Зеленая жгутиковая водоросль *Myochloris* J.H.Belcher & Swale: жертва или хищник?

Демченко Э.Н., Лилицкая Г.Г.

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, Киев 01601, Украина
e-demchenko@ukr.net

Поступила в редакцию 04.06.2020. После доработки 15.06.2020

Подписана в печать 16.06.2020. Опубликовано 24.09.2020

Реферат

Изучена жгутиковая водоросль *Myochloris*. При исследовании альгофлоры эфемерных водоемов на протяжении 2000–2014 гг. довольно часто встречались флагелляты, морфологически близкие к видам редкого рода *Myochloris* (*Prasinophytina*, *Chlorophyta*). Однако детальное исследование строения клеток данного организма, а также наблюдение за его поведением в живых пробах водорослей позволили усомниться в том, что это фототрофный организм. Так, неоднократно наблюдалось агрессивное поведение этого активного хищника (альгофага) – «нападение» его на клетки водорослей, во время которых флагеллят присоединялся к ним передним заостренным концом клетки и полностью высасывал их содержимое. Сравнение морфологии данного жгутиконосца с протистами позволило определить этот организм как *Colpodella* s. l. (*Apicomonada*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, *Chromista*). Описанные атрибуты фототрофной организации в клетках жгутиконосца являются пищеварительными вакуолями на ранней стадии переваривания. Высокая вариабельность морфологии этих структур (количество стигм, пиреноидов, морфология «хлоропласта») подтверждает это предположение. Таким образом, предложено рассматривать оба вида *Myochloris* как синонимы *Colpodella* s. l. В данном сообщении приведена сравнительная характеристика *Myochloris* и *Colpodella* s. l. на основе литературных данных и наших наблюдений этих жгутиконосцев, представлены фотографии и рисунки. Обсуждаются вопросы разнообразия, строения, филогении кольподеллид, а также их роль в водных экосистемах.

Ключевые слова: *Myochloris*, *Colpodella*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, альгофаг, хищный жгутиконосец

Введение

Род *Myochloris* J.H.Belcher & Swale описан из крошечных лужиц, оставшихся в углублениях от следов копыт крупного рогатого скота, позднее он был обнаружен в Великобритании, в канале (Belcher, Swale, 1961). Длительное время данный род оставался монотипным (с типовым видом *M. collarhynchus* J.H.Belcher & Swale) и известным только из его типового местообитания. В 1997 г. из сходного биотопа в Украине (лужи, загрязненной органическими веществами) описан второй вид этого редкого рода – *M. stigmosus* Massjuk & Lilits. (Масюк, Лилицкая, 1997). Род *Myochloris* характеризуется очень своеобразной морфологией – дорзовентральными, овальными до яйцевидных клетками, вытянутыми спереди в заостренный носик, загнутый на брюшную сторону, и двумя жгутиками разной длины, раздельно инсерированными на брюшной стороне клетки. Оба описанных вида отличались степенью рассеченности хлоропласта, наличием пиреноида, количеством стигм и размерами клеток (Масюк, Лилицкая, 1997; Belcher, Swale, 1961).

Учитывая данную морфологию клеток и отсутствие плотного клеточного покрова, этот представитель изначально был отнесен к семейству *Polyblepharidaceae* класса *Prasinophyceae* (Belcher, Swale, 1961). Согласно имеющимся данным www.algaebase.org (Guiry, Guiry, 2020), данный организм следует рассматривать в классе *Nephroselmidophyceae* (*Prasinophytina*, *Chlorophyta*). Представители рода *Myochloris* на сегодняшний день считаются редкими организмами. Они описываются, как правило, из своих типовых местообитаний (Масюк, Лилицкая, 2000; Ettl, 1983; Massjuk, Lilitskaya, 2011, Moestrup, 2011) или представляют очень немногочисленные, редкие находки (Масюк, Лилицкая, 1998; Massjuk, Lilitskaya, 1999; Hu, Wei, 2006). Детально эти водоросли исследованы не были, даже данные об их размножении остаются весьма сомнительными (Belcher, Swale, 1961; Ettl, 1983), поэтому до сих пор они являются малоизученными интересными представителями растительного микромира.

Изучая альгофлору эфемерных водоемов, нам неоднократно встречались в пробах жгутиконосцы, морфологически близкие к *Myochloris*. Однако после более детального наблюдения за этими организмами, исследования строения их клеток, морфологии и поведения у нас появилось сомнение в правильности его отнесения к фитомонадам. Изучение альгологической и протистологической литературы позволило определить связь данного представителя с хищным протистом отряда *Colpodellida*.

