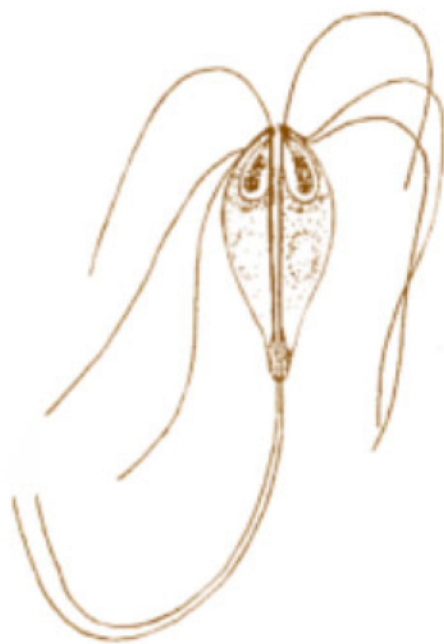




BEVEZETÉS A PROTISZTOLÓGIÁBA

Török Júlia Katalin

Bevezetés a protisztológiába

Török Júlia Katalin

Bevezetés a protisztológiába

Török Júlia Katalin

lektorálta:

Dr. Kőhidai László, Semmelweis Egyetem

Szerzői jog © 2012 Eötvös Loránd Tudományegyetem

E könyv kutatási és oktatási célokra szabadon használható. Bármilyen formában való sokszorosítása a jogtulajdonos írásos engedélyéhez kötött.

Készült a TÁMOP-4.1.2.A/1-11/1-2011-0073 számú, „E-learning természettudományos tartalomfejlesztés az ELTE TTK-n” című projekt keretében. Konzorciumvezető: Eötvös Loránd Tudományegyetem, konzorciumi tagok: ELTE TTK Hallgatói Alapítvány, ITStudy Hungary Számítástechnikai Oktató- és Kutatóközpont Kft.

Nemzeti Fejlesztési Ügynökség
www.ujszechenyiterv.gov.hu
06 40 638 638



A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.



Köszönetnyilvánítás

Hálás vagyok Dr. Köhidai László áldozatos lektori munkájáért és kritikai észrevételeiért. Külön köszönet illeti Dr. Molnár Kingát, aki hasznos tanácsaival végig segítette a munkámat, és Dr. László Lajost, az autofágiáról szóló részfejezet átolvasásáért. Köszönöm kollégáimnak, Dr. Dózsa-Farkas Klárának és Dr. Majoros Gábornak a rendelkezésemre bocsájtott fényképeket, valamint férjemnek, Béres Tibornak az animációk elkészítését.

Tartalom

Bevezetés	v
1. Az eukarióta egysejtűek – Régen és ma	1
1.1. Az egysejtű élőlény	2
1.2. A protiszta-sejt kialakulása	3
1.2.1. Az eukarióta sejt létrejöttét bemutató elméletek	3
1.2.2. A mitokondrium kialakulása	4
1.2.3. A kloroplasztisz kialakulása	5
1.2.4. A szimbiogenezis elmélet fogadtatása	6
1.2.5. Az univerzális közös ős	7
1.2.6. Az első protiszták megjelenése	7
1.2.7. A modern protiszták megjelenése	8
1.2.8. Mit mutat a molekuláris óra?	10
1.3. A protiszták helye az élővilágban – Filogenetikai áttekintés	11
1.3.1. Az eukarióták filogéniája – Kládok és szupercsoportok	11
1.3.2. A molekuláris vonalkód alkalmazásának első eredményei a protisztáknál	13
1.3.3. A horizontális géntranszfer jelentősége a mikroeukarióták filogenezisében	13
1.4. A protiszta-prokarióta szimbiózisok	15
1.4.1. Szimbiózisok a protiszták körében	15
1.4.2. Szimbiózisok prokariótákkal	16
1.5. A mészkőszikláktól a genomikáig – Az egysejtűek jelentősége	19
1.5.1. Az egysejtűek ökológiai jelentősége	20
1.5.2. Az egysejtűek jelentősége a biosztratigráfiában	20
1.5.3. Az egysejtűek szerepe a paleoceanográfiai és paleoklíma-rekonstrukciókban	21
1.5.4. A humánpatogén egysejtűek	21
1.5.5. Az állatok patogén egysejtűi	23
1.5.6. Az opportunistá patogén egysejtűek	25
1.5.7. Az újonnan felbukkanó egysejtű kórokozók	25
1.5.8. Egysejtűek mint a laborkísérletek alanyai	25
1.6. A módszertani fejlődés jelentősége a protisztológiai kutatásokban	26
1.6.1. A vizualizáció fontosabb mérföldkövei és a hozzájuk kapcsolódó eljárások	26
1.6.2. A protiszta sejt kísérletes vizsgálata – mikroszkóp nélkül	27
1.6.3. A molekuláris genetika metodológiájának jelentősége a protisztológiában	28
1.6.4. Genomika	28
1.6.5. Filogenomika	28
1.6.6. Metagenomika	28
1.6.7. A bioinformatika jelentősége	29
1.6.8. A molekuláris óra	30
2. Az eukarióta sejt felépítése – a protisztákra összpontosítva	31
2.1. Univerzális és speciális sejtorganellek	33
2.1.1. A sejtthártya	33
2.1.2. A sejtthártya vagy glikokalix	34
2.1.3. A sejtthártya	39
2.1.4. Az ostor és a csilló	42
2.1.5. A citoplazma	49
2.1.6. A peroxiszómák	49
2.1.7. A glikoszóma	50
2.1.8. Az endoplazmatikus retikulum	51
2.1.9. A Golgi-készülék	52
2.1.10. A mitokondrium, a hidrogenoszóma és a mitoszóma	52
2.1.11. A plasztiszok	57
2.1.12. A lüktető üröcske-komplex	60
2.1.13. Az acidokalciszóma	63
2.1.14. Az extruszómák	64
2.1.15. A sejtmag	69
2.1.16. Autofágia	72

3. Életműködések	75
3.1. Mozgás	75
3.1.1. A passzív mozgás protisztáknál	75
3.1.2. Az aktomiozin segítségével történő mozgások	76
3.1.3. Molekuláris rugók – A centrinek jelentősége protisztákban	78
3.1.4. Mozgás axonémával – mikrotubulusok és dinein segítségével	80
3.2. Táplálkozás és emésztés	85
3.2.1. A táplálékfelvétel lehetőségei a heterotróf protiszták körében	85
3.2.2. A táplálékfelvételt segítő struktúrák	86
3.2.3. Az emésztés	88
3.2.4. Az autotróf egysejtűek	90
3.2.5. A mixotróf egysejtűek	90
3.3. Az anyagszere molekuláris biológiai szinten – Protisza sajátosságok	92
3.4. Ozmoreguláció	96
3.5. Ingerlékenység	98
3.5.1. Az élettelen környezet jelzéseinek fogadása	98
3.5.2. A sejt-sejt kommunikáció lehetőségei és a „szociális” paraziták	99
3.6. Szaporodás	99
3.7. Ivaros folyamat	103
3.8. Morfogenezis	105
3.8.1. Külső környezet hatására bekövetkező alaki változások	105
3.8.2. A betokozódás	107
3.8.3. Fejlődési alakok átalakulása az életsiklus során	107
3.9. Fejlődésmenetek	109
4. A protiszták rendszeres áttekintése	115
4.1. A protiszták biodiverzitása	115
4.2. Taxonómiai összefoglaló	116
4.3. Az Opisthokonta szupercsoport	122
4.3.1. Microsporidia – Kisspórások (Fungi)	122
4.3.2. Nucleariidae	123
4.3.3. Myxozoa – Nyálkaspórások (Metazoa)	124
4.3.4. Choanozoa – Galléros-ostorosok törzse	126
4.3.5. Filastera	126
4.3.6. Ichthyosporea	127
4.4. Az Amoebozoa szupercsoport	127
4.4.1. A Lobosa altörzs	128
4.4.2. A Conosa altörzs	137
4.5. Az Archaeplastida szupercsoport	141
4.6. A Rhizaria szupercsoport	144
4.6.1. A Cercozoa törzs	144
4.6.2. A Retaria törzs	150
4.7. Az Alveolata szupercsoport	161
4.8. A Stramenopila szupercsoport	186
4.8.1. A kovaostorosok osztálya – Dictyochophyceae	186
4.8.2. A labirintusgombák törzse – Labyrinthulomycetes	187
4.8.3. A Bicosoecida csoport	187
4.8.4. A Gyöngyállatkák törzse – Opalinata	188
4.8.5. A valódi napállatkák csoportja – Actinophryda	189
4.8.6. A Blastocystea osztály	190
4.8.7. A petespórás gombák törzse – Oomycetes	190
4.8.8. A Hyphochytriales törzs	190
4.9. A Hacrobia klád	191
4.10. Az Excavata szupercsoport	192
4.10.1. A Heterolobosa törzs	192
4.10.2. Az Euglenozoa törzs	194
4.10.3. A Metamonada törzs	201
4.11. Protista <i>incertae sedis</i>	209
5. Videók	210

6. Ajánlott olvasmányok	217
Ismeretterjesztő könyvek	217
Szak- és tankönyvek	217
Szabadon letölthető (CC By 3.0) e-könyvek, brosrák	218
Protisztológiai témájú honlapok	218
Tudományos társaságok, szervezetek	218
Folyóiratok	218
Biodiverzitás	219
Filogénia	219
Humán és állati zoonózisok	219
Folyóiratcikkek és könyvfejezetek	219
7. Az illusztrációk forrásai	232
A Public Domain képek forrásai	232
A Creative Commons „Nevezd meg!” (CC By) és CC By-NC megjelölésű képek forrásai	232
A könyvben megemlített genuszok, fajok és alfajok jegyzéke	235

Bevezetés

A tankönyv célja bevezetni az olvasót az egysejtű eukarióták, a protiszták világába. A fő hangsúly a heterotróf egysejtűek bemutatására került, de a testszerveződés, -felépítés, evolúció, valamint az életfolyamatok ismertetése a protisza-világ egészének keresztmetszetét nyújtja.

Az algák és a nyálkagombák témakörében modern algológiai és mikológiai tankönyvek jelentek meg magyarul. Ezzel szemben a protozoológia területén legutóbb tizennégy éve jelent meg tankönyv (Csutorné Bereczky Magdolna: A protozoológia alapjai, ELTE Eötvös Kiadó 1998), noha azóta alapvetően új ismeretek halmozódtak fel, amelyek bemutatása mindenképpen indokolt. Nagyon sok új, nagyobb csoportot vagy kládot (leszármazási útvonalakat) jelölő elnevezés született, amelyről magyar nyelven még nem írtak. Korábban nem létező tudományterületek alakultak ki, amelyek számos újdonságot hoztak a protozoológia területén is (pl. genomika). Új elméletek születtek, amelyek magyarázatot adnak korábban csak jelenség-szinten leírt dolgokra. Végül, de nem utolsósorban, ma már nem célszerű mesterségesen szétválasztani az eukarióta mikroszervezetek bemutatását a protozoológiára és algológiára. Ez kizárólag a taxonómiára korlátozódó műveknél tartható fenn, tekintve, hogy maguk a kutatók is a taxonómiai ismereteikhez tartozó szakmai érdeklődésük alapján tartoznak egyik („protozoológus”) vagy másik („algológus”) csoportba.

Mivel a könyv fókuszában az egysejtűek mint önálló élőlények állnak, minden érintett biológiai tudományterület tárgyalása olyan mélységben történik, amit az adott témakör ismertetése megkövetel. Például a sejtbiológiai, biokémiai, ökológiai, stb. vonatkozásoknál nem a tárgyalt jelenség teljes mélységében való áttekintése a cél, hanem annak bemutatása, hogy az hogyan valósul meg az egysejtűeknél. A korábban megjelent ismeretterjesztő kézikönyvek nagyon sok részletet elárultak fajokról, csoportokról. A jelen könyv nem ismétli meg „leporolva” a régi könyvek ismeretanyagát, inkább a nagyobb protisza-csoportok és a tudományterületeken elért új eredmények bemutatása a cél, néhány jellemző faj ismertetésével.

Fontos törekvése még a könyvnek a szemléletformálás, annak érdekében, hogy az eukarióta élővilágot a biológus hallgatóknak és az érdeklődő laikusoknak végre ne az állat- és növényvilág szűkös dichotómiája jelentse.

A modern határozókönyvek, összefoglaló taxonómiai kiadványok, a különféle protisza-csoportokat bemutató monográfiák (néhány kivételtől eltekintve) idegen nyelven érhetők el. Ez a könyv nem hivatott ezt a hiányt pótolni. A kötet végén az olvasó az ajánlott olvasmányok között tájékozódhat a speciális területek szakirodalmáról.

1. fejezet - Az eukarióta egysejtűek – Régen és ma

Antony van Leeuwenhoek (1632–1723) kétszáznál is több levelét 1674-től küldte rendszeresen a Londoni Királyi Társaságnak. Ezekben az általa animalcula-nak (állatkáknak) nevezett mikroszkopikus lények világát mutatta be, és ezzel kezdetét vette a szabad szemmel láthatatlan élővilág, köztük az egysejtűek megismerése. Ám voltak olyan egysejtűek, amelyek már több mint kétezer éve az emberiség szeme előtt voltak, csak nem tudván mit kezdeni velük, egyszerűen megmagyarázhatatlan furcsaságoknak tartották őket. Már Hérodotosz és Plinius is felfigyelt az egyiptomi piramisok kötőmbjeiben rejtőző legnagyobb vázas egysejtűek, a foraminiferák szabályos héjaira. De hiába voltak szem előtt éppen a legnagyobb egysejtűek, és hiába jegyezték fel a 17. századtól kezdve számos mikroszkopikus élőlényt, még nem született meg az az ismeretrendszer, amelyben értelmezni tudták volna a látottakat. Hasonlóképpen, a maláriáról is évezredek óta olvashatók feljegyzések, de a kórokozó természetét csak a 19. század végére ismerték meg. A biológiai ismeretek, fogalmak gyarapodásával és a vizsgálati módszerek fokozatos kialakulásával a 19. század hatvanas éveire bontakozott ki a **protisztológia**.

A protisztológia az eukarióta egysejtűekkel foglalkozó tudományág. A **protozoológia** ennek hagyományosan a heterotróf egysejtűeket áttekintő része, de a kifejezés az utóbbi évtizedek szemléletmódosító eredményeinek következtében erősen háttérbe szorult. A fotoszintetizáló eukarióta egysejtűek többségét az **algológia** vizsgálja. Pusztán a protozoológia és algológia tudományágak nevéből nem egykönnyen lehet következtetni arra, hogy kutatóik milyen élőlényeket vizsgálnak. Az algológusok számára a fonalas és telepes szerveződésű algák és a prokariótákhoz tartozó cianobaktériumok is egyformán fontos vizsgálati objektumok. A protozoológusok viszont ma már csak eukariótákkal foglalkoznak, ugyanakkor vizsgálnak olyan élőlénycsoportokat is, amelyekről kiderült, hogy filogenetikai nézőpontból gombák (Microsporidia) vagy állatok (Myxozoa).

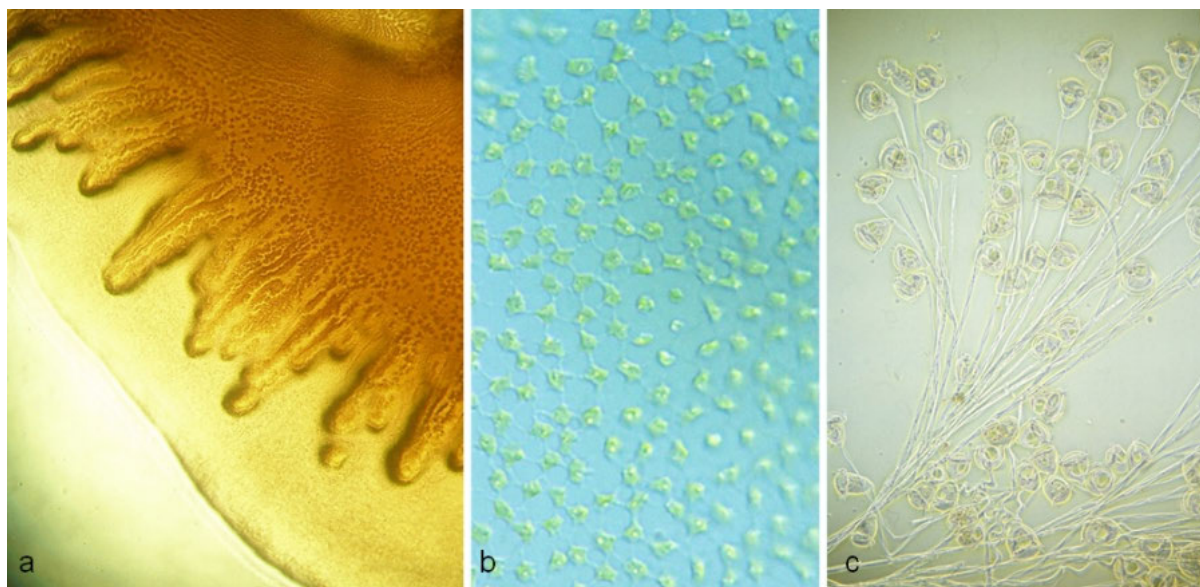
Ha valamilyen közös rendezőelv alapján próbáljuk megérteni, hogy mik is a protiszták, három szempontot érdemes közelebből megvizsgálni: a testszerveződést, a taxonómiai osztályozást és a filogenetikai rokonságon alapuló leszármazási viszonyokat. Amennyiben a szerveződési szintet tekintjük alapnak, leszögezhető, hogy a legtöbb protiszta egész életében egysejtű, de vannak köztük állandóan vagy csak időlegesen telepes fajok is (pl. *Volvox*, vagy egyes galléros ostorosok). Az algák és egysejtűek rendszertana hosszú időn át a növény- és állatvilágba tagozódva jelent meg, annak ellenére, hogy Ernst Haeckel német biológus már 1866-ban bevezette az önálló Protista taxont, ahol Protophyta néven szerepeltek az autotróf, Protozoa néven a heterotróf egysejtű élőlénycsoportok. A protiszta megközelítést azonban hosszú időre háttérbe szorította az Otto Bütschli által megírt első átfogó, háromkötetes protozoológiai alapmű (Bütschli: Protozoa I-III in: Bronn: „Klassen und Ordnungen des Thier-reichs”, 1880-82, 1883-87), amely az állatvilág primitív képviselőiként mutatta be a heterotróf egysejtűeket, és a tudományterület első átfogó szintézisét nyújtotta. Franz Doflein protozoológiai tankönyve („Lehrbuch der Protozoenkunde”, 1901) szintén alapvető fontosságú, a kor összes ismeretanyagát igyekezett összefoglalni. A később Eduard Reichenow társszerzővel közösen közreadott, 1953-ig összesen hat kiadást megért munkában Doflein két altörzsre osztotta az egysejtűeket, egyikbe a csillósokat (Kétfélelemagvúak) másikba a maradék összes csoportot egyesítette (Egyfélelemagvúak). Rendszertana Magyarországon több mint 80 évre köbevésvé meghatározta az egysejtűek oktatását és azt a szemléletet, ahogyan az egysejtűeket elképzelték. Az alkalmazott területeken (pl. parazitológia) ma is él a Bütschli és Doflein által kialakított kép. A taxonómiai besorolás és a szerveződési szint ismerete önmagában tehát nem alkalmas arra, hogy megértsük, mik is a protiszták.

A harmadik megközelítés vezérfonala a filogénia. A protiszták csoportjai az élőlények törzsfáján elszórva helyezkednek el a nagy makroszkopikus eukarióta csoportok: az állatok, a növények és a gombák között, nem alkotnak egységes kládot ill. monofiletikus csoportot. Beható megismerésük így csak a teljes eukarióta élővilág leszármazási viszonyainak ismeretében lehetséges. Az eukarióták leszármazási kapcsolatainak leírása egy kirakósjátékhoz hasonlítható: napjainkra számos elem a helyére került, az egész képet azonban nem látjuk addig, amíg az utolsó darabot be nem illesztettük. A protisztákat ma mint az eukarióta filogénia különféle ágait szemléljük, ahol az ágak – kládok – közti kapcsolatok felderítése még mindig intenzíven zajlik.

A protiszták napjainkban használatos másik elnevezése: egysejtű mikroeukarióták.

1.1. Az egysejtű élőlény

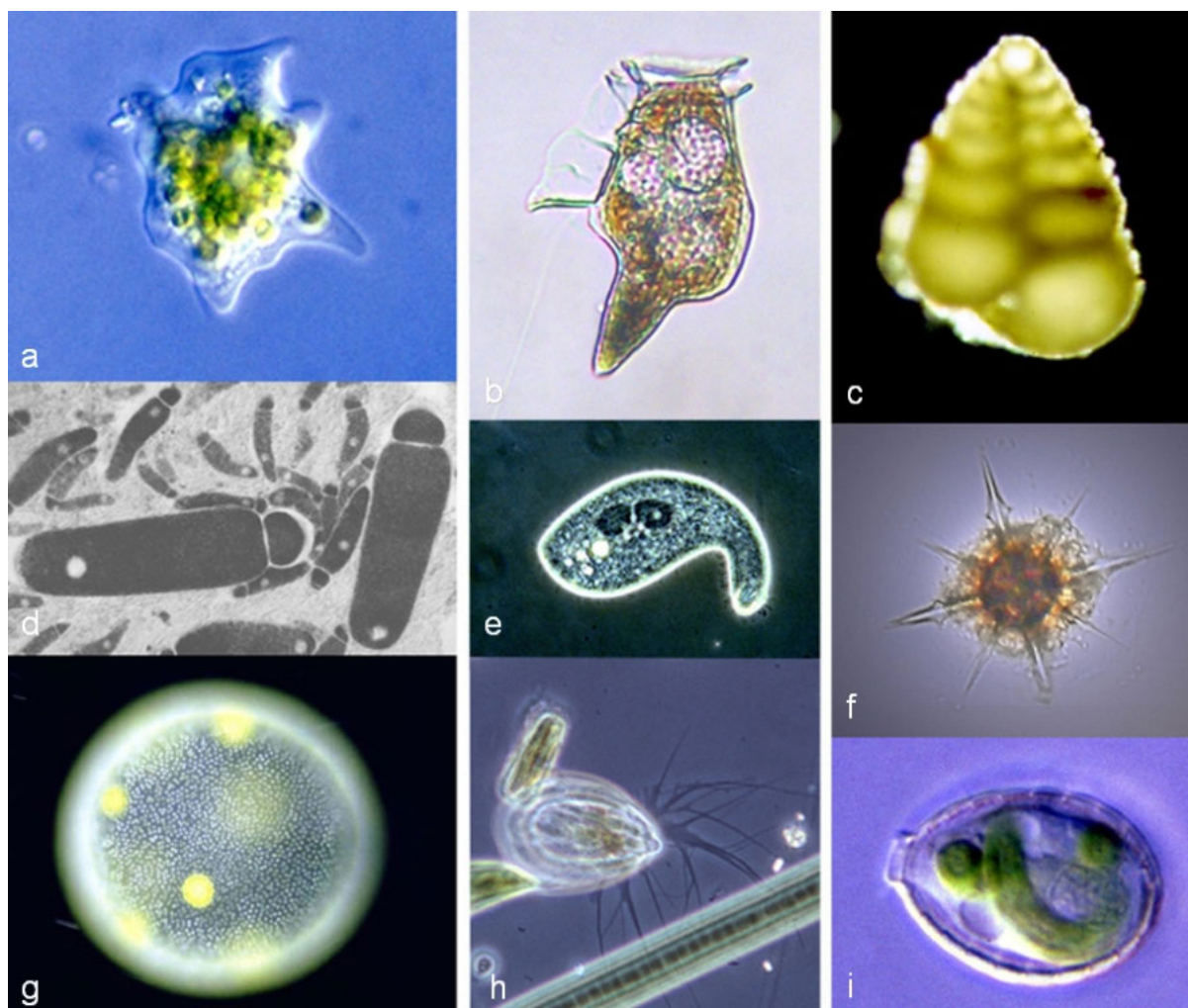
Az egysejtű elnevezés a protiszták egyik meghatározó tulajdonságára utal: az egész élőlény egyetlen sejtből áll. A legtöbb protisza valamennyi életfolyamat teljesítésére képes egysejtű állapotban, azonban számos csoportban kolónia alakul ki. Vannak állandóan telepet alkotó fajok (pl. *Volvox* spp. *Zoothamnium* spp.) és olyanok, amelyek csak időlegesen kapcsolódnak össze (egyes galléros ostorosok). A telepképző sejtek között azonban nincs szoros sejt-sejt kapcsolat, nem találni meg a valódi szövetes állatoknál jellemző sejtkapcsoló struktúrákat. A sejteknél nincsen szomatikus differenciálódás, még valamennyi sejt képes az önálló életre. Egyes protiszták ál- vagy valódi plazmódiumot képeznek. A pszeudoplazmódiumban, bár a sejthárak megvannak, sejtek sokasága képez egy egységes növekedést és formát mutató élőlényt. Ilyenek az ún. sejtes nyálkagombák (Acrasida). A valódi plazmódiumnál a sejtmag osztódásával a sejt osztódása nélkül növekszik az élőlény, akár sok centimétert elérő méretűre, és jellemző a plazmódiumok fúziója. A valódi nyálkagombáknál találni a legnagyobbra növő plazmódiumokat, így ezek tekinthetők a legnagyobb méretű protisztáknak. A protiszták sejtjei soha nem alkotnak szöveteket.



1.1. ábra. Telepes protiszták. a) Sejtes nyálkagomba pszeudoplazmódiuma (Amoebozoa, Mycetozoa) b) *Volvox aureus* (Archaeplastida, Chloroplastida) c) *Carchesium* sp. (Alveolata, Peritrichia)

Az egysejtűeket gyakran csoportosítják aszerint, hogy autotróf vagy heterotróf szervezetek. A különböző protiszcsoportok tagjait közelebbről megvizsgálva azonban kiderül, hogy nem húzható éles határvonal a két anyagcseretípust képviselő csoportok közé. Az evolúció során egyesek (pl. a csúcsszerves spórások) olyan fejlődési utat jártak be, ahol az eleinte heterotróf ős áttért az autotróf életmódra, majd (immár sejtélősködőként) ismét heterotróf lett. Még a zöld növényeket is tartalmazó Archaeplastida kládban is találni olyan egysejtűt, amely a plasztisz megléte dacára szaprotróf, illetve parazita életmódra tért át (*Prototheca*). Az autotrófia az eukarióták körében számos vonalon kialakult.

Az egysejtűek tehát mind testszerveződésük, mind anyagcseréjük tekintetében nagy változatosságot mutatnak.



1.2. ábra. A protiszták formai változatossága a) *Thecamoeba viridis* (Amoebozoa), b) *Dinophysis caudata* (Dinozoa), c) *Textularia* sp. (Retaria), d) *Gregarina blattarum* (Apicomplexa), e) *Trachelophyllum* sp. (Ciliophora), f) Arthrakanthida (Retaria), g) *Volvox aureus* (Chlorophyta), h) *Pleurophrys* sp. (Cercozoa), i) *Paulinella chromatophora* (Cercozoa)

1.2. A protisza-sejt kialakulása

1.2.1. Az eukarióta sejt létrejöttét bemutató elméletek

Az élet keletkezését és a legegyszerűbb sejt szerkezet kialakulására vonatkozó elméleteket ez a könyv nem tárgyalja. Az élővilág Woese-féle rRNS törzsfája a jelenleg uralkodó elképzelés szerint három nagy, eltérő szerveződést mutató csoportra, azaz doménre osztható: baktériumok (**Eubacteria**), ősbaktériumok (**Archaea**) és eukarióták (**Eukaryota**). Az eukarióta sejt létrejöttének számos mozzanata ismert, míg másokról még csupán gyenge előfeltevések vannak.

A két legismertebb, napjaink szakirodalmában is létező hipotézis az **autogenezis** és a **szimbiogenezis**. Az autogén keletkezés elmélete szerint egyetlen leszármazási vonal fokozatos evolúciója vezetett az eukarióta sejt megjelenéséhez. Ennek az elméletnek számos továbbfejlesztett változata ismert, amelyek egy része a legutóbbi években keletkezett. Ezek egyik közös vonása, hogy nem feltételezik a mitokondrium szerepét a prokarióta-eukarióta átalakulásban. Az elméleteket jelentősen gyengítik a mitokondriumnak az eukarióta evolúcióban betöltött szerepére vonatkozó tudományos bizonyítékokkal alátámasztott érvek: ezek szerint bizonyos, hogy a mitokondrium már jelen volt az utolsó eukarióta közös ősből, sőt, energetikai okokból elengedhetetlen volt ahhoz, hogy az eukarióta sejt jellemző komplexitás megvalósuljon.

A szimbiogenezis egy egysejtű gazdaszervezet és endoszimbiontája együttélése, szimbiózisa során egy minőségileg új élőlény létrejöttének folyamatát jelenti. A szimbiogenezis kifejezést **Constantin Mereschowsky** vezette be az általa tanulmányozott szervezetek vizsgálatából levont következtetések alapján. Az eukarióták szimbiogenezis útján történő kialakulására is két elméletcsoport létezik. Az egyik ugyancsak szükségtelennek tartja a mitokondrium szerepét a folyamatban, és a sejtmagot tartja szimbionta eredetűnek. E szerint a sejtmag szimbiogenezis révén történő kialakulásával keletkezett az eukarióta sejt, majd ezt követően zajlott le az egyik eukarióta csoportban a mitokondriumot eredményező szimbiogenezis. A mitokondriummal nem rendelkező eukarióta leszármazási vonalak pedig kihaltak, hiszen ma már tudjuk, hogy minden recens eukariótában elsődlegesen jelen van a mitokondrium. Azonban a sejtmag, mint egykor önállóan létező élőlény léte még közvetett bizonyítékokkal sem támasztható alá.

A szimbiogén eredet elméletének másik alcsoportja a mitokondrium kialakulását tartja kulcsfontosságúnak az eukarióták létrejötténél. A befogadó sejt valamilyen egyszerű ősbaktérium, *Thermoplasma* vagy metanogén baktériumok rokonsága lehetett. A sejtmag kialakulása szimbiogenezis nélkül történhetett, autogén módon.

Az utóbbi elképzelés tulajdonképpen a mára széleskörben elfogadott, szűkebb értelemben vett **endoszimbionta elmélet**, amelynek a lényege, hogy a szemiautonóm organellumok, a mitokondrium és a kloroplasztisz baktériumok bekebelezésével került be a fagocitózisa képes, sejtfallal már nem rendelkező ősbaktérium-sejtbe. (Vannak amellet szülő érvek, hogy a fagocitózis képessége csak később, már az endoszimbiózis megvalósulása után jelent meg: erre utaló közvetett bizonyíték egy mai, sejtfallal rendelkező cianobaktériumban élő szimbionta baktérium létezése. Itt a szimbionta baktérium nyilván nem bekebelezéssel jutott a gazdasejt belsejébe, minthogy a cianobaktériumok körében a fagocitózis ismeretlen. A fizikai akadályt jelentő sejtfal leküzdésének módjáról egyelőre még feltevések sincsenek.)

1.2.2. A mitokondrium kialakulása

A mitokondrium lehetséges őst vizsgálva a Rickettsia-baktériumok, vagy a fakultatív anaerob, *Rhodobacter*-szerű alfa-proteobaktériumok tűnnek valószínűnek. A szimbiogenezis folyamata során a mitokondrium kialakulása egyszer következett be. A ma létező mitokondriumok, a hidrogenoszómák és a mitoszóma mind ennek az egyszeri lépésnek az evolúció során változatos formában jelentkező eredményei. Az is valószínű, hogy a mitokondrium szimbiontává alakulása relatíve rövid idő alatt következhetett be, átmeneti alakok nem maradtak fenn, ahogyan többszöri „próbálkozásnak” sem ismerjük nyomát.

Az eukarióta sejt szimbiogenezissel létrejött komplexitása tette lehetővé a **kambriumi evolúciós robbanást** (542 millió éve), amellyel kezdetét vette az eukarióta élővilág látványos diverzifikálódása és a bolygónkon lehetséges niche-ek korábbiaknál sokkal hatékonyabb betöltése. Ennek jelentősége tehát túlmutat a protisztákon, valamennyi eukariótát érinti, így érdemes egy kicsit közelebbről áttekinteni.

Miben áll az eukarióta sejtek komplexitása?

Egy új (Lane 2011) hipotézis szerint az első endoszimbionták egy része elpusztult az ősbaktérium-gazda citoplazmájában és a szimbionta nukleinsavainak egy része plazmidok és más mozgó genetikai elemek révén bekerülhetett a gazda DNS-ébe. Ezen elképzelés szerint a sejtmaghártya ennek a gyakran káros mutációkat eredményező „bombázásnak” az elkerülésére létrejött adaptációnak tekinthető. (Fontos, hogy ebben az időszakban más prokariótákból származó „hasznos” gének is gyarapíthatták a leendő eukarióta DNS-ét.) Az így elkülönülő sejtmag már tartalmazhatta a szimbionták genomjának a tetemes részét. A leendő mitokondriumokban megmaradó gének viszont továbbra (jelenleg) is kódolják az oxidatív foszforilációhoz szükséges fehérjéket, amellyel villámgyors visszacsatolásra képesek a gyorsan változó környezeti feltételek között. Ez tehát a gazdán belüli fennmaradásukhoz elengedhetetlen volt, ahogy a gazdasejt számára is az aeróbbá váláshoz. Így jöhetett létre a mitokondrium genomjának a megosztottsága az organellum és a sejt között, ami miatt a hasonló sorsú kloroplasztisszal együtt „**szemiautonóm organellum**”¹-nak nevezzük. A mitokondriumok, rendszerint sokadmagukkal a gazda citoplazmájában mindenhol előfordulhatnak. Így a sejt méretét már nem korlátozza az energia-ellátás kényszere. Az eukarióta sejt tehát nagyobb méretet ölthetett, mint a prokarióták egyetlen sejtje. (Az olykor hatalmas cianobaktériumok nem magányos sejtek, hanem több sejtből kialakuló kolóniák.) A méretnövekedés és a különböző típusú anyagcsere-utak számának növekedése viszont lökést adott a sejten belüli anyagtranszport és molekuláris szintű mozgások kifejlődéséhez, valamint a folyamatok térbeli izolálásához (kompartimentáció) vezető evolúciónak, kialakítva az endomembrán-

¹Szemiautonóm organellum: olyan sejtszervecske, amelynek saját DNS-e van, amely az osztódásához szükséges géneket, továbbá egyes, a működéséhez kapcsolódó géneket tartalmaz (mitokondrium, plazsztizsok). A szimbiogenezis során az egykori endoszimbionták genomjának nagy része bekerült a gazda sejtmagjába.

rendszereket valamint a sejtvázat. Az ősi eukariótánál valószínűleg az ivaros folyamat is megjelent, a kariogámiával együtt. A rekombináció adta lehetőségek a korai eukarióta-biodiverzitás növekedéséhez vezethettek, ugyanakkor gátat szabtak a káros mutációk manifesztálódásának. A cirkuláris helyett a lineáris kromoszómák megjelenésénél az elpusztult prokariótákból származó plazmidok inszerciós helyei játszhattak szerepet, amelyek a gazda DNS-ét mintegy feldarabolták. A telomeráz-enzimek a kromoszómavégek reparálásával lehetővé tették a lineáris forma stabilizálását. A DNS mennyisége a sokszorosára nőtt, nemkódoló szakaszok és intronok jelentek meg benne, génduplikációk, új géntípusok születtek. Az eukarióta csilló (ostor) kialakulása valószínűleg a mitotikus apparátusban megjelenő magorsófonalak létrejöttéhez köthető. Mint ilyen, az ősi eukarióta része lehetett, már az utolsó közös eukarióta ősből. (A Lynn Margulis által évtizedek óta javasolt, a tudományos népszerűsítő irodalomban is permanensen jelenlévő szimbionta eredet mellett, amely epibionta *Spirochaeta* baktériumokból eredeztetné az eukarióta csillót, semmilyen hiteles bizonyíték nem szól. Ld. pl.: Margulis 2000).

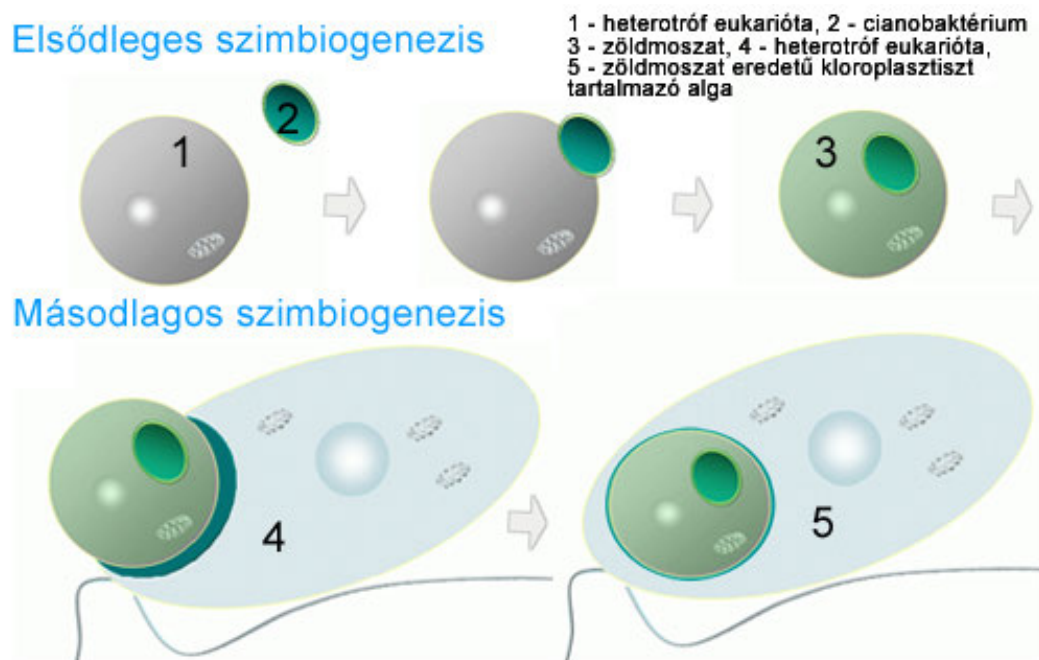
A valódi szövetes élőlényeknél (állatok, növények) a szerveződés eme következő szintje a sejtek differenciálódását, majd a test funkcionális tagolódását eredményezte, jelentős méretnövekedéssel egybekötve. A protiszták a szövetes szerveződés és a szomatikus sejtek differenciálódása nélkül evolúciót a lehető legváltozatosabb élőhelyekhez történő sikeres adaptáció felé: bolygónk minden lehetséges élőhelyén ott vannak. Változatos együttélések jöttek létre a növények és állatok, sőt, protiszták testében a gazda és a protiszta között (mutualista és parazita kapcsolatok), amelyek az ősi, szabadonélő alakoktól mind életmódban, mint felépítésben messze elütő, komplex és specializált élőlényeket hoztak létre. Ezért nem is lehet egy általánosított protiszta képét felvázolni, legalább 5-6 morfológiai csoport az, ami közelítést ad a protiszták változatosságáról. A mai mikroeukarióta élővilág arculatának kialakulásában tehát a szövetes fejlődést mutató eukarióták is fontos szerepet játszottak. Mint látni fogjuk, az endozoikus szimbionta (parazita) életmód néhány gomba és állat esetében reduktív evolúcióval másodlagosan a protisztákra emlékeztető leegyszerűsödéshez is elvezetett (Microsporidia, Myxozoa).

1.2.3. A kloroplasztisz kialakulása

Mereschkowsky a 19-20. század fordulóján először kovaalgákban vizsgálta a kloroplasztiszok – vagy ahogyan akkoriban hívták: kromatofórák – számát, szerkezetét. Ezek, valamint kortársainak leíró morfológiai, fiziológiai munkái vezették el az 1905-ben megjelent „Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche” (A kromatofórák természete és eredete a növényvilágban) c. cikkéhez, amely a szimbiogenezis alapműve lett (noha a kortársak nem ismerték fel a mű jelentőségét). Az orosz tudós alapvető jelentőségű állításokat tesz 1905-ös cikkében: 1. a kloroplasztiszok nem újonnan keletkeznek a citoplazmában, hanem osztódnak. Hozzáteszi, hogy növényeknél az új hajtásokban a már jelenlévő leukoplasztiszokban a fény hatására kezd megjelenni a klorofill. A kloroplasztiszok a sejttagtól függetlenül viselkednek, a szétroncsolt növényi sejtek kloroplasztiszai életben maradnak. 2. Megállapítja, hogy a kloroplasztiszok nem különböznek érdemben az egysejtűekben szimbiontaként ismert zoochlorelláktól. 3. Leírja, hogy léteznek olyan élőlények, amelyek tulajdonképpen szabadonélő „kromatofóráknak” tekinthetők. Az alfejezet végén nyomatékosan kijelenti, hogy a „kromatofórák” olyan Cyanophyceae-k (mai kifejezéssel élve cianobaktériumok), amelyek elárasztották a gazdasejt citoplazmáját. 4. A sejtben található „kromatofórák” szimbionta Cyanophyceae-k. A teljesség kedvéért megemlíti olyan egysejtűeket, ahol a kromatofórák még a Cyanophyceae-k kékeszöld színét őrzik. Állítása szerint, ha a színük kékeszöld helyett fűzöld lenne, normál kloroplasztiszoknak tartanák őket. Példaszervezetei az ilyen átmeneti állapotra a *Paulinella chromatophora* házas amőba, a *Cyanomonas americana* (valójában *Cyanophora paradoxa*) ostoros és a *Rhizosolenia styliformis* kovaalga voltak. 1920-ig több közleménye is napvilágot látott, írásaiban később a sejttag szimbiionta eredetét is felvetette, ami jócskán rontott életműve korabeli fogadtatásán. Az I. Világháborút követően a téma feledésbe merült. Történt ez annak dacára, hogy Ivan Wallin amerikai tudós 1927-ben a mitokondriumok szimbiionta eredetéről írt művében („Symbiontism and the Origin of Species”) röviden felidézte angol nyelven is Mereschkowsky eredményeit. A kor egyik meghatározó darwinista tudósa, E. B. Wilson, azonban Mereschkowsky szimbiogenezisét szórakoztató fantáziálásnak, a szárnyaló képzelet szüleményének nevezte. Bár Wallin hipotézisét is játékos elmeszálásnak tartotta, nem zárta ki, hogy később tudományos megfontolás tárgya legyen. Ezt követően közel fél évszázados hallgatás következett, míg 1970-ben napvilágot látott Lynn Margulis: „Origin of Eukaryotic Cells” c. írása és ezzel a szimbiogenezis jelenkori újrafelfedezése.

A kloroplasztisz kialakulása után az eukarióták között több vonalon is létrejöttek autotróf élőlények. Az Archaeplastida klád ősi képviselőjénél alakult ki a kloroplasztisz, a kékeszöldalgák (Glaucophyceae), a zöldalgák (Chlorophyceae), a vörösalgák (Rhodophyceae) és a növények (Plantae) valamennyien ezen ős leszármazottai. A többi autotróf protiszta másodlagos és harmadlagos szimbiogenezissel szerezte meg az autotróf anyagcserét lehetővé tevő partnert. **Másodlagos szimbiogenezisnek** azt a folyamatot nevezzük, amikor egy cianobaktérium-eredetű kloroplasztiszt tartalmazó eukarióta endoszimbionta alga – azaz egy Archaeplastida – alakul át organellummá a

gazdában. **Harmadlagos szimbiogenezis**nél olyan endoszimbionta algából lesz sejtszervecske, amely már maga is eukarióta-eredetű plasztiszt tartalmaz. Másodlagos szimbiogenezis (zöldalga-partner felvétele) történt az Euglenozoa egyik csoportjában, amelyeket Euglenoidea algáknak vagy Euglenophyceae-nek neveznek, valamint a Chlorarachnea csoportban. (Az Euglenozoa másik nagy kládjában, a kinetoplasztidáknál, nem volt autotróf közjáték.) Másodlagos szimbiogenezis vörösalga felvételével több csoportban is megtörtént: a Stramenopila, a Haptophyta és a Cryptomonadea algáknál, továbbá a Myxozoa kládban (a spórás egysejtűeknél és a dinozoáknál). A Dinozoa törzsben teljesezik ki a plasztiszok diverzitása: harmadlagos szimbiogenezissel további, egykor szabadonélő, autotróf egysejtűt vettek fel és alakítottak organellummá: például a *Durinskia* dinoflagelláta kovaalgát, a *Karlodinium* mészmoszatot és a *Dinophysis* Cryptomonadea-t. A **szeriális másodlagos szimbiogenezis** során a *Lepidodinium* nevű Dinozoa ismét egy endoszimbionta zöldalgából alakította ki második kloroplasztiszt (Keeling 2010).



1.3. ábra. Elsődleges és másodlagos szimbiogenezis.

1.2.4. A szimbiogenezis elmélet fogadtatása

Tudománytörténeti érdekesség, hogy a szimbiogenezis jelentőségét hosszú évtizedekkel annak első közlését követően ismerte el a tudományos közösség, pedig a kloroplasztisz eredetével kapcsolatos elmélet logikus és látványos érvelésen alapult, bár a perdöntő bizonyítékokkal szolgáló ultrastrukturális és biokémiai vizsgálatok csak fél évszázaddal később valósulhattak meg. A 19–20. század fordulóján a biológusok Darwin mutáción és szelekción alapuló evolúcióját népszerűsítették és elutasítottak vagy legalábbis figyelmen kívül hagytak minden alternatív elképzelést. Darwin a szimbiogenezis folyamatát még nem ismerhette, bár a szimbiózis jelenségéről és a zuzmók felépítéséről elvben tudhatott volna (Schwendener 1867-ben közölte a zuzmók kettős természetéről szóló írását, de Bary 1879-ben általánosította a szimbiózis kifejezést mint a nem azonos élőlények együttélését). Ő azonban nemigen érdeklődött a mikroszkopikus élővilág iránt. Műveiben ugyan megemlíti olykor algákat vagy primitív élőlényeket, amelyek mind az állatvilág, mind a növényvilág részének tekinthetők és egyfajta köztes állapotot testesítenek meg a két nagy csoport között. Feltételezhető, hogy Darwin az akkortájt sok műkedvelő mikroszkopizáló tanulmányainak népszerű alanyaira, a mixotróf Euglenákra gondolt. Ez a **Proto-Euglena hipotézis**ként emlegetett elgondolás (pl. Kutschera 2009), amely már születésekor is idejétmúlt volt – tekintettel pl. Darwin nagyhatású német népszerűsítőjének, egyben a korabeli protisztológia vezéralakjának Ernst Haeckelnek az életművére –, mélyen bevésődött a magyar természettudományos oktatásba. A XX. század tankönyveiben és az ismeretterjesztő irodalomban az *Euglena* a növény- és állatvilág közti kapocs szerepét töltötte be. Holott Darwint csupán a közös leszármazás gondolata vezette, amely szerint végső soron a növény- és állatvilág is egy univerzális közös őstől eredeztethető. Az *Euglena*-t és fotoszintetizáló rokonait ma már a szimbiogenezis iskolapéldái között tartjuk számon.

1.2.5. Az univerzális közös ős

Az univerzális közös ősről ezideig csak halvány elképzelések vannak. Feltételezhető, hogy az eukarióta sejt kialakulása során az utolsó univerzális közös ős már nem rendelkezett a prokariótákra jellemző sejtfallal. Erre utal az a tény, hogy a gombák, algák és protiszták sejtfala nem homológ. A dinamikus, aktinban és tubulinban gazdag sejtvázs kialakulását elősegíthette a sejtfal eltűnése. A szimbiogenezis egyik szereplője, az ősbaktérium már fagocitózissal tett szert szimbiontákra. A fagocitózis szerepét ezért számos kutató döntő jelentőségűnek tartja a szimbiózis kialakulásában. Más nézet szerint a mitokondrium korábban kialakult, semhogy az ősi eukarióta képes lett volna bekebelezésre.

Az utolsó közös eukarióta ősrre vonatkozó kutatások kizárólag molekuláris módszerekkel történnek. 27 eukarióta és 994 prokarióta genom vizsgálata során közel 600 olyan gént azonosítottak, amelyek jelen lehettek az utolsó közös eukarióta ősből és homológjaik megtalálhatók az ősbaktériumokban vagy az eubaktériumokban. A homológ gének vizsgálata során kiderült, hogy az ősbaktérium genomból származó gének többsége az eukarióta nukleáris génekkel áll testvércsoport-viszonyban és sok gén a genetikai információ tárolásával, ill. feldolgozásával kapcsolatos. Az eubaktérium genomból származó gének közül az alfa-proteobaktériumok génjei csoportosultak legtöbbször az eukarióta génekkel, főként az energetikai folyamatokkal összefüggők. Ezek az eredmények megerősítik, hogy az első eukarióta kialakulása során egy ősbaktérium és egy alfa-proteobaktérium szimbiogenezise történhetett. Nem meglepő módon azonban minden nagyobb prokarióta taxonból kerültek ki eukarióta génekkel testvércsoportot alkotó gének. Az eukarióták kialakulását követő mintegy kétmilliárd év alatt a baktériumok között számos gén cserélhetett gazdát horizontális géntranszferrel (Thiergart és mtsai 2012).

1.2.6. Az első protiszták megjelenése

A protiszták története egyidős az eukariótákéval. Az utolsó univerzális közös ős adaptív radiációjával létrejöttek a különböző egysejtű kládok. A legősibb egysejtűekről csak feltevésekkel rendelkezünk. Az biztos, hogy a legelső eukarióták a földtörténeti előidő (proterozoikum, 2500–542 millió éve) közepe - során már jelen voltak. A kőzetekben talált ősmaradványok távolról sem olyan informatívak, mint a fanerozoikum elejétől, az őidővel kezdődő periódusban (542 millió évtől kezdődően). Sokszor azt sem könnyű eldönteni, hogy mikrofossziliáról van-e szó, vagy ásványi eredetű-e a talált képlet. A már teljes biztonsággal egysejtűnek tekinthető első ősmaradványok nem régiebbek 750–700 millió évnél. A mai protisztákkal megfeleltethető, fosszilizálódásra alkalmas képletek az ediacara-időszakban (~635–542 millió év) és a kambriumi evolúciós robbanás (542 millió éve) időszakából maradtak fenn nagyobb mennyiségben.

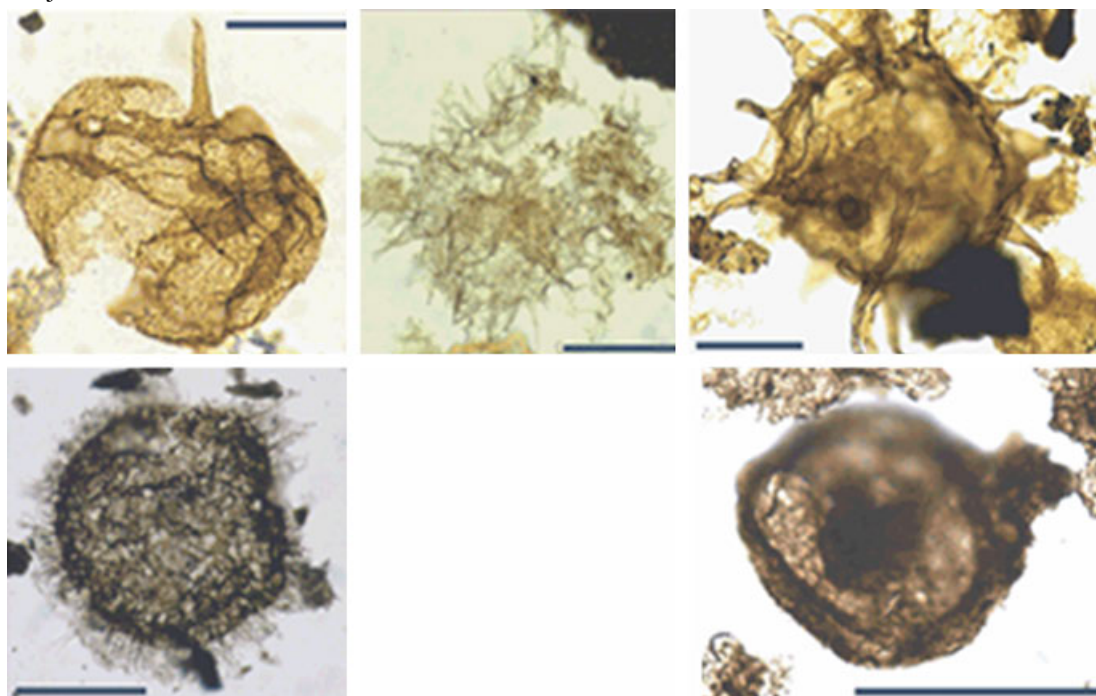
A kővületek mellett az ú.n. **biomarker-molekulák** jelenlétét tekintik valamely élőlénycsoport létezése közvetlen bizonyítékának. Az eukarióták kialakulása minden bizonnyal jóval a legrégebbi eukarióta-fossziliák korát megelőzően megtörtént, a feltevések szerint körülbelül 2 milliárd éve. Más kutatók az eukarióták kialakulásának idejét azonban még korábbra, akár 2,7 milliárd évre teszik, az ú.n. acritarchák vizsgálata alapján. Ezek azonban olyan struktúrák, amelyekről még az sem állapítható meg teljes bizonyossággal, hogy élőlények maradványairól van-e szó.

Az **acritarchák**, savban nem oldódó, apró, mikroszkopikus szerves maradványok ($>50\ \mu\text{m}$), amelyek karbonátot és szilikátot nem tartalmaznak, és amelyeket semmilyen ismert élőlényvel nem lehet azonosítani. Nevet is adnak nekik, a hasonló alakúakat morfológiájuk alapján osztályozzák, de ezek a jobbra ismeretlen képződmények nem vethetők össze az ismert filogéniájú protisztákkal.

Az acritarchák között különböző morfológiájúak akadnak. Lehetnek különösebb mintázat nélküli (de belül komplex ultrastruktúrával rendelkező) sejtfalnak tűnő képletek, vagy összetett felszíni struktúrával rendelkezők, amelyeknél a nyúlványok szimmetrikus elrendeződését aszimmetrikusan elhelyezkedő nyúlványok törlik meg. Az ilyen elrendeződés a kutatók szerint arra utal, hogy a sejt aktívan növekedett, így a sejthártya már képes volt növekedésre és a sejtvázs alkalmas lehetett arra, hogy közreműködjön a sejt morfogenezisében és a felszíni struktúrák létrehozásában. A bonyolult felszíni struktúrák kialakítása tehát fejlett intracelluláris hátteret sejtet (endomembrán-rendszerek, sejtvázs megléte), amely az ősi eukarióták jellemzője.

Milyen alapon tekinthető egy acritarcha prokariótának vagy eukariótának? Az eukariótának tartható maradványok rendszerint nagyobbak ($50\text{--}300\ \mu\text{m}$), a felületükön tüskeszerű kinövések lehetnek (acanthomorph acritarchák) és burokszerű védőréteg található rajtuk. E három tulajdonság egyidejűleg soha nincs meg a prokariótáknál. A prokarióta sejtfal, a cianobaktériumoktól eltekintve, rendszerint nem tartalmaz olyan összetevőket, amelyek jól

fossilizálódnának. Az eukariótának tekintett acritarcháknál a sejtfalnak tekintett réteg többrétegű, bonyolult struktúrájú.



1.4. ábra. Acritarchák ediakára-időszaki. kőzetekből (Ausztrália) (forrás: Grey 2005)

Valamennyi kontinensen szórványosan előfordulnak a proterozoikumból származó üledékek, így acritarchákat és más maradványokat is kimutattak már a világ legkülönbözőbb területein. A maradványok azonosítását nagyon megnehezíti, hogy azok a kőzetek, amelyek megfelelő korúak volnának, a földtörténet során erősen átkristályosodtak, és a rétegek felgyűrődtek, szétmállottak. Dél-Afrikában azonban sikerült egy kivételesen jó megtartású, kevés zavarást szenvedett üledékből mintát venni. Ez eredményezte az eddig ismert legrégebbi acritarchákat, amelyeket felfedezők eukariótának tartanak. A 3,2 milliárd éves acritarchák hihetetlenül kitolják az eukarióták megjelenésének becsült időpontját. Ha ez bebizonyosodna, akkor az eukarióták nagyjából az első sztromatolitokkal – fotoszintetizáló cianobaktériumok által létrehozott üledékszerkezetekkel – lennének egyidősek, s ez a tény alapvetően megváltoztatná az élővilág kialakulásáról formált képünket (Buick 2010).

A jelenleg uralkodó egyik álláspont csak az 1,8 milliárd évnél fiatalabb acritarchák némelyikét tekinti a legkorábbi eukariótának (pl. az észak-kínai Changzhougou formáció Changcheng csoportjából).

Az eukarióták megjelenésének ideje tehát ma még vitatott, de általában 2 milliárd évvel ezelőtre teszik. Vannak érvek korábbi megjelenésük mellett is, azonban minél távolabbra megyünk vissza az időben, a bizonyítás annál nehezebb. Nyugat-Ausztráliában palakőzetben 2,7 milliárd éves, eukarióta-eredetre utaló szteránvázis vegyületeket találtak (biomarker-molekulák!), azonban mikrofossziliák hiányában a lelet nem tekinthető bizonyítéknak az eukarióták ilyen korai létezése mellett (Knoll és mtsai 2006).

1.2.7. A modern protiszták megjelenése

A legkorábbi mikrofossziliák nem feleltethetők meg a mai modern protisza-csoportok egyikének sem. A modern protiszták, vagyis a recens kládok képviselőinek eddig talált legősibb fossziliái az egykamrás foraminiferákra emlékeztető, 20-300 µm méretű képletek. Már a kambriumi evolúciós robbanást közvetlenül megelőző időszakból, a neoproterozoikumból ismeretesek, elsőként svédországi foszfátgumókban fedezték fel őket (Porter és Knoll 2000).

A kovavázal rendelkező radioláriákat sokáig csak a földtörténeti őidő ordovícium időszakából ismerték. Újabbán azonban Kína területén a földtörténeti őidő elejéről, a korai kambriumból származó egykori óceáni üledékekben, fekete palában levő karbonát és foszfátgumókban, valamint az ú.n. szalagos radiolarit kőzetben sikerült gömbölyű radiolária-vázakat felfedezni, olyanokat, amelyeket a közelmúltig csak az ordovíciumból származó kőzetekben

találtak. Az ősmaradványok kinézete már a ma ismert formákra emlékeztet: szabályos kristálykinézetű gömbalak, tüskeszerű nyúlványokkal. A feltehetőleg planktonikus életmódú egysejtűek maradványai már hangsúlyosan részt vettek az óceán szilícium-körforgalmában, a szintén kovavázú üveg- és kovaszaru-szivacsokkal együtt. Az üledékek alapján ismert, hogy a nagyszabású fitoplankton-virágzásokat anoxikus ill. oxigénszegény periódusok követték a tengerfenéken. A nyílt víz lebegő élőlényközösségének, a planktonnak a létrejöttét úgy képzelik el, hogy a tengerfenéken tapasztalt oxigénhiány elől vándoroltak az alzat lakói a víztérbe. A kora kambriumi radiolária-leletek egybeesnek az ilyen, planktonvirágzást követő oxigénszegény alzatra utaló nyomokkal, alátámasztva az eleinte csak hipotetikus elképzelést a plankton eredetét illetően. Ezek a radiolária leletek azért is különlegesek, mert a legtöbb fosszília felismerhetetlenné vált a megkövesedett tengeri üledék átkristályosodása következtében (Braun és mtsai 2007).

A legidősebb alga-fossziliák körülbelül 1,2 milliárd évesek. Jelen ismereteink szerint a legrégebbiek a 1,2 milliárd éves Bangiophyta-rokonságba tartozó vörösalga és a Stramenopila csoportba tartozó *Paleovaucheria*, amely szintén több mint 1 milliárd évvel ezelőtről származik. Egy, a dinoflagelláták ősi képviselőiből származó szteroid, az ún. **dinoszterán** biomarker-molekula már 1,1 milliárd éve jelen van, csakúgy, mint a sokszögletű, dinoflagellátacisztrára emlékeztető struktúrák a mikrofossziliák között, bizonyítva az alveoláták ősi eredetét. A legkorábbi csillósokra is közvetett módon, biomarker-molekulákból lehet következtetni: eszerint már a neoproterozoikumban léteztek. Egyik csoportjuk, a lorika-típusú vázzal rendelkező tintinnidák maradványait például a legutóbbi időkben a mongóliai karbonátos üledékekben fennmaradt lorikák alapján azonosították, 715–635 millió éves üledékretegekben (Bosak és mtsai 2011). A *Cladophora*-szerű zöldalgák maradványai 750–700 millió éves kőzetekből kerültek elő.

A korai foraminifera és radiolária ősmaradványok csakúgy, mint számos alga maradványa – akár az acritarchák között –, arra utal, hogy e csoportok legelső képviselői jóval korábban megjelenhettek, mint ahogy azt a fosszilis maradványaik mutatják. A fossziliákból nem következtethetünk az első képviselők megjelenésének idejére, hiszen a leletek megtalálása mindig a véletlen műve.

Az egysejtűek paleomikrobiológiai vizsgálata sokáig a foraminiferák és radioláriák, és kisebb részben a tintinnidák kutatására, tehát elsősorban tengeri üledékek vizsgálatára korlátozódott. A nemrég megtalált, kivételesen jó állapotban fennmaradt neoproterozoikumbeli Tintinnida maradványok váza alakja recens fajokéra hasonlít, palack alakú, többnyire vastag gallérral, anyaga apró, szerves eredetű szemcsékből összeillesztett, akárcsak a mai leszármazottaké. A földtörténeti óidőből a fentieken kívül más csoportokból nem maradtak fenn ősmaradványok. A földtörténeti középidőből ellenben már nem csak tengeri, de szárazföldi és édesvízi eredetű maradványok, sőt, endobionták és paraziták is ismertek.

A földtörténeti középidő során képződött **legkorábbi borostyánok** nemcsak rovar-ősmaradványok és pollenszemcsék szempontjából jelentenek kincseshányat. Az 1990-es évek közepétől egyre több ismeret gyűlt össze a borostyánban megőrzött protiszta-fossziliákról is. A borostyánba zárt mikrovilág rendszerint szárazföldi (ill. édesvízi) szervezeteket takar, de a közelmúltban találtak kivételt ez alól is: egy dél-franciaországi 100 millió éves borostyán a hajdani tengerpartot szegélyező erdő fáiból képződhetett, így esett meg, hogy a kisodort üledékből radioláriák, tengeri foraminiferák és kovaalgák őrződtek meg a tengeri szivacsok és tüskésbőrűlárva maradványai mellett (Girard és mtsai 2008). A különböző tudományos források a földtörténeti középidőből származó maradványok tanulmányozásának eredményeképpen egyöntetűen a mai morfológiai fajokkal való erős hasonlatosságról számolnak be. Állításuk szerint a vizsgált csoportokra morfológiai sztázis, azaz változatlanság jellemző az elmúlt 230 millió évben. A talált egysejtűeket rendszerint legalább rend szinten azonosítani lehet, de sokszor genuszról vagy fajról írnak, például „*Chlamydomonas*-szerű faj” megjelöléssel érzékeltetve, hogy csupán a morfológiai hasonlatosság bizonyos. Legtöbbet az erős sejtfalat vagy külső vázat hordozó egysejtűekről tudunk: az Euglenozoa autotróf képviselőiről, a különféle házas amőbákról, egyes ostorosokról és csillósokról. Kurióznak számít az első Trypanosomatida (*Paleoleishmania proteus*) felismerése egy krétaidőszaki borostyánban fennmaradt lepkeszúnyogból, egyrészt mint az első fosszilis kinetoplasztida, másfelől mint az endozoikus paraziták első ismert képviselője.

Egy, a felső triászban (230–220 millió évvel ezelőtt) képződött borostyán egy szemiakvatikus élőhely egysejtű közösségét őrizte meg: két baktérium és négy gomba mellett a következő protisztákat: két Euglenoidea, két Chlamydomonadina, kétféle kokkális zöldalga (pl. *Chlorella*), egy heterotróf ostoros és három házas amőba. A házas amőbáknál a megtalált morfofajok egyike teljesen megfelelt a ma létező *Centropyxis aculeata* faj *oblonga* alfajának, amely a vízi üledékek egyik leggyakoribb házas amőbája. Egy másik is azonosítható volt egy recens fajjal, míg a harmadikat csak genusz-szinten lehetett felismerni és új fajként írták le. Az alsó krétából származó

borostyán elektronmikroszkópos és mikroszkópos tanulmányozása során a recens *Euglena*-hoz és *Phacus*-hoz hasonló egysejtűeket találtak. Egy zöldalga a mai *Chlamydomonas* morfológiájára emlékeztetett, és a csillósok között is genusz-szinten lehetett felismerni egyes élőlényeket, a *Colpoda* (Colpodea osztály) és *Prorodon* (Prostomatea osztály) genuszba tartozó fajokat. Ezek a leletek már a ma létező protiszták világára emlékeztetnek (Martín-González és mtsai 2008).

A fanerozoikumban a foraminiferák között ismeretes a legtöbb faj, közel 40 ezer. Mivel a kambrium óta követhetők az üledékrétegekben, a protiszták között egyedülálló módon a csoport egészének a története kirajzolódik a földtörténet során. Az állat- és növényvilághoz hasonlóan a globális jelentőségű változások a foraminifera mikrofossziliákon keresztül is jól követhetők. Az óidőben jellemző csoportok között például az alzatlakó Fusulinida eltűnt a perm időszak nagy kihalás során. A kréta-tercier kihalási eseményénél viszont a planktonikus foraminiferák sorsa ismert: a komplex felépítésű vázzal rendelkező fajok 75 százaléka kihalt, majd a maradék 25 százalék is fokozatosan eltűnt. A harmadidőszak eleje egy erős evolúciós palacknyak-hatást okozott a csoportban, ekkor volt a földtörténet során a legjelentősebb kihalási hullám a planktoni foraminiferák között (Molina és mtsai 1998). Ezzel ellentétben az alzatlakóknál a kréta-tercier kihalási esemény nem hozott globális jelentőségű változást (Culver 2003).

1.2.8. Mit mutat a molekuláris óra?

A nagy eukarióta-kládok szétválásának idejét rekonstruáló egyik legújabb törzsfa tizenöt, fehérjét kódoló gén alapján született. A hét nagy klád megjelenésének kora összhangban van a fosszilis leletekével. Eszerint az eukarióta utolsó közös őse 1866-1679 millió évvel ezelőtt még létezhetett. A nagy eukarióta-kládok kiágazása valószínűleg 1–1,2 milliárd éve történhetett. Az eddigi legrégebbi, bizonyosan eukariótának gondolt mikrofossziliák körülbelül 800 millió évesek. A talált maradványok már nyilván abból az időből valók, amikor a különféle ősi eukarióta-csoportok már nagy földrajzi elterjedéssel és gyakorisággal rendelkeztek. Mindenesetre az eukarióták radiációját egy hosszú és lassú evolúciós periódus előzhette meg. Az Opisthokonta kiválása történt legkorábban, 1389–1240 millió éve. A többi nagy klád egy viszonylag szűk intervallum során, valamikor 1,2 milliárd éve válhatott szét egymástól (RAS, Excavata, Amoebozoa). Amennyiben az Archaikum eonból származó 3,2 milliárd éves eukariótának feltételezett acritarchák tényleg az eukarióták fejlődési vonalához tartozó maradványok, akkor az eukarióta-filogenia egyik kihalt ősi ágát képviselik, amely már a mai kládok szétválása előtt eltűnt.

Az ősi eukarióták evolúciójának feltételezett eseményei összefüggenek a bolygónk fejlődése során bekövetkező geokémiai változásokkal. Körülbelül 1,8 milliárd éve a világóceán vizének felszíni rétege már jelentős mennyiségű oxigént tartalmazott, míg az alzatközei mélyebb vízrétegekben a vas és a szulfid volt az uralkodó. Az eukarióta-kládok 800 millió évvel ezelőtti expanziója egybeesik a világóceán maihoz hasonló geokémiai profiljának kialakulásával. Az ősi eukarióta létrejöttéhez, az anaerob metanogén ősbaktérium és a fakultatív aerob proteobaktérium vagy a szulfátredukáló baktérium szimbiózisához kedvező lehetett ez a szulfidban gazdag kémiai környezet. Valószínűnek látszik, hogy a fakultatív anaerob mitokondrium tette lehetővé az ősi eukarióta életben maradását a proterozoikum szulfid dominálta vizeiben. Az aerob eukariótáknál a szulfid gátolja a légzést, ezért szétterjedésük már a világóceán szulfidkoncentrációjának csökkenése után következhetett be, amely nagyjából 800 millió éve történt. Azonban nem zárható ki az sem, hogy a korai eukarióták evolúciója a sekély, magas oxigéntartalmú, szulfidban szegény vizekben történt, esetleg édesvízben. Földtani bizonyítékokat azonban nemigen találni az utóbbi elképzelésre. A Skóciában található 900-1200 millió éves tavi és az ausztráliai 1,4–1,5 milliárd éves sekélytengeri üledékrétegek meglehetősen szegények a mikrofossziliákban.

A fotoszintetizáló eukarióták kialakulását hátráltathatta, hogy a vízben kevés volt az élőlények számára közvetlenül hozzáférhető nitrogén. A cianobaktériumok egy része és más baktériumok nitrogénkötése juttatott az eukarióták számára is felvehető nitrogénformákat a vízbe (nitrát, ammónia). Az algák növekvő számarányát tükröző biomarker-molekulák nagyjából akkortól észlelhetők, amikor a világóceán – a prokarióták fotoszintézisének köszönhetően – már oxigénben gazdag volt. A ma létező fotoszintetizáló eukarióták kládjá 1670–1428 millió éve jöhetett létre, azonban a kládon belül a mai csoportok diverzifikálódása csak a proterozoikum vége felé történhetett meg, valószínűleg a világóceán redoxprofiljának oxidatívra történő átbillenését követően (Parfrey és mtsai 2010, 2011).

A modern protiszták több recens képviselőinek közös őseit is el tudjuk helyezni az időben. Az emlősök maláriát okozó *Plasmodium* fajainak közös őse 21–29 millió éve létezhetett, a harmadidőszak oligocén korában. Ezt az időszakot az intenzív emlősradiáció jellemzi, a kréta-tercier kihalási esemény után ekkorra alakult ki az új szárazföldi megafauna. Elképzelhető, hogy a gerinces gazdaszervezetek globális radiációja válthatta ki az emlősparazita *Plasmodium* fajok kialakulását (Hayakawa és mtsai 2012).

1.3. A protiszták helye az élővilágban – Filogenetikai áttekintés

1.3.1. Az eukarióták filogéniája – Kládok és szupercsoportok

Az ezredforduló után nem sokkal több kutatóműhely publikálta egymástól függetlenül az eukarióták leszármazási viszonyait bemutató sokgénes molekuláris filogenetikai vizsgálatainak eredményét. Ezekből napjainkra kirajzolódott az a hét nagy eukarióta klád, amelyhez a legtöbb protiszta és a többsejtű eukarióták tartoznak. A multigén-szekvenálásos projektek eredményeként a következő nagy kládokat tekinthetjük létező monofiletikus csoportoknak: Opisthokonta, Amoebozoa, Archaeplastida, RAS (Rhizaria + Alveolata + Stramenopila) és Excavata. Szinte valamennyi ma ismert és vizsgált eukariótát el lehet helyezni e csoportok valamelyikében, a bizonytalan leszármazási csoportok helyét pedig intenzíven kutatják. Néhány újabban megismert élőlény – mint például a baktérium méretű pikoeukarióták egyik csoportja – egyben új kláddal is gyarapította az eukarióták világát. A 2010-es években mind több a valóban közös leszármazási csoportokat magában foglaló klád, míg néhányról, mint a sokáig „bombabiztosnak” tartott Chromalveolata, kiderült, hogy parafiletikus. Ha összehasonlítjuk az eukarióta filogéniáról a jelenlegi képünket a tíz-tizenöt évvel ezelőttivel, akkor látható, hogy a rokonság nélkül, magukban álló kládok száma egyre csökken és végső soron 7 nagy klád, ú.n. szupercsoport lefedi az eukarióta élővilág egészét.

Az Opisthokonta klád

Az Opisthokonta klád az állatoknak (Metazoa vagy Animalia), néhány kisebb egysejtű csoportnak (Choanozoa, Ichthyosporea, Filasterea, Nucleariida) és a gombáknak (Fungi) ad otthont. A Nucleariida és a Fungi közös leszármazási útvonalon vannak (Holomycota). A többi Opisthokonta a Holozoa kládot alkotja. Névadó tulajdonságuk az opisztokont ostor.

Az állatok (Metazoa) testvércsoportja a galléros-ostorosok (Choanozoa), amely két kis csoport (Capsaspora és Ministeria) kládjával áll testvércsoport viszonyban, ez a Filozoa klád. A Filozoa és az Ichthyosporea testvércsoportok a Holozoa klád.

A legújabb, robusztus, genomok vizsgálatán alapuló filogenomikai elemzés eredménye az eukarióta törzsfa első elágazását az Opisthokonta és valamennyi további szupercsoport közé helyezi el (Katz és mtsai 2012).

Az Amoebozoa klád

Zömmel lebenyes állabat képező amöboid szervezetek tartoznak ide. A plazmódiumot képző valódi nyálkagombák, a mitoszómás, néhol ostoros Archamoeba csoport (Entamoebida és Pelbiontida), valamint a mitokondriummal rendelkező csupasz és házas amöbák tartoznak ide.

Egyes kutatók az Opisthokonta és Amoebozoa kládokat az ú.n. Unikonta kládot alkotó testvércsoportoknak tartják (pl. Berney és Pawlowski 2006). Az Unikonta az elsődlegesen egyostoros karakterállapotú egysejtűek kládja, ahol előfordulhat, de nem jelenik meg feltétlenül az ostor. A legújabb filogenetikai elemzések azonban nem igazolják ezt a hipotézist (Parfrey és mtsai 2011). Az Opisthokonta és Amoebozoa kládokat ezért önállóan érdemes bemutatni.

Az Archaeplastida klád

Az Archaeplastida az első olyan klád, ahol az eukariótáknál a fotoszintézis megjelent. A növények (Plantae vagy Chromobiota) mellett a zöldalgák (Chlorophyta), a Prasinophyceae algák, a vörösmoszatok (Rhodophyceae) és a kékeszöld algák (Glaucophyta) csoportok ágaznak ki innen. Utóbbival mutat rokonságot két korábban Hacrobia-nak tartott algacsoport: a fotoszintetizáló Cryptomonadea és a szintelen Katablepharida.

A RAS klád

A RAS klád a Rhizaria, Alveolata és Stramenopila kládokat foglalja magában.

Úgy tűnik, a RAS klád és az Archaeplastida között szorosabb a kapcsolat mint a többi kláddal, bár azt, hogy testvércsoportok lennének, nem lehet kijelenteni.

A Rhizaria klád

A Rhizaria ostoros és amöboid egysejtűek kládja, ahol az álláb rendszerint nem lebenyes. Az ostorok eredendően kétostoros (bikont) jelleget mutatnak. A Rhizaria egyik kládja a Retaria, amely a foraminiferákat és radioláriákat foglalja magában. A Cercozoa klád morfológiailag nagyon diverz, egyaránt vannak amöboid és ostoros képviselői. Ez volt az első olyan taxonómiai rangot kapott klád (törzs besorolással), amelyhez nem lehetett morfológiai apomorfiákat hozzárendelni.

Az érvénytelen Chromalveolata klád

A Chromalveolata klád az Alveolata kládot és a ma már érvénytelen, parafiletikus Chromista kládot foglalja magába. Ezáltal a Chromalveolata is parafiletikus, használata elvetendő. A Chromista-csoport a Cryptomonadea és Haptophyta algák különállása miatt bizonyult parafiletikusnak. Az utóbbi két algacsoport közös leszármazását feltételezve hozták létre a Hacrobia kládot (a név a két csoport kezdőbetűivel indul).

A Chromista nagyobb, monofiletikus része a Stramenopila, amely a Heterokonta algák és egy sor nem fotoszintetizáló protiszta monofiletikus csoportja. Az Alveolata klád a dinoflagelláták és rokonaik (Dinozoa) és a csúcsházas spórák vagy spórás egysejtűek (Apicomplexa más néven Sporozoa) alkotta klád (Myxozoa vagy Miozoa), valamint a csillós egysejtűek (Ciliophora) kládjának az egysége.

A csoport két szuper csoportja, az Alveolata és a Stramenopila, valamint a Rhizaria közös leszármazását feltételezik, így jelenleg a Rhizaria+Alveolata+Stramenopila – RAS klád a protiszták legnagyobb kládja. A fenti filogenetikai rekonstrukció mutatja legjobban, mennyire mesterséges a protiszták algákra és állati egysejtűekre történő szétválasztása.

Az Alveolata klád

Az Alveolata kládban a Dinozoa és az Apicomplexa + Chromerida a Myxozoa (Miozoa) kládot alkotják. A testvércsoport Ciliophora-val együtt képezik az Alveolata kládot.

A Stramenopila klád

Az algológiában Heterokontophyceae néven foglalják össze az ide tartozó fototróf protisztákat, de ebbe az igen heterogén csoportba heterotrófok és szaprotrófik, életmódjuk szerint szabadonélők és endobionták, paraziták is tartoznak.

A Hacrobia klád

Eredetileg a Haptophyta és Cryptomonadea algacsoportokat tartalmazó klád, amely tovább bővült különböző, korábban bizonytalan helyzetű heterotróf ostoros csoportokkal. A legújabb eredmények szerint a két „alapító tag” mégsem közös eredetű: a Cryptomonadea (a heterotróf Katablepharida ostorosokkal együtt) az Archaeplastida szuper csoportba tartozik, míg a Hacrobia maradék része a RAS klád testvércsoportja. A Hacrobia nyújt otthont a sokáig feltáratlan filogéniájú Centrohelida napállatkáknak és a *Telonema* ostorosnak, valamint a mézmoszatoknak (Haptophyta) (Burki és mtsai 2012).

Az Excavata klád

Az Excavata klád mitokondriumot tartalmazó tagjai a Discicristata klád (Heterolobosa és Euglenozoa) és egy kisleveles ostoros csoport, a Jakobida ostorosok (együtt: Discoba klád). A mitokondrium nélküli csoport tagjai erősen levezetett, a sejt szerkezetét tekintve leegyszerűsödött élőlények, amelyeknél az aerob mitokondrium helyett hidrogenoszmát és mitoszmát találni (Metamonada). Nagy részük parazita, de anoxikus üledékekben is előfordulnak.

„Napfogatkozás”

Az egysejtűek laikusok számára is ismert csoportját, a napállatkákat (Heliozoa) hiába keressük az új törzsfákon. A taxonómiában törzsnek számító csoport konvergens fejlődést mutató, ám filogenetikailag egymástól igen távol

álló monofilumokból áll, amelyek közül az Actinophryda a Stramenopila közé, a Desmothoracida a Cercozoa-ba, a Centrohelida a Hacrobia kládba tartozik, a Taxopodida pedig a radioláriák egyik csoportja.

A nagyobb kládokat tehát jórészt már ismerjük, de az utolsó közös eukarióta ősből történő leszármazás folyamatának rekonstrukciója még sok bizonytalanságot hordoz, azaz, a kládok közötti rokonsági viszonyok megismerése még távolról sem zárult le. Számos technikai akadály nehezíti ma is egyes csoportok vizsgálatát. Néhány protiszta csoportban, például a radioláriáknál a tenyésztés még mindig megoldhatatlannak tűnik, ezért a szekvenciák előállítása sejtenként történik (single cell PCR), amelynek módszerét minden fajra külön finomítani kell. A kísérleti anyag beszerzése viszont nehéz, mert a fajok többsége a nyílt óceáni területeken nagy mélységben él.

A protiszták valamennyi kládban megtalálhatók, ahogyan a soksejtű szerveződés formái is jelen vannak – a Rhizaria és Excavata kivételével – mindenhol. Az állatok és gombák (Opisthokonta klád), valamint a növények (Archaeplastida klád) mellett a nyálkagombák (Amoebozoa) a vörösmoszatok (Archaeplastida klád), a barnamoszatok (Stramenopila klád) valamennyien komplex, többsejtű szervezeteket hozhatnak létre. A kládokból kibontakozó összkép ismeretében az eukarióták fototróf vs. heterotróf, vagy egysejtű vs. többsejtű csoportokra történő tagolása mesterséges és értelmetlen.

1.3.2. A molekuláris vonalkód alkalmazásának első eredményei a protisztáknál

A protiszták DNS alapon történő azonosítására szolgáló módszer a molekuláris vonalkódolás (**barcoding**). Olyan, viszonylag rövid DNS szakasz alkalmas erre a célra amely a fajok között eltérő, de fajon belül nem változékony. A citokróm C oxidáz 1. alegysége (cox1) hétszázal is kevesebb bázispárból áll és az egysejtűeknél barcoding céljára a legtöbbet használt molekula.

Az egysejtű barcoding 2007-ben kezdődött a cox1 *Tetrahymena* fajok azonosítását célzó vizsgálatával. A fajok között a cox1-ben 11 százaléknyi eltérést tapasztaltak, míg a különböző fajok izolátumai között csupán 0,65%-nál is kevesebbet. A *Tetrahymena pyriformis* és *T. tropicalis* fajoknál azonban kiugróan magas, 5–10% körüli különbségek adódtak és az egyesített törzsfákon is távolabb helyezkedtek el a többi *Tetrahymena* fajtól. A barcoding vizsgálat ebben az esetben rejtett fajok jelenlétét mutatta ki, amelyek morfológiai alapon nem különböztethetők meg. Az elemzésből az utóbbiakat kizárva a fajok közötti eltérés százalékos értéke, valamint a fajon belüli százalékos eltérések átlagértéke között már egy nagyságrendnyi különbség van, csakúgy, mint az állatoknál (Chantaghi és mtsai 2007).

A nagyfajszámú protiszta csoportoknál az általánosan használt cox1 mellett más gén esetleg még előnyösebb lehet. A foraminiferáknál a riboszóma kis alegység RNS (SSU RNS) génjének egyik hipervariábilis régióját, egy mindössze 37 bázisnyi szakaszt használtak vonalkódként, ez majdnem a huszadrésze a teljes cox1 szakasznak, így ez a választás nemcsak specifikusabb (már elegendő a faji szintű különbségek megállapítására), de költségkímélőbb is. A fenti esetben egy óceáni abisszális síkságról származó üledékminta metagenomikai feldolgozása során az üledékből kinyert DNS-t barcoding vizsgálatnak alávetve kiderült, hogy az az óceáni üledékben a vártnál képest az egykamrás (monotalamikus) foraminiferák vannak többségben a sokkamrás fajokhoz képest. A klasszikus taxonómiai vagy mikropaleontológiai vizsgálatok eddig éppen az ellenkezőjét sugallták (Lecroq és mtsai 2011).

A tengeri dinoflagelláták tenyésztett fajainak 70%-ánál hatékony volt a cox1 vonalkódolás. Három különböző térségből származó óceáni minta környezeti barcoding vizsgálatnál a dinoflagelláták túlnyomó része nem volt azonos a valaha is kitenyésztett, leírt fajokkal. A módszer tehát jól működik és használata rávilágított arra, hogy a kutatók eddig messze alábecsülték a csoport biodiverzitását (Stern és mtsai 2010).

1.3.3. A horizontális géntranszfer jelentősége a mikroeukarióták filogenezisében

A genomszintű vizsgálatok a protiszta filogenetikában is számos, korábban érthetetlen kérdés tisztázásához járultak hozzá. A filogenomika olyan átütő erejű felfedezéseket hozott az eukarióták ismeretében, amik gyökeresen megváltoztathatják az eukarióta evolúció menetéről alkotott ismereteket.

A genomszintű filogenetikai elemzésekből derült ki, hogy számos távoli kládon kialakult mikro-eukarióta jelentős számú metabolikus gént „szerzett” prokariótáktól. Az első információk alapján úgy tűnik, hogy a horizontális géntranszfer (más szóhasználatnál laterális géntranszfer) főleg a mikro-eukariótáknál jelentős tényező, bár a többsejtű élőlényekben is előfordul. A legtöbb esetben eddig prokariótából eukariótába irányuló géntranszfert azonosítottak. Ehhez az állapothoz az az előfeltevés is hozzájárult, hogy döntően ezirányban képzeltek el a folyamatot. A napjainkra azonosított nagyszámú eukarióta-eukarióta transzfer miatt ez a nézet túlhaladottá vált. Az eukarióta egysejtűek között zajló horizontális géntranszfer nem egyedi, hanem jellemző folyamatnak tekinthető. Egyik speciális megvalósulása az endoszimbionta géntranszfer, amikor egy gén például a másodlagos vagy harmadlagos szimbiogenezissel létrejött plasztisz sejtmagjából kerül át a gazdasejt magjába. Az endoszimbionta géntranszfer másik kiváló példája domének között valósult meg: a primer szimbiogenezis során a plasztisszá és mitokondriummá alakuló prokariótákból az eukarióta sejtmagba került át a szimbionta genomjának nagy része. Bár az endoszimbionta géntranszfer kétirányú volt, a sejtmag felé irányuló folyamat dominált.

Az eukarióta gének evolúciójával kapcsolatban általánosan elterjedt az a feltételezés, hogy a legalapvetőbb sejt szerkezeti vagy életműködést biztosító ún. „core” gének ritkán vesznek részt géntranszferben. Például a transláció egyik kulcsfontosságú fehérjéje, az 1-alfa elongációs faktor (EF-1 α) génje néhány eukarióta leszármazási vonalból hiányzik. Ezeknél az élőlényeknél azonosítottak egy elongációs faktor-szerű fehérjét (EFL), amelyről bebizonyosodott, hogy ugyanazt a feladatot látja el mint EF-1 α . Az EFL különféle eukariótákban került elő, de az EF-1 α valamennyiüknél következetesen hiányzott. Ezt a jelenséget többszöri eukarióta-eukarióta géntranszfernek tulajdonítják. Az evolúció során a két gén szimultán meglétét követően az eredeti EF-1 α eltűnt.

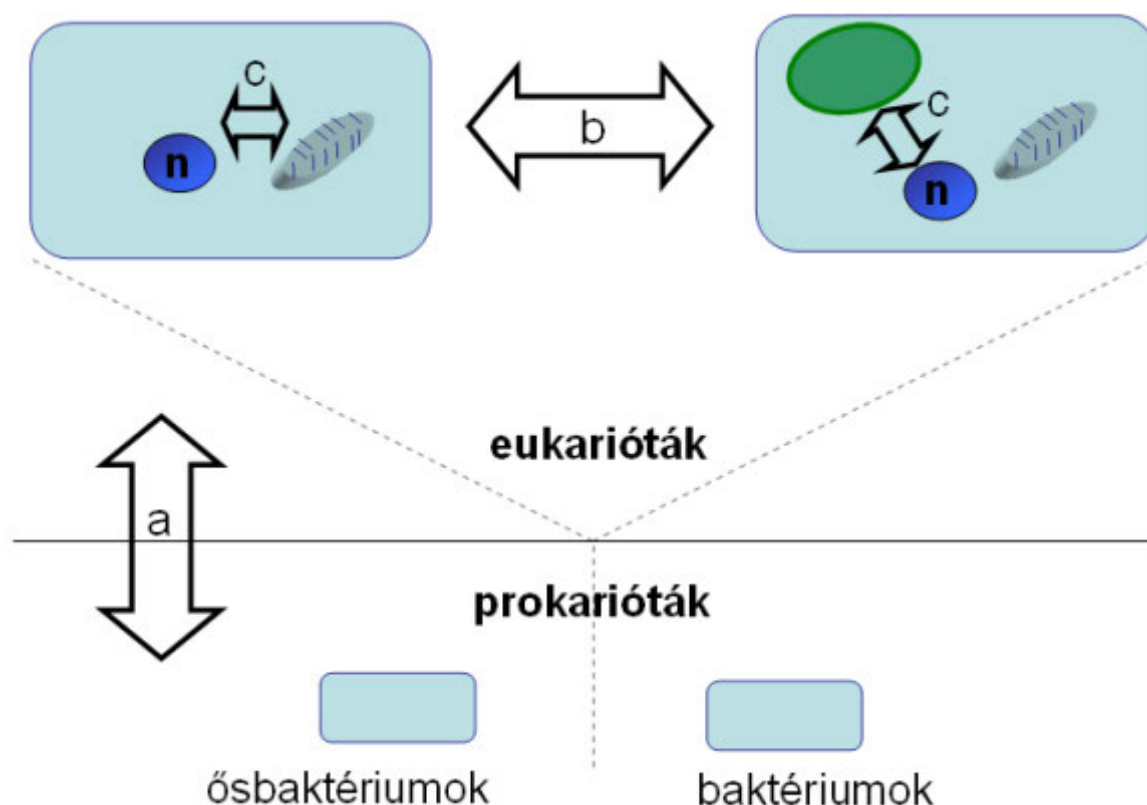
A filogenetikai vizsgálatokra használni szándékozott gének némelyikéről a törzsfák árulták el, hogy géntranszferrel került át másik eukariótába. Az egyik legkonzervatívabbnak tartott fehérje a sejt váz egyik alkotója, az α -tubulin. Éppen konzervatív volta miatt számos filogenetikai vizsgálat kedvelt eszköze volt. Az α -tubulin gén alapján azonban egy *Andalucia* nevű ostoros a törzsfán a diplomonádok, a parabazálidák vagy az opisztokonták között csoportosult, holott az ultrastruktúrája alapján a megjelenését a jakobida ostorosok között várták volna a. Öt további gén alapján elkészített törzsfákon viszont az *Andalucia* mindig a hasonló sejt szerkezetet mutató jakobida ostorosok között jelent meg. A jelenség legvalószínűbb magyarázata az, hogy az *Andalucia* őseiben a kládban jellemző tubulin molekula génje egy másik eukarióta kládban jellemző tubulingénre cserélődött. Tehát még a sejt váz konzervatívnak tartott molekulái sem mentesek a horizontális folyamatoktól. Mindkét példában a sejt alapvető működését szolgáló ortológ eukarióta gének cserélődtek ki.

Géntranszfer úgy is történhet, hogy a gén egy prokariótából először egy eukariótába kerül, majd onnan más eukariótákba. Például különböző tRNS szintetázok génjei egy ősbaktériumból jutottak át a parabazálidák és diplomonádok őseibe. Egyikük ezt követően a parabazálidából csillósokba és *Entamoeba*-ba került, két, egymástól független lépésben. Feltehetőleg igen korai eseményekről lehet szó, még azelőtt játszódhattak le, mielőtt a két utóbbi egysejtűnél megtörtént volna az életmódváltás és egy élőhelyen fordultak elő a szabadonélő csillósokkal. Az utóbbi típusú, először inter-domén, majd intra-domén jellegű géntranszfer nem megy ritkaságszámba a mikro-eukarióták között. Példaképpen a szénhidrát-anyagcsere jól ismert génjei között érdemes megemlíteni: a transzketoláz, a glicerinaldehid-3-foszfát dehidrogenáz és a ribulóz-5-foszfát-3-epimeráz génjei a törzsfákon mindig egyöntetűen a prokarióták között csoportosultak. Ahogy mind több eukarióta génszekvenciát vontak be ebbe a vizsgálatba kiderült, hogy nem csak inter-domén, hanem intra-domén átmenetek is történtek. A prokarióta gén változatait mindhárom génnél távoli eukarióta kládok képviselői is hordozták, az inter-domén átmenet során a génre először szert tevő eukarióta szervezet legközelebbi rokonai azonban nem.

A glikolízis folyamata valószínűleg létezett már az utolsó közös ősből, ezért úgy vélték, hogy a glikolízis enzimrendszere vertikálisan adódott át az eukarióta evolúció során. Különböző excavata egysejtűek glikolízis enzimeinek filogenetikai vizsgálata azonban egy erősen mozaikos rendszert tárt fel. Az enzimek egy része monofiletikus eukarióta csoportokat rajzolt ki, a vertikális átadásra utalva, de több enzimnél kiderült, hogy prokarióta eredetű, ugyanakkor a legkülönbözőbb rokonsági körbe tartozó mikro-eukarióták között felbukkan. Ez a folyamat – mai ismereteink szerint –, csak horizontális géntranszfer útján történhetett. Az alapvető anyagcsere-gének mellett számos más gén is hasonló módon cserélt gazdát.

A géntranszfer az élőhelyhez történő adaptációt is elősegítette, mégpedig egy, a mikrobiális eukariótáknál kiemelten fontos életmódváltásnál, az aerob-anaerob átmenetnél. Több anaerob (mikroaerofil) protisztánál kiderült, hogy anaerob baktériumból származó géneket hordoz. Az anaerob excavata *Trimastix pyriformis*-ban mitoszómák találhatók, csakúgy mint az amoebosoa *Entamoeba histolytica*-ban. Az anaerob anyagcsere két kulcsfontosságú enzime, a piruvát-ferredoxin-oxidoreduktáz (PFO) és a vas-hidrogenáz génjei bevonásával készített törzsfákon a

Trimastix pyriformis az Amoebozoa-ban az *Entamoeba* mellett jelent meg, horizontális átmenetre utalva a két csoport őseinél.



1.5. ábra. A horizontális géntranszfer főbb útvonalai. a) Interdomén géntranszfer b) Intradomén géntranszfer eukarióták között c) Endoszimbionta géntranszfer mitokondrium és sejtmag, ill. plasztisz és sejtmag között. n – nukleusz

A géntranszfernél az adó és befogadó szervezet tisztázásakor a recipiens a donor rokonsági körébe ágyazódva jelenik meg a törzsfákon. Továbbá, a recipiens olyan monofiletikus csoport tagja, amelynek minden tagja hordozza a horizontális úton szerzett gént, a testvércsoport tagjai viszont nem. Hasonló helyzet nagy valószínűséggel nem fordul elő olyan fehérjégeknek, amelyek más okból mutatnak foltos eloszlást az eukarióták között, az efféle topológiák kialakulását más evolúciós folyamatok idézhetik elő.

A megvizsgált taxonok számának növelésével az eredmények meggyőzőbbek lesznek, ezért az újonnan felfedezett eukarióta filotípusoknak igen nagy jelentőségük van. Ugyanakkor a taxonszám növelése hibás interpretációkhoz is vezethet: például intradomén átmenetnél kiderülhet, hogy két, független pro-eukarióta géntranszfer történt (Andersson 2009).

1.4. A protiszta-prokarióta szimbiózisok

1.4.1. Szimbiózisok a protiszták körében

A szimbiózis eredetileg két élőlényfaj tartós együttélését jelenti, függetlenül az együttélés partnerekre gyakorolt hatásától. A mindkét félnek előnyös szimbiózist mutualista kapcsolatnak, az egyik fél számára előnyös, a másikat káros kapcsolatot a parazita kapcsolatnak nevezzük. Az asztalközösség (kommenzalizmus) az egyik félnek előnyös, a másikat közömbös kapcsolat. E három közül a mutualizmusra és parazitizmusra lehet számos példát találni az egysejtűek között. Két élőlény között a szimbiózis pontos természetének kimutatása rendszerint hosszadalmas kutatások sorát feltételezi. Ennek során a legkülönbözőbb leíró és kísérletes vizsgálatokon keresztül lehet meggyőződni arról, hogy melyik partner mit nyújt a másikat, milyen anyagcsere- szaporodási- terjedési stb. folyamataikat hogyan befolyásolják egymásnak. A protiszták és a baktériumok méretéből adódóan sejt- és molekuláris biológiai

szintű vizsgálatok szükségesek mindehhez. A fentiek mellett már az egyed szintjén az is megvizsgálható, hogy miként hat a fizikai-kémiai környezet egy-egy kiválasztott paraméterének módosítása az együttélőkre, hogyan változtatja meg aktivitásukat, szaporodásukat vagy más, mérhető tulajdonságukat. Mit jelent a szimbionta partnerek egyikének eltávolítása a másik számára? A protiszták között csak elvétve találunk ilyen mélységekbe menő kutatásokat, mert a szimbiózisokra valamennyi csoport számtalan példát kínál, és ezért rendszerint éppen hogy csak a jelenséget sikerül leírni. Néhány forráspont azért akad (például a rovarok intesztinális ostorosai és szimbiotáik körében) ahol a mutualista kapcsolatot behatóbban vizsgálják, de itt is inkább az anyagsere kapcsolatok összefüggéseire összpontosítva, nem pedig arra, hogy mekkora ráfordítással jár a partnereknek az együttélés. Éppen emiatt a hiányossága miatt a protiszta szimbiózisok széles skálájának csak a két szélén található együttélések azok, amelyek egyértelműen mutualista vagy parazita jellegűnek tarthatók. Számos együttélésnél csak a koegzisztencia állapítható meg, ezért is használták régebben az endocitobiózis kifejezést, amely egyértelműen elhatárolódik minden funkcionális megközelítéstől az együttélés jellegét illetően. Manapság – a fenti korlátokat figyelembe véve – a szimbiózis kifejezést használják legtöbbször minden olyan vonatkozásban, amikor a partnerek egyike sem tekinthető nyilvánvalóan kórokozónak. Olyan kifejezések honosak ezen a tudományterületen, amelyeket nem használnak máshol (például az ökológiában: ilyen az esszenciális szimbioták kifejezés).

Ahogy az eukarióta sejt létrejöttének eseményláncolata is mutatja, a sejtes szerveződésű élőlények között a szimbiózis igen szoros kapcsolatokat eredményezhet. Az egysejtűeknél különösen fontos, hogy a szimbiózis általában endocitobionták révén valósul meg, azaz az egyik egysejtű élőlény a másik egysejtűben helyezkedik el egymagában vagy többedmagával. Az egysejtűek közötti viszonyban ritkábbak az **epibiózis** típusú kapcsolatok, amikor az együttélő partnerek egyike egy másiknak a felületén helyezkedik el.

Szimbiózis létrejöhet egysejtű eukarióta és prokarióta között, valamint egysejtű eukarióták között is. A paraziták között érdemes azonban a gombák közé tartozó Microsporidia fajokat is megemlíteni, amelyek között vannak egysejtűeket parazitáló is.

A szimbiózist az egysejtűeknél először két protiszta kapcsolata alapján fedezték fel. A protisztáknál a szimbiózis jelensége 1876-ban vált ismertté, amikor **id. Entz Géza**² felfedezte az általa levézőldtestecskeknek nevezett, csillósokban élő zöldalgák szimbiionta természetét (Entz 1876). Ugyanezeket német kortársa Brandt, egyidejű vizsgálataiban zoochlorelláknak nevezte el – ez utóbbi kifejezés terjedt el világszerte. A zoochlorellák mellett fokozatosan felismertek más fotoszintetizáló szimbiotákat is: a tengeri élőlényekben a zooxanthellának nevezett dinoflagellátákat például, amelyek részint korallokban és más gerinctelenekben, részint protisztákban vannak jelen. A foraminiférákban és radioláriákban számos különféle protiszta szimbiotát találtak már.

1.4.2. Szimbiózisok prokariótákkal

A prokarióta szimbioták között egyaránt vannak fototrófok és heterotrófok, de az utóbbiakról sokkal régebben és sokkal többet tudunk. Az első fototróf szimbiotát már igen régen felfedezték. R. Lauterborn 1895-ben írta le a *Paulinella chromatophora* házas amőbát, amelyben egyedülálló módon soha nem látszottak emésztő üröcskék, viszont két kifli alakú kékeszöld szimbiotát tartalmazott. A *Paulinella* szimbiotáinak felfedezése nemsokkal később gondolatébresztő lett a kloroplasztisz eredetét illetően. Az eltelt százegynéhány év alatt a *Paulinella* szimbiotájáról sokat megtudtunk: kiderült, hogy a *Synechococcus* cianobaktériumok rokonságába tartozik; bebizonyosodott, hogy valódi mutualistáról van szó, hiszen a **cianellumnak** is nevezett szimbioták elvesztették önállóságukat, szabadon nem tenyésznek, génkészletük redukált és egy része átkerült az amőba sejtmagjába. A növényi sejtek kloroplasztiszainál jellemző 11-14 %-kal szemben a *Paulinella* szimbiotájából csak a genom 0,3-0,8 %-a került át a gazdába (ezt nevezik **endoszimbiionta géntranszfernek**). Az áthelyeződött gének a fotoszintézist, valamint a fotoszintézist a környezeti viszonyokhoz hangoló (fotoakklimációs) fehérjéket kódolják és szabályozásukat már a gazdasejt végzi. Ezek alapján megalapozott volt az a feltételezés, hogy a gazdából a cianellumba géntermékek importja zajlik, amelynek mechanizmusát eddig csak olyan univerzális organelumoknál ismerték mint a plasztisz vagy a mitokondrium. Nemrég tárták fel azt az egyedülálló transzportmechanizmust, amivel a *Paulinella* cianelluma importálja a nukleárisan kódolt géntermékeket (Mackiewicz és mtsai 2012). A cianellumok szimbiózisának alakulása és a növényi plasztisz eredményező hajdani szimbiogenetikus folyamat között a kutatók napjainkban is párhuzamot vélnek felfedezni – akárcsak Mereshkowsky bő egy évszázaddal korábban. A *Paulinella* és cianellumának kapcsolatát

²Id. Entz Géza (1842-1919) protisztológus, a csillós-alga szimbiózis felfedezője. Számos kutatási területet eredményesen művelt: elsőként kutatta az erdélyi szalinák mikrovilágát, tanulmányozta a Nápolyi-öböl protisztáit, számos új egysejtű taxont írt le, köztük a *Stephanopogon Heterolobosa* ostorost amelyet csillósoknak vélt. "Tanulmányok a véglények köréből" című magyar és német nyelven megjelent összefoglaló műve a kor protisztológiájának teljes foglalatát nyújtotta. A rendszertani kérdések mellett a protozoológia – protisztológia viszonya is foglalkoztatta. Tudományos dolgozatok mellett számos zoológiai tárgyú ismeretterjesztő cikket is írt.

újabbban primer endoszimbiózisként tekintik. A legújabb közleményekben már plasztiszként emlegetik „szimbionta” vagy „cianellum” helyett. A *Paulinella* és a cianellumok szimbiózisa nem tekint vissza hosszú földtörténeti múltra, körülbelül hatvanmillió éve jöhetett létre. (Marin és mtsai 2005, Nowack és mtsai 2011).



1.6. ábra. *Paulinella chromatophora* (Cerczoza) házas amőba organellummá alakult cianellumaival

Van még egy további példa olyan protiszta-cianobaktérium szimbiózisra, amelyet hosszú időn át szintén a primer endoszimbiózis megismétlésének gondoltak. A *Cyanopora paradoxa* édesvízi ostoros alga az Archaeplastida egyik ősi kládjának, a kékeszöld algáknak (Glaucophyta) a képviselője. Két cianelluma türkízkék, feltűnően más mint a zöldalgák vagy a növények kloroplasztisza. Egészen mostanáig nem volt bizonyítékokkal alátámasztva, hogy a *Cyanophora paradoxa* kloroplasztisz vagy endoszimbionták segítségével fotoszintetizál. Price és munkatársai 2012-ben közzétették genomikai vizsgálataik eredményeként, hogy az Archaeplastida kloroplasztisza monofiletikus – így a *Cyanophora* plasztiszai, bár sok tekintetben eltérnek a többiekétől (keményítő bioszintézise, fermentációs folyamatok, az fotoszintetikus fénygyűjtő komplex eukariótákra jellemző fehérjéinek hiánya) –, mégis a plasztisz primer szimbiogenezeise során alakultak ki. Érdekesség, hogy a plasztiszból az asszimilátum exportját, valamint a citoplazmában a raktározott szénhidrátok polimerizációját Chlamydia-eredetű gének termékei teszik lehetővé. Más Archaeplastidákban is kimutattak hasonló szerepkörben Chlamydia-eredetű géneket, így elképzelhető, hogy a parazita Chlamydiáknak komoly befolyásoló szerepe lehetett a plasztisz szimbiogenezeisének korai szakaszában, ami meghatározó lett az Archaeplastida későbbi evolúciójára.

Cianobaktériumok más protisztákban is megtalálhatók, bár az intracelluláris elhelyezkedésen kívül nincs közvetlen bizonyíték arra, hogy mutualisták lennének, csupán az együttélés ténye ismert. A nyílt óceánból vett mintákban több heterotróf protiszta csoport körében bukkantak sejten belüli cianobaktériumokra. A csillósoknál egy tengeri *Codonella* fajnál, a radioláriák Spumellarida csoportjába tartozó *Dictyocoryne* fajnál és több dinoflagellátánál (pl. *Dinophysis*, *Histioneis*, *Ornithocercus*). A filogenetikai vizsgálat nagy számú *Synechococcus* és *Prochlorococcus* mellett eddig ismeretlen cianobaktérium filotípusokat eredményezett. A szimbionták aktívak voltak a gazdasejtben, jól látható glikogénraktárral, osztódó alakokkal. A *Richelia intracellularis* nitrogénkötő cianobaktériumot különböző kovaalgákból mutatták ki, ahol aktív nitrogénkötő képességét is igazolták. Ennél a kapcsolatnál tehát feltételezhető, hogy mutualista jellegű (Foster és mtsai 2006, Li 2009).

A cianobaktériumok és protiszták között jelenleg egyetlen olyan együttéléstől tudni, ahol a primer szimbiogenezeis, tehát a szimbionta organellummá alakulása gyanítható. Minden további ismert szimbiózis az együttélés széles skálájának a további fokozatait mutatja.

Más fototróf prokarióták is szimbiózisra léphetnek egysejtűekkel. A tengeri csillós, *Strombidium purpureum* citoplazmájában többszáz, nem-kén típusú bíborbaktérium él, amelyeket *Rhodopseudomonas*-rokonságba tartozónak gondolnak, de molekulárisan még nem vizsgálták őket (Esteban és mtsai 2010).

Az autotróf életmód endoszimbiózisok útján kialakult változatos háttérének bemutatására a protiszták körében a plasztiszok ismertetésénél kerül sor.

A protiszták és heterotróf baktériumok között az együttélésnek számos változata alakult ki. A legtöbb ismeretünk a xilofág rovarok bélsatornájában élő ostorosok endo- valamint ektoszimbiontáiról, a csillós egysejtűek gyakorta

fajspecifikus szimbiontáiról és különféle amöboid egysejtűek időlegesen vagy tartósan együttélő endobiontáiról van.

A hagyományos tenyésztési módszerekkel mesterséges körülmények között nem tenyésztendő endobionta baktériumok vizsgálata csak molekuláris biológiai eszközökkel lehetséges. A sejt belsejében fluoreszcens *in situ* hibridizációval lokalizálhatók az élő baktériumok, a próba specificitását növelve a baktérium filogenetikai hovatartozása is kideríthető. A szimbionta pontos azonosítására a 16S rDNS szekvencia előállítása után nyílik lehetőség. A baktériumok intracelluláris elhelyezkedése transzmissziós elektronmikroszkópos felvételekkel mutatható be. E három pilléren alapszik az intracelluláris szimbionták kimutatása és azonosítása.

Egy teljesen új, törzs-szintű prokarióta csoport leírása körvonalazódik az ősi fafogyasztó termeszék és csótányok intesztinális ostorosai tanulmányozásának eredményeként, amelyet TG1 csoportnak (Termite Group 1) neveznek (Hugenholtz és mtsai 1998). A TG1 csoport intracelluláris baktériumai az „Endomicrobia” csoport filotípusai, amelyek több várományos fajt takarnak (*Candidatus Endomicrobium* spp.) (Stingl és mtsai 2005). Más baktériumcsoportok is bőven képviseltetik magukat a termeszék intesztinális ostorosaiban. Például a Bacteroidales csoportba tartozó baktériumok széles spektrumát találni az intesztinális ostorosokkal kapcsolatban mind endoszimbiontaként, mind az egysejtű felszínére tapadva (Noda és mtsai 2009). Egy másik példa a *Reticulitermes* termeszéfajban élő *Trichonympha agilis* ostoros *Desulfovibrio* nemzetségbe tartozó, korábban ismeretlen szimbiontája (*Candidatus Desulfovibrio trichonymphae*) (Hongoh 2011).

Csillós egysejtűekben különböző típusú szimbiózisok ismertek. Van olyan, ahol a szimbionta baktérium kiirtását követően a csillós elpusztul. Ilyen például az *Euplotes aediculatus* egysejtű és a *Polynucleobacter necessarius* baktérium kapcsolata. Az ilyen baktériumokat **esszenciális szimbiontáknak** nevezik. A baktérium pedig obligát szimbionta, amely nem él máshol a természetben. A *Polynucleobacter* szerepéről eddig nem tudunk, de nem tűnik patogén természetűnek. Feltételezik, hogy a csillós valamilyen anyagszere-hiányosságát kompenzálja a szimbiontákkal. Mivel a *Polynucleobacter*-t sok más *Euplotes* fajban, különböző környezetben megtalálták, feltételezik, hogy hosszú ideje fennálló, evolúciós jelentőségű kapcsolatról van szó. A modellszervezet papucsállatkákban (*Paramecium* fajok) különösen sokféle baktériumot sikerült feltárni. A *Caedibacter caryophila* például a *Paramecium* makronukleuszában található. T. Sonneborn 1938-ban fedezte fel, hogy bizonyos *Paramecium*-tenyésztőrzsek toxikus tulajdonságúak, ezeket killer sejtvonalnak nevezte el. A **killer**-sajátosságú *Paramecium*ok apró részecskéket hordoztak a citoplazmájukban, amiket kappa-részecskének neveztek el. A kappa részecskéket nem tartalmazó *Paramecium* sejtvonalak érzékenyek voltak a kappa-részecskének tulajdonított toxikus hatásra, míg a hordozó papucsállatkák nem. Csak évtizedekkel később derült ki, hogy e részecskék patogén baktériumok, amelyek a papucsállatkák intracelluláris szimbiontái és morfológiai alapon a *Holospora* genuszba sorolták őket. (Érdekesség, hogy a *Holospora* baktérium voltára már a 19. század végén felfigyeltek és a genust kifejezetten a papucsállatka magjában tenyésző baktériumok alapján állították fel. Ez az ismeret azonban fél évszázadra feledésbe merült.) A fertőzött egysejtűekből a *Holospora* baktériumok antibiotikum kezeléssel kiírthatók, ekkor a csillósok újból fogékonyak lesznek a baktérium termelte öléthatású anyagra.

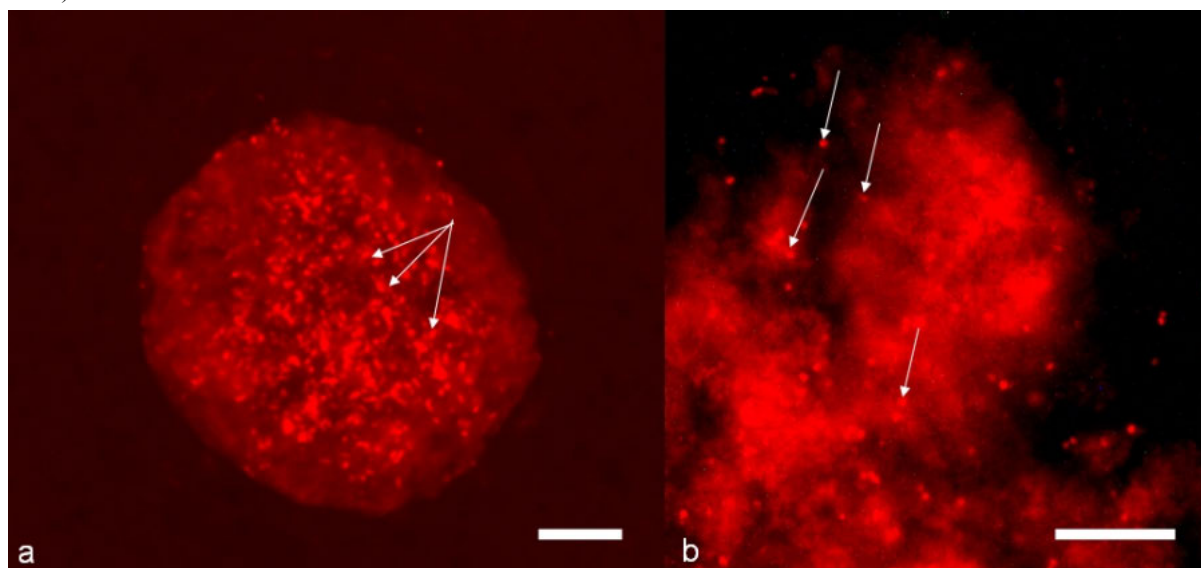
A *Holospora* genust a molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményeként több genuszra osztották. Így alakult ki a *Paramecium* makronukleuszában élő *Caedibacter caryophila*. A killer-tulajdonság egy erősen fényviszszaverő (refraktilis) testecskének tulajdonítható, ezt R-testnek („refractile body”) nevezik míg a hordozó sejtvonalakat „bright”-nak. Morfológiailag az R-test egy hengeralakban feltekeredett fehérje amely a baktériumsejtben szorosan feltekeredve található. Az egyik vizsgált R-test például 6,5-nél alacsonyabb pH mellett teleszkópszerűen kitekerekedik és egy 0,4 µm széles és 20 µm hosszú szalagot képez (a hordozó *Caedibacter* hossza mindössze 1 µm körül van!). A korai genetikai vizsgálatok alapján az R-testet meghibásodott bakteriofág termékének tartották. Ma úgy tudni, hogy egy plazmid kódolja és a fehérje génjének a szekvenciája is ismert. Működése során az ölé hatást úgy feje ki, hogy a szenzitív egysejtűek bekebelezik a baktériummal együtt, majd a fagolizozómában a pH csökken, valószínűleg ennek hatására az R-test kitekerekedik és komoly strukturális károkat okozva a sejtben végül elpusztítja a csillóst. A *Caedibacter taeniospiralis*-ban sikerült előállítani az R-test plazmidon található fehérje-kódoló génjeinek szekvenciáit. Az R-test kialakulásához és működéséhez három gén szükséges (rebA, rebB és rebC) és feltételezik egy további, szabályozó gén meglétét is (Heruth és mtsai 1994).

A *Holospora* a hordozó *Paramecium* sejtvonal számára kompetíciós előnyt jelent egy élőhelyfolt benépesítésénél és forrásai kiaknázásánál a közeli rokon csillósokkal szemben. Azóta sok, ártalmatlannak tűnő baktériumot is karakterizáltak csillósokban.

Anaerob környezetben, például kóródzók bendőjében vagy rothadó iszapban élő csillósokban különösen jellemzőek a metanogén baktériumok, amelyek vagy a csillós felületéhez tapadva, vagy a sejtben belül élnek. Az intracelluláris

metanogének a csillós citoplazmájában a hidrogenoszómák körül helyezkednek el. A *Plagiopyla frontata* csillós metanogén baktériumai a gazdával szinkronban osztódnak (Görtz és Brigge 1998, Görtz 2001).

Az amöboid egysejtűekben nagyszámú baktériumot mutattak ki, amelyek között vannak szűkebb értelemben vett szimbionták, amelyek tartósan jelen vannak a gazdában mindig az adott amőbafajban, és vannak tranzienst, átmenetileg benntartózkodók is. A Thecamoebidae csupasz amőbákban gombákat is találtak a szimbionták között (Michel és mtsai 2009). A baktériumokat különböző szabadonélő amőbákban (**FLA – Free-Living Amoebae**) mutatták ki nagy számban. A prokarióták legtöbbször endocitózissal kerülnek be a sejtbe, de az emésztést megakadályozva ellenálló endobionttákká lesznek (**ARB – Amoeba Resistant Bacteria**). Az amőbarezisztens baktériumok között számos humán kórokozó is van, ilyenek a *Chlamydia*-szerű, a *Pseudomonas* csoport és *Legionella* baktériumok. E három mellett még továbbiak is gyarapítják a lehetséges kórokozók sorát. Az amőba-baktérium szimbionta rendszerek vizsgálatánál derült fény egy a mikrobiológiai gyakorlatban fontos jelenségre: a legtöbb amőba-szimbionta a gazdán kívül mesterségesen nem tenyésztethető. Amőbába bejuttatva viszont felszaporíthatók és így tanulmányozhatók olyan kórokozók, amelyek filogenetikai hovatartozását például humán mintában talált csekély számuk miatt nem lehetne megállapítani („**amoebal co-culture**”). A legtöbb baktériumot már olyan, önmagában is veszélyes amőbákból mutatták ki, mint az *Acanthamoeba* és *Naegleria* fajok (Horn és Wagner 2004). Ártalmatlan szabadonélő amőbákban is előfordulnak endobionta baktériumok. A *Saccamoeba*-ban például *Erlichia*-szerű baktériumot mutattak ki (Greub és Raoult 2004). Az *Arcella* házas amőbákban több humán patogén baktérium mellett (*Moraxella* sp., *Bosea* sp., *Bacillus cereus*) más eukariótákban is endobionta természetű prokarióták rokonait találni (*Paenibacillus graminis*, *Rhizobium* sp., *Variovorax paradoxus*) (pl. Török és mtsai 2008).



1.7. ábra. Endobionta baktériumok házas amőbában a) baktériumok *Arcella intermedia* citoplazmájában b) Gram-pozitív kokuszok *Arcella intermedia* citoplazmájában. Fluoreszcens *in situ* hibridizáció, rhodamine jelölés, skála: 10 µm

1.5. A mészköszikláktól a genomikáig – Az egysejtűek jelentősége

Az utóbbi években a protisztológia számos területén olyan új információk jelentek meg, amelyek valamilyen humán szempont miatt fontosak. Újonnan felbukkanó kórokozók ártalmatlannak tartott egysejtűek, például algák között; eddig ismeretlen, halpusztulást okozó toxin, amely halastavakban okoz komoly gazdasági károkat, vagy olyan opportunistá patogének, amelyek a legyengült immunrendszerű emberre nézve végzetesek lehetnek. Az alábbi tematikus összefoglalóból látható, hogy a protiszták jelentősége milyen széles spektrumot ível át.

1.5.1. Az egysejtűek ökológiai jelentősége

A protiszták fontos tagjai a vízi és szárazföldi mikrobiális közösségeknek, ahol autotróf vagy heterotróf szervezatként a táplálékhálózat fontos láncszemeit képezik. Az autotrófoknak meghatározó szerepük lehet a primer produkcióban, ugyanakkor maguk is, a heterotrófokkal együtt, mint prédaszervezetek, jelentős szerepet töltenek be a szerves szén magasabb trofikus szintekre történő eljuttatásában. Baktériumok és más mikroszervezetek fogyasztása során tápanyagokat juttatnak vissza a környezetbe, valamint részt vesznek a szervesanyagformák átalakításában, mineralizációjában. Szabályozzák prédaszervezeteik mennyiségét, aktivitását és fiziológiai állapotát. A táplálkozásuk révén felszabaduló szervesanyagok között jelen vannak a primer produkciót limitálók, így a termelésre is közvetlen hatást gyakorolnak.

A toxintermelő fajok tömegszaporodásuk során drasztikusan átformálják a mikrobiális közösség szerkezetét. A toxinok egy része az embernél is súlyos mérgezéses tüneteket okoz. A legtöbb toxintermelő faj a Dinoozoa Dinoflagellata csoportjában ismert.

1.5.2. Az egysejtűek jelentősége a biosztratigráfiában

A földtörténet utolsó 600 millió éve alatt felhalmozódó egysejtűvázak az üledékes (pl. mészkő) és törmelékes (pl. radiolarit) kőzetek fontos alkotói. A parányi, mészmoszatokhoz tartozó (Haptophyta: Coccolithales) algák mészlemezei (**kokkolit**) képezik a kőzet túlnyomó részét, ebbe ékelődnek be a nagyobb egysejtűek vázmaradványai, elsősorban a foraminiferák (likacsoshéjúak). A foraminifera-vázak kamraszerkezete alapján mikropaleontológusok morfológiai fajokat írnak le. Számos faj csak bizonyos rétegekben található, régebbiekben vagy újabbakban nincs jelen. Ennek az az oka, hogy a foraminifera morfo-fajok közül sok csak egy, vagy néhány millió évig létezett, ezért az üledékretegek jól jellemezhetők a bennük található foraminifera-vázak alapján. Így a rétegek kora is jó közelítéssel becsülhető.

A **biosztratigráfia** gyakorlati jelentősége nagy: segítségével állapítják meg a mészkőrétegek közelében felhalmozódó fosszilis tüzelőanyagok keletkezésének idejét, amelyből következtetni lehet az energiahordozók minőségére. A foraminifera-fajok viszonylag gyors evolúciója miatt finom felbontást lehet elérni a kőzetretegek biológiai kormeghatározásánál. Magyarországon sok helyen található a felszínen mészkő, olykor centiméternyi likacsoshéjú-fossziliák emlékeztetnek az egykori tengeri környezetre.



1.8. ábra. A mészkősziklák anyagát döntően mészmoszatok kokkolitjai és foraminiferák vázai alkotják.

A földtörténet során a legrégebbi időkből származó fossziliák a foraminiferák és a radioláriák (sugárállatkák) köréből származnak. A sugárállatkák többsége szilícium-dioxidból, azaz kovából álló vázat képez, bár egy részüknél a vízben oldódó stronciumszulfát alkot finom tűvázat. A kovaváz nem oldódik, az évszázmilliók alatt felhalmozódó radiolária-vázak között cementálódtak (**radiolarit**) és a nagy mélységben átkristályosodtak. Az ilyen kőzetben a mikrofossziliák már nem ismerhetők fel. A radiolarit mindig tengeri üledékben keletkezik. Olyan nagy mélységben, ahol a víz nyomása miatt a kalcium-karbonát már nem tud kiválni, tiszta radiolarit jön létre. Sekélyebb vízben mészkő jelenlétében kisebb képződmények formájában válik ki (ez a tűzköves mészkő). A csoport virágkora a

földtörténet őidejében volt, jelenkori fajdiverzitása kicsi. A radiolária-fajok rendszerint hosszabb időn át jelen voltak a különböző korú rétegekben, ezért nem adnak olyan finom felbontást, mint a foraminiferák. Magyarországon a Dunántúlon fordul elő tűzkő azaz radiolarit felszínközelben, például a Bakonyban Szentgálnál a Tűzköveshegyen, vagy Sümeg környékén.

1.5.3. Az egysejtűek szerepe a paleooceanográfiai és paleoklíma-rekonstrukciókban

A tudományág célja többnyire a pleisztocén, az utolsó nagy eljegesedés időszakában az óceán felszíni részén, a fotikus övezet környezeti állapotának rekonstrukciója (hőmérséklet, szalinitás, karbonát-tartalom). A paleo-környezeti tényezőkből a múltbeli éghajlat változásaira lehet következtetni. A megismert trendek összehasonlíthatók és adaptálhatók a jelenlegi klimatikus viszonyokra és a jövőre nézve scenáriók megfogalmazását is lehetővé teszik. A foraminiferák közül a Globigerina-félék a nyílt tenger lebegő élőlényközösségének, a planktonnak a tagjai. Fajszámuk nem magas, de óriási egyedsűrűségben fordulnak elő a világóceánban. A földtörténeti középidő óta ismert családban a mennyiségileg uralkodó *Globigerina*-fajok vázát áttetsző, vékonyfalú de meszes, egymásba tolt gömbökre emlékeztető kamrák alkotják. A *Globigerina*-fajok elpusztult egyedeinek házai lesüllyednek és hozzávetőleg 2000-4000 méteres mélységben hatalmas mennyiségben halmozódnak fel, az ún. globigerinás iszap formájában, amely a világóceán alzatának közel egyharmadán terül szét. A különböző vízmélységben jellemzően elterjedt *Globigerina*-fajok mészvázában felhalmozódó bór tizenegyes stabil izotópja alapján rekonstruálható az egykori vízoszlop felső néhány száz méterének vertikális pH gradiense. A pH a tengervízben disszociált szénsav révén összefüggésben van a légkör széndioxid-tartalmával. Az atmoszférikus széndioxid-koncentráció pedig a felszíni hőmérséklettel áll kapcsolatban. Paleooceanográfiai vizsgálatokra alkalmas szervezetek még a Coccolithales (telítetlen ketonok: alkenonok) és a dinoflagelláták (szerves falú ciszták).

1.5.4. A humánpatogén egysejtűek

Valamennyi nagy kládban előfordulnak embert fertőző egysejtűek, amelyek a különböző protozoonózisok okozói. Az Opisthokonta-ban viszonylag kevés akad, például a rhinosporidiózist, a nyálkahártyán fekélyes kinövéseket okozó *Rhinosporidium seeberi* (Ichthyiosporea). Az Amoebozoa kládban az *Acanthamoeba* fajok valamint az *Entamoeba histolytica* és *E. gingivalis* fontos patogének. Az Archeplastida Chlorophyceae csoportjában a *Prototheca* kloroplasztisztát elvesztett zöldalga állati és újabban humán kórokozó. A Rhizaria kládban emberi kórokozó vagy parazita egyelőre nem ismert, ezek elsősorban tengeri gerinctelenek körében fordulnak elő. A legtöbb veszedelmes betegséget az Alveolata és Excavata kládok protiszta fajtái okozzák (pl. *Plasmodium*, *Trypanosoma*, *Leishmania* fajok).

A Stramenopila kládba tartozó *Blastocystis* fajok gyakoriságáról csak az utóbbi években kaptak képet a kutatók. A humán székletminákból leggyakrabban kimutatott egysejtű a *Blastocystis*, amely a fejlett országokban 7–20%, a fejlődő országok vidéki területein 30–60% gyakoriságú. Sok ember tünetmentes, másoknál viszont a legkülönbözőbb bélpanaszok alakulnak ki (hasfájás, hányás, székrekedés, hasmenés). A *Blastocystis* humán előfordulásánál a *B. hominis* fajt szokták rendszerint megjelölni kórokozóként, holott a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján tíz körüli a patogén *Blastocystis* filotípusok száma (Forsell és mtsai 2012).

Az emberiség évezredek óta együtt él a protozoonok által okozott betegségekkel. Közép- és Dél-Amerika területén a prekolumbián kultúrák agyagedényein számos, a kután és a mukokután leishmaniázis tüneteit mutató emberábrázolás maradt fenn. A mediterrán térségben az ókortól kezdve települések, városállamok sorsa függött a maláriától. Napjainkban az ENSZ Egészségügyi Világszervezete (WHO) szabadon hozzáférhető online adatbázisában olvashatók éves összesítések a közegészségügyi szempontból kiemelten fontos protisztákról a nemzeti egészségügyi szervek által közölt adatok alapján. A malária az első húsz halálok között a 14. helyen szerepel, évente közel egymillió bejelentett halálesettel. A vírus- és bakteriális fertőzéseknek tulajdonítható halálozásokat követően a malária szedi évente a legtöbb áldozatot. A második helyen a vérhasamőba (*Entamoeba histolytica*) áll. Az amőbás vérhas elsősorban a szubtrópusi, trópusi országokban népbetegség, amely főként az öt év alatti gyerekek körében pusztít. Bár ma már vannak hatékony gyógyszerek, az érintett népségek társadalmi és kulturális okokból nem férnek hozzá (nagy távolságok, bizonytalan orvosi ellátás, stb.). Tiszta ivóvíz hiányában a fertőzések gyakran visszatérőek, a fekálszennyezéssel bekerülő cisztákat az emberek újból elfogyasztják. Gyógyszeres kezelés híján a kisgyermek a hasmenéstől napok alatt kiszáradnak és meghalnak. Több százezer ember, főként öt év alatti gyermek elvesztése írható évente a vérhasamőba számlájára, döntően Afrika Szaharától délre fekvő országaiban.

A vérhasamőba ugyanakkor világszerte jelen van. Mivel jellemzően szennyezett ivóvízzel fertőz, a fejlett ipari államokban a tiszta ivóvíz ellátottság magas foka miatt csak kicsi az újrafertőzés esélye és a gyógyszeres kezelés is sokkal gyorsabban érhető el.



1.9. ábra. Mukokután leishmaniázis (**espundia**) tüneteit mutató emberfej-ábrázolás (a moche kultúra temetkezési helyéről, Észak-Peru, i.sz. 1-7. század) (forrás: Altamirano-Enciso és mtsai 2003)

Magyarországon, csakúgy, mint Európa vagy Észak-Amerika országaiban, a *Toxoplasma gondii* a legnagyobb gyakorisággal előforduló, valóban veszélyes egysejtű. Bár a népesség egyharmada fertőzött, komolyabb tünetek csak egy részüknél jelentkeznek. A *Toxoplasma* hasmenéssel járó tüneteket okoz, de a betegség rendszerint spontán gyógyul. Ám ezt követően az egysejtű nem tűnik el végleg a szervezetből. Jellemzőes képletei, a bradyzoiták, hosszú évtizedekig észrevétlenül velünk maradnak. Az immunrendszer gyengülésekor opportunistá patogénként újra aktiválódik a kórokozó, de már súlyosabb tünetekkel, akár halálhoz is vezethet. A *Toxoplasma* ismerete mégsem emiatt a legfontosabb. A kongenitális fertőzés veszélye az, ami miatt ennek a kórokozónak az ismerete az általános műveltség része kell, hogy legyen. A *Toxoplasma* számos háziállatban és az ember környezetében élő más emlősben is előfordul. A végleges gazda, a macska mellett a házicéger, a sertés és a juh is a fertőzés lehetséges forrásai. A várandósok első *Toxoplasma* fertőzése különböző hatással van a fejlődő magzatra a terhesség trimeszterei során. Míg az első harmadban a magzat az idegrendszer fejlődésében mutatkozó károsodások miatt rendszerint elvetél, a második harmadban szerzett fertőzésnél azonban már kifejlődik, de súlyos és tartós fejlődési rendellenességekkel, melyek közül a hydrocephalia rövid idő alatt halálhoz vezet. A még később szerzett fertőzés sem marad hatástalan. A *Toxoplasma* a megszületett, teljesen egészségesnek tűnő újszülöttnben is jelen van, tüneteket olykor csak évek múltán mutat. Ekkor akár vakságot vagy más, rendszerint az idegrendszert érintő, egész életre szóló károsodást okoz.

A másik, szóróványosan hazánkban is jelentkező kórokozó a *Giardia intestinalis*, amely a vékonybélben tömegesen elszaporodva erős (akár véres) hasmenést kelt, amely nem gyógyul spontán.

Európában a protisza fertőzések egy része utazás során szerzett patogénekre vezethető vissza. Olyan fertőzések is felbukkannak, amelyek okozóival kontinensünkön (jelenleg) nem lehet találkozni. Az utazási orvostan („travel medicine”) nemzetközi szervezete (International Society of Travel Medicine) 1991 óta behatóan elemzi az ilyen módon szerzett betegségekről nyert adatokat. 2008-2010 között Európában például, ha csekély mértékben is, de emelkedett az endémiás területen tett utazások során szerzett *Plasmodium* fertőzések száma. 2010-ben a legsúlyosabb malária-kórokozóval (*Plasmodium falciparum*) 426 ember fertőződött és a halálos esetek száma a 2008-ban tapasztalt 4%-ról 2010-ben 6 %-ra nőtt. A legtöbb *Plasmodium*-fertőzéssel visszatérő utazó Párizs, Marseilles, valamint Hamburg nagyvárosokból utazott, az utazók fele baráti, vagy rokonlátogatásra ment (Gautret és mtsai 2012).

A malária diagnosztizálására az 1980-as évek óta immunreakción alapuló gyors tesztesztet, valamint a hagyományos Giemsa-festést használják.

A protisza paraziták elleni vakcinafejlesztés évtizedek óta számos nagy nemzetközi kutatóhelyen meghatározó kutatási irány.

1.5.5. Az állatok patogén egysejtűi

A vadonélő állatok éppenúgy együttélnek kommenzalista és parazita protisztákkal mint az ember. Ezért valamennyi háziállatnak is megvannak a jellemző protisza parazitái, köztük jelentős kórokozók is. Az állatok legsúlyosabb protiszaeredetű betegségeit a *Trypanosoma* haemoflagelláták (Excavata klád) és a Coccidiomorpha sejtélősködők okozzák (Alveolata klád). De rajtuk kívül majdnem minden heterotróf csoportban akadnak további paraziták, némelyikről csak újabban derült ki, hogy komoly patogén lehet. A teljesség igénye nélkül a legfontosabb állati kórokozók a következők.

A Trypanosomatida csoportból a *Trypanosoma brucei brucei* alfaj Afrikában a Szaharától délre a ló, a juhok és kecskék nagana betegségét okozza, terjesztői a cecelegyek. A nagana legfőbb tünetei a láz, vérszegénység, étvágytalanság és fogyás, állatorvosi beavatkozás nélkül a gazdaállat elpusztul. A szarvasmarhánál a fogékonyság attól függ, honnan származik a házasított állat: pl. a Kelet-Afrikában tartott indiai eredetű zebu nál kialakulnak a tünetek, a Nyugat-Afrikában élő hosszúszarvú fajtánál viszont nem, csakúgy, mint az őshonos vadonélő állatoknál. Az őshonos állatok a hosszú koevolúció során valószínűleg hatékony védekezést tudtak kialakítani a kórokozóval szemben. A *Trypanosoma congolense* szűkebb elterjedésű és szintén nagana betegséget okoz és a cecelegy több faja terjeszti, mint a *T. brucei brucei*-t. A *Trypanosoma evansi* circumtropikus elterjedésű, az Óvilágban a lovak, tevék és egyéb háziállatok surra betegségét okozza, böglyök terjesztik. Az Újvilágban a lovak *mal de caderas* betegsége kötődik hozzá, de tevéféléket (láma és rokonai) is fertőz. Bár szintén böglyök terjesztik, a parazita fejlődésmenete és kinetoplasztja leegyszerűsödött: a legyek úgy adják át gazdáról gazdára a szájszervükbe kerülő parazitákat, hogy a parazita fejlődési ciklusának rovarban jellemző szakasza elmarad. Emiatt gerincesek is eredményesen közvetíthetik a lovak között: például a vámpirdenevér, amely vérszíváskor maga is megfertőződik, így egyszerre lesz gazda és vektor, vagyis a mikroparazitákat terjesztő szervezet. A prociklikus alak hiánya miatt párosodás és szoptatás útján is átadódik, a hordozó a ragadozót is megfertőzi. A tünetek itt is lázzal, vérszegénységgel járnak, de a nyálkahártyákon vérömlenyek jelennek meg, a testen ödémák alakulnak ki, a heveny betegség akár két hét alatt végez az állattal, az idült szakasz elhúzódik két évig is. A *Trypanosoma equiperdum* a lovak tenyésztésének okozza. Itt sincs rovar vektor, a kórokozó a párzás során közvetlenül adódik át és a genitáliák súlyos gyulladásos megbetegedését okozza, amelynek tünetei később lehetetlenné teszik a párzást. Más exkaváták, például a *Hexamita* fajok a legtöbb gerincesben bélparaziták, halakban ezen kívül a bőrfelületről kiinduló szövethártyakárosodást okoznak, amely akvárium díszhalaknál végzetes lehet.

Az állatok bélcsatornájában élő intesztinális ostorosok közül a háziszárnyasokban legfontosabb ostoros parazita végzetes májkárosodást okozó *Histomonas meleagridis*, amely elsősorban a pulyka, továbbá a csirke „fekete fej” betegségét³ és a csibék 50-100 %-ának elhullását okozza. A *Hexamita meleagridis* fiatal pulykákban bélfekélyt okoz. A *Trichomonas gallinae* intesztinális alakja baromfiakban nem patogén, viszont a szisztémás alak az agyba bekerülve súlyos kórokozóvá válik. Az emlősök között a *Tritrichomonas foetus* szarvasmarhában vetélést okoz, míg a fejlődésmenetében résztvevő sertésben a felső légutak nyálkahártyáját károsítja.

A **Coccidiomorpha** spórás egysejtűek okozzák a háziállatok kokcidiózisait és számos más betegségét. Valamennyi háziállatnak van egy vagy több Coccidiomorpha parazitája. Az állatok a kedvezőtlen tartási körülmények (pl.

³Az angol black head (”fekete fej”) elnevezés a betegség jellegzetes tüneteire utal: a legyengült állatok feje lekókad és a bőrlebeny a vér pangása miatt sötét lesz.

zsúfoltság, fekálszennyezés) hatására sokkal nagyobb gyakorisággal fogyasztják el a fertőző oocisztákat mint a természetben, ezért a háziállatok körében gyakrabban előfordulnak fatális kimenetelű járványok mint a vadon élő rokonaiknál. Különösen a fiatal állatoknál jellemző a *Coccidiomorpha* okozta kórok fatális lefolyása. A humán maláriaparaziták mellett több tíz faj fertőz különböző gerinceseket, köztük nagyjából hús, majmokat.

Gazdasági jelentőségükön túl, az állati kórokozók nagyon fontosak a tudományos kutatás számára is, főként akkor, ha egy közeli rokon fajuk emberi patogén. Ezért a különböző állati gazdáiban élő *Plasmodium* és *Leishmania* fajokat előszeretettel tartják fenn laboratóriumokban humán gyógyászati célú kutatások számára.

1. Táblázat. A lóban előforduló fontosabb egysejtű patogének és az általuk okozott betegségek

Kórokozó neve:	Betegség neve:
<i>Giardia equi</i>	Giardiasis
<i>Trypanosoma evansi</i>	Mal de caderas
<i>Trypanosoma equiperdum</i>	Durina
<i>Babesia</i> spp.	Piroplasmosis
<i>Eimeria leuckarti</i> (és további fajok)	Coccidiosis
<i>Sarcocystis</i> sp.	Sarcocystosis
<i>Toxoplasma gondii</i>	Toxoplasmosis

A tengeri és édesvízi protiszták között sok a parazita, amelyek letális patogének lehetnek. Az akvakultúrákban számos protiszta parazita jellemző. Az Opisthokonta-kládban az Ichthyosporea csoport, például a *Dermocystidium* spp. és a *Sphaerothecum destruens* fajok, halparaziták (Gozlan és mtsai 2009). Az édesvízi zooplankton fontos tagjai a vízibolhák (ágascápú rákok, Cladocera), amelyek kórokozója, a *Caullerya mesnili*, az Ichthyosporea csoport tagja. Gyakorisága akár 40%-os lehet és időnként tömeges kisorpusztulást okoz (Lohr és mtsai 2010).

Az Archaeplastida kládba tartozó *Prototheca* fajok a plasztiszt másodlagosan elvesztették, szarvasmarhában a tőgy gyulladását okozzák (Lass-Flörl és Mayr 2007).

A legtöbb vízi patogén a RAS klád tagja. A Rhizaria csoportba tartozó Haplosporidia és Paramyxia csoportok főleg tengeri gerinctelenek parazitái, kártételüknek akvakultúrákban komoly gazdasági jelentősége lehet. A vándorkagyló európai állományaiiban találtak egy új Haplosporidiát, tehát a korábbi ismeretekkel ellentétben csoport az édesvízben is jelen van (Molloy és mtsai 2012).

A **scuticociliatosis** a tengeri akvakultúrákban tenyésztett állatokon a hisztófág csillósparaziták okozta tünetegyüttes elnevezése. Halakban, puhatestűekben és rákokban mintegy hús, a Scuticociliatia csoportba tartozó csillós faj kelt kóros szöveti elváltozásokat, amelyek végül nagyarányú halálozáshoz vezetnek. A halak **darakór** betegségét okozó *Ichthyophthirius multifiliis* édesvízi halakon élősködik, fehér daraszerű bevonatot alkotva a testfelületen.

A *Pfiesteria piscicida* halpusztulást okozó Dinooza sokáig csak tengervízből volt ismert, elsősorban az USA atlanti partvidékén. Újabban édesvizekben is felbukkant, például Görögországban. A *Prymnesium parvum* mészmoszat édesvizekben a legfontosabb tényezője a planktonszervezetek által okozott halpusztulásnak (Oikonomou 2012).

A *Blastocystis* fajok a Stramenopila kládba tartozó bélparaziták, gerincesekben súlyos gyulladásokat okoznak, nagy gyakoriságukat újabban ismerik fel. Növényi paraziták a „pszeudofungi⁴” csoportba tartozó protiszták, amelyeket a mikológusok vizsgálnak, például az Oomycota és Hyphocythridiomycota csoportokban.

A szerodiagnózison alapuló gyors tesztek kifejlesztése az állati protozoonózisok detektálásának hatékony eszköze lehet.

⁴Pszedofungi: gombaszerű szervezetek, olyan élőlénycsoportok köznyelvi megnevezése, amelyek ostoros rajzóval és plazmódiummal járó életciklust mutatnak és felületesen a mikrogombákra emlékeztetnek, azonban filogenetikai szempontból nem a Fungi csoportba tartoznak.

1.5.6. Az opportunistá patogén egysejtűek

Az utóbbi évtizedekben figyelték meg, hogy az egysejtűek között egyes spontán gyógyuló fertőzések ágensei, vagy akár az egészséges emberre nézve közömbös protiszták az immunrendszer legyengülésével nehezen gyógyítható, gyakran halálos kimenetelű betegséget okoznak. A HIV vírus világméretű terjedése hívta fel elsőként a figyelmet az opportunistá patogénekre. A HIV vírus fertőzése révén szerzett immunhiányos állapot mellett a szervátültetések során mesterségesen legyengített immunrendszer is fogékony az opportunistá egysejtűekre. Az időskor miatt legyengült szervezet szintén fokozottan ki van téve az opportunistáknak.

A amöboid egysejtűek még ismeretlen okból endozoikus szövetfalóvá válhatnak. Számos fajnál, így a filogenetikailag távoli *Acanthamoeba* vagy *Naegleria* fajoknál a legmagasabb szaporodási ráta 20-38 °C között van, fajtól függően. Mind immunszuppresszált, mind immunkompetens emberben előfordult már szabadonélő amöbával (free-living amoebae, FLA) történő fertőzés, amelyet a kialakuló **aggyvelőgyulladás** gyors lefolyása miatt többnyire *post mortem* diagnosztizáltak.

A spórás egysejtűek között a bélben élő *Cryptosporidium parvum*, továbbá a *Cryptococcus*, *Isospora* és *Cyclospora* fajok, amelyek máskülönben enyheleflyású protozoonózisok okozói, letálisak lehetnek. A *Toxoplasma gondii* a szervezetben sok évtizeden át perzisztáló bradyzoitái révén idősekben **toxoplazmás encefalitist** válthat ki, ami nem jellemző a fiatal szervezetben, egészséges immunrendszer mellett.

Máskor a jellemző tünetegyüttes súlyosabb szindrómára változhat: például a tipikusan bőrtüneteket okozó *Leishmania infantum* a sokkal súlyosabb zsigeri tüneteket idézi elő egy immunszuppresszált betegben.

Az állati paraziták egy része szintén opportunistá. Például az állati eredetű holt szervesanyaggal táplálkozó Scuticociliatida fajok egy része megtámadja a legyengült halakat (például az *Uronema marinum*). A *Tetrahymena corlissi* csillós hasonlóképpen opportunistá, de édesvízi halakat is fertőz.

1.5.7. Az újonnan felbukkanó egysejtű kórokozók

Az angol „emerging pathogens” kifejezés azokra az élőlényekre utal, amelyeket az ember vagy nemrégiben ismert meg vagy bár régóta ismer, de kórokozóként csak újabban találkozott vele. Az egysejtűek között is számos példa van olyan patogének felbukkanására, amelyeknek korábbi kórokozó volta nem ismert, esetleg magára az egysejtűre is az előidézett betegség hívja fel a figyelmet. Ilyen, növekvő közegészségügyi jelentőségű egysejtűek az Archaeplastida kládba tartozó *Prototheca* fajok, amelyeket korábban csak a szarvasmarha tőgy-gyulladás és más, állatokat érintő fertőzések kapcsán ismertek, újabban viszont mind több humán eset kerül napvilágra. Az emlőállatok vérparazitái, a *Babesia* fajok által okozott magas lázzal járó betegség, a babeziózis (babesiosis), eredetileg a trópusi, szubtrópusi területek szarvasmarha állományában jelentkezett főként. Az utóbbi fél évszázadban egyre több, lázzal járó emberi fertőzést figyeltek meg. Különösen az ezredforduló után növekedett az ismertté vált esetek száma, köszönhetően a kullancs által közvetített betegségek felé irányuló, világszerte megnövekedett tudományos érdeklődésnek (Gray 2006).

1.5.8. Egysejtűek mint a laborkísérletek alanyai

Egysejtű modell-szervezeteket a biológia kísérletes tudományterületein (sejtbiológia, élettan, genetika stb.) azok kezdete óta használnak, abból a megfontolásból, hogy a protisztá modellben tapasztalt jelenség vagy folyamat a többsejtű élőlényekben is hasonló lehet. A legfontosabb előnyös tulajdonságaik közé tartozik a nagyszámú egyed, a rövid generációs idő, a kidolgozott tenyésztési protokoll és a kis méret. E gyakorlati jelentőségű előnyökön túl a Metazoa-val homológ biokémiai folyamatok, szignalizációs mechanizmusok, receptorok és további hasonló tulajdonságok miatt alkalmasak modellnek. A legtöbb protisztá szuper csoportban van széleskörben használt laboratóriumi modell egysejtű. A legismertebbek a következők: az Amoebozoa-ban az *Amoeba proteus* és a *Dictyostelium discoideum*, a Rhizaria-ban a *Chlorarachnion reptans*, az Archaeplastida-ban a *Chlamydomonas reinhardtii*, az Excavata-ban különböző Trypanosomatida és Trichomonadina fajok, az Alveolata-ban a *Tetrahymena thermophila*, a Stramenopila-ban az *Emiliania huxleyi* kokkolitofóra alga.

A *Tetrahymena* vizsgálatával közvetlenül elért átütő kutatási eredményekért két Nobel-díjat⁵ is kiosztottak. Az RNS katalitikus tulajdonságát a *Tetrahymena thermophila* vizsgálata során fedezte fel **Thomas Robert Cech**, megdöntve a több évtizedes paradigmát, amely szerint minden enzim fehérje. Kutatása során olyan RNS molekulát talált, amely saját maga hasítását és utólagos szerkesztését katalizálta. A ribozimnak nevezett katalitikus RNS felfedezéséért 1989-ben Sidney Altmannal megosztva kémiai Nobel-díjat kapott. Ezen új ismeret vezetett ahhoz a hipotézishez, hogy a földi élet korai szakaszában RNS alapú lehetett, melyben mind az információátvitel feladatát, mind pedig az enzimatikus funkciókat RNS molekulák látták el.

A kromoszómavégek vagyis telomérák kutatására a *Tetrahymena thermophila* azért volt ideális alany, mert makronukleusza nagyszámú lineáris mikrokromoszómát tartalmaz, és az 1970-es évek elején még komoly nehézségeket okozott a hosszabb nukleinsavak szekvenálása. Emellett azt is feltételezték, hogy a legalapvetőbb molekuláris biológiai folyamatok az evolúció során gyökeresen nem változnak és így a telomérákról szerzett ismeretek a magasabbrendű szervezeteknél is használhatóak lesznek. A telomérákon TTGGGG tandem ismétlődő hexamereket mutattak ki, amelyek az újonnan kialakuló mikrokromoszómákon is megjelentek. A lineáris kromoszóma töredékét élesztőbe átvive ott új telomerek képződését lehetett megfigyelni. Ebből a folyamat konzervatív jellegére és egy enzim jelenlétére következtettek. Végül 1985-ben találták meg a *Tetrahymena*-ban a telomeráz enzimet, amely a kromoszómavégek hibás replikációját kijavítja és a telomérákat meghosszabbítja. Az enzim RNS és fehérje komponensekből áll, az RNS CCCCAGG szekvenciája szolgál templatként a teloméra képződésénél, míg a fehérje rész reverz transzkriptáz aktivitást mutató enzim. Felfedezéseikért 2009-ben **Elisabeth Blackburn**, **Carol Greider** és **Jack Szostak** megosztott orvostudományi és fiziológiai Nobel-díjat kaptak.

1.6. A módszertani fejlődés jelentősége a protisztológiai kutatásokban

1.6.1. A vizualizáció fontosabb mérföldkövei és a hozzájuk kapcsolódó eljárások

A tudományos célú mikroszkopizálás kezdete egyben a protisztológia kezdete is. A fénymikroszkópia fejlődése a késői 17., majd 18-19. század során végigkísérte a protisztológia kibontakozását. Az objektív típusok, az immerziós objektívek, majd a megvilágítási eljárások, az Abbé-féle kondenzor kidolgozása, a lencsehibák kiküszöbölése jelentették a fejlődés első szakaszát. A 20. század második felében már a kutatómikroszkópokon általánossá vált a fáziskontraszt és a differenciál-interferencia kontraszt eljárások használata, vagy a technikailag egyszerűbben megoldható sötétlátóterű megvilágítás. Ezek alkalmazásával más és más módon váltak a protiszta-sejt részletei mind jobban megismerhetővé, plasztikusabbá.

A protiszta-sejt különböző alkotórészeit a 19. századtól festési eljárásokkal tették láthatóvá vagy kontrasztosabbá. A sejtbilológiában és szövettanban használt módszereket sikeresen adaptálták a protisztákra is. A 19. század vége felé kezdtek el fémsókat használni állati szövetek festésére. Az egyik legnevezetesebb eljárás az ezüstözés, amit **Camillo Golgi** vezetett be a biológiába az idegszövet tanulmányozására, elsőként téve láthatóvá az egyedi idegsejtet az idegszöveten belül. A módszer lényege az ezüstnitráttal impregnált rögzített készítményben az ezüst redukálása. A redukálódó, fekete szemcsék formájában kiváló ezüst még ma sem tisztázott okokból jól kötődik a membránstruktúrákhoz. A protisztológiában az **ezüstözési eljárások** a bonyolult membránstruktúrák, ostorok, csillók szinciliumok és rostrendszereik láthatóvá tételénél ma is döntő fontosságúak. **Apáthy István** Golgival és **Ramon y Cajallal** egyidejűleg Magyarországon végzett alapvető fontosságú vizsgálatokat, amelyek során korszakos jelentőségű mikrotechnikai újításokat vezetett be az állati szövetek rögzítése, beágyazása és impregnálása terén. Szublimát (HgCl₂) és ozmium keverékével végzett rögzítést, arannyal és ezüstnitráttal impregnált szöveteket. Módszerei fokozatosan átkerültek a protisztológiába is. Tanítványa, a világhírű magyar ciliológus **Gelei József**⁶

⁵Az első protiszta-kutatásokkal kapcsolatos Nobel-díjat a maláriával kapcsolatos kutatásaiért az angol **Ronald Ross** kapta (orvostudományi és fiziológiai Nobel-díj, 1902), aki feltárta a *Plasmodium* fejlődésmenetét a szúnyogban és igazolta **Laveran** és **Manson** feltevését arról, hogy a maláriát az *Anopheles* genuszba tartozó szúnyogok viszik át az emberre. **André Lwoff** 1965-ben Jacobs és Monod tudósokkal együtt genetikai kutatásaiért kapott megosztott Nobel-díjat (orvostudomány és fiziológia területén), ugyanakkor csillósokon végzett jelentős sejtfiziológiai kutatásokat.

⁶Gelei József (1885-1952): protisztológus, zoológus, egyetemi tanár Kolozsváron, majd Szegeden. Iskolateremtő egyéniség, a protisztológiában elsősorban csillósokon végzett morfológiai és taxonómiai vizsgálatait kiemelkedő jelentőségűek, de sejttani vizsgálatait a meiózis folyamatának megértését is elősegítették. Behatóan tanulmányozta a planáriák regenerációs képességét. A protisztológia nemzetközileg elismert hazai művelője. Neves protisztológus tanítványai közé tartozott Párducz Béla, Kormos József, Stiller Jolán, Gellért József.

csillósokra alkalmazta és továbbfejlesztette mestere mikrotechnikai újításait. A csillós egysejtűek preparálásánál ozmium-toluidinkéket alkalmazott, amelynek révén 1925-ben kimutatta a csillósok fémekkel impregnálható, az alapi testeket összekötő rosthálózatát, amelyet **ezüstvonalrendszernek** neveznek. Ozmiumos festéssel tette elsőként láthatóvá a lüktető üröcskét körülvevő citoplazmarészt, amelyet Gelei elnevezése nyomán ma is **spongiomának** neveznek. Nevéhez kötődik az ezüstnitráttal történő ún. **Gelei-Horváth-féle nedves ezüstözés** eljárásának kidolgozása a csillósok ezüstvonalrendszerének impregnálására (Gelei és Horváth 1931). Az ezüstvonalrendszer felfedezése a leíró ciliatológia egyik legnagyobb előrelépését jelentette. Egészen az 1950-es évek végéig a rostrendszert az állati idegrendszer analógiájára egyfajta sejt szintű, a csillómozgást koordináló szerkezetnek gondolták és kiemelkedő jelentőséget tulajdonítottak neki az ingerületvezetésben. Ma már tudjuk, éppen Gelei tanítványa, **Párducz Béla**⁷ munkássága nyomán, hogy az ingerületvezetéshez nincs köze (Párducz 1958), de a morfológiai vizsgálatoknál a csillós cortex egyik meghatározó szerkezeti elemeként és a csillósok egyik legfontosabb apomorf bélyegként ma is nagy jelentősége van. A csillós fajleírásoknál nélkülözhetetlen a csillózat és az alapi testeket összekötő rosthálózat bemutatása – a vizsgálatot ma is ezüstimpregnációval végzik. Nem csak csillósoknál, hanem ostorosoknál és opalinátáknál is használnak ezüstözést. Ma többféle eljárás használatos, legelterjedtebb az ezüstkarbonátos, vagy a **protargolimpregnáció**: utóbbi az ezüst és albumin komplexe. A protisztológiában az ezüstimpregnáció mellett számos más festést is használnak. A spórás egysejtűeknél vagy a vérben élő ún. haemoflagellátáknál a **Giemsa-festést** alkalmazzák széles körben. Az algáknál a **Lugol**-oldattal történő színezés a sejtszámlálást megkönnyítő egyik klasszikus módszer.

A sejt ultrastruktúrájának, organellum-szintű vizsgálatának lehetőségét az elektronmikroszkóp teremtette meg az 1950-es évektől. A mitokondrium és a plasztiszok membránjai transzmissziós elektronmikroszkóppal (**TEM**) váltak először láthatóvá és így ez az eszköz is hozzájárult az endoszimbionta elmélet kulcsfontosságú eseményeinek a bizonyításához, és a protiszták sejt szerveződésének a megismeréséhez. A korábban csak magfestéssel láthatóvá tett, ismeretlen funkciójú részletek természetére is így derült fény: például a Trypanosomatidák és rokonaik kinetoplasztjáról az elektronmikroszkópos vizsgálat mutatta ki, hogy ezernyi cirkuláris kromoszóma alkotja. A mitoszómát elektronmikroszkópos felvételek tanulmányozása során fedezték fel.

A pásztázó elektronmikroszkóp (**SEM**) segítségével az egysejtűek háromdimenziós, valóság-hű képeit lehet tanulmányozni a fénymikroszkópét nagyságrendekkel meghaladó nagyításban és felbontásban. A csillósoknál és ostorosoknál számos részlet, például az ostor felülete, a csillók és szinciliumok elrendeződése és más részletgazdag struktúrák, mint a foraminifera- vagy radiolária-vázak is így tanulmányozhatók a legjobban.

A korábbiakhoz képest a fluoreszcens-mikroszkópia teljesen új vizsgálati lehetőségeket biztosított. E módszerrel vált először lehetővé a legkisebb eukarióta egysejtűek megbízható denzitásbecslése, továbbá különböző molekuláris jelölések *in situ* láthatóvá tétele (pl. molekulák vagy organellumok szelektív jelölése, vagy a fluoreszcens *in situ* hibridizáció: **FISH**). A legújabb-generációs mikroszkópok (például a konfokális lézermikroszkóp) már az UV hullámhossz-tartományban, lézermegvilágítással működnek. Így jobb a felbontásuk és a sejt ultrastruktúrájának a korábbinál behatóbb fénymikroszkópos vizsgálatát teszik lehetővé, az elektronmikroszkóphoz képest jóval kisebb anyag- és időráfordítással. A modern mikroszkópoknál a fényforrás minőségétől függetlenül lehetséges a tárgymagasság automatikus szabályozása, így a vizsgált objektumról akár mikrométerenként haladva, azt “szeletelve”, az egymás utáni látótérképek digitálisan rögzítve végül egy teljes 3D-s rekonstrukciót kapunk, ami számítógépen rétegenként is eltárolható. Ez az ún. optikai szeletelés, amelynek kulcsfontosságú, hogy minden képen csak az adott síkban levő részletek legyenek láthatók. Ennek háttérében az áll, hogy csak az adott síkban lévő molekulákat gerjeszti a lézer. A képsorozatok képanalizáló programokkal feldolgozhatók, lehetővé téve a sejten belül látható struktúrák pontos térbeli orientációjának megismerését, a jelölések pontos helyének, számának a megállapítását.

1.6.2. A protiszta sejt kísérletes vizsgálata – mikroszkóp nélkül

A protisztákkal végzett fiziológiai, sejtbiológiai és biokémiai vizsgálati módszerek megegyeznek az állatok és növények laboratóriumi kutatásánál használatosakkal. A módszerek sokféleségét e könyvben nem tárgyaljuk, mégis fontos kiemelni a jelentőségüket nem csupán alapkutatási, hanem diagnosztikai szempontból is. Például az **immuncitokémiai módszerek** a patogének azonosításánál lehetnek nélkülözhetetlenek. A DNS-szintű vizsgálatok elterjedését megelőzően a kórokozók azonosításánál az immunoelektroforetikus módszerek voltak a legelterjedtebbek.

⁷Párducz Béla (1911-1964): protisztológus, Gelei József tanítványa. Elsősorban a sejt fiziológiai témák foglalkoztatták. Gyorsrögzítő eljárásának köszönhetően új irányt szabott a csillós egysejtűek mozgásának kutatásában, tisztázta az izolált csilló és a kinéta csillóinak mozgásmintáját, felismerte a metakronia jelentőségét és bizonyította, hogy az ezüstvonalrendszer nem vesz részt a sejt ingerületi folyamataiban.

A labor diagnosztikában a rutinszerűen használt ELISA-tesztek lassan háttérbe szorultak a géntechnológián alapuló vizsgálatok előretörése miatt. A patogénnel való fertőzöttség kimutatásában a terepen történő *in situ* vérvizsgálatokra fejlesztett **immuntesztek**nek viszont növekvő gyakorlati jelentősége van.

1.6.3. A molekuláris genetika metodológiájának jelentősége a protisztológiában

Mint minden élőlény, úgy az egysejtűek tulajdonságait is alapvetően az örökítőanyag (DNS) határozza meg. A DNS kinyerhető a sejtől, felszaporítható, a vizsgált DNS-szakaszt alkotó építőegységek, nukleotidok sorrendje pedig meghatározható. A DNS nukleotidsorrendje fajoként eltérő, ezért a DNS alkalmas a fajok rokonsági viszonyainak és tágabb értelemben a leszármazási viszonyok (filogenezis) vizsgálatára. Az eukarióták körében a filogenetikai rekonstrukcióra legelterjedtebben használt gén a 18S rRNS gén, amely a nagyobb csoportok (rend és afölötti taxonómiai szinteknek megfelelő egységek) osztályozására alkalmas. Mellette a további rRNS, valamint az aktin- és a tubulin-gének is használatosak. A protisza-filogenetika legfontosabb módszertani alapját tehát a DNS-szekvencia megállapításának módszertana jelenti. A rekombináns DNS-technológia megjelenésével újtára indult a molekuláris genetika, amely új korszakot nyitott a protisztológiában. A polimeráz-láncreakció (PCR) alkalmazása és az automatizált nukleinsav-szekvenálás kifejlesztése az 1990-es évekre lehetővé tették, hogy hatalmas mennyiségű nukleotidszekvenciát állítsanak elő viszonylag egyszerű és megbízható, reprodukálható eredményt adó eljárással.

1.6.4. Genomika

A genomika a teljes genom vizsgálatával foglalkozó tudományterület. 1995-ben elkészült az első teljes genomszekvencia, egy baktériumé (*Haemophilus influenzae* baktérium 1,8 Mb), majd az első eukariótáé (sörélesztő, *Saccharomyces cerevisiae*) is. 2000-ben a tudományos és a népszerűsítő sajtó híradásai által kísérve indult útjára a Humán Genom Program, melynek keretében különböző eukarióta modellszervezetek vizsgálata is megkezdődött. Ezt követően természetesen a patogén szervezetekre irányult a legtöbb figyelem. 2004-re már körülbelül 60 eukarióta-genom vált ismertté, a protisztákat ekkor már tíz, csúciszerves spórás képviselte. A genomika számos hasznos felfedezéssel kecsegtetett, egy adott faj teljes genetikai információjának a megismerésén túl például új gének, anyagszerek feltárásával és a genom evolúciójának beható megismerésével. 2012-re már minden jelentős parazita protisza és egysejtű kísérleti modellszervezet genomszekvenciája elkészült. A genomika fontos hozadéka, hogy számos eddig nem ismert gén, géncsalád kerül a kutatók látóterébe. Például genomvizsgálat során fedeztek fel egysejtűekben több új tubulingén- és más motorfehérje-családot is. A kórokozóknál a felfedezett új gének termékei **gyógyszerhatóanyag-célpontok** lehetnek.

1.6.5. Filogenomika

A genomok filogenetikai elemzésével foglalkozó új rész tudomány-terület, a filogenomika. A filogenomika alig egy évtizedes tudománya a protisztáknál szenzációsan új eredményeket hozott. Nagy mértékben hozzájárult a protisza-filogenia tisztázásához is. Az 1990-es évek elejétől az évtized végéig néhány évente néha zűrzavarosnak ható, egymásnak homlokegyenest ellentmondó filogenetikai interpretációk születtek, részben a csekély számú szekvencia, részben a korai, kevésbé fejlett bioinformatikai eszköztár miatt. A filogenomika és a bioinformatika párhuzamos kifejlődésével a protiszták (és általában az eukarióták) filogéniájáról való ismereteink mára biztos alapokra helyeződtek. Míg korábban egy, vagy néhány gén vizsgálatán alapultak az eredmények, ma a genomszekvenciák birtokában nagyszámú gén vonható be a filogenetikai elemzésekbe, növelve az eredmények robusztusságát.

1.6.6. Metagenomika

A metagenomika a környezeti minták összes DNS-tartalmának elemzésével foglalkozó rész tudomány-terület, amely nem igényli az egyes élőlények izolálását, tenyésztését. Mind a gyakorlati, mind az elméleti kutatásoknál létező igény egy környezeti minta teljes protisza-biótájának megismerése. Egy víz- vagy talajmintából valamennyi egysejtű-faj kinyerése, majd kitenyésztése komoly idő- és anyagi ráfordítást jelent és nem is ad tökéletes eredményt. Nem minden fajt sikerül izolálni és ráadásul a fajok nagy többségének a tenyészfeltételei ismeretlenek. Ezért közvetlenül a talaj-, ill. vízmintából kinyert DNS-t vetik alá az ún. metagenom-vizsgálatnak. Az elkészült genomok

bioinformatikai elemzésével történik az egysejtűek azonosítása, mindenfajta morfológiai vizsgálat nélkül. Ez a megközelítés ugyan számos új filotípus megismerését eredményezte, de a protisztológusok szerint egy faj definiálása nem nélkülözheti a morfológiai leírást. Tehát a molekuláris filogenetika önmagában nem alkalmas a fajok meghatározására.

Jelenleg például az óceánok vizét vizsgáló metagenomikai projekt célja a feltárt genomok filogenetikai elemzésén keresztül a földi biodiverzitás még rejtőző hányadának megismerése. A munkafolyamat máris számos új filotípus felfedezését eredményezte, főként a gombák, az alveoláták és a dinozoák között.

A közösségi szintű vizsgálatok rámutattak, hogy ebben a módszertani megközelítésben is lehetnek hibák. A polimeráz-lánreakciót (PCR) követő hagyományos génszekvenálás során előállított környezeti génkönyvtárak torz képet adhatnak a valóságról, pontosabban az egysejtű-csoportok mintán belüli gyakorisági eloszlásáról. Az igen kisméretű eukarióták, a tengeri piko-eukarióta közösségek rRNS génszekvencia-vizsgálata során készített környezeti génkönyvtárak több, egymástól független esetben az epifluoreszcens mikroszkópia segítségével végzett sejtszámlálás eredményéhez képest eltérő eredményt adtak a heterotróf–autotróf egysejtűek arányait illetően. A hiba oka a hagyományos szekvenálásig elvezető többlépcsős munkafolyamat. Ezzel szemben a metagenom-vizsgálatoknál nincs szükség a kijelölt génszakaszok felszaporítására, helyette a DNS direkt klónozása és új generációs módszerekkel való, közvetlen szekvenálása történik. Egy másik módszerrel magát a 18S riboszomális RNS-t vizsgálják közvetlenül, nem pedig annak génjét. E két módszer mentesít a PCR-ben és a hozzá kapcsolódó folyamatokban (pl. primerek tervezése) rejlő hibalehetőségektől. (Not 2009).

1.6.7. A bioinformatika jelentősége

A DNS vagy aminosav szekvenciák hossza miatt az adatok kezelése kizárólag számítógéppel lehetséges. A bioinformatika tudományterületének fejlődése fej-fej mellett halad a DNS technológiai újításokkal. E tankönyvben a bioinformatika alapjait nem ismertetjük, de azt mindenképpen hangsúlyozni kell, hogy az eukarióta filogénia vizsgálatának elmúlt húsz éve során a bioinformatika eszköztára nagyon sokat változott és ez meghatározta a kapott filogenetikai eredmények helytállóságát.

A korábbi elemzéseknél a kutatók nem voltak tekintettel arra, hogy az egyes gének evolúciója eltérő sebességű lehet. A gyorsan evolváló gének vagy génszakaszok az elemzésben élesen elváltak a többi csoporttól, és gyakran a törzsfá gyökereztetésére szolgáló külcsoport (outgroup) közelében helyezkedtek el. Ez a **“long-branch attraction”** okozta sok korai elemzés hibáját, amely azután félrevezető filogenetikai értelmezéshez is vezetett (ld. alább). A mai elemzéseknél a lassan evolváló génszakaszokat használják. A régen uralkodó egygénes (SSU rRNS gén) törzsfákkal szemben ma több gént vonnak be a vizsgálatokba (multigén-eljárások).

Az eukarióta filogenezis vizsgálatának történetében a legismertebb példa a hibás metodika következtében félreértelmezett eredményekre az **Archezoa-hipotézis** volt. Az Archezoa-elmélet szerint a törzsfá alapjánál elhelyezkedő, tehát legősibb eukarióták még a mitokondriumhoz vezető szimbiogenezist megelőző időszakban alakultak ki, így elsődlegesen anaerob eukarióta szervezetek lennének. Az 1990-es évek elején központi jelentőségre szert tett Archezoa-hipotézis egyik fő pillérének a törzsfaelemzés eredménye számított, míg másoknak az érintett egysejtűeknél a mitokondrium elsődlegesnek vélt hiánya volt. A következő anaerob egysejtűeket sorolták az Archezoa csoportba: Metamonada, Parabasalia, Archamoebae és Microsporidia. Azt a jellegzetes törzsfá topológiát, amelyben az anaerob egysejtűek egymás mellett helyezkedtek el, már a korabeli tudományos közvélemény is némi kétkedéssel fogadta, de mivel további génekkel végzett vizsgálatok is hasonló elrendezést adtak, a hipotézis erősödni látszott. A törzsfakészítő eljárások fejlődésével a “long-branch attraction” elkerülhetővé vált, és kiderült, hogy az Archezoa csoportjainak az elhelyezkedése is ennek a hibának a következtében jött létre. Időközben gyarapodtak a bizonyítékok mellett, hogy az Archezoa egysejtűek sejtmagjában is vannak mitokondrium-eredetű gének. Az Archezoa-hipotézis a mitokondriális eredetű hsp70 hősokkfehérje génjének a nukleáris DNS-ben történt kimutatásával kapta meg a kegyelemdőfést, hiszen a vizsgálat igazolta, hogy egy Archezoa egysejtűben jelen volt a mitokondrium (I_Keeling1998).

A szekvenciaadatok nyilvános, **online hozzáférésű adatbázisokban** tárolhatók (pl. GenBank). Filogenetikai vizsgálatokhoz az összehasonlító szekvencia adatokat a kutatók ezekből töltik le. A protiszta filogenetika fejlődése már az adatbázisokban tárolt szekvenciaadatok mennyiségének drasztikus növekedéséből is kiolvasható.

1.6.8. A molekuláris óra

A mikropaleontológiai leletek soha nem adhatnak olyan átfogó képet a protiszták fejlődéstörténetéről, hogy valamennyi csoport leszármazását rekonstruálni lehetne. Bioinformatikai módszerekkel, ú.n. molekuláris órák segítségével azonban hozzárendelhető a törzsfa elágazási pontjaihoz az elválás időpontja. A DNS- vagy aminosav-szekvenciák sorrendjében levő különbségek megfeleltethetők az evolúció sebességével. DNS esetében a kalibrálás során a vizsgált gén homológjaiban a bázissorrend százalékos különbségét vonatkoztatják egy adott intervallumra (például 0,1% / egymillió év). Olyan szekvenciák alkalmasak molekuláris óráknak, ahol a bázisok kicserélődésének (szubsztitúciójának) a rátája egyenletes az idő folyamán, vagyis az evolúciós változás üteme nem változik. Két protisza csoport elválása a közös őstől millió évben megadható a következő módon: a kiválasztott homológ gének bázissorrendjében tapasztalt százalékos különbség és a molekuláris óra (egymillió évre vonatkoztatott) szubsztitúciós rátájának hányadosának 50%-a. Számos leküzdendő akadály hátráltatja a szétválások rekonstrukcióját. Az evolúció sebessége a valóságban nem egyenletes, és az óráknak megfelelő gének kiválasztása sok körültekintést igényel, továbbá a kalibrációt jelentősen nehezíti a megfelelő egysejtű-mikrofossziliák hiánya. Ha van is ősmaradvány, az akkor sem az adott vonal legősibb képviselője, az ősmaradvány kormeghatározása nem mindig helytálló, és az adott lelet taxonómiai azonosítása esetleg hibás. A kalibrációra azok a protiszták alkalmasak, amelyekről a lehető legtávolabbi múltba visszamenően rendelkezünk ősmaradványokkal, és amelyek képviselői folyamatosan jelen vannak a különböző korú üledékrétegekben (Parfrey és mtsai 2011).

2. fejezet - Az eukarióta sejt felépítése – a protisztákra összpontosítva

A legtöbb protiszta mikroszkopikus méretű, a szabadonélő fajok legtöbbje 20–500 µm nagyságú, de vannak szabadszemmel láthatók is. A legkisebbek a pikotartományba (0,2–2 µm) esnek. Az ú.n. **pikoeukariótákat** nemrég fedezték fel, az 1990-es évek közepén, amikor a fluoreszcens vizsgálatok lehetővé tették ennek a méretfrakciónak a fénymikroszkópos detektálását. Ez a mérettartomány már jellemzően a baktériumoké.

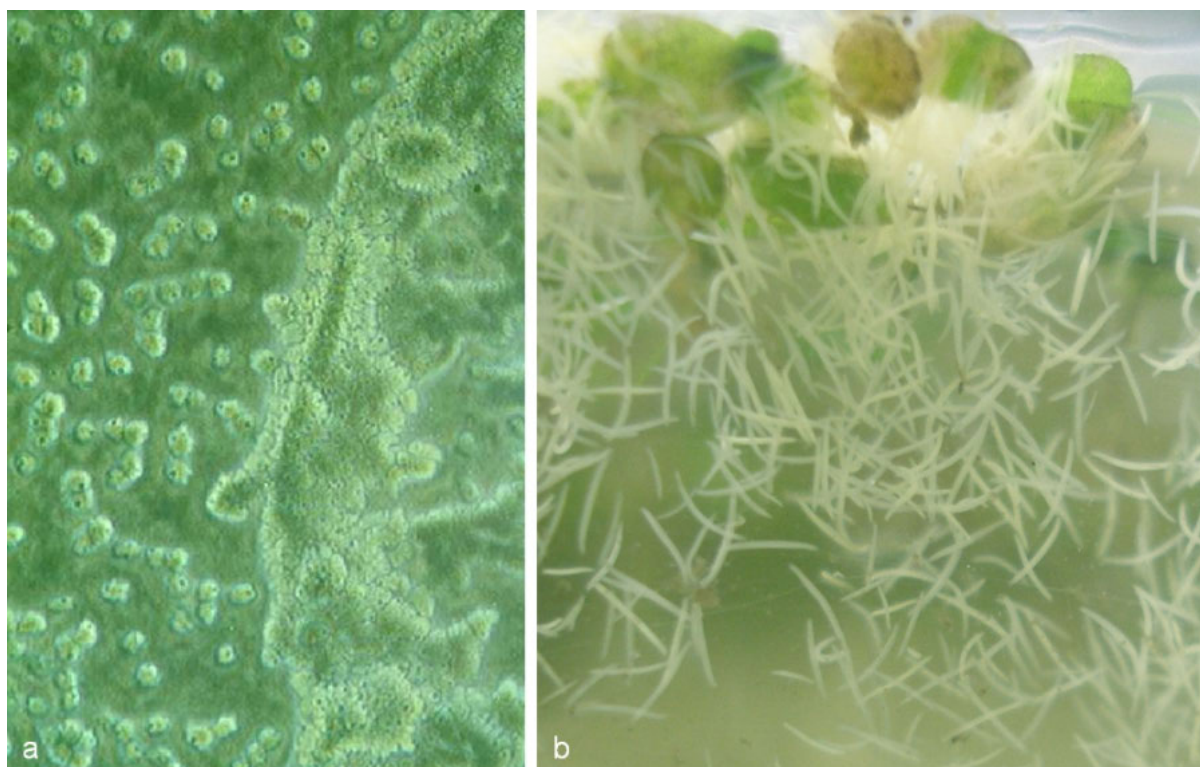
2. Táblázat. A protiszták mérete

0,8 µm	<i>Ostreococcus tauri</i> (Chlorophyta, planktonikus zöldalga a Földközi-tengerből)
1–4 µm	<i>Leishmania donovani</i> (haemoflagellata, intracelluláris alak emberben)
3–4 µm	<i>Chromulina pascheri</i> (autotróf ostoros)
15–20 µm	<i>Nosema bombycis</i> (Microsporidia)
30–50 µm	<i>Vahlkampfia avara</i> (Heterolobosa)
100–350 µ	sok csillós
500–1000 µm	<i>Actinosphaerium eichhorni</i> (napállatka) <i>Diffugia pyriformis</i> (házas amőba)
1000–3000 µm	<i>Spirostomum ambiguum</i> , <i>Stentor coeruleus</i> (csillósok)
1000–5000 µm	<i>Chaos carolinense</i> , <i>Pelomyxa palustris</i> (amőbák)
63000 µm	<i>Cycloclpeus carpenteri</i> (foraminifera)
Több cm, akár 1m	Mycetozoa plazmódiuma

A legkisebb egysejtű az eukarióta sejt méretének lehetséges határát feszegeti: az 1996-ban felfedezett 0,8 µm méretű *Ostreococcus tauri* egy fotoszintetizáló tengeri egysejtű (Prasinophytae, zöld alga csoport, Archaeplastida), amelynél a sejtszervecské redukciója figyelhető meg. Nincs ostora, csak egy plasztisza és egy mitokondriuma van, endomembrán rendszere is redukált, a citoplazma térfogata is nagyon csekély. Ma már számos pikoeukariótáról tudunk, mind az autotróf, mind a heterotróf egysejtűek között. Az autotrófok a Prasinophytae és a Haptophyta csoportokban jellemzőek, míg a heterotrófoknál a paletta szélesebb: a Bicosoecia, egyes Alveolata-k, galléros-ostorosok és Acantharia-k.

A 2–20 µm közötti méretű egysejtűek a nano-tartományba tartoznak. Az utóbbi három évtizedben az édesvízi és tengeri plankton anyag- és energiaforgalmának megértése céljából a legtöbbet vizsgált protiszta csoport a nanoflagelláták, amelyek autotróf, mixotróf vagy heterotróf egysejtűek. Közülük a **heterotróf nanoflagelláták (HNF)** és a csillós egysejtűek ebbe a mérettartományba tartozó frakciója a pikofitoplankton és a baktériumok legfontosabb fogyasztói, ezáltal közvetve kulcsszerepük van az oldott és finomszemcséjű szerves anyagoknak (DOM – dissolved organic matter, POM – particulate organic matter) az anyagforgalomba történő visszajuttatásában. (A DOM-ot érdemleges mennyiségben csak a baktériumok képesek felvenni, a protiszták jelentősége e téren még nem tisztázódott.)

A nano-tartományba tartozó protisztákat a mikro-mérettartományba (20–200 μm) tartozó protiszták (nagyobb csillósok, dinoflagelláták stb.) és állatok (kerekessérgek, különféle lárvák) fogyasztják. Ahhoz, hogy az autotróf piko- és nanoszervezetek által termelt szerves anyag, valamint a baktériumokban levő szerves anyag lehető legnagyobb hatékonysággal eljusson a tápláléklánc csúcsára (pl. ragadozó halak), elengedhetetlen a nano- és mikro-mérettartományba tartozó protiszták részvétele. A baktériumok mennyiségét lényegében a heterotróf nanoflagelláták szabályozzák.



2.2. ábra. Különböző méretű egysejtűek a) 6–10 μm tartomány: *Acanthamoeba* sp. tenyészet (fénymikroszkópos felvétel, 1000x nagyítás) b) 3–3,5 mm tartomány: *Spirostomum ambiguum* csillós egysejtű tömeges elszaporodása (makrofotó kompakt digitális fényképezőgéppel)

2.1. Univerzális és speciális sejtorganellek

Ebben a fejezetben a sejtalkotók rövid, leíró jellegű bemutatása következik. A működés csak azoknál az organellekknél kerül szóba, amik nem kerülnek elő az életműködések bemutatásánál.

2.1.1. A sejthártya

A sejtet a környezetétől a sejthártya választja el, amely a protisztáknál is az eukarióta sejtre általánosan érvényes tulajdonságok szerint épül fel. A körülbelül 10 nm vastagságú lipidkettősréteg alkotta **egységmembrán** (unitmembrane) fő tömegét foszfolipidek és koleszterin alkotják, de glikolipideket is tartalmaz. A sejthártya lipidkomponenseinek aránya meghatározza, mennyire rendezett, merev vagy folyékony a membrán. A sejthártya mechanikai tulajdonságai az életműködések során például az aktív-inaktív állapot közti fiziológiai változások alkalmával változnak meg.

A sejthártya olykor több rétegben is megfigyelhető: például egyes járólabacskás csillósoknál (pl. *Stylonychia*) és harangosállatkáknál (Tintinnida fajok) a csillót veszi körül karéjszerűen akár tíz további egységmembrán-réteg, az ún. **perilemma**.

Az egységmembrán alatt a csúcscserves spóráknál, valamint a dinoflagellátáknál és csillósoknál többé-kevésbé lapított membránzsákokból álló réteg húzódik végig. E három csoportnál a sejthártya alatti membránok a filogenetikai rokonsággal összefüggésben létrejött apomorf tulajdonságok.

A sejtmembrán membránfehérjéket és glikoproteineket is tartalmaz. A membránfehérjék között a transzportfehérjék az aktív és passzív transzport folyamatok lebonyolítását végzik, az eukariótáknál általánosan jellemző karrier típusú és csatorna- fehérjék lehetnek.

A csatorna-fehérjék közé tartoznak a sejthártya transzmembrán fehérjeinek egyik csoportját képező **vízcsatorna-fehérjék (akvaporin)** (Benga 2009). Ezeken keresztül jut be víz a citoplazmába. A víz bejutása az egysejtűbe

számos különböző életfolyamat során meghatározó tényező, ezért a különféle protiszta akvaporinok szerepének tisztázása intenzíven fejlődő kutatási terület. A *Dictyostelium* amőba tanulmányozása során az akvaporin egy másik feladatára is fény derült: a WacA akvaporinnak a spóráképzésben és a kitokozódásban tulajdonítanak jelentőséget. Eddig is ismert volt, hogy a be- és kitokozódás során vízvesztés majd vízfelvétel történik. Most már bizonyos, hogy ennek menetéhez a WacA akvaporin nélkülözhetetlen. Egy másik akvaporin, az AQPA pedig a már a *Dictyostelium* spóraállapota során hozzájárul a nyugalmi állapot fenntartásához azáltal, hogy szabályozza a víz beáramlását, azaz igen alacsony szinten tartja azt. Az *Amoeba proteus* lüktető üröcskéjének membránjában egy „rokon” akvaporin fehérje, az ApAQP fordul elő. A parazita egysejtűek között a csúcscserves spóráknál és a kinetoplasztosoknál vizsgáltak akvaporinokat. Hozzájuk hasonló feladatot töltenek be az akvagliceroporinok. Az Apicomplexa-nál a *Toxoplasma gondii* és a *Plasmodium* fajok esetében egyetlen akvagliceroporin gént találtak, míg a kinetoplasztosoknál egy fajban akár öt is volt. Az akvagliceroporinok feladata a parazita ozmotikus stresszel szembeni védelme, amelyre főként a vesén való áthaladás, vagy a humán és a rovargazda közti átmenet során van szükség. Ezek a sejtek a membránlipidek bioszintéziséhez a glicerint is az akvagliceroporinon keresztül veszi fel.

A *Leishmania donovani* amasztigóta és promasztigóta alakjaiban a flagelláris zseb területén és az ostor axonéma membránjában mutatták ki az akvagliceroporint (LmAQP1). Ez a fehérje a parazita átjutását segíti rovarból emberbe, az ozmotaxis folyamatának segítségével. Az ozmotaxis során a rovar bélcsatornájából a glükóz koncentrációgradiense mentén vándorol fel a parazita a nyálmirigybe, ahonnan a lepkeszünnyel vérszíváskor nyálcsatornáján keresztül az ember vérébe fecskendezi. Az LmAQP1 egy másik funkciója a hipozmotikus sokk alkalmával történő térfogat-szabályozás. A hipozmotikus környezetbe helyezett amasztigóták és promasztigóták térfogata eleinte nő, majd körülbelül három perc múlva visszanyeri az eredeti méretüket. Ez az alkalmazkodás az akvagliceroporinnak köszönhető: ha egy rokon faj hasonló molekulájára cserélik, akkor a sejt alakja lassabban áll vissza (Figarella és mtsai 2007).

Az akvagliceroporinok jelentőségét a gyógyszerhatóanyagok esetleges bejuttatási útvonalaként, sőt célpontként is vizsgálják. A *Cryptosporidium parvum* genomjának elemzése során kiderült, hogy ez az első olyan eukarióta, amelyben semmilyen akvaporinon nem fordul elő.

2.1.2. A sejtköpeny vagy glikokalix

A **sejtköpeny** a sejtmembrán lipidjeihez kapcsolódó glikoproteinek összessége. Komponensei feladatuk szerint lehetnek adhéziós molekulák, amelyek sejt-sejt kapcsolatok kialakításában vesznek részt, illetve általánosabb értelemben jelző molekulák, amelyek valamilyen anyaggal érintkezve válaszfolyamatokat indítanak be.

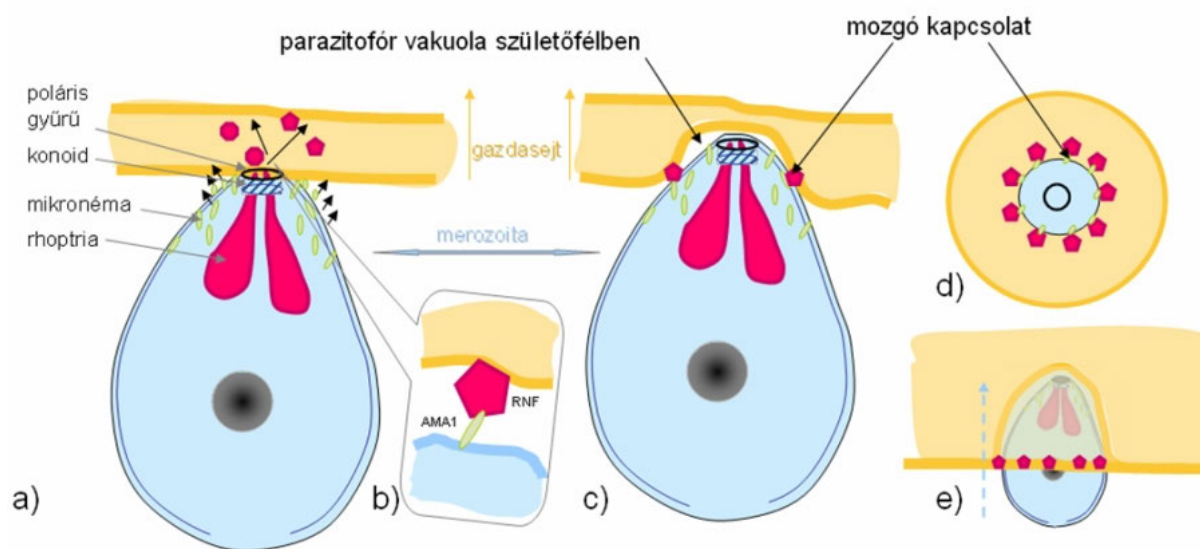
A glikokalix fejlettsége egysejtűekben nagyon tág határok között változik. Bizonyos lebeles állábú amőbák felszínét sűrű glikoproteinréteg fedi. A *Dunaliella salina* ostoros zöldalgának nincsen merev, poliszacharid sejtfa, helyette egy nyálkás sejtköpeny veszi körül a sejtet. A *Trypanosoma brucei* alfajainál a glikokalix az életciklus különböző állomásain más-más felépítést és vastagságot mutat.

2.1.2.1. A sejt felszíni glikoproteinek szerepe

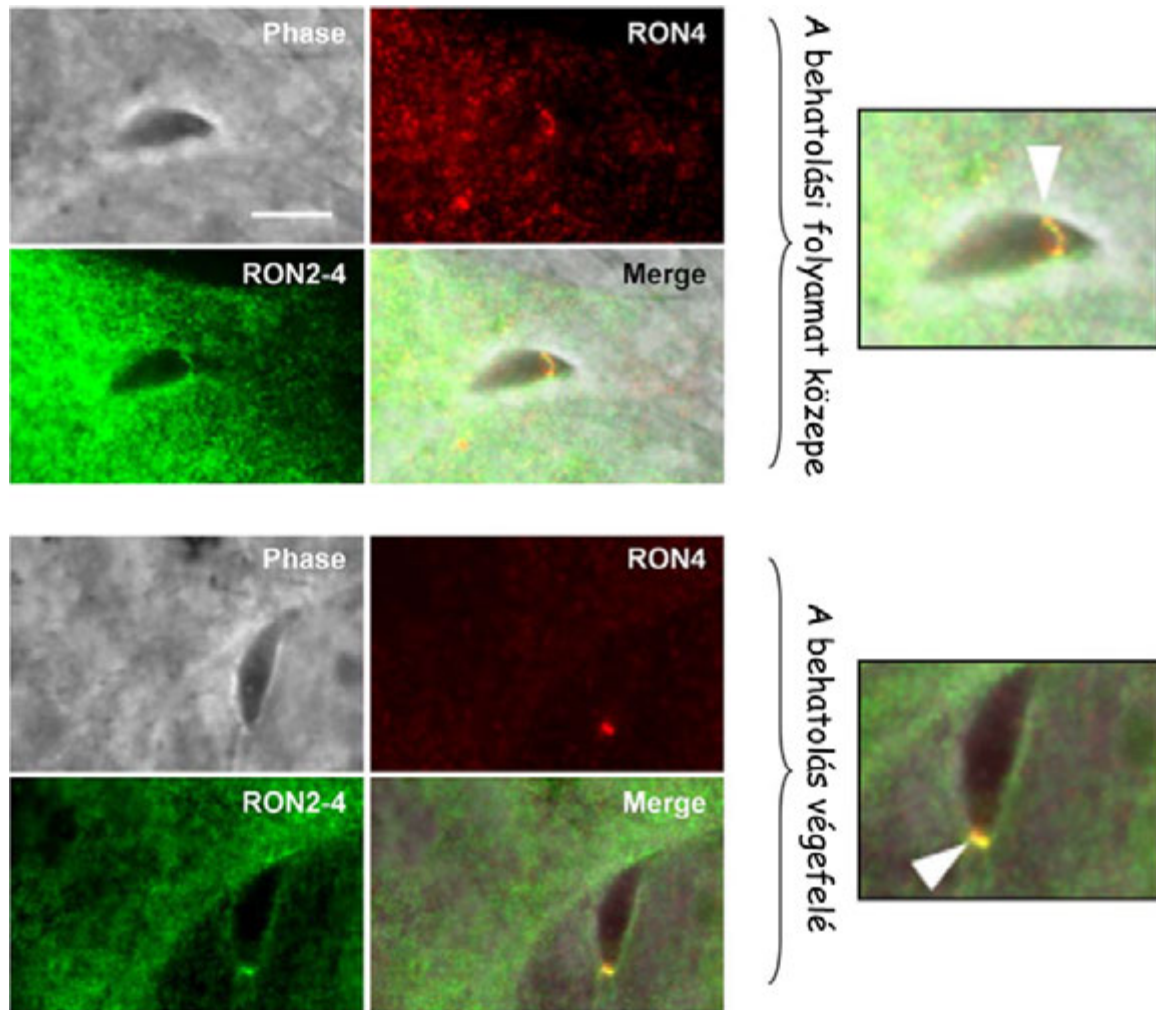
Sejt felszíni antigének

A csúcscserves spórák között a sejtélősködőknél a gazdasejtbe való behatolásakor egy sejt-kapcsoló struktúra, a **mozgó kapcsolat** (moving junction) jön létre a parazita és a gazdasejt membránja között. A gazdasejtnek nincs olyan kompatibilis struktúrája, amihez a kórokozó kapcsolódhatna. A parazita azonban mindent hoz magával: a mozgó kapcsolat valamennyi komponense a saját sejtthártyáján és a sejt csúcsi részén található ún. csúcscservesben (apikális komplexben) helyezkedik el. A kapcsolat kialakításában egy az Apicomplexa törzsben konzervatív (szinte minden képviselőben megjelenő) transzmembrán fehérjének van döntő szerepe. Az apikális membrán antigén 1 (AMA1) nevű adhéziós fehérje a behatolás során a mikronémákból kerül ki a merozoita membránjába. Az AMA1 antigén nem tud a gazdasejt membránjához kötődni, ezért maga a parazita a kapcsolódási pontot, azaz az adhéziós molekula receptorát is szolgáltatja: az elektronenz, folyadékkal teli hólyagok, a rhoptriák egyik fehérjéje lesz az, amihez az AMA1 fehérje hozzákapcsolódik. A gazdasejtbe való behatolásakor a rhoptriák tartalma kiürül. A kijutó fehérjék egyike, az ún. rhoptriának fehérje beépül a gazda sejtthártyájába (például a humán *Plasmodium* fajoknál a vörösvértest membránjába) és máris kész a „horgonyzóhely”. Az AMA1 antigének a rhoptriák fehérjékkel kapcsolódva összekötik a parazita és a gazda sejtthártyáját és ez a kapcsolódás a behatoló parazita csúcsi végéről kiindulva gyűrű alakban lefelé kezd vándorolni a sporozoita vagy a merozoita felülete mentén, miközben szép

fokozatosan behatol a gazdasejtbe. A mozgó kapcsolat típusú kihorgonyzás lényege az, hogy a parazitát bejuttassa a gazdába. Ez a sejtkapcsolódási struktúra a csúcshoz tartozó spórásokra jellemző, az élővilágban sehol máshol nem ismert (Lamarque és mtsai 2011). A mozgó kapcsolat másik feltételezett feladata az, hogy befolyásolja a parazita körül kialakuló vakuola, vagyis a parazitofór vakuola membránfehérjék összetételét olyan módon, hogy a gazdasejt bizonyos fehérjéit (1. típusú transzmembránfehérjék) nem engedi be a képződő vakuola területére. A későbbi folyamatok szempontjából ez létfontosságú lehet, így veszi elejét a parazita annak, hogy az őt körülvevő vakuola fuzionáljon a létét fenyegető lizoszómákkal. A mozgó kapcsolat ugyanis a sejt csúcsáról kiindulva övszerűen veszi körül a parazitát és egyirányban halad annak testvége felé, megakadályozva a gazda sejthártya-fehérjék érintkezését a parazita membránjával. Ezzel szemben a fagocitózist folytató sejt képződő fagoszómájának membránja tartalmazza azokat a membránfehérjéket, amelyekhez az emésztőenzimeket szállító lizoszómák kapcsolódhatnak.



2.3. ábra. Csúcshoz tartozó spórás behatolása a gazdasejtbe mozgó kapcsolat segítségével a) A parazita (sporozoita, merozoita vagy tachyzoita alakja) a gazdasejt membránjával kapcsolatba lép, a mikronémákból kiszabaduló AMA1 adhéziós fehérje beépül a merozoita membránjába, a rhoptriákból kiszabaduló rhoptriának-fehérjék (RNF) a gazdasejt membránjába kerülnek majd b) az AMA1 és az RNF kapcsolódásával kialakul a mozgó kapcsolódás c) a gazdasejt membránja betűrődik ahogy a mozgó kapcsolódás halad d) a konoid felől nézve a mozgó kapcsolódás gyűrűalakban fut végig a parazita testén e) oldalnézetben látható a mozgó kapcsolódás mögött képződő parazitofór vakuola (a) és c) Besteiro és mtsai 2011 nyomán)



2.4. ábra. A *Toxoplasma gondii* tachyzoita alakjának behatolása a gazdasejtbe. A képsorokon a behatolás közepén és vége felé járó tachyzoita látható átesőfényes, majd fluoreszcens megvilágításban. Vörös és zöld színnel világítanak az ellenanyaggal jelölt rhoptriának-fehérjék (RON2 és 4). Az összeolvasztott képeken nyílhegyek mutatják a mozgó kapcsolat helyzetét. Skála: 5 μ m (forrás: Lamarque és mtsai 2011)

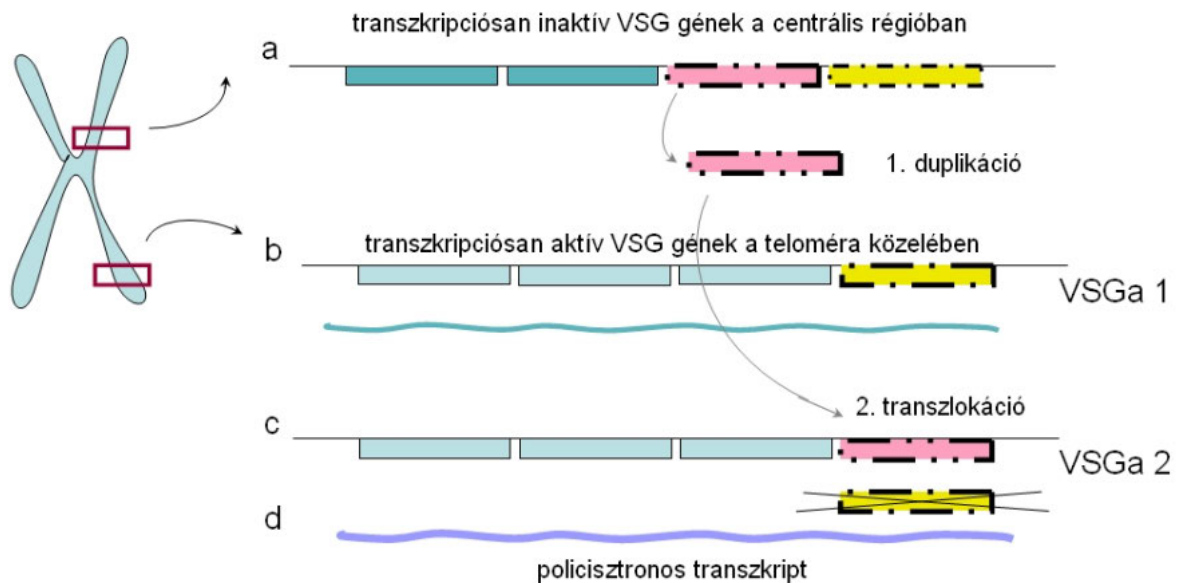
Az afrikai *Trypanosoma brucei* alfajai az emberi álmokör és az állatok nagana betegségének az okozói. A sejtek felületét kiugróan nagy sűrűségben borítják sejt felszíni glikoproteinek: egy sejten tízmilliós nagyságrendben találhatók. A *Trypanosoma* fejlődésmenete során a cecelégly vektorban élő prociklikus alakon egyidejűleg mindössze csak egyféle glikoproteint azonosítottak: ez a prociklin. Az ilyen típusú fehérjéket összesen 14 gén kódolja. Ezzel szemben az emlős gazda vérében élő formában nagyjából ezer gén kódolja a variábilis sejt felszíni glikoproteineknek (VSG) nevezett sejt köpeny molekulákat. Egyszerre mindig egy típus fejeződik ki a sejt felszínén. A *Trypanosoma brucei* az emlősök vérében, tehát egyenesen a gazda immunrendszerének keresztűtüzében él. A sejt felszíni glikoproteinek a gerinces immunrendszer felismeri, ebben a vonatkozásban tehát antigénnek tekinthetők, amelyek a veseszűletett és az adaptív immunrendszert egyaránt stimulálják. A sejt felszíni antigének ellen az adaptív immunrendszer fajlagosan védekezik, antigénspecifikus ellenanyagokat termel. A humorális immunválasz elkerülését a sejt felszíni glikoprotein-borítás időről időre történő megújítása teszi lehetővé. Ezáltal a parazita krónikusan jelen lehet a vér- és nyirok keringésben, végül pedig – orvosi beavatkozás nélkül – általában a gazdaszervezet marad alul. A VSG-k a sejt felszíni glikoproteinek 90%-át teszik ki. Ez a felszínt sűrűn beborító réteg fizikailag akadályozza meg az antitestek felszíni epitópokhoz¹ férését. Ezen túl az epitópok rendszeres cseréjével a parazita „kijátssza” az antitesteket, így a gazda mindig újabb antitest előállítására kényszerül. Az epitópok cseréje nagyjából annyi időnként következik be, amennyi az új antitest klón kialakulásához kell. Az ezer génből e számot jóval meghaladó mennyiségű antigénvariáció jöhet létre a genom VSG géneiben bekövetkező speciálisan magas rátájú, szabályozott kromoszóma-mutációk révén.

¹Epitóp: antigéndetermináns, az a része az antigénnek, amely ellen a humorális immunválasz során fajlagos ellenanyagok termelődnek.

A *Trypanosoma* további védekezési mechanizmusai közé tartozik az is, hogy az antitest-antigén komplexet receptormediált endocitózissal internalizálja és ezáltal csökkenti az immunválasz effektorfunkcióinak hatékonyságát. A Trypanosomatidákban a sejtthártya és az endomembránrendszerek közötti membránforgalom egyedül az ostor eredésénél levő mélyedés, a flagelláris zseb területén lehetséges. Itt történhet az endocitózis is. A folyamat az emlősgazdában nagyon intenzív, az egész sejtmembrán nagyon gyorsan, 15 perc alatt megújul. A gyorsaságnak szerepe lehet a VSG sejtköpeny megújításában és az élő parazita felszínén kialakult immunkomplexnek a sejtbe receptormediált endocitózissal való bejuttatásában is. A flagelláris zseb területén bekebelezett VSG molekulákat a korai endocitózis vakuolából visszanyeri az egysejtű.

Az afrikai *Trypanosoma* elleni küzdelemben új fegyvereként az immunglobulinoknál kisebb ellenanyagszármazékokat, 15 kDa-os ú.n. nanotesteket próbálnak bevetni, amelyek az ellenanyag fajlagos antigén-kötő részét tartalmazzák, de a könnyűláncot nem. Így az ellenanyagoknál jóval kisebb molekulák a sűrű sejtköpeny ellenére már hozzáférnek az epitopokhoz. A formabontóan új módszer laboratóriumi viszonyok között *in vitro* és *in vivo* egyaránt hatékonynak tűnik (Stijlemans és mtsai 2011).

A VSG kutatása során fedezték fel elsőként, hogy a kinetoplasztosok génexpressziója az antigénvariáció során másként zajlik, mint a többi eukariótáé. A transzkripció elsőként policisztronos jellegű mRNS molekulákat eredményez. A genom-projektek tanúsága szerint egyszerre akár egy teljes kromoszóma átírása is megtörténhet. Az újabb és újabb sejt felszíni antigének előállításában a kb. 1000 gén eltérő helyeken lokalizált példányai vesznek részt. A kromoszóma teloméra része közelében levő tandem elhelyezkedő gének íródnak át a gerinces gazdában, de ezekhez hozzáadódik még a kromoszóma távolabbi, centrális részén kódolt gének egyikének duplikátuma, amely transzlokáció során beépül a teloméra-közeli átírandó részbe, ezzel a korábbi VSG génkópia helyett egy új keletkezik és íródik át. A különböző eredetű, hatalmas kezdeti mRNS átíratból történik meg a szükséges exonok kivágása és összeillesztése (alternative- és trans-splicing folyamatok) (Liang és mtsai 2003).



2.5. ábra. Antigénvariáció a Trypanosomatidáknál. A variábilis sejt felszíni glikoproteinek (VSG) új heterotípusa kialakulásának sematikus lépései. a) transzkripciósan inaktív VSG gének egyike a kromoszóma centrális régiójában duplikálódik b) korábbi VSG antigén (VSGa 1) a transzkripciósan aktív régióban a teloméra közelében c) VSGa 2 kialakulása VSGa 1-ből: a centrális régióból származó duplikátum transzlokációval beépül a korábbi duplikátum helyére, létrehozva egy teljesen új variáns d) a keletkező policisztronos transzkript

A maláriát okozó lázátlátka- (vagy *Plasmodium*) fajok védekezése az immunrendszer ellen hasonló alapelveken nyugszik, mint az afrikai tripanosómáké. Legalább húsz olyan sejt felszíni antigénjét mutatták ki, amikre szintén nagyfokú variabilitás jellemző, ám ezek hatása csak a rövid extracelluláris időszakoknál érvényesül. A génszerkezet analóg módon egymás után elhelyezkedő, tandem szakaszokból áll, amelyek egyetlen exont építenek fel. A variabilitás abban rejlik, hogy az ismétlődő részek szekvenciája, mérete és száma különböző lehet, és még a leolvasási keret is eltérhet. Az antigénvariáció a vörösvértestben előforduló alakoknál fordul elő, a májsejtekben élőknél nem. A *Plasmodium*-ok által termelt glikoproteinek egy része nem a *Plasmodium* felszínén, hanem a

gazdasejt, a vörösvértest membránjában lokalizált. A var fehérjecsald mintegy 60 gène kódolja a *Plasmodium falciparum* 1 típusú vörösvértest membránfehérje (PfMP1P) molekulákat, amelyek a fertőzött vörösvértesteket kitapasztják az epitéliumsejtekhez (a PfMP1P fehérje azok receptoraihoz kapcsolódik): ezáltal az eritrociták nem jutnak el a lépbe, így nem semmisülnek meg.

Gamonok

A gamonok olyan jelzőmolekulák, amelyek a protisztákban a komplementer párosodási típusú egysejtű membránreceptoraihoz kapcsolódnak. A gamon-receptor komplex indítja el az ivaros folyamat kezdeti lépéseit, így az egysejtűek összekapcsolódását, ezért a gamonokat a csillósoknál konjugációs feromonoknak is nevezik.² A gamonokat egyes fajok kibocsátják a környezetbe, míg másoknál azok a sejtthártyában kötve maradnak. Gamonok különböző egysejtű csoportoknál vannak, legismertebbek a csillósok vagy a *Chlamydomonas* ostoros zöldalga és egyes barnamoszatok gamonjai. A gamonok különböző kémiai természetű anyagok lehetnek: egyesek sejt felszíni glikoproteinek (például a *Blepharisma japonicum* I. gamonja), amelyek akár az ostor membránján is helyet foglalhatnak (például a *Chlamydomonas* algánál). A gamonok lehetnek másfajta vegyületek is, például a blepharismone nevezetű egy nagy szénatomszámú összetett gyűrűs vegyület kalcium sója.

Hormonreceptorok

A *Tetrahymena* csillós egysejtű egyes sejt felszíni receptorai megkötik a különböző állati eredetű hormonokat. (Néhányukat, például az inzulint maga a csillós is termeli.) A válaszreakció nem feltétlenül hasonlít arra, ami az állati sejtekben játszódik le, de egyes hormonoknál analóg folyamatok figyelhetők meg. Például inzulin és adrenalin hozzáadására a csillós glükóz-anyagcsereje változik meg, hisztamin és szerotonin hatására a fagocitózis aktivitása módosul. A tiroxin és prekursorai az egysejtű növekedésére hatnak. Más hormonok nukleinsav szinten az átírást befolyásolva fejtik ki hatásukat. Az egysejtűben a hormonnal történt első találkozás maradandó változást eredményez, ez a jelenség a hormonális imprinting (Kőhidai és mtsai 2012). A hormon ismételt hozzáadása intenzívebb válaszfolymatot válthat ki mint a legelső találkozásnál. Ekkor is fajlagos reakció jön létre: az azonos hormonnal történt kezelés hatása intenzívebb, mint a közeli rokon vegyületeké. Például az ismételt szerotonin kezelés hatása erősebb lesz annál, mint amikor a hasonló felépítésű indolecetsavval vagy ennek egyéb származékaival helyettesítik. A folymat hátterében az áll, hogy a sejt felszíni receptorok száma vagy hormonkötési képessége megváltozik.

2.1.2.2. Külső vázképződmények

A protisztáknál a sejtmembránon kívüli felszíni struktúrák gazdag választéka fordul elő. A Centrohelida napállatkák sejtjét kovatük és pikkelyek veszik körül szabályos vagy kusza alakzatban, egy laza szerves alapanyagba beágyazva. A **pellikula** (pellicula) az egész sejtet burokszerűen körülveszi, határozott alakot biztosít az egysejtűnek, felszíni mintázata jellegzetes lehet. Például az Euglenozoa törzsben az Euglenida algákra jellemző.

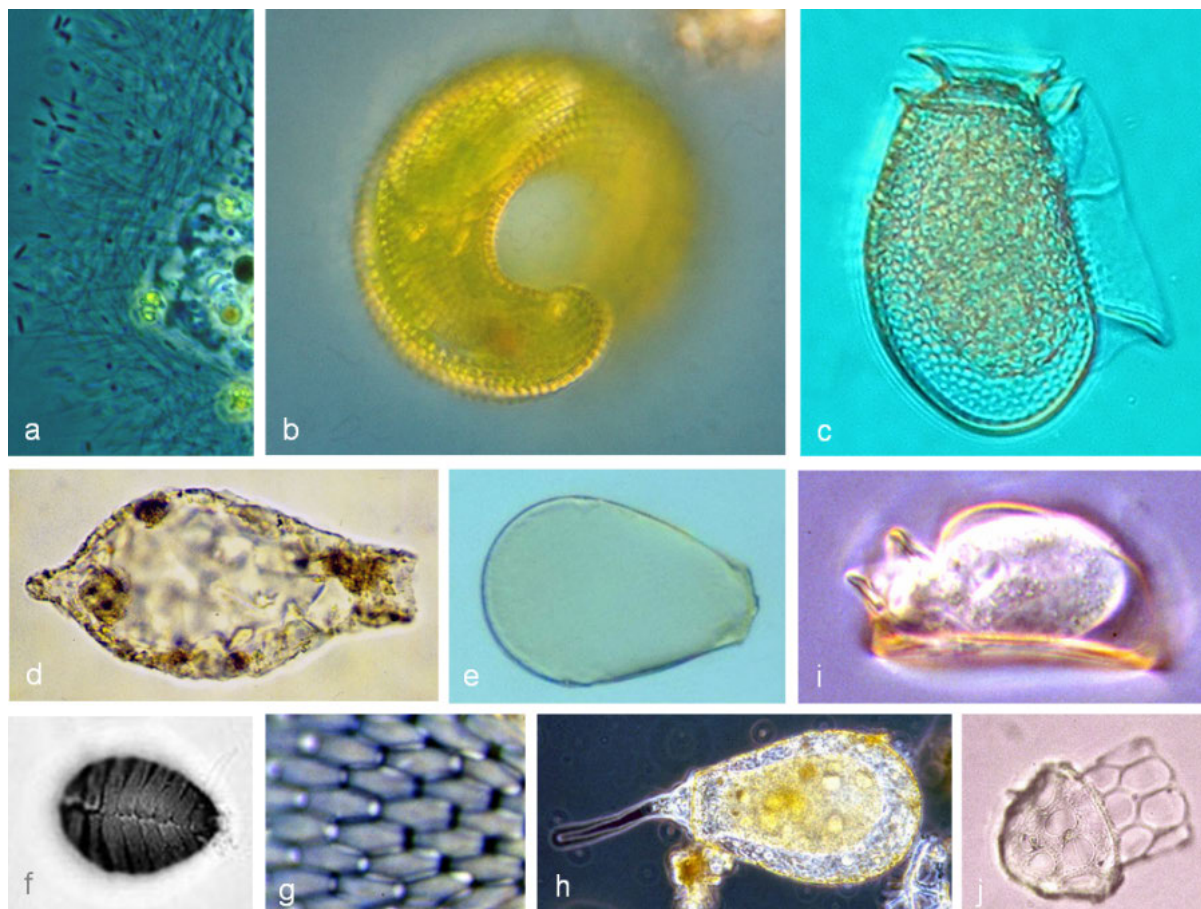
A Dinozoa törzsben a dinoflagellata algáknál jellemző **téka** (theca) a sejt egészét beborító cellulózelemekből kialakított váz, amelyet merevsége miatt páncélhoz hasonlítanak: ebből ered a csoport „páncélos ostorosok” elnevezése. Egyeseknél két, kagylóteknőszerű félből áll, a többségénél számos parányi elemből, amelyek rendezett formában helyezkednek el.

A **teszta** (testa) olyan ház, amelyhez az egysejtű hozzákapcsolódhat (például vékony állabakkal, epipodiumokkal), és egy vagy több nyíláson át belőle kinyújthat. A különböző házas amőbák többféle testa-típust alakítanak ki. Vázuk készülhet homogén szerves anyagból, amit az egysejtű állít elő. Ilyen a *Hyalosphenia* fajok mikroszkópos struktúrát nem mutató, áttetsző háza. A bárkaállatkának nevezett *Arcella* fajok fehérjeszemcséket készítenek, ezekből ragasztják össze az óraüvegalakú házat. Sok házas amőba szerves anyagból speciális anyagcsereutakon hozza létre például a kovaváz vagy a mészváz építőelemeit, a kerek vagy ovális, esetleg négyzet alakú pikkelyeket, amelyeket azután szerves ragasztóanyaggal cementál egységes házzá. Más fajok idegen szerves elemekből, homokszemekből állítják össze a házukat. Az egysejtű által előállított vázanyagokat idioszómának nevezik, míg a környezetből felvett építőelemeket xenoszómának. A foraminiferáknál szintén teszta típusú váz fordul elő. Az egysejtű a váz likacsain kilépve annak felszínét is bevonhatja.

A **lorika** (lorica) szerves anyagból álló, gyakran áttetsző, nagy nyílású, többé-kevésbé hengeres képződmény, amelyből az aktív egyed kinyújtozik és szükség esetén elhagyja azt, majd újat képez helyette. Például a csillósok közé tartozó harangosállatkáknál (Tintinnida), vagy a szájkoszorús csillósoknál (Peritrichia) igen változatos

²A gamonok nem csak a protisztáknál fordulnak elő: elsőként állatokból (tengerisünök) mutattak ki az ivari működéssel kapcsolatos jelzőmolekulákat.

felépítésű lorikák jelennek meg, míg a Salpingoecida ostorosoknál üvegszerűen áttetsző, vékonyfalú képződmény figyelhető meg. A Desmothoracida napállatka egy hosszú nyélen ülő, nagy nyílásokkal áttört, szerves lorikában ül.



2.6. ábra. Külső vázképződmények a) kovatűk és -pikkelyek egy Centrohelida napállatka felszínén (*Heterophrys* sp.) b) pellikula a zöld szemes-ostoros felszínén (*Euglena* sp.) c) téka (*Dinophysis acuminata*, Dinoflagellata) d)-h) teszta különböző házas amőbáknál (d – homokszemekből, pl. *Difflugia*, e – szerves anyagból, pl. *Hyalosphenia*, f – sajátkészítésű üveglemezekből, pl. *Paulinella*, g – az előbbi típus más formában és nagyobb nagyításnál, pl. *Euglypha*, h – a zsákmány tesztájának üveglemezekéből készült ház pl. *Nebela*) i) lorika (*Lagenophrys* sp. szájkoszorús csillós) j) lorika (*Dictyocysta elegans*, Tintinnida csillós)

2.1.3. A sejtváza

Az eukarióták között a protisztáknak változatos formavilágú csoportjai vannak sokszor igen bonyolult felületi képződményekkel. A felületi képződmények, köztük az ostorok, csillók, a különböző trichociszták és a sejtthártya alatti alveolusok vagy más rendszerek mintázatának fenntartása a sejtváza feladata. A sejtváza molekulái felelősek a sejt mozgásáért és meghatározzák a sejten belüli struktúrák térbeli elrendeződését és mozgását is. Komponensei az eukariótákra általánosan jellemző 4–10 nm vastagságú mikrofilamentumok, amelynek zömét az aktin alkotja; az intermedier filamentumok és a mikrotubulusok. A mozgás kivitelezésében ezek mellett motorfehérjék is közreműködnek.

A sejtváza fenti három fő alkotójánál számos, csak a különböző protisztáknál megfigyelhető sajátosság van, és az eukariótákra jellemző három fenti alapvető csoport mellett az egysejtűeknél további, azokba nem illeszthető fehérjék is vannak.

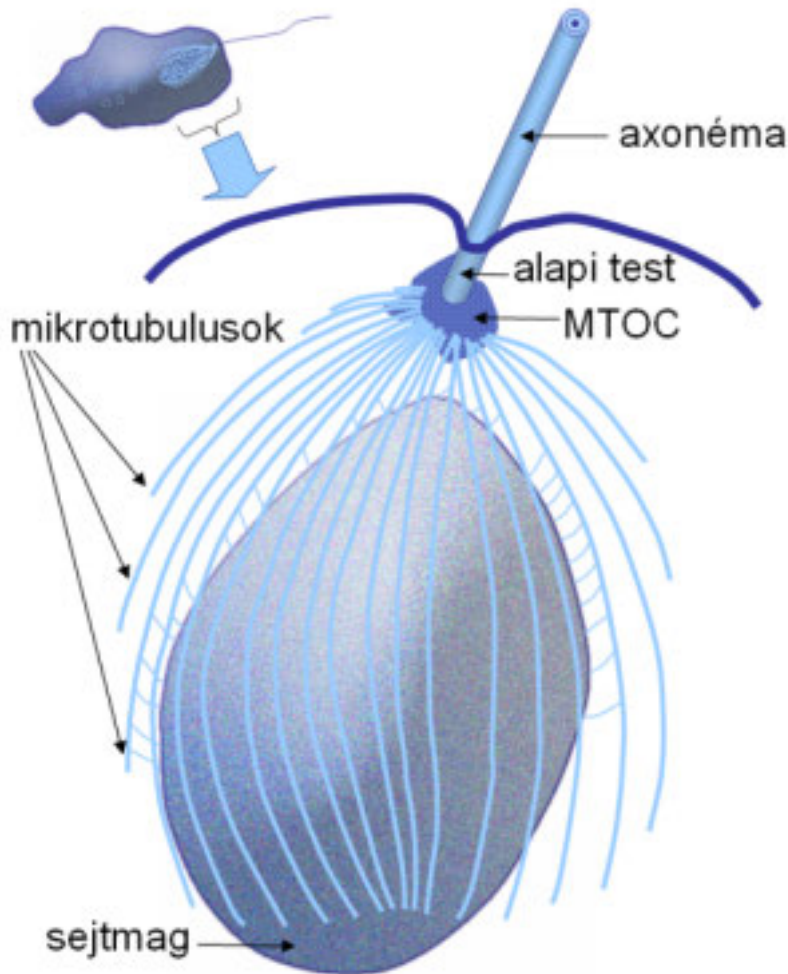
Az aktin monomerek aktin filamentumokká történő polimerizációját az Alveolata szupercsoportban olyan nukleátor fehérjék segítik, amelyek az állatokban más feladatot töltenek be. Hiányzik az Arp 2/3 komplex, helyette például profilin fordulhat elő a *Toxoplasma* tachyzoitáiban vagy formin a *Plasmodium falciparum* merozoitáiban (Besteiro és mtsai 2011). Az aktin mikrofilamentumok amőboid mozgású egysejtűekben miozinnal kapcsolódva vastagabb,

aktomiozin kötegekbe rendeződnek: ez a komplex áll az amöboid mozgás hátterében. A mikrofilamentumok a többsejtű eukariótákhoz hasonlóan a protisztáknál is részt vesznek a sejtosztódás folyamatában. A csillósoknál például az osztódás síkjában egy összehúzó gyűrűt alkotnak, amelynek kontrakciója a sejtosztódás (citokézis) befejezéséért a leánysejtek szétválását eredményezi.

Az aktinfilamentumok hálózatát különböző sejtmembrán-asszociált fehérjék kapcsolják a sejtthártyához így stabilizálva magát a sejtvázat. A membránszkeleton elnevezésű, spektrinekből (aktin-kötő fehérjék egy típusa) álló hálózat elsősorban az állatokban jellemző. A protiszták körében más molekulák fordulnak elő. Az alveolátáknál (dinoflagellátáknál és a csillósoknál) és az Euglenidáknál egy spektrint nem tartalmazó, **epiplazmás membránszkeleton** tartja össze, amely a sejtthártyát és az alatta elhelyezkedő kortikális alveolusokat tartja össze, és amely nem kötődik az aktinvázhoz. Eddig azonosított összetevői között artikulonok, plateinek, és kevésbé karakterizált, összefoglalóan epiplazmás fehérjéknek nevezett proteinek fordulnak elő. Genomszekvenciák felhasználásával nagyszámú paralóg – közös ősgénből génduplikáció és azt követő divergens evolúció útján kialakult – gén összehasonlítása eredményeként kiderült, hogy a papucsállatkák epiplazmás fehérjei egy korábban ismeretlen, többgének fehérjecsalcát alkotnak, az **epiplazminokat** (Pomel és mtsai 2006). Az *Euglena* fajokban az artikulonok a legfontosabb membránszkeleton összetevők (Huttenlauch és mtsai 1998). A membránszkeleton összetevői nem tartoznak a három alapvető sejtvázf filamentum-kategória egyikébe sem.

Az intermedier filamentumokról a protisztákban keveset tudni, ezek a mikrofilamentumokkal együtt a sejt alakját és az organellumok helyzetét szabják meg. Ez a sejtvázf fehérje-csoport kevésbé jellemezhető egy-két fehérje jelenlétével, mint a két másik sejtvázf fehérje típus. Átmérőjük 10 nm körüli. A sejtben előforduló sejtvázf fehérjéket, a laminokat sokáig csak többsejtűekből ismerék, holott feltételezték, hogy a protisztáknál is lennie kell nukleoszkeletonnak. A genomikai vizsgálatok során sem kerültek elő lamin ortológok. 2012-ben azonban *Dictyostelium*-ban találtak egy sejtmagfehérjét, amelynek felépítése, sejtmagbeli elhelyezkedése, a mitózis alatti szabályozása és végül a megfelelő lokalizációját biztosító poszttranszlációs szignalizációs útvonal alapján biztonsággal kijelenthető, hogy megvan az első **laminszerű fehérje**, amely protisztában fordul elő (Krüger és mtsai 2012). Egyidejűleg a *Trypanosoma brucei* fajban egy másik nukleoszkeleton fehérjét találtak, amelynek funkcióit is kimerítően megvizsgálták. A NUP-1 fehérje csavart csavar („coiled coil”) szerkezetű, ami a laminokra is jellemző. A sejtmag periferiáján helyezkedik el, és hiányában megszűnik a sejtmag szerkezeti integritása, tönkremennek a sejtmagpórus-komplexek, és a kromoszómák elrendeződése is megváltozik. Hozzájárul azoknak a géneknek a csendesítéséhez, amelyek a fejlődési ciklus adott stádiumában nem íródhatnak át. A NUP-1 kiütéses mutánsban a transzkripció folyamatok is zavart szenvednek: átíródnak az emlősgazdában nem átíródnak, prociklin típusú VSG gének és a teloméra-közeli, csendesített VSG gének is. A VSG gének átírása során az átrendeződések aránya megnő, így az antigénvariáció szabályozása is felborul (DuBois és mtsai 2012).

A mikrotubulusok (MT) tubulin-monomerekből felépülő, nem kontraktilis sejtvázelemek, amelyek részt vesznek a határozott alakú jellemezhető egysejtűek formájának kialakításában, ezek az elemek adják a sejt váz merevségét. Az *Euglena* fajokban a sejt két pólusa között hosszanti lefutású mikrotubulus-kötegek vannak. A hálózatos állábú amöboid egysejtűekben hozzájárulnak a csoportra jellemző állábforma kialakításához az aktinvázal egyetemben. A napállatkák és radioláriák tengelylábat mikrotubulusok merevítik amelyek taxonspecifikusan rendeződnek el. Az ostorral rendelkező egysejtűek egy részénél található struktúra a **kariomasztigont**, amely kúppalást alakban elrendeződő mikrotubulusokat tartalmaz, ahol a kúp csúcsa egy alapi test közelében van, a kiszélesedő rész pedig a sejtmag körül.



2.7. ábra. A kariomasztigont sematikus ábrája egy *Mastigamoeba* fajban

Az ostorosok és csillósok szájkészülékének stabilitásáért is a mikrotubulusok felelősek. A lüktető üröcske-komplex térbeli elhelyezkedését is azok biztosítják. Az eddig felsorolt, elsősorban támasztó szerepkör mellett nagyon fontos részesei az organelumok mozgatásának. A vezikuláris transzport során a membránnal határolt különféle tartalmú és szerepű vakuolákat szállítják a szükséges helyre, de nagyobb sejtszervecskéket, így mitokondriumokat is transzportálnak. Mint magorsófonalak, a mitózis folyamán a kromatidák széthúzásában vesznek részt.

Amint a többi sejtvázfehérjéhez, úgy a mikrotubulusokhoz is kapcsolódnak fehérjék: ezek a mikrotubulus-asszociált proteinek és mikrofilamentumok, amelyek nélkülözhetetlenek a gyors mozgatás kivitelezésében. A pusztán a MT polimerizációja – depolimerizációja révén (például a mitózis magorsófonalainál) megvalósuló mozgás sokkal lassabb. A legismertebb motorfehérjék a dinein és a kinezin. A dineint *Tetrahymena*-ban fedezték fel, ez volt az elsőnek megismert motorfehérje. Kulcsszerepe van a csilló- és ostormozgásban.

Az egysejtű genom-projektek fontos új eredményei közé tartozik eddig ismeretlen **tubulingén-családok** felfedezése. A tubulingének szuperfamiliaja sokáig csak az alfa- és béta-tubulin családokat tartalmazta. Jelenleg legalább négy további tubulingén-családról tudunk. A gamma-tubulinokról azóta kiderült, hogy nem csak a neuronokban fordulnak elő, hanem számos eukariótában gyakoriak, a mikrotubulusok szerveződésénél fontos nukleációs faktorok. A delta- és epsilon tubulinok mind protisztákban, mind többsejtű eukariótákban szórványosak. A delta-tubulin például a *Chlamydomonas* alga ostorának megfelelő kialakításához kell. Egyedül a kinetoplasztosok között találtak eddig zéta-tubulint. Az újonnan megismert tubulinok szerepe általában még ismeretlen (Hausmann és mtsai 2003).

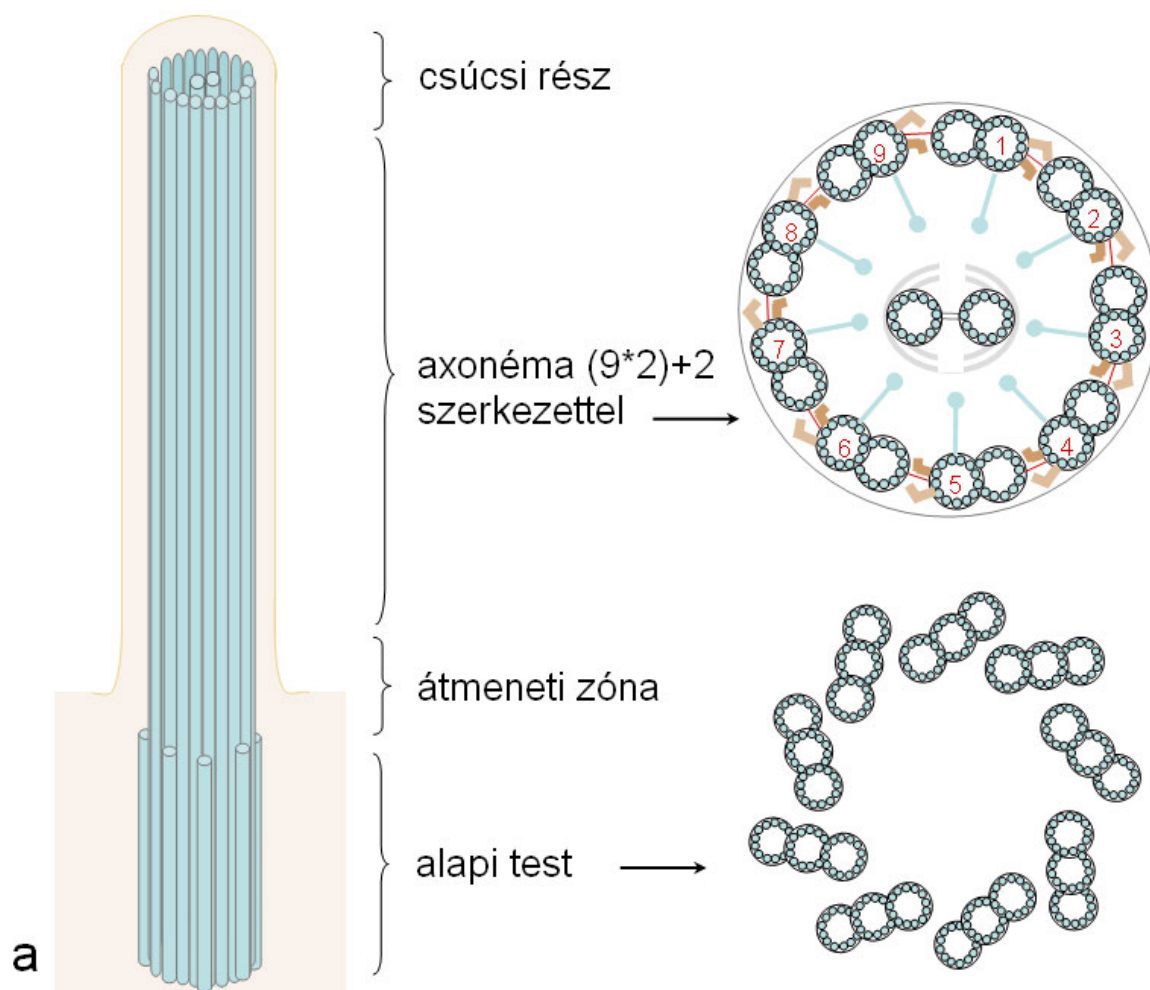
Az egysejtű alakjának megváltozásához a sejtváz átrendeződése szükséges. A folyamat szabályozása jelátviteli utakon keresztül valósul meg. Néhány esetben az inger hatására bekövetkező viselkedési válasz mögött meghúzódo molekuláris mechanizmust már ismerjük. Régóta tudott, hogy a nagyméretű rózsaszín szemhéjállatka nevű csillósok (*Blepharisma*) úszása fény hatására megváltozik, pozitív fotokinézist mutatnak. Hosszabb megvilágításnak kitéve

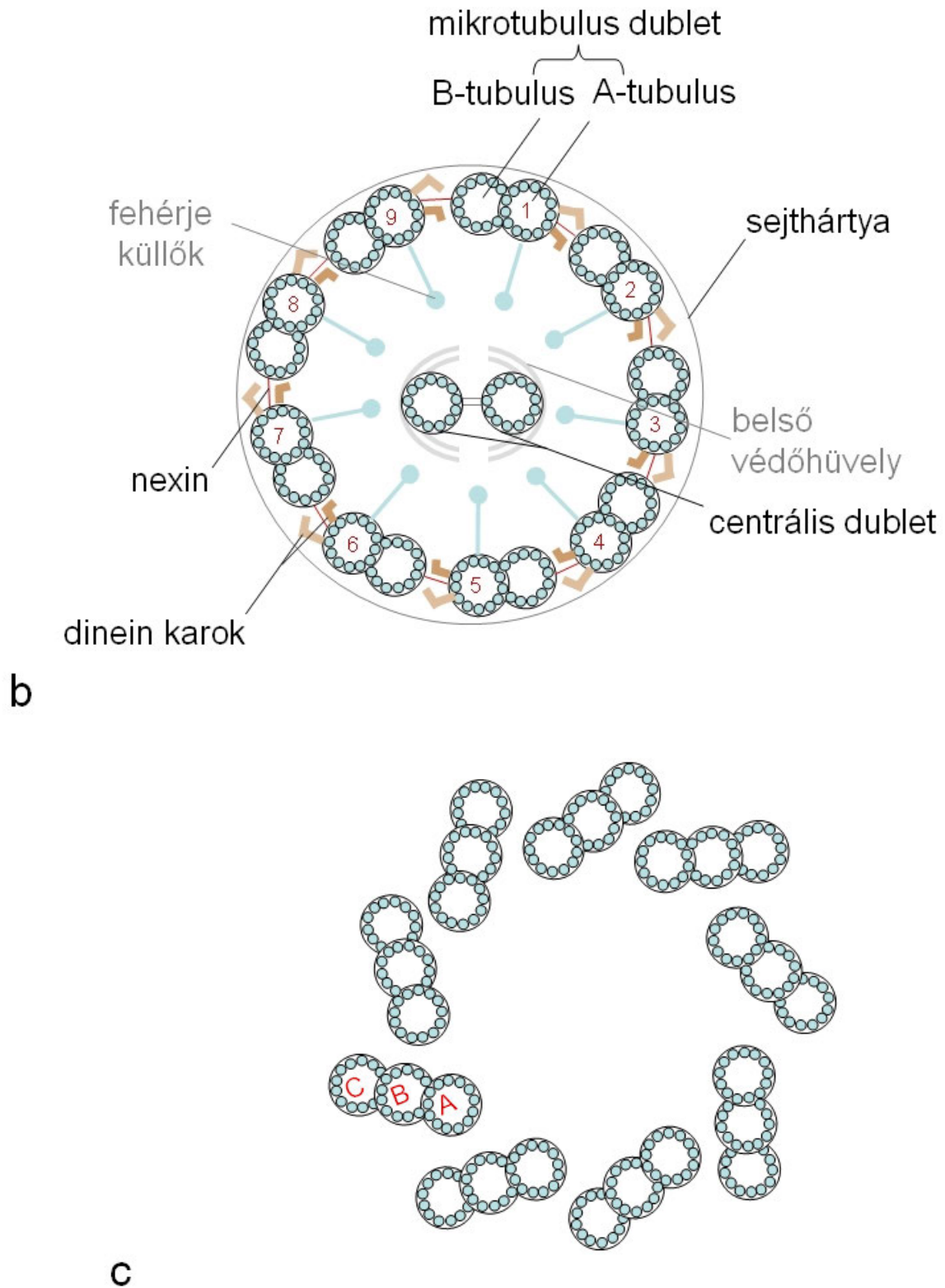
a sejtek megnyúlnak. A megnyúlást a sejtvázelemek átrendeződése okozza, amely a *Blepharisma foszducin* (phosducin) nevű – az emberi retinában is előforduló molekulához hasonló – szolubilis foszfoprotein hatására következik be. A foszducin foszforilációs állapota határozza meg a G-fehérje $\beta\gamma$ dimérje és a béta-tubulin kapcsolatát, ami már közvetlenül hat a sejtvááz átrendeződésére. Megvilágítás hatására a foszducin defoszforilálódik, ez indítja el a kaskád-folyamatot amelynek elején a G-fehérje β alegysége a dimerről disszociál. A foszducin expresszió kísérletes gátlása következtében G-fehérje β alegységének szintje a citoplazmában minimálisra csökkent, míg a sejthártyában megnőtt; a fotokinézis és a megnyúlás pedig jóformán nem volt megfigyelhető. Így igazolták a foszducin szerepét a megvilágítás hatására bekövetkező alakváltozásban (Sobierajska és mtsai 2011).

2.1.4. Az ostor és a csilló

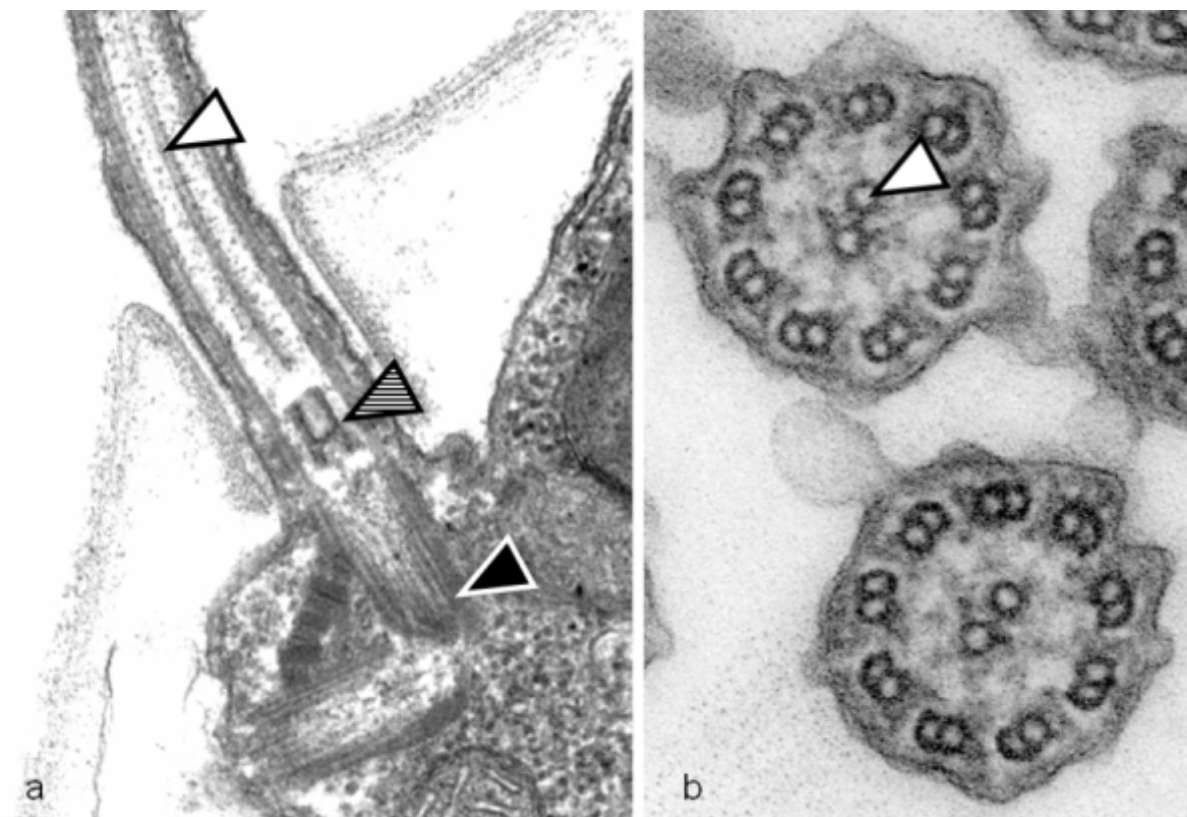
Az ostor és csilló az eukarióták univerzális organelumai közé tartozik, összefoglaló elnevezésük **undulipodium**. Nincs olyan nagyobb eukarióta klád, ahol ne fordulna elő az ostor legalább néhány fajnál. Molekuláris alapfelépítésükben nincs érdemi különbség, ultrastruktúrájuk azonban a protiszta csoportoknál eltérő lehet. A protiszták körében csillónak a csillós egysejtűekben megfigyelhető ostorokat nevezzük. Minden más egysejtűnek ostora van, mennyiségtől és mérettől függetlenül. A Metazoa-ban a rövid, sűrűnálló képletek neve csilló (például az örvényférgék köztakaróját alkotja csillós hám vagy az emlősökben a légcsövet béleli csillós hám), a hosszabb, magányosan vagy néhányadmagával jelentkező képletek elnevezése ostor (például a hímivarsejteké).

Az elemi ostor ultrastruktúrájának részletes ismertetésétől itt eltekintünk, ez minden sejtbiológia tankönyvben szerepel. Az ostor nagy vonalakban a következő módon épül fel. Részei az alapi test (kinetoszóma, bazális test, blepharoplast) és az axonéma vagy csillószál, ostorszál. Az alapi test a sejthártya alatt helyezkedik el, kilenc mikrotubulus triplet alkotja. Mikrotubulus organizátor központként irányítja az axonéma mikrotubulusainak szerveződését. Az axonéma felé egy átmeneti rész vezet, ahol megjelenik a centrális dublet még egyedülálló mikrotubulus tagja, majd következik az axonéma, amelyet sejthártya borít. Az axonéma keresztmetszete az eukariótákban konzervált $(9 \times 2) + 2$ felépítést mutatja, vagyis kilenc perifériális mikrotubulus dublet és egy középső elhelyezkedésű dublet alkotja. Az axonéma szerkezetében apró különbségek lehetnek egyes protisztáknál: ha az ostor nem tölt be mozgató szerepet, hiányozhat a centrális dublet; a standard felépítésnél jellemző dinein karok mellett még továbbiak is előfordulhatnak; a dubletek B-tubulusában válaszfalak jelenhetnek meg (Anderson 1988, Sleight 1989).



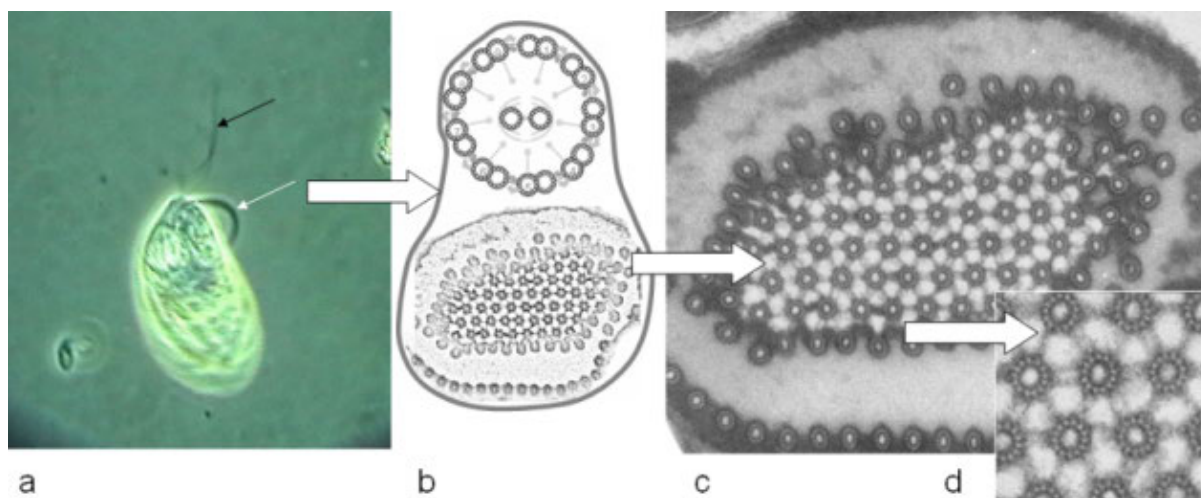


2.8. ábra. Az egysejtűek ostorának alapszerkezete a) az alapi testből egy átmeneti rész után következik az axonéma
b) az axonéma keresztmetszete c) az alapi test keresztmetszete



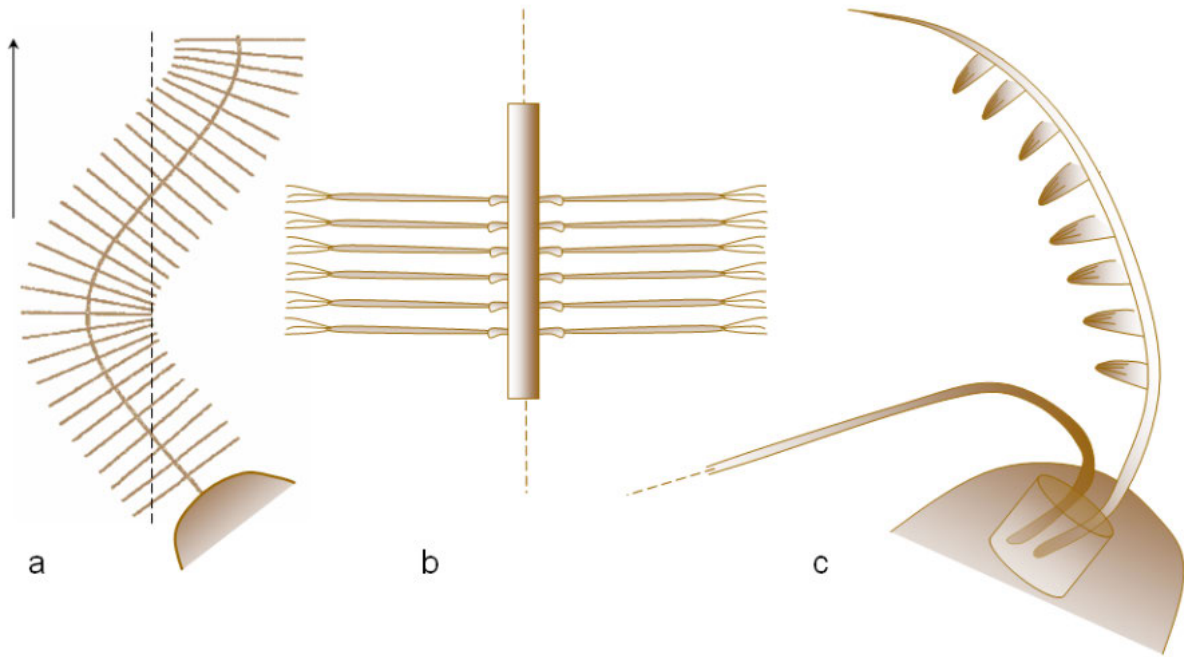
2.9. ábra. Az ostor hossz- és keresztmetszeti képe TEM felvételeken a) A *Chlamydomonas*-ostor hosszmetstetén látható az alapi test (fekete nyílhegy), az átmeneti zóna (csíkos nyílhegy) és az axonéma a centrális dublettel (fehér nyílhegy) b) Csillós egysejtű ostorkeresztmetszete (fehér nyílhegy mutatja a centrális dubletet) (forrás: a): Dartmouth Electron Microscope Facility, *Chlamydomonas*#80506 b): CIL:9904, Richard Allen)

A protiszták ostorát változatos struktúrák vehetik körül amelyek csak egy adott csoportra jellemzőek. A paraxonémális struktúrák az axonémán a sejthártya alatt találhatók, gyakran meghatározott dubletekhez kapcsolódnak. Pontos természetük és funkciójuk gyakran ismeretlen. Például az Euglenozoa törzsben jellemzőek az axonémán különböző kidudorodások (**paraxonémális testek**) amelyek között némelyek szabályos ultrastruktúrát mutatnak. Az ún. **paraxiális pálca** az Euglenozoa mellett a például a kovaostorosoknál (*Silicoflagellida*) van jelen, az axonéma membránja alatt a 9+2 struktúra mellett elhelyezkedő, keresztmetszetben szabályos rácsalakzatba elrendeződött mikrotubulusok sűrű tömege alkotja. Az ostor vastagságát közel duplájára növeli.



2.10. ábra. A paraxiális pálca a) ostor axonémája paraxiális pálcával (fehér nyíl) és anélkül (fekete nyíl) (*Anisonema* sp., Euglenozoa, Euglenida) VIDEO b) a vastag ostor keresztmetszete, felül az axonéma, alul a paraxiális pálca c) paraxiális pálca TEM felvétele c) a mikrotubulusok rácsos elrendeződése a paraxiális pálca közepén (c-d forrása: CIL:14483, John Murray)

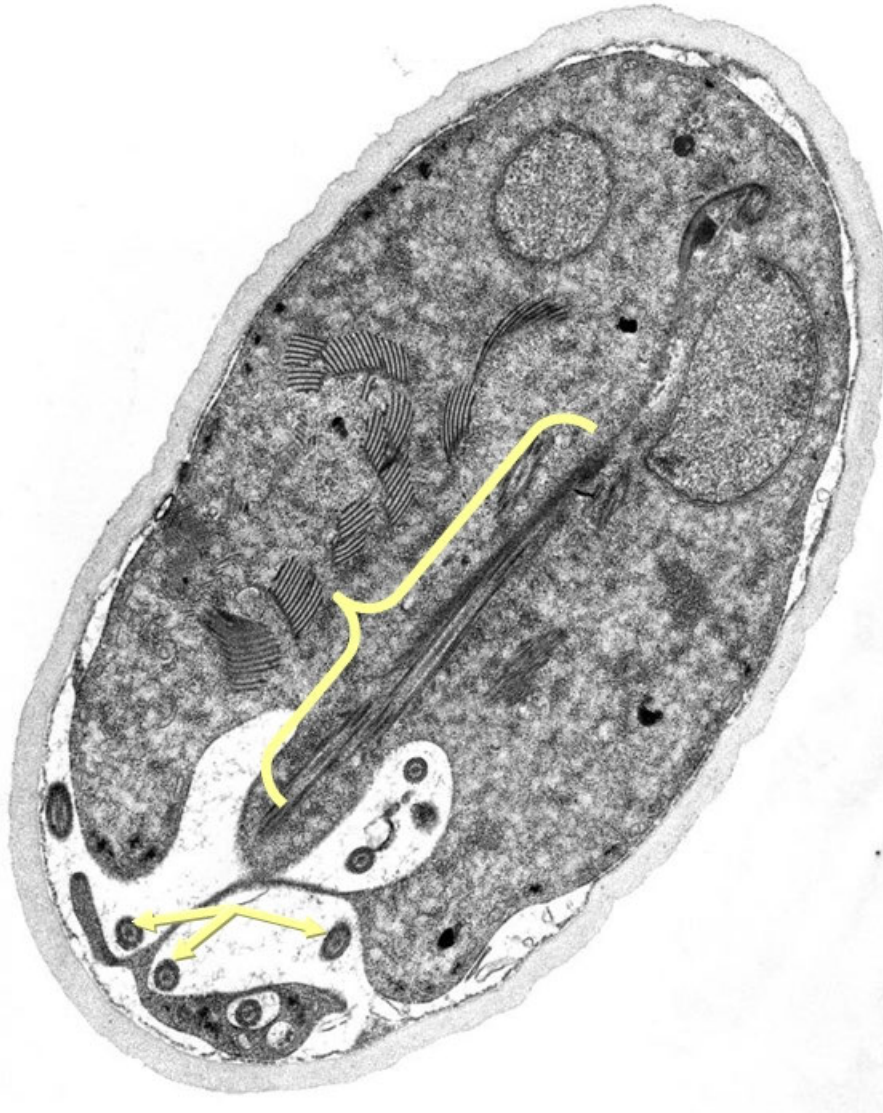
Az axonéma külseje lehet csupasz vagy apró pillák (**masztigonéma**) boríthatják. A masztigonémák elhelyezkedése (pl. egy- vagy kétsorban) és felépítése jellemző az adott protisza csoportra. A masztigonéma alapi részéből egy vékonyabb masztigonéma-nyél ered, ennek csúcsán egy vagy több masztigonéma szálacska található. A masztigonémák az endoplazmatikus retikulumban jönnek létre, anyaguk glikoprotein. Előfordulásuk jellemző például az Euglenozoa törzs Euglenoidea csoportjában és a Kinetoplastea csoportban a Bodonidae családjában ahol az előreirányuló, hosszú (pleuronematikus) ostor pillás. Szintén jellemző a pillás ostor a Stramenopila és a Cryptomonadea csoportban, de más elrendeződésben.



2.11. ábra. Masztigonémák az ostor felszínén. a) a pantonematikus masztigonémák két sorban állnak, az ostorra merőlegesen helyezkednek el. A mozgáshullám iránya és az úzásirány a masztigonémák jelenléte miatt megegyező (pl. a heterotróf *Cafeteria* fajok, Bicosoecida) b) az előbbi ábra részlete mutatja a masztigonéma felépítését c) a masztigonémák a *Bodo* fajok anterior ostorán egy sorban, kis kötegekben helyezkednek el (sztihonematikus ostor)

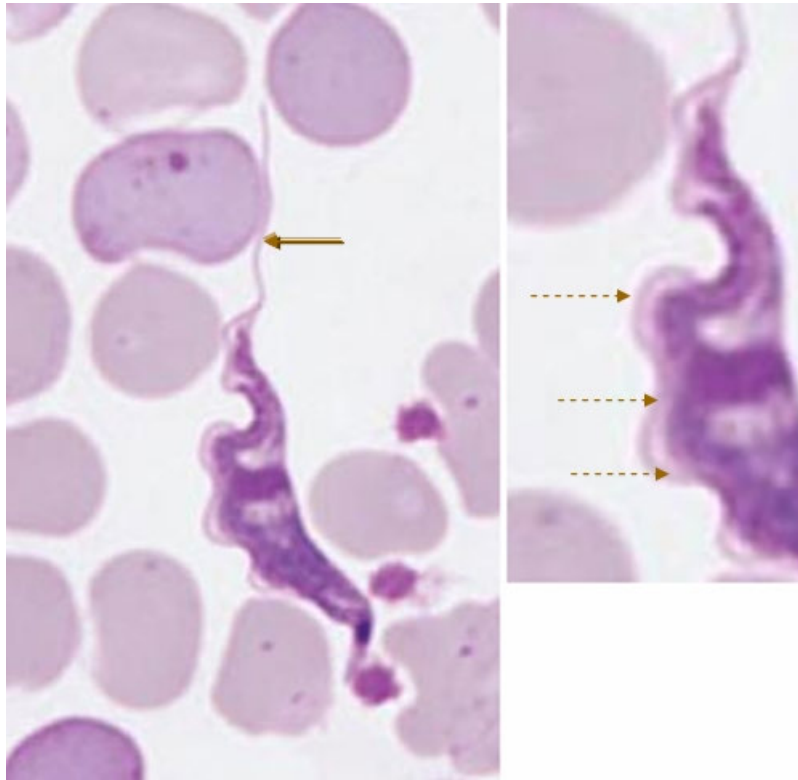
Az **ostorkészülék** (flagelláris apparátus) azon sejtvázszerkezetek összefoglaló neve, amelyek egy adott ostor alapi teste körül helyezkednek el. E szerkezetnek kiemelt szerepe van a különböző ostoros egysejtűek morfológiai vizsgálata során, rendszerint apomorf bélyegeket hordoznak, döntő fontosságúak lehetnek a taxonómiában. Gyakran mikrotubuláris képletek, vagy más sejtvázelemek, amelyek mennyiségi viszonyai és pontos térbeli helyzete az alapi testhez képest fontos jellemzője egy adott ostoros-csoportnak. A mikrotubulusok és más filamentumok kapcsolatot teremthetnek az ostorok, ill. a csillók alapi testjei között. A legbátrabban tanulmányozott ilyen típusú rostrendszer a csillósoknál fordul elő.

Kivételes esetekben az axonéma nem a sejt felszínénél kezdődik. A *Giardia intestinalis*-nál például az ostorok proximális harmada intracellulárisan halad.



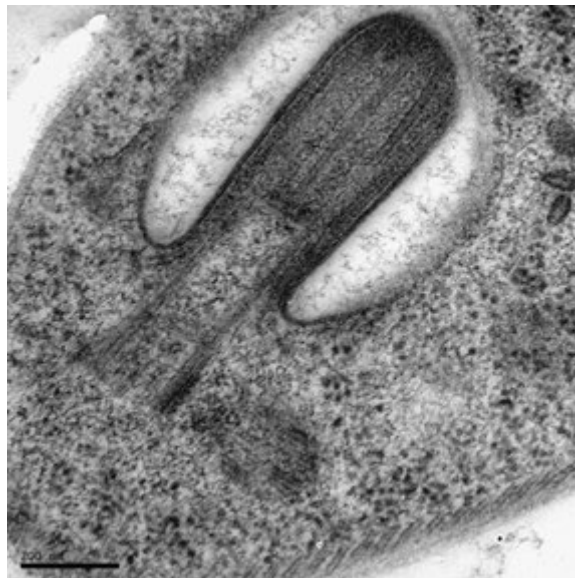
2.12. ábra. Intracellulárisan futó axonéma hosszmetsetben (kapocs, *Giardia* sp.cisztája) (Nyilak: szabad axonémák keresztmetszetei) (forrás: CDC, PHIL 11625, Stan Erlandsen és Dennis Feely)

Egyes Trypanosomatida és Trichomonadida fajoknál az axonéma proximális részének membránja fuzionálhat a sejt felszín membránjával. Az így kialakuló képletet **hullámzóhártyának (membrana undulans)** nevezik, az epimasztigóta és tripomasztigóta alakoknál figyelhető meg. A tripomasztigóták az emlős vérben ennek intenzíven hullámzó mozgásával úsznak, a szabad axonéma szerepe kisebb. A nagyobb felületet nyújtó hullámzóhártya valószínűleg előnyösebb a víznél sűrűbb közegben.



2.13. ábra. Tripomasztigóta alak hullámzóhártyával (*Trypanosoma irwini*, fotó: L. M. McInnes) (szaggatott nyílak: hullámzóhártya, folytonos nyíl: szabad axonéma)

Az ostor axonémája lehet egészen parányi, például a tripanoszomatidák amasztigóta alakjánál nem nyúlik ki a flagelláris zsebből. A *Pelomyxa palustris* mocsári amőbánál nem csak a sejt 1-2 milliméteres méretéhez képest, de egyébként is nagyon apró ostorok figyelhetők meg elszórtan (jobbára csak elektronmikroszkópos felvételen).



2.14. ábra. Az amasztigóta alak ostorának axonémája olyan rövid, hogy nem hagyja el a flagelláris zsebet (TEM, *Trypanosoma brucei*, forrás: CIL:12595, Johanna Hoog)

Az ostorok elhelyezkedésének, amely jellemző minden egysejtű csoportnál, filogenetikai vonatkozása is van. Az Opisthokonta klád tagjaiban (Holozoa, Fungi, Ichthyospora, Nucleariida stb.) az ostoros alakon az alapi test mindig az egysejtű haladási iránnyal ellenkező végén található, az axonéma hátrafelé irányul (**opisztokont** ostor). Az összes többi eukarióta **anterokonta**, azaz, az alapi testről a haladás irányába nyúlik ki valamennyi axonéma,

mintegy maga után húzva, vontatva a sejtet. Az axonémákra vonatkozó bőséges terminológia az algológiai szakkönyvekben tanulmányozható. Itt a legfontosabbakat foglaljuk össze röviden. Az ostorok száma alapján megkülönböztethetünk **unikont** vagy egyostoros, ill. **bikont** azaz kétostoros egysejtűt. Az **izokont** ostorok egyforma hosszúak, a felemás ostorokat **anizokont**nak nevezik. Az **izodinamikus** ostorok azonos ütemben és síkban működnek, ellentétben a **heterodinamikus** ostorokkal. Az anizokont ostorok lehetnek eltérő vastagságúak és mozgásuk is különbözhet. A heterotróf euglenida ostoros *Anisonema* fajok heterodinamikus ostorai közül a rövidebb és vékonyabb előrefelé áll, húzza maga után a sejtet (az ilyen húzóostor régies elnevezése **tractellum**), míg a másik vastagabb ostor hátrafelé irányul, hossza a sejtének akár háromszorosa is lehet. Számos ostoros egysejtűnél nagyszámú, akár ezres nagyságrendű ostor figyelhető meg. Ezek az egysejtű felületének nagy részét boríthatják.

Régen a protisztológiában az ostor és a csilló elkülönítése az axonémák száma és mérete alapján történt. Az egy, vagy néhány, rendszerint hosszabb axonémát ostornak nevezték, a sok rövidet pedig csillónak. (A citológiában ma is él ez a megkülönböztetés: a spermiumnak ostora van, a légső hámját csillók borítják.) Néhány ostoros csoportról a sok rövid undulipodium miatt azt feltételezték, hogy a csillósok előfutárai, ilyenek az Opalinata, vagy a *Stephanopogon* fajok. Ma már tudjuk, hogy ezek az egysejtűek nem is Alveolata-k, az Opalinata Stramenopila, a *Stephanopogon* pedig Excavata. A legtöbb ostor a Parabasalia csoportban a sokostorosoknál (Hypermastigea) van, ahol számuk a tízezret is elérheti. Az ostoros egysejtűek filogenetikai változatosságának felismerését követően a protisztológiában csillónak kizárólag a csillós egysejtűek undulipodiumát nevezik.

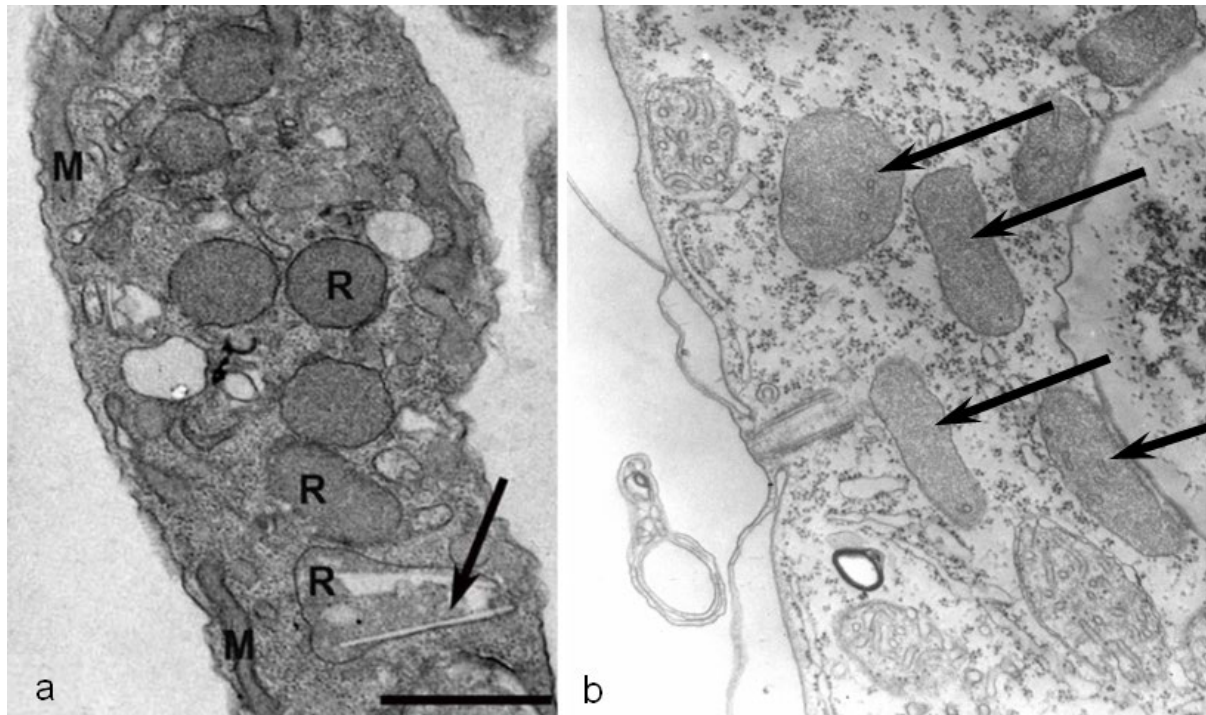
2.1.5. A citoplazma

A citoplazma az a közeg, ami tartalmazza az organelumokat, 70–90 százaléka víz, a többit a benne található sók, molekulák és sejtvázelemek teszik ki. Az amöboid egysejtűeknél a mozgás során a citoplazma jelentős része áramlik, ami hozzájárul a különböző tápanyagok és molekulák eloszlásához a sejtben. A csillósoknál a sejtnek határozott alakja van, és bizonyos fajoknál egy egyirányú citoplazmaáramlás vagy ciklózis biztosítja a tápanyagok megfelelő eloszlását. A ciklózis jól tanulmányozható például a papucsállatkán, ahol az emésztőüröcskék és más apró, kristályszerű képletek a kortex alatt egy ovális pályán áramlanak körbe a sejtben, másodpercenként átlagosan 3 μm -t haladva. A mozgás kivitelezésében feltételezések szerint részt vesz a perifériás aktinváz, a motorfehérjék kilétét azonban még nem tisztázták. A ciklózis jelensége az egysejtűek körében nem általános.

A citoplazmában számos kisebb, membránnal határolt organelum található. A peroxisómák, lizoszómák és szállító vezikulák mellett különböző lizoszómaszerű organelumok (Lysosome Related Organelles, **LRO**) is találhatóak. Utóbbiak közé tartoznak a *Trypanosoma Schyzotrypanum* szubgenuszában az epimasztigóta alakban előforduló **rezervoszómák**, amelyek többmagukkal az egysejtű posztterior végén helyezkednek el. Gömbölyded, egységmembránnal határolt organelumok. A mátrix savas kémhatású, nagy részét fehérje tölti ki, benne kisebb zárványok formájában találhatóak a lipidek. A lipidek között nagy mennyiségben fordulhat elő például koleszterin. Az egysejtű életsiklusa során a fejlődési állapotnak megfelelően a rezervoszómák szerepe változik: lehetnek szekréciós fehérje raktárak, a sejtfelszínről endocitózissal fehérjéket vehetnek fel majd tárolják és lizoszómaként is működhetnek. Éhezés során a rezervoszómák tartalmát mobilizálják (Cunha-e-Silva és mtsai 2006).

2.1.6. A peroxisómák

A peroxisómák az eukarióták legdiverzebb sejt szervecskéi. Eredetük mind a mai napig vitatott: nem tudni, szimbiogenezissel kerültek-e az eukarióta sejtbe vagy sem. A legújabb eredmények az utóbbi álláspontot erősítik, a baktérium-eredetet nem támasztja alá megfelelő filogenetikai bizonyíték. Valószínűleg az endoplazmatikus retikulumból alakultak ki. (Gabaldón és Capella-Gutiérrez 2010). Mind a lebontó, mind a bioszintetikus anyagcsereutakban részt vesznek, továbbá szerepet játszanak a sejt méregtelenítésében is (reaktív oxigén gyökök eliminálása). Egyik feladatuk az igen hosszú zsírsavláncok közepes méretűekre történő feldarabolása. A peroxisómák fontos redox-enzimeket tartalmaznak.



2.15. ábra. a) Rezervoszómák (R) *Trypanosoma cruzi* citoplazmájában (nyíl: kristályos lipidzárvány, skála: 0,5 μ m; forrás: Pereira és mtsai 2011) b) Peroxiszómák, belsejükben néhány rövidke tubulussal (nyíl, *Tetrahymena pyriformis*, forrás: CIL:36215, Richard Allen (University of Hawaii))

Molekuláris oxigén jelenlétében szerves szubsztátokat toxikus hidrogénperoxid keletkezése közben oxidálnak. A keletkező hidrogénperoxidot különböző peroxidáz enzimek használják szerves vegyületek oxidálására, a maradék hidrogénperoxidot például a kataláz és a szuperoxid diszmutáz enzimek bontják, miközben víz és oxigén keletkezik. A peroxiszóma enzim-összetétele élőlénycsoportonként változó.

A fenéküledékben élő aerob foraminiferák körül az üledék rendszeresen oxigénszegénnyé vagy oxigénmentessé válik, mégsem pusztulnak el. Kimutatták, hogy a legtöbb itt élő foraminiferának rengeteg peroxiszómája van, amelyek szorosan az endoplazmatikus retikulum közelében helyezkednek el, komplexet alkotva. Gyakran mitokondriumok is megfigyelhetők elszórtan a komplex membránjai között. Az anaerob üledékben nagymennyiségű hidrogénperoxid keletkezik a prokarióta anyagcsere folyamatok eredményeként, ami toxikus az eukariótákra nézve. Ugyanakkor a foraminiferákban magasabb ATP tartalmat mutattak ki a megemelkedett hidrogénperoxid szint mellett. A látszólagos ellentmondás magyarázata az, hogy a foraminiferák a keletkező hidrogénperoxidot oxigénforrásként hasznosítják a peroxiszómákban zajló reakcióutak segítségével. A peroxiszómában a kataláz enzim a hidrogénperoxidot vízre és oxigénre bontja, az oxigén jelenlétében pedig a mitokondriumban akadálytalanul történhet a terminális oxidáció, a külső anoxikus környezet ellenére. A respiráció végső elektronakceptorát, az oxigént, ugyanis a peroxiszómák állítják elő az egysejtű számára. Ahogy a terminális oxidáció intenzitása nő, úgy emelkedik az egysejtűben az ATP szint (Bernhard és Bowser 2008).

A genomvizsgálatok eredményei arra utalnak, hogy a peroxiszómák nincsenek jelen minden protisztában, például hiányoznak a *Giardia*-ból. A *Plasmodium* fajokban működő mitokondrium van, de peroxiszómák nincsenek. A *Dictyostelium* amőbában és a csillósokban viszont jelen vannak (*Tetrahymena* és *Paramecium* fajok). A Trypanosomatida glikoszómái speciális, módosult peroxiszómák (Gabaldon 2010).

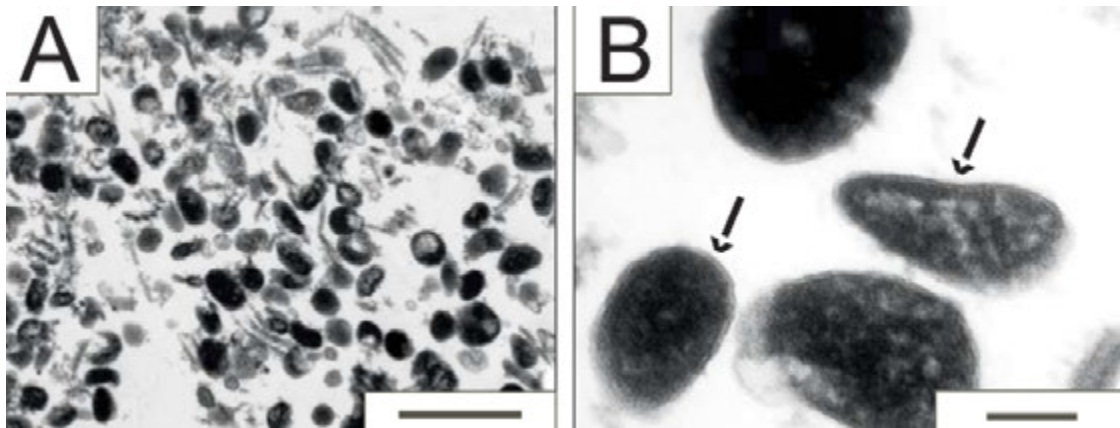
2.1.7. A glikoszóma

A **glikoszóma** peroxiszóma jellegű sejtszervecske, amely az Euglenozoa törzsben a Kinetoplastea csoportban fordul elő³. Ismeretes a *Trypanosoma*, *Leishmania*, *Crithidia* és *Phytomonas* fajokban, a szabadon élő *Trypanoplasma borelli* és *Cryptobia salmositica* fajban. Nemrég kimutatták, hogy a glikolízisnek legalább egy enzime az

³A glikoszóma nem azonos egy másik, növényekben és gombákban előforduló peroxiszóma jellegű organellummal, a glioxiszómával, amely döntően a glioxalát-ciklus enzimrendszerét tartalmazza.

Euglenozoa másik, közeli csoportjában (Diplonemida) is kompartmentben található. Az Euglenida csoportban peroxiszómák vannak ugyan, de glikoszóma nem fordul elő. Az organellum evolúciójáról az a jelenlegi elképzelés, hogy az Euglenozoa-ban jött létre, a Diplonemida-Trypanosomatida kládon, az Euglenidától való elválást követően. A hidrogénperoxid létrehozásához szükséges oxidázok, valamint a legtöbb fajból (például valamennyi Trypanosomatida-nál) a kataláz, teljesen eltűntek. Ezeknél a toxikus hidrogénperoxid eliminálását egy másik enzim, a trypanothione, továbbá a citoplazma magas aszkorbát tartalma (C-vitamin) végzi el az aszkorbát-dependens hemoperoxidáz segítségével.

A glikoszóma speciális peroxiszóma, amelynek a normál, kataláz ill. peroxidáz aktivitást mutató peroxiszómákkal közös sajátossága, hogy ugyanolyan típusú topogenikus szignálokkal működik, és a mátrixába történő protein-import fehérjéi, továbbá a membránfehérjéinek az inszerciós helyei homológok az állati, növényi és gomba peroxiszómákéival. A glikoszóma a glikolízis enzimrendszerét, valamint a purin lebontásához és a pirimidin *de novo* bioszintéziséhez szükséges enzimeket tartalmazza. Az organellum enzimtartalma nem csak az egyes fajok között, hanem a Trypanosomatidák bonyolult fejlődésmenetének egyes állomásai során is eltérő lehet.



2.16. ábra. *Trypanosoma brucei*-ből sejtfrakcionálással izolált glikoszómák a) sok glikoszóma kis nagyítással, skála: 1 μm b) nagy nagyítás mellett az egyedi glikoszómákon látható a határoló egységmembrán és a belsőt kitöltő elektrondenz anyag; skála: 0,1 μm (forrás: Gualdron-Lopez 2012 b)

Az eukarióta doménben egyedülálló, hogy a glikolízis enzimeit egy membránnal határolt kompartmentben fordulnak elő, nem pedig szabadon a citoplazmában. A kompartmentalizáció egyik lehetséges előnye az, hogy lehetőséget teremt olyan elzárt mikroterek kialakulására, ahol speciális reakció körülmények között olyan enzimatikus folyamatok játszódhatnak le amelyek a citoplazma egészében károsak lennének. Például a glicerinaldehid-3-foszfát-dehidrogenáz és a glicerín-kináz jelenléte lehetővé teszi, hogy anaerob viszonyok között ATP-t termeljenek, miközben a glicerín-kináz a szokásostól eltérően, reverz módon működik, ami termodinamikailag kedvezőtlen, mert ez az ATP/ADP arány túl alacsony voltáéhoz vezet (Gualdron-Lopez és mtsai 2012).

2.1.8. Az endoplazmatikus retikulum

A protisztákban, mint minden eukarióta sejtben, az endomembrán rendszer szabályozza a sejt molekuláris transzportfolyamatait a sejt és a környezete között. Az endomembrán rendszert számos organellum együttese alkotja: a legfontosabbak a sejtmaghártyából kiinduló endoplazmatikus retikulum (ER), a Golgi-készülék és az endoszomális-lizoszomális kompartment összetevői, valamint a sejhártya. Az endomembrán rendszer elemei között vezikuláris transzporttal történik az anyagszállítás.

Az endomembrán-rendszer elemei valószínűleg már az utolsó eukarióta közös ősből megvoltak. A különböző protista kládokon számos parazitánál megfigyelhető az endomembrán-rendszer elemeinek a redukciója. Korábban úgy gondolták, hogy fennmaradtak olyan ősi csoportok leszármazottai amelyekben még nem alakult ki pl. az ER vagy Golgi-apparátus. Ma már tudni, hogy minden organellum látszólagos hiánya reduktív evolúció eredménye és az endomembrán-rendszer membránfehérjéit kódoló gének – a vizsgált protisztára jellemző összeállításban – kimutathatók a gazda genomjában. Másfelől, az endomembrán-rendszer minden protisztában jelen van, csak a redukció következtében kisebb és más morfológiájú képletek formájában.

A protiszták többségében jól fejlett **sima- és durvafelszínű endoplazmatikus retikulum** található, akárcsak a többi eukariótában. A sejt endomembrán-rendszerének átlagosan a felét teszi ki, azonban egyes parazitáknál erősen

redukált, például a *Giardia* genusznál: nincsen ER, hiányzanak a lizoszómák és a peroxiszómák. Helyettük egy folytonos, vezikuláris hálózat figyelhető meg, amely feltételezhetően ellátja mind az ER, mind az endoszómák és a lizoszómák feladatait.

2.1.9. A Golgi-készülék

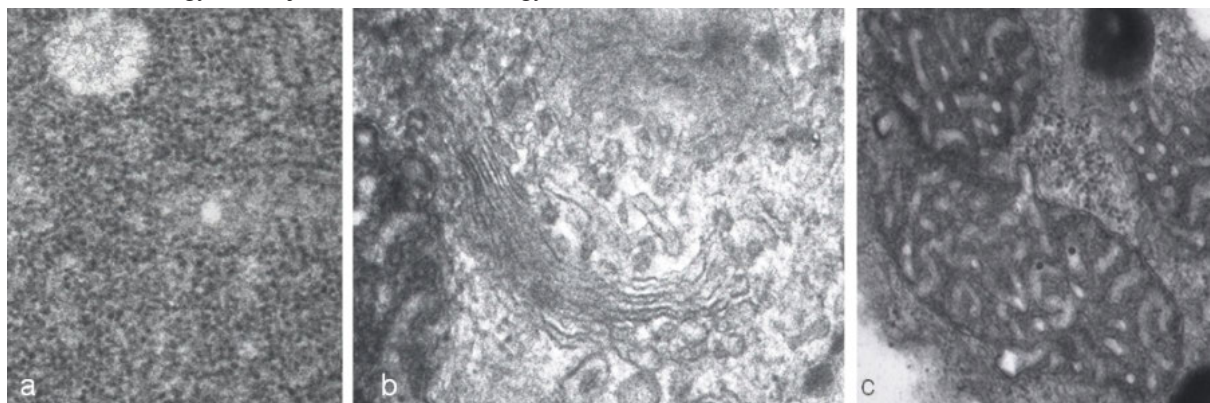
A Golgi-készülék univerzálisan jelen van az eukariótákban. Néhány protisztában azonban reduktív evolúció során erősen visszafejlődött, náluk nem figyelhető meg a lapított membránsákokból (ciszternák) formált jellegzetes struktúra. A redukált Golgi-apparátusra a legismertebb példák a következők: endoparaziták (Excavata: *Giardia* és az Amoebozoa: *Entamoeba histolytica*, Heterolobosa: *Naegleria gruberi*, egyes Apicomplexa genuszok: *Theileria*, *Cryptosporidium*, *Babesia*), intesztinális kommenzalisták és állati paraziták (Oxymonadea, Retortamonadea); szabadlélő tengeri vagy édesvízi fajok (Amoebozoa: *Mastigamoeba*, Stramenopila: *Leukarachnion* és Heterolobosa: *Stephanopogon*). A Golgi-készülék redukciója tehát különböző kládokon, különböző életmódot folytató protisztáknál bekövetkezett. Alapos ultrastrukturális vizsgálatokkal azonban néhány csoportban már elektronmikroszkóposan is kimutatták az eleinte nemlétezőnek gondolt organellumot, pl. a *Plasmodium* genuszban vagy az *Entamoeba histolytica*-ban. Az organellum tényleges hiányát elvi megfontolásból is megkérdőjelezték, hiszen számos olyan anyagot állítanak elő az érintett egysejtűek, amelyek az eukariótákban tipikusan a Golgi-apparátushoz kötődnek: ilyenek például az *Entamoeba histolytica* glikoproteinjei, lektinkei és glikolipidjei amelyek nélkül nem tudna sikeresen megtelepedni a gazdában. A Golgi-készülék meglétét a főként vagy kizárólag ezen organellum működéséhez kötődő fehérjék csoportjának a kimutatásával lehet igazolni. A genomszintű vizsgálatok új lehetőséget teremtettek a Golgi-fehérjék tanulmányozására, számos új csoportspecifikus protein felismerését eredményezve.

A redukált Golgi-készülékes fajoknál valójában egyetlen membránsák alkotja a Golgi-komplex központi részét. A *Toxoplasma gondii*-ban található egyetlen, nagyméretű Golgi-ciszterna a kezdetektől fogva ismert, nagy méretéből adódóan. A csillósoknál a *Plasmodium*-hoz hasonlóan a *Tetrahymena* és a *Colpoda* fajokban szintén egy- vagy néhányciszternás Golgi-készülék van, de sokadmagával fordul elő a sejtben. A legtöbb ciszternát a Parabasalia csoport fajainál találták, számuk a harmincat is meghaladja (Mowbrey és Dacks 2009).

A Golgi-készülék az eukariótákban jellemző funkciók mellett olyan tipikus protiszta struktúrákat állít elő, mint a különféle csoportok “előre gyártott” vázelemei (pl. a Filosea házas amőbák: *Euglypha* fajok), a különféle ostorosok parányi masztigonémái, vagy az extruszómák.

2.1.10. A mitokondrium, a hidrogenoszóma és a mitoszóma

Minden eukariótának van valamilyen mitokondrium eredetű organelluma. A klasszikus mitokondrium kettős membránnal határolt, az elsődleges szimbiogenezis során kialakult organellum, amelynek belső membránja a jellegzetes felületnövelő betűröndéseket, krisztákat alkot. A mitokondrium mátrixában zajlik a citromsav-ciklus, a belső membránok felületén pedig a terminális oxidáció. A mitokondrium a sejt energiatermelő organelluma, a terminális oxidáció során itt képződik a legtöbb ATP a glükóz aerob lebontása során. Az eukarióta filogénia során számos kládon kialakultak anaerob vagy mikroaerofil élőlények. A tartósan oxigénszegény vagy oxigénmentes környezetben élő eukariótáknál (amelyek döntően protiszták) filogenetikai helyzetüktől függetlenül kialakult két speciális származéka a mitokondriumnak, a hidrogenoszóma és a mitoszóma (Martin és Müller 2007). Nincs olyan eukarióta, ahol egyazon sejtben e három közül egyszerre kettő is előfordulna.



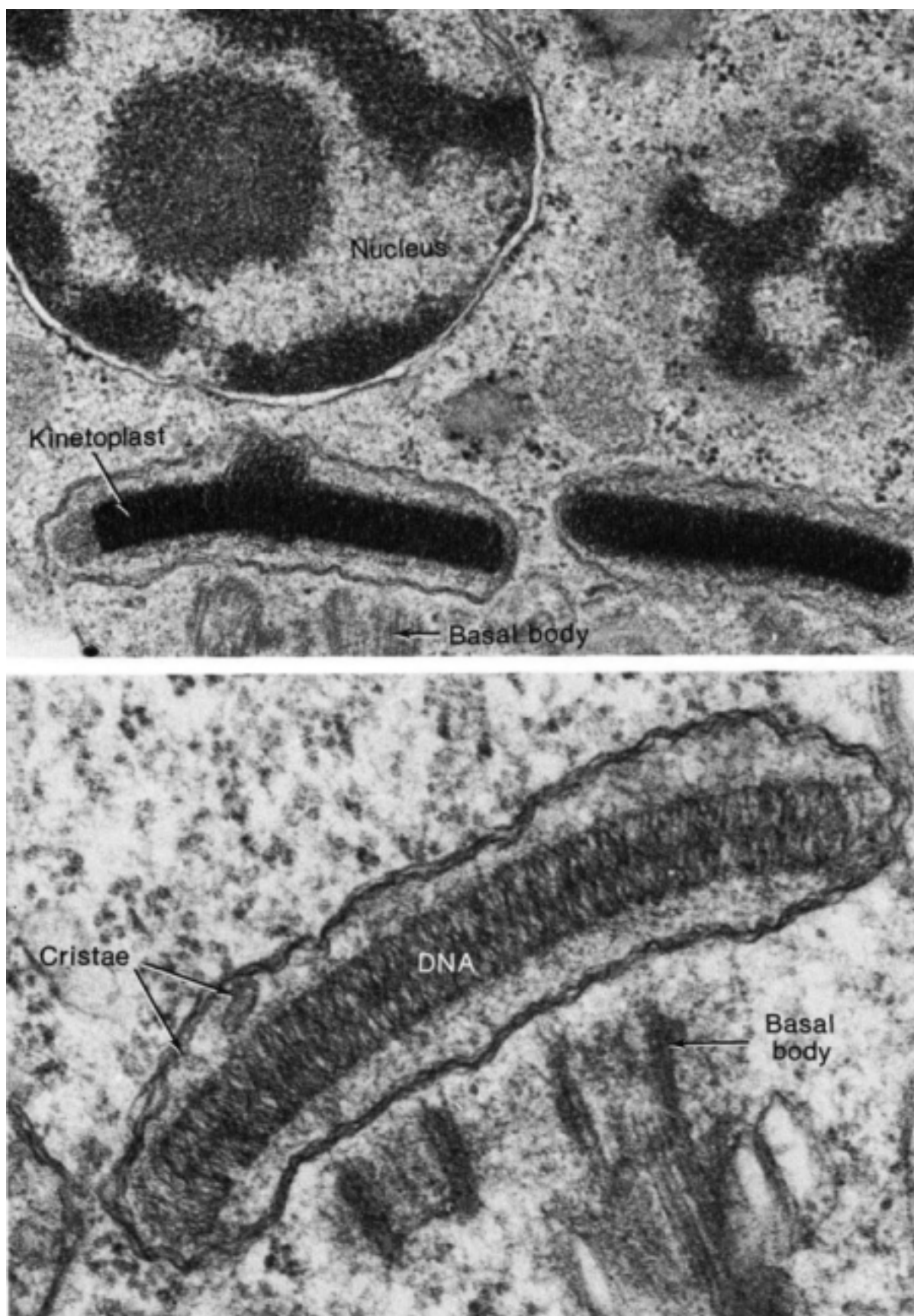
2.17. ábra. Fontosabb sejtalkotók a citoplazmában a) durvafelszínű endoplazmatikus retikulum b) Golgi-készülék c) mitokondriumok csöves krisztákkal (*Arcella intermedia*, Amoebozoa, a felvételeket dr. Csikós György készítette)

2.1.10.1. A mitokondriumok típusai és előfordulásuk

A mitokondrium döntően oxigénben gazdag környezetben működik hatékonyan. A terminális oxidáció során a redoxegyensúly fenntartására a redukált koenzimek ADP foszforilálása mellett oxidálódnak és az elektronokat a végső akceptorra, oxigénre juttatják. Ez a klasszikus felépítésű és működésű mitokondrium jellemző az aerob protisztákra.

Néhány egysejtű az időleges oxigénhiány alkalmával is képes tovább működtetni a mitokondriumát energiakonzerválással együtt: a szabadonélő *Euglena* fajok például végső elektronakceptorként endogén eredetű köztes anyagcsere termékeket, fumarátot, vagy acetil-koenzim A-t használnak. A folyamat végén szukcinát és viaszészterek keletkeznek. Ezt nevezik a mitokondrium anaerob működésének. Protisztákban kizárólag fakultatív anaeroboknál figyelhető meg, szemben az állatvilággal, ahol a parazita férgek ezt a folyamatot tartósan használják.

Az *Euglena* az Euglenozoa törzs egyik jellegzetes csoportjának a tagja. A másik meghatározó csoport a kinetoplasztosok, amelyek speciális gazdaváltó életmódja következtében a mitokondrium is plasztikusan változik az aerob- és anaerob viszonyoknak, valamint a tápanyagellátásnak és a környezet hőmérsékletétől függő mértékben. A kinetoplasztosok mitokondriuma a gerinces gazdában csökkent fejlettségű, hiányoznak belőle a lemezes kriszták és kizárólag a redoxegyensúly fenntartására szolgál. Az energiakonzerválás a citoplazmában fermentáció során történik (Müller és mtsai 2012). Az afrikai tripanoszómáknál a gerincesekben uralkodó hosszú, menyúlt tripanoszóma alakokra jellemző a fenti tulajdonság. Az emberben később megjelenő zömök formáknál már létrejönnek a lemezes kriszták, ezek a preadaptációk majd a rovar gazdában lesznek fontosak, ahol a prociklikus alak mitokondriuma meghatározó az energiakonzerválásban.



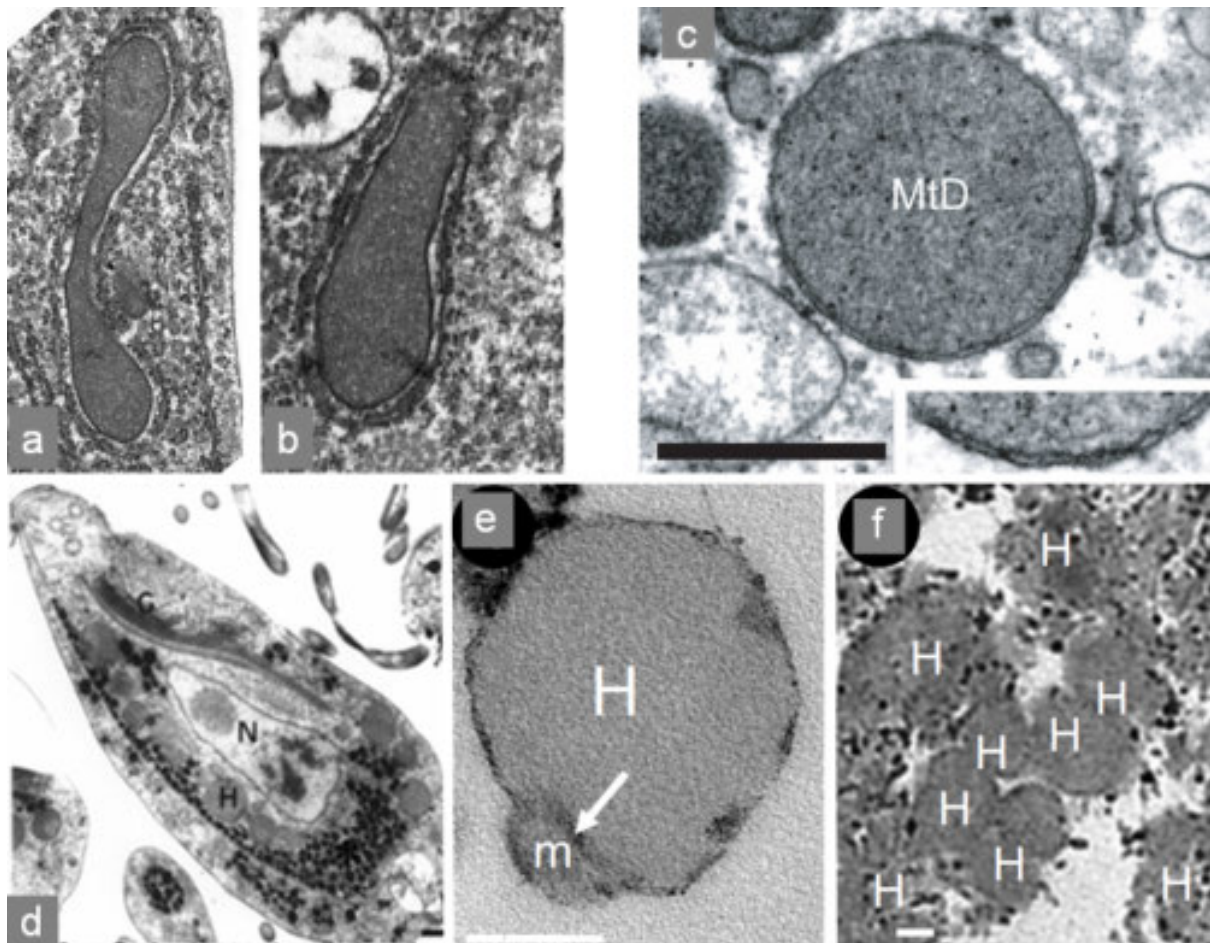
2.18. ábra. Kinetoplaszt a *Trypanosoma mega* parazitából; az alsó képen a fent nyíllal jelölt kinetoplaszt nagyított képe látható (forrás: CIL:11410, Winston Anderson)

A kinetoplasztos egysejtűek mitokondriális DNS-e egyedülálló szerkezetű az élővilágban, ezért önálló elnevezést is kapott, kinetoplaszt DNS, kDNS a neve. A szokatlanul nagy DNS tömeg amely az ostor alapi testje tövében elhelyezkedő mitokondrium belsejében van, valójában egy óriási DNS hálózat, amelynek elemei, a cirkuláris kromoszómák egy sodronying lánczemeinek módjára fűződnek egymásba. Kétféle formában jelenik meg a DNS, vannak **nagyobb és kisebb gyűrűkromoszómák (maxi- és minicircle)**. Előbbiek az eukarióta sejtek mitokondriumaiban jellemző méretűek és a mitokondriumokra jellemző fehérjéket kódolják, például a citokrómb-t, a citokró oxidáz alegységeit, ATP-áz alegységet, NADH-dehidrogenáz alegységet és rRNS-t. A kis gyűrűkromoszómák szerepe egészen más, a rajtuk kódolt fehérjék kicsik és feladatuk a nagy gyűrűkromoszómákról átíródott mRNS-ek szerkesztése (illesztése). Az illesztés (splicing) során válik a gén „értelmessé”, azaz exonok sorozatává. A nagy gyűrűkromoszómán levő gének kereteltolódás miatt nem a működő fehérjét kódolják. A „hibás”, nagy gyűrűkromoszómáról átírt mRNS-t a kis gyűrűkromoszómákon kódolt néhány tíz bázisnyi ún. irányító RNS molekulák (guide-RNS, gRNS) javítják ki. A gRNS egy része az 5' vég közelében komplementer a már kijavított mRNS-sel: ezt a szakaszt horgony szekvenciának nevezik, mivel templátként szolgál az uridin inszerciójához vagy deléciojához. A kDNS a sejt teljes DNS tartalmának közel a harmadát teszi ki. (Alfonzo és mtsai 1997)

2.1.10.2. A hidrogenoszóma

A hidrogenoszómát a *Tritrichomonas foetus* vizsgálata során fedezte fel **Müller Miklós** 1973-ban (Lindmark és Müller 1973). A hidrogenoszóma kettős membránnal határolt, oxigén-szenzitív organelum, amely hidrogént termel. Nincsen a klasszikus mitokondrium krisztáihoz hasonló, nagy felületű belső membránrendszere, hiányoznak belőle a citokrómok és a citromsavciklus enzimrendszere, protonpumpája nincs és DNS sem található ebben az organelumban. Elsődlegesen a glikolízis során képződött piruvát lép be a hidrogenoszómába. Energiakonzerválás a mátrixban zajló reakciók során történik, ahol kizárólag szubsztrátszintű foszforiláció során 1 glükóz molekulára számítva 2 ATP termelődik.

A protiszták között a következő élőlénycsoportoknál van hidrogenoszóma: Parabasalia (Excavata), *Psalteriomonas lanterna* (Excavata) és a Ciliophora egyes genuszai (Alveolata). Ezekon kívül a Chytridiomycota (Fungi) és a Loricifera (Metazoa) csoportokban található még ez az organelum.



2.19. ábra. Hidrogenoszómák a)-b) a *Psalteriomonas lanterna* ostorosból (Heterolobosa) (forrás: de Graaf és mtsai 2009), c) *Calkinsia aureus*, az egyetlen ismert hidrogenoszóma előfordulás az Euglenozoa törzsben (forrás: Yubuki és mtsai 2009) d) hidrogenoszómák *Tritrichomonas foetus*-ban (Parabasalium) (forrás: de Souza és mtsai 2003) e)-f) hidrogenoszóma-szerű organellumok a Metazoa Loricifera törzsébe tartozó gerinctelen állatokban (forrás: Danovaro és mtsai 2010)

A hidrogenoszóma és a mitokondrium viszonya évtizedekig rejtve maradt a kutatók előtt, egyesek eleinte peroxiszóma származéknak gondolták, mások felvetették egy a mitokondriumtól független szimbiogenezis folyamatának a lehetőségét. A korai ismeretek csak megerősítették a két organellum különbözőségét. A hidrogenoszómában elsőként olyan fehérjéket karakterizáltak, amelyek tényleg nem jellemzőek a klasszikus mitokondriumra: ilyen az organellum két kulcsfontosságú enzime, a piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz (PFO) és a prosztetikus csoportjában kizárólag egyfajta fémiont, vasat tartalmazó vashidrogenáz. A hidrogenoszóma eredetéről vallott nézetek akkor változtak meg gyökeresen, amikor rövid időközön belül több független közlemény tudósított a két organellum közös dajkafehérjéről. A hidrogenoszóma Hsp70, Hsp60 és Hsp10 dajkafehérje génjeinek bázissorrendje azonosnak bizonyult a mitokondrium és a bíborbaktériumok (alfa-proteobaktériumok egy csoportja) jellemző, konzervált génszakaszaival (molekuláris aláírást jelző szakaszok, signature sequences) (pl. Bui és mtsai 1996). Ez egyértelműen eldöntötte a vitát a közös eredet javára, ami egyben azt is megerősítette, hogy a mitokondrium kialakulása elsődleges szimbiogenezissel egyszer történt meg az evolúció során.

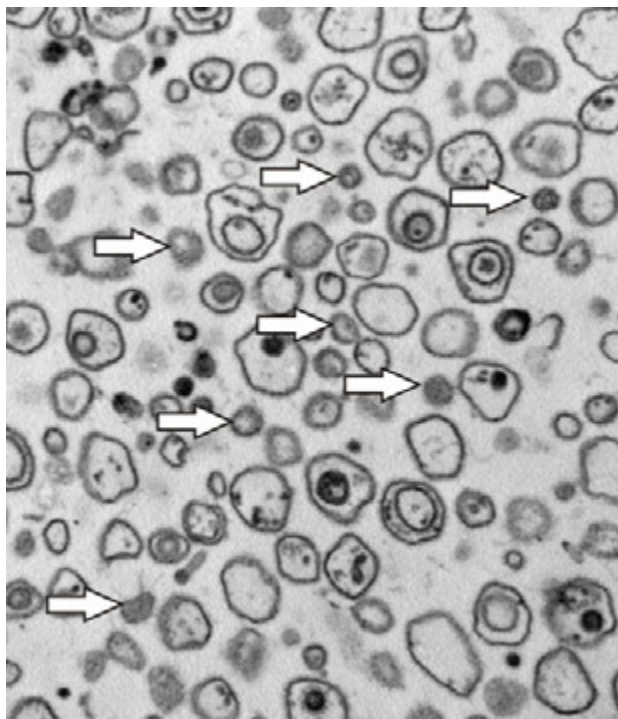
A mitokondrium és a hidrogenoszóma között nincsen éles határvonal, jó példa erre a hidrogéntermelő mitokondrium. A *Nyctotherus ovalis* endozoikus csillósnak sajátos anaerob mitokondriuma van, amely kevés krisztát hordoz, van cirkuláris DNS-e és megvan az elektrontranszportlánc első két komplexe (I. és II.), tehát van protonpumpája. [Fe-Fe]-hidrogenázt tartalmaz, a végső elektronakceptor proton, így hidrogént termel. (A hidrogéntermelés közvetett bizonyítékként citoplazmájában metanogén baktériumok élnek, amelyek a naszcens hidrogént azonnal metánképzésre fordítják.) Genomszekvenciája igen tanulságos: az elektrontranszportlánc I. és II. komplexeit kódolja, a többit nem. Más tekintetben viszont a klasszikus mitokondrium genomjára hasonlít. Valószínű, hogy a *Nyctotherus* mitokondriuma egy aerob csillós klasszikus mitokondriumából jöhetett létre.

Általánosságban példával szolgál arra, hogy a klasszikus mitokondrium egy másfajta mitokondrium-típussá alakult át.

Az endozoikus *Blastocystis* (Stramenopila) szintén hipoxikus, ill. anoxikus helyeken él, mitokondriuma (és annak működése) vegyesen mutat hidrogenoszómára és mitokondriumra utaló jegyeket: mitokondriuma krisztás, van saját genomja, ebben megtalálták a piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz génjét, ugyanakkor enzimaktivitást nem sikerült kimutatni. Hasonlóképpen, tartalmazza a [Fe-Fe]-hidrogenáz génjét, sőt, a fehérjét lokalizálták is a sejtszervecskén belül, de hidrogenáz aktivitást nem mutat. Van viszont működő piruvát-NADP⁺ oxidoreduktáza, ez katalizálja a piruvátból származó acetil csoport koenzim A-hoz kapcsolását. Az organellumban az energiakonzerválás az acetát acetil-koenzim A-ról való lehasításakor történik (szubsztrátszintű foszforiláció). Az energianyerés folyamatát a citoplazmában tejsavas erjedés egészíti ki. (de Graaf és mtsai 2011, Müller és mtsai 2012)

2.1.10.3. A mitoszóma

A **mitoszóma** a legkésőbb felfedezett mitokondrium-származék. Párhuzamosan két kutatócsoport is kimutatta az *Entamoeba histolytica* tanulmányozása során, az egyik cryptonnak, a másik mitoszómának keresztelte el. A felfedezést végül Tovar és munkacsoportja nevéhez kötötték (Tovar 1999). A mitoszóma kettős membránnal határolt organellum, kizárólag mikroaerofil vagy anaerob élőlényekben van jelen. Kisebb, mint a hidrogenoszóma, ezért kezdetben az elektronmikroszkópos vizsgálatoknál sem volt különösebben feltűnő (a crypton elnevezés ezt tükrözte volna). Nem tartalmaz DNS-t, fehérjéit a citoplazmából importálja. Nem termel se ATP-t, se hidrogént, tehát feladata nem kötődik közvetlenül a sejt energiaszerző folyamataihoz. A mitoszómák funkciójáról még ma is csak feltételezések vannak, mely szerint a vas-kén klaszterek érési folyamata zajlik bennük. A vas-kén klaszterek különböző enzimek prosztetikus csoportjának a kialakításához kellenek, ill. a Hsp70 mitokondriális típusú dajkafehérje számára (Goldberg és mtsai 2008). A *Giardia* mitoszómájának proteomikai vizsgálata során kimutatták a vas-kén klaszter összerakásához szükséges valamennyi prekuzort: enzimeket, scaffold-proteineket, valamint magát a [2Fe2S] ferredoxint és azokat a dajkafehérjéket, amelyek az alkotóelemek végső összeállításában vesznek részt (Müller és mtsai 2012).



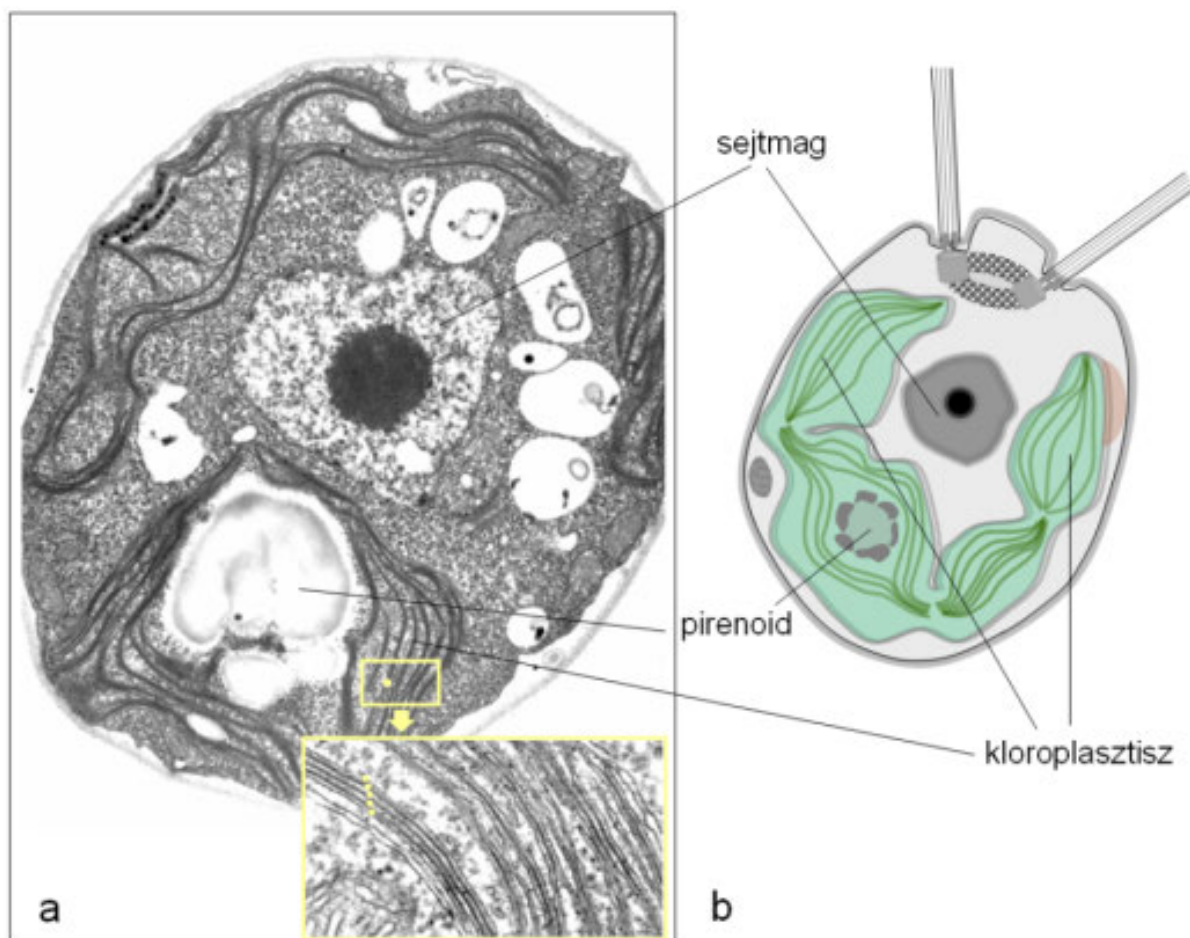
2.20. ábra. Mitoszómák, *Giardia*-ból sejtfractionálással izolált homogén méretű organelumok (Nyilak!) (forrás: Jedelsky és mtsai 2011)

Mitoszómákat mutattak ki minden olyan fermentáló egysejtűben, ahol se mitokondrium, se hidrogenozóma nincsen: így a Pelobiontida csoport amőbáiban és az Entamoebida amőbákban (Amoebozoa) és a *Giardia*-ban (Excavata). A protisztákon kívül a Microsporidia (Fungi) csoportban vannak mitoszómák.

2.1.11. A plasztiszok

A kloroplasztisz

A kloroplasztisz **szemiautonóm organelum**, ami azt jelenti, hogy önállóan irányítja az osztódását a saját genomja maradványával. Az ősi cianobaktérium génkészletéből kevesebb, mint 10% maradt meg a sejtszervecskén belül, a többi átkerült a sejtmagba. Az elsődleges szimbiogenezis útján szerzett plasztisznak kettős membránja van, amely azonos a Gram-negatív, ősi cianobaktérium kettős membránjával. A belső membrán nagyfelületű betűröndésiből pénzérmeszerűen vagy hagymahéj-alakban egymásra rakódó membránszakok alakulnak ki, a **tilakoid membránok**. A zöldmoszatoknál a pénzérme-oszlopokra emlékeztető tilakoid membránszakokat gránumnak nevezik. A tilakoid membránok felületén helyezkednek el a fotoszintézis elektrontranszportláncának enzimkomplexei. A tilakoid membránok közötti belső tér a **sztróma**, ahol folyékony közegben zajlanak az enzimreakciók.



2.21. ábra. A *Chlamydomonas* zöldalga kloroplasztisa a) a TEM felvétel inzeráján jól elkülönülnek a tilakoid membránok (forrás: Dartmouth Electron Microscope Facility, *Chlamydomonas*#80503, #80505) b) a sematikus ábrán látható, hogy az egyetlen hatalmas kloroplasztisz majdnem az egész sejtet kitölti

Az eukarióta sejt kialakulásánál esett szó a plasztisz eredetének korai vizsgálati eredményeiről (Mereschkowsky 1905). A plasztisz a mitokondrium kialakulását követően egy ősi fagotróf eukarióta sejtben alakult ki egy cianobaktérium elsődleges szimbiogenezise során. Az így kialakult első, plasztisszal rendelkező fototróf eukarióta törzsfelődése során három különböző fototróf ág alakult ki, a kékeszöld algák (Glaucophyta / Glaucocystophyta), a zöldmoszatok (Chlorophyta) és a vörösmoszatok (Rhodophyta). A *Paulinella chromatophora* házasságban lévő kivételével minden további fototróf élőlény másodlagos vagy további szimbiogenezis révén jutott fotoszintézis lehetőségét biztosító organelumhoz.

A vörösmoszat szimbiogenezise többször megtörtént az evolúció során. A recens szabadonélő vörösmoszatok morfológiai, ökológiai és genetikai vizsgálata rámutat arra, hogy a csoportban a parazitizmushoz vezető lépések a szabadonélőknél is számtalan formában tettenérhetők. A parazitizmus a vörösmoszatok csoportján belül legalább 100 független alkalommal megjelent. A parazita fajokban fotoszintézisre alkalmatlan, ún. proplasztiszok találhatók. Az Alveolata Apicomplexa csoportjában a vörösmoszat szimbionta plasztisa szintén megmarad, ez az apikoplasztisz (Blouin és Lane 2012).

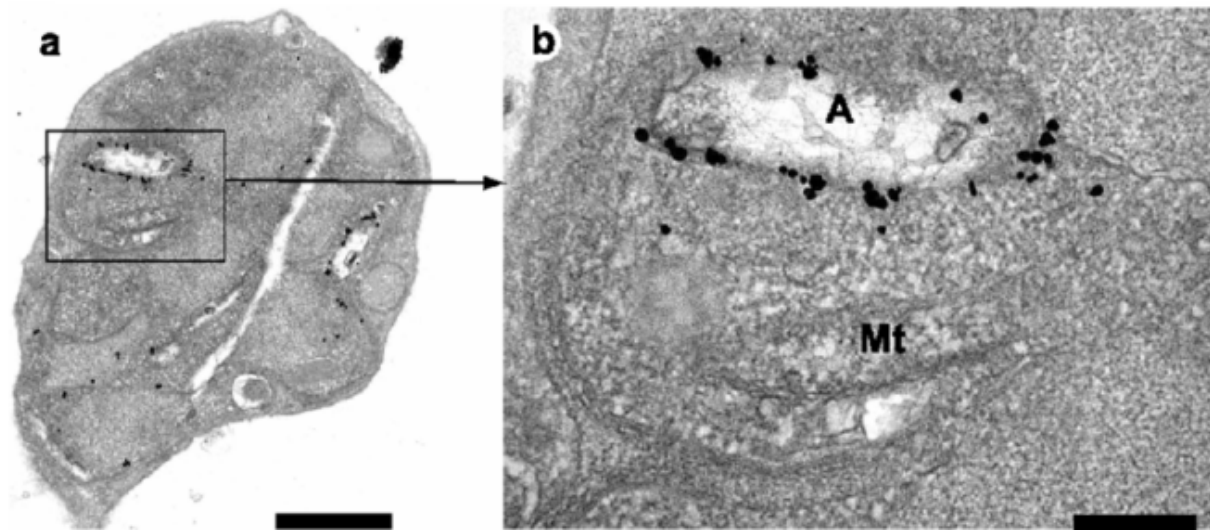
A kloroplasztiszok típusa az egyes algacsoportoknál eltérő. Például a *Cryptomonadea*-nál és a dinoflagellátáknál egyedi, járulékos elemek egészítik ki a fotoszintézis antenna fehérjekomplexeit, például a fikobiliproteinek (fikobiliszómát alkotva, *Cryptomonadea* mellett a primer endoszimbiózist mutató Glaucophyta és Rhodophyta csoportokban is megvannak), vagy peridinin, amely a klorofill A-val képez komplexet (Dinoflagellata).

A kloroplasztisz gyakran az endoplazmatikus retikulumban található, a maghátya közelében (*Cryptomonadea*, *Chryomonadea*).

Az apikoplasztisz

Az apikoplasztisz másodlagos szimbiogenezis eredményeként kialakult szimbionta, a határoló membránok számáról még nincs egyetértés, a többség szerint négy membrán veszi körül, néhányan úgy gondolják, hogy csak három. A legkülső a gazda fagoszóma-membránjával analóg, alatta az eukarióta alga membránja található, majd az ősi cianobaktérium kettős membránja. A másodlagos szimbionta alga vörösmoszat lehetett, ez részben genetikai alapon, részben a Chromerida algák felfedezése révén is bizonyítást nyert. Utóbbiak az Apicomplexa legközelebbi rokonai, szabadonélő algák, vörösmoszat eredetű plasztisszal. A *Chromera velia* Chromerida alga korallokkal él együtt, átmenetet mutat a szabadonélő és a parazita életmód között. Az apikoplasztisznak saját genomja is van, amely egyértelművé teszi, hogy vörösmoszat eredetű. Az is kiderült, hogy a Chromerida plasztisza és az apikoplasztisz közös őstől ered.

Az Apicomplexa ismertebb genuszai közül a következőkben van apikoplasztisz: *Plasmodium*, *Toxoplasma*, *Babesia*, *Eimeria* és a *Theileria*. A jelen ismeretek szerint hiányzik az apikoplasztisz a Gregarina csoportban és a *Cryptosporidium* genuszban, valamint a Colpodellida csoportban; feltételezik, hogy redukálódott.



2.22. ábra. Apikoplasztisz a) *Plasmodium falciparum* skizont egy vörösvértestben (keretben: skizont) b) apikoplasztisz a skizont pereménél; a membránját kirajzoló fekete rögök az Atg8 autofágiával kapcsolatos fehérje immungold eljárással végzett jelölései (a forrás: Kitamura és mtsai 2012)

Az apikoplasztisz gömbölyded alkú, a sejt egyetlen mitokondriuma közelében található. A *Plasmodium* fejlődésmenete során a vörösvértestben megnyúlik, elágazó alakot ölt, majd osztódik és két kisebb apikoplasztisz keletkezik, amelyek a sejtosztódáskor a leánysejtekbe kerülnek. Az ivarsejtek közül kizárólag a makrogametocitákban van jelen, ahol egyszerű gömbalakot vesz fel. Tehát a „női” ágon öröklődik.

Az apikoplasztisz genomja a legkisebb valamennyi fotoszintetizáló szervezet közül, cirkuláris kromoszómája mindössze 35 kb méretű. Ötvennél is kevesebb fehérjét kódol, a többi fehérje génje a sejtmagba vándorolt. Kimutatták, melyek az apikoplasztisz fehérjéi, ezek alapján sikerült felvázolni egyes prokarióta jellegű anyagcsereutakat. Egyelőre úgy tűnik, az apikoplasztisz létfontosságú a gazdasejt számára. Ha működését gátolják, a gazdasejt is elpusztul. Pedig az apikoplasztisz elvileg kiváló gyógyszerhatóanyag-célpont lenne a parazita ellen, ami új távlatokat jelenthet a malária vagy a toxoplazmózis elleni küzdelemben.

Az apikoplasztisz működését, funkcióját a *Plasmodium* fajokban vizsgálták legtöbbit. Egyik feladata közreműködés a zsírsav-szintézisben. Az eukarióták többségétől eltérően az Apicomplexa-ban az ú.n. II-típusú zsírsavszintézis is jellemző, amely az apikoplasztiszban történik. Enzimrendszere az apikoplasztisz belsejében található és eltér az eukariótákban citoszolban jellemzőtől. A *Plasmodium* fejlődésmenete során a májparenchimában fejlődő késői alakoknál zajlik az apikoplasztiszban a folyamat, a többi stádiumban a génkiütés kísérletek szerint ez az anyagcsereút nélkülözhető. Részt vesz az izoprén-származékok anyagcseréjében, így prekursorokat állít elő a gazda mitokondriumában a koenzim Q és a sejtfelszíni fehérjék GPI-horgony része számára. Különböző prosztetikus csoportok előállítására képes: vas-kén klaszterek kialakításához szükséges enzimeket kódol és a magban kódolt vas-kén klasztert tartalmazó fehérjéket importál apoproteinként. Egyelőre nem tudni, hogy mire jó ez a mechanizmus, hiszen a gazda szükségleteit a mitokondrium *de novo* szintézissel fedezi. Hem-szintézis is történik, mégpedig a *Plasmodium* fajokban igen egyéni módon a gazda és az apikoplasztisz hem-szintézis anyagcsereutainak ötvöztetésével.

A hem-szintézis létfontosságú a parazita számára, ugyanakkor az apikoplasztiszban is megvan a teljes reakcióút. Az endoszimbiózis létrejötte után a redundáns részek egyik, ill. másik partnerből eltűntek.

Az apikoplasztisz szénforgalma még nem teljesen tisztázott. Energiát az importált PEP (foszfoenol-piruvát) piruváttá alakítása során nyer, amelyet a plasztisz-piruvát kináz katalizál. A redukáló ágenseket növényi típusú ferredoxin-NADP⁺ reduktáz – ferredoxin redox-rendszer biztosítja (Lim és McFadden 2010).

Kleptoplasztiszok

Kleptoplasztisznak az olyan kloroplasztiszt nevezik, amely predáció útján kerül a gazdasejtbe és bizonyos időn keresztül működőképes marad, fotoszintetizál. A kleptoplasztisz-készletet a gazdasejt időről időre megújítja. A kleptoplasztiszok használata igen elterjedt a protiszták körében, különösen a Foraminifera és Dinoflagellata csoportokban. A Ciliophora körében egy jól ismert példa akad, a *Myrionecta rubra* (*Mesodinium rubrum*), amely főként a *Teleaulax* és *Geminigera* Cryptomonadea algák plasztiszait használja. A *Myrionecta* genusznak tengeri és édesvízi fajai lehetnek heterotrófok vagy fototrófok: a tengeri *Myrionecta rubra* mindig tartalmaz Cryptomonadea eredetű plasztiszokat, ezek adják névadó vörös színét. A Cryptomonadea plasztiszok az algák mitokondriumaival együtt egy komplexet képeznek. Egy-két Cryptomonadea sejtmag is fennmarad a csillós citoplazmájában, távolabb a plasztisz-mitokondrium komplexektől (Moestrup és mtsai 2012).

A Dinoflagellata csoport feltételezések szerint elsődlegesen autotróf. A ma heterotróf fajok elvesztették a másodlagos szimbiogenezissel szerzett plasztiszukat. Náluk fakultatív módon fordulnak elő kleptoplasztiszok. A *Gymnodinium acidotum* és az *Amphidinium wigrense* különböző mértékben tartják meg a zsákmány sejtalkotóit. Mindkét dinoflagellata Cryptomonadea prédából szerzi plasztiszát, de míg az előbbi a mitokondriumokat, a nukleomorfát és esetenként a sejtmagot is megtartja, addig az utóbbinál mindig csak a három membránnal határolt plasztisz marad meg, semmi egyéb.

Ha elegendő a zsákmányszervezetek száma, a *Dinophysis acuminata* a szénszükségletének 10-30%-át fedezi a kleptoplasztiszok révén. Ha kevesebb az elérhető préda, akkor ez az érték 45-100%-ra nő. A kleptoplasztiszok tartózkodási ideje a gazdafajtól és környezeti tényezőktől is függ. Néhány összehasonlító adat a 3. Táblázatban olvasható.

3. Táblázat. A kleptoplasztiszok tartózkodási ideje a különböző dinoflagellátákban. (Kim és Archibald 2010 nyomán)

Dinoflagellata gazda	Kleptoplasztisz eredete	Tartózkodási idő a gazdában
<i>Dinophysis caudata</i>	<i>Teleaulax</i> sp. (Cryptomonadea)	körülbelül 60 nap
<i>Dinophysis fortii</i>	<i>Teleaulax</i> sp. (Cryptomonadea)	legalább 40 nap
<i>Gymnodinium acidotum</i>	<i>Chroomonas</i> sp. (Cryptomonadea)	legalább 10 nap
<i>Gymnodinium gracilentum</i>	<i>Rhodomonas</i> sp. (Cryptomonadea)	1-2 nap
<i>Pfiesteria piscicida</i>	<i>Rhodomonas</i> sp. (Cryptomonadea)	legalább 9 nap

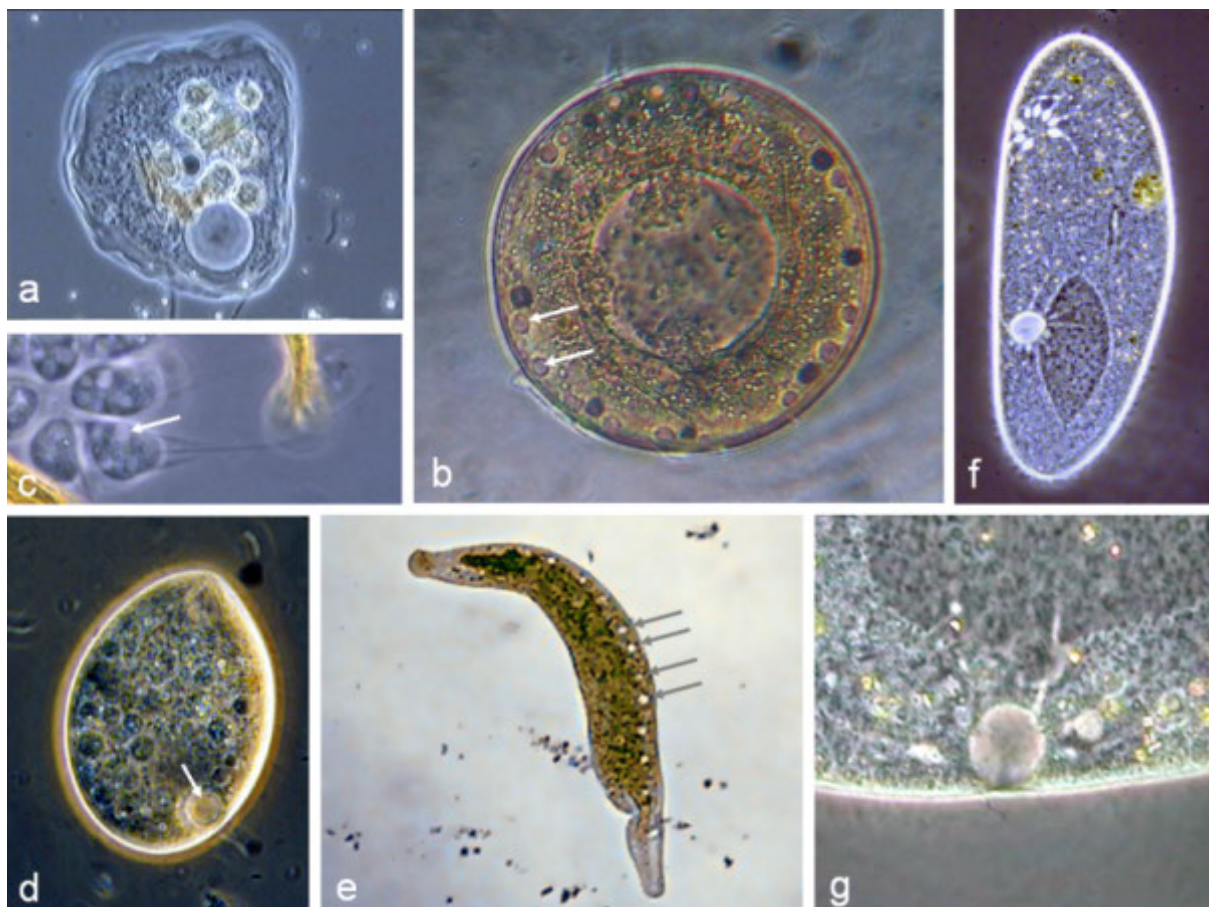
A *Dinophysis* fajok bizonyos sejtvonalai nem közvetlenül a Cryptomonadea zsákmányból szerezik a kleptoplasztiszokat, hanem közvetett módon, a plasztiszt hordozó *Myrionecta* csillósok elfogyasztásával. A kleptoplasztiszokat a *Dinophysis* fajokban kettős membrán veszi körül és nem maradnak meg más Cryptomonadea sejtalkotók. Ennek ellenére a *Dinophysis* fajokban 1–2 hónapig is működnek a kleptoplasztiszok. A gazda genomja ugyanakkor csak 5 kloroplasztiszba való fehérje génjét kódolja, jóval kevesebbet, mint a saját kloroplasztiszt tartalmazó dinoflagelláták. Az öt gén közül ráadásul csak egy Cryptomonadea eredetű, a többi más algákból való, feltételezhetően horizontális úton került a genomba. Tehát a *Dinophysis* kleptoplasztisza működtetéséhez szükséges génkészlete nem teszi lehetővé a kleptoplasztisz tartós használatát, ez magyarázatot ad arra is, miért tartja fenn az intenzív heterotróf táplálkozást: egyrészt a hiányzó szén-szükségletet fedezi, másrészt a kleptoplasztiszokat pótolja. (Kim és Archibald 2010).

2.1.12. A lüktető üröcske-komplex

A lüktető üröcske-komplex (kontraktilis vakuola-komplex, KVK) egysejtűekre jellemző speciális organellum, más élőlényekben nem fordul elő, kivételt csupán néhány édesvízi szivacs képez. A lüktető üröcske-komplexből

sok egysejtűben egyetlen, jól látható hólyagot figyelhetünk meg a mikroszkóppal, amelynek mérete szemlátomást növekszik, majd hirtelen összeomlik és eltűnik. Kis idő múlva nagyjából ugyanott ismét növekedésnek indul. Amőbákban, a legkülönbébb ostorosokban, csillósokban és több endozoikus parazitában is jelen lehet a KVK. A zöldalgáknál a Prasinophyceae és Volvocales csoportokban található.

A csupasz amőbákban egyszerű, magányos hólyag (vakuola). Lehet azonban a hólyagok száma akár tíz és húsz körüli, például a nagyobb lebenyes állábú házas amőbákban. Az amőbákban a vakuola helye nem állandó, de általában jellemző térrészben foglal helyet. Például a csupasz amőbákban a sejt uroidális vége közelében van, a fonalas állábú házas amőbáknál pedig a citoplazma középső harmadában, az emésztőüröcskék zónájának a szélén figyelhető meg. A különféle ostoros egysejtűeknél általában egy lüktető üröcske van. A csillósoknál változatos kialakulása lehet ez az organellum: a legegyszerűbb magányos hólyagtól (*Tetrahymena*) az egyetlen hosszú csatornával ellátott vakuolán át (*Spirostomum*) a két vakuolás rendszeren keresztül (*Paramecium*) a hólyagok sorozatáig (*Homalozoon*). A csillósokban a lüktető üröcske-komplex helye állandó. Ezeket, a mikroszkóppal pulzálni látszó vakuolákat, központi vakuolának nevezzük. A hólyag telítődés folyamata a **diasztolé**, ürülése a **szisztolé**.



2.23. ábra. Lüktető üröcskék egysejtűekben. a) csupasz amőba egyetlen központi hólyaggal b) házas amőba számos apró hólyaggal c) galléros-ostoros egy apró hólyaggal d) csillós (*Tetrahymena* sp.) egy központi hólyaggal e) csillós (*Homalozoon vermiculare*) számos apró hólyaggal f) *Paramecium aurelia* két, ellentétes fázisban működő lüktető üröcske-komplexszel g) *Paramecium aurelia* lüktető üröcske-komplex működése - kép feletti videó

A víz útja a citoplazmából a kívüláig a következő: a citoplazmából egy **spongioma** nevű citoplazma térrészbe kerül a víz, amely parányi, szubmikroszkópos méretű membránnal határolt hólyagocskák tömege. Az egyszerűbb lüktetőüröcske rendszereknél, például az amőbákban kizárólag ilyen felépítésű a spongioma. A parányi hólyagok egy része burkolt (klatrinszerű burok), egy másik része sima felszínű. Utóbbiak a majd kialakuló központi vakuolába olvadnak bele, annak membránfelületét növelik. A burkolt hólyagok feladata a víz felvétele a citoplazmából. A spongioma feladata tehát az, hogy a citoplazmából vizet juttasson az itt található membránvakuolákba.

A csillósokra másféle spongioma jellemző. A parányi hólyagokon kívül zömmel csőalakú, tubuláris membránképletek vesznek részt a kialakításában. A spongioma csövei állandó képletek, nem „szűnnek meg” időlegesen a központi hólyag ürülésekor. Vagy közvetve vagy közvetlenül kapcsolódnak a központi hólyaghoz. A papucsállatkában (*Paramecium*) a **központi vakuola** körül sugárirányban elhelyezkedő **gyűjtőcsatornákat** állandóan és szorosan körülveszi a 40–60 nm átmérőjű csövecskék hálózatából álló spongioma.

A szisztolé során a központi hólyag a sejthártyához kapcsolódva üríti tartalmát a külvilágba. Régebbi elképzelés szerint ekkor a spongioma elválik a gyűjtőcsatornáktól, megakadályozva, hogy a víz a citoplazma irányában távozzon. Ez a nézet tévesnek bizonyult, ma már tudjuk, hogy a spongioma és a gyűjtőcsatornák kapcsolata állandó, a spongioma csövei pedig olyan vékonyak, hogy a szisztolé során fellépő nyomás nem tud számottevő mennyiségű vizet visszapréselni. Fontos, hogy magának a spongiomának a hidrosztatikai nyomása ellensúlyozza a másodperc törtrése alatt bekövetkező szisztolé során fellépő nyomást.

A *Paramecium* lüktető üröcske-komplexe meglehetősen ritka előfordulása, összetett organellum, ugyanakkor a papucsállatka közismertsége miatt minden iskolás tankönyvben szerepel. Pedig ennél bonyolultabb felépítésű rendszer nincs is az egysejtűek körében! Itt az eddig megnevezett struktúrák mellett egy további található még a gyűjtőcsatornák és a központi vakuola között: ezek az **ampullák**, amik a gyűjtőcsatornák végénél alakulnak ki. Az ampullákat a gyűjtőcsatornából származó víz növeszti meg, majd a maximális méretüket elérve tartalmukat a központi vakuolába ürítik. A szisztolé során ezek tényleg elválnak a központi hólyagtól, majd utána ismét hozzákapcsolódnak. A spongioma citoplazma felőli szélén elektronmikroszkóppal kisméretű, merevnek tűnő, párhuzamosan elhelyezkedő membránnal határolt csövek aggregátumai láthatók, külső felületük burkoltnak tűnik, spirál alakban elhelyezkedő gomba alakú képletekkel, amelyek nem mások, mint ún. vakuoláris protonpumpák (vakuláris proton-ATPáz, V-ATP-áz). Ezek a membrántubulusok juttatják be a spongioma csövecskéibe a vizet a citoplazmából, az alábbi – valamennyi részletében még nem ismert – mechanizmussal. A központi vakuola ozmotikusan hipertónikus a citoplazmához képest. A spongioma csövecskéi protonpumpák segítségével protonokat juttatnak a tubulusok belsejébe, amiket folyamatosan kationokra cserélnek. A kationok megemelkedett koncentrációja miatt ozmózisnyomás-különbség alakul ki a lüktető üröcske-komplex és a citoplazma között, amelyet a citoplazmából a rendszerbe beáramló víz egyenlít ki.

A csillósokban és más olyan egysejtűekben, ahol a lüktető üröcske helye állandó, egy mikrotubulusokból álló sejtvázrész biztosítja az organellum helyét, amely végigfut a gyűjtőcsatornák, ampullák és a központi hólyag mentén, egészen a kivezető nyílásig.

A szisztolé során amőbákban a központi vakuola a sejthártya szinte bármely pontjával fúzionálhat, kivéve a kinyújtózó állabakat. Rendszerint leginkább az uroidhoz közeli területen ürül, a folyamat tulajdonképpen exocitózis. Számos ostorosnál és a csillós egysejtűekben mindig ugyanott, a membrán egy meghatározott pontján keresztül történik a membrán és a központi vakuola fúziója, azért, mert a bonyolult membránstruktúrák (mint a csillósok alveolusai) nem teszik lehetővé a membránok bármely ponton történő összekapcsolódását. Ez az **exkréciós pórus**. A folyadék kiürítésekor a központi vakuola membránpotenciálja hirtelen erősen csökken, mivel a vakuláris protonpumpát tartalmazó membránrészletek még a pórus nyílását megelőzően kiválnak a központi vakuolából.

Van olyan egysejtű, például a *Chlamydomonas*, amiben egy állandóan létező membráncsatornán át ürül a vakuola tartalma, nem szükséges a két membrán fúziója. A Trypanosomatidák között a *Trypanosoma cruzi* kontraktilis vakuolájának egy kis része fuzionál csak az ostor melletti, zsebszerű mélyedés membránjával, a folyadék onnan ürül ki a környezetbe.

Neve ellenére a kontraktilis vakuola-komplex valójában nem mutat összehúzódást, a vizet maga a folyadék növekedő volumenéből adódó nyomásfokozódás préseli ki a megnyíló központi vacuolából. Izolált lüktető üröcske komplex vizsgálatánál bizonyossá vált, hogy kontraktilis elemek nem működnek közre a szisztolé folyamatában. A komplexet rögzítő mikrotubulus szalagok jelenlétében a spongioma csövecskéinek intenzív fejlődése figyelhető meg. Ez az energiaigényes folyamat a központi hólyag relatív felületét csökkenti, ellenben a benne uralkodó nyomást növeli. A nyomásnövekedés elősegíti, hogy a szisztolénál a központi hólyag a sejthártyához kapcsolódjon. A nyomásnövekedés üteme azt határozza meg, hogy milyen időközönként ürül ki a központi vakuola, mekkora lesz az exkréciós pórus és mikor válik le az ampullákról.

A lüktető-üröcske komplex a közkeletű hiedelemmel ellentétben nem csak szabadonélő, sejttal nélküli, édesvízi egysejtűekben fordul elő. Számos tengeri csillós egysejtűnél jól látható, kimutatták brakkvízi amőbáknál is. Az endozoikus paraziták egy részénél is megfigyelhető, például a *Leishmania donovani*-ban vagy a *Trypanosoma cruzi*-ban, amelyben behatóan tanulmányozták is.

A **puzulák** a dinoflagelláták ostorai tövében elhelyezkedő képletek, amelyek feltételezések szerint hasonló feladatot töltenek be, mint a lüktetőőröcske-komplex, de más a felépítésük (Hausmann és mtsai 2003). A *Prorocentrum concavum* elektronmikroszkópos vizsgálata alapján arra következtetnek, hogy ennél a fajnál nyálka vagy valamilyen más formált anyag távozik a sejtől (Mohammad-Noor és mtsai 2007). A puzula a sejthártya nyitott, csőszerű betűrődése, amely a sejt belseje felé vékonyabb, oldalágakkal borított gyűjtőcsövekre oszlik. A gyűjtőcsatornákat parányi hólyagok sűrű tömege veszi körül. A képlet ultrastruktúrája a különböző dinoflagellátáknál kisebb-nagyobb eltéréseket mutat.

2.1.13. Az acidokalciszóma

Az acidokalciszóma 0,2–0,5 μm méretű, pro- és eukariótákban egyaránt előforduló organelum, az emlősök lizoszóma-szerű sejt szervecskéinek a csoportjába (**lysosome-related organelles: LRO**) tartozik. A citoplazmában általában random módon elhelyezkedő szemcsék formájában van jelen. Fénymikroszkópos vizsgálat során például acridine orange és DAPI festik. A protisztáknál először a Coccidiomorpha és a Trypanosomatida parazitáinak körében fedezték fel és hosszú időn át erre a két csoportra jellemző speciális organelumnak tekintették. A kezdetben volutinszemcséknek nevezett képleteket egyszerűen raktározott tápanyag szemcséknek gondolták.

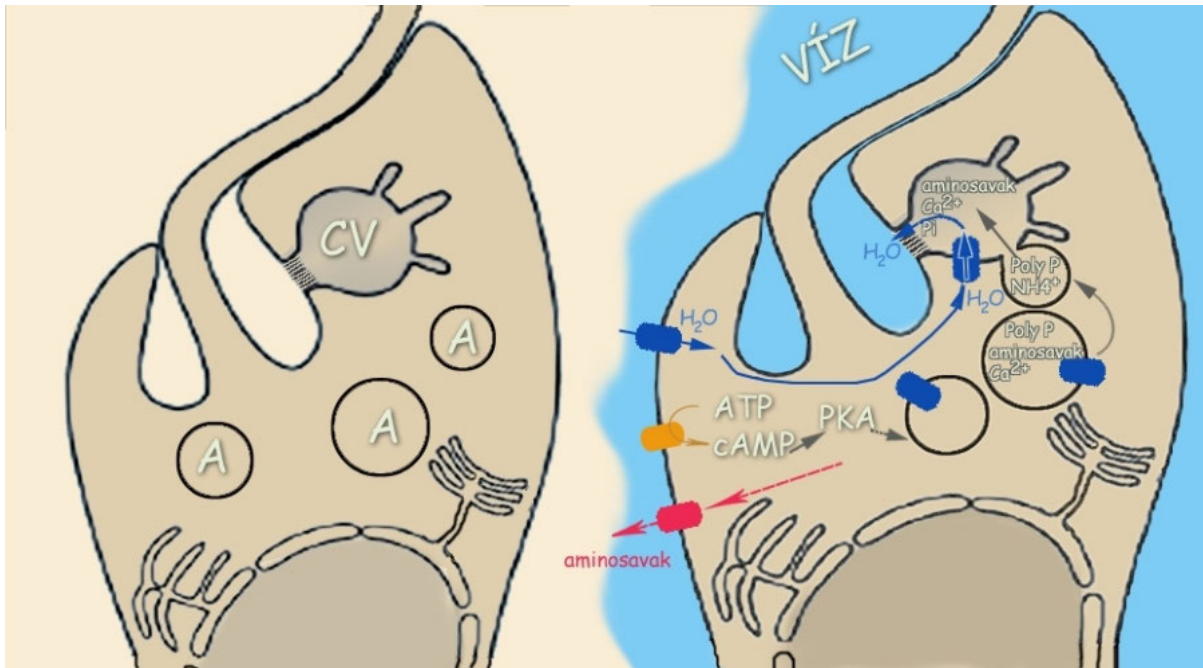
Az acidokalciszóma egységmembránnal határolt savas természetű elektron-denz organelum, amely sok polifoszfátot, pirofoszfátot és kationokat (magnézium, nátrium, kálium, cink és vas), de mindenek előtt kalciumot raktároz. A belsejében a polifoszfát anyagcsere enzimrendszere található, a membránjában a membrántranszportot lehetővé tevő különféle ionpumpák: Ca^{2+} -ATP-áz, vakuoláris proton-ATPáz (V-H^{+} -ATPáz), vakuoláris proton pirofoszfátáz (V-H^{+} -PPáz), valamint $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$, és $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ antiporterek, továbbá legalább egyféle akvaporin csatorna.

A feladata kationok és foszfát raktározása. Ezzel összefüggésben kiemelkedő szerepet játszik az ozmoregulációban, számos protisztánál a lüktető őröcske-komplexszel együttműködésben. A kalcium-raktározás jelentősége a Ca^{2+} -mal kapcsolatos jelátviteli utaknál fontos, amelyek meghatározóak például a Trypanosomatida fajok inváziója és virulenciája szempontjából.

Az acidokalciszóma evolúciója során a kation és foszfátraktározás lehetett az első funkció, amely az evolúció során kibővült az ozmoreguláció és az intracelluláris pH szabályozásával.

A foszforlimitáció miatt az ősi foszfátraktározási szerep kezdettől fogva létfontosságú volt a tengeri fitoplankton számára. A tengeri algák nagy része a foszfor tíz százalékát polifoszfát formájában raktározza, ezt a készletet tudják gyorsan mobilizálni, ha a közeg foszforhiányos lesz. A foszfort pirofoszfátként, valamint rövid- (50 foszfát egységnél kevesebb) és hosszúláncú, 50–800 foszfát egységből álló polifoszfát láncokban raktározzák. A negatív töltésfeleslegű polifoszfát protonokat, továbbá aminosavakat és nehézfémionokat köt meg, és így az acidokalciszóma jelentős szerepet tölt be a sejt pH szabályozásában (ez utóbbi szerepe kizárólag eukariótákban van). A polifoszfát-raktározás más protisztákban is fontos, nem csak az autotrófokban. Az acidokalciszóma sztrómájában kevés oldott enzim is található, például exopolifoszfátáz (*Trypanosoma major* és *Trypanosoma cruzi*), szervesetlen pirofoszfátáz (*Trypanosoma brucei*) és metakaspáz (*Leishmania donovani*).

Az acidokalciszómák számos egysejtűben a lüktető őröcske közelében helyezkednek el. Gyakran mindkét organelumnál megfigyelhető a **polifoszfát** jelenléte és a membránban a fentebb említett transzporterek. A *Dictyostelium* szociális amőbánál **ozmotikus sokk** hatására az organelumok még közelebb kerülnek a lüktető őröcske komplexhez. A hipozmotikus stressz hatására megindul a polifoszfát hidrolízise, amelynek hatására a lüktető őröcske központi vakuolájának vízfelvétele növekszik, térfogatváltozással ellensúlyozva a vízbeáramlást. A *Trypanosoma cruzi* epimasztigotáinál hipo- vagy hiperozmotikus stressz hatására az acidokalciszóma polifoszfát molekuláinak gyors hidrolízise vagy szintézise figyelhető meg. Ez bizonyítja az acidokalciszómának az ozmoregulációban való közvetlen részvételét. A *Leishmania major* promasztigotáinál hipozmotikus közegben megváltozik az acidokalciszóma nátrium- és klorid-ionkoncentrációja. A *Trypanosoma cruzi* parazitánál a TcAQP1 akvaporin mind a lüktető őröcske központi vakuolájában, mind pedig az acidokalciszóma membránjában jelen van. Ha a külső közeg hipozmotikus lesz, megemelkedik a cAMP-szint, ami a TcAQP1-nek az acidokalciszóma membránjából a lüktető őröcske membránjába való áthelyeződését serkenti. Ahogy az akvaporin mennyisége nő a lüktető őröcskében, egyre hatékonyabbá válik a víz kijuttatása a sejtől, elősegítve a sejthalak megtartását.



2.24. ábra. A *Trypanosoma cruzi* sejtterfogatának csökkentése hipozmotikus sokk során. A beáramló víztől a sejt térfogata növekedni kezd; ennek hatására az egysejtűben a következő kaszkádfolyamat indul: az intracelluláris cAMP-szint megnő, ez aktiválja a proteinkináz A-t, ez közvetve aminosav kibocsátást idéz elő (csökkentve a sejthártya mentén az ozmotikus gradienst) és kiváltja az akvaporin tartalmú acidokalciszómák fúzióját a lüktető üröcske központi vakuolájával. Az acidokalciszómákban megnő az ammónia koncentráció, hatására az egyik exopolifoszfát foszfátot hasít le a polifoszfát molekulákról. Az ortofoszfát mellett szabaddá váló bázikus aminosavak és Ca^{2+} ionok növelik a sejten belüli ozmotikus gradienst és így a víz a citoplazmából az acidokalciszómán át a lüktető üröcske központi vakuolája irányába tart, ahonnan a flagelláris zsebbe ürül.

CV – a lüktető üröcske központi vakuolája, A – acidokalciszóma, kék hasáb – akvaporin (Rohloff és Docampo 2008 után)

A *Trypanosoma brucei* parazitában az acidokalciszóma főleg rövidláncú polifoszfátokat (átlag 3,3 P), valamint pirofoszfátot tartalmaz és jóval kevesebb hosszabb láncú polifoszfát molekulát. A rövidláncú polifoszfát (polyP3) és a pirofoszfát hidrolízisét a vakuoláris oldott pirofoszfátáz (*TbVSP1*) enzim katalizálja, a keletkező termék foszfát (P_i). A polifoszfát – polyP3 átalakulást egy másik enzim végzi (endopolifoszfátáz). Alkalikus pH-n mindkét enzim közvetlenül is képes polifoszfátból P_i lehasítására is. RNS interferencia alkalmazásával megakadályozva az acidokalciszómában a *TbVSP1* expresszióját, a polifoszfát szint rövid idő alatt kb. a felére csökkent és ezáltal az egysejtű védtelen maradt a hipozmotikus sokkkal szemben. Így kísérletesen igazolódott a *TbVSP1* enzim szerepe a foszfát-hidrolízisben, u.i. hiányában csak a hosszúláncú polifoszfát hidrolízise folytatódott. Az is beigazolódott, hogy a hipozmotikus sokk kivédésénél a *TbVSP1* nélkülözhetetlen, nélküle az egysejtű elpusztul. Ezért a Trypanosomatida patogének elleni küzdelemben a polifoszfát anyagcsere enzimeit fontos gyógyszerhatóanyag célpontok (Lemerrier és mtsai 2004, Docampo és mtsai 2010, Docampo és Moreno 2011).

2.1.14. Az extruszómák

Az **extruszómák** membránnal határolt testek, amelyek a sejthártya alatt helyezkednek el általában többedmagukkal. Meghatározott ingerre, amely lehet fizikai vagy kémiai, tartalmuk exocitózissal kiürül a sejtől, miközben jellegzetes változáson megy át. Funkciójuk és hatásmechanizmusuk fajtánként eltérő. Közel húszféle extruszóma ismert. Egy részük zsákmányszerzőkor fegyverként szolgál, másokat az éppen támadó predátor elrisztására vetnek be de ismeretesebbek a betokozódást elősegítő extruszómák is. A legfontosabb extruszómákat a 4. Táblázat mutatja be.

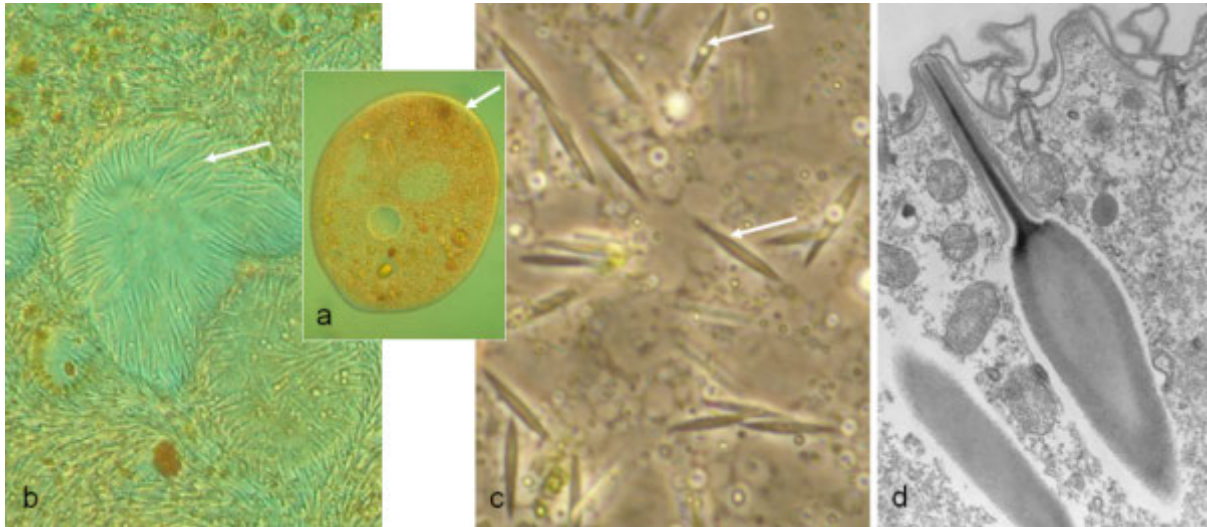
4. Táblázat. A fontosabb extruszóma-típusok, előfordulásuk és jellemzőik

Extruszóma	Előfordulás	A tárolt anyag természete	Működése
------------	-------------	---------------------------	----------

ejektiszóma	Cryptomonadea	polipeptid (új fehérjecslád, az ejectisinek, 6kDa körüli fehérjék)	gyorsan kitekeredő szalag alakú képlet, amely oldalt bepöndörödve csövet formál; védekezési reakció?
trichociszta	<i>Paramecium tetraurelia</i> (és más Ciliophora)	polipeptid (tmp – trichociszta mátrix protein)	hosszú fehérjefonalak nagyon gyors (msec) kinyújtózása, 3D-s hálózat kialakítása a sejt körül; védekezés predátorral szemben
mukociszta	<i>Tetrahymena thermophila</i> (Ciliophora)	polipeptid (Gr1 – granule lattice proteins) (feltételezhetően szénhidrátot is tartalmaz)	exocitózissal történő szekréció során 3D-s fehérjerost-hálózat kialakulása, másodpercekig tartó folyamat; védekezés? cisztaképzés?
kinetociszta	Actinophryda, Centrohelida, Desmothoracida („napállatkák”)	polipeptid	mint mukocisztánál zsákmányszerzés
toxiciszta	<i>Didinium</i> <i>Dileptus</i> <i>Lacrymaria</i> <i>Litonotus</i> <i>Homalozoon</i> (Ciliophora)	polipeptid	a nyugalmi állapotban tokba zárt cső hirtelen everzióval kifordul és teleszkópszerűen megnyúlik, méreganyagot bocsájt ki; zsákmányszerzés
haptociszta	Suctoria (Ciliophora)	polipeptid	gyors exocitózissal feltételezhetően méreganyag ürül; zsákmányszerzés
kortikális granulumok: (a színesek pigmentociszták)	egyes Heterotrichea (Ciliophora)	lipidszármazékok	gyors exocitózissal mérgező hatású folyadék ürül;
1. blepharismín^a	<i>Blepharisma</i>	hypericin-származék, eddig ötféle ismert	Kémiai védekezés predátor ellen Antibakteriális hatás Fotorecepció;
2. stentorin	<i>Stentor coeruleus</i>	hypericin-származék	>Kémiai védekezés predátor ellen; Fotorecepció;
3. spirostomin	<i>Spirostomum</i>	monoprenyl-hidrokinon	Kémiai védekezés predátor ellen
4. climacostol	<i>Climacostomum</i>	rezorcín-származék	Kémiai védekezés predátor ellen Zsákmányszervezet megbénítása

^ablepharismín: nem összetévesztendő a *Blepharisma* fajokban előforduló blepharismone nevű gamonnal!

A legismertebb extruszóma a **trichociszta** („tüsketok”) amely a csillósok Peniculina csoportjában, a dinoflagellátákban és a papucsállatkáknál (*Paramecium* fajok) a cortex alatt helyezkedik el a palack alakú képlet vastagabb része (ebben van az ingerre kilökődő töltet), az elvékonyodó rész pedig a membránalveolusok között a sejthártya alatt ér véget (ez a membránrész pattan fel ingerre). Az egysejtű szinte teljes testfelülete mentén megtalálhatók, számuk ezres nagyságrendű. Kellemetlen ingerre a töltet vékony, egyenes, harántcsíkt fonalak formájában exocitózissal a külvilágba ürül és a kilőtt trichociszták a csillóknál jóval hosszabb fonalak kusza tömegét hozzák létre az egysejtű körül. Természetes környezetben csak a szükséges mennyiségű tüsketokot lövi ki a csillós. Ha ellenőrzött kísérleti körülmények között az összes trichocisztáját kilövi, 5–8 óráig tart amíg a készletet újból létrehozza. Más csillósok zsákmányejtő viselkedése elleni védekezésben van szerepe (Hausmann és mtsai 2003). A papucsállatka mellett a rokon *Frontonia* fajokban is megtalálható.

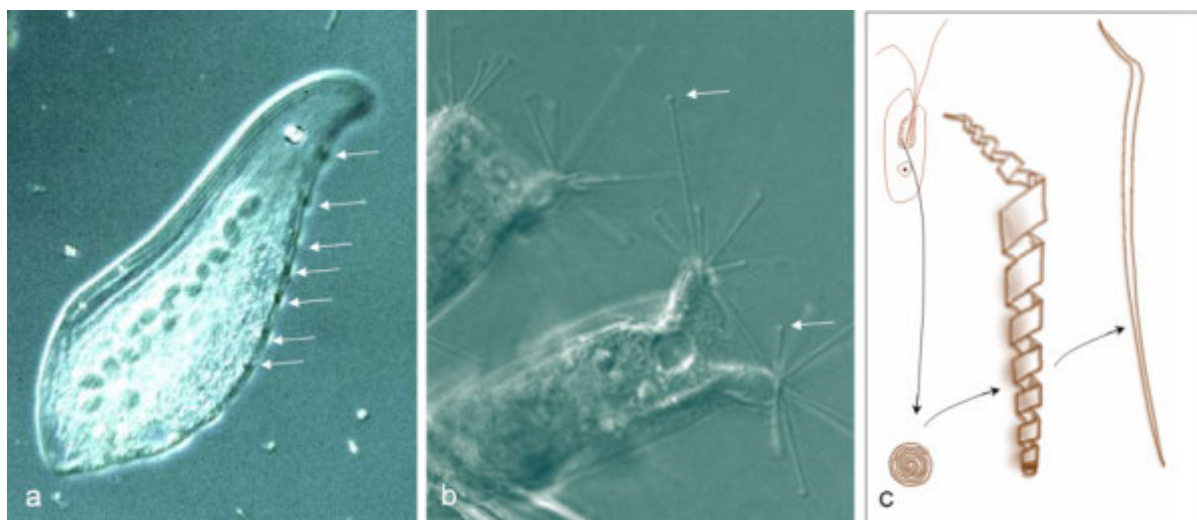


2.25. ábra. Extruszómák a) A trichociszták erősen fénytörő rétege a csillós szegélyén (*Frontonia* sp.) b)-c) a szénnyomódó sejtben láthatóvá válik a trichociszták lándzsahegy formája d) a *Paramecium* fajok trichocisztája orsóalakú, elülső vége nyélszerűen elkeskenyedik TEM felvétel (d forrása: CIL:36667, Richard Allen (University of Hawaii))

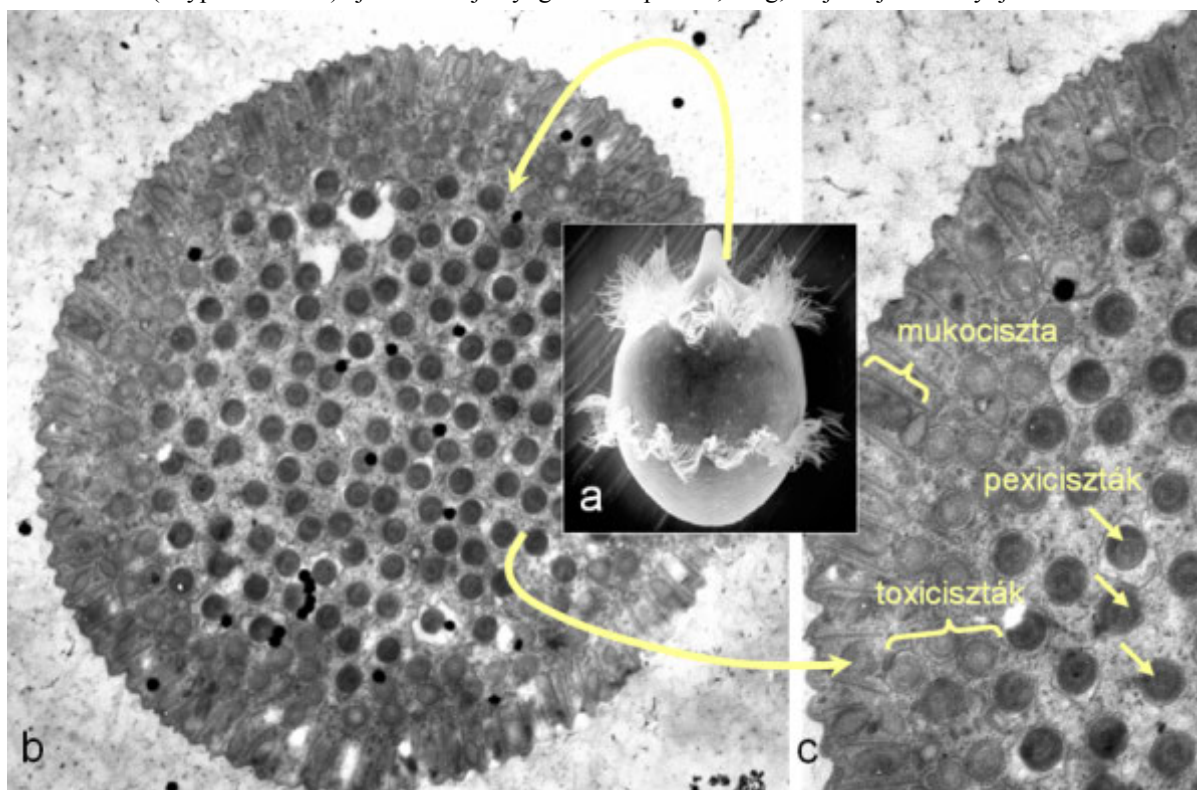
A Cryptomonadea ostorosokban a trichocisztához hasonló **ejektiszómák** találhatók (egyes irodalmak trichocisztának is nevezik őket), valamennyi csoportban. A sejtgarat mentén nagyobb, a sejt hátsó felületén kisebb szemcsék formájában jelennek meg. Az ejektiszómák vizsgálatakor kiderült, hogy a csillósok trichocisztái és a Cryptomonadea algák ejektiszómái nem azonos molekuláris felépítésűek. A Cryptomonadea ejektiszómáját kódoló génhez a legközelebb nem a papucsállatka trichocisztáját kódoló gén áll, hanem az R-test génje a csillósok *Caedibacter* nevű intracelluláris szimbiontájában (Yamagishi és mtsai 2012).

A **mukociszta** nyálkaszerű anyagot tartalmaz, pontos feladata ismeretlen, feltételezik, hogy a cisztaképzésben van szerepe. Számos csillósnál van mukociszta, például a *Tetrahymena*-ban is, holott cisztaképzése nem ismert.

A **haptociszta** a szívókás csillósok (Suctoria) szívókarjai végén levő göbszerű megvastagodás tetején található extruszómafele, működése hasonló a toxicisztáéhoz.



2.26. ábra. Extruszómák a) mukociszták szemölcszerű dudorokban (Ciliophora, *Loxophyllum* sp.) b) a szívókarok gombostűfejre emlékeztető végén haptociszták találhatók (Ciliophora, Suctoria) c) *Chilomonas paramecium* (Cryptomonadea) ejektiszómája nyugalmi állapotban, félig, majd teljesen kinyújtóva

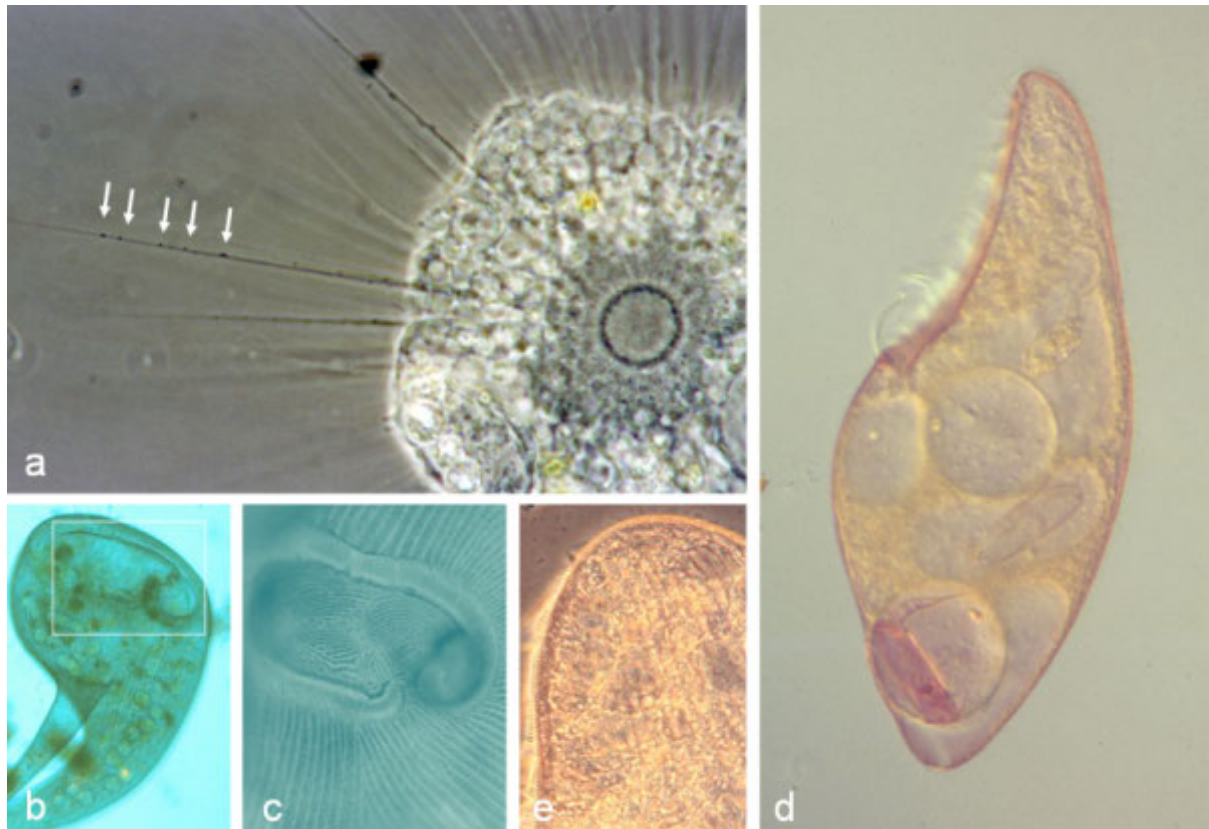


2.27. ábra. Extruszómák a) Ormányos csillós (*Didinium nasutum*) b)-c) ormányának keresztmetszeti képén háromféle extruszóma látható (TEM) (forrás: CIL:39251, CIL:17452, Gregory Antipa (San Francisco State University))

A **toxiciszta** általában olyan csillósoknál fordul elő, amelyek más egysejtűekkel táplálkoznak. A kiürülés során a toxiciszta tartalma egy csőalakú képletté alakul amely befűrödik a préda sejtthártyája alá, amely elpusztul vagy mozgásképtelenné válik. A csővön keresztül toxikus anyag kerül a prédába. A toxiciszták az egysejtű meghatározott részén, rendszerint az orális apparátus környezetében koncentrálnak. A hattyúnyakú csillós (*Lacrymaria olor*) hosszú, kontraktilis nyakán elől, egy kis gyűrűalakú vastagodásnál találhatók. Igen jellemzőek még a *Didinium*, *Dileptus*, *Homalozoon* és *Litonotus* genuszokban is. A **pexiciszták** a *Didinium* fajokban előforduló elektrondenz extruszómák, amelyek mindig a toxicisztákat megelőzően lépnek működésbe. Feltételezik, hogy a pexiciszták a megfelelő zsákmány felismerésében játszanak szerepet.

A **kinetociszta** a napállatkák (az egykori parafiletikus Heliozoa törzs) tengelylábain a sejthártya alatt található, működésében a toxicisztához hasonló extruszóma. A zsákmánnyal összekapcsolódva a tengelyláb sejthártyája mentén a sejtesthez szállítja a prédát, ahol a bekebelezés megtörténik. Újabban számos amöboid és ostoros Cercozoa egysejtűnél mutattak ki kinetociszta-jellegű extruszómákat.

A Heterotrichea osztályba tartozó nagyméretű csillósok némelyikénél a kortexben apró színes vagy színtelen granulumok találhatók, amelyek tartalmát éppen a fizikai kontaktus létesítése előtt lövellik ki a predátorra, rendszerint egy másik csillósra. Nincs külön elnevezésük, összefoglalóan **kortikális granulumok**nak nevezik őket. A kilőtt szemcsék finom “permetet” képeznek, amelynek erős méreganyagai azonnali hatást fejtenek ki: a predátor már kevés toxinnal érintkezve nyomban 180 fokos fordulatot vesz. A permet szerepe tehát az, hogy a támadó predátort elhárítsa. A toxikus anyagok között vannak hypericin-származékok (ezek nagy, gyűrűs vegyületek), ilyen a kék kürtállatka (*Stentor coeruleus*) **stentorin**-nevű toxinja vagy a gyakran rózsaszín szemhéjállatkák (*Blepharisma*) blepharisminei. A **blepharismín** antibiotikus hatásának bizonyult a *Staphylococcus aureus* baktériummal szemben. A blepharismín és a stentorin fényérzékeny molekulák, megvilágítással kapcsolatos ingereket közvetítenek. A blepharismín a sejthártya ioncsatornáinak működésében okoz változást.



2.28. ábra. Extruszómák a) kinetociszták és hozzájuk kapcsolódó baktériumok egy napállatka tengelylábain b) a kortikális granulumok egyik típusa stentorint tartalmaz (kék kürtállatka – *Stentor coeruleus*) c) a *Stentor coeruleus* kortexén látható sávozottság a kortikális granulumok jelenlétének köszönhető, a világos területek a testi csillósorok (kinéták) d) a kortikális granulumok adják a szemhéjállatka – *Blepharisma* fajok rózsaszín árnyalatát e) a kortexben sűrűn elhelyezkedő granulumok közötti sávok a testi csillósorok

A toxint hordozó egysejtű nem feltétlenül színes, a *Spirostomum* fajok színtelenek, csakúgy, mint a *Climacostomum virens*, amelyet csak zöld zoochlorellái miatt látunk zöldnek. Náluk kizárólag a ragadozó-zsákmány kapcsolatban van szerepe a granulumoknak.

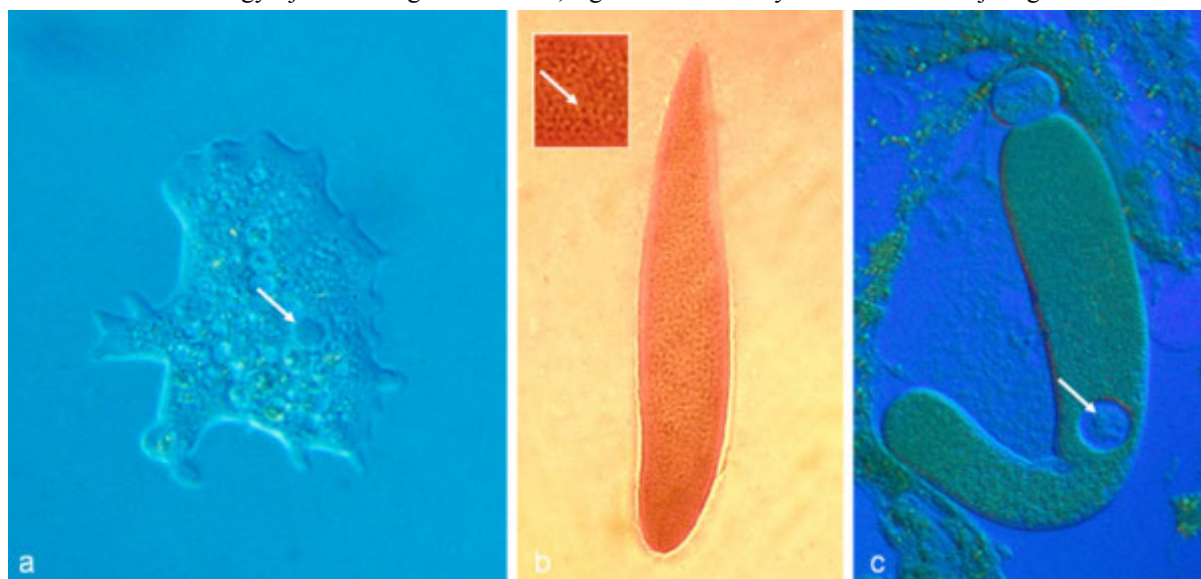
A **climacostol** rezorcín-származék, amelynek hatásmechanizmusára kísérletes vizsgálat derített fényt: *Tetrahymena thermophila* tenyésztéséhez tisztított climacostolt adva a sejtek úszása lassult, egyre többször módosították úszásirányukat miközben alakjuk is megváltozott, végül elpusztultak. Izolált patkánymáj-mitokondriumokkal végzett respirációs kísérlet kimutatta, hogy climacostol hatására a terminális oxidáció során a légzési láncban a fehérjekomplex I működése gátlódott. A climacostol tehát valószínűleg a mitokondriumot károsítja a megtámadott

csillósokban. A *Climacostomum* támadófegyverként is használja toxikus granulumaikat, az ingeszció során a nagyobb prédát megbénítja vele. (Muto és mtsai 2011).

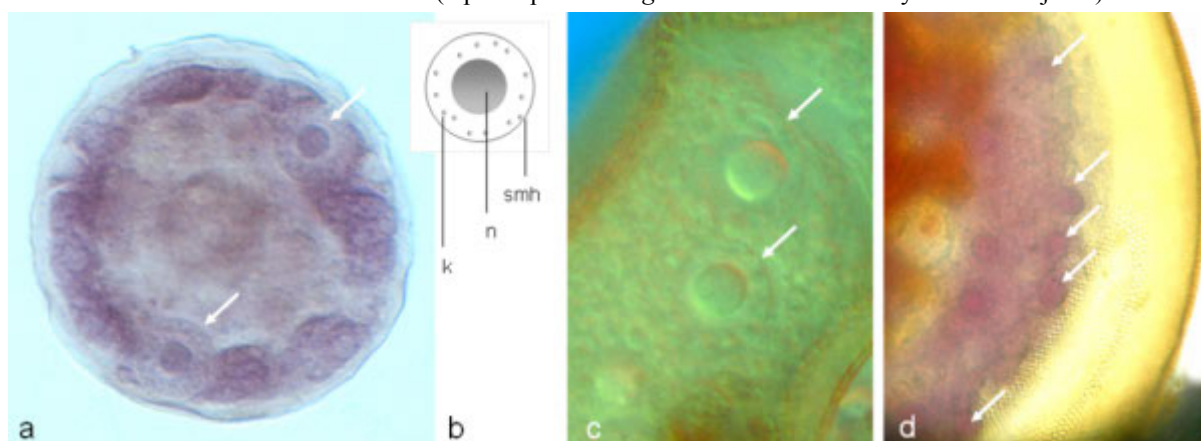
A spirostomin a *Spirostomum ambiguum* és *Spirostomum teres* csillósokban más-más molekula. Elképzelhető, hogy a két faj méreganyaga közötti eltérésnek az egymással való versengésben van szerepe. A többi toxintermelő csillósnál is felmerül, hogy szerepük lehet a kompetítorok visszaszorításában (Buonanno és mtsai 2012).

2.1.15. A sejtmag

A kettős membránnal határolt sejtmag a legfontosabb alkotója az eukarióta sejtnak, mag nélkül nem létezik élő egysejtű. A sejtmag lehet egyszakmájú vagy sokszakmájú. Utóbbi esetben **homokariotikus**nak nevezzük azokat az egysejtűeket, amelyekben több egyforma sejtmag van. Az *Arcella* házas amőbákban többnyire kettő, néhány fajnál viszont akár 40 is lehet. Jóval több, akár ezer sejtmagja is lehet az *Actinosphaerium eichhorni* napállatkának. A **heterokariotikus** egysejtűekben legalább kétféle, a genom eltérő hányadát tartalmazó sejtmag van.



2.29. ábra. Különböző egysejtűek sejtmagjai a) csupasz amőba (Amoebozoa: *Mayorella* sp.) egyetlen, kompakt sejtmagja b) a gyöngyállatkában (Opalinata: *Opalina ranarum*) nagyszámú apró sejtmag található (apró sötét szemcsének látszanak, ld. inzert) (Dr. Majoros Gábor preparátuma) c) az üregi élősködők sejtmagja a sejt hátsó, deutomerit részében található (Apicomplexa: *Gregarina blattarum* csótány bélcsatornájából)



2.30. ábra. Homokariotikus egysejtűek több egyforma, vezikuláris típusú sejtmaggal a) a legtöbb *Arcella* fajnál két sejtmag jellemző (hematoxilinnal festés, *Arcella intermedia*) b) a vezikuláris mag felépítése központi nukleólusszal és perifériás kromatin szemcsékkel; smh – sejtmaghártya, n – nukleólusz, k – kromatin szemcsék c) vezikuláris magok élő *Arcella formosa*-ban (differenciál interferencia kontraszt felvétel, a nyílak a sejtmaghártyára mutatnak)

d) több tíz vezikuláris mag van az *Arcella megastoma* -ban (brómfenolkékkel festett készítmény, a nyilak a nukleólusra mutatnak)

A sejtmagok mikroszkópos morfológiáját számos szakkifejezés írja le. A legtöbb egysejtűben vezikuláris típusú sejtmag van, amelyben már az élő egysejtű mikroszkópos vizsgálatánál egy központi, erősen fénytörő nukleólusz és a sejtmaghártya alatt szórta elhelyezkedő kisebb, gömbölyded kromatinszemcsék láthatók.

A sejtmag mérete nagyon változó, az egysejtű méretével is arányos: Az *Astrammia triangularis* egy hatalmasra növő monotalamikus foraminifera az Antarktisz vizeiből, egyetlen sejtmagja gigantikus méretű: kishíján eléri az egy millimétert. Az *Astrammia rara* DNS tartalma igen tekintélyes mennyiségű: 2ng, ami közelítőleg 1300 humán genomnak felel meg! Azt még nem tudni, hogy a genom hányszorosa van a sejtmagban, de többszázszorosra vagy ezerszeresre becsülik. A *Reticulomyxa filosa* csupasz, sokmagvú, édesvízi foraminifera nagyobb egy centiméternél és ezernél is több sejtmagja van.

A foraminiferáknál található a riboszóma kis alegység eddig ismert legnagyobb génje az élővilágban: 2300-4000 bp méretű.

A protiszták kromoszómáiról és számukról igen keveset tudni. A kromoszómaszám egyes csoportokon belül is tág határok között mozoghat, pl. a *Tetrahymena*-ban 5 pár van, a *Stylonychia*-ban száznál is több. Több egysejtű-csoportban a kromatin a sejtciklusnak az osztódástól eltérő fázisaiban is kondenzált formában van (számos euglenida, a dinoflagelláták, és számos Hypermastigia ostoros). A **dinokarion** a speciális dinoflagellata kromatin-szerkezetre utal, amelyben nincsenek hisztonok, nukleosómák. Egy szemléletes megjelölés szerint a dinokarionban a DNS folyadékkristályos állapotban van. (Livolant és Bouligand 1978) Régen átmeneti állapotnak gondolták a prokarióta nukleoid és az eukarióta sejtmag között, ma már tudjuk, hogy egy levezetett csoport speciális tulajdonságáról van szó. Ezzel szemben az Apicomplexa-nál nem kondenzálódnak a kromoszómák.

A legtöbb egysejtű diploid. A bonyolult fejlődésmenettel rendelkező fajoknál lehet diploid és haploid fázis a nemzedékváltás során, például a *Rotaliella heterokaryotica* ivaros nemzedéke haploid, az ivartalan pedig diploid. Az Apicomplexa hosszú fejlődésmenete során haploid, egyedül a zigóta állapotban diploid, majd rögtön meiózison megy keresztül, amivel visszaáll a haploid állapot (**zigotikus meiózis**). (Hausmann és mtsai 2003)

A magdimorfizmus

A **heterokariotikus állapot** két egysejtűcsoportnál, a csillósoknál és a foraminiferáknál alakult ki. A csillósokban fajra jellemző számú kismag (**mikronukleusz**) és nagymag (**makronukleusz**) van. A kismagvak a teljes genomot tartalmazzák, a nagymag viszont csak a vegetatív folyamatokhoz szükséges géneket tartalmazza, azokat viszont nagy számban. A *Tetrahymena thermophila*-ban a nagymag DNS-tartalma a következőképpen jön létre: a konjugáció során az újonnan keletkező mikronukleuszban található 5 kromoszóma meghatározott helyeiről, 200–300, autonóm módon replikálódó DNS fragmentum hasad ki, amelyek mérete 21kb és 1 Mb között van (átlagosan 800 kb). A kihasadás a mikronukleáris kromoszóma specifikus helyein történik, az ún. kromoszóma-törési pontoknál. A törést követően telomeráz enzim segítségével telomérák épülnek ki a DNS fragmentumokon. Egy makronukleuszban átlagosan 45 kópia keletkezik minden fragmentumból, de a riboszómális DNS gén nagyjából 10 000 példányban jön létre. A makronukleusz DNS fragmentumain nincsen centroméra vagy bármilyen struktúra, amely osztódásnál a fragmentumok egyenlő eloszlását biztosítaná, így random mennyiségben kerülnek át az utódsejtekbe (Orias 1998).

A kismag csak a szaporodás és az ivaros folyamat során aktív. A nagymag a sejtosztódás során egy a mitózistól eltérő, jóval egyszerűbb módon kettévál, ezt amitózisnak nevezik. Megújulása az ivaros folyamat végén történik, az új mikronukleuszok egyike alakul át nagymaggá.

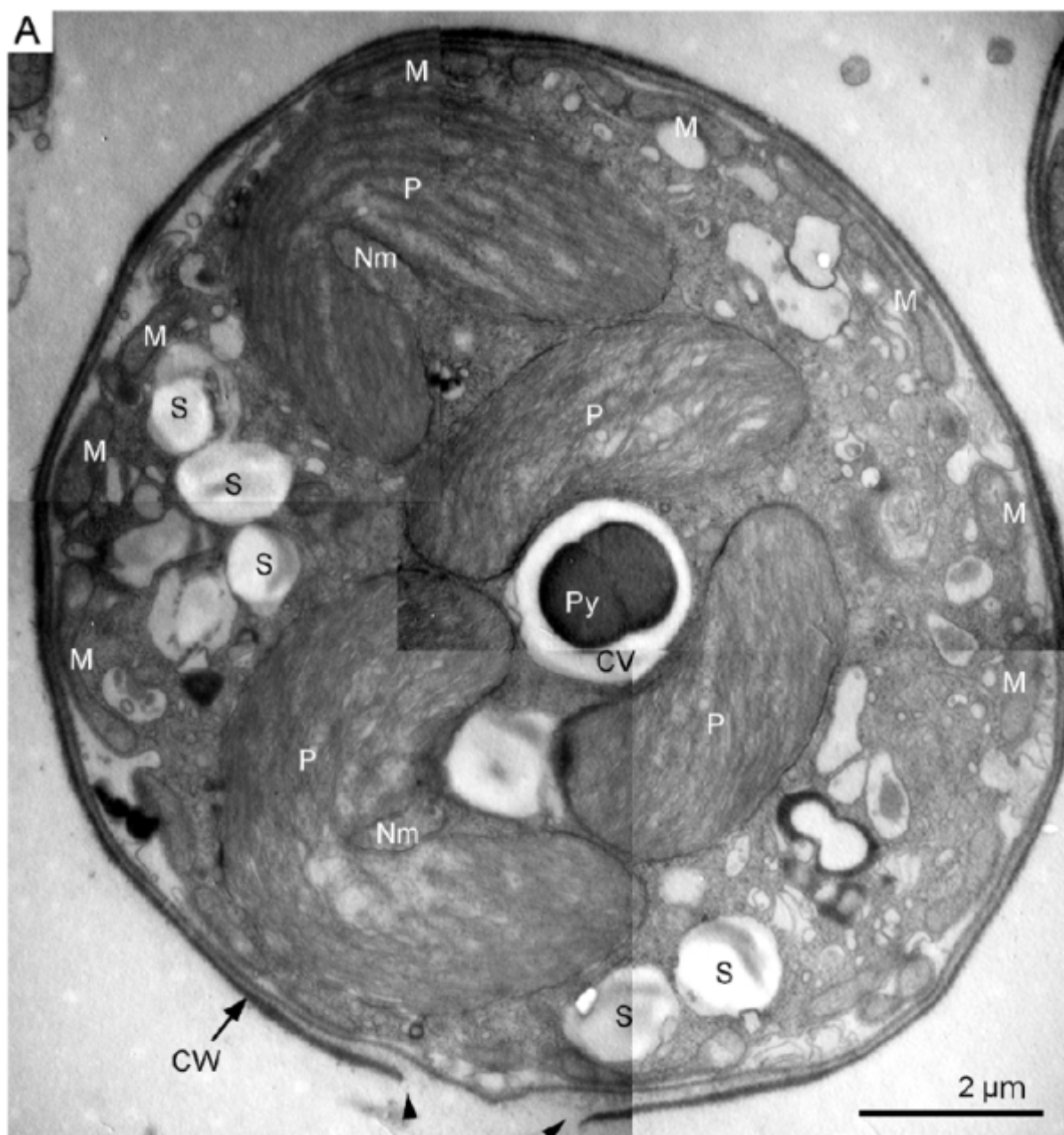
A kismagvak általában egyszerű, gömb, vagy tojásdad alakúak. Ezzel szemben a makronukleusz roppant változatos formákat ölthet és nagy mérete révén, különösen a nagy csillósokban, akár az egysejtű teljes hosszán végighúzódnak. A kismag nem létfontosságú a vegetatív élethez, ezért mikronukleusz mentes sejtvonalak fenntarthatók, de előregednek és ivaros folyamatuk nincs.



2.31. ábra. Magdimorfizmus a csillós egysejtűeknél a) zöld papucsállatka (*Paramecium bursaria*) nagy- és kismagja (man: makronukleusz, min: mikronukleusz; Feulgen-féle magfestés) b) a *Climacostomum virens* (Heterotrichea) szalagalakú makronukleusza c) a szemhéjállatka (*Blepharisma undulans*, Heterotrichea) súlyzóalakú makronukleusza b)-c): a számos kicsi mikronukleusz nem látható; b)–c) protargol impregnáció

A nukleomorfa

A **nukleomorfa** kettős membránnal körülvett DNS-tartalmú organelum. A membránján póruskomplexek figyelhetők meg, akárcsak a sejtagnál. A nukleomorfa a másodlagos és harmadlagos szimbiogenezissel a sejtbe kerülő eukarióta endoszimbionták sejtmagjának maradványa, amely két rendszertani csoportban (*Cryptomonadea* és a *Chlorarachnea*) maradt fenn. A *Chlorarachnea*-ban a sejtmag maradványát a természetben létező legkisebb eukarióta sejtagnak tartják: a *Bigelowiella natans*-nak csupán 3 lineáris kromoszómája és 331 génje maradt az extrém mértékű redukció során (Gilson és mtsai 2006). A legtöbb algacsoportban az endoszimbionta sejtmagja teljesen eltűnt. A *Cryptomonadea* alga-endoszimbiontákat tartalmazó protisztáknál azonban szintén találni nukleomorfát, így a dinoflagelláták különböző csoportjainál is, valamint a *Myrionecta rubrum* csillós egysejtűnél. A nukleomorfák genomjának vizsgálata lehetővé teszi az endoszimbionta filogenetikai hovatartozásának megállapítását és a legkülönbözőbb szimbionta-eredetű gének vizsgálatát. Ennek során derült ki például, hogy a nukleomorfa maghártyájának póruskomplexeit kódoló fehérjék génjei már a gazda sejtmagjában vannak (Neumann és mtsai 2006). Érdekes jelenség, hogy a vörösmoszat és zöldmoszat eredetű sejtmagok redukációs folyamatai hasonló módon és mértékben történtek a két filogenetikailag távol álló csoportban. A nukleomorfa gyakorlati alkalmazásának lehetősége a *Chlorarachnea* filogenetikai vizsgálatánál merült fel. A parányi amöboid egysejtűek nukleáris génjeivel nehezebb „megküzdeni”, mint a nukleomorfa génekkel, így a gazdaszervezeteket könnyebb a nukleomorfák filotípusa szerint azonosítani, ezért a DNS barcoding kidolgozásánál egyedülálló módon a szimbionta alapján azonosítják a *Chlorarachnea* gazdát (Gile és mtsai 2010).



2.32. ábra. A nukleomorfa elhelyezkedése egy Chlorarachniophyta amőbában (*Lotharella globosa*) (TEM felvétel, forrás: Hirakawa és mtsai 2011)

2.1.16. Autofágia

Az egysejtűek élete során bekövetkezik saját organelleik degradációja. A többi eukariótához hasonlóan a protiszták is az önméztés módszerével (autofágia, autofagocitózis) szabadulnak meg a feleslegessé vált, „kiöregedett” és/vagy károsodott organellektől. Az autofagocitózis során a lebontandó struktúrákat egy kettős izoláló membrán zárja körül (szekvesztráció). Az így keletkező autofagoszóma savas pH optimumú hidrolázokat tartalmazó lizoszómákkal fuzionál és a beltartalma megemésztődik. A legtöbb nagy protiszta csoportban már kimutattak autofagocitózist. Eleinte a stressznek kitett vagy éheztetett egysejtűek elektronmikroszkópos morfológiai vizsgálatával, később a genom-projektek során előállt szekvencia adatbázisokban az autofágia folyamatával kapcsolatos fehérjék homológ génjeinek kimutatásával győződtek meg az autofágia folyamatáról.

Az autofágia két formája a **makro-** és **mikroautofágia**, amelyek különbözően befolyásolják a lizoszóma membrán méretét. A makroautofágia során a lizoszóma membránja megnövekszik az autofagoszómaival való fúzió

eredményeképpen. Ezzel szemben a mikroautofágia során a lizoszóma membránja betűrődik és lefűződve kisebb, lebontásra ítélt citoplazma-részleteket juttat be a lizoszóma belsejébe.

Az összehasonlító genomikai vizsgálatok szerint makroautofágia már az utolsó eukarióta közös ősnél kialakulhatott. Az eukarióta szupercsoportokban az autofágia folyamata az egyes csoportoknál specializálódott, módosult és legalább három leszármazási útvonalon el is tűnt (*Encephalitozoon cuniculi* (Microsporidia, Fungi), *Cyanidoschizon merolae* (a legprimitívebb felépítésű egysejtű vörösmoszat, Archaeoplastida), *Giardia intestinalis* (Metamonada, Excavata)). Mindhárom példánál az endomembránrendszer szélsőséges redukciója figyelhető meg.

A szekvencia adatbázisok alapján sok paralóg gén keletkezett, de ezek expresszióját és a keletkező fehérjék tényleges funkcióját még kísérletesen vizsgálni kell. Bár a makroautofágia eltűnése az életmóddal kapcsolatos sejtmorfológiai adaptációkkal szoros összefüggésben lehet, ez alapján nem szabad általános következtetéseket levonni az autofágia előfordulását illetően. Az endoparazita *Giardia intestinalis* redukált endomembránrendszere és a mitokondrium helyett meglévő parányi mitoszómája mellett nem mutatható ki makroautofágia, látványos autofagoszómával. (Redukált endomembránrendszer mellett nehezen képzelhető el makroautofágia. A mikroautofágiával kapcsolatos irodalmi adatok alapján azonban nem kizárt, hogy mikroautofágia még itt is történik.) Más parazitákban viszont, például a *Trichomonas* fajokban, megfigyelhető az autofagoszóma kialakulása, amely mesterségesen is előidézhető például hidroxürea kezeléssel. A *Giardia*-hoz hasonlóan a *Trichomonas* anyagszereit is meglehetősen redukáltak. A parazita életmód során bekövetkező reduktív változások tehát nem feltétlenül járnak együtt a makroautofágia eltűnésével.

A *Plasmodium* fajokban és más csúcscserves spórákban az autofágia speciális módja alakult ki. A bioinformatikai vizsgálatok is mutatták, hogy a csoportban sok ortológ gén jelent meg a csoport törzsfelődése során. Működésük során más mechanizmussal idézik elő az autofágiát, és más membránfehérjék lokalizálódnak az autofagoszóma membránjában.

A *Dictyostelium* szociális amőbánál az életciklus során az átalakulási folyamatok zavart szenvednek, ha az autofágiáért felelős fehérjéinek expresszióját akadályozzák. Különböző autofágia mutánsokkal rendellenes fenotípusok hozhatók létre: például a sejtek aggregációja nem hozza létre a szokásos pseudoplaszmódiumot, vagy a vaskos száron kicsi, rendellenes termőtest képződik.

A csillósok körében a *Paramecium*-ban mutatták ki, hogy a konjugációt követően az anyai makronukleusz autofágia folyamata során tűnik el. A *Tetrahymena* fajokban autofágiát a betokozódás során írtak le.

A protisztáknál az egysejtű halála az egyed pusztulását jelenti. Az egyedek pusztulása azonban olykor előnyös is lehet a protiszta populáció egésze számára. A planktonikus algák szezonális tömegtermelését gyakran vírusfertőzések törlik le hirtelen, vagy szabadgyökök okozta sejtkárosodások. Az autofágia az egyedsűrűség csökkentése révén javítja az algapopuláció állapotát. A programozott sejtpusztulás része a protiszták fejlődési folyamatainak. Az autofágia a programozott sejthalálnak is fontos mechanizmusa, ezáltal fejlődési folyamataik egyik szabályozó tényezőjének is tekinthetjük.

Az autofágia a kórokozók elleni védekezés miatt különös figyelmet élvez a kutatók részéről, mert külső, mesterséges indukálásával a parazitáknál sejtpusztulás idézhető elő.

A Trypanosomatidák fejlődési alakjainak egymásba alakulása során a *Trypanosoma brucei*-nél gyökeres metabolikus átrendeződés történik a cecelégységben az uralkodó prociklikus formáról a metaciklikusra való váltás során, illetve az emberi vérben a metaciklikusról prociklikusra való átalakuláskor. Ez utóbbinál a peroxiszómával rokon jellegű organellek közé tartozó glikoszómák a peroxiszómákra jellemző autofág folyamat, a pexofágia útján tűnnek el. A megnyúlt tripomasztigoták rövidebb prociklikus formára való átalakulása során a sejten belül a glikoszómák körül lizoszómák jelennek meg, amelyek az átalakulás végső szakaszában jelentősen megnagyobbodnak. A glikoszómák degradálódása során a lizoszómákban a glikolízis enzimeinek mennyisége egyre nő, ahogy az organellek tartalma átkerül a lizoszómába.

A *Plasmodium* sporozoitá-merozoitá átalakulása során is megfigyelhető a fejlődésmenethez szervesen hozzátartozó, ún. funkcionális autofágia. A gazdasajtba való bejutás előtt a sporozoiták által kibocsájtott adhéziós fehérjéket a mikronémának nevezett lapos, hosszúkás hólyagok tárolják. A trofozoiták kialakulása során ezeket egy kettős membránnal határolt organellek, az emlősök autofagoszómájára emlékeztető struktúra veszi körül mielőtt a sejtől a parazitafőré vákuolába juttatná.

Az endoparaziták eliminálására a gazdaszervezet felhasználja az autofágia folyamatát. A makrofágok bekebelezik az élő egysejtű kórokozókat, majd elméletben a fagoszómához lizoszómák kapcsolódnak és a fagolizoszómában a parazita megemésztődik. Számos parazita azonban életben marad a makrofágok belsejében, így a *Toxoplasma*, a *Leishmania* és a *Theileria* fajok is. Különböző mechanizmusokat vetnek be, hogy elkerüljék az azonnali megsemmisítést. Megakadályozzák, hogy a fagoszóma pH-ja savas legyen, manipulálják a vezikuláris transzportot, elkerülik a fúziót a lizoszómával, kijutnak a fagoszómából a citoszólba, vagy olyan burkot hoznak létre maguk körül, amivel szemben hatástalan a gazda endocitotikus apparátusa. Ez utóbbit műveli a *Toxoplasma* is: parazitofór vakuolájának membránjában nincsenek a gazdából származó fehérjék. Ennek ellenére a makrofágok mégis rákényszerítik a vakuolát a lizoszómákkal való fúzióra: a természetes immunrendszer elemei is segítik a folyamatot. A fertőzött makrofágok CD40 szabályozó molekulái és a CD4+-t hordozó T sejtek kapcsolatának serkentő hatására a makrofágban megindul az egyik autofágiával kapcsolatos fehérje, az LC3 (vagy Atg8⁴) expressziója, amely a parazitofór vakuola membránjába épül be és így az már fuzionálni fog a lizoszómával.

A gazdasejtek az elpusztult parazitától rendszerint az autofágia alkalmazásával szabadulnak meg. Például a *Toxoplasma gondii* parazitát tartalmazó gazdasejtben az autofágia gátlása a citoplazmában a *Toxoplasma* törmelék felszaporodásához vezet. (Duszenko 2011)

A *Toxoplasma gondii* a köztesgazda egér fertőzésekor immunválaszt vált ki. Ha a parazita nagyon virulens és a gazdaszervezet gyenge, az immunválasz elmarad és az egér elpusztul. Ha viszont sikeres, akkor a fertőző parazita populáció egy része elpusztul, de a megmaradó egysejtűek hosszútávon fennmaradnak az izmokban és az agyban, gyakorlatilag tünetmentesen. Miután a *Toxoplasma* behatolt a gazdasejtbe, ott az egér IRG-fehérjei (immunity-related GTPases) beépülnek a parazitofór vakuola membránjába, azt permeabilizálva széthasítják és 20 perc alatt elpusztítják a parazitát, amelynek maradványában kísérletesen kimutathatók a citoplazma anyagai. A gazdasejt közel egy óra múlva szintén elpusztul de előtte az immunrendszert serkentő anyagokat bocsát a környezetébe. A gazdasejt pusztulása nekrosis jellegű folyamat, ami a sejthártya felhasadásával veszi kezdetét. Ezt a folyamatot bizonyítottan a parazitofór vakuola IRG-általi dezintegrálása váltja ki, így tulajdonképpen közvetve maga a parazita idézi elő a gazdasejt nekrosisát. (Kísérletesen alkalmazott apoptózis-jel nem jelent meg a membránban.) A nekrosis egyik, indirekt bizonyítéka az, hogy virulens *Toxoplasma* törzs esetében sem a parazitofór vakuola permeabilizálása, sem a gazda nekrosis nem következik be (Zhao és mtsai 2009).

⁴Atg – autophagy related, autofágiával kapcsolatos fehérje

3. fejezet - Életműködések

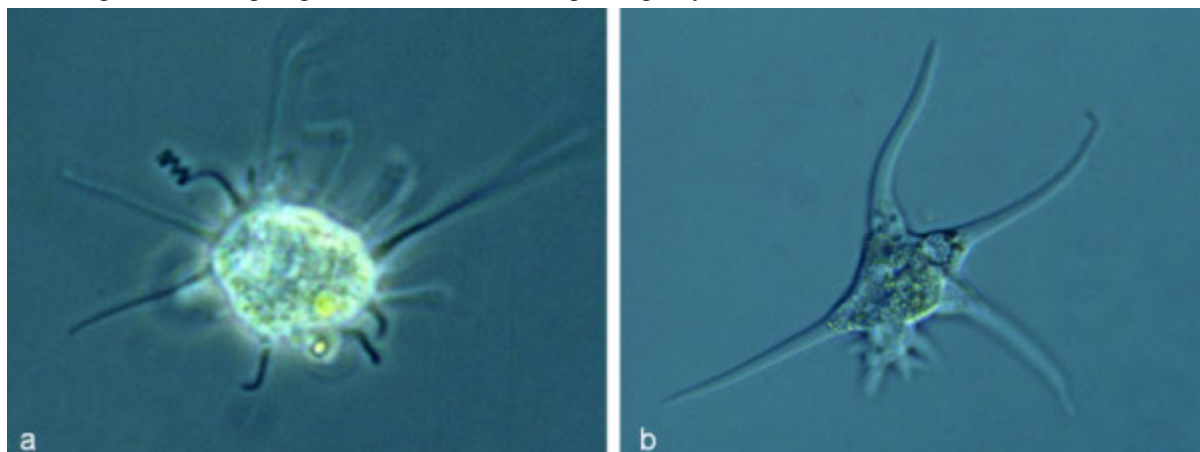
A protiszták, mint minden élőlény, mozognak, táplálkoznak, lélegeznek, érzékelik a külvilág ingereit és szaporodnak. A következőkben ezeket az alapvető életműködéseknek tekintjük át a teljesség igénye nélkül, elsősorban a többsejtűektől eltérő protiszta jellegzetességekre összpontosítva.

3.1. Mozgás

A sejt szintű mozgások alapfeltételei a sejt váz elemei (mikrofilamentumok, pl. aktin, mikrotubulusok és intermedier rostok) jelenléte és a mikrofilamentumok, mikrotubulusok polimerizációra és depolimerizációra való képessége, valamint a motorfehérjék elmozdulása a mikrofilamentumokon (pl. a miozin az aktinon) vagy a mikrotubulusokon (pl. dinein, kinezin). A következőkben az egysejtűek egyedszintű mozgásmódjait tekintjük át, a sejtben az anyagszállítás során történő mozgásokról nem esik szó.

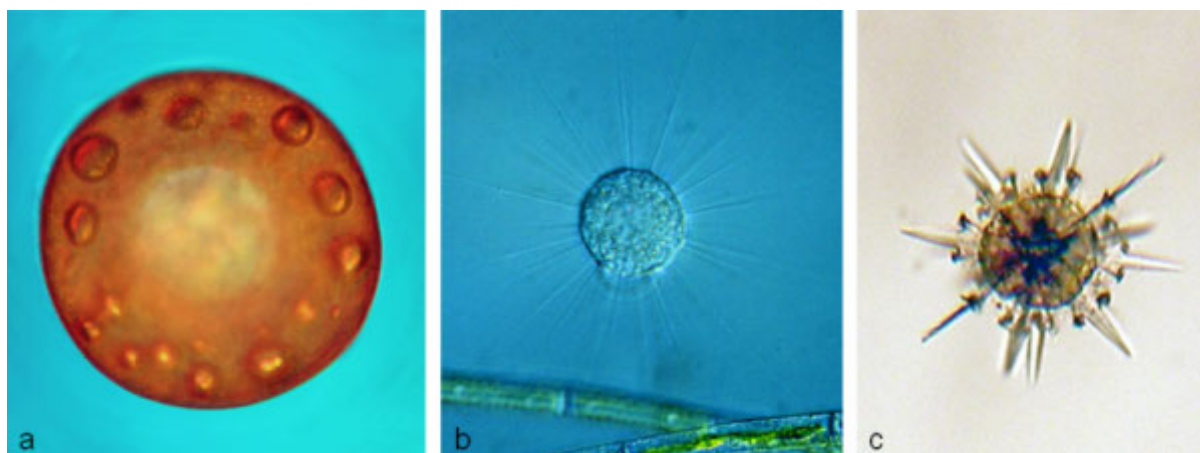
3.1.1. A passzív mozgás protisztáknál

A nyílt vízben szabadon élő protiszták egy része kizárólag passzívan lebeg, nem tud önállóan, aktívan mozogni. Ha egy amőba valamilyen diszturbáció (pl. áradás) hatására a felületről nyílt vízbe kerül, akkor vagy legömbölyödik, vagy csillag alakban nyúlványalakú állabakat növeszt, vagyis lebegőalakot vesz fel. Mivel alzat nélkül nem tudnak táplálkozni, a lehető legkisebb felületű alakot vesznek fel, így tudnak gyorsabban lesülylyedni. Az aerob házas amőbák gázvakuola segítségével felúszhatnak az oxigénszegényre váló üledékből a víztérbe.



3.1. ábra. Csupasz amőbák lebegő-alakjai a) *Vannella* sp. b) *Mayorella* sp.

Az egyedüli protiszta csoport, amelynek minden tagja lebegő életmódot folytat, a nyílt tengerben élő radioláriák. Az édesvizekben gyakori napállatkák közül az Actinophryda és a Centrohelida fajok lebegnek passzívan. Vertikális helyzetüket aktív mozgás nélkül is változtathatják, de nem csak a gázvakuolákkal (napállatkák), hanem a testalak ellapítása révén a lebegőképesség megváltoztatásával. Ez utóbbira példa a radioláriák Acantharia csoportja. Az Acantharia vázújához a sejthártya mentén finom sejtizmok csatlakoznak. Ezek összehúzódása a sugárirányban álló váztüket elmozdítja, miközben a sejt ellapul. A nagyobb felületre ható megnövekedett felhajtóerő miatt az egysejtű emelkedni kezd a vízoszlopban.



3.2. ábra. Passzívan lebegő egysejtűek a) házas amőba gázvakuolákkal (Amoebozoa: *Arcella discoides*) b) napállatka (Actinophryda: *Actinophrys sol*) c) radiolária (Retaria: *Acantharia*)

3.1.2. Az aktomiozin segítségével történő mozgások

Az aktomiozin rendszer az amőboid egysejtűek és a plazmodiális egysejtűek állás mozgásánál, valamint a spórás egysejtűek csúszásánál játszik alapvető szerepet. Ezek a mozgások meglehetősen lassúak, az igazán gyors mozgásokat tehát nem az aktomiozin rendszer végzi az egysejtűekben.

Állábak

Az amőboid mozgást eleinte a fénymikroszkópban megfigyelhető szol-gél átalakulás jelenségei szintjén írták le. A citoplaszma külső, áttetsző részét **ektoplazmának** nevezték, belső, szemcsés részét pedig **endoplazmának**. Az amőba citoplazmájában az endoplazma az álláb (**pszeudopódium**) közepén előreáramlik, majd az álláb végén levő ektoplazma résznél hirtelen gállé dermed. A folyamatot az álláb szélén kétoldalt egy ellenirányú áramlás egyenlíti ki: ennek következtében a gélszerű ektoplazma hüvely szol állapotúvá válik, s anyagai visszatérnek az endoplazmába. A mozgást molekuláris szinten a sejt váz aktinfilamentumai és a miozin motorfehérje komplexe, az aktomiozin rendszer kivitelezzi. Az *Amoeba proteus*-nál az állábak mikroszkóppal jól látható mozgását egészen parányi, szubmikroszkópos struktúrák segítik, amelyeket működésük elvük alapján egy tépőzárhoz lehetne hasonlítani. A kinyújtózó álláb alzatfelé néző oldalán apró, aktin filamentum tartalmú minipodiumok nyúlnak ki az álláb frontjából, amelyek az alzathoz rögzülnek, így tud előre „folyni” a kapcsolódási pontok fölött a citoplaszma a sejt többi részével. Amint a kapcsolódási pont kellően hátra kerül a sejtben, elválik az alzattól, miközben előrébb már újabb kapcsolatok létesültek.

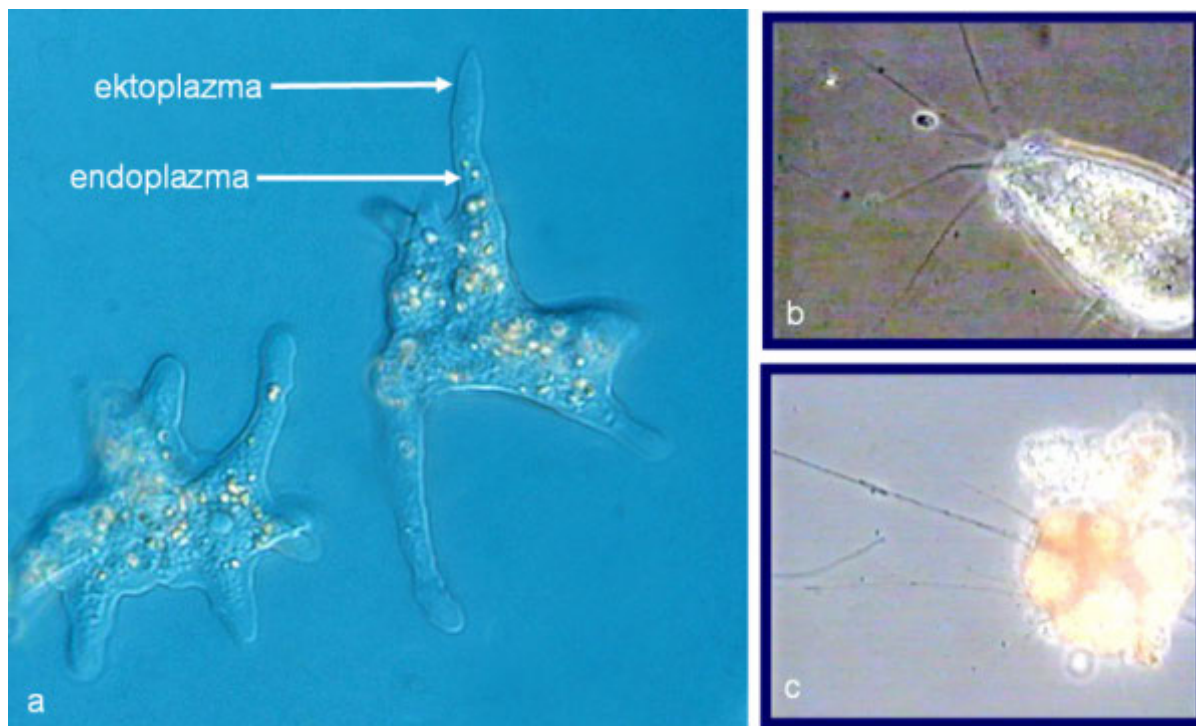
Amőboid egysejtűek a legtöbb szupercsoportban előfordulnak. Az álláb felépítése és alakja egyes csoportokban jellemző lehet. A fő álláb-típusok a következők:

Az ujjalakú vagy lebenyes álláb (**lobopódium**) az Amoebozoa csoportban jellemző. Többé-kevésbé vastag, soha nem fonalszerű, belsejében endoplazmát is tartalmaz. A monopodiális vagy **limax-típusú** amőbák egész teste egyetlen előrehaladó állábat formál (*Hartmannella vermiformis*). A polipodiális amőbáknál oldalsó mellék-állábak is megjelenhetnek (pl. *Amoeba proteus*, *Mayorella*). Számos más jellegzetes forma kialakulhat a lobopódiumos amőbáknál. A *Vannella* fajoké széles, átlátszó ektoplazma-frontot képez, a *Thecamoeba* fajoké ovális, szintén nagy ektoplazma-felülettel. Az *Acanthamoeba* fajok vékony, tüskeszerű állabai, az **acanthopódiumok**, felépítésüket tekintve szintén lobopódiumok. A lobopódiumos házas amőbák egy vagy több, közel víztiszta állábat nyújtanak ki.

A lobopódiumra emlékeztetnek a Conosa (Entamoebidae) és Heterolobosa (*Vahlkampfia*, *Naegleria* spp.) csoportokban jellemző **eruptív állábak**. Az eruptív álláb frontja nagyon gyorsan képződik, de nem nyújtózik ki hosszúra, hanem azonnal egy másik állábfront veszi át a helyét.

A fonalas álláb (**filopódium**) vékony, nem tartalmaz endoplazmát, elágazhat. Elsősorban a Cercozoa házas amőbáknál jellemző, de sok más protiszta csoportban megjelenik. A különböző napállatkák tengelylába is filopódiumként működik, ha a mikrotubulusok depolimerizálódnak benne.

A hálózatos álláb (**retikulopódium**, **rhizopódium**) vékony, hálószerű összeköttetéseket képez. A rhizopodium, szemben a lobopódiummal és filopódiummal, mikrotubulusokat tartalmaz. Vékony szálain szembetűnő a parányi organelumok vándorlása. A nagy foraminiferák lassan alakítják ki rhizopódiumaikból a méretüket is meghaladó hálózatokat, amelyek elsősorban a táplálékszerzést szolgálják.

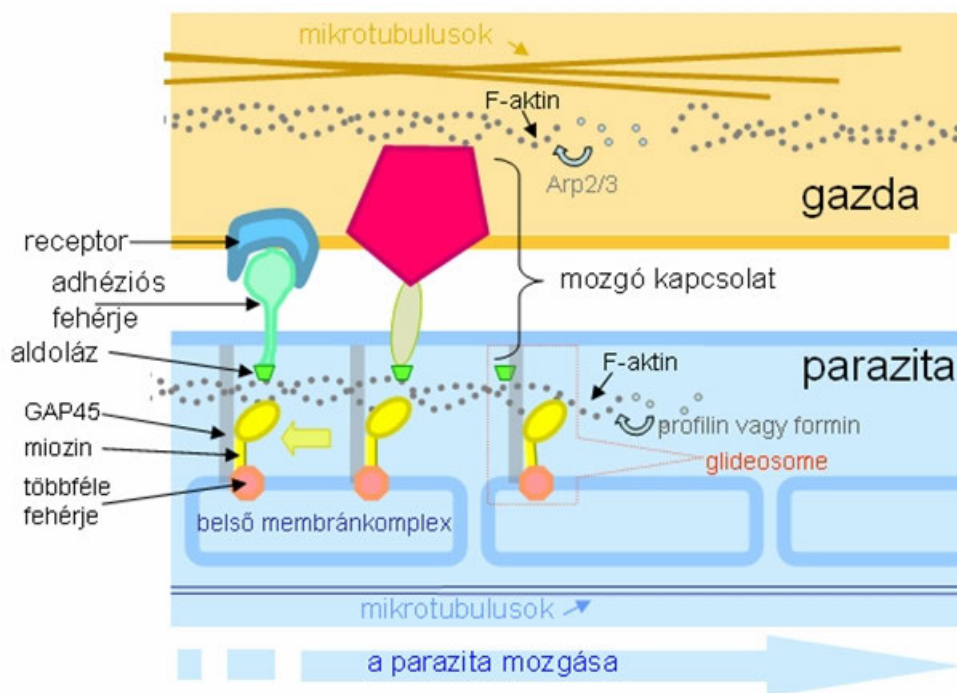


3.3. ábra. Állábtípusok a) lobopódium (*Amoeba proteus*) b) filopódium (*Euglypha ciliata*) - felső videó c) retikulopódium (foraminifera) - alsó videó

A tengelyláb (**axopódium**) vékony, szabályos geometriai elrendeződésű mikrotubulus kötegekkel merevített álláb (3.1.b). Keresztmetszetében a mikrotubulusok a napálatkákban rácsszerűen, a radioláriákban egymásbafonódó galaxiskarokra emlékeztető módon rendeződnek el. A tengelylábak ezekben a lebegő vagy nyélen rögzült egysejtűekben egyformán nyúlnak ki a sejttestből a tér minden irányába.

Csúszómozgás a csúcscserves spórásoknál

A csúcscserves spórásoknál az üregi élősködők, valamint a sejtélősködők egyes alakjai (sporozoita, merozoita) sajátos csúszó mozgásra képesek olyan felületen, amelyhez sejtfelszíni adhézións molekuláikkal kötődni tudnak. A csúszómozgás hajtóerejét a sejthártya és az alatta levő lapos membránsákokból álló komplex közötti térben elhelyezkedő aktomiozin szolgáltatja. Ez a struktúra valamennyi kiegészítő fehérje-komponensével együtt az ún. **glideosome** (glájdoszóma). A glájdoszóma részt vesz a csúcscserves spórások gazdába történő behatolása során is. Részei a csúcscserves spórásokra jellemző miozin-A (XIV. osztályba tartozó, csak nehéz láncsal rendelkező miozin), egy miozin könnyű lánc fehérje, a hozzá kötődő csúszást segítő fehérje (GAP45) amely egyben a sejthártyához és a belső membránrendszerhez is kapcsolódik, egy adhézións sajátosságú transzmembrán fehérje, amely a glikolízis aldoláz enzimjén keresztül az aktinfilamentumokhoz kapcsolódik és külső adhézións része a gazda sejtfelszíni receptorához, vagy csúszómozgásnál a felszínhez kötődik.

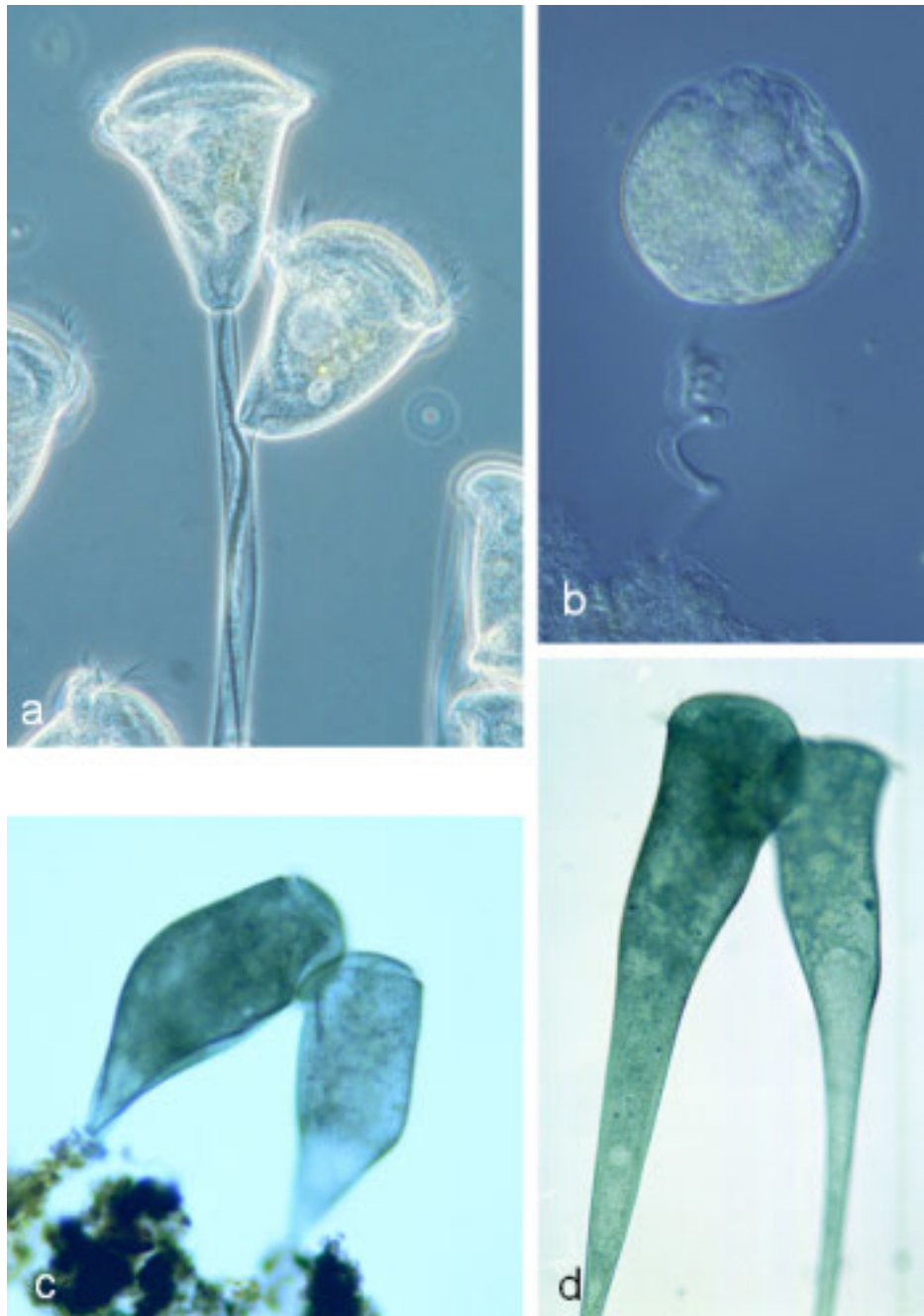


3.4. ábra. A glájdoszómával végzett csúszómozgás molekuláris háttere egy mozgó kapcsolat segítségével a gazdasejtbe behatoló csúcsszerves spórásnál (*Toxoplasma gondii*). (Besteiro és mtsai 2011 nyomán)

3.1.3. Molekuláris rugók – A centrinek jelentősége protisztákban

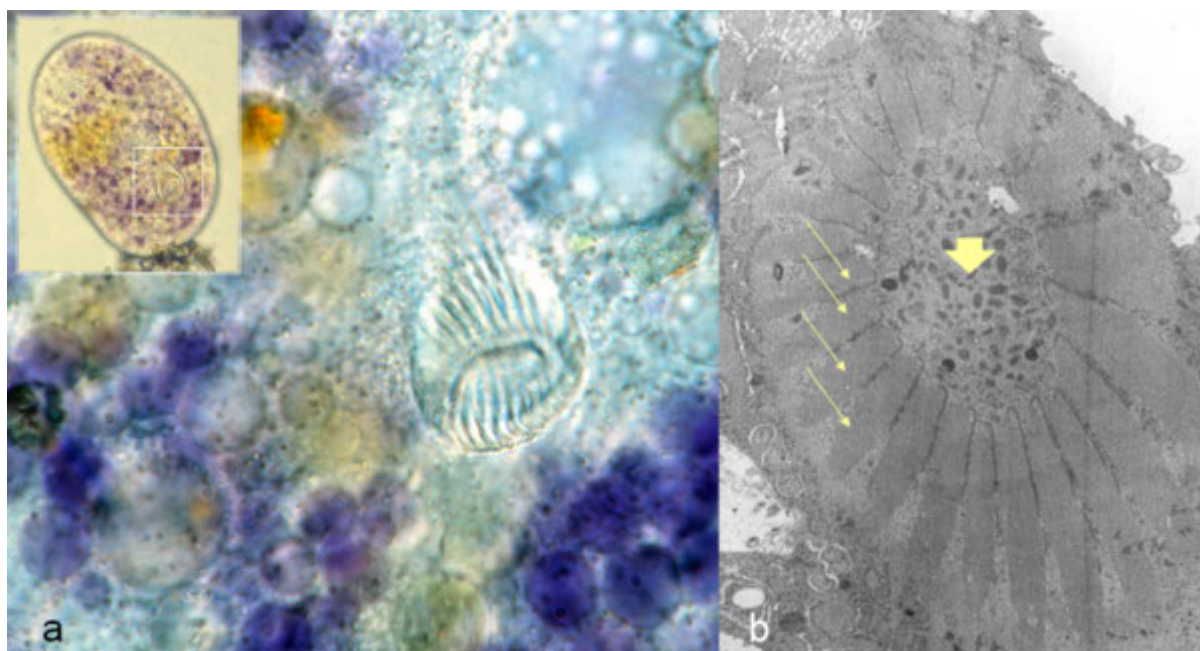
Sejtszinten a leggyorsabb mozgásokat az ú.n. molekuláris rugók kivitelezik (Cook France 2007). A szájkoszorús csillósok (Peritrichia) számos faja az alzathoz rögzül, a sejt kaudális végén eredő vékony nyél segítségével. A nyélben több genusznál (*Vorticella*, *Haplocaulus*, *Carchesium*, *Zoothamnium*) egy sejtizom fut végig, a **szpazmonéma**, amely villámgyors kontrakció során a töredékrészére húzza össze a nyelet, többnyire dugóhúzó-alakban (a *Haplocaulus*-nál: cikkekakban). A mozgás molekuláris hátterét centrín-típusú motorfehérjék biztosítják, feltehetően egy centrínköti sejtvázfílamentummal alkotott kétkomponensű rendszerben. A centrín kalciumköti, kalciumfüggő.

A nagyméretű Heterotrichea csillósok, főként a kürtállatkák (*Stentor* spp.) egész sejtjén **mionémák** futnak végig. A *Stentor* sejtizmainak fő komponense egy 23 kDa centrín- (más néven kaltraktin-) típusú fehérje, amely a mionémák mellett a sodróhártyák alatt is megtalálható az alapi test környezetében (Maloney és mtsai 2005).



3.5. ábra. Kontraktilis egysejtűek a) szpazmonéma a szájkoszorús csillósoknál a) kinyújtózott *Carchesium* egyenes nyéllel, benne szpazmonémával b) az összehúzódott harangállatka (*Vorticella*) nyele rugószerű c)-d) a kék kürtállatkák a mionémák segítségével tudnak összehúzódni (c) és kinyújtózni (d) (konjugáló *Stentor coeruleus*)

A varsaállatka (*Nassula*) **garatvarsájának** működésében a mikrotubulusok mellett centrinek is részt vesznek (Zhang és mtsai 2012).



3.6. ábra A garatvarsó a) *Nassula ornata* csillós garatvarsával b) *Nassula* garatvarsója TEM felvételen; vékony nyilak jelzik a varsát alkotó mikrotubulus-kötegeket, a vastag nyíl a sejtgarat területére mutat, ahol az apró vezikulumokból képződik a táplálékot körülvevő endoszóma membránja (b) forrás: CIL:12307, Richard Allen)

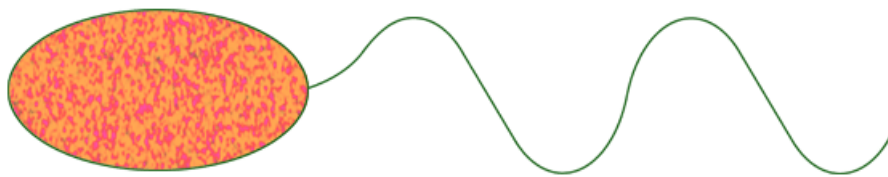
3.1.4. Mozgás axonémával – mikrotubulusok és dinein segítségével

A protiszták ostorral és csillókkal történő mozgásformái igen változatosak lehetnek. Bár mind a csilló, mind az ostor fennmaradt az állatvilágban (Metazoa) is, az alábbi sokszínűség helyett ott csak néhány forma bizonyult adaptívnak.

A csilló és ostor – összefoglaló néven **undulipodiumok** – alapfelépítésében nincsenek alapvető eltérések. A két mozgásszervecske azonos elven, de más típusú mozgásokat hozhat létre. Valamely protisztának olykor csak egy működő ostora van (*Peranema trichoporum*), míg másoknak akár ezer (*Hypermastigea*). A csillósoknál a csillózat fejlettsége, másodlagos redukciója, élőhelyekhez történő adaptációja és komplex módosultai eredményezik mozgásuk változatosságát.

Az ostormozgás változatosan alakulhat a különböző protisztáknál, attól függően, hogy hány van belőlük, milyen hosszúak, simák vagy pillás a felszínük, és, hogy a lecsapás síkban, vagy térben történik. A legtöbb ostorosnál egy síkban mozog az ostor. Az ostormozgás hullámhossza és amplitúdója fajra jellemzően alakul, általában független az ostor hosszától. A mozgáshullám többnyire az alapi test irányából terjed az axonéma csúcsa felé, miközben amplitúdója és hullámhossza nő (néha változatlan marad).

A **síkban hullámzó ostoron** saját aktív mozgása révén fut végig a szinuszoid mozgáshullám, a sejt nem szolgáltat hozzá tolóerőt. Ilyen a fecskemoszat (*Ceratium*) fajok úszásakor a hosszanti barázdából hátrafelé irányuló (antapikális), hosszabb ostorának mozgása; a mozgáshullám az ostor alapjáról indulva fut végig az axonémán, az egysejtű pedig a mozgáshullámmal ellentétes irányban, apikális végével előre felé halad. A *Trypanosoma* fajoknál (tripomasztigóta alak) a mozgáshullám az ostor csúcsáról indul, végighalad az ostor hullámzóhátyát képező részén is, az egysejtű előre haladó, egész testével unduláló mozgást végez. A két példafajnál egymáshoz képest ellentétes irányban elhelyezkedő ostorokon ellentétes irányban keletkezik a mozgáshullám, de mindkét egysejtűnél egyformán apikális irányba történő úszást eredményez.



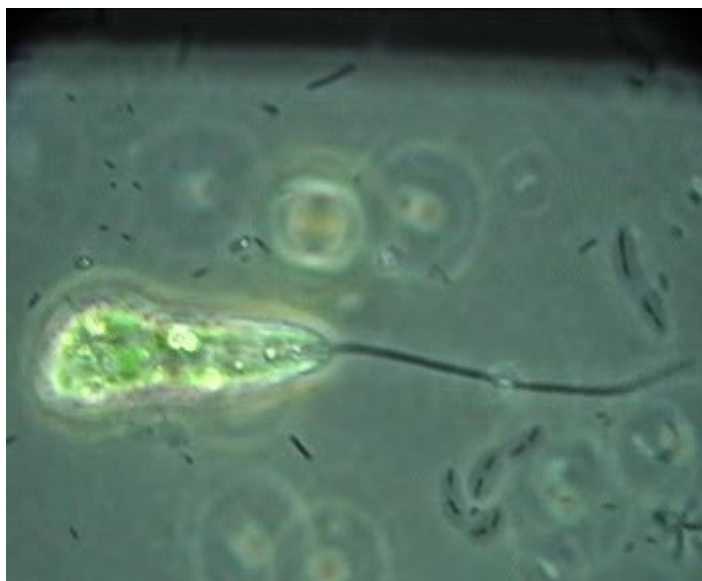
3.7. ábra. Síkban hullámzó ostor mozgása.

Az ostormozgást befolyásolják a felületet számos csoportban változatos módon borító pillák (**masztigonémák**). Méretük néhány mikrométer, vastagságuk csak néhány tized mikrométer. Valójában csak elektronmikroszkóppal tanulmányozhatók. Az *Ochromonas* flagelláta pillás ostorán az alapi testtől távolodó mozgáshullám halad végig, az ostoros viszont a mozgáshullámmal azonos irányban úszik (éppen ellenkezőleg, mint a *Ceratium*). Ez úgy lehetséges, hogy a két sorban merőlegesen álló pillák terelőlapátként módosítják az úszásirányt. Ők maguk csupán passzívan követik az ostor hajlását.

A térben (helikális pályán) mozgó axonéma még hatékonyabb, mint a síkban mozgó. Az *Euglena* ostora, a *Trichomonas* fajok poszterior ostora és a fecskemoszat övi barázdában futó rövidebb ostora helikális mozgást végez és mindkettő előre mozgatja az egysejtűt. A helikális mozgás hatékonysága úgy fokozható, ha a szabályos helikális ív helyett a pálya egy közel síkban történő aktív lecsapásból és egy oldalirányú, ívelt visszatérésből áll. Ilyen evezőmozgást végeznek a *Trichomonas* szabad, elülső ostorai. A *Peranema trichoporum* ostora mereven előrenyúl az úszás közben, csak a disztális harmada végez helikális mozgást. A *Chlamydomonas* többféleképpen használhatja két ostorát: vagy mindkettő síkban hullámzik, vagy evezőmozgást végeznek.



3.8. ábra. Térben, helikális pályán mozgó ostor működése.



3.9. ábra. A *Peranema trichoporum* ostorának mozgása - videó (A felvétel vége felé látható a rövidebb ostor, amely a sejt felszínére rásimul)

Alapvetően ilyen evezőmozgás jellemző az egymás közelében, nagy számban előforduló axonémáknál. Így mozognak a csillósok csillói, a gyöngyállatkák (Opalinata) sorokba rendezett ostorai, vagy a sokostorosok (Hypermastigea), például a *Trichonympha* fajok ostorai (Jahn és mtsai 1978).

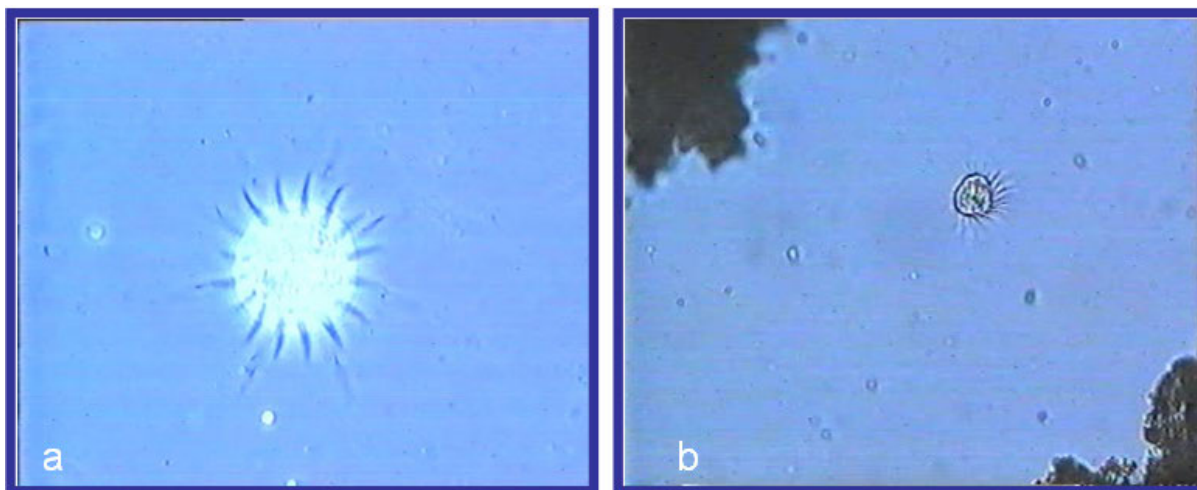
A csillók csillósorokba (**kinéta**) rendeződnek az egysejtű kortexében, a mozgás elemi egységei a kinétákat alkotó kinetidák, vagyis az axonémát viselő alapi testek. A kinétán belül bizonyos számú **kinetida** alkot egy működési egységet, az aktív lecsapás a működési egységen belül a szomszédos kinetidához képest kis időbeli késéssel történik. Ezáltal a működési egységen belül egy ún. metakronikus hullám megy végig: az első axonéma lecsap, az utolsó éppen a visszatérési fázis végére ér. A metakronia hiányában az egysejtű úszása szaggatott lenne, mert a hullámfrontok időnként kioltanák egymást. A szomszédos kinéták között is érvényesül a **metakronia**.



3.10. ábra. A sodróhártya mozgásán könnyen megfigyelhető a metakronia (Ciliophora, *Blepharisma*) (a működési egységeket kapcsok jelölik, ezeken belül időbeli késéssel történik az aktív lecsapás) - videó

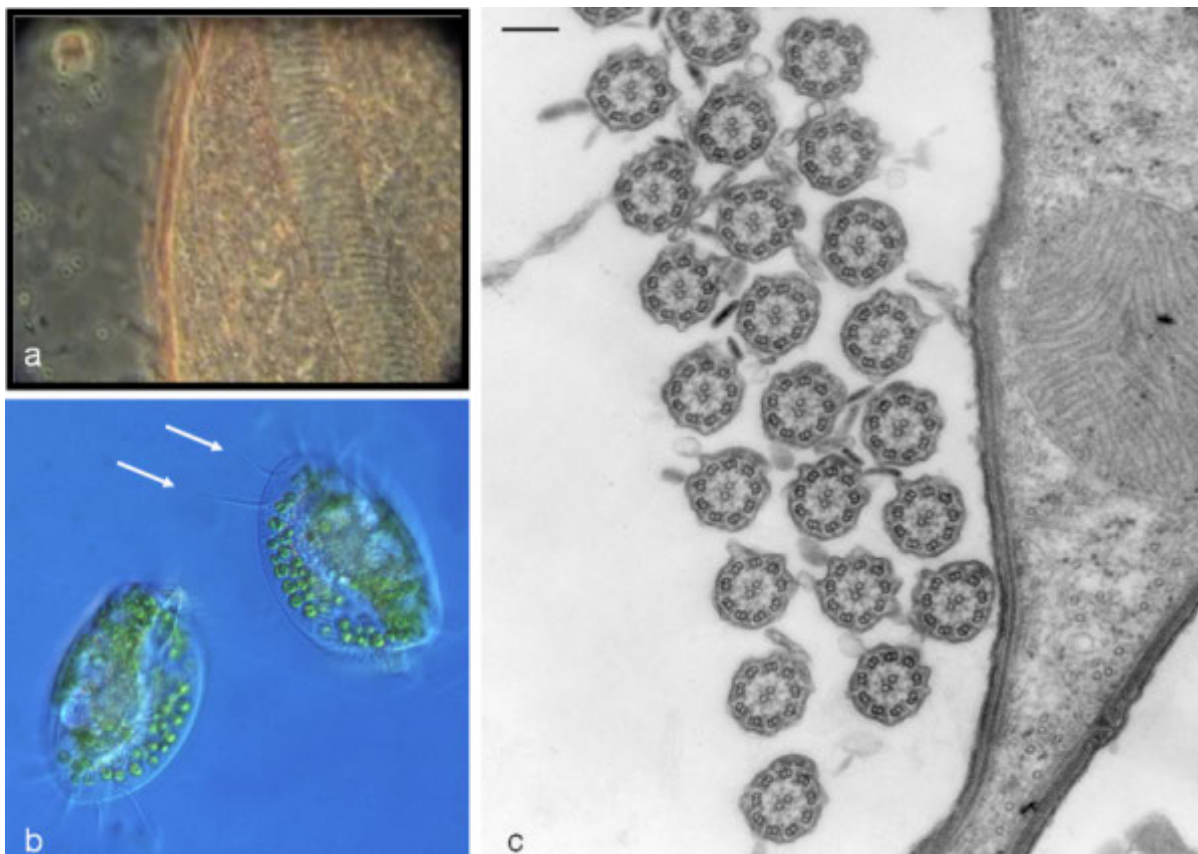
A metakroniának több formája lehetséges, attól függően, hogy a hullámfronthoz képest a csilló aktív lecsapása merre történik. A **szimplektikus metakronia** során az aktív lecsapás iránya a hullámfronttal és az úszásiránnyal azonos. Ez jellemző pl. az *Opalina ranarum* gyöngyállatkánál. Az **antiplektikus metakronia** során a hullámfronttal ellentétes irányba történik az aktív lecsapás. A szabadon élő egysejtűekben a metakronia során az aktív lecsapás és a hullámfront iránya egymásra merőleges (**diaplektikus metakronia**). A legtöbb csillósban, így a sokat vizsgált papucsállatkában a **dexioplektikus metakronia** jellemző: a mozgás hullámfrontja az egysejtű kaudális végétől indul, miközben a csillók hátrafelé, balról jobbra csapnak le. Az egysejtű teste úszás közben saját hossz tengelye körül balra csavarodik. A mozgás pályája hasonlóképpen egy balracavarodó hélixet ír le (Laybourn-Parry 1984).

Egyes planktonikus csillósok testén speciális tulajdonságú csillók jelennek meg. A *Halteria grandinella* ekvatoriális ugrótüskéi segítségével ugráló, pattogó mozgást végez, amelynek során hirtelen nagyobb távolságot tesz meg, mint amikor szájkörüli sodróhártyái segítségével egyenletesen úszik. Ez a jelenség hasonló a planktonikus kistrákok (ágascápú és evezőlábú rákok) mozgásánál tapasztalható kettősséghez, de nem tudni, van-e különösebb adaptív jelentősége.



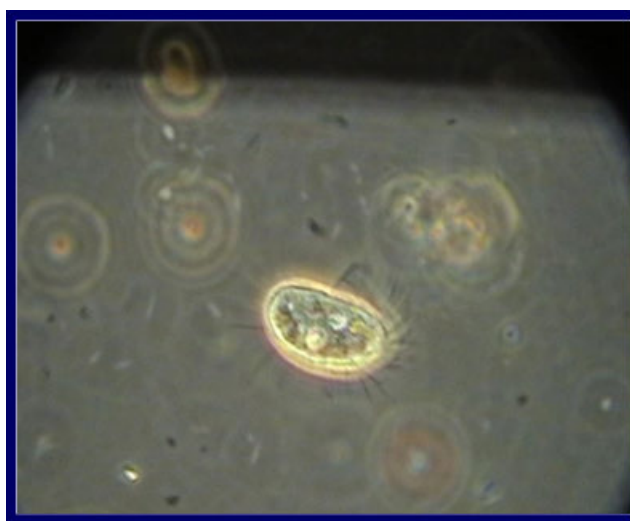
3.11. ábra. A „ugróállatka” (*Halteria grandinella*) nevű csillós mozgása a) felülnézetből látható a sodróhártya felépítése, mögötte helyezkednek el az ugrótüskék - bal oldalon; b) *Halteria* ugrómozgása - jobb oldalon VIDEÓK

A **szinciliumok** a csillókból kialakult összetett képletek, amelyekkel erőteljesebb vízörvényt kelthetnek a csillós egysejtűek. Elektronmikroszkópos felvételek tanúsága szerint a szinciliumokat alkotó axonémák között nincsen fizikai összeköttetés. Ránézésre mégis nem csak működési, hanem alaktani egységet is képeznek. A szinciliumok három fő típusa a sodróhártya, a hullámzóhártya és a cirrusz. A **sodróhártyában (membranella)** pl. 3 sorban nagyjából 50 csilló található és ezek az egységek ismétlődnek többször, akár száz alkalommal, egy kefeszerű képződményt, ún. **membranella zónát** alkotva. A **hullámzóhártya (membrana undulans)** funkcionálisan ugyanúgy áramoltatja a vizet, mint az ostoros tripanoszóma azonos nevű képlete, de felépítése más: 2-3 sorosan egymás mellett elhelyezkedő csillósorból áll, hosszában (több)száz csilló építi fel. Az áttetsző és vékony hullámzóhártyából mindig csak egy van. A sodróhártyák és a hullámzóhártya alkotásában a testi csillóknál hosszabb axonémák vesznek részt. Mindkét struktúra jelen lehet egyidejűleg, elrendezésük olyan, hogy a vizet a sejtészéj felé áramoltatják. Feladatuk az úszás és a táplálékszerzés.



3.12. ábra. Szinciliumok a) sodróhártya és hullámzóhártya működése a szemhéjállatkánál (*Blepharisma*) - videó az ábra felett; b) cirruszok (*Euplotes*) c) sodróhártya felépítése TEM felvétel (forrás: CIL:9904 Richard Allen)

A tüskeszerű **cirrusz** keresztmetszete elektronmikroszkópos felvételeken egy membránnal határolt csillóköteget mutat, amelyet nagyjából 30 egyedi csilló alkot. A cirusszal rendelkező csillósoknál a testi csillózat redukálódik és a cirruszokkal úsznak vagy siklanak az alzaton. A járólábacsok csillósok magyar neve igen találó, a Hypotrichida csoport sok faja cirruszait lassan mozgatva kényelmesen sétál a felületen. Számos csillósnál jellemző, hogy a felületen csillóik (*Cyclidium*, *Pleuronema*) vagy cirruszaik (Hypotrichida) segítségével lassan sétálnak, olykor pedig mozdulatlanok maradnak (**creeping**). Eközben az orális apparátus csillózata vagy szinciliumai gyakran intenzíven működnek, táplálékot sodorva az egysejtűhöz.



3.13. ábra. Mozdulatlan *Cyclidium* hullámzóhártyájával vízárvénnyt kelt – videó

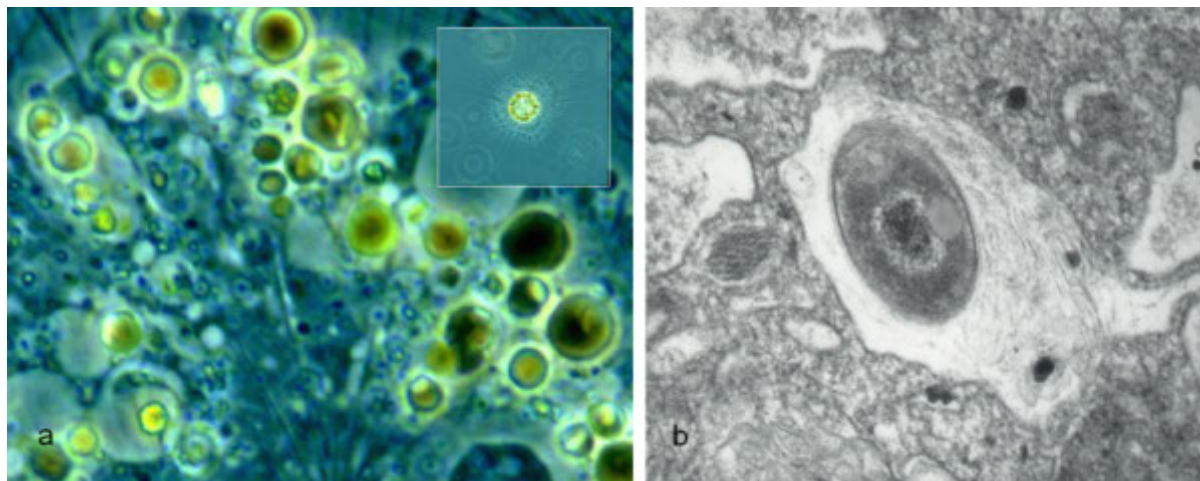
3.2. Táplálkozás és emésztés

3.2.1. A táplálékfelvétel lehetőségei a heterotróf protiszták körében

A táplálkozó, aktív sejt elnevezése **trofozoita**. Ezt a kifejezést eleinte csak a parazitológiában használták, újabban viszont széleskörben elterjedt. A csillósoknál és a dinoflagellátáknál a trofozoita helyett a **trofont** honosodott meg.

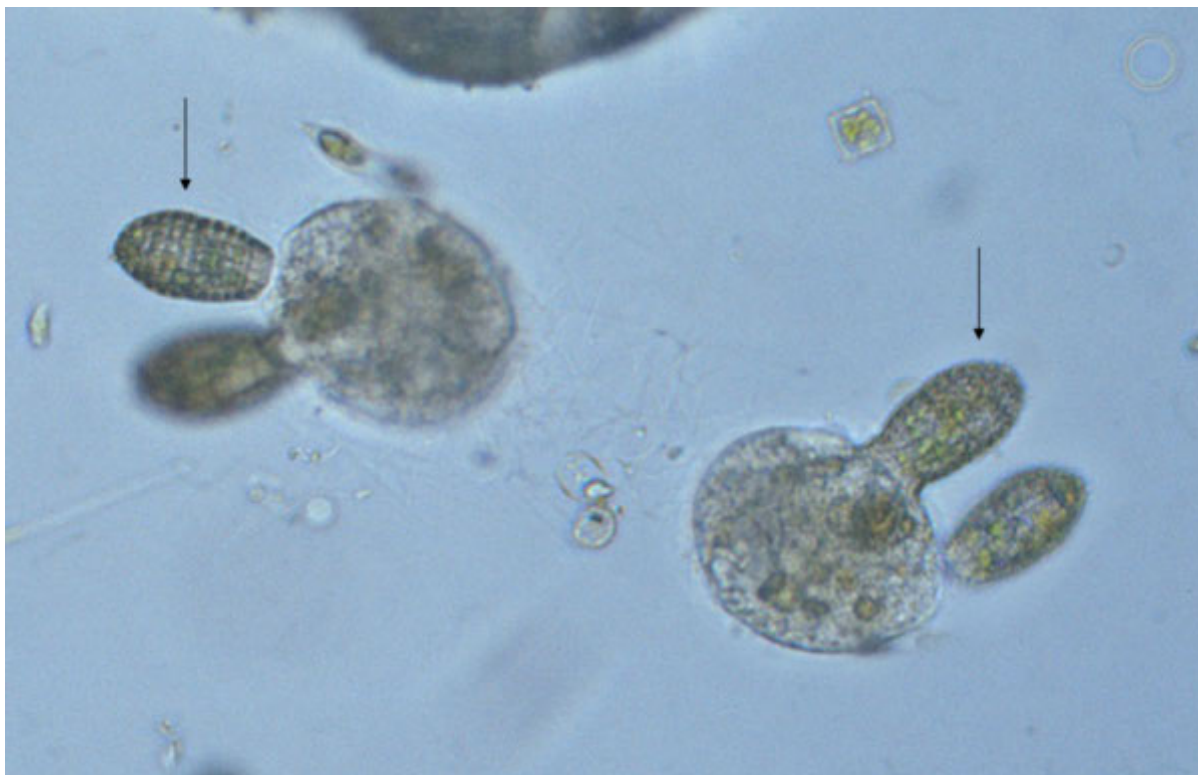
Az anyagfelvétel és leadás a protisztáknál többféleképpen történhet. A **transzmembrán transzport** során az egysejtű kismolekulákat szállít a membránon keresztül, passzív és aktív transzporttal. A passzív transzport koncentrációgradiens mentén, kémiai energia befektetése nélkül zajlik a membrán lipidkettősrétegén keresztül, legjellemzőbb a légzési gázok ilyen módon történő átjutása (O_2 , CO_2). A sejthártyán át a legtöbb anyag transzporterek közreműködésével jut át, például a töltéssel rendelkező vagy hidrofíl molekulák. A transzporterek specifikusak, csak meghatározott anyagot szállítanak (K^+ , Na^+ ionszatomák, glükóz stb.). Az aktív transzport folyamán kémiai energia felhasználásával koncentrációgradiens ellenében, szintén transzporterekkel valósul meg az anyagszállítás.

A csomagolt transzportnál az anyagok szállítása membránnal határolt testekben történik. Az egysejtűek táplálkozásakor a csomagolt transzport **endocitózissal** történik. Az endocitózis folyamata a felveendő anyag természete szerint különböző. A nagyobb méretű, formált táplálék felvétele a **fagocitózis**. A bekebelezésre kerülő táplálék, pl. baktérium körül a sejthártya bemélyed, majd egy kis üreget képez, végül magába zárja és lefűződik vele a citoplazmába. A keletkező vakuola neve **endoszóma**, de nevezik táplálékvakuolának és emésztőüröcskének is.



3.14. ábra. Emésztőüröcskék a) egy napállatka (*Heterophrys myriapoda*) alga-tápláléka az emésztőüröcskében b) az endoszómában egy házas amőba (*Arcella intermedia*) által elfogyasztott élesztősejt látható (b – Dr. Csikós György felvétele)

Az endoszóma kialakulása hasonlóan történik akkor is, ha az egysejtű nem látható méretű partikulumokat vesz fel. **Pinocitózis**nak nevezik azt a folyamatot, amikor az egysejtű a környező folyadékot internalizálja az előbbi módon, de a keletkező endoszóma mérete sokkal kisebb lesz. Ritkán a pinocitózis során képződő endoszóma már mikroszkóppal látható méretű. Többnyire állbat képező egysejtűekben történik, amelyek membránfelszínén a sejtvíz átrendeződése miatt fodrozódás jön létre, majd a fodor két szélé összetapadva magabazár egy kis térrészt a külvilágból és így internalizálja a folyadékot. Sok egysejtűnél **ozmotrófiának** nevezik a táplálékfelvételt, amikor az nem fagocitózis. Ilyenkor strukturálisan általában a pinocitózis történik. A **mizocitózis** (myzocytosis) során a táplálék rendszerint nagy méretű, például egy másik egysejtű. A predátor a zsákmány sejthártyáját valamilyen speciális organellum (módosult állbat vagy pszeudokonoid vagy extruszóma) segítségével felsérti és így jut hozzá a táplálékhoz. Alveolata egysejtűeknél gyakori.



3.15. ábra Mizocitózis – a nyíllal jelzett csillós egysejtű (*Cileps* faj) példányai döglődő csillósokon táplálkoznak

Olykor a közegből csak speciális molekulákat vesz fel az egysejtű. Ilyenkor a molekulák először fajlagosan kötődnek a sejtfelszínen tömörülő receptokhoz, amelyek a bemélyedő sejthártya alatt egy közvetítő, adaptor fehérjén keresztül a klatrin nevű fehérjemolekulához kapcsolódnak (klatrinburkos gödör). Az endoszóma képződése az előzőekhez hasonlóan zajlik, de a burkolt vezikulát kívülről a klatrinréteg határolja. A kialakult endoszómáról a klatrinmolekulák hamar leválnak. Ezt a folyamatot **receptor mediált endocitózis**nak nevezik, jelentősége az, hogy a kis koncentrációban levő, de szükséges anyagokat az egysejtű szelektíven tudja felvenni, a receptorok mennyiségének fokozása révén rövid idő alatt sokkal nagyobb koncentrációban, mint ahogyan a környezetben előfordulnak. A folyamat nem csak a táplálékfelvételnél fontos, a sejtfelszíni glikoproteinek reciklizálását is ilyen módon végzi a sejt.

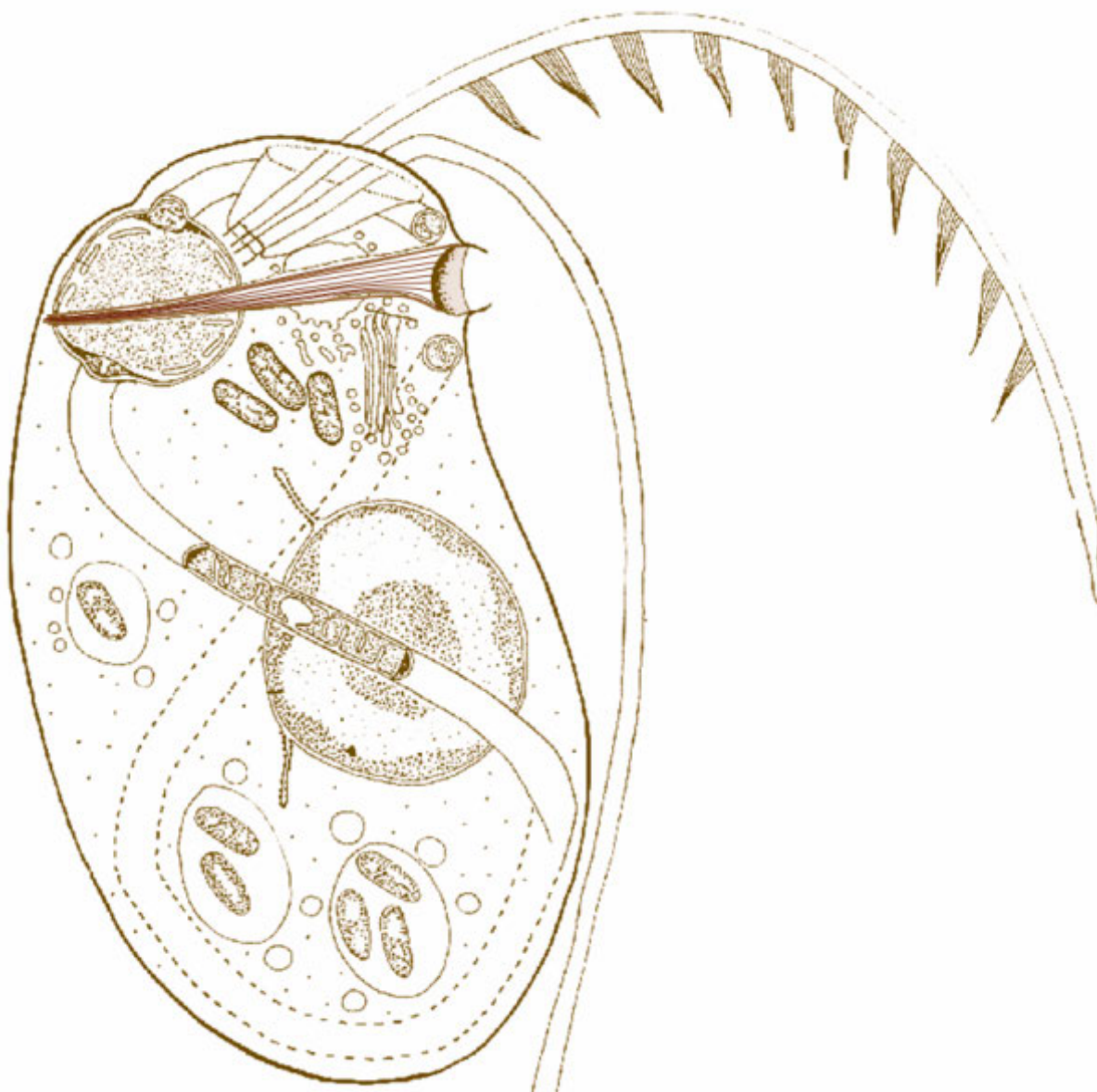
A **kaveolák** a klatrinburkos gödörhöz hasonlóan csak elektronmikroszkóppal látható struktúrák, de még azoknál is kisebbek, szintén az anyagfelvételben játszanak szerepet. A sejtmembránban palackalakú képletnek látszanak. Még kevés egysejtűnél ismertek. Például a *Plasmodium falciparum* eritrociter alakjánál (a vörösvértestben) a gyűrűforma és a trofozoita alakoknál figyelhetők meg ezek a struktúrák, a parazitófor vakuolában és a citoplazmában. A skizontban viszont már nincsenek jelen. Az egysejtű a kaveolákkal történt anyagfelvétel révén tájékozódik a környezetéről (Olliaro és Castelli 1997). A protiszták kaveolákon keresztül is felvehetnek speciális kiegészítő tápanyagokat, pl. vitaminokat, továbbá vírusokat, baktériumokat a környezetből, ennek egyik formája a potocitózis. A **potocitózis** során a kaveola bezárul a felvett anyag körül, majd a citoszól felé kinyílik, tehát nem fűződik le a sejthártyáról. Más típusú kaveolák azonban internalizálódhatnak (ld. a fenti *Plasmodium* példát).

3.2.2. A táplálékfelvételt segítő struktúrák

Az amöboid egysejtűeknél semmilyen különösebb struktúra nem segíti a táplálék felvételét. A baktériumokat és más prédaszervezeteket az egysejtű állábaival körülveszi majd magába zárja. Az állábbal történő táplálkozáshoz viszont az amöbának alzata van szüksége.

A különféle ostoros egysejtűeknél maga az ostor segít a táplálékot az egysejtűhöz hajtani. A mikrométeres nagyságrendű protiszták hidrodinamikai okokból csak vízörvénykeltéssel tudják a részecskéket a víztérből a sejthártyához közelíteni. A galléros-ostorosoknál a gallér mikrobolyhai a préda sűrítését teszik lehetővé.

Az ostorosok egy részénél az egysejtű csak meghatározott helyen, a sejt szájon át tud táplálékot felvenni. Például az Euglenozoa Kinetoplastida csoportjában a parányi, kétostoros, baktériumfaló *Bodo* fajoknak bonyolult szájkészüléke alakult ki a táplálékfelvételhez. A két ostor alapi testjeinek közeléből mikrotubuluskötegek indulnak, amelyek egyike a sejt elülső csúcsi részén visszakanyarodik, ezáltal az egysejtű rosztrumszerűen kihegyesedik, majd a visszahajló rész a sejt szája mögött egy merev sejtgaratot képez, ami mikroszkóppal is észlelhető.



3.16. ábra. A *Bodo saltans* ostoros orális apparátusa: az állandó bukkális üreg mögötti sejtgaratot mikrotubulusok merevítik (ábra: Brooker 1971 nyomán)

A fotoszintetizáló Euglenoidea rokonságába számos heterotróf faj tartozik, például a *Peranema trichoporum*, amelynek van differenciált szájkészülék, vagy az *Entosiphon* fajok, ahol a szájkészülék kiölthető csőalakot formál. Más rokon genuszokban, például a *Notosolenus*-ban nincs differenciált szájkészülék. A Cryptomonadea algáknál a *Goniomonas* genusz az egyetlen, ahol bakterivória előfordul, úgy tűnik, hogy ez a lüktető üröcske közelében valósul meg. Az intesztinális parazita *Giardia intestinalis*-nál egy hosszanti bemélyedés húzódik a hasoldalon, ennek területén történik a táplálékfelvétel. A Parabasalia csoportnál ugyan határozott sejthalak jellemző, mégis a sejt teljes területén történhet endocitózis.

A legdifferenciáltabb **szájkészülék (orális apparátus)** egyben a legbonyolultabb felépítésű egysejtűekben, a csillósokban alakult ki. A csillósok csupán egy helyen, a sejt szájon át (cytostoma) képesek formált táplálék felvételére. A sejt szája a sejtgaratba nyílik (**cytopharynx**). Ezek a mikroszkópos alaktani kifejezések tulajdonképpen a fagocitózis során az endoszóma keletkezését és lefűződését írják le. A sejt szája ebben az értelemben az a sejthártya-

felszín, ahol az endocitózis történik: ezen a ponton nincsenek jelen a membránalveolusok, hiányzik az epiplazma és a kortikális rostrendszer. A sejtgarat a képződő endoszómára utal, mielőtt még az lefűződne. A sejtszáj bizonyos csillósoknál a sejt felszínén minden különösebb külső járulékos struktúra nélkül nyílik (pl. *Prorodon*, *Holophrya* fajok). A *Prorodon* fajoknál azonban a sejtgaratot mikrotubulusok merevítik, ezt **garatvarsának** nevezik. Az orális apparátus sejtén kívüli járulékos része a legtöbb fajnál a sejtszáj előtti árokszerű bemélyedés a hozzá vezető csillómódosulatokkal (szinciliumok). Ezek összességét szokták szájmezőnek nevezni. Az orális apparátus számtalan változata figyelhető meg csillósoknál, az életmódnak megfelelően. Strukturálisan a vízőrvénykeltéshez különféle szinciliumok jöttek létre (sodróhátrák, hullámszóhátrák, peniculus, stb.), amelyek mérete és elrendeződése a fő prédászervezethez sikeres felvételéhez adaptálódott, bár számos fajnál morfogenezis útján az éppen aktuális zsákmányméretre optimalizálható. A táplálékfelvételt végző szinciliumok a testi csillózáttól függetlenül is működhetnek. A *Cyclidium* vagy a *Pleuronema* fajok időnként mozdulatlanul hevernek az alzaton, miközben a hullámszóhátrájukat intenzíven mozgatva a baktériumokat szűrőgetik. A hosszúkás kovamoszatok vagy a fonalas cianobaktériumok (pl. *Oscillatoria*) felvételéhez szintén ideális a sejtszáj mögött található garatvarsa, amely minden külső járulékos csillózat nélkül lehetővé teszi az algák hatékony felvételét (*Trithigmotoma*, *Pseudomicrothorax*, *Nassula* fajok).

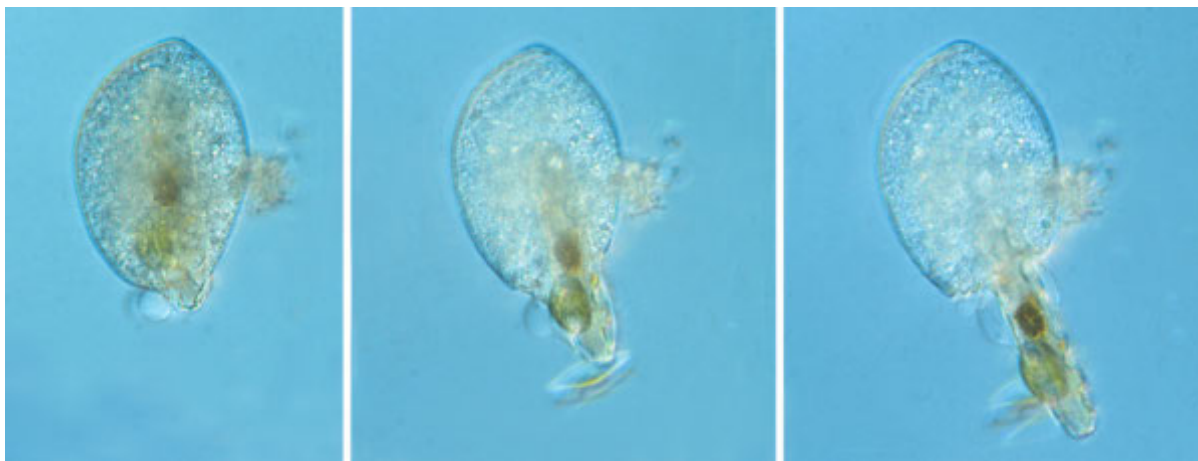
A **mikropórusok** a sejthártya felszínén található parányi betűrődések, ezeken a területeken történik a táplálékfelvétel endocitózissal. Elsősorban az Apicomplexa egysejtűek trofozoita alakjánál fordulnak elő (pl. *Plasmodium* spp.).

3.2.3. Az emésztés

A táplálékot tartalmazó, **lefűződött endoszóma** a sejt belsejébe kerül. A táplálék lebontását az **endoszómális-lizoszómális kompartment** végzi, amelyen belül a különböző anyagok szállítása membránnal határolt vezikulákban történik. Az endoszóma a kompartmentben folyamatosan átalakul, megkülönböztethető a **korai endoszóma** és a **késői endoszóma**. A reciklizáló endoszóma a receptormediált endocitózisnál alakul ki: miután az internalizált receptorok a ligandumokról leváltak, a korai endoszóma membránjának egyik részén fognak csoportosulni. Ez a membránrész lefűződik, hogy visszajuttassa a receptorokat a sejthártyára. A korai endoszóma pH-ja 6 körüli, enyhén savas.

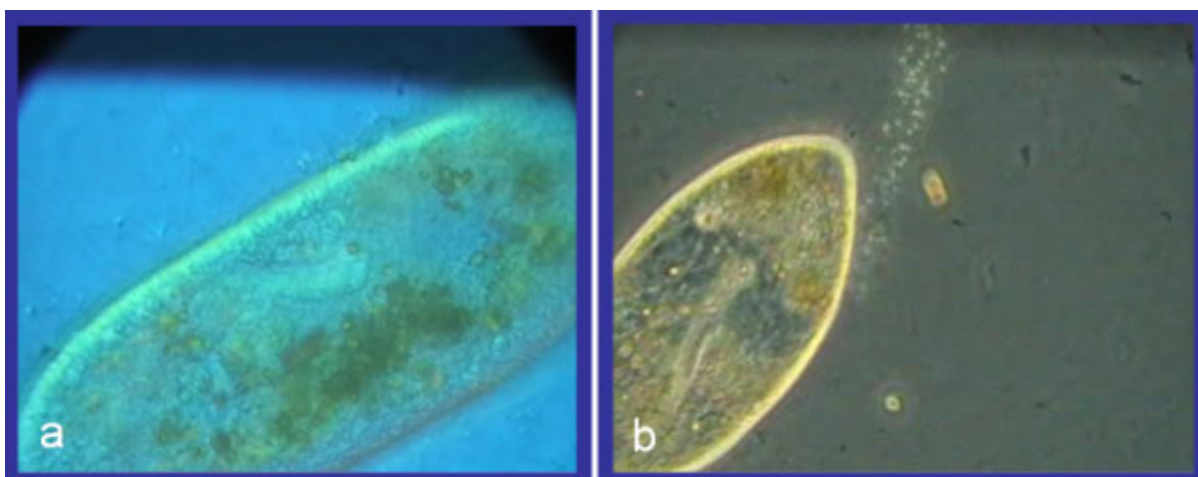
A késői endoszóma összeolvad a lizoszómákkal, ezt követően fagolizozómának vagy digestív vakuolának is nevezik. A lizoszómák savas hidroláz emésztőenzimeket tartalmaznak, továbbá lizoszómális membránfehérjéket, például protonpumpát, és kismolekulák szállítására alkalmas transzportfehérjéket, amelyek a citoplazmába juttatják a táplálékból felszabaduló monomereket. A fúziót követően a protonpumpa aktivitásának köszönhetően a fagolizozóma pH-ja 5 körüli értékre csökken. A savas hidrolázok többtíz enzimféleséget tartalmaznak, amelyek a különböző molekulákat (fehérjék, szénhidrátok, nukleinsavak, zsírok) monomerekre bontják.

A protisztákban hús perctől akár több óráig tarthat az emésztés folyamata. A papucsállatkában a fagocitózist követő emésztés a következőképpen történik: a lefűződő digestív vakuola (DV I.) mérete először a kezdeti 15 µm átmérőről 6 µm-re csökken, pereme szabálytalan körvonalú, parányi tubuláris nyúlványok jelennek meg rajta. A méretcsökkenés részben a parányi, lefűződő tubuláris vezikulák sokasága miatt következik be, részben a folyadékot részlegesen áteresztő vakuoláris membrán miatt (az utóbbi folyamat részletei még nem ismertek). A tubuláris vezikulák beolvadnak a sejtszáj területén a membránba. A digestív vakuolába ezután számos apró, 1 µm átmérőjű, szabálytalan alakú vezikula olvad be, amelyeket acidoszómának hívnak, kialakítva a II. típusú digestív vakuolát (DV II.), a fagoacidoszómát. Ezt követően a lizoszómák fuzionálnak DV II-vel, amelynek térfogata közelítőleg ugyanakkora lesz megint, mint a fagocitózist követően. Így jön létre a fagolizozóma (DV III.). A digestív vakuola membránja a folyamatok során szinte teljesen kicserélődik. A DV III. –ban történik az emésztés. Végül az emészthetetlen anyagokat tartalmazó reziduális test (DV IV.) pH-ja semleges-körüli lesz, megszűnik benne az enzimaktivitás. A tartalmát képező salakanyagot exocitózissal üríti a külvilágba (defecatio). (Hausmann és mtsai 2003)



3.17. ábra. Salakürítés – Egy házas amőba éppen megszabadul az emészthetetlen kovamoszat héjaktól. Az egyik bekebelezett kovamoszat hossza azonos az amóbáéval.

A salakürítés a csillósoknál egy meghatározott helyen, a sejtlészen (**cytopyge**) történik, ahol a sejtszáj területéhez hasonlóan hiányoznak az alveolusok, az epiplazma és a kortikális sejtvázalelemek. Számos baktérium aktívan ürül ki a defecatio során. A salakürítés dinamizmusa függ a reziduális test tartalmától. Egyes biológiaiaktív molekulák (pl. inzulin, ACTH) serkentik vagy gátolják. (Kőhidai és mtsai 1995). Egyes baktériumok megakadályozva a lizoszómák fúzióját, túlélnek a csillósban.



3.18. ábra. Papucsállatka táplálkozása a) a szájkészülék speciális szinciliumai intenzív működésükkel táplálékot sodornak a sejtszájhoz, a citoplazma áramlása (ciklózis) során az emésztőüröcskék körbevándorolnak a sejten – bal oldali videó; b) a papucsállatka a sejtlészen át (cytopyge, cytoproct) üríti a salakanyagokat – jobb oldali videó

A papucsállatkán keresztül alapvetően a bakterivor egysejtűek emésztését lehet illusztrálni. Vannak alapvetően táplálékspecialista egysejtűek, ahol az emésztés is eltér az átlagostól. A *Pseudomicrothorax dubius* csillós hosszú cianobaktérium-fonalak fogyasztására szakosodott. Tápláléka testhosszának akár többtízszere is lehet. A varsakészülékével először egyetlen hatalmas táplálékvakuolába „húzza be” az algát. Az alga már ekkor feltöredezik, de az emésztése még nem számottevő. A hatalmas vakuola kitölti szinte az egész egysejtűt. A következő egy órában a hatalmas vakuola kisebb vezikulákra oszlik, végül a számtalan, 1-2µm átmérőjű vezikulában megkezdődik az emésztés. Ekkor a vezikulák tartalma láthatóan tömörödik. (Hausmann 2002) A hasonló táplálkozását *Nassula ornata* csillós emésztőüröcskéi lilás színűek lesznek a cianobaktérium köztes anyagcseretermékeiktől.

A xilofág – azaz faanyagot emésztő – rovarok bélcsatornájában élő egysejtű szimbionták többsége a Parabasalia ostorosok Hypermastigea rendjébe (sokostorosok), valamint az Oxymonadea ostorosokhoz tartozik. A rovargazdák, ősi csótányok és ősi termeszkek számára az egysejtűek nem létfontosságúak, de tevékenységükkel mindenképpen hatékonyabbá teszik a lignocellulóz emésztését. Az egysejtűekben cellulózbontó és más baktériumok élnek, sokáig

úgy tartották, hogy nélkülük sem a rovarok, sem az ostorosok nem is képesek a cellulóz lebontására. Nemrég azonban az egyik sokostorosban kimutattak endogén celluláz enzimet, de azt, hogy milyen részarányt képviselnek a szimbiota ostorosok a lebontás folyamatában, még nem tudni (Nakashima és mtsai 2002). Az újabb kutatási eredmények szerint a sokostorosok cellobiohidrolázokat és endo-béta-1,4 glukonázokat bocsátanak a bélcsatornába hozzájárulva az emésztési folyamathoz (Tokuda és mtsai 2005). A fagogyasztó termszkekben a cellulózlebontásnak jelenleg három fő útvonalt különböztetik meg: 1. intesztinális ostorosok jelenlétében döntően általuk, az utóbélben történik az emésztés, a természet nyálmirigyében termelt endogén celluláz esetleges segítségével, 2. ostorosok nélkül a középbélben, endogén cellulázokkal, 3. a *Coptotermes formosanus* természetnél a középbélben a rovar endogén cellulázai kezdik az emésztést, majd az utóbélben az ostorosok és más mikrobák folytatják.

3.2.4. Az autotróf egysejtűek

Az autotróf egysejtűek fotoszintetizálnak, őket nevezik egysejtű algáknak. A fotoszintézis során szervesen anyagból állítják elő szerves anyagaikat, emellett azonban számos egysejtű pinocitózissal és a sejtmembránon át transzporterek segítségével képes a környezetből tápanyagokat felvenni. Az algáknál összefoglalóan organotrófiának nevezik ezeket a folyamatokat.

Az **organotrófia** során rendszerint oldott szerves tápanyagokhoz jut hozzá az egysejtű. Egyik formája, az auxotrófia, olyan létfontosságú, speciális kiegészítő tápanyagok kis mennyiségben történő felvételét jelenti, amelyek szintézisére az egysejtű nem képes (ezért az auxotrófia a heterotróf egysejtűeknél is jellemző). Általában vitaminok (B_{12} , tiamin, biotin) és szerves növekedési faktorok kerülnek be a sejtbe ilyen módon, szelektíven a környezetből. A B_{12} auxotrófia számos algánál ismert, a fotoszintetizálók (pl. Euglenoidea) mellett heterotrófoknál (pl. Chrysomonadea) is. Az auxotrófia fontos ökológiai következményeket vonhat maga után: például az *Emiliania huxleyi* kokkolitofóra alga biotint vesz fel a környezetből, B_{12} -t nem. A környezetében előforduló többi alga viszont a B_{12} felvételét igényli, így a B_{12} -ben szegény vizekben az *Emiliania huxleyi* kompetitív előnyre tesz szert a többi algával szemben.

Sok autotróf egysejtű növekedhet sötétben, megfelelő szerves táplálék jelenlétében (egyszerű cukrok: glükóz, fruktóz, szerves savak: ecetsav, tejsav, aminosavak: glicin, leucin, továbbá urea és glicerin). A természetes vizekben létfontosságú, hogy a fotoszintézisre alkalmas, megvilágított víztérből lesüllyedő algák a sötétben is életben maradjanak mindaddig, amíg a vízmozgások révén vissza nem kerülnek a számukra megfelelő vízrétegbe.

A fotoszintetizáló egysejtűeknél a fotoszintézis fényszakasza (ATP és NADPH képzés) és a sötét szakasz (CO_2 megkötése és a Calvin-ciklus) elválasztható: magas szervesanyag tartalom mellett a Calvin-ciklus leáll, míg a fényszakasz energiát szolgáltató lépései tovább zajlanak, lehetővé téve a szerves molekulák felvételét és különböző anyagcsereutak felé történő terelését. Ez az ún. **foto-organotrófia** fakultatív folyamat, amelynek intenzitása a környezeti tényezők (szerves tápanyag mennyisége és egyéb faktorok) függvénye.

A **kemo-organotrófia** heterotróf és autotróf egysejtűekre egyaránt jellemző. A fakultatív organotrófok általában fagotrófok, de magas oldott szerves anyag koncentráció mellett fagocitózis helyett organotróf módon táplálkoznak. Számos Chrysomonadea (pl. *Ochromonas*) és dinoflagelláta (*Oxyrrhis*, *Gyrodinium*) tenyésztethető laboratóriumban heterotróf módon, megfelelő szerves tápoldatban. Rendszerint a természetes környezetben jellemző koncentrációkat meghaladó mennyiségű szerves anyag jelenlétében hatékony ez a táplálkozás, a természetben a fagotrófia az uralkodó.

Az obligát organotrófok már kizárólag az oldott szerves anyagokat veszik fel, tehát a heterotróf egysejtűek közé tartoznak, plasztiszuk nincsen. Általában bomló szerves anyagok környezetében, alacsony pH tartományban (< 6,5) fordulnak elő, ilyenek például a szintelen Euglenoidea algák közül az *Astasia* fajok, vagy a Cryptomonadea-ba tartozó *Chilomonas* fajok. Ez a táplálkozásmód azonban nem terjedt el általánosan a protisztáknál, mivel a baktériumokhoz képest a felület/térfogat arányuk jóval kisebb, így a baktériumok kompetitív előnyt élveznek a protisztákkal szemben az oldott szerves anyagok felvétele során.

3.2.5. A mixotróf egysejtűek

A **mixotrófia** során ugyanaz az élőlény fototróf és heterotróf anyagcserét folytat. Közelebbről nézve mindig egy fagotróf egysejtű az, amely egyidejűleg fototróf lehet. A mixotrófia igen elterjedt a protiszták között. Tanulmányozása egyfelől hozzásegít, hogy megismerjük az eukarióták plasztiszainak kialakulásához vezető folyamatokat. Másfelől, a mixotrófiának fontos szerepe van bizonyos típusú vízi ökoszisztémákban az anyag- és energiaáramlási folyamatok mennyiségi alakulásában. A mixotrófia lehet időleges vagy állandó. Funkcionális feltételeit vagy egy autotróf

szimbionta, vagy egy táplálékszervezetből szerzett, de működőképes plasztisz biztosítja. Figyelemreméltó, hogy a fototróf endoszimbionták általában a gazdán kívül is életképesek. Édesvizekben a zoochlorellának is nevezett *Chlorella* rokonságba tartozó zöldalgák, tengerben a zooxanthellának nevezett dinoflagelláták a legjellemzőbb szimbionta partnerek. A *Chlorella*, mint szimbionta, protisztákön kívül szivacsokban, a zöldhidrában és kistrákokban is megtalálható. Genomja az intracelluláris életmódhoz történt genetikai adaptációról árulkodik. A *Chlorella* közeli rokonai az állati/emberi parazita *Prototheca* és *Helicosporidium* fajok. A sejten belüli életmódhoz történt alkalmazkodás tehát ezek közös ősnél megtörténhetett (Blouin és Lane 2012).

A dinoflagelláták *Symbiodinium* genusz zooxanthelláit a szabad környezetből vehetik fel a gazdaszervezetek, amelyek közé nem kizárólag protiszták tartoznak: számos ismert szimbiózis gerinctelen állat és dinoflagelláták között a *Symbiodinium* fajokkal valósl meg.



3.19. ábra. Szimbionta dinoflagelláták adják az óriáskagyló (*Tridacna* sp.) fémese, irizáló színeit

Symbiodinium fajok más protisztákban is előfordulnak mint szimbionták, például néhány foraminiferában és radioláriában. Újabban felfedeztek tengeri csillósokat is, amelyek *Symbiodinium*okkal élnek együtt, ilyen az Indopacifikus térségben korallzátonyokon talált *Folliculina* rokonságába tartozó *Maristentor dinoferus* vagy az *Euplotes uncinatus*. Az előbbiben talált *Symbiodinium* genetikai vizsgálatok szerint azonos volt azzal, ami a helyi korallokban volt, ezzel szemben az *Euplotes*-é egy másik *Symbiodinium* volt. Az ausztráliai Nagy Korallzátony területén a koralloknál helyenként előfordul a barna sáv-tünetegyüttes, amit kóros elváltozások kísérnek. A barna sáv szindrómás korallok felületéről izoláltak egy szkutikociliátát, amelyben százával fordultak elő a korall *Symbiodinium* partnerei. Az algák a csillósban aktívan fotoszintetizáltak, de azt még nem tudni, hogy a csillós nyújt-e cserébe szerves tápanyagokat a lakójának, avagy táplálkozása során mindig megújítja algaraktárát. (Esteban és mtsai 2010).

A dinoflagelláták nappal fotoszintetizálnak, de éjjel vagy szükség esetén fagocitózisra is képesek. Számos faj a téka lemezeinek széthúzásával egy vékony, hártyaszerű, áttetsző plazmalyúlványt bocsájt ki, az ú.n. **emésztőfátylat**, amelyet ráteríti a prédára. A heterotróf *Protoperdinium vorax* például egy nálánál nagyobb kovamoszatot elfogyaszt az emésztőfátyla segítségével, majd az üres kovavázat otthagyja (Siano és Montresor 2005) (illusztráció: Akselman és Negri 2012). Sok fototróf dinoflagelláták, pl. a *Ceratium* fajok egy hosszú plazmakocsányt nyújtanak ki a téka két barázdájának találkozásánál. A *Ceratium* kocsánya (**pedunculus**) disztális végén bekebelezi a zsákmányát, megemészt, majd a kocsányt visszahúzza (illusztráció: Jacobson és Anderson 1986).

A mixotrófia igen jelentős tényező a foraminiferák és radioláriák körében, amelyek citoplazmájában kis híján minden létező tengeri autotróf eukarióta csoport képviselője megtalálható.

A mixotróf táplálkozás történhet a prédából szerzett működőképes plasztiszok (kleptoplasztiszok) időleges visszatartásával, de ezeket mindig pótolni kell.

3.3. Az anyagcsere molekuláris biológiai szinten – Protisza sajátosságok

Légzés során az élőlény a környezetből származó terminális elektronakceptort használja. A protiszták lehetnek aerob vagy anaerob (mikroaerofil) szervezetek, aszerint, hogy légzésüknél használnak-e oxigént vagy sem. A természetes vizek felszínéhez közel legtöbbször aerob protiszták fordulnak elő. Azonban anaerob és mikroaerofil protiszták is élnek sokfelé. A sekélytavi üledékek, az óceánok és tengerek oxigén-minimum zónája, valamint a tengerfenék alzata olyan élőhelyek, ahol lényegében nincs az élőlények számára felvehető oldott oxigén. A szimbionták és paraziták számára a különböző állatok belső terei, szövetei, sejtjei szolgálnak élőhelyül és ezeken az élőhelyeken az oxigén rendszerint csekélyebb mennyiségben található, mint a felszíni vizekben. (Ez alól egyedül a gerincesek vére jelent kivételt.)

Anaerob légzésről akkor beszélünk, ha a terminális elektronakceptor nem oxigén. A prokariótákkal szemben az eukariótáknál környezetből felvett elektronakceptorok használatára csak kevés példa akad. Állatoknál az anaerob respiráció legjellemzőbb változata a fumarát légzés (bár a légzés-definíció kritériumának nem felel meg teljesen, mert a fumarátot maga a szervezet állítja elő, ugyanakkor protongradiens viszont keletkezik). Protisztáknál csak a nitrát felhasználásról vannak eddig szórványos adatok. **Nitrátlégzésről** a bentikus foraminiferáknál, valamint a rokon Gromiida csoportnál (Piña-Ochoa és mtsai 2010), egyes kovaalgák (Kamp és mtsai 2011), valamint a csillós egysejtűek (*Loxodes* fajok, Finlay és mtsai 1983) körében tudunk. Egy gomba, a *Fusarium oxysporum* elemi ként használ végső elektronakceptorként (Abe és mtsai 2007) és néhány gombánál szintén a nitrát felhasználása ismert. Egy további különbség a prokariótákkal szemben az, hogy az anaerob légző eukarióták általában időszakos alternatívaként használják az eltérő anyagcsereutat az oxigén elektronakceptorral működő normál terminális oxidáció mellett.

Az anaerob protiszták legtöbbje anaerob respiráció helyett fermentál. **Fermentáció** során az intermedier anyagcsere valamely terméke lesz a végső elektronakceptor. Az erjesztéskor szerves elektronakceptorként leggyakrabban használt szubsztrát molekulák a következők: piruvát (a végtermék tejsav vagy etanol), acetaldehid (végtermék etanol), fumarát (végtermék szukcinát), protonok (végtermék hidrogén), és acetyl-koenzim A (zsírsavak és származékaik). A fermentáció során lehetséges olyan reakcióút is, ahol a szubsztrát egy redukáltabb és egy oxidáltabb alakja is felszabadul, például amikor glükózból etanol és széndioxid képződik. A fermentáció vagy kizárólag a citoplazmában játszódik, mint a *Giardia* és az *Entamoeba* fajoknál, vagy egy része a hidrogenoszómában történik (pl. a *Trichomonadida*-nál).

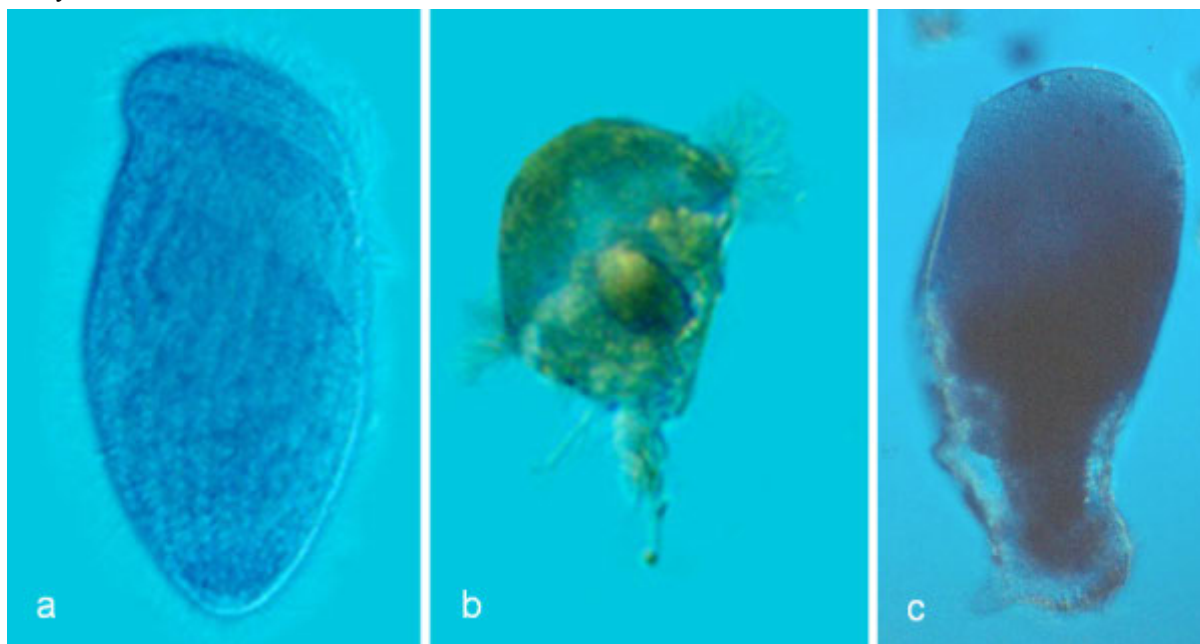
A fermentációhoz nem alapfeltétel az anaerob környezet. Például a tripanoszómák gerincesek vérében élő metaciklikus alakjai magas cukor- és oxigén-koncentráció mellett erjesztenek. ATP-t a fermentálás során szubsztrátszintű foszforilációval termelnek és a glikolízis végtermékét, a piruvátot nem redukálják tovább tejsavvá. A mitokondrium ekkor sokkal kisebb mint a rovar gazdában élő prociklikus alaknál, nem működik benne sem a citromsavciklus, sem a terminális oxidáció. A csökevényes mitokondriumban egyedül a redukált koenzimek oxidációja zajlik: egy alternatív oxidáz végső elektronakceptorként oxigént használ, oxidatív foszforiláció nélkül, miközben a NADH-t oxidálja. Az oxigén közreműködése miatt ezt a folyamatot **aerob fermentációnak** nevezik. Végtermékei között víz is szerepel, miközben az enzimrendszere az anaerob eukariótákéra jellemző.

Az **anaerob fermentáló egysejtűeknél** a mitokondrium belső membránjáról hiányoznak az elektrontranszportlánc összetevői. Ilyenek a mitoszómás *Entamoebidae*, a *Giardia intestinalis* vagy a hidrogenoszómás *Trichomonadida*. Nagyon kis mennyiségben elviselik az oxigént, sőt, végső elektronakceptorként fel is használják, tehát elhanyagolható mennyiségben ugyan, de az oxidációs folyamatok végén víz is keletkezik. Szaporodásukat azonban már kifejezetten gátolja az oxigén. A gátlás az oxigénszenzitív vas-kén klaszter tartalmú fehérjék károsodása miatt alakulhat ki, ilyen például a **piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz enzim (PFO)**.

Az aerob élőhelyek mellett a természetben nagyon sokféle oxigénszegény környezet alakul ki, és ezeken az élőhelyeken jellemzően sok protisza található. Az oxigén ugyan jelen van, de változó, rendszerint igen alacsony koncentrációban. Az itt élő protiszták alacsony oxigénszint mellett még életben maradnak: például 3–30 $\mu\text{M/l}$ oxigén-tartalomnál ami a légköri oxigén tartalom 1–10 százalékának felel meg. Az alacsony oxigén koncentráció mellett szaporodni és növekedni tudó élőlényeket **mikroaerofilnek** nevezik. Némelyik szervezet alacsony oxigén tenzió mellett jobban növekszik mint oxigén mentes környezetben. Számos fermentáló protisza él ilyen feltételek között. (Müller és mtsai 2012)

Anaerobok azok a protiszták, amelyek nem tudnak szaporodni oxigén jelenlétében, az oxigén rájuk nézve toxikus. Az oxigén toxikus hatása azt jelenti, hogy a sejtben található redukált molekulák oxigénnel találkozáskor oxidálódnak, amelynek során szuperoxid anion, peroxid és hidroxil gyökök képződhetnek. Ha nincs olyan enzim, ami ezeket semlegesíti, akkor kárt tesznek a létfontosságú enzimekben. A **kataláz enzim**, ami a peroxiszómaiban termelődik, semlegesíti a fenti anyagokat. Azokban az egysejtűekben azonban, amelyek nem termelnek katalázt, az oxigén veszélyes mérgező. Az ilyen egysejtűek kerülnek az aerob környezetet.

Oxigénmentes környezet leginkább a vízi üledékekben és a nagy növényevő gerincesek bélcsatornájában fordul elő. Az oxigénmentes üledékben különösen a csillósok alkotnak diverz közösségeket. Anaerob üledékekben élnek például a *Metopus*, *Caenomorphia*, *Saprodinium*, *Plagiopyla* csillós egysejtűek. De igen jellemzők a Pelobiontida-k és számos különböző filogéniájú ostoros is. Citoplazmájukban endoszimbionta metanogén baktériumok élhetnek, amint azt a csillósok és a *Pelomyxa palustris* esetében többször kimutatták már. A metanogén baktériumok számára az oxigén halálos mérgező, tehát csak olyan gazdában fordulnak elő, amely biztosítja számukra az oxigénmentes környezetet.



3.20. ábra. Anaerob egysejtűek a) *Metopus* sp. csillós egysejtű b) *Caenomorphia* sp. csillós egysejtű c) mocsári amóba (*Pelomyxa palustris*)

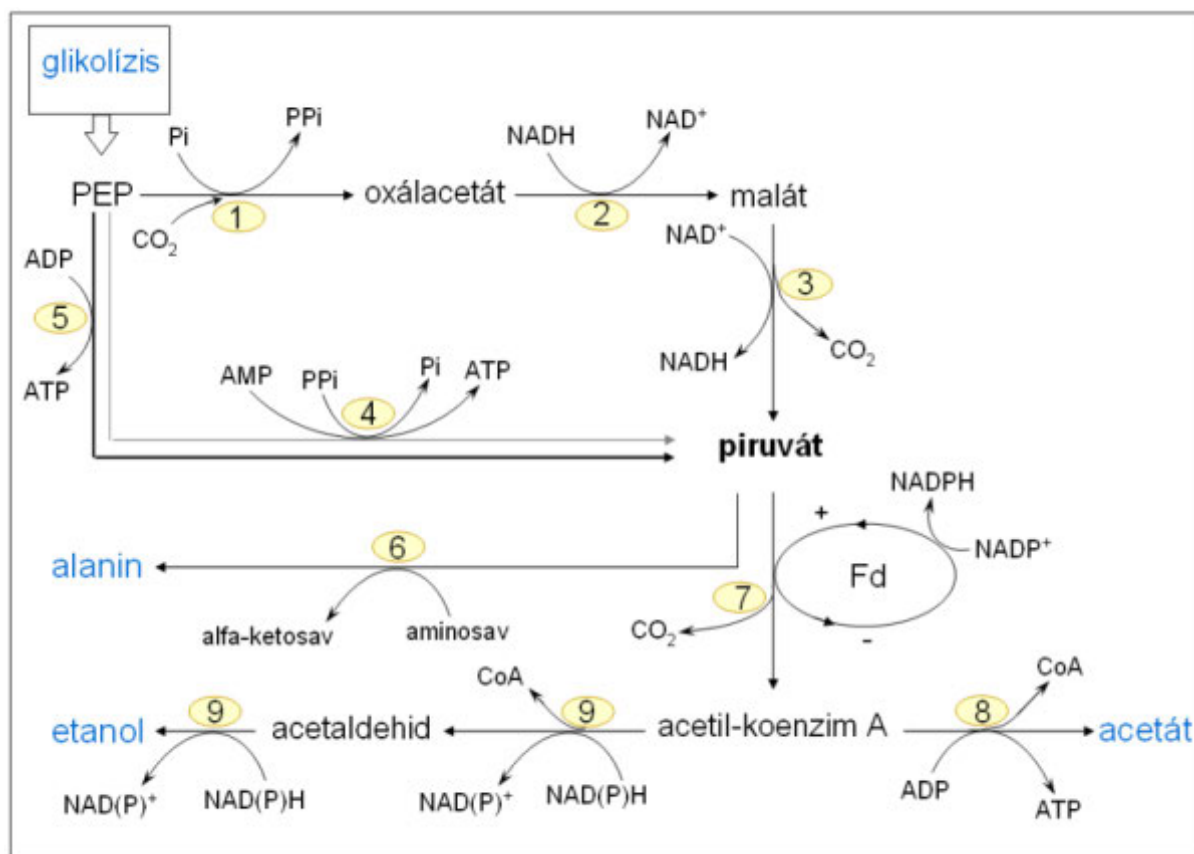
A *Metopus* fajoknál jellemzőek a metanogén endoszimbionták. A *Metopus* vizsgálataánál kiderült azonban, hogy bizonyos határig elviseli az oxigén stresszt: a tenyészetet légköri levegőnek kitéve az egysejtűek két napig életben maradtak. A tenyészet 80 százaléka azonban az első napon elpusztult, az életben maradó csillósok mozdulatlanok maradtak és citoplazmájuk erősen vakuolizált lett. A nagyarányú pusztulás oka az lehetett, hogy károsodtak az intermediér anyagcsere fontos enzimei, mint a hidrogenáz, a piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz, valamint az endoszimbionta metanogén baktériumok. A néhány túlélőnél a citoplazmájukban levő **szuperoxid diszmutáz** (SOD) biztosította az enzimek védelmét az aktív oxigéngyököktől. A szuperoxid diszmutázt már kimutatták számos parazita egysejtűből (pl. *Entamoeba*, *Acanthamoeba*, *Trypanosoma*, *Leishmania*, *Plasmodium*, *Trichomonas* és *Monocercomonas* fajok) és szabadonélőkből (*Hexamita*, *Loxodes*, *Trimyema* fajok) egyaránt. A *Metopus* csillósnál megvizsgálták, hogy hogyan változik a tenyészet oxigénfelvétele a külső oxigénkoncentráció függvényében. A kezdeti emelkedést követően a görbe telítődésbe ment át, ami arra utal, hogy egy bizonyos koncentráció alatt a sejtek felveszik az oxigént, mert a szuperoxid diszmutáz semlegesíti az aktív gyököket, magasabb koncentrációnál viszont már nem. A természetben az oxigénkoncentráció emelkedése viselkedési választ is kivált, az egysejtűek összetömörülnek. A sejtek aggregációja egy félig-meddig izolált mikrokörnyezetet teremt, amelyből az oxigént az egysejtűek hamar eltávolítják (felveszik), így az aggregátumban az oxigén koncentrációja mindig akkora, hogy a SOD még metabolizálni tudja. A *Metopus*-ban talált SOD aktív centrumában mangán ion van. Mangán-tartalmú SOD enzimeket már sok más eukariótánál, köztük protisztáknál is kimutattak. Az eddig vizsgált protiszták közül azonban a *Metopus*-ban van a legkevesebb SOD, ez összefügg azzal, hogy csak alacsony oxigén szint mellett, rövid ideig képes oxigén jelenlétében életben maradni (Narayanan 2010).

Az endozoikus parazita *Trichomonas vaginalis* némiképp más módon reagál az oxigénre. A labortenyészet kialakításakor nem szükséges az anaerob környezetet előzetesen biztosítani: az egysejtű maga állítja elő azt. Eleinte az egysejtűek ugyan aktívan fermentálnak de nem osztódnak. Ez idő alatt a citoplazmában levő **diaforáz enzimek** (NADH oxidáz és NADPH oxidáz) a glükóz lebontása során keletkező redukált koenzimeket oxigén jelenlétében oxidálják, víz keletkezése közben. A reakció közben nem keletkezik ATP és nem alakul ki proton gradiens sem. Addig tart, amíg az oxigén el nem fogy. Amint az anaerob környezet kialakul, a *Trichomonas* oxigén-szenzitív anyagcsere útvonalra tereli a cukorlebontást és szaporodásnak indul. *Giardia*-ban is hasonló diaforázok gondoskodnak az oxigén eltávolításáról. A „kóbor” oxigénmolekulák eltávolítását szolgálják még az **Flvd (flavo-diiron) fehérjék**, amelyeket *Trichomonas*-ból *Giardia*-ból és *Entamoeba*-ból mutattak ki (pl. Vicente és mtsai 2012). A genom-projektek során ezek homológjait zöldalga szekvenciákban is megtalálták. Utóbbi elsősorban talán meglepő, hiszen a fotoszintézis során maguk az algák képeznek molekuláris oxigént. Az Flvd azonban egy nagyon is adaptív stratégia része az algákban, például a *Chlamydomonas reinhardtii*-ban. Ez az alga gyakran vizes talajban fordul elő, ahol nem ritkán anaerob viszonyok uralkodnak. Sötétben, körülbelül fél óra alatt, átvált az anaerob anyagcserére. Ennek során molekuláris hidrogén keletkezik és a fermentáció alatt oxigénszenzitív enzimek jelenlétében termeli az ATP-t. Ilyenkor az oxigén miatti detoxifikálás létfontosságú a számára.

A fermentációs anyagcsereútvonalak száma nem túl nagy az eukarióták és így a protiszták körében. Minden fajnál van egy jellemző anyagcsereút, de lehetnek fajon belül egy-egy adott egysejtű népeségre jellemző variánsok is, ismertek ilyenek például a *Trichomonas vaginalis*-nál, az *Euglena gracilis*-nél vagy a *Chlamydomonas reinhardtii*-nél. A komplex életciklussal fejlődő endozoikus egysejtűek között van, amelyik eltérő metabolizmussal fejlődik a különböző gazdáiban: például a *Trypanosoma brucei* a rovar- és emlősgazdáiban.

Az *Entamoeba histolytica* anaerob endozoikus parazita amőba, amelynek fermentációja CO₂, etanol és acetát képződéséhez vezet. Az utóbbi kettő aránya a nyomokban jelenlevő oxigénmolekulák mennyiségétől függ¹. A cukorlebontás teljes mértékben a citoplazmában zajlik. A keletkező foszfoenol-piruvátból (PEP) piruvát keletkezik. Ezt a folyamatot az eukariótákban jellemző piruvát kináz enzim helyett a piruvát-ortofoszfát dikináz katalizálja (kis mennyiségben egy ritka piruvát kináz homológ is jelen van). A piruvátot a piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz (PFO) oxidálja. A keletkező acetyl-koenzim A-ból részben acetát lesz miközben ATP keletkezik, részben (több lépésben) etanol, ennek során oxidálódnak a redukált koenzimek (NADH). Az *Entamoeba* acetyl-koenzim A szintáz enzime az eukarióták között ritka, de *Giardia*-ban szintén ez működik. Genomvizsgálatok alapján homológja több protisztában is előfordul (pl. *Thalassiosira pseudonana* kovaalga, több spórás egysejtű: *Plasmodium* spp., *Cryptosporidium muris*, a sztramenopila *Blastocystis hominis* és az exkaváta *Naegleria gruberi*). Az etanolt előállító enzim egy kettős aktivitású dimér alkohol-aldehid dehidrogenáz, amely N-terminális végén egy aldehid dehidrogenáz, C-terminális végén pedig egy alkohol dehidrogenáz domént hordoz. Működése során az acetyl-koenzim A-ból először acetaldehid majd etanol képződik. Ennek az enzimnek a monomerje előfordul zöldalgákban, *Giardia*-ban, és a gén homológját kimutatták több más protisztában. Az *Entamoeba* aminosavat (alanint) is termelhet.

¹Az *Entamoeba histolytica* bakteriális eredetű gének által kódolt oxigén reduktáz enzimekkel rendelkezik, amelyek flavo-diiron típusú fehérjék (Vicente és mtsai 2012).



3.21. ábra. Az *Entamoeba histolytica* fermentációjának lépései a citoplazmában és a lehetséges végtermékek kialakulása (Enzimek: 1: foszfoenol-piruvát karboxitranszferáz, 2: malát dehidrogenáz, 3: malát enzim, 4: piruvát kináz, 5: piruvát-ortofoszfát dikináz, 6: L-alanin aminosztransferáz, 7: piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz, 8: acetyl-koenzim A szintetáz, 9: alkohol dehidrogenáz) (Müller és mtsai 2012 nyomán)

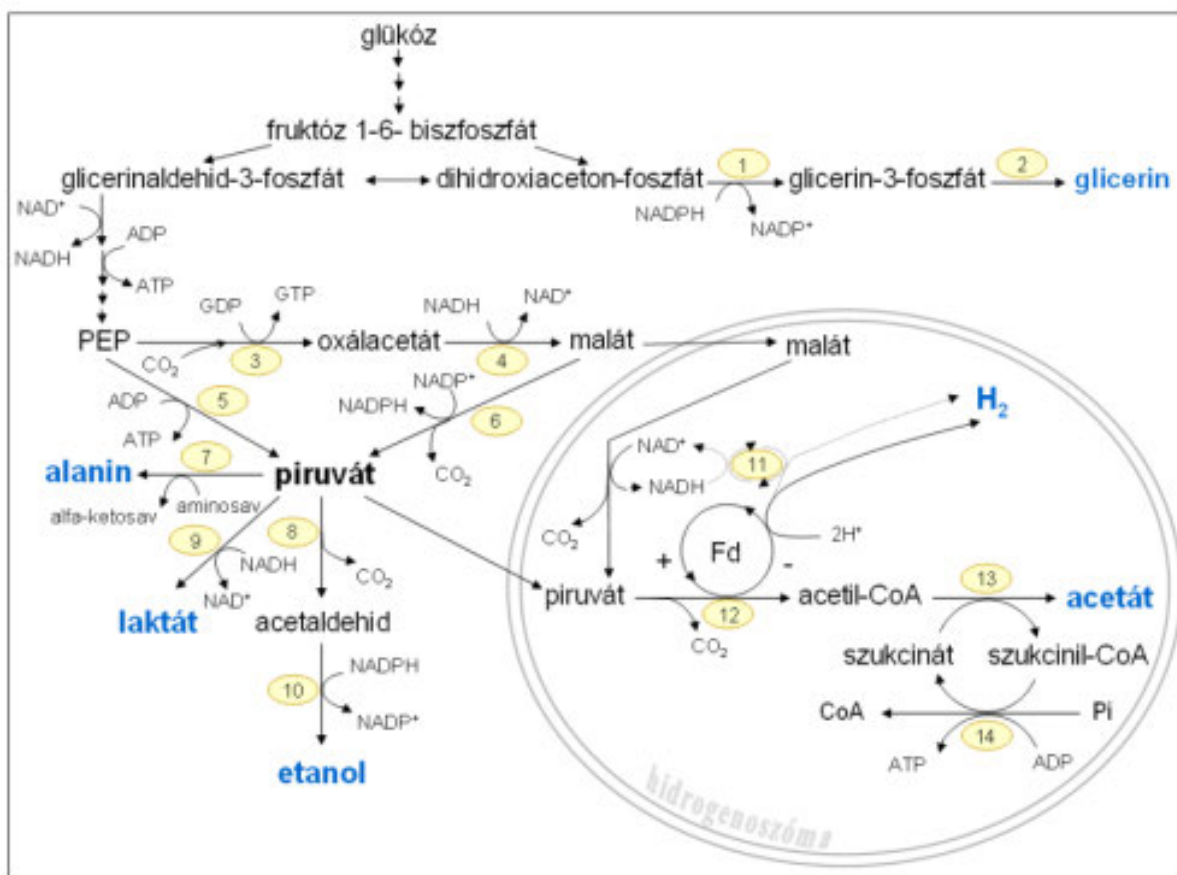
Az *Entamoeba*-okozta betegségek gyógyszeres kezelése során nitroimidazol vegyületeket használnak (pl. metronidazol). Ezeket többek között a sejt PFO által katalizált reakciói során keletkező elektronok redukálják és az így aktivált citotoxikus vegyületek pusztítják el az egsajtjt.

Az *Entamoeba*-ban levő mitokondrium származék a **mitoszóma**, amely a mitokondriumokra jellemző ADP/ATP transzlokázt tartalmaz. Nem tudni még, hogy itt mi a szerepe. Nemrég a szulfát aktiváláshoz szükséges enzimet is kimutattak belőle. Eddig csupán egyetlen anyagcsere folyamatot gyanítottak a mitoszómával kapcsolatban, a vas-kén klaszterek (ferredoxin) érési és detoxifikálási folyamatát. (A citoplazmában működő PFO katalitikus centrumában két vas atom van, amelyeket cisztein aminosavak kénatomjai kötnek. A PFO katalitikus centruma tehát konzervatív felépítésű vas-kén fehérjéből áll, ezek képzésében vehet részt a mitoszóma.) A mitoszóma az energiaszerző folyamatokban valószínűleg nem vesz részt. A PFO a citoplazmában működik, a hidrogenozómára jellemző hidrogenáz aktivitást nem mutattak még ki *Entamoeba*-ban. Genomja azonban több hidrogenáz homológot is rejt, amelyek egyikét *E. coli* baktériumba beültetve az aktívnak bizonyult.

A mitoszóma fontos gyógyszerhatóanyag célpont, ezért a protein-import mechanizmusát behatóan kutatják.

A Trichomonadida anaerob egysejtűekben fedezték fel a hidrogenozómát (Lindmark és Müller 1973). Ezt az organelumot legtöbbször a *Trichomonas vaginalis* humán parazitában kutatták. Normál fermentációjának végtermékei glicerín, tejsav és etanol, ezek a citoplazmában képződnek, valamint molekuláris hidrogén, széndioxid és ecetsav, amelyek a hidrogenozómában keletkeznek. Kis mennyiségben aminosav, alanin is képződik a citoplazmában, de ezt nem bocsátja ki a környezetébe, szemben a glicerinnel, ami a sejten kívül is kimutatható. A hidrogenozómába a citoplazmában képződött piruvát vagy malát kerül be. Az almasav piroszölősavvá alakul, amelyet nem a citoplazmában, hanem a hidrogenozómában lokalizált malát enzim katalizál. A piruvátot a PFO dekarboxilálja, miközben széndioxid, acetyl-koenzim A keletkezik és az enzim ferredoxin része redukálódik. A redukált ferredoxint a ferredoxin-dependens vas hidrogenáz oxidálja, miközben az elektronok a mátrixban levő protonokkal egyesülve

molekuláris hidrogént képeznek. Az acetyl-koenzim A átalakítása során az acetát-szukcinát-koenzim A transzferáz enzim szukcinil-koenzim A-t és acetátot hoz létre. Az acetát mint végtermék távozik, a szukcinil-koenzim A molekulát a szukcinil-koenzim A szintetáz hasítja, szukcinátra és koenzim A-ra, miközben ATP keletkezik. Ez a hidrogenozóma reakcióútjainak energia-konzerváló lépése. Az ATP-t valószínűleg egy mitokondriális jellegű ADP/ATP szállító fehérje homológ juttatja ki a citoplazmába. A *Trichomonas vaginalis* fajnál egy további energiaszerző reakcióút is létezik, bár jelentősége messze elmarad a fenti útvonalétól. Az arginin dihidroláz útvonal első enzimjét, az arginin deiminázt kimutatták a hidrogenozómából, a folyamat többi komponense a citoplazmában található.



3.22. ábra. Anyagcsereutak a *Trichomonas vaginalis* fermentációja során a citoplazmában és a hidrogenozómában (Enzimek: 1: glicerol-3-foszfát dehidrogenáz, 2: glicerol-3 foszfátáz, 3: PEP karboxikináz, 4: malát dehidrogenáz, 5: piruvát kináz, 6: malát enzim, 7: alanin aminotranszferáz, 8: piruvát dekarboxiláz, 9: laktát dehidrogenáz, 10: alkohol dehidrogenáz, 11: NADH dehidrogenáz két különböző alegysége 12: piruvát-ferredoxin oxidoreduktáz, 13: acetát:szukcinát-CoA transzferáz, 14: szukcinil-CoA szintetáz) (Müller és mtsai 2012 nyomán)

A *Trichomonas* tisztított ferredoxin fehérjéjének molekuláris szerkezetét behatóan vizsgálták, már a pontos térszerkezetét is ismerik.

A közeli rokon, *Tritrichomonas foetus* fajban hasonlóak a reakcióutak, de a végtermékek között nincs tejsav, csak etanol és alanin (Müller és mtsai 2012).

3.4. Ozmoreguláció

Az egysejtűek jelentős hányada hipozmotikus környezetben, édesvízben él, ezért a külső víztér és a citoplazma között egy állandó ozmotikus gradiens van. A sejtbe folyamatosan bejutó víz (ami részben a membránon át, részben a táplálékfelvétellel kerül a sejtbe) hamar szétpukkasztaná az egysejtűt. A túlzott víztartalomtól a **lúktető üröcske-komplex** (más néven kontraktilis vakuola-komplex, **KVK**) védi meg a szervezetet.

A kontraktilis vakuola-komplex legrégebben ismert feladata az ozmoreguláció. Az egysejtűek citoplazmája hipertónikus a környezettel szemben, édesvíz esetében a sejt ozmotikus nyomása 45–117 milli osmol/kg, míg az édesvízé < 7 milli osmol/kg. Ha a sejt környezetének ozmózisnyomása változik, akkor a lüktető üröcske-komplex működésének intenzitása is módosul. Ha további változás nincs, akkor az egysejtű úgy alkalmazkodik hosszabb távon a megváltozott ozmolaritású környezethez, hogy változik a vízfelvétele, megváltoztatja a sejtmembránnak a víz számára történő átjárhatóságát és a citoplazma ozmolaritását. A folyamat mindig úgy alakul, hogy a citoplazma hiperozmotikus maradjon a külvilággal szemben. Amint az alkalmazkodás folyamatát követően a citoplazma ismét hiperozmotikussá válik, a lüktető üröcske-komplex működni kezd. A folyadék kipumpálása mellett a rendszer különböző anyagokat juttat ki a sejtől, illetve a sejtfelületre. Ez a feladat még kevésbé ismert. Annyit már tudni róla, hogy időnként nátrium és kalcium kiválasztása történik ilyen módon. A protiszta citoplazmára általánosan jellemző a viszonylag magas kálium- és alacsony nátrium-koncentráció. A központi vakuolában azonban még magasabb a kálium, valamint a klorid ionok koncentrációja, mint a citoplazmában. Egyelőre nem ismert, hogy van-e kapcsolat a fenti kationok aktív transzportja és a lüktető üröcske-komplex elektrolit-tartalmának alakulása között.

A lüktető üröcske-komplex egy másik feladata a sejt térfogatának gyors megváltoztatása. Hipertóniás közegben a KVK működése leáll és az egysejtű mérete csökken. Ha nem végzetes a változás, az egysejtű visszanyeri alakját és a KVK ismét működni kezd. A hipertóniás külső környezethez az egysejtű úgy alkalmazkodik, hogy egyes kismolekulák (aminosavak, bizonyos monoszacharidok) és kationok koncentrációját növeli a citoplazmában. **Hipotóniás sokknál** a sejt eleinte növekszik, majd visszatér az eredeti sejtalakhoz. Eközben az egysejtű összefoglalóan ozmolitnak nevezett anyagokat juttathat a környezetbe, amelyek közvetlen vizet vonnak ki a sejtől s ezáltal a sejt térfogatát csökkentik.

Az **ozmotikus stressz** olyan egysejtűeknél jelenti a legnagyobb kihívást, amelyek jellemzően változó elektrolitkoncentrációjú élőhelyeken fordulnak elő. A brakkvizek és kontinentális sósvizek protiszta lakói gyakran ki vannak téve ozmotikus sokknak. Az ilyen élőhelyeken előforduló eurihalin *Dunaliella salina* zöldalga az ozmotikus stresszvizsgálatok egyik modellszervezete lett (Ramos és mtsai 2011). Az eukarióta mikroalgák között egyedülálló módon glicerint és béta-karotint halmoz fel. Utóbbi a kloroplasztisz sztrómájában található lipidcseppekben van jelen. A sejt alakváltozását nem korlátozza merev sejtfallal, ezért az ozmotikus sokk hatására látványosan duzzad vagy zsugorodik. Ozmoregulációja más módon történik mint az eddig bemutatott protisztáknál. A *Dunaliella salina*-ban nincsen lüktető üröcske, bár a sejt acidokalciszómát tartalmaz. Kezdetben a citoplazma fagyáspontját vizsgálva arra következtettek, hogy az alacsony fagyáspontérték minden bizonnyal a citoplazma magas nátriumklorid koncentrációjával magyarázható. Az elektrolitkoncentráció vizsgálata azonban nem igazolta ezt a feltevést. Később derült ki, hogy a szénhidrátanyagcsere számos enzimjét a nátriumklorid kifejezetten gátolja, így ennek jelentős mennyiségi növelése káros lenne az egysejtű számára. A *Dunaliella* nem a sót, hanem a fotoszintézis során előállított glicerint használja az ozmotikus stressz kiküszöbölésére. A legtöbb eukarióta sejtmembránja a glicerint számára jól átjárható. A *Dunaliella*-ban viszont a megnövekvő külső sókoncentráció hatására intracellulárisan megemelkedik a glicerint mennyisége. A *Dunaliella* sejtmembránja nem ereszt át a glicerint (Oren 2005). Ennek hátterében a sejtthártya szterol és foszfolipid molekuláinak megváltozó aránya állhat. Az ozmotikus sokk közvetlen hatására a membrán szterolok a citoplazma raktárakból bekerülő további szterollokkal együtt megnövelik a sejtmembrán lipdkettősrétegének a rendezettségét, miközben intracellulárisan fokozódik a sejt glicerint szintézise. Mindkét folyamat előnyös az egysejtű számára. A második lépésben a megnövekedett intracelluláris glicerinkoncentráció eredményeként egy új ozmotikus egyensúly áll be, de ebben a fázisban a szterolok aránya csökkenni kezd a sejtthártyában. A membrán rendezettségét a továbbiakban más molekulák, különböző glicerinszármazékok fogják fenntartani (például DGST: diacilgliceriltrimetilhomoszerin), továbbá a foszfolipid oldalláncoknál megnő a telített zsírsavszármazékok aránya. A *Dunaliella* glicerinszintézisének emeléséhez szükséges egy a sejtthártyában helyet foglaló Na-függő foszfáttranszporter (DvSPT1) jelenléte. Hiperozmotikus sokknál vagy foszfát-éhezéskor ennek a transzporternek a mennyisége nő. Foszfátéhezés hatására emelkedik a foszfátbevitel rátája és az extracelluláris foszfátáz aktivitás. A foszfát bevitel nátrium szimporttal történik. A Na^+ /foszfát szimporter mellett Na^+ /szulfát szimport is történik. Ez arra utal, hogy a *Dunaliella* a nátriumfelvétel során kialakuló elektrokémiai nátrium-gradienst használja fel a foszfát és szulfát felvételhez szükséges energia biztosítására. Ez a mechanizmus az állatoknál jellemző, ahol a nátrium ionok transzportja egyike a legalapvetőbb transzportfolyamatoknak, szemben a gombákkal és növényekkel, amelyeknél a protontranszport a jellemző. A foszfátkoncentráció emelése nem csak a foszfátraktárak feltöltéséhez kell, hanem ez teszi lehetővé a glicerint mennyiségének növelését, amely már közvetlenül védi az egysejtűt az ozmotikus sokk hatásaitól. (Li és mtsai 2006).

3.5. Ingerlékenység

3.5.1. Az élettelen környezet jelzéseinek fogadása

Az egysejtű a környezete különböző típusú változásait érzékeli és reagálhat rájuk, ami többnyire mozgásváltozásban nyilvánul meg. Különbözőbb külső inger nélkül a víztérben a csillósok random módon úszkálnak, kitüntetett irány nélkül, általában a hossz tengelyük körül egy helikális pályát leírva. A felületen mozgó járólábacsok csillósok (pl. *Euplotes* és *Stylonychia* fajok) minden különbözőbb környezeti hatás nélkül ide-oda szaladgálnak az alaton, hirtelen irányváltogatások közepette. Mindkét mozgásforma belső szabályozás alatt áll. Az utóbbi esetben kimutatták, hogy a membránpotenciál erősen ingadozik az *Euplotes* és *Stylonychia* fajoknál. A membránpotenciál változása eléri azt a feszültség értéket, amikor kisülés következik be és a kalcium akciós potenciál minden esetben a csillómozgás reverzióját eredményezi (ellentétes lecsapási irány).

Az ingerre kiváltott mozgásformák protisztáknál különböző eredetű taxisok vagy kinézisek lehetnek, aszerint, hogy van-e konkrét iránya a kiváltott mozgásnak vagy nincs, csak az egysejtű sebessége és úszásiránya változik meg. Pozitív (vagy direkt) kinézis akkor fordul elő, ha az úzás sebessége nő, míg negatív (vagy inverz) kinézis akkor, ha az csökken. Számos amőba gyorsabban kezd kúszni ha erősebb lesz a megvilágítás (pozitív fotokinézis). A zöld papucsállatkák a látómező megvilágított részén gyűlnek össze, ott mozgásuk lelassul (negatív fotokinézis). Ha a világítás még erősebb, akkor a kevésbé megvilágított tér felé úsznak mind gyorsabban és kevesebbet fordulnak vissza, mint normál úzásuk során (ez is pozitív fotokinézis).

A taxis típusú, ingerre kiváltott mozgásformánál az inger iránya befolyásolja a mozgást. Egyes Metazoa sejtípusok (pl. ivarsejtek, fehérvérsejtek) is reagálhatnak taxis jellegű mozgással a környezet bizonyos ingereire (pl. kémiai ingerek). Például a leukociták kemoattraktánsok hatására lépnek ki az erekből és jutnak el arra a helyre ahol az immunválasz bekövetkezik (Constantin és Laudanna 2010). Emiatt a taxisok protiszta modellszervezetekben történő tanulmányozásának komoly élettani és egészségügyi jelentősége van. A taxisok kutatásánál legtöbbször használt protiszta modellek a *Tetrahymena* és a *Dictyostelium*.

A direkcionális mozgásokat gyakran valamilyen mechanikai vagy kémiai inger váltja ki.

A **mechanotaxis** jelentőségét főként amőboid egysejtűeknél (valamint fehérvérsejtéknél) vizsgálták. Például a *Dictyostelium* amőbák aggregációjának kezdetén kulcsfontosságú ez a folyamat. Az, hogy a mechanikai stressz milyen módon váltja ki biokémiai folyamatok sorát az egysejtűben, sokáig ismeretlen volt. Az *Entamoeba histolytica* uroidális pólusánál (testvégénél) lokálisan mágneses mező gradienst hoztak létre vagy a sejten kívül vagy a sejt belsejében. Az intracelluláris gradiens hatástalan volt, azonban az extracelluláris gradiens megváltoztatta az amőba mozgását: a csökkenő erősségű mágneses tér irányában mozdult el és polaritását tartósan megőrizte. Sikertelenül azonosítani a jelátviteli mechanizmus első elemét, a foszfatidilinozitol-3-kinázt (PI3-K). Tehát ez indítja el a sejt váz átrendeződéséhez és a mozgás megváltozásához vezető folyamatot (Riviere és mtsai 2007).

Az inger által kiváltott mozgás idővel változhat. Például a nagyméretű, kontraktilis heterotrichák, mint a *Stentor* vagy *Spirostomum* fajok a szabályos időközönként végzett mechanikai ingerlésre egy adott idő elteltével már nem reagálnak élesen, villámgyors összehúzódással. Ez a válasz az állatok habituációjára emlékeztet.

A protiszták direkcionális mozgásai között talán a **kemotaxis** tanulmányozák legtöbbször, hiszen e témában jelentős számú, az állati sejtek migrációs folyamataival analóg folyamat figyelhető meg (Kőhidai 2012).

A fényre minden egysejtű érzékeny. A legtöbb protisztánál jellemző válaszreakció a **negatív fototaxis**, amikor a megvilágítás irányával ellentétesen haladnak. Néhány egysejtűben speciális organellek alakultak ki bizonyos érzékelési feladatok ellátására. A csillósok Ophryoglenida rendjében alakult ki a **Lieberkühn-féle szervecske**. A vesealakú organellek („watch-glass organelle”), az orális régióban helyezkedik el, feltételezhetően a táplálék megtalálásában és felvételében játszik szerepet. A nagyjából 7x3x1 µm méretű organellek többszáz, erősen fénytörő lapocskából épül fel. Az Ophryoglenida csillósok komplex fejlődésű hisztocita fajok, ahol a mozgékony, táplálékot kereső alak (theront) **pozitív fototaxis** mutat. A táplálkozás után a soronkövetkező fejlődési alaknál viszont (protomont) már egyértelműen negatív fototaxis figyelhető meg. A Lieberkühn-féle szervecske mindkét fázisban jelen van. A direkcionális mozgás iránya tehát fajon belül is eltérhet a fejlődési állapotnak (és ezzel összefüggésben az életmódnak) megfelelően.

A nitrát légzést végző mikroaerofil *Loxodes* csillósok optimuma szűk fizikai határok között mozog. Az oxigénmentes vízréteget éppúgy kerülik, mint az aerob térségeket. A *Loxodes* számára ezért a **neutrális gravitaxis** rendszerint előnyös. Ennek során az egysejtű a felületen fel-le siklik, úgy, hogy a mozgás eredője nulla, ugyanott marad. A csillós dorzális oldalán apró, 5 µm méretű gömböcskék sorakoznak egymás mögött, amelyek egyfajta mikroméretű sztatocisztát képeznek, amelyek működési elvét már megfejtették. A Müller-féle testekben egy bárium kristály és egy egészen rövid csillószál található. A báriumkristály mindig a földi gravitáció irányának megfelelően helyezkedik el a vakuolában, és az egysejtű úszásirányától függően más-más irányból érinti meg a csillót. A csilló alapi testje összeköttetésben áll a kortikális filamentumokkal, amelyek a testi csillók alapi testjeihez futnak. Ilyen módon a sztatocisztoidból a mozgást kivitelező csillókhoz jut az információ és befolyásolja az egysejtű úszásirányát. (Hausmann és mtsai 2003)

3.5.2. A sejt-sejt kommunikáció lehetőségei és a „szociális” paraziták

A sejt-sejt kommunikáció számos jól ismert példájáról tudunk a protiszták között. A csillósoknál a konjugáció előtt kibocsájtott gamonok a kemorecepció elvén segítik elő, hogy a konjugánsok egymásra találjanak.

A csillósoknál (*Tetrahymena*-ban) több, a sejt-sejt kommunikációban részt vevő molekulát sikerült kimutatni, amelyek emlősben és az emberben jelen vannak: ezek az ACTH, inzulin, relaxin, interleukin 6, endothelin és melatonin. A molekulák pontos szerepe az egysejtűekben még nem ismert (pl. Csaba és mtsai 1999, Köhida és Csaba 1995, Köhida és mtsai 2000, 2003).

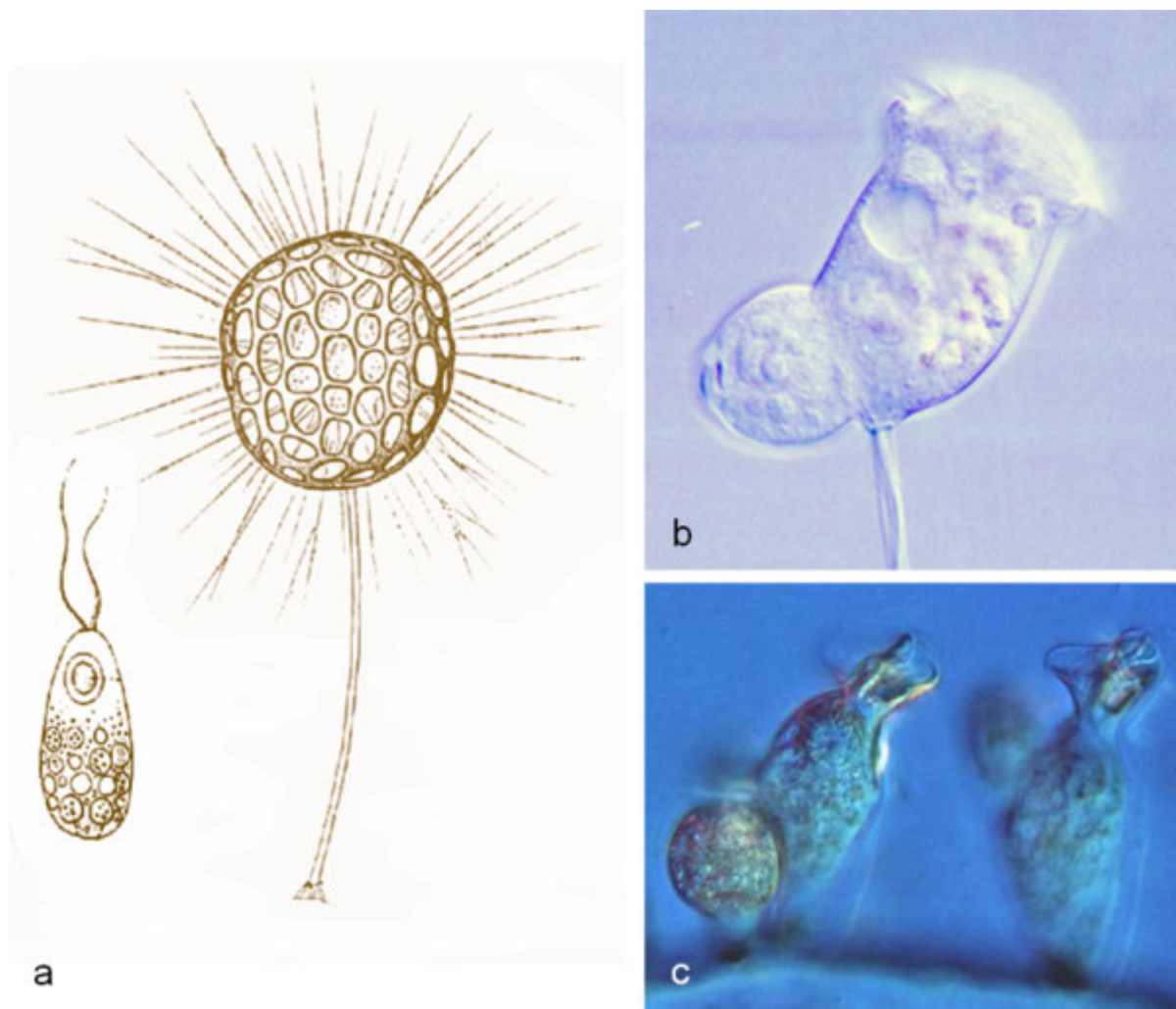
A következőkben a kommunikáció olyan példáiról lesz szó, amelyek molekuláris szabályozási háttere még jobbára feltáratlan, de a jelenségek megléte modelleken keresztül igazolást nyert.

Egyes protisza parazitáknál a populáció szabályozása sajátos, a baktériumoknál megismert **quorum sensing** elve alapján történik. A legtöbb élősködő számára fontos, hogy a gazdaszervezet tartósan biztosítsa a parazita szükségleteit. A *Trypanosoma brucei* hemoflagellátá képesek szabályozni önnön populációjuk méretét a gazdán belül. Az emberi vérben a *Trypanosoma brucei* hosszú, nyúlánk tripomasztigóta formái uralkodók. Ezek a formák osztódóképesek. A sejtpopulációban idővel rövidebb, zömökebb tripomasztigóták keletkeznek, ezek az alakok azonban nem tudnak osztódni (és antigén variációt sem mutatnak). Egyelőre csak feltételezik egy olyan molekula képződését, amelyet a megnyúlt alakok a parazitémia tetőpontján kezdenek termelni, ez indukálhatja a zömök formák kialakulását. Utóbbiaknál fokozatosan olyan preadaptációk is megjelennek, amelyek a rovgazdában lehetnek előnyösek (pl. jól fejlett mitokondrium, glikoszómák redukciója stb.). Eger modellben végzett kísérletek alátámasztották a hosszúság és zömök alakok arányának a változását, utóbbi javára az időben. A mennyiségi adatokra felállított matematikai modellek is alátámasztják a **quorum sensing** mechanizmus meglétét. Ez azt jelenti, hogy a biológiai rendszerekben a sejtes populációk egyedsűrűségének változása hatékonyan képes befolyásolni milyen – biokémiai indikátorokkal is jól jellemezhető - funkcionális állapotot vesz fel a populáció..

A *Plasmodium chabaudi* az ivararányát is tudja módosítani, aszerint, hogy mekkora a populáció genetikai diverzitása. Minél kisebb, annál inkább növeli a gaméták között a nőivarúak arányát. A Metazoa-nál működő hipotézist sikeresen tesztelték, úgy, hogy különböző számú genotípus-variánszt juttattak be a kísérleti állatokba. A *Plasmodium*-ok a genomvariánsok számától függően állították be az ivararányukat. (Lopez és mtsai 2011)

3.6. Szaporodás

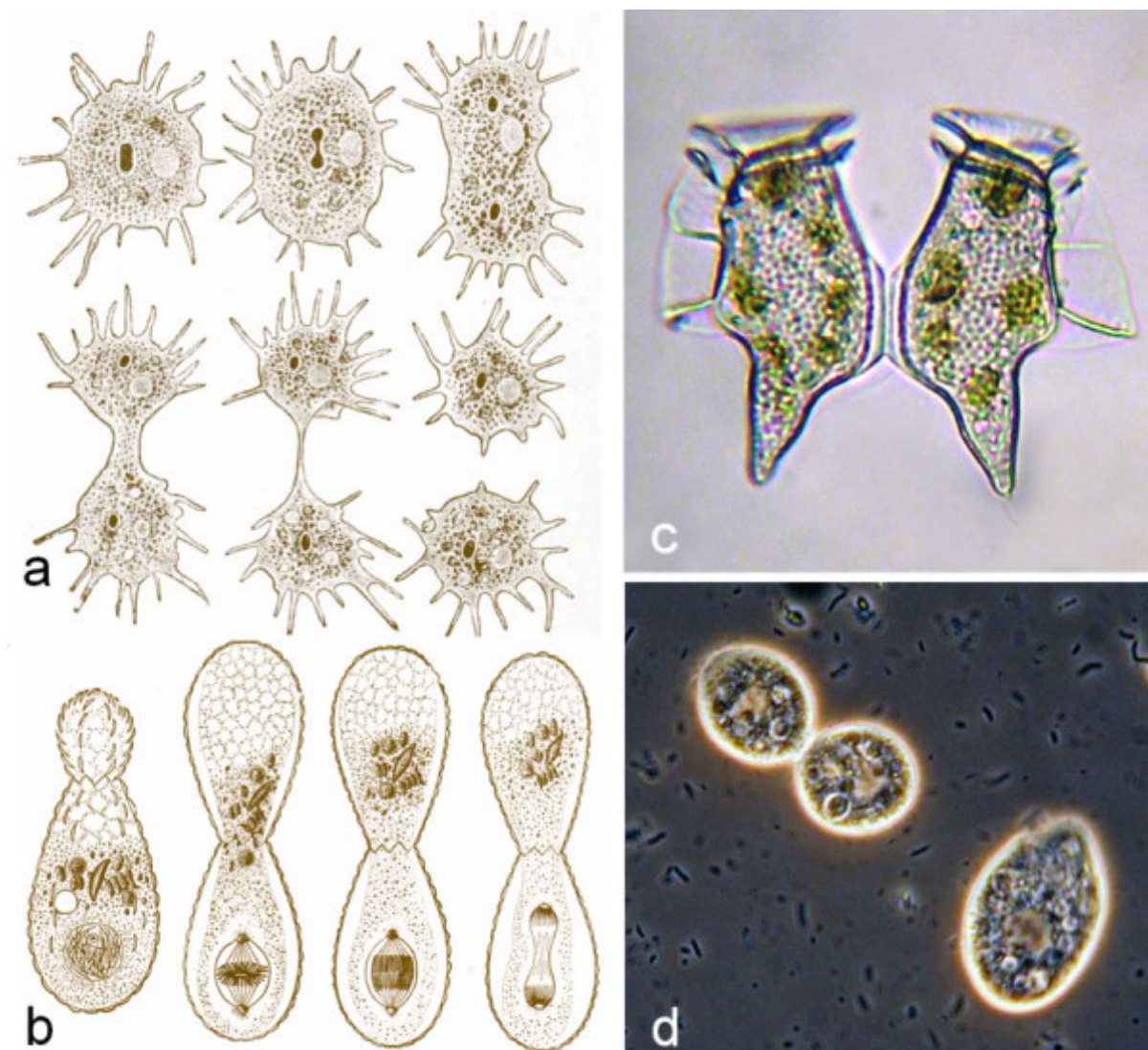
Az egysejtűek osztódással szaporodnak. A sejtmag kettéosztódását (**kariokinézis**) követően a sejt befűződik majd kettéválik (**citokinézis**). Legtöbbször két egyforma leánysejt alakul ki, de a legkülönbözőbb helytől egysejtűeknél az anyasejtről egy kisebb, eltérő formájú leánysejt, a rajzó válik le, majd elúszik (például csillósoknál: szájkoszorús csillósok, tölcse-szájúak, szívókás csillósok; Desmothoracida: nyeles napállatka; számos nagyméretű foraminifera).



3.23. ábra. Példák az inekvális osztódásra a) nyeles napállatka (*Clathrulina elegans*) ostoros rajzója és vegetatív alakja (Cienkowsky után) b) harangállatka (*Vorticella* sp.) bimbózó egyede c) tölcsérszájú csillós (*Spirochona gemmipara*) bimbózó példánya

A csúcscserves spórásoknál a trofozoita skizonttá alakul, amely hasadásos sejtosztódást (skizogónia) végez. Ekkor mitózisok játszódnak le gyors egymásutánban, amelyek eredménye sok apró sejt (merozoita) kialakulása lesz.

A határozott sejtalakkal rendelkező protisztáknál a sejtosztódást jellemző alaki változások kísérik. A különféle ostoros egysejtűeknél a citokinézis a sejt elülső végén, az ostor közelében indul egy befűződéssel, amely mind mélyebbre hatol, végül a leánysejtek szétválnak. A csillósoknál mindig harátirányú a befűződés. A házias amőbáknál a testa megléte miatt igen látványos változások történnek az osztódás során. Az amőba a ház nyílásán kinyújtózva állábai segítségével létrehozza házának pontos tükröképi mását, a citokinézis csak utána következik. A leánysejt csak a „kulcsrakész” házat tudja birtokba venni.



3.24. ábra. Különböző egysejtűek osztódása. a) csupasz amőba (*Amoeba*) b) házas amőba (*Euglypha*) c) dinoflagelláta (*Dinophysis*) d) csillós egysejtű (*Tetrahymena*) (forrás: a) Schulze 1874 b) Schewiakoff után Calkins 1933)

A sejtmag mitózissal osztódik. A kromoszómákhoz kapcsolódó magorsófonalak kétoldalt egy-egy mikrotubulus organizátor centrumból erednek (MTOC), ezeken a nukleációs helyeken gyakran centriólumok vagy alapítetek találhatók. A soksejtűeknél a mitózis menete nem mutat változatosságot, a protisztáknál annál inkább. A sejtmaghártya sorsa, a magorsófonalak elhelyezkedése, szimmetriája és eredése a protisza csoportoknál különböző lehet.

Nyílt mitózis során a maghártya teljesen lebomlik, zárt mitózisnál az osztódás során megmarad (utóbbit kriptomitózisnak is nevezik). A félig nyílt mitózis alatt a maghártya egyes pontjain folytonossági hiány alakul ki. Ezeken a helyeken keresztül kapcsolódnak majd a magorsófonalak a kromoszómákhoz. A sejtmaghártya részleges lebomlásának első lépése a sejtmaghártya egyes póruskomplexeinek szétesése, ezeken a helyeken indul meg a maghártya dezintegrálódása. A fragmentált sejtmaghártya azonban továbbra is a nukleuszra jellemző gömbölyded alakot formál. Megszűnik a kromatin és a sejtmaghártya alatti fehérjék kapcsolódása. Állatokban a sejtmaghártya alatti lamina szétesése is megtörténik, a lamin-szerű sejtvázalelemek létezése azonban még csak néhány protisztánál bizonyított, így a folyamat további sejttani részletei még ismeretlenek.

Ortomitózisnál a magorsó a két MTOC által kijelölt tengelyre nézve szimmetrikus elrendeződést mutat, míg a pleuomitózisnál nem.

A **nyílt ortomitózis** a legismertebb osztódási forma, ez jellemző u.i. az állatok (Opisthokonta, Metazoa) és a növények (Archaeplastida, Chlorobionta) túlnyomó többségére. Változatos egysejtűcsoportoknál fordul elő:

bizonyos nyálkagombáknál és az *Acanthamoeba* genusznál (Amoebozoa), a Cryptomonadea algáknál (Archaeplastida), számos Stramenopila-nál (Chrysomonadea, Pedinellida, Labyrinthulea), és egyes Alveolata-nál (*Monocystis* gregarina fajok), tehát öt különböző szupercsoportban. A különböző mitózis típusok között a nyílt ortomitózist tartják a leginkább levezetett, míg a zárt mitózist a legősibb tulajdonságnak.

A **félig nyílt ortomitózis** elején egy helyen alakul ki a két MTOC, a maghártyán kívül, majd a profázis végére a sejt két ellentétes pólusára vándorolnak. A maghártya a pólusoknál perforálódik, és a mikrotubulusokból álló magorsófonalak behatolnak a maghártya nyílásain és kialakítják a magorsót. Ez jellemző az Archaeplastida-ban a Chloromonadida csoportra, például a *Volvox* fajokra, Opisthokonta-ban a galléros-ostorosokra (és olyan állati modell-szervezetekre, mint a *Caenorhabditis elegans*, valamint a *Drosophila melanogaster*), az Amoebozoa-ban az *Amoeba proteus*-ra, a Stramenopila-ban az Actinophryda napálatkáira és az Alveolata kládban néhány gregarinára.

A **zárt ortomitózis**nál az érintetlenül maradó maghártyán belül alakul ki a magorsó (például: Fungi, Amoebozoa: *Arcella* fajok, Rhizaria: *Euglypha* és *Vampyrella* fajok, Alveolata: a csillósok mikronukleusza, Excavata: Trypanosomatida), ezért **zárt intranukleáris ortomitózis**nak is szokás nevezni.

A pleuomitózisnál két, független, fél-magorsó jön létre a sejt egyik pólusa közelében, majd szétvándorolnak és elhelyezkednek a két ellentétes póluson, ezzel indul az anafázis. (Pleuomitózisnál nincs metafázis, nem helyezkednek el a kromoszómák a sejt egyenlítői síkjában.)

A **félig nyílt pleuomitózis**nál a magorsók (MTOC) a sejtmaghártyán kívül helyezkednek el, majd a maghártyán nyílások keletkeznek, amelyeken keresztül a magorsófonalak behatolnak a kromoszómákhoz. Ez az Apicomplexa jellemző mitózisa.

A hasadásos osztódás során (skizogónia) két mitózis között a magorsók nem bomlanak el. A kromoszómák a magorsófonalakhoz rögzülnek mindaddig, amíg valamennyi mitózis be nem fejeződik és kialakul a számtalan apró sejtmag. Ez a mechanizmus akadályozza meg a skizogónia során a kromatidák random szétterjedését az ideiglenesen poliploid magból.

		Pleuromitózis	Ortomitózis
Zárt	Extranukleáris		
	Intranukleáris		
Félig nyílt			
Nyílt			

3.25. ábra. A mitózis típusai protisztáknál. (Raikov 1994 nyomán)

Zárt pleuromitózisnál a maghártya külső vagy belső oldalán alakul ki a magorsó két pólusa. **Zárt intranukleáris pleuromitózis** fordul elő a kinetoplasztidáknál, oximonadidáknál, foraminiferáknál, radioláriáknál és egyes Archaeplastida-ba tartozó ostorosoknál. **Zárt extranukleáris pleuromitózis**nál a magorsó a citoplazmában helyezkedik el és nincs közvetlen kapcsolata a kromoszómákkal. A Parabasalia és a Dinoflagellata csoportokban jellemző (Raikov 1994). Az új sejtmaghártya a régi töredékeiből képződik.

3.7. Ivaros folyamat

Azoknál az egysejtűeknél beszélhetünk ivaros folyamatról, amelyeknél ismert a meiózis folyamata. Az ivaros szaporodás kifejezés használata kerülendő az egysejtűeknél, mert a meiózist rendszerint nem kíséri egyedszámnövekedés. Meiózis során egy vagy több diploid egysejtűből meiózissal haploid (gametikus) sejtek keletkeznek, amelyek összeolvadásával új diploid egyed jön létre.

Jelenleg az az elképzelés uralkodik, hogy az utolsó eukarióta közös ősnél már megjelent a meiózis és így az ivaros szaporodás képessége az eukariótákkal egyidős. Ezzel szemben az egysejtűek nagy részénél nem figyelhető meg a meiózis folyamata, annak dacára, hogy számos aszexuális faj genomjában kimutatták már a meiózissal kapcsolatos gének jelenlétét (pl. Carr és mtsai 2010). Főként a legegyszerűbb fejlődésmenetet (aktív, táplálkozó alak és ciszta formák váltakozása) mutató protisztáknál hiányzik vagy nagyon ritka jelenség a meiózis. Így például nem ismert

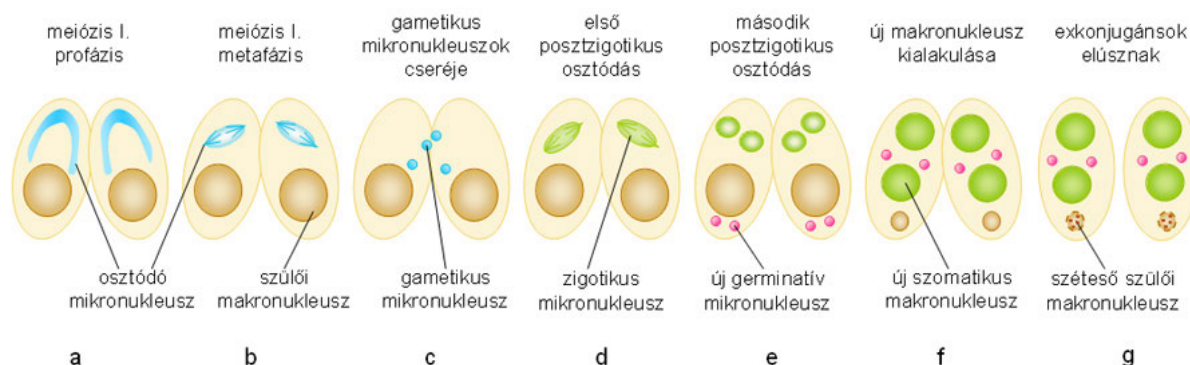
az Amoebozoa zöménél, kivéve a nyálkagombákat és a különleges *Sappinia diploidea* nevű csupasz amóbát (Walochnik és mtsai 2010). Nincs meiózis a Cercozoa nagy részénél (filopódiumos házas amóbák, ostoros fajok), valamint a teljes Excavata csoportban. A bonyolult fejlődésű fajoknál rendszerint van meiózis, kivétel a Trypanosomatida (Excavata, Euglenozoa), ahol eddig nem sikerült kimutatni. Az egysejtű Opisthokonta csoportok között a galléros-ostorosoknál vagy a *Nuclearia* rokonságába tartozó egysejtűeknél sem ismert a folyamat (bár a meiózissal kapcsolatos gének az előbbinél jelen vannak). A Rhizaria zöménél, az Archaeplastida, Alveolata, Stramenopila csoportoknál azonban általánosan előfordul.

A meiózis jelenlétére nem csupán a genomban megtalálható, meiózissal kapcsolatos gének alapján következtetnek. Az Opisthokonta-ba tartozó Ichthyospora parazitáknál populációgenetikai megközelítéssel bizonyították a rekombinációt és ezáltal a meiózis jelenlétét (Marshall és Berbee 2010).

Az aszexuális Excavata képviselője a fontos humán bélp parazita *Giardia intestinalis*. Bár a klasszikus, meiózissal járó ivaros folyamata nincs, mégis történhet benne genetikai rekombináció. A **diplozoikus** felépítésű egysejtű trofozoitájában két, cisztájában 4 sejtmag található. Nemrég kimutatták, hogy a cisztán belül az egysejtű osztódik és a keletkező leánysejtmagvak (4) között a sejtmagvak időleges összeolvadásakor homológ rekombináció történhet. Ezt követően azonban a sejtmagok szétválnak és a sejtosztódás mitózissal befejeződik. A folyamatban a meiózishoz tartozó gének is részt vesznek (Carpenter és mtsai 2012) Ez a példa szemléletesen bizonyítja, hogy az életmód következtében ugyan a klasszikus ivaros folyamat egésze hiányzik, a genetikai rekombinációt azonban, részben a meiózis eszköztárával, megoldja az egysejtű.

A csillósok ivaros folyamata a **konjugáció**. A konjugáció során valamelyik csillósfaj két egyede összekapcsolódik, majd a folyamat befejeztével szétválak, tehát egyedszámváltozás nem történik, azaz szaporodás ebben az értelemben nincsen. Ritkább esetben totális konjugáció történik, amikor egy csillós nagyobbra nőtt (makrogamont) sejtjébe a kisebb csillós (mikrogamont) beleolvad. Az utóbbi folyamat a helytűlő telepes csillósokra jellemző, például a *Zoothamnium*-ra és rokonaira (szájkoszorús csillósok, Peritrichia).

A normál konjugáció során a haploid genom kölcsönösen kicserélődik a két résztvevő partner, az ú.n. konjugánsok között. A régi és új genomokat tartalmazó haploid magvak fúziójával egy megújult diploid sejtmag jön létre.



3.26. ábra. A konjugáció lépései. a) a konjugánsok összekapcsolódása jelt ad a mikronukleusznak és elkezdődik a meiózis első fázisának profázisa b) a meiózis során képződött egyik leánymag mitózissal két gametikus sejtmagot hoz létre mindkét sejtben c) a konjugánsok egy-egy vándormagja a plazmahídon átmegy a másik sejtbe, majd fuzionál a maradó maggal (kariogámia), egy-egy genetikailag azonos zigotikus mikronukleuszt létrehozva mindkét sejtben d)-e) a zigotikus mikronukleusz kétszer osztódik mitózissal, létrejön az új szomatikus makronukleusz és az új germinatív mikronukleusz elődje (progenitora) f) a második mitotikus osztódás után a leendő makronukleusz megnagyobbodik, a mikronukleusz kicsi marad, a szülői makronukleusz degradálódik g) a szétvált exkonjugánsok elúsznak, majd a továbbiakban mitózissal osztódnak. (Chalker és Yao 2011 nyomán)

Egy fajon belül a konjugációra képes sejtvonalak párosodási típusokat alkotnak. A többsejtűeknél, például az állatoknál létező ivarok analógiájára mindig különböző párosodási típusok között történik a konjugáció. Mivel a csillósoknál kettőnél több párosodási típus is létezik, az „ivar” kifejezés („hím- vagy nőivarú”) nem használatos. Párosodási típusok más egysejtűeknél is előfordulnak. A sejtes nyálkagombák közé tartozó *Dictyostelium* fajoknál például 2–6 típus ismert.

A konjugációt megelőzően a partnerek, konjugánsok egymásratalálását speciális marker molekulák, a gamonok biztosítják. A gamonokat a csillósok egy része kibocsátja a környezetbe (például a *Blepharisma* fajoknál, az

Euplotes octocarinatus, *E. raikovi* és *E. patella*, valamint a *Dileptus margaritifer* ismertebb fajoknál) ezeket a molekulákat feromonoknak tekintjük. Az *Euplotes*-feromonok (Er-1 és Er-2) érdekes módon hatásosak a laboratóriumi *Tetrahymena pyriformis* tenyészetekben is, ahol interspecifikus kemotaxist idéznek elő (Kőhidai és mtsai 2007). Más csillósoknál, például a *Paramecium* fajoknál, az *Euplotes crassus*, *E. minuta* és *E. vannus* járólábacskás csillósoknál a gamonok nem távoznak a sejtből, feltételezések szerint a sejtfelszínen találhatók. A *Blepharisma japonicum* szemhéjállatka nevű csillósnál két párosodási típus van. Az I. típus gamonja egy sejtfelszíni glikoprotein, amelynek szintézisét az egysejtű fejlődési állapota és a környezeti hatások szabályozzák. A II. típus gamonja, a blepharismone viszont csak 1 ng/ml koncentráció mellett indukálja a konjugációt. Mindkét párosodási típusnál megvan a másik gamonját érzékelő receptor.

Azoknál a fajoknál, ahol több párosodási típus van, a jeladás-jelfogás bonyolultabb a nagyszámú gamon és receptor miatt. A csillósoknál azonban egy további tényező, a szingének léte is nehezíti a megfelelő pár megtalálását. A szingén genetikai faj, amely morfológiailag nem különböztethető meg a többi szingéntől, azonban reprodukció izolációt mutat azokkal szemben. Az első szingénket Tracey Sonneborn amerikai protozoológus fedezte fel 1938-ban. Minden szingén csak az azonos szingén komplementer párosodási típusú egyedével konjugál.

Az *Euplotes octocarinatus* járólábacskás csillós morfológiai faj, amelynek több szingénje van. Az I. szingénnek tíz párosodási típusa van, amelyeket négy kodomináns allél határoz meg hatféle heterozigóta és négy homozigóta kombinációban. Mind a négy allél más-más feromont kódol. Egy esetben a feromon receptorát is karakterizálták

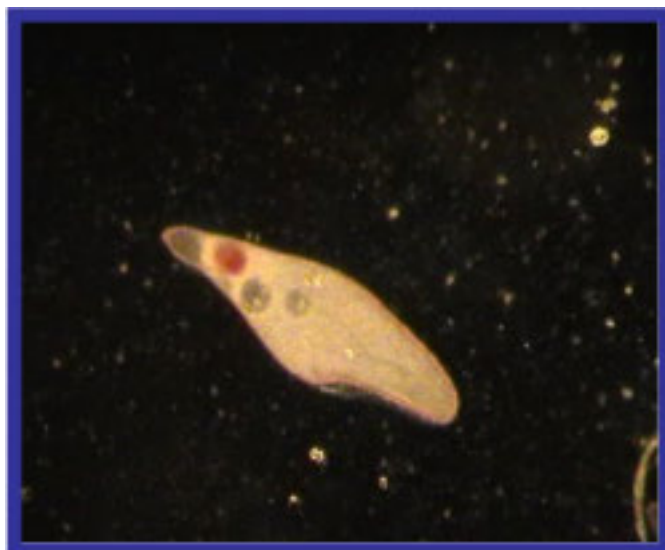
(Möllenbeck és Heckmann 2002).

3.8. Morfogenezis

A legtöbb protisztában külső vagy belső szignálok hatására jól látható morfológiai változások mennek végbe, amelyek során a sejtalkotók vagy megváltoznak vagy eltűnnek, esetleg új struktúrák jelennek meg az egysejtűben, amelyek megváltoztatják a megjelenését. Ezen morfológiai változások folyamatát összefoglalóan morfogenezisnek nevezzük. A morfogenetikus átalakulás megindulhat a környezet külső jeleire (például a kiszáradó környezet sok protisztánál elindítja a betokozódást), vagy a bonyolult fejlődésmentű fajoknál az egymást követő fejlődési alakok átalakulási folyamata belső jelzésre. A szaporodáshoz és az ivaros folyamathoz is nagyszámú morfogenetikus változás kapcsolódik.

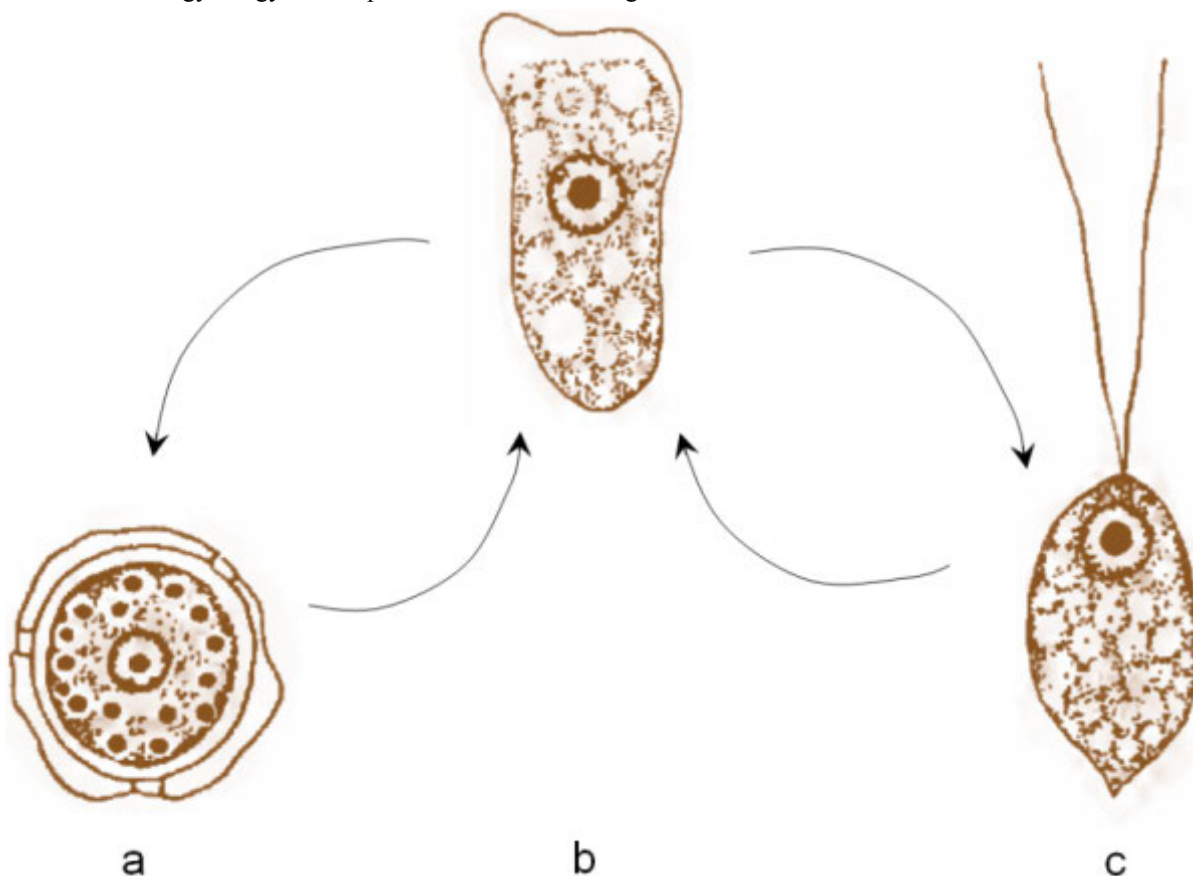
3.8.1. Külső környezet hatására bekövetkező alaki változások

A táplálékforrás összetételének megváltozása számos csillósban maga után vonja a predátor morfogenetikus átalakulását. A *Tetrahymena* baktérium dominanciájú táplálékkínálat esetén kisebb szájszájot fejleszt (kisszájú vagy microstoma forma), ha azonban más csillósokat kap tápláléknak, megjelenik a nagyszájú (macrostoma) forma. A *Blepharisma* fajoknál a táplálékkínálat minőségéhez kapcsolódik az óriásalakok megjelenése (Hausmann és mtsai 2003). Ha a *Blepharisma* monokultúrában a baktérium táplálék fogytán van, a sejtek egy része az átlagos 300 µm méret többszörösére nő, majd kannibálként nekilát a fajtársak fogyasztásának. Az óriássegvedek eltűnnek, ha ismét van elegendő baktérium-táplálék.



3.27. ábra. A szemhéjállatka (*Blepharisma undulans*) csillós egysejtű óriásegyede, benne egy fajtárs emésztés alatt álló maradványával. A felvételen az óriásegyed mellé beúszik egy normál méretű szemhéjállatka, majd egy papucsállatka – videó

A környezet elektrolitkoncentrációjának a változása morfogenetikai változást indít el a *Naegleria* fajokban. Ha a nedves talaj vagy pocsolya kiszáradóban van, az amöboid alakok betokozódnak. Ha ismét elegendő a vízborítás, a kitokozódó egysejtű ostorossá alakul át. Az ostoros alakok nem tudnak táplálkozni, a növekvő elektrolitkoncentráció felé igyekeznek, pl. az alzatra. Az alzaton ostoros-amöboid átalakulás következik be és az amőba a továbbiakban a felületen táplálkozik és szaporodik. A *Naegleria gruberi* amöboidból ostoros formává alakulásához legalább 90 percre van szükség. Kísérletesen a hőmérséklet-csökkentés és mechanikai hatás (rázás) külön-külön és együtt egyaránt képesek elindítani a morfogenetikai változást.



3.28. ábra. Átalakulás a *Naegleria gruberi* különböző alakjai között a) ciszta b) amöbba c) ostoros alak (ábrák Alexeieff 1912 nyomán)

3.8.2. A betokozódás

A *Dictyostelium* szociális amöbánál a magas ozmolit (ozmotikusan aktív vegyület) koncentráció valamint az éhezés egyaránt betokozódást vált ki a és gátolja a nyugalmi állapotban levő sejt kitokozódását. Ennek a folyamatnak a molekuláris mechanizmusát mostanában kezdték feltárni. A környezet növekvő ozmolalitása például egy víztest (mondjuk akár egy talajmélyedés) kiszáradása folyamán figyelhető meg. Az amöbának ekkor létfontosságú, hogy a kiszáradástól még időben megóvja a sejtet. Az ozmolit hatására meginduló betokozódást a cAMP mennyiségének növekedése, majd ennek hatására a cAMP-dependens protein kináz (PKA) koncentrációjának növekedése kíséri a sejtben. Az ozmolitok ilyen hatását tapasztalták már *Acanthamoeba castellanii* és *Hartmannella rhysodes* amöbák cisztaképzése során is. Feltételezik, hogy az ősbibb, szoliter amöbáknál a kiszáradás-stressz ellen kialakult védekezési mechanizmus lépése (a cisztaképzés – betokozódás folyamata) épült be a szociális amöbáknál a fejlődésmenetbe, így az komoly evolúciós jelentőségre tett szert. A *Dictyostelium* fajoknál az ozmolit aktiválja az adenilát-cikláz, amely növeli az intracelluláris cAMP koncentrációt és ennek hatására az amöbák aggregátumba tömörülnek, valamint egy ú.n. prespóra sejtet hoznak létre. Eközben a cAMP a PKA növekedését váltja ki, aminek a hatására beindul a spóraképzési folyamata, viszont amíg magas a spóra feji részén az ozmolalitás, addig nem hagyja azt kicsírázni (Ritchie és mtsai 2008). A cAMP fenti, belső szignalizációban betöltött szerepe mellett a *Dictyostelium* fajokban az evolúció során egy szerep-módosulás is létrejött. A termőtest-morfogenezis koordinációjának folyamatában az intracelluláris mellett extracelluláris cAMP is részt vesz: a sejthártya külső felszínének cAMP-kötő receptoraihoz kapcsolódva az extracelluláris cAMP molekulák indítják el a sejtaggregációt, kemotaxis indukciója révén. A későbbi folyamatokban (a különböző fenotípusú pszeudoplazmódiumok és a termőtest kialakítása) szintén közreműködik. A cAMP ilyen, extracelluláris ligand szerepe egyedülálló az eukarióták között (Alvarez-Curto és mtsai 2005).

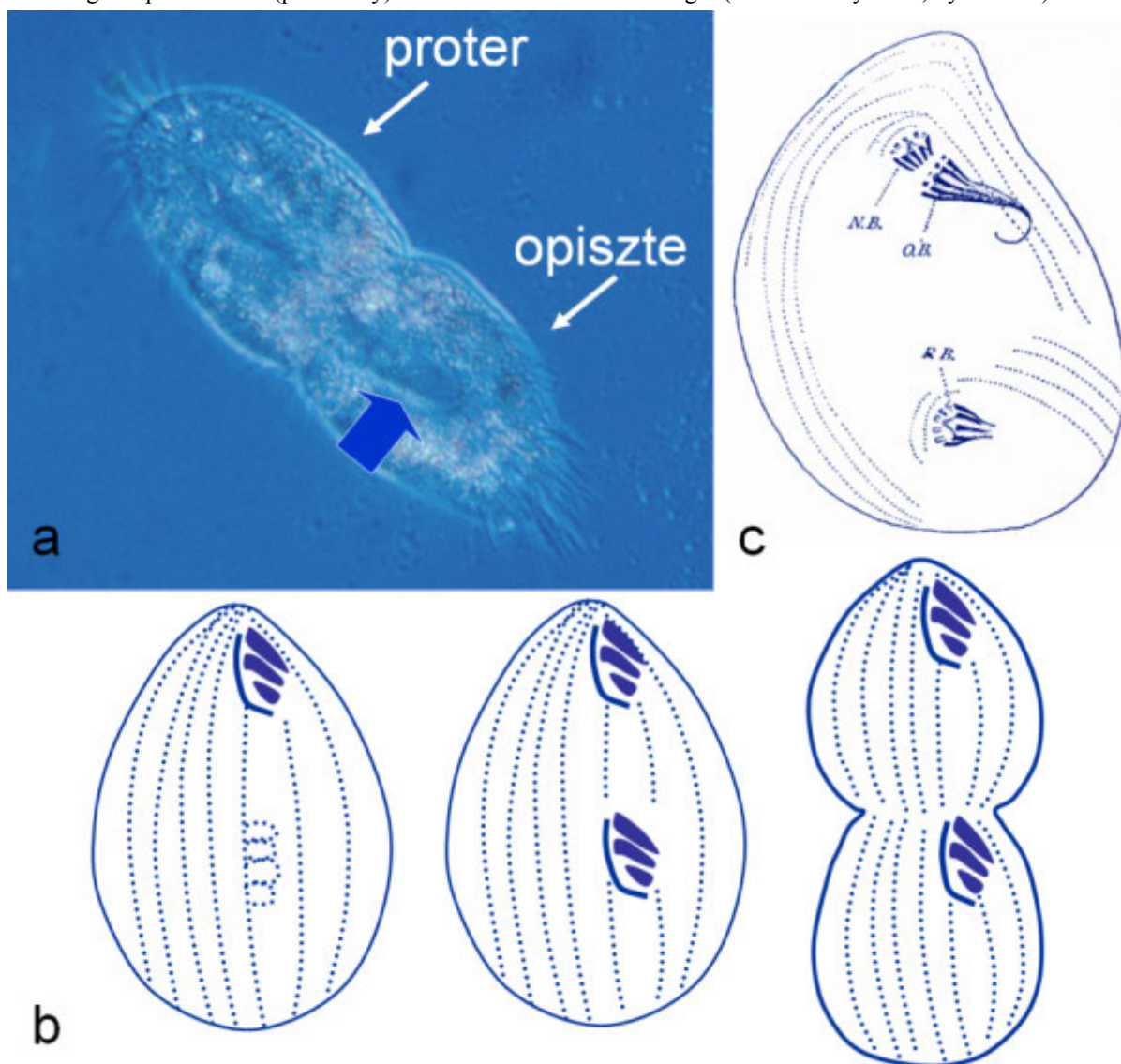
Sok egysejtűnél nem ismeretes a betokozódás (pl. papucsállatka, *Tetrahymena*, *Amoeba proteus*, Trypanosomatida, Parabasalia, stb.). A *Trichomonas vaginalis* parazitának ostoros és amöboid alakja mellett létezik egy lekerekedett formája is. Látszólag olyan, mintha a sejt nyugalmi állapotba kerülne, ezért **pszeudocisztának** nevezik. Sokáig a kórokozó degenerálódó alakjának tartották. A pszeudociszta azonban intenzív anyagcserét folytat, semmi köze a kitartóképletekhez, osztódik és a leánysejtek még több trofozoita alakot hoznak létre. Pszeudociszták a már manifestálódott trichomoniázisnál jelennek meg, amikor a patogén által okozott hámlésváltozások tünetei már a betegnek is feltűnnek. A hidrogenoszómák száma nagyobb a pszeudocisztákban mint a fertőzés kezdetén jelenlevő alakokban. A pszeudociszta alak strssztűrő: desztillált vízben több mint 3 órán át életképes marad, míg a trofozoiták nem sokkal 2 óra múltán elpusztulnak. Felszínét mikropórusok borítják és aktívan fagocitál, citoplazmája számos apró emésztővakuolát tartalmaz. Férfi betegeknél a spermiumok számának jelentős csökkenése miatt sterilítási tünetet okoz. A pszeudociszta tehát egy sokáig fel nem ismert fontos stádiuma a parazita életciklusának, amely stressztűrésre alakul ki, biztosítja a szexuális úton való sikeres terjedést, mivel új szervezet fertőzésekor trofozoiták jönnek létre belőle, amelyek kialakítják a trichomoniázis tüneteit (Afzan és Suresh 2012).

3.8.3. Fejlődési alakok átalakulása az életciklus során

Szabadonéló egysejtűek között a helytűlő fajok és az ostor vagy álláb nélküli passzívan lebegő protiszták életciklusa során **ostoros rajzók** jelennek meg. Egyes fajoknál funkcionális különbségek is vannak az egymást követő stádiumok között: a *Pfiesteria piscicida* dinozoánál nem-toxikus és toxikus zoospóra alakul ki.

A csillósok **sztomatogenezise**, vagyis a sejtcső körüli speciális csillózat és infraciliatúrájának (szájszerkezet) kialakulása az egyik legjellegzetesebb morfogenetikai változás az egysejtűeknél. Minden sejtosztódásnál bekövetkezik. Az osztódó csillós testén ekvatoriális síkban keletkezik egy befűződés, a citokinézis befejeztével itt válik szét a két sejt. Osztódás során a test hátsó végén kialakuló leánysejt (**opisthe**) számára új szájkörűli, vagyis orális csillózat képződik. Az első testvég (a belőle kialakuló leánysejt neve **proter**) orális csillózata csoporttól függően megmarad vagy változik. Az orális ciliatúra kialakulása jellemző módon történik a különböző csillós csoportokban. A folyamatnak öt alapvető módozata ismert, számos altípussal. Ezek ismerete alapvetően fontos a csillósok morfológiai jellemzésénél. Az egyik lehetőség az, hogy az új orális csillózat a régitől teljesen függetlenül, újonnan alakul ki (**apokinetális** sztomatogenezis), például a járólábacska csillósoknál (Hypotricha). A kinetoszómák ilyenkor *de novo* keletkeznek. Máshol a régi struktúra is felszívódik majd a testi csillózatból alakulnak ki a leendő orális kinetoszómák, pl. a *Tetrahymena* fajoknál (**parakinetális** sztomatogenezis). A többi típusnál

vegyesen vesznek részt régi és új alapi testek az új szájkörüli csillózat kialakításában. A különböző Hymenostomatia fajoknál jellemző **bukkokinétális** sztomatogenezis során a leendő proter szájszerkezetének környékén *de novo* képződnek a leendő opisthe új alapi testjei és a régi szájkészülék elemeinek egy része is részt vesz az új szájszerkezet létrehozásában. A **telokinétális** típusnál a leendő opisthe elülső csúcsi végénél elhelyezkedő szomatikus csillósorok kinetidái vagy az ott levő kinetida-töredékek vesznek részt az új szájszerkezetének kialakításában. Olyan csillós csoportoknál figyelhető meg, ahol az orális csillózat minimális (pl. Prostomatea). A **mixokinétális** típusnál a proter szájszerkezetéből és a testi csillósorokból származó kinetidák építik fel az új szájszerkezetet. A felsorolt alaptípusoknak változatai filogenetikailag távoli csoportokban is megjelennek. A sztomatogenezis kizárólag kisebb rokonsági csoporton belül (pl. osztály) tükrözi az evolúciós rokonságot (Cs. Bereczky 1998, Lynn 2010).



3.29. ábra. Példák a csillós egysejtűek sztomatogenezisére a) apokinétális sztomatogenezis: egy járólábacs-kás csillós sejtosztódása során az opisthén már jól látható az új orális apparátus kezdeménye (kék nyíl) b) parakinétális sztomatogenezis (*Tetrahymena*) c) telokinétális sztomatogenezis (*Chilodonella*, NB: a proter új orális apparátusának kezdeménye, OB: a proter régi orális apparátusa, később eltűnik, RB: az opisthe új orális apparátusának kezdeménye) (c forrása: Calkins 1933)

A *Trypanosoma cruzi* életciklusa során számos fejlődési alak váltja egymást. A legfontosabb átalakulások egyike a rovar bélcsatornájában az epimasztigótából a **metaciklikus tripomasztigóta kialakulása**. A folyamatot a bélcsatorna disztális szakaszán, az utóbélben, a tápanyaghiány indítja el. Eleinte a rezervoszómában tárolt fehérjék és lipidek mobilizálásával fedezi az egysejtű a szükségleteit. Az éhezés hatására a raktározott fehérjéket lebontja a **cruzipain**, a lizoszómákban és a rezervoszómákban legnagyobb mennyiségben jelenlevő cisztein peptidáz enzim. A cruzipain aktivitása elengedhetetlen a morfogenetikai átalakulás során, miközben autofagoszómák és a szerin

karboxipeptidáz jelenlétében kialakulnak a megnyúlt tripomasztigóták. A folyamat utolsó szakaszában az autofág vakuolák tartalma részben a rezervoszómákba kerül részben lizoszómákkal kapcsolatba lépve lebomlik.

A *Plasmodium* fajoknál a sejthártya alatt húzódnó belső membrán komplex a sporozoita sejt egészén végighúzódik. A **sporozoita-trofozoita átalakulás** során megváltozik az egysejtű alakja, nagyfokú intracelluláris átrendeződés kezdődik és eltűnnek mindazok a struktúrák, amikre a táplálkozó alaknak nincs szüksége. A belső membránkomplex lebomlik és a sejtmag közepre helyeződik. Az addig megnyúlt alakú sejt elülső és hátsó végei eltűnnek, a sejt legömbölyödik. A belső membránkomplex újból kiépül, denz, lemezes szerkezetet vesz fel, majd kijutva a parazitából a gazda citoplazmájában létrehozza a parazitofór vakuolát a trofozoita körül. Eltűnnek a mikronémák, amelyek a sejtheadhéziót szolgálták a bejutást megelőzően. Nagy kompartmentekben gyűlnek össze, amit a sejt kibocsájt a parazitofór vakuolába. A parazitofór vakuola kialakul axénikus tenyészetben is, ami arra utal, hogy a gazdaszervezet nem hat erre a lépésre. Az átalakulás végére az érett trofozoitában már elsősorban a bioszintézishez szükséges organelumok lesznek jelen: jól fejlett endomembrán rendszerek, mitokondriumok, az apikoplasztisz és a sejtmag. (Duszenko 2011)

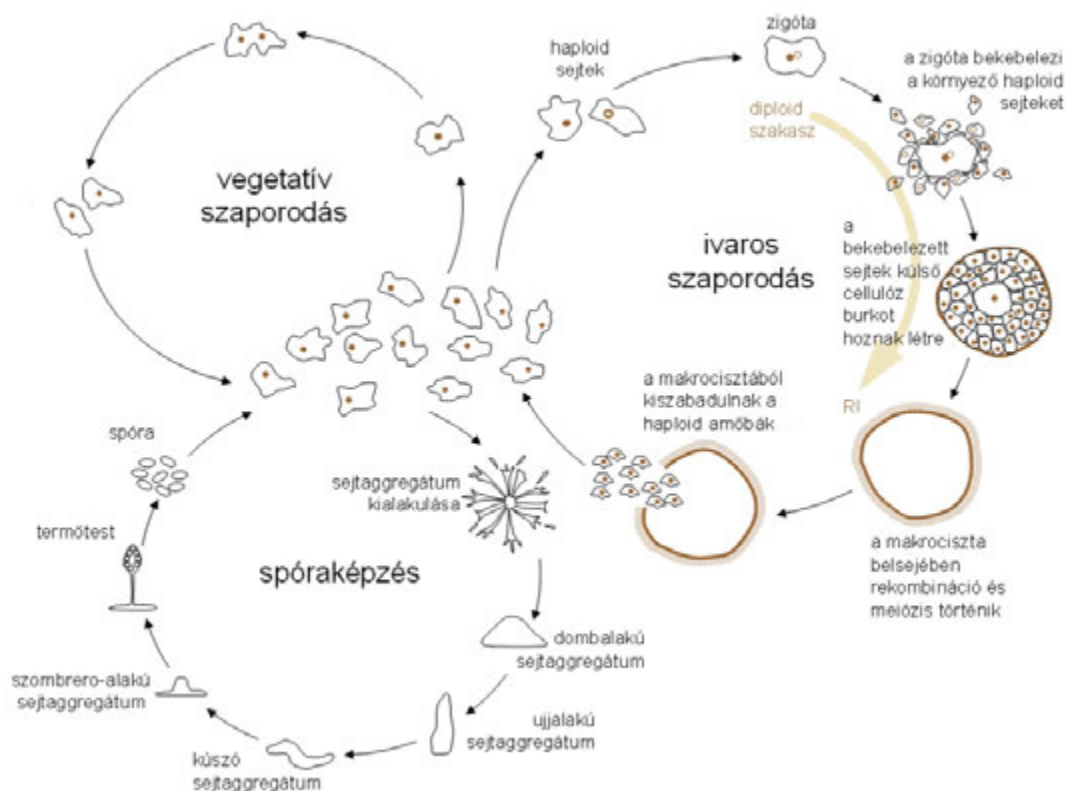
3.9. Fejlődésmenetek

Az egysejtűek aktív alakja táplálkozik, mozog, szaporodik. A táplálkozó alak elnevezése **trofozoita**. Eredetileg csak a parazita protisztáknál használták ezt a szakifejezést, mára azonban használata általánosan elterjedt.

Számos egysejtű életciklusa igen egyszerű. Az Amoebozoa Lobosa csoportjában a trofozoiták kettéosztódnak, időnként különböző külső-belső jelzések hatására cisztát képezhetnek. A betokozódás képessége azonban sokaknál hiányzik (pl. *Amoeba proteus*). Ivaros folyamat híján nincs is többféle lehetőségük. Számos ostorosnál is hasonlóan egyszerű életciklus figyelhető meg (pl. *Giardia intestinalis*).

A betokozódott cisztában ivaros folyamat (önmegtermékenyítés – **autogámia**) történhet, például az Actinophryda csoportban. A sejtmag meiózissal osztódik, majd a leánysejtmagok páronkénti fúziójával sejtosztódást követően új sejtek jönnek létre.

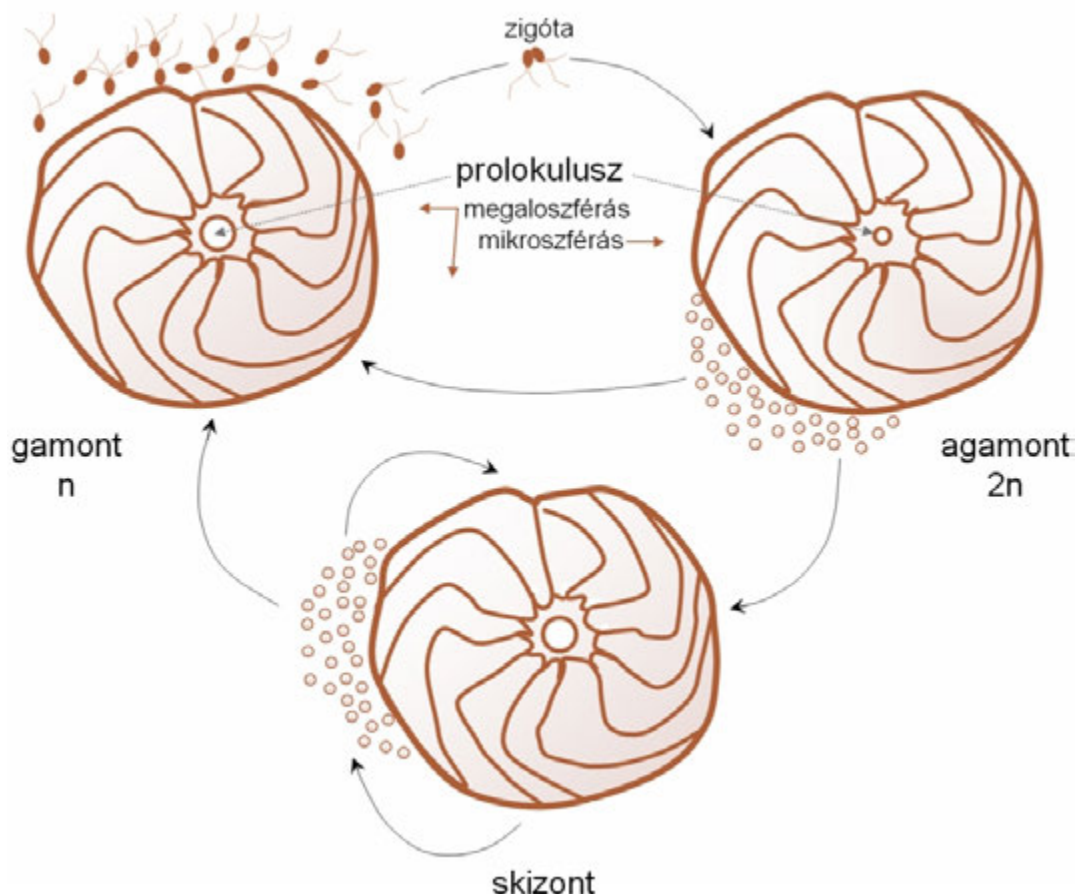
A nyálkagombáknál termőtest képződésével és sejtes vagy valódi **plazmódium** kialakulásával járó fejlődésmenet figyelhető meg.



3.30. ábra. A *Dictyostelium discoideum* sejtes nyálkagomba fejlődésmenete (Mehdiabadi 2010 nyomán)

A foraminiferák szabadon élő egysejtűek, amelyek teljes életciklusa viszonylag kevés fajnál ismert. A heterotróf protiszták között egyedül a foraminiferáknál fordul elő **heterofázisos nemzedékváltakozás (agamogónia és gamogónia)**, amely az algák sporofiton-gametofiton nemzedékeivel analóg. A ma élő kb. 4000 faj közül közelítőleg 40-nél ismert a nemzedékváltakozás. A legegyszerűbb esetben az egysejtű ivartalanul osztódik. A többkamrás foraminiferáknál a ház bonyolultsága miatt ez nem történik olyan rövid idő alatt mint a váz nélküli protisztáknál. Emiatt a sokszoros osztódás folyamata jellemző náluk, amelynek során számtalan apró leányegyed keletkezik inekvális osztódással viszonylag rövid, pár órás időszak alatt. Ez nem azt jelenti, hogy maga a szaporodási folyamat ilyen rövid, a szülőegyednek megfelelően elő kell készítenie a vázat is a folyamathoz. A Nagy Korallzátony környékén élő *Marginopora* fajok a 3 cm-es átmérőt is elérik. Kivételesen sikerült megfigyelni, hogyan szaporodik ez az óriási egysejtű. Addig nem osztódik, amíg el nem éri a közel 3 cm-es méretet. Az osztódás előjeleként a mészváz széle napokkal korábban elvékonyodik, áttetszőbbé válik, egy nappal a szaporodás előtt a peremén levő osztódási kamrában előtűnnek a leányegyedek apró fehérszínű kamrai. Éjszaka az osztódási kamrából kiszabadulnak az áttetsző, törékeny vázú új egyedek (közel száz), ami a szülőegyed vázának sérülésével is jár, az osztódási kamrák vékony fala letöredezik. Valószínűleg ilyen módon idővel az egész osztódási kamrától megszabadul. Az új generáció pár száz mikronos egyedeinél a kamraszám néhány óra alatt maximum négyre emelkedik. (Lee és mtsai 2009)

A többkamrás, vagyis **polythalamikus** vázú foraminiferáknál a legelső kamra az ún. kezdőkamra (**prolokulusz**) kitüntetett jelentőségű: mérete alapján tudni lehet, hogy az ivaros vagy az ivartalan szakaszban van-e az egysejtű. Az ivartalan fázis az agamogónia, az e fázisban szaporodó egysejtű az **agamont**. Az agamont kezdőkamrája viszonylag kicsi, ezért **mikroszférás váza** van. Az ivaros életfázisban az ivarsejtet létrehozó gamontnak nagyobb a kezdőkamrája: **megaloszférás váza** van. Az ismert fajoknál a prolokulusz alapján tudni lehet, hogy egy talált váz milyen életszakaszból származó egyedhez tartozik. Ennek során a diploid, sokmagvú, mikroszférás agamontból inekvális osztódással új egyedek keletkeznek. Az egymagvú leányegyedek megaloszférás vázat készítenek, majd később meiózissal ostoros gamétákat hoznak létre. A haploid gaméták fúziójából zigóta lesz, amely mikroszférás házat készít, és sokmagvú lesz. Régóta gyanították, hogy léteznek háromfázisos fejlődésmentű foraminiferák is. Újabban több, korábban kétfázisosnak tudott fajnál kiderült, hogy háromfázisú a fejlődése. Legalább 14 az ismert **háromfázisos nemzedékváltakozással** fejlődő fajok száma. Az *Amphistegina gibbosa* nagyméretű foraminifera laboratóriumi megfigyelésénél sikerült dokumentálni a háromfázisos fejlődésmentet. Kiderült, hogy a megaloszférás vázagnál két méretosztálya van a kezdőkamrának, ez a környezeti minták vizsgálatánál hasznos ismeret, utalhat a háromfázisos fejlődésre. Az agamont stádium egy megaloszférás skizonttá alakul, amely több generáción át további **skizontákat** hoz létre (**ciklikus skizogónia**). Bizonyos idő elteltével a skizontból gamont lesz, majd az ivaros szakasz után ismét agamont jön létre. A megaloszférás vázak jóval gyakoribbak.



3.31. ábra. Foraminifera háromfázisos nemzedékváltó szaporodása (*Amphistegina gibbosa*) A haploid ivarsejtek kopulálnak és létrehozzák a diploid zigótát. A zigótából mikroszférés házú diploid egyed fejlődik (agamont). Az agamont meiózissal létrehozhat haploid rajzókat, amelyekből haploid gamontok jönnek létre megaloszférés vázzal. Ellenkező esetben létrehozhat diploid rajzókból egy újabb diploid nemzedéket, amely akár többször is kibocsájtathat újabb diploid rajzókat (ciklikus skizogónia) mielőtt a meiózis megtörténne. Egy idő után a skizogóniával szaporodó diploid agamont is meiózissal osztódik és haploid gamontot hoz létre.

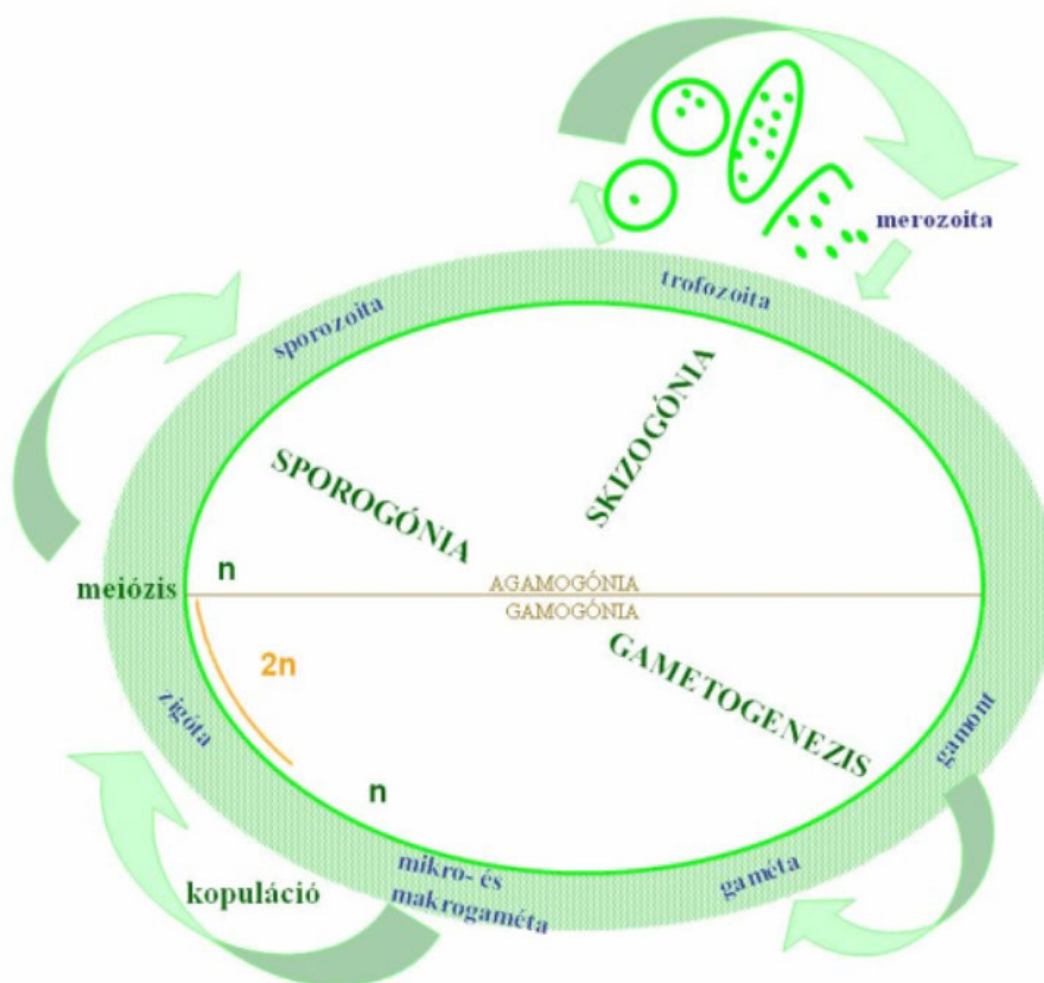
Feltételezhető, hogy a ciklikus skizogónia igen elterjedt a természetben. Valószínűleg a skizont-gamont átalakulás ritka esemény, csakúgy, mint az agamont-skizont átalakulás. A fenti laboratóriumi megfigyelés során a különböző generációkon belül nagyszámú utód keletkezett, ami a szülőegyed pusztulásával járt. Az egyik skizont 199 utódja közül volt 1 gamont. Úgy tűnik, hogy a generációváltás az utódnemzedéknek csupán néhány egyedénél következik be. (Dettmering és mtsai 1998).

A kétfázisos nemzedékváltakozást mutató Rotaliellidae család fajainál az agamogónia során magdimorfizmus alakul ki (pl. a *Rotaliella heterokaryotica* fajnál). A zigótából kialakuló agamontban számos apró generatív mag lehet, de csak egy vegetatív mag van. Az agamont szaporodásakor a vegetatív mag újonnan képződik a leánysejt egyik magjából.

A kétfázisos nemzedékváltakozás megfigyelhető a csúcscserves spórák egysejtűeknél is (Apicomplexa). Itt azonban az életciklus folyamán több alkalommal hasadásos sejtosztódás (skizogónia) sokszorozza meg a sejtek számát. Skizogónia jellegű lépések a következők: az ivartalan szakasz elején a spóráképzés (sporogónia), az ivartalan szakasz közepén a merogónia (a gazdában való elszaporodást, szétterjedést szolgálja) és az ivaros szakaszban a gametogónia, az ivarsejtek kialakulása.

Az agamogónia a meiózist követő sporogóniával indul. A sporogónia során a haploid sejtek sorozatos osztódásával sporozoiták keletkeznek. A sporozoitából táplálkozó trofozoita fejlődik, amely növekszik, és sejtmagjai osztódnak, végül a merogóniára képes meronttá (skizonttá) alakul. A meront (skizont) hasadásos sejtosztódást végez (merogónia). A merogónia során a meront számtalan egymagvú merozoitává osztódik, amelyeknek csúcscserve

képződik, így el tudják árasztani a szomszédos sejteket ahol ismét trofozoitákká alakulnak. A trofozoitákból bizonyos számú merogónia után gamontok alakulnak ki. Ezzel kezdetét veszi az ivaros szakasz, a gamogónia. A gamont ivarsejtképző sejt, amely osztódásakor gamétává alakul. Rendszerint már ebben az állapotban elkülönül a hím-ivarjellegű ivarsejtet képző sejt (mikrogamont) a női-ivarjellegű gamétát produkálótól (makrogamont). Az Apicomplexánál anizogámia jellemző, a gaméták általában erősen különböznek. A hímjellegű gaméta a mikrogaméta, a nőjellegű a makrogaméta. A mikrogaméta általában jóval kisebb mint a makrogaméta, megnyúlt testű, és lehet ostora. Ez az egyetlen olyan sejtalak az Apicomplexánál, ahol egyáltalán előfordulhat ostor. Egyes csoportokban a mikrogaméta a makrogamonttal olvad össze (kopulál), nem képződik makrogaméta. Rendszerint azonban a mikrogaméta és a makrogaméta egyesül. A kopuláció után a diploid zigóta oocisztává alakul és meiózissal osztódik (zigotikus meiózis) és ezzel visszaáll a haploid állapot. A haploid leánysejtek kialakulásával kezdődik ismét az agamogónia, amelynek első szakasza a legtöbb Apicomplexa fajnál a spóráképzés (sporogónia). Az oocisztán belül további osztódással **sporociszták** képződnek, utóbbiban keletkeznek a **sporozoiták**. A fenti általánosított fejlődésmenthez képest csoportonként különféle eltérések lehetnek.



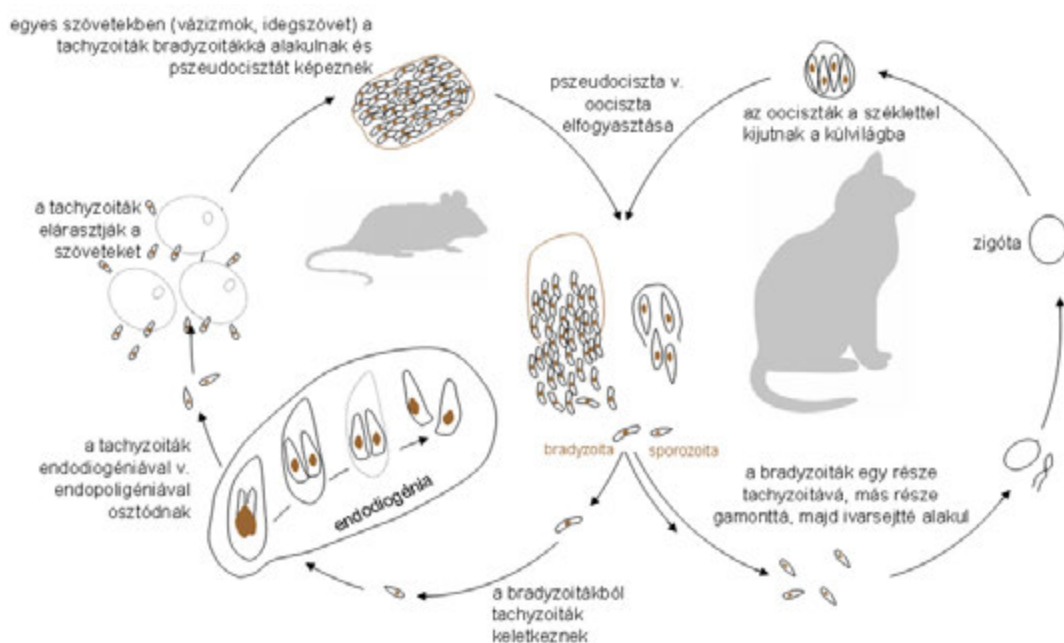
3.32. ábra. A csúcscserves spórások általánosított fejlődésmentete

Az egyes fajok, genuszok, stb. az életmódjuknak jobban megfelelő alkalmazkodásokat alakítottak ki a fejlődésmentükben. Például a közvetlenül gazdáról gazdára terjedő *Plasmodium* fajoknál az oocishta közvetlenül sporozoitákat hoz létre, kimarad a sporocisztaképzés. Sok csúcscserves spórásnál az oocishta ellenálló képlet, amely a székllettel kikerül a külvilágba és ott játszódik le benne a sporocisztaképzés, majd a kiszabaduló, szintén ellenálló sporocisztákban keletkeznek a sporozoiták, amelyeket a sporocisztával fogyaszt el a következő gazdaállat (pl. *Eimeria* fajok).

A csúcscserves spórások fejlődésmentét gazdaváltás is bonyolíthatja. Ismertek egygazdás fajok, például a számos gerincesben jelenlevő *Eimeria* fajok. A gazdaváltó (heteroxenikus) fajoknál azt nevezik végleges gazdának, amelyikben a gamogónia szakasz történik. *Plasmodium* fajoknál ez a maláriaszúnyogokat (*Anopheles* spp.) jelenti,

a *Toxoplasma*-nál pedig a macskát. A köztesgazdában nincs gamogónia, ezért nincs oocisztat-képzés, általában a skizogónia a jellemző folyamat.

Igen jellegzetes a *Toxoplasma gondii* fejlődésmenete. A végleges gazda macskába a táplálékkal jutnak be az oociszták. A bélsatornában kiszabadulnak a sporozoiták, és behatolnak a bélhám sejtekbe. Ott táplálkoznak, nagyméretű **bradyzoitá**vá alakulnak, majd egy sajátos belső bimbózási folyamat során két kis **tachyzoitá**t hoznak létre, amelyek mozgékonyak és elárasztják a szomszédos bélhámsejteket. A *Toxoplasma gondii* szaporodása során tachyzoitának nevezik a képződő merozoitákat. Képződésük **endodiogéniával** történik, ami azt jelenti, hogy a bradyzoita belsejében kész tachyzoiták alakulnak ki, majd felrepesztik a szülősejtet. A folyamat az előzőek szerint ismétlődik, majd elkezdődik a gamogónia, amelynek végén a széklettel ürülő oociszták keletkeznek. Ha az oocisztát egy másik macska eszi meg, a ciklus ugyanígy játszódik le, ez egy teljes egygazdás fejlődésmenet. Ha az oocisztát egér nyeli le, az egérben a kezdeti átalakulást követően a bélből a legkülönbözőbb szövetekbe eljutnak a tachyzoiták. A tachyzoita a gazdasejtben nagyméretű bradyzoitává alakul, amely endodiogéniával újabb tachyzoitákat hoz létre (skizogónia jellegű folyamat), vagy maguk a bradyzoiták lassan osztódva egy sejtömeget képeznek, amelyet egy vékony burok határol. Az ilyen sejtömegek – amelyeket a *Toxoplasma* esetében cisztának vagy pseudocisztának neveznek – évtizedekig fennmaradnak igen alacsony aktivitás mellett, általában az izomzatban, a májban és az agyban. A bradyzoiták – és így a ciszta is – védve vannak az immunrendszer elől. Ha az egeret a macska elfogyasztja, a cisztákból kiszabaduló bradyzoiták elárasztják a bélhámsejteket és elkezdik a tachyzoita-képzést.



3.33. ábra. A *Toxoplasma gondii* fejlődésmenete

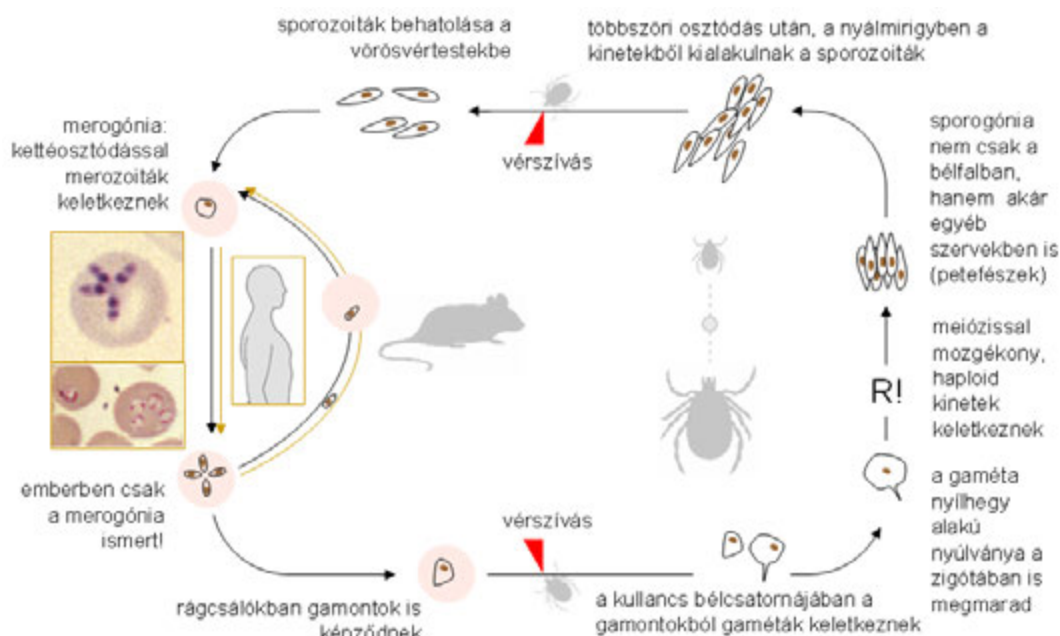
A *Toxoplasma*-nak az egér mellett számos köztesgazdája lehet, például az ember és a sertés. Ha a köztesgazda immunrendszere legyengül, a ciszták újra aktiválódnak és a kialakuló tünetek olyan súlyosak lehetnek, hogy elpusztítják a köztesgazdát. Emberben például az agyban kialakult ciszták toxoplazmás encefalitist okoznak, amely általában végzetes kimenetelű.

A *Babesia* fajok fejlődésmenete másként tér el az alapsémától. Az emlősgazdába a kullancs táplálkozása során jut be az egysejtű. A vörösvértestekbe bejutva nem skizogóniával, hanem kétésoztódások sorozatával szaporodik. A keletkező merozoiták újabb sejteket fertőznek és a fenti módon tovább osztódnak. Idővel elkezdődik a gamogónia. Egy következő kullancs egyed vérszívásakor valószínűleg már gamontokat tartalmazó vér kerül a kullancsba, amelyek az izéltlábúban gamétává alakulnak, majd kopuláció után az aktívan mozgó zigóta (ookinéta) behatol egy bélhámsejtbe és ott meiózissal osztódik. A keletkező haploid sejtek mozgékonyak (ú.n. **kinetek**) és a sporogónia során a nőstény nyálmirigyében és egyes fajoknál további szervekben, akár az ivarsejtekben is, további kineteket hoznak létre. A nőstény nyálmirigyében játszódik le a sporogónia utolsó fázisa, amikor a kinetéből sporozoiták keletkeznek, ezekkel fertőzi meg a következő vérszívásakor a kullancs az újabb emlős gazdát.

Egyes kullancs fajoknál azonban más úton is fertőződhet az emlős gazda. Az ú.n. nagy *Babesia* fajok nőstény kullancsban ugyanis a sorozatos merogónia-jellegű ciklusok során a legtöbb szervet, így a petefészket és azon

belül a képződő petesejtet is megfertőzhetik, így a lerakott pete már tartalmazza a parazitát. A kikelő lárva bélhámjában a *Babesia* sokszorozódik, a szétterjedő sejtek többek között a nyálmirigybe is eljutnak és ott formálódnak sporozoitákat, így a kullancs élete első táplálkozása során már fertőzhet.

A kullancsoknál tehát lehetséges a parazita nemzedékről nemzedére történő (vertikális) átadása. Több *Babesia* fajnál azonban egyedül a nyálmirigybe jutnak el a kinetek. Ezeknél a gazda következő fejlődési stádiuma, a nimfa vagy a kifejlett nőtény képes a gerinces gazdát megfertőzni, ugyanis a kullancs egy fejlődési stádiumban csak egy alkalommal táplálkozik. Akkor lesz fertőzőképes, ha lejátszódott benne a meiózis és a sporogónia során kialakultak a sporozoiták.



3.34. ábra. A *Babesia microti* fejlődésmenete (fényképek forrása: CDC 5943, 5944 / Steven Glenn)

Gamogónia-szakasz nélkül is lehetségesek gazdaváltással járó, bonyolult fejlődésmenetek. A Trypanosomatida rend számos példával szolgál az olyan fejlődésmenetekre, ahol egy vektorszervezet (általában rovar) terjeszti az emlős gazdák között a parazitát. Az egysejtű fejlődésmenete során alapvető morfogenetikai változások történnek, mind morfológiai, mind sejtorganellum szinten, meiózis azonban nem ismert.

4. fejezet - A protiszták rendszeres áttekintése

4.1. A protiszták biodiverzitása

A protiszták biodiverzitása becslések szerint többszöröse annak, amit a leírt fajok száma mutat. A molekuláris filogenetika és a modern mikroszkópia új lendületet adott a mikroeukarióták diverzitáskutatásának. A biodiverzitás mértéke az 1990-es évek közepén megosztotta a kutatókat: az egyik tábor hívei szerint viszonylag kevés, de kozmopolita protisztafaj létezik, a másik tábor viszont nagyságrendekkel nagyobb fajszaám, köztük rejtett fajok létezése mellett érvelt és a protiszta endemizmusokra (adott földrajzi területen kialakult és csak ott, meghatározott élőhelyeken jellemző fajok) hívta fel a figyelmet. A szekvenciaadatok gyarapodásával és a „standardizált” biometria elemzésekkel alátámasztott morfológiai leírások számának növekedésével az utóbbi tábor meglátása tűnik helyesnek.

A különböző protisztacsoportok kutatói a környezeti mintákban található szekvenciaadatok alapján (metagenomikai vizsgálatok) becsléseket tettek az adott csoport fajszaámára. Csoportonként összevetve az ismert és becsült fajok számaát, úgy tűnik, a recens protiszták biodiverzitásának a felét sem ismerjük. A protiszták számaára az állati evolúció egy fontos lehetőséget kínál: ez az állati test forrásként való hasznosítása. Az endobionták széles skálája él a legkülönbözőbb állatokban, amelyeknek mostanáig csak töredékét ismertük meg. Például az Alveolata-k között, főként a parazita csúcsszerves spóráknál maradt rendkívül nagy mennyiségű feltáratlan faj: az ismert hatezren fölül milliós nagyságrendűre teszik a leírásra váró specieket (Adl és mtsai 2007).

Az ismert fajok számaának növekedése mögött más tényezők is lehetnek. Sok olyan élőhely van, ahol nem folytat rendszeres gyűjtések, köztük például olyan extrém élőhelyeken, mint a mélytengerek alzata, vagy termálvizek, kontinentális sós vizek. Számos faj leiratlan marad még egy-egy jól kutatott élőhelytípus (tenger, édesvíz) vizsgálatánál is, akár a mikroszkópos, akár a szekvenciavizsgálatok eredményei alapján. Új fajok tekintetében a teresztris élőhelyek között meglepő módon a sivatagok is fontos forrásnak bizonyultak: a Foissner és munkatársai által 2002-ben Namíbiából leírt közel 180 új faj nagy része sivatagi endemizmus (Corliss 2003). A világ legnagyobb szalinitású vízi élőhelye a Földközi-tenger keleti medencéjének mélyén található (Thetis hiperszalin mélytengeri medence, 3258-3415 m). A nemrég felfedezett, több szempontból extrém élőhelyen 348 ‰-es, páratlanul nagy szalinitás uralkodik, közelítőleg tízszerese a felszínközeli tengervízének. Ezen az anoxikus élőhelyen egy eddig ismeretlen, sótűrő eukarióta biótát tártak fel, amelyet gombák és egysejtűek alkotnak, elsősorban csillósok, heterokont algák és kinetoplasztidák: valamennyien új fajok a tudomány számaára (Stock és mtsai 2012).

Az egysejtűek földrajzi elterjedéséről sokáig az az általános nézet uralkodott, hogy döntően a szél vagy a víz által terjednek. Jól körülhatárolható földrajzi elterjedést csak kevés egysejtűnél ismerünk. A legtöbbet idézett példa a házas amőbák *Nebela* genusza, ahol egy sor faj csak az egykori Gondwana szuperkontinens területeiről mutatható ki. Igaz ez az *Apodera vas* fajnál vagy az eddigi ismeretek szerint csak Dél-Amerikából ismert *Arcella rota* fajra, amit Daday Jenő¹ magyar zoológus írt le.

Dacára annak, hogy számos morfofaj a világ minden táján előfordul, az újabb vizsgálatok arra utalnak, hogy az egysejtűek – a korábbihoz képest nagyobb arányban – rendelkeznek jellemző áréával. 2011-ben metagenomikai vizsgálatot végeztek a Karib-tenger egyik medencéjében a protiszta-biodiverzitás megismerésére. A közösségi PCR-vizsgálat eredményei áttűtőek voltak: egy nagy kiterjedésű területen három mintavételi helyen, több mélységi zónából, eltérő biogeokémiai jellemzők mellett, szezonális ismétlésekkel 36000 fajt sikerült azonosítani >99%-os bizonyossággal. Ez a fajgazdagság még így is csak a töredéke a teljesnek, amit egyes források 100–500 ezerre becsülnék. A kapott eredmények alátámasztják azt az előfeltevést, hogy léteznek jól körülhatárolt földrajzi elterjedést mutató – akár endemikus – protiszta fajok (Stern és mtsai 2010).

¹Daday Jenő (1855–1920): zoológus, számos vízi állatcsoport mellett a soklábúakkal és az egysejtűekkel is foglalkozott, nevéhez köthető két, a déli féltekén elterjedt *Arcella* faj, valamint az erdélyi szalinákban talált egyéb új egysejtű fajok leírása. Legtöbbet különböző kisvízes mikroszkópos élővilágát vizsgálta. Ő szerkesztette a magyar állattani szakirodalom első referencia-köteteit.

4.2. Taxonómiai összefoglaló

Az egysejtűek biodiverzitásának megismerése még napjainkban is nagy kihívást jelent a kutatók számára. Nem elég, hogy vizsgálatuk sokkal körülményesebb, mint a makroszkopikus élőlényeké, még az sem egyértelműen igaz, hogy a magasabbrendű szervezeteknél alkalmazott taxonómiai elvek érvényesíthetők az eukarióta mikroorganizmusok szintjén. Több protisztacsoportnál a fajkonceptió sem tisztázott. Egysejtűeknél a filogenetikai fajkonceptió Wheeler és Platnick féle meghatározása alkalmazható leginkább, amelynek értelmében a faj a szexuális populációk vagy aszexuális sejtvonalak legkisebb olyan aggregációja, amelyre a karakterállapotok egyedi kombinációja jellemző. A filogenetikai faj a tudományos nevezéktan, a Linné-féle rendszerezés és az élőlények evolúciójának az alapegysége is egyben. Molekuláris fajkonceptió még nem született, bár egyre nagyobb igény mutatkozik kidolgozására. Annak ellenére, hogy számos egysejtűcsoportban a fajok leírását megnehezíti a kevés használható morfológiai bélyeg, számos protozoológus úgy gondolja, hogy a leírt fajok 80 százaléka megbízható, körültekintő leírason alapul, a maradék húsznál pedig a leírás volt hiányos, elnagyolt.

Bütschli 1880-as évekből származó osztályozása sokáig meghatározó volt a protiszták rendszerezésének tekintetében (Bütschli 1880-1887). A Sarcodina (amöboid egysejtűek), Mastigophora (ostorosok), Sporozoa (spórás egysejtűek) és Infusoria (csillós egysejtűek) csoportjait lényegében a mozgásmód alapján, illetve az életciklus során megjelenő spóra alapján határozta el egymástól. Ma viszont a legfőbb törekvés a csoportok közötti filogenetikai rokonság megállapítása és a taxonok monofiletikus csoportokhoz történő hozzárendelése. A jelenlegi ismeretek birtokában különösen ez utóbbi tűnik távoli célnak. A 21. század első évtizedében még nem fejeződött be teljesen a nagy protiszta-kládok leszármazási viszonyainak a feltérképezése. A leszármazási kapcsolatok felfedése során kevesebb figyelem irányul arra, hogy az újonnan kapott topológiákat megfeleltessék a rendszertan hagyományos taxonjaival.

A kezdeti próbálkozások során még törekedtek a kládok taxonokkal való megfeleltetésére. Ahogy a törzsek leszármazási kapcsolatait leíró hipotézisek megszülettek, úgy kezdtek elburjánzani a törzs feletti mind újabb rendszertani kategóriák. Ezek gyarapodása egy idő után áttekinthetatlenné vált, nem utolsósorban azért, mert a rendszer még igen cseppfolyós volt. A filogenetikai cikkek nagyjából az ezredforduló után már felhagytak a taxonómiai rangokkal való megfeleltetésekkel.

A protisztológusok nemzetközi szervezetei közül legjelentősebbek a Nemzetközi Protisztológiai Társaság (**International Society of Protistologists**, ISOP), az **International Society for Evolutionary Protistology** (ISEP) és az **International Phycological Society** (IPS). Előbbi kettőben intenzív vita tárgya a protiszták filogenetikájának és taxonómiájának viszonya, valamint általánosságban az egysejtű-taxonómia helyzete.

A taxonómia feladata, hogy minden fajnál és a fölötté levő hierarchiaszinteken egyértelművé tegyék a névhordozó azonosságát. A protiszták között az algákra a Nemzetközi Botanikai Kódrendszer (ICBN), míg a heterotróf egysejtűekre a Nemzetközi Zoológiai Kódrendszer (ICZN) szabványrendszereket tekintették érvényesnek. Egyes taxonokat mindkét oldalon elneveztek, például a Diatomea Dumortier 1821 és a Bacillariophyta Haeckel 1878 egyaránt a kovaalgákat jelölték. A dupla elnevezés – nem szándékos – gyakorlata az 1960-as évektől mind gyakoribbá vált. Az 1970-es 80-as évektől a kutatási eredmények tükrében az alga- és protozoarendszerek újabb és újabb változatai jelentek meg. Sok taxon tartalmazott olyan genuszokat, amelyek egy része az ICZN más része az ICBN szerint került leírásra. Ezidőtájt derült ki az is, hogy a botanikai kód keretein belül kezelt gombák az állatok testvércsoportja, a növényekhez vajmi kevés közülük van. A felismerést követően a Fungi – Metazoa rokonsági körbe tartozó egysejtűcsoportok nevezéktanánál a kutatók következetesen ráálltak az ICZN használatára – holott más protisztacsoportoknál ez nem történt meg.

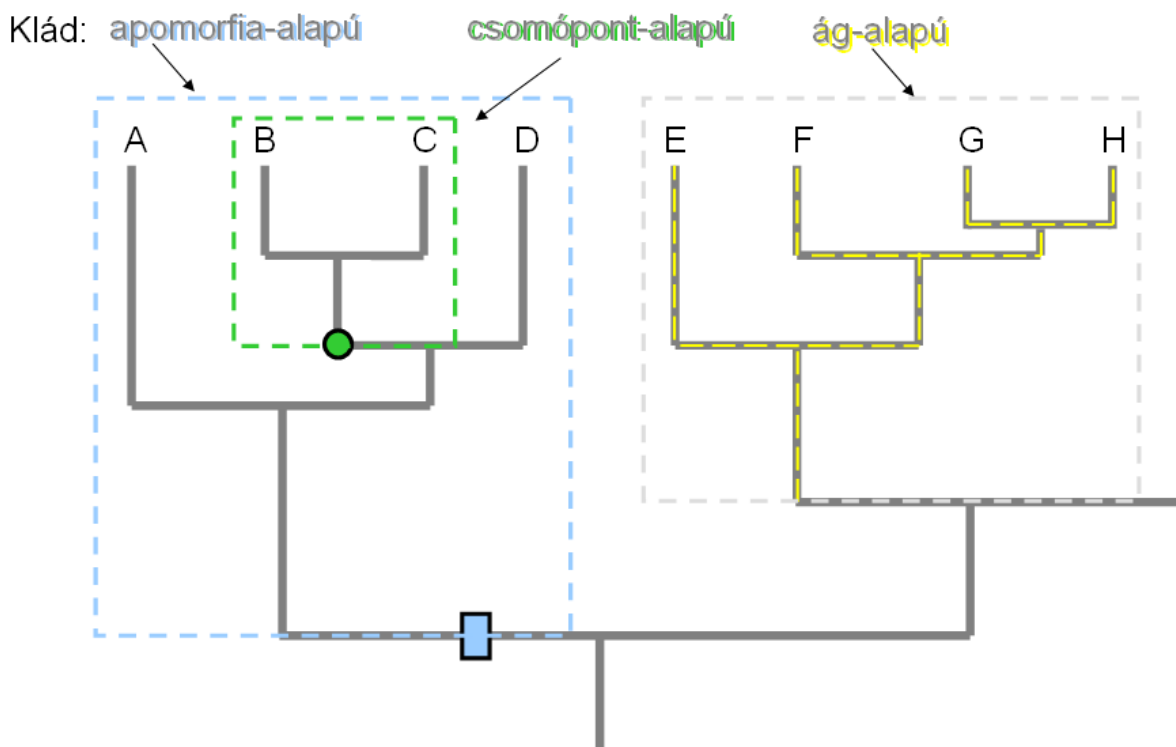
A protiszták taxonómiájának egyik globális problémája tehát éppen a nevezéktanral kapcsolatos. Ezt kiküszöbölendő 2005-ben az ISOP a protisztacsoportok hierarchikus osztályozását a teljesség igényével bemutató, legutóbbi nagyszabású összefoglaló közleményben (Adl és mtsai 2005) a különböző kládokat taxonómiai rang megnevezése nélkül vezették fel, következetesen a molekuláris filogenetikai és morfológiai jegyek elemzésén keresztül megismert hierarchia szerint. A megnevezéseknél a hagyományos szabványok szerinti elsőbbség szabálya (**lex prioritatis**) szerint eljárva a régebben adományozott nevet vették alapul, akár a botanikai, akár a zoológiai szabályzat alatt született az. Ha ehhez az elrendezéshez odaírnánk azokat a taxonrangokat amelyek alapján a felsorolt taxonok leírása született, olyan torzszülötteket látnánk, mint például regnum megjelenése regnumon belül (Opisthokonta vs. Animalia vagy Fungi) vagy család- és rendszintű taxonok előfordulása azonos hierarchiaszinten, testvércsoportként.

Az egysejtű megataxonómia (törzs fölötti rendszertani kategóriák) és mikrotaxonómia (új fajok leírása) igen intenzíven fejlődött az utóbbi harminc év során, bár az előbbi a taxonómia szempontjából nem bizonyult maradandónak. A két szintet összekötő, pl. rend – osztály szintű taxonómia azonban sokáig mostohagyerek volt, egészen a közelmúltig. Amikor a nagy kládok megállapítása után a kládokon belüli filogenetikai viszonyok feltárása is megkezdődött, több csoportnál, például az Amoebozoa esetében, megszülettek az első eredmények (Smirnov és mtsai 2011).

A hagyományos nemzetközi nevezéktani szabályzatok (ICZN, ICBN) azonban további nehézségeket is jelentenek a protisztológia számára, mégpedig a fajleírások kritériumai terén. Az állatoknál és a növényeknél a fajt a holotípus példánya alapján írják le, amely a protisztológiában ellentmondásos helyzetet eredményez. Ha ezt a szabályt követve, egy egysejtűt konzerválnak, akkor technikai okokból nem vethető alá molekuláris filogenetikai vizsgálatnak. Ha ellenben a molekuláris vizsgálat megtörténik, nem lesz meg a holotípus. Márpedig az egysejtűket sem lehet minden esetben sikeresen tenyészteni! A tudományos intézményekben tárgylemezre preparált holotípusok, morfológiai leírások és fényképek csupán a morfotípus azonosításra alkalmasak, a fajéra nem. A jövőben várhatóan a világhálón tárolt, szabadon elérhető képek és a mozgást illusztráló videók, szekvenciaadatok fogják kiegészíteni a hagyományos leírásokat.

Egy másik gondot jelent a morfológiailag nem elkülöníthető, ú.n. **kriptikus fajok** leírása. Itt a leírásban rögzíteni kellene szexuális fajok esetén a párosodási típust (mating type), a táplálkozásmódot, a DNS-szekvenciát, a betokozódás körülményeit, az aktivitáshoz szükséges hőmérsékleti tartományt és az optimális habitat paramétereit.

A fenti nehézségek megoldását a Nemzetközi Filogenetikai Nevezéktani Társaság (International Society for Phylogenetic Nomenclature, ISPN) (<http://www.phylonames.org>) az ú.n. **PhyloCode** (filogenetikai alapú nomenklátúra-szabályzat) megalkotásában látja (<http://www.ohio.edu/phylocode>). Ez a kialakulófélben levő szabályzat jelenleg számos más részlet mellett a kládok elnevezését szabályozza, a taxonómia alapegységét jelentő faj elnevezésében nem tekinti magát illetékesnek, azt továbbra is meghagyja a hagyományos nevezéktani szabványok szerint. Valamely entitás (ez lehet egyed, faj vagy apomorfia) helyzetét a filogenetikai hierarchiában a mögötte álló leszármazási történet határozza meg. A kládok elnevezésénél egyaránt megengedett a taxonómiában adott név használata vagy új név adományozása. A kládok definiálására három alapvető módszer körvonalazódott: a csomópontalapú meghatározás, amikor pl. két faj legfiatalabb közös őse és annak valamennyi utóda alkotja a kládot, az ág-alapú meghatározás, ahol a kiválasztott faj és egy távolabbi rokon X faj közös filogenetikai rokonai között azt a kládot tekintjük, amelybe a kiválasztott minden olyan rokona tartozik, amelyeknek X-nél fiatalabb közös őse van. Az apomorfián alapuló meghatározás azt jelenti, hogy egy kládot a törzsfejlődés során valamely konkrét apomorfia megjelenésével definiálhatunk.



4.1. ábra. Kládok definiálásának lehetséges módjai. Zöld keretben a B és C fajok legfiatalabb közös őseiből kiinduló klád (csomópont-alapú meghatározás). Sárgával jelölve H minden olyan rokona, akiknek H és I közös ősenél fiatalabb közös őse van (ág-alapú meghatározás). Kék keretben az apomorfia alapján kijelölt klád látható (az új tulajdonság megjelenését kék hasáb jelöli).

Adl és munkatársai a 2005-ös tanulmányban döntően az apomorfiaakra alapozták az eukarióták (így a protisztákládok) hierarchikus osztályozását.

Hangsúlyozni kell, hogy az egysejtűeknél ma még nincsen általánosan elfogadott makro-taxonómia. Tankönyvek és más jellegű összefoglaló munkák nyújtanak ugyan különféle, taxonómiai rangoknak megfelelő osztályozásokat, ezek azonban nem a szakma széleskörű egyetértésén alapulnak. Ilyen ugyanis nincs, hiszen a teljes filogenetikai háttéranyag még mindig nem ismeretes.

Annak érdekében, hogy egy áttekinthető, de szakmai szempontoknak is megfelelő, korszerű osztályozást mutassunk be, az elismert kládok és érvényes taxonok vegyes összeállítását tárjuk az Olvasó elé. Bemutatásra kerülnek a regresszív evolúcióval kialakult paraziták, a nyálkaspórák (állatok) és a kisspórák (gombák), amelyeket a hagyomány okán mutatunk be a protiszták között, mert sem a zoológiai, sem a mikológiai tankönyvekben nem kapták még meg az őket megillető helyet.

A csoportok bemutatásánál a mikroeukarióták biodiverzitásának bemutatása a fő cél, ezért önálló részfejezetet szentelünk számos kisebb, alig ismert egysejtűnek, míg a legnagyobb fajszámú csoportoknál a jól ismert fajok közül is csak egy szűk válogatásra szorítkozunk. Egy-egy csoport behatóbb tanulmányozására ma már nagyszámú szakcikk és monográfia áll az érdeklődők rendelkezésére. Az algológia és a parazitológia területén bőségesen találni magyar nyelvű ismeretanyagot is. A szabadonélő heterotróf egysejtűekről lényegesen kevesebbet lehet anyanyelvünkön olvasni, ezért arra törekszünk, hogy ezek valamennyi csoportban bemutatásra kerüljenek.

5. Táblázat. Az eukarióta szupercsoportok és a hozzájuk tartozó nagyobb kládok (főként Adl és mtsai 2005, Parfrey és mtsai 2011 nyomán. Továbbá: **Amoebozoa:** Smirnov és mtsai 2011, **Retaria:** Krabberod és mtsai 2011, **Cryptomonadea:** Burki és mtsai 2012, **Chromerida:** Obornik és mtsai 2011, **Excavata:** Hampl és mtsai 2009 nyomán) A 3. szinttől kezdve csak az evolúciós, vagy más szempontból jelentős taxonok vannak felsorolva.

Opisthokonta szupercsoport

Hierarchiaszintek				
1.	2.	3.	4.	példa
Holozoa	Ichthyosporea			<i>Caullerya</i>
	Filozoa	Filasterea		<i>Ministeria</i>
		Choanozoa		<i>Codosiga</i>
		Metazoa	Myxozoa	<i>Myxobolus</i>
Holomycota	Fungi	Microsporidia		<i>Encephalitozoon</i>
	Nucleariidae			<i>Nuclearia</i>

Amoebozoa szupercsoport

Hierarchiaszintek				
1.	2.	3.	4.	példa
Lobosa	Discosea			<i>Acanthamoeba</i>
	Tubulinea			<i>Amoeba</i>
Conosa	Variosea			<i>Phalansterium</i>
	Archamoebae	Pelobiontida	Pelomyxidae	<i>Pelomyxa</i>
			Entamoebidae	<i>Entamoeba</i>
	Mycetozoa	Protostelea		<i>Protostelium</i>
		Myxogastrea		<i>Physarum</i>

		Dictyostelia		<i>Dictyostelium</i>
--	--	--------------	--	----------------------

Archaeplastida szupercsoport

Hierarchiaszintek				
1.	2.	3.	4.	példa
Glaucophyta				<i>Cyanophora</i>
Cryptomonadea				<i>Guillardia</i>
Katablepharida				<i>Katablepharis</i>
Rhodophyceae				<i>Cyanidioschyzon</i>
Chloroplastida	Chlorophyta	Trebouxiophyceae		<i>Chlorella, Prototheca</i>
		Chlorophyceae		<i>Chlamydomonas, Volvox, Dunaliella</i>
	Prasinophytæ			<i>Ostreococcus</i>
	<i>Mesostigma</i>			<i>Mesostigma</i>
	Charophyta	Streptophytina	Plantae	<i>Rosa</i>

Rhizaria szupercsoport

Hierarchiaszintek			
1.	2.	3.	példa
Cercozoa	Cercomonadida	Cercomonadidae	<i>Cercomonas</i>
		Heteromitidae	<i>Heteromita</i>
	Silicofilosea	Thaumatomonadida	<i>Thaumatomonas</i>
		Euglyphida	<i>Paulinella</i>
	Chlorarachnea		<i>Bigelowiella</i>
	Phytomyxea		<i>Plasmodiophora</i>
	Desmothoracida		<i>Clathrulina</i>
	Phaeodaria		
Haplosporidia			
Retaria	Polycystina	Spumellarida	
		Nassellarida	
	Spasmaria	Acantharia	<i>Acanthometra</i>
		Taxopodida	<i>Sticholonche</i>
	Foraminifera		<i>Rotaliella</i>

>Alveolata szupercsoport

Hierarchiaszintek				
1.	2.	3.	4.	példa
Dinzoa	Dinoflagellata	Dinophyceae	Peridiniophycidae	<i>Ceratium, Pfiesteria</i>
		Blastodinales		<i>Dissodinium</i>
		Noctilucales		<i>Noctiluca</i>
		Syndiniales		<i>Syndinium</i>
	Oxyrrhis			<i>Oxyrrhis marina</i>
	Perkinsidae			<i>Perkinsus</i>

Chromerida				<i>Chromera</i>
Apicomplexa	Colpodellida			<i>Colpodella</i>
	Aconoidasida	Haemospororida		<i>Plasmodium</i>
		Piroplasmorida		<i>Babesia</i>
	Conoidasida	Coccidiasina		<i>Eimeria</i> , <i>Cryptosporidium</i>
		Gregarinasina		Gregarina
Ciliophora	Postciliodesmatophora	Karyorelictea		<i>Loxodes</i>
		Heterotrichea		<i>Blepharisma</i>
	Intramacronucleata	Spirotrichea	Hypotrichia	<i>Euplotes</i>
			Oligotrichia	<i>Strombidium</i>
			Choreotrichia	<i>Codonella</i>
			Stichotrichia	<i>Stylonychia</i> , <i>Halteria</i>
		Armophorea	Armophorida	<i>Metopus</i>
			Clevelandellida	<i>Nyctotherus</i>
			Odontostomatida	<i>Epalxella</i>
		Litostomatea	Haptoria	<i>Didinium</i>
		Phyllopharyngea	Suctoria	<i>Acineta</i>
		Nassophorea		<i>Nassula</i>
		Colpodea		<i>Colpoda</i>
		Prostomatea		<i>Coleps</i>
		Plagiopylea		<i>Plagiopyla</i>
		Oligohymeno- phorea	Peniculia	<i>Paramecium</i>
			Scuticociliatia	<i>Pleuronema</i>
			Hymenostomatia	<i>Tetrahymena</i>
			Peritrichia	<i>Vorticella</i>
Hacrobia klád				
Haptophyta	Prymnesiophyceae	Isochrysidales		<i>Emiliana</i>
		Coccolithales		<i>Coccolithus</i>

Stramenopila szupercsoport

Hierarchiaszintek			
1.	2.	3.	példa
Opalinata	Proteromonadea		<i>Proteromonas</i>
	Opalineae		<i>Opalina</i>
Blastocystis			<i>Blastocystis</i>
Bicosoecida			<i>Cafeteria</i> , <i>Bicosoeca</i>
Labyrinthulomycetes	Labyrinthulaceae		<i>Labyrinthula</i>
Hyphochytriales	Hyphochytridiomycetaceae		<i>Hyphochytrium</i>
Oomycetes			<i>Peronospora</i>
Actinophryida			<i>Actinosphaerium</i>

Chrysophyceae	Ochromonadales		<i>Ochromonas</i>
Dictyochophyceae	Dictyochales		<i>Dictyocha</i>
Eustigmatales			<i>Nannochloropsis</i>
Pelagophyceae	Pelagomonadales		<i>Pelagomonas</i>
Phaeothamniophyceae			<i>Pleurochloridella</i>
Pinguiochrysidales			<i>Pinguicoccus</i>
Raphidophyceae			<i>Heterosigma</i>
Schizocladia			<i>Schizocladia ischiensis</i>
Synurales			<i>Mallomonas</i>
Xanthophyceae	Tribonematales		<i>Botrydium</i>
	Vaucheriales		<i>Vaucheria</i>
Phaeophyceae	Fucales		<i>Fucus</i>
Bacillariophyta	Coscinodiscophytina	Rhizosolenids	<i>Rhizosolenia</i>
	Bacillariophytina	Bacillariophyceae	<i>Asterionella</i>

Excavata szupercsoport

Hierarchiaszintek				
1.	2.	3.	4.	példa
Discicristata	Heterolobosa			<i>Naegleria</i> , <i>Stephanopogon</i> , <i>Acrasis</i>
	Euglenozoa	Euglenida	Heteronematina	<i>Peranema</i>
			Euglenea	<i>Euglena</i>
			Aphagea	<i>Distigma</i>
		Diplonemea		<i>Diplonema</i>
		Kinetoplastea	Prokinetoplastina	<i>Ichthyobodo</i>
			Metakinetoplastina	<i>Bodo</i> , <i>Trypanosoma</i>
Jakobida				<i>Andalucia</i>
Malawimonas				<i>Malawimonas</i>
Fornicata	Eopharyngia	Diplomonadida	Hexamitinae	<i>Hexamita</i>
			Giardiinae	<i>Giardia</i>
		Retortamonadida		<i>Chilomastix</i>
	Carpediemonas			<i>Carpediemonas</i>
Parabasalia	Trichomonadida			<i>Trichomonas</i>
	Cristamonadida			<i>Calonympha</i>
	Spirotrichonymphida			<i>Spirotrichonympha</i>
	Trichonymphida			<i>Trichonympha</i>
Preaxostyla	Oxymonadida			<i>Pyrsonympha</i>
	<i>Trimastix</i>			<i>Trimastix</i>

4.3. Az Opisthokonta supercsoport

4.3.1. Microsporidia – Kisspórások (Fungi)

A kisspórások (**Microsporidia**) sejttani sajátosságai a következők: nincsen sem ostor, sem differenciált endomembrán rendszerek; a riboszóma alegységek kisebbek az eukariótáknál szokásosnál. Mitoszómájuk van. Igen kisméretűek (1–20 μm), kivétel nélkül intracelluláris paraziták, időnként parazitofór vakuolában vannak, legtöbbször azonban szabadon, a citoplazmában fordulnak elő. Körülbelül 900 fajuk van, a gazdaszervezetek spektruma igen széles: az egysejtűektől (pl. Apicomplexa, Ciliophora, valamint az állatok közé tartozó Myxozoa) a különböző többsejtűekig (csalánozóktól gerincesekig) számos gazdaszervezetük van. Legtöbbjük ízeltlábúakban és halakban él; az emlősök között főleg rágsálókban és ragadozóknak élnek, de főemlősökben és emberben is előfordulnak. Növényekben eddig nem azonosították őket.

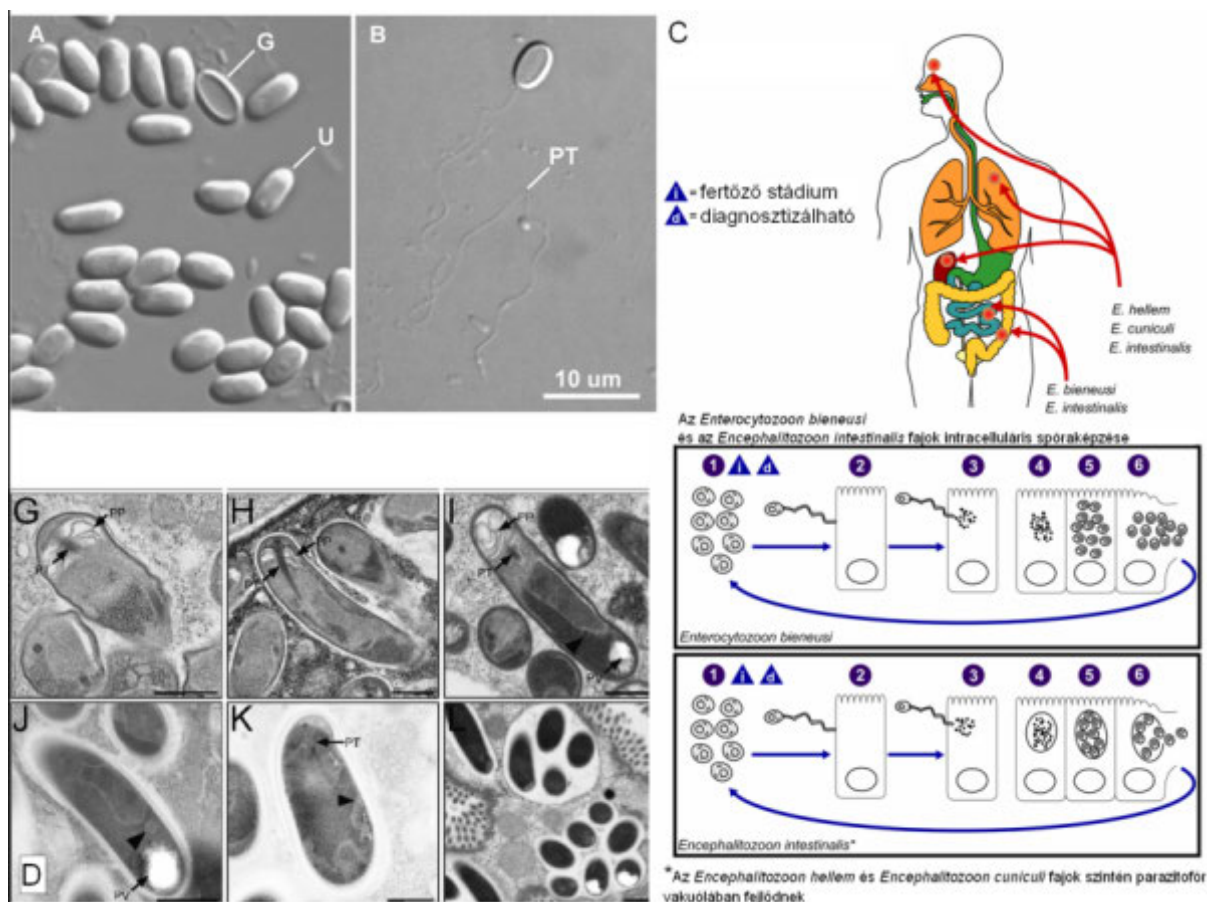
Primitív jellegeik a 70S riboszómák jelenléte (16S és 23S rRNS alegységekkel). Van néhány tulajdonságuk, amely a prokariótákra emlékeztet: nincsen ostor, centriólum, nincsenek valódi diktioszómák (3-nál több ciszternával); a mitózis intranukleáris (ez a legősibb eukariótákra jellemző). Spórafaluk kitint tartalmaz, ami a gombákra jellemző. A molekuláris filogenetikai vizsgálatokon alapuló törzsfákon a kisspórások egyértelműen a **gombák (Fungi)** között helyezkednek el, az endomikorrhizát alkotó Glomeromycota törzs közeli rokonai.

Apomorf bélyegeik: többnyire diplokariotikusak (páros sejtmag), jellegzetes **extrúziós készülékük** van, amely a **poláris fonálból** és – a Microsporea osztályban – a **sarki testből** áll; a cisztában a feltekeredett poláris fonalat fehérje burok vastagítja. A sarki vagy poláris test sűrűn egymás mellett sorakozó membrán zsákok összessége, amely a sejthártya betűrődéseiből alakul ki.

A sejt (**amöboid csíra**, amöbula vagy sporoplazma) egy- vagy kétmagvú, benne RER, szabad riboszómák, diktioszómákra emlékeztető membránciszternák vannak és a hátsó testvégen egy vakuola, a **poszteroszóma**.

Fejlődési ciklusuk még számos ponton feltáratlan. A fertőzés módját sejtenyészetekben vizsgálják, a folyamat részletei még nem teljesen ismertek. Az *in vivo* adatok szerint az élelemmel bekerülő **spórák** a bélben megduzzadnak a poláris test és a posterosoma tágulása miatt, ennek eredményeként a poláris fonal kinyomul, és a kipattanás mozgási energiája által behatol a gazdasejt membránjába (erre még cisztaállapotú gazdaszervezetnél is képes!). A poláris fonal akár többszáz μm hosszú. A sporoplazma a fonál üregén keresztül jut be a gazdasejtbe (állatoknál többnyire hámsejtekbe), majd ott morfogenetikus változáson megy át. Szaporodása skizogónia jellegű folyamat. Annak érdekében, hogy a meront a fokozottabb fehérjeigényeit kielégíthesse, a gazdasejtet anyagcseréje fokozására kényszeríti (kimutatható, hogy a gazdasejtben a nukleóluszok száma megnő). Más esetben a szomszédos, meg nem fertőzött sejteket fogyasztják a paraziták, miközben azokból több mm átmérőjű tumor-jellegű képletek alakulnak ki. A **merontokban** intranukleáris mitózis történik; **sporogónia** során erősebben differenciált **sporoblasztok** jelennek meg.

Néhány fajban a meiózis folyamatára emlékeztető eseményeket írtak le. A sporoblasztokból alakulnak ki a spórák, amelyek a gazdából széketürítés vagy a gazda tetemének lebomlása során kerülnek a kívülvilágba. Vannak bonyolultabb fejlődésű, gazdaváltó (heteroxenikus) fajok is; a gazdán belüli terjedés módjai azonban még nem ismertek.



4.2. ábra. A Microsporidia törzs a) nagyszámú ép spóra (U) és közte egy üres spórafal (G) b) a kilövődött üregek sarki fonál hossza sokszorososa a spóráénak (a-b forrása: Keeling 2009) c) a humán mikrosporidiózist okozó fontosabb fajok vázlatos fejlődésmentete d) a spóra belső felépítése PT – a sarki fonál és PP – a poláris test, PV – posztosozóma, a nyílhegy a sarki fonál keresztmetszeti képét mutatja (d forrása: Troemel és mtsai 2008)

Gyakorlati jelentőségük: elsőként a rovar haszonállatok kórokozóiként váltak ismertté. A selyemhernyó szemcsekórját (*pébrine*) a *Nosema bombycis*, a mézelő méh gyomorvészét a *Nosema apis* okozza. Halakban fordulnak elő a *Glugea* fajok. Az emberben **opportunisták** kórokozók, jellemzően az *Encephalitozoon*, *Enterocytozoon* és más fajok súlyos patogének az immunhiányos emberben (főleg HIV fertőzöttek). Egyes kispórákat hiperparazitaként próbálnak hasznosítani a mezőgazdasági gyakorlatban: pl. a *Vairiormorpha necatrix* bevetése hernyók ellen, vagy a *Nosema locustae* alkalmazása trópusi sáskafajok ellen.

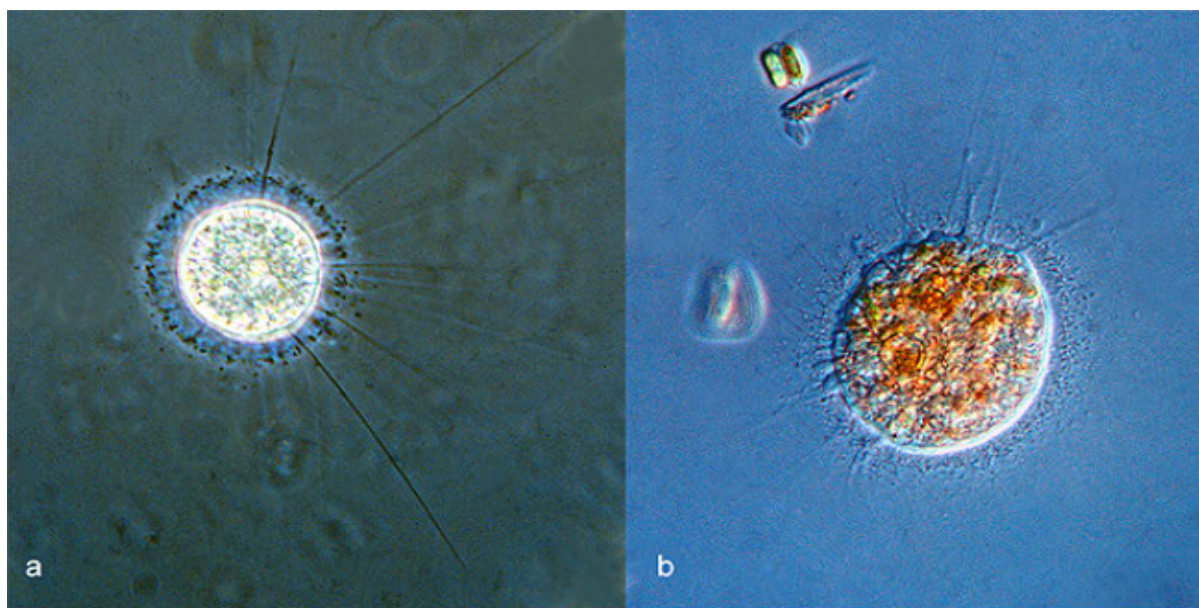
Rendszertani felosztásuk régen az extrúziós készülék morfológiája alapján történt, ma többféle rendszerezésük is használatos, de igazán kiforrott még nincs. A **Rudimicrosporea** osztály másodlagosan leegyszerűsödött csoport, nincs poláris test és posterosoma. Tagjai gyűrűsférgeket parazitáló üregi élősködőkben (Gregarina) élnek (pl. *Metchnikovella* spp.). A **Microsporea** osztályban bonyolult extrúziós készülék és többretegű, kitartalmú spórafal van (*Nosema*, *Glugea*, *Encephalitozoon* spp.).

4.3.2. Nucleariidae

Amöboid egysejtűek filopódiumokkal, mitokondriumukban diszkoidális kriszták vannak. Algákat, szerves törmelék és baktériumokat fogyasztanak. A gombák testvércsoportja, együtt a **Holomycota klád**ot alkotják. Kevés Nucleariida ismert, a molekuláris filogenetikai vizsgálatok után is kevesebb, mint húsz genust sorolnak ide.

Az édesvízi *Pompholyxophrys* fajok napállatkákra emlékeztetnek, korábban a Centrohelida napállatok csoportjába sorolták őket a sejthártyát körülvevő apró kovagömböcskék miatt.

Szintén édesvíziek a *Nuclearia* fajok, amelyek vagy gömbölyded lebegőalakot vesznek fel a tér minden irányába kinyúló állabakkal, vagy ellapuló kúszó formát, ahol a filopódiumok a haladási irányba nyújtóznak ki.



4.3. ábra. Nucleariidae a) lebegő alak b) kúszó alak

A következő csoportok a **Holozoa klád** tagjai, amelybe a Filozoa és az Ichthyosporea kládok tartoznak. A Filozoa kládban a Filasterea ostorosok testvércsoportja a Metazoa + Choanozoa klád.

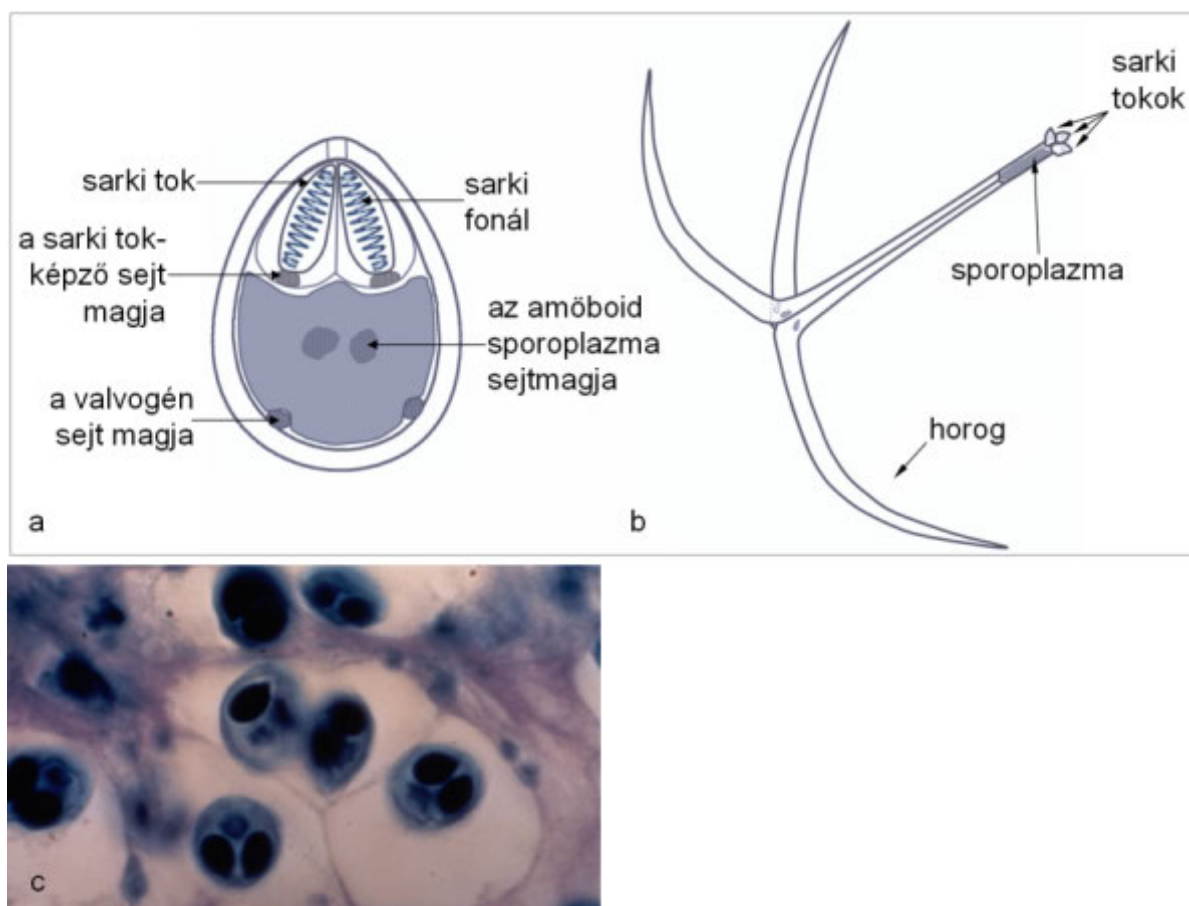
4.3.3. Myxozoa – Nyálkaspórások (Metazoa)

Megközelítőleg 1200 faj tartozik a nyálkaspórások közé, amelyek halakban élő szövetparaziták. Korábban a Microspora rokonának gondolták őket, mert hozzájuk hasonlóan rendelkeznek egy **extrúziós készülékkel**, a kilőhető **sarki fonállal (poláris filamentum)**. A sarki fonál szerepe itt azonban nem a gazdasejtbe való behatolás, mint a kispórásoknál, hanem a gazda szövetéhez való rögzülés. A poláris fonal kialakulásának (morfogenezisének) részletei, továbbá a valódi mitokondriumok és diktioszómák jelenléte és a bonyolult fejlődésmenet miatt ma már nem a Microsporidia, hanem a Metazoa-ba tartozó Cnidaria rokonának tartják őket.

Fejlődési ciklusuk nem teljesen ismert (pl. a spóra keletkezése). Fejlődésmenetükre jellemző, hogy a gazdába bekerülő spórában egyetlen kétmagvú vagy két egymagvú haploid sporoplazma van. Ezek vagy a spórán belül, vagy a spóra elhagyása közben egyesülnek (**autogámia**): ennek eredményeként egy sokmagvú, di- vagy poliploid plazmódium alakul ki, amely képes vegetatív módon plazmotómiával vagy bimbózással (exo- vagy endogén módon) szaporodni.

Heteroterm gerinceseknél, főként halakban, különösen az ondóhólyagban vagy a kötőszövetben és az izomzatban fordulnak elő. A mozgásképes plazmódiumban a generatív sejtmagok és a körülöttük levő plazmarész egyedi sejtekké különül; ezek páronként úgy csoportosulnak, hogy az egyik sejt bekebelezi a másikat (ezt **pansporoblastnak** nevezik). A külső sejt neve **perycyta**, a belsőé **sporogén sejt**. A perycyta a következőkben redukálódik és egy védőréteget képez a keletkező **mixospóra** körül, a sporogén sejt pedig többszöri osztódással két **pikkelyképző (valvogén)** és két **sarki tok-képző** (poláris kapszulát alakító) **sejtet** hoz létre, valamint egy vagy két **sporoblasztot**. A meiózist követően a sporoblasztokból haploid fertőzőképes **amőboid sporoplazma** keletkezik. A valvogén sejtek a sporoplazmát körülvevő védőburkot hozzák létre, a sarki tok-képző sejtekben kialakul a sarki tok, amely a többnyire feltekert poláris fonalat tartalmazza.

Újabban sikerült gazdaváltást kimutatni néhány fajnál, pl. a többek között lazacokban élősködő *Myxobolus cerebralis* azonos a csővájóférgekben (Annelida, Tubificidae) élő, korábban *Triactinomyxon ignotus* néven leírt fajjal. A pontyfélékben élő *M. bramae* köztesgazdája szintén egy csővájóféreg. Fejlődésmenetükre valószínűleg általánosan jellemző a gazdaváltás. Ezt bizonyítandó az MTA Állatorvostudományi Kutatóintézetének kutatói szisztematikusan vizsgálják a balatoni csővájóférgekben talált **aktinospórákat**. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok során sikerült feltárni a teljes fejlődési ciklusát több pontyféle nyálkaspórás parazitájának.



4.4. ábra. A Myxozoa törzsre jellemző spóra-alakok a) mixospóra b) aktinospóra c) mixospórák egy lazac szöveteiben (festett készítmény, c) forrása: Dr. Thomas L. Wellborn, Jr. képgyűjteménye)

A *Myxobolus* genusz igen fajgazdag, a jelenlegi ismeretek szerint 751 fajt sorolnak ide. Halakban élőködnek, vannak gazdaspecifikus és gazdaszervezethez nem kötődő fajok. Például a pontyfélékhez tartozó fejes domolykónak harmincnál is több *Myxobolus* parazitája van, közülük hétnek ez a hal a jellemző gazdaszervezete, a többinek számos más gazdája is lehet. A *Myxobolus* fajoknál a gazdaváltás bizonyítása csak néhány esetben történt meg. A fajok száma továbbra is egyre gyarapszik, nemrég a Duna hazai szakaszán is találtak új fajt (Molnár és mtsai 2007).

A nyálkaspórásoknak számottevő jelentősége van halastavakban, mivel a haltenyésztésben komoly károkat okozhatnak. Magyarországon például a *Myxobolus bramae* spórái különböző pontyfélék kopolyáján figyelhetők meg.

A magasfokú differenciáltság (egy generatív és három szomatikus sejtípus), a sejtek között dezmoszóma-szerű sejtkapcsoló struktúrák jelenléte és a poláris kapszulák (sarki tokok), valamint a csalánozók csalántokjainak keletkezésében mutatkozó hasonlóságok miatt úgy gondolják, hogy a Myxozoa a Metazoa reduktív evolúcióval létrejött képviselője, és a csalánozók törzsébe (Cnidaria) tartozik. A csalánozók *Narcomedusae* rendjében szintén előfordul a sejtparazita stádium az egyedfejlődés során. A csalánozók között a Myxozoa legközelebbi rokona a *Polypodium hydriforme* amely a tokfélék ikráiban fejlődik, tehát a testméret alakulását illetően nála is tetten érhető a reduktív evolúció. Más vizsgálatok szerint ugyanakkor a Myxozoa a Bilateria tagozat legkorábban kiágazó kládja, ezt azonban cáfolják további molekuláris vizsgálati eredmények.

A sokáig főregnek gondolt *Buddenbrockia plumatellae* a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján egy többsejtű Myxozoa, amely az édesvízi *Plumatella* genuszba tartozó mohaállatokban él.

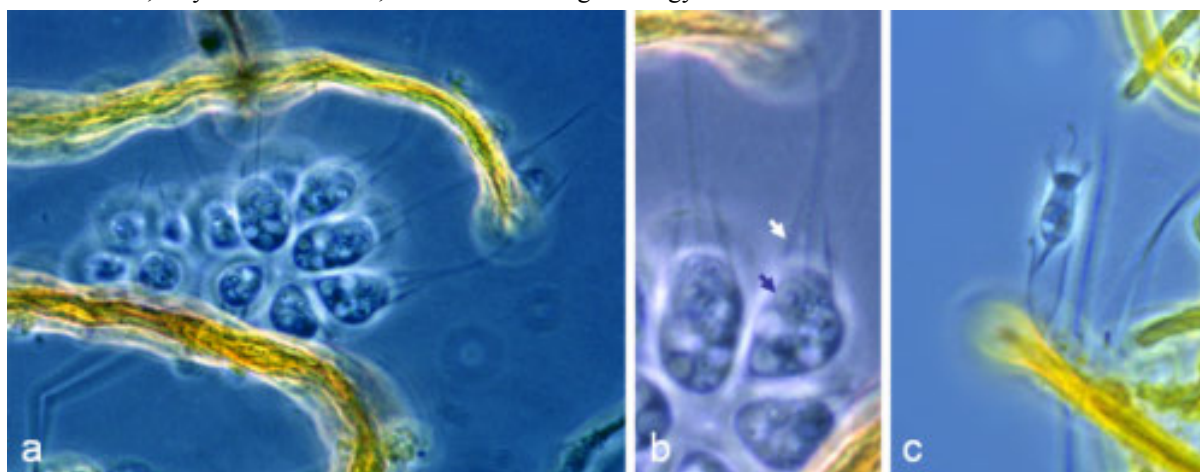
4.3.4. Choanozoa – Galléros-ostorosok törzse

A galléros-ostorosok kisméretűek, a heterotróf nanoflagelláták egyik csoportja, **Choanoflagellata** néven osztályként is szerepelnek. A sejt általában 5–8 μm hosszú, gyakran a testhossz többszörösét elérő hosszúságú nyélen ül, akár többedmagával. Ciszta és trofozoita állapotuk lehet. Egyetlen ostoruk a sejt apikális végén ered, mellette egy másik ostornak csak az alapi teste maradt meg. Ha leválnak az alatról, a hátrafelé álló ostorral úsznak, akárcsak az állati spermiumok (**opisztokont** jellegűek). Az ostort egy mikrobolyhokból álló gallér veszi körül, erről kapták a nevüket. Az ostor mozgása többnyire a gallér külső oldala felé áramoltatja a vizet a benne levő baktériumokkal együtt. A galléron a víz áthalad, a táplálék szemcsék pedig fennakadnak a rajta. A baktériumok, parányi algák és szerves törmelék bekebelezése a mikrobolyhok aljánál, a sejt felszínén történik.

A galléros-ostorosok testvércsoportja a Metazoa. Ezt a tényt mind morfológiai, mind molekuláris biológiai adatok többszörösen alátámasztják. Evolúciós jelentőségük az, hogy a galléros-ostorosok és a Metazoa közvetlen közös őseiből, feltételezhetően egy teleses galléros-ostorosszerű élőlényből kezdődött meg az állatvilág kialakulása.

Szűrőgető életmódot folytatnak, baktériumban gazdag vizekben élnek, fontosak a vizek öntisztulásában és a bakterivória révén a szén körforgalmában. Zömük helytűlő, az élő bevonat (biotekton) részét képezik. Az ú.n. **mikrobiális hurok** fontos komponensei (Azam és mtsai 1983).

Rendszerük az ultrastrukturális, morfológiai és molekuláris vizsgálatok tükrében erősen átalakulóban van. Két nagy csoportra különülnek, amelyeket a taxonómiában rendnek tartanak: a Craspedida és az **Acanthoecida**. Az Acanthoecida fajok zömmel tengeriek, a sejt körül egy szerves burok alakult ki és rendszerint kosárszerű kovaváz (lorika) is megfigyelhető. A **Craspedida** rendben csupán a szerves borítás látható. A hagyományosan megkülönböztetett Salpingoecidae és Codonosigidae családok közül ma csak a Salpingoecidae-t tekintik érvényesnek. A hazai vizeinkben is igen gyakori Craspedida faj a *Codosiga botrytis* szerepel a legtöbb fajlistán mind édesvízi mind tengeri környezetből. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok szerint azonban a *Codosiga botrytis* kriptikus fajok komplexe, amely mind a korábbi Codonosigidae, mind a Salpingoecidae családban jelen van. A Codonosigidae a molekuláris törzsfákban a Salpingoecidae kládon belül jelenik meg. Ez indokolja, hogy a Salpingoecidae családot tekintik egyedül érvényesnek (Stoupin és mtsai 2012). A *Protospongia haeckeli* szabadonúszó, telepet képez, ritka előfordulású faj, sokáig az egysejtűek és a többsejtűek közti "hiányzó láncszemnek" tekintették. Annak ellenére, hogy tankönyvekben mindig szerepel, ezen faj létezése erősen kétséges, ugyanis ma már ismert, hogy a magányos fajok időnként létrehozhatnak nagyobb, úszó telepeket. A fajnévnek azonban történeti jelentősége van, ennek alapján született a Choanozoa-Metazoa rokonság első tudományos feltételezése. A *Salpingoeca* fajok átlátszó szerves lorikában élő, helytűlő szervezetek, édesvízben és tengerben egyaránt előfordulnak.



4.5. ábra. A Choanozoa törzs képviselői a) *Codosiga botrytis* galléros-ostoros telepe b) a telep részlete, jól látszik az ostor körüli gallér (fehér nyíl) és a sejtmag (kék nyíl) c) a Salpingoecidae család egyik képviselője

4.3.5. Filastera

Ebbe a kisfajszámú kládba két heterotróf egysejtűcsoport tartozik. A 2–3,5 μm méretű, parányi *Ministeria* fajok egyike nyéllel különböző felszínekhez rögzül és (feltehetőleg ostorral) vízáramot keltve baktériumokat sodor

magához, a másik nyél nélküli, sugárirányban álló vékony nyúlványokat visel és a baktériumokat rövid, vékony állábak segítségével kebelezi be. Ezekről a tengeri nanoflagellátákról csupán a közelmúltban derült ki, hogy az endobionta *Capsaspora* genuszhoz közelebb állnak mint a Choanozoa-hoz.

A *Capsaspora owczarzaki* a bilharziázist okozó vérmétely egyik köztigazdájának, a *Biomphalaria glabrata* csigának a szimbiontája, a hemolimfában él. A közelmúltban felfedezett genuszt és fajt kitüntetett figyelem övezi, mert képes a csigában fejlődő kórokozó metély fejlődési alakjait elpusztítani (Hertel és mtsai 2002).

4.3.6. Ichthyosporea

Sejtfallal rendelkező amöboid és ostoros egysejtűek, a sejtfal miatt sokáig a gombákhoz közelálló szervezeteknek tartották őket, másik elnevezésük **Mesomycetozoa**. Az Ichthyosporea csoport a Choanozoa, Metazoa és Filasterea csoportok alkotta klád, a Holozoa testvércsoportja.

Valamennyien endozoikus életmódot folytatnak, táplálékukat a gazdaszervezetből nyerik, parazitáknak vagy szimbiontáknak tekintik őket. Legalább 30 genusz tartozik az Ichthyosporea csoportba. Eddig nagyon kevés fajt sikerült közülük tenyésztben fenntartani. Két kládja a **Dermocystida** (más néven Rhinosporideaceae) és az **Ichthyophonida**. Az ostoros trofozoitákkal rendelkező Dermocystida fajok gerinces gazdaszervezetekben élnek és a gazdán kívül egyelőre nem sikerült őket kitenyészteni. A jellemzően amöboid Ichthyophonida tagjai számos állattörzs – közte gerinctelenek – fajaiban előfordulnak és axénikus (más élőlényfajt nem tartalmazó) tenyésztben fenntarthatók.

A Dermocystida rendbe tartozó állati és humán kórokozó *Rhinosporidium seeberi* mozdulatlan, de az alapi test benne is megtalálható. Terjedése egy vastagfalú gömbölyű képlet („sporangium”) belsejében kialakult sejtekkel történik, amelyeket sporangiospóráknak neveznek. A kórokozó által a nyálkahártyán kialakított fertőző betegség neve **rhinosporidiózis**. Tünete a bőrfelületen kialakuló, polipszerű lágy szövettömeg, amely időnként egy nyéllel emelkedik el a felszínről. Leggyakoribb az orron, de a szemén és környékén vagy a húgycsőben is kifejlődhet. Ezen kívül ritkábban a bőr egyéb területein vagy a légcsőben, esetleg a tüdőben is megtalálható. Néha a fenti tüneteket oszteolízis kíséri. Gyógyítása sebészeti úton lehetséges. A rhinosporidiózis Délkelet-Ázsiában endemikus, főként Indiában és Ceylon szigetén. E területeken kívül is észlelték már, Amerikában, Afrikában és Európában, (Olaszországban). Terjedésének módja egyelőre ismeretlen, feltételezhetően levegővel vagy vízzel történik, gyakorisága a földmunkát végzők, valamint a rizsföldeken dolgozók és természetes vizekben fürdőzők között az átlagnál nagyobb.

A szintén Dermocystida *Sphaerothecum destruens* halparazita, elsőként az Egyesült Államokban észlelet invazív halfajokból került elő, de később őshonos, európai halakból is kimutatták. A fertőzés következtében a halálozási arány magas, mind a pisztrángfélék, mind a pontyfélék körében, amelyek fontos haszonhalak.

Az Ichthyophonida rendbe tartozik a halparazitákat tartalmazó *Ichthyophonus* genusz, valamint az édesvízi ágascsapú rákok élősködője a *Caullerya mesnili*.

4.4. Az Amoebozoa szupercsoport

Az Amoebozoa szupercsoport a taxonómiában törzsnek felel meg. Csupasz és házas amőbák, kevés ostoros egysejtű (*Multicilia*, *Phalansterium* spp.), az Archamoebae csoport, a nyálkagombák (Mycetozoa) és egy kis protisztá csoport, a Breviatea tartozik ide (Smirnov és mtsai 2011). A szupercsoport rendszere a molekuláris filogenetikai vizsgálatokkal kapott kládok alapján készült.

Amöboid és/vagy ostorral mozgó trofozoita jellemző rájuk, környezeti vagy más hatásra sokan betokozódhatnak. Állábuk rendszerint lobopódium azaz lebenyes álláb, de ennek számtalan változata is előfordul. Ivaros folyamat vagy meiózis a többségükénél nem figyelhető meg. A mitokondriumokban csöves (tubuláris) kriszták vannak. A sejtmagvak száma csoporttól függ, lehet egy vagy több.

A Lobosa altörzs monofiletikus, az ide tartozó csoportok filogenetikai kapcsolatai egyértelműek, így egy biztos alapokon álló taxonómiai rendszert is sikerült rá kidolgozni. A Conosa altörzsben még nem sikerült a nagy kládok rokonsági kapcsolatát feloldani, az Archamoebae, Mycetozoa és Varioseae kládok tartoznak ide. (A Breviatea csoport kapcsolatai még feltáratlanok.)

4.4.1. A Lobosa altörzs

Amöboid mozgású csupasz és házas amőbák. Soha nincs ostoruk vagy alapi testjük. Szabadonélők vagy obligát, ill. fakultatív patogének. A szabadonélők bakterivor, algivor, detritivor és karnivor fajok, utóbbiak rendszerint nagyobb méretűek és más egysejtűeket fogyasztanak. Néhány fungivor faj is ismert. A patogén fajok gerinces állatok idegszövetében vagy a bőrfelület sérüléseinél pusztítanak.

4.4.1.1. A csupasz amőbák

A csupasz amőbák (***gymnamoebae***, egykor taxon, ma már csak gyűjtőnévként használatos) morfológiai bélyegek alapján faji szintig általában nehezen vagy nem azonosíthatók, amint ezt molekuláris biológiai vizsgálatok több esetben igazolták. A hagyományos morfológiai alapú osztályozás a sejt mérete, alakja és mozgásának sajátossága nyomán született. Ezen az alapon néhány genusz ma is könnyen azonosítható (*Amoeba*, *Chaos*, *Mayorella*, *Thecamoeba*, *Vannella*, *Saccamoeba*, *Hartmannella* stb.). A genuszokon belül azonban jóval több faj van, mint amit morfológiailag el lehet különíteni.

A csupasz amőbák mitokondriumaiban a csöves kriszták elágazóak, ezért **ramikrisztátának** is nevezik őket. Sejt felszínük fénymikroszkóppal sokszor csupasznak tűnik, tehát nincsen theca vagy pedig lorica, ill. testa típusú, nyílással rendelkező házuk. A sejthártya teljes felületét boríthatja a glycocalyx, azaz mukoprotein sejt köpeny (csak elektronmikroszkóppal tehető láthatóvá, többnyire amorf, strukturálatlan), vagy erősen fénytörő, szabályosan elrendeződő filamentumokból álló, kutikulának nevezett réteg. Olykor különböző alakú és minőségű parányi lemezek vannak a sejt felületén amelyek elektronmikroszkópos szerkezete fontos határozó bélyeg lehet.

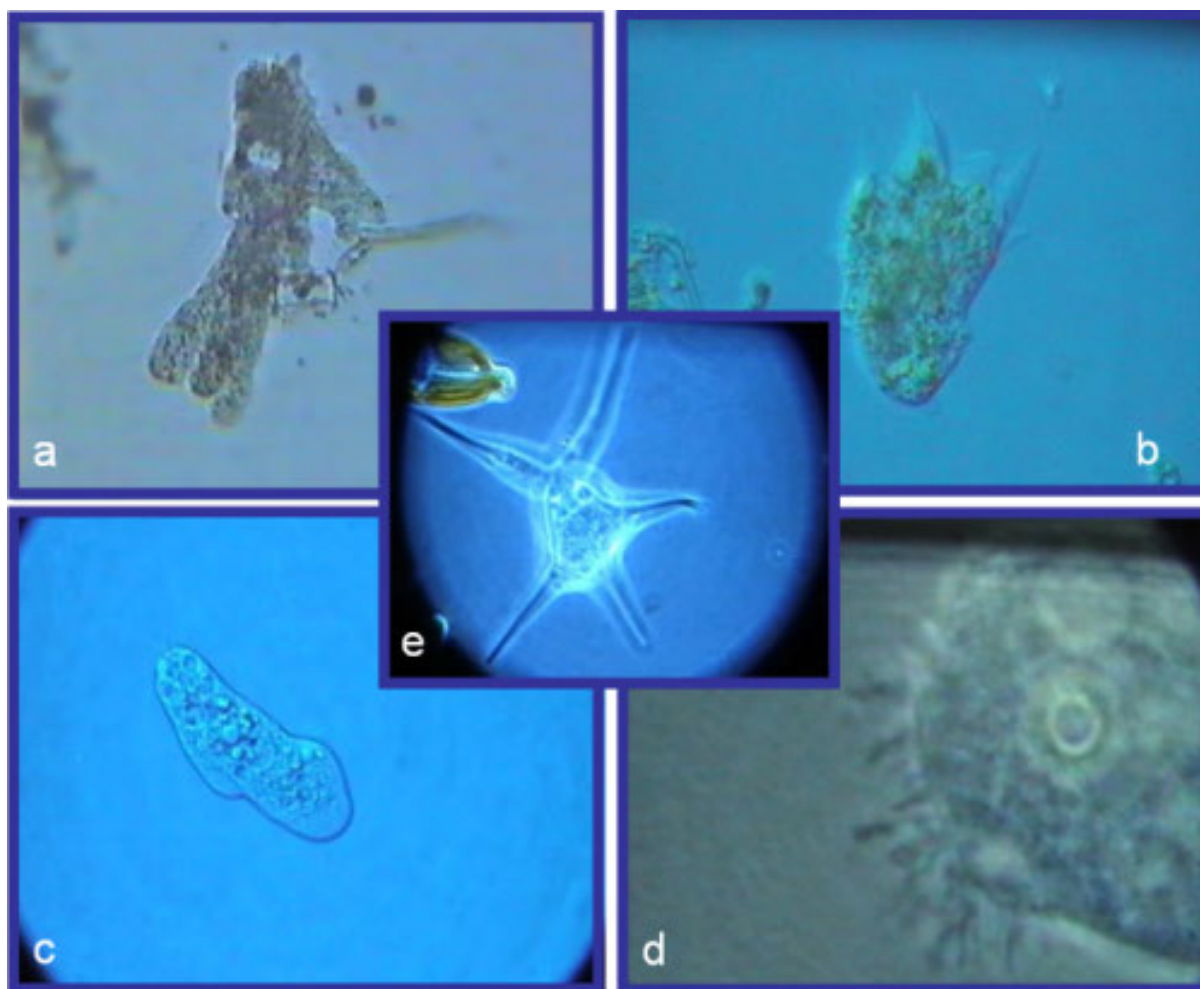
Nagyon sok faj átlagos mérete 25 µm alatt van, de léteznek 1 mm-t is meghaladó termetű óriások is. Minden lehetséges élőhelytípusban előfordulnak csupasz amőbák: tengerben, édesvízben, talajban. Aktivitásuk vízhez kötött, zömük kiszáradáskor betokozódik. A ciszták külső morfológiája is fontos határozóbélyeg. A ciszták széllal terjedhetnek, sok faj ezáltal a legkülönbözőbb élőhelyekre eljuthat. Számos faj nem érzékeny az élőhelyre (ubikvista fajok). A talajban különösen magas a ciszták száma, itt a protozoonok köréből a csupasz amőbák a domináns baktériumfogyasztók. A vízi élőhelyeken különösen a víz-levegő (neusztion) és víz-üledék határfelületeken (benthosz felszíne) számottevőek, de a legapróbbak a szesztion (lebegő holt szerves anyag) felszínét is benépesítik.

A fénymikroszkópos azonosítás legfontosabb szempontjai a következők.

1. A **kúszó alak** formája, amelyet lehetőleg úgy kell megfigyelni, hogy a mozgást ne befolyásolja a fedőlemez. Ideális a függőcsepp készítmény vagy inverz mikroszkóp használata vízimmerziós lencsével. Kúszás közben az amőba vagy lapított vagy hengeres alakot vesz fel. A hengeres testűek lehetnek monopodiálisak (más néven: limax alak) vagy polipodiálisak. Az álláb alakja is fontos jellemző. A legtöbb amőba egy anterior (elülső) álláb előrenyújtásával halad előre, vagy az előrenyúló állábból továbbiak erednek és ezek együttesen „húzzák” előre a sejtet. Az anterior szél mentén mellék-állabak (ú.n. szubpszeudopódiumok) is eredhetnek, amelyek a fő állábnál kisebbek (hosszúak vagy rövidek, vékonyak vagy vastagok, ujjalakúak vagy kúposak, elágazók vagy egységesek). A fő álláb elülső részén (**vezető él**) gyakran megfigyelhető egy áttetsző, fénymikroszkóppal szemcsementes rész, amelyet **hyalin sapkának** neveznek. Ennek sajátosságai (vékony, széles, hiányzik) határozóbélyegek. Az amőbák haladással ellentétes irányban levő gyakran jól elkülönülő testrészt, a posztterior testvéget **uroidnak** nevezik. Sok amőbánál az uroidális rész morfológiailag erősen eltér a sejt többi részétől (általában gumószerűen vagy gömbalakban befűződik, lehet szederformájú, szemölcsös vagy bolyhos felszínű, vagy a gömbszerű duzzanatról eredő hosszabb-rövidebb vékony nyúlványokat húzza maga után).
2. A **lebegő alak** formája szintén jellemző lehet, ezt akkor lehet megfigyelni, ha az alatról hirtelen leválasztott amőbát mikroszkóppal vizsgáljuk. A lebegő alakok általában gömbszimmetrikusak, rajtuk vagy egyáltalán nem figyelhető meg kinyújtott álláb, vagy ellenkezőleg, hosszú állabak erednek sugárirányban, esetleg számos nagyon rövid álláb nyúlik ki radiálisan a sejtől.
3. A ciszta alakja és struktúrája fontos bélyeg.
4. A sejt mérete szintén határozó bélyeg. A kúszó alak hossza és szélessége, a mellék állabak és az uroidális filamentumok hossza, a lebegő alak állabainak hossza egyaránt jellemző.

5. A csupasz amóbák citoplazmájában jellemző a kristályzárványok előfordulása. Vannak csapott, bipiramidális formák, de lehetnek lemezalakú kristályok is. Léteznek szabálytalan alakú egyéb zárványok is, amelyek összessége szemcsézett külsőt kölcsönöz a citoplazmának (ld. 3.3.a ábra).
6. A sejtservecskék közül a lüktető üröcskék jelenléte – hiánya, száma, aktivitásának tulajdonságai jellemzőek. A legtöbb csupasz amóba egyetlen sejtmaggal rendelkezik, de néhányan két- vagy többmagvúak. A sejtmag rendszerint gömbölyű és egyetlen központi helyzetű nukleólusza van. Néha a nukleólusz lebenyes vagy szemcsés felépítésű. A citoplazmában alkalmilag megfigyelhetők zoochlorellák (szimbionta egysejtű zöldalgák, amelyek egyenként vacuolába zártan találhatók, ld. 1.2.a ábra).

A *Mayorella* nemre a közepes méret (100–350 μm) jellemző, a kúszó alaknál az anterior részen a hyaloplasmából vastag, kúposvégű, ujjalakú mellék-állábak erednek. A lebegő alakra a hosszú, sugár irányban kinyúló állábak jellemzőek. A sejtnak erős, határozott kontúrja van, amely főként a 200 nm vastag kutikulának köszönhető. Egyetlen vezikuláris típusú sejtmagja van amely a sejt hátsó harmadában foglal helyet. Igen jellemzőek a citoplazmában a különféle kristályzárványok, amelyek szórtan, vagy kis csoportokban helyezkednek el. Cisztát nem képeznek. Mind tengerben, mind édesvízben nagyon elterjedtek a *Mayorella* fajok, közülük eddig közel 30 ismert.



4.6. ábra. Csupasz amóbák mozgása a) *Chaos* sp. – felső sor bal oldali videó; b) *Mayorella* sp. – felső sor jobb oldali videó; c) *Saccamoeba* sp. – középső sor bal oldali videó; d) *Saccamoeba* uroidja – középső sor jobb oldali videó; e) csupasz amóba lebegőalakja – alsó videó

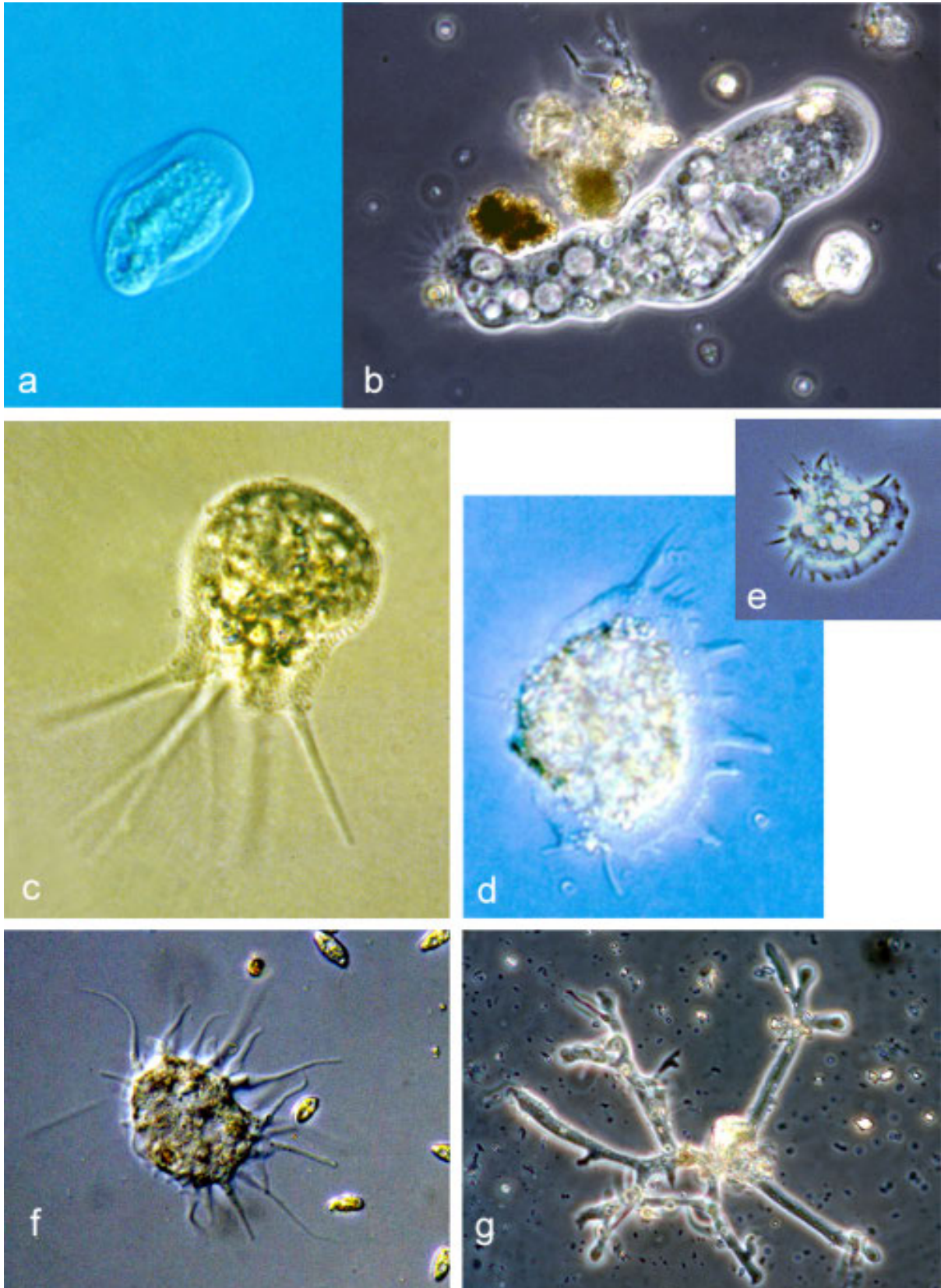
A *Thecamoeba* genusz fajai kis vagy közepes méretűek (30–350 μm), kúszó alakban hosszúkásak és lapítottak, gyakran a hossz tengellyel párhuzamos lefutású ráncok, redők figyelhetők meg a sejt felszínén. A sejt határozott kontúrja a sejtfelszint borító vastag, amorf glycocalyxnak tulajdonítható. Egyetlen fő állábuk van, mellék-állábak nincsenek. A szélesen szétterülő anterior részen a vezető él mentén vastag hyaloplasma sáv húzódik. A poszterior

részen egyes fajoknál kis göb alakú uroid látható. Az egyetlen mag gömbölyű vagy ovális, a nukleólusz lehet tömör vagy szórt, olykor 2–3 szemcse a maghártya mentén. Cisztaképzésük nem ismert. Talajból, édesvízből, tengerből közel húsz fajt írtak le.

Az *Amoeba* genuszba zömmel nagy méretű fajok tartoznak (220–760 μm), bár 15 μm -es parány is ismert köztük. Többségük polipodiális, egy központi hengeres állábbal amelyen áttetsző ektoplazma bordák lehetnek. A táplálékkal teli sejt gyakran szabálytalan gömbölyded formát ölt. Egyes fajoknál szederszerű uroid látható. Egyetlen sejtmagjuk van, a sejtfelszín vagy szabályosan elrendeződő filamentumok borítják vagy amorf sejtköpeny. Sok kristályt tartalmaznak, édesvíziek. Az *Amoeba proteus* a citológiai vizsgálatok kedvelt alanya. Kúszó alakja több mint 600 μm hosszú, magja ovális, oldalról lapított lehet. Nyugodt, mocsaras állóvizek alzatán élő bakterivor és karnivor faj. Törzsgyűjteményekből kereskedelmi úton is beszerezhető.

A *Saccamoeba* genusz monopodiális, mellék-állábak nincsenek, akár 175 μm nagyságú kúszó alakkal. Kis göb alakú uroidjuk lehet, bolyhos vagy szemölcsös felszínű. Többeknél vannak citoplazmatikus kristályok. Lüktető üröcskéjük gyakran kidudorodó. Lebegő alakban szabálytalanul álló pszeudopódiumokat képeznek. 7 fajuk édesvízi vagy tengeri.

A *Cochliopodium* fajok felszínén parányi kerek lemezekből álló tectum látható, kúszó alakjuk ovális vagy kerek, a sejt fő tömege középen kidomborodik, a szegélye áttetsző hyalin, az innen eredő állábakból kisebb, szintén hyalin mellék-állábak ágazhatnak ki. A poszterior részen vékony filamentumokat húzhatnak maguk után. Zavarásra legömbölyödnek, néhány faj cisztát képez. Többnyire kis termetűek (>50 μm). Édesvíziek.



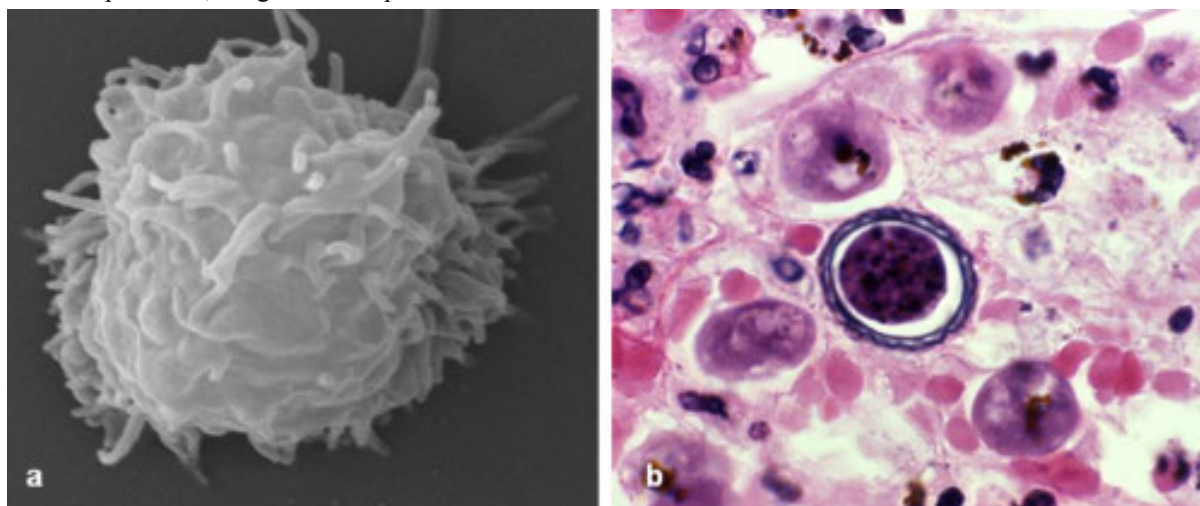
4.7. ábra. Csupasz amőbák jellemző morfortípusai a) *Thecamoeba* sp. b) *Saccamoeba* sp. c) *Cochliopodium bilimbosum* d)-e) *Flamella* spp. f) ismeretlen daktilopódiumos amőba g) ismeretlen csupasz amőba

Az *Acanthamoeba* fajok kisméretű, közelítőleg háromszög vagy trapéz alakú viszonylag lapított testű amőbák. A sejt szélén hyaloplasma látható, amelyből számos vékony, kihegyesedő mellékálláb ered, amelyek az alapjuk

közelében elágazhatnak. Ezeket a tüskére emlékeztető parányi állábakat **acanthopodiumnak** nevezik. A citoplazmában az egy sejtmag mellett gyakran figyelhetők meg parányi olajcseppek. Az aktív alak mellett cisztaképzés is jellemző. A ciszta morfológiája döntő a genusz és a fajok azonosításában. Aerobok, de mikroaerob és anaerob környezetet is elviselnek; opportunista humán patogének. Az *A. castellani* kúszó alakja 15–25 µm, cisztája 10–20 µm, fala két rétegű, a külső felszíne ráncolt, a belsőé vastagabb és sokszögletű, a sarkokban kis pórusokkal. Kitokozódáskor a trofozoita egy póruson keresztül bújik ki a cisztából. A többi fajhoz hasonlóan édesvízben és nedves talajban él, koprofág.

Az 1980-as évektől vált ismertté az ***Acanthamoeba keratitisz***, a fejlett ipari társadalmak egyik újonnan jelentőssé váló betegsége amely jelentős gyakorisággal fordul elő a kontaktlencsét viselő városi népesség körében. A szaruhártyán megtelepedő amőbák a hámsejtek sérülését, fájdalmat és komoly látászavarokat okozhatnak, a szaruhártya megvastagszik, az átlátszósága csökken, gyulladásos folyamatok kezdődnek és orvosi kezelés híján a kórokozó a retináig is eljuthat. A kezelés klór-hexidin-glukonáttal, polihexametilén-guaniddal, ketokonazollal stb. történik. Alkalmanként a tüneteket összetévesztik gomba keltette keratitisszel vagy herpesz vírus hatásával; ritkán beljebb is hatolhat az amőba és az érhártyát, sőt, a retinát károsítja (**chorio-retinitis**). A betegség legsúlyosabb fokozata a vakság, de az időben észlelt tünetek esetében az orvosi kezelés megszünteti a fertőzést.

Acanthamoeba fajok (pl. *A. castellani*, *A. culbertsoni*) halálos kimenetelű **granulomás amőbás meningo-enkefalitist (GAME vagy GAE)** okozhatnak. Az ismert esetek többségénél a halál után azonosították a kórokozót. A szabadonélő amőba az ornyálkahártya mentén felhatol az agyba, és ott az idegszövetben táplálkozik és szaporodik. Mások szerint a primer fertőzés a tüdőn át történik, onnan jut el az amőba a központi idegrendszerbe. Ezen elképzelés szerint terjedése a keringési rendszeren keresztül valósul meg, mert az agyban is az erek mentén találni az egysejtűeket. Egérben, patkányban, majmokban és emberben figyelték meg. Igen ritkán észlelik, 1991 óta világszerte összesen 400 körüli eset ismert. Valószínű, hogy az ismeretlen okú gyorsan bekövetkezett halálesetek egy részének hátterében is GAME áll. A páciensek zöme immunhiányos vagy krónikus betegségben szenved, de kockáztnövelő tényezők a cukorbetegség, májbetegségek, transzplantáció, szteroid gyógyszerek. Az *Acanthamoeba* fajok gyakran előfordulnak úszómedencékben. Az innen izolált fajokkal mesterségesen nagyobb gyakorisággal lehet kísérletesen fertőzést előidézni, mint a természetes környezetből izolált populációkkal. A bakteriális környezet és az *Acanthamoeba* jelenléte között úszómedencékben nem találtak összefüggést. A klórral szemben a ciszták igen ellenállóak. A fertőzött egyének a fenti betegségek mellett gyakran klórozott úszómedencében is fürödtek a tünetek kialakulását megelőzően. Ezért a közfürdőkben tanácsos lenne a bakteriális szűrővizsgálatok mellé a szabadonélő amőbákét is felvenni. A granulomás enkefalitisz tünetei a következők: mentális állapot romlása (86%), rohamok (66%), féloldali bénulás (53%), agyhártyák fájdalma (40%), látási zavarok (26%), mozgáskoordinációs zavarok (20%), láz, fejfájás, kóros szöveti elváltozások a bőrön. Ezek a tünetek a halál beálltáig megmaradnak, amely 7–120 napon belül, átlagosan 39 nap múlva következik be.



4.8. ábra. Az *Acanthamoeba* genusz a) *Acanthamoeba polyphaga* akantopódiumokkal (pásztázó elektronmikroszkópos felvétel, forrás: CDC, Janice Haney Carr) b) *Acanthamoeba* faj cisztája emberi agyszövetben (festett készítmény, forrás: CDC/9927)

Az *Acanthamoeba* fajok közegészségügyi jelentőségének felismerése miatt a genusz beható molekuláris biológiai kutatások alanya. Már több tíz sorszámmal jelölt genotípusa ismert, amelyek közül egyesek (pl. a T4 csoport)

patogének, hajlamos lehetnek keratitisz és GAME kialakítására. A fajok, tenyésztörzsek termotolerancia vizsgálata több fajnál/törzsnél 37°C körüli szaporodási optimumra derített fényt.

Az *Acanthamoeba* fajok citoplazmájában gyakran elszaporodnak humán kórokozó baktériumok, elsősorban *Legionella*, *Pseudomonas*-rokon és más fajok, pl. az MRSA (methicillin-rezisztens *Staphylococcus aureus*) a kórházi betegségek, nozokomiális fertőzések egyik fő ágense. Az amőbában intenzíven osztódnak, és mivel emberépitette környezetben (vízvezetékek, klímaberendezések, vagy kórházi vezetékrendszerek falán) is rendszeresen kimutathatók, a belőlük potenciálisan kiszabaduló baktériumok azonnal fertőzhetnek. Az *Acanthamoeba* fajokat és más szabadonélő amőbákat (FLA – free-living amoebae) ezért joggal nevezik a mikrobiális világ **trójai falovainak**.

A *Balamuthia mandrillaris* először egy majom, a mandrill agyából mutatták ki 1990-ben. Azóta más majmokban (emberszábasúakban is), továbbá emberben, lóban, birkában is megtalálták. Morfológiailag nagyon hasonló az *Acanthamoeba*-khoz, visszamenőleg több humán granulomás encefalitisz esetet ennek a patogénnek tulajdonítanak. 1997 óta 63 fertőzéses eset fordult elő, valamennyi letális kimenetelű, a patogén azonosítása már *post mortem* történt. Az áldozatok valamennyien egészséges emberek voltak és napok vagy hetek alatt következett be a halál. Többségüknek orrtájéki, néhányuk bőrfelszíni kóros szövetelváltozásokat is találtak (*Balamuthia*-s dermatitisz, pneumonitisz). A kórokozó valószínűleg nem az érpályában, hanem az erek mentén terjed szét a szervezetben és jut el a központi idegrendszerbe. Szabad természetben ezt a fajt még nem azonosították, de feltételezik, hogy a mérsékelt övben elterjedt. A *Sappinia diploidea* a harmadik amőbafaj, amely bizonyítottan humán fertőzést (GAE) idéz elő, de az *Acanthamoeba* és *Balamuthia* fajokkal szemben egészséges embert támad meg (Walochnik és mtsai 2010).

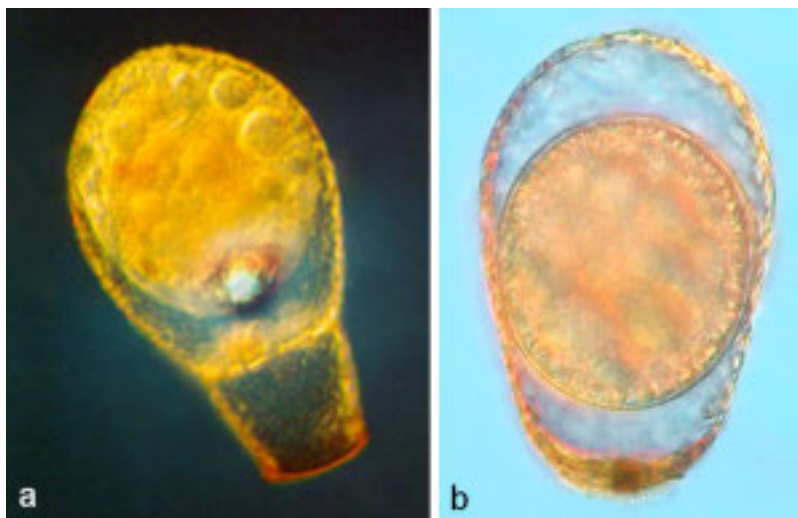
4.4.1.2. A lobopódiumos házas amőbák

A lobopódiummal mozgó házas amőbák csoportjában (*Arcellinida* rend) a sejt az osztódás során képződő egynyílású házban foglal helyet, amelyet élete során soha sem hagy el (testa, ill. tectum típusú ház). A nyíláson (**pseudostoma**) keresztül kibocsájtott állábaival érintkezik a külvilággal. A kibocsájtott állábbal mozog és szerzi táplálékát. A házon belül a sejtet parányi vékony állabák rögzíthetik a házhoz (**epipódiumok**). A ház vagy a külvilágból felvett szemcsék (**xenoszóma**: pl. homokszemek, kovamoszatvázak) összeragasztásával készül – az ilyet agglutinált háznak hívják (pl. *Diffugia* fajok) –, vagy keveseknél a sejt a maga által szintetizált szerves építőelemeket (idioszóma: ovális kovalomezkék a vízben oldott kavasavból szintetizálva) rendezi el szabályos módon (*Quadrullella* spp.). Kevés házas amőbánál tiszta fehérjéből készült áttetsző ház figyelhető meg. Az állabák vékony vagy vastag lobopódiumok, fénymikroszkóppal általában kevésbé tűnnek szemcsézettnek. Számuk és alakjuk, leghosszabb méretük, gyorsaságuk fajra jellemző. A sejtmagvak száma legtöbbször egy, de van ahol kettő vagy akár tíz-husz. A magvacskák elhelyezkedése alapján megkülönböztetünk vezikuláris magot, ahol egyetlen, centrálisan elhelyezkedő nukleólusz található (körülötte lehet több egészen kicsi is), valamint ovuláris magot számos kisebb, szórta elhelyezkedő magvacskával. A lüktető üröcskék mennyisége is faji bélyeg. A citoplazma többnyire jól strukturált: a nyílás közelében helyezkedik el a számos emésztő üröcske, középtájon oldalt a lüktető üröcske(ék), a posztterior részen, vagyis a ház fundusánál egy fénymikroszkóppal nézve áttetsző, szemcsementes régió, az ún. chromidium, amely a magot tartalmazza. Ez az áttetsző rész igen gazdag endoplazmatikus retikulumban (belső rész) és Golgi-készülékekben (periféria). A Golgi-készülékben keletkezik az építőelemeket összeragasztó szerves cement és az idiosomák (pl. kovalomezkék) is (ld. 2.6.d,e,h ábra).

A genuszok megkülönböztetése a ház alapján könnyű, a fajok azonosítása viszont sokaknál nehéz vagy lehetetlen a morfológiai tulajdonságok fajok közötti folyamatos átmenete miatt. A főbb szempontok a fajok elkülönítésénél a ház mérete, alakja – különös tekintettel a pseudostoma környékére –, és agglutinált házaknál a szemcséket összeragasztó szerves cement elektronmikroszkópos szerkezete. A felhasznált építőanyagok köre részben élőhelyfüggő, ezért mint bélyeg nem mindig megbízható. A többi azonosításra használható bélyeg a fentiekben leírt sejtnyi tulajdonságok szerint alakul, nehézséget jelent azonban, hogy a nagyméretű, durva homokszemcséből álló gömbölyded házak belsejébe nemigen lehet bepillantani.

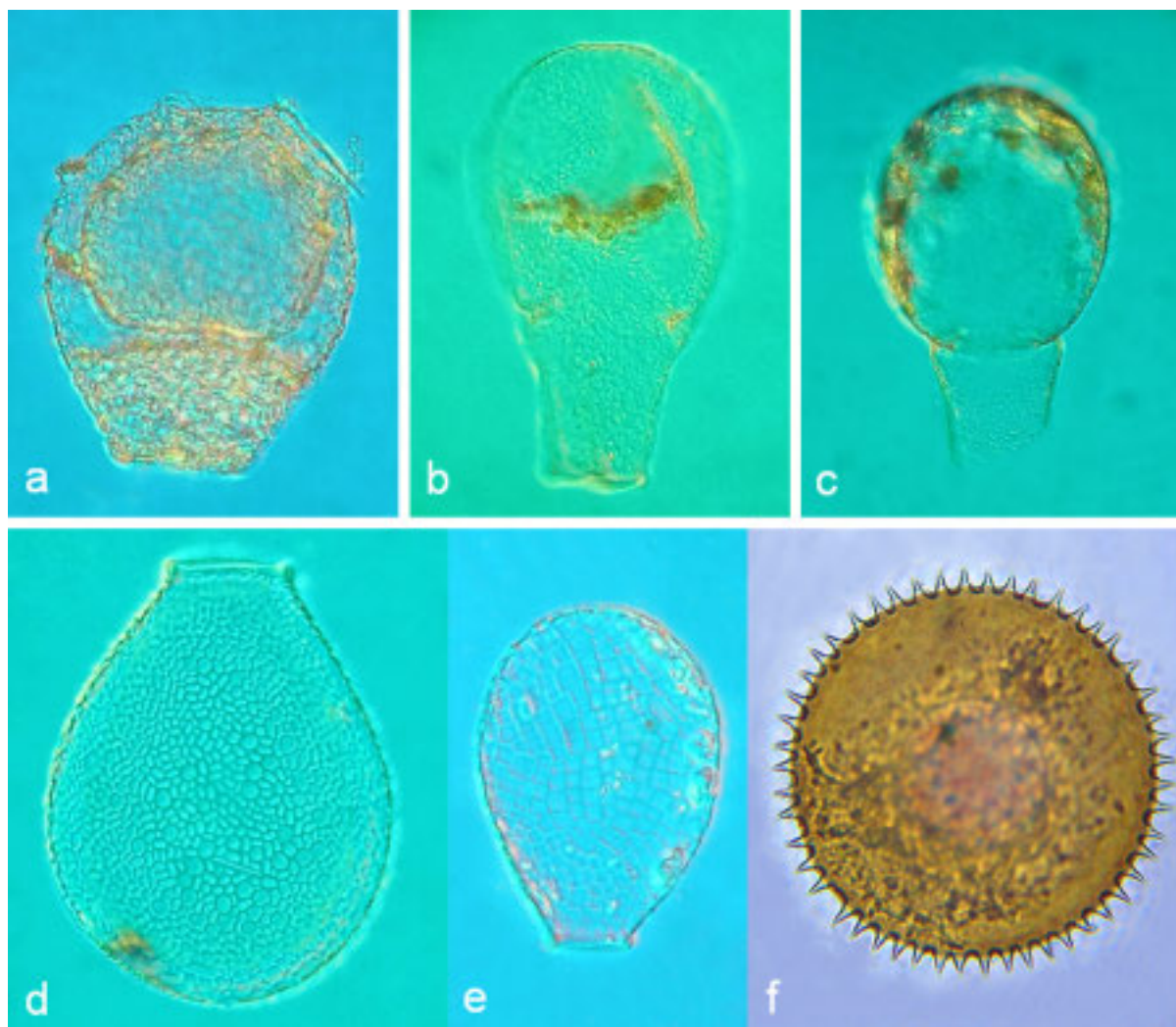
Méretük 20–400 µm között van, de újabban jóval kisebb fajokat is sikerült kimutatni (Kiss és mtsai 2009). Szaporodásuk egyszerű kettéosztódással történik, akár csak a csupasz amőbáknál. Az osztódás előtt a sejt állabái segítségével elkészíti a leánysejt házát, ezt követően történik meg a mitózis (típusa: zárt ortomitózis) és a citokinézis. Ivaros folyamat részleteiben nem ismert, egyetlen esetben egy csupa elektronmikroszkópos metszetén találtak meiózisa utaló jelet.

Kedvezőtlen körülmények között betokozódhatnak, a ciszta a házon belül legömbölyödik és a széllal messze sodródhat. Egyesknél preciszta állapot is megfigyelhető, amikor a sejt még nem gömbölyödik le teljesen, csupán a nyílásban jelenik meg egy kompakt tömítőanyag és az anyagcserefolyamatok lelassulnak.



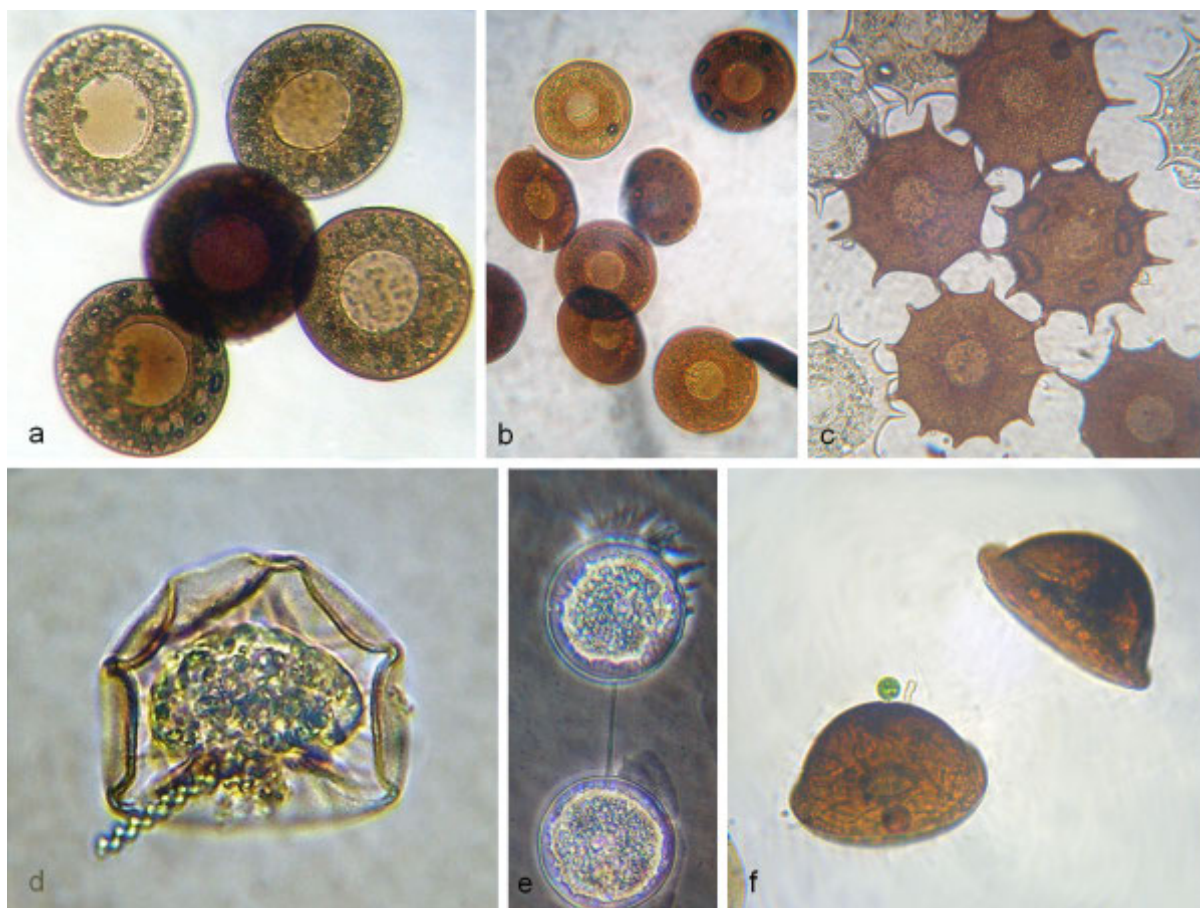
4.9. ábra. Házask amöba ciszták a) a cisztaképződés elején a sejt legömbölyödik (*Apodera vas*) b) a betokozódott sejt körül vastag cisztafal látható, belsejében nem különböztethető meg látható struktúrák (*Heleopera sylvatica*)

Házask amöbák minden aerob körülményeket biztosító élőhelytípusban előfordulhatnak, a tengerparti homokos üledék intersticiális tereitől a különböző édesvízi habitatokon át a talajig. A fajok egy része kozmopolita, más része konkrét földrajzi határok között (pl. egykori Gondwana) elterjedt amit sokáig egyedülállónak gondoltak a protiszták között, sőt, egyesek kétségbe vonták az endemikus fajok létezését (Mitchell és Meisterfeld 2007). Sokaknál leginkább az élőhelytípushoz nem pedig a földrajzi régiókhoz kötődik az előfordulás. Az édesvízi planktonban kevés kivétellel csupán alkalmi vendégek, a csupasz amöbákhoz hasonlóan inkább a felületekhez kötődő élőlénytársulásokban fordulnak elő (biofilm, neuszton, benthosz).



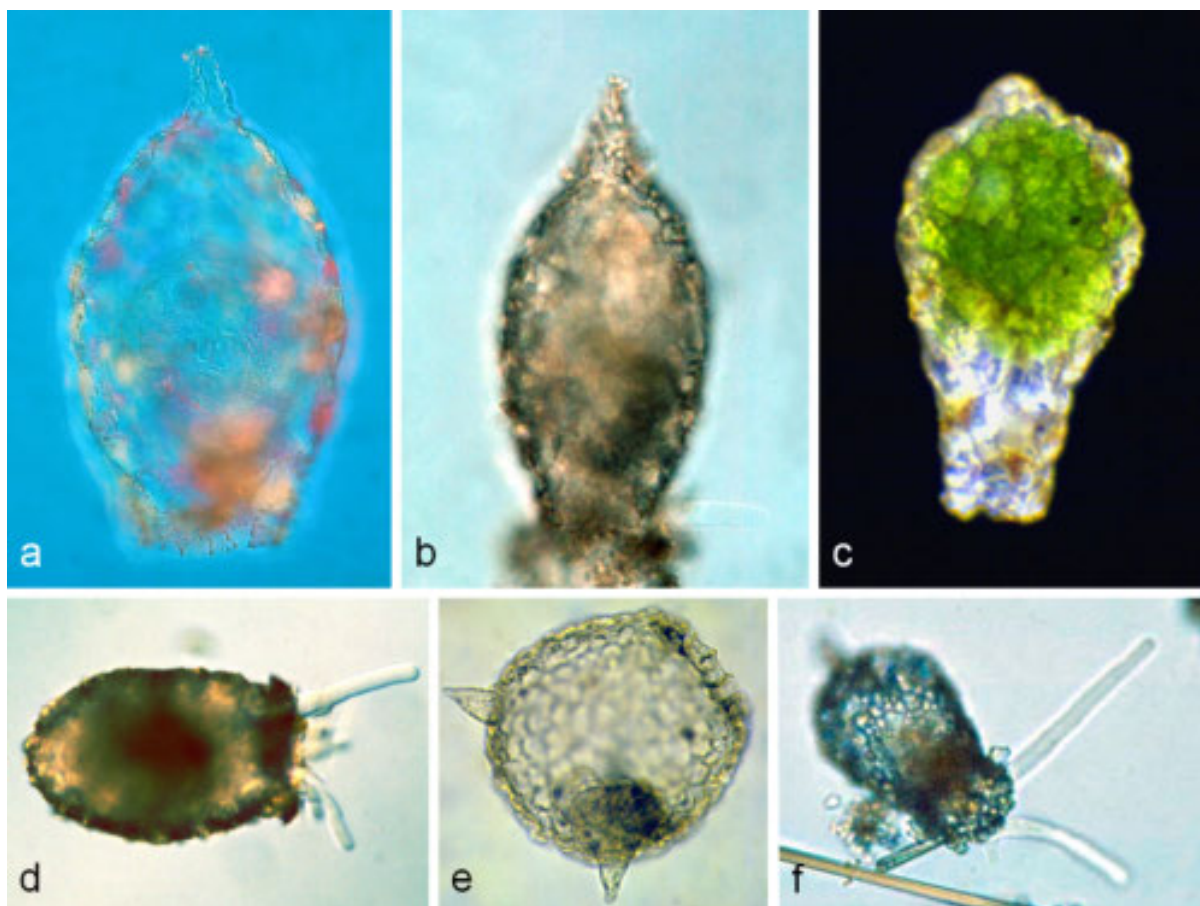
4.10. ábra. Házas amőbák a déli féltekéről a) *Nebela caudata* (ciszta) b) *Nebela martiali* c) *Apodera vas* d) a *Nebela* fajok jellemző váz-szerkezete a kozmopolita *Nebela collaris* alapján e) *Quadrulella quadrigera* f) *Arcella rota* (A Dél-Amerikából származó a-e mintákat Balogh János professzortól kaptam. Az *Arcella rota* fajt Daday Jenő magyar polihisztor zoológus írta le 1905-ben, a vázat a szerző Dr. Luiz Felipe Machado Velhotól (Brazília) kapta.)

Az *Arcella* fajok („bárkaállatkák”) háza 1–1,5 μm méretű fehérjeszemcsékből áll, a leánysejt háza osztódás után szintelen, később a berakódó vas és mangán ionok barnára színezik. A ház alakja közel gömbölyded vagy félgömb vagy laposabb, óraüveg alakú, alul a lapos, bemélyedő részén található a kerek nyílás. Két sejtmag jellemző, de van néhány sokmagvú és két egymagvú faj. A citoplazmában olykor légbuborékok vannak, amelyek a lebegést könnyítik, ezért hosszabb időt tölthetnek a lebegő élőlénytársulásban, a planktonban, mint más házas amőbák. A legtöbb faj édesvízi, néhányan nedves talajban és mohapárnákban is előfordulnak. Legnagyobb fajgazdagságuk lápos, mocsaras élőhelyeken bontakozik ki. Méretük 45–220 μm között változik.



4.11. ábra. A bárkaállatkák (*Arcella* fajok) a Lobosa altörzsbe tartozó házas amőbák képviselői a) *Arcella megastoma* b) *Arcella discoides* c) *Arcella dentata* d) *Arcella conica* e) *Arcella intermedia* f) *Arcella vulgaris*

A *Diffflugia* fajok („zománcállatkák”) homokszemekből ragasztják össze házukat. Ez a legnépesebb házas amőba genusz, több száz fajjal, amelyek azonosítása (részben az elégtelen fajleírások miatt) gyakran komoly nehézségbe ütközik. Legtöbbször a nyugodt, szervesanyagban gazdag, aerob édesvízi üledékfelszínen élnek, nagy és nehéz házuk miatt – kevés alkalmi kivételtől eltekintve – nem alkalmasak a planktonikus életmódra. Formai változatosságuk szembeötlő, a legfőbb variációk a szemcseméret és -forma alkalmazási lehetőségeiben rejlenek. Vannak palackalakú nyújtott házformák, ovális és gömbölyded alakok, lehetnek a házon különféle nyúlványok, parányi szemcsékből összecementált cakkos nyílás-szegélyek. Egyidejűleg több tíz faj is kimutatható alkalmas élőhelyen. Köztük találhatók a házas amőbák legnagyobb képviselői, az olykor már szabad szemmel is látható *D. oblonga* akár 450 μm méretet is elérhet. A nagyméretű zománcállatkákban gyakran látni zoochlorellákat amelyek jelenléte az oxigénben szegényebb alzáton előnyt jelent ezen aerob szervezetek számára.



4.12. ábra *Diffugia* fajok a) *Diffugia distenda* brómfenolkékkel festett preparátuma a sejtmaggal b) *Diffugia acutissima* állábbal c) *Diffugia microclaviformis* zoochlorellákkal d) *Diffugia amphoralis* állábakkal e) *Diffugia corona* háza f) *Diffugia elegans* állábakkal

A *Nebela* fajok háza a legtöbb fajnál filopódiumos házas amőbák építőelemeinek újrahazsnoításával készül. Ezek a nagytermetű házas amőbák a konvergens fejlődés következtében szintén házat készítő Filosea csoport fajait fogyasztják a szokásos baktérium és alga táplálék mellett. A felvett ház szerves cement kötőanyagát megemészti és a kis ovális, kerek kovalenzékből a leánysejt számára új házat készítenek, amelyen szabálytalan elrendezésben, de a *Nebela* fajra jellemző módon helyezkednek el az építőelemek. Közepes és nagy termetű házas amőbák, minden terestrikus és édesvízi élőhelyen kimutathatók, de legnagyobb fajgazdagságuk a tűzgomahalápokban (*Sphagnum*-lápok) bontakozik ki. Érdekeség, hogy földrajzi elterjedésben számos faj nem lépi át az egykori Gondwana őskontinens határát, ezek a látványos és nagyméretű fajok csak Dél-Amerikában, Afrikában és Ausztráliában valamint a Gondwana feldarabolódásából származó szigeteken figyelhetők meg (ld. 4.10. ábra).

A szabadonélő Lobosa fajok, mint indikátorszervezetek környezeti változások nyomkövetésénél hasznos vizsgálati objektumok. Azokon az élőhelyeken, amelyeket nagy egyedsűrűségben népesítenek be, jelentős komponensei a táplálékhálózatnak.

4.4.2. A Conosa altörzs

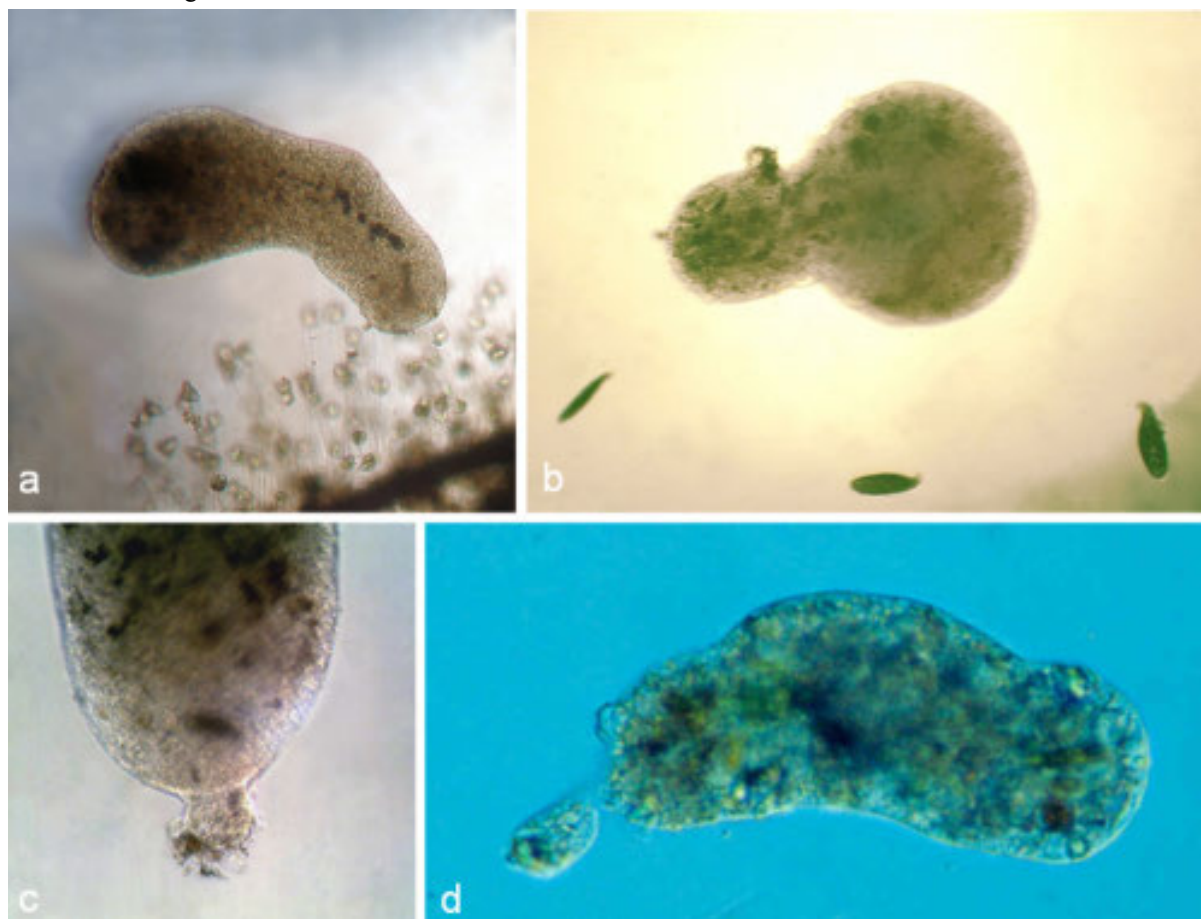
Sokszor kúpalakú, máskor eruptív típusú állábbal mozgó egysejtűek, keveseknél ostor is előfordul. Nevüket onnan kapták, hogy alap testüket egy mikrotubulusokból álló tölcészerű képlet veszi körül, amelynek kiszélesedő része körülöleli a sejtmagot. Az alap test, a mikrotubulusok és a sejtmag összességét **kariomasztigont rendszernek** nevezik. Életciklusuk lehet egyszerű (ciszta – trofozoita), ez jellemző az Archamoeba csoportra, vagy bonyolultabb, spóra- és sejtaggregáció-, ill. plazmódiumképzéssel is együttjáró fejlődési ciklus, ez a nyálkagombák jellemzője.

4.4.2.1. Az Archamoeba osztály

Mitoszómáik vannak, anaerob és mikroaerofil egysejtűek. A **Pelobiontida** rendbe tartoznak a Pelobiontidae, Mastigamoebidae és Entamoebidae családok.

A **Pelobiontidae** család tagjai szabadonélő egysejtűek, többnyire anaerob vagy mikroaerofil környezetben élnek, például szerves anyagban dús állóvizek alzatán. Tengeri és édesvízi fajok egyaránt vannak köztük. A *Pelomyxa* genusz kivételével a trofikus alak egy vagy több anterior ostorral mozog, egyidejűleg jellegzetes amöboid mozgást is mutathatnak. Amöboid alak és cisztaképzés is jellemző rájuk. A poszterior részen kis göb alakú uroid található, táplálékfelvétel is történhet ezen a helyen. Glikogén formájában táplálékot raktároznak.

A **mocsári amöb** (*Pelomyxa palustris*) akár 3 mm nagyságú, látszólag amöboid szervezet, elektronmikroszkópos vizsgálattal azonban igazolták, hogy több ostora is van, amelyek – az ostorra jellemző normál szerkezetük ellenére – mozdulatlanok. A sejt monopodiális, hengeres, mozgása során a citoplaszma középső része előre áramlik, majd szökőkútalakban szétterül a sejt anterior részén. A sejt az uroid területén vesz fel táplálékot. A trofikus alaknak több száz sejtmagja van. Tipikus Golgi-készüléke nincsen. Életciklusa során ősszel a nagy, sokmagvú trofikus sejtekből kis, kétmagvú sejtek keletkeznek plazmotómiával, ezt követően négymagvú ciszták jönnek létre, ebben a formában tel el. Tavasszal a cisztákból kis kétmagvú sejtek tokozódnak ki, amelyek növekszenek, közben a citoplazmában intracelluláris baktériumok szaporodnak el. Nyár végére létrejön a tipikus zsák-forma, a végén finom nyúlványokkal borított uroiddal, ebben a stádiumban mutathatók ki elektronmikroszkóppal az ostorok. A sejtmagvak átmérője, a baktérium populáció összetétele és a sejt oldott oxigénnel szembeni toleranciája változik. Ősszel a baktériumok a sejtmagok körül csoportosulnak. Legalább háromféle endoszimbionta baktérium ismert a *Pelomyxa*-ból: egy Gram-pozitív, egy Gram-negatív és G változó, közöttük metanogén baktériumok is előfordulnak. Oxigénszegény, szerves anyagban dús vízi üledékben él, Magyarországon az állóvizek fenéküledékében augusztusban rendszeresen megtalálható.



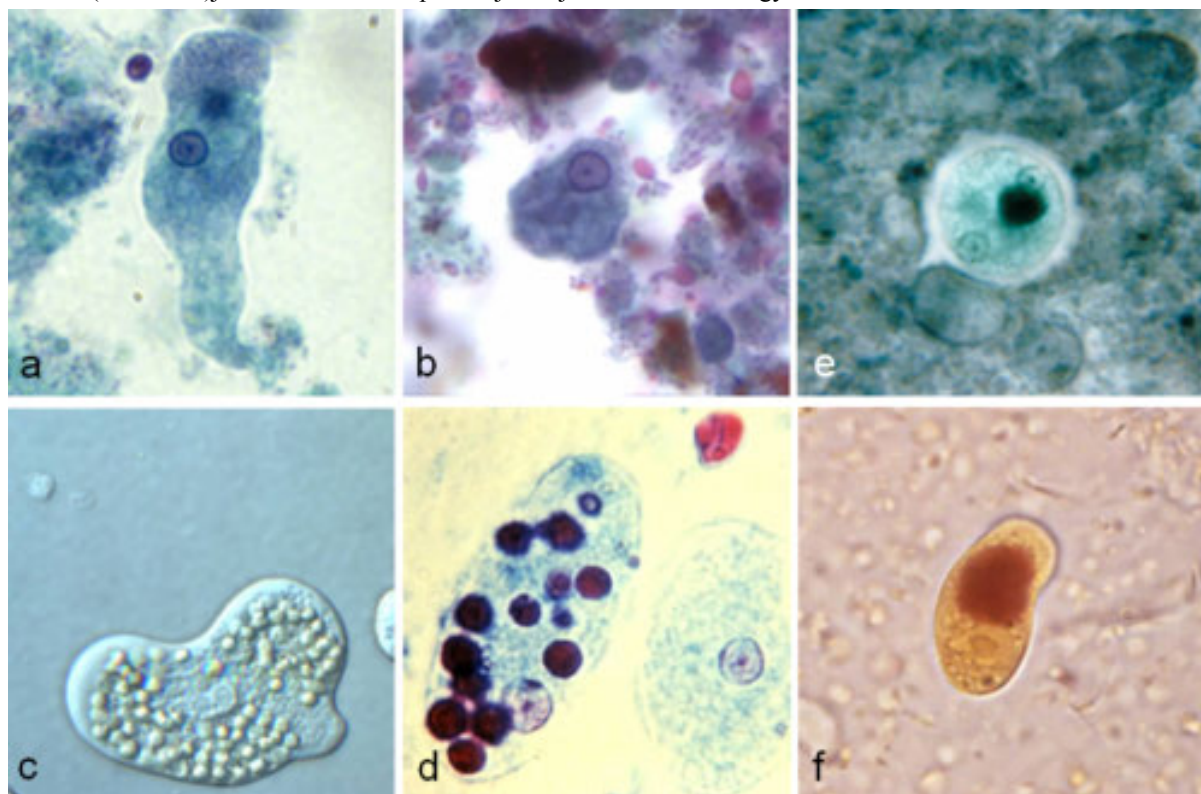
4.13. ábra. A *Pelomyxa palustris* a-b) 1500 μm méretű óriási egyedek a) harangállatkák (*Vorticella*) sűrű tömege fölött b) a nagyméretű *Loxodes magnus* csillós egysejtű 3 példányával c) a táplálékfelvételre szolgáló uroid jellegzetes alakja d) egy kisebb példány (400 μm)

A **Mastigamoebidae** család fajai (pl. *Phreatamoeba balamuthi*, *Mastigamoeba* spp., *Mastigella* spp.) főként ostorral mozognak és a víztérben úsznak, de alzaton a sejt végén keletkező finom állábakkal is mozoghatnak.

Az **Entamoebidae** család valamennyi tagja endozoikus, állati bélcsatornában élő kommenzalista vagy parazita, egyesek patogének. A genuszok és a fajok azonosítása főként a sejtmagok száma, festődése és struktúrája alapján történik. A fertőzés a fekáliával szennyezett ivóvízzel, élelemmel történik. A legtöbb faj betokozódva cisztát képez, amely a széklettel ürül, így biztosítják terjedésüket. A fajokat magfestéssel és a ciszták alapján különböztetik el, a klinikai diagnosztizálás azonban napjainkban főként PCR-rel történik. A trofozoitáknak eruptív állába van. Az **eruptív álláb** rövid, víztiszta, gyorsan keletkező majd megszűnő álláb, képzésekor nem nyúlik meg a sejthalak. Az emberben eddig nyolc *Entamoeba* és néhány további Entamoebidae faj előfordulása ismert. Kórokozónak csupán az *Entamoeba histolytica*-t tartják.

A *Iodamoeba buetschlii* az emlősök, köztük az ember vastagbélének parazitája, de nem patogén, baktériumokkal és élesztőkkel táplálkozik. A *Iodamoeba* megjelenése általában fekálszennyezett víz vagy táplálék fogyasztását jelzi, amelynek komolyabb kórokozó hiányában csupán enyhe hasmenés lehet a tünete. Nevét arról kapta, hogy a ciszta alak nagy mennyiségű glikogént raktároz, amely jóddal barnára festődik, hagyományosan így diagnosztizálták a székletből.

Az **vérhasamóba** (*Entamoeba histolytica*) intesztinális, trofikus alakja (**minuta-forma**), 15–25 µm nagyságú, citoplazmájában nincsenek kristályok és lüktető üröcskék. Cisztája 6–25 µm, az egymagvú trofozoitával szemben 4 sejtmagvat tartalmaz. A fertőzés a ciszta elfogyasztásával történik. A vékonybél végső szakaszán kitokozódó amóba a vastagbélbe vándorol és ott telepszik meg. Álláibaival a bél nyálkahártyájára tapad, és táplálkozása során szövetoldó hatást fejt ki, amely krónikus hasmenést és véres széklet megjelenését okozza, ez a tünet az **amóbiás vérhas** (dizentéria)jele. Az amóba citoplazmájában jól láthatók az elfogyasztott vörösvértestek.



4.14. ábra. Intesztinális amóbák a-d) Az *Entamoeba histolytica* trofozoitája valamint e) cisztája, f) *Iodamoeba buetschlii*

a) a trofozoita kúszó alakja, jól látható sötét kerek sejtmaggal (festett készítmény) b) trofozoita nyugvó alakja a sejtmaggal (festett készítmény) c) trofozoita kúszó alakja, benne az elfogyasztott vörösvértestek (élő sejt, interferencia-kontraszt megvilágítás) d) trofozoita egy sejtmaggal és sok elfogyasztott vörösvértesttel (festett készítmény) e) a cisztában jól látható a négyből két sejtmag, a sötét folt egy harmadik sejtmag kevésbé kondenzált

kromatinja f) a *Iodamoeba buetschlii* trofozoitája, a jóddal festett készítményen jó látható a sötétbarnára színeződő glikogén-raktár (forrás: CDC DPD)

A dizentériával járó fertőzés az öt év alatti gyermekekben gyógyszeres kezelés nélkül halálos kimenetelű lehet. A maláriát követően az amőbás vérhas szedi a kórokozó protozoonok között évente a legtöbb áldozatot. Pontos adatok híján az *Entamoeba histolytica* áldozatainak a becsült száma évi százezer fő. A mortalitás a fejlődő országokban jellemző, Európában és Észak-Amerikában a fertőzések aránya is töredéke a trópusokon jellemzőnek, továbbá hatékony az orvosi ellátás és a gyógyszeres kezelés.

A ciszták és trofozoiták kimutathatók a székletből. Diagnózisuk a PCR vizsgálatok elterjedése előtt előbb tenyésztéses, majd 1980-tól kezdve szerodiagnosztikai eljárásokkal történt. Az antitestek kevesebb, mint öt évig maradnak meg a szervezetben, ezért csak az ennél újabb fertőzés mutatható ki. Az amőbás vérhas tünete elhúzódó, véres hasmenés. A fertőzés azonban tünetmentes is lehet, regionálisan nagy különbséggel: például egy afrikai vizsgálatban Egyiptomban a tünetmentes személyektől származó székletminták több, mint 21%-a volt pozitív, míg a Dél-Afrikai Köztársaságban csupán 0–2% (Stauffer és mtsai 2006). Az ok az intraspecifikus genetikai különbség lehet: úgy tűnik, az *Entamoeba histolytica*-fertőzéseknek csak kisebb hányadában jelennek meg klinikai tünetek, és a tünetmentes, valamint szimptomás esetek földrajzi eloszlásának hátterében a kórokozó-populációk különbözősége áll (Ali és mtsai 2008). Az *Entamoeba histolytica* genomjának feltárását követően az egyik kiemelten fontos cél az új virulencia-gének megismerése lett.

Egyelőre ismeretlen hatásra kialakul az ún. **magna forma** (20–50 µm), amelynek a minuta-alaknál valamivel nagyobb trofozoitái invazív alakok. Az invazív magna-forma áthatol a bél falon és a vénás keringéssel eljut a különböző szervekbe, főként a májba, ahol tályogok kialakulásához vezet. A legtöbb zsigeri szervet (máj, tüdő, vese) károsíthatja, ezen felül még az agyban is megtelepedhet. Az invazív alak okozta tünetek a diagnózist követően azonban hatásosan kezelhetők. Az invazív alak viszonylag kis gyakorisággal jelenik meg a fertőzések során.

A közelmúltban derült ki, hogy egy újabb *Entamoeba* faj is komoly humán patogén lehet. Az *Entamoeba moshkovskii* a fejlődő országokban, főként Ázsiában, mutat nagy prevalenciát. Bangladesben közel 400 újszülött fejlődését követték egyéves korig és a tapasztalt 1426 hasmenéses megbetegedés hátterében 2,95%-ban *Entamoeba moshkovskii*, 4,63%-ban *Entamoeba histolytica* és 0,35%-ban *Entamoeba dispar* állt. Néhány esetben az *Entamoeba moshkovskii*-fertőzés egymás után többször is bekövetkezett, mert két fertőzés között a minta negatív volt (Shimokawa és mtsai 2012). A tudományos közvélemény álláspontja lassan az *Entamoeba moshkovskii* humán kórokozóvá minősítése felé mozdul el, bár emberi haláleset még nem köthető a fertőzésekhez.

Az *Entamoeba coli* és az *Entamoeba dispar* ártalmatlan, intesztinális fajok, rendszeresen előfordulhatnak az emberi bélcsatornában. Jelenlétük azonban fekálszennyezett élelmiszer fogyasztására utal. Az *Entamoeba dispar* trofozoitájának mérete teljesen átfed a vérhasamőbáéval, morfológiailag tehát nem különíthetők el. A szubtrópusi, trópusi országokban nagyobb gyakorisággal fordulnak elő *Entamoeba dispar* fertőzések, mint *Entamoeba histolytica* fertőzések. E faj esetenként enyhe hasmenést is okoz. Az *Entamoeba coli* cisztájában nyolc sejtmag található, így festési módszerekkel a ciszta könnyen azonosítható.

Az ivóvíz fekálszennyezése a fejlett ipari társadalmakban ritka, alkalmi jelenség (általában az ivóvízhálózat meghibásodása okozza). A fejlődő országokban, elsősorban a szubtrópusi és trópusi területeken azonban nagyobb gyakorisággal történik *Entamoeba*-fertőzés, főleg nagyvárosok peremterületein levő nyomornegyedekben, vagy távoli, félreeső falvakban, ahol nincs infrastruktúra és az ivóvíz készlet is igen szűkös (pl. Száhel-övezet országai, Afrika).



4.15. ábra A fertőzött ivóvízzel kerül be számos kórokozó az emberi szervezetbe; egyik legfontosabb az *Entamoeba histolytica* a) Vízhordó gyermek Etiópiában b) Várakozás a vízcsapnál (forrás: WHO, P. Viot)

Az *Entamoeba gingivalis* az emberi szájüregben, a fogkö vetelmében telepedhet meg. Előfordulása rendszerint 35 éves kor fölött jellemző. Hatására fogínygyulladás (gingivitisz) léphet fel, amely továbbterjedve fogágy gyulladásához, a fog kilazulásához, majd kihullásához vezet. Az elégtelen szájhigiéné melletti *Entamoeba gingivalis* fertőzés a felnőttkori foghullások jelentős hányadáért felelős.

4.4.2.2. A Mycetozoa osztály – Nyálkagombák

A nyálkagombák termőtestet készítő, bonyolult fejlődésmenettel rendelkező amöboid élőlények. Trofikus alakjuk többnyire amöboid, ekkor az álláb rövid, kihegyesedő és mellékállábakat (szubpszeudopódium) viselhet. Előfordul még ostoros és plazmodiális alak is. Megfelelő környezeti körülmények között termőtestet fejlesztenek, amely az alzattól elemelkedik és a levegőben terjedő spórákat tartalmaz. A termőtest nyele lehet sejtes vagy plazmodiális.

Fejlődésmenetük során változó sejtmagszámú fejlődési alakok figyelhetők meg (egymagvú ostoros amöb, egymagvú amöb, 2–10 magvú amöb, és sokmagvú (10^7 mag) amöb). A termőtest vagy egyetlen amöbából alakul ki (sporokarpusz, pl. Protostelia), vagy amöbák aggregációjából (szorokarpusz, pl. Dictyostelida). A sporangium fala, a nyeles termőtest és a tömeges spóratermelés miatt régen a nyálkagombákat a gombák között tárgyalták. Az ostoros rajzók, az amöboid sejtek és a kitin hiánya azonban a protozoonokra utaló sajátosságok. Molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján ma már bizonyos, hogy a Mycetozoa és a morfológiailag eltérő Archamoeba osztályok szoros rokonsági kapcsolatban állnak.

A *Dictyostelium discoideum* a sejtes nyálkagombák képviselője, életciklusa során a sejtaggregáció pszeudoplazmódiumot képez. Szociális amöbának is nevezik, sporangiofórja cellulóztartalmú. Korhadó növényi részekben, talajban él. Napjainkban a sejtbiológia egyik legfontosabb protiszta modell-szervezete. A *Physarum* genusz a plazmódiumképző, valódi nyálkagombák képviselője, a legfajgazdagabb nemzetség. Plazmódiuma akár több méteres is lehet.

Bomló szervesanyag közelében szinte mindenhol megtalálhatók. A nyálkagombákról részletesen a mikológiai szakkönyvekben lehet tájékozódni (pl. Jakucs 2009).

4.5. Az Archaeplastida szupercsoport

Ebben a csoportban következett be az eukarióta evolúció hajnalán a kloroplasztisz kialakulásához vezető primer szimbiogenezis amelynek során egy aerob, mitokondriummal már rendelkező heterotróf eukarióta egy cianobaktérium bekebelezésével hozzájutott az autotróf partnerhez amely fokozatosan sejtiszervecskévé alakult át. Az Archaeplastida csoporton belül találhatók a kékeszöld algák (Glaucophyta), a vörösalgák (Rhodophyta) és a Chloroplastida vagy más néven Viridiplantae csoportok, ahová a zöldalgák (Chlorophyta: pl. *Volvox*, *Chlamydomonas*, *Chlorella*) és a Charophyta tartoznak, utóbbiba sorolhatók a csillárkamoszatok (Charales) és a növények (Plantae). A Charophyta

kivételével az összes többi Archaeplastida csoportokban előfordul vagy jellemző az egysejtű testszerveződés, utóbbiak rendszerint ostorosak. A Charophyta egyetlen eddig ismert ostoros, protiszta tagja a *Mesostigma viride*.

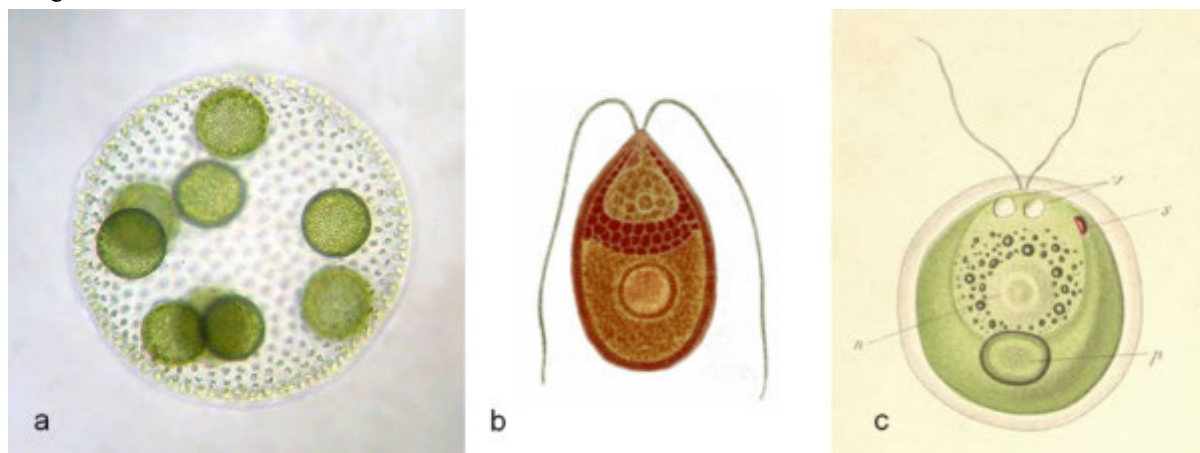
Az Archaeplastida fontos szereplője lett a további protiszta evolúciónak. A zöldalgák másodlagos szimbiogenezissel az Euglenozoa fotoszintetizáló csoportjának és a Chlorarachnophyta amőbáknak biztosítottak autotrófiát lehetővé tevő organelumot. A vörösalgák másodlagos szimbiogenezise sokkal több alkalommal történt meg a Alveolata és a Stramenopila kládokban, valamint a mézmoszatok (Haptophyta) és Cryptomonadidák körében, amelyekről még nem tudni, hogy külön-külön vagy közös őstől jutottak hozzá. Az Alveolata-n belül a Dinozoában különösen sok párhuzamos szimbiogenetikus esemény zajlott, amelynek során a vörösalga másodlagos szimbiogenezisét követően egy további, vörösmoszat eredetű plasztiszt tartalmazó algát kebeleztek be. Ez a lépés a **harmadlagos szimbiogenezis**. A *Lepidodinium* dinoflagelláta fajoknak két eltérő típusú plasztisztuk van: az egysejtű először egy vörösmoszatot szerzett, majd később egy zöldmoszatot is. Ezt a két egymást követő folyamatot **szeriális másodlagos endoszimbiózisnak** nevezzük.

Az Archaeplastida csoportok beható vizsgálata az algológia területe, az algacsoportoktól az algológiai szakkönyvekben lehet tájékozódni (Kiss 1998, Ács és Kiss (szerk.) 2004). Azonban néhány fontos képviselőről mégis szót kell ejteni, mert vagy protiszta modellszervezetek (*Chlamydomonas*, *Volvox*), vagy humán szempontból jelentősek (*Dunaliella*, *Prototheca*, *Helicosporidium*), vagy a heterotróf protisztákkal való kapcsolatuk miatt fontosak (*Chlorella*).

A Chlorophyceae osztályba tartoznak a *Dunaliella*, *Volvox* és *Chlamydomonas* fajok. A *Dunaliella salina* zöldalgát az 1960-as évek óta tenyésztik biotechnológiai célokra elsősorban a belőle kivonható karotinoidok miatt. Kezdetben a volt Szovjetúnióban állítottak elő *Dunaliella*-eredetű karotinoidokat, később a termelés súlypontja a Távol-Keletre került át. Az alga száraz tömegének 10–14%-át teszi ki a béta-karotin, amelynek ez az egysejtű a legfontosabb természetes forrása. Főként az egészségügy (retinol vagyis pro-A-vitamin), az élelmiszeripar (természetes ételszínezék), a szépségipar és az akvakultúra ágazatok hasznosítják. Az ipari méretű karotin előállítás során a tenyészetnél normál megvilágítás mellett tápanyagmegvonással váltják ki a karotin-raktározás beindulását, amelynek során a szaporodási ráta csökken. Természetes környezetben ez az eurihalin faj főleg a kiugróan magas sótartalmú kontinentális vizekben elterjedt, ahol akár az egyedüli autotróf eukarióta szervezet lehet. A körülbelül 20 *Dunaliella* faj közül a béta-karotin kivonására csak néhány alkalmas. A sókoncentráció változásához való adaptációjának a molekuláris mechanizmusa fontos alapkutató terület.

A *Volvox*-fajok nagyméretű, gömbölyű telepei a protiszta-kutatások kezdetétől foglalkoztatják a kutatók gondolatait, már Leeuwenhoek is írt róluk. Nyugodt állóvizekben, gyakran vizesárkokban találhatók. A zöldalgák kolonialis szerveződésének egyik sajátos példáját mutatják, azonban a növényi soksejtűség kialakulásához nincs közük.

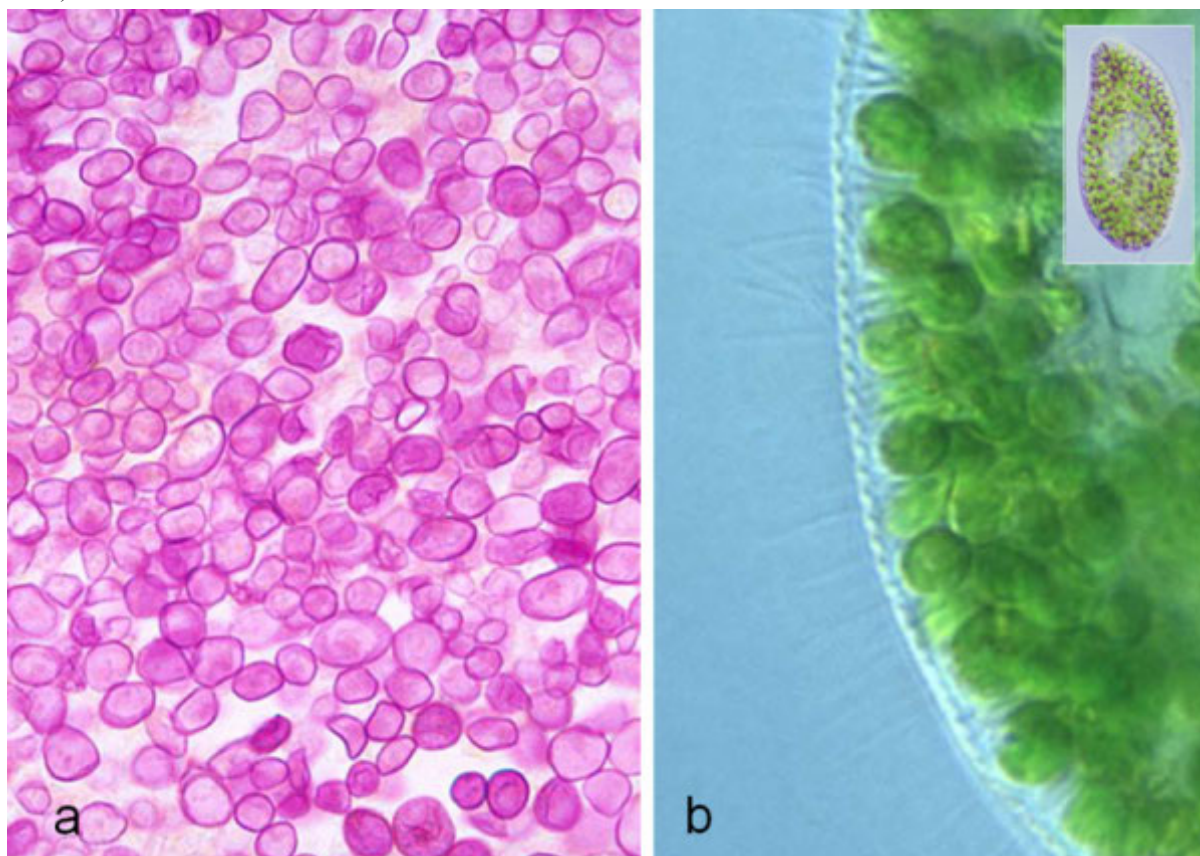
A kétostoros *Chlamydomonas*-fajok nedves talajban és vízben élnek, egyes fajok fakultatív heterotrófok. Fontos modell-szervezetek, főként a *Chlamydomonas reinhardtii*, amelynek segítségével részben az eukarióta sejt általános tulajdonságait, részben a fotoszintézist és a zárva-termők biokémiai szabályozási folyamatait lehet eredményesen vizsgálni.



4.16. ábra. A zöldalgák néhány jellegzetes képviselője a) *Volvox aureus* b) *Dunaliella salina* (forrás: Clara Hamburger 1905 nyomán) c) *Chlamydomonas multijilis* (forrás: Raoul Francé, Természetráji Füzetek, XV, 1883)
n – sejtmag, p – pirenoid, s – stigma, szemfolt, v – vakuola

A Trebouxiophyceae osztályba és a Chlorellaceae családba tartozó *Chlorella*-szerű zöldalgák számos vízi gerinctelennel és protisztával élnek szimbiózisban és szabadon egyaránt. A morfológiai alapon *Chlorella*-szerűnek látszó algák sem alaktani sem citológiai vizsgálattal nem különíthetők el egyértelműen egymástól, ivaros folyamatuk pedig nem ismert. Valószínűleg parafiletikus csoport, amelyek eddigi osztályozása a színpleziomorfiák alapján történt. Molekuláris filogenetikai vizsgálatuk során először a riboszóma kis alegység RNS génszekvenciája alapján vetették össze a fajokat. Ennek eredményeként egy *Chlorella*-kládot és egy *Parachlorella*-kládot különítettek el, 3, ill. 1 fajjal. A zöld papucsállatka (*Paramecium bursaria*) a *Chlorella*-klád *Chlorella*-szerű zöldalgáival él szimbiózisban. Megállapították, hogy az amerikai és az európai zöld papucsállatkák szimbiontái különbözőek. Jelenleg az az álláspont uralkodik, hogy a zöld papucsállatka európai képviselőiben a *Micractinium* genusz van jelen (*M. reisseri*). A *Micractinium* parányi, tüskeszerű nyúlványairól kapta a nevét. A nyúlványok csak az indukált védekezés során alakulnak ki az algasejt felszínén, például a kerekeshégek okozta erős predációs nyomásra. Az amerikai zöld papucsállatkákban viszont egy *Chlorella* faj fordul elő, amelynek pontos filogenetikai helyzete máig még nem tisztázódott (*Ch. variabilis*, *Ch. vulgaris*). Bizonytalan hovatartozású, új filotípusokat is tartalmazó *Chlorella* génszekvenciák egész sora van már az adatbázisokban, amelyek segítségével az egész csoport átfogó filogenetikai vizsgálata elvégezhető (Hoshina és mtsai 2010).

A *Chlorella* genomvizsgálata olyan fehérjecsaldok expanzióját tárta fel az algában, amelyek a fotoszimbióta életmódra való váltásnál előnyösek lehetnek. A recens *Chlorella* fajok aszexuálisak ostoruk nincs. A *Chlorella*-genom azonban tartalmazza a meiózis és az ostor minden fontos összetevőjét. Feltételezések szerint őseinek még lehetett a meiózis során ostorszarmazékot viselő alakja (zoospóra). Növényi hormon-anyagsereutak *Arabidopsis*-ban jellemző génjeinek alga ortológjait is kimutatták benne. A *Chlorella* kitin-tartalmú sejtfalát anyagsere gének horizontális transzferével szerezhette, növény-vírusoktól, vagy baktériumoktól vagy gombáktól (Blanc és mtsai 2010).



4.17. ábra. Endozoikus zöldalgák, a Trebouxiophyceae osztály a) A *Prototheca zopfii* parazita algaömegei által okozott protothecosis szöveti képe kutyában (festett készítmény, forrás: CDC/PHIL #4194 kép, Dr. William Kaplan/ Mr. Sudman) b) *Chlorella* sp. Szimbionta zoochlorellák a zöld papucsállatkában (*Paramecium bursaria*)

A Chlorellaceae családba tartoznak a *Prototheca* fajok is, amelyek nem fotoszintetizálnak, bár a citoplazmában jelen vannak a kloroplasztiszok maradványai. Kizárólag ivartalan szaporodásuk ismert, a *Chlorella*-fajokhoz hasonlóan. Spóráképzésük is azokéra emlékeztet. Sejtfaluk azonban csak kétrétegű, szemben a *Chlorella*-ra jellemző

hárommal. Feltételezések szerint ősük a *Chlorella*-hoz közelálló szabadonélő faj lehetett, ezt a molekuláris filogenetikai eredmények is alátámasztják. Minden nedves édesvízi élőhelytípusban világszerte jelen lehetnek, vízben, talajban egyaránt. A természetben szaprotróf életmódot folytatnak. Állatokban és emberben három klinikai megjelenési formájuk ismert: a kután forma a bőrben, az artikuláris az ízületekben valamint az egész belső szervezetben elterjedt, szisztémás forma. Utóbbi esetben például a bélcsatornában, a húgyhólyagban, a szívben és az agyban is megjelenhet, különböző tünetekkel. Öt fajuk ismert, gyakoribbak a *Prototheca zopfii* és a *Prototheca wickerhamii*. Virulenciájuk és patogenitásuk viszonylag gyenge (bár a humán protothecosisnál is előfordult mortalitás). A háziállatokban okozott gyulladásos betegségek között a szarvasmarha tőgy-gyulladása a legismertebb. A humán protothecosis ritka, de globális elterjedésű, előfordulása rendszerint talajjal, vízzel szennyezett sebekkel és kórházi beavatkozással van összefüggésben (Lass-Flörl és Mayr 2007).

A rokon *Helicosporidium* fajok rovarok obligát endoparazitái, a gazdaszervezet gyakran elpusztul. A kloroplasztisz itt még erősebben redukált (Pombert és Keeling 2010).

A legújabb filogenetikai eredmények szerint az Archaeplastida szupercsoportba tartoznak a Cryptomonadea algák és a Katablepharida fajok (Burki és mtsai 2012). Előbbieket az algológiai szakkönyvek tárgyalják. A Katablepharida fajok ovális, kétostoros, heterotróf nanoflagelláták, amelyeket néhány évtizede írtak le. A közösségi minták elemzésekor a leírt fajokon felül továbbiak is előkerültek. Tengerben és édesvízben is élnek. Bár több alaktani jellemzőjük hasonló a Cryptomonadea-hoz (például az ostorok eredése), jelentős eltéréseket is mutatnak, ilyen például a mikrotubulusokkal merevített sejtgarat és a sejtmembrán fölött húzódó külső védőréteg. Kis fajsúlyuk ellenére nagy abundanciájuk miatt a vízi anyag- és energiaforgalom fontos szereplői.

4.6. A Rhizaria szupercsoport

A Rhizaria klád jellemzői a következők: állábuk retikulopódium, filopódium vagy axopódium. Ahol ostor van, az bikont jellegű, vagyis a sejteknek elsődlegesen két ostoruk van. A mitokondriális kriszták elsődlegesen csövesek, de néhányánál másodlagosan lemezeselek. Egyeseknél előfordulnak kinetociszta jellegű extruszómák.

4.6.1. A Cercozoa törzs

Az első olyan törzs, amelyet tisztán molekuláris biológiai vizsgálatok eredményeként hoztak létre (angolul „ribogroup”), a csoportok filogenetikai rokonságát azonban számos kutatás alátámasztja. Morfológiájuk változatos: ostorosok és/vagy amöboid szervezetek. Az ostorok anizokont jellegűek.

A legősibb forma a felületen a testalak megtartásával sikló ostoros amöbá (**amöboflagellátá** alak) lehetett, amely számos irányban továbbfejlődve jelentősen eltávolodott az eredeti morfológiától.

Alapvetően aerob élőlények. Talajban az Amoebozoa törzs tagjaival együtt minden más protisza csoportnál nagyobb biomasszával vannak jelen, de édesvízben és tengerben is megtalálhatók.

A csoport folyamatosan bővül újabb és újabb, korábban ismeretlen hovatartozású csoportokkal (Bass és mtsai 2009a, 2009b). Környezeti mintákból is sok olyan Cercozoa szekvencia kerül elő, amelyhez még nem találták meg az egysejtűt. Taxonómiája ezért még távolról sem kiforrott, és egy évtized alatt jelentősen megváltozott (Cavalier-Smith és Chao 2003, Howe és mtsai 2011). Két altörzse a Filosa és az Endomyxa, amelyek egy-egy kládot alkotnak. Mindkét csoportnál apomorf bélyeg az állábak alakulása, továbbá az endomyxa csoportban a plazmódium-képzés.

4.6.1.1. A Filosa altörzs

Az amöboid alak állábai filopódiumok, amelyek olykor szemcsézettek (**granulofilopódium**) lehetnek.

A Monadofilosa altörzs

Olyan amöboflagelláták leszármazottai, amelyek csak a poszterior ostor felületén siklottak előre az alzat. Az altörzsbe a következő nagyobb osztályok tartoznak: **Sarcomonadea**, **Thecofilosea** és **Imbriccatea**.

A Sarcomonadea osztály

Döntően édesvízi és talajjaló protiszták. Felületük csupasz, nincs vázuk. Őseik kétostoros egysejtűek lehettek. Az ismert fajok amöboflagelláták, ahol a két alapi test egymással szöget zár be. Egyesek inkább amöboid egysejtűek, rövid filopódiumokat képeznek. A csoportokat az ultrastruktúra alapján lehet jellemezni. Ovális vagy gömbölyded extruszómáik vannak. A **Glissomonadida** rendben az ostor eredésénél az axonéma átmeneti részén elektronmikroszkóppal egy jellegzetes elektrondenz lemez figyelhető meg. A **Cercomonadida** rendnél az ostorok axonémáján rövidebb az átmeneti zóna. Az utóbbi csoportba tartozó fajok nagyobbak (10–30 μm), jellemző náluk az amöboflagelláta alak. A sejt felszíne hajlékony, gyakran a test vége egy nyúlványba húzódik ki, amelyhez a testhez simuló poszterior ostor hozzátapad. A testvégen eredhetnek hosszabb-rövidebb filopódiumok. Az egysejtű alakja és mérete másodpercek alatt jelentősen megváltozik ahogy halad, táplálkozik vagy más protisztákkal találkozik. A fajokat morfológiai alapon ezért nem lehet megkülönböztetni. Példafaj: *Cercomonas longicauda*.

A Thecofilosea osztály

Ostorosok vagy házas amöbák, az ősi állapot szerint a sejtet egy erős, szerves téka borítja. Az állabak ventrálsan eredő filopódiumok, két ostoruk lehet eltérő irányba mutató alapi testekkel. A legősibbek a hátrafelé irányuló ostoron siklottak a felszínen. A planktonikus Ebriida fajok elvesztették a filopódiumokat, a Tectofilosida rendben az ostor tűnt el, a Phaeodaria csoportban pedig az ostor csak a rajzóknál maradt meg. Az Ebriida és Phaeodaria csoportokra üreges kovaelemekből álló endoskeleton jellemző.

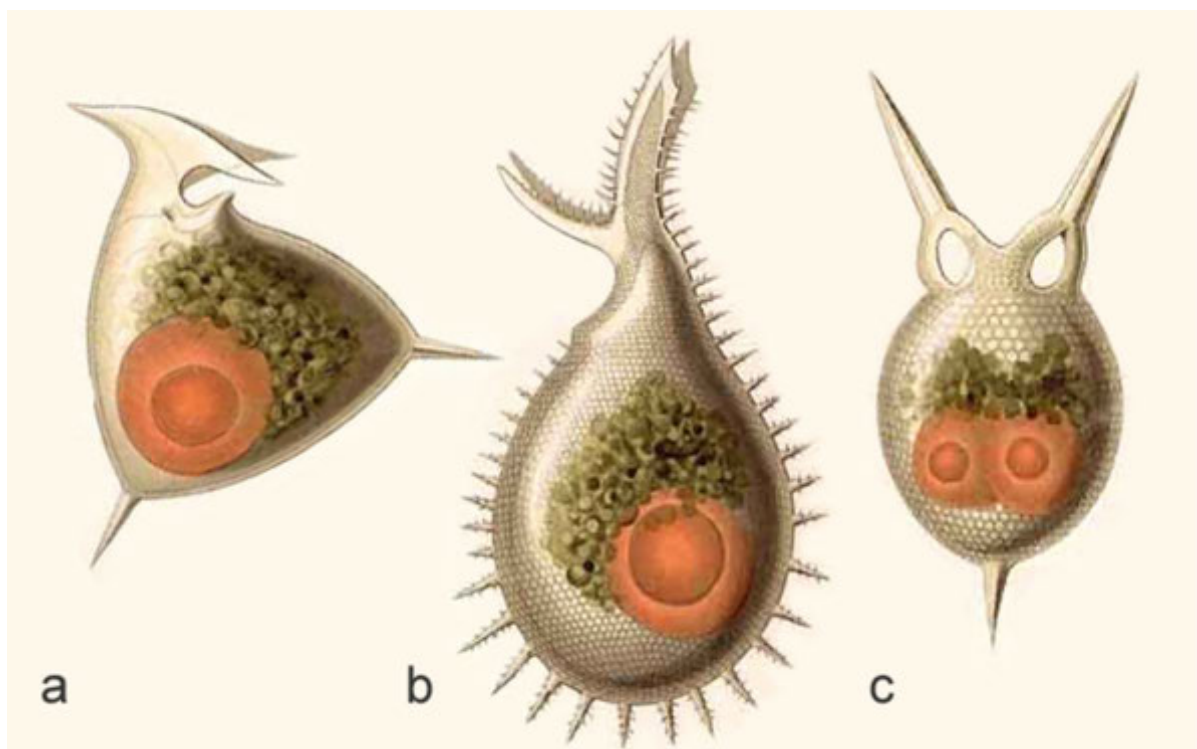
A **Cryomonadida** rendbe ostorosok (pl. *Cryothecomonas*) és amöbák (*Rhogostoma*) tartoznak.

A **Tectofilosida** rendbe házas amöbák tartoznak. A *Pseudodifflugia* fajok mérete 30–80 μm , kerekded, agglutinált házuk van, amely a *Difflugia* fajokra emlékeztet. Vizek élőbevonatában és az üledékfelszínen élnek. Az Amphitrematidae családba tartozó *Archerella* és *Amphitrema* fajok kizárólag tőzegmohalápokon élnek, a kisméretű *Paramphitrema* fajok viszont áramlóvizek lebegő szerves anyagán és élőbevonatán fordulnak elő. A Psammonobiotidae család fajainak többsége tengeri, néhány édesvízi. A tengerben ez a család képviseli a házas amöbákat.

Az **Ebriida** rendbe a nyíltvízi ostoros *Ebria* fajok tartoznak, a sejt felülete mentén üreges kovapikkelyekből álló intracelluláris váz van.

A Phaeodaria alosztály

Néhány fajnál egyáltalán nincs váz, csupaszak, vagy a felületüket más protiszták váztörmeléke borítja. Egyeseknél az extrakapszuláris citoplazmába ágyazódó váztük laza halmaza látható. A sejt egészén, végighúzódo, intracelluláris vázaknál aszimmetrikus formák jellemzőek, különféle nyúlványokkal. A váz szerves alapanyagba ágyazódó amorf kovából készül, többnyire üreges váztükből áll. A sejtet egy belső mukopoliszacharid réteg osztja ketté egy külső és egy belső részre (extra- és intrakapszuláris citoplazma, vagy ektoplazma és endoplazma). Az endoplazmában található az egyetlen sejtmag. A kapszula fala vastagabb, mint a Polycystina-nál és csupán három nyílás töri át: az **astropyle**, amely egy tölcsér alakú sejtgaratot formáz, ezen át kerül be a táplálékkuola az endoplazmába, valamint ezzel ellentétes oldalon két **parapyle** nevű nyílás, ezeken át nyúlnak ki az axopódiumok. Az astropyle mögött **phaeodium**nak nevezett barnaszínű anyag halmozódik fel, erről kapta a nevét a csoport. Feltételezhetően salakanyagokat tartalmaz, mások szerint a kovaváz kialakításában lehet szerepe. Citoplazmájukban nincsenek szimbionta algák. Állabáik axopódiumok, amelyek nem képeznek összeköttetéseket.



4.18. ábra. A mélytengeri Phaeodaria képviselői a *Challengeria* fajok a) *Challengeria thomsoni* b) *Challengeria tridens* c) *Challengeria cyrtodon* (Forrás: E. Haeckel: Report on the Radiolaria collected by H.M.S. Challenger, 99. tábla: 6, 10, 15)

Mélytengeriek, emiatt viszonylag kevésbé ismertek. Osztályozásuk ma még jellemzően a vázmorfológia alapján történik. A Phaeodaria csoportot régebben morfológiai alapon a Radiolaria-ba sorolták be. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok szerint azonban a Cercozoa csoportba tartozik.

Az Imbricatea osztály

Egymagvú, filopódiummal mozgó amöboid vagy ostoros egysejtűek, amelyeknél a sejtet tetőcserépszerűen elrendezett kovallemek veszik körül teszta vagy téka formájában amelyhez az építőelemeket a vízből felvett oldott kvasavból szintetizálják. Az osztálynak csupasz felszínű ostoros és amöboflagelláta csoportja is van, ahol a lemezek másodlagosan eltűntek az evolúció során.

Az **Euglyphida** rendbe házas amöbák tartoznak, amelyek filopódiumai szemcsementes, vékony, pálcaszerű képződmények, elágazhatnak, de sohasem képeznek összeköttetéseket. A sejtmag vezikuláris típusú. A leggyakoribb genusz édesvízben és talajban az *Euglypha* („írottkepű állatkák”), a 25–150 µm méretű fajok tojásdad házat ovális lemezek építik fel (ld. 2.6. ábra) a nyílás (pszeudosztóma) körüli lemezek fogazottak. Számos faj a legtöbb édesvízi élőhelyen megtalálható, helyenként nagy mennyiségben. A trofozoita alak mellett ciszta is megfigyelhető. Az *Euglypha acanthophora* ritkán látható, jellegzetes, duplafalú cisztájának külső fala kovából készül és lilás árnyalatú. A többi fajnál nincs külön kova cisztafal a vázon belül. A *Paulinella chromatophora* 22–28 µm, a kisméretű házas amöbák egyike. Citoplazmájában két *Synechococcus*-szerű cianobaktérium található. Álló- és áramlóvizekben a planktonban és az élőbevonatban él. További példa genuszok: *Trinema*, *Assulina*, *Placocysta*.

A **Thaumatomonadida** rendbe kovapikkelyekkel borított, merev pellikulájú ostorosok és amöbák tartoznak, az állás táplálkozás a ventrális oldalon található bemélyedésből eredő filopódiumokkal történik. Pl. *Gyromitus* fajok.

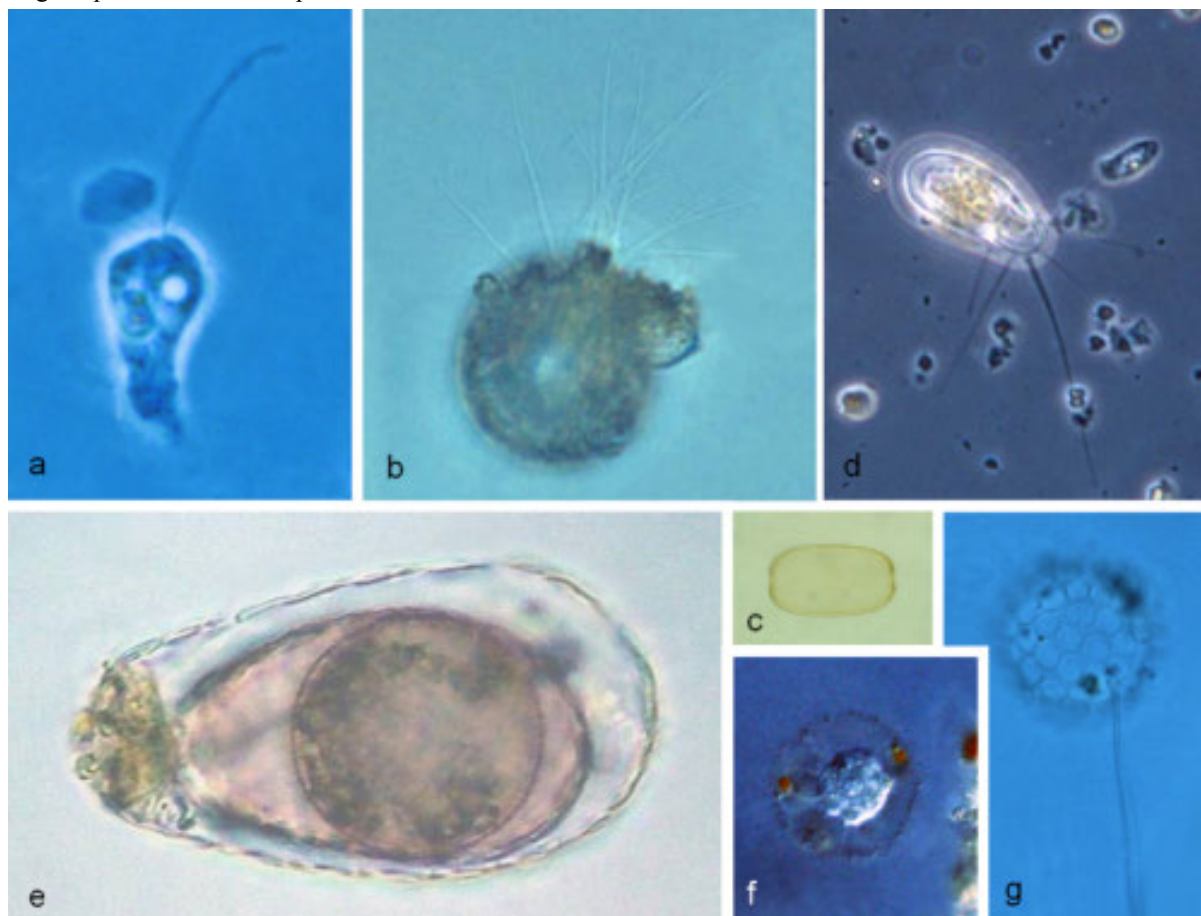
A **Spongomonadida** rendbe kolóniaképző ostorosok tartoznak. A *Spongomonas intestinum* édesvízeinkben él, nem túl gyakori kétostoros szervezet, a sejtek kocsonyás anyagba ágyazva hosszú, hurka alakú telepekben (akár 150 µm) úsznak.

A Granofilosea osztály

Csupasz felszínű, szemcsés filopódiumokkal (**granulofilopódiumok**) kúszó, soha nem az egész sejtfelszínnel sikló amöboid kétostoros vagy ostor nélküli élőlények, tengerben édesvízben és nedves talajban élnek.

A Desmothoracida napálatkákkrendje. Ezt a csoportot már a 20. század elején az ú.n. Pseudoheliozoa csoportba sorolták, mert a tipikus napálatkára jellemző, tengelylábás, amöboid trofozoita, valamint ciszta alakok mellett ostoros rajzójuk is van. Szerves eredetű, vagy kovából készült lorikájuk van. Az axopódiumok az egyetlen sejttag felszínéről erednek. A nyeles napálatka (*Clathrulina elegans*) édesvízi, tiszta állóvizekben élő helytülő protiszta, amely sajátkészítésű, szerves lorikában foglal helyet, amelynek rácsszerű nyílásain át nyújtja ki vékony tengelylábait, amelyek felületén kinetociszták találhatók. A valamivel kisebb *Hedriocystis* fajok lorikáján kisebb nyílások vannak. A *Clathrella* fajoknak nincs nyele, a lorika kovából készül.

A Limnofilida rendbe apró (10 µm vagy kisebb) édesvízi vagy talajlakó fajok tartoznak, nagyon vékony, elágazó granulofilopódiumokkal és egyes fajknál kétostoros alakkal. Mozgás során lobopódium-jellegű állabat fejlesztenek, míg a táplálékszerzés a filopódiumokkal történik.



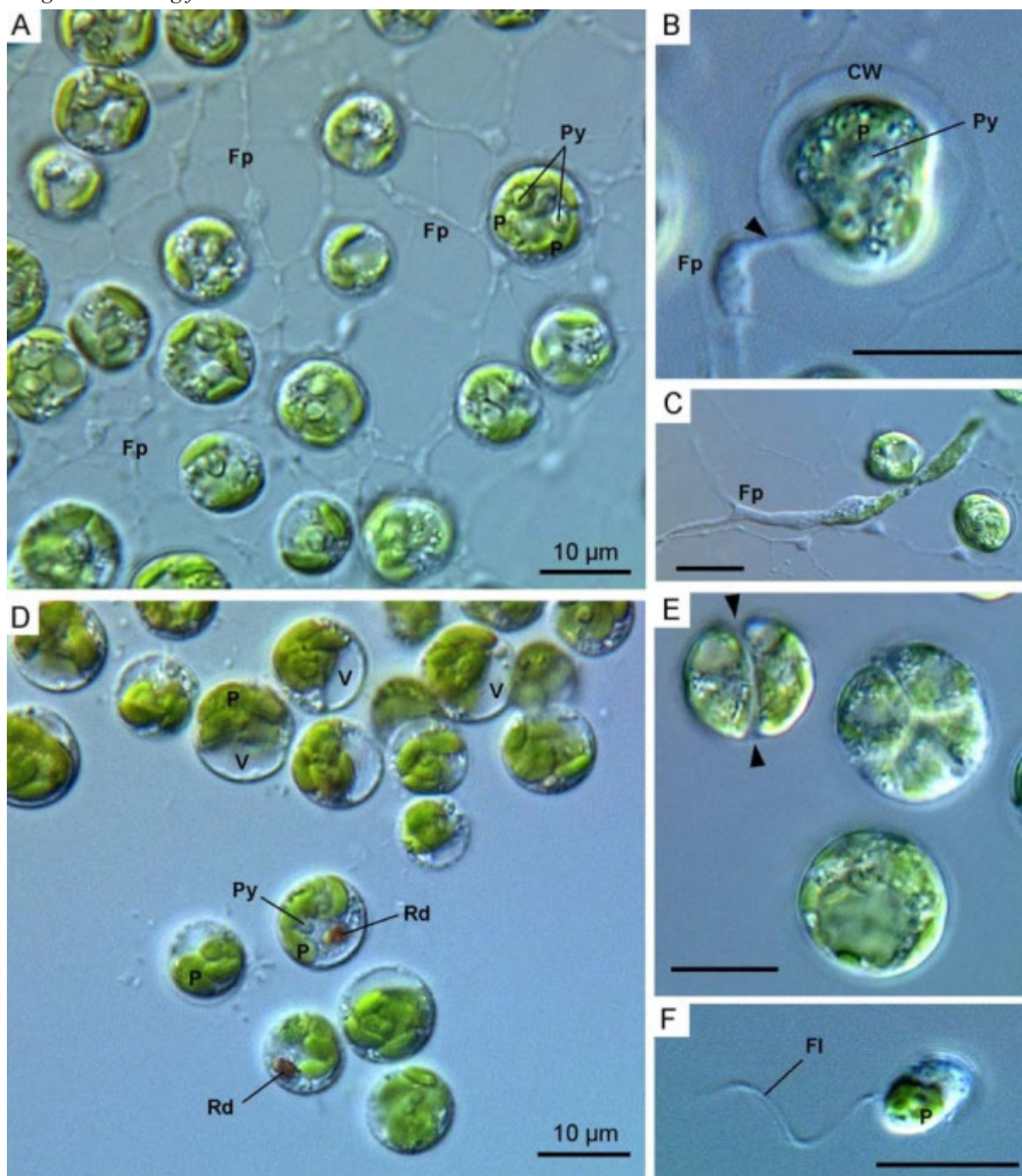
4.19. ábra. A Cercozoa törzs Filosa altörzsének néhány képviselője a) Sarcomonadea (Cercomonadida) ostoros) b) Thecofilosea (*Pseudodiffugia* sp.) c) Thecofilosea (*Archerella flavum*) Imbricatea: d) *Trinema enchelys* e) *Euglypha acanthophora* cisztája lilás, belső kovafallal és lekerekedett cisztával f) Granofilosea (Desmothoracida: nyeles napálatka – *Clathrulