

УДК 593.176

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЩУПАЛЬЦЕВЫХ ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA, SUCTOREA)

И. В. Довгаль

*Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина
E-mail: dovgal@dovgal.kiev.ua*

Получено 16 июля 2002

Проблема происхождения щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctorea). Довгаль И. В. — В статье обсуждаются основные гипотезы происхождения щупальцевых инфузорий. При этом основное внимание уделяется наиболее характерной органелле этих цилиат — щупальцу. На основании сравнительного анализа ультраструктуры и особенностей функционирования органелл питания сукторий и ринходид сделан вывод, что наиболее распространенная в настоящее время гипотеза о родстве этих двух групп цилиат слабообоснована. Предполагаемое сходство в структуре щупалец ринходид и щупальцевых инфузорий на самом деле является лишь внешним. Гомологи или аналоги щупальца сукторий не обнаружены и среди щупальцеподобных органелл других инфузорий. В то же время сходные с характерным для сукторий способы питания независимо сформировались у представителей различных групп жгутиконосцев. Сделан вывод, что возможные гомологи щупалец сукторий следует искать у инфузорий, питающихся подобно хищным жгутиконосцам. В качестве вероятных предков Suctorea рассматриваются подвижные, хищные цилиаты, имевшие способ питания, сходный с дидинидами.

Ключевые слова: суктории, происхождение, щупальце, питание.

The Problem of the Suctorians (Ciliophora, Suctorea) Origin. Dovgal I. V. — The basic hypotheses of suctorians origin are discussed in the article. The emphasis is on the tentacle as the most typical suctorian organelle. Based on the comparative analysis both ultrastructure and function of feeding organelles in suctorian and rhynchodid ciliates was concluded that the recent hypothesis about the affinity between mentioned ciliate groups is little justified. The conjectured resemblance of suctorian and rhynchodid tentacles structure actually is in appearance only. The homologues or analogues of suctorian tentacle was not found among tentacle-like organelles of other taxa of infusoria. In turn the modes of feeding that are closely resemble that in Suctorea were formed independently in the different flagellate groups. It may be inferred that the possible homologues of suctorian tentacles should be searched among ciliates with mode of feeding that similar to mentioned carnivorous flagellates. The free-swimming predatory ciliates with mode of feeding that similar to didiniid ciliates are discussed as possible ancestors of suctorians.

Key words: suctorians, origin, tentacle, feeding.

Введение

Щупальцевые инфузории (класс Suctorea Claparede et Lachmann, 1859) — группа, насчитывающая более 500 видов (Dovgal, 2002), проблема происхождения которой до настоящего времени не имеет удовлетворительного решения. Наиболее характерной чертой сукторий всегда считали питание с помощью щупалец своеобразного строения. Соответственно вопрос о происхождении группы обычно сводился к происхождению именно этих органелл.

Многие из первых исследователей сближали щупальцевых инфузорий с солнечниками. По мнению одних протозоологов, в частности Р. Санд (Sand, 1899), щупальца сукторий гомологичны актиноподиям солнечников. Другие авторы, напротив, считали, что щупальца — это вновь образованные органеллы, свойственные только сосущим инфузориям (Canella, 1957; Dovgal, 2002). Высказывалось также мнение (Hickson, 1903), что щупальца сукторий гомологичны ресничкам инфузорий, из которых они сформировались путем «прогрессивной дифференциации».

По мнению О. Бючли (Butschli, 1889), щупальца сукторий являются производными рта инфузорий, т. е. сначала изо рта в результате особой трансформации цитостома через адаптацию к питанию путем высасывания добычи сформировалось единственное щупальце, затем произошла полимеризация «ротовых отверстий». Канал щупальца, таким образом, соответствует сузившемуся каналу глотки.

Б. Коллен (Collin, 1912) дополнил гипотезу О. Бючли, предположив, что причиной формирования щупалец была необходимость поедания добычи, сравнимой по размеру с размерами хищника.

В своей работе Б. Коллен сделал оговорку, что могут также рассматриваться гипотезы происхождения щупальца сукторий из цитофаринкса перитрих, при одновременном формировании множества щупалец, а также, что щупальца — это, возможно, новообразование, совпавшее по времени с регрессией рта. При этом он утверждает, что в основном поддерживает взгляды О. Бючли.

