

Среда обитания
водных биологических ресурсов

УДК 593.1:591.524.1

Особенности эволюции водных простейших при переходе
к прикрепленному образу жизни (гидродинамический аспект)

И.В. Довгаль

ФГБУН Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (г. Севастополь); E-mail: dovgal-1954@mail.ru

В статье обсуждаются эволюционные изменения у простейших в процессе их перехода к прикрепленному образу жизни. Принято во внимание, что простейших вместе с другими мелкими организмами относят к входящему в состав перифитона подчиненному сообществу — микроперифитону. В статье микроперифитон определяется как группировка водных организмов на границе раздела «твёрдое тело — вода», которые ввиду мелких (до 1 миллиметра) размеров обитают в пределах гидродинамического пограничного слоя. Также отмечено, что микроперифитон — это стадия развития перифитонного сообщества, на которой все его компоненты находятся в пределах пограничного слоя. При этом гидродинамический пограничный слой, который образуется у поверхности обтекаемого субстрата, трактуется как адаптивная зона этих организмов. Обсуждается пространственная структура адаптивной зоны, основные факторы, которые воздействуют на обитающие в ней организмы. Представлена следующая последовательность этапов становления пространственной структуры микроперифитона: 1) формирование плёночного прокариотного сообщества; 2) формирование трёхмерного сообщества простейшими, имеющими прикрепительные органеллы; 3) заселение субстрата многоклеточными организмами, формирующими вторичные сообщества. Показано, что при переходе простейших к прикрепленному образу жизни наиболее заметным эволюционным изменениям подвергаются органеллы, обеспечивающие взаимодействие клетки с внешней средой — прикрепительные структуры, органеллы питания и покровные структуры. Также показано, что эволюция покровных структур, прикрепительных органелл и органелл питания у сидячих простейших шла по пути усиления функций уже имевшихся у их свободноподвижных предков структур за счёт полимеризации последних и смены функций.

Ключевые слова: простейшие, гидродинамический пограничный слой, адаптивная зона, эволюция, прикрепленный образ жизни.

ВВЕДЕНИЕ

Простейшие, ведущие прикрепленный образ жизни, являются обязательным компонентом одного из важнейших водных сообществ — перифитона (этот термин чаще используется в пресноводной гидробиологии [Протасов, 1994]), или биообрастания (данный термин

чаще применяется по отношению к морским сообществам [Раилкин, 1998]).

В данной статье под перифитоном понимается любое сообщество организмов на границе «твёрдый субстрат — вода», вне зависимости от типа субстрата. Соответственно, к данному типу сообществ относятся и обитатели поверх-

ности тела водных животных и вегетативных органов растений.

Необходимо также принять во внимание, что простейших вместе с другими мелкими организмами относят к входящему в состав перифитона подчинённому сообществу — микроперифитону.

Этот термин (или его аналог в морской гидробиологии — микрообрастание) встречается в литературе [Раилкин, 1998], но, как правило, такая группировка не имеет определённой размерной характеристики. Обычно, когда к термину, обозначающему сообщество прикреплённых организмов, добавляют приставку «микро-», в большей степени подразумевают методы исследования (микроскопия) или систематическое положение организмов (упоминаются бактерии, одноклеточные водоросли и простейшие), чем особенности экологии или размеры организмов.

Микроперифитоном называется также начальная стадия сукцессии на стерильном субстрате, когда бактерии, одноклеточные грибы, водоросли (главным образом, диатомовые) и простейшие первыми колонизируют погружённые в воду поверхности. Сообщества на этой стадии нередко называют также бактериально-водорослевыми плёнками.

Одним из ключевых факторов, воздействующих на организмы, обитающие на границе раздела «вода — твердое тело», является движение воды. При этом установлено, что организмы размером до 1 мм оказываются в пределах гидродинамического пограничного слоя [Довгаль, 2005; Silvester, Sleight, 1985; Fenchel, 1987; Dovgal, 1991; Dovgal, Kochin, 1997]. При этом влияние гидродинамических факторов на эти организмы может быть существенным даже в стоячих водоёмах, где скорость движения воды, связанного с температурной конвекцией, может быть сравнима со скоростью течения равнинных рек [Поддубный, 1986]. Тем более важны такие факторы для простейших, обитающих на субстратах, постоянно находящихся в условиях течения или на поверхности тела подвижных хозяев [Довгаль, 1987, 1990, 2001; Протасов, 1994; Довгаль, Кочин, 1995; Fenchel, 1987; Dovgal, 1993].

В связи с этим мы [Довгаль, 2005; Dovgal, 2005] определяем микроперифитон (микрооб-

растание) как группировку водных организмов на границе раздела «твёрдое тело — вода», которые вследствие мелких (до 1 миллиметра) размеров обитают в пределах гидродинамического пограничного слоя. Также микроперифитон — это стадия развития перифитонного сообщества, на которой все его компоненты находятся в пределах пограничного слоя.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гидродинамический пограничный слой как адаптивная зона прикреплённых простейших. Следует отметить, что в связи с малой размерностью достаточно сложно оценить условия существования данной экологической группы организмов. С помощью традиционных гидробиологических методов, как правило, можно оценивать только факторы, влияющие на перифитонное сообщество в целом. Что касается факторов, существенных для микроперифитона, то их анализ может выглядеть достаточно умозрительным.

Оказалось, что в этом случае достаточно удобно использовать теорию пограничного слоя [Шлихтинг, 1974] для построения концептуальной модели структуры пограничного слоя как местообитания простейших.

