



УДК 593.12

DOI 10.35433/naturaljournal.2.2023.19-33

## НОВІ ЗНАХІДКИ ГОЛИХ ФІЛОЗНИХ АМЕБ У ПРИРОДНИХ БІОТОПАХ УКРАЇНИ

М. К. Пацюк<sup>1</sup>

У різних типах водойм України нами ідентифіковано 10 видів голих філозних амеб. Для усіх видів складені оригінальні морфологічні описи. Найпоширенішими видами є *Arachnula impatiens*, *Penardia mutabilis*, *Nuclearia delicatula*, *Biomyxa vagans*, *Vampyrellidium perforans*, *Nuclearia flavocapsulata*, найменш поширеними – *Vampyrella lateritia*, *Lateromyxa gallica*, *Leptophrys elegans*, *Leptophrys vorax*. Встановлені екологічні групи цих протистів за відношенням до абіотичних факторів водного середовища: евриоксидні (*N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *A. impatiens*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*), стенооксидні (*V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica*), стенобіонтні (*A. impatiens*, *V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica*) та ті, які витримують широкий діапазон значень перманганатної окислюваності (*N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*). Найбільша кількість видів цих протистів спостерігається в річках (8 видів) і заплавних водоймах (7 видів), найменша – у болотах (3 види); в озерах знайдено 5 видів філозних амеб. *P. mutabilis* траплялась нам лише в річках, у болотах – *B. vagans*, у заплавних водоймах – *V. perforans*. У всіх типах водойм траплялися види *L. elegans* та *L. vorax*, які можна вважати евритопними.

Найбільша частка спільних видів голих амеб відмічається між річками і заплавними водоймами (0,80), річками і озерами (0,77), заплавними водоймами й озерами (0,67) та озерами і болотами (0,50), найменша – між заплавними водоймами і болотами (0,40) та річками і болотами (0,36). За видовим складом голих філозних амеб виділено два видових комплекси: болотний та заплавний, що включає види, які переважно трапляються в річках та водоймах, розміщених у долинах річок. На видові комплекси річок, заплавних водойм та боліт у більшій мірі впливають температура води й концентрація розчинених у воді органічних речовин, у меншій мірі – концентрація розчиненого в воді кисню. Видовий склад амеб річок і заплавних водойм пов'язаний із вищою температурою та підвищеним вмістом розчинених у воді органічних речовин у порівнянні з видовим складом амеб боліт.

**Ключові слова:** голі філозні амеби, видові комплекси, природні біотопи України.

<sup>1</sup> кандидат біологічних наук, доцент  
кафедри ботаніки, біоресурсів та збереження біорізноманіття  
(Житомирський державний університет імені Івана Франка)  
e-mail: kostivna@ukr.net  
ORCID 0000-0003-1185-8101

## NEW FINDINGS OF THE NAKED FILOSE AMOEBAE IN NATURAL BIOTOPES OF UKRAINE

M. K. Patsyuk

We have identified 10 species of naked filose amoebae in different types of water bodies in Ukraine. Original morphological descriptions have been compiled for all species. The most common species are *Arachnula impatiens*, *Penardia mutabilis*, *Nuclearia delicatula*, *Biomyxa vagans*, *Vampyrellidium perforans*, *Nuclearia flavocapsulata*, the least common are *Vampyrella lateritia*, *Lateromyxa gallica*, *Leptophrys elegans*, *Leptophrys vorax*. Established ecological groups of these protists in relation to the abiotic factors of the aquatic environment: euryoxidic (*N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *A. impatiens*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*), stenooxidic (*V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica*), stenobionts (*A. impatiens*, *V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica*) and those that withstand a wide range of permanganate oxidation values (*N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*). The largest number of species of these protists is observed in rivers (8 species) and floodplains (7 species), the smallest – in swamps (3 species); 5 species of filose amoeba were found in the lakes. We encountered *P. mutabilis* only in rivers, *B. vagans* in swamps, and *V. perforans* in floodplains. *L. elegans*, *L. vorax* species, which can be considered eurytopic, occurred in all types of reservoirs. The largest share of common species of naked amoebas is observed between rivers and floodplains (0.80), rivers and lakes (0.77), floodplains and lakes (0.67) and lakes and swamps (0.50), the smallest – between floodplains reservoirs and swamps (0.40) and rivers and swamps (0.36). According to the species composition of naked filose amoebae, two species complexes are distinguished: swamp and floodplain, which includes species that mainly occur in rivers and in reservoirs located in river valleys. The species complexes of rivers, floodplains and swamps are influenced to a greater extent by water temperature and the concentration of organic substances dissolved in water, and to a lesser extent by the concentration of oxygen dissolved in water. The species composition of naked filose amoebas of rivers and floodplains is associated with a higher temperature and a higher content of organic substances dissolved in water compared to the species composition of swamp amoebas.

**Keywords:** naked filose amoebae, species complexes, natural biotopes of Ukraine.

### Вступ

Голі філозні амеби – вільноживучі, гетеротрофні, фаготрофні протисти, всесвітньо поширені, найчастіше трапляються в прісних та солонуватих водоймах, ґрунтах. Ці твариноподібні організми швидко реагують на зміни умов оточуючого середовища. Харчуються переважно одноклітинними водоростями та грибами, різними протистами, бактеріями, ціанобактеріями. Форма клітин представників мінлива: від округлої бульбашкоподібної до сплющеної витягнутої. Утворюють довгі гострі псевдоподії – філоподії. Цитоплазма часто диференціюється в дрібнозернисту, сильно вакуолізовану структуру та гіалоплазму; остання часто оточує всю клітину. Життєвий цикл включає амебоїдні, вільно рухомі трофозоїти, обов'язково наявні травні цисти, в яких зазвичай відбувається поділ клітин; клітини деяких представників можуть зливатися і утворювати плазмодії великих розмірів. Статевий процес невідомий.

Група протистів включає однопідрядних та багатоядерних представників (Adl et al., 2019).

