

РЕИЗОЛЯЦИЯ И ПЕРЕОПИСАНИЕ АРХАМЕБЫ *PELOMYXA PARADOXA* PENARD, 1902 (ARCHAMOEBAE, PELOBIONTIDA)

© Л. В. Чистякова,^{1,*} М. А. Бердиева,¹ А. О. Фролов,² А. В. Гудков³

¹ С.-Петербургский государственный университет, ² Зоологический институт РАН и

³ Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург;

* электронный адрес: batsnwr@mail.ru

На светооптическом и электронно-микроскопическом уровнях изучено строение архамебы *Pelomyxa paradoxa* Penard, 1902 — организма, впервые реизолированного из природы с момента его первоописания. При движении пеломиксы имеют сигаровидную форму тела, по бокам которого формируются конические или пальцевидные гиалиновые псевдоподии. На заднем конце клетки расположен массивный бульбовидный уроид, покрытый длинными гиалиновыми вилли. Плазмалемма клеток *P. paradoxa* несет на своей поверхности тонкий слой аморфного гликокаликса. Цитоплазма пеломикс заполнена многочисленными так называемыми структурными и пищеварительными вакуолями различного размера. У *P. paradoxa* присутствуют два вида облигатных прокариотных эндоцитобионтов, лежащие в индивидуальных симбионтофорных вакуолях. В жизненном цикле *P. paradoxa* преобладает одноядерная стадия. Количество ядер у многоядерных форм обычно не более 12. Кнаружи от ядерной оболочки лежит мултиламеллярный слой толщиной 250—300 нм, «поверх» которого располагается слой из многочисленных мелких везикул, заполненных электронно-плотным содержимым. Материал ядрышка представлен в виде нескольких крупных образований неправильной формы, которые располагаются ближе к периферии и занимают значительную часть внутреннего содержимого ядра. Внутри ядрышка, а иногда и непосредственно в нуклеоплазме обнаруживаются небольшие округлые тельца, образованные плотно упакованными и равномерно переплетающимися друг с другом электронно-плотными фибриллами. Относительно многочисленные нефункционирующие жгутики расположены преимущественно в задней части тела простейшего. В основании жгутика располагается единственная короткая кинетосома, окруженная муфтой электронно-плотного материала. От нее отходят 50—60 радиальных микротрубочек и латеральный корешок. Сравнительно-морфологический анализ показывает, что *P. paradoxa* занимает промежуточное положение между двумя группами видов рода *Pelomyxa* (*P. gruberi* + *P. prima* и *P. palustris* + *P. stagnalis* + *P. belewski*), которые значительно различаются по характеру организации базального аппарата жгутиков.

Ключевые слова: Archamoebae, *Pelomyxa*, морфология, ультраструктура.

Современные представления о составе рода *Pelomyxa* основываются главным образом на результатах недавних исследований фауны пелобиионтид северо-запада России. В настоящее время известно 9 видов пеломикс, при этом 4 из них — *P. prima*, *P. belevski*, *P. tertia* и *P. binucleata* — реизолированы нами впервые с момента их описания в конце XIX—начале XX в. (Gruber, 1884; Penard, 1902; Фролов и др., 2005; Frolov et al., 2005; Фролов, 2011; Ptáčková et al., 2013), а остальные, за исключением типового вида *P. palustris*, оказались новыми для науки (Frolov et al., 2004; Frolov et al., 2006; Фролов и др., 2010; Чистякова, Фролов, 2010).

В настоящее время род *Pelomyxa* объединяет всех свободноживущих анаэробных одноклеточных эукариот, трофические стадии которых обладают амебоидным типом клеточной организации, но при этом, как правило, имеют более двух нефункционирующих жгутиков и несколько или много ядер. Вместе с тем, по предварительным результатам анализа нуклеотидных последователь-

ностей гена 18S рРНК, род *Pelomyxa* является полифилетическим (Kostygov et al., 2012). При этом *P. prima* и *P. gruberi* формируют на филогенетическом древе Archamoebae обособленную ветвь, внешнюю по отношению к другим изученным представителям рода *Pelomyxa* (*P. palustris*, *P. stagnalis* и *P. belewski*). Вполне вероятно, что в ближайшем будущем именно представители данной группы «пеломиксоподобных» организмов будут играть ключевую роль при построении филогении архамеб. В связи с этим весьма важным представляется максимально полное исследование видового разнообразия пеломикс, в том числе и на основе реизоляции видов, описанных ранее в литературе, но недостаточно изученных на современном уровне.

В настоящей статье представлены результаты свето- и электронно-микроскопического исследования морфологии *Pelomyxa paradoxa* Penard, 1902 — организма, не попадавшего в поле зрения исследователей с момента его первого описания.

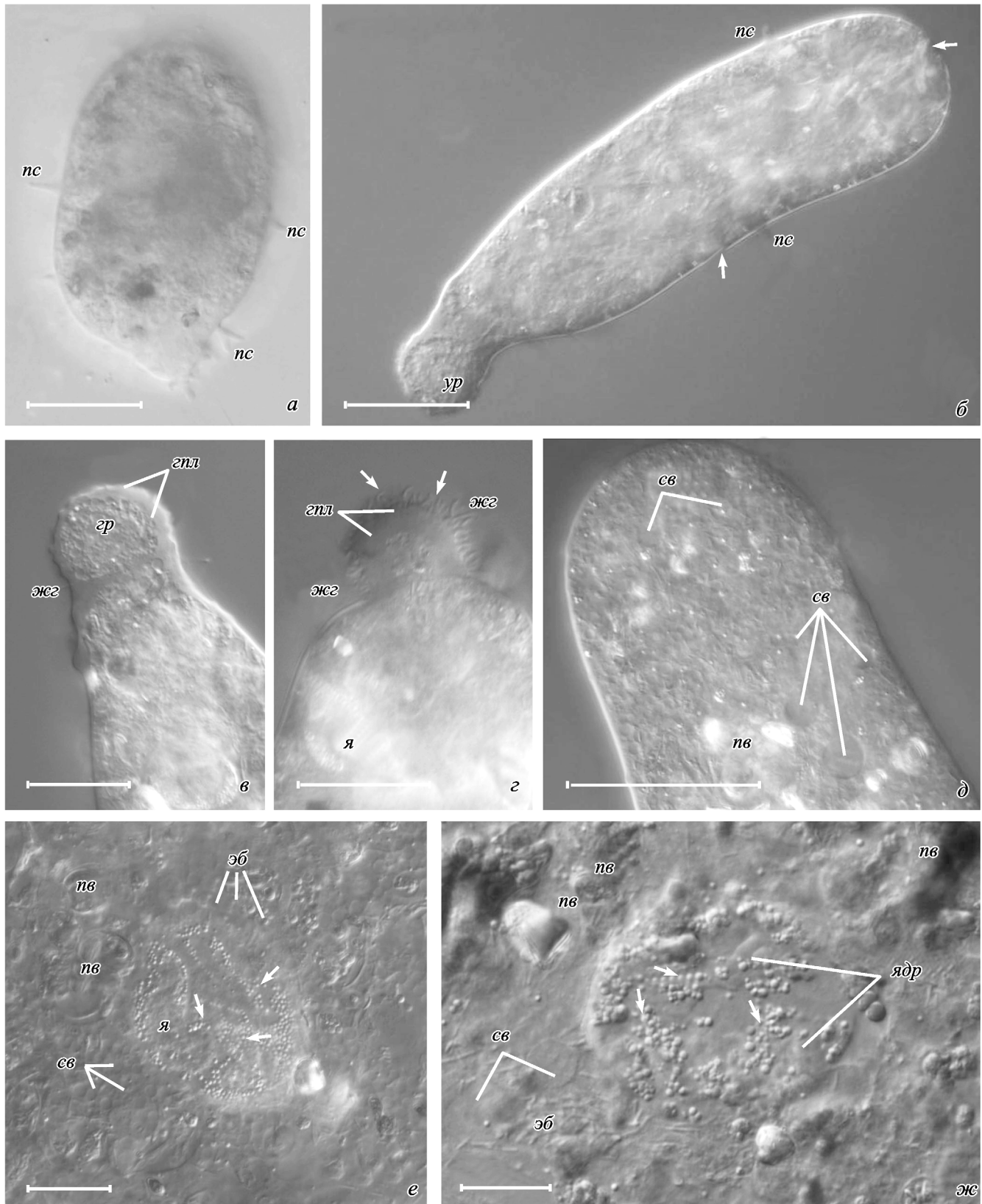


Рис. 1. Строение одноядерных форм *Pelomyxa paradoxa* на световом уровне. Дифференциальный интерференционный контраст. *а, б* — клетки при локомоции, *стрелки* — участки гиалоплазмы; *в, з* — детали строения уроида, *стрелки* — виллы на поверхности уроида; *д* — передняя часть движущейся пеломиксы; *е, ж* — ядро, *стрелки* — гранулы на его поверхности. *гпл* — гиалоплазма, *гр* — гранулоплазма, *жсг* — жгутик, *пв* — пищеварительная вакуоль, *пс* — гиалиновая псевдоподия, *св* — структурные вакуоли, *ур* — уرويد, *эб* — прокариотные эндоцитобионты, *я* — ядро, *ядр* — материал ядрышка. Масштабные отрезки — 50 (*а, б*), 30 (*в, з*), 20 (*д*) и 10 (*е, ж*) мкм.

Материал и методика

Сбор материала проводили круглогодично в течение 2004—2005 и 2011—2013 гг. в водоемах Псковской обл. (Лядская волость, дер. Березицы) и Санкт-Петербурга (Цератофиллиевый пруд, парк Сергиевка). Пробы хранили в пластиковых сосудах емкостью 0,3—0,5 л в холодильнике и периодически просматривали при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9 и камеры Nikon TMF100. Для светооптических исследований найденных пеломикс использовали микроскоп Leica DM 2500, снабженный камерой Nikon DS-Fi1.

Для электронно-микроскопического исследования отдельных особей пеломикс фиксировали по стандартной методике и заключали в Эпон—Аралдит (Чистякова, Фролов, 2010). Ультратонкие срезы приготавливали с помощью ультрамикротомы Reichert (Англия), контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца и изучали с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500.

Результаты

Pelomyxa paradoxa Penard, 1902 найдена нами в богатых органическими осадками стоячих и слабопроточных водоемах Санкт-Петербурга и Псковской обл. *P. paradoxa* обнаруживаются в пробах из прибрежных иловых отложений небольших озер и прудов в течение всего года. Часто в этих пробах присутствуют и другие виды пеломикс, такие как *P. belewski*, *P. stagnalis* и *P. flava*, однако в отличие от них особи *P. paradoxa* всегда немногочисленны.

Световая микроскопия. Форма клеток активно движущихся *P. paradoxa* вытянутая, сигаровидная. На латеральной поверхности трофозоитов в процессе движения постоянно формируются конические или пальцевидные гиалиновые псевдоподии (рис. 1, а, б; 2, а). Длина амёб в среднем составляет 100—150 мкм, ширина — 30—60 мкм; крупные многоядерные особи могут достигать в длину 200—250 мкм. Иногда по периферии клеток

выявляется узкая кайма гиалоплазмы (рис. 1, б). При активной направленной локомоции на заднем конце тела пеломикс хорошо выражен массивный бульбовидный уроид, периферическая зона которого формируется за счет толстого слоя гиалиновой цитоплазмы. Центральная часть уроида заполнена гранулоплазмой (рис. 1, а—г; 2, а). Вся поверхность уроида покрыта многочисленными тонкими и длинными гиалиновыми вилли (рис. 1, г).

В задней части клетки, преимущественно в зоне уроида и непосредственно на его поверхности, сконцентрированы многочисленные жгутики (рис. 1, в, г; 2, а). Длина жгутиков может быть относительно велика и часто сопоставима со всей длиной тела пеломикс (особенно у мелких одноядерных форм).

Основным содержимым цитоплазмы *P. paradoxa* являются небольшие по размеру многочисленные пищеварительные вакуоли. Их содержимое включает в себя в основном мелкие частицы детрита, одноклеточные хлорофитовые водоросли и песчинки (рис. 1, д—ж; 2, б, в). Кроме того, в цитоплазме присутствуют оптически пустые, так называемые структурные вакуоли разного диаметра (рис. 1, д—ж; 2, б, в), а также многочисленные палочковидные прокариотные эндоситобионты (рис. 1, е, ж).

В пробах преобладают одноядерные особи *P. paradoxa*, многоядерные формы встречаются значительно реже. Ядро одноядерных пеломикс очень крупное, округлое или овальное, его диаметр составляет 25—35 мкм (рис. 1, г, е, ж). Вся поверхность ядра обычно покрыта многочисленными мелкими гранулами, которые в значительной мере маскируют его внутреннюю организацию (рис. 1, е, ж). Материал ядрышка представлен в виде нескольких крупных образований неправильной формы, которые располагаются ближе к периферии ядра и занимают большую часть нуклеоплазмы (рис. 1, е, ж).