Необходимо отметить, что в гидродинамике нет единого подхода к определению границы пограничного слоя. В одних случаях принимается, что пограничный слой (δ) начинается там, где скорость течения на 1% (или 5%) меньше скорости потока окружающей жидкости:

$$\delta = \sqrt{\frac{\nu L}{U}}, \quad (1)$$

где U — скорость внешнего течения; L — длина субстрата; ν — коэффициент кинематической вязкости.

Другие авторы принимают, что граница пограничного слоя находится на расстоянии от обтекаемой поверхности, на которое отклоняются линии тока жидкости. Последнее называется толщиной вытеснения (δ_1):

$$\delta_1 = \int_0^{\delta} (1 - u_x/U) dy, \quad (2)$$

где u_x — скорость потока, параллельная субстрату; y — расстояние от поверхности субстрата [Шлихтинг, 1974].

Отдельно рассматривается диффузный пограничный слой:

$$d_0 \approx 0,6(D/n)^{1/3} D, \quad (3)$$

где d_0 — толщина диффузного пограничного слоя у поверхности обтекаемой пластины; D — коэффициент диффузии [Левич, 1959].

Однако эти слои представляют интерес как составляющие пространственной структуры местообитаний простейших и именно в таком смысле рассматриваются в наших работах [Довгаль, Кочин, 1995; Довгаль, 1998а; Довгаль, 2001; Dovgal, Kochin, 1997; Dovgal, 2001]. Поэтому в данном сообщении речь идёт о слоях, размерность которых совпадает с диффузным пограничным слоем, толщиной вытеснения и т.п., а не о величинах, принятых в гидродинамике [Довгаль, 2000, 2001].

К числу ведущих факторов среды в пределах пограничного слоя относятся гидродинамические нагрузки — напряжение сдвига, гидродинамический упор (также обозначаемый как интегральная сила) [Silvester, Sleight, 1985], а также турбулентность и нестационарность пограничного слоя [Довгаль, Кочин, 1995; Першин, 1988, Dovgal, Kochin, 1997; Dovgal, 2008].

Напряжение сдвига (τ) действует на прикрепленный объект с максимальной силой в области его контакта с субстратом:

$$\tau \approx \mu \sigma V_x / \sigma y, \quad (4)$$

где V_x — тангенциальная составляющая скорости; μ — коэффициент динамической вязкости.

Воздействие гидродинамического упора (R), наоборот, возрастает по мере удаления от субстрата:

$$R = \rho \int_0^l V_x dy, \quad (5)$$

где ρ — плотность жидкости; l — высота прикрепленного к субстрату тела [Довгаль, Кочин, 1995].

Британские авторы [Silvester, Sleight, 1985] используют другую зависимость, в которой учитывается диаметр прикрепленного тела:

$$R = 4\pi\mu \left(\frac{dU}{dy} \right) \int_0^l \frac{y dy}{2 - \ln Re}, \quad (6)$$

где y — высота над субстратом участка пер-

пендикулярного субстрату цилиндра с радиусом a и общей высотой l ; U — скорость потока; Re — число Рейнольдса.

В свою очередь, вертикальная структура включает в себя слои, непосредственно соприкасающийся с обтекаемой поверхностью и по величине равный толщине вытеснения. Здесь из нагрузок действует только напряжение сдвига, кроме того возможна только молекулярная диффузия. Далее, до «1%-й границы», скорость потока повышается. В данном случае к напряжению сдвига добавляется действие гидродинамического упора. Кроме того, в этом слое возможна конвекционная диффузия, что ощутимо сказывается на темпах транспорта питательных веществ.

В направлении от переднего к заднему концу обтекаемого объекта толщина пограничного слоя увеличивается, а величина напряжения сдвига уменьшается. Кроме того, если речь идёт не о модельном субстрате (пластине), а о природном объекте, то ближе к заднему его концу образуется отрыв пограничного слоя и появляются турбулентные вихри, что создаёт дополнительную нагрузку для обитателей поверхности. Так формируется горизонтальная структура местообитания.

Таким образом, на разных участках пограничного слоя условия обитания прикрепленных простейших неоднородны. Характерной особенностью этой зоны как местообитания для простейших является наличие определённой пространственной структуры, включающей несколько слоёв в направлении, перпендикулярном обтекаемой поверхности, и зон, расположенных вдоль субстрата.

Особенностью таких местообитаний является также нестационарность пограничного слоя. Скорость и направление потока воды у поверхности природных объектов постоянно меняются. Плавающие организмы на разных этапах плавательного цикла ускоряются, замедляются или равномерно движутся по инерции. Как оказалось [Довгаль, 2005; Довгаль, 1998а; Dovgal, 2008], нестационарность пограничного слоя является важнейшим по своему воздействию на организмы микроперифитона фактором.

Безусловно, помимо гидродинамических нагрузок, в пограничном слое существенны и традиционно рассматриваемые факторы — темпе-

ратура, концентрация кислорода, растворённого органического вещества и т.п. Но воздействие этих факторов в пограничном слое различно на разных его участках и связано с его пространственной структурой. Именно наличие определённой структуры пограничного слоя, основные черты которой сохраняются на субстратах разного типа, создаёт предпосылки для выработки прикреплёнными простейшими различных адаптаций к действующим на разных его участках факторам.

Следовательно, в пределах пограничного слоя создаётся специфический комплекс экологических условий, которые представляют собой потенциальные местообитания для определённой группы организмов, в данном случае прикреплённых простейших. Это вполне соответствует определению адаптивной зоны [Simpson, 1944].

