

СЛИЗЕВИКИ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЛИЗЕВИКОВ

Слизевика – одна из наиболее своеобразных и уникальных по своей природе групп организмов. Целый ряд присущих им свойств отражает ранние стадии эволюции эукариотов, что делает их изучение не просто увлекательным хобби, но и серьёзной научной задачей. Они широко распространены в природе и стали известны науке более двух веков назад. При этом, вплоть до настоящего времени, слизевика оставались загадочной группой, систематическое положение и родственные связи которой не были полностью ясны.

Двойственная природа слизевиков

С точки зрения классической систематики, эти организмы обладают *двойственной природой*, т.е. объединяют в себе черты животных и грибов. Их жизненный цикл включает как типично «животные», так и типично «грибные» стадии. Слизевика обладают фаготрофным типом питания и амeboидной морфологией, что характерно для животных, но с другой стороны, образуют плодовые тела со спорами, что свойственно грибам.

[рисунок «обобщенный жизненный цикл слизевиков»]

«Слизистые массы»

На определённой стадии жизненного цикла слизевика представлены крупными (иногда до нескольких десятков сантиметров в диаметре) «слизистыми массами» - многоядерными плазмодиями или плотными группами мелких амeboидов - псевдоплазмодиями. Это отражено в названии рассматриваемой группы организмов – «слизевика». У большинства известных слизевиков «слизистые массы» способны к активному движению. Они движутся по направлению к источнику света и взбираются по субстрату как можно выше.¹

Спорообразование

Со временем «слизистые массы» превращаются в споры. Изредка это сплошная спорная масса, но, как правило, споры заключены в специальныхместилищах - плодовых телах различной степени сложности. Образовавшиеся споры служат для расселения слизевиков.

Амебоиды и жгутиконосные клетки

Споры прорастают вегетативными клетками. В относительно сухом субстрате они представлены амeboидами, которые переползают с места на место с помощью ложноножек. Во влажном субстрате амeboиды способны отращивать жгутики и плавают. Вегетативные клетки питаются путём захватывания пищи псевдоподиями и размножаются вегетативно (делением клетки надвое). В случае перенаселения субстрата вегетативными клетками или при истощении запасов пищи амeboиды способны сливаться в одну гигантскую клетку, сползаться в один крупный конгломерат или попросту разрастаться в размерах и становиться многоядерными. Получившиеся таким образом структуры и есть «слизистые массы».

Жизненная форма «Слизевика»

¹ - У паразитических видов слизевиков (плазмодиофорид) большая часть жизненного цикла происходит внутри клетки хозяина.

В настоящее время установлено, что слизевики, это не единый таксон, а *жизненная форма* объединяющая различных по происхождению существ.² К жизненной форме слизевиков могут быть отнесены *книдоспоридии* (включая *микоспоридий*, *парамиксий* и *ганлоспоридий*), плазмодиальные формы *золотистых*, *желтозеленых* и *хлорарахниевых водорослей*, инфузории рода *Sorogena*, некоторые споровики (*гемоспоридии*) а также *миксобактерии*. У всех этих организмов имеет место типичный для слизевиков жизненный цикл, включающий образование гигантской клетки и плодовых тел, распадающихся на споры. Однако, эти группы никогда не рассматривались как слизевики вследствие важных особенностей их организации. Мы также не будем останавливаться на их рассмотрении.

В настоящем пособии будут подробно рассмотрены «классические» группы слизевиков, а также *церкомонады* - группа, являющаяся предковой для *физаровых* и *диктиостелид*.

Своеобразие слизевиков было показано еще в середине XIX века, и с тех пор они длительное время рассматривались в качестве отдельного таксона либо в царстве грибов, либо среди простейших животных. Таксономическое единство слизевиков при этом не подвергалось сомнению. Лишь в 70-80-е годы XX века была показана полифилетичность этой группы.

Установлено, что слизевики представляют собой самостоятельную *жизненную форму*, отличающуюся как от животных, так и от грибов. Как и многие другие жизненные формы, слизевики объединяют несколько неродственных групп, которые в процессе эволюции независимо друг от друга приобрели сходные черты организации.

История изучения слизевиков

Представители слизевиков были описаны ещё в середине XVIII века (Battara, 1755; Haller, 1768). Первыми науке стали известны крупные формы с макроскопическими плодами телами. В этот период были описаны слизистые массы, которые превращаются в плодовые тела со спорами. Эти плодовые тела внешне очень напоминали грибы-дождевики, поэтому в 1801 году Христиан Персон (Christian Henrik Persson) в своей монографии «Synopsis methodica Fungorum» относит слизевиков к гастеромицетам.

В 1829 году Фриз изучает строение плодовых тел огромного количества макроскопических слизевиков и создаёт лучшее для своего времени их описание. Уже через несколько лет после публикаций Фриза, Донк (Donk) обнаружил, что сходство слизевиков и дождевиков весьма условно. Он предложил выделить слизевиков в самостоятельную группу грибов - *Mухомycetes* (Слизистые грибы).

В 50-е годы XIX века слизевики привлекли внимание Антуана де Бари. Де Бари смущало, что никто из учёных того времени не знал откуда берутся «слизистые массы» и как живут слизевики до момента образования плодовых тел. В лабораторных условиях, проращивая споры из плодовых тел различных видов слизевиков, де Бари обнаружил, что они дают начало не мицелию, а амёбоидам с активным движением и голозойным типом питания. В 1887 году он убедительно доказал, что между грибами и слизевиками существует лишь внешнее сходство, и предположил наличие родственных связей с саркодовыми простейшими. Де Бари отнёс слизевиков к царству животных и предложил для них новое название *Мycetozoa* (грибы-животные), тем самым, обратив внимание на их двойственную природу.

² - В растительном царстве создано множество формальных групп, которые не обладают единством происхождения, а объединяются лишь на основании внешнего сходства, обусловленного близостью способов приспособления к окружающей среде. Такими жизненными формами являются лианы, перекати-поле, дрожжи. Аналогично, слизевики также являются не таксономической группой, а жизненной формой. Хорошо известно, что в растительном царстве есть такие организмы, которые принято называть лианами. В то же время, это не конкретное название живого существа или таксона, а обобщающее название группы представителей из различных семейств «лазящих по субстрату». Лианы, перекати-поле, дрожжи – наиболее известные представители жизненных форм. Аналогично, жизненной формой являются и слизевики.

Вслед за А де Бари, в 1869 году, Л.С Ценковский обнаруживает, что отдельные амебы у слизевиков способны сливаться в гигантские амебоидные клетки и называет такие структуры «плазмодиями». Плазмодии и были теми «слизистыми массами», которые превращались в плодовые тела.

Точка зрения де Бари на положение слизевиков в системе органического мира не была воспринята однозначно. Вплоть до настоящего времени одни авторы предпочитали считать их Мусцетозоа в составе саркодовых простейших, а другие - как Мухомycetes в составе грибов (А.А. Ячевский, 1907, Whittaker, 1959, Hawksworth et al., 1995).

Во второй половине XIX века Бреффельд (Brefeld, 1869) описывает диктиостелиевых слизевиков, а русский учёный М.С.Воронин описывает первого представителя паразитических слизевиков (плазмодиофорид) – *Plasmodiophora brassicae*.

В 60-е годы XX века американский учёный Олайв (Olive) описывает микроскопических слизевиков – протостелид и разрабатывает их классификацию. Он же в 1970 году впервые показал отличия диктиостелид от акразид и разделил их на две самостоятельные группы.

В это же время Мартин и Алексопулос провели детальное изучение жизненных циклов различных слизевиков, показав их уникальность в живой природе (Martin, Alexopoulos, 1969)

Во многих исследованиях последних десятилетий слизевики часто выступали в качестве модельных объектов. В частности, культуры слизевиков позволили получить важные сведения об функционировании кальций-кальмодулинового и цАМФ-опосредованного межклеточного взаимодействия.

Многие виды слизевиков легко культивируются в лабораторных условиях и проходят все этапы жизненного цикла за несколько дней. Гигантские многоядерные плазмодии слизевиков привлекли внимание генетиков, цитологов и биохимиков и можно смело заявить, что наряду с мышью, дрозофилой, арабидопсисом и грибом *Neurospora crassa*, слизевики являются одним из наиболее удобных модельных объектов в биологии. Изучение слизевиков позволило пролить свет на функционирование цитоскелета, работу Са-кальмодулинового комплекса, эволюцию полового процесса, соподчинение ядер в многоядерных клетках и многие другие вопросы.

Тривиальное название цАМФ (циклического аденозинмонофосфата) – акразин. Действие этой универсальной сигнальной молекулы заставляет амебоиды *Dictyostelium discoideum* сползаться в агрегаты и превращаться в плодовое тело. Это вещество также ответственно за поиск пищи амебоидами и за дифференцировку плодового тела на ножку и споровую головку. Ранее *Dictyostelium* относили к акразиевым слизевикам, откуда и происходит коммерческое название цАМФ.³

Молекулярно-генетические исследования и детальное изучение ультраструктуры клетки, проведенные в 80-90 годы XX века позволили прояснить вопросы филогении слизевиков, и показали как их обособленность от других эукариотов, так и полифилетичность самой группы.

Биология слизевиков

В жизненном цикле слизевиков выделяют две стадии: **трофическую** (вегетативную) и **расселительную** (генеративную). На трофической стадии происходит рост организма, накопление биомассы и вегетативное размножение, преимущественно путем бинарного де-

³ - Автор названия акразин Дж. Боннер писал, что долго думал, как назвать обнаруженную сигнальную молекулу. В это время он прочёл книгу Э.Спенсера «Волшебная королева» где есть персонаж – кодунья Акразия, завлекающая мужчин и превращающая их в животных. Случайное удачное сочетание имени Акразия с названием группы слизевиков «Акразиевые» решило итог раздумий.

ления клеток. На расселительной стадии осуществляется бесполое размножение и распространение с помощью спор.

Трофическая стадия

В жизненном цикле слизевиков трофическая стадия представлена:

- *одиночными клетками;*
- *надклеточными структурами.*

Одиночные клетки представляют собой первый этап трофической стадии слизевиков. Они условно разделяются на три типа:

- *амебоидные клетки;*
- *жгутиконосные клетки;*
- *мастигамебы.*

Амебоидные клетки - наиболее распространенный тип трофических особей слизевиков. Они в основном одноядерны, имеют микроскопические размеры, передвигаются с помощью псевдоподий и осуществляют фаготрофное питание. Амебоидные клетки слизевиков принято называть **миксамебами**. Внешне они часто неотличимы от амебоидных простейших.

Жгутиконосные или **флагеллятные клетки** присутствуют в жизненном цикле многих слизевиков. Они представляют собой видоизмененных миксамеб, образующих жгутик при повышении влажности субстрата.

Мастигамёбы или **амёбофлагеллятные клетки** образуют как жгутики, так и псевдоподии. Они являются переходной формой между миксамебами и жгутиковыми клетками.

Как правило, жгутиковые клетки, миксамебы и мастигамебы, способны к взаимным превращениям.

Надклеточные структуры имеют различное строение и происхождение. Они образуются из одиночных клеток, и составляют второй этап трофической стадии жизненного цикла слизевиков. Известно два основных типа межклеточных агрегатов:

- *плазмодии;*
- *псевдоплазмодии.*

Плазмодий - наиболее характерный для слизевиков тип вегетативного тела. Он представляет собой гигантскую многоядерную клетку амебоидной морфологии, и образуется из миксамеб и жгутиковых клеток в ходе их развития. Пути формирования плазмодия различны. Он образуется либо в результате множественных делений ядра амебоидной клетки, либо при слиянии отдельных амебоидных особей.

Псевдоплазмодий представляет собой сообщество амебоидных клеток, не теряющих своей индивидуальности. Он образуется в результате **агрегации** - тесного сближения отдельных амебоидных особей с объединением их в единый организм. Псевдоплазмодий структурно подобен колонии или даже многоклеточному организму, но принципиально отличается от них тем, что не происходит от одной материнской клетки, а объединяет особей различного происхождения.

На протяжении трофической стадии, амебоидные и флагеллятные клетки слизевиков образуют плазмодии и псевдоплазмодии. Последние, продолжая питаться, достигают иногда значительных размеров, после чего распадаются на отдельные клетки - **споры**. Переход к образованию спор знаменует начало расселительной стадии жизненного цикла.

Расселительная стадия

Процесс образования спор у слизевиков называют **спорацией**. Споры у слизевиков могут образовываться из различных вегетативных структур:

- из одиночной амeboидной клетки (характерно для *протостелид*);
- из плазмодия (характерно для *миксогастрид* и *плазмодиофорид*).
- из отдельных сегментов плазмодия (характерно для *миксогастрид* и *протостелид*);
- из псевдоплазмодия (характерно для *диктиостелид* и *акразид*).

Споруляция слизевиков может происходить двумя способами: споры либо образуются в виде массы свободных клеток, либо формируют плодовые тела.

- ◆ **Массы спор** не образуют морфологически-единой структуры, и связаны между собой только общностью происхождения. У паразитических организмов они сохраняют целостность лишь пока находятся в оболочке клетки хозяина. Споруляция с образованием масс несвязанных спор характерна для некоторых *плазмодиофорид*.
- ◆ **Плодовые тела** слизевиков - это специализированные структуры, служащие для созревания и распространения спор. Они обладают структурной цельностью, и являются более прогрессивной формой споруляции по сравнению с массами несвязанных клеток. Характерны для всех групп слизевиков, кроме *церкомонад*.

Споры в плодовых телах могут образовываться двумя способами - **эндогенно** (внутри плодового тела) и **экзогенно** (на его поверхности). При этом, плодовые тела могут состоять только из спор, или же включать стерильные структуры (стебелек, капиллиций и др.), способствующие распространению спор. В соответствии с этим различают три основных типа плодовых тел слизевиков:

- **Сорусы** - споры образуются **экзогенно**, плодовое тело целиком состоит из спор (характерны для *плазмодиофорид* и *акразид*);
- **Сорокарпы** - споры образуются **экзогенно**, плодовое тело помимо спор содержит стерильные структуры (характерны для *диктиостелид* и *акразид*);
- **Спорофоры** - споры образуются **эндогенно**, плодовое тело помимо спор обычно содержит стерильные структуры (характерны для *физаровых*);

Размеры плодовых тел у слизевиков колеблются в значительных пределах - от нескольких микрометров до десятков сантиметров, а количество спор в них варьирует от одной до сотен тысяч. Строение плодовых тел весьма разнообразно, и, наряду с морфологией спор, служит важнейшим диагностическим признаком при определении видовой принадлежности слизевиков.

Половой процесс и агамные отношения

У некоторых слизевиков обнаружен половой процесс, представляющий собой типичную **хологамию**, т.е. слияние вегетативных особей (миксамеб или жгутиконосных клеток) с образованием диплоидной зиготы (*физаровые* и *плазмодиофориды*). Изредка отмечается образование специализированных гамет одинаковой морфологии. В этих случаях половой процесс можно рассматривать как **изогамию** (*диктиостелиды*).

Однако у большинства слизевиков половое размножение находится на этапе становления, и представлено **агамными отношениями** - процессами нерегулярного обмена генетической информацией (см. Раздел 2). Долгое время считалось, что слияние амeboидов перед споруляцией необходимо только для образования плодового тела, однако при этом оставались непонятными некоторые явления. Например, у *церкомонад* в жизненном цикле имеется стадия временного плазмодия, но плодовых тел они не образуют.

По мере развития генетики и накопления сведений о биологии слизевиков возникло предположение, что образование плазмодия или псевдоплазмодия может иметь значение для рекомбинации генома. Множественное бесполое (агамное) слияние амeboидов у этой

группы организмов отражает ранние этапы становления полового процесса (переход от прокариотической конъюгации к кариогамии и мейозу у высших эукариот).⁴

У слизевиков известно четыре из пяти морфологических типов агамных отношений:

- Псевдоконъюгация, характерная для *диктиостелид*, и возможно *акразид*. Она приводит к образованию псевдоплазмодиев.
- Псевдокопуляция и временная плазмодияция характерны для *церкомонад*, и приводят у них к появлению сомателл или недолговечных плазмодиев, которые вскоре вновь делятся на отдельные одноядерные особи. Эти типы агамных отношений обнаружены также у близких родственников слизевиков – саркодовых простейших.
- Необратимая плазмодияция, характерная для физаровых слизевиков, приводит у них к образованию долгоживущих плазмодиев. Со временем такие плазмодии превращаются в плодовые тела и образуют покоящиеся споры.

Агамные отношения слизевиков представлены в основном пресекуальным процессом.

У слизевиков представлены разнообразные типы рекомбинации генома, причем иногда у одного вида одновременно имеется несколько типов. В связи с этим слизевики служат важным объектом для изучения эволюции полового процесса.

Классификация слизевиков

Как уже отмечалось, слизевики представляют собой сборную группу, объединяющую представителей неродственных эволюционных ветвей. Традиционно, в эту группу включались:

1. *плазмодимальные слизевики* или *миксомицеты* (включая *протостелевых* и *миксогастровых*);
2. *клеточные слизевики* или *акразиомицеты* (включая *акразид* и *диктиостелид*);
3. *плазмодиофоровые слизевики* (*плазмодиофориды*);
4. *лабиринтовые слизевики* (*лабиринтулы*);

В соответствии с системой, принятой в настоящем пособии, миксомицеты, диктиостелиды и плазмодиофориды рассматриваются пределах царства *Myxobionta*, акразиды - в царстве *Euglenobionta*, а лабиринтулы - в царстве *Heterokonta*. При этом, лабиринтулы по многим чертам организации отличаются от слизевиков, и будут рассмотрены нами в разделе, посвященном грибоподобным протистам.

Методы изучения слизевиков

Сбор и культивирование

Для обнаружения свободноживущих слизевиков обычно используют два метода:

- *сбор плодовых тел в природе*;
- *метод влажной камеры*.

Первый метод наиболее пригоден для обнаружения слизевиков с крупными плодовыми телами. При поиске слизевиков в природе особое внимание следует обращать на различные растительные остатки (пни, валёжник, брёвна, опад и т.п.). Плодовые тела некоторых слизевиков легко обнаружить благодаря крупным размерам (*Fuligo*, *Reticularia*) или яркой окраске (*Arcyria*). У некоторых видов скученные плодовые тела образуют обширные колонии, которые также бывают хорошо заметны (*Stemonitis*).

⁴ - Плазмодии являются результатом агамных отношений только в том случае, если образуются путем агрегации одиночных клеток, а не множественного деления ядра амебоида.