Кольподеллиды – хищные протисты, обладающие двумя жгутиками, сложным апикальным комплексом (включает коноид, роптрии, полярное кольцо и микронемы), приспособленным к прикреплению к клетке жертвы и высасыванию ее содержимого (мизоцитоз) (Фролов, 2007). До последнего времени данная группа включала только один род – *Colpodella*

Cienkowski, изначально описанный как “пожиратель *Chlamydomonas*” (Cienkowski, 1865). В результате более детального изучения данных жгутиконосцев описано еще 11 видов, обитающих в почве, пресных и морских водах (Фролов, 2007; Мыльников, 2009; Simpson, Patterson, 1996; Cavalier-Smith, Chao, 2004). Круг жертв данных хищников и альгофагов разнообразен и кроме водорослей включает различные бесцветные протисты, у которых хищник высасывает содержимое либо полностью, либо частично (в случае крупных инфузорий) (Brugerolle, Mignot, 1979). Кроме того, известна выраженная избирательность разных видов *Colpodella* к определенному кругу жертв, что, вероятно, связано с особенностями строения апикального комплекса (Brugerolle, Mignot, 1979; Foissner, Foissner, 1984; Simpson, Patterson, 1996). После питания клетка хищника инцистируется и делится с образованием четырех (реже двух) дочерних жгутиконосцев (Фролов, 2007). Половой процесс не обнаружен, хотя определенные стадии, близкие к конъюгации, наблюдались (Brugerolle, 2002).

Клетки *Colpodella* покрыты пелликулой со стрекательными органеллами трихоцистами, что типично для линии *Alveolata*, к которой они относятся (Фролов, 2007). Общее строение клетки, ее органелл (ядро, митохондрии, жгутики) типично для царства *Chromista*. Кольподеллиды – родственная паразитическим споровикам (*Sporozoa*) линия, с которыми они входят в группу *Apicomplexa* (Фролов, 2007). Апикальный комплекс *Colpodella* весьма сходен с таковым споровиков, с помощью которого последние проникают в клетку хозяина, используя его для питания (высасывания содержимого жертв). Именно родство с паразитическими споровиками и вызвало интерес к кольподеллидам и активному их изучению (Мыльникова, Мыльников, 2009). Строение и жизненные циклы разных видов *Colpodella* весьма сходны, однако есть и некоторые различия: наличие/отсутствие вентральной бороздки, специализированных цист покоя, разная инсерация жгутиков и др., что указывает на гетерогенность данного рода (Фролов, 2007).

Детальные исследования ультраструктуры и молекулярной филогении *Colpodella* привели к разделению рода на несколько сестринских родов в пределах линии *Apicomonada* (Cavalier-Smith, 2018). Так, на данный момент род *Colpodella* включает только 3 вида: *C. edax* Simpson & Patterson, *C. pseudoedax* Mylnikov & Mylnikov и *C. pugnax* Cienkowski. Остальные виды перенесены в другие роды: *Microvorax* Cavalier-Smith, *Chilovora* Cavalier-Smith & Chao, *Algovora* Cavalier-Smith & Chao, *Dinomonas* Kent и др. (Simpson, Patterson, 1996; Cavalier-Smith, Chao, 2004; Cavalier-Smith, 2018).

Данная работа посвящена сравнительной характеристике родов *Myochloris* и *Colpodella* s. l.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 24 альгологические пробы, отобранные в основном в пределах г. Киева, в Черкасской (Каневский природный заповедник) и Кировоградской областях из эфемерных водоемов (дождевых луж). В некоторых водоемах наблюдалось «цветение» воды, вызванное массовым развитием зеленых жгутиковых или коккоидных водорослей.

Исследования проводили в течение вегетационных сезонов (март–декабрь, в основном в летние месяцы) на протяжении 2000–2014 гг. Короткая характеристика водоемов приведена в статье, посвященной зеленому «цветению» воды в них (Демченко, 2011).

Пробы отбирали в пластиковые или стеклянные емкости объемом 20–100 мл. Камеральную обработку проводили в день их отбора или в течение следующего дня с помощью световых микроскопов Биолам Р-14, МБИ-6 и XSP-XY (объективы 20×, 40×, 90× и 100×). Поскольку объекты исследования представляют собой подвижные одноклеточные организмы, для их документации применен оригинальный метод микровидеосъемки, детально описанный ранее (Демченко, Михайлюк, 2014). Для этого использовали световой микроскоп XSP-XY с фотоотводом (Ningbo Shengheng Optics & Electronics, Ningbo, China), к которому через видеоадаптер присоединена цифровая камера Canon EOS7D (Япония). Микросъемку проводили в режиме видеосъемки. Обработку отснятого материала проводили с использованием пакета программ DSLR Remote Pro. Микрофотографии изготовлены в основном на основе видеоматериалов с помощью стоп-кадра. Метод микровидеосъемки позволил также документировать поведение исследованного жгутиконосца, а именно процесс питания за счет водоросли-жертвы. Изучали исключительно живой материал. Пробы для дальнейшего исследования хранили на окне северной экспозиции, где некоторые виды гидробионтов сохраняли жизнеспособность около месяца.

Идентификацию альгологических образцов проводили с использованием литературных источников (Коршіков, 1938; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Царенко, 1990; Масюк, Лилицкая, 1997; Ettl, 1983). Также использована такая протистологическая литература: Фролов, 2007; Мыльников, 2009; Мыльникова, Мыльников, 2009; Simpson, Patterson, 1996.

Результаты и обсуждение

Клетки исследуемого жгутиконосца были без плотной оболочки, дорзовентральные, изогнутые, яйцевидные, с выпуклой спинной и немного вогнутой брюшной сторонами, сзади заокругленные, спереди суженные в заостренный на конце, изогнутый в брюшную сторону носик (рис. 1, б–г;

2, д). Жгутиков два, тонкие, субапикальные, выходящие с брюшной стороны, ниже носика, разной длины, один равен длине клетки, другой немного превышает ее длину. Ядро одно, от среднего до заднего. Пульсирующая вакуоль одна, расположена спереди (рис. 2, д).

