

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск 11

Санкт-Петербург
2011

Печатается по решению кафедры зоологии
Российского государственного педагогического
университета имени А.И.Герцена

Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 11 // СПб: ТЕССА, 2011. – 115 с.

ISBN 5-94086-027-3

Настоящее издание (выпуск 11) представляет продолжение публикаций результатов научных исследований, выполненных на кафедре зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Статьи преподавателей, магистрантов и аспирантов кафедры, включенные в настоящее издание, содержат ряд новых данных и посвящены биологии, экологии, систематике и жизненным циклам животных разных систематических групп.

Сборник рассчитан на широкий круг биологов, преподавателей дисциплин биологического цикла, аспирантов и студентов биологических факультетов.

Редакционная коллегия:

М.А. Гвоздев, Г.Л. Атаев, П.С. Горбунов, П.В. Озерский

ISBN 5-94086-027-3

© Авторы, 2011

ГИДРОГЕНОСОМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BALANTIDIUM* (Ciliophora, Litostomatea)

У многих анаэробных протистов – представителей различных таксономических групп – были обнаружены гидрогеносомы или их дериваты (митосомы) (Hampfl, Simpson, 2008; Tachezy, Šmíd, 2007). Гидрогеносомы – ограниченные двойной мембраной органеллы, в которых происходит расщепление (декарбоксилирование) пирувата обычно с образованием ацетата, углекислого газа, АТФ и молекулярного водорода (Müller, 1993). В настоящее время гидрогеносомы выявлены у представителей таких крупных таксонов, как парабазалии, микроспоридии, архамебы и цилиаты (Lithgow, Schneideider, 2009). Вопрос об эволюции данных органелл длительное время обсуждался в литературе, и были предложены две альтернативные гипотезы: 1. Гидрогеносомы в своем происхождении непосредственно связаны с митохондриями; 2. Гидрогеносомы возникли в процессе эволюции независимо (Embley, 2006).

В настоящее время, в свете накопления биохимических и морфологических данных, в большинстве случаев наиболее вероятным считается наличие единого предка у митохондрий и гидрогеносом, которым, по всей видимости, могли быть симбиотические α -протеобактерии (Sutak et al., 2004, Dolezal et al., 2005, Dyall, Dolezal, 2007, Lithgow, Schneider, 2009). В то же время в пределах некоторых таксонов (в первую очередь, инфузорий) гидрогеносомы, по-видимому, являются дериватами митохондрий, при этом в пределах одной систематической группы (отряда или семейства) присутствуют как аэробы, имеющие типичные митохондрии, так и анаэробы, в клетках которых обнаруживаются гидрогеносомы (Embley et al., 2010).

Безусловно, исследования структуры и функции гидрогеносом в первую очередь были сосредоточены на *паразитических протистах*. Основными модельными объектами при изучении биохимии гидрогеносом сейчас являются *Trichomonas vaginalis*, *Giardia lamblia*, в меньшей степени – *Entamoeba histolytica* (см., например, Šmíd et al., 2008, Dolezal et al., 2010, Jedelsky et al., 2011). Можно сказать, что к настоящему времени практически расшифрованы биохимические

процессы, протекающие в матриксе гидрогеносом (в первую очередь, *Trichomonas vaginalis*), а также выделены многие белки, локализованные в наружной и внутренней мембранах и принимающие участие в трансмембранном переносе различных веществ (Hrdý et al., 2008, Rada et al., 2011). При этом обнаружено значительное сходство белкового состава гидрогеносом и митохондрий, что является важным доказательством эволюционного единства этих органелл. В то же время, показано, что имеются значительные вариации в биохимии гидрогеносом различных организмов, что, вероятно, может отражать их независимую эволюцию в различных филогенетических ветвях протистов (Embley, 2006). В связи с этим, значительный интерес приобретают исследования энергообразующих органелл не только паразитических, но и свободноживущих анаэробных одноклеточных, в том числе в связи с необходимостью разграничения адаптаций к паразитизму и адаптаций к обитанию в бескислородной среде.

