

Обзор групп царства Protista (включая грибы —
Mycota)

А.Б.Шипунов

26.01.2001

План описания

- 1) Название группы, сопоставление с таксономией из GenBank'a
- 2) Примерное количество видов
- 3) Среда обитания, образ жизни
- 4) Географическое распространение
- 5) Макроморфологические признаки (если есть)
- 6) Микроморфологические признаки
- 7) Жизненный цикл
- 8) Генетические и метаболические особенности
- 9) Возможность культивирования, возможные источники культур (по публикациям и базам данных)
- 10) Отдельные представители и их хозяйственное значение

Глава 1

Подцарство Chlorobionta

1.1. Надтип Eugleonta

1.1.1. Тип Trichozoa

1.1.1.1. Metamonada — Метамонады

- 1) Metamonada (incl. Retortamonadida, Oxymonadida, Diplomonadida). GenBank: Diplomonadida, Oxymonadida.
- 2) Около 300 видов.
- 3) Большинство — паразитические или симбиотические формы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетка имеет несколько жгутиковых аппаратов, связанных с ядром (ядрами) — так называемых кариомастигонтов. Митохондрии, аппарат Гольджи и гидрогеносомы отсутствуют. Митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Жизненный цикл происходит, как правило, в одном хозяине, половой процесс не наблюдался.
- 8) В ядре обнаружены гомологи митохондриальных генов.
- 9) Культивируются (за исключением ретортамонадид). Источники: M.L.Sogin.
- 10) Возбудитель лямблиоза гиардия (лямблия); оксимонадида — симбионты термитов.

1.1.1.2. Parabasala — Парабазалии

- 1) Parabasala (incl. Trichomonadida, Hypermastigida). GenBank: Parabasalidea.
- 2) Около 350 видов.
- 3) Паразитические и симбиотические формы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.

- 6) Есть парабазальный аппарат. Часто происходит удвоение и/или умножение ядерного и жгутикового аппаратов, у некоторых представителей имеются тысячи ядер и жгутиков. Имеются гидрогеносомы, нет митохондрий и аппарата Гольджи. Митоз закрытый, внеядерный.
- 7) Зафиксирован половой процесс и одноступенчатый мейоз (без S-фазы перед делением).
- 8) Сверхмногоядерность, но, по-видимому, без разделения функций между ядрами.
- 9) Культивируются. Источники: G.Brugerolle.
- 10) Трихомонады — широко распространенные паразиты человека; наиболее известен *Trichomonas vaginalis*.

1.1.2. Тип Euglenozoa

1.1.2.1. Heterolobosea — Гетеролобозовые

- 1) Heterolobosea (в традиционном понимании, а также роды *Percolomonas*, *Psalteriomonas*, *Lygomonas*, *Fonticula* (?) и акразиевые слизевики — *Acrasida*). GenBank: Heterolobosea
- 2) 30 видов
- 3) Неobligатные паразитические, морские, почвенные и наземные организмы; гетеротрофы, преимущественно фаготрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) У *Acrasida* образуются макроскопические плодовые тела наподобие тех, что характерны для миксомицетов (*Mycetozoa*), в отличие от миксомицетов, плодовые тела с тонкими, заполненными клетками ножками.
- 6) Трофическая стадия в виде амeboидных организмов с эруптивными (выпячивающимися на ограниченном пространстве клеточной поверхности) лобозными (широкими, тупыми), реже филозными (нитевидными) псевдоподиями; расселительная стадия жгутиковая с 2–4 субапикальными жгутиками, корешковый аппарат жгутиков с поперечно исчерченными микрофиламентами. Митохондрии с дискоидальными (реже изменчивыми до мешковидных) кристами. Митоз — закрытый внутриядерный ортомитоз. Настоящие диктиосомы отсутствуют.
- 7) Чередуются амeboидная и жгутиковая стадия, амeboидная стадия может образовывать плодовые тела, встречаются цисты, половой процесс не отмечен.
- 8) В митозе часто сохраняется ядрышко (играет роль ЦОМТ?). Встречаются многоядерные плазмодии.
- 9) Культивируется большинство представителей.
- 10) *Naegleria* — возбудитель менингоэнцефалита (несколько сотен случаев заболевания), в человеке паразитируют также представители родов *Valkampfia*, *Trimastixamoeba*. *Acrasis*, *Pocheina*, *Guttulinopsis* и другие акразиевые образуют макроскопические плодовые тела.

1.1.2.2. Pseudociliata — Ложноресничные

- 1) Pseudociliata. GenBank: отсутствуют.
- 2) 4 вида.
- 3) Морские придонные жгутиконосцы; гетеротрофы, фаготрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Внешне напоминают инфузорий с апикальным цитостомом, но нет диктиосом (как у многих гетеролобозовых), ядерного диморфизма и сложно устроенного кортекса. Корешковый аппарат ресничек бесструктурный. Имеется закрытый внутриядерный плевромитоз. Митохондрии с дискоидальными кристами.
- 7) Размножаются множественным делением внутри цисты, половой процесс не отмечен.
- 8) Клетки многоядерные, ядра, по-видимому, все одинаковые. Ядрышко сохраняется в митозе.
- 9) Культивируются.
- 10) Единственный род — Stephanopogon, практического значения не имеет.

1.1.2.3. Euglenophyceae — Эвгленовые

- 1) Euglenophyceae. GenBank: Euglenozoa — Euglenida
- 2) Примерно 1600 видов.
- 3) Свободноживущие, реже паразитические пресноводные или морские жгутиконосцы; фотоавтотрофы, реже гетеротрофы, гетеротрофные формы чаще осмотротрофы, реже фаготрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют (как правило, очень мелкие организмы).
- 6) Организмы с гребенчатой гликопротеидной пелликулой и конденсированными в интерфазе хромосомами, хлоропласты окружены 3 мембранами (как у динофлагеллят) и содержат хлорофиллы а и b (как у зеленых водорослей). Жгутиков обычно 2, одинаковых, их корешковый аппарат представлен 2–3 лентами микротрубочек, на жгутиках часто имеются простые мастигонемы. Имеются диктиосомы. Митоз — закрытый внутриядерный ортомитоз. Митохондриальные кристы дисковидные.
- 7) Половой процесс неизвестен, часто образуются цисты. Могут образовывать микроскопические колонии.

- 8) Основной продукт ассимиляции — парамилон, который откладывается в цитоплазме. Некоторые виды образуют домики, инкрустированные солями Fe и Mn. Синтез лизина через альфа-аминоадипиновую кислоту (как у настоящих грибов). Клеточный глазок содержит производные бета-каротина. Ядрышко сохраняется в митозе, кинетохорные нити веретена не наблюдаются.
- 9) Культивируются.
- 10) Наиболее богатые видами роды: *Euglena*, *Astasia* (гетеротрофные формы), *Phacus* (имеет жесткое уплощенное тело), *Trachelomonas* (живет во внеклеточных домиках). Составляют значительный процент массы фотосинтетического пресноводного планктона.