Однако, многие виды можно обнаружить только после тщательного осмотра растительных остатков с помощью увеличительного стекла (*протостелиды* и *лицеевые*). Кроме того, плодовые тела могут быть эфемерными, т.е. хрупкими и не долгоживущими. Для изучения этих групп наиболее удобен метод влажной камеры. При использовании этого метода предварительно проводят в природе сбор различных субстратов (трухлявая древесина, листья и пр.). Затем эти субстраты плотным слоем раскладывают на дно чашек Петри, увлажняют и несколько дней культивируют в тепле при рассеянном свете. Иногда, в случае когда субстраты очень сухие, их полностью заливают водой и оставляют намокать на протяжении нескольких часов. Потом лишнюю воду сливают и инкубируют так, как указано выше.

Как правило, вскоре субстраты массово покрываются плодовыми телами слизевиков. Часто, первые спорофоры *Echinostelium* и *Licea* появляются уже через 24 часа, хотя наибольшее их число образуется на 3-8 сутки после начала культивирования. Некоторые виды слизевиков требуют длительного культивирования – до нескольких недель (*Physarum*).

Хорошие результаты даёт использование в качестве субстрата для влажной камеры участков коры живых деревьев. С одной стороны там могут массово находиться споры слизевиков, а с другой, практически отсутствует микрофлора, которая может подавлять развитие плодовых тел. Наиболее пригодна для выделения слизевиков шероховатая кора таких деревьев как дуб, вяз, клён. Кора голосеменных, за исключением разве что можжевельника, обычно бедна слизевиками.

Иногда плодовые тела физаровых слизевиков, собранные в природе, бывают старыми или повреждёнными, что делает невозможным их точную идентификацию. В этом случае их споры проращивают на искусственных питательных средах и затем получают новые плодовые тела *in vitro*. Этот способ позволяет также детально изучить различные стадии формирования плодового тела.

Получение плодовых тел *in vitro* можно разделить на три основных этапа: проращивание спор, культивирование плазмодиев и получение плодовых тел.

Проращивание спор.

Споры из плодового тела слизевика с соблюдением условий стерильности переносят в пробирки или чашки Петри с агаровыми питательными средами, на которых предварительно культивируется молодая колония бактерии.

Иногда требуется предварительная очистка споровой массы от примесей (например, спор пенициллов). Для этого проводят суспендирование спор слизевика в стерильной воде и разведение суспензии во много раз. Затем маленькая капля суспензии в стерильных условиях переносится в пробирку на культуру бактерии. При значительном разведении вероятность того что в одной капле окажутся и споры слизевика и споры гриба-примеси очень невелика и при этом хотя бы часть пробирок будет содержать чистую культуру слизевика. Степень разведения суспензии определяется экспериментальным путём. Часто, в случае взятия спор из внутренней части плодового тела слизевика, разведение в воде вообще не требуется.

Бактерии служат пищей для молодых миксамёб слизевика. Чаще всего используют культуры кишечной палочки (*Esherichia coli*) или сенной палочки (*Bacillus subtilis*). Культивирование проводят в тёплом затенённом месте.

Культивирование плазмодиев.

Плазмодии можно продолжать культивировать в чашках Петри, но часто для получения крупных плодовых тел их переносят в другой сосуд. Молодые плазмодии аккуратно вместе с кусочками субстрата извлекают из пробирки или чашки Петри и помещают в кристаллизатор с водой. Для корма плазмодиев на этом этапе культивирования обычно используют измельчённые овсяные хлопья. Взрослые плазмодии в состоянии самостоятельно справляться с сопутствующими микроорганизмами, поэтому соблюдение высокой стерильности на втором этапе выращивания не обязательно. За несколько дней культивиро-

вания плазмодии некоторых видов слизевиков могут достигать диаметра до десяти сантиметров.

Плазмодии слизевиков в вегетативном состоянии имеют положительный трофотаксис и гидротаксис, но отрицательный фототаксис, т.е. предпочитают влажные места с большим количеством пищи, но избегают света. При образовании плодовых тел таксисы меняются на противоположные.

Получение плодовых тел

Кристаллизатор со взрослым плазмодием переносят на свет и помещают в него конус из плотной гигроскопической бумаги. Плазмодий выползает по поверхности бумаги на вершину конуса и превращается в плодовое тело.

Хранение и микрофотографирование

Образцы, собранные как в природе, так и во влажной камере, должны быть помещены в коробочки, так как они легко разрушаются на обычных конвертах и на гербарных листах. Для сбора и хранения удобно использовать спичечные коробочки, на дно которых приклеивают кусочек субстрата со спорофорами. Перед приклеиванием плодовые тела подсушивают до воздушно-сухого состояния. Для уничтожения личинок насекомых, которые могут повредить коллекцию, обычно используют промораживание образцов.

При обычных микроскопических исследованиях готовят временные препараты. Плодовое тело или его часть помещают в каплю 96% спирта. После того, как спирт испаряется, добавляют каплю 2-3% КОН, затем материал заключают в 8% глицерин и накрывают покровным стеклом, а край стекла заливают нитроцеллюлозным лаком.

Хорошие результаты даёт использование среды Хойера (дистиллированная вода – 50 мл, гуммиарабик – 30 мг, хлоралгидрат – 200 мг, глицерин – 20 мг). Гуммиарабик растворяют в воде в течение 24 часов при комнатной температуре, затем добавляют хлоралгидрат, и после его растворения (2-3 суток) добавляют глицерин. В среде Хойера препараты сохраняются 2-3 года, но не более. Учитывая это, желательно делать фотографии или рисунки удачных препаратов.

Для изготовления постоянных микропрепаратов можно использовать лактофенол (фенол кристаллический- 20 г, молочная кислота - 20 г, глицерин- 40 г, вода- 20 г).

СИСТЕМА СЛИЗЕВИКОВ

Ц А Р С Т В О МИКСОБИОНТЫ - МУХОВИОНТЫ

(от греч. туха - слизь)

Myxobiontes (partim) Kusakin, Drozdov, 1997;
Sarcomastigota (excl. Filosa et Choanoflagellata) Cavalier-Smith,
1998.

Это царство объединяет организмы, имеющие одноклеточный, плазмодиальный или псевдоплазмодиальный таллом, и обладающие амебоидной, реже монадной морфологической структурой. Все миксобиионты - аэробные гетеротрофы, обитающие в воде и на суше; свободноживущие, иногда паразитические формы.

Строение клетки - типичное для эукариотов. В клетке присутствует от одного до нескольких тысяч ядер. При делении ядра формируется единое биполярное веретено. Такой тип деления называют *ортомитозом*.⁵ В пределах группы он может быть закрытым, полуоткрытым или открытым.

Жгутиковый аппарат, как правило, состоит из двух апикальных *гетероконтных* (имеющих разную длину) но *изоморфных* (имеющих одинаковую морфологию) жгутиков. Один жгутик обычно направлен вперёд, а второй – назад, вдоль тела клетки. Задний жгутик может быть редуцирован. Мاستигонемы (жгутиковые волоски) отсутствуют.

Клеточные покровы у большинства миксобиионтов представлены плазмалеммой, но у некоторых видов имеется клеточная оболочка, содержащая целлюлозу или хитин. Это особенно характерно для спор слизевиков-миксобиионтов.

Митохондрии присутствуют, лишь у некоторых видов вторично утрачены. Митохондриальные кристы - трубчатые, реже имеют другую форму. Пластиды отсутствуют. Запасной полисахарид - α -1,4 [1,6]- глюкан.

Рибосомы эукариотического типа. Аппарат Гольджи состоит из типичных диктиосом.

Хотя представители этой группы стали известны науке еще в XVIII веке (Rosenhoff, 1755), систематическая структура царства *Myxobiontes* остается дискуссионной до настоящего времени. В данном пособии мы придерживаемся оригинальной трактовки объема этой группы, основываясь, в первую очередь, на работах О.Г.Кусакина и А.Л.Дроздова (1997) а также Т.Кавалье-Смита (Т.Cavalier-Smith, 1998).

К царству *Myxobiontes* относятся: *лобозные амебы* (включая классический род *Amoeba*), *энтамебы* (паразитические вторично-безмитохондриальные амебы, в том числе *Entamoeba*, вызывающая дизентерию человека), *форамениферы* (морские панцирные амебы), *эбрииды* (ранее рассматривались в классе золотистых водорослей), а также четыре группы слизевиков: *церкомонады*, *физаровые* (*протостелиевые* и *миксогастровые*), *диктиостелиевые* и *плазмодиофоровые*.

⁵ - Противоположный ортомитозу тип деления ядра называют *плевромитозом*. Для него характерно образование двухчастного веретена, одна часть которого связана с хромосомами, а другая, расположенная в стороне, соединяет центры организации микротрубочек. Плевромитоз характерен, в частности, для настоящих грибов.

Тип ЦЕРКОМОНАДЫ - CERCOMONADOPHYLES
Cercomonadophyles Kusakin et Drozdov, 1997;
=Cercomonada (Kent, 1880) Karpov, 1990
(от греч. kerkos – хвост, и monas - единица, монада)

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла церкомонад представлена свободноживущими амебоидными и монадными клетками, а также миксамебами. Все три типа вегетативных особей способны к взаимным превращениям.

По строению клетки церкомонады близки к другим миксобиионтам. Плазмалемма лишена дополнительных оболочек и чешуек. Монадные клетки несут пару гетероконтных изоморфных жгутиков. В псевдоподиях иногда имеются стрекательные органеллы – экструсомы. Клетки имеют сократительную и пищеварительные вакуоли.

Иногда (но не регулярно и не у всех видов) отдельные клетки сливаются и образуют либо объединенную клетку вегетативной морфологии (сомателлу), либо микроскопический плазмодий. В первом случае наблюдаются агамные отношения типа псевдокопуляции, а во втором случае - типа временной плазмодии. Граница между сомателлой и плазмодием у церкомонад размыта. Так, плазмодий часто несет жгутики слившихся особей, т.е. является фактически амебофлагеллятной клеткой. Между ядрами слившихся особей происходит интеркариотическое взаимовлияние.

Формирование плазмодия связано лишь со вступлением особей в агамные отношения, и не вызывает перехода к расселительной стадии. Плодовые тела у церкомонад никогда не образуются. После осуществления в плазмодии обмена генетической информацией, происходит деплазмодияция - распад плазмодия на отдельные клетки. Этим завершается жизненный цикл церкомонад.

ЭКОЛОГИЯ

Церкомонады широко распространены в пресных и соленых водоемах. Большинство представителей - свободноплавающие, но известны также прикрепленные и ползающие по субстрату формы. Церкомонады - фаготрофы, питаются бактериями.

СИСТЕМАТИКА

Церкомонады были открыты в конце XIX века (Kent, 1880) и длительное время рассматривались как простейшие животные. Цитологические исследования 80-90-х годов XX века показали обособленность церкомонад от других жгутиконосцев и их родство с физаровыми слизевиками (Карпов, 1990). В связи с этим, церкомонады могут считаться предками физаровых слизевиков, а возможно и диктиотелид (Кусакин, Дроздов, 1997). Впрочем, систематическое положение этих организмов по-прежнему остается спорным.

Тип *Cercomonadophyles* включает одно семейство *Cercomonadaceae* (*Cercomonadidae* Kent, 1880), повторяющее характеристику типа.

Хорошо изученный представитель семейства - *Cercomonas crassienda* - широко распространенный обитатель пресных водоемов.

Тип ДИКТИОСТЕЛИДЫ - DICTYOSTELIOPHYLES
(Диктиостелиевые слизевики)
Dictyosteliophyles Kusakin et Drozdov, 1997;
= Dictyostelida Lister, 1900; Dictiostelia L.S.Olive, 1970;
(от греч. diction – сеть и stele – столб, колонна)

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла диктиостелид представлена амебоидными клетками (миксамебами), жгутиконосная стадия отсутствует. Миксамебы способны образовывать подвижный псевдоплазмодий, вступая при этом в агамные отношения типа псевдоконъюгации. При переходе к расселительной стадии псевдоплазмодий образует плодовые тела - сорокарпы, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят из сорусов - шаровидных спороносных головок, расположенных на ножке - стебельке. Стебельёк и стенки спор содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамебами.

Жизненный цикл большинства видов полностью проходит в гаплофазе. Лишь некоторые диктиостелиды способны к изогамному половому процессу.

Трофическая стадия

Одиночные клетки и покоящиеся стадии

Миксамебы диктиостелид являются одноядерными клетками с голозойным типом питания. При активном перемещении по субстрату, миксамебы приобретают удлинённую форму. При этом, на переднем конце клетки появляется зона прозрачной цитоплазмы - гиалоплазмы, из которой время от времени выступают дольчатые псевдоподии. Миксамебы имеют сократительные и пищеварительные вакуоли. В условиях, неблагоприятных для развития, амебоидные клетки способны переходить в состояние покоя, выделяя вокруг себя плотную оболочку. Такие покоящиеся клетки называют микроцистами.

Вегетативное размножение

В благоприятных условиях миксамебы способны к вегетативному размножению в форме митотического деления. В процессе митоза веретено располагается почти целиком внутри ядра, оболочка которого остается интактной, за исключением полярных отверстий, через которые проходят микротрубочки. Такой тип деления известен как полуоткрытый ортомитоз.

Псевдоплазмодии

При достижении критической численности или истощении запасов пищи амебоиды сливаются в псевдоплазмодий. Он не способен к фаготрофному питанию, и, соответственно, не является собственно трофической стадией жизненного цикла, а служит переходом от трофической к расселительной стадии.

Образование псевдоплазмодия проходит в два этапа⁶.

1. Преагрегация

В течение кратковременного (4 - 8 часов) преагрегационного периода осуществляются серьезные преобразования в морфологии и физиологии трофических амеб, соответствующие первой ступени их дифференцировки. Клетки прекращают делиться и несколько уменьшаются в размерах. Происходит быстрое снижение их фагоцитарной активности, вплоть до полной потери способности к фагоцитозу. Наблюдается экзоцитоз содержимого пищеварительных вакуолей, которые вскоре исчезают совсем. Экспериментально показано, что если клетки *D. discoideum*, находящиеся на более поздних этапах дифференциров-

⁶ - Описание развития псевдоплазмодия и плодовых тел диктиостелид будет дано преимущественно на основе данных, полученных при исследованиях *Dictyostelium discoideum* Raper, 1935 - наиболее изученного (хотя и не самого распространенного) вида диктиостелид.

ки, вернуть в исходные условия, то они еще довольно долго оказываются неспособными к фагоцитозу, что свидетельствует о значительной степени происходящих перестроек метаболизма.

В конце преагрегационного периода в амебах появляются *аутофагические вакуоли*, осуществляющие самопереваривание, которое, по всей видимости, является основным источником энергии в ходе развития псевдоплазмодия и плодовых тел.

2. Агрегация

У диктиостелиевых слизевиков агрегация представляет собой сближение отдельных особей с их последующим объединением в псевдоплазмодий. Первым видимым свидетельством начала агрегации служит появление *центров агрегации* - отдельных клеток или небольших их групп, которые привлекают к себе других миксамеб. Привлечение осуществляется благодаря выделению в среду специальных аттрактантов - веществ, привлекающих миксамеб. У целого ряда диктиостелид функцию аттрактанта выполняет *акразин*⁷ - аденозин-3'-5'-монофосфат (циклический АМФ, или цАМФ) - широко распространенный в живой природе агент межклеточной кооперации. Было установлено что цАМФ вызывает у диктиостелид положительный хемотаксис в очень незначительной концентрации - 10^{-6} - 10^{-5} М.

Следует отметить, что цАМФ привлекает только миксамеб, прошедших преагрегацию, в то время как трофические особи этим веществом не привлекаются. Специальные рецепторы, воспринимающие цАМФ располагаются равномерно по всей поверхности миксамеб. Местное повышение концентрации цАМФ индуцирует образование псевдоподий в стимулируемом участке, т.е. локомоция происходит в направлении максимальной концентрации комплексов цАМФ - рецептор.

Циклический АМФ не является универсальным хемоаттрактантом для всех видов диктиостелид. У ряда видов эти функции выполняют иные, причем, по всей видимости, различные вещества. Например, у *Polysphondilium violaceum* и *P. pallidum* аттрактантом служит олигопептид с молекулярной массой около 1500.

Привлекаемые аттрактантами, клетки движутся по направлению к центрам агрегации и, собираясь в группы, формируют сплошные *«клеточные потоки»*. Сливаясь, эти потоки образуют звездообразную клеточную массу, вокруг которой секретируется общая слизистая оболочка. Так формируется псевдоплазмодий - многоклеточное образование, которое в дальнейшем ведет себя как единый организм. Сформировавшийся псевдоплазмодий приобретает удлиненную форму и начинает активно перемещаться по субстрату. На выбор направления миграции оказывает влияние целый ряд физико-химических факторов. Псевдоплазмодий обладает фото-, термо- и хемотаксисами, причем его передний конец более чувствителен к определенным стимулам, чем остальные участки тела.

При образовании псевдоплазмодия миксамебы вступают в агамные отношения типа псевдоконъюгации. Между ядрами агрегированных особей происходит интеркариотическое взаимовлияние. Кроме того, в псевдоплазмодии диктиостелид найдены цитологические доказательства существования «классического» парасексуального процесса, при котором гаплоидные ядра попарно сливаются, и возникшие диплоидные ядра претерпевают вегетативную гаплоидизацию. Подобные явления обеспечивают высокую изменчивость диктиостелид даже при отсутствии типичного полового процесса.

Расселительная стадия

⁷ - Аттрактант диктиостелид был назван акразином, поскольку ранее эти организмы рассматривались как представители акразиевых слизевиков.

При переходе к расселительной стадии, псевдоплазмодий образует плодовые тела - сорокарпы. Формирование сорокарпов проходит в два этапа - дифференцировка псевдоплазмодия и споруляция.

1. Дифференцировка псевдоплазмодия

В процессе миграции псевдоплазмодий претерпевает дифференцировку на два основных участка - *предножковый* (передний) и *преспоровый* (задний). Оба участка формируются специализированными клетками, соответственно, *предножковыми* (образуют ножку плодового тела) и *преспоровыми* (образуют споры).

Клетки преспорового участка псевдоплазмодия характеризуются наличием в них своеобразных *преспоровых вакуолей*, которые содержат ферменты и «строительный материал» для синтеза клеточной стенки будущих спор. В предножковых клетках такие вакуоли отсутствуют, однако в них в большом количестве имеются аутофагические вакуоли, содержащие кислую фосфатазу. Клетки обоих типов хорошо отличаются друг от друга по подвижности и целому ряду других (биохимических, морфологических и ультраструктурных) признаков. С помощью молекулярно-биологических методов было показано также, что предножковые клетки можно, в свою очередь, разделить на несколько групп, имеющих различную локализацию внутри предножкового участка и по-разному реагирующих на внешние сигналы.