Особое место в формировании взглядов на происхождение сукторий занимает открытие ринхонид. Считалось (Plate, 1888), что эти организмы занимают промежуточное положение между цилиатами и сукториями, так как обладают соматической цилиатурой и щупальцем, а также размножаются делением, а не почкованием. Некоторые авторы считали такое родство возможным (Butschli, 1889), другие (Sand, 1899) отрицали его. Б. Коллен (Collin, 1912) в свою очередь полагал, что известные к тому времени ринхониды — это организмы, наоборот, произошедшие от сукторий-эфелотид путем неотении.

Рядом авторов обсуждалась гипотеза о возможной гомологии ловчих щупалец некоторых хищных гимностомат и щупалец сукторий. Первым о сходстве этих структур упоминал Ф. Штейн (Stein, 1867). К. С. Мережковский (Mereschkowsky, 1882) в качестве промежуточной формы между Ciliata и Suctorina рассматривал виды планктонных гимностомат рода *Mesodinium* Stein, 1862, имеющие перистом и ловчие щупальца. Дж. Энтз (Entz, 1883) считал несомненным происхождение сукторий от актиноболин. Кроме того, он полагал возможным, что актиноболины это «свободные и самостоятельные» бродяжки сукторий. О. Бючли (Butschli, 1889) считал вероятной некоторую связь между формированием щупалец актиноболин, мезодиниума и щупалец Suctorina.

Наибольшее развитие данная гипотеза получила в работе А. Каля (Kahl, 1931). Этот автор, однако, в отличие от О. Бючли, выводил щупальца сукторий не из перистомата, а из ловчих щупалец простомата. Он считал, что щупальца *Mesodinium*, *Actinobolina* Strand, 1926, других щупальцевых *Prostomata* Schewiakoff, 1896 и щупальца сукторий «паразитально похожи». Представитель спатидид *Legendrea bellerophon* Penard, 1914, вооруженный длинными щупальцами, внешне наиболее похож на сукторий. Еще один пример — актиноболинида *Dactylochlamis piscoformis* Lauterborn, 1901, которая не только лишена рта (из-за чего щупальца, по мнению А. Каля, должны служить для приема пищи), но и до такой степени похожа на бродяжек суктории *Parapodophrya soliformis* (Lauterborn, 1901), что может быть спутана с последними.

По мнению А. Каля, щупальца сукторий представляют собой конечную стадию эволюционного процесса, который начинался с появления трихоцист в эктоплазме *Pseudoprorodon* Blochmann, 1886. Ствол щупальцевых Ciliophora отходит от представителей *Pseudoprorodon*, лишенных эктоплазматических трихоцист. От таких форм происходят Spatidiidae Kahl, 1929 (вместе с *Legendrea* Faure-Fremiet, 1908) и Didiniidae Poche, 1913 (вместе с *Mesodinium*). Какой-то представитель *Pseudoprorodon*, имеющий трихоцисты, стал предком, с одной стороны, актиноболин, а с другой — стал формой, давшей начало родам *Dactylochlamis* Lauterborn, 1901, *Encheliomorpha* Kahl, 1930 (сейчас (Foissner, Foissner, 1995; Dovgal, 2002) — в составе Suctorea) и *Peitiada mirabilis* Frenzel, 1892 и наиболее примитивным сукториям рода *Parapodophrya* Kahl, 1931. А. Каль (Kahl, 1934), правда, признавал, что щупальце ринхонид «совершенно соответствует таковому у Suctorina», но тем не менее исключил этих цилиат из числа возможных предков щупальцевых инфузурий. Эти взгляды длительное время были общепризнанными. Однако впоследствии электронно-микроскопические исследования показали отсутствие сходства в строении щупалец сукторий и актиноболин (Holt, Corliss, 1973).

Благодаря использованию более совершенных методов импрегнации серебром французской исследовательнице И. Гийше (Guilcher, 1947) удалось установить, что кинеты бродяжек сукторий биполярны, как у трофонтов ринхонид. На основании этого она и Э. Форе-Фреме (Faure-Fremiet, Guilcher, 1947) пришли к выводу, что более не существует препятствий для рассмотрения ринхонид и сукторий в качестве родственных групп. В результате суктории были перемещены в состав Holotricha (к которым в то время относились и ринхониды), при этом их таксономический ранг был снижен до отряда (Corliss, 1964).

Надо отметить, что эти выводы были основаны только на наличии некоторого сходства в морфологии кинетома бродяжек сукторий и ринхонид. Сама И. Гийше (Guilcher, 1951) считала, что нецелесообразно обсуждать возможную гомологию щупалец сукторий и ринхонид при отсутствии данных по функционированию этих органелл и их формированию в онтогенезе.