У многоядерных особей количество ядер, как правило, не больше 10—12. Их диаметр несколько меньше, чем у одноядерных форм, и составляет около 15—20 мкм (рис. 2, б, в). Материал ядрышка более конденсирован; мелкие гранулы на поверхности ядерной оболочки присутствуют в незначительном количестве (рис. 2, б, в).

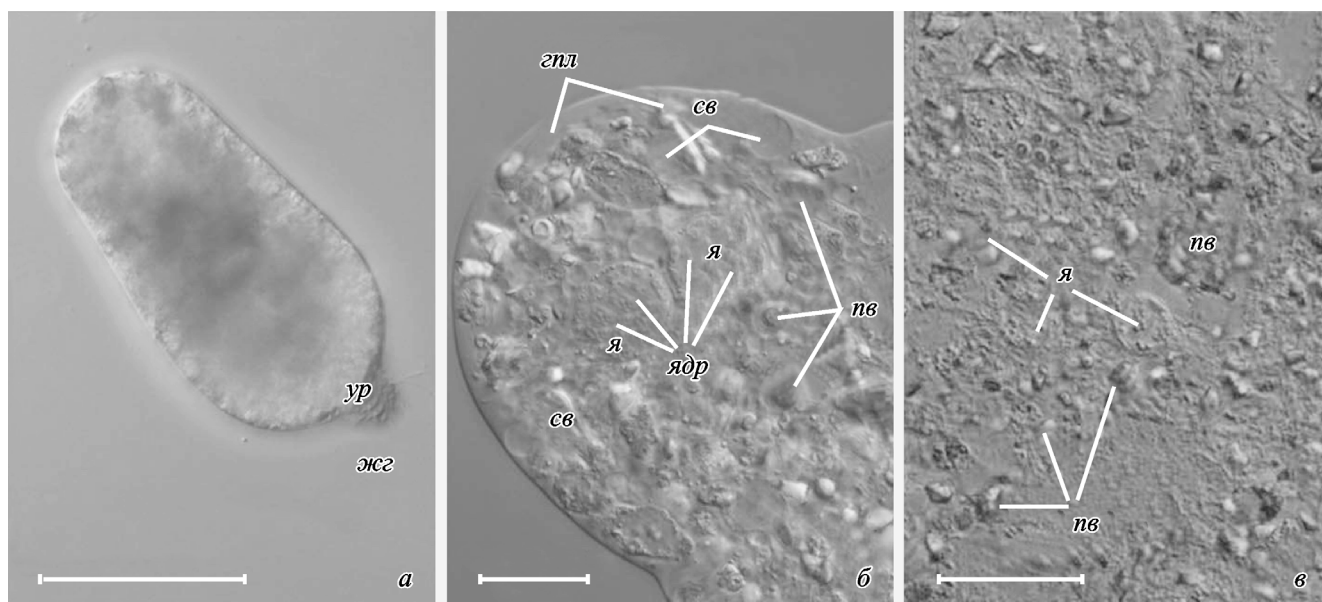


Рис. 2. Строение многоядерных форм *Pelomyxa paradoxa* на световом уровне. Дифференциальный интерференционный контраст. а — клетка при локомоции; б, в — организация цитоплазмы. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные отрезки — 100 (а), 20 (б) и 60 (в) мкм.

Электронная микроскопия. На внешней поверхности плазматической мембраны *P. paradoxa* присутствует тонкий слой аморфного гликокаликса толщиной 15—20 нм (рис. 3, а; 4, а—в). Сколько-нибудь выраженная зона гомогенной периферической эктоплазмы, полностью лишенной каких-либо включений, практически отсутствует, за исключением небольших участков, располагающихся в основании тонких латеральных псевдоподий (рис. 3, а; 4, б). В эндоплазме в значительном количестве находятся пищеварительные вакуоли разного размера, небольшие электронно-прозрачные структурные вакуоли и многочисленные прокариотные эндоцитобионты (рис. 3, а).

У *P. paradoxa* встречаются эндоцитобионты двух типов, отчетливо различающихся по своей организации. Один вид бактерий имеет сильно вытянутую, палочковидную, закругленную на концах форму. Размеры этих эндоцитобионтов составляют 2.8—3.0 мкм в длину и 0.3—0.5 мкм в ширину. Бактериоплазма электронно-плотная, в центральной части бактерии выделяется небольшой светлый участок, внутри которого иногда заметна структура, напоминающая нуклеоид (рис. 3, а—в). Форма второго вида бактерий близка к овальной, они имеют характерную складчатую поверхность и относительно более светлую гомогенную бактериоплазму (рис. 3, а—в). Длина этих бактерий составляет около 1.8—2.0 мкм, ширина — 0.6—0.8 мкм. Оба вида эндоцитобионтов в цитоплазме пеломикс располагаются в индивидуальных симбионтофорных вакуолях, мембрана которых вплотную прилегает к оболочке бактерий.

В основании жгутика *P. paradoxa* лежит одиночная короткая кинетосома, длина которой составляет около 200 нм (рис. 4, б, в). Кинетосома окружена муфтой электронно-плотного материала, от которой берут начало 50—60 радиальных микротрубочек (рис. 4, а—в). Эти микротрубочки формируют отчетливо выраженный широкий конус, направленный в глубь цитоплазмы. Кроме того, от кинетосомы ближе к ее верхней границе отходит латеральный корешок, который располагается параллельно поверхностной мембране клетки и представляет собой ленту из 11—12 плотно прилегающих друг к другу микротрубочек (рис. 4, а, б).

Ядра *P. paradoxa* окружены ядерной оболочкой типичного строения, пронизанной многочисленными ядерными порами. Кнаружи от ядерной оболочки лежит мультимеллярный слой толщиной 250—300 нм, «поверх» которого располагается слой из многочисленных мелких везикул диаметром 100—150 нм, частично или полностью заполненных электронно-плотным материалом (рис. 5, а—з). В нуклеоплазме по периферии ядра присутствуют небольшие электронно-прозрачные вакуоли, иногда практически вплотную прилежащие к внутренней ядерной мембране (рис. 5, а, б, з). Ядрышковый материал организован в виде нескольких крупных фрагментов неправильной или, реже, округлой формы и представлен преимущественно гранулярным копонентом разной электронной плотности (рис. 5, а—з). Более плотная составляющая формирует извитые переплетающиеся тяжи, пространство между которыми заполнено менее плотным материалом. Внутри ядрышек, а иногда и непосредственно в нуклеоплазме обнаруживаются небольшие округлые тельца, образованные плотно упакованными и равномерно переплетающимися наподобие прутьев в корзине электронно-плотными фибриллами (рис. 5, з).