Соотношение преспоровых и предножковых клеток в псевдоплазмодии является величиной более или менее постоянной и составляет ориентировочно 2 : 1.

Судьба амeboидов в исходно гомогенной массе трофических особей определяется тем, на какой стадии ядерного цикла их застала стимуляция к началу «коллективного» этапа развития. Амeboиды, находящиеся в S и G₂-фазе, дифференцируются в преспоровые клетки, тогда как предножковые клетки формируются в G₁-фазе. Существуют также и дополнительные механизмы контроля специализации клеток с помощью веществ-регуляторов. Впрочем, дифференцировка псевдоплазмодия на преспоровый и предножковый участки является достаточно лабильной, и допускает взаимную трансформацию одного клеточного типа в другой.

Миграция псевдоплазмодия по субстрату обусловлена индивидуальной подвижностью составляющих его клеток. Установлено также существование внутри псевдоплазмодия градиентов концентрации аттрактантов, что обеспечивает координирование поведения клеточной массы как единого многоклеточного организма.

2. Споруляция

Продолжительность периода перемещения псевдоплазмодия по субстрату в значительной степени определяется условиями окружающей среды. Но в итоге, после прохождения дифференцировки на предножковый и преспоровый участки, псевдоплазмодий прекращает движение и преобразуется в *сороген*, т.е. приобретает вертикальную ориентацию и конусовидную форму. Группа клеток, лежащих на субстрате в основании сорогена формирует расширенный *базальный диск*. На базальном диске располагается полусферическая масса преспоровых клеток. Наконец, на вершине этой массы находится *папилла* - сопочковидный вырост, образованный предножковыми клетками. Приобретая такую структуру, сороген приступает к формированию плодового тела - сорокарпа.

Предножковые клетки папиллы начинают постепенно погружаться в массу преспоровых клеток, и, пройдя сквозь нее, пристраиваются сверху на базальный диск. Опустившись на базальный диск, каждая предножковая клетка выделяет вокруг себя толстую целлюлозную стенку и погибает. Последующие предножковые клетки укрепляются на поверхности предыдущих. В результате накопления предножковых клеток формируется стержень - *сердцевина стебелька*. Вокруг этой сердцевины преспоровые клетки секретируют двухслойную *целлюлозную трубку*, покрытую снаружи слизистой пленкой. Сердцевина, окруженная целлюлозной трубкой, образует стебелек сорогена.

Удлиняющийся стебелек приподнимает над субстратом массу преспоровых клеток, которая отрывается от базального диска и приобретает форму сферы, расположенной на

конце растущей ножки. На вершине этой сферы располагается уменьшающаяся папилла, из которой, сквозь массу преспоровых клеток продолжают двигаться вниз предножковые клетки.

Наконец, запас предножковых клеток в папилле истощается, и она исчезает. После этого сферическая масса преспоровых клеток, расположенная на вершине стебелька, превращается в сорус - спороносную головку, содержащую споры.

Споры одеты толстой целлюлозной оболочкой и устойчивы к воздействию неблагоприятных условий окружающей среды. При прорастании спор из них выходят амeboидные трофические особи. Жизненный цикл диктиостелид занимает 3-4 суток.

Половой процесс

В условиях, неблагоприятных для образования плодовых тел (повышенная влажность, темнота, измененный состав среды и др.), некоторые виды диктиостелид способны вступать на альтернативный путь протекания жизненного цикла, включающий прохождение полового процесса и образование диплоидной зиготы.

В ходе полового процесса, миксамебы попарно сливаются, в результате чего образуются двудерные клетки, которые в начале ничем (даже размерами) не отличаются от обычных трофических амeboидов. Лишь спустя некоторое время двудерные клетки становятся морфологически хорошо отличимы благодаря значительному увеличению объема их цитоплазмы. Параллельно с этим происходит сначала набухание, а затем и слияние обоих ядер, в результате чего образуется диплоидное ядро. Клетка, в которой произошло слияние ядер, называется зиготой или *гигантской клеткой*. Показано, что одноядерные амeboидные особи, участвующие в половом процессе, представляют собой специализированные гаметы, и соответственно, половой процесс диктиостелид можно считать изогамией. Среди диктиостелид есть как гомо-, так и гетероталлические формы.

Сформировавшиеся гигантские клетки начинают привлекать к себе гаплоидных миксамеб, выступая, фактически, в роли центров агрегации. При этом, в качестве аттрактанта иногда выступает цАМФ. В результате образуется плотный агрегат, в центре которого расположена гигантская клетка, а на периферии - гаплоидные амeboбы. Вокруг агрегата образуется так называемая *первичная оболочка*, которая напоминает слизистую пленку, окружающую мигрирующий псевдоплазмодий. Окружение многоклеточного агрегата оболочкой знаменует его превращение в молодую *макроцисту*. После образования первичной оболочки гигантская клетка приступает к фагоцитозу окружающих ее амeboидных особей. Гаплоидные амeboбы, таким образом, обеспечивают питание гигантской клетки.

После поедания гигантской клеткой всех гаплоидных амeboб, макроциста окружается целлюлозной *вторичной оболочкой*. Во время формирования вторичной оболочки диплоидное ядро макроцисты претерпевает мейотическое деление, с образованием четырех гаплоидных ядер. После прохождения мейоза, макроциста окружается *третичной оболочкой* и претерпевает множественные деления ядер. Зрелая многоядерная макроциста, окруженная трехслойной оболочкой, вступает в период покоя.

В процессе прорастания цитоплазма макроцисты сперва распадается на крупные одноядерные клетки, называемые *проамeboбами*. Последние многократно делятся, образуя трофические амeboидные особи нормального размера.

ЭКОЛОГИЯ

Диктиостелиды - сапротрофы, обитающие в листовой подстилке, на почве, мертвых частях растений, разлагающихся плодовых телах грибов или навозе, а также в ризосфере многих растений. Распространены они повсеместно, но из-за микроскопических размеров, тонкого строения и эфемерности плодовых тел плохо сохраняются в коллекциях и редко привлекают внимание специалистов. Длительное время они рассматривались как преимущественно копрофильные (обитающие на помете животных) организмы и только в последнее время, благодаря систематическим исследованиям ряда авторов, были описаны диктиостелиды, встречающихся в разнообразных местообитаниях.

Наибольшее число диктиостелиевых слизевиков обитает в листовой подстилке и почвах листопадных лесов в зоне умеренного климата. Среди них наиболее часто встречается *Dictyostelium mucoroides*. Основным фактором влияющим на встречаемость и распространение диктиостелид служит наличие пищевых ресурсов в виде почвенных бактерий, составляющих основу их пищевого рациона. Впрочем, известны виды, способные поглощать не только бактерий, но и миксамеб других слизевиков, нападая даже на клетки более крупные, чем они сами, и поглощая их фрагменты. Миксамебы *Dictyostelium caveatum* способны привлекать с помощью аттрактантов клетки других видов и поедать их. Нередки и случаи каннибализма.

Диктиостелиды легко культивируются на бактериях в агаровых средах. Кроме того, ряд видов (например *Polysphondilium pallidum* и *Dictyostelium discoideum*) удается культивировать в питательных средах, лишенных бактерий. Диктиостелиды используются в качестве модельных объектов при изучении таксисов, межклеточных взаимодействий, возникновения гетерокариона и других вопросов клеточной биологии.

СИСТЕМАТИКА

Диктиостелиевые слизевики были открыты Бреффельдом в середине XIX века (Brefeld, 1869) и длительное время рассматривались в группе «клеточных слизевиков»⁸ куда, кроме них, включались акразиды. Отличия диктиостелид от акразид впервые показал Олайв (Olive, 1970). Последующие исследования выявили, что в эволюционном плане тип *Dictyosteliophyles* достаточно обособлен от других групп организмов, и лишь состоит в отдаленном родстве с настоящими слизевиками из типа *Physarophyles*.

В соответствии с системой Рэпера (Raper, 1984), тип *Dictyosteliophyles* включает единственный отряд *Dictiosteliiformes* (= *Dictyosteliida* Lister in Lankaster, 1909), объединяющий два семейства (*Acytosteliidae* и *Dictyosteliidae*), 4 рода и около 46 видов. Семейства диктиостелид отличаются, в первую очередь, способом образования стебелька плодового тела.

Семейство *Acytosteliaceae* Raper ex Raper et Quinlan, 1958

У представителей этого семейства все клетки сорокарпа превращаются в споры т.е. являются преспоровыми. Предножковые клетки отсутствуют, а стебелек сорокарпа не имеет клеточного строения и синтезируется преспоровыми клетками. Стебелек представляет собой тонкую полую трубку, чрезвычайно напоминающую стебелек плодовых тел протостелиевых слизевиков. Стенки стебелька продольно ориентированные целлюлозные фибриллы.

Семейство *Acytosteliidae* включает 1 род *Acytostelium* с 4 видами.

Род *Acytostelium* Raper, 1956

У представителей этого рода из одного псевдоплазмодия возникает несколько папилловидных (сосочковидных) сорогонов, каждый из которых дает начало сорокарпу, состоящему из терминального соруca, расположенного на длинной, тонкой, полый ножке.

Обычно у *Acytostelium* образуются многоспоровые плодовые тела, но имеются данные, что при определенных условиях могут возникать двуспоровые и даже односпоровые сорокарпы, фактически неотличимые от плодовых тел протостелиевых слизевиков.

Первым из описанных и наиболее изученным представителем рода является *Acytostelium leptosomum*.

Семейство *Dictyosteliaceae* Rostaf., 1875

У представителей этого семейства часть клеток сорокарпа превращаются в споры, а другая часть формируют стебелек плодового тела, который, таким образом, имеет клеточ-

⁸ - Искусственная группа «клеточных слизевиков» включает организмы, образующие псевдоплазмодии, т.е. диктиостелиды и акразиды.

ное строение. При этом, дифференциация клеток на преспоровые и предножковые может отсутствовать, и судьба каждой клетки в процессе дифференцировки определяется ее локализацией в сорогене.

Включает 3 рода – *Dictyostelium*, *Polysphondilium* и *Coenonia*, различающиеся по структуре плодовых тел.

Род *Dictyostelium* Brefeld, 1869

Этот род - самый обширный среди диктиостелид, и включает 35 видов. Виды рода *Dictyostelium* различаются главным образом по форме, размерам и окраске сорокарпов и спор. Кроме того, у *Dictyostelium minutum*, *D. deminutivum*, *D. lacteum* и ряда других видов в жизненном цикле отсутствует миграционная стадия, и псевдоплазмодии приступают к спорогенезу сразу же после возникновения. У *D. mucoroides* формирование ножки начинается практически сразу по окончании процесса агрегации, после чего псевдоплазмодий еще длительное время мигрирует по субстрату.

Своеобразно развитие плодовых тел *D. polycephalum*. У этого вида каждый клеточный агрегат подразделяется на некоторое количество отдельных, нитевидных псевдоплазмодиев длиной до 1 см, у которых в период миграции отсутствует дифференцировка на преспоровые и предножковые клетки. Перед началом споруляции эти псевдоплазмодии в свою очередь подразделяются на несколько частей, каждая из которых дает начало отдельному плодovому телу.

Сорокарпы *D. rosarium*, кроме обычного крупного терминального соруса спор, имеют еще и небольшие дополнительные сорусы, расположенные по всей длине ножки и сидящие непосредственно на ее поверхности.

Род *Polysphondilium* Bref., 1884

У представителей этого рода в псевдоплазмодиях отсутствует дифференцировка клеток на преспоровые и предножковые. При образовании плодовых тел, в процессе удлинения стебелька, на заднем конце поднимающегося над субстратом сорогена происходит отшнуровка небольших клеточных масс. Эти отделившиеся участки последовательно, начиная в самых нижних, дифференцируются на несколько мелких **вторичных сорогенов**, развивающихся затем в отдельные сорусы на ножках. В результате образуется серия мутовок из нескольких вторичных ветвей, расположенных по всей длине основного ствола, на конце которого располагается одиночный, более крупный терминальный сорус.

Два наиболее распространенных вида - *Polysphondilium violaceum* и *P. pallidum* хорошо различаются по окраске спор, фиолетовой и белой соответственно.

Род *Coenonia* Tiegh., 1884

У представителей этого рода стебелек плодового тела расширяется на верхушке в виде чашевидного образования с зубчатыми краями, в котором находится сорус округлых желтоватых спор. Иногда сорокарпы образуют мутовки вторичных сорусов.

Род представлен единственным известным видом *Coenonia denticulata*.

Тип ФИЗАРОВЫЕ - PHYSAROPHYLES

Kusakin et Drozdov, 1997

(от греч. physa - нить)

(миксомицеты, настоящие слизевики,
плазмодиальные слизевики)

= Mухомycetes Link, 1833; Mухомycota Whittaker, 1969

(от греч. муха - слизь, и mycota - грибы)

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла физаровых слизевиков представлена жгутиковыми и амебоидными клетками (миксамебами), а также переходными между ними мастигамебами (см. выше). Все три типа трофических клеток способны путем слияния и многократного деления ядер образовывать плазмодий. При переходе к расселительной стадии плазмодий образует плодовые тела - спорофоры, в которых происходит эндогенное спорообразование⁹. Спорофоры состоят из *спорангиев* - спороносных головок, окруженных *перидием* - оболочкой, имеющей клеточное строение. Иногда спорангий расположен на ножке - *стебельке*. Стебелёк, перидий и стенки спор содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамебами и жгутиковыми клетками.

Жизненный цикл миксомицетов гаплофазный или гаплодиплофазный. Многие виды способны к хологамному половому процессу. При образовании плазмодия особи вступают в агамные отношения типа необратимой плазмодии.

Трофическая стадия

Одноклеточные особи

Амебоидные клетки физаровых слизевиков обычно образуют филозные (нитевидные), реже лобозные (лопастные) псевдоподы. Жгутиковые клетки и мастигамебы обычно несут два гетероконтных изоморфных жгутика. У некоторых видов один жгутик редуцирован, но в любом случае хорошо развиты обе кинетосомы, расположенные V-образно¹⁰. Трофические клетки миксомицетов обладают фаготрофным типом питания, но способны и к осмотрофному.

Вегетативное размножение

В благоприятных условиях одноклеточные особи способны к вегетативному размножению в форме митотического деления, которое в пределах группы может быть нескольких типов. Если процессе митоза веретено полностью располагается внутри ядра, оболочка которого остается интактной, то имеет место закрытый ортомитоз. Если оболочка ядра разрушается на полюсах, и в этой области веретено выходит в цитоплазму, то наблюдается полуоткрытый ортомитоз. Наконец, если в ходе деления ядерная оболочка полностью разрушится, то происходит открытый ортомитоз.

Плазмодии

При слиянии и/или многократном делении ядер трофических особей образуется плазмодий. По классификации Алексопулоса (Alexopoulos, 1960) плазмодии физаровых слизевиков разделяют на три типа: протоплазмодий, афаноплазмодий и фанероплазмодий.¹¹

⁹ - У некоторых представителей класса *протостелиевых* в спорофоре образуется только одна спора, что внешне напоминает экзогенное спорообразование.

¹⁰ - Исключение составляют представители отряда *Planoprotosteliiformes* из класса *протостелиевых*.

¹¹ - Некоторые авторы выделяют четвертый тип плазмодия занимающий по морфологии промежуточное положение между афано- и фанероплазмодием. Это тип плазмодия характерен для *трихиевых* слизевиков.

- **Протоплазмодий** – имеет микроскопические размеры, фактически представляет собой многоядерный амeboид. Характерен для *протостелиевых*, *эхиностелиевых* и *лицевых*.
- **Афаноплазмодий** – обычно имеет микроскопические размеры, но несколько крупнее чем протоплазмодий. Представляет собой прозрачное образование, имеющее вееро-видную форму и плохо различимую сетчатую структуру. Характерен для *стемонитовых*.
- **Фанероплазмодий** – часто имеет макроскопические размеры. Представляет собой плотное, часто ярко окрашенное образование, имеющее вееро-видную форму и развитую сетчатую структуру. В нем присутствует система жилок, обеспечивающая ток цитоплазмы. Характерен для *лицевых* и *физариформных*.

Для афаноплазмодия и фанероплазмодия характерны так называемые **челночные точки**, представляющие собой движение цитоплазмы, попеременно направленное то в одну, то в другую сторону.

Расселительная стадия

При переходе к расселительной стадии физаровые слизевики образуют плодовые тела - спорофоры. Они очень разнообразны, могут иметь различную форму, окраску и размеры. Выделяют четыре основных типа спорофоров:

- *плазмодиокарпы*;
- *спорокарпы*;
- *псевдоэталлии*;
- *эталлии*.

Плазмодиокарпы представляет собой сидячие плодовые тела неправильной формы. При их образовании плазмодий не претерпевает морфологических перестроек и лишь покрывается оболочкой (перидием).

Встречаются у низших представителей *лицевых*, *трихиевых* и *физариформных* слизевиков.

Спорокарпы¹² - дифференцированные споровместилища, состоящие из спороносной головки (спорангия), имеющей округлую, овальную, реже удлинённую форму. Часто спорангии расположены на ножке (стебельке), имеющей у различных групп неодинаковое строение. Иногда на одном стебельке располагается несколько спорангиев (*Metatrichia*). При образовании спорокарпов крупный плазмодий обычно дифференцируется на несколько зачатков, каждый из которых затем образует отдельное плодовое тело.

Спорокарп - самый распространённый тип плодовых тел физаровых слизевиков. У *протостелиевых* и *эхиностелиевых* плодовые тела всегда являются спорокарпами, а у *миксогастрид* спорокарпы известны у представителей всех отрядов.

Псевдоэталлий представляет собой группу спорокарпов, сросшихся боковыми стенками. Внешне псевдоэталлий выглядит единым плодовым телом, но при этом спорокарпы в нем не теряют индивидуальности, и между отдельными споровместилищами сохраняются перегородки. Псевдоэталлии обычно не имеют общего покрова. Встречаются редко, среди *лицевых* и *физариформных* слизевиков.

Эталлий – группа спорокарпов, слившихся в единое крупное плодовое тело, покрытое общей оболочкой - **кортексом**. Обычно эталлии не имеют стебелька. Встречаются нечасто, но известны во всех отрядах *миксогастровых* слизевиков.

¹² - Плодовые тела этого типа обычно называют **спорангиями**, в то время как термин «спорокарп» используется как синоним термина «спорофор». Однако, в микологии традиционно спорангиями называют беспольные спороношения, а не плодовые тела. Поэтому мы считаем неудачным использование здесь термина «спорангий» и предлагаем заменить его на «спорокарп».

