

## СТРОЕНИЕ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ ОРГАНЕЛЛ АЛЬВЕОЛЯТНЫХ И ДРУГИХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

© А. П. Мыльников,<sup>1</sup> А. А. Мыльников

Институт биологии внутренних вод РАН им. И. Д. Папанова, Борок, Ярославская обл.;

<sup>1</sup> электронный адрес: [mylnikov@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:mylnikov@ibiw.yaroslavl.ru)

Рассматривается строение стрекательных органелл (экструсом) у 12 видов гетеротрофных жгутиконосцев, относящихся к 8 таксономическим группам. У коллоделлид *Spumella* и *Metromonas* обнаружены трихоцисты различного строения. У амебoidных жгутиконосцев тауматомонад кинетоцисты содержат цилиндрический элемент. При выстреливании кинетоцисты прикрепляются к бактерии. При выстреливании трихоцисты коллоделл образуют нити, имеющие поперечную исчерченность. Дискоболоцисты обнаружены у экскаватного жгутиконосца *Reclinomonas*, эжектисомы — у *Goniomonas*. Токсицисты отмечены у хищного альвеолятного жгутиконосца *Colponema*. Большинство исследованных экструсом лежат в цитоплазме, тогда как у хризомонады *Spumella* — также и в ядре. Трихоцисты *Colponema* и *Metromonas*, а также эжектисомы *Goniomonas* локализованы вблизи дериват аппарата Гольджи. Сравнение полученных данных подтверждает предположение о корреляции таксономического положения жгутиконосцев и строения их экструсом, что позволяет использовать в некоторых случаях такие признаки в качестве филогенетических маркеров.

Ключевые слова: стрекательные органеллы, экструсомы, кинетоцисты, трихоцисты, дискоболоцисты, эжектисомы, гетеротрофные жгутиконосцы.

Стрекательные органеллы (экструсомы) представляют собой структуры, способные к выстреливанию своего содержимого, и встречаются в разных систематических группах протистов, в том числе у гетеротрофных жгутиконосцев (Hausmann, 1978; Мыльников, 1988). Для некоторых экструсом установлена их способность при выстреливании поражать или опутывать клетки жертв, а также выделять слизистые тела (Hausmann, 1978; Miyake, Narumoto, 1996; Sakaguchi et al., 2002). Сведения о механизмах выстреливания экструсом пока фрагментарны. Исследователи редко обнаруживают выстреленные экструсомы около клетки после химической фиксации клеток, подготовленных для заливки в эпоксидные смолы. Наибольшее количество данных известно о строении зрелых экструсом внутри клетки (Hausmann, 1978; Мыльников, 1988). Большинство экструсом располагается вблизи плазмалеммы клетки и ориентированы перпендикулярно к ней. При идентификации экструсом используются в основном морфологические критерии. Функция выстреливания экструсом обычно не выявляется. Место образования экструсом в клетке определяется редко.

Ранее один из авторов провел исследование экструсом 18 видов жгутиконосцев и показал определенную связь строения этих органелл с систематическим положением протистов (Мыльников, 1988). С целью подтверждения такой связи исследовано строение стрекательных органелл у 12 видов других неизученных в этом плане гетеротрофных жгутиконосцев, которое рассматривается в настоящей работе.

### Материал и методика

Культуры пресноводных и морских жгутиконосцев взяты из коллекции культур протистов Лаборатории микробиологии ИБВВ РАН. Методы культивирования описаны ранее (Мыльников, 1988). Пищей для хищных жгутиконосцев служили бактериотрофные жгутиконосцы бодониды, а для бактериотрофных жгутиконосцев — бактерии *Pseudomonas fluorescens*. Для исследования в трансмиссионном электронном микроскопе взвесь жгутиконосцев сгущали центрифугированием и фиксировали в смеси 2 % OsO<sub>4</sub> и 0.6 % глутаральдегида, приготовленной на какодилатном буфере или на среде Шмальца—Пратта, соответственно для пресноводных и морских видов в течение 15—30 мин при 1 °С. После дегидратации в серии спиртов и безводного ацетона объект помещали в смесь смол Аралдита М и Эпона-812 согласно ранее изложенной методике (Мыльников, 1988). Для тотальных препаратов фиксированные парами четырехоксида осмия образцы высушивали на воздухе и напыляли вольфрамом (Moestrup, Thomsen, 1980). Исследование проводили на микроскопе JEM-100 С (JEOL, Япония).

### Результаты

Зрелые экструсомы обычно контактировали изнутри с плазмалеммой клетки и направлены перпендикулярно или под тупым углом к ее поверхности. У некоторых видов экструсомы располагались группами в виде батарей.

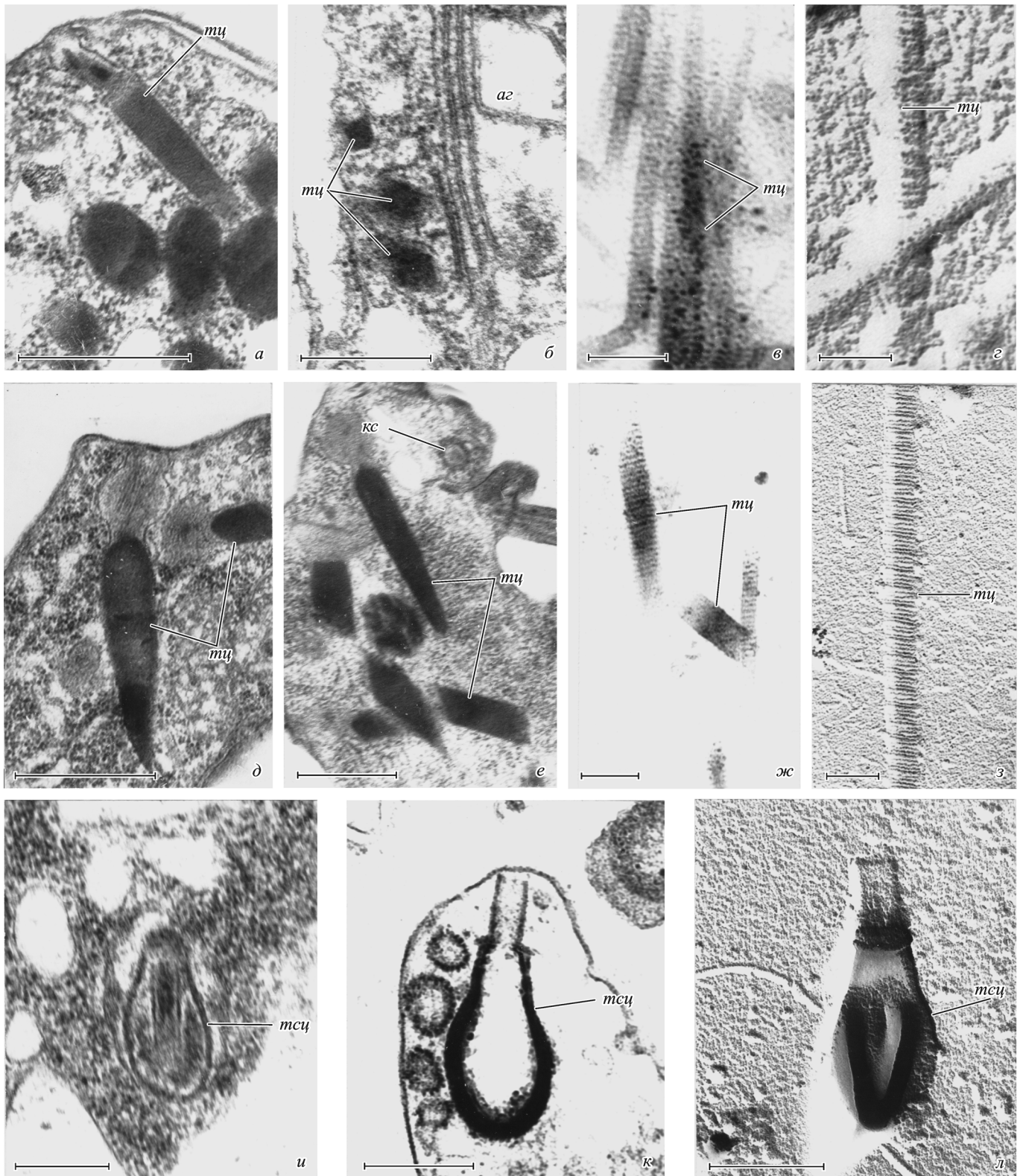


Рис. 1. Строение экструсом альвеолятных жгутиконосцев.

*a-g* — *Colpodella unguis* (*a, б* — зрелые трихоцисты в цитоплазме, *в* — срезы выстреленных трихоцист, *г* — высушенные выстреленные трихоцисты); *д-з* — *Colpodella* sp. (*д, е* — зрелые трихоцисты в цитоплазме, *ж* — срезы выстреленных трихоцист, *з* — высушенная выстреленная трихоциста); *и-л* — *Colponema* sp. (*и* — зрелая токсциста, *к* — выстреленная токсциста внутри цитоплазмы, *л* — высушенная выстреленная трихоциста). *аг* — аппарат Гольджи, *кк* — кинетосома, *тсц* — токсциста, *ти* — трихоциста. Масштабные отрезки — 0.1 (*в, г, ж, з*) или 0.5 (*а, б, д, е, и-л*) мкм.

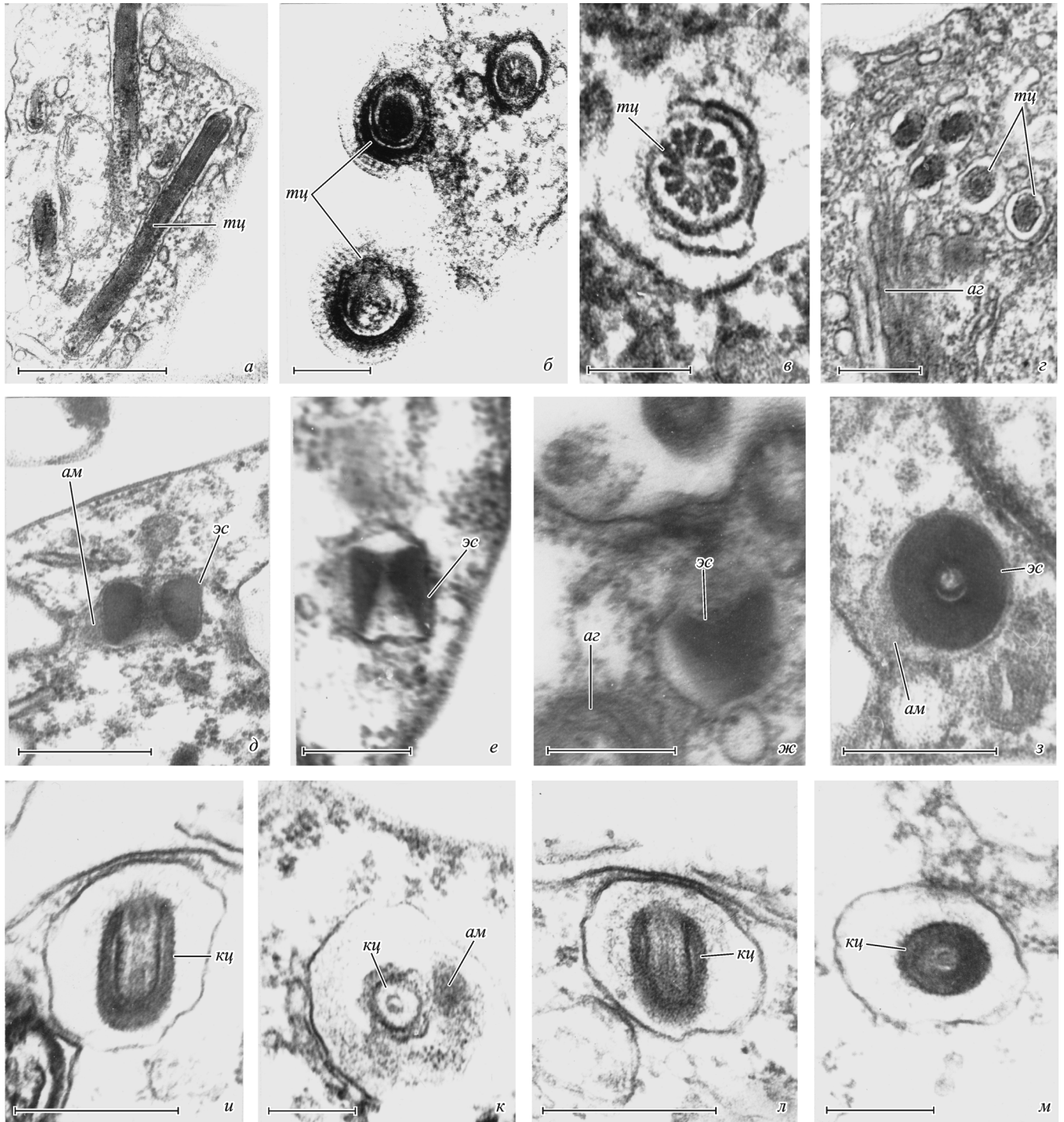


Рис. 2. Строение экструсом хищных и бактериотрофных жгутиконосцев.

*a, d* — *ж, и, л* — продольные срезы; *б—г, з, к, м* — поперечные срезы; *a—г* — *Metromonas simplex*; *д—з* — *Goniomonas pacifica*; *и, к* — *Thaumatomonas zhukovi*; *л, м* — *Thaumatomonas coloniensis*. *ам* — аморфный материал, *кц* — кинетоциста, *эс* — эжектисома. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные отрезки — 0.2 (*б, в*) или 0.5 (*а, г, д—м*) мкм.

Лишь у 4 видов выстреленные экструсомы обнаружены вне клетки. Главными особенностями исследованных экструсом являются их плохая прозрачность и сильное равномерное почернение после контрастирования, поэтому при воспроизведении иллюстраций большинство окружающих экструсомы структур имеет малую плотность, что сделано специально для исключения сильного почернения структур экструсом.

В нашей работе использованы классификация и синонимика экструсом по Хаусману (Hausmann, 1978).

Альвеолятные хищные жгутиконосцы. Эти протисты нападают на мелких флагеллят и поглощают содержимое их клеток с помощью микротрубочковой структуры — коноида. У *Colpodella unguis* экструсомы представлены палочковидными трихоцистами, которые состоят из основной части (аморфного, осмиофильного

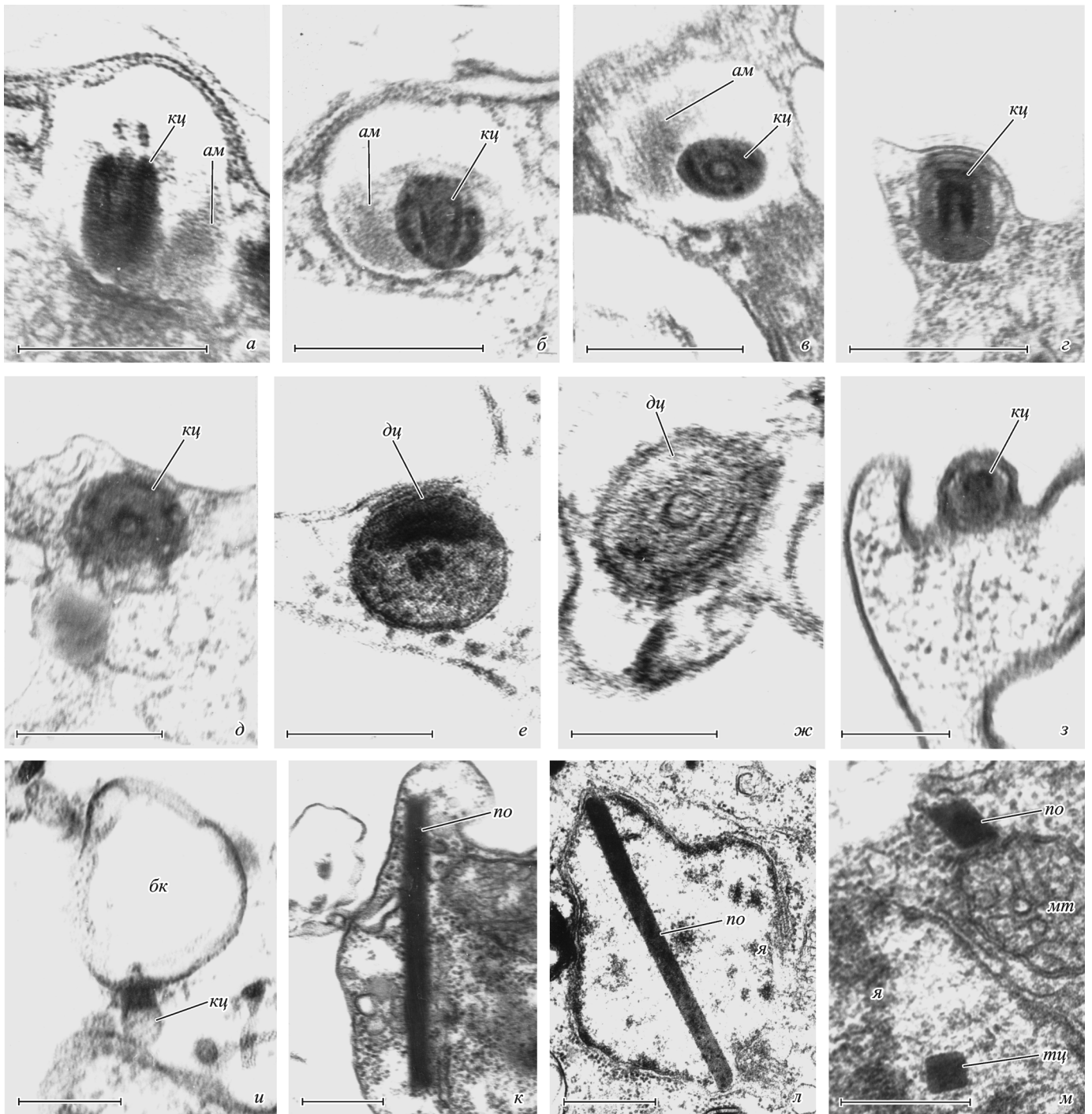


Рис. 3. Строение экструсом бактериотрофных жгутиконосцев.

*a—в* — *Allas diplophysa*; *г, д* — *Allantion tachyploon*; *е, ж* — *Reclinomonas americana*; *з, и* — *Ancyromonas sigmoides*; *к—м* — *Spumella oblique*. бк — бактерия, дц — дискоблостиста, мт — митохондрия, я — ядро. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные отрезки — 0.2 (*е—и*) или 0.5 (*а—д, л—м*) мкм.

материала) и головки (рис. 1, *a*). Задний конец трихоцисты уже переднего. Длина трихоцисты достигает 1.1 мкм, а ширина — 0.15 мкм. Головка имеет конусовидную форму. Между головкой и основной частью заметна светлая бороздка. На поперечных срезах эти трихоцисты имеют форму квадрата. Возможные зачатки трихоцист находятся вблизи дериватов (пузырьков) аппарата Гольджи (рис. 1, *б*). Рядом с клеткой обнаруживаются выстреленные трихоцисты в виде более или менее тонких нитей

длиной до 12 мкм (рис. 1, *в*). На этих нитях заметны тонкие полоски, расстояние между которыми составляет 13 нм. Исчерченность нитей обнаружена также и на высушенных препаратах (рис. 1, *г*).

В отличие от предыдущего вида у *Colpodella* sp. головка трихоцисты имеет шаровидную форму и состоит из волокнистого материала (рис. 1, *д*). На срезах основное тело трихоцисты имеет квадратную или ромбовидную форму (рис. 1, *е*). Трихоцисты концентрируются в

переднем конце клетки вблизи кинетосом жгутиков. Длина трихоцисты достигает 0.7—2.5 мкм, ширина — 0.10—0.25 мкм. Задний конец трихоцисты заужен. После выстреливания трихоцисты образуют тонкие нити с поперечной исчерченностью (рис. 1, ж, з). Расстояние между полосками равно 12 нм. В зрелой трихоцисте не обнаружено исчерченности.

Хищный жгутиконосец *Colponema* sp. заглатывает клетки жертв целиком. Внутри цитоплазмы этого хищника обнаружены токсичности длиной 0.8—0.9 мкм и шириной в средней части 0.45 мкм (рис. 1, и). Токсичности напоминают амфору с толстой стенкой. Внутри токсичности заметны стержень, вставленный в цилиндр, а также аморфный материал, заполняющий трихоцисту. Токсичности обычно располагаются вдоль цитостомальной бороздки жгутиконосца. При выстреливании, по-видимому, цилиндр выдвигается наружу и остается прикрепленным к этой органелле (рис. 1, к, л). Толщина стенки выстреленной токсичности увеличена, а аморфное содержимое отсутствует.

Хищные прикрепленные жгутиконосцы. *Metromonas simplex* содержат узкие палочковидные стрекательные органеллы — трихоцисты — длиной 1.0—1.4 мкм и диаметром 0.08—0.12 мкм (рис. 2, а, б). Эти органеллы имеют цилиндрическую форму с закругленными концами. Трихоциста погружена в пузырек. На срезах трихоцисты заметна колесовидная структура (рис. 2, в). Последняя содержит 13 спиц или секторов. Зачатки этих экструсом обнаружены в дериватах аппарата Гольджи (рис. 2, г). Колесовидная структура на продольных срезах видна в нижней части экструсомы.

Бактериотрофные жгутиконосцы. В цитоплазме мелкого морского жгутиконосца *Goniomonas pacifica* отмечены цилиндрические экструсомы, похожие на катушку для швейных ниток (рис. 2, д). Нижняя и верхняя части экструсомы имеют небольшие углубления в центре. Иногда просматриваются канал в центре органеллы (рис. 2, е). Диаметр органеллы равен 0.35—0.40 мкм, а высота — 0.25—0.30 мкм. Рядом с органеллой асимметрично располагается аморфный материал. Зачатки этих экструсом обнаружены в дериватах аппарата Гольджи (рис. 2, ж). На поперечных срезах заметно отслоение участков экструсомы в ее центре (рис. 2, з). Подобные стрекательные органеллы относят к типу эжекисом.

Амебоидные бактериотрофные жгутиконосцы тауматоноады *Thaumatomonas zhukovi*, *Th. coloniensis* и *Allas diplophysa* относятся к группе тауматоноад. Первые два вида являются пресноводными, а третий — морским. Кортикальный слой цитоплазмы этих протистов содержит мелкие овальные стрекательные органеллы, называемые кинетоцистами (Bardele, 1972; Карпов, Жуков, 1987; Карпов, 1993) (рис. 2, и—м; 3, а—в). Внутри них располагаются цилиндрические структуры, которые, вероятно, участвуют в трансформации органеллы при выстреливании. На продольных срезах внутри цилиндра заметен цилиндр меньшего диаметра (рис. 2, и, л). Эти цилиндры также видны и на поперечных срезах (рис. 2, к, м; 3, в). К кинетоцисте примыкает аморфный материал (рис. 2, к; 3, в). Диаметр пузырька, окружающего эти кинетоцисты, в 2—3 раза превышает таковой самой органеллы. Длина кинетоцист у перечисленных видов равна 0.34—0.40 мкм, ширина — 0.20—0.25 мкм.

В цитоплазме других амебоидных пресноводных жгутиконосцев — церкомонад *Allantion tachyploon* — находятся кинетоцисты сходного с тауматоноадами типа (кинетоцисты). В центральной части такой экструсомы ле-

жат два цилиндра (рис. 3, г, д). Длина кинетосомы составляет 0.5—0.6 мкм, а ширина — 0.3 мкм, реже больше.

Экскаватные пресноводные жгутиконосцы *Reclinomonas americana* являются протистами-фильтраторами. Внутри так называемой губы (цитоплазматического выроста), воспринимающей пищевые частицы (бактерии), близко к поверхности лежат шаровидные дискоболоцисты. Внутри этой органеллы заметны сектор темного материала и небольшое центральное пятно (рис. 3, е). Колесовидная структура видна внутри органеллы на поперечных срезах (рис. 3, ж). Диаметр дискоболоцисты равен 0.18—0.24 мкм.

Передний конец тела ползающего бактериотрофного и пресноводного жгутиконосца *Ancyromonas sigmoides* содержат отдельные и собранные в группы кинетоцисты. Кинетоциста длиной 0.10—0.15 мкм находится в пузырьке, который выдается над поверхностью клетки (рис. 3, з). Внутреннюю структуру этой органеллы установить не удалось. После выстреливания данная кинетоциста прикрепляется к бактерии (рис. 3, и).

Пресноводный жгутиконосец *Spumella oblique* является представителем группы бесцветных хризомонад. Трихоцисты длиной 1.8—2.5 мкм в виде прямых вытянутых призм одной толщины (0.15 мкм) отмечены как в ядре, так и в цитоплазме (рис. 3, к—м). На поперечных срезах трихоциста имеет квадратное сечение, а на косых срезах выглядит в виде ромба (рис. 3, м).

## Обсуждение

В результате проведенного исследования получены данные о морфологии экструсом жгутиконосцев, которые ранее не были изучены.

Обнаруженные экструсомы на основании их морфологии отнесены к 4 типам строения. Самыми простыми по форме оказались палочковидные (призматические) трихоцисты *Spumella oblique*, которые не имеют головки, а концы этой структуры не закруглены. Для некоторых хризомонад характерны другие экструсомы — дискоболоцисты и осмиофильные тела. Оба типа экструсом имеют шаровидную или овальную форму (Hausmann, 1978). Среди хризомонад у *Spumella elongata* известны сходные призматические трихоцисты (Belcher, Swale, 1976). Они также обнаружены у амеб *Vexillifera armata* (Page, 1979) и церкомонад *Cercomonas plasmodialis* (Мыльников и др., 2000). Уникальным является в данном случае нахождение этих трихоцист в ядре. Роль таких органелл пока неясна.

Трихоцисты колподеллид имеют более сложное строение, так как несут головку. Трихоцисты исследованного штамма *Colpodella* sp. соответствуют трихоцистам *Colpodella pontica*, *C. perforans*, *C. edax* и *C. tetrahymenae* (Brugerolle, Mignot, 1979; Мыльников и др., 1998; Мыльников, 2000; Brugerolle, 2002; Cavalier-Smith, Chao, 2004), причем у *C. edax* выстреленные нити экструсом имеют поперечную исчерченность с периодом 15 нм, что близко к размерам таких нитей у выстреленных трихоцист у *C. pontica* и некоторых динофлагеллят (Hausmann, 1978; Мыльников, 2000). Все эти трихоцисты имеют призматическую форму с равными сторонами. В то же время строение головки трихоцисты *Colpodella unguis* указывает на сходство по форме и строению с трихоцистами большинства динофлагеллят (Hausmann, 1978). Похожие органеллы известны также у некоторых инфузорий (Hausmann, 1978; Haacke-Bell, Hohenberger-Bregger, 1990).

Иное строение имеют цилиндрические трихоцисты хищного *Metromonas simplex*, которые содержат колесовидную структуру с 13 спицами. Такая структура с 15 спицами известна только у хищного морского жгутиконосца *Metopion fluens* (Мыльников и др., 1999), причем экструсомы этих двух видов имеют одинаковые размеры и близкое число спиц. Между тем пока не предполагаются родственные связи таких протистов. У *M. fluens* показан момент выстреливания такой органеллы, которая не изменяет своих размеров. Можно предположить сходную трансформацию этой органеллы у *M. simplex*. Как видно, после выстреливания такие трихоцисты не распадаются на нити, как у коллоделлид. Сходных размера и формы трихоцисты (но без колесовидной структуры) известны у хищных морских жгутиконосцев неопределенного систематического положения *Commatum cryoporinum* и представителей родов *Spiroonema* и *Stereonema* (Foissner, Foissner, 1993; Thomsen, Larsen, 1993).

Дискоболоцисты экскаватного жгутиконосца *Reclinomonas americana* соответствуют известным дискоболоцистам родственного жгутиконосца *Histiona aroides* (Мыльников, 1984a). Такие экструсомы известны только у хризомонад, например у *Ochromonas tuberculatus* (Hibberd, 1970). У последнего жгутиконосца после выстреливания экструсомы образуется сетчатая трубка, несущая на одном конце диск. Нам не удалось наблюдать такие диски, но они отмечены у *H. aroides*. Стоит подчеркнуть, что в настоящее время отрицается таксономическая близость хризомонад и экскават, поэтому сходство органелл можно считать конвергенцией, так как обе группы обладают сходством в способе захвата пищевых частиц (бактерий).

Кинетоцисты и сходные с ними микротоксисцисты широко распространены среди амебонидных жгутиконосцев (Мыльников, 1988). Для этих структур характерно наличие внутри органеллы цилиндрической структуры, которая выдвигается наружу при выстреливании органеллы. У некоторых видов заметно прикрепление выстреленной кинетоцисты к бактерии, как у *Cercomonas metabolicus* (Мыльников, Мыльников, 2001). Строение и размеры кинетоцист *Thaumatomonas zhukovi* и *Th. coloniensis*, а также морского *Allas diplophysa* удивительно сходны с таковыми у ранее исследованных *Thaumatomonas lauterborni* и *Th. seravini*, что объясняется близкородственными связями этих организмов (Карпов, Жуков, 1987; Карпов, 1993). Другой амебонидный жгутиконосец *Allantion tachyploon*, положение которого среди церкомонад пока точно не определено, несет кинетоцисты, известные среди гетеромитид (*Heteromita reniformis*), входящих в группу церкомонад (Мыльников 1984b), а также у *Discocelis saleuta* (Vørs, 1988). Кинетоцисты похожего размера известны у солнечников, например у *Clathrulina elegans* (Bardele, 1972). Предполагается их участие в иммобилизации бактерий, которые служат для них пищей. Более определенным является функция кинетоцист у пресноводного штамма *Ancyromonas sigmoides*. Прикрепление выстреленной кинетоцисты к бактерии в данном случае доказано. Ранее у морского штамма этого же вида обнаружены такие же кинетоцисты, что указывает на близкородственные связи этих двух штаммов из мест обитания с различающейся соленостью (Мыльников, 1990).

Токсисцисты хищного жгутиконосца *Colponema* sp. имеют такое же строение и такие же размеры, как и у родственного ему *Colponema loxodes* (Mingnot, Brugerolle, 1975). Подобные экструсомы обнаружены у инфузорий из рода *Litonotus* (Hausmann, 1978). Предполагается, что ток-

сисцисты участвуют в иммобилизации жертвы и поэтому локализованы в цитостомальной бороздке, где происходит захват пищевых частиц.

Известно, что представители рода *Goniomonas* относятся к бесцветным криптомонадам. Эжектисомы этих видов, как и *Goniomonas pacifica*, имеют такую же форму, как и у *Goniomonas truncata* и других криптомонад (Kuggens, Lee, 1991). Единственным отличием является наличие только малых эжектисом у *G. pacifica*, тогда как для большинства криптомонад известны также и большие эжектисомы. Образование эжектисом в дериватах аппарата Гольджи соответствует данным по известным криптомонадам (Hausmann, 1978). Эжектисомы двух размерных типов известны также у хищных жгутиконосцев катаблефарид (Мыльников, 1992).

Как видно, исследованные экструсомы относятся к четырем морфологическим типам. Наиболее разнообразными оказываются трихоцисты, которые встречаются как в родственных, так и неродственных таксономических группах, различаясь по наличию головки или внутренних колесовидных структур. Кроме того, у альвеолярных жгутиконосцев они имеют призматическую форму в отличие от цилиндрических у *Metromonas simplex*. Считается, что призматическая форма трихоцист соответствует их паракристаллической природе, в результате чего при выстреливании они распадаются на отдельные нити, как, например, у динофлагеллят (Hausmann, 1978). Поперечная исчерченность таких нитей сходна с таковой у динофлагеллят и исследованных нами альвеолярных коллоделлид (Мыльников, 2000).

Для некоторых экструсом показано их возникновение в дериватах аппарата Гольджи, что соответствует данным по другим видам жгутиконосцев (Hausmann, 1978; Мыльников, 1988). В то же время для большинства исследованных экструсом не показаны место их возникновения в клетке, а также возможная функция. Становится ясно, что для хищных флагеллят, нападающих на других жгутиконосцев и инфузорий, характерны крупные экструсомы — трихоцисты, для бактериотрофных амебонидных — более мелкие кинетоцисты. Возможно, это можно объяснить размером и подвижностью пищевых объектов (бактерий и жгутиконосцев) этих протистов.

Нами показано, что в цитоплазме близкородственных жгутиконосцев встречаются очень сходные экструсомы. В определенной мере наличие экструсом определенного строения в клетке жгутиконосца указывает на его систематическую принадлежность. Однако значение этого признака в систематике невелико, так как некоторые неродственные группы протистов содержат сходные экструсомы. Это относится к трихоцистам, дискоболоцистам и кинетоцистам. В то же время наличие трихоцист сходного строения указывает на родственные связи различных видов коллоделлид между собой и с динофлагеллятами. Данные о строении могут служить в некоторых случаях филогенетическими маркерами.

Наличие экструсом у множества исследованных протистов, включая гетеротрофных жгутиконосцев, свидетельствует о том, что они являются обычными компонентами их клеток.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48180 и 06-04-49288).

## Список литературы

- Карпов С. А. 1993. Ультратонкое строение бесцветного жгутиконосца *Thaumatomonas seravini*. Цитология. 35 (9) : 8—11.
- Карпов С. А., Жуков Б. Ф. 1987. Особенности ультраструктуры бесцветного жгутиконосца *Thaumatomonas lauterborni*. Цитология. 29 (10) : 1168—1171.
- Мыльников А. П. 1984а. Морфология и жизненный цикл *Histiona aroides* Pascher (Chrysophyta). Биология внутренних вод. Информ. бюл. 62 : 16—19.
- Мыльников А. П. 1984б. Особенности тонкого строения жгутиконосца *Vodomorpha reniformis*. Цитология. 26 (11) : 1308—1310.
- Мыльников А. П. 1988. Строение экструсом некоторых жгутиконосцев. Цитология. 30 (12) : 1402—1408.
- Мыльников А. П. 1990. Особенности ультраструктуры бесцветного жгутиконосца *Heteromita* sp. Цитология. 32 (6) : 567—571.
- Мыльников А. П. 1992. Строение стрекательных органелл хищного жгутиконосца *Katablepharis* sp. Биология внутренних вод. Информ. бюл. 95 : 28—33.
- Мыльников А. П. 2000. Новый хищный морской жгутиконосец *Colpodella pontica*. Зоол. журн. 79 (3) : 261—266.
- Мыльников А. П., Мыльникова З. М. 2001. Общая ультраструктура амебидного жгутиконосца *Cercomonas metabolicus* Mylnikov, 1987. Биология внутренних вод. 2 : 65—69.
- Мыльников А. П., Мыльникова З. М., Цветков А. И. 1998. Тонкое строение хищного жгутиконосца *Colpodella edax*. Биология внутренних вод. 3 : 3—11.
- Мыльников А. П., Мыльникова З. М., Цветков А. И. 1999. Ультраструктура хищного морского жгутиконосца *Metorion fluens*. Цитология. 41 (7) : 581—585.
- Мыльников А. П., Мыльникова З. М., Цветков А. И. 2000. Тонкое строение амебидного жгутиконосца *Cercomonas plasmidialis* Mylnikov. Биология внутренних вод. 4 : 29—35.
- Bardele C. F. 1972. Cell cycle, morphogenesis in the Pseudoheliozoan *Clathrulina elegans*. Z. Zellforsch. micros. Anat. 130 : 219—242.
- Belcher J. H., Swale E. M. F. 1976. *Spumella elongata* (Stokes) nov. comb., a colourless flagellate from soil. Arch. Protistenk. 118 : 215—220.
- 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 la position systématique de *Spiromonas perforans* (*Bodo perforans* Hollande 1938), flagelle parasité de *Chimonas paramaecium*: ses de relations avec les dinoflagellés et sporozoaires. Protistologica. 15 : 183—196.
- Cavalier-Smith T., Chao E. E. 2004. Protalveolate phylogeny and systematic and the origins of Sporozoa and dinoflagellates (phylum Myzozoa nom. nov.). Eur. J. Protistol. 40 : 185—212.
- Foissner I., Foissner W. 1993. Revision of the *Spiroemidae* *doflein* (Protista, Hemimastigophora), with description of two new species, *Spiroema terricola* n. sp. and *Stereonema geiseri* n. g., n. sp. J. Euk. Microbiol. 40 : 422—438.
- Haacke-Bell B., Hohenberger-Bregger R. 1990. Trichocysts of *Paramecium*: secretory organelles in search of their function. Eur. J. Protistol. 25 : 289—305.
- Hausmann K. 1978. Extrusive organelles in protists. Int. Rev. Cytol. 52 : 197—276.
- Hibberd D. J. 1970. Observation on the cytology and ultrastructure of *Ochromonas tuberculatus* s. p. nov. (Chrysophyceae), with special reference to the discobolocysts. Br. Phycol. J. 5 : 119—143.
- Kugrens P., Lee R. E. 1991. Organization of cryptomonads. In: The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford: Clarendon Press. 219—234.
- Mignot J.-P., Brugerolle G. 1975. Étude ultrastructure du flagellé phagotrophe *Colponema loxodes* Stein. Protistologica. 11 : 429—444.
- Miyake A., Harumoto T. 1996. Defensive function of trichocysts in *Paramecium* against the predatory ciliate *Monodinium balbiani*. Eur. J. Protistol. 32 : 128—133.
- Moestrup Ø., Thomsen H. A. 1980. Preparations of shadow cast whole mounts. In: Handbook of phycological methods. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 385—390.
- Page F. C. 1979. *Vexillifera armata* n. sp. (Gymnamoeba, Paramoebidae), an estuarine amoeba with distinctive surface structures and trichocyst-like bodies. Protistologica. 15 : 111—112.
- Sakaguchi M., Suzuki T., Khan M.-K. S. M., Hausmann K. 2002. Food capture by kinetocysts in the heliozoan *Raphidiophrys contractilis*. Eur. J. Protistol. 37 : 453—458.
- Thomsen H. A., Larsen J. 1993. The ultrastructure of *Commatia* gen. nov. (stramenopiles incertae sedis), a genus of heterotrophic nanoplanktonic flagellates from antarctic waters. Eur. J. Protistol. 29 : 462—477.
- Vørs N. 1988. *Discocelis saleuta* gen. nov. et sp. nov. (Protista incertae sedis). Eur. J. Protistol. 23 : 297—308.

Поступила 12 II 2007

## THE STRUCTURE OF EXTRUSIVE ORGANELLES IN ALVEOLATE AND OTHER HETEROTROPHIC FLAGELLATES

A. P. Mylnikov,<sup>1</sup> A. A. Mylnikov<sup>1</sup> I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Yaroslavl'skaya oblast'; e-mail: mylnikov@ibiw.yaroslavl.ru

The structure of ejective organelles (extrusomes) in 12 species of heterotrophic flagellates belonging to 8 taxonomic groups is considered. Trichocysts of various structures have been found in colpodellids, *Spumella* and *Metromonas*. Kinetocysts of amoeboid flagellates, thaumatomonads, contain a cylindrical element. These kinetocysts are attached to bacteria after discharge. When being discharged, trichocysts of colpodellids produce filaments which have transversal striation. Discobolocysts have been found in excavate flagellate *Reclinomonas*, and ejectisomes — in *Gonimomonas*. Toxicysts have been marked in carnivorous alveolate flagellate *Colponema*. The most of studied extrusomes lie inside the cytoplasm, while extrusomes in chrysomonad *Spumella* are also found inside the nucleus. Trichocysts of colpodellids and *Metromonas* as well as ejectisomes of *Gonimomonas* are located near the branches of Golgi apparatus. The comparison of the data obtained confirms the hypothesis about the correlation of taxonomic position of flagellates and the structure of their extrusomes that allows in some cases using these features as phylogenetic markers.

Key words; extrusomes, kinetosomes, trichocysts, discobolocysts, ejectisomes, heterotrophic flagellates.