Рис. 1. Микрофотографии жгутиконосца из исследованных эфемерных водоемов: а – «нападение» жгутиконосца на *Chlamydomonas* sp.; б–г – общий вид жгутиконосца с пищеварительной вакуолью, напоминающей хлоропласт с беспорядочно расположенными несколькими стигмами; д, е – «нападение» жгутиконосца на *Pandorina morum* (начало образования цисты на ножке (д), зрелая циста с плотной оболочкой на ценобии (е)). Масштаб 5 мкм

Клетки бесцветные, а также с зеленым содержимым, напоминающим хлоропласт. Морфология «хлоропласта» достаточно вариабельна – от глыбоподобной до пристенной корытообразной пластинки, лежащей на спинной стороне клетки, с гладким краем или разделенной на лопасти (рис. 1, б–г). В «хлоропласте» наблюдались пиреноидоподобные включения, количество которых варьировало от 1–3 до нескольких десятков, расположение их в клетках также варьировало (рис. 2, д).

Рис. 2. Жгутиконосец из исследованных эфемерных водоемов: а, б – «нападение» жгутиконосца на *Chlorella vulgaris*, пищеварительная вакуоль жгутиконосца содержит многочисленные «хлоропласты» с пиреноидами; в – инцистирование жгутиконосца с образованием четырех дочерних клеток; г – «нападение» жгутиконосца на *Pandorina torum*, проникновение раздвоенного хоботка жгутиконосца внутрь инволюктура; д – общий вид жгутиконосца с пищеварительной вакуолью, напоминающей лопастной хлоропласт с многочисленными пиреноидами. Масштаб 10 мкм

Иногда встречались клетки со многими дисковидными «хлоропластами», в каждом из которых находился пиреноид (рис. 2, а, б). Часто клетки не имели «пиреноидов», но содержали отдельные крахмальные зерна в разных частях «хлоропласта» (рис. 1, б–г). Иногда в «хлоропластах» наблюдались стигмоподобные включения, в количестве от 1 до 5, разнообразной формы (палочковидной, эллипсоидной и т. д.) (рис. 1, в, г). Размеры клеток достаточно вариabельны в разных пробах, 10–23 мкм дл., 7–20 мкм шир.

Клетки очень подвижные, быстро плавали по зигзагообразной траектории, вращались вокруг своей оси и часто присоединялись к клеткам водорослей в пробе (рис. 1, а; 2, а, б, г). Клетки присоединялись

заостренным носиком, жгутики при этом иногда охватывали клетку или ценобий водоросли (рис. 2, з). Далее наблюдалось вытягивание (иногда раздвоение) носика (рис. 2, з), прободание оболочки клетки и перетекание содержимого клетки водоросли в клетку жгутиконосца через удлинённый носик, превращающийся в хоботок. В конце этого процесса (около 5 мин) от клетки водоросли оставалась оболочка, а все содержимое становилось частью клетки жгутиконосца. Такое же поведение мы наблюдали в отношении клеток разнообразных вольвокальных водорослей (*Chlamydomonas* Ehrenb. (рис. 1, а), *Chloromonas* Gobi, *Pyrobotrys* Arnoldi, *Pandorina* Borg (рис. 1, д, е; 2, з) и *Chlorella vulgaris* Beyerinck (рис. 2, а, б). Происходило полное высасывание протопласта водорослей со всеми органеллами, при этом хлоропласты водоросли длительное время сохраняли свою природную форму, а также такие структуры, как стигмы и пиреноиды. Жгутиконосец имел вид зеленой водоросли с разнообразной формой хлоропласта и переменным количеством стигм и пиреноидов. Отмечен случай «нападения» жгутиконосца на бесцветные водоросли *Polytoma* Ehrenb. После втягивания содержимого клетки жгутиконосец оставался бесцветным.

Через некоторое время клетки жгутиконосца останавливаются, округляются, теряют жгутики, покрываются плотной оболочкой. Внутреннее содержимое их клеток группируется в центре, меняет цвет (до коричневого) и структуру, постепенно обесцвечиваясь, имеются мелкие включения. Данная структура похожа на покоящуюся стадию. Жгутиконосцы, «нападающие» на *Pandorina*, имели свои особенности. Они прикреплялись к ценобию носиком, который со временем превращался в короткую ножку (рис. 1, д). Далее происходило округление клетки, отбрасывание жгутиков и покрытие оболочкой, что, вероятно, соответствовало покоящейся стадии (рис. 1, е). Это, как правило, происходило на молодых ценобиях *Pandorina*, которая, двигаясь, несла на себе округлившуюся клетку жгутиконосца. Вероятно, «жизни» молодой клетки *Pandorina* хватает до завершения цикла хищника и обеспечения молодых жгутиконосцев. Иногда при округлении клетки и сбрасывании жгутиков происходило деление протопласта с образованием 4 дочерних клеток (рис. 2, в). Остатки зеленого содержимого жгутиконосца переходило в одну или несколько дочерних клеток. Оболочка клетки разрывалась и 4 молодых жгутиконосца выходили из нее. Последний случай наблюдался в пробах с массовым развитием *Chlorella vulgaris*, которая и являлась жертвой жгутиконосца. Интересно, что жгутиконосец из этой пробы имел многочисленные мелкие дисковидные хлоропласты с пиреноидами (многие высосанные протопласты *Chlorella*) (рис. 2, а, б).