Как правило, адаптивная зона обозначается в таксономических терминах, а сидячие протисты относятся к разным, неродственным группам. Однако у автора данного понятия Дж. Дж. Симпсона [Simpson, 1944] упоминаются и случаи, когда одну адаптивную зону осваивали организмы из систематически отдалённых групп. Соответственно, по нашему мнению [Dovgal, Kochin, 1997], понятие адаптивной зоны вполне применимо в отношении гидродинамического пограничного слоя.

Всё вышесказанное позволило сформулировать концепцию пограничного слоя жидкости как адаптивной зоны сидячих протистов [Довгаль, 2000; Dovgal, 1991; Dovgal, Kochin, 1997], основные положения которой в новой редакции приведены ниже:

1. Прикреплённые организмы размером менее 1 мм обитают в пределах гидродинамического пограничного слоя.

2. К числу ведущих факторов среды в пределах пограничного слоя относятся гидродинамические нагрузки — напряжение сдвига, гидродинамический упор, а также турбулентность. Важнейшим фактором является нестационарность пограничного слоя.

3. Помимо гидродинамических нагрузок, в пограничном слое существенны и традиционно рассматриваемые факторы — температура, концентрация кислорода, растворённого органического вещества и т.п. Но воздействие по-

следних факторов в пограничном слое различно на разных его участках и связано с его пространственной структурой.

4. Данная адаптивная зона имеет вертикальную и горизонтальную структуру, основные характеристики которой определяются общими особенностями распределения гидродинамических нагрузок в пределах пограничного слоя и не зависят от характера субстрата.

5. Наличие определённой структуры пограничного слоя создаёт предпосылки для выработки прикреплёнными организмами адаптаций к действующим на разных его участках факторам.

Эволюционные изменения пространственной структуры сообществ обрастания.

Сообщества обрастания являются обычными (и одними из наиболее продуктивных [Раилкин, 1998]) компонентами водных экосистем. Процессы формирования подобных сообществ достаточно хорошо изучены и включают в себя ряд обязательных этапов [Серавин и др., 1985], не зависящих от типа водоёма, характера субстрата и других факторов.

Заселение стерильных экспериментальных субстратов в водоёмах всегда начинается с формирования бактериально-слизистой плёнки, затем поселяются диатомовые, жгутиконосцы, солнечники, инфузории. Только после этого начинает образовываться сообщество макрообрастателей [Серавин и др., 1985; Довгаль, 19986]. Известен ряд свидетельств в пользу того, что поселение макрообрастателей без предшествующего образования бактериальной плёнки невозможно [Журавлёва, Иванова, 1975; Wisley et al., 1958]. По нашему мнению, макрообрастатели не способны прикрепляться к поверхности стерильного субстрата в силу отсутствия у них приспособлений для прикрепления к такой поверхности. Это может быть связано с тем, что к моменту перехода их предков к сидячему образу жизни пригодные поверхности уже были заняты прокариотными сообществами [Довгаль, 19986].

Достаточно распространёнными и, вероятно, оправданными являются представления о том, что сообщества как таковые не эволюционируют. Зачастую термин «эволюция» употребляется при описании по сути сукцессионных изменений в экосистемах. Но процесс за-

селения субстрата можно рассматривать не только как сукцессию, но и как изменение пространственной структуры сообщества [Довгаль, 19986]. Структурное усложнение может отождествляться с морфологическим прогрессом [Красилов, 1995]. Соответственно, и процесс формирования подобных сообществ в историческом аспекте можно рассматривать как эволюцию их пространственной структуры, которая, в свою очередь, является важнейшим фактором эволюции организмов [Шварц, 1980].

Определять ход этого процесса должны факторы, одинаково действующие как в современных условиях, так и в момент возникновения сообществ. По нашему мнению [Довгаль, 19986], в отношении сообществ обрастания это должны быть физические, а точнее, и вероятнее всего, гидродинамические факторы.

В процессе смены организмов, оседающих на стерильные субстраты, нетрудно проследить последовательное поселение форм, всё более поднятых над субстратом. При этом, соответственно, меняется относительная роль разных гидродинамических нагрузок. Сходная смена факторов, вероятно, имела место и в процессе эволюции сообществ обрастания, определяя изменения в их пространственной структуре. Соответственно, нам представляется возможной следующая гипотетическая последовательность этапов её становления [Довгаль, 19986]:

1. Формирование плёночного прокариотного сообщества. По-видимому, уже некоторые из первых прокариот перешли к прикрепленному образу жизни, не требовавшему адаптации к парению в толще воды. Мелкие прокариотные клетки при этом оказывались в пределах диффузного пограничного слоя (формула 3), где они получали питательные вещества только за счёт молекулярной диффузии. Несмотря на это существовали определённые преимущества в обеспечении пищей. Связано это с тем, что за пределами толщины вытеснения имеет место конвекционная диффузия, скорость которой во много раз выше молекулярной. За счёт этого значительно увеличивается принос веществ к поверхности и, благодаря увеличению градиента концентраций, несколько повышается и скорость молекулярной диффузии.

Основной гидродинамический фактор в этот период — напряжение сдвига (формула 4).

Адаптированные к разной его величине виды — компоненты сообществ обрастания — могли распределяться по разным участкам субстрата, формируя таким образом горизонтальную (двухмерную) структуру. Ввиду отсутствия у прокариот приспособлений для поднятия тела над субстратом, вертикальная структура могла формироваться только за счёт оседания новых поселенцев поверх старых (погибших). Примером такого сообщества, возможно, являются бактериально-водорослевые маты (строматолиты). Позже его компонентами могли становиться бесстебельчатые простейшие.