Обсуждение

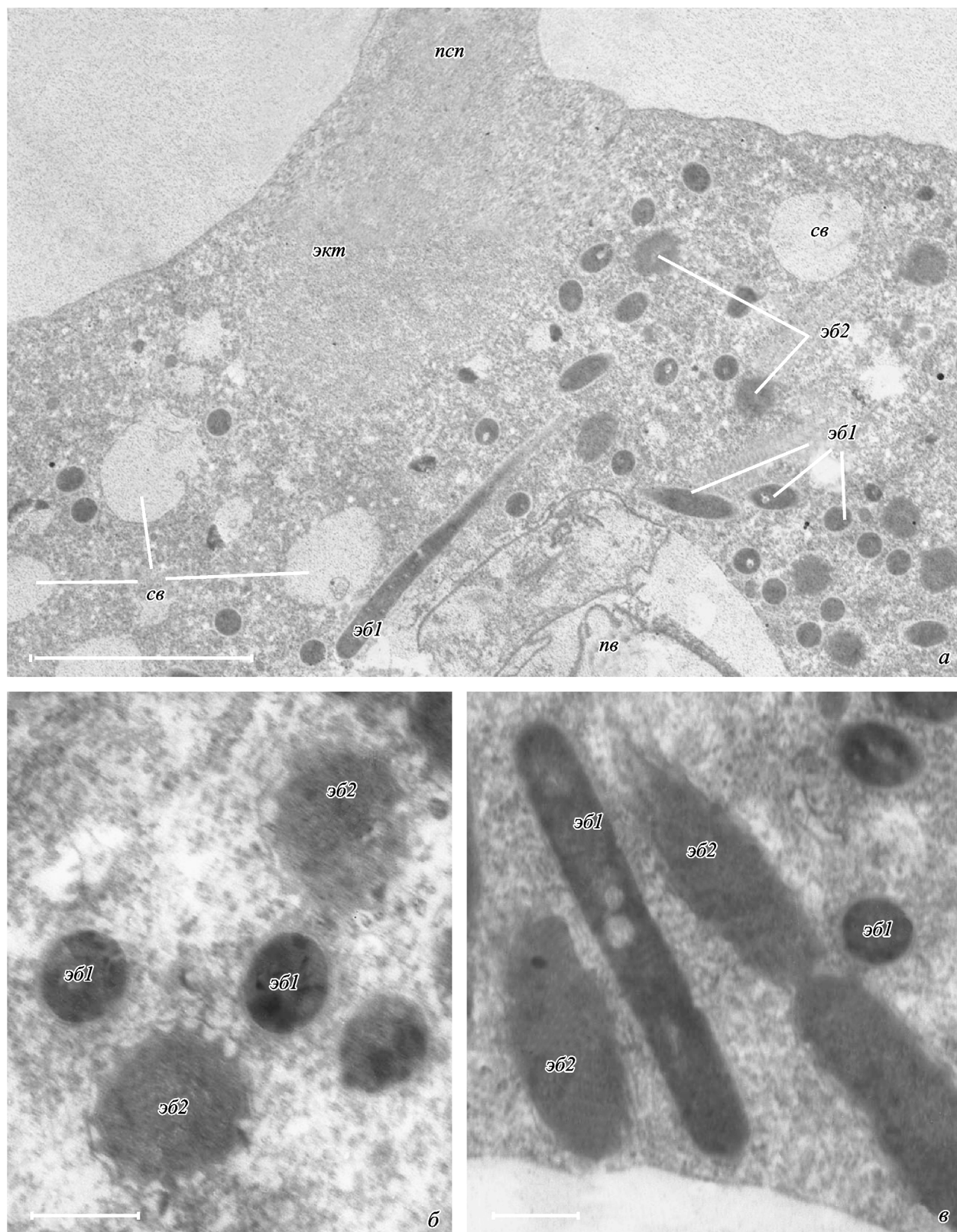
Почти за полтора вековую историю рода *Pelomyxa* в его составе было описано в общей сложности более 20 видов пеломикс (Whatley, Chapmen-Andersen, 1990; Гудков и др., 2004). Достоверность многих из этих описаний неоднократно подвергалась сомнениям (Gruber, 1884; Penard, 1902; Whatley, Chapmen-Andersen, 1990; Гудков и др., 2004). Действительно, сравнительный анализ показывает, что некоторые представители рода *Pelomyxa* (например, *P. greeffi* Blochmann, 1894) практически не отличаются от типового вида *P. palustris*, другие, вероятно, включают в себя целый комплекс видов (например, *P. villosa* Leidy, 1879). В то же время некоторые пеломиксоподобные организмы, безусловно, представляют собой самостоятельные виды, которые могут быть идентифицированы по совокупности признаков, указанных при их описании. К настоящему времени нам удалось реизолировать четыре вида рода *Pelomyxa*, описанные в конце XIX—начале XX в., — *P. prima*, *P. binucleata*, *P. tertia* и *P. belewski* (Фролов и др., 2005; Frolov et al., 2005; Фролов, 2011). Вид *Pelomyxa paradoxa* Penard, 1902, исследованию которого посвящена настоящая работа, — еще один «забытый» представитель пеломиксоподобных архамеб. Этот организм был обнаружен Пенаром в 1902 г. в пробах из водоемов г. Женевы (Penard, 1902) и с тех пор ни разу не был реизолирован из природных условий. Пенар отмечал, что основными отличительными признаками *P. paradoxa* являются сужающиеся гиалиновые псевдоподии, образующиеся преимущественно по бокам движущихся клеток, а также уникальное строение их ядер.

Согласно описанию Пенара, *P. paradoxa* могут быть как одно-, так и многоядерными. У одноклеточных форм ядро очень крупное, сферическое или яйцевидное, иногда с неглубокими складками на поверхности; у многоядерных особей ядра более мелкие, сферические, их число обычно составляет 10—15. Многочисленные «очень мелкие круглые ядрышки» ассоциированы непосредственно с ядерной оболочкой. Кроме того, Пенар отмечал, что цитоплазма пеломикс сильно вакуолизирована и в ней присутствуют многочисленные бактериальные симбионты.