Строение плодовых тел миксомицетов достаточно сложно. В основании спорофора часто имеется стерильное образование – *гипоталлюс* или *подслоек*. Он представляет собой часть плазмодия, не принявшую участие в образовании плодового тела. Гипоталлюс имеет вид пленки или сеточки, расположенной у основания плодового тела. Иногда большое число плодовых тел могут иметь общий гипоталлюс (*Ceratiomyxa*), который при этом становится сложной разветвленной структурой (см. ниже).

Внутри плодовых тел физаровых слизевиков часто находится *капиллиций* - система нитевидных образований, формируемых содержимым вакуолей плазмодия. Капиллиций способен к гигроскопическим движениям и служит для разрыхления споровой массы.

У видов, образующих эталии, обычно имеется ложный капиллиций или *псевдокапиллиций*. Он является остатком боковых стенок спорокарпов, формирующих эталий или производным жилок плазмодия. Псевдокапиллиций увеличивает механическую прочность плодового тела и не участвует в разрыхлении спор. Он либо сосуществует с настоящим капиллицием (*Fuligo*), либо образуется в отсутствие последнего (*Lycogala*).

Спорофоры многих миксомицетов расположены на ножке - *стебельке*. Образование стебелька может происходить двумя способами - субгипоталлическим и эпигипоталлическим.

- **Субгипоталлический способ** - стебелек, также как и перидий, формируется из спороносного участка плазмодия, и является продолжением перидия. Этот способ характерен для *протостелид*, *эхиностелид* и части *миксогастрид*.
- **Эпигипоталлический способ** - стебелек, в отличие от перидия, формируется из стерильного участка плазмодия (гипоталлюса) и является продолжением гипоталлюса. Этот способ характерен для *миксогастрид* из порядка *стемонитовых*.

Стебелек может либо заканчиваться у основания спороносной головки, либо входить внутрь нее. Часть стебелька, находящуюся внутри спороносной головки принято называть *колонкой* (*колюмеллой*). Колонки имеют разнообразную форму - округлую, полусферическую, дисковидную, нитевидную и др. У некоторых *стемонитовых* слизевиков колонка ветвится.

Иногда внутри спороносной головки может присутствовать ложная колонка – *псевдоколюмелла*. В отличие от настоящей колонки она не является продолжением стебелька, а образуется автономно, из кристаллов кальция или утолщений капиллиция.

СИСТЕМАТИКА

Миксомицеты - первая группа слизевиков, ставшая известной науке. Дискуссии о систематическом положении слизевиков и их положении между грибами и животными в первую очередь касались именно миксомицетов (см. выше).

Различные авторы неоднозначно понимали объем группы, иногда включая в нее диктиостелид и даже плазмодиофорид. После вынесения за пределы миксомицетов этих неродственных форм, в составе типа *Physarophyles* остались *протостелиды*, *эхиностелиды* и *миксогастриды*. Эти три группы, возможно, образуют последовательный филогенетический ряд, в котором протостелиды выступают предками, а эхиностелиды и миксогастриды представляют второй и третий этапы эволюции группы.

Промежуточное положение эхиностелид создало проблему определения их систематического положения. Сходство этой группы с двумя другими столь велико, что она обычно не рассматривается в качестве самостоятельного класса, а объединяется различными авторами то с миксогастридами (Martin, 1960; Новожилов, 1993), то с протостелидами (Hawksworth et al., 1995). Однако, дискуссия о том, являются ли эхиностелиды высшими протостелидами или же низшими миксогастридами представляется нам бесперспективной. Важнее осознавать, что эхиностелиевые составляют переходное звено между этими двумя группами. Поэтому, мы предпочитаем рассматривать эхиностелид в качестве самостоятельного класса *Echinosteliodes*.

Основные особенности трех классов миксомицетов показаны на таблице.

Класс ПРОТОСТЕЛИДЫ - PROTOSTELIODES
Kusakin et Drozdov, 1997
(протостелиевые слизевики)
=Protostelia L.S.Olive, Protosteliomycetes Hawksworth et al., 1995.
(от греч. proto - первый, первичный, и stele - столб, колонна)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Трофическая стадия жизненного цикла представлена у протостелид амебоидными клетками (миксамебами). Жгутиковые клетки известны не у всех видов. У большинства протостелид одноклеточные стадии способны непосредственно формировать микроскопические плодовые тела. Лишь иногда они образуют надклеточные структуры типа протоплазмодиев.

Плодовые тела протостелид - спорокарпы. Их спороносные головки всегда расположены на стебельке, который не имеет клеточного строения и состоит из целлюлозных фибрилл. Спорокарпы большинства протостелид содержат одну спору, лишь у некоторых видов в спороносной головке их образуется 2, 4 или 8. Споры содержат одно или несколько ядер и прорастают миксамебами и жгутиковыми клетками.

Жизненный цикл большинства протостелид полностью проходит в гаплофазе. Только у одного вида описан хологамный половой процесс.

Трофическая стадия

Одноклеточные особи

Амебоидные клетки протостелид имеют типичную для миксомицетов структуру. Они образуют псевдоподии филозного, реже лобозного типа, и содержат одно или несколько ядер. Наружная поверхность амебоидов покрыта гликокаликсом. На поверхности клеток *Ceratiomyxella tahitiensis* были также обнаружены овальные чешуйки, формируемые в пузырьках аппарата Гольджи. У клеток *Endostelium* выявлен сложный покров в виде неполной клеточной стенки, одевающей клетку лишь сверху и сзади. Морфологически и ультраструктурно амебоидные клетки протостелид очень напоминают некоторых амёб.

У многих протостелид образуются жгутиковые клетки. Они цилиндрические, имеют конусовидный передний конец, несущий жгутики, и расширяющийся задний конец. Жгутиковые клетки протостелид имеют типичное для миксомицетов строение: они несут 2 изоморфных гетероконтных жгутика, лишенных мастигонем. Первый жгутик - длинный, направлен вперед, а второй - короткий, расположен у основания первого и повернут в противоположную сторону. У некоторых видов второй жгутик редуцирован, но в основании жгутикового аппарата всегда расположены две кинетосомы. У *Ceratiomyxa fruticulosa* известны как одно- так и двужгутиковые клетки. С помощью жгутиков осуществляется направленное перемещение клетки в толще воды.

У *Protosporangium articulatum* показано наличие дополнительных пар жгутиков. Они обычно расположены у заднего конца клетки, и имеют такую же структуру, как и основная пара, но не способны генерировать направленное перемещение клетки (Spiegel et al., 1986).

Вегетативное размножение

Одноклеточные особи протостелид способны к вегетативному размножению путем бинарного деления. Деление ядра относится к типу открытого ортомитоза. Перед делением клетка втягивает жгутики.

Клетки, содержащие несколько ядер, способны также подвергаться **плазматомии** - делению, в результате которого обособляются неравные по объему и количеству ядер дочерние особи. Плазматомия не сопряжена с завершением процесса деления ядра и происходит спонтанно, при этом втягивания жгутиков не происходит (Olive, 1975).

Половое размножение

Жизненный цикл протостелид проходит в гаплофазе. Половой процесс в виде хологамного слияния одноклеточных особей достоверно обнаружен лишь у одного вида - *Ceratiomyxa fruticulosa*. Остается невыясненным, на каком этапе жизненного цикла *Ceratiomyxa* происходит восстановление гаплоидного состояния.

Покоящаяся стадия

Амебоидные и плазмодиальные особи протостелид могут образовывать покоящиеся стадии - **цисты**. Это связано, по всей видимости, с истощением пищевых ресурсов и прочими неблагоприятными условиями. Прорастание цист - **эксцистирование** - происходит сразу, как только условия вновь становятся благоприятными.

Плазмодии

У некоторых видов протостелид одноклеточные особи могут образовывать протоплазмодий. Агрегация клеток для протостелид не характерна и протоплазмодий образуется благодаря множественным делениям ядра миксамёбы. Деления ядер в плазмодии являются более-менее синхронными (по крайней мере, в отдельных его участках). Протоплазмодий не имеет жилкования и челночных токов цитоплазмы и лишь изредка может обладать сетчатой структурой (*Schizoplasmodiopsis*) или веерообразной формой (*Ceratiomyxella*).

Расселительная стадия

Споруляция

При переходе к расселительной стадии, у протостелид, не образующих плазмодий, любая из трофических особей может непосредственно становиться плодовым телом. У плазмодиальных же видов, перед началом спорообразования плазмодий приобретает лопастную или дольчатую форму. Отдельные дольки затем обособляются в виде самостоятельных клеток, которые получили название **преспоровых клеток** или **преспор**. Каждая преспоровая клетка далее развивается в отдельный спорокарп.

Приступая к формированию спорокарпа, трофическая особь или преспоровая клетка приобретает полусферическую форму: цитоплазма постепенно концентрируется в центре, покидая все более утончающуюся краевую зону. На поверхности клетки появляется тонкая защитная оболочка, препятствующая высыханию. В базальной части клетки дифференцируется участок цитоплазмы, получивший название **стелиоген**. Этот участок начинает секретировать трубчатую (полу внутри) ножку, состоящую из целлюлозных фибрилл. По мере роста ножки, протопласт с ядром поднимается над поверхностью субстрата. Ножка образуется субгипоталлическим путем. Когда ножка достигает окончательной длины, протопласт окружается плотной оболочкой и становится спороносной головкой. При созревании головки, в ней могут происходить митотические деления ядра, приводящие либо к развитию одной многоядерной споры, либо к формированию нескольких одно- или многоядерных спор. Весь процесс споруляции обычно занимает 30 - 60 минут.

Плодовые тела

Плодовые тела протостелид - микроскопические спорокарпы. Обычно они образуются отдельно друг от друга, реже собраны плотными группами (*Schizoplasmodiopsis*). У

представителей рода *Ceratiomyxa* многочисленные спорокарпы расположены на гигантском разветвленном гипоталлусе, называемом здесь **спороносными рожками**, или **споровой колонкой**. Спороносные рожки формируются из протоплазмодия еще до образования преспоровых клеток.

Как и у других миксомицетов, спороносные головки протостелид окружены оболочкой - перидием. Однако, вследствие очень небольшого числа спор, содержащихся в головке, перидий протостелид либо прирастает к оболочке спор, либо разрушается очень рано, и тогда созревшие споры сидят непосредственно на стебельке плодового тела.

Спорокарпы протостелид обычно несут одну единственную споры, но у некоторые видов они содержат 2, 4 или даже 8 спор. Споры могут быть сферические, эллипсоидные или грушевидные, их оболочка у некоторых видов скульптурирована (*Schizoplasmodiopsis*).

Стебелек плодового тела у разных видов достигает от 3 мкм (*Cavostelium*) до 240 мкм (*Ceratiomyxella*), он может быть прямым, согнутым или извилистым.

По способам отделения от стебелька споры разделяют на три группы.

- **неопадающие** - освобождаются только при разрушении стебелька (*Protosteloipsis*)
- **пассивно-опадающие** - отделяются от стебелька только при механическом воздействии (*Cavostelium*)
- **активно-опадающие (сбрасываемые)** - отделяются от стебелька активно, после созревания (*Ceratiomyxa*).

Отсоединение опадающих спор от спорокарпа обычно происходит помощью специальной отделительной структуры - **апофизы**, располагающейся на вершине стебелька. Апофиза может быть чашевидной, копьевидной, или иметь вид небольшого вздутия.

Schizoplasmodium cavostelioides имеет уникальное приспособление для рассеивания спор. Вскоре после созревания между стенкой споры и оболочкой спорокарпа у этого вида появляется **газовый пузырек**, который увеличивается в объеме, достигая иногда размеров самой споры. Затем происходит разрыв оболочки пузырька, в результате чего спора высвобождается, отлетая от спорокарпа в горизонтальном направлении (Olive, 1975).

Споры подавляющего большинства протостелид способны прорасти без какого-либо периода покоя, продуцируя амебоидные или жгутиковые трофические клетки.

Проращение спор

Проращение спор у протостелид имеет некоторые особенности, и у различных видов происходит неодинаково. В настоящее время известно два основных типа проращивания спор.

I тип. Описан у *Protosporangium bisporum*. Спорокарп этого вида содержит две двуядерные споры. При проращивании споры, в ней происходит два синхронных деления ядер, в результате чего образуются 8 одноядерных жгутиковых клеток, дающих начало амебоидным трофическим особям.

II тип. Описан у *Ceratiomyxella tahitiensis*. Спорокарп этого вида содержит одну восьмиядерную споры, которая прорастает восемью амебоидными клетками. Вскоре после высвобождения, амебоиды сливаются и покрываются общей оболочкой, формируя востмиядерную цисту - **зооцисту**. Все ядра в зооцисте, кроме одного, дегенерируют. Оставшееся ядро обычно претерпевает 3 последовательных митотических деления, сопровождаемых цитокинезом, в результате чего образуется 8 одноядерных жгутиковых особей. В дальнейшем, каждая из них способна давать начало многоядерному плазмодию.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Представители протостелид обитают во влажных затененных местах. Встречаются они в лесной подстилке, на мертвой древесине и коре деревьев, реже на бытовом мусоре и

помёте животных. Питаются протостелиды преимущественно бактериальными организмами, но, кроме того, многие способны фагоцитировать клетки дрожжей и споры различных грибов. В некоторых случаях отмечается каннибализм.

Своеобразный способ питания был описан у *Ceratiomyxella tahitiensis*, *Nematostelium gracile* и *Schizoplasmodium cavostelioides*. Эти протостелиды вызывают образование перфораций (отверстий) в стенках некоторых дрожжевых и водорослевых клеток. Выпуская в образовавшееся отверстие псевдоподию, они с ее помощью поглощают участки клеточного протопласта, включая их в относительно крупные пищевые вакуоли. Затем псевдоподия втягивается обратно, оставляя от подвергшейся нападению клетки лишь пустую оболочку (Whitney, Bennett, 1984). Аналогичный способ питания известен лишь у некоторых инфузорий и филозных амёб.

О географическом распространении и экологии протостелид известно очень мало. Большинство видов, найденных в зоне умеренного климата, отмечены также и в тропиках. К протостелидам с очень широким ареалом можно отнести *Ceratiomyxa fruticulosa*, который встречается практически во всех природно-климатических зонах.

Из-за микроскопических размеров плодовых тел и их эфемерности протостелиды длительное время находились за пределами внимания ученых. Не считая давно известного макроскопического вида *Ceratiomyxa fruticulosa*, протостелиды были открыты лишь в 1970 году (Olive, 1970).

Большинство видов протостелид сложно собирать и коллекционировать. Обычно плодовые тела получают на заранее собранных субстратах методом влажной камеры.

СИСТЕМАТИКА

В соответствии с системой Олайва (Olive, 1970), протостелиды включают один отряд *Protosteliiformes* (= *Protostelia* L.S. Olive, 1970), разделяющийся на три семейства, два из которых отличаются наличием или отсутствием жгутиконосных стадий¹³. Между тем, вполне возможно, что образование безжгутиковых протостелид происходило в ходе эволюции неоднократно. Следовательно, использование этого признака для построения филогенетической системы нежелательно. Поэтому, в основу разделения протостелид на семейства мы положим структуру спорокарпа. Филогенетическая значимость этого критерия представляется нам более вероятной.

При внесении изменений в систему Олайва, мы сохраняем разделение отряда *Protosteliiformes* на три семейства, но вносим в диагнозы и состав этих семейств некоторые изменения.

Семейство Protosteliaceae L.S. Olive, 1962 (=Protosteliidae L.S. Olive et Stoian., 1966)

Спорокарпы одиночные, гипоталлус отсутствует. В плодовом теле образуется до 8 спор. Стебелек спорокарпа тонкий или с локальными утолщениями, часто изогнутый или извилистый, без чашевидной апофизы. В жизненном цикле отсутствуют жгутиковые стадии, единственное исключение составляет род *Protosporangium*.

Семейство включает 8 родов.

Род *Protostelium* L.S. Olive et Stoian. 1960. Спора одна, сферическая или грушевидная, активно- или пассивно-оппадающая. Стебелёк длинный, тонкий, прямой или несколько изогнутый, с копьевидной апофизой. Трофическая стадия - миксамеба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Protosteliopsis* L.S. Olive et Stoian. 1966. Спора одна, сферическая, неоппадающая. Стебелёк мощный, с грубой шероховатой поверхностью, в воде разрушается. Трофическая стадия - миксамеба; жгутиковые клетки неизвестны.

¹³ - Третье семейство, *Ceratiomyxida* (-àñààà), отличается структурой спороношений и признается нами в понимании Олайва.

Род *Clastostelium* L.S. Olive et Stoian. 1977. Спор 2 - (4). Стебелёк короткий, нижняя его четверть сильно утолщена, верхняя часть – изогнута и вздута посередине. Трофическая стадия - миксамеба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Protosporangium* L.S. Olive et Stoian. 1972. Спор (1)-2-4-(8), неоппадающие. Стебелёк длинный, тонкий, извилистый, без апофизы. Трофическая стадия - миксамебы и жгутиковые клетки.

Род *Microglomus* L.S. Olive et Stoian. 1977. Спора одна, двух- реже четырёхклеточная. Стебелёк короткий, толстый, к вершине резко сужающийся. Трофическая стадия - миксамеба; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Schizoplasmodiopsis* L.S. Olive 1967. Спора одна, сферическая, пассивно опадающая при механическом воздействии. Оболочка споры скульптурирована. Стебелёк прямой, тонкий, короткий или длинный; трофическая стадия представлена сетчатым протоплазмодием; жгутиковые клетки неизвестны.

Семейство Cavosteliaceae L.S. Olive, 1964

Спорокарпы одиночные, гипоталлус отсутствует. В плодовом теле всегда образуется одна спора. Стебелек спорокарпа мощный, прямой, равномерно утолщенный, с чашевидной апофизой. Жгутиконосные стадии в жизненном цикле имеются или отсутствуют. Семейство *Cavostelidae* включает 4 рода.

Род *Cavostelium* L.S. Olive 1964. Спора одна, сферическая, пассивно-опадающая. Оболочка споры скульптурирована. Стебелёк очень короткий и толстый. Трофическая стадия - миксамебы и жгутиковые клетки.

Род *Ceratiomyxella* L.S. Olive et Stoian. 1971. Спора одна, сферическая или овальная, пассивно-опадающая. Стебелёк длинный, относительно мощный, прямой. Трофическая стадия - протоплазмодий; известны жгутиковые клетки.

Род *Schizoplasmodium* L.S. Olive et Stoian. 1966. Спора одна, сферическая, активно-опадающая. Стебелёк короткий, прямой, к основанию заметно расширен. Трофическая стадия - протоплазмодий; жгутиковые клетки неизвестны.