Наблюдаемые нами жгутиконосцы, согласно литературным источникам, можно идентифицировать как виды рода *Myochloris* (Масюк, Лилицкая, 1997; Belcher, Swale, 1961; Ettl, 1983, см. рис. 3, а, б). Зеленое содержимое клетки, похожее на хлоропласт, присутствие пиреноидов и

стигм, активное движение с помощью двух жгутиков полностью соответствует водорослевым объектам. Сравнение наших образцов с протистологической литературой (Фролов, 2007; Мыльникова, Мыльников, 2009; Patterson, Simpson, 1996; Simpson, Patterson, 1996; Brugerolle, 2002; Leander et al., 2003; и др.) указывает на то, что выше приведенные признаки являются пищеварительными вакуолями, а активное поведение хищника (альгофага) и присутствие в пробе бесцветных флаголят точно такой же морфологии и поведения позволяет усомниться в том, что это фототрофный организм. Обобщенная характеристика видов *Myochloris* и *Colpodella* s. l. в сравнении с наблюдаемым нами материалом приведена в таблице.

Таблица. Сравнительная характеристика видов *Myochloris* и *Colpodella* s. l. на основе литературных и оригинальных данных

Признак	<i>Myochloris</i> ¹	<i>Colpodella</i> s. l. ²	Жгутиконосец-альгофаг (оригинальные данные)
1	2	3	4
Форма клетки	Билатеральные, дорзовентральные, овальные, яйцевидные	Дорзовентральные, бобовидные до эллипсоидных и овальных	Дорзовентральные, изогнутые, яйцевидные
Спинная сторона	Сильно выпуклая	Выпуклая	Выпуклая
Брюшная сторона	Плоская до вогнутой	Плоская до вогнутой	Плоская до немного вогнутой
Задний конец	Широко закругленный	Широко закругленный	Широко закругленный
Передний конец	Вытянут в заостренный нос, загнутый на брюшную сторону, у <i>M. collarhynchus</i> – с вытягивающимся и клейким кончиком (хоботком)	Заостренный (рострум), в котором расположен апикальный комплекс: роптрии, полярное кольцо, микронемы и односторонне открытый конусовидный коноид	Заостренный на конце, изогнутый на брюшную сторону носик, с вытягивающимся (иногда раздвоенным) хоботком
Жгутики	Два, субапикальные, неравные, гетеродинамичные (у <i>M. collarhynchus</i>), тонкие, плохо заметные	Два, субапикальные, латеральные, неравные, гетеродинамичные, у некоторых видов почти равные и свисающие вдоль тела	Два, тонкие, плохо заметные, субапикальные, латеральные, неравные

продолжение таблицы

1	2	3	4
Короткий	Составляет 2/3 длинного, направлен латерально или свисает вдоль продольной оси клетки	Передний, более короткий (равен или 1/3–1/2 длины клетки), иногда лежит в крошечной поперечной бороздке, совершает взмахи и направлен латерально	Равен длине клетки
Длинный	Достигает или превышает длину клетки, свисает вдоль продольной оси клетки	Задний, длинный (превышает длину клетки), иногда проходит вдоль крошечной продольной бороздки, ундулирует дистально	Немного превышает длину клетки
Хлоропласт	Один, корытовидный, по краю ровный или лопастной, иногда неравномерно утолщенный, пристенный, на спинной стороне клетки, занимает 1/3–2/3 внутренней поверхности клетки	Отсутствует	Отсутствует или в виде зеленого содержимого, напоминающего хлоропласт: глыбоподобный до пристенной корытовидной пластинки, на спинной стороне клетки, с гладким краем или лопастной, иногда многочисленные дисковидные, с пиреноидами
Пиреноид	Отсутствует или в количестве 1–3	Отсутствует	Отсутствует или от 1–3 до нескольких десятков, расположение в клетках варьирует
Стигма	1–3, разнообразной формы (палочковидная и эллипсоидные)	Отсутствует	Отсутствует или от 1 до 5, разнообразной формы (палочковидные, эллипсоидные и т.д.)
Ядро	Одно, от среднего до заднего	Одно, среднее до переднего	Одно, от среднего до заднего
Пульсирующая вакуоль	1, апикальная	1, апикальная, ниже роострума, у морских видов отсутствует	1, апикальная

окончание таблицы

1	2	3	4
Размеры клеток (длина × ширина, мкм)	7(9)–10(21) × (4)7– (5)14	18–25 × 7–10	10–23 × 7–20
Экология (биотоп)	Лужи, загрязненные органическими веществами, каналы	Почвы, пресные и морские воды, очистные сооружения	Эфемерные водоемы
Распространение	Великобритания, Украина	Повсеместно	Украина
Размножение	Неизвестно или делением на 2 дочерние клетки (наблюдали только начало)	Делением цисты размножения на 4 (иногда на 2) особи	Делением округлив- шейся безжгутиковой клетки с плотной оболочкой на 4 дочер- ные клетки, выход молодых жгутиконосцев после разрыва плотной оболочки
Покоящиеся стадии	Неизвестны	Цисты покоя, у морских видов	Округлившиеся безжгутиковые клетки с плотной оболочкой, иногда с ножкой, которой прикрепляются к клеткам водорослей
Поведение	Стремительное, быстрое движение вращением вокруг своей оси	Быстрое плавание по зигзагообразной траектории	Очень подвижные, быстро плавающие по зигзагообразной тра- ектории вращением вокруг своей оси
Питание	Фототроф	Гетеротроф, активный хищник, высасывает частично или полностью содержимое клетки жертвы через передний конец клетки (мизоцитоз)	Гетеротроф, активный хищник, присоединяется к клеткам водорослей заостренным носиком, который вытягивается, превращаясь в хоботок, далее через него пол- ностью высасывает содержимое клетки жертвы

¹ По: Масюк, Лилицкая, 1997; Belcher, Swale, 1961.² По: Фролов, 2007; Мыльников, 2009; Мыльникова, Мыльников, 2009; Simpson, Patterson, 1996; Brugerolle, 2002; Leander et al., 2003; и др.

Как видно из таблицы, описанные флагелляты имеют очень близкую морфологию клеток: форма клетки, жгутики, ядро, пульсирующие вакуоли (за исключением атрибутов фототрофных организмов), а также поведение (кроме поведения хищника). Особенно интересен факт подоби

апикальной части клетки *Myochloris collarhynchus*, описанной как «маленький, вентральный, удлиняющийся и клейкий кончик» и «удлиняющийся хоботок, выходящий из заостренного кончика» (Belcher, Swale, 1961), со строением рострума *Colpodella* и признаками наблюдаемого нами жгутиконосца (см. рис. 3, в–ж). Детали строения апикального комплекса (роптрии, полярное кольцо, микронемы, коноид), принимающего участие во всасывании пищи, можно наблюдать только в электронном микроскопе.

Рис. 3. Сравнительное изображение видов родов *Myochloris* (*Prasinophytina*, *Chlorophyta*) и *Colpodella* s. l. (*Apicomonada*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, *Chromista*): а – *M. collarhynchus*; б – *M. stigmus*; в – *C. pontica* (= *Voromonas pontica*); г – *C. angusta* (= *Dingensia angusta*); д – *C. edax*; е – *C. vorax* (= *Dinomonas vorax*); ж – *C. pseudoedax*, нападающая на мелкого жгутиконосца (слева). а – по: Belcher et Swale, 1961; б – по: Масюк, Лилицкая, 1997; в–е – по: Мыльников и др., 1998; ж – по: Мыльникова, Мыльников, 2009

Такие исследования не были проведены с *Myochloris*. То же касается и отсутствия поперечной и продольной жгутиковых бороздок у *Myochloris*, которые характерны для некоторых видов *Colpodella*. Они описаны как крошечные и преимущественно заметные при просмотре клеточного покрова жгутиконосца на сканирующем электронном микроскопе (Leander et al. 2003), хотя для ряда видов *Colpodella* они не характерны вообще

(Фролов, 2007). При этом особенности инсерации жгутиков как гетероконтных и гетеродинамичных детально рассмотрены при описании *Myochloris collarhynchus* (Belcher, Swale, 1961): короткий направлен латерально, длинный свисает вдоль продольной оси клетки, что полностью соответствует признакам *Colpodella*. Жгутики *M. stigmatosus* не описаны как гетеродинамичные, отмечено только их разную длину и раздельную инсерацию на брюшной стороне клетки (Масюк, Лилицкая, 1997). На рисунках этого вида изображены как жгутики, направленные в разные стороны, так и свисающие вдоль продольной оси клетки (Масюк, Лилицкая, 1997, рис. 1). Как правило, жгутики *Colpodella* гетеродинамичны, но у *C. vorax* (Kent) Simpson & Patterson (= *Dinomonas vorax* Kent) они располагаются вдоль продольной оси клетки (Фролов, 2007).

Клеточный покров *Colpodella* – пелликула, которая при рассмотрении в световом микроскопе воспринимается как отсутствие плотной оболочки, характерной для большинства зеленых водорослей, потому организм позиционируется как голая фитомонада. Поведение *Myochloris* и *Colpodella*, описанное как быстрое движение вращением вокруг своей оси, также сходное. Атрибуты фототрофной организации клетки у данного организма являлись содержимым пищеварительных вакуолей на ранней стадии переваривания. У *Colpodella* наблюдается одна крупная или несколько мелких пищеварительных вакуолей, расположенных на спинной стороне клетки (Фролов, 2007), именно там, где расположен хлоропласт *Myochloris*. Они действительно напоминают реальные хлоропласты с пиреноидами и стигмами. Авторами видов *Myochloris* (Belcher, Swale, 1961; Масюк, Лилицкая, 1997) и нами отмечается высокая вариабельность данных структур (нестабильное количество, форма и размещение пиреноидов и стигм, разнообразие строения хлоропласта). Это свидетельствует о том, что это не органеллы клеток жгутиконосца, а водорослей-жертв, из которых они были высосаны альгофагом вместе с цитоплазмой и другим клеточным содержимым. «Хлоропласты» жгутиконосца напрямую зависят от пищевого объекта.