1.1.2.4. Kinetoplastea — Кинетопластовые

- 1) Kinetoplastea. GenBank: Euglenozoa — Kinetoplastida + Euglenozoa — Diplonema.
- 2) Около 900 видов.
- 3) Паразитические (чаще облигатные паразиты), реже свободноживущие гетеротрофные жгутиконосцы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки с 1–2 жгутиками (если их два, то жгутики гетеродинамные); задний, направленный назад, жгутик тесно прилегает к поверхности клетки, образуя ундулирующую мембрану. Митохондрии, как правило, образуют сложный разветвленный митохондрион, в передней части которого образуется кинетопласт, богатый ДНК (до 25% ДНК клетки). Кресты дискоидальные, реже пластинчатые. Имеются диктиосомы. Митоз — закрытый внутриядерный плевромитоз с пластинчатыми ЦОМ-Тами.
- 7) Могут образовывать цисты, способны к множественному делению. У свободноживущих форм обнаружен половой процесс в форме копуляции. Паразиты, по-видимому, имеют нерегулярный половой процесс. Мейоз не обнаружен. У паразитов имеется смена хозяев (обычно птица/млекопитающее — клещ/насекомое) и морфологически различные стадии.
- 8) Кинетопластная ДНК представлена многочисленными кольцевыми молекулами и тысячами микроколец, соединенными гистоноподобными белками. Отмечен транскрипция в ядерной мРНК и редактирование в митохондриальной мРНК. Синтез лизина через диаминопимелиновую кислоту (как у Metazoa).
- 9) Культивируются (в том числе и облигатные паразиты).
- 10) Сюда относятся многие широко известные паразиты, например, *Trypanosoma* — возбудитель болезни Чагаса (*T. cruzi*), сумы и наганы скота (*T. vivax*, *T. congolense*, *T. brucei*) и сонной болезни (*T. gambiense*, *T. rhodesiense*) и *Leishmania* — возбудитель кожного (*L. tropica*) и висцерального (*L. donovani*, *L. chagasi*) лейшманиоза.

Свободноживущие представители (Vodo и другие роды) образуют заметную долю пресноводного микрозоопланктона и зообентоса.

1.1.3. Тип Choanozoa

1.1.3.1. Choanomondea — Хоанофлагелляты

- 1) Choanomondea. GenBank: Fungi/Metazoa group — Choanoflagellida.
- 2) Около 150 видов
- 3) Водные свободноживущие жгутиконосцы.
- 4) Космополиты.
- 5) Некоторые представители образуют довольно крупные колонии.
- 6) Клетки снабжены своеобразным воротничком, сквозь тентакулы которого вследствие вращения жгутика фильтруется вода. Корешковый аппарат жгутика состоит из радиально расположенных микротрубочек. Митохондрии с пластинчатыми кристами.
- 7) Половое размножение не обнаружено.
- 8) Многие представители формируют домики из органических материалов.
- 9) Культивируются. Источники: Б.Б.Жуков, А.П.Мыльников.
- 10) Широко распространены в пресноводных водоемах; по-видимому, играют значительную роль в очищении воды как фильтраторы.

1.1.3.2. Ichtyosporea — Ихтиоспоровые

- 1) Ichtyosporea (incl. Amoebidium, Mesomycetozoa, Corallochytrium). GenBank: Fungi/Metazoa incertae sedis — Anurofeca, Corallochytrium, Mesomycetozoa, Psorospermium, Sphaerosoma.
- 2) Около 20 видов.
- 3) Полостные паразиты насекомых и позвоночных.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Амебодная паразитическая стадия имеет митохондрии с трубчатыми, реже пластинчатыми (Amoebidium) кристами.
- 7) Образуют расселительные споры, половое размножение отсутствует.
- 8) Стенка спор целлюлозная.
- 9) Культивируются. Источники: R.A.Herr.
- 10) Довольно редкая группа. Встречаются паразиты человека, например, Rhinosporidium.

1.1.3.3. Aphelidea — Афелидиевые

- 1) Aphelidea (Aphelidida). GenBank: отсутствуют.
- 2) Около 10 видов.
- 3) Внутриклеточные паразиты зеленых водорослей (в основном из рода Scenedesmus).
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Амебoidalное тело с митохондриями, имеющими трубчатые или мешковидные кристы. Жгутиковая форма имеет одиночный задний жгутик с простым корешковым аппаратом.
- 7) В жизненном цикле присутствует жгутиковая расселительная стадия, половой процесс не обнаружен.
- 8) Не изучены.
- 9) Культивируются. Источники: Б.В.Громов.
- 10) 3 рода, все — редко встречающиеся организмы.

1.1.3.4. Apusomonadea — Апузомонады

- 1) Apusomonadea. GenBank: Apusomonas.
- 2) 3–5 видов.
- 3) Пресноводные и морские гетеротрофные жгутиконосцы.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки гетероконтные, с вентральной бороздкой. Покровы образованы двумя мембранами. Хорошо выражена эктоплазма. Кристы митохондрий трубчатые.
- 7) Половое размножение не известно. Цист не образуют.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются. Источник: А.П.Мыльников.
- 10) Наиболее распространены представители рода Apusomonas. Хозяйственного значения не имеют.

1.1.3.5. Jakobea — Якобовые

- 1) Jakobea. GenBank: 'core jakobids', Malawimonadidae.
- 2) Около 15 видов.
- 3) Пресноводные и морские гетеротрофные свободноживущие жгутиконосцы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Мелкие двужгутиковые организмы с просто устроенным жгутиковым аппаратом. Амебоидные формы не образуются. Митохондрии с пластинчатыми, реже — трубчатыми кристами.
- 7) Половой процесс не обнаружен.
- 8) Не изучены.
- 9) Культивируются. Источники: С.Д.О'Kelly.
- 10) Довольно редкие организмы, хозяйственного значения не имеют.

1.1.4. Тип Cryptophyta

1.1.4.1. Cryptomonadea — Криptomonადы

- 1) Cryptomonadea. GenBank: Cryptophyta (cryptomonads).
- 2) Около 200 видов.
- 3) Пресноводные и морские фототрофные, реже гетеротрофные жгутиконосцы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Есть два опушенных мастигонемами жгутика, хорошо развитая глотка и пелликула, состоящая из 6-угольных белковых пластинок. Есть митохондрии с пластинчатыми кристами и хлоропласты, имеющие 4 мембраны и содержащие нуклеоморф. Хлоропласт содержит хлорофилл а и фикобилины (как у красных водорослей). Имеются экструсомы.
- 7) Образуют цисты. Половой процесс неизвестен.
- 8) Нуклеоморф содержит сильно редуцированный генетический аппарат, происходящий от симбиотической красной водоросли.
- 9) Культивируются. Источники:
- 10) Довольно широко распространены в природных сообществах. Серьезного практического значения не имеют.

1.1.4.2. Glaucophyceae — Глаукофиты

- 1) Glaucophyceae. GenBank: Glaucocystophyceae.
- 2) Около 15 видов.
- 3) Морские свободноживущие фототрофные организмы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Двужгутиковые или безжгутиковые (коккоидные) организмы с хлоропластами-цианеллами, сходными со свободноживущими цианобактериями.
- 7) Половое размножение отсутствует, образуют цисты.
- 8) Имеются цианеллы (см. выше).
- 9) Культивируются. Источники: P.Kugrens.
- 10) Редкие организмы, наиболее широко распространены представители родов *Cyanophora*, *Glaucosphaera*, *Gloeochaete*.

1.1.5. Тип Centrozoa

1.1.5.1. Rotosphaeraa — Ротосферовые

- 1) Rotosphaeraa (в том числе семейства Nucleariidae, Pompholyxophryidae и род Ministeria (?)). GenBank: Cercozoa — Nuclearia, остальные отсутствуют.
- 2) 20 видов.
- 3) Морские и пресноводные гетеротрофные бентосные организмы; фаготрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Радиальносимметричные безжгутиковые организмы с филоподиями (тонкими псевдоподиями без микротрубочек) и с поверхностными спикулами, как у центропластовых. Закрытый внутриядерный ортомитоз, ядрышко в профазе разрушается. Есть диктиосомы. Кристы митохондрий дискоидальные.
- 7) Образуют цисты, половой процесс неизвестен.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются.
- 10) Наиболее известны представители родов Nuclearia и Pompholyxophrys. Практического значения не имеют.