Род *Nematostelium* L.S. Olive et Stoian. 1970. Спора одна, сферическая или овальная, пассивно опадающая при движении воздуха. Стебелёк длинный, прямой, относительно мощный. Трофическая стадия - протоплазмодий, имеющий веерообразную форму; жгутиковые клетки неизвестны.

Семейство Ceratiomyxaceae J. Schrot., 1889 (=Ceratiomyxidae L.S.Olive, 1970)

Протоплазмодий формирует спорноносные рожки - видоизмененный гипоталлус, имеющий вид системы разветвлённых веточек. На спороносных рожках образуется до нескольких тысяч спорокарпов. Каждый спорокарп содержит одну спору. Структура плодового тела близка к таковой у представителей семейства *Cavostelidae*. В жизненном цикле имеются жгутиковые стадии.

Семейство Ceratiomyxaceae традиционно относили к классу *миксогастровых* слизевиков. При этом, спороносные рожки рассматривались не как гипоталлус, а как плодовое тело, а односпоровые спорокарпы считались отдельными спорами, образующимися на поверхности "плодового тела", т.е. экзогенно. В последнее время, благодаря технике электронной микроскопии, получены доказательства эндогенности спорообразования у *Ceratiomyxidae* и близости этого семейства к протостелидам и в особенности к семейству *Cavostelidae*.

Семейство включает 1 род.

Род *Ceratiomyxa* J. Schröt., 1889

Спора в спорокарпе одна, эллипсоидная, сростается с перидием, активно-опадающая. Стебелёк длинный, прямой, мощный, с чашевидной апофизой. Спороносные рожки - белые, жёлтые или розоватые, имеют вид ветвящихся вертикальных выростов, либо напоминают по внешнему виду пчелиные соты.

C. fruticulosa является наиболее хорошо изученным и широко распространенным видом рода. Встречается повсеместно на гнилой древесине или на лесной подстилке.

Ceratiomyxa – единственный род протостелид у которого обнаружен половой процесс, но он остаётся еще плохо изученным.

Дополнение к классу *Protosteliodes*

**Семейство *Planoprotosteliaceae* stat. nov.
(планопротостелиевые)**

У представителей этого семейства жгутиковые клетки обладают своеобразной морфологией и ультраструктурой, уникальной не только среди протостелид, но и в царстве миксобионтов. Форма этих клеток не цилиндрическая, а амебоидная; они часто образуют нитевидные псевдоподии и соответственно, являются скорее мастигамебами, нежели типичными жгутиковыми клетками. Жгутик один, причем в основании жгутикового аппарата присутствует лишь одна кинетосома, что свидетельствует о первичном отсутствии характерной для протостелид жгутиковой пары. Иногда образуются дополнительные одиночные жгутики, также с единственной кинетосомой в соновании.

Планопротостелиевые до сих пор не изучены молекулярно-генетическими методами. Они обладают значительным морфологическим и биологическим сходством с остальными протостелидами, и поэтому, длительное время рассматривались как типичные представители этого класса. Однако, это сходство, по-видимому носит исключительно конвергентный характер, поскольку структура жгутикового аппарата планопротостелиевых однозначно свидетельствует об их глубокой обособленности от настоящих протостелид. Скорее всего планопротостелиевые не только не родственны протостелидам, но и вообще **не относится к физаровым слизевикам**. Мы возводим эту группу в ранг семейства, и рассматриваем как дополнение к классу протостелид, поскольку в настоящее время еще не ясно, каково истинное положение планопротостелиевых в системе органического мира.

Семейство включает единственный род.

Род *Planoprotostelium* L.S. Olive et Stoian, 1971. Спора одна, сферическая или грушевидная, активно- или пассивно-опадающая. Стебелёк длинный, тонкий, прямой или изогнутый; иногда образует копьевидную апофизу.

Морфологически близок к роду *Protostelium*, но отличается от него наличием мастигамебоидных клеток.

**Класс ЭХИНОСТЕЛИДЫ - ECHINOSTELIODES stat. nov.
(эхиностелиевые слизевики)
=Echinosteliales Martin, 1961
(от греч. echinos - еж, и stele - столб, колонна)**

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

У эхиностелид трофическая стадия жизненного цикла представлена миксамебами и жгутиковыми клетками, последние известны не у всех видов. Структура жгутиковых клеток близка к таковой у миксогастровых слизевиков. При переходе к расселительной ста-

дии, одноклеточные особи формируют протоплазмоидии. Для эхиностелид, также как и для протостелид, не характерна агрегация клеток, и плазмодий образуется путем многократного деления ядер одноклеточной особи.

Плодовые тела, формируемые протоплазмодием эхиностелид - мелкие спорокарпы. Их спороносные головки - сферические, покрыты перидием, и всегда расположены на стебельке до 1,5 мм высотой. Стебелек тонкий, прозрачный, заполнен гранулярным материалом; образуется субгипоталлическим путем. У большинства видов в спороносной головке имеется колонка - цилиндрическая, веретеновидная, линзовидная или в виде полусферы. Капиллиций развит слабо, но присутствует у большинства представителей. Он имеет вид одной или нескольких мало ветвящихся нитей, отходящих от окончания колонки или ножки; иногда нити капиллиция образуют сеточку. Перидий либо сохраняется вплоть до созревания спор, либо почти полностью разрушается, оставаясь лишь в виде воротничка на вершине стебелька. Иногда оболочки спор ослизняются, и, сливаясь, образуют вокруг споровой массы общий слизистый чехол, фактически заменяющий перидий.

В спороносной головке образуется от 2 до нескольких десятков мелких спор. Споры сферические, реже полигональные, бесцветные или окрашенные, высвобождаются пассивно после разрушения перидия. Оболочки спор гладкие или орнаментированы шипиками и утолщениями. Диаметр спор часто в несколько раз превосходит диаметр стебелька.

Жизненный цикл эхиностелид полностью проходит в гаплофазе. Половой процесс неизвестен.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ

Распространены эхиностелиды повсеместно, но наиболее часто встречаются они на растительных остатках в лесах умеренной зоны. По экологическим параметрам эхиностелиды очень близки к протостелидам.

Плодовые тела эхиностелид весьма эфемерны и поэтому их изучение обычно проводится методом влажной камеры. Собранные образцы часто теряют споры, поэтому рекомендуется изготавливать постоянные препараты, а также делать микрофотографии или рисунки.

СИСТЕМАТИКА

Эхиностелиды, в частности род *Echinostelium*, рассматриваются как связующее звено между протостелиевыми и миксогастриевыми слизевиками (Blackwell, Alexopoulos, 1975).

Исследования ультраструктуры клеток эхиностелид с одной стороны показало принципиальное единство плана строения клетки в пределах группы, но с другой - выявило интересную особенность строения ядра у представителей рода *Echinosteliopsis*. Дело в том, что у всех миксомицетов, включая эхиностелид, ядро содержит всего одно центральное ядрышко. Между тем, у *Echinosteliopsis* ядрышек несколько, и они занимают периферическое положение. Таксономическая значимость этого признака дискуссионна, и признается далеко не всеми авторами. В то же время Олайв (Olive, 1970) считал этот критерий достаточным для вынесения рода *Echinosteliopsis* за пределы эхиностелид. Мы считаем преждевременными столь серьезные таксономические перестройки, однако не можем вообще не придать значение этому критерию. Поэтому, в соответствии с типом строения ядра, мы разделяем класс *Echinostelioides* на два отряда - *Echinosteliiformes* и *Echinosteliopsisiformes*.

Отряд Эхиностелииформные - *Echinosteliiformes* (=*Echinosteliida* Olive, 1975)

Эта группа включает подавляющее большинство видов эхиностелид, поэтому характеристика класса в полной мере применима и к данному отряду. У представителей *Echinosteliiformes*, как и у других миксомицетов, ядро имеет одно центральное ядрышко. На трофической стадии присутствуют жгутиконосные клетки.

В отряд входят 2 семейства, отличающиеся структурой плодовых тел.

Семейство Echinosteliaceae Rostaf., 1873

При созревании спор перидий разрушается, лишь иногда сохраняется на верхушке стебелька в виде воротничка. В семействе имеется единственный род - *Echinostelium*.

Род *Echinostelium* de Bary, 1873.

Споры гладкие, шаровидные или многогранные, белые, кремовые, иногда розовато-коричневые. У большинства видов имеется капиллиций. В мире известно около 20 видов этого рода.

Характерный представитель - *Echinostelium minutum* de Bary. Капиллиций хорошо развит, дихотомически или нерегулярно ветвится. Спорокарпы до 0,5 мм высотой.

Семейство Clastodermataceae Alexop. et T.E. Brooks, 1971

Перидий после созревания спорангия может сохраняться в виде лепестковидных долек, прикрепленных к капиллицию, или в форме чашечки в основании спорангия. В области контакта с перидием нити капиллиция могут образовывать расширения, которые сохраняются даже при полном разрушении перидия.

В семействе описано 2 рода.

Род *Clastoderma* Blytt., 1880

Нити капиллиция ветвящиеся, заканчиваются пластинчатыми, округлыми или многоугольными расширениями. Перидий после созревания спор разрушается. Известно 4 вида.

Характерный представитель - *Clastoderma debaryanum* Blytt. Нити капиллиция анастомозируют и ветвятся, образуют на концах округлые расширения. Ножка духчастная: верхняя четверть - тонкая и прозрачная, нижняя часть - утолщенная и непрозрачная. Высота спорокарпа - до 1,3 мм.

Род *Barbeyella* Meyl., 1914

Нити капиллиция неветвящиеся, не заканчиваются расширениями. Перидий после созревания спор частично сохраняется.

Включает единственный вид - *Barbeyella minutissima* Meyl. Перидий коричневый или фиолетовый, иногда с металлическим блеском. Ножка расширена у основания. Высота спорокарпа - до 1 мм.

Отряд Эхиностелиопсиды - Echinosteliopsiiformes (=Echinosteliopsida Olive, 1970)

Эта немногочисленная группа достоверно включает лишь один род с одним видом¹⁴. Главной особенностью эхиностелиопсид является присутствие в ядре нескольких перефигурных ядершек. На трофической стадии жизненного цикла отсутствуют жгутиконосные клетки. В целом, жизненный цикл и морфология плодовых тел близки к таковым в отряде эхиностелиеформных.

Род *Echinosteliopsis* Reinhardt et Olive, 1967

¹⁴ - Олайв (1970) относит к эхиностелиопсидам также монотипный род *Bursulla* Sorok., 1876, однако этот род настолько мало изучен, что определить его систематическое положение (а также подтвердить сам факт его существования) в настоящее время не представляется возможным.

Спорокарпы одиночные. Спороносная головка на коротком стебельке, сужающемся к верхушке. Перидий разрушается очень рано, но оболочки спор, ослизняясь, образуют общую слизистую капсулу, заменяющую перидий. Спор (1)-4-(8).

Класс МИКСОГАСТРИДЫ - MYXOGASTRIODES

Kusakin et Drozdov, 1997

(миксогастровые слизевики)

=Myxogastres Fries, 1829

(от греч. муха - слизь, и gaster - желудок)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Трофическая стадия жизненного цикла представлена миксамебами, жгутиковыми клетками и переходными между ними мастигамебами. Одноклеточные особи способны к изогамному половому процессу; сливаясь они образуют диплоидные клетки, которые, путем многократного деления ядер и слияния с другими особями, формируют плазмодии. В неблагоприятных условиях одноклеточные особи и плазмодии способны переходить в состояние покоя.

При переходе к расселительной стадии плазмодий преобразуется в плодовое тело - спорофор. У миксогастрiid известны все четыре типа спорофоров. В плодовых телах содержится до нескольких миллионов спор. При спорообразовании происходит восстановление диплоидной фазы. Споры как правило одноядерные, прорастают миксамебами и жгутиковыми клетками.

Жизненный цикл миксогастрiid гаплодиплофазный.

Трофическая стадия

Одноклеточные особи

При прорастании споры, из нее выходит от одной (обычно) до восьми одноядерных клеток. В условиях повышенной влажности эти клетки являются жгутиконосными, в то время как при недостатке влаги споры прорастают миксамебами. Часто образуются также клетки промежуточной морфологии - мастигамебы. В целом, наличие или отсутствие жгутиков у одноклеточных особей миксогастрiid коррелирует с влажностью. Показано, что в регуляции взаимных превращений жгутиковых и амебоидных клеток участвуют ионы Ca^{2+} .

Жгутиковые клетки миксогастрiid имеют типичную для миксомицетов зооспороподобную морфологию, и обычно несут два гетероконтных изоморфных жгутика, лишенных мастигонем. У некоторых видов выявлено наличие дополнительных пар жгутиков.

Половой процесс

Одноклеточные особи большинства миксогастрiid способны к попарному слиянию с образованием диплоидной зиготы. Половой процесс этих слизевиков, таким образом, представляет собой типичную хологамию. Для приобретения способности вступать в половое взаимодействие клетки миксогастрiid должны вегетировать 10-18 часов. По истечении этого срока особи приобретают физиологическую компетентность, т.е. способность к осуществлению полового процесса. Приобретение компетентности связано с выделением особями в окружающую среду неизвестного химического фактора.

В ходе полового процесса копулировать могут как амебоидные так и монадные клетки; также возможна копуляция амебоидной клетки с монадной. Большинство миксогастрiid гетероталличны, и к половому взаимодействию у них способны лишь генетически-разнокачественные особи.

Через несколько минут после плазмогамии следует слияние ядер, в результате которого образуется диплоидная зигота. Зигота не переходит в состояние покоя, и непосредственно дает начало плазмодию.

У некоторых видов наблюдается формирование плазмодия из гаплоидных клеток, без полового процесса (*Physarum polycephalum*). Подобный тип развития можно трактовать как апомиксис (развитие без оплодотворения). При этом, в большинстве случаев, в молодом плазмодии происходит эндомицитоз, в результате которого восстанавливается диплоидная фаза. В отсутствие же эндомицитоза образуется гаплоидный плазмодий.

Плазмодии

Плазмодий формируется путем многократных делений ядер зиготы, сопровождающихся увеличением объема цитоплазмы. Кроме того, одноядерные зиготы, а также молодые и зрелые плазмодии способны к слиянию друг с другом, в любых сочетаниях. При таких слияниях может происходить объединение в одном плазмодии ядер, имеющих разнокачественные геномы. Плазмодий, таким образом, становится гетерокариотическим. Иногда с плазмодием могут сливаться гаплоидные клетки, не прошедшие половой процесс. В результате, часть ядер плазмодия могут являться гаплоидными. В связи с генетической неоднородностью гетерокариотического плазмодия, число хромосом в его ядрах может варьировать в значительных пределах.

В гетерокариотическом плазмодии между ядрами могут происходить интеркариотические взаимовлияния. Иногда разнокачественные ядра могут сливаться, осуществляя, таким образом, парасексуальный процесс.

В плазмодии присутствуют большинство типичных органелл эукариотической клетки. Особое развитие получает цитоскелет, управляющий передвижением гигантской цитоплазматической массы. Снаружи плазмодий покрыт защитным слизистым чехлом, состоящим из полимера галактозы - галактана.

У миксогастрид известны все три типа плазмодиев: прото-, афано- и фанероплазмодии; последние два типа выявлены только в пределах этой группы. Крупные афано- и фанероплазмодии обладают системой разветвленных и анастомозирующих жилок в которых осуществляется движение цитозоля. Жилки обеспечивают распределение по плазмодию различных метаболитов.

Растет плазмодий быстро, за неделю он может увеличить свой объем в 25 раз (*Physarum polycephalum*). Поэтому, некоторые фанероплазмодии достигают значительных размеров - 50 см, а иногда - до полутора метров, что, безусловно, составляет рекорд среди одноклеточных организмов.

Плазмодии миксогастрид осуществляют преимущественно фаготрофное питание. Пищей им служат бактерии, простейшие, грибы и другие слизевики, а также частицы детрита.

Покоящиеся стадии

В условиях, неблагоприятных для развития (понижение влажности и температуры, истощение запасов пищи), трофические особи миксогастрид способны переходить в покоящееся состояние.

Одноклеточные особи, одеваясь плотной оболочкой, превращаются в сферические микроцисты, аналогичные таковым у диктиостелид. Микроцисты прорастают жгутиконосными клетками.

Плазмодии также способны переходить в состояние анабиоза. При этом они фрагментируются - распадаются на большое число самостоятельных протопластов, каждый из которых покрывается оболочкой и образует сферулу (макроцисту) - покоящуюся многоядерную клетку. Сферулы, образовавшиеся из одного плазмодия, могут быть покрыты

общим слизистым чехлом. В отличие от диктиостелид, макроцисты миксогастрид не являются непосредственным продуктом полового взаимодействия.

Фанероплазмодии также способны к альтернативному переходу в покоящееся состояние. При этом они, не фрагментируясь и не изменяя формы, покрываются плотной оболочкой, состоящей из полимеров галактозамина. Такой «инцистированный» плазмодий называют *склероцием*¹⁵. Находясь в гербарии, он может сохранять жизнеспособность десятки лет. Прото- и афаноплазмодии никогда не образуют склероциев.

Вегетативное размножение

Одноклеточные особи и плазмодии миксогастрид способны к вегетативному размножению. На одноклеточной стадии оно представлено бинарным делением миксамеб. Жгутиковые клетки непосредственно не способны к делению, и прежде чем приступить к нему они втягивают жгутики и приобретают амебоидную морфологию.

В условиях культуры показано, что плазмодии также способны к вегетативному размножению. При перенесении в стерильную воду они подвергаются плазмотомии - т.е. распадается на одноядерные жгутиконосные клетки. Как и у протостелид, плазмотомия миксогастрид не синхронизирована с делением ядер.

Деление клеточного ядра миксогастрид имеет уникальную особенность: для разных стадий жизненного цикла характерны различные его типы (Kerr, 1967). Так, у одноклеточных особей ядра делятся по типу открытого ортомитоза, в то время как в плазмодии деление ядер представляет собой закрытый ортомитоз. Это, возможно, связано с тем, что на различных стадиях жизненного цикла ядерные деления проходят в различных условиях и преследуют разные цели - вегетативное размножение для одноклеточных и наращивание биомассы для плазмодиальных особей. Не исключено также, что влияние на типологию деления оказывает и ploидность ядер, гаплоидных в миксамиебах и диплоидных в плазмодиях.

Расселительная стадия

Споруляция

Переход к расселительной стадии связан у миксогастрид с истощением в среде пищевых ресурсов, с понижением влажности и температуры а также увеличением освещенности. Последнее явление играет роль пускового фактора.

