

ТЕМА. СТРОЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ALVEOLATA:

APICOMPLEXA. CILIOPHORA

ЦЕЛЬ: Изучить жизненные циклы споровиков, особенности их строения и жизнедеятельности, связанные с эндопаразитизмом. Выяснить особенности строения, организации и жизненных циклов представителей Ciliofora.

Перечень знаний и практических навыков

1. Знать строение, распространение, цикл развития Альвеолятных простейших (Alveolata) и их классификацию.
2. Определить общие особенности строения и развития апикомплексов в связи с паразитическим образом жизни.
3. Владеть спецификой строения ооцист и ранних фаз развития паразитов (зоитов), жизненного цикла с чередованием поколений (метагенез) и классификацией.
4. Уметь отличать Грегариин (Gregarineae), Кокцидий (Coccidia) и Инфузорий (Ciliophora).

СОДЕРЖАНИЕ ТЕМЫ

- Тип *Апикомплексы (Apicomplexa)*
 - Класс *Перкинсеи (Perkinsea)*
 - Класс *Споровики (Sporozoea)*
 - Отряд *Грегарины (Gregarinida)*
 - Отряд *Кокцидии (Coccidia)*
 - Подотряд *Эймериевые (Eimeriina)*
 - Подотряд *Кровяные споровики (Haemosporidina)*
 - Подотряд *Пироплазмы (Piroplasmata)*

К апикомплексам относятся паразитические простейшие, многие из которых являются возбудителями опасных заболеваний человека и животных. Для жизненного цикла этих простейших характерно чередование полового и бесполого поколений и смена хозяев. Хозяин, в котором паразит размножается половым способом, называется окончательным, бесполом способом – промежуточным. На протяжении большей части жизненного цикла у апикомплексов отсутствуют органоиды движения, жгутики имеет

только фаза гамет. Молодые фазы развития (спорозоиты, мерозоиты) на переднем, апикальном конце тела имеют особый комплекс органоидов (коноид, роптрии), способствующих проникновению в клетки хозяина. Из-за наличия этого особого апикального комплекса органоидов тип получил свое название.

Споровики (Sporozoa)

К классу споровики относятся исключительно паразитические простейшие, хозяевами которых являются самые различные беспозвоночные и позвоночные животные. Несколько видов споровиков паразитируют в человеке.

Всего описано 2000 видов.

В процессе эволюции они приспособились к паразитированию в самых различных органах и тканях (кишечник, печень, почки, кровеносная система и кровь, мышцы и нервная система).

Приспособление к паразитизму у споровиков абсолютно совершенное. У них отсутствуют специальные органы захвата пищи и питаются они осмотически. Отсутствуют не только пищеварительные, но и сократительные вакуоли. Появились специальные приспособления для внедрения в клетки - коноид, роптрии и т.д.

Все споровики имеют сложные и разнообразные жизненные циклы с чередованием бесполой и половой форм размножения, что обеспечивает, с одной стороны, увеличение числа паразитов в данной особи хозяина, а с другой стороны, - образование стадий, служащих для заражения новых особей хозяина, Основными этапами жизненного цикла споровиков являются: шизогония (множественное деление ядра с последующем деление цитоплазмы), гаметогония (образование гамет и оплодотворение) и спорогония (формирование из зиготы спор и спорозоитов).

В результате бесполого размножения (шизогонии) образуются мелкие одноядерные клетки шизонты или мерозоиты и тем самым увеличивается число особей паразита в промежуточном хозяине.

В результате гаметогонии образуются особи полового поколения-гамонты (макрогаметоциты и микрогаметоциты), дающие начало гаметам, благодаря чему осуществляется половой процесс - копуляция. Этот процесс происходит в организме окончательного хозяина.

Спорогония — это процесс деления зиготы, в результате чего образуются червеобразные, одноядерные клетки - спорозоиты, через которые и происходит заражение промежуточного хозяина.

У всех споровиков наблюдается так называемая зиготическая редукция: первое деление ядра зиготы при спорогонии мейотическое и все дальнейшие стадии, кроме зиготы, характеризуются гаплоидным набором хромосом.