По мнению А. В. Янковского (1978), ультраструктура щупалец сукторий соответствует таковой щупалец ринхонид, а не щупалец простомата, которых после работ А. Каля считали предками сукторий. А. В. Янковский считает, что с ринхонидами сходны бродяжки эфелотин и дискофриин, а не подофриид, которые считались примитивными сукториями, а также предлагал объединить ринхонид и сукторий в один надкласс (Rhynchosuctoria Jankowski, 1980) (Янковский, 1980). Основанием для таких взглядов, вероятно, послужили данные И. Лома и Е. Н. Козлова (Lom, Kozloff, 1968) по ультраструктуре аксонемы щупалец ринхонид.

Действительно, наличие у представителей обоих подклассов биполярных кинет и сходство в морфологии их щупалец, на первый взгляд, свидетельствуют в пользу идеи о происхождении сукторий от ринхонид. Эктоплазматическая фибриллярная сеть трофонтов ринхонид (по данным И. Лома и Е. Н. Козлова (Lom, Kozloff, 1969), как и сукторий, может быть отнесена к постцилиарному типу согласно разработанной З. П. Герасимовой и Л. Н. Серавиным (1976) классификации. Это, вероятно, и привело к тому, что гипотеза о родстве двух групп в настоящее время получила наибольшее распространение.

В последней ревизии системы типа Ciliophora (Puytorac et al., 1993) ринхониды и суктории относятся к классу Phyllopharyngea de Puytorac et al., 1974 подтипа Epiplasmata de Puytorac et al., 1993

в ранге подклассов. По мнению Д. Линна и В. Фойсснера (Lynn, Foissner, 1994), если считать *Phyllophaga* монофилетическим таксоном, то суктории и ринхиды должны были отделиться от его общих предков раньше, чем сформировались такие группы, как циртофорины и хонотрихи, имеющие своеобразный гетеромерный макронуклеус. В этом случае аппарат питания сукторий гомологичен таковому ринхидид.

Органеллы питания у «высасывающих» жертву хищных и паразитических простейших

Типичное щупальце сукторий представляет собой цилиндрический вырост клетки, снабженный дистальным утолщением — головкой, и частично погруженный внутрь тела. Толщина щупалец обычно составляет 1–2 мкм, а длина может превышать 100 мкм (Bardale, 1974). По оси щупальца проходит комплекс микротрубочек, или аксонема (Batisse, 1994). Число микротрубочек щупалец может значительно варьировать у разных видов, однако общая схема их расположения остается неизменной и в пределах типа *Ciliophora* характерной только для сукторий (Lynn, Foissner, 1994).

Имеется два слоя микрофибрилл (рис. 1, 1). Наружный представляет собой цилиндр из простых, не связанных между собой микротрубочек. Внутренний слой организован в виде нескольких перекрывающихся лент или складок микротрубочек, направленных под небольшим углом от периферии к центру щупальца. Число таких складок также характерно для вида.

На дистальном конце щупалец (в головке), под перилеммой, расположено обычно несколько коротких грушевидных экструсом — гаптоцист (Batisse, 1994). По своей структуре гаптоцисты близки к токсистам хищных инфузорий и в классификации экструсом рассматриваются как их разновидность (Dovgal, 2002).

Щупальце ринхидид (рис. 1, 2) также представляет собой вырост клетки с дистальным расширением — головкой. Головка покрыта мембраной. Несколько ниже головки начинается аксонема из одного слоя микротрубочек, расположенных таким образом, что они образуют несколько складок или септ. Аксонема проникает глубоко внутрь клетки ринхидид (Lom, Kozloff, 1968).

Итак, несомненно, есть определенное внешнее сходство в морфологии щупалец ринхидид и сукторий. Но есть и различия, например, в аксонеме простомииума ринхидид имеется только один слой микротрубочек, а в расширенной части щупальца отсутствуют экструсомы. Последние у ринхидид представлены трихоцистами, которые расположены не в щупальце, а на переднем конце клетки у его основания. Правда, в литературе появилось упоминание о том, что у ринхидид имеются экструсомы особого типа — гаптотрихоцисты (Puytorac, 1994). По некоторым данным, развитие аппарата питания у ринхидид связано с соматическими кинетосомами, тогда как у сукторий — с субкортикальными (Lynn, Foissner, 1994).

Но, на наш взгляд, более существенны различия в механизмах питания ринхидид и сукторий. В литературе насчитывается до 10 гипотез, объясняющих механизм работы щупалец сукторий. Подробное обсуждение большинства из них можно найти в монографии М. Канеллы (Canella, 1957). Многие гипотезы в настоящее время представляют только исторический интерес, а наибольшее распространение получили представления о ведущей роли микротрубочек в питании сукторий.