У представителей, образующих спорокарпы, плазмодий обычно распадается на отдельные многоядерные участки, каждый из которых дает начало отдельному плодovому телу. При этом, спорокарпы, образованные одним плазмодием, обычно располагаются поблизости друг от друга, формируя *колонию плодovых тел*. В связи с гетерокариотичностью плазмодиев, плодovые тела одной колонии не всегда бывают генетически идентичными.

У большинства видов, образующих плазмодиокарпы, эталии и псевдоэталии, один плазмодий образует одно плодovое тело.

В ходе формирования плодovого тела, поверхностные слои плазмодия образуют оболочку - перидий. Внутренняя протоплазматическая масса преобразуется в преспоровые клетки. Они появляются в результате распада протопласта на мелкие одноядерные фрагменты.

Ядра преспоровых клеток вскоре подвергаются мейотическому делению, ведущему к образованию в каждой клетке четырех гаплоидных ядер. Три из них дегенерируют, и в результате образуется одноядерная гаплоидная спора. В плодovых телах миксогастрид содержится до нескольких миллионов спор.

Плодovые тела

¹⁵ - понимание термина «склероций» в микологии отличается от принятого для слизевиков, но в силу традиции мы используем здесь именно этот термин.

Часть протопласта, не распавшаяся на споры, формирует капиллиций. В отличие от эхиностелид, капиллиций миксогастрид может быть не связан с ножкой, а прикрепляться к перидию, или вообще свободно залегать в споровой массе. Свободно оканчивающиеся нити капиллиция называют *элатерами*.

У многих миксогастрид капиллиций очень хорошо развит. Его нити могут быть простыми, ветвистыми, закрученными в спирали или множественно анастомозирующими (сливающимися) в виде сети. Поверхность нитей может быть гладкой, или нести разнообразные скульптурные утолщения - шипики, кольца, спирали. Часто капиллиций окрашен - он может быть ярко-желтым, красным, коричневым, черным.

Псевдокапиллиций - структура, характерная исключительно для миксогастрид, в частности для образующих эталии и псевдоэталии. Обычно он имеет вид трубочек, плотной сеточки, или перфорированных пластинок, расщепляющихся на нити.

У представителей рода *Cribaria* жилки плазмодия образуют полый сетчатый шар, окружающий споровую массу после разрушения перидия. Эта структура получила название «*сетчатый перидий*»; возможно она гомологична капиллицию.

В плодовых телах, имеющих ножку, последняя развивается либо по эпигипоталлическому (*стемонитовые*), либо по субгипоталлическому (остальные отряды) типу.

У представителей отряда *физариформных*, в плодовых телах часто накапливаются соли кальция, возможно придающие плодovому телу механическую прочность. При формировании плодового тела, кальций, содержащийся в цитоплазме, переводится в нерастворимое состояние и кристаллизуется в виде карбоната, реже - фосфата или оксалата. Соли кальция откладываются в перидии, капиллиции и ножке плодового тела в виде аморфных гранул или кристаллов. На нитях капиллиция известковые отложения часто формируют хорошо заметные узелки. Иногда кристаллы карбоната кальция образуют сплошную скорлуповидную корку на поверхности перидия (*Diderma*). У *Perychaena* в состав солевых отложений кроме кальция входит кремний.

Высвобождение спор

После созревания плодового тела, перидий, окружающий споровую массу, подвергается разрушению. Это разрушение может происходить различным образом: перидий либо неупорядочно растрескивается, либо разрушается только в верхушечной части. В последнем случае он растрескивается либо щелью (продольной или поперечной), либо вдоль специальных швов (*Licea*). При растрескивании поперечной щелью (*Arcyria*), перидий разделяется на две части - крышечку и чашевидное основание. Крышечка вскоре сбрасывается, и споровая масса оказывается лежащей на основании перидия.

После разрушения перидия, споры выносятся из плодового тела движением воздушных масс и гигроскопическими движениями капиллиция.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ

Миксогастриды - широко распространенные организмы, встречающиеся почти во всех климатических зонах - от тундры до пустынь. Также, как и другие миксомицеты, миксогастриды наиболее распространены в районах с влажным климатом, в особенности - в лесах умеренной и тропической зоны. Возможно, наиболее богаты миксогастридами экваториальные леса, но они остаются в этом отношении недостаточно изученными. Диапазон субстратов, на которых встречаются миксогастриды, очень широк. Они распространены на отмерших растениях, почве, навозе, коре живых деревьев, травянистых растениях, лишайниках, мхах, и плодовых телах грибов.

СИСТЕМАТИКА

Миксогастриды были открыты в середине XVIII века. Персун (Persoon, 1801) отнес их к настоящим грибам класса Gasteromycetes, поскольку спорокарпы некоторых миксогастрид напоминают плодовые тела дождевиков. Фриз (Fries, 1829), на основании наличия у миксогастрид плазмодия, предложил выделить их в отдельный подкласс Muxogastres, ос-

тавляя их тем не менее в пределах класса Gasteromycetes. Вскоре Линк (Link, 1833) возвел миксогастрид в ранг самостоятельного класса.

В 1960 году Мартин (Martin) предложил разделить отдел Грибы на два подотдела, один из которых включал настоящие грибы, а другой - слизевики. В пределах последнего миксогастриды получили статус подкласса.

В 1995 году Хоксворт (Hawksworth et al.) возвел миксогастрид в ранг класса в отделе (типе) миксомицетов. В этом ранге данную группу рассматриваем и мы.

По системе Мартина (Martin, 1960) миксогастриды включают 5 порядков: *Liceales*, *Trichiales*, *Echinosteliales*, *Stemonitales*, и *Physarales*. В настоящем пособии *Echinosteliales* рассматриваются как отдельный класс (см. выше), и поэтому в пределах миксогастрид остаются лишь 4 отряда (порядка): *Liceiformes*, *Physariiformes*, *Trichiiformes* и *Stemonitiformes*. Отличия между данными отрядами касаются, в первую очередь, строения плодовых тел и особенностей трофической стадии. Основные особенности четырех отрядов миксогастрид приведены в таблице.

Отряд Лицевые - Liceiformes (= Liceales E. Jahn, 1928)

Трофическая стадия - прото- или фанероплазмодий.

Плодовые тела в виде плазмодиокарпов, спорокарпов, псевдоэталиев или эталиев. Капиллиций отсутствует, в эталиях присутствует псевдокапиллиций. Колонка отсутствует. Перидий плотный, сохраняется при созревании спор. Ножка плодового тела развивается субгипоталлическим путем.

Споры в массе светлые или окрашенные - желтые, коричневые, красновато-коричневые.

Отряд включает 3 семейства: *Liceaceae*, *Enteridiaceae* и *Cribrariaceae*.

Семейство Liceaceae Rostaf., 1873

Плодовые тела – спорокарпы, реже плазмодиокарпы. Псевдокапиллиций отсутствует.

В семействе 1 род – *Licea*.

Род *Licea* Schrad., 1797.

Плодовые тела мелкие, сферические, реже удлиненные, обычно сидячие.

Включает около 30 видов. Характерный представитель - *Licea pusilla* Schrad. Спорокарпы округлые, сидячие, скученные, 0,2 – 1,5 мм в диаметре, от тёмно-пурпурных до черноватых, блестящие, с тонким перидием.

Семейство Enteridiaceae Farr, 1982 (=Reticulariaceae (partim) Rost., 1873)

Плодовые тела – спорокарпы, эталии или псевдоэталии. В эталиях имеется псевдокапиллиций в виде перфорированных трубочек, плёнок.

В семействе насчитывается 4 рода, из которых ниже рассмотрены 3.

Род *Tubifera* J.F. Gmel. 1792

Плодовые тела - спорокарпы, цилиндрические или удлиненно-эллипсоидальные, часто с металлическим блеском. Иногда спорокарпы объединяются в псевдоэталии, в которых сохраняются боковые стенки плодовых тел.

Включает 5 видов. Характерный представитель - *Tubifera ferruginosa* (Batsch.) I. F.Gmel. Имеет тонкие цилиндрические красно-коричневые спорокарпы 5 x 0,4 мм, которые иногда сливаются в псевдоэталии диаметром до 15 см и более.

Род *Lycogala* Pers. 1794

Плодовые тела - эталии, шаровидные, конические или подушковидные. Псевдокапиллиций состоит из трубочек, сморщенных, ветвящихся или простых.

Включает 5 видов. Характерный представитель - *Lycogala epidendrum* (L.) Fries. Молодые эталии розовые, зрелые – бурые, до 2 см в диаметре. Часто эталии образуются группами. Космополит.

Род *Enteridium* Ehrenb., 1819 (объединён с родом *Reticularia* Bull., 1791)

Плодовые тела - подушковидные эталии. Псевдокапиллиций состоит из нитей, перфорированных пластинок или их сочетаний.

Включает 7 видов. Характерный представитель - *Enteridium (Reticularia) lycoperdon* Bull. Эталии 2-8 см.. Перидий серо-белый, с металлическим блеском. Космополит.

Семейство Cribrariaceae Rostaf. 1873

Плодовые тела – спорокарпы, псевдоэталии или эталии. Псевдокапиллиций отсутствует, но часто присутствует сетчатый перидий, окружающий споровую массу. Большинство видов пока не удается культивировать в лабораторных условиях.

В семействе насчитывают 2 рода, из которых ниже рассмотрен 1.

Род *Cribraria* Schrad. ex J.F. Gmel., 1794 (объединен с родом *Dictydium*)

Плодовые тела - спорокарпы, сидячие или на ножках, иногда псевдоэталии. Спороносные головки шаровидные, грушевидные, обратнойцевидные. Перидий в нижней части головки сохраняется в виде чашечки; верхняя часть головки покрыта сетчатым перидием..

Включает 28 видов. Характерный представитель - *Cribraria aurantiaca* Schr. Спорангии скученные, на ножках, ярко-желтые. Спороносные головки до 0,7 мм в диаметре. Нити сетчатого перидия расширены в местах ветвления.

Отряд Физариформные - Physariiformes (=Physarales T.Macbr., 1922)

Трофическая стадия - фанероплазмодий. Плодовые тела в виде плазмодиокарпов, спорокарпов, псевдоэталиев или эталиев; обычно с отложениями извести. Капиллиций всегда присутствует, гладкий, маловетвящийся, часто с отложениями извести. В эталиях присутствует псевдокапиллиций. Колонка сферическая, эллипсоидная, дисковидная, присутствует не у всех видов. Иногда имеется псевдоколонка. Перидий плотный, часто с отложениями извести, к моменту созревания спор сохраняется не всегда. Ножка плодового тела развивается субгипоталлическим путем.

Споры в массе коричневые, темно-фиолетовые, черные.

Этот отряд самый обширный по числу видов. Отряд включает 2 семейства: *Physaraceae* и *Didymiaceae*.

Семейство Physaraceae Chevall., 1826

Известь в плодовом теле присутствует в аморфной форме. Капиллиций обызвествленный.

Включает 10 родов, из которых ниже рассмотрены 4.

Род *Leocarpus* Link, 1809

Плодовые тела - спорокарпы. Спороносные головки обратно-яйцевидные, на короткой ножке. Перидий гладкий, блестящий, как бы лакированный. Капиллиций диморфный, состоит из двух систем нитей.

Включает один вид – *Leocarpus fragilis* (Dicks.) Berk. Спорокарпы диаметром 0,6 – 1,6 мм, высотой 2 – 4 мм, от жёлтого до каштанового цвета.

Род *Badhamia* Berk., 1853

Плодовые тела - спорокарпы; скученные, иногда образуют большие скопления. Капиллиций гомогенный, в местах ветвления нитей капиллиция отсутствуют узелки с известью.

Включает около 30 видов. *Ōàðàèòàðíúé* представитель – *Badhamia utricularis* (Bull.) Berk. Спорокарпы голубовато-серые, 0,5 – 1 мм в диаметре, собраны в пучки. Космополит. Иногда развивается на плодовых телах базидиальных грибов.

Род *Physarum* Pers., 1794

Плодовые тела - спорокарпы, реже плазмодиокарпы; одиночные или скученные, сидячие или на ножке. Капиллиций гомогенный, в местах ветвления нитей капиллиция имеются узелки с известью.

Самый крупный род миксогастрид, включает около 100 видов. Характерный представитель - *Physarum polycephalum* Schw. Спорокарпы на ножках, светло-серые, округлые или неправильной формы, скученные, часто сливающиеся.

Род *Fuligo* Haller, 1768

Плодовые тела - крупные эталлии. Перидий плотный, пропитанный известью.

Включает 4 вида. Характерный представитель – *Fuligo septica* (L.) Wiggers. Эталлии 2 – 20 см в диаметре. Кортекс в виде хрупкой толстой корочки, желтый или белый, реже других цветов. Космополит. Молодые плодовые тела съедобны.

Массовое развитие Fuligo septica в городе Даллас (штат Техас, США, 1973г.) вызвало панику среди населения и целую серию газетных публикаций о "бактериях-мутантах" и пришельцах из космоса.

Семейство Didymiaceae Rost., 1873

Известь в плодовом теле присутствует обычно в кристаллической форме. Капиллиций не содержит известь.

Включает 4 рода, из которых ниже рассмотрены 3.

Род *Didymium* Schr, 1797

Плодовые тела - спорокарпы или плазмодиокарпы. Перидий покрыт слоем извести в виде кристаллов, иногда сливающихся в сплошную скорлуповидную корку. В основании спорокарпа имеется небольшая округлая колонка.

Включает около 30 видов. Характерный представитель – *Didymium nigripes* (Link) Fr. Спороносные головки белые, сферические, до 0,5 мм диаметром, расположены на черной ножке до 2 мм высотой. Космополит.

Род *Diderma* Pers., 1794

Плодовые тела - спорокарпы, реже плазмодиокарпы или эталлии. Перидий покрыт слоем извести в виде аморфных гранул, часто сливающихся в сплошную скорлуповидную корку. В основании спорокарпа имеется крупная округлая колонка.

Включает около 40 видов. Характерный представитель – *Diderma testaceum* (Schr.) Pers. Спорокарпы обычно сидячие, диаметром до 1 мм, белые, розоватые, светло-коричневые; колонка полусферическая, крупная, розоватая.

Род *Mucilago* Mich. Ex Batt., 1755

Плодовые тела - крупные эталлии, белые, кремовые, беледно-охряные или сероватые. После разрушения кортекса обнажается обильный капиллиций и псевдокапиллиций.

Включает 4 вида. Характерный представитель – *Mucilago crustasea* Wiggers. Плодовые тела до 7 см длиной. Хорошо развит гипоталлус, обильно пропитанный известью.

Отряд Trichiiformes

(Trichiales T.Macbr., 1922)

Трофическая стадия - промежуточная между афано- и фанероплазмодиём.

Плодовые тела в виде плазмодиокарпов, спорокарпов, или этиалиев. Всегда присутствует капиллиций, его нити скульптурированы кольцами, спиралями, шипами, бородавками; иногда образуют сеть. В этиалиях присутствует псевдокапиллиций. Колонка отсутствует. Перидий тонкий, хрупкий, к моменту созревания спор сохраняется лишь у основания плодового тела. Ножка плодового тела развивается субгипоталлическим путем.

Споры в массе ярко окрашены - желтые, оранжевые, красные.

Отряд включает 2 семейства: *Dianemaceae* и *Trichiaceae*.

Семейство *Dianemaceae* T.Macbr, 1899

Капиллиций связан с основанием и внутренней стенкой спорофора и состоит из сплошных нитей, не образующих сеть.

Включает 4 рода, из которых ниже рассмотрен 1.

Род *Calomyxa* Nieuwl., 1916.

Плодовые тела - сидячие спорокарпы, реже плазмодиокарпы. Капиллиций в виде тонких, мягких, извилистых нитей.

Включает 1 вид - *Calomyxa metallica* (Berk.) Nieuwl. Спорокарпы сферические или подушковидные; желтые, с металлическим блеском, до 1 мм диаметром.

Семейство *Trichiaceae* Rost, 1873

Капиллиций связанный с основанием спорофора или неприкрепленный; состоит из трубчатых нитей, образующих сеть.

Включает 10 родов, из которых ниже рассмотрены 4.

Род *Arcyria* Wigg., 1780

Плодовые тела - спорокарпы, сидячие или на ножке. Перидий пленчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки у основания плодового тела. Капиллиций в виде обильно ветвящихся нитей, часто образующих сети. Нити капиллиция орнаментированы шипиками, кольцами и полукольцами.

Включает около 30 видов. Обычный представитель – *Arcyria obvellata* (Oeder) Onsberg. Спорокарпы желтые, цилиндрические, сидячие или на коротких ножках. Высота зрелых спорокарпов - до 12 мм.

Род *Trichia* Haller, 1768

Плодовые тела - спорокарпы, сидячие или на ножке, иногда плазмодиокарпы. Перидий пленчатый, растрескивается дольками или нерегулярно. Капиллиций состоит из коротких, слабо ветвящихся нитей - элатер, не образующих сеть. Элатеры орнаментированы спиральными утолщениями.

Включает около 20 видов. Характерный представитель – *Trichia varia* (Pers.) Pers. Спорокарпы скученные, охряные, жёлто-коричневые, оливковые; шаровидные или овальные, сидячие или с короткой ножкой, до 0,9 мм шириной.. Изредка образуются плазмодиокарпы.

Род *Hemitrichia* Rost., 1873

Плодовые тела - спорокарпы, сидячие или на ножке, иногда плазмодиокарпы. Перидий пленчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки у основания плодового тела. Капиллиций образует сеть. Нити капиллиция орнаментированы спиральными утолщениями.

Включает около 15 видов. Характерный представитель – *Hemitrichia serpula* (Scop.) Rost. Плазмодиокарп покрывающий площадь до нескольких десятков см², ветвящийся, часто сетчатый, ярко-жёлтый или оранжевый. Перидий тонкий, растрескивается продольными шелями. Космополит.

Род *Metatrichia* Ing, 1964

Плодовые тела - спорокарпы на ножке, иногда образующие псевдоэталлии. Перидий хрящевидный, блестящий, после созревания спор сохраняется в виде чашечки у основания плодового тела. Капиллиций состоит из большого числа неветвящихся нитей, элатеры орнаментированы спиралями с шипиками.

Включает 2 вида. Характерный представитель – *Metatrichia vesparium* (Batsch.) Nann.– Brem. Спорокарпы до 3 мм высотой, иногда сжаты в псевдоэталлии. Цвет - от винно-красного до чёрного.

Отряд Stemonitiformes (Stemonitales T.Macbr., 1922)

Трофическая стадия - афаноплазмодий.

Плодовые тела в виде спорокарпов или эталиев. Капиллиций хорошо развит, его нити гладкие, сильно ветвящиеся и образующие сети. В эталиях присутствует псевдокапиллиций. Колонка нитевидная, обычно хорошо развита, иногда ветвится. Перидий тонкий, к моменту созревания спор почти полностью разрушается. Ножка плодового тела развивается эпигипоталлическим путем.