Отряд Грегарины – паразиты беспозвоночных животных. Тело состоит из следующих отделов: эпимерит, протомерит и дейтомерит с одним ядром (рис. 8).

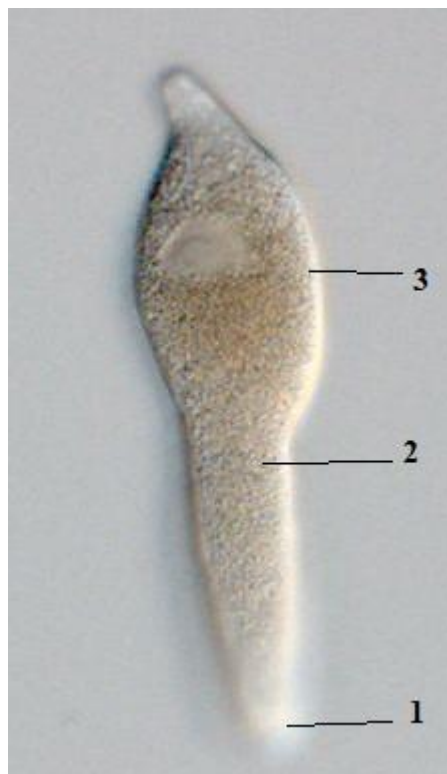


Рис. 8. Грегарина *Stylocephalus*:
1 — эпимерит, 2 — дейтомерит, 3 — протомерит

Тело сферической или червеобразной формы. Питание сапрофитное. Размножение – чередование гаметогонии и спорогонии, у некоторых

отмечено и бесполое размножение (шизогония). Половой процесс – копуляция изогамная или анизогамная.

Образование гамет происходит следующим образом: две грегарины соединяются, образуя сизигий, округляются, покрываются общей оболочкой. Внутри цисты ядро, а затем цитоплазма каждого животного многократно делятся, образуются гаметы, происходит копуляция гамет.

Зигота покрывается оболочкой и выводится из организма в окружающую среду. Экзогенная часть цикла включает образование спорозоитов: в каждой цисте происходит редукционное деление (редукция зиготическая), образуется 8 спорозоитов. Спорозоиты являются инвазионной стадией (рис 9).