Мы полагаем, что полученные нами данные в полной мере согласуются с описанием Пенара (Penard, 1902), что позволяет отнести найденный и исследованный нами организм к виду *P. paradoxa*. По всей видимости, «мелкие круглые ядрышки», описанные Пенаром, в действительности представляют собой гранулы, располагающиеся на поверхности ядерной оболочки, которые на светооптическом уровне, как мы упоминали ранее, маскируют детали внутреннего строения ядра.

P. paradoxa по своему жизненному циклу сходна с *P. gruberi* — у обоих видов преобладает одноклеточная стадия, количество ядер у многоядерных форм невелико (до 16 у *P. gruberi* (Frolov et al., 2006) и до 12 у *P. paradoxa*, по данным настоящего исследования). У *P. flava* в жизненном цикле доминирует двуядерная стадия, у *P. binucleata* имеется одно- и двуядерная стадии, примерно одинаковые по длительности (Frolov et al., 2005; Фролов и др., 2010). Все остальные известные виды пеломикс многоядерны (20 ядер и более) на протяжении большей части их жизненного цикла (Фролов, 2011).

Организация движущихся особей является одним из существенных отличительных признаков *P. paradoxa*, хотя образование конических или пальцевидных гиалино-

Рис. 3. Ультраструктура *Pelomyxa paradoxa*.

а — участок цитоплазмы на периферии клетки; б, в — эндоцитобионты в цитоплазме *P. paradoxa*. пв — пищеварительная вакуоль, нсп — гиалиновая псевдоподия, св — структурная вакуоль, эб1 — эндобионты первого типа (предположительно метаногены), эб2 — эндобионты второго типа, экт — участок эктоплазмы. Масштабные отрезки — 4 мкм (а) и 500 нм (б, в).

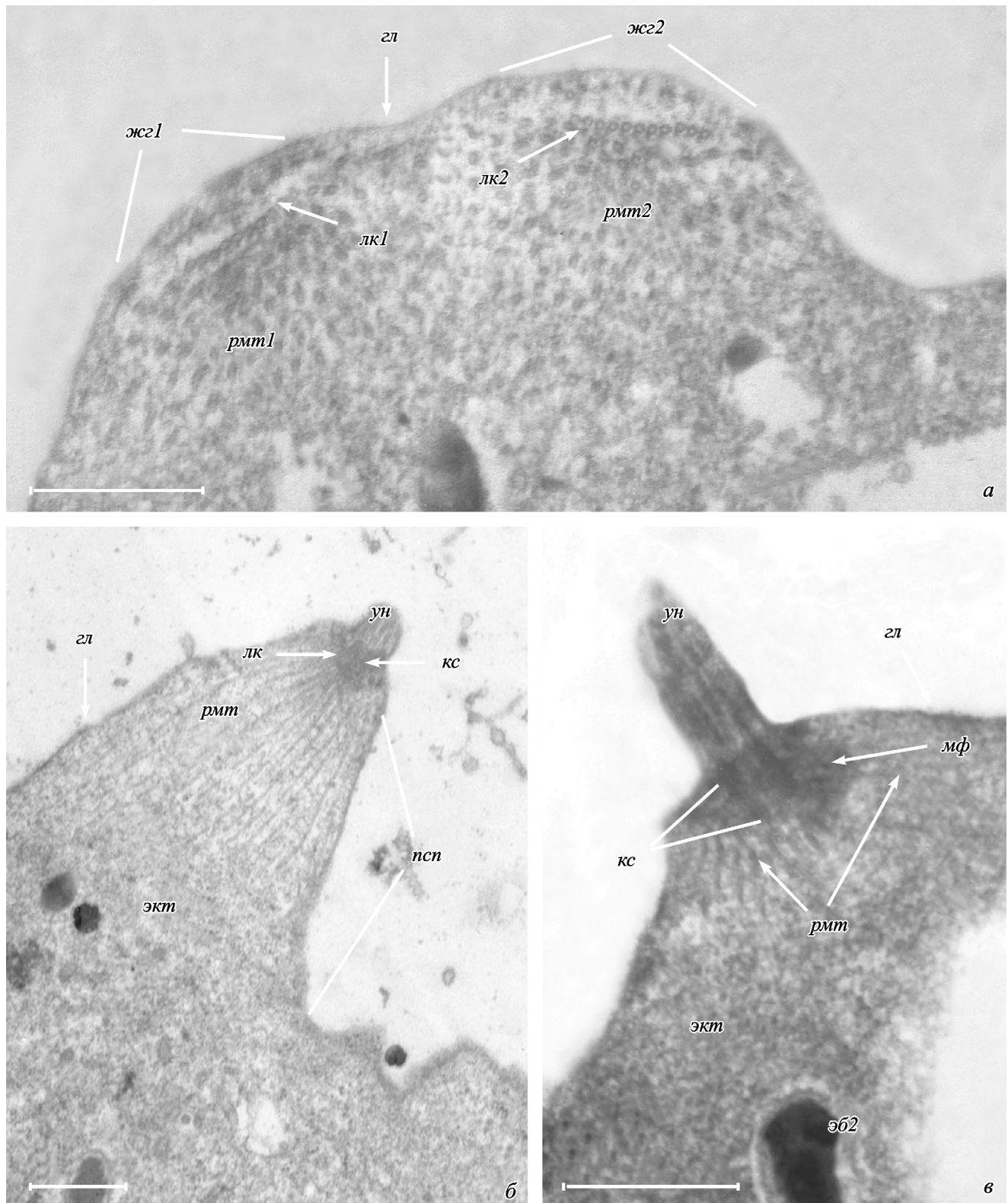
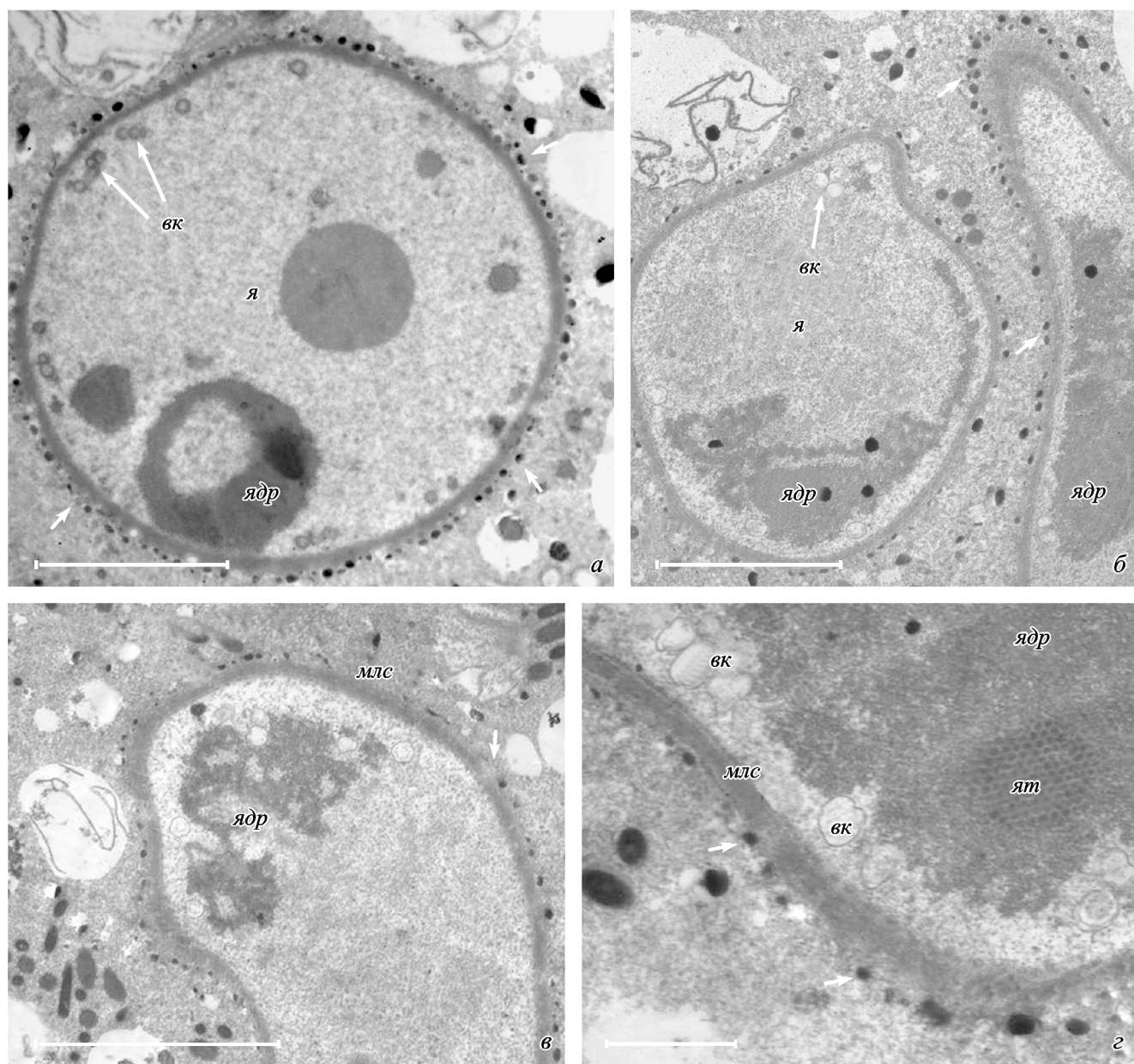


Рис. 4. Организация базальной части жгутиков *Pelomyxa paradoxa*.

а — поперечный срез через базальную часть двух жгутиков, расположенных рядом; б, в — продольные срезы через основание жгутика. гл — гликокаликс, жс1, жс2 — корешковые системы двух расположенных рядом жгутиков, кс — кинетосома, лк — латеральный корешок, мф — муфта электронно-плотного материала, нсп — основание псевдоподии, рмт — радиальные микротрубочки, ун — ундулиподия, экт — эктоплазма. Масштабный отрезок — 600 нм.

Рис. 5. Тонкое строение ядер *Pelomyxa paradoxa*.

а—г — различные участки ядер при разном увеличении, стрелками показаны везикулы, окружающие ядро. вк — везикулы внутри ядра, млс — мультителламеллярный слой, я — ядро, ядр — ядрышко, ят — ядерные тельца. Масштабные отрезки — 10 (а—в) и 1 (г) мкм.

вых псевдоподий отмечается также для *P. gruberi*, *P. prima* и *P. corona*. Вид *P. paradoxa* отличается от перечисленных видов более вытянутой формой клетки, отсутствием фронтальной и периферической зон гиалоплазмы, а также присутствием морфологически хорошо выраженного бульбовидного уроида с широкой зоной гиалоплазмы, окружающей центральную гранулоплазму, покрытого многочисленными длинными тонкими вилли.

На поверхности клеток *P. paradoxa* располагается тонкий слой аморфного гликокаликса. Сходным образом организованы покровы у *P. stagnalis*, *P. tertia* и *P. binucleata* (Frolov et al., 2005; Чистякова, Фролов, 2010; Фролов, 2011). У других видов пеломикс гликокаликс либо филаментозный (*P. palustris*, *P. gruberi* и *P. flava*), либо усложнен погруженными в аморфный матрикс гликостилиями (*P. corona* и *P. prima*) (Фролов, 2011).

По типу организации цитоплазмы и характеру содержимого пищеварительных вакуолей *P. paradoxa* сходна с *P. stagnalis*, однако цитоплазма последней, как правило, значительно более вакуолизирована за счет мощного развития системы структурных вакуолей (Чистякова, Фролов, 2010). Примечательно также, что у *P. paradoxa* мы не обнаружили оформленных скоплений гликогена, наличие которых в виде так называемых гликогеновых телец различных размеров и формы свойственно для подавляющего большинства видов пеломикс (еще одно исключение в этом отношении представляет собой *P. gruberi*) (Фролов, 2011).

Для всех пеломикс характерно присутствие в их цитоплазме облигатных прокариотных эндоцитобионтов, причем, как правило, разных видов одновременно, лежащих в индивидуальных симбионтофорных вакуолях.

Обычно встречаются длинные тонкие, сужающиеся на концах палочковидные формы с плотной бактериоплазмой, вероятно представляющие собой метаногенные бактерии, а также очень крупные бактерии прямоугольной формы (так называемые large-type-эндобионты) с характерным глубоким впячиванием клеточной стенки (Whatley, 1976; Whatley, Whatley, 1983; Van Bruggen et al., 1988; Фролов, 2011). У *P. paradoxa* также присутствуют два вида прокариотных эндоцитобионтов. Один из них весьма сходен с типичными метаногенными бактериями, характерными для многих видов пеломикс, тогда как другой вид, отличающийся складчатым строением клеточной стенки, обнаружен у представителей рода *Pelomyxa* впервые. В то же время large-type-эндобионты, столь типичные для большинства видов пеломикс, у *P. paradoxa* отсутствуют; такое же исключение составляют лишь *P. stagnalis* и *P. tertia* (см.: Чистякова, Фролов, 2010; Фролов, 2011).

Строение ядер является одним из важнейших отличительных признаков *P. paradoxa* как на светооптическом, так и на ультраструктурном уровнях. У одноядерных форм ядра очень крупные, их размер может достигать 35 мкм; поверхность ядра покрыта многочисленными мелкими округлыми гранулами. Как у одноядерных, так и у многоядерных форм материал ядрышка образует несколько скоплений неправильной формы, которые располагаются преимущественно ближе к периферии ядра. У других видов пеломикс ядра либо везикулярного типа с одним центральным ядрышком (*P. gruberi*, *P. prima*, *P. stagnalis* и *P. binucleata*), либо гранулярного типа с многочисленными более или менее мелкими ядрышками, расположенными по периферии (*P. palustris*, *P. flava* и *P. corona*); у *P. tertia* материал ядрышка образует сплошной валик, плотно прилегающий к внутренней ядерной мембране (Фролов, 2011).

Можно отметить некоторое сходство в деталях тонкого строения ядерного аппарата *P. paradoxa* и *P. stagnalis*, касающееся в первую очередь организации оболочки ядер: в обоих случаях к наружной ядерной мембране прилегает мультислойный слой толщиной 250–300 нм, поверх которого располагается слой мелких везикул, заполненных электронно-плотным материалом. Правда, у *P. stagnalis* последний имеет обычно форму полумесяца (Чистякова, Фролов, 2010), тогда как у *P. paradoxa* — округлую или овальную форму. В периферической зоне нуклеоплазмы ядер обоих видов присутствуют мелкие электронно-прозрачные вакуоли. Сходным образом у этих двух видов пеломикс структурирован материал ядрышка, который представлен извитыми переплетающимися тяжами гранулярной природы с высокой электронной плотностью, однако характер распределения ядрышковых структур в нуклеоплазме существенно различается. Наконец, только у *P. stagnalis* и *P. paradoxa* в составе ядрышка и в нуклеоплазме были найдены очень своеобразные мелкие округлые тельца, образованные плотно упакованными и равномерно переплетающимися электронно-плотными фибриллами.

Для большинства представителей рода *Pelomyxa* характерно присутствие многочисленных нефункционирующих или малоподвижных жгутиков (Фролов, 2011). Жгутики обычно короткие, наибольшее их число приурочено к уроидной части клетки. У *P. paradoxa* также есть несколько неподвижных жгутиков разной длины, сконцентрированных преимущественно в задней части клетки.

У всех пеломикс в основании жгутиков располагается одна-единственная кинетосома, с которой могут быть связаны следующие микротрубочковые дериваты: 1) радиальные микротрубочки, которые в несколько рядов отходят от боковой поверхности кинетосомы практически по всей ее длине в разные стороны и в конечном итоге могут формировать конус; 2) базальные микротрубочки, которые отходят от основания кинетосомы в глубь цитоплазмы; 3) латеральный корешок, представляющий собой ленту из 10–20 плотно прилежащих друг к другу микротрубочек и располагающийся более или менее перпендикулярно центральной оси кинетосомы (Фролов, 2011). Как правило, латеральный корешок берет начало от скопления электронно-плотного материала, прилежащего к кинетосоме и представляющего собой локальный центр организации микротрубочек (ЦОМТ).

Все изученные к настоящему времени виды рода *Pelomyxa* довольно хорошо разделяются на две группы по организации базальной части жгутика. Так, для *P. gruberi* и *P. prima* характерны длинные кинетосомы, окруженные муфтой электронно-плотного материала, с которым связаны многочисленные радиальные, а также базальные микротрубочки, проникающие в глубь цитоплазмы; у *P. prima*, кроме того, имеется еще и латеральный корешок (Фролов и др., 2005; Frolov et al., 2006). К этой же группе пеломикс относится и *P. flava*, у которой с очень длинной кинетосомой связаны все три типа микротрубочковых дериватов, хотя и располагающихся только в периферических слоях цитоплазмы (Фролов и др., 2010).

Другая группа видов характеризуется значительной степенью редукции корешковой системы жгутиков и базального аппарата в целом. Так, у *P. palustris*, *P. stagnalis* и *P. binucleata* имеются очень короткие кинетосомы, с которыми связано небольшое количество корешковых микротрубочек, ориентированных практически параллельно плазматической мембране (Гудков, 1989; Frolov et al., 2005; Чистякова, Фролов, 2010). Сходным образом организован и базальный аппарат жгутика *P. tertia*, у которой помимо радиальных выявляются единичные базальные микротрубочки (Фролов, 2011).

Как было показано в настоящей работе, в основании жгутика *P. paradoxa* лежит короткая (не более 200 нм в длину) кинетосома, однако связана она с довольно сильно развитой корешковой системой микротрубочек. Имеются многочисленные радиальные микротрубочки и хорошо организованный латеральный корешок. Все микротрубочковые дериваты располагаются в поверхностных слоях цитоплазмы.

Таким образом, *P. paradoxa* занимает как бы промежуточное положение между двумя упомянутыми выше группами видов пеломикс (*P. gruberi* + *P. prima* и *P. palustris* + *P. stagnalis* + *P. belewski*), которые значительно различаются по характеру организации базального аппарата жгутиков и образуют отдельные клады на молекулярно-филогенетическом дереве, построенном по нуклеотидным последовательностям гена 18S рРНК (Kostygov et al., 2012).

Работа выполнена с использованием оборудования ресурсных центров С.-Петербургского государственного университета «Культивирование микроорганизмов» и «Хромас».

Список литературы

- Гудков А. В. 1989. Ультраструктура гигантской амёбы *Pelomyxa palustris*. I. Цитоплазматические микротрубочки, центриоли и жгутики. Сравнительно-морфологический анализ организации. Цитология. 31 (4) : 371—379. (Goodkov A. V. 1989. Ultrastructure of the giant amoeba *Pelomyxa palustris*. I. Cytoplasmic microtubules, subcentrioles, and flagella: a comparative morphological analysis of organization. Tsitologiya. 31 (4) : 371—379.)
- Гудков А. В., Чистякова Л. В., Серавин Л. В., Фролов А. О. 2004. Краткая история и современное состояние концепции пелобиионтов (класс Peloflagellata). Зоол. журн. 83 (6) : 643—654. (Goodkov A. V., Chystjakova L. V., Seravin L. N., Frolov A. O. 2004. The concept of pelobionts (class Peloflagellata) : brief history and current state. Zhool. Zh. 83 (6) : 643—654.)
- Фролов А. О. 2011. Отряд Pelobiontida (Page, 1976) Griffin, 1988. В кн.: Протисты. Руководство по зоологии. Т. 3. СПб.: Наука. 270—307. (Frolov A. O. 2007. Order Pelobiontida (Page, 1976) Griffin, 1988. In: Protists. Vol. 3. SPb.: Nauka. 270—307.)
- Фролов А. О., Чистякова Л. В., Малышева М. Н. 2010. Свето- и электронно-микроскопическое исследование *Pelomyxa flava* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). Цитология. 52 (9) : 776—784. (Frolov A. O., Chystjakova L. V., Malysheva M. N. 2010. Light and electron microscopic study of *Pelomyxa flava* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). Tsitologiya. 52 (9) : 776—784.)
- Фролов А. О., Чистякова Л. В., Малышева М. Н., Гудков А. В. 2005. Свето- и электронно-микроскопическое исследование *Pelomyxa prima* (Gruber, 1884) (Peloflagellata, Pelobiontida). Цитология. 47 (1) : 89—99. (Frolov A. O., Chystjakova L. V., Malysheva M. N., Goodkov A. V. 2005. Light and electron microscopic study of *Pelomyxa prima* (Gruber, 1884) (Peloflagellata, Pelobiontida). Tsitologiya. 47 (1) : 89—99.)
- Чистякова Л. В., Фролов А. О. 2010. Свето- и электронно-микроскопическое исследование *Pelomyxa stagnalis* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). Цитология. 52 (6) : 451—458. (Chystjakova L. V., Frolov A. O. 2010. Light and electron microscopical study of *Pelomyxa stagnalis* sp. n. (Archamoebae, Pelobiontida). Tsitologiya. 52 (6) : 451—458.)
- Frolov A. O., Chystjakova L. V., Goodkov A. V. 2004. A new pelobiont protist *Pelomyxa corona* sp. n. (Peloflagellata, Pelobiontida). Protistology. 3 : 233—241.
- Frolov A. O., Chystjakova L. V., Goodkov A. V. 2005. A light- and electron-microscopical study of *Pelomyxa binucleata* (Gruber, 1884) (Peloflagellata, Pelobiontida). Protistology. 4 : 57—73.
- Frolov A., Goodkov A., Chystjakova L., Skarlato S. 2006. Structure and development of *Pelomyxa gruberi* sp. n. (Peloflagellata, Pelobiontida). Protistology. 4 : 227—244.
- Gruber A. 1884. Studien über Amoben. Zeitschr. Wissenschaft. Zool. 41 : 186—225.
- Kostygov A., Chystjakova L., Frolov A. 2012. Polyphyly of the genus *Pelomyxa* and general issues in the systematics of Archamoebae. In: Protist 2012 (Abstr. combined ISOP 62nd and ISEP 19th conf. July 2—August 3, 2012, Oslo, Norway). Oslo. 46—47.
- Penard E. 1902. Faune rhizopodique du bassin du Léman. Geneva: W. Kundig et Fils. 714 p.
- Ptáčková E., Kostygov A. Y., Chystjakova L. V., Falteisek L., Frolov A. O., Walker G., Patterson D. J., Cepicka I. 2013. Evolution of Archamoebae: morphological and molecular evidence for pelobionts including *Rhizomastix*, *Entamoeba*, *Iodamoeba*, and *Endolimax*. Protist. 164 : 380—410.
- Van Bruggen J. J. A., van Rens G. L. M., Geertman E. G. M., Stumm C. K., Zwart K. B., Vogels G. D. 1988. Isolation of a metagenic endosymbiont of the sapropelic amoeba *Pelomyxa palustris* Greeff. J. Protozool. 35 : 20—23.
- Whatley F. R., Whatley J. M. 1983. *Pelomyxa palustris*. Endocytobiology. 2 : 413—426.
- Whatley J. M. 1976. Bacteria and nuclei in *Pelomyxa palustris*: comments on the theory of serial endosymbiosis. New Phytol. 76 : 111—120.
- Whatley J. M., Chapman-Andresen C. 1990. Phylum Karyoblastea. In: Handbook of Protoctista. Boston: Jones and Bartlett Publ. 167—185.

Поступила 7 V 2014

REISOLATION AND REDESCRIPTION OF PELOBIONT PELOMYXA PARADOXA PENARD, 1902
(ARCHAMOEBAE, PELOBIONTIDA)L. V. Chistyakova,¹ * M. A. Berdieva,¹ A. O. Frolov,² A. V. Goodkov³¹ St. Petersburg State University, ² Zoological Institute RAS and ³ Institute of Cytology RAS, St. Petersburg;

* e-mail: batsnwr@mail.ru

Morphology of a pelobiont *Pelomyxa paradoxa* Penard, 1902 was investigated at light- and electron-microscopical levels. Locomoting cells are cigar-shaped. The cells produce many hyaline pseudopodia of digital and conical form at lateral sides of the body. The organism has a pronounced hyaline bulbous uroid with broad peripheral zone of hyaloplasm and many conical hyaline villi. There is a thin layer of amorphous glycocalyx at the cell surface. «Structure» and food vacuoles of different size are very abundant in the endoplasm. Two different species of prokaryote endocytobionts are peculiar for *P. paradoxa*. Uninucleate stage dominates in the life cycle of *P. paradoxa*. Usually there are no more than 10—12 nuclei in multinucleate forms of *P. paradoxa*. Pelomyxae nuclei are closely surrounded by thick multilaminar layer and additionally by one more layer, which is formed by small vesicles with electron-dense content. Several irregular-shaped nucleoli are situated at the nucleus periphery. Inside the nucleoli, and sometimes directly in nucleoplasm the small round bodies are revealed, these bodies being formed by tightly packed electron-dense fibrils. Many non-motile flagellae are located mainly in the uroidal zone of the cell. Pronounced lateral root and 50—60 radial microtubules originate from the electron-dense muft around the kinetosome. All elements of the rootlet system of flagella are limited by peripheral layers of cytoplasm. *P. paradoxa* occupy an intermediate position between two groups of species of *Pelomyxa* genus — *P. gruberi* + *P. prima* and *P. palustris* + *P. stagnalis* + *P. belewski*, which differ greatly by the organization of their flagella basal apparatus.

Key words: Archamoebae, Pelomyxa, morphology, ultrastructure.