Первой на роль микротрубочек аксонемы (как предполагалось, за счет их перистальтики) в питании щупальцевых инфузорий указала М. Рудзинска (Rudzinska, 1953), но наиболее предпочтительной выглядит более поздняя из двух гипотез Х. Барделе (Bardale, 1974). Этот автор в качестве модели использует щупальце *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 и придает большое значение взаимодействию между микротрубочками щупальца и клеточной мембраной жертвы (Bardale, 1974). Процесс питания происходит за счет инвагинации мембраны головки щупальца вместе с цитоплазмой жертвы внутрь щупальца и дальнейшего

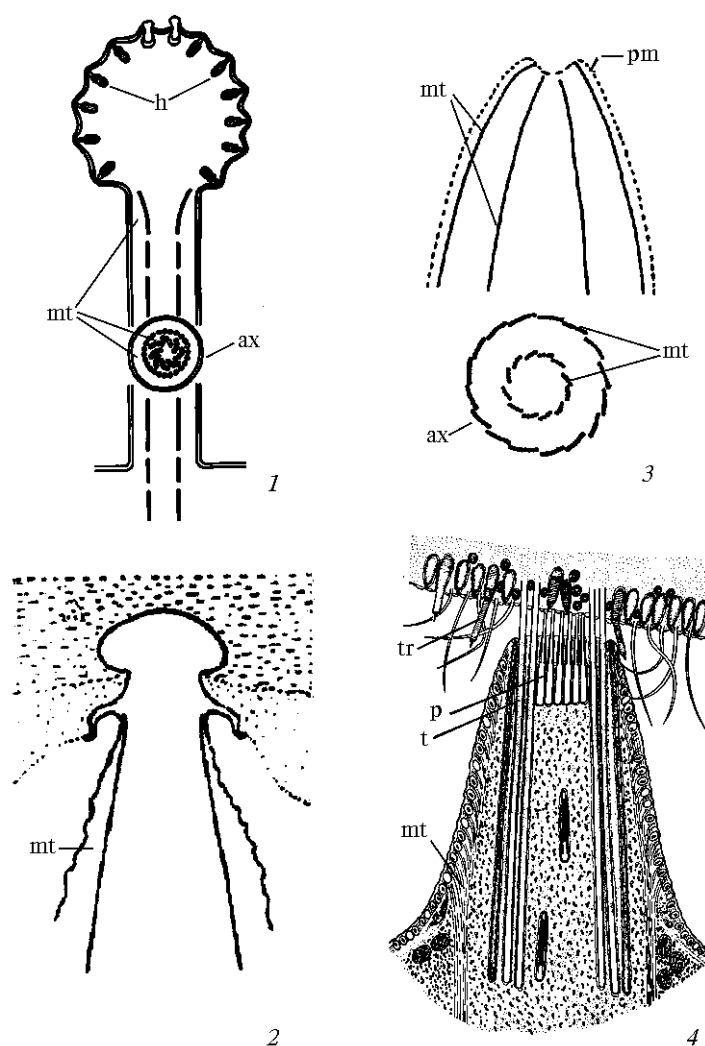


Рис. 1. Схема строения органелл питания некоторых инфузорий и жгутиконосцев: 1 — щупальце сукторий (по Bardele, 1972); 2 — щупальце ринходид (по Lom, Kozloff, 1968); 3 — коноид кatableфарид (по Lee et al., 1991); 4 — хоботок *Didinium nasutum* (по Wessenberg, Antipa, 1970); mt — микротрубочки; t — трихоцисты; h — гаптоцисты; pm — плазматическая мембрана; p — пексисцисты; tr — трихоцисты жертвы; ax — поперечный срез через аксонему.

Fig. 1. The fine structure of feeding organelles of some ciliates and flagellates (schematic): 1 — suctorian tentacle (after Bardele, 1972); 2 — rhynchodid tentacle (after Lom, Kozloff, 1968); 3 — katablepharid conoid (after Lee et al., 1991); 4 — proboscis of *Didinium nasutum* (after Wessenberg, Antipa, 1970); mt — microtubules; t — trichocysts; h — haptocysts; pm — plasma membrane; p — pexicysts; tr — prey trichocysts; ax — axonema cross section.