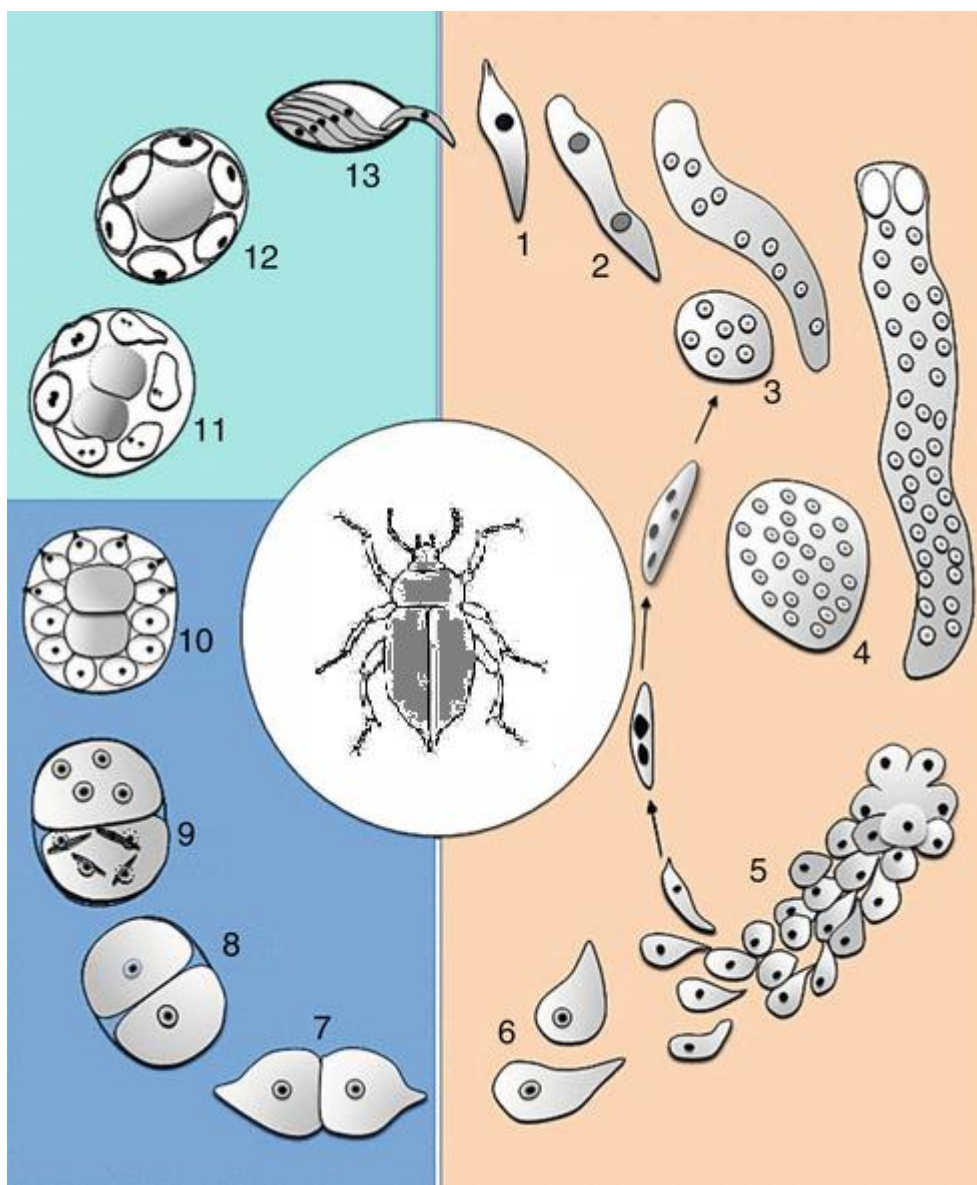


Рис. 9. Цикл развития грегарины *Stylocephalus longicollis*:

1 – спорозоит, 2 – гамонт, 3 - образование сизигия, 4 - циста с двумя гамонтами, 5,6 - деление ядер гамонтов, 7 - сформированные гаметы, 8 - копуляция гамет, 9 – зигота, 10- развитие спорозоитов в ооцисте, 11 -13 спорозоиты, выходящие из ооцисты (1 - 4 - в кишечнике жука медляка-вещателя, 5 - 13 - во внешней среде)

Отряд Кокцидии паразитируют в человеке и животных. Они являются внутриклеточными паразитами. Для них характерна стадия зоитов (мерозоиты и спорозоиты). Зоиты покрыты пелликулой, под которой располагаются трубчатые фибриллы.

Совокупность пелликулы и фибрилл составляет скелет зоита. Апикальный комплекс зоита включает коноид и роптрии, вокруг которых располагаются микронемы. Эти образования позволяют зоитам проникнуть в клетку хозяина. Имеется микропора – впячивание пелликулы. Для размножения кокцидиобразных характерно чередование шизогонии, гаметогонии и спорогонии.

Размножение кокцидий. В жизненном цикле присутствуют эндогенная и экзогенная части. Инвазионная стадия – спорозоит. В клетке хозяина происходит его рост (стадия трофозоита), формирование многоядерной стадии – шизонта и образование мерозоитов. После нескольких бесполой поколений происходит подготовка к половому процессу: мерозоиты дают начало гамонтам, которые превращаются в гаметы. Копуляции оогамная (рис.10).

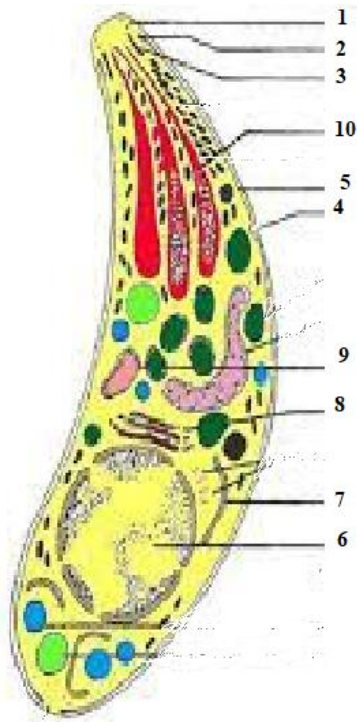


Рис. 10. Токсоплазма *Toxoplasma gondii*. Ультраструктура мерозоида (или спорозоида) кокцидий (схематизировано, из Грелля):