2. Формирование трёхмерного сообщества. Адаптацией к напряжению сдвига являлось формирование (секреция) прикрепительных органелл (стебельков). При этом не только повышалась прочность прикрепления к субстрату, но организмы (стебельчатые простейшие) получали возможность подняться над субстратом. При этом на них начинал действовать гидродинамический упор (формула 5). Выработав соответствующие механизмы адаптации уже к этому фактору, одни виды поселялись так, что их клетка оставалась в пределах толщины вытеснения; другие, с более эффективными системами защиты от этой нагрузки, выходили за пределы толщины вытеснения и оказывались в более комфортных условиях массообмена. Таким образом формировалась трёхмерная пространственная структура сообществ.

3. Формирование сообщества макрообратателей. С появлением прикрепленных колониальных, а затем многоклеточных водорослей и сидячих многоклеточных животных формировались сообщества макрообратателей. При этом их пространственная структура была существенно сложнее за счёт более крупных размеров организмов, на которых образовывались вторичные сообщества из более мелких сидячих простейших и многоклеточных. На этом этапе характер обтекания субстратов значительно усложнился и гидродинамические факторы начали играть уже только косвенную роль в развитии сообществ.

Таким образом, в процессе освоения пограничного слоя как адаптивной зоны прикрепленные микроскопические организмы вторично меняли её структуру, тем самым увеличивая

число потенциальных местообитаний для представителей этой экологической группы.

Эволюционные изменения морфологии сидячих простейших. Факторы, связанные с движением воды, относят к важнейшим свойствам биотопов водоёмов, от которых во многом зависит формирование особенностей экоморф [Алеев, 1986].

Прикреплённые простейшие, особенно инфузории, пожалуй, наиболее часто упоминаются в литературе в качестве примера адаптации при изменении образа жизни [Догель, 1951; Догель и др., 1962; Бурковский, 1984; Довгаль, Кочин, 1995; Fenchel, 1987; Dovgal, Kochin, 1997].

Сидячий образ жизни даёт простейшим определённые преимущества, в основном за счёт того, что в условиях повышенного массообмена на обтекаемой водой поверхности улучшается обеспеченность организмов-обрастателей пищей [Довгаль, Кочин, 1995; Fenchel, 1987]. Это делает такие местообитания областью повышенной трофической и топической конкуренции [Довгаль, 1998а], что приводит к интенсивному формообразованию у организмов, которые в них поселяются. Этим обусловлено значительное число прикреплённых форм среди различных групп простейших.

Прикреплённые виды известны среди солёничников, фораминифер и радиолярий (акантарий), сидячими являются большинство видов хоанофлагеллат, бекозоецид и хризомонад. Достаточно характерен переход к прикрепленному образу жизни для низших водорослей различных морфологических типов [Масюк, 1993]. Весьма распространён сидячий образ жизни среди представителей типа Ciliophora, где несколько таксонов высокого ранга (*Perritrichia*, *Chonotrichia*, *Suctorea*, *Pilisuctorida*) включают в себя сотни прикреплённых видов [Довгаль, 1998а, 2000, 2001].

В литературе характерный облик сидячих простейших чаще всего представляется в виде стебельчатого зооида. На самом деле существуют по крайней мере две жизненные формы прикреплённых протистов. Действительно, наиболее распространённая из них — это стебельчатые организмы, прикреплённые к субстрату расширенной подошвой (базальным диском).

Органеллы питания (или вся клетка) подняты над субстратом при помощи стебелька (или выроста базальной части клетки), апикальная часть которого расширяется, часто образуя раковину.

Вторая форма представлена бесстебельчатыми организмами, распластанными по субстрату, их клетки иногда разветвлены. В пределах первой из упомянутых жизненных форм наиболее разнообразны прикрепительные органеллы.

Одноклеточные водоросли прикрепляются к субстрату с помощью ножки, представляющей собой вырост домика, посредством двух нитевидных выростов, охватывающих субстрат, или непосредственно нижней поверхностью клетки (у амебодных водорослей). Водоросли других морфотипов (гемимонадные (пальмеллоидные), коккоидные и т.п.) прикрепляются к субстрату с помощью слизистых подушечек, стебельков или подошв, представляющих собой выросты клеточной оболочки. При этом у прикреплённых водорослей различной структурной организации наблюдаются конвергенции или параллелизмы, что свидетельствует о параллелизме эволюционных процессов [Масюк, 1993].

Однако наиболее разнообразны прикрепительные органеллы у инфузорий. Среди последних можно проследить переход от временного прикрепления за счёт тигмотаксиса к облигатному прикреплению за счёт специальной секреции и с помощью прикрепительных органелл различного типа — стебельков, физионов, прикрепительных колец, присосок, выростов клетки и т.п. [Форе-Фреме, 1969, Довгаль, 1998а]

У сидячих инфузорий представлена и вторая из упомянутых жизненных форм — среди перитрих, сукторий, фоликулин встречаются формы с распластанным по субстрату телом.

Таким образом, у простейших можно наблюдать большое число конвергенций, особенно в морфологии прикрепительных органелл.

В случае с прикрепительными органеллами достаточно очевидно, что в процессе перехода к облигатному прикреплению разные таксоны простейших сталкивались со сходным комплексом абиотических факторов. При этом эволюция прикрепительных органелл вполне может

рассматриваться как процесс адаптации к конкретным гидродинамическим факторам. Образованные в результате структуры могут быть объединены в группы по отношению к основным нагрузкам на объекты, которые находятся в пограничном слое [Довгаль, 1998 а]. Это позволяет выделить основные направления в эволюции прикрепительных систем у простейших.

По всей видимости, к облигатному прикреплению переходили подвижные, факультативно прикрепляющиеся формы.

