зарисовать акантометру, обозначить: центральную капсулу, калимму, миофриски, спикулы.

**Объект 2.** Подтип Radiolaria, класс Acantharea, отряд Arthracanthida, семейство Lithopteridae, вид *Lithoptera fenestrata* (рис. 14, Г).

Четыре экваториальные спикулы крупнее остальных, имеют вид решетки треугольной формы. Остальные спикулы простые, короткие. Зарисовать акантарию, обозначить: экваториальные, тропические и полярные спикулы.

## Тип Cercozoa

### Класс Phaeodaria

**Объект 1.** Тип Cercozoa, класс Phaeodaria, отряд Phaeocystida, семейство Aulacanthidae, вид *Aulographis* spp. (рис. 21).

Тело (малакома) неправильно шаровидное. Скелет представлен мелкими тонкими тангентальными иглами и крупными радиальными иглами (спикулы), которые на конце имеют 2-6 терминальных веточек. Каждая такая веточка может быть простой, а может заканчиваться **спатиллой** (розетка из 3-6 коротких зубчиков). Зарисовать феодарию и обозначить: радиальные спикулы, калимму, центральную капсулу (их может быть две), феодиум.

**Объект 2.** Тип Cercozoa, класс Phaeodaria, отряд Phaeocalpida, семейство Castanellidae, вид *Castadinium variable* (рис. 23).

Скелет шаровидный с многочисленными порами. Главные шипы имеются, не разветвлённые. Пилом окружен главными шипами. Зубцы отсутствуют. Зарисовать феодарию, обозначить: раковину, поры, шипы, пилом.

**Объект 3.** Тип Cercozoa, класс Phaeodaria, отряд Phaeocalpida, семейство Circororidae, вид *Circospatis sexfurca* (рис. 24).

Раковина угловатая, ячеистая. Имеется 6-7 спикул, концы которых с тремя веточками. Пилом лучистый. Зарисовать раковину, обозначить: ячейки, спикулы, пилом.

**Объект 4.** Тип Cercozoa, класс Phaeodaria, отряд Phaeogromida, семейство Challengeridae, вид *Protocystis naresi* (рис. 25).

Раковина линзовидная или яйцевидная. Поверхность раковины гладкая, без лунок. Соматические шипы и фарингс отсутствуют. Вокруг пилома зубцы (или зубец). Зарисовать феодарию и обозначить: раковину, пилом, зубец, феодиум.

**Объект 5.** Тип Cercozoa, класс Phaeodaria, отряд Phaeocalpida, семейство Tuscaroridae, вид *Tuscaretta* sp. (рис. 28).

Раковина шаровидная или грушевидная. Основания соматических выростов расположены вокруг ротового отверстия. Перистом различной формы. Образуют колонии. Зарисовать феодарию и обозначить: раковину, шипы, пилом, феодиум.

## ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиоларии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.

Афанасьева М.С., Амон Э. О. Симметрия в скелетах радиоларий: правила и исключения. Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН. 2013. С. 89-104.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т.1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 324 с.

Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных (Простейшие, губки, кишечнополостные, гребневики, плоские черви, немуртины, круглые черви). М.: «Высшая школа». 504 с.

Мордухай-Болтовский Д.Д. Геометрия радиоларий // Уч. Зап. Ростов. Ун-та. 1936. вып. 8. С. 1-91.

Мордухай-Болтовский Д.Д. Геометрия радиоларий. Изд. 2-е доп. М.: Либроком. 2012. 96 с.

Назаров Б.Б. Радиоларии нижнего-среднего палеозоя Казахстана. М.: «Наука». 1975. 205 с.

Решетняк В.В. Феодарии (Radiolaria, Phaeodaria) антарктических вод. Труды Зоологического ни-та. М.-Л.: изд. «Наука», 1965. Т. XXXV. С. 67-78.

Решетняк В.В. Глубоководные радиоларии Phaeodaria северо-западной части Тихого океана. (Фауна СССР. Т. 94). М.-Л.: Наука, 1966. 208 с.

Решетняк В.В. Акантарии (Acantharea, Protozoa) Мирового океана. (Фауна СССР. Т. 123). Л.: Наука, 1981. 223 с.

Петрушевская М.Г. Радиоларии Nassellaria в планктоне Мирового океана // Радиоларии Мирового океана по материалам Советских экспедиций. Исследование фауны морей. 1971. Вып. 9 (17). С 5-294.

Петрушевская М.Г. Радиоларии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука. 1981. 406 с.

Петрушевская М.Т. Радиолариевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.