Споры в массе черные, реже желто-коричневые, пурпурно-коричневые.

Отряд включает 1 семейство, *Stemonitaceae*, включающее 13 родов.

Род *Stemonitis* Roth, 1787

Плодовые тела - спорокарпы на ножке. Спороносные головки удлинено-цилиндрические, нитевидные. Перидий без металлического блеска, рано исчезает. Капиллиций на всей поверхности спорангия образует замкнутую сеть. Колонка в виде нитевидного продолжения ножки.

Включает около 20 видов. Характерный представитель – *Stemonitis axifera* (Bull.) Macbr. Спорокарпы высотой до 20 мм, коричневого цвета, образуют тесные пучки. Космополит.

В научно-популярной литературе Stemonitis часто упоминается как «слизевик - страусиное перо».

Род *Comatricha* Preuss, 1851

Плодовые тела - спорокарпы, на ножке или сидячие, иногда образующие псевдоэталлии. Спороносные головки шаровидные или цилиндрические. Перидий без металлического блеска, рано исчезает. Капиллиций не образует поверхностную сеть, но анастомозирует в наружной и средней части спорангия. Колонка в виде нитевидного продолжения ножки, иногда разветвляется на ветви капиллиция.

Включает около 40 видов. Характерный представитель – *Comatricha nigra* (Pers.) Schroeter. Спороносные головки вытянуто-яйцевидные или короткоцилиндрические, черные, при созревании ржаво-коричневые, до 8 мм высотой. Космополит.

Род *Lamproderma* Rost., 1873

Плодовые тела - спорокарпы, на ножке или сидячие, иногда образующие псевдоэталлии. Спороносные головки шаровидные, овальные, веретеновидные. Перидий с металлическим блеском, долго сохраняется после созревания спорокарпа. Капиллиций не образует поверхностную сеть, но анастомозирует в наружной и средней части спорангия. Колонка цилиндрическая или булавовидная, обильно ветвящаяся.

Характерный представитель – *Lamproderma arcyryonema* Rost. Спорокарпы до 2,5 мм высотой, на ножках. Спороносная головка шаровидная. Ножка прочная, чёрная. Колонка ветвится. Перидий серебристо-серый или отливающий бронзой.

Тип ПЛАЗМОДИОФОРИДЫ - PLASMODIOPHOROPHYLES nom. typif.

(плазмодиофоровые слизевики)

= Plasmodiophoridae Zoph, 1884;

Plasmodiophoromycota Margulis, 1974; Phytomyxa Cavalier-Smith, 1997)

БИОЛОГИЯ

Жизненный цикл плазмодиофорид характеризуется наличием двух трофических и двух расселительных стадий.

Обе трофические стадии представлены жгутиконосными клетками - зооспорами, и настоящими плазмодиями; миксамебы отсутствуют.

Обе расселительные стадии представлены споровыми массами или плодовыми телами - сорусами. Первую расселительную стадию составляют *спорангиосорусы* - сорусы, в которых споры прорастают на месте образования. Вторая расселительная стадия представлена либо споровыми массами, либо - *цистосорусами* - сорусами, в которых споры не прорастают на месте образования, и распространяются непроросшими. Спорообразование является экзогенным.

Первые трофическая и расселительная стадии составляют *спорогенную фазу* жизненного цикла, а вторые трофическая и расселительная стадии - *цистогенную фазу*. В ходе спорогенной фазы происходит лишь бесполое размножение, а на цистогенной фазе осуществляется половой процесс в виде изогамии, хологамии и, возможно, автогамии. Жизненный цикл плазмодиофорид гаплодиплофазный.¹⁶

Спорогенная фаза

Название этой фазы связано с тем, что она завершается образованием зооспор. Включает первую трофическую и первую расселительную стадии.

Первая трофическая стадия

Первичные зооспоры

Жгутиконосные клетки плазмодиофорид, составляющие первый этап спорогенной фазы жизненного цикла, получили название *первичных зооспор*. Они представляют собой сферические, реже несколько вытянутые клетки, несущие 2 апикальных жгутика, лишенных мастигонем. Главный жгтик - более короткий, направлен вперед, побочный - более длинный и направлен назад. Иногда присутствуют дополнительные пары жгутиков. Угол между основаниями жгутиков одной пары может значительно варьировать даже в пределах одного вида. Структура жгутикового аппарата плазмодиофорид достаточно своеобразна, хотя и имеет некоторые черты сходства с таковой у миксомицетов.

Первичные зооспоры содержат одно гаплоидное ядро.

¹⁶ - Общую схему жизненного цикла плазмодиофорид впервые предложили Алекс и Мимс (Alex, Mims, 1979), однако, вплоть до настоящего времени некоторые этапы этого цикла никем не наблюдались. Поэтому приведенная ниже последовательная картина жизненного цикла отчасти является реконструкцией, основанной на теоретических выводах.

Они не имеют пищеварительных вакуолей, и следовательно, не способны к фаготрофному питанию. В связи с этим рассмотрение их как клеток трофической фазы является условным.

Инцистирование и проникновение в клетку хозяина

Активно передвигаясь в водной среде, первичные зооспоры достигают клетки подходящего хозяина. При этом они, возможно, распознают наличие в среде растворенных метаболитов хозяина, и движутся в направлении повышения их концентрации. Вблизи потенциального хозяина зооспора втягивает жгутики и инцистируется. В течении 2 часов после инцистирования, в ней формируется аппарат проникновения в клетку хозяина - **крупная вакуоль** и расположенный в мембранной трубке плотный «шип» из органического вещества, возможно являющийся видоизмененной экструсомой.

По прошествии 2-х часов, инцистированная зооспора прорастает **адгезорием** (аппресорием) – структурой, напоминающей присоску. С помощью адгезория она прикрепляется к поверхности клеточной стенки хозяина. После прикрепления адгезория, в инцистированной зооспоре происходит гидролиз молекул гликогена. Это приводит к резкому возрастанию осмотического давления в крупной вакуоли. Она начинает давить на «шип», за счёт чего последний выходит через адгезорий и прокалывает клеточную стенку хозяина. В клеточной стенке хозяина образуется отверстие, через которое протопласт зооспоры переливается в клетку хозяина.

Подобный способ проникновения в клетку является уникальной чертой плазмодиофорид, и неизвестен у других организмов.

Первичный плазмодий

Протопласт плазмодиофориды, проникший сквозь клеточную стенку хозяина, приобретает амебоидную форму. Он входит в соприкосновение с протопластом хозяина, и приступает к осмотрофному поглощению питательных веществ.

В связи с паразитическим образом жизни плазмодиофориды утратили способность к фаготрофии¹⁷, и питаются исключительно осмотрофно, не образуя пищеварительных вакуолей. Поэтому протопласт, проникший в клетку хозяина, предпочтительнее называть не миксамебой, а плазмодием, несмотря на его первоначальную одноядерность и амебоидную морфологию. Таким образом, миксамебы для плазмодиофорид вообще не характерны.

Первичный (спорогенный) плазмодий покрыт многослойной оболочкой, состоящей из электронно-плотного вещества неизвестной природы. Хотя наличие оболочки не обеспечивает плазмодию постоянной формы, к амебоидным движениям он все же не способен. Между тем, благодаря токам цитоплазмы хозяина через плазмодесмы, плазмодии могут перемещаться из одной клетки хозяина в другую.

У видов, паразитирующих на высших растениях, первичный плазмодий, как правило, формируется в летнее время, поэтому, его иногда называют «**летним плазмодием**».

Первичный плазмодий, скорее всего, всегда является гаплоидным., т.к. слияние образующих его первичных зооспор, никогда не наблюдалось. В процессе роста первичного плазмодия, его ядро претерпевает несколько митотических делений. В итоге плазмодий становится многоядерным. Деление ядра относится к типу открытого, реже полуоткрытого (*Sorosphaera*) ортомитоза. Важной особенностью ортомитоза плазмодиофорид является то, что в ходе деления ядрышко остается конденсированным. В ходе метафазы оно вытягивается перпендикулярно плоскости деления, и затем расщепляется на 2 дочерних ядрышка. Вытянутое ядрышко и собранные в «метафазную пластинку» хромосомы создают вместе характерную крестообразную структуру. Поэтому деление ядра плазмодиофорид получило название **крестообразный митоз**. Этот тип ортомитоза известен только у плазмодиофорид, но и у них он происходит только во время роста плазмодиев. В ходе споруляции плазмодиофориды осуществляют типичный ортомитоз.

¹⁷ - Эта точка зрения признается не всеми авторами.

Многokратные деления ядер плазмодия как правило являются синхронными. Зрелый первичный плазмодий содержит от четырех до нескольких десятков ядер (обычно - 4, 8, 16, 32 и т.д.).

В процессе роста плазмодий начинает испытывать недостаток питательных веществ. В связи с этим, он начинает выделять в среду вещества гормональной природы, которые воздействуют на клетки хозяина, активируя в них ростовые процессы. В результате, зараженные клетки подвергаются гиперплазии, т.е. чрезмерно увеличиваются в размерах. В пораженной ткани формируются опухоли.

Через несколько суток после инфицирования (у *Woronina pythii* - через 48 часов) летний плазмодий приступает к споруляции.

Первая расселительная стадия

Споруляция - зооспорогенез

Процесс споруляции начинается с синхронного, не крестообразного деления ядер плазмодия. Одновременно, в цитоплазме формируются пузырьки, которые окружают образовавшиеся ядра, и затем сливаются, разделяя протопласт плазмодия на несколько одноядерных участков - *долек*. Последние являются спорогенными клетками. Распадаясь на дольки плазмодий становится плодовым телом - *спорангиосорусом*. По данным Маргулис с соавт. (Margulis et al. 1990), плазмодий может превращаться в спорангиосорус не целиком. При этом он образует выпячивания, которые выступают за пределы клетки инфицированного растения и превращаются в спорангиосорусы. Однако, в большинстве случаев спорангиосорус образуются голокарпически, т.е. весь протопласт плазмодия участвует в их образовании.

Ядра долек спорангиосорус подвергаются двум - четырем последовательным митотическим делениям. В результате, в каждой долке образуется 4-12 *вторичных зооспор*. Процесс образования зооспор называют *зооспорогенезом*.

Зооспоры обычно покидают окружающие их оболочки (клеточную стенку хозяина и оболочку дольки спорангиосоруса) через специальные выводные отверстия, которые образует клетка-долька. Однако, нередко высвобождение зооспор происходит только после разрушения или разложения окружающих оболочек.

Вторичные зооспоры морфологически неотличимы от первичных. Они проникают в клетки организма-хозяина, пробивая оболочку клетки с помощью «шипа», и дают начало новым первичным плазмодиям. В течение одного сезона этот цикл может повториться десятки раз.

Однако, и вторичные зооспоры, и первичные плазмодии способны вступать на альтернативный путь развития, переходя в цистогенную фазу жизненного цикла. Этот переход обусловлен протеканием полового процесса.

Цистогенная фаза

Название этой фазы связано с тем, что она завершается образованием цист. Включает вторую трофическую и вторую расселительную стадии.

Вторая трофическая стадия

Половой процесс

Половой процесс у плазмодиофорид изучен недостаточно. Само его существование в большинстве случаев не доказано, а лишь предполагается на основании косвенных данных. В то же время, этот тип размножения видимо играет очень важную роль в жизненном цикле плазмодиофорид.

У разных представителей группы, а возможно и в пределах одного вида возможно две формы полового процесса¹⁸:

Изогамия. Вторичные зооспоры, в отличие от первичных, могут играть роль гамет. В процессе копуляции их протопласты сливаются, но объединение ядер не происходит. В результате образуется двуядерная зооспора, несущая 4 жгутика. Она инфицирует клетку хозяина характерным для плазмодиофорид способом (с помощью «шипа»).

Хологамия. Оказавшись внутри одной клетки хозяина, первичные плазмодии, вероятно, способны сливаться, осуществляя, таким образом, хологамный половой процесс.

В результате слияния вторичных зооспор или первичных плазмодиев образуется клетка, несущая генетически-разнокачественные ядра. Слияние этих ядер, видимо, происходит не сразу, и длительное время они сохраняют гаплоидное состояние и делятся путем крестообразного митоза. В результате образуется многоядерный плазмодий, содержащий ядра двух типов, т.е. *дикариотический*. В противоположность гаплоидному первичному плазмодию, дикариотический плазмодий называют *вторичным* или *цистогенным*.

Вторичный плазмодий

Жизнедеятельность вторичного плазмодия мало чем отличается от первичного. Число ядер в нем также увеличивается благодаря крестообразному митозу. Он также питается осмотрофно, и тоже выделяет гормоноподобные вещества для активации роста клетки-хозяина. Именно вторичные плазмодии *Plasmodiophora* вызывают образование у растения-хозяина гигантских корневых опухолей. У видов, паразитирующих на высших растениях, вторичные плазмодии, как правило, формируются в конце осени, и поэтому их иногда называют «*зимними плазмодиями*».

Зимний плазмодий часто отличается от летнего более крупными размерами, и иногда - локализацией в организме-хозяине. Так, у представителей родов *Plasmodiophora* и *Ligniera* первичные плазмодии локализованы в клетках корневых волосков, а вторичные плазмодии - в клетках первичной коры корня. Однако, главным отличием вторичных плазмодиев является все же их дикариотичность.

Диплоидизация

Неизвестно, как долго вторичный плазмодий сохраняет свое дикариотическое состояние. Однако в итоге его ядра сливаются друг с другом, т.е. осуществляют кариогамия. Вторичный плазмодий становится диплоидным.

Остается недоказанным, что кариогамия всегда происходит только между генетически-разнокачественными ядрами. Вполне возможно и слияние идентичных ядер, причем это процесс может происходить как в первичном, так и во вторичном плазмодии. С помощью автогамии первичный плазмодий диплоидизируется, минуя дикариотическую стадию. В этом случае можно говорить о автогамии, т.е. самооплодотворении. Автогамию можно было бы считать третьим типом полового процесса плазмодиофорид, но ее существование здесь остается неподтвержденным.

Так или иначе, цистогенный плазмодий становится диплоидным. Вскоре он прекращает рост и переходит к споруляции. Это происходит примерно через 30-36 часов после его проникновения в клетку хозяина.

¹⁸ - Современные представления о формах полового процесса плазмодиофорид основываются на работе Ингрема и Томмерапа (Ingram, Tommerup, 1972), включающей не только наблюдения, но и умозрительные заключения. Так, хологамия, автогамия и дикариотическая организация таллома (см. ниже) у плазмодиофорид никогда не наблюдались, но их существование Ингрем и Томмерап доказали на основании изучения других стадий жизненного цикла.

Вторая расселительная стадия

Споруляция - цистогенез

Начало споруляции диплоидного плазмодия связано с мейотическим делением его ядер. Именно обнаружение мейоза у большинства плазмодиофорид заставляет предположить наличие у них той или иной формы полового процесса, даже если это явление непосредственно не наблюдается.

Мейоз у плазмодиофорид типичный для эукариотов. У многих видов обнаружен синаптонемальный комплекс. В ходе мейоза, ядра перестают быть видны в световой микроскоп, поэтому в ранних работах этот этап рассматривали как «безъядерную» стадию развития плазмодия.

После прохождения мейоза все ядра плазмодия становятся гаплоидными, при этом часть их (около 16%) сразу же дегенерирует. Вокруг каждого из оставшихся гаплоидных ядер происходит обособление участка цитоплазмы. Вскоре плазмодий распадается на одноядерные протопласты, называемые *энергидами*. Энергиды являются спорогенными клетками. По мере созревания, они покрываются толстой оболочкой и образуют *цисты* или *покоящиеся споры* - клетки, служащие для распространения и перенесения неблагоприятных условий. Оболочка цист двух- или четырехслойная, содержит хитин. Процесс образования покоящихся спор называют *цистогенезом*. Он завершается через 54-72 часа после проникновения плазмодия в клетку хозяина.

Через 7-10 дней после завершения цистогенеза, ядро цисты претерпевает митотическое деление с образованием двух дочерних ядер. Вскоре, одно из них дегенерирует, и циста опять становится одноядерной. Смысл этого процесса неизвестен.

Как правило, один плазмодий распадается на несколько десятков цист, которые могут быть собраны в структуры двух типов:

1. Массы спор представляют собой группы отдельных, несвязанных спор, происходящих из одного плазмодия. Они сохраняют морфологическую целостность только находясь в клетке хозяина. При этом, клеточная стенка хозяина функционирует в качестве «оболочки» споровой массы. Как только эта оболочка разрушается, масса распадается на отдельные споры. Такой тип спороношения характерен для рода *Plasmodiophora*.

2. Цистосорусы - примитивные плодовые тела, целиком состоящие из спор. В отличие от споровых масс, цисты здесь связаны друг с другом своими стенками, поэтому цистосорус после высвобождения из клетки-хозяина ведет себя как единое целое.

Цистосорусы отличаются от спорангиосорусов (плодовых тел спорогенной фазы) тем, что составляющие их споры не прорастают подвижными клетками прямо на месте образования, а распространяются в непроросшем состоянии, и эксцистируются лишь спустя длительное время.

Часто, один плазмодий может давать начало нескольким цистосорусам. Их морфология используется в качестве диагностического признака при разграничении родов плазмодиофорид. Так, цистосорусы могут иметь вид сфер, дисков, тетрад (групп по 4 споры), октад (групп по 8 спор), или обладать неправильной формой

Распространение и прорастание спор

Накопление покоящихся спор в клетке растения-хозяина приводит к разрыву ее оболочки, а у высших растений - к разрушению покровных тканей хозяина. При этом, цисты высвобождаются в окружающую среду. Но в некоторых случаях они остаются в оболочке клетки хозяина вплоть до ее разложения бактериями.

Распространение покоящихся спор пассивное. В воде они переносятся течением, а в почве могут перемещаться червями, насекомыми, дождевыми потоками и т.п. Считается также, что споры могут распространяться с помощью животных, питающихся поражёнными растениями.

Споры могут долго сохраняться, прорастая лишь при благоприятных условиях. Как правило, они формируются осенью, перезимовывают, и прорастают весной. При прорастании образуются гаплоидные первичные зооспоры, которые заражают новые растения.

ЭКОЛОГИЯ

Плазмодиофориды - облигатные внутриклеточные паразиты зеленых растений (включая зеленые водоросли и сосудистые растения) и гетероконтных протистов (оомицетов и желтозеленых водорослей). Средой для распространения плазмодиофорид служит вода. Поэтому они паразитируют либо на водных организмах, либо, используя почвенную влагу, проникают в подземные, а через них - и в надземные органы высших растений. Пораженные ткани, как правило, подвергаются гипертрофии, в результате чего образуются опухоли и пустулы. Поражая некоторые культурные растения (картофель, томаты, капусту) плазмодиофориды наносят значительный вред сельскому хозяйству.