Оседающие на субстрат простейшие первоначально подвергались воздействию напряжения сдвига (формула 4). Эволюция прикрепления в этих условиях проходила, очевидно, в направлении формирования и развития различных секреторных органелл, например, скопулы или скопулоида у инфузорий.

Помимо секреции клейких веществ, для противодействия напряжению сдвига необходимо увеличение площади контакта с субстратом. Вероятно, селективное преимущество при этом получали формы с расширенным основанием клетки или с базальными её выростами. Другая группа простейших (суктории-гелиофрииды и трихофрииды, перитрихи-лагенофрииды и т.п.) пошла по пути формирования распластанного по субстрату тела. Таким образом, формирование прикрепительных органелл первоначально шло по пути усиления функции противодействия напряжению сдвига.

Помимо гидродинамического пограничного слоя для прикрепленных организмов существенно наличие диффузного пограничного слоя (формула 3). Как указано выше, в его пределах возможна только молекулярная диффузия. В связи с этим выход за границу диффузного пограничного слоя в область конвекционной диффузии давал существенное преимущество в обеспеченности пищей [Довгаль, 1998а, 2000, 2001; Dovgal, 2001]. В связи с этим, вероятно, эволюция прикрепления пошла по пути поднятия тела простейших над субстратом, т.е. формирования стебелька, и к функции прикрепления добавилась функция подъёма зооида над субстратом. Соответственно, стебельчатые простейшие начали подвергаться воздействию ещё одной нагрузки — гидродинамического упора.

Значение гидродинамического упора возрастает вместе с подъёмом тела над субстратом

[Dovgal, Kochin, 1997] и с увеличением диаметра тела [Silvester, Sleight, 1985] (формулы 5–6). Последнее особенно важно для сидячих простейших, для которых, вероятно, характерна тенденция к прогрессивному увеличению размеров тела.

Например, среди сукторий представители наиболее примитивных подофриин имеют размеры клетки до 50 мкм, ацинетид — до 150, эфелотид, стебельчатых дискофриин и трихофриин — до 300 [Довгаль, 2013]. Воздействие гидродинамического упора должно резко возрастать в зоне соединения стебелька и тела. При этом существенным фактором, как уже упоминалось, является нестационарность пограничного слоя: нагрузка не только возрастает в зоне резкого увеличения диаметра, но и периодически меняет свои значения от минимальных до пиковых.

В связи с вышесказанным понятно, что практически все механизмы адаптации к комплексному воздействию данных факторов обеспечивают прочность подобного соединения. Об этом свидетельствует, например, значительное разнообразие строения опорных пластинок, физонов, папилл, эндостилей и других структур сидячих инфузорий, формирующихся за счёт апикального роста или расширения стебелька.

Из сходных расширений, вероятно, сформировались раковины прикрепленных простейших [Довгаль, 1991, 1998а]. По нашему мнению, особи с более развитым апикальным расширением стебелька получали селективное преимущество за счёт снижения вероятности отрыва зооида от стебелька, что привело к образованию полураковины. При достаточном развитии полураковины она стала выполнять и функцию защиты от хищных простейших, т.е. произошла смена направления отбора. Соответственно, первичной функцией раковины у сидячих простейших может считаться обеспечение механической прочности соединения тела и стебелька. Функция защиты от хищников, вероятно, была побочной, затем произошла смена функций [Довгаль, 1998а].

У некоторых перитрих с апикальными расширениями стебелька эволюция этой органеллы, вероятно, шла не за счёт аллометрии стебелька, а за счёт аллометрии базальной части зооида с проникновением её в стебелёк, что

также повышало прочность соединения. При этом вместе с базальной частью клетки внутри стебелька оказались структуры, обеспечивающие сокращение зооида (филаменты и цистерны эндоплазматической сети), и такие стебельки также приобрели способность к сокращению. Таким образом, по нашему мнению, сформировалась спазмонема, дальнейшая эволюция которой шла в направлении усиления функции сокращения за счёт увеличения относительной длины спазмонемы; от наклона стебелька к способности его свертывания в спираль [Довгаль, 1998 а]. Эта тенденция, на наш взгляд, отражена в разном развитии спазмонемы у видов рода *Intranstylum* spp., максимальное развитие спазмонемы характерно для вортицеллин.

Последующие эволюционные изменения протистов часто были связаны уже с этими, новыми условиями обитания, в частности с прикреплением к другим организмам. Особенно важным был этап поселения на поверхности тела подвижных хозяев, где простейшие подвергались воздействию сложного комплекса гидродинамических факторов (напряжения сдвига, интегральной силы, турбулентности и нестационарности пограничного слоя одновременно). С этим связано появление у инфузорий, поселявшихся на поверхности тела водных животных или на иных субстратах со сложной конфигурацией, дополнительных структур, например выростов тела. Из таких выростов формировались органеллы, позволяющие прикрепляться к эпителию подвижных хозяев-рыб, а в ряде случаев появились специальные органеллы нового типа — прикрепительные кольца (*cinctum*) перитрих и сукторий [Довгаль, 1998а].

Таким образом, основные этапы, которые проходили представители разных таксонов простейших при формировании прикрепительных органелл, были сходными: 1) факультативное прикрепление (тигмотаксис); 2) секреция клейких веществ; 3) увеличение площади прикрепления; 4) подъём над субстратом — образование прикрепительных органелл (ножек и стебельков); 5) образование структур, защищающих зону соединения стебелька и тела простейшего.