1 — коноид, 2 — микронемы, 3 — микротрубочки, 4 — микропора, 5 — жировая капля, 6 — ядро, 7 — эндоплазматическая гранулярная сеть, 8 — цистерны аппарата Гольджи, 9 — митохондрия, 10 — роптрий

Ооциста выходит во внешнюю среду, формируются споробласты, споры и затем спорозоиты.

Размножение токсоплазмы. Жизненный цикл со сменой хозяев и с двумя формами бесполого размножения (рис. 11).

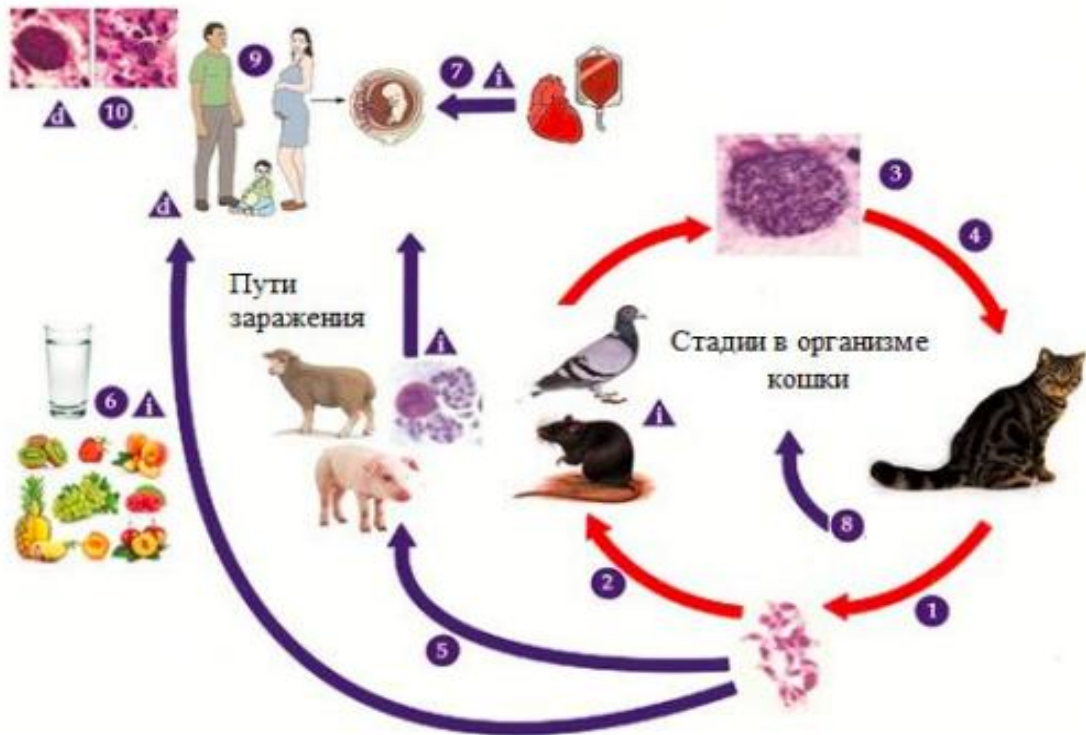


Рис.11. Жизненный цикл *Toxoplasma gondii*:

1–4 – стадии в организме кошки, i – инвазионные стадии для человека, 5 – при поедании мяса инвазированных животных, 6 – через молочные продукты, 7 – при переливании крови, 8 – контакт с зараженными кошками, 9 – трансплацентарное заражение, d (10) – диагностические стадии – иммунологические исследования, методы биопсии тканей и биологических проб

Токсоплазма и токсоплазмозы. В 1908 г. французскими учеными Николем и Мансо у грызунов в Северной Африке были обнаружены внутриклеточные паразиты, получившие название *Toxoplasma gondii*. Дальнейшие исследования показали, что эти паразиты широко распространены среди разнообразных видов птиц и млекопитающих, а также могут паразитировать и у человека, вызывая тяжелые заболевания — токсоплазмозы. Долгое время вопрос о положении токсоплазм в системе простейших оставался неясным. Лишь в 1970 г. учеными Дании, Англии и США почти одновременно был раскрыт жизненный цикл этого паразита и показана его принадлежность к кокцидиям.