транспорта цитоплазмы при помощи выступов, которые расположены на нескольких микротрубочках внутреннего слоя аксонемы. По мнению Х. Барделе, дистальная часть щупальца сукторий функционирует подобно цитостому гимностомат. Полимеризация «цитостомов», возможно, результат адаптации сукторий к прикрепленному образу жизни.

До сих пор далеко не все детали этого механизма изучены экспериментально, но участие микротрубочек в процессе поедания жертвы сукториями можно считать доказанным.

По мнению И. Лома и Е. Н. Козлова (Lom, Kozloff, 1968), ринходиды поглощают питательные вещества через мембрану головки щупальца, которая по-

гружена в ткани хозяев (жаберные филаменты или гепатопанкреас). По всей видимости, аксонема в этом случае выполняет роль только опорной структуры. Следовательно, щупальца сосущих инфузорий и ринходид функционируют совершенно различно.

Таким образом, и морфология, и функционирование органелл питания сукторий уникальны среди инфузорий. При этом, однако, известно несколько примеров сходных структур у представителей неродственных цилиатам групп хищных простейших.

М. Канелла (Canella, 1957) перечисляет несколько видов протист, питающихся сходным с сукториями образом, среди них *Bodo* sp. и один вид морских динофлагеллят. По данным Г. Сперо (Spero, 1982), пресноводная динофлагеллята *Gymnodinium fungiforme* Anissimova, 1926 заглатывает цитоплазму жертвы через очень растяжимую органеллу (подит), которая, по мнению автора, аналогична щупальцу сукторий. Сходный с сукториями способ питания отмечен у других жгутиконосцев — спириомонасов. В апикальной части рострума этих жгутиконосцев имеется коноид с внутренним каналом, с помощью которого он внедряется в тело жертвы, содержимое которого «перекачивается» в тело спириомонаса. В задней части клетки спириомонаса при этом формируется одна большая пищеварительная вакуоль (Жуков, 1993).

Как считают А. П. Мыльников с соавторами (1998), механизм питания хищных жгутиконосцев-катаблефарид также во многом сходен с механизмом питания сукторий, а аппарат для поглощения пищи (коноид) у них также включает два слоя микротрубочек (рис. 1, 3). В связи с этим катаблефариды какое-то время даже рассматривались в качестве возможных предков инфузорий (Lee et al., 1991). На самом деле это, безусловно, случай конвергенции (Dovgal, 2002).

Обсуждение и выводы

Таким образом, в последние годы суктории и ринходиды традиционно рассматриваются в качестве родственных таксонов. Однако остается открытым вопрос, каким образом от достаточно специализированных паразитов мантийного комплекса моллюсков или эктопаразитов простейших — ринходид (или даже их предков — дистериид) могли произойти свободноживущие хищники — суктории (Lynn, Foissner, 1994). Более понятным было бы иное направление эволюции — от хищничества к паразитизму. К тому же, как показано выше, щупальца сукторий и ринходид, вероятно, не гомологичны.

На наш взгляд, поиск гомологичных щупальцам сукторий структур более перспективен не у форм, имеющих уже достаточно специализированные щупальцеподобные органеллы (ринходид, циртофорин, актиноболин), а у хищных инфузорий, поглощающих добычу, превышающую их по размерам, подобно упомянутым выше жгутиконосцам. По нашему мнению, такие структуры следует искать у мелких, подвижных, хищных цилиат, поедающих более крупную, чем они добычу.

Вероятно, наиболее хорошо изучен в этом аспекте *Didinium nasutum* (Muller, 1786). Дидиниум нападает на значительно более крупных инфузорий, флагеллят, амёб и даже турбеллярий, прикрепляясь к ним при помощи особого околоротового образования, которое называют хоботком или рострумом (Wessenberg, Antipa, 1970). Хоботок (рис. 1, 4) снабжен экструсомами двух типов — длинными токсистамами и короткими пексистамами. Вдоль рострума проходит нематодесма, кроме того, имеются кортикальные ленты микротрубочек и фибриллярное кольцо. За счет сокращения этих фибриллярных структур хоботок сокращается и вворачивается внутрь клетки вместе с жертвой.

Однако одного внешнего сходства ультратонкого строения и функционирования щупалец и хоботка сукторий и дидиниид недостаточно для обсуждения

возможности родства между этими группами. Необходимо также рассмотреть в сравнительном аспекте и другие структуры этих цилиат. В первую очередь это касается особенностей организации эктоплазматических фибрилл, так как отсутствие у сукторий цитостомы не позволяет использовать более традиционные признаки, связанные с околоротовой цилиатурой.