На последнем этапе характерной является смена функций формирующихся структур и,

соответственно, последующего направления их эволюции, как это произошло в процессе формирования раковин и спазмонем. При освоении новых локусов на поверхности тела водных животных из уже имеющихся прикрепительных органелл (или из дополнительных выростов тела) формировались новые структуры. Это часто сопровождалось редукцией структур, выполнявших функцию прикрепления, например, инфузории-апиозомы и эллобиофрииды утратили стебельки, а фиксаторная функция перешла к выростам тела [Довгаль, 1998 а], в соответствии с принципом субституции органов.

Как уже отмечалось выше, ещё одной тенденцией при поселении в пограничном слое является формирование распластанного тела, что увеличивает площадь его контакта с субстратом. При этом усиление функции противодействия напряжению сдвига обеспечивается не только уплощением тела, но и увеличением его размеров, причём более существенным, чем у стебельчатых форм. Диаметр тела некоторых сукторий при этом может достигать 2000 мкм [Довгаль, 2013] или даже 5000 мкм [Batisse, 1994]. Соответственно, часто имеет место и разветвление тела. С уплощением тела и увеличением размера связано и приобретение способности к отклонению стебельчатых простейших (например, сукторий) при изменениях гидродинамических нагрузок.

Ещё одной важной группой адаптаций к сидячему образу жизни является формирование специализированных органелл питания, что можно проследить на примере щупальцевого аппарата инфузорий-сукторий.

По-видимому, в целом эволюция органелл питания у сидячих простейших шла по пути усиления функций уже имевшихся у их свободноподвижных предков структур за счёт полимеризации последних (щупальца сукторий, аксоподии солнечников, мембранеллы перистома кругоресничных инфузорий) и смены функций, но у организмов с разными типами питания (автотрофов и гетеротрофов) эти процессы проходили по-разному.

Ещё одна тенденция, связанная с прикрепленным образом жизни, — усиление опорной и защитной функции покровов клетки. В частности, у инфузорий (хонотрих и сукторий) усиление функции кортекса за счёт утолщения

эпиплазмы привело к образованию кутикулы, часто снабжённой различными шипами и другими образованиями [Довгаль, 1991; 1998а]. С переходом к неподвижности и прикреплению связывают и появление клеточной оболочки у водорослей, что, в свою очередь, считается одной из предпосылок возникновения многоклеточности у растений [Масюк, 1993].

Обращает на себя внимание значительное конвергентное сходство адаптации простейших и многоклеточных к прикрепленному образу жизни. И у тех и у других формируются сходные жизненные формы (у многоклеточных также имеются древовидные, поднятые над субстратом и распластанные по субстрату формы). Для макрообрастателей также характерно наличие расселительных стадий, часто формирующихся путём бесполого размножения (почкования) [Иванова-Казас, 1977]. Адаптации гидроидов и водорослей к волнению в прибойной зоне [Koehl, 1984] весьма сходны с адаптациями сидячих простейших к турбулентным вихрям [Dovgal, Kochin, 1997]. Отмечено сходство в наличии радиальной симметрии у малоподвижных (или сидячих) многоклеточных хищников (кишечнополостных) и простейших-солнечников [Микрюков, 1998]. Вероятно, это связано с тем, что и в пограничном слое, и в сообществе макрообрастателей имеет место градиент абиотических факторов, и направление этого градиента одинаково (перпендикулярно поверхности субстрата). Соответственно, имеется определённое сходство и в пространственной структуре сообществ микро- и макрообрастаний. Однако сами факторы разные и специфика факторов, действующих в пограничном слое, обуславливает специфику данной адаптивной зоны.

Считается, что для макрообрастателей, или организмов макробентоса, обычны случаи катаморфозов [Шмальгаузен, 1969], связанные с переходом к сидячему образу жизни. Некоторые авторы утверждают, что все сидячие организмы достигают биологического процветания только путём регрессивных изменений [Кауфман, 2000]. Но, в отличие от многоклеточных организмов, эволюция сидячих простейших, несомненно, имела прогрессивный характер.

При переходе к прикреплению у протистов сформировался ряд новых структур. Появление

специализированных органелл питания, переход к почкованию и анизогамии и формирование постоянных прикрепительных органелл могут быть охарактеризованы как алломорфозы, благодаря которым образовались крупные таксоны сидячих простейших — жгутиконосцев, солнечников и инфузорий, освоивших разнообразные местообитания в пределах адаптивной зоны. Следовательно, в этих случаях речь может идти как о морфофизиологическом, так и о биологическом прогрессе [Dovgal, 2001].

Формирование различных типов прикрепительных органелл, органелл питания, покровных структур, связанных с последующим развитием перечисленных выше алломорфозов путём их дальнейшей специализации, имело характер теломорфозов. Случаи редукции органелл связаны со специализацией и, соответственно, субституцией органелл.

Как отмечал В.А. Догель [1951], прогрессивная эволюция простейших выражается в основном в полимеризации гомологичных органелл, связанной с прогрессивным увеличением размеров тела. Избежать при этом снижения эффективности функционирования органелл или систем органелл клетки можно двумя способами: путём увеличения размеров органеллы и за счёт увеличения числа органелл [Шульман, 1984]. Второй путь (полимеризация) реализуется у простейших значительно чаще.

Как видно из вышесказанного, переход к сидячему образу жизни у простейших связан с увеличением размеров тела и усилением функций органелл питания за счёт полимеризации, что, в свою очередь, создаёт условия для разделения функций.