В пределах цилиат виды, обитающие в анаэробных условиях, встречаются среди представителей различных отрядов и семейств, и у многих из них были выявлены гидрогеносомы (Hackstein et al., 2008). Как мы уже отмечали, это дает возможность предположить, что у инфузорий гидрогеносомы как модификация митохондрий возникали неоднократно вследствие приспособления к обитанию в бескислородной среде (Embley et al., 2010). Возможно, инфузории в этом отношении являются достаточно лабильной группой, более того, известны виды – факультативные анаэробы, способные существенно менять свой метаболизм в зависимости от концентрации кислорода в среде, что отражается, по крайней мере, на структуре энергообразующих органелл (Finlay, Fenchel, 1989). Здесь же следует отметить, что *Nyctoterus ovalis* – единственный пока организм, в гидрогеносомах которого была обнаружена ДНК, что является еще одним доводом в пользу того, что в данном случае гидрогеносомы представляют собой дериваты митохондрий (Martin, 2005).

Проведенные нами исследования ультраструктуры эндобионтной инфузории *Balantidium entozoon* показали, что в цитоплазме этих протистов присутствуют микротельца овальной или округлой в сечении формы, заполненные электронноплотным матриксом; по их периферии часто выявляются сильно уплощенные цистерны (везикулы), ограниченные мембраной (рис. 1).

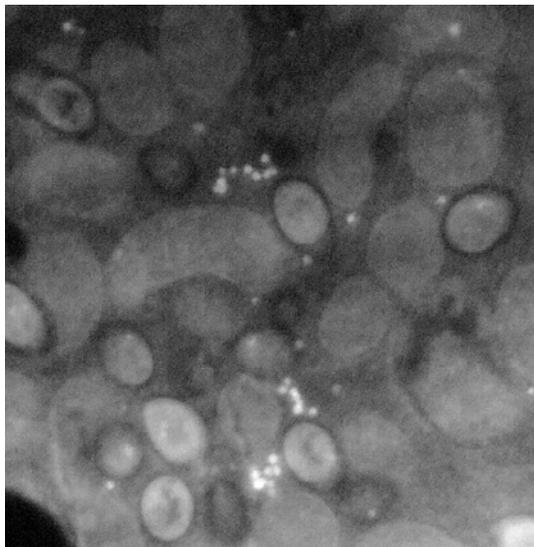


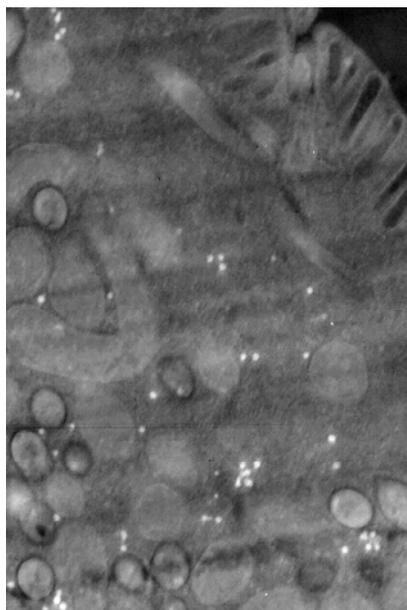
Рис. 1. Микротельца инфузории *Balantidium entozoan*

По своей морфологии эти микротельца сходны с гидрогеносомами, обнаруженными у различных видов анаэробных инфузорий, в том числе у представителей подкласса Trichostomatia Buetschli, 1889 (Корнилова и др., 2006; Finlay, Fenchel, 1989).

Как правило, подобные органеллы располагаются по периферии клетки, в непосредственной связи с кинетосомами. У *B. entozoan* такой связи обнаружено не было, микротельца образуют достаточно плотные скопления в цитоплазме, причем внутри этих скоплений, иногда в тесном контакте с микротельцами, обнаруживаются многочисленные бактерии (рис. 2). Нужно отметить, что образование агрегатов, включающих гидрогеносомы и симбиотические бактерии (как правило, метаногены), – черта, весьма характерная для анаэробных инфузорий (Fenchel, Finlay, 1991, 1992). Однако в литературе до сих пор не было опубликовано сообщений о присутствии симбиотических бактерий в цитоплазме представителей рода *Balantidium*.