В последнем варианте системы типа Ciliophora (Puylorac et al., 1993) дидинииды помещены в состав подтипа Filicorticata de Puylorac et al., 1993, класса Litostomatea Small et Lynn, 1981. Для всех филикортикат характерно преобладание экто- и эндоплазматических филаментов в качестве кортексообразующих структур. Соматическая цилиатура однотипная и состоит из монокинет. Для дидиниид характерна редукция соматической цилиатуры, которая состоит из одной или двух поперечных кинет. Имеются экструсомы трех типов: мукоцисты, трихоцисты и пексицисты. Стоматогенез телокинетальный.

Для всех представителей подтипа Eriplasmata, к которому относят ринходид и сукторий, характерно наличие как соматических, так и околоротовых моно- и дикинет с кинетодесмальными фибриллами (Puylorac et al., 1993). Цилиатура может редуцироваться и встречаться только у расселительных стадий (в случае сукторий и ринходид-сфенофриид). Стоматогенез (за исключением сукторий, к которым это понятие неприменимо) телокинетальный, паракинетальный, полуавтономный или автономный.

Ресничный аппарат развит только у бродяжек сукторий (кроме вермигеммин). Эктоплазматическая фибриллярная система у бродяжек сукторий постцилиарного типа. В клетке некоторых щупальцевых инфузорий имеются дополнительные микрофиламенты.

Таким образом, некоторые детали строения кортекса у дидиниид и эпиплазмат, включая сукторий, сходны. Эктоплазматическая фибриллярная сеть дидиниид, так же как и сукторий, может быть отнесена к постцилиарному типу (Герасимова, Серавин, 1976). Различия связаны с составом кортексообразующих структур. Но в случае кортексообразующих структур, характеризующих подтипы, речь идет лишь о преобладании разных типов филаментов. Например, эпиплазма имеется у всех инфузорий, но у представителей других, не относящихся к Eriplasmata таксонов, она слабо развита.

По нашему мнению, более существенным является наличие у сукторий субкинетальных микротрубочек, что свидетельствует об их родстве с остальными филикортикатами. Однако, как отмечают В. Фойсснер и И. Фойсснер (Foissner, Foissner, 1995), кинетом бродяжек сукторий еще плохо изучен. При этом, если у расселительных стадий сукторий *Prodiscophrya solaris* (Stein, 1859) и *Trematosoma boqueti* (Guilsher, 1950) действительно были найдены хорошо развитые ленты субкинетальных микротрубочек (Batisse, 1972), то у бродяжек *Encheliomorpha vermicularis* (Smith, 1899) они отсутствуют (Foissner, Foissner, 1995).

На наш взгляд, механизм поедания добычи дидиниумом очень похож на работу щупальца сукторий (Dovgal, 2002). Нематодесма рострума образована из микротрубочек (Holt, 1972) и сходна с аксонемой щупальца, а пексицисты могут быть гомологичны гаптоцистам.

Для того чтобы такой хищник как дидиниум перешел от требующего значительных энергозатрат процесса заглатывания крупной добычи к ее высасыванию, достаточно разделения функций микротрубочек нематодесмы. Вероятно, у какой-то сходной по способу питания с дидиниумом инфузории часть наружных микротрубочек аксонемы утратила сократимость и начала выполнять опорную функцию. В результате утратил способность к впячиванию и весь хоботок, однако появилась возможность втягивания внутрь клетки хищника мембраны жертвы вместе с ее цитоплазмой.

Таким образом, возможно, произошел переход от заглатывания к высасыванию, а «хоботок» начал функционировать подобно коноиду катаблефарид или «подиту» динофлагеллят.

Дальнейшее усиление функции такой органеллы могло идти путем ее удлинения (что увеличивало контролируемый объем жидкости и повышало вероятность контакта с жертвой), а также концентрации и полимеризации на ее конце экструсом. Это, в свою очередь, потребовало увеличения поверхности терминального конца щупалец и укорочения экструсом. Таким путем, возможно, сформировалась головка булавовидного щупальца.

Результатом подобной специализации могло быть формирование щупальца сукторий. На наш взгляд, наличие булавовидных щупалец у представителей всех крупных таксонов сукторий с разным типом почкования также свидетельствует в пользу предположения о первичности такого щупальца для группы. Возможно, оно появилось еще у планктонных форм, а полимеризация щупалец связана уже с переходом предков сукторий к прикрепленному образу жизни (Довгаль, 2000; Dovgal, 2002).