1.1.5.2. Gymnophrea — Гимнофриевые

- 1) Gymnophrea (роды *Borkovia*, *Gymnophrys*, *Penardia* (?), *Биомуха*, *Theratomyxa* (?)). GenBank: отсутствуют.
- 2) Около 10 видов.
- 3) Пресноводные бентосные гетеротрофные организмы; фаготрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Асимметричные амебоидные организмы с ретикулоподиями (длинными ветвистыми псевдоподиями, снабженными микротрубочками). Кристы митохондрий пластинчатые. Есть диктиосомы. Митоз — закрытый внеядерный плевромитоз (напоминающий деление у гипермастигид и динофлагеллят). Жгутиковая стадия 2-жгутиковая (с равными жгутиками), корешковый аппарат не развит.
- 7) Образуют цисты, половой процесс неизвестен.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются.
- 10) Редкие организмы. Практического значения не имеют.

1.1.5.3. Centroplastea — Центропластовые, Центрохелидные солнечники

- 1) Centroplastea. GenBank: отсутствуют.
- 2) Около 100 видов.
- 3) Морские бентосные гетеротрофные организмы; фаготрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Солнечники: радиальносимметричные организмы, снабженные аксоподиями (псевдоподиями с аксиальным тяжем внутри). Аксоподии отходят от так называемого центропласта, не связанного с ядром (в отличие от прочих солнечников). При ловле добычи используются кинетоцисты (специализированные экструсомы). Часто встречаются поверхностные чешуйки или спиккулы. Закрытый внутриядерный ортомитоз.
- 7) Образуют цисты, половой процесс неизвестен.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются.
- 10) Широко распространены в морях всех континентов, играют значительную роль в трофических цепях. Наиболее распространенные роды: *Heterophrys*, *Acanthocystis*, *Raphidiophrys*.

1.2. Надтип Chloronta

1.2.1. Тип Chlorophyta

1.2.1.1. Prasinophyceae — Празиновые

- 1) Prasinophyceae. GenBank: Pedinophyceae, Picocystophyceae, Prasinophyceae.
- 2) Около 150 видов.
- 3) Морские и пресноводные фототрофные жгутиконосцы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Очень мелкие (по сравнению с остальными зелеными водорослями) жгутиконосцы с 2–4 жгутиками; клетка покрыта не целлюлозной оболочкой, а отдельными чешуйками. Имеют хлорофиллы а и b, некоторые также хлорофилл с (как у Heterosontae).
- 7) Половой процесс неизвестен, образуют цисты.
- 8) Накапливают значительные количества каротиноидов, вследствие чего часто окрашены в красный и оранжевый цвета.
- 9) Культивируются.
- 10) Составляют небольшую часть фитопланктона пресных водоемов и морей. Наиболее известны представители родов *Pedinomonas*, *Pyraminomonas*, *Mesostyga*.

1.2.1.2. Ulvophyceae — Ульвовые

- 1) Ulvophyceae (incl. Chlorophyceae, Trebouxiophyceae). GenBank: Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae.
- 2) Около 8000 видов.
- 3) Морские и пресноводные, редко наземные фототрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Одноклеточные, а также нитчатые и пластинчатые формы (ульва). У многоклеточных развиваются специализированные половые клетки, часто также прикрепительные структуры. Часть представителей имеет сифоновое (неклеточное) строение.
- 6) Жгутиковые клетки с симметричным жгутиковым аппаратом и 2 жгутиками. Фрагмопласт отсутствует, клетки делятся поперечной перетяжкой.
- 7) Жизненные циклы разнообразны; довольно распространен половой процесс.
- 8) Запасное вещество — преимущественно крахмал (как у харовых и у высших растений).

- 9) Широко культивируются.
- 10) Широко распространены, являются одним из основных компонентов фитопланктона, а в пресных водоемах — также и бентоса. Модельные организмы. Наиболее широко известны представители родов *Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Volvox*, *Ulva*.

1.2.1.3. Charophyceae — Харовые

- 1) Charophyceae. GenBank: Streptophyta (без Embryophyta).
- 2) Около 11000 видов.
- 3) В основном пресноводные фототрофы.
- 4) Повсеместно.
- 5) Есть макроскопические представители нитчатого или гетеротрихального строения; последние имеют дифференцированное на 'ствол' и 'ветви' тело и сложно устроенные половые органы.
- 6) Жгутиковые клетки имеют асимметричный жгутиковый аппарат (как у высших растений). Деление клеток происходит при помощи фрагмопласта. У конъюгат (*Zygnematales*) жгутиковый аппарат отсутствует.
- 7) У большинства — сложный жизненный цикл с зиготической редукцией. Конъюгаты не имеют жгутиковых гамет, роль последних выполняют конъюгирующие вегетативные клетки.
- 8) Геном хлоропластов чрезвычайно сходен с таковым у высших растений.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Играют существенную роль в фитопланктоне (в основном представители конъюгат, например, *Desmidium*) и в бентосе пресноводных водоемов (например, *Chara*, *Nitella*).

1.2.2. Тип Rhodophyta

1.2.2.1. Rhodellophyceae — Роделловые

- 1) Rhodellophyceae (Cyanidiales, Porphyridiales). GenBank: Bangiophyceae — Porphyridiales, Cyanidioschyzon.
- 2) Около 150 видов.
- 3) Морские и пресноводные фототрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) У одноклеточных отсутствуют, многоклеточные представители (например, *Stylonema*) состоят из одного ряда клеток, прикрепляющихся к субстрату при помощи диска.

- 6) Клетки покрыты целлюлозной оболочкой, содержат митохондрии с пластинчатыми кристами и хлоропласты, окруженные двумя мембранами. Среди фотосинтетических пигментов имеются хлорофилл а и фикобилины. Жгутики и центриоли отсутствуют. Дифференцировка клеток отсутствует.
- 7) Половое размножение не изучено.
- 8) Некоторые (*Cyanidium*) способны, как и бактерии, существовать при повышенных температурах.
- 9) Культивируются (*Cyanidium*, *Porphyridium*).
- 10) Наиболее широко известны одноклеточные *Cyanidium* и *Porphyridium*.

1.2.2.2. Bangiophyceae — Бангиевые

- 1) Bangiophyceae. GenBank: Bangiophyceae (excl. Porphyridiales, Cyanidioschyzon).
- 2) Около 100 видов.
- 3) В основном морские фототрофы.
- 4) В основном в тропических широтах.
- 5) Многоклеточные организмы преимущественно нитчатого или пластинчатого строения с дифференцированными клетками.
- 6) См. предыдущий класс. Поры между клетками, в отличие от Florideophyceae, отсутствуют.
- 7) Есть сложно устроенный жизненный цикл со сменой генераций.
- 8) Основное запасное вещество — т.н. 'багрянковый крахмал'. Клеточная стенка состоит как из целлюлозы, так и из хитина.
- 9) Культивируются.
- 10) Наиболее известна съедобная водоросль *Porphyra*.

1.2.2.3. Florideophyceae — Флоридеевые

- 1) Florideophyceae. GenBank: Florideophyceae.
- 2) Около 3800 видов.
- 3) Морские, реже пресноводные фототрофы.
- 4) Преимущественно в теплых водах.
- 5) Тело гетеротрихального или пластинчатого строения, часто развиваются различные прикрепительные и фотосинтезирующие органы.
- 6) См. предыдущий класс. Между клетками есть крупные поры (как у *Eumycota*).

- 7) Сложный жизненный цикл со сменой 3 генераций: двух диплоидных и одной гаплоидной.
- 8) См. предыдущий класс.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Широко распространены в морях и играют значительную роль в бентосе, особенно на больших глубинах. Представители рода *Anfelia* известны как источник агара. В пресных водах часто встречаются представители рода *Batrachospermum*.

