

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДТИПА CONOSA CAVALIER-SMITH 1998

© Л. В. Чистякова,^{1,*} О. А. Митева,² А. О. Фролов,² С. О. Скарлато³

¹ С.-Петербургский государственный университет, ² Зоологический институт РАН
и ³ Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург;

* электронный адрес: batsnwr@mail.ru

Сравнительно-морфологический анализ представителей подтипа *Conosa Cavalier-Smith 1998* показал, что архамебы и слизевики обладают выраженным сходством в строении локомоторных форм, организации покровов, ядер и жгутикового аппарата. Предложена вероятная схема формирования современного разнообразия представителей *Conosa*.

Ключевые слова: *Conosa*, Archamoebae, Mucetozoa, сравнительная морфология, биологическое разнообразие.

В современных ранжированных системах организмов эукариот в пределах Amoebozoa выделяют подтип *Conosa* (Cavalier-Smith, 1998). *Conosa* объединяет в качестве подчиненных таксонов две на первый взгляд очень разные группы организмов — Archamoebae и Mucetozoa (Cavalier-Smith, 2004; Smirnov et al., 2011). В последних вариантах безранговой макросистемы эукариот (Adl et al., 2005, 2012) группировка *Conosa* специально не выделяется, однако входящие в ее состав Archamoebae и Mucetozoa помещены рядом, что указывает на их филогенетическую близость. Авторы настоящей работы полагают, что целесообразность выделения подтипа *Conosa* сохраняется.

К архамебам относят амитохондриальные анаэробные или микроаэробные амебоидные организмы, обладающие жгутиками с непарными кинетосомами, реже полностью лишенные жгутикового аппарата. Большинство архамеб обитает в прибрежных илах постоянных водоемов, часть приспособилась к обитанию в кишечнике различных беспозвоночных и позвоночных животных. К Mucetozoa, или слизевикам, относят аэробных, свободноживущих, гетеротрофных жгутиконосцев, способных формировать амебоидные плазмодии и плодовые тела. Жгутиконосцы имеют 2 жгутика, реже 1, с парными кинетосомами и митохондрии с трубчатыми кристами. Концепция *Conosa* сформировалась под влиянием новейших данных молекулярно-филогенетической систематики (Silberman et al., 1999; Milyutina et al., 2001; Baptiste et al., 2002; Cavalier-Smith, 2004; Song et al., 2005; Pawlowsky, Burki, 2009; Shadwick et al., 2009; Fiore-Donno et al., 2010; Smirnov et al., 2011).

В качестве синапоморфий, поддерживающих объединение Archamoebae и Mucetozoa, рассматривается наличие у их представителей конуса микротрубочек, отходящего от основания кинетосом жгутиков, а также по крайней мере одного корешка, отходящего от латеральной поверхности кинетосомы и представляющего собой ленту плотно упакованных микротрубочек. Однако сравни-

тельно-морфологический анализ представителей подтипа *Conosa* фактически не проводился, и гомологичность морфологических структур, рассматриваемых в качестве синапоморфий обеих групп, до сих пор не подтверждена. Эта ситуация в значительной степени отражает общие проблемы современной систематики, когда выделение макротаксонов эукариот основано в первую очередь на анализе молекулярно-филогенетических данных, и лишь в ряде случаев удается выявить признаки, определяющие сходство между представителями того или иного макротаксона на морфологическом уровне (Spiegel, Feldman, 1988; Edgcomb et al., 2002; Nikolaev et al., 2006; Pawlowsky, Burki, 2009). В то же время очевидно, что обсуждение филогенетических связей и возможных направлений эволюции крупных группировок эукариот невозможно без выявления морфологических синапоморфий. Таким образом, одним из приоритетных направлений современной биологической систематики следует считать использование комплексного анализа, включающего в себя как молекулярно-филогенетическую, так и сравнительно-морфологическую компоненты.

Первоначально подтип *Conosa* включал в себя две крупные группы эукариотных микроорганизмов (в ранге инфраотрядов *sensu Cavalier-Smith, 2004*) — Archamoebae и Mucetozoa. Представители двух родов *Phalansterium* и *Multicilia*, по данным молекулярно-филогенетического анализа, рассматривались в составе подтипа в качестве таксонов *insertae sedis*. В последние годы база молекулярно-биологических данных постоянно увеличивается, в частности, в связи с расширением числа организмов, для которых секвенированы те или иные последовательности ДНК. Следствием этого являются частые и порой существенные изменения представлений о составе и структуре крупных таксонов эукариот. Так, с базальной частью клады, объединяющей представителей *Conosa*, оказались связаны наряду с *Phalansterium* и *Multicilia* роды *Filamoeba*, *Flamella*, *Acramoeba* и *Arachnula* (Smirnov et al., 2005;

Nicolaev et al., 2006; Tekle et al., 2008; Shadwick et al., 2009). В то же время протостелиевые слизевики по результатам анализа гена 18S рРНК распались на несколько независимых групп, довольно далеко отстоящих друг от друга на филогенетическом дереве эукариот, причем часть из них оказалась за рамками *Conosa* (Shadwick et al., 2009). Значительные изменения, по-видимому, грядут в системе *Archamoebae*. После включения в филогенетический анализ ряда aberrantных представителей группы, в частности *Endolimax*, *Rhizomastix* и *Iodamoeba*, стало очевидно, что прежняя система архамеб нуждается в радикальной ревизии (Cavalier-Smith et al., 2004; Shadwick et al., 2009; Fiore-Donno et al., 2010; Stensvold et al., 2012; Ptáčková et al., 2013). Очевидно, что подобные трансформации будут происходить и в дальнейшем, однако они вряд ли способны затронуть ядро группировки *Conosa sensu Cavalier-Smith 2004 — Archamoebae + Mycetozoa*.

В настоящей работе мы попытаемся суммировать и проанализировать все доступные нам данные о строении клеток различных представителей миксомицетов и архамеб и аргументировать морфологическую составляющую концепции подтипа *Conosa*. Мы полагаем, что сравнительный анализ *Archamoebae* и *Mycetozoa* позволит выявить морфологические синапоморфии для подчиненных таксонов, определить филогенетические связи между представителями этих двух групп, а также вероятные пути формирования морфологического разнообразия *Conosa*. В предложенную базовую схему в дальнейшем могут быть включены и представители других таксонов, которые, к примеру, окажутся в составе группы по результатам молекулярно-биологических исследований, однако не будут иметь очевидного сходства с какими-либо ее представителями.

Общая морфология представителей подтипа *Conosa*

Для большинства представителей *Conosa* характерно наличие жизненного цикла, включающего в себя несколько стадий, существенно различающихся по своему строению (см. таблицу) (Новожилов, Гудков, 2000; Фролов, 2011). Для сравнительного анализа мы будем использовать в первую очередь данные по строению жгутиковых стадий представителей *Conosa*, т. е. жгутиконосцев

и амебофлагеллят, как наиболее богатых морфологическими признаками и присутствующих в жизненных циклах большинства представителей группы (рис. 1).

Жгутиковые клетки большинства слизевиков всех миксогастриевых и ряда протостелид по своему строению более всего соответствуют «типичным» жгутиконосцам, способным активно плавать в толще воды или скользить по субстрату (Новожилов, Гудков, 2000). Они обладают относительно ригидной формой тела, передний конец клеток обычно заострен, от него отходят два жгутика (Spiegel et al., 1986). Один жгутик направлен вперед и служит для локомоции, другой обычно значительно короче и направлен назад. На заднем конце клеток жгутиконосцев часто формируются широкие гиалиновые псевдоподии (ламеллоподии). Трансформация жгутиковой клетки в амебоидную и наоборот обычно индуцируется изменением влажности окружающей среды (Spiegel, 1982).

У обладающих жгутиком архамеб — мастигамебид и некоторых протостелиевых слизевиков (*Mastigamoebidae*, *Planoprotostelium* и *Semimorula*) — имеется единственный жгутик, направленный вперед по направлению их движения (Spiegel, 1982; Spiegel et al., 1986; Haskins, McGuinness, 1988; Walker et al., 2001). Эти протисты, как правило, утрачивают способность к направленной локомоции в толще воды и перемещаются в основном, скользя по субстрату. Они часто формируют гиалиновые псевдоподии, которые используются преимущественно для захвата пищевых частиц (Spiegel et al., 1986; Walker et al., 2001). Гиалиновые псевдоподии могут иметь различную форму, при этом для протостелид более характерны длинные тонкие пальцевидные псевдоподии, или филоподии, в то время как для мастигамебид — более короткие конические или широкие уплощенные псевдоподии (Haskins et al., 1982; Spiegel, 1982; Walker et al., 2001). Исключение, по-видимому, представляет *Mastigamoeba aspera*, которая способна формировать тонкие псевдоподии, весьма сходные с таковыми протостелид (Чистякова и др., 2012).

Представители рода *Pelomyxa* способны только к амебоидному движению, при этом они обладают многочисленными короткими и, как правило, неподвижными жгутиками. При локомоции их клетки формируют широкую ведущую псевдоподию, на заднем конце часто образуется урод — специализированная зона, несущая боль-

Основные стадии жизненного цикла представителей подтипа *Conosa*

Представители <i>Conosa</i>	Амебы	Амебофлагелляты	Жгутиконосцы	Плазмодий	Покоящиеся стадии (цисты или споры)
<i>Mycetozoa</i>					
Protostelida	+	+/-	+/-	+/-	+
Dictyostelida	+	-	-	Псевдоплазмодий	+
Mycogastrea	+	-	+	+	+
<i>Archamoebae</i>					
<i>Pelomyxidae</i>	-	+	-	-	+/-
<i>Mastigamoebidae</i>	+/-	+	-	+/-	+/-
<i>Entamoebidae</i>	+	-	-	-	+
<i>Rhizomastixidae</i>	-	+	-	-	+

Примечание. +/- — встречается у некоторых представителей.

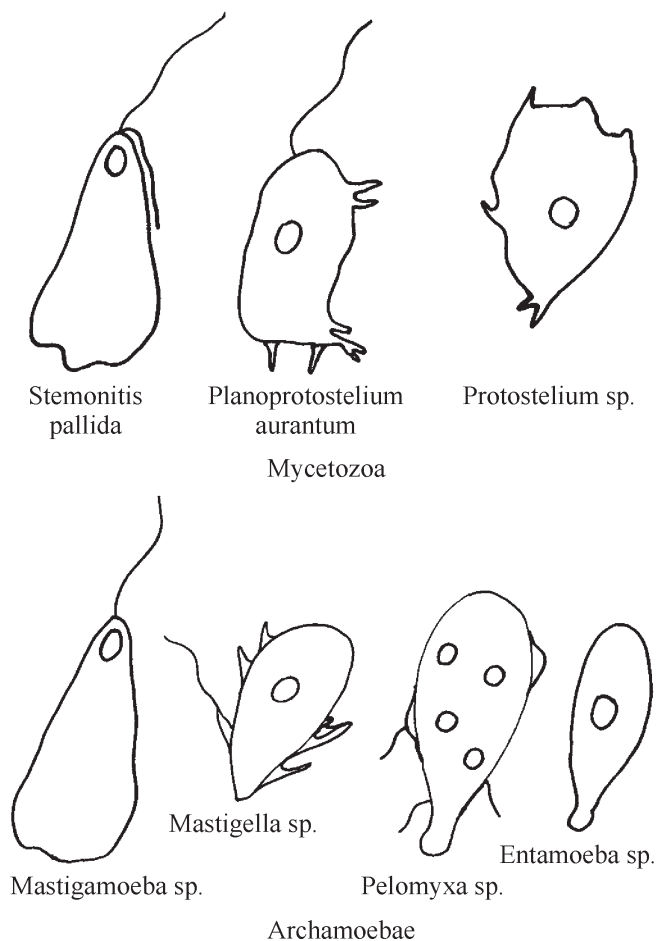


Рис. 1. Общая морфология Conosa.

В верхнем ряду представлены локомоторные формы, наиболее характерные для Mycetozoa; в нижнем ряду — локомоторные формы для Archamoebae.

шое количество гиалиновых вилли, в которой осуществляется захват пищевых частиц. Кроме того, для некоторых видов пеломикс характерно образование конических или коротких пальцевидных гиалиновых латеральных, реже фронтальных псевдоподий (Frolov et al., 2004, 2005, 2006; Фролов и др., 2005, 2010; Чистякова и др., 2010). Жгутики пеломикс могут располагаться на любом участке клеточной поверхности, за исключением зоны ведущей псевдоподии, их максимальное количество обнаруживается обычно в зоне уроида. Примечательно, что многожгутиковые клетки часто встречаются также и у протостелиевых, при этом дублируются либо пары жгутиков (*Protosporangium*), либо, если задний жгутик отсутствует, — одиночные жгутики (*Planoprotostelium*) (Spiegel, 1982; Spiegel et al., 1986). Часто дополнительные жгутики могут располагаться на концах небольших гиалиновых псевдоподий.

Наконец, как среди Mycetozoa (Protostelidae и Dictyostelidae), так и среди Archamoebae (Entamoebidae, *Endolimax* и *Iodamoeba*), имеются группы, представители которых полностью утратили жгутики (Фролов, 2011). Интересно, что большинство из этих протистов имеют очень сходную форму клеток при локомоции. Обычно они образуют широкую ведущую псевдоподию и оформленный уроид (часто бульбовидный) на заднем конце клетки.

Разнообразие покровов у представителей Conosa

У представителей подтипа Conosa выявлено несколько типов организации покровов клетки (рис. 2). У подавляющего большинства слизевиков и значительной части архамеб, например у *Pelomyxa stagnalis* и *P. binucleata*, оформленный гликокаликс не выявляется или в связи с плазматической мембраной обнаруживается лишь слой аморфного материала толщиной 5—10 нм (рис. 2, 1) (Ishigami, 1977; Chavez et al., 1986; Walker et al., 2001; Dykova et al., 2007). Для миксомицета *Ceratiomyxa fruticulosa*, и архамеб *P. palustris*, *P. gruberi* и *Mastigella nitens* характерен гликокаликс, образованный многочисленными филаментами, ориентированными перпендикулярно поверхности клетки (рис. 2, 2) (Nelson, Scheetz, 1975; Frolov et al., 2006; Фролов и др., 2007; Фролов, 2011).

У архамеб *P. flava* и *Mastigamoeba aspera* покровы клетки сформированы толстым слоем аморфного матрикса, в который погружены филаменты, лежащие параллельно плазматической мембране (рис. 2, 3) (Фролов и др., 2010; Чистякова и др., 2012). Гликокаликс, подобный гликокаликсу голых лобозных амеб, обнаружен у слизевика *Clastostelium recurvatum*, а также архамеб *P. corona* и *P. prima* (рис. 2, 4) (Spiegel, Feldman, 1988; Frolov et al., 2004; Фролов и др., 2005).