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. Бесполое формы токсоплазмы имеют вид полумесяца длиной 4—7 мкм, шириной 2—4 мкм. Токсоплазмы поражают клетки различных органов, в первую очередь ретикулоэндотелиальной системы и мозга.

Размножаются они путем эндодиогении — особой формы деления, которую удалось недавно изучить благодаря применению электронного микроскопа. 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. Пелликула дочерних клеток образуется за счет наружной мембраны материнской клетки, которая целиком переходит на дочерние особи. В тканях хозяина (в особенности в мозге) в результате повторных делений образуются скопления токсоплазм, включающие десятки отдельных особей (клеток). Такие скопления окружаются оболочкой и называются цистами. При попадании последних в кишечник кошки (например, при поедании промежуточного хозяина) они внедряются в эпителиальные клетки кишечника и прорывают типичный для кокцидий цикл. Ооцисты служат источником нового заражения как промежуточных хозяев, так и кошки. Источником инвазии токсоплазмой служат не только ооцисты, но также ткани зараженного промежуточного хозяина, содержащие токсоплазм. Это может происходить при поедании зараженного животного, а также, по-видимому, через выделения кишечника, слизистых носа и глотки. У млекопитающих токсоплазмы могут передаваться через плаценту развивающемуся плоду. Таким образом, токсоплазмоз может быть приобретенным и врожденным (от больной матери). В заражении человека существенную роль играют домашние животные (обычно кошки), которые нередко болеют токсоплазмозом или бывают бессимптомными носителями паразита.

Кровяные споровики (Haemosporidia) являются внутриклеточными паразитами. Место локализации паразитов - эритроциты. Число видов кровяных споровиков превосходит сотню.

Кровяные споровики - возбудители заболевания малярии человека. Существует четыре вида рода *Plasmodium*, вызывающие малярию:

P. vivax,

P. malaria,

P. falciparum,

P. ovale

Клиническая картина болезни, вызываемой разными видами паразита, несколько различна.

Человек является для *Plasmodium* промежуточным хозяином, в котором протекают стадии бесполого размножения (шизогония). Половой процесс и спорогония осуществляются в переносчике - виды комаров, относящиеся к роду *Anopheles*.

Спорозоит проникает в кровь человека при укусе зараженным комаром. Он представляет собой очень маленькую одноядерную веретеновидную вытянутую клетку длиной 10-15 мк при ширине всего в 1 мк. С током крови спорозоиты разносятся по телу человека и попадают в печень. Здесь они активно внедряются в клетки печени и превращаются в шизонтов, достигающих значительной величины. Каждый шизонт распадается в процессе шизогонии на большое количество мерозоитов, которые могут вновь внедряться в клетки печени. После одного или большего числа бесполок поколений в печени шизонты дают мерозоитов, судьба которых оказывается иной. Они внедряются не в печеночные клетки, а в эритроциты крови, где дают начало шизонтам гораздо меньших размеров, чем шизонты, развивающиеся в печени. Начинается период шизогонии в кровяном русле. Число мерозоитов, на которые распадаются шизонты крови, относительно невелико, обычно 8-16 (рис. 12).