Вообще, сведения об энергообразующих органеллах балантидиумов достаточно противоречивы. С одной стороны, имеются

данные о наличии в клетках *B. coli* митохондрий с типичными трубчатыми кристами (Nilles-Bije, Rivera, 2009).



*Рис. 2. Микротельца инфузории **Balantidium entozoon***

С другой стороны, по данным некоторых авторов, у *B. entozoon* имеются гидрогеносомы, располагающиеся в кортикальном слое цитоплазмы, часто между кинетосомами (Grim, Buonanno, 2008); однако их структура совершенно отлична от обнаруженных нами микротелец, которые, по нашему мнению, представляют собой гидрогеносомы. Мы предполагаем, что существующие разногласия могут быть в значительной степени связаны с различным функциональным состоянием исследованных организмов (в зависимости от стадии жизненного цикла или адаптации к различной концентрации кислорода в среде).

Очевидно, что для уточнения представлений о строении энергообразующих органелл представителей рода *Balantidium* необходимы дальнейшие исследования.

Литература

- Корнилова О.А., Брагина Е.Е., Чистякова Л.В., 2006. Использование эндобионтных инфузорий из старых коллекций в электронно-микроскопических исследованиях // Паразитология. Т. 40. № 2. С. 192–201.
- Dolezal P., Smid O., Rada P., Zubáčová Z., Bursác D., Sutak R., Nebesárová J., Lithgow T., Tachezy J., 2005. *Giardia* mitosomes and trichomonad hydrogenosomes share a common mode of protein targeting // PNAS. Vol. 102. № 31. P. 10924-10929.
- Dolezal P., Dagley M.J., Kono M., Wolyneć P., Likić V.A, Foo J.H., Sedinová M., Tachezy J., Bachmann A., Bruchhaus I., Lithgow T., 2010. The essentials of protein import in the degenerate mitochondrion of *Entamoeba histolytica* // PloS Pathog. Vol. 6. № 3. P. e1000812.
- Dyall S.D., Dolezal P., 2007. Protein import into hydrogenosomes and mitosomes // J. Tachezy (ed.). Hydrogenosomes and mitosomes: Mitochondria of anaerobic eukaryotes. Microbiol. Monogr. Berlin–Heidelberg: Springer. P. 22–62.
- Embley T.M., Finlay B.J., Dyall P.L., Hirt R.P., Wilkinson M., Williams A.M., 1995. Multiple origins of anaerobic ciliates with hydrogenosomes within the radiation of aerobic ciliates // Proc. R. Soc. Lond. B. Vol. 262. № 1363. P. 87–93.
- Embley T.M., 2006. Multiple secondary origins of the anaerobic lifestyle in eukaryotes // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Vol. 361. № 1470. P. 1055–1067.
- Fenchel T., Finlay B.J., 1995. Ecology and evolution in anoxic world. Oxford Ser. Ecol. Evol. Oxford: Oxford Univ. Press. 276 p.
- Finlay B.J., Fenchel T., 1989. Hydrogenosomes in some anaerobic protozoa resemble mitochondria // FEMS Microbiol. Letters. Vol. 65. № 3. P. 311–314.
- Grim J.N., Buonanno F., 2009. A re-description of the ciliate genus and type species, *Balantidium entozoon* // Eur. J. Protistol. Vol. 45. № 3. P. 174–182.
- Hackstein J.H.P., de Graaf R.M., van Hellemond J.J., Tielens A.G.M., 2008. Hydrogenosomes of anaerobic ciliates // J. Tachezy (ed.). Hydrogenosomes and mitosomes: Mitochondria of anaerobic eukaryotes (Microbiol. Monogr. Vol. 9). Berlin–Heidelberg: Springer. P. 97–112.
- Hampl V., Simpson A.G.B., 2008. Possible mitochondria-related organelles in “poorly studied” amitochondrial eukaryotes // J. Tachezy (ed.). Hydrogenosomes and mitosomes: Mitochondria of anaerobic eukaryotes (Microbiol. Monogr. Vol. 9). Berlin–Heidelberg: Springer. P. 265–281.
- Hrdý I., Tachezy J., Müller M., 2008. Metabolism of trichomonad hydrogenosomes // J. Tachezy (ed.). Hydrogenosomes and mitosomes: Mitochondria of