1.3. Надтип Mycota

1.3.1. Тип Chytridiomycota

1.3.1.1. Chytridiomycetes — Хитридиомицеты

- 1) Chytridiomycetes. GenBank: Chytridiomycota (excl. Blastocladales).
- 2) Около 700 видов.
- 3) В основном паразитические или симбиотические гетеротрофные организмы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Мицелий многоядерный, нитевидный.
- 6) Вегетативная стадия представлена неклеточным мицелием, жгутиковые клетки имеют одно ядро и задний жгутик. Митохондрии с пластинчатыми кристами. Есть настоящий (как у Metazoa) аппарат Гольджи. Характерна агрегация рибосом в цитоплазме.
- 7) Жизненный цикл с зиготической редукцией.
- 8) Клеточная стенка содержит хитин.
- 9) Культивируются. Источники:
- 10) Представители порядка Neocallimasticales являются симбионтами рубца крупного рогатого скота; многие хитридиевые, например, *Olpidium* — паразиты сельскохозяйственных культур.

1.3.1.2. Allomycetes — Алломицеты

- 1) Allomycetes (incl. Coelomomyces). GenBank: Chytridiomycota — Blastocladales.
- 2) Около 100 видов.
- 3) Паразиты и симбиотические организмы.
- 4) Не изучено.
- 5) Ветвящийся мицелий состоит из многоядерных клеток. Есть дифференцированные спорангии и гаметангии.

- 6) Типичный аппарат Гольджи не образуется (как у остальных групп грибов). Остальные признаки как у предыдущего класса.
- 7) Имеется жизненный цикл со сменой поколений.
- 8) Споры накапливают большие количества меланина.
- 9) Культивируются.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

1.3.1.3. Zygomycetes — Зигомицеты

- 1) Zygomycetes (incl. Eccrinales, Harpellales, Laboulbeniales, Geosiphon, Hyaloraphidium). GenBank: Zygomycota, Laboulbeniales, Hyaloraphidium.
- 2) Около 2000 видов.
- 3) Водные, почвенные, паразитические и симбиотические гетеротрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Некоторые представители образуют макроскопические спорангии. Мицелий неклеточный.
- 6) Клетки многоядерные, типичный аппарат Гольджи отсутствует. Жгутики и центриоли (последние за исключением Basidiobolus) отсутствуют.
- 7) Жизненный цикл с зиготической редукцией, зигота образуется в результате конъюгации двух клеток. Образуют как мейо-, так и митоспоры и конидии.
- 8) Geosiphon находится в симбиозе с цианобактериями из рода Nostoc; представители порядка Endogonales образуют эндомикоризу с большинством видов высших растений.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Наиболее распространены представители порядков Endogonales (микоризообразователи) и Mucorales (почвенные сапротрофы). Многие виды (представители порядков Zoopagales, Entomophorales, Laboulbeniales и др. — паразиты насекомых).

1.3.2. Тип Microsporidia

1.3.2.1. Microsporea — Микроспоровые

- 1) Microsporea. GenBank: Microsporidia.
- 2) Около 1000 видов.
- 3) Внутриклеточные паразиты многоклеточных животных.
- 4) Повсеместно.
- 5) Отсутствуют.

- 6) Клетки очень мелкие, лишены митохондрий и гидрогеносом; ядер обычно два; жгутиковый аппарат и центриоли отсутствуют.
- 7) Половой процесс не обнаружен, расселение происходит при помощи спор со стрекательной нитью, прокалывающей мембрану хозяина.
- 8) В качестве источника энергии используют мембранный потенциал митохондрий хозяина ('энергетические паразиты', так же как и хламидии). Оболочка спор хитиновая. Рибосомы мельче, чем типично эукариотические.
- 9) Культивируются. Источники: И.В.Исси.
- 10) Широко распространенные паразиты. Некоторые (Encephalitozoon) вызывают тяжелые формы человеческого энцефалита, представители рода Nosema поражают медоносных пчел.

1.3.3. Тип Eumycota

1.3.3.1. Endomycetes — Эндомицеты

- 1) Endomycetes. GenBank: Ascomycota (ascomycetes) — Taphrinales, Saccharomycetes, Schizosaccharomycetales; Fungi incertae sedis — Pneumocystidales
- 2) Около 1000 видов.
- 3) Почвенные, водные и паразитические гетеротрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки в основном одноядерные, образуют короткие гифы или одиночные (у дрожжей); деление клеток часто сопровождается почкованием.
- 7) Жизненный цикл с зиготической редукцией; после мейоза образуется 4 споры (в отличие от аскомицетов).
- 8) Клеточная стенка часто не содержит хитин. Есть многочисленные внутриклеточные прокариотические симбионты.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Играют значительную роль в природных сообществах. Используются в пищевой промышленности (особенно представители рода Saccharomyces).

1.3.3.2. Ascomycetes — Аскомицеты

- 1) Ascomycetes. GenBank: Ascomycota (ascomycetes).
- 2) Около 32000 видов (считая лишайники).
- 3) Водные, наземные, почвенные и паразитические гетеротрофы, участвуют также в образовании лишайников.

- 4) Повсеместно.
- 5) Многие образуют макроскопические плодовые тела, в которые заключены сумки со спорами, а также склероции, служащие для вегетативного размножения. Лихенизированные аскомицеты (лишайники) образуют разнообразные по форме и организации талломы.
- 6) Мицелий многоклеточный, клетки в основном одноядерные, разделенные септами. Аппарат Гольджи отсутствует; митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Жизненный цикл с зиготической редукцией, ядра после мейоза делятся один раз митотически, формируя эндогенные аскоспоры. Половому процессу предшествует слияние гиф и образование дикариотического мицелия.
- 8) Клеточные стенки хитиновые.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Играют значительную роль в природных сообществах суши; лишайники являются основными продуцентами в тундровой зоне; многие (например, Erysiphales) — опасные паразиты сельскохозяйственных культур.

1.3.3.3. Basidiomycetes — Базидиомицеты

- 1) Basidiomycetes. GenBank: Basidiomycota (basidiomycetes).
- 2) Около 22000 видов.
- 3) Водные, почвенные, наземные и паразитические гетеротрофы; есть также лишенизированные виды.
- 4) Повсеместно.
- 5) Многие образуют макроскопические плодовые тела, формируют также специализированные корнеподобные структуры (ризоморфы у *Armillaria*).
- 6) Мицелий многоклеточный, клетки преимущественно двуядерные, с различными типами пор и дополнительными соединениями — пряжками. Аппарат Гольджи отсутствует, митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Жизненный цикл с зиготической редукцией, образованию зиготы предшествует длительная дикариотическая фаза. После мейоза образуются 4 экзогенные базидии. Распространены также различные формы парасексуального процесса.
- 8) Большая часть клеток двуядерные; кроме того, они могут содержать 'посторонние' ядра, участвующие в парасексуальном процессе.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Играют большую роль в природных сообществах суши; многие представители съедобны; ржавчинные (Uredinales) и головневые (Ustilaginales) — паразиты сельскохозяйственных культур.

Глава 2

Подцарство Dinobionta

2.1. Надтип Sarcomastigonta

2.1.1. Тип Cercozoa

2.1.1.1. Cercomonadea — Церкомонады

- 1) Cercomonadea (Cercomonadida, Heteromita, Thaumatomonadida, Cryothecomonas, Diphyllida, Phagomyxa, Pseudospora). GenBank: Cercomonadidae (excl. Massisteria), Heteromitidae, Thaumatomonadidae.
- 2) Около 60 видов.
- 3) Морские и пресноводные гетеротрофные жгутиконосцы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Жгутиковые клетки, как правило, с 2 анизоконтными жгутиками и корешковым аппаратом, состоящим из радиально расположенных микротрубочек. Митохондрии с трубчатыми кристами.
- 7) Половое размножение неизвестно. Часто образуют цисты с толстыми стенками. Могут образовывать многоядерные плазмодии с филоподиями.
- 8) Не изучены.
- 9) Культивируются. Источник: А.П.Мыльников.
- 10) Довольно широко распространены в пресных водоемах. Практического значения не имеют.