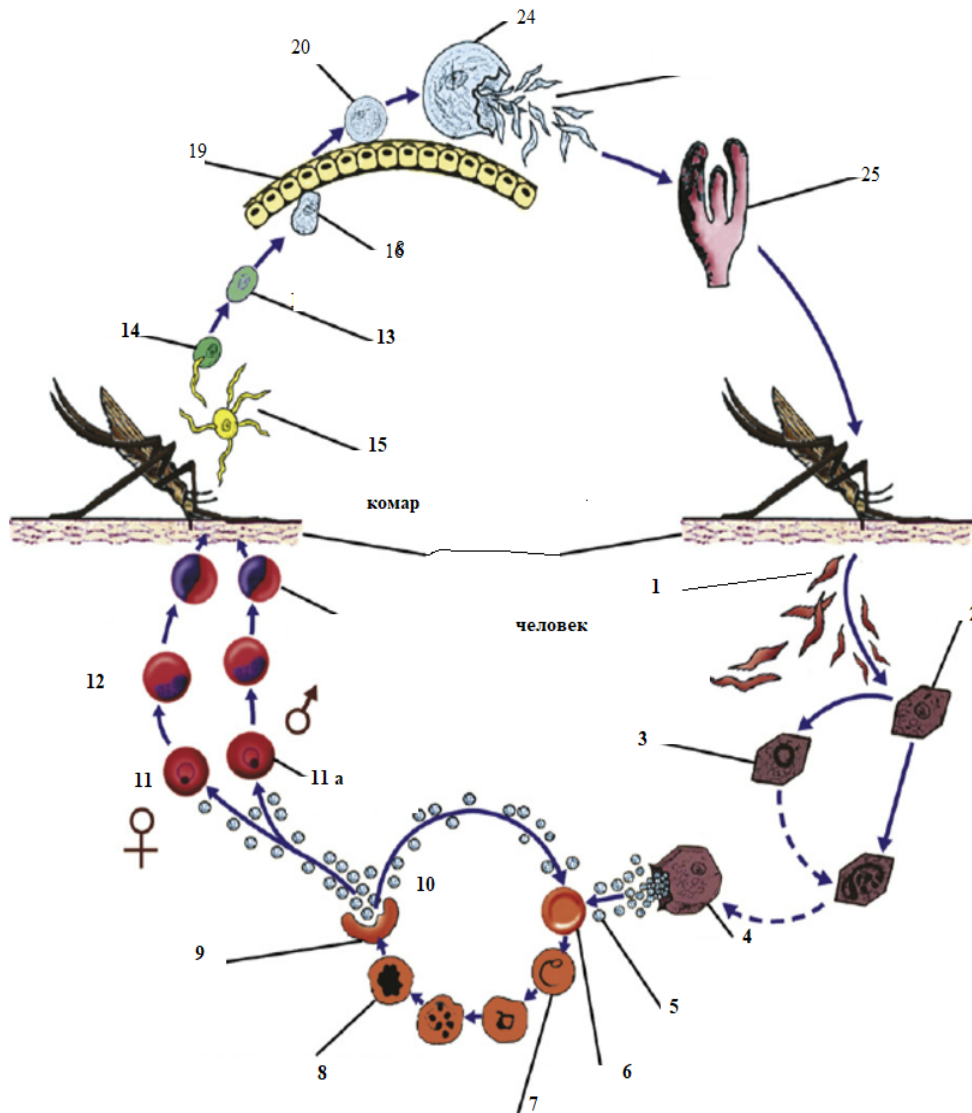


Рис. 12. Цикл развития кровяного споровика *Plasmodium vivax* (возбудителя малярии): 1 – спорозоиты, 2-4 - бесполое размножение (шизогония) паразита в клетках печени, 2 - спорозоит, внедрившийся в печеночную клетку, 3 - растущий шизонт с многочисленными ядрами, 4 - шизонт, распадающийся на мерозоиты, 5-10 - бесполое размножение (шизогония) в красных кровяных клетках (эритроцитах), 5 - молодой шизонт в форме кольца; в - растущий шизонт с псевдоподиями, 7,8 - дальнейшие стадии роста шизонта, деление ядер, 9 - распад шизонта на мерозоиты, 10 - выход мерозоитов из эритроцита, 11 - молодой макрогаметоцит, 11а - молодой микрогаметоцит, 12 - зрелая макрогамета, 12а - зрелый микрогаметоцит, 13 – макрогамета, 14 – микрогаметоцит, 15 - образование микрогамет, 16 - копуляция микро- и макрогаметы, 17 – зиготы, 18 - подвижная зигота (оокинета), 19 - оокинета, проникающая через стенку кишечника комара, 20 - оокинета, прикрепившаяся к наружной стенке кишечника комара и превращающаяся в ооцисту, 21, 22 - растущая ооциста с делящимися ядрами, 23 - зрелая ооциста со спорозоитами, 24 - спорозоиты, покидающие оболочку ооцисты, 25 - спорозоиты в слюнной железе комара