- anaerobic eukaryotes (Microbiol. Monogr. Vol. 9). Berlin–Heidelberg: Springer. P. 114–141.
- Jedelský P.L., Doležal P., Rada P., Pyrih J., Smíd O., Hrdý I., Sedinová M., Marcinčíková M., Voleman L., Perry A.J., Beltrán N.C., Lithgow T., Tachezy J., 2011. The minimal proteome in the reduced mitochondrion of the parasitic protist *Giardia intestinalis* // PLoS One. Vol. 6. № 2. P. e17285.
- Lithgow T., Schneider A., 2010. Evolution of macromolecular import pathways in mitochondria, hydrogenosomes and mitosomes // Phil. Trans. R. Soc. B. Vol. 365. № 1541. P. 799–817.
- Martin W., 2005. The missing link between hydrogenosomes and mitochondria // Trend. Microbiol. Vol. 13. № 10. P. 457–459.
- Müller M., 1993. The hydrogenosome // J. Gen. Microbiol. Vol. 139. № 12. P. 2879–2889.
- Nilles-Bije M.L., Rivera W.L., 2010. Ultrastructural and molecular characterisation of *Balantidium coli* isolated in Philippines // Parasitol. Res. Vol. 106. № 2. P. 387–394.
- Rada P., Doležal P., Jedelský P.L., Bursac D., Perry A.J., Šedinová M., Smíšková K., Novotný M., Beltrán N.C., Hrdý I., Lithgow T., Tachezy J., 2011. The core components of organelle biogenesis and membrane transport in the hydrogenosomes of *Trichomonas vaginalis* // PLoS One. Vol. 6. № 9. P. e24428.
- Šmíd O., Matušková A., Harris S.R., Kučera T., Novotný M., Horváthová L., Hrdý I., Kutějová E., Hirt R.P., Embley T.M., Janata J., Tachezy J., 2008. Reductive evolution of the mitochondrial processing peptidases of the unicellular parasites *Trichomonas vaginalis* and *Giardia intestinalis* // PLoS Pathog. Vol. 4. № 12. P. e1000243.
- Sutak R., Doležal P., Fiumera H.L., Hrdý I., Dancis A., Delgadillo-Correa M., Johnson P.J., Muller M., Tachezy J., 2004. Mitochondrial-type assembly of FeS centers in the hydrogenosomes of the amitochondriate eukaryote *Trichomonas vaginalis* // PNAS. Vol. 101. № 28. P. 10368–10373.
- Tachezy J., Šmíd O., 2008. Mitosomes in parasitic protists // J. Tachezy (ed.). Hydrogenosomes and mitosomes: Mitochondria of anaerobic eukaryotes. Microbiol. Monogr. Berlin–Heidelberg: Springer. P. 202–226.

O.A. Kornilova, L.V. Chistyakova

Hydrogenosomes in *Balantidium* (Ciliophora, Litostomatea)

SUMMARY

Balantidium intestinalis is a ciliate inhabiting the colon of frogs. The ciliate has hydrogenosomes – organelles which are typical for anaerobic habitants. Based on TEM organelles have some features which were not found in other species of ciliates.

Научное издание

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ**

Научные труды кафедры зоологии
РГПУ им. А.И. Герцена

ВЫПУСК 11

Научный редактор **М.А. Гвоздев**
Технический редактор **П.С. Горбунов**

Лицензия ИД № 01957 от 05.06.2000

Подписано в печать 20.12.11 Формат 60×88 1/16
Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л.
Тираж 300 экз. Заказ 148

ООО «ТЕССА»
190121, Санкт-Петербург, Английский пр., 2