

Лекция №3.

Характеристика представителей Alveolata: Apicomplexa, Dinoflagellata и Ciliophora. Opalinata.

ПЛАН:

1. Общая характеристика группы Alveolata, классификация.
2. Тип Апикомплексы – особенности строения и жизнедеятельности.
3. Отряды Грегарины и Кокцидии, патогенное значение.
4. Тип инфузории - строение, размножение, представители.

Организмы, относящиеся к группе Alveolata, объединяются на основании следующих признаков: наличие альвеол — уплощённых мембранных цистерн, расположенных непосредственно под пеликкулой, кристы митохондрий – трубчатые.

ТИП АПИКОМПЛЕКСЫ - APICOMPLEXA

Класс Споровики - Sporozoa

Отряд Грегарины - Gregarinida

Отряд Кокцидии - Coccidiida

ТИП ИНФУЗОРИИ – CILIOPHORA (INFUSORIA)

Класс Ресничные инфузории - Ciliata

Отряд Хименостоматиды - Hymenostomatida

ТИП ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ - DINOFLAGELLATA

ТИП АПИКОМПЛЕКСЫ. К апикомплексам относятся исключительно паразитические простейшие, в большинстве случаев образующие особую фазу развития - спору, которая служит для расселения паразита во внешней среде при переходе от одного хозяина к другому.

Для жизненного цикла большинства апикомплекс характерно чередование бесполого (агамогония) и полового (гамогония) размножения. Схема жизненного цикла складывается из следующих этапов.

Множественное бесполое размножение паразитов на фазе агамонтов (шизогония) приводит к образованию мерозоитов - молодых фаз развития, поражающих новые клетки хозяина. Мерозоиты представляют особое поколение половых особей паразитов - гамонтов, размножающихся половым путем. В результате деления гамонтов формируются гаметы (гамогония), которые сливаются (копуляция) с образованием зиготы. Копуляция обычно гетерогамная или оогамная. Жгутик имеется только у микрогамет. В дальнейшем зигота претерпевает дополнительное множественное бесполое размножение с образованием спорозоитов (спорогония). При этом происходит зиготическая редукция хромосом. У некоторых споровиков наблюдается смена хозяев в жизненном цикле.

Зоит представляет узкую клетку с крупным ядром, покрытую трехмембранной пелликулой. Под мембранами располагается слой продольных микротрубочек, образующих опорный остов клетки. Специфичен апикальный комплекс органелл проникновения. На переднем конце зоита располагается упругая спираль из фибрилл - коноид и два узких мешковидных образования - роптрии. В момент проникновения зоита в клетку хозяина коноид оказывает механическое воздействие на стенку клетки, а из роптрии изливается содержимое с растворяющим действием. Вокруг роптрии располагаются извивающиеся тяжи - микронемы, функция которых еще не выяснена. Предполагается, что в них, как и в роптриях, вырабатываются вещества, способствующие проникновению зоита в клетку.

ОТРЯД ГРЕГАРИНЫ (GREGARINOMORPHA)

Этот отряд характеризуется своеобразной формой полового процесса, при котором происходит объединение двух особей (гамонтов) в сизигий, выделяющий общую оболочку. Под оболочкой и происходит формирование гамет (гаметогония) и их копуляция. Все грегарины — паразиты различных групп беспозвоночных животных. Особенно многочисленны они у членистоногих. Большую часть жизненного цикла — внеклеточные паразиты кишечника или полости тела, реже — половых желез. У большинства грегариин шизогония отсутствует, у немногих шизогония имеется.

Тело кишечных грегариин обычно продолговатой, червеобразной формы. Грегарины из полости тела могут быть почти сферическими. Передний конец тела большинства грегариин образует органоид прикрепления к стенкам кишечника — эпимерит. Последний имеет крючки, тонкие выросты в форме нитей и другие образования, позволяющие паразиту закрепиться на месте и не быть вынесенному из кишечника с пищевыми массами.

Снаружи тело одето образующей продольные гребни пелликулой, представляющей наружный плотный слой эктоплазмы. За счет нее и формируются крючки и отростки эпимерита. Под пелликулой залегает слой эктоплазмы, который у многих (но не у всех) грегариин примерно на границе передней трети тела образует волокнистую перегородку, отделяющую передний, лишенный ядра участок цитоплазмы, называемый протомеритом. Задний, лишенный ядра участок цитоплазмы, называемый дейтомеритом. Таким образом, многие грегарины, оставаясь одноклеточными, становятся трехчленистыми (эпи-, прото- и дейтомерит).