Шизонты на ранних стадиях развития имеют характерную форму колечка благодаря тому, что центр их тела занят большой вакуолей. По мере роста шизонта вакуоля исчезает и он приобретает форму маленькой амёбы.

Наблюдения за живыми паразитами показали, что шизонтам свойственно довольно активное амебоидное движение внутри красного кровяного тельца. Мерозоиты, получающиеся в результате размножения шизонта, представляют собой мелкие клетки овальной формы диаметром около 2 мк. По завершении шизогонии оболочка эритроцита лопается и мерозоиты оказываются плавающими в плазме крови. По мере роста шизонт поглощает содержимое эритроцита. Красный пигмент крови (гемоглобин) при этом изменяется химически и превращается в темно-коричневый, почти черный меланин, откладывающийся в цитоплазме паразита в виде мелких зерен. В момент шизогонии пигмент выбрасывается из тела паразита и остается в крови в виде остаточного тела.

Шизогония в крови осуществляется с большой правильностью в отношении времени роста и размножения шизонта. У видов *Plasmodium vivax*, *P. falciparum*, *P. ovale* шизогония происходит каждые 48 часов, у *P. malaria* - каждые 72 часа. С моментом завершения шизогонии связаны характерные клинические явления: повышение температуры до 40° С и выше, озноб. Эти явления обусловлены тем, что при разрушении эритроцитов в кровь поступают токсические вещества - результат жизнедеятельности паразита, которые в период роста шизонта были изолированы оболочкой эритроцита.

Мерозоиты вновь внедряются в эритроциты, и весь цикл шизогонии начинается сначала. После каждой шизогонии число паразитов в крови все более и более возрастает.

Шизогония, однако, идет не беспредельно. Через несколько циклов бесполого размножения часть внедрившихся в эритроциты мерозоитов превращается в стадии развития, подготовительные к образованию половых клеток, которые получают название гаметоцитов. Гаметоциты образуются двух категорий: микро- и макрогаметоциты. Первые в дальнейшем дают начало микрогаметам (мужским половым клеткам), вторые - макрогаметам (женским половым клеткам). Между этими двумя категориями гаметоцитов

имеются некоторые небольшие различия в строении, которые в основном сводятся к тому, что макрогаметоциты богаче снабжены резервными запасными включениями.

Для дальнейшего развития гаметоциты должны попасть в кишечник комара анофелес, что происходит при сосании им крови больного малярией. Судьба микро- и макрогаметоцитов различна. Каждый микрогаметоцит в желудке комара дает начало 4-8 нитевидным подвижным микрогаметам. Макрогаметоциты без деления преобразуются в макрогаметы. В просвете желудка комара происходит слияние мужских и женских гамет (оплодотворение), и образуется овальной формы зигота. Зигота (которая здесь благодаря своей подвижности получает название оокинеты) прободает желудок и закрепляется на его стенке, обращенной в сторону полости тела, превращаясь в ооцисту. Здесь она одевается оболочкой (эта оболочка несравнима с оболочкой ооцист кокцидий: у плазмодия она образуется за счет тканей комара), после чего начинается очень быстрый рост, в результате которого объем ооцисты увеличивается во много сот раз. По мере роста протоплазмы ооцисты происходит многократное деление ядра. Процесс развития ооцисты на кишечнике завершается образованием длинных (до 14 мк) спорозоитов, очень тонких (1 мк) одноядерных клеток (но спор, как у кокцидий, здесь не образуется). В каждой ооцисте формируется огромное количество (до 10 тыс. в одной ооцисте) спорозоитов. Зрелая ооциста лопается, и спорозоиты попадают в заполненную гемолимфой (кровью) полость тела комара. Интересна их дальнейшая судьба. Спорозоиты активно перемещаются, совершая червеобразные движения. Перемещение их не беспорядочно. Они направляются в слюнные железы комара, в которых собираются в огромных количествах.