Переход к прикреплению у многоклеточных организмов часто связан с утратой ими локомоторных органов и редукцией органов чувств (и нервной системы). С этим связана общая деинтеграция организма и, следовательно, регрессивные изменения [Шульман, 1984]. Но у многих простейших локомоторные органеллы полифункциональны, они часто обеспечивают и движение организма, и его питание (жгутики флагеллат, реснички инфузорий). При переходе к сидячему образу жизни у этих организмов происходила смена функций, при этом локомоторные структуры теряли свою основную функцию и обеспечивали только функцию питания,

усиление которой происходило за счёт полимеризации либо самих органелл, либо вспомогательных структур (тентакул воротничков и т.п.). Редукция структур, связанных с движением, имела место только у сукторий, у которых органеллы питания сформировались путём субституции органелл, а также у автотрофных организмов. Соответственно, у простейших большинство органелл не было утрачено при переходе к неподвижному образу жизни, а разнообразие условий в пограничном слое приводило к необходимости развития дополнительных структур (в особенности прикрепительных органелл), стадий жизненного цикла и т.п. [Довгаль, 2000]

Формирование прикрепительных органелл у простейших также проходило за счёт усиления функций, но в большинстве случаев не путём полимеризации, а за счёт увеличения размеров органеллы.

Результатом всех этих процессов был общий морфофизиологический прогресс сидячих протистов. Только для автотрофных протистов утрата подвижности и переход к прикреплению привели к редукции ряда клеточных органелл. Однако в последнем случае за счёт субституции органелл сформировался ряд новых структур (прикрепительные органеллы, тонопласт, клеточная оболочка), что в значительной мере послужило основой для последующей морфологической эволюции растительных организмов. В связи с этим возникновение подобных типов морфологической структуры рассматривается рядом авторов в качестве ароморфозов [Масюк, 1993].

Приведённые выше примеры изменений морфологии простейших при их переходе к прикреплённому образу жизни свидетельствуют о том, что наиболее заметным эволюционным изменениям подвергаются органеллы, обеспечивающие взаимодействие клетки с внешней средой, — прикрепительные структуры, органеллы питания и покровные структуры, которые могут рассматриваться как универсальные функциональные блоки [Уголев, 1994]. Органеллы, обеспечивающие функционирование клетки, либо не меняются, либо изменяются за счёт корреляций с первой группой органелл [Довгаль, 2000]. Эти группы органелл аналогичны группам экто- и эндосома-

тических органов многоклеточных, выделенным Северцовым [1939].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Одноклеточные эукариотные организмы (простейшие) входят в состав микроперифитона, который может быть определен как группировка водных организмов на границе раздела «твёрдое тело — вода», которые вследствие мелких (до 1 миллиметра) размеров, обитают в пределах гидродинамического пограничного слоя. Также микроперифитон — это стадия развития перифитонного сообщества, на которой все его компоненты находятся в пределах пограничного слоя.

2. В пределах пограничного слоя создаётся специфический комплекс экологических условий, которые представляют собой потенциальные местообитания для прикреплённых простейших. Соответственно, гидродинамический пограничный слой может рассматриваться в качестве адаптивной зоны сидячих простейших.

3. В процессе освоения пограничного слоя как адаптивной зоны прикреплённые организмы вторично меняли её структуру, тем самым увеличивая число потенциальных местообитаний для своей экологической группы.

4. При переходе простейших к прикреплённому образу жизни наиболее заметным эволюционным изменениям подвергаются органеллы, обеспечивающие взаимодействие клетки с внешней средой, — прикрепительные структуры, органеллы питания и покровные структуры. Органеллы, обеспечивающие функционирование клетки, либо не меняются, либо изменяются за счёт корреляций с первой группой органелл.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю.Г. 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Бурковский И.В. 1984. Экология свободноживущих инфузорий. М: Изд-во МГУ. 208 с.
- Довгаль И.В. 1987. Влияние течения на заселение сукториями (Ciliophora, Suctoria) экспериментальных субстратов // Современные проблемы протозоологии. Л.: Наука. С. 63–64.
- Довгаль И.В. 1990. Влияние проточности на колонизацию щупальцевыми инфузориями (Ciliophora, Suctoria) стекол обрастания // Гидробиол. журн. Т. 26. № 2. С. 37–41.
- Довгаль И.В. 1991. Проблема происхождения раковины у сидячих инфузорий в связи с представлениями