Ротовое отверстие и порошица отсутствуют. Нет и сократительной вакуоли. Питание и дыхание осуществляются всей поверхностью тела.

Жизненный цикл и размножение. Взрослые грегарины, достигшие предельного размера, соединяются попарно, в результате чего образуется так

называемый сизигий. Тела обоих партнеров в дальнейшем округляются, и вокруг них выделяется плотная оболочка. Слияния грегаринов внутри цисты не происходит. Ядро каждой особи многократно делится митотически. В результате образуется множество ядер, рассеянных в цитоплазме. Эти ядра отходят к периферии тела каждой особи и выпячивают цитоплазму в виде многочисленных бугорков. Далее каждый бугорок отшнуровывается от общей массы цитоплазмы и становится гаметой. При этом часть цитоплазмы первоначально объединившихся в сизигий особей остается неиспользованной (остаточное тело) и в дальнейшем дегенерирует. Гаметы, образовавшиеся в разных особях (гамонтах) одного сизигия, попарно копулируют. Интересно отметить, что у грегаринов (так же как и у колониальных жгутиконосцев, наблюдаются все переходы от полной изогамии к анизогамии. Продукт копуляции — зигота окружается плотной оболочкой, образуя ооцисту. Внутри ооцисты протекает процесс спорогонии: ядро ее, последовательно делясь, дает начало 8 ядрам. Два первых деления представляют собой мейоз и приводят к редукции числа хромосом. Вслед за образованием 8 ядер цитоплазма ооцисты распадается на 8 мелких червеобразных телец — спорозоитов. Этим заканчивается спорогония и ооциста становится способной к заражению новых особей хозяина.

Цисты с развивающимися в них ооцистами выбрасываются вместе с экскрементами хозяина наружу (или же попадают в наружную среду после смерти хозяина). Для дальнейшего развития ооцисты должны быть проглочены подходящим для их развития животным. Там они внедряются своим передним заостренным концом в клетку кишечника, и начинается период роста. Постепенно тело спорозоида, особенно часть его, находящаяся вне эпителиальной клетки, удлиняется, формируется эпимерит, появляется перегородка, делящая животное на протомерит и дейтомерит.

ОТРЯД КОКЦИДИИ (COCCIDIOMORPHA)

Кокцидии — внутриклеточные паразиты, имеют вид округлых или овальных клеток (без эпимерита и деления на протомерит и дейтомерит), паразитирующих в эпителиальных и других клетках кишечника, печени, почек и некоторых других органах позвоночных и беспозвоночных животных. Для них характерны два способа размножения — половое и бесполое, которые правильно чередуются. Бесполое размножение осуществляется в форме множественного деления (шизогония) или особой формой деления надвое, получившего название эндодиогении. У большинства кокцидий лишь один хозяин и спорогония частично или полностью протекает во внешней среде. У других наблюдается смена хозяев. При этом бесполое размножение протекает обычно в одном хозяине, а половой процесс и спорогония — в другом.

Некоторые из кокцидий принадлежат к числу возбудителей серьезных заболеваний домашних животных. Эти заболевания называются кокцидиозами. Особое значение имеют кокцидии рода *Eimeria*. *E. magna*, *E. intestinalis* и некоторые другие виды вызывают кокцидиоз кроликов, протекающий очень тяжело, особенно у молодняка, и часто являющийся причиной массового падежа животных. Еще более опасны кокцидии цыплят (*E. tenella*), приводящие их к гибели. Серьезный вред животноводству наносят кокцидии крупного рогатого скота (*E. zurni*, *E. smithi* и др.), поражающие преимущественно телят.