Протисты: Руководство по зоологии. Под ред. О.Н. Пугачева. СПб; М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. Ч. 3. 474 с.

Стрелков А.А., Решетняк В.В. Колониальные радиолярии *Spermellaria* Мирового океана // Радиолярии Мирового океана по материалам Советских экспедиций. Исследование фауны морей. 1971. Вып. 9 (17). С. 295-373.

Точилина С.В. Проблемы систематики *Nassellaria*. Биохимические особенности. Эволюция. Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 1997. 60 с.

Точилина С.В., Василенко Л.Н. Атлас кайнозойских радиолярий Северо-запада Тихого океана. Владивосток. 2019. 133 с.

Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии: Философские и естественно-научные аспекты. М.: КомКнига. 2007. 232 с.

Хаусман К., Хюльсман Н., Радек Р. Протистология: Руководство / под ред. С. А. Корсуна. Пер. с англ. С. А. Карпова. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. – 495 с.

Boltovskoy D. Classification and distribution of South Atlantic recent Polycystine Radiolaria // *Paleontologica Electronica*. 1998. Vol. 1. Jssul 2. 116 p.

Boltovskoy D., Anderson O.R., Correa N. M. Radiolaria and Phaeodaria. In: J.M. Archibald et al. (eds.), *Handbook of the Protists*. 2017. P. 731-763.

Decelle J., Suzuki N., Mahé F., de Vargas C., Not F. Molecular phylogeny and morphological evolution of the Acantharia (Radiolaria) Protist. 2012. V. 163, P. 435-450

Haeckel E. *Die Radiolarien (Rhizopoda, Radiolaria)*. Eine Monogr. Berlin. 1862. 572 S.

Haeckel E. Report on the Radiolaria collected by the H.M.S. «*Glomar Challenger*» during the years 1873-1876. Rep. sci. results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology. Edinburg. 1887. Vol. 18. Pt. 1, 2. 1803 p.

Ishitani Y., Ujiié Y, de Vargas C, Not F, Takahashi K. Phylogenetic relationships and evolutionary patterns of the order Collodaria. *PLoS One*. 2012. 7(5): e 35775.

Krabberød AK, Bråte J, Dolven JK, Ose RF, Klaveness D, Kristensen T, Bjørklund KR, Shalchian-Tabrizi K. Radiolaria divided into polycystina and spasmaria in combined 18S and 28S rDNA phylogeny. PLoS One. 2011. 6:e23526

Krabberød A.K., Or R.J.S., Bråte J., Kristensen T., Kristensen T., Shalchian-Tabrizi K. Single cell transcriptomics, mega-phylogeny, and the genetic basis of morphological innovations in Rhizaria. Mol. Biol. Evol. 2017. 34(7). P. 1557–1573.

Matsuoka A. Living radiolarian feeding mechanisms: new light on past marine ecosystems. Swiss Journal of Geosciences. 2007. Vol. 100. P. 273–279.

Müller J. Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeers. – Abh. kgl. Preuss. Acad. Wiss. Berlin. 1858. 62 S.

Nakamura Y., Suzuki N. Phaeodaria: Diverse marine cercozoans of world-wide distribution. In: S. Ohtsuka et al. (eds.), Marine Protists. 2015. P. 223-249.

Nakamura Y., Imai I., Yamaguchi A., Tuji A., Not F., Suzuki N. Molecular phylogeny of the widely distributed marine protists, Phaeodaria (Rhizaria, Cercozoa). Protist. 2015. 166(3). P. 363-373.

Schewiakoff W. Die Acantharia. Fauna und Flora des Golfes von Neapol. 1926. Bd. 37. Roma - Berlin. 755 S.

Takahashi K. Radiolaria: flux, ecology, and taxonomy in the Pacific and Atlantic In: Honjo S. (ed.) Ocean Biocoenosis, Series №. 3. 1991. Woods Hole Oceanographic institution Press. 303 p.

Учебное издание

**Радиолярии и феодарии:  
морфология и разнообразие**

Учебно-методическое пособие  
по проведению практических занятий  
по зоологии беспозвоночных и сравнительной анатомии

*Составители:*

**Чернышёв** Алексей Викторович,  
**Мухина** Тамара Ивановна

Подписано в печать 29.03.2019 г.  
Формат 60×84 / 16. Усл. печ. л.  
4,88. Тираж 50 экз. Заказ 111.

Дальневосточный федеральный университет  
690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8

Отпечатано в Дальневосточном федеральном университете  
690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8  
(Типография Издательства ДВФУ,  
690091, г. Владивосток, ул. Пушкинская, 10)