- А.А. Любичева о преадаптациях // Теоретические проблемы эволюции и экологии. Тольятти: ИЭВВ АН СССР. С. 71–75.
- Довгаль И.В., Кочин В.А. 1995. Адаптации прикрепленных простейших к факторам, связанным с проточностью // Вестник зоологии. Т. 29. № 4. С. 19–24.
- Довгаль И.В. 1998а. Происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий (Ciliophora) // Вестник зоологии. Т. 32, № 1–2. С. 18–29.
- Довгаль И.В. 1998б. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палеонтологический журнал. № 6. С. 12–15.
- Довгаль И.В. 2000. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни // Журнал общей биологии. Т. 61. № 3. С. 290–304.
- Довгаль И.В. 2001. Простейшие — обитатели пограничного слоя // Природа. № 9. С. 73–78.
- Довгаль И.В. 2005. Микропространственная структура сообществ перифитонных простейших и её связь с гидродинамическими факторами // Вестн. ТюмГУ. № 5. С. 12–23.
- Довгаль И.В. 2013. Фауна Украины: В 40 т. Т. 36. Инфузории — Ciliophora. Вып. 1. Класс Суктории — Suctorea. Киев: Наукова думка. 267 с.
- Догель В.А. 1951. Общая протистология. М.: Советская наука. 603 с.
- Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. 1962. Общая протозоология. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 592 с.
- Журавлева Н.Г., Иванова Л.В. 1975. О поведении бarenцевоморских губок в условиях морской аквариальной // Поведение водных беспозвоночных. Ярославль: Наука. С. 21–24.
- Иванова-Казас О.М. 1977. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 240 с.
- Кауфман Э.С. 2000. Седентарный образ жизни. Препринт. Петрозаводск: Институт водных проблем Севера КНЦ РАН. 42 с.
- Красилов В.А. 1995. Общая модель эволюции экосистем // Эволюция экосистем. М.: ПИН РАН. С. 66–67.
- Левич В.Г. 1959. Физико-химическая гидродинамика. М.: Гос. изд-во физико-химической литературы. 699 с.
- Масюк Н.П. 1993. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев: Наукова думка. 230 с.
- Микрюков К.А. 1998. К биологии солнечных форм: феномен образования лучистых форм у бентосных саркодовых // Зоологический журнал. Т. 77. Вып. 2. С. 147–157.
- Першин С.В. 1988. Основы гидробионики. Л.: Судостроение. 264 с.
- Поддубный С.А. 1986. О вихревом характере отрицательной температурной аномалии в оз. Плесеево // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень. № 71. С. 67–70.
- Протасов А.А. 1994. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка. 307 с.
- Раилкин А.И. 1998. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб: Изд-во С.-Петербург. унта. 272 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Серавин Л.Н., Миничев Ю.С., Раилкин А.И. 1985. Изучение обрастания и биоповреждения морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море. Л.: ЗИН АН СССР. С. 5–28.
- Уолев А.М. 1994. Концепция универсальных функциональных блоков. Эволюционные аспекты // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 90. Вып. 1. С. 97–107.
- Форе-Фремье Э. 1969. Органоиды и аппараты прикрепления у Ciliata // Успехи протозоологии. Л.: Наука. С. 14–15.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шлихтинг Г. 1974. Теория пограничного слоя. М.: Наука. 712 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 496 с.
- Шульман С.С. 1984. Паразитизм у одноклеточных организмов // Паразито-хозяйинные отношения. Происхождение и эволюция паразитизма. Л.: Наука. С. 4–18.
- Batiste A. 1994. Sous-classe des Suctoria Claparede et Lachmann, 1858 // Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Tome II. Infusoires cilies. Fascicule 2. Systematique. Paris, Milan, Barcelone: Masson. P. 493–563.
- Dovgal I.V. 1991. Boundary layer as sedentary infusoria adaptive zone // Current Problems in Protozoan Ecology. Tihany. P. 15.
- Dovgal I.V. 1993. Boundary layer examination as an approach to sitting infusoria ecology study // IX International Congress of Protozoology. Berlin. P. 32.
- Dovgal I.V., Kochin V.A. 1997. Fluid boundary layer as an adaptive zone for sessile protists // Журнал общей биологии. Т. 58. № 2. С. 67–74.
- Dovgal I.V. 2001. Some regularities in sessile protists evolution // Study and protection of the animal world on the end of the century. Baku: Elm. P. 111–115.
- Dovgal I.V. 2005. The new concept of micro-periphyton: in view of the organism dimensions // Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century. St. Petersburg: Zoological Institute St. Petersburg. P. 18.
- Dovgal I.V. 2008. Micro-spatial structure of periphytonic communities: determinal factors // Natura Montenegrina. N 7. P. 117–123.
- Fenchel T. 1987. Ecology of Protozoa. The biology of free-living phagotrophic protists. Berlin, etc: Science Tech. Publishers. 197 p.
- Koehl M.A. 1984. How do benthic organisms withstand moving water? // Amer. Zool. V. 24. N 1. P. 57–70.

- Silvester N.R., Sleight M.A.* 1985 The forces influencing on microorganisms at surfaces in flowing water // *Freshwater Biol.* V. 15. N 4. P. 433–448.
- Simpson G.C.* 1944. Tempo and mode in evolution. NY: Columbia Univ. Press. 237 p.
- Wisley B.* 1958. The setting and some experimental reactions of bryozoan larvae, *Watersipora cucullata* (Buck) // *Austr. J. Mar. Freshwater Res.* V. 1. N 3. P. 362–371.

Поступила в редакцию 27.04.2015 г.

Принята после рецензии 14.07.2015 г.

The Peculiarities of Aquatic Protists Evolution under Transition to the Sessile Mode of Life (Hydrodynamic Aspects)

I.V. Dougal

Institute of Marine Biological Research (Sevastopol, Russia)

The evolutionary changes in the protists under their transition to sedentary mode of life is discussed in the article. It is appreciated that the protists along with other microscopical organisms are incorporated in a subordinate periphyton community named micro-periphyton. Micro-periphyton is defined in the article as a community of aquatic organisms at the interface boundary “solid body — water”, which living in hydrodynamic boundary layer limits on account of minor (up to one millimetre) dimensions. In addition, micro-periphyton is the step of biofouling community development for which all components of them are placed in the boundary layer limits. In peculiar the hydrodynamic boundary layer, that forming near the surface streamlined by water treated as a protists adaptive zone. Thus, the spatial structure of the adaptive zone and the main factors that affect the organisms have been discussed. The following stages for this structure formation were proposed: 1) formation of a film (two-dimensional) community; 2) formation of the community of protists possessing adhesive organelles (three-dimensional community); and 3) colonization by multicellular organisms forming secondary communities. It is shown that the protist organelles providing interactions of the cells with the environment (adhesive organelles, food organelles and cover structures) demonstrated the most notable evolutionary changes under transition to the attached mode of life. It is also shown that the evolution of cover structures, adhesive and feeding organelles is characterized by growing intensity of their function with the subsequent division of their function and change of function.

Key words: Protists, hydrodynamic boundary layer, adaptive zone, evolution, sessile mode of life.