Род Токсоплазма. Представитель - *Toxoplasma gondii*. Эти паразиты широко распространены среди разнообразных видов птиц и млекопитающих, а также могут паразитировать и у человека, вызывая тяжелые заболевания — токсоплазмозы. В отличие от рассмотренных выше эймерий, у токсоплазм жизненный цикл протекает со сменой хозяев. Половой процесс и образование ооцист происходит в кишечнике кошек (а также и других видов семейства кошачьих), которые являются окончательными хозяевами паразита. Бесполое же размножение может осуществляться в разных млекопитающих и птицах. По-видимому, любые виды этих классов теплокровных позвоночных (в том числе и человека) могут быть промежуточными хозяевами токсоплазмы. Токсоплазмы поражают клетки различных органов, в первую очередь ретикуло-эндотелиальной системы и мозга.

Размножаются они путем эндодиогении. При этой форме размножения формирование двух дочерних особей происходит внутри материнской. Закладка апикальных комплексов дочерних клеток (т. е. коноида, колец, роптрий, микронем и др.) происходит внутри материнской клетки одновременно с началом деления ядра.

В заражении человека существенную роль играют домашние животные (обычно кошки), которые нередко болеют токсоплазмозом или бывают бессимптомными носителями паразита, Клинические формы токсоплазмоза разнообразны: поражения лимфатической системы, тифоподобные заболевания, поражения нервной системы, органов зрения.

Саркоспоридии (*Sarcosporidia*) – мясные споровики.

Недавно изученный жизненный цикл саркоспоридий выявил их принадлежность к кокцидиям. При поедании окончательным хозяином (для саркоспоридий овец это собака) цист заполняющие их червеобразные клетки паразита (цистозоиты) внедряются в эпителий кишечника, где, минуя шизогонию, превращаются в макро- и микрогамонтов (как у *Eimeria* и других кокцидий), из которых развиваются макро- и микрогаметы. После оплодотворения получают ооцисты, в которых развивается по 2 споры. Из зрелых ооцист, попавших с пищей в промежуточного хозяина (овцу), выходят спорозоиты, которые через кровь проникают в эндотелий сосудов, а затем в мышцы, где путем энергичного размножения, протекающего по типу эндодиогении, образуются описанные цисты.

ТИП ИНФУЗОРИИ CILIORHORA

Этому обширному типу (свыше 7000 видов) относятся простейшие, органоидами движения которых служат реснички, присутствующие обычно в большом количестве. Вторым важным и общим признаком инфузорий является присутствие в теле их, по меньшей мере, двух качественно различных ядер — крупного вегетативного ядра — макронуклеуса и гораздо более мелкого генеративного — микронуклеуса.

Существуют подвижные и прикрепленные формы, одиночные и колониальные. Форма тела инфузорий может быть разнообразной, размеры одиночных форм от 10 мкм до 4,5 мм. Живут в морях и пресных водоёмах в составе бентоса и планктона, почве и во мхах. Многие инфузории — комменсалы, симбионты и паразиты других животных: кольчатых червей, моллюсков, рыб, земноводных, млекопитающих.

Снаружи тело инфузории покрыто ресничками, которые в эктоплазме берут начало от кинетосом (базальных телец). Число ресничек может быть очень велико; так, у инфузории туфельки их 10—15 тыс. Ультраструктура ресничек совершенно идентична таковой жгутиков, которая уже была нами рассмотрена выше. В центре реснички расположены 2 фибриллы, 9 двойных фибрилл проходят по периферии. Они продолжаются и в кинетосому, где становятся тройными. Равномерное расположение большого числа ресничек представляет собой исходный и более примитивный признак для инфузорий. Специализация локомоторного аппарата идет в двух направлениях (более подробно см. ниже при обзоре отрядов). Во-первых, реснички концентрируются на определенных участках тела. Во-вторых, отдельные реснички могут сливаться (слипаться), сохраняя свою индивидуальность, в более крупные и соответственно более мощно работающие комплексы

У некоторых инфузорий в эктоплазме располагаются сократительные волокна — мионемы, благодаря чему такие виды способны к резкому сокращению *Stentor spirostomum*. Наконец, в эктоплазме же многих инфузорий залегают особые защитные приспособления — трихоцисты — короткие палочки, контактирующие с наружным слоем пелликулы при посредстве особого выроста и расположенные перпендикулярно поверхности тела. При раздражении животного трихоцисты выстреливают наружу, превращаясь в длинную упругую нить. Нити вонзаются в тело врага или добычи и, по-видимому, вносят в него какое-то ядовитое вещество, так как оказывают сильное парализующее действие на пораженных животных.