Так, нами наблюдался жгутиконосец с многочисленными мелкими дисковидными хлоропластами с пиреноидами в пробах с массовым развитием *Chlorella vulgaris* (см. рис. 2, а, б). Каждый «хлоропласт» повторял морфологию водоросли-жертвы. Отсутствие описания таких органелл у *Colpodella* в протистологической литературе зачастую связано с другим взглядом на данный объект как на хищника (альгофага) и с тем, что большинство *Colpodella* s. l. питаются бесцветными протистами. Мы также наблюдали случаи «нападения» жгутиконосца на бесцветные водоросли рода *Polytoma*. Ряд представителей *Colpodella* s. l. питается клетками водорослей, у некоторых это отражено в названии – род *Algovora* Cavalier-Smith & Chao (2004). Известно, что круг объектов разных видов этого хищного протиста очень специфичен (Brugerolle, Mignot, 1979; Foissner, Foissner, 1984; Simpson, Patterson, 1996), потому

вполне вероятно, что виды рода *Myochloris*, как и наблюдаемые нами жгутиконосцы, представляют собой еще не описанные виды *Colpodella* s. l., характерные для загрязненных органическими веществами эфемерных водоемов и охотящиеся на зеленых жгутиковых и коккоидных водорослей.

Размножение *Myochloris* практически не наблюдалось, кроме единственного случая начала деления (Belcher, Swale, 1961). Нами у жгутиконосцев, морфологически близких к *Myochloris*, отмечено бесполое размножение и образование покоящихся клеток, наподобие описанных для *Colpodella* s. l. (Фролов, 2007; Мыльникова, Мыльников, 2009).

Проявление хищного поведения жгутиконосца, его морфологическое сходство и близкая экология к видам *Myochloris* указывают на то, что систематическое положение данного организма должно быть пересмотрено. В своих наблюдениях за водорослями, обитающими в лужах, А.А. Коршиков указывает на частое присутствие в них *Colpodella* s. l., которая «нападает» на клетки водорослей и «за короткий час може звести нанівець зелене населення калюжі» (Коршіков, 1938). Нами также отмечены отдельные случаи «нападения» колподелид на клетки водорослей *Chlamydomonas noctigama* Korschikov, *Chlorella vulgaris* и *Pandorina morum* (Müller) Borg, вызывающих «цветение» воды в эфемерных водоемах г. Киева (Демченко, 2011). Таким образом, с точки зрения номенклатуры, мы предлагаем рассматривать оба вида рода *Myochloris* как синонимы *Colpodella* s. l. (*Apicomonada*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, *Chromista*).

В целом, хищники и паразиты играют ключевую роль в регуляции группировок водорослей и протистов в водных экосистемах (Коршіков, 1938; Демченко, 2011; Brugerolle, 2002). Именно они, а не абиотические факторы (изменение температуры, концентрации солей и др.) часто являются причиной резкого снижения или повышения численности определенных организмов, изменения доминирующего комплекса и т. д. Разнообразие хищных флагеллят *Colpodella* s. l., вероятно, более широкое, чем известно на данный момент (Фролов, 2007). Их исследование может пролить свет на вопросы взаимоотношений хищник – жертва на микроуровне или эволюцию эвкариотической клетки путем эндосимбиогенеза, а также разрешить важные практические вопросы, связанные со строением и биологией паразитических споровиков, сестринской линией, к которой относятся кольподелиды.

Выводы

Детальное исследование строения клеток и поведения редкого фототрофного жгутиконосца *Myochloris* (*Prasinophytina*, *Chlorophyta*) позволило переопределить его как *Colpodella* s. l. (*Apicomonada*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, *Chromista*). Данный организм является хищным

жгутиковым протистом (альгофагом), который нападает на клетки водорослей, присоединяясь к ним передним заостренным концом и высасывая их содержимое. Атрибуты фототрофной организации, типичные для *Myochloris* (хлоропласты, стигмы и пиреноиды), по сути являются содержимым пищеварительных вакуолей на ранней стадии переваривания. Предложено рассматривать оба известных вида *M. collarhynchus* и *M. stigmatosus* как синонимы *Colpodella* s. l.