Дослідження голих філозних амеб ускладнюється їх невеликими розмірами, обмеженою кількістю відмінних морфологічних ознак і масштабністю екосистем (Patterson et al., 2000). Видовий склад цих протистів залежить від біотичних й абіотичних факторів середовища, що й визначає їх розподіл в екосистемах. Хоча голі філозні амеби були відкриті понад 150 років тому (Seinkowski, 1865), інформація щодо їх поширення в природних біотопах та негативного впливу на рослини, тварини та людину відсутня. Практично єдиним способом отримати дані для фауністичного аналізу є вивчення проб, отриманих із віддалених місцезнаходжень, і порівняння їх з видами, виявлених у складі локальних фаун. У зв'язку з цим, нами проведено вивчення голих філозних амеб, ізольованих з водойм Житомирської, Львівської та Рівненської областей. Крім того, це

дослідження є актуальним тому, що фауна прісноводних голих філозних амеб України залишається недослідженою.

### Матеріал і методи

Натурні дослідження проводились у продовж 2015–2020 рр. у водоймах

різних типів Житомирської, Львівської та Рівненської областей. Усього за період дослідження проаналізовано 560 проб у 20 пунктах збору (рис. 1).



Рис. 1. Пункти збору матеріалу

Було досліджено за допомогою сучасних методів світлової мікроскопії, зокрема диференційно-інтерференційного контрасту, біля 200 особин голих філозних амеб.

Проби (воду та скаламучені донні відклади) відбирали вручну в скляні посудини ємкістю до 500 мл і доставляли до лабораторії. Амеб виділяли з проб, в які входили верхній шар донного ґрунту і невелика кількість придонної води. Розмноження амеб проводили в чашках Петрі діаметром 100 мм на непоживному агарі (non-nutrient agar) за методикою Пейджа (Page & Siemensma, 1991). Кожну культуру амеб розглядали один раз у п'ять днів за допомогою світлового мікроскопа «Ломо МБР-3». Для того, щоб встановити видову приналежність голих філозних амеб, клітину з кожної чашки Петрі відтягували довгою піпеткою Пастера в чашки Петрі діаметром 100 мм з 1,5%-им непоживним агар-агаром (non-nutrient agar), який готували на мінеральному середовищі Прескота-Джеймса (PJ) і

знову розмножували. Мінеральне середовище (PJ) мало наступний склад (Page & Siemensma, 1991): готували три основні розчини.

Основний розчин А (на 100 мл дистильованої води)

$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  0.433 г  
 $\text{KCl}$  0.162 г

Основний розчин В (на 100 мл дистильованої води)

$\text{K}_2\text{HPO}_4$  0.512 г

Основний розчин С (на 100 мл дистильованої води)

$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.280 г

По 1 мл кожного вихідного розчину розчиняли у 997 мл дистильованої води.

Амеб підтримували в культурах за температури +20 °С.

Спостереження за найпростішими проводили за допомогою світлового мікроскопа Axio Imager M1 (Центр колективного користування науковими приладами «Animalia» Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена) із застосуванням диференційного інтерференційного контрасту, відсаджуючи живі клітини в краплі води на предметні скельця.

Для ідентифікації видів амеб використовували таксономічний визначник Ф. Пейджа (Page & Siemensma, 1991). Проміри здійснювали на інтактних клітинах. Вимірювали близько 10 амеб із кожного штаму. Вимірювання клітин проводили за допомогою окуляр-мікрометра ( $\times 40$ ). Під час відбору проб визначали основні фізико-хімічні показники досліджуваних водойм – температуру води, вміст розчиненого в воді кисню та органічних речовин (за перманганатною окислюваністю) (Набиванець та ін., 2007).

Сучасні дослідження не дозволяють отримати дані щодо чисельності голих філозних амеб, тому в наших дослідженнях ми визначали частоту трапляння видів ( $R$ ).  $R$  розраховували, як частку проб, в яких знайдений вид від загального числа досліджених проб (Raunkiaer, 1934). Амеби вважалися найбільш поширеними, якщо частота трапляння видів складала 50 % і більше, від 30 % до 50 % – займали середнє положення за частотою трапляння, менше 30 % – найменш поширені види (Raunkiaer, 1934).

Для порівняння фауністичних списків використано індекс Чекановського-С'єренсена, побудову дендрограми та визначення її стабільності за допомогою Bootstrap-аналізу та багатовимірного аналізу з використанням програми PAST 1.18 (Hammer et al., 2001).

Геномна ДНК була виділена за допомогою гуанідин-ізотіоціанатного методу (Maniatis et al., 1982). Ген 18S рРНК ампліфікували з використанням універсальних еукаріотичних праймерів RibA 5'-ACCTGGTTGATCCTGCCAGT-3' та RibB 5'-TGATCCTTCTGCAGGTTACCTAC-3' (Medlin et al., 1988). Порівняння отриманих послідовностей ДНК із даними ГенБанку (GenBank) проводилось за допомогою програми BLAST (NCBI) (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). На основі елайменту, який складається

з послідовностей гену 18S рРНК для представника роду *Penardia* Cash, 1904 проведений філогенетичний аналіз за допомогою програми MEGA 10.0 (Kumar et al., 2018). Для філогенетичного аналізу використані як одержаний нами секвенс, так і секвенси інших видів голих філозних амеб, які доступні в базі даних GenBank.

### Результати

У різних типах водойм Житомирської, Львівської та Рівненської областей нами знайдено 10 видів голих філозних амеб: *Nuclearia delicatula* Cienkowski, 1865, *Nuclearia flavocapsulata* Patterson, 1984, *Arachnula impatiens* Cienkowski, 1876, *Vampyrellidium perforans* Surek & Melkonian, 1980, *Biomyxa vagans* Leidy, 1879, *Penardia mutabilis* Cash, 1904, *Leptophrys elegans* Hertwig & Lesser, 1874, *Leptophrys vorax* Zopf, 1885, *Vampyrella lateritia* Fresenius, 1856, *Lateromyxa gallica* Hülsmann, 2007. Нижче наведена коротка морфологічна характеристика, місцезнаходження та значення факторів водного середовища, за яких реєструвались ці протисти.

*Nuclearia delicatula* Cienkowski, 1865

Клітини мінливої форми: округлі, видовжені, сплющені. Слизова оболонка, яка оточує клітину має товщину від 2 до 3 мкм. На оболонці помітна велика кількість бактерій. Філоподії відходять від усіх ділянок сферичної клітини. Якщо клітина прикріплюється до субстрату може утворюватися коротка товста псевдоподія, яка постійно скорочується. Рух обмежується розтягуванням та рефракцією цитоплазми. Гіалінові ділянки з загостреними псевдоподіями виникають поступово. Псевдоподії можуть розширюватися дистально від поверхні клітини (як округлої так і видовженої форми). Кристали в цитоплазмі клітини відсутні. Найхарактернішою особливістю *N. delicatula* є її легка трансформація з

кулеподібної в трофічну розпластану форму. Локомоція амєб повільна. В цитоплазмі клітини наявні три скоротливі вакуолі.

Діаметр округлих амєб від 25 до 46 мкм, видовжені трофічні форми – 42 мкм у довжину, у ширину – 62 мкм.

Амєби багатоядерні (від 5 до 10). Діаметр ядер від 7,0 до 13,5 мкм. Ядерця переважно округлої форми. Розмножуються бінарним поділом.

Утворення цист у культурах не спостерігали.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensa, 1991). Нами знайдений у річках, озерах і заплавах водоймах Житомирської, Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амєби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +21 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 9,34 мг/л до 24,18 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 12,80 мг O<sub>2</sub>/л до 30,02 мг O<sub>2</sub>/л.

*Nuclearia flavocapsulata* Patterson, 1984

Клітина округлої форми з в'язкою слизистою оболонкою, до якої часто прикріплюються бактерії. Філоподії тоненькі, не галузяться, відходять від усіх частин клітини. У цитоплазмі клітини містяться скоротливі вакуолі (від 2 до 4).

Розмір клітини від 33 до 38 мкм.

Амєби одноядерні. Ядро розміщується в центрі клітини, округлої форми з центральним ядерцем. Діаметр ядра 16,5 мкм.

Утворення цист у культурах не спостерігали.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensa, 1991). Нами знайдений у річках і заплавах водоймах Житомирської, Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амєби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +18 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 9,34 мг/л до 24,18 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 12,80 мг O<sub>2</sub>/л до 30,02 мг O<sub>2</sub>/л.

*Arachnula impatiens* Cienkowski, 1876

Клітина має форму неправильного ланцюжка. Цитоплазма клітини галузиться й утворює довгі плоскі вирости – філоподії (зазвичай під прямим кутом). Клітина безбарвна, цитоплазма дуже рідка з гранулами, які мають здатність заломлюватися. Амєбам властивий енергетичний рух, складається враження, що вся клітина кипить, тремтить, нагадує рух павука. У цитоплазмі клітини наявні гранули, які рухаються в двох напрямках.

Скоротливих вакуолей від 3 до 6.

Клітини багатоядерні. За ядрами важко спостерігати в культурах.

Місцезнаходження. Відомий з прісних та солонуватих водойм (Page & Siemensa, 1991). Нами знайдений у річках та озерах Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амєби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +21 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 9,34 мг/л до 24,18 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 12,80 мг O<sub>2</sub>/л до 26,52 мг O<sub>2</sub>/л.

*Vampyrellidium perforans* Surek & Melkonian, 1980

Амєби сферичної форми з волокнистими, галузистими, іноді анастомозуючими псевдоподіями. Форма клітини від кулеподібної до видовженої амєбоподібної, оточена слизовою оболонкою. Флотуюча (плаваюча) форма *V. perforans* кулеподібна з довгими, рідко галузистими волокнистими псевдоподіями, які відходять від поверхні клітини; прикріплена до субстрату форма – амєбоподібна. Зміна напрямлення руху ініціюється утворенням нових волокнистих псевдоподій у відповідному місці на поверхні клітини. У крупних амєб відстань між кінчиками псевдоподій досягає 220 мкм. Довжина клітини з псевдоподіями досягає 180 мкм. Діаметр кулеподібних клітин від 6 до 20 мкм; ниткоподібних псевдоподій – 50–56 мкм. Скоротливих вакуолей від 1 до 4, діаметр яких складає 3,8 мкм.

Одноядерні амеби, діаметр ядер від 1,8 до 5,5 мкм.

Утворення цист у культурах не спостерігали.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensma, 1991). Нами знайдений у заплавах водоймах Житомирської та Рівненської областей.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +12 °С до +20 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 12,84 мг/л до 20,83 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 10,84 мг O<sub>2</sub>/л до 25,92 мг O<sub>2</sub>/л.

*Biomyxa vagans* Leidy, 1879

Клітина має прозору, напіввідку протоплазму. Плаваюча форма кулеподібна. Прикріплена до субстрату клітина сильно видовжується, галузиться на сітку тонких ниточок. Тоненькі псевдоподії можуть скупчуватися на кінцях. Клітина округла, яйцеподібна, під час руху утворює галузисті псевдоподії, які «зростаються», утворюючи складну сітку. Уздовж ниткоподібних псевдоподій помітна циркуляція дрібних гранул. Відмінностей між ектоплазмою й ендоплазмою ми не спостерігали. Протоплазматична сітка добре розвинена, потік плазми активний. Рух амеби дуже повільний, але неперервний. Довжина рухомих амеб 350–510 мкм.

У клітині знаходиться велика кількість дрібних вакуолей.

Одноядерні. Діаметр ядра до 10 мкм.

Місцезнаходження. Прісноводний вид. Відомий з епіфітних та епілітних біотопів (Page & Siemensma, 1991). Нами знайдений у болотах Житомирської та Рівненської областей.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +10 °С до +18 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 10,11 мг/л до 16,84 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 8,35 мг O<sub>2</sub>/л до 15,01 мг O<sub>2</sub>/л.

*Penardia mutabilis* Cash, 1904

Тіло видовжене, псевдоподії тонкі, загострені, галузяться й анастомозуються, можуть утворювати

сітку. Рух швидкий. Розтягнута клітина має довжину 250–320 мкм.

Діаметр ядер від 5,6 до 7,5 мкм.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensma, 1991). Нами знайдений у річках Житомирської області.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +21 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 9,34 мг/л до 24,18 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 12,80 мг O<sub>2</sub>/л до 30,02 мг O<sub>2</sub>/л.

Послідовність гену 18S рРНК у GenBank за номером OQ134484.

*Leptophrys elegans* Hertwig & Lesser, 1874

Трофозоїти мають стрічкоподібну форму, цитоплазма клітини прозора, в ній міститься велика кількість дрібних перлиноподібних включень; філоподії тонкі, довгі, не галузяться, утворюються переважно з тоненької гіалінової кайми цитоплазми. Рух амеб безперервний, постійно змінюють форму. Протоплазма сильно вакуолізована.

Розмір видовженого тіла амеби складає від 165 до 280 мкм.

Утворення цист у культурах не спостерігали.

За ядрами важко спостерігати в культурах.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensma, 1991; Kerper, 1906). Нами знайдений у річках, заплавах водоймах, озерах і болотах Житомирської, Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +22 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 6,74 мг/л до 28,01 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 8,35 мг O<sub>2</sub>/л до 34,26 мг O<sub>2</sub>/л.

*Leptophrys vorax* Zopf, 1885

Трофозоїти постійно змінюють форму; сплющені й мають здатність «розтікатися» по поверхні. Амеби зазвичай віялоподібної форми, можуть галузитися на декілька довгих псевдоподій. Під час повільної локомоції в амеб утворюються липкі хвости, які витягуються або втягуються. Довгі,

тонкі псевдоподії утворюються переважно з гіалінової кайми цитоплазми по краям клітини. Псевдоподії не галузяться. Скупчення псевдоподій вказує на напрямок руху та розтягування клітини. Цитоплазма безбарвна, сильно вакуолізована, гранули мають здатність заломлюватися.

Розміри клітини від 50 до 520 мкм.

Утворення цист у культурах не спостерігали.

Багатоядерні (від 4 до 6). Діаметр ядер складає 3,0–3,4 мкм.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensa, 1991; Kerper, 1906). Нами знайдений у річках, заплавах водоймах, озерах і болотах Житомирської, Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +22 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 6,74 мг/л до 28,01 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 8,35 мг O<sub>2</sub>/л до 34,26 мг O<sub>2</sub>/л.

*Vampyrella lateritia* Fresenius, 1856

Клітини кулеподібної форми, іноді ширина перевищує довжину по відношенню до напрямку руху. Від клітини відходять тонкі, довгі псевдоподії, у напрямку руху останні скупчуються. Псевдоподії не галузяться. Уздовж псевдоподій рухаються гранули, які мають здатність заломлюватися. У наших культурах клітини безбарвні. Цитоплазма сильно вакуолізована. У товщі води амеби вільно плавають або незграбно рухаються. У старих культурах амеби зливаються в великі деформовані плазмодії.

Розмір трофозоїтів від 32 до 60 мкм.

Багатоядерні (від 2 до 4). Діаметр ядер складає 2,2–3,5 мкм.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensa, 1991). Нами знайдений у річках, заплавах водоймах та озерах Житомирської, Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +5 °С до +21 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 9,34 мг/л до 24,18 мг/л; концентрації розчинених у воді

органічних речовин від 12,80 мг O<sub>2</sub>/л до 30,02 мг O<sub>2</sub>/л.

*Lateromyxa gallica* Hülsmann, 2007

Цитоплазма прозора, сильно вакуолізована, наявна велика кількість кристалів, які зосереджуються переважно в центральній частині клітини.

Псевдоподії довгі, загострені, під час локомоції підіймаються над поверхнею клітини. Утворюються в фронтолатеральній ділянці клітини, зникають – у каудальній частині шляхом латерального злиття з поверхнею клітини.

Довжина амеб від 40 до 350 мкм.

Утворення цист у культурах не спостерігали.

Багатоядерні. Діаметр ядер 3,0–4,8 мкм.

Місцезнаходження. Прісноводний вид (Page & Siemensa, 1991; Hülsman, 1993). Нами знайдений у річках і заплавах водоймах Львівської та Рівненської областей.

Екологія. Амеби траплялися за температури води водойм від +12 °С до +18 °С; концентрації розчиненого в воді кисню від 18,42 мг/л до 20,11 мг/л; концентрації розчинених у воді органічних речовин від 10,54 мг O<sub>2</sub>/л до 26,17 мг O<sub>2</sub>/л.

### Обговорення

За частотою трапляння в природних біотопах України найпоширенішими є такі філозні амеби: *A. impatiens* (68 %), *P. mutabilis* (58 %), *N. delicatula* (56 %), *B. vagans* (53 %), *V. perforans* (51 %), *N. flavocapsulata* (50 %). Інші види виявилися малопоширеними – *V. lateritia* (8 %), *L. gallica* (8 %), *L. elegans* (3 %), *L. vorax* (2,5 %) (рис. 2).

Поширення більшості протистів (черепашкових амеб, голих амеб, інфузорій, гетеротрофних джгутіконосців, форамініфер), їх видове багатство, частота трапляння зумовлені абіотичними факторами водного середовища (Booth, 2001; Foissner, 1987; Foissner, 1998; Foissner, 2006; Kucera et al., 2002; Meisterfeld et al., 2001). Під час дослідження фауни



голих філозних амеб різнотипних водойм Житомирської, Львівської та Рівненської областей здійснювали й визначення гідрофізичних та гідрохімічних параметрів водного

середовища. Загалом оцінювали ті значення чинників середовища, за яких відмічали певні види голих філозних амеб (табл. 1).

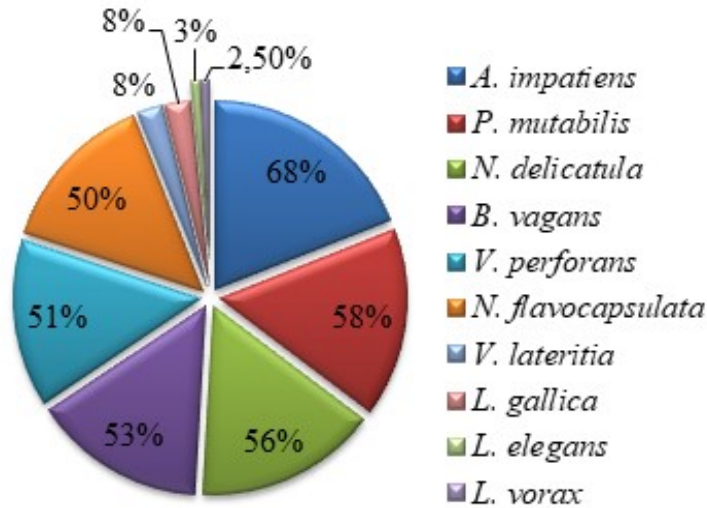


Рис. 2. Частота трапляння голих філозних амеб у водоймах України

Таблиця 1.

Значення гідрофізичних та гідрохімічних параметрів досліджуваних водойм України, за яких реєструвались голі філозні амеби

№ п/п	Види амеб	Температура, °С	Вміст розчиненого у воді кисню, мг/л	Вміст розчинених у воді органічних сполук, мг O <sub>2</sub> /л
1.	<i>Nuclearia delicatula</i> Cienkowski, 1865	5–21	9,34–24,18	12,80–30,02
2.	<i>Nuclearia flavocapsulata</i> Patterson, 1984	5–18	9,34–24,18	12,80–30,02
3.	<i>Arachnula impatiens</i> Cienkowski, 1876	5–21	9,34–24,18	12,80–26,52
4.	<i>Vampyrellidium perforans</i> Surek & Melkonian, 1980	12–20	12,84–20,83	10,84–25,92
5.	<i>Biomyxa vagans</i> Leidy, 1879	10–18	10,11–16,84	8,35–15,01
6.	<i>Penardia mutabilis</i> Cash, 1904	5–21	9,34–24,18	12,80–30,02
7.	<i>Leptophrys elegans</i> Hertwig & Lesser, 1874	5–22	6,74–28,01	8,35–34,26
8.	<i>Leptophrys vorax</i> Zopf, 1885	5–22	6,74–28,01	8,35–34,26
9.	<i>Vampyrella lateritia</i> Fresenius, 1856	5–21	9,34–24,18	12,80–30,02
10.	<i>Lateromyxa gallica</i> Hülsmann, 2007	12–18	18,42–20,11	10,54–26,17

До евриоксидних видів можна віднести такі голі філозні амеби: *N. delicatula*, *N. flavocapsulata*,

*A. impatiens*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*. Ці протисти витримують широкий діапазон значень



концентрації розчиненого в воді кисню. Інші філозні амеби *V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica* витримують вузький діапазон значень концентрації розчиненого в воді кисню та їх можна віднести до стенооксидних (табл. 1).

*N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia* у водоймах досліджуваних регіонів витримують високі значення перманганатної окислюваності; *A. impatiens*, *V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica* належать до стенобіонтів (табл. 1).

Що ж стосується температури води, то діапазони толерантності до цього фактору можуть оцінюватись тільки за умови цілорічних спостережень.

Оскільки більшість протистів є космополітами, трапляються в бентосі та перифітоні морських і прісноводних екосистем (Foissner, 2007; 2008), присутні майже в усіх біотопах і є постійними компонентами ланцюгів живлення, ми спробували проаналізувати видовий склад голих філозних амеб у різнотипних водоймах України. Під час аналізу поширення голих філозних амеб у водоймах різних типів ми використовували прийняту в гідробіології класифікацію континентальних водних об'єктів (Романенко, 2001). Дані щодо поширення голих філозних амеб у різних типах водойм регіонів дослідження наведені у таблиці 2.

Таблиця 2.

Поширення голих філозних амеб у водоймах України

№ п/п	Види амеб	Типи водойм			
		річка	заплавна водойма	озеро	болото
1.	<i>Nuclearia delicatula</i> Cienkowski, 1865	+	+	+	-
2.	<i>Nuclearia flavocapsulata</i> Patterson, 1984	+	+	-	-
3.	<i>Arachnula impatiens</i> Cienkowski, 1876	+	-	+	-
4.	<i>Vampyrellidium perforans</i> Surek & Melkonian, 1980	-	+	-	-
5.	<i>Biomyxa vagans</i> Leidy, 1879	-	-	-	+
6.	<i>Penardia mutabilis</i> Cash, 1904	+	-	-	-
7.	<i>Leptophrys elegans</i> Hertwig & Lesser, 1874	+	+	+	+
8.	<i>Leptophrys vorax</i> Zopf, 1885	+	+	+	+
9.	<i>Vampyrella lateritia</i> Fresenius, 1856	+	+	+	-
10.	<i>Lateromyxa gallica</i> Hülsmann, 2007	+	+	-	-
Всього		8	7	5	3

Проведений аналіз залежності екологічних типів водойм (річка, заплавна водойма, озеро, болото) і видового багатства голих філозних амеб дозволило виділити особливості різноманіття амеб, які характерні для водойм різних типів. У водоймах України виявлено порівняно велике видове багатство амеб у річках (8 видів) і заплавних водоймах (7 видів) у порівнянні з болотами (3 види); в озерах ідентифіковано 5 видів філозних амеб (табл. 2). Виключно

прісноводним видом, який характерний для річок України є *P. mutabilis*. У болотах виявлено вид *B. vagans*, у заплавних водоймах – *V. perforans*. У всіх типах водойм траплялися види *L. elegans* та *L. vorax*, які можна вважати евритопними. Досліджувані водойми характеризуються високим ступенем антропогенного навантаження (знаходяться в полосі населених пунктів), тому *L. elegans* та *L. vorax*

можна використовувати в якості індикаторних організмів.

Аналізуючи склад голих філозних амеб у водоймах різних типів України, слід відмітити епізодичне трапляння всіх видів. У цілому частота трапляння голих філозних амеб у річках, заплавних водоймах, озерах, болотах складає від 1,5 до 25 %, тому їх можна вважати малочисельними і рідкісними в водоймах різних типів Житомирської, Львівської та Рівненської областей.

Проведений кластерний аналіз із використанням індексу фауністичної подібності Чекановського-С`єренсена показав, що найбільша частка спільних видів голих амеб спостерігалась між річками і заплавними водоймами (0,80), річками й озерами (0,77), заплавними водоймами й озерами (0,67) та озерами і болотами (0,50), найменш подібний видовий склад заплавних водойм і боліт (0,40) та річок і боліт (0,36).

На дендрограмі, побудованій за значеннями цього індексу видно, що комплекси голих філозних амеб об'єднуються в два кластери, в одному з них опинилися комплекси річок, заплавних водойм і озер, а в другому – боліт (рис. 3). За результатами Bootstrap-аналізу за 1000 перестановок вірогідність існування двох вищевказаних кластерів складає 83 % і 100 % відповідно. Ймовірно, видовий склад голих амеб в значній мірі визначається близькістю водойм до річки, де відмічається найбагатша фауна цих протистів. Видовий склад амеб відрізняється лише в болотах, де має місце специфічний комплекс умов. Болотні води на досліджуваній території в природному стані характеризуються в цілому як слабо кислі та з низьким вмістом органічних речовин, що підтверджується невисокою концентрацією перманганатної окислюваності, у порівнянні з річками, заплавними водоймами та озерами.

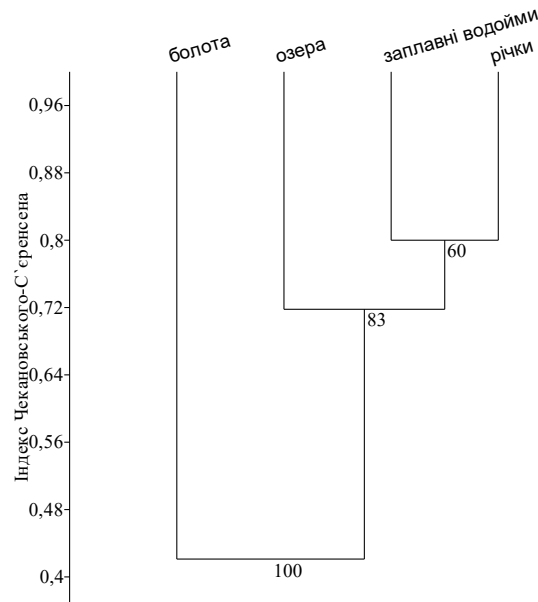


Рис. 3. Подібність видового складу голих амеб за індексом Чекановського-С`єренсена (у вузлах дендрограми вірогідність кластерів у % при 1000 перестановок)

На формування списків голих філозних амеб у досліджуваних регіонах впливають гідрофізичні і гідрохімічні умови середовища. Так, на

рис. 4 показано, що видовий комплекс голих філозних амеб річок, заплавних водойм і озер визначається найбільшим вмістом органічних

речовин та найбільшою температурою. У цьому комплексі опинилися види *N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*, які за нашими дослідженнями витримують значний вміст розчинених у воді органічних речовин. Видовий склад голих амеб у болотах пов'язаний із низьким вмістом розчинених у воді органічних речовин та нижчою температурою. Специфіку болотного комплексу визначає вид *V. vagans*, який ідентифікований нами лише в цьому типі водойм. Що ж

стосується концентрації розчиненого в воді кисню, то в наших дослідженнях цей фактор слабо впливає на видові комплекси боліт, річок, заплавних водойм та озер. Слід зазначити, що це перші наші дослідження особливостей поширення голих філозних амеб у водоймах України, тому невелика кількість ідентифікованих нами видів і досліджених водойм можуть впливати на такий розподіл і таким чином мати випадковий характер, що буде детальніше узагальнено в наступних працях.

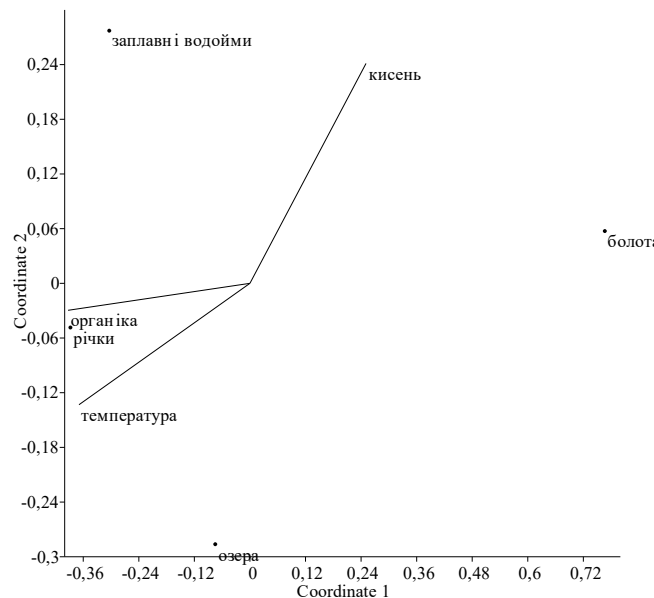


Рис. 4. Ординація видових комплексів голих філозних амеб водойм різних типів за факторами середовища (результати непараметричного багатовимірного шкалювання, MDS)

Таким чином, перераховані вище види філозних амеб із високою ймовірністю претендують на роль видів, характерних для водойм Житомирської, Львівської та Рівненської областей, що повинно бути детально перевірено в наступних фауністичних дослідженнях.

Сьогодні видова ідентифікація більшості протистів потребує залучення світлової мікроскопії та молекулярно-генетичних методів дослідження. Оскільки голих філозних амеб важко підтримувати в культурах, а ще важче виділити ДНК, нам вдалося визначити послідовність гену 18S рРНК лише для

одного виду *P. mutabilis*. Філогенетичний аналіз показує, що секвенс виду *P. mutabilis* (OQ134484.1, р. Тетерів) надійно групується з секвенсом філозної амеби *Penardia*, депонованої з генбанку за номером MN324469.1, яка відома з ґрунтів Німеччини. Ця група має високу бутстреп-підтримку (95 %). Секвенси представників філозних амеб з роду *Leptophrys* та *Vampyrellida* утворюють окрему групу з високою підтримкою, яка є сестринською по відношенню до представників роду *Penardia* (рис. 5).

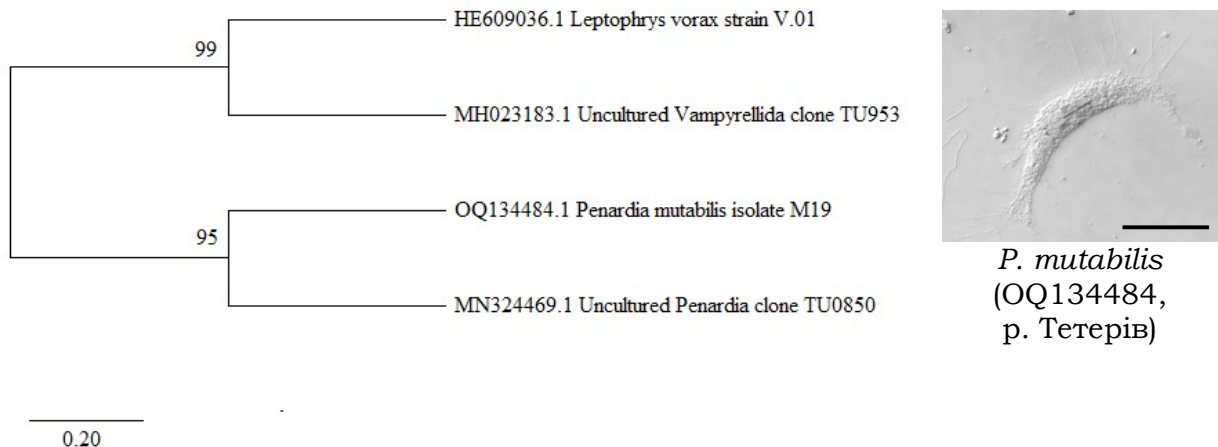


Рис. 5. Фрагмент філогенетичного дерева, яке побудоване на основі секвенсів гену 18S рРНК для представників філозних амеб *Penardia*, *Vampyrellida*, *Leptophrys*. Шкала масштабу показує еквівалентність відстані між послідовностями

### Висновки

Отже, у водоймах Житомирської, Львівської та Рівненської областей нами ідентифіковано 10 видів голих філозних амеб. Виділені наступні екологічні групи цих протистів: евриоксидні – *N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *A. impatiens*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia*; стенооксидні – *V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica*; стенобіонтні – *A. impatiens*, *V. perforans*, *B. vagans*, *L. gallica*; *N. delicatula*, *N. flavocapsulata*, *P. mutabilis*, *L. elegans*, *L. vorax*, *V. lateritia* – витримують широкий діапазон значень перманганатної окислюваності. *L. elegans* та *L. vorax* визначені як індикаторні організми високого рівня антропогенного навантаження на водойми.

Найбільше число видів у водоймах Житомирської, Львівської та Рівненської областей було відмічено в

річках (8 видів) та заплавних водоймах (7 видів), найменше – у болотах (3 види), в озерах зареєстровано 5 видів філозних амеб. За видовим складом голих філозних амеб виділено два видових комплекси: болотний та заплавний, що включає види, які переважно трапляються в річках та водоймах, розміщених у долинах річок. На видові комплекси річок, заплавних водойм, озер та боліт впливають гідрофізичні та гідрохімічні фактори середовища. Видовий склад голих філозних амеб річок, заплавних водойм та озер пов'язаний із вищою температурою і більшим вмістом розчинених у воді органічних речовин у порівнянні із видовим складом боліт.

Послідовність гену 18S рРНК *P. mutabilis* міститься в GenBank за номером OQ134484.

### Список використаних джерел

- Набиванець Б. Й., Осадчий В. І., Осадча Н. М., Набиванець Ю. Б. Аналітична хімія поверхневих вод. Київ: Наукова думка. 2007. С. 85–300.
- Романенко В. Д. Основи гідроекології. Київ: Обереги. 2001. 728 с.
- Adl S. M., Bass D., Lane C. E., Lukes J., Schoch C. L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M. W., Burki F., Cardenas P., Cepicka I., Chistyakova L., Del Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A. A., James T. Y., Karnkowska A., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D. J. G., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., Mann D. G., Massana R., Mithcell E. A. D., Morrow C., Park J. S., Pawlowski J. W., Powell M. J., Richter D. J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S.,

Spiegel F. W., Torruella G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2019. V. 66(1). P. 4–119. DOI: 10.1111/jeu.12691

Booth R. Ecology of testate amoebae (Protozoa) in two Lake Superior coastal wetlands: implications paleoecology and environmental monitoring. *Wetlands.* 2001. V. 121(4). P. 564–576. DOI: [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2001\)021\[0564:EOTAPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2001)021[0564:EOTAPI]2.0.CO;2)

Cienkowski L. Beiträge zur Kenntniss der Monaden. *Archiv f. mikrosk. Anatomie.* 1865. P. 203–232. <https://doi.org/10.1007/BF02961414>

Foissner W. Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol.* 1987. V. 2. P. 69–212.

Foissner W. An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species. *Europ. J. Protistol.* 1998. V. 34. P. 195–235. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(98\)80028-X](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(98)80028-X)

Foissner W. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozool.* 2006. V. 45. P. 111–136.

Foissner W. Dispersal and biogeography of protists: recent advances. *Jap. J. Protozool.* 2007. V. 40. P. 1–16. DOI:10.18980/jjprotozool.40.1\_1

Foissner W. Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodivers. Conserv.* 2008. V. 17. P. 235–242. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9248-5>

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. electronica.* 2001. V. 4. P. 1–9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

Hulsmann N. *Lateromyxa gallica* N. G., N. Sp. (Vampyrellidae): A Filopodial Amoeboid Protist with a Novel Life Cycle Conspicuous Ultrastructural Characters. *Euk. Microbiol.* 1993. V. 40(2). P. 141–149.

Kepner W. A. Notes on the Genus *Leptophrys*. *The American Naturalist.* 1906. V. 40(473). P. 335–342.

Kucera M., Darling K. Cryptic species of planktonic foraminifera: their effect on palaeoceanographic reconstructions. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A.* 2002. V. 360. P. 695–718. <https://doi.org/10.1098/rsta.2001.0962>

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology Evolution.* 2018. V. 35(6). P. 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096

Maniatis T., Fritsch E. F., Sambrook J. Molecular cloning, a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, New York. 1982. [https://doi.org/10.1016/0307-4412\(83\)90068-7](https://doi.org/10.1016/0307-4412(83)90068-7)

Medlin L., Elwood H. J., Stickel S., Sogin M. L. The characterization of enzymatically amplified eukaryotic 16S-like rRNA-coding regions. *Gene.* 1988. V. 71. P. 491–499. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(88\)90066-2](https://doi.org/10.1016/0378-1119(88)90066-2)

Meisterfeld R., Holzmann M., Pawlowski J. Morphological and molecular characterization of a new terrestrial allogromiid species: *Edaphoallogromia australica* gen. et spec. nov., (Foraminifera) from Northern Queensland (Australia). *Protist.* 2001. V. 152. P. 185–192. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2016.05.001>

Page F. C., Siemensa F. J. Nackte Rhizopoda und Heliozoa (Protozoenfauna Band 2). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 1991. P. 3–170.

Patterson D. J., Simpson A. G. B., Rogerson A. Amoebae of uncertain affinities. In J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury (Eds.). *An illustrated guide to the protozoa* (2nd ed.). Lawrence : Society of Protozoologists. 2002. P. 804–827

Raunkiaer C. Formations Undersogelse og Formations Statistik. Investigations and statistics of plant formations. 1934. P. 201–282.

**References (translated & transliterated)**

- Nabyvanets, B. Y., Osadchiy, V.I., Osadcha, N. M., Nabyvanets, Yu. B. (2007). Analytical chemistry of surface waters. K. : Scientific opinion, P. 85–300 [in Ukrainian].
- Romanenko, V. D. (2001). Fundamentals of hydroecology. Kyiv: Charms, 728 p. [in Ukrainian].
- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukes, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brown, M. W., Burki, F., Cardenas, P., Cepicka, I., Chistyakova, L., Del Campo, J., Dunthorn, M., Edvardsen, B., Eglit, Y., Guillou, L., Hampl, V., Heiss, A. A., James, T. Y., Karnkowska, A., Karpov, S., Kim, E., Kolisko, M., Kudryavtsev, A., Lahr, D. J. G., Lara, E., Le Gall, L., Lynn, D. H., Mann, D. G., Massana, R., Mithcell, E. A. D., Morrow, C., Park, J. S., Pawlowski, J. W., Powell, M. J., Richter, D. J., Rueckert, S., Shadwick, L., Shimano, S., Spiegel, F. W., Torruella, G., Youssef, N., Zlatogursky, V., Zhang, Q. (2019). Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 66(1), 4–119. DOI: 10.1111/jeu.12691 [in English].
- Booth, R. (2001). Ecology of testate amoebae (Protozoa) in two Lake Superior coastal wetlands: implications paleoecology and environmental monitoring. *Wetlands*, 121(4), P. 564–576. DOI: [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2001\)021\[0564:EOTAPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2001)021[0564:EOTAPI]2.0.CO;2) [in English].
- Cienkowski, L. (1865). Beiträge zur Kenntniss der Monaden. *Archiv f. mikrosk. Anatomie*, 203–232. <https://doi.org/10.1007/BF02961414> [in English].
- Foissner, W. (1987). Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol.*, 2, 69–212 [in English].
- Foissner, W. (1998). An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species. *Europ. J. Protistol.*, 34, 195–235. [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(98\)80028-X](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(98)80028-X) [in English].
- Foissner, W. (2006). Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozool.*, 45, 111–136 [in English].
- Foissner, W. (2007). Dispersal and biogeography of protists: recent advances. *Jap. J. Protozool.*, 40, 1–16. DOI:10.18980/jjprotozool.40.1\_1 [in English].
- Foissner, W. (2008). Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodivers. Conserv.*, 17, 235–242. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9248-5> [in English].
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001). PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. electronic*, 4, 1–9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm) [in English].
- Hulsmann, N. (1993). *Lateromyxa gallica* N. G., N. Sp. (Vampyrellidae): A Filopodial Amoeboid Protist with a Novel Life Cycle Conspicuous Ultrastructural Characters. *Euk. Microbiol.*, 40(2), 141–149 [in English].
- Kepner, W. A. (1906). Notes on the Genus *Leptophrys*. *The American Naturalist.*, 40(473), 335–342 [in English].
- Kucera, M., Darling, K. (2002). Cryptic species of planktonic foraminifera: their effect on palaeoceanographic reconstructions. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A.*, 360, 695–718. <https://doi.org/10.1098/rsta.2001.0962> [in English].
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology Evolution*, 35(6), 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096 [in English].
- Maniatis, T., Fritsch, E. F., Sambrook, J. (1980). Molecular cloning, a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, New York. [https://doi.org/10.1016/0307-4412\(83\)90068-7](https://doi.org/10.1016/0307-4412(83)90068-7) [in English].
- Medlin, L., Elwood, H. J., Stickel, S., Sogin, M. L. (1988). The characterization of enzymatically amplified eukaryotic 16S-like rRNA-coding regions. *Gene*, 71, 491–499. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(88\)90066-2](https://doi.org/10.1016/0378-1119(88)90066-2) [in English].



Meisterfeld, R., Holzmann, M., Pawlowski, J. (2001). Morphological and molecular characterization of a new terrestrial allogromiid species: *Edaphoallogromia australica* gen. et spec. nov., (Foraminifera) from Northern Queensland (Australia). *Protist*, 152, 185–192. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2016.05.001> [in English].

Page, F. C., Siemensa, F. J. (1991). Nackte Rhizopoda und Heliozoa (Protozoenfauna Band 2). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 3–170 [in English].

Patterson, D. J., Simpson, A. G. B., Rogerson, A. (2002). Amoebae of uncertain affinities. In J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury (Eds.). *An illustrated guide to the protozoa* (2nd ed.). Lawrence : Society of Protozoologists, 804–827 [in English].

Raunkiaer, C. (1934). Formations Undersogelse og Formations Statistik. Investigations and statistics of plant formations, 201–282 [in English].

Отримано: 6 вересня 2022  
Прийнято: 2 листопада 2022