По всей видимости, суктории довольно рано отделились от общего ствола цилиофор, и дальнейшее становление этой группы было связано с редукцией цилиатуры и развитием прикрепительных структур, щупальцевого аппарата и усложнением жизненных циклов. Вероятно, в этом случае сохранившийся у бродяжек этих цилиат постцилиарный тип организации фибриллярной сети действительно является анцестральным признаком. Однако он очень широко представлен в пределах типа (Герасимова, Серавин, 1976), что затрудняет поиск вероятных предков группы. В то же время для сукторий достаточно характерны случаи личиночных адаптаций, связанных с полной редукцией локомоторной цилиатуры бродяжек (как у фальacroклеттин или вермигеней) или с редукцией фибриллярных структур (например, субкинетальных микротрубочек у энхелиоморфид).

По нашему мнению, нельзя полностью исключить возможность происхождения сукторий от каких-то общих с дидинидами предков. Не исключено, что ленты субкинетальных микротрубочек могли независимо сформироваться в разных группах инфузорий в рамках общей тенденции к усилению кортекса при переходе к прикрепленному или паразитическому образу жизни. Тем не менее имеющиеся данные позволяют предположить только, что предками сукторий были какие-то подвижные хищники, которые имели сходный с дидинидами способ питания.

Автор глубоко признателен А. П. Мыльникову (Россия), И. Лому (Чехия), Е. Н. Козлову и Г. Антипа (США), Х. Барделе (Германия) за любезное позволение воспроизводить в печати иллюстрации из их работ, а также А. В. Гудкову и С. И. Фокину (Россия) за ценные замечания при обсуждении текста статьи.

Герасимова З. П., Серавин Л. Н. Эктоплазматическая фибриллярная система инфузорий и ее значение для филогении этих простейших // Зоол. журн. — 1976. — 55. — С. 654–656.

Довгаль И. В. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни // Журн. общ. биол. — 2000. — 61, № 3. — С. 290–304.

Жуков Б. Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика). — Рыбинск : Изд. РАН, 1993. — 160 с.

Мыльников А. П., Мыльникова З. М., Цветков А. И. Особенности ультраструктуры хищного жгутиконосца *Katablepharis* sp. // Цитология. — 1998. — 40, № 7. — С. 706–712.

Янковский А. В. Филогения и дивергенция щупальцевых простейших // Докл. АН СССР. — 1978. — 242, № 2. — С. 493–496.

Янковский А. В. Конспект новой системы типа Ciliophora // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. — Л. : Наука, 1980. — С. 103–121. — (Тр. зоол. ин-та АН СССР; Т. 94).

Bardele C. F. Transport of materials in the suctorian tentacle // Transport at the Cellular Level. Symp. Soc. Exptl. Biol. — London : Cambridge Univ. Press, 1974. — N. 28. — P. 191–208.