2.1.1.2. Filosea — Филозовые

- 1) Filosea (Testaceofilosea, Vampyrellida, Reticulomyxa, Corallomyxa, Megamoebomyxa, Thalassomyxa, Leucodictyon, Synamoeba, Reticulamoeba, Massisteria, Chlorarachniales). GenBank: Cercomonadidae — Massisteria, Chlorarachniophyceae, Euglyphina.
- 2) Около 30 видов.
- 3) Преимущественно морские гетеротрофные и фототрофные плазмодиальные организмы.

- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Тело представляет собой многоядерный, реже одноядерный, плазмодий, образующий многочисленные анастомозирующие филоподии. Расселительная стадия дву-жгутиковая (признаки как у предыдущего класса). У хлорарахниевых есть окруженные 4 мембранами хлоропласты с нуклеоморфом — модифицированным ядром симбиотической зеленой водоросли.
- 7) Половой процесс не обнаружен. Способны образовывать цисты.
- 8) Имеется нуклеоморф (у хлорарахниевых), хлоропласты содержат хлорофиллы а и в.
- 9) Культивируются. Источники: K.J.Ishida, K.G.Grell.
- 10) Встречаются в бентосе пресных и морских водоемов. Хозяйственного значения не имеют.

2.1.1.3. Phytoмухеа — Фитомиксовые, Плазмодиофоровые

- 1) Phytoмухеа (incl. Phagodinium, Nephromyces, Thelonema). GenBank: Plasmodiophorida.
- 2) Около 50 видов.
- 3) В основном внутриклеточные паразиты растений.
- 4) Повсеместно.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Тело представляет собой многоядерный плазмодий, развивающийся внутри растительной клетки-хозяина. Споры имеют специализированную экструсому — ‘ножку’ для прокалывания оболочки клеток. Жгутиковые клетки с одним передним и одним задним жгутиком.
- 7) Имеется половой процесс.
- 8) Многоядерные плазмодии.
- 9) По-видимому, культивируются.
- 10) Среди фитомиксовых встречаются паразиты ценных сельскохозяйственных культур, например, *Srongospora* — возбудитель рака картофеля.

2.1.1.4. Мухомycetes — Миксомицеты

- 1) Мухомycetes (incl. Hyperamoeba). GenBank: Mycetozoa.
- 2) Около 800 видов.
- 3) Почвенные или наземные гетеротрофные организмы.
- 4) По-видимому, повсеместно.
- 5) Способны к образованию макроскопических плодовых тел за счет слияния одиночных амёб. Плодовые тела состоят обычно из ножки и споронной части (спорангия) и сильно различаются по форме и размерам у разных миксомицетов.
- 6) Амебоидные клетки способны к образованию тонких псевдоподий и фагоцитозу. Жгутиковые клетки 2-жгутиковые, корешковый аппарат устроен аналогично представителям Cercomonada. Митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Есть сложный жизненный цикл со сменой генераций. Имеются жгутиковые гаметы.
- 8) Способны образовывать многоядерные плазмодии.
- 9) Культивируются. Источники: Т.П.Сизова.
- 10) Широко распространены, особенно в лесных сообществах, где играют роль ксилофагов. Наиболее известны представители родов *Physarum*, *Lycogala*. Виды рода *Dictyostelium* — модельные объекты.

2.1.1.5. Foraminifera — Фораминиферы, Гранулоретикулозовые

- 1) Foraminifera. GenBank: Foraminifera — Foraminifera (foraminifers).
- 2) 8000 видов (вместе с ископаемыми — 32000 видов).
- 3) Морские бентосные гетеротрофы.
- 4) По всему Мировому океану.
- 5) Тело (иногда до 2 см в диаметре) одето известковой раковиной довольно сложного строения.
- 6) Многоядерные амебоидные организмы, образующие густую сеть из тонких, снабженных гранулами псевдоподий (гранулоретикулоподий). Жгутиковые клетки 2–3-жгутиковые.
- 7) Жизненный цикл с чередованием гаплоидного и диплоидного поколений. Гаметы жгутиковые или амебоидные.
- 8) Многоядерность, чередование поколений. Для некоторых фораминифер предполагалась ядерная дифференцировка.
- 9) По-видимому, культивируются.
- 10) Основные детритофаги океана. Играют значительную роль в захоронении карбоната кальция: многие меловые отложения сложены фораминиферами. В палеонтологии — одни из важнейших руководящих ископаемых.

2.1.1.6. Xenophyophorea — Ксенофиофоры

- 1) Xenophyophorea (incl. Schizocladus). GenBank: отсутствуют.
- 2) Около 60 видов.
- 3) Морские бентосные гетеротрофы.
- 4) По видимому, по всему Мировому океану.
- 5) Часто достигают очень крупных размеров (до нескольких см).
- 6) Гигантские многоядерные клетки, инкрустированные различными минеральными частицами. Тонкое строение не изучено.
- 7) Не изучен.
- 8) Способны накапливать соли бария.
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) По-видимому, играют значительную роль в глубоководных сообществах как детритофаги.

2.1.1.7. Heliophlagellata — Гелиофлагелляты

- 1) Heliophlagellata (incl. Desmothoracida, Dimorphida, Gymnosphaerida).
- 2) Около 20 видов.
- 3) В основном пресноводные гетеротрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Аксоподиальные организмы ('солнечники'), клетки которых, как правило, снабжены стебельком для прикрепления к субстрату. Кристы митохондрий пластинчатые. Аксоподии укореняются вне ядра (у Dimorphida, Gymnosphaerida) либо связаны с ядерной оболочкой (у Desmothoracida).
- 7) Имеется расселительная 1–2-жгутиковая стадия.
- 8) Не изучены.
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) Довольно редкие организмы. Хозяйственного значения не имеют.

2.1.1.8. Multiciliatea — Многоресничные

- 1) Multiciliatea. GenBank: отсутствует.
- 2) 1–2 вида.
- 3) Морские организмы, обитающие в придонных слоях воды.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетка снабжена многими жгутиками, позволяющими совершать колесовидные движения. Образуют лобоподии. Митохондрии с трубчатыми кристами.
- 7) Не изучен.
- 8) Не изучены.
- 9) Культивируются. Источник: А.П.Мыльников.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

2.1.2. Тип Rhizopoda

2.1.2.1. Archamoebae — Архамебы

- 1) Archamoebae. GenBank: Mastigamoeba, остальные отсутствуют.
- 2) Около 30 видов.
- 3) Морские и пресноводные гетеротрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Амебоидные организмы с крупными, иногда многоядерными, клетками. Митохондрии отсутствуют. Клетки, как правило, снабжены жгутиком (у Pelomуха — многочисленные реснички), корешковый аппарат состоит из окружающих ядро микро-трубочек. Митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Способны к образованию цист.
- 8) Анаэробы, часто вступают в симбиоз с прокариотами.
- 9) Культивируются. Источники: Л.Н.Серавин.
- 10) Довольно распространены в анаэробных и микроаэрофильных донных сообществах. Практического значения не имеют.

2.1.2.2. Entamoebae — Энтамебы

- 1) Entamoebae. GenBank: Entamoebidae.
- 2) Около 20 видов.
- 3) Паразитические и симбиотические гетеротрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Мелкие амебоидные организмы, образующие массивные псевдоподии (лобоподии). Митохондрии отсутствуют, но имеется митохондрия-подобная органелла — криптон, по-видимому, окруженная двойной мембраной и содержащая ДНК. Митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Способны к образованию многоядерных цист. Половое размножение не обнаружено.
- 8) В ядре содержатся гомологи митохондриальных генов.
- 9) Культивируются.
- 10) Энтამеба широко известна как возбудитель амебиаза человека.