Выражаем искреннюю благодарность к.б.н., ст. научному сотруднику отдела фикологии, лишенологии и бриологии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины Т.И. Михайлюк за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А. 1959. Зеленые водоросли. Класс Вольвовковые. *Chlorophyta: Volvocineae*. В кн.: *Определитель пресноводных водорослей СССР*. Вып. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 230 с.
- Демченко Э.Н. 2011. «Цветение» воды эфемерных водоемов г. Киева (Украина). *Альгология*. 21(1): 87–105. <https://algologia.co.ua/archive/21/1/87>
- Демченко Э.Н., Михайлюк Т.И. 2014. Использование микровидеосъемки водорослей в научной и педагогической практике. *Альгология*. 24(3): 430–434. <https://algologia.co.ua/archive/24/3/430>
- Коршіков О.А. 1938. *Volvocineae*. В кн.: *Визначник прісноводних водоростей УРСР*. IV. Київ: Вид-во АН УРСР. 184 с.
- Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. 1997. Новый вид рода *Myochloris* Belcher et Swale (*Prasinophyceae*). *Альгология*. 7(2): 189–193.
- Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. 1998. Зеленые водоросли – возбудители «цветения» воды в водоемах г. Киева (Украина). *Альгология*. 8(4): 378–393.
- Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. 2000. *Chlamydomonadales, Volvocales*. В кн.: *Разнообразие водорослей Украины*. *Альгология*. 10(4): 164–174.
- Мыльников А.П. 2009. Ультраструктура и филогения колподеллид (*Colpodellida, Alveolata*). *Изв. РАН. Сер. биол.* (6): 685–694.
- Мыльникова З.М., Мыльников А.П. 2009. Морфология хищного жгутиконосца *Colpodella pseudoedax* Mylnikov et Mylnikov (*Colpodellida, Alveolata*). *Биол. внутр. вод.* (3): 11–16.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. 1998. Ультраструктура хищного жгутиконосца *Colpodella edax*. *Биол. внутр. вод.* (3): 55–62.
- Фролов А.О. 2007. Класс *Colpodellea* (Kussakin, Drozdov, 1998). В кн.: *Протисты. Руководство по зоологии*. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 12–20.
- Царенко П.М. 1990. *Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР*. Киев: Наук. думка. 208 с.
- Belcher J.H., Swale E.M.F. 1961. Some new and uncommon British *Volvocales*. *Br. Phycol. Bull.* 2: 56–62.
- Brugerolle G. 2002. *Colpodella vorax*: ultrastructure, predation, life-cycle, mitosis, and phylogenetic relationships. *Eur. J. Protistol.* 38: 113–125.
- Brugerolle G., Mignot J.P. 1979. Observations sur le cycle l'ultrastructure et al position systematique de *Spiromonas perforans* (*Bodo perforans* Hoolande 1938), flagelle parasite de

- Chilomonas paramecium*: ses relations avec les dinoflagelles et sporozoaires. *Protistologica*. 15: 183–196.
- Cavalier-Smith T. 2018. Kingdom *Chromista* and its eight phyla: a new synthesis emphasizing periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma*. 255: 297–357.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E. 2004. Protalveolate phylogeny and systematics and the origins of *Sporozoa* and dinoflagellates (phylum *Myxozoa* nom. nov.). *Eur. J. Protistol.* 40(3): 185–212.
- Cienkowski L. 1865. Beiträge zur kenntnis der Monaden. *Arch. Mikr. Anat.* 1: 203–232.
- Ettl H. 1983. *Chlorophyta* I. *Phytomonadina*. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd 9. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 807 p.
- Foissner W., Foissner I. 1984. First record of an ectoparasitic flagellate of ciliates: An ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov. spec. (*Zoomastigophora*, *Spiromonadidae*) invading the pellicle of ciliates of the genus *Colpoda* (*Ciliophora*, *Colpodidae*). *Protistologica*. 20: 635–648.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hu H., Wei Y. 2006. *The freshwater algae of China. Systematics, taxonomy and ecology*. Pekin: Sci. Press. 1023 p.
- Massjuk N., Lilitskaya G. 1999. Green algae causing water bloom. *Acta Agronom. Ovar.* 41(2): 219–227.
- Massjuk N.P., Lilitskaya G.G. 2011. *Prasinophyceae*. In: *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. Vol. 3: *Chlorophyta*. Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G. Pp. 17–20.
- Moestrup Ø. 2011. Primitive green algae («*Prasinophyta*»). In: *The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*. Second ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press. Pp. 358–363.
- Patterson D.J., Simpson A.G.B. 1996. Heterotrophic flagellates from coastal marine and hypersaline sediments in Western Australia. *Eur. J. Protistol.* 32: 423–448.
- Simpson A.G.B., Patterson D.J. 1996. Ultrastructure and identification of the predatory flagellate *Colpodella pugnax* Cienkowski (*Apicomplexa*) with a description of *Colpodella turpis* n. sp. and a review of the genus. *Syst. Parasit.* 33: 187–198.

Подписал в печать П.М. Царенко

REFERENCES

- Belcher J.H., Swale E.M.F. 1961. Some new and uncommon British *Volvocales*. *Br. Phycol. Bull.* 2: 56–62.
- Brugerolle G. 2002. *Colpodella vorax*: ultrastructure, predation, life-cycle, mitosis, and phylogenetic relationships. *Eur. J. Protistol.* 38: 113–125.
- Brugerolle G., Mignot J.P. 1979. Observations sur le cycle l'ultrastructure et al position systematique de *Spiromonas perforans* (*Bodo perforans* Hoolande 1938), flagelle parasite de *Chilomonas paramecium*: ses relations avec les dinoflagelles et sporozoaires. *Protistologica*. 15: 183–196.