Переносчики, у которых спорозоиты заполняют слюнные железы, являются источником заражения человека. Спорозоиты при укусе проникают в кровяное русло человека, и цикл развития плазмодия начинается вновь.

Тип Инфузории Ciliophora

Подразделяется на классы:

Класс Ресничные инфузории

Класс Сосущие инфузории

Большинство свободноживущие, немногие являются паразитами человека и животных. Форма тела разнообразная. Для всех инфузорий характерен ядерный дуализм. В эндоплазме расположены ядра. *Инфузория-туфелька* имеет один микронуклеус и один макронуклеус (рис. 13).

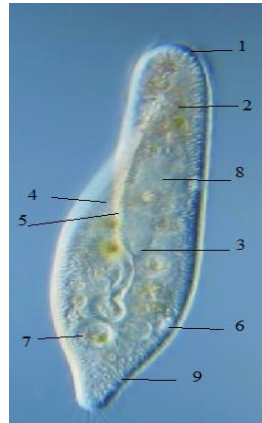


Рис. 13. Инфузория туфелька *Paramecium caudatum*:

- 1- Реснички, 2- пищеварительные вакуоли, 3- микронуклеус, 4 -ротовое отверстие, 5- глотка, 6-порошица в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи, 7- сократительная вакуоль (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы), 8 – макронуклеус, 9 - трихоцисты

У других представителей по несколько микро- и макронуклеусов. Инфузории гетеротрофы. У всех инфузорий происходит усложнение пищеварительной системы. На передней части находится ротовое отверстие-цитостом, которое ведет в глубокий канал - глотку. На дне глотки образуется маленькая пищеварительная вакуоль. Наполнившись пищей, вакуоль отрывается от глотки и увлекается током эндоплазмы, описывая в теле животного определенный путь. Оставшиеся внутри вакуоли непереваренные остатки пищи выталкиваются вместе с ней через особое, находящееся неподалеку от заднего конца тела отверстие — порошицу. Пищеварительные вакуоли образуются на дне глотки через каждые 1,5 – 2 минуты.

Размножение бесполое – поперечное деление. Половое размножение – конъюгация. Происходит временное соединение двух особей, резорбция макронуклеусов в каждом животном, микронуклеусы делятся дважды

(мейоз), три ядра разрушаются, четвертое делится (митоз). Вновь образовавшиеся ядра – пронуклеусы (стационарный и мигрирующий). Происходит обмен мигрирующими ядрами. Пронуклеусы сливаются, образуется синкарион. Особи отделяются друг от друга. Конъюганты реконструируют ядерный аппарат. Инфузориям характерна и автогамия – процесс, при котором конъюгация происходит в одной особи.

Раздражимость у инфузорий обеспечивается специальными осязательными ресничками. При неблагоприятных условиях инфузории инцистируются.

СОДЕРЖАНИЕ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ:

Ответьте на вопросы:

1. Видовое разнообразие, классификация.
2. Внешнее и внутреннее строение эвглени, трипаносомы.
3. Размножение эвглени.
4. Жизненный цикл трипаносомы, смена форм строения животного. Основной и промежуточный хозяева.
5. Строение, размножение и развитие вольвокс.
6. Классификация простейших с организацией корне_ножек.
7. Размножение амёб.
8. Строение, размножение фораминифер. Метагенез.
9. Общие признаки актинопод (лучевики и солнечники). Классификация.
10. Строение, размножение радиолярий.
11. Строение, размножение солнечников.
12. Альвеолятные простейшие. Общая характеристика. Классификация.
13. Внешнее строение инфузорий (форма тела, кортекс, цилиатура, щупальца).
Классификация типа.
14. Внутреннее строение ресничных и сосущих инфузорий (органеллы пищеварения, сократительные вакуоли, функции ядер, трихоцистов).
15. Способы бесполого размножения ресничных и сосущих инфузорий.
16. Конъюгация и автогамия.
17. Споровики. Классификация.