Ротовое отверстие присутствует у всех инфузорий, за исключением некоторых эндопаразитических форм, поглощающих пищу всей поверхностью

тела. В эндоплазме часть усвоенной пищи откладывается в форме различных резервных веществ, среди которых особенное значение имеет гликоген.

У громадного большинства инфузорий на границе между экто- и эндоплазмой имеются сократительные вакуоли. В наиболее простых случаях они представляют собой периодически пульсирующий пузырек, как это наблюдается у амёб и жгутиконосцев. Но у многих инфузорий строение сократительных вакуолей усложняется. У инфузории туфельки, например, они состоят из собственно вакуоли (центрального резервуара) и расположенных венчиком 5—7 приводящих каналов. Кроме того, резервуар при помощи тонкого выводящего канала сообщается с окружающей средой.

В эндоплазме инфузорий лежит ядерный аппарат. Крупный макронуклеус богат хроматином (ДНП) и имеет различную форму. У некоторых инфузорий макронуклеус бывает разбит на отдельные фрагменты различной величины.

Количество ДНК в макронуклеусе превосходит таковое в микронуклеусе (который обычно бывает диплоидным ядром) в десятки, а нередко сотни и даже тысячи раз.

Микронуклеус (их может быть один или несколько) сферической или яйцевидной формы. Различия между макро- и микронуклеусом не ограничиваются размерами и формой, но отличаются и функциями. Макронуклеус — ядро вегетативное. В нем происходит транскрипция — синтез на матрицах ДНК информационной и других форм РНК, которые уходят в цитоплазму, где на рибосомах осуществляется синтез белка. ДНК макронуклеуса способна также и к репликации. Микронуклеус не осуществляет вегетативных функций. В нем не происходит транскрипции (синтеза РНК), но хромосомы способны к удвоению (репликации), что бывает перед каждым делением (митозом).

Размножение. Инфузориям свойственно бесполое размножение, осуществляемое путем поперечного деления, чаще всего в свободноподвижном состоянии. Размножение сопровождается делением обоих ядер. Микронуклеус делится митотически. Деление макронуклеуса, которое еще недавно описывали как амитоз, на самом деле протекает своеобразно и, так же как митоз, характеризуется удвоением (репликацией) ДНК.

Бесполое размножение повторяется много раз подряд, но время от времени в жизненном цикле инфузорий происходит половой процесс, который носит характер конъюгации. Главное отличие конъюгации инфузорий от ранее описанных половых процессов заключается в том, что она представляет временное соединение двух инфузорий. Последние обмениваются частями своего ядерного аппарата, после чего расходятся. Полного слияния конъюгирующих особей не происходит, поэтому их нельзя приравнять к гаметам прочих

простейших. Макронуклеус конъюгантов распадается на части и постепенно резорбируется в цитоплазме. Микронуклеус сначала делится дважды. Это мейоз, во время которого происходит редукция числа хромосом, и диплоидный комплекс их превращается в гаплоидный, далее три из четырех ядер разрушаются и резорбируются в цитоплазме, а четвертое снова делится. В результате каждый конъюгант обладает двумя ядрами, происшедшими из микронуклеуса. Это половые ядра — пронуклеусы. Одно из них (мигрирующее, или мужское) покидает конъюгант и переходит в соседнюю особь, где и сливается с единственным оставшимся в нем стационарным (женским) ядром; то же происходит и в другом конъюганте. Оба половых ядра (стационарное и мигрирующее) сливаются, и таким образом восстанавливается диплоидный комплекс хромосом. У некоторых инфузорий на мигрирующем ядре появляется на одном конце острый носик, на другом — хвостообразный вырост и оно по строению становится похожим на живчик, лишней раз, подтверждая мужскую природу мигрирующего ядра.

Так, к концу конъюгации каждый конъюгант имеет по одному ядру двойственного происхождения, или синкарион. Примерно в это время инфузории отделяются друг от друга. У разошедшихся конъюгантов (которые теперь называются эконъюгантами) происходит процесс реконструкции нормального ядерного аппарата. Сущность его сводится к тому, что синкарион митотически делится один, два или три раза и часть ядер — продуктов деления — становится микронуклеусами, другая часть преобразуется в макронуклеусы. После завершения реконструкции ядерного аппарата инфузории вновь приступают к бесполому размножению.