- Cavalier-Smith T. 2018. Kingdom *Chromista* and its eight phyla: a new synthesis emphasizing periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma*. 255: 297–357.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E. 2004. Protalveolate phylogeny and systematics and the origins of *Sporozoa* and dinoflagellates (phylum *Myxozoa* nom. nov.). *Eur. J. Protistol.* 40(3): 185–212.
- Cienkowski L. 1865. Beiträge zur kenntnis der Monaden. *Arch. Mikr. Anat.* 1: 203–232.
- Dedusenko-Schegoleva N.T., Matvienko A.M., Shkorbatov L.A. 1959. *Identification book of freshwater algae of USSR*. Issue 8. Moscow, Leningrad: Acad. Sci. USSR Press. 230 p. [Rus.]
- Demchenko E.N. 2011. Water bloom of ephemeral water bodies from city Kyiv (Ukraine). *Algologia*. 21(1): 87–105. <https://algologia.co.ua/archive/21/1/87>
- Demchenko E.N., Mikhailyuk T.I. 2014. The use of micro video filming of algae in scientific and pedagogical practice. *Algologia*. 24(3): 430–434. <https://algologia.co.ua/archive/24/3/430>
- Ettl H. 1983. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd 9. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 807 p.
- Foissner W., Foissner I. 1984. First record of an ectoparasitic flagellate of ciliates: An ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov. spec. (*Zoomastigophora*, *Spiromonadidae*) invading the pellicle of ciliates of the genus *Colpoda* (*Ciliophora*, *Colpodidae*). *Protistologica*. 20: 635–648.
- Frolov A.O. 2007. In: *Protists. Manual on zoology*. Pt 2. St. Petersburg: Nauka. Pp. 12–20. [Rus.]
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hu H., Wei Y. 2006. *The freshwater algae of China. Systematics, taxonomy and ecology*. Pekin: Sci. Press. 1023 p.
- Korshikov O.A. 1938. *Identification book of freshwater algae of Ukrainian SSR*. Issue IV. Kyiv: AS Ukrainian SSR. [Ukr.]
- Massjuk N.P., Lilitskaya G.G. 1997. New species of the genus *Myochloris* Belcher et Swale (*Prasinophyceae*). *Algologia*. 7(2): 189–193.
- Massjuk N.P., Lilitskaya G.G. 1998. Green algae – agents of water bloom in Kyiv reservoirs (Ukraine). *Algologia*. 8(4): 378–393.
- Massjuk N., Lilitskaya G. 1999. Green algae causing water bloom. *Acta Agronom. Ovar.* 41(2): 219–227.
- Massjuk N.P., Lilitskaya G.G. 2000. In: *Diversity of algae of Ukraine*. *Algologia*. 10(4): 164–174.
- Massjuk N.P., Lilitskaya G.G. 2011. In: *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. Vol. 3. Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G. Pp. 17–20.
- Moestrup Ø. 2011. In: *The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press. Pp. 358–363.
- Mylnikov A.P. 2009. Ultrastructure and phylogeny of Colpodellids (*Colpodellida*, *Alveolata*). *Bull. RAS. Issue biol.* (6): 685–694.
- Mylnikova Z.M., Mylnikov A.P. 2009. Morphology of predatory flagellate *Colpodella pseudoedax* Mylnikov et Mylnikov (*Colpodellida*, *Alveolata*). *Biol. inland waters*. (3): 11–16.
- Mylnikov A.P., Mylnikova Z.M., Tsvetkov A.I. 1998. Ultrastructure of predatory flagellate *Colpodella edax*. *Biol. inland waters*. (3): 55–62.
- Patterson D.J., Simpson A.G.B. 1996. Heterotrophic flagellates from coastal marine and hypersaline sediments in Western Australia. *Eur. J. Protistol.* 32: 423–448.

- Simpson A.G.B., Patterson D.J. 1996. Ultrastructure and identification of the predatory flagellate *Colpodella pugnax* Cienkowski (*Apicomplexa*) with a description of *Colpodella turpis* n. sp. and a review of the genus. *Syst. Parasit.* 33: 187–198.
- Tsarenko P.M. 1990. *Short hand-book of chroococcalean algae of Ukrainian SSR*. Kyiv: Naukova Dumka. 208 p. [Rus.]

Demchenko E.N., Lilitskaya G.G.

M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Green flagellate alga *Myochloris* J.H.Belcher & Swale: prey or predator?

This paper presents the results of observations on the curious flagellum found in ephemeral water bodies during their algological studies in 2000–2014. Morphologically revealed specimens are close to species of rare genus *Myochloris* J.H.Belcher & Swale (*Prasinophytina*, *Chlorophyta*). However, a detailed study of the cellular structure of this flagellate, as well as observation of its behavior in fresh algological samples, made it doubtful that this is a phototrophic organism. We have repeatedly observed its aggressive behavior: this active predator (algophagus) attacked the cells of algae, joined them with the front pointed cell end and completely sucked out their contents. Comparison of the morphology of this flagellate with protists allowed us to identify this organism as *Colpodella* s. l. (*Apicomonada*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, *Chromista*). The features that were previously described as attributes of a phototrophic organization in the cell of flagellate are in fact digestive vacuoles at an early stage of digestion. The high morphological variability of these structures (the number of stigmata, pyrenoids, morphology of the "chloroplast") confirms this assumption. Thus, we propose to consider the species from the genus *Myochloris* as synonyms for *Colpodella* s. l. Comparative characteristics of *Myochloris* and *Colpodella* s. l. based both on literature data and our observations of the flagellates revealed are given. Original micrographs and figures are provided. Diversity, structure and phylogeny of *Colpodellida* as well as their role in water ecosystems are discussed.

Key words: *Myochloris*, *Colpodella*, *Apicomplexa*, *Alveolata*, algophagy, predatory flagellate