2.1.2.3. Rhizopodea — Корненожки

- 1) Rhizopodea (incl. Copromycida, Luffisphaera). GenBank: Lobosea, Acanthamoebidae.
- 2) Около 1000 видов.
- 3) Морские, пресноводные, почвенные или паразитические гетеротрофы.
- 4) Повсеместно.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки крупные, одиночные, образующие лобоподии. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз открытый.
- 7) Половое размножение отсутствует; способны к образованию толстостенных цист.
- 8) Цитоплазма богата симбиотическими организмами.
- 9) Культивируются.
- 10) Один из основных компонентов бентоса пресных водоемов. Раковинные амебы (Amoeba и др.) распространены также на суше. Acanthamoeba — возбудитель заболеваний человека.

2.1.3. Тип Radiolaria

2.1.3.1. Polycystinea — Полицистинеи

- 1) Polycystinea (incl. Phaeodaria). GenBank: Polycystinea, Phaeodaria отсутствуют.
- 2) Около 4000 видов.
- 3) Морские планктонные гетеротрофы.
- 4) По всему Мировому океану, но преимущественно в теплых широтах.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Радиальносимметричные псевдоподиальные морские планктонные организмы с минеральным скелетом, состоящим из отдельных игл и раковин, образованных кремнеземом. Как правило, есть центральная капсула, содержащая ядро. Кристы митохондрий трубчатые. Многие представители многоядерны.
- 7) Есть половой процесс, жизненный цикл изучен слабо.
- 8) Цитоплазма богата эндосимбионтами.
- 9) Не культивируются.
- 10) Широко распространены в Мировом океане. Образовали залежи так называемых 'радиоляриевых илов'.

2.1.3.2. Acantharea — Акантарии

- 1) Acantharea. GenBank: Acantharea.
- 2) Около 500 видов.
- 3) Морские планктонные гетеротрофы.
- 4) По всему Мировому океану.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Скелет состоит из сульфата стронция.
- 7) Отмечено образование жгутиковых гамет (строение не изучено).
- 8) Накопление солей стронция.
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) Широко распространены в океанах. Хозяйственного значения не имеют.

2.1.3.3. Тахорода — Таксодовые

- 1) Тахорода. GenBank: отсутствуют.
- 2) 1 вид.
- 3) Морские планктонные гетеротрофы.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки билатерально симметричные, одноядерные, аксоподиальные. Аксоподии подвижно прикреплены к ядерной оболочке и используются для гребли.
- 7) Не изучен.
- 8) Не изучены.
- 9) Не культивируются.
- 10) Единственный представитель — *Sticholonche thalassicola*; практического значения не имеет.

2.2. Надтип Alveolata

2.2.1. Тип Dinzoa

2.2.1.1. Apicomonadea — Апикомонады

- 1) Apicomonadea (*Perkinsus*, *Colpodella*, *Colponema*, *Katablepharis*, *Leucocryptos*). GenBank: *Perkinsea*, остальные отсутствуют.
- 2) Около 20 видов.
- 3) Пресноводные и морские хищные и паразитические жгутиконосцы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки овальные или грушевидные, с двумя субапикальными жгутиками. В эктоплазме имеются уплощенные пузырьки — кортикальные альвеолы. Имеется хорошо оформленный ротовой аппарат, у большинства с околоротовым кольцом микротрубочек (аналог коноида у споровиков). Кристы митохондрий трубчатые. Митоз закрытый, внутриядерный.
- 7) Половое размножение не отмечено; способны образовывать цисты.
- 8) Не изучены.
- 9) Культивируются. Источник: А.П.Мыльников.
- 10) *Perkinsus* вызывает заболевание и гибель устриц. Прочие представители хозяйственного значения не имеют.

2.2.1.2. Hemimastigea — Гемимастиксовые

- 1) Hemimastigea. GenBank: отсутствуют.
- 2) 5 видов.
- 3) Почвенные и пресноводные жгутиконосцы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Тело спиралевидно скручено, по бокам проходят 2 бороздки, из которых выходят многочисленные жгутики. Микрофаги, поэтому специализированный ротовой аппарат отсутствует. В эктоплазме расположены подстилающие поверхность клетки микротрубочки (возможно, есть также гомологи кортикальных альвеол). Хорошо развита инфрацилиатура.
- 7) Не изучен.
- 8) Не изучены.
- 9) Культивируются. Источник: W.Foissner.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

2.2.1.3. Peridinea — Перидинеи, Динофлагелляты

- 1) Peridinea. GenBank: Dinophyceae (dinoflagellates).
- 2) Около 2000 видов.
- 3) В основном морские свободноживущие фототрофы либо паразитические организмы.
- 4) По всему Мировому океану.
- 5) Некоторые представители (паразитическая Amoebohrqua, а также планктонная Noctiluca) достигают макроскопических размеров.
- 6) У большинства имеется панцирь, составленный из многочисленных целлюлозных пластинок, образующихся в альвеолах непосредственно под цитоплазматической мембраной. Имеются два жгутика — один проходит продольно, а другой — по экватору клетки. Поперечный жгутик, как правило, опушен простыми (нетрубчатыми) волосками. В 3-мембранных (как у эвгленовых) хлоропластах найдены хлорофиллы а и с. Митоз закрытый, но внеядерный.
- 7) Отмечен половой процесс и одноступенчатый мейоз.
- 8) У большинства очень мало гистонов, для ДНК предполагалась множественная кольцевая структура. Клетки многих перидиней содержат значительное количество прокариотических и эукариотических симбионтов (вплоть до четырехкратной вложенности).

- 9) Культивируются.
- 10) Играют значительную роль в фитопланктоне. Некоторые вызывают так называемый 'красный прилив'.

2.2.1.4. Ellobiopsea

- 1) Ellobiopsea. GenBank: отсутствует.
- 2) Около 20 видов.
- 3) Паразиты морских copepod.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Тело состоит из многоядерных гифоподобных клеток, пронизывающих тело хозяина.
- 7) Время от времени экзогенно образуются жгутиковые зооспоры, сходные со жгутиковыми клетками перидиней (2 перпендикулярных жгутика, панцирь).
- 8) Не изучены.
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

2.2.2. Тип Harpospora

2.2.2.1. Harpospora — Гаплоспоридии

- 1) Harpospora. GenBank: Harposporida.
- 2) Около 40 видов.
- 3) Тканевые паразиты различных беспозвоночных.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Плазмодияльные организмы. В плазмодиях содержатся гаплосомы — электронноплотные тела, окруженные мембраной. Вместо диктиосом развиваются сферулы — группы пузырьков. Кристы митохондрий трубчатые.
- 7) Половое происходит, по-видимому, при образовании спор: возникают дикариотические клетки, ядра которых затем сливаются, и, возможно, сразу делятся мейозом. Споры одноклеточные, двуслойные, снабжены крышечкой.
- 8) Не изучены.
- 9) Не культивируются, возможно получение из марикультуры устриц. Источник: M.E.Siddall.
- 10) Виды Harposporidium паразитируют на устрицах и наносят существенный вред их марикультуре.

2.2.2.2. *Paramухеа* — Парамиксовые

- 1) *Paramухеа*. GenBank: *Paramухеа*.
- 2) 6 видов.
- 3) Тканевые паразиты беспозвоночных.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Тело представляет собой плазмодий, есть гаплосомы (см. выше). Центриоли, как у грегариин, состоят из 9 синглетов микротрубочек.
- 7) Имеются многоклеточные споры, в которых клетки вложены по принципу матрешки (до 5 вложений). Формирование спор, возможно, связано с мейозом.
- 8) Не изучены.
- 9) Не культивируются, возможно получение из марикультуры устриц. Источник: F.Berthe.
- 10) Виды *Marteilia* наносят существенный вред марикультуре двустворчатых моллюсков.