- Batisse A.* Premières observations sur l'ultrastructure de *Trematosoma boqueti* (Guilcher), Batisse (Ciliata, Suctorida) // *Protistologica*. — 1972. — **8**, N 4. — P. 477–495.
- Batisse A.* Sous-classe des Suctorioria Claparede et Lachmann, 1858. *Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie*. T. 2. Infusoires cilies. Fascicule 2. Systematique. — Paris ; Milan ; Barcelone : Masson, 1994. — P. 493–563.
- Butschli O.* Protozoa // *Bronn. Klasse und Ordnungen der Tierreich*. Bd. 1. Abt. 3. Infusoria und System der Radiolaria. — Leipzig, 1889. — S. 1098–2035.
- Canella M. F.* Studi e ricerche sui Tentaculiferi nel quadro della Biologia generale // *Ann. Univ. Ferrara (N. S.)*. Ser. 3, 1. Biol. Anom. — 1957. — **1**, N 4. — P. 259–716.
- Collin B.* Etudes monographiques sur les Acinetiens. II. Morphologie, physiologie, systematique // *Arch. zool. exp et gen.* — 1912. — **51**. — P. 1–457.
- Corliss J. O.* A revised classification of the phylum Protozoa // *J. Protozool.* — 1964. — **11**. — P. 7–20.
- Dovgal I. V.* The evolution, phylogeny and classification of Suctorea Claparede et Lachmann, 1858 // *Protistology*. — 2002. — **2**, N 4. — P. 194–270.
- Entz G.* Beitrage zur Kenntnis der Infusorien // *Zeitschr. fur wiss. Zool.* — 1883. — **38**. — S. 167–189.
- Faure-Fremiet E., Guilcher I.* Les affinités des infusoires acinetiens et la ciliature de leurs formes vagiles // *Bull. de la Societe Zoologique de France*. — 1947. — **72**, N 4–5. — P. 12–16.
- Foissner W., Foissner I.* Fine structure and systematic position of *Enchelyomorpha vermicularis* (Smith, 1899) Kahl, 1930, an anaerobic ciliate (Protozoa, Ciliophora) from domestic sewage // *Acta Protozool.* — 1995. — **34**. — P. 21–34.
- Guilcher I.* *Discophrya piriformis* n. sp. et son mode de bourgeonnement // *C. R. Acad. Sci. Paris*. — 1947. — **225**. — P. 72–74.
- Guilcher I.* Contribution a l'etude des Cilies Gemmipares, Chonotriches et Tentaculiferes // *Ann. Sc. Nat. (Zool.)* 11e serie. — 1951. — **13**, N 1. — P. 33–132.
- Hickson S. J.* The Infusoria of corticata heterocariota // *A treatise on zoology*. I, 2. Introduction and Protozoa. — London : Black, 1903. — P. 361–426.
- Holt P. A.* An electron microscope study of the rhabdophorine ciliate *Didinium nasutum* during excystment // *Trans. Amer. Micros. Soc.* — 1972. — **91**, N 2. — P. 144–168.
- Holt P. A., Corliss J. O.* Pattern variability in microtubular arrays associated with the tentacles of *Actinobolina* (Ciliata: Gymnostomatida) // *J. Cell. Biol.* — 1973. — **58**. — P. 213–219.
- Kahl A.* Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Suctorien zu den Prostomen Infusorien // *Arch. Protistenk.* — 1931. — **73**. — S. 423–481.
- Kahl A.* Suctorioria: In Grimpe G. und Wagler E: *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, 1934. — Lief 26, 11, 5. — S. 184–226.
- Lee R. E., Kurgens P., Mylnikov A. P.* Feeding apparatus of the colourless flagellate *Katablepharis* (Cryptophyceae) // *J. Phycol.* — 1991. — **27**. — P. 725–733.
- Lom J., Kozloff E.* Observations on the ultrastructure of the suctorial tube of ancistrocomid ciliates // *Folia parasitol.* — 1968. — **15**, N 4. — P. 291–308.
- Lom J., Kozloff E.* Ultrastructure of the cortical regions of ancistrocomid ciliates // *Protistologica*. — 1969. — **5**, N 2. — P. 173–192.
- Lynn D. H., Foissner W.* The feet of *Pseudochlamydonellopsis plurivacuolata* (Ciliophora, Cyrtophorida) and a brief review of tentacle-like structures of ciliates // *Europ. J. Protistol.* — 1994. — **30**. — P. 423–430.
- Mereschkowsky C.* Les Suctocilies, nouveau groupe d'Infusoria, intermediaires les Cilies et les Acinetiens // *Compt. rend. Acad. Sci.* — 1882. — **95**. — P. 1232–1234.
- Plate L.* Studien uber Protozoen // *Zool. Jahrb.* — 1888. — **3**. — S. 135–200.
- Puytorac P. de.* Sous-classe des Rhynchodia Chatton et Lwoff, 1939. *Traite de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie*. Tome 2. Infusoires cilies. Fascicule 2. Systematique. — Paris, etc. : Masson, 1994. — P. 475–492.
- Puytorac P. de, Batisse A., Deroux G. et al.* Proposition d'une nouvelle classification du phylum des protozoaires Ciliophora Doflein, 1901 // *C. r. Acad. Sci. Ser. 3*. — 1993. — **316**, N 8. — P. 716–720.
- Rudzinska M. A.* Giant individuals and vigor of populations in *Tokophrya infusionum* // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* — 1953. — **56**, N 5. — P. 1087–1090.
- Sand R.* Etude monographique sur la groupe des Infusoires tentaculiferes // *Ann. Soc. Belg. Microsc.* — 1899. — **24**. — P. 57–189.
- Stein F.* *Der Organismus der Infusionstiere*. II. Abt. Allgemeines und Heterotrichen. — Leipzig : Engelmann, 1867. — 355 S.
- Spero H. J.* Phagotrophy in *Gymnodinium fungiforme* (Pyrrophyta): the peduncle as an organelle of ingestion // *J. Phycol.* — 1982. — **18**, N 3. — P. 356–360.
- Wessenberg H., Antipa G.* Capture and ingestion of *Paramecium* by *Didinium nasutum* // *J. Protozool.* — 1970. — **17**, N 2. — P. 250–270.