На поверхности жгутиковых клеток миксомицета *Ceratiomyxella tahitiensis*, а также архамебы *Mastigina trichophora* обнаружены чешуйки (рис. 2, 5) (Furtado, Olive, 1972; Фролов, 2011). Наибольшей сложности достигают покровы у *M. trichophora*. У этого представителя архамеб в аморфный гликокаликс погружены основания плотно упакованных стакановидных чешуек, ладьевидных в поперечном сечении. Внутри этих чешуек берут начало

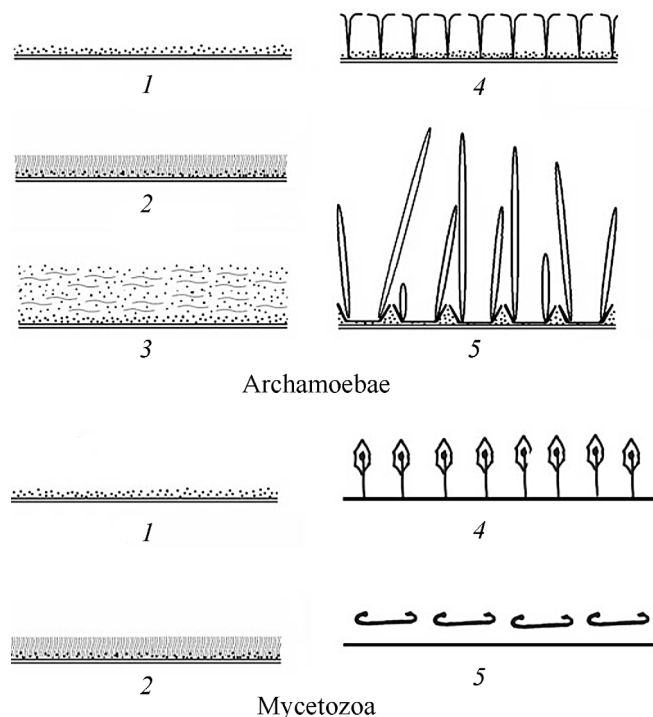


Рис. 2. Строение покровов представителей Conosa.

1 — аморфный гликокаликс, 2 и 3 — филаментозный гликокаликс, 4 — гликоцили, 5 — чешуйки.

длинные (до 10 мкм) полые спикулы, располагающиеся перпендикулярно поверхности клетки (Фролов, 2011).

Таким образом, можно выделить пять различных типов надмембранных структур, встречающихся у различных представителей группы *Conosa*: аморфный, два типа филаментозного гликокаликса с различной ориентацией филаментов, гликостили и чешуйки. Интересно отметить, что, по современным данным, наибольшее разнообразие в строении гликокаликса наблюдается в пределах рода *Pelomyxa* — организмов, которые используют исключительно амебидный способ локомоции. Правда, сведения об организации покровов жгутиковых стадий различных миксомицет (а тем более амебидных форм этих протистов) крайне скудны, поскольку представители данной группы исследованы на электронно-микроскопическом уровне недостаточно. В связи с этим интересно отметить, что у *Clastostelium recurvatum* обнаружены различия в организации покровов жгутиковой (чешуйки) и амебидной (филаментозный гликокаликс) форм (Spiegel, Feldman, 1988).

Строение цитоплазмы и ядерного аппарата представителей *Conosa*

Для амебидных стадий большинства представителей *Conosa* — как слизевиков, так и архамеб — характерно формирование кортикальной зоны гиалоплазмы, пронизанной множеством разноориентированных филаментов (Hung, Olive, 1972; Spiegel, 1982; Frolov et al., 2004, 2006, и др.). Граница между экто- и эндоплазмой может быть структурирована за счет плотных пучков микрофиламентов или скопления каналов эндоплазматического ретикулума (ЭПР), как например у некоторых представителей рода *Pelomyxa* (Frolov et al., 2004, 2005). В ряде случаев пучки микрофиламентов обнаруживаются лежащими вдоль продольной оси филозных псевдоподий миксомицет, а также уродных вилли архамеб (Hung, Olive, 1972; Spiegel et al., 1986; Серавин, Гудков, 1987; Frolov et al., 2004).

В клетках многих миксомицет и архамеб часто обнаруживаются липидные капли и зерна гликогена (Новожилов, Гудков, 2000; Фролов, 2011). Иногда липиды бывают окрашены в желтый или оранжевый цвет, как например у *Planoprotostelium aurantum* и *Pelomyxa flava* (Spiegel, 1982; Spiegel et al., 1985; Фролов и др., 2010). В ряде случаев на определенных стадиях жизненного цикла наблюдается значительное накопление в клетках запасных питательных веществ — преимущественно липидов у плазмодиев миксомицет и гликогена у архамеб, в первую очередь у многоядерных стадий видов рода *Pelomyxa* (Spiegel, 1990; Фролов, 2011).

Цитоплазма многих представителей группы *Conosa* часто содержит большое количество вакуолей разного диаметра. Наибольшая вакуолизация цитоплазмы наблюдается при формировании плазмодиев миксомицет (например, у *Stemonitis virginianensis* и *Ceratiomyxa fruticulosa*), а также у крупных представителей рода *Pelomyxa* (Scheetz, 1972; Mims, 1973; Фролов, 2011). У пеломикс гипертрофированное развитие системы каналов ЭПР приводит к формированию так называемой системы структурных вакуолей, которая придает цитоплазме характерный «вспененный» вид (Andresen et al., 1968; Гудков, Серавин, 1991; Фролов и др., 2005; Чистякова и др., 2010). Кроме того, каналы ЭПР у некоторых видов рода *Pelomyxa* окру-

жают гликогеновые тела или формируют дополнительные структуры ядерной оболочки (Frolov et al., 2004, 2005; Чистякова и др., 2010). Предположительно система структурных вакуолей может выполнять у пеломикс функцию сократительной вакуоли (Гудков, Серавин, 1993). У миксомицет четко выраженный комплекс сократительной вакуоли обнаруживается в задней части клетки, при наличии уроида — в непосредственной близости от него (см., например: Spiegel, Feldman, 1988; Michel et al., 2003).

В цитоплазме слизевиков обнаруживаются многочисленные митохондрии и диктиосомы аппарата Гольджи. Митохондрии с везикулярными или тубулярными кристами, их характерной особенностью является наличие в матриксе электронно-плотной «сердцевины» (Новожилов, Гудков, 2000). У жгутиконосцев миксогастриевых и некоторых протостелид митохондрия и диктиосома входят в состав кариомастигонты, располагаясь внутри конуса микротрубочек, который связывает кинетосому и ядро. Нужно отметить, что связь диктиосомы с ядром сохраняется и у амебидных безжгутиковых клеток слизевиков, что было показано, например, для *Planoprotostelium aurantum* и *Clastostelium recurvatum* (Spiegel, 1982; Spiegel, Feldman, 1988).

Все представители Archamoebae — анаэробные протисты, что отражается на их структурной организации. У архамеб отсутствуют митохондрии, пероксисомы и оформленные диктиосомы аппарата Гольджи (Brugerolle, 1982; Chavez et al., 1986; Серавин, 1992; Simpson et al., 1997; Гудков и др., 2004; Walker et al., 2001). У многих свободноживущих представителей этой группы обнаружены бактериальные симбионты, преимущественно метаногены (van Bruggen et al., 1985, 1988; Walker et al., 2001; Frolov et al., 2004, 2005, 2006; Чистякова и др., 2012). Явление эндоцитобиоза наиболее выражено у представителей рода *Pelomyxa*, в клетках которых в ряде случаев обнаруживается до трех различных видов симбиотических бактерий.