2.2.2.3. *Metchnikovellea* — Мечниковиелловые

- 1) *Metchnikovellea*. GenBank: отсутствуют.
- 2) Около 10 видов.
- 3) Внутриклеточные паразиты грегариин.
- 4) Не изучено.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Плазмодиальные организмы, имеющие сложную мембрану. Митохондрии, пероксисомы, центриоли и жгутики отсутствуют. Аппарат Гольджи напоминает сферулы гаплоспоровых (см. выше).
- 7) Образуют одноядерные, снабженные полярным телом и сложной мембраной споры. Последние формируются по нескольку под оболочкой цисты.
- 8) Не изучены.
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

2.2.3. Тип Sporozoa

2.2.3.1. Gregarinae — Грегарины

- 1) Gregarinae. GenBank: Gregarinae.
- 2) Около 1600 видов.
- 3) Полостные паразиты беспозвоночных, в частности, членистоногих.
- 4) Повсеместно.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки крупные, поделены на несколько отделов. передний конец клетки несет прикрепительные крючья. Пелликула специализированная, участвует в питании и передвижении. Центриоли состоят из 9 синглетов микротрубочек. Развит апикальный комплекс.
- 7) Есть половой процесс и жизненный цикл с зиготической редукцией.
- 8) В цитоплазме встречаются паразитические протисты (мечниковиеелловые).
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) Широко распространенные паразиты насекомых. Серьезного хозяйственного значения не имеют.

2.2.3.2. Coccidiorhiza — Кокцидиевые

- 1) Coccidiorhiza. GenBank: Coccidia, Naemosporida, Piroplasmida.
- 2) Около 3000 видов.
- 3) Преимущественно полостные и кровяные паразиты позвоночных животных.
- 4) Повсеместно.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Грушевидные или вытянутые клетки с субапикальным расположением жгутиков (только у мужских гамет). Хорошо развит апикальный комплекс (коноид, роптрии и микронемы). Кроме митохондрий, в цитоплазме присутствуют рудиментарные хлоропласты с типичным геномом.
- 7) Имеют сложный жизненный цикл с зиготической редукцией.
- 8) Наличие рудиментарных хлоропластов.
- 9) Культивируются.
- 10) Множество видов (представители родов Plasmodium, Eimeria, Babesia и др.) являются возбудителями различных заболеваний человека и домашних животных, в том числе малярии, кокцидиоза и др.

2.2.4. Тип Ciliophora

Классы инфузорий различаются в основном по ультраструктурным признакам строения кинетид, поэтому в настоящем обзоре тип характеризуется как единое целое.

- 1) Ciliophora (8 классов). GenBank: Ciliophora (ciliates) — Colpodea, hypotrichs, Karyorelictea, Litostomatea, Nassophorea, Oligohymenophorea, Phyllopharyngea, Prostomatea (prostomes), Protocruzia, Spirotrichea.
- 2) 7200 видов.
- 3) Морские, пресноводные, почвенные, симбиотические и паразитические гетеротрофы (некоторые фототрофы за счет эндосимбионтов).
- 4) Повсеместно.
- 5) Некоторые инфузории достигают макроскопических размеров (например, Stentor).
- 6) Инфузории характеризуются наличием ресничного покрова с развитой инфрацилиатурой, очень сложно устроенным кортексом из многочисленных микротрубочек и альвеол и ядерным дуализмом — наличием микро- и макронуклеуса, которые имеют различные функции (за исключением представителей класса Karyorelictea). Многие инфузории имеют экструсомы.
- 7) Есть сложный половой процесс — копуляция, сопровождающийся обменом специализированных ядер.
- 8) Наличие макронуклеуса, наличие многочисленных как про- так и эукариотных симбионтов.
- 9) Широко культивируются.
- 10) Играют значительную роль в водных и почвенных сообществах, в том числе в сообществах интерстициали. Среди инфузорий есть паразиты рыб (Trichodina) и человека (Balanthidium), симбионты рубца жвачных (Entodinium), модельные объекты (Paramecium и Tetrachymena).

2.3. Надтип Heteroconta

2.3.1. Тип Chromophyta

2.3.1.1. Labyrinthulea — Лабиринтовые

- 1) Labyrinthulea. GenBank: Labyrinthulida.
- 2) Около 50 видов.
- 3) В основном морские паразитические и свободноживущие гетеротрофы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.

- 6) Тело у большинства представителей многоклеточное, причем клетки окружены так называемой эктоплазматической сетью, представляющей собой выпячивания эктоплазмы наружу. Выпячивания происходят через специальные органоиды — сагеногенетосомы. Жгутиковые клетки, как у всех представителей типа, несут 2 анизоконтных жгутика, передний из которых несет 3-членные трубчатые волоски (мастигонемы). Переходная спираль в корешковом аппарате отсутствует.
- 7) Половой процесс наблюдался лишь у некоторых представителей.
- 8) Не способны синтезировать лизин. Клеточная стенка состоит из многочисленных белковых чешуек.
- 9) Культивируются. Источники: D.Honda, D.D.Leipe.
- 10) Способны наносить вред популяциям макрофитов, в частности, бурым водорослям и цветковым из рода *Zostera*. Наиболее распространены представители рода *Labyrinthula*.

2.3.1.2. Vicosoeca — Бикоециды

- 1) *Vicosoeca* (incl. *Cafeteria*, *Pirsonia*, *Discocelis*, *Aulacomonas*). GenBank: *Vicosoecida*.
- 2) Около 50 видов.
- 3) Морские и пресноводные гетеротрофные жгутиконосцы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки асимметричные, заключены в прозрачный домик из органических веществ. Имеется апикальный цитоплазматический вырост — губа. Жгутиков два, типичного строения (см. выше). Переходная спираль в корешковом аппарате отсутствует. Фаготрофы.
- 7) Половое размножение не отмечено.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются.
- 10) Довольно широко распространены в пресноводных и морских сообществах, в частности, арктических регионов. Практического значения не имеют.

2.3.1.3. Cyathobodonea — Циатободовые

- 1) *Cyathobodonea* (*Pseudodendromomadida*, *Spongomonadida*, *Phalansterium*, *Adriomonas*). GenBank: отсутствуют.
- 2) Около 10 видов.
- 3) Пресноводные, реже морские гетеротрофные (или автотрофные за счет симбиотических железобактерий) одиночные или колониальные жгутиконосцы.

- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Спираль в переходной зоне и мастигонемы отсутствуют. Колониальные жгутиконосцы, некоторые имеют в качестве симбионтов хемотрофных бактерий или фаготрофы, имеющие ротовой аппарат с клеточной глоткой. Клетки имеют домики из органического материала либо покрыты целлюлозными чешуйками.
- 7) Половое размножение не отмечено. Способны к образованию цист.
- 8) Часть представителей существует в симбиозе с железобактериями.
- 9) По-видимому, не культивируются.
- 10) Довольно редкие организмы. Хозяйственного значения не имеют.

2.3.1.4. Pseudofungi — Оомицеты

- 1) Pseudofungi. GenBank: Oomycetes, Hyphochytriomycetes.
- 2) Около 750 видов.
- 3) Водные, почвенные и наземные свободноживущие и паразитические грибоподобные организмы.
- 4) Повсеместно.
- 5) Мицелий некоторых представителей может достигать макроскопических размеров.
- 6) Подвижные клетки имеют типично разножгутиковое строение (либо один задний опушенный жгутик), кристы митохондрий трубчатые, клеточная стенка содержит в основном целлюлозу, а не хитин. Содержат так называемые К-тела, представляющие собой рудиментарные хлоропласты. В переходной зоне жгутика, как и у описываемых ниже классов хромофит, имеется спираль.
- 7) Жизненный цикл с зиготической редукцией.
- 8) Наличие рудиментарных хлоропластов.
- 9) Культивируются.
- 10) Широко распространены. Многие представители вызывают болезни сельскохозяйственных культур (например, *Phytophthora*) и рыб (*Saprolegnia*).

2.3.1.5. Actinochrysea — Актинохризиевые

- 1) Actinochrysea (Pedinellida, Ciliophryida, Actinophryida, Silicoflagellida, Rhizochromulinales, Ebriida). GenBank: Dictyochophyceae (Dictyochales, Pedinellales, Rhizochromulina), остальные отсутствуют.
- 2) Около 20 видов.