Распространение плазмодиофорид по Земному шару изучено недостаточно. Известно лишь, что многие виды являются космополитами.

СИСТЕМАТИКА

Первый представитель группы, *Plasmodiophora brassicae*, был впервые описан русским учёным М.С.Ворониным в 1877 году. В настоящее время известно 46 видов плазмодиофорид.

Систематическое положение группы в филогенетической системе ещё не установлено. Молекулярно-генетические исследования плазмодиофорид впервые были проведены совсем недавно (Castelbury, Domier, 1998), и не дали однозначных результатов. По одним критериям плазмодиофориды родственны физаровым слизевикам, на основании чего мы и помещаем обе группы в одно царство. Однако, по другим признакам плазмодиофориды близки к *Alveolobiontes* - группе, объединяющей инфузорий и споровиков.

Система плазмодиофорид недостаточно разработана. Обычно в пределах группы выделяют один отряд, включающий одно семейство *Plasmodiophoraceae*. В данное семейство входят 14 родов, отличающихся, в первую очередь, морфологией цистосорусов.

Род *Plasmodiophora* Woronin

Цисты не собраны в цистосорусы, а залегают в оболочке клетки-хозяина в виде свободной массы. Паразитируют на высших растениях, как правило спорогенная фаза развивается в корневых волосках, а цистогенная - в первичной коре корня.

Характерный представитель - *Plasmodiophora brassicae* Woronin, возбудитель «килы» (гипертрофии) корней капусты и других крестоцветных.

Род *Tetramyxa* Goebel

Цисты собраны по 4, т.е. цистосорусы представляют собой тетрады спор. Паразитируют на корнях голосеменных и цветковых растений.

Характерный представитель - *Tetramyxa rhizophaga* Lihnell, паразит корней можжевельника.

Род *Octomyxa* Couch, Leitner, Whiffen

Цисты собраны по 8 (реже 6-9), т.е. цистосорусы обычно представляют собой октады спор. Паразитируют на ложных грибах - оомицетах.

Характерный представитель - *Octomyxa achlyae* Couch, Leitner, Whiffen, паразитирует на водных оомицетах рода *Achlya*.

Род *Polymyxa* Ledingham

Цистосорусы неправильной формы, содержат до нескольких десятков спор. Паразитируют на цветковых растениях, преимущественно из семейств маревых и злаковых.

Характерный представитель - *Polymyxa graminis* Ledingham, поражает корни злаков, в частности, пшеницы.

Род *Ligniera* Maire et Tison

Цистосорусы неправильной формы, содержат от 3 до нескольких десятков спор. Морфологически близки к роду *Polymyxa*. Паразитируют на споровых и цветковых растениях - плаунах, лютиковых, сложноцветных, злаковых и др.

Своеобразный представитель - *Ligniera isoetes* Palm, паразитирует на плаунах рода *Isoetes*.

Род *Woronina* Cornu

Цистосорусы в виде сплошной сферы. Паразитируют на оомицетах и желтозеленых водорослях.

*Длительное время род *Woronina* рассматривался как представитель низших оомицетов.*

Характерный представитель - *Woronina pythii* Goldie-Smith, паразитирует на почвенных оомицетах рода *Pythium*.

Род *Sorosphaera* Schroeter

Цистосорусы в виде полой сферы. Паразитируют на цветковых растениях.

Характерный представитель - *Sorosphaera veronicae* Schroeter, поражает корни вероники.

Род *Spongospora* Brunhorst

Цистосорусы в виде губчатой сферы. Паразитируют на подземных органах цветковых растений, преимущественно из семейства пасленовых.

Характерный представитель - *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerheim, (= *S. solani*), возбудитель «порошистой парши» клубней картофеля: на поверхности клубня образуются пустулы, которые, разрываясь, высвобождают коричневую порошистую массу цистосорусов.

Род *Sorodiscus* Lagerheim et Winge

Цистосорусы в виде двуслойного диска. Паразитируют на оомицетах, зеленых водорослях и высших растениях.

Характерный представитель - *Sorodiscus karlingii* Cook, паразитирует на водорослях рода *Chara*.

Род *Membranosorus* Ostenfeld et Petersen

Цистосорусы в виде однослойной пластинки. Паразитируют на высших растениях.

Характерный представитель - *Membranosorus heterantherae* Ostenfeld et Petersen, паразитирует на растениях рода *Heteranthera*.

Ц А Р С Т В О ЭВГЛЕНОБИОНТЫ - EUGLENOBIONTES

(от греч. eu- собственно, и glene - глаз)

***Euglenoids* Leedale, 1974; *Euglenontes* Starobogatov, 1984;
Euglenozoa Corliss, 1991; *Euglenobionta* Kusakin, Drozdov, 1994.**

Это царство объединяет организмы, имеющие одноклеточный, колониальный или псевдоплазмодиальный таллом, и обладающие амебоидной, монадной, реже коккоидной морфологической структурой. Все эвгленобионты - аэробы; в группе широко представлены как

автотрофные, так и гетеротрофные формы. Обитают эвгленобионты в воде и на суше; свободноживущие, иногда паразитические формы.

Строение клетки своеобразное, несет некоторые архаичные черты. В клетке присутствует от одного до нескольких ядер; деление ядра - закрытый внутриядерный ортомитоз.

Жгутиковый аппарат состоит из 1, 2, реже 3, 4, или сотен жгутиков. Мастигонемы фиброзные или отсутствуют. Часто присутствует мощный параксиальный тяж.

Пластиды присутствуют у многих видов, возможно представляют собой клетки симбиотических хлоробионтов, покрыты трехслойной мембраной, содержат хлорофиллы **a** и **b**, каротины β и γ ; тилакоиды в стопках по три.

Клеточные покровы - плазмалемма, пелликула; у некоторых видов имеется клеточная оболочка, содержащая целлюлозу. Это в частности характерно для спор *акразиевых* *слизевиков*.

Митохондрии присутствуют, лишь у некоторых видов вторично утрачены. Морфология митохондриальных крист - наиболее яркая отличительная черта эвгленобионтов. Кристы обычно имеют перетяжку у основания, и в результате являются дисковидными, везикулярными или мешковидными.

Запасной полисахарид - β -1,3 [1,6]- глюкан.

Рибосомы эукариотического типа. Аппарат Гольджи представлен типичными диктиосомами, или группами уплощенных пузырьков.

Отдельные представители эвгленобионтов стали известны науке уже в первой половине XIX в. (Ehrenberg, 1830), однако вплоть до недавнего времени они рассматривались в пределах ряда неродственных групп, и относились к царствам растений, животных и грибов. Единство эвгленобионтов впервые показал Leedale (1974) на основании ультраструктурных данных, таких как преимущественно дисковидная форма митохондриальных крист, одностороннее (гребенчатое) расположение мастигонем, наличие параксиальных тяжей и ряд особенностей в строении цитоскелета.

К эвгленобионтам относятся следующие группы низших эукариотов: *эвгленовые водоросли* (традиционно рассматривавшиеся в пределах низших растений), *диплономы* (ранее относимые к эвгленовым водорослям), *стефанопогонофилеи* (ранее относимые к инфузориям), *перколмонады* и *лиромонады* (жгутиковые и амебоидные свободноживущие организмы, ранее рассматривавшиеся как простейшие животные), а также *кинетопластиды* (включая *Tripanosoma*, возбудителя сонной болезни, *Leishmania*, возбудителя лейшманиоза человека, а также *Vodo*, обычных представителей планктона пресных водоемов).

Кроме того, в царство эвгленобионтов входит немногочисленная группа организмов, известных как *акразиды*. Они обладают типичным для слизевиков жизненным циклом, и поэтому традиционно изучались микологами как представители *клеточных слизевиков*. На этой группе мы остановимся подробнее.

Тип АКРАЗИДЫ - ACRASIOPHYLES

Kusakin et Drozdov, 1997

(от греч. *acrasis* - невоздержанность)

= *Heterolobosea* Page et Blanton, 1985

(от греч. *hetero* - разный, и *lobos* - лопасть)

Класс Акразиевые слизевики - Acrasiiodes¹⁹

Kusakin et Drozdov, 1997

= *Acrasiees* Van Tieghem, 1880; *Acrasiomycetes* (partim) Raper, 1973;

¹⁹ - *Acrasiiodes* - единственный класс типа *Acrasiophyles*, представители которого относятся к жизненной форме слизевиков. Поэтому мы не приводим характеристику типа *Acrasiophyles*, и не рассматриваем другие классы этого типа.

БИОЛОГИЯ

Трофическая стадия жизненного цикла акразид представлена амебоидными клетками (миксамебами), жгутиконосные клетки известны не у всех видов. Миксамебы способны образовывать неподвижный псевдоплазмодий. Псевдоплазмодий формирует плодовые тела - сорокарпы, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят либо из шаровидных спороносных головок, либо из ветвящихся цепочек спор; при этом они могут быть стебельчатыми или сидячими. При созревании, сорокарп полностью распадается на споры. Стенки спор содержат целлюлозу. Споры прорастают новыми миксамебами или жгутиконосными клетками.

Жизненный цикл проходит в гаплофазе. Половой процесс и агамные отношения не обнаружены.

Трофическая стадия

Одиночные клетки

Миксамебы акразид являются одноядерными клетками овальной формы, изредка образующими дольчатые псевдоподии, более широкие, чем у диктиостелид. Передний край миксамебы содержит прозрачную цитоплазму, лишенную включений - гиалоплазму, а задний конец представлен уродной зоной - концевой лопастью, которая содержит выделительные вакуоли.

Миксамебы передвигаются по субстрату, питаясь бактериями, простейшими и миксамебами слизевиков, включая представителей своего вида. Их образ жизни мало отличается от такового у других свободноживущих слизевиков.

У представителей рода *Pochenia*, помимо миксамеб, образуются мастигамебы, несущие 2 изоконтных (одинаковой морфологии) и изоморфных (одинаковой длины) жгутика, лишенных мастигоном.

В процессе вегетации, трофические клетки акразид активно делятся путем закрытого ортомитоза.

При исчерпании запасов пищи, наступлении неблагоприятных условий среды, или достижении «критической плотности» трофических клеток, они приступают к образованию псевдоплазмодия путем агрегации. В этот процесс вступают лишь миксамебы; мастигамебы предварительно втягивают жгутики.

В ходе агрегации, миксамебы акразид, в отличие от диктиостелид, не образуют сплошных «клеточных потоков», а двигаются поодиночке, вплоть до приближения к центру агрегации.

Псевдоплазмодии

В результате агрегации миксамебы образуют щитковидную клеточную массу - псевдоплазмодий. В отличие от диктиостелид, псевдоплазмодий акразид не способен передвигаться как единый организм, и поэтому сохраняет неподвижность. Отсутствие у акразид «клеточных потоков» и неподвижность псевдоплазмодиев свидетельствует о том, что у этих слизевиков не выработаны механизмы согласованного движения клеток, свойственные диктиостелидам.

Псевдоплазмодии акразид не способны к фаготрофному питанию, и являются кратковременной структурой, переходной между трофической и расселительной стадиями.

Расселительная стадия

Споруляция

Вскоре после своего формирования, псевдоплазмодий начинает приподниматься над субстратом, приобретая полусферическую форму. На стадии формирования плодового тела псевдоплазмодий называют сорогеном. Иногда один псевдоплазмодий образует несколько сорогенов. У некоторых видов (*Sorptomuxa*) полусферический сороген не меняя формы превращается в примитивное плодовое тело - сорус.

Но у других акразид, сороген развивается в более дифференцированное плодовое тело - сорокарп. При этом, миксамебы, сосредоточенные в верхней части сорогена, образуют сферический спороносный отдел, а клетки основания сорогена формируют цилиндрическую ножку. У большинства видов развитие прекращается на этом этапе, и сороген становится зрелым сорокарпом. Спороносный отдел при этом остается сферическим, и образует головку, состоящую из большого числа округлых спор. Ножка также сохраняет первоначальную цилиндрическую форму. Как правило, ножка имеет клеточное строение, но у некоторых видов (*Guttulinopsis*) ее основу составляет слизистый матрикс, в который погружены немногочисленные клетки. В отличие от диктиостелид, ножка сорокарпа акразид никогда не имеет полости, и является сплошной. Сорокарпы, состоящие из головки и ножки, называют **головчатymi**.

У представителей рода *Acrasis*, развитие плодового тела не прекращается на этапе сферической головки. Напротив, спороносный участок сорогена начинает формировать лопасти, направленные радиально от его центра. Постепенно лопасти становятся все тоньше и длиннее, и начинают дихотомически ветвиться. Ветвление происходит до тех пор, пока не образуются ветви толщиной в одну клетку - цепочки спор, напоминающие бусы. В результате образуется **древовидный** сорокарп. Степень его разветвленности зависит от числа клеток, составлявших псевдоплазмодий.

Сорокарп и споры

Итак, в результате споруляции образуются сорусы или сорокарпы. Они состоят из клеток, покрытых полисахаридной оболочкой. В сорусе все клетки одинаковы, и имеют округлую форму. В сорокарпе же, клетки спороносного отдела являются сферическими, а ножки - овальными или цилиндрическими.

Важнейшим отличием сорокарпов акразид от аналогичных плодовых тел диктиостелид является то, что у акразид все клетки сорокарпа, вне зависимости от их локализации, являются спорами. При созревании, сорокарп полностью, включая ножку, распадается на отдельные клетки, каждая из которых может дать начало новой миксамебе. При этом, споры, расположенные на вершине сорокарпа, перемещаются воздушными массами на значительные расстояния, а расположенные у основания - практически не мигрируют, и прорастают на месте спороношения.

Образование плодовых тел у акразид по-видимому преследует единственную цель - переселение части особей в новые местообитания. При этом, с одной стороны уменьшается конкуренция между миксамебами в исходном местообитании, а с другой стороны - происходит их распространение. Поэтому, клетки ножки и клетки спороносного отдела в равной степени выигрывают от споруляции: первые избавляются от конкурентов, а вторые получают возможность переселиться в места, возможно более благоприятные для жизнедеятельности.

Споры акразид как правило гладкие и не несут скульптурных утолщений. Но у видов, образующих древовидные сорокарпы, клетки веточек имеют по два **гилюма** - кольцевидных рубца, оставшихся от соприкосновения с соседними клетками цепочки.

У большинства акразид споры одноядерные, и прорастают одной гаплоидной миксамебой. Но у представителей рода *Pochenia*, ядро споры перед прорастанием может митотически разделиться, и тогда спора даст начало двум, как правило жгутиконосным клеткам.

ЭКОЛОГИЯ

Акразиды ведут типичный для слизевиков образ жизни. Они обитают в лесной подстилке, на влажной разлагающейся древесине, а также на почве и испражнениях животных. Вопрос распространения акразид по Земному шару недостаточно изучен.

СИСТЕМАТИКА

Первые представители акразид были открыты в конце XIX века голландским ученым ван Тигеймом (van Tieghem, 1880) и русским ученым Ценковским (1881). Длительное время акразиды вместе с диктиостелидами рассматривались как единый таксон - *клеточные слизевики* или *акразиомицеты*. Границы между двумя группами при этом были совершенно размыты. Более того, вплоть до настоящего времени, во многих учебных пособиях в качестве типичного представителя акразиевых рассматривается диктиостелида *Dyctiostelium*. Лишь электронно-микроскопические исследования 70-х годов показали самостоятельность обеих групп (Olive, 1970). При этом выяснилось, что акразиды обособлены не только от диктиостелид, но и вообще от миксобионтных слизевиков, и более родственны эвгленовым водорослям, трипаносомам и другим представителям царства *Euglenibiontes*.

При этом следует заметить, что морфологические отличия акразид от диктиостелид не столь очевидны, как ультраструктурные. Наиболее важными их особенностями является морфология миксаеб, отсутствие согласованного движения клеток и полный распад сорокарпов на споры.

На основании цитологических и морфологических данных, класс *Acrasiiodes* разделяют на два отряда - *Acrasiiformes* и *Guttulinopsiiformes*.

Отряд Акразиеформные - Acrasiiformes **Kusakin et Drozdov, 1997**

Плодовые тела - сорокарпы, древовидные или головчатые. Ножка состоит из клеток, и не имеет слизистого матрикса. Оболочки спор однослойные, состоят из полисахаридов, содержат целлюлозу.

Род *Acrasis* van Tieghem

Сорокарпы древовидные; споры с гилеумами.

Характерный представитель - *Acrasis rosea*, образует оранжевые ветвистые сорокарпы на разлагающихся растительных остатках. Космополит.

Род *Pochenia* (= *Guttulina*) Cienkovski

Спорокарпы головчатые, на очень коротком стебельке; споры без гилеумов.

Характерный представитель - *Pochenia rosea*, образует розоватые сферические сорокарпы на навозе и разлагающихся растительных остатках.

Отряд Гуттулинопсидовые - Guttulinopsiiformes **Kusakin et Drozdov, 1997** (от лат. *guttula* - капелька)

Плодовые тела - головчатые сорокарпы, образуются не у всех видов²⁰. Ножка сорокарпа состоит из слизистого матрикса, в который погружено небольшое число клеток. Оболочки спор двуслойные, состоят из полисахаридов, содержание целлюлозы не отмечено.

Род *Guttulinopsis* Olive

Спорокарпы головчатые, на стебельке, состоящем из слизистого матрикса.

Дополнение к классу *Acrasiiodes*

²⁰ - К отряду гуттулинопсидовых часто относят род *Rosculus*, принадлежность которого к акразиевым слизевикам сомнительна, т.к. этот амебоидный организм не образует плодовые тела, т.е. его характеристика не соответствует диагнозу класса.

**Отряд Копромиксиды - Copromyxiiformes stat. nov.
(=Copromyxaceae Zopf; Copromyxidae Olive et Stoianovich)**

Плодовые тела - сорусы, состоящие из округлых или овальных спор. Все споры одинаковы по морфологии, стебельки и другие вспомогательные структуры отсутствуют.

Копромиксиды традиционно рассматриваются как представители акразиевых слизевиков. Однако в последнее время выявлены их существенные ультраструктурные особенности, в частности - трубчатая форма митохондриальных крист. Это ставит под сомнение принадлежность копромиксит не только к акразидам, но и вообще к эвгленобионтам.

Род *Copromyxa* Zopf

Сорусы в виде цилиндрической кучки спор, сидящей на субстрате.

Включает единственный вид - *Copromyxa protea* Zopf. Развивается на конском навозе.