Жгутиковые клетки как миксомицет, так и архамеб, как правило, одноядерные, хотя у некоторых протостелиевых (например, *Planoprotostelium* и *Semimorula*) встречаются особи с «добавочными» ядрами (Spiegel, 1982; Haskins, McGuinness, 1988; Walker et al., 2001; Karpov et al., 2003). Исключение составляют представители архамеб из родов *Pelomyxa* и *Tricholimax* (Фролов, 2011). У некоторых видов пеломикс количество ядер в клетках может достигать нескольких десятков и даже сотен, при этом увеличение количества ядер, как правило, непосредственно связано с увеличением размеров клеток по ходу их жизненного цикла (Фролов, 2011).

Ядра большинства представителей группы *Conosa* везикулярного типа с центральным компактным ядрышком (Новожилов, Гудков, 2000; Walker et al., 2001; Фролов, 2011) (рис. 3). Ядра гранулярного типа с несколькими периферическими ядрышками были обнаружены у диктиостелид, а также многих видов пеломикс (Cotter et al., 1969; Фролов, 2011). Для представителей рода *Pelomyxa* характерно значительное разнообразие в строении ядер (Фролов, 2011) (рис. 3). Ядра разных видов пеломикс различаются по организации материала ядрышек, их количеству, топологии и строению ядерной оболочки. Помимо везикулярных ядер с единственным, центральным, сферическим ядрышком (*P. prima* и *P. gruberi*) встречаются ядра с центральным ядрышком, образованным несколькими переплетающимися фрагментами (*P. binucleata* и

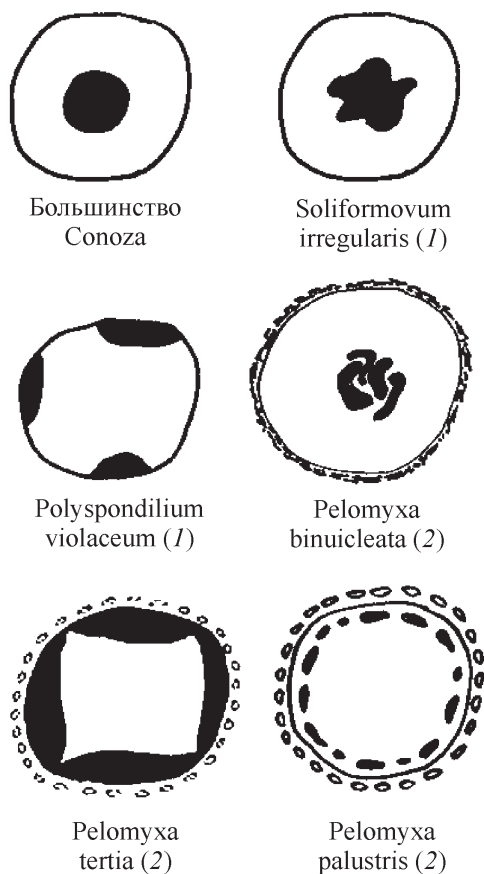


Рис. 3. Строение ядер представителей Conosa.
(1) — Mucetozoa, (2) — Archamoeba.

P. stagnalis), а также гранулярные ядра с различно структурированными периферическими ядрышками, как например у *P. flava* и *P. palustris* (Frolov et al., 2004, 2005, 2006; Фролов и др., 2005, 2010; Чистякова и др., 2010). Оболочка ядра у пеломикс часто усложняется за счет формирования на поверхности ядерной оболочки дополнительных слоев, образованных фибриллярным материалом (*P. binucleata*) или каналами ЭПР (например, у *P. palustris* и *P. stagnalis*) (Frolov et al., 2005; Фролов и др., 2007; Чистякова и др., 2010).

Основной синапоморфией представителей подтипа Conosa традиционно считается наличие в их клетках кариомастигонтов — морфологически выраженной связи между кинетосомой жгутика и ядром (Brugerolle, 1982; Walker et al., 2001; Karpov et al., 2003). При этом связующим звеном между обеими органеллами служат микротрубочки так называемого ядерного конуса (Ishigami, 1977; Karpov et al., 2003; Michel et al., 2003). У жгутиконосцев всегда образуется один кариомастигонт, даже если в клетке имеется несколько ядер и формируются дополнительные жгутики. Только у архамебы *Tricholimach hylae* обнаруживаются от 1 до 8 ядер, с каждым из которых ассоциирована отдельная кинетосома (Brugerolle, 1982). Однако и в этом случае жгутик на переднем полюсе клетки формирует только один из кариомастигонтов, микротрубочковые производные, связанные с остальными кинетосомами, сильно редуцированы. Интересно отметить, что в связи с ядрами *Pelomyxa prima* и *P. gruberi* обнаруживаются многочисленные разноориентированные микротрубочки и их пучки (Фролов и др., 2005; Fro-

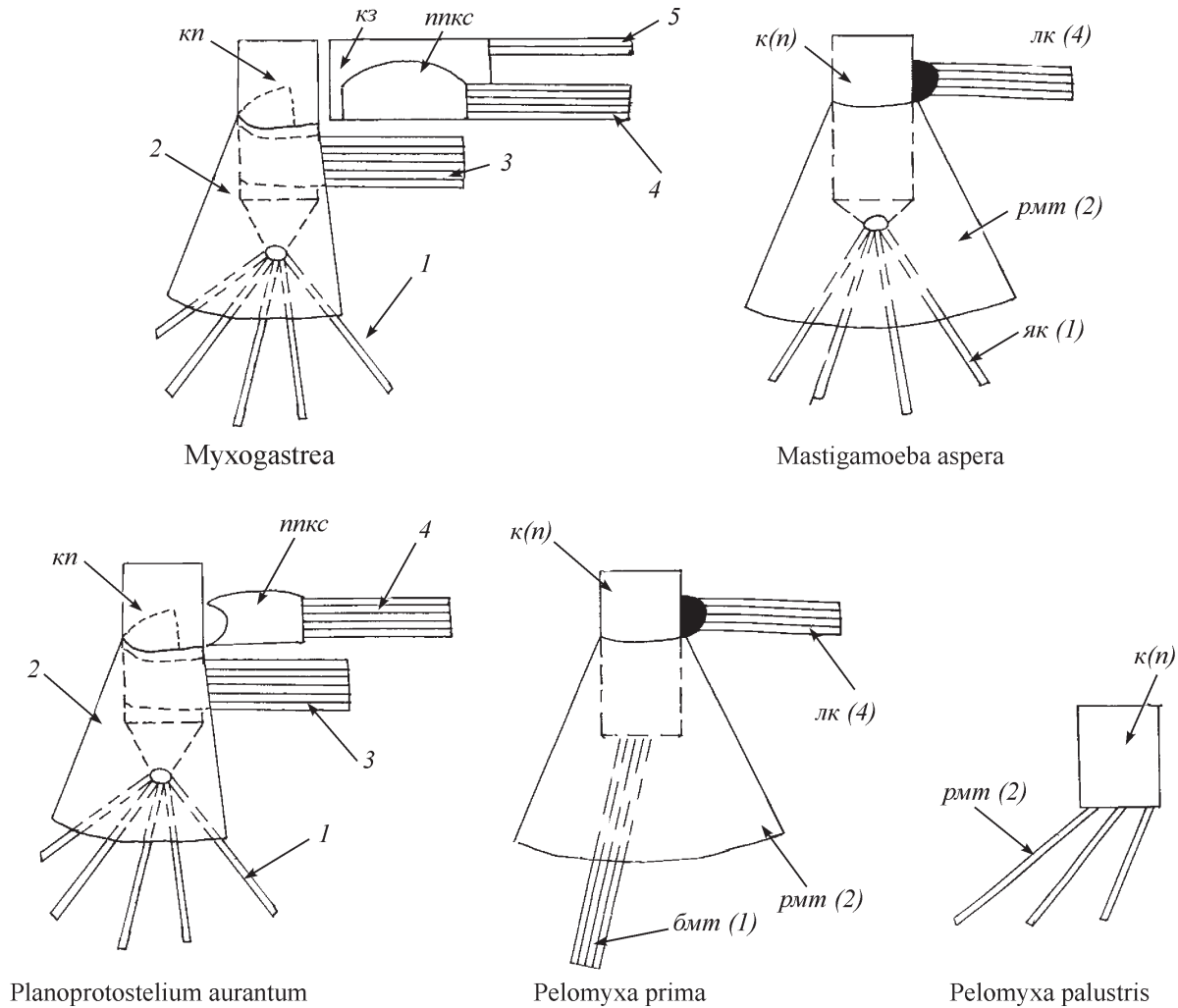
lov et al., 2006). Предположительно они являются производными кинетосом жгутиков, однако достоверные доказательства существования кариомастигонта у этих пеломикс пока отсутствуют.

Связь кинетосомы с ядром сохраняется у слизевиков при трансформации жгутиконосцев в амебоидную форму, при этом комплекс ядро—кинетосома перемещается в глубь клетки, что было показано, например, для *Planoprotostelium aurantium* (Spiegel, 1982). Здесь необходимо отметить, что дискретный центр организации микротрубочек (ЦОМТ) был обнаружен в непосредственной близости от ядра у протостелид, в жизненном цикле которых вообще отсутствует жгутиковая стадия, а также некоторых диктиостелиевых (Roos, 1975; Omura, Fukui, 1985; Spiegel et al., 1994). Возможно, этот ЦОМТ представляет собой рудимент кинетосомы кариомастигонта. С другой стороны, у некоторых видов, имеющих жгутики, связь кинетосомы с ядром утрачивается, кариомастигонт не формируется у ряда представителей как жгутиковых протостелид (родов *Planoprotostelium*, *Cavostelium* и *Semimorula*), так и архамеб (родов *Mastigella* и *Pelomyxa*) (Spiegel, 1981, 1982, 1991; Haskins, McGuinness, 1988; Walker et al., 2001; Фролов, 2011). В этом случае часто наблюдаются также частичная или полная утрата жгутиками локomotorной функции и последовательная редукция жгутикового аппарата.

Жгутиковый аппарат представителей Conosa

В пределах различных таксонов, входящих в состав подтипа Conosa, независимо наблюдается тенденция к редукции жгутикового аппарата, выраженная в различной степени (рис. 4). Наиболее полный набор элементов жгутикового аппарата обнаруживается у подавляющего большинства Mucetozoa. Их жгутиковые формы имеют два жгутика — один двигательный, направленный вперед, и второй короткий рекуррентный. Последний иногда плотно прилегает к поверхности клетки. При этом в месте контакта мембран формируется подобие десмосомы (*Pseudodidinium*), или же жгутик располагается в бороздке на брюшной стороне клетки (*Clastostelium recurvatum*) (Spiegel, Feldman, 1988; Michel et al., 2003). В основании обоих жгутиков лежат парные кинетосомы, с которыми связано строго определенное количество микротрубочковых корешков (Wright et al., 1979, 1980).

С передней кинетосомой связаны: 1) внутренний конус микротрубочек, отходящий от отдельного ЦОМТ, связанного, как правило, с базальной частью передней кинетосомы; однако положение данного ЦОМТ может варьировать, он может быть связан фибриллярными мостиками с обеими кинетосомами (*Lycogala epidendrum*), а также с задней кинетосомой (*Arcyria cinerea*) (Karpov et al., 2003); внутренний конус непосредственно принимает участие в формировании кариомастигонта; 2) внешний, незамкнутый, конус микротрубочек, который располагается непосредственно под плазматической мембраной, придавая переднему кону клетки характерную заостренную форму; 3) лента из 5—6 микротрубочек, которая охватывает кинетосому, проходит под внешним конусом и далее тянется вдоль поверхности клетки. 2-й и 3-й корешки микротрубочек берут начало в отдельном ЦОМТ, который представляет собой комплекс коротких фибрилл, связанных с латеральной поверхностью кинетосомы.

Рис. 4. Строение жгутикового аппарата представителей *Conosa*.

Mycetozoa: *kp* — передняя кинетосома, *kz* — задняя кинетосома, 1—5 — микротрубочковые кинетосомные корешки миксомицет, *пкк* — паракинетосомная структура; Archamoebae: *к(n)* — кинетосома, *як* — конус микротрубочек, формирующий кариомастигонт у *Mastigamoeba aspera*, *рмм* — радиальные микротрубочки, *бмм* — базальные микротрубочки, *лк* — латеральный корешок. В скобках указано предполагаемое соответствие отдельных кинетосомных корешков архамеб определенным кинетосомным производным слизевиков.

С задней кинетосомой связана многослойная паракинетосомная структура, от которой отходит корешок 4 (лента из 6—7 плотно прилегающих друг к другу микротрубочек). С противоположной стороны кинетосомы отходит корешок 5, как правило, образованный двумя микротрубочками. Кроме того, в связи с базальным аппаратом жгутика, как уже было отмечено, находится ядро; между ядром и кинетосомами лежат диктиосома аппарата Гольджи и часто митохондрия.

В переходной зоне жгутика у миксогастриевых обычно обнаруживается поперечная пластинка, у большинства протостелид — переходный цилиндр (Spiegel, 1982, 1990; Новожилов, Гудков, 2000). Нужно отметить, что организация базального аппарата миксомицетов в целом очень консервативна и является одним из основных признаков, определяющих принадлежность к данной систематической группе (Spiegel, 1981, 1990, 1991; Новожилов, Гудков, 2000; Каргов et al., 2003). Варьировать у отдельных видов могут угол взаимного расположения кинетосом, угол наклона и количество микротрубочек в отдельных корешках.

У некоторых протостелид сохраняется единственный, передний, жгутик; кариомастигонт в этом случае

обычно отсутствует (Spiegel, 1982; Haskins, McGuinness, 1988). У *Semimorula* sp. в основании жгутика присутствуют обе кинетосомы с соответствующим набором микротрубочковых корешков; микротрубочки внутреннего конуса располагаются более хаотично (Haskins, McGuinness, 1988). В основании жгутика *Planoprotostelium aurantium* обнаруживается только одна передняя кинетосома, с которой связан типичный набор корешков (1—3) (Spiegel, 1982). Задняя кинетосома полностью редуцирована, сохраняются паракинетосомная структура и связанный с ней корешок 4; корешок 5 не обнаружен. Изменения затрагивают и переходную зону жгутика, в которой выявлена электронно-плотная колонка (Spiegel, 1982). Еще более выражена редукция жгутикового аппарата у *Cavostelium apophysatum*, в этом случае полностью исчезает также и корешок 1 (Spiegel, 1981, 1991). Отдельный интерес представляет организация жгутикового аппарата у *Ceratiomyxella tahitiensis* (Spiegel, 1981, 1991). Жгутиковые клетки этих слизевиков имеют два жгутика; структурная связь кинетосом с ядром отсутствует (хотя ядро всегда располагается в передней части клетки, в непосредственной близости от жгутиков), соответственно



Рис. 5. Гипотетическая схема формирования современного разнообразия представителей группы *Conosa*.

Схема составлена с учетом молекулярно-биологических данных, в первую очередь относительно форм, полностью утративших жгутики.

полностью отсутствует корешок 1. Остальные элементы базального аппарата жгутика выражены отчетливо, однако их взаимное расположение отличается от характерного для остальных *Mycetozoa*.

Вероятно, редукция жгутикового аппарата происходила независимо у различных протостелид, что подтверждается и данными молекулярно-биологических исследований. Интересно, что по результатам молекулярно-филогенетического анализа протостелиды оказываются разбитыми на несколько групп, каждая из которых включает в себя организмы как с частично редуцированным жгутиковым аппаратом, так и полностью лишенные жгутиков (Shadwick et al., 2009; Fiore-Donno et al., 2010; Lahr et al., 2011).

Для всех архамеб, в жизненном цикле которых имеется жгутиковая стадия, характерно наличие одиночных жгутиков, в основании которых располагается единственная кинетосома (Фролов, 2011). В переходной зоне жгутика обнаруживается переходный цилиндр или электронно-плотная колонка (Walker et al., 2001; Фролов, 2011). Базовый тип организации жгутикового аппарата архамеб, по-видимому, наблюдается у мастигамеб. Кинетосомы их жгутиков ассоциированы с тремя группами микротрубочек (Фролов, 2011): 1) радиальные микротрубочки, которые в несколько рядов отходят от боковой поверхности кинетосомы; как правило, они берут начало в отдельном ЦОМТ, представляющем собой муфту электронно-плотного материала, окружающего кинетосому; 2) конус микротрубочек, отходящих от основания кинетосомы и при-

легающих к поверхности ядра и таким образом формирующих кариомастигонт; 3) латеральный корешок, который представляет собой ленту из 10—20 плотно прилежащих друг к другу микротрубочек; латеральный корешок берет начало от скопления электронно-плотного материала, часто имеющего выраженную слоистую структуру и связанного с дистальной частью кинетосомы; этот корешок располагается вдоль поверхности клетки.

Анализ структурной и пространственной организации кинетосомного аппарата различных представителей *Conosa* позволяет, с нашей точки зрения, заключить, что единственный жгутик мастигамеб является гомологом переднего жгутика миксомицет. Радиальные микротрубочки мастигамеб, таким образом, соответствуют внешнему конусу микротрубочек миксомицет (корешок 2), при этом конус замыкается, вероятнее всего, вследствие редукции второй кинетосомы. Нужно отметить, что у мастигамеб, так же как и у *Mycetozoa*, имеется отдельный центр организации радиальных микротрубочек, связанный с латеральной поверхностью кинетосомы. Конус микротрубочек мастигамеб, формирующий кариомастигонт, очевидно, соответствует внутреннему конусу миксомицет. Здесь необходимо отметить, что у *Mastigamoeba aspera*, а возможно, и у *Tricholimax hylae* микротрубочки ядерного конуса отходят не от основания кинетосомы, а связаны с отдельным ЦОМТ (Чистякова и др., 2012), что также является характерной чертой миксомицет.

По аналогии, латеральный корешок мастигамеб соответствует корешку 4 миксомицет: на это указывают его

внешнее положение по отношению к радиальным микротрубочкам (корешку 2). Характер расположения микротрубочек, формирующих этот корешок, а также то, что у многих мастигамеб он обычно отходит от скопления электронно-плотного материала, имеющего слоистое строение, сходное с паракинетосомными структурами слизевиков, подтверждают это предположение (рис. 4). В связи с этим интересно отметить, что у *Tricholimax hylae* в основании ризостилия (соответствующего латеральному корешку) также присутствует многослойная структура, сходная с паракинетосомной структурой миксомицет (Brugerolle, 1982). Кроме того, у протостелид, в основании жгутика которых сохраняется единственная (передняя) кинетосома, также выявляется именно корешок 4 (Spiegel, 1982; Haskins, McGuinness, 1988).

У остальных архамеб наблюдается последовательная редукция жгутикового аппарата, вплоть до полной его утраты. При этом редукционные изменения, как и у *Mycetozoa*, по всей видимости, происходят независимо в пределах различных групп организмов. Утрата жгутиков у архамеб часто оказывается связанной с переходом к паразитизму. Представители семейства *Entamoebidae*, роды *Endolimax* и *Iodamoeba*, ведущие исключительно паразитический образ жизни, полностью лишены жгутиков.

У архамеб из рода *Mastigella* кариомастигонт не формируется, т. е. отсутствует связь жгутикового аппарата с ядром, хотя все основные кинетосомные производные сохраняются (Walker et al., 2001). У пеломикс на фоне выраженного клеточного гигантизма, сопровождающегося полимеризацией ядерного и жгутикового компарментов, жгутики полностью утрачивают двигательную функцию (Фролов, 2011). Формула аксономы у этих протистов очень часто отличается от типичной 9+2, ундулиподии, как правило, вообще неподвижны. Однако кинетосомы жгутиков различных видов пеломикс оказались в меньшей степени затронуты регрессивными изменениями. Так, в переходной зоне жгутика *P. gruberi* и *P. binucleata* присутствует переходный цилиндр, а у *P. prima* обнаружена электронно-плотная колонка (Фролов и др., 2005; Frolov et al., 2005, 2006). Оба эти элемента присутствуют в «базовой модели» кинетосом мастигамеб (Walker et al., 2001). В пределах рода *Pelomyxa* мы наблюдаем разнообразные варианты трансформации базальной зоны жгутика. Так, для *P. gruberi*, *P. prima* и *P. flava* характерны длинные кинетосомы с полным набором микротрубочковых производных, в то время как у *P. palustris*, *P. binucleata* и *P. stagnalis* с короткой кинетосомой связано лишь небольшое количество радиальных микротрубочек (Гудков, 1989; Фролов и др., 2005, 2007, 2010; Frolov et al., 2006; Чистякова и др., 2010).

Суммируя все выше изложенное, мы предлагаем следующую гипотетическую схему формирования современного разнообразия представителей группы *Conosa* (рис. 5). В пределах *Conosa* мы наблюдаем отчетливо выраженные тенденции к редукции жгутикового аппарата и формированию многоядерных стадий в жизненном цикле различных представителей группы. Виды, имеющие редуцированный жгутиковый аппарат, по всей видимости, возникали неоднократно и независимо и в настоящее время известны как среди миксомицет (различные протостелиевые, как одножгутиковые, так и полностью лишённые жгутиков), так и среди архамеб, для которых одной из основных синапоморфий является наличие жгутика, в основании которого лежит одиночная кинетосома. Не-

сколько крупных таксонов *Conosa* (*Dictyostelida* и *Entamoebidae*) представлены исключительно безжгутиковыми организмами, и их принадлежность к данной группе определяется исключительно на основании молекулярно-биологических данных. Отдельного упоминания заслуживают представители рода *Pelomyxa*. Эти организмы имеют многочисленные жгутики, которые, однако, полностью утратили свое функциональное значение. Как следствие, наблюдается дестабилизация всех компонентов жгутикового аппарата, что, в частности, проявляется в значительном разнообразии строения базальной зоны жгутика у разных видов пеломикс.

Многоядерные особи могут представлять собой дискретную стадию жизненного цикла (плазмодий), что наблюдается у подавляющего большинства миксомицет. В этом случае многоядерная (плазмодий) и одноядерная (жгутиковая) стадии отчетливо различаются по своей морфологии, при этом жгутики у многоядерной стадии полностью отсутствуют. Сходный жизненный цикл характерен и для некоторых архамеб, причем многоядерная стадия весьма сходна по строению с ретикулярными плазмодиями миксомицет (Chavez et al., 1982). Напротив, одно- и многоядерные стадии представителей рода *Pelomyxa* практически не различаются по своему строению. Увеличение количества ядер, как правило, происходит постепенно, в связи с увеличением размеров клетки, и одноядерная стадия у подавляющего большинства пеломикс существует короткий промежуток времени или же вовсе отсутствует. Важно отметить, что, по-видимому, увеличение количества ядер в клетке становится возможным в случае, когда исчезает тесная связь между ядром и жгутиковым аппаратом (Spiegel et al., 1986; Haskins, McGuinness, 1988). Единственное исключение — *Tricholimax hylae*, в клетках которых обнаруживается до 8 ядер, каждое из которых связано со своей кинетосомой; однако только одна из них формирует жгутик и полноценный набор микротрубочковых корешков, образующих кариомастигонт (Brugerolle, 1982).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 11-04-00217-а).

Список литературы

- Гудков А. В. 1989. Ультраструктура гигантской амёбы *Pelomyxa palustris*. 1. Цитоплазматические микротрубочки, центриоли и жгутики. Сравнительно-морфологический анализ организации. Цитология. 31 (3) : 371—379.
- Гудков А. В., Серавин Л. Н. 1993. Ультраструктура гигантской амёбы *Pelomyxa palustris*. III. Вакуолярная система: ее природа, организация и функциональное значение. Цитология. 33 (1) : 17—25.
- Гудков А., Чистякова Л., Серавин Л., Фролов А. 2004. Краткая история и современное состояние концепции пелобинтонов (Класс Peloflagellata). Зоол. журн. 83 (5) : 643—654.
- Новожилов Ю. К., Гудков А. В. 2000. *Mycetozoa*. Протисты. Ч. 1. (Руководство по зоологии). СПб.: Наука. 508—516.
- Серавин Л. Н. 1992. Эукариоты, лишённые важнейших клеточных органелл (жгутиков, аппарата Гольджи, митохондрий), и главная задача органеллологии. Цитология. 35 (1) : 3—33.
- Серавин Л., Гудков А., 1987. Жгутики пресноводной амёбы *Pelomyxa palustris*. Цитология. 29 (7) : 721—724.
- Фролов А. О. 2011. *Pelobiontida* (Page 1976) Griffin 1988. Протисты. Ч. 3. (Руководство по зоологии). СПб.: Наука. С. 270—307.

- Фролов А., Гудков А., Чистякова Л., Малышева М. 2005. Свето- и электронно-микроскопическое исследование *Pelomyxa prima* Gruber, 1884 (Pelobiontida). Цитология. 47 (1): 89—99.
- Фролов А. О., Чистякова Л. В., Гудков А. В., Малышева М. Н. 2010. Свето- и электронно-микроскопическое исследование *Pelomyxa flava* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). Цитология. 52 (7): 776—784.
- Фролов А. О., Чистякова Л. В., Малышева М. Н., Гудков А. В. 2007. Морфологическое исследование цист *Pelomyxa palustris*. Цитология. 49(6): 642—651.
- Чистякова Л. В., Гудков А. В., Фролов А. О. 2010. Свето- и электронно-микроскопическое исследование *Pelomyxa stagnalis* n. sp. (Peloflagellata, Pelobiontida). Цитология. 52 (4): 451—458.
- Чистякова Л. В., Митева О. А., Фролов А. О. 2012. Морфология *Mastigamoeba aspera* Schulze, 1875. Цитология. 54 (1): 58—65.
- Adl S. M., Simpson A. G. B., Farmer M. A., Andersen R. A., Anderson O. R., Barta J. R., Bowser S. S., Brugerolle G., Fensome R. A., Frederico S., James T. Y., Karpov S., Kurgens P., Krug J., Lane C. E., Lewis L. A., Lodge J., Lynn D. H., Mann D. G., McCourt R. M., Mendoza L., Moestrup Q., Mozley-Standridge S. E., Nerad T. A., Shearer C. A., Smirnov A., Spiegel F. W. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. J. Eukaryot. Microbiol. 52: 399—451.
- Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukes J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Hesse A., Hoppenrath M., Lara E., Gall L. Le., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnov A. V., Spiegel F. W. 2012. The revised classification of eukaryotes. J. Eukaryot. Microbiol. 59: 429—493.
- Andresen N., Chapman-Andresen C., Nilsson J. R. 1968. The fine structure of *Pelomyxa palustris*. Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg, Ser. chim. 36: 285—320.
- Bapteste E., Brinkmann H., Lee J. A., Moore D. V., Senesen C. W., Gordon P. 2002. The analysis of 100 genes supports the grouping of three highly divergent amoebae: *Dictyostelium*, *Entamoeba*, and *Mastigamoeba*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 99: 1414—1419.
- Brugerolle G. 1982. Caracteres ultrastructuraux d'une mastigamibe: *Mastigina hylae* (Frenzel). Protistologica. 18: 227—235.
- Cavalier-Smith T. 1998. A revised six-kingdom system of life. Biol. Rev. 73: 203—266.
- Cavalier-Smith T. 2004. Molecular phylogeny of Amoebozoa and the evolutionary significance of the unikont Phalansterium. Eur. J. Protistol. 40: 21—48.
- Chavez L. A., Balamuth W., Gong T. 1986. A light and electron microscopical study of a new, polymorphic free-living amoeba, *Phreatamoeba balamuthi* n. g., n. sp. J. Protozool. 33: 397—404.
- Cotter D. A., Miura-Santo L. Y., Hohl H. R. 1969. Ultrastructural changes during germination of *Dictyostelium discoideum* spores. J. Bacteriol. 100: 1020—1026.
- Dykova I., Lom J., Dvorakova H., Peckova H., Fiala I. 2007. Didymium-like myxogastrids (class Mycetozoa) as endocommensals of sea urchins (*Sphaerechinus granularis*). Folia Parasitol. 54: 1—12.
- Edgcomb V. P., Simpson A. G. B., Zettler L. A., Nerad T. A., Patterson D. J., Holder M. E. 2002. Pelobionts are degenerate protists: insights from molecules and morphology. Mol. Biol. Evol. 19: 978—982.
- Fiore-Donno A. M., Kamono A., Chao E. E., Fukui M., Cavalier-Smith T. 2010. Invalidation of *Hyperamoeba* by transferring its species to other genera of Myxogastria. J. Eukaryot. Microbiol. 57: 189—196.
- Frolov A., Chystjakova L., Goodkov A. 2004. A new pelobiont protist *Pelomyxa corona* sp. n. (Peloflagellata, Pelobiontida). Protistology. 3: 233—241.
- Frolov A., Chystjakova L., Goodkov A. 2005. A light- and electron-microscopical study of *Pelomyxa binucleata* (Grüber, 1884) (Peloflagellata, Pelobiontida). Protistology. 4: 57—73.
- Frolov A., Goodkov A., Chystjakova L., Skarlato S. 2006. Morphology and development of *Pelomyxa gruberi* sp. n. (Peloflagellata, Pelobiontida). Protistology. 4: 227—244.
- Furtado J. S., Olive L. S. 1972. Scale formation in a primitive Mycetozoa. Trans. Amer. Microsc. Soc. 91: 594—596.
- Haskins E. F., McGuinness M. D. 1988. Ultrastructure of the flagellar apparatus of the slime mold *Semimorula liquescens*. Mycologia. 80: 630—635.
- Hung C. Y., Olive L. S. 1972. Ultrastructure of the amoeboid cell and its vacuolar system in *Protosteliopsis fimicola*. Mycologia. 64: 1312—1327.
- Ishigami M. A. 1977. Light and electron microscopic study of the flagellate-to-ameba conversion in the myxomycete *Stemonitis pallid*. Protoplasma. 91: 31—54.
- Karpov S. A., Novozhilov Y. K., Chistiakova L. V. 2003. A comparative study of zoospore cytoskeleton in *Symphytocarpus impexus*, *Arcyria cinerea* and *Lycogala epidendrum* (Eumycetozoa). Protistology. 3: 15—29.
- Lahr D. J. G., Grant J., Nguyen T., Lin J. H., Katz L. A. 2011. Comprehensive phylogenetic reconstruction of Amoebozoa based on concatenated analyses of SSU-rDNA and actin genes. PLoS ONE 6(7): e22780. doi:10.1371/journal.pone.0022780.
- Michel R., Walochnik J., Aspöck H. 2003. *Pseudodidymium cryptomastigophorum* gen. n., sp. n., a hyperamoeba or a slime mould? A combined study on morphology and 18S rDNA sequence data. Acta Protozool. 42: 331—343.
- Milyutina I. A., Aleshin V. V., Mikrjukov K. A., Kedrova O. S., Petrov N. B. 2001. The unusually long small subunit ribosomal RNA gene found in amitochondriate amoeboid flagellate *Pelomyxa palustris*: its rRNA predicted secondary structure and phylogenetic implication. Gene. 272: 131—139.
- Mims C. W. 1973. A light and electron microscopic study of sporulation in the myxomycete *Stemonitis virginensis*. Protoplasma. 77: 35—54.
- Nelson R. K., Scheetz R. W. 1975. Swarm cell ultrastructure in *Ceratiomyxa fruticulosa*. Mycologia. 67: 733—740.
- Nikolaev S. I., Berney C., Petrov N. B., Mylnikov A. P., Fahrni J. F., Pawlowski J. 2006. Phylogenetic position of *Multicilia marina* and the evolution of Amoebozoa. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 56: 1449—1458.
- Omura F., Fukui Y. 1985. Dictyostelium MTOC: structure and linkage to the nucleus. Protoplasma. 127: 211—221.
- Pawlowski J., Burki F. 2009. Untangling the phylogeny of amoeboid protists. J. Eukaryot. Microbiol. 56: 16—25.
- Pláčková E., Kostygov A., Chistyakova L., Falteisek L., Frolov A., Patterson D., Walker G., Cepicka I. 2013. Evolution of Archamoebae: morphological and molecular evidence for pelobionts including *Rhizomastix*, *Entamoeba*, *Iodamoeba*, and *Endolimax*. Protist. 164: 380—410.
- Roos U. P. 1975. Mitosis in the cellular slime mold *Polyspondilium violaceum*. J. Cell Biol. 64: 480—491.
- Scheetz R. W. 1972. The ultrastructure of *Ceratiomyxa fruticulosa*. Mycologia. 64: 38—54.
- Shadwick L. L., Spiegel F. W., Shadwick J. D. L., Brown M. W., Silberman J. D. 2009. Eumycetozoa=Amoebozoa?: SSUrDNA phylogeny of protosteloid slime molds and its significance for the Amoebozoan supergroup. PLoS ONE 4 (8): e6754.
- Silberman J. D., Clark C. G., Diamond L. S., Sogin M. L. 1999. Phylogeny of the genera *Entamoeba* and *Endolimax* as deduced from small-subunit ribosomal RNA sequences. Mol. Biol. Evol. 16: 1740—1751.
- Simpson A. G. B., Bernard C., Fenchel T., Patterson D. J. 1997. The organization of *Mastigamoeba schizophrenia* n. sp.: more evidence of ultrastructural idiosyncrasy and simplicity in pelobiont protists. Eur. J. Protistol. 33: 87—98.
- Smirnov A. V., Chao E., Nasonova E. S., Cavalier-Smith T. 2011. A revised classification of naked lobose Amoebozoa (Amoebozoa: Lobosa). Protist. 162: 545—570.
- Smirnov A. V., Nasonova E. S., Berney C., Fahrni J., Bolivar I., Pawlowski J. 2005. Molecular phylogeny and classification of the lobose amoebae. Protist. 156: 129—142.

Song J., Xu O., Olsen R., Loomis W. F., Shaulsky G., Kuspa A., Suckgang R. 2005. Comparing the *Dictyostelium* and *Entamoeba* genomes reveals an ancient split in the *Conosa* lineage. PLoS Computat. Biol. 1 : e71.

Spiegel F. W. 1981. Phylogenetic significance of the flagellar apparatus in Protostelids (Eumycetozoa). BioSystems. 14 : 491—499.

Spiegel F. W. 1982. The ultrastructure of the trophic cells of the protostelid *Planoprotostelium aurantium*. Protoplasma. 113 : 165—177.

Spiegel F. W. 1991. A proposed phylogeny of the flagellated protostelids. BioSystems. 25 : 113—120.

Spiegel F. W., Feldman J. 1985. Obligate amoebae of the protostelids: significance for the concept of Eumycetozoa. BioSystems. 18 : 377—386.

Spiegel F. W., Feldman J. 1988. The trophic cells of *Clastostelium recurvatum*, a third member of the myxomycete-like protostelids. Mycologia. 80 : 525—535.

Spiegel F. W., Feldman J., Bennett W. E. 1986. Ultrastructure and development of the amoeboid-flagellate cells of the protostelid *Protosporangium articulatum*. Protoplasma. 132 : 115—128.

Spiegel F. W., Gecks S. C., Feldman J. F. W. 1994. Revision of the genus *Protostelium* (Eumycetozoa) I: the *Protostelium mycophaga* group and the *P. irregularis* group. J. Eukaryot. Microbiol. 41 : 511—518.

Stensvold C. R., Lebbad M., Clark C. G. 2012. Last of the human protists: the phylogeny and genetic diversity of *Iodamoeba*. Mol. Biol. Evol. 29 : 39—42.

Tekle Y. I., Grant J., Anderson O. R., Nerad T. A., Cole J. C., Patterson D. J., Katz L. A. 2008. Phylogenetic placement of diverse amoebae inferred from multigene analyses and assessment of clade stability within «Amoebozoa» upon removal of varying rate classes of SSU-rDNA. Mol. Phylogenet. Evol. 47 : 339—352.

Van Bruggen J. J. A., Stumm C. K., Zwart K. B., Vogels G. D. 1985. Endosymbiotic methanogenic bacteria of the sapropelic amoeba *Mastigella*. FEMS Microbiol. Ecol. 31 : 187—192.

Van Bruggen J. J. A., Van Rens G. L. M., Geertman E. J. M., Zwart K. B., Stumm C. K., Vogels G. D. 1988. Isolation of methanogenic endosymbiont of the sapropelic amoeba *Pelomyxa palustris* Greeff. J. Protozool. 35 : 20—23.

Walker G., Simpson A. G. B., Edgcomb V., Sogin M. L., Patterson D. J. 2001. Ultrastructural identities of *Mastigamoeba punctachora*, *Mastigamoeba simplex* and *Mastigella commutans* and assessment of hypotheses of relatedness of the pelobionts (Protista). Eur. J. Protistol. 37 : 15—25.

Wright M., Mir L., Moisand A. 1979. The structure of the flagellar apparatus of the swarm cells of *Physarum polycephalum*. Protoplasma. 100 : 231—250.

Wright M., Mir L., Moisand A. 1980. The structure of the pro-flagellar apparatus of the amoebae of *Physarum polycephalum*: relationship to the flagellar apparatus. Protoplasma. 103 : 69—81.

Поступила 5 VI 2013

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE SUBPHILUM CONOSA CAVALIER-SMITH 1998

L. V. Chistiakova,^{1,*} O. A. Miteva,² A. O. Frolov,² S. O. Skarlato³

¹ St. Petersburg State University, ²Zoological Institute RAS, and ³ Institute of Cytology RAS, St. Petersburg;
* e-mail: batsnwr@mail.ru

Comparative analysis of archamoebae and slime molds morphology revealed that these organisms have a marked similarity in organization of locomotive forms, structure of glycocalyx and also in organization of nuclear and flagellar apparatus. A possible scheme of formation of the modern diversity of *Conosa* group was proposed.

Key words: *Conosa*, Archamoebae, Mycetozoa, comparative morphology, biodiversity.