- 3) Морские и пресноводные фототрофные и гетеротрофные жгутиконосцы либо солнечники.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Радиальносимметричные прикрепленные или планктонные организмы. Многие (пединелловые, актинофриидные солнечники) имеют аксоподии, крепящиеся к ядерной мембране. Жгутик один либо отсутствует. Большинство содержит типичные для хромофит хлоропласты с опоясывающей ламеллой и хлорофиллами а и с.
- 7) Половое размножение не отмечено. Способны к образованию цист.
- 8) Некоторые представители (силикофлагелляты, эбриевые) имеют кремнеземный скелет.
- 9) Культивируются. Источники: D.Patterson.
- 10) Распространены в морском и пресноводном планктоне. Silicoflagellida являются руководящими ископаемыми. Actinophryida — наиболее часто встречающиеся пресноводные солнечники.

2.3.1.6. Pelagophyceae — Пелагофициевые

- 1) Pelagophyceae (incl. Sarcinochrysidales). GenBank: Pelagophyceae.
- 2) Около 20 видов.
- 3) Морские фототрофные организмы.
- 4) По-видимому, космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Одножгутиковые либо коккоидные водоросли, покрытые тонкой оболочкой — текой. Мастигонемы на жгутике дву-, а не трехчлениковые.
- 7) Не изучен.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются. Источники: R.A.Andersen.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

2.3.1.7. Bacillariophyceae — Диатомовые водоросли

- 1) Bacillariophyceae (incl. Bolidomonas). GenBank: Bacillariophyta (diatoms), Bolidophyceae.
- 2) Около 10000 видов.
- 3) Морские, реже пресноводные планктонные водоросли.

- 4) Повсеместно.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки большинства представителей безжгутиковые, покрытые двустворчатый кремнеземным панцирем. Хлоропласты и жгутик (у одножгутиковых гамет центрических диатомей) типичного для типа строения.
- 7) Имеется жизненный цикл с зиготической редукцией; гаметы жгутиковые либо неподвижные.
- 8) Накопление кремнезема.
- 9) Культивируются.
- 10) Играют значительную роль в фитопланктоне. Активно участвуют в круговороте кремния. Широко распространены виды родов *Coscinodiscus*, *Navicula*, *Nitzschia*.

2.3.1.8. Raphidophyceae — Хлоромонадовые

- 1) Raphidophyceae
- 2) 11 видов.
- 3) Пресноводные жгутиковые фототрофы.
- 4) Космополиты.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Клетки уплощенные, с вентральной бороздкой и многочисленными мелкими хлоропластами. Переходная спираль отсутствует. Имеются экструсомы.
- 7) Половой процесс неизвестен. Способны образовывать цисты со слизистой оболочкой.
- 8) Основные запасные вещества — масла.
- 9) Культивируются. Источники: R.A.Andersen.
- 10) Не играют заметной роли в сообществах. Наиболее распространены представители рода *Vacuolaria*.

2.3.1.9. Chrysophyceae — Золотистые водоросли

- 1) Chrysophyceae (incl. Synurophyceae, Oikomonas, Eustigmatophyceae, Commination). GenBank: Chrysophyceae (golden algae), Oikomonadaceae, Eustigmatophyceae.
- 2) Около 1000 видов.
- 3) Морские и пресноводные водоросли.
- 4) Повсеместно.

- 5) Колонии некоторых представителей достигают макроскопических размеров.
- 6) Одиночные и колониальные жгутиконосцы, а также коккоидные и амeboидные организмы с преобладанием желтых каротиноидов в окраске. Жгутиков 2 или 1. Часто развивается (в хлоропластах или независимо от них) глазок (стигма).
- 7) Описано половое размножение. Способны к образованию цист.
- 8) Неизвестны.
- 9) Культивируются. Источники: R.A.Andersen.
- 10) Наиболее распространены представители родов *Synura* и *Dinobryon*. Хозяйственного значения не имеют.

2.3.1.10. Phaeophyceae — Бурые водоросли

- 1) Phaeophyceae. GenBank: Phaeophyceae (brown algae), Phaeothamniophyceae, Xanthophyceae (yellow-green algae), Chrysomerothryceae.
- 2) Около 2000 видов.
- 3) Морские, реже пресноводные одно- и многоклеточные водоросли.
- 4) Повсеместно.
- 5) Тело многих бурых водорослей состоит из сложно организованных частей: листо-, стебле- и корнеподобных структур. У некоторых представителей имеются покровные, основные и проводящие ткани.
- 6) Клетки типичного для хромофит строения: разножгутиковые у жгутиковых форм, хлоропласты содержат большие количества бурых каротиноидов и хлорофиллы а и с.
- 7) Встречается большое разнообразие жизненных циклов со всеми видами редукции (в том числе с почти не встречающейся у протистов гаметической редукцией).
- 8) Синтезируется большое количество агароидов. Основное запасное вещество — хризоламинарин.
- 9) Культивируются.
- 10) Составляют значительный процент водорослей-макрофитов Мирового океана (особенно в зоне литорали и сублиторали). Наиболее распространены представители семейств *Laminariaceae*, *Sargassaceae* и *Fucaceae*.

2.3.1.11. Proteromonadea — Протеромонады

- 1) Proteromonadea (incl. Blastocystis). GenBank: Proteromonadidae, Blastocystis.
- 2) 7–10 видов.
- 3) Комменсалы различных позвоночных животных.

- 4) Не изучено.
- 5) Неизвестны.
- 6) Бесцветные жгутиконосцы с 1 или 2 парами жгутиков. Имеется гребневидная пелликула, содержащая от 2 до 10 микротрубочек в гребне. Корешковый аппарат жгутиков связан с диктиосомой.
- 7) Половое размножение неизвестно.
- 8) Неизвестны.
- 9) По-видимому, культивируются.
- 10) Хозяйственного значения не имеют.

2.3.1.12. Opalina — Опалиновые

- 1) Opalina. GenBank: Opalinidae.
- 2) Около 200 видов.
- 3) Паразиты кровяного русла позвоночных.
- 4) По-видимому, повсеместно.
- 5) Отсутствуют.
- 6) Многоядерные протисты с множеством жгутиков, образующих спиральные ряды. Ядра равноценные. Инфрацилиатура развита слабо. Пелликула гребневидная, каждый гребень содержит до 40 микротрубочек.
- 7) Есть половое размножение при помощи одноядерных многожгутиковых гамет. Редукция гаметическая.
- 8) Ядра в норме диплоидные, равноценные. Пероксисомы отсутствуют.
- 9) Культивируются.
- 10) Opalina ranarum встречается в крови земноводных, но, по-видимому, как и другие виды класса, существенного вреда хозяевам не причиняет.

2.3.2. Тип Haptophyta

2.3.2.1. Prymnesiophyceae — Примнезиевые

- 1) Prymnesiophyceae (incl. Reticulosphaera, Chrysochromulina). GenBank: Haptophyceae.
- 2) Около 300 видов.
- 3) Морские одноклеточные фототрофы, реже гетеротрофы.
- 4) По всему Мировому океану.
- 5) Отсутствуют.

- 6) Клетки двужгутиковые со своеобразным третьим 'жгутиком' — гаптонемой. Мастигонемы отсутствуют. Хлоропласт без опоясывающей ламеллы, содержит хлорофиллы а и с. Клетки и жгутики часто покрыты чешуйками, соматические чешуйки иногда очень крупные (кокколиты).
- 7) Половой процесс неизвестен, образуют цисты.
- 8) Накапливают большие количества карбоната кальция.
- 9) Культивируются. Источники: R.A.Andersen.
- 10) Широко представлены в планктоне морей. Многие представители (например, виды рода *Coccolithus*) относятся к кокколитофоридам, из отложений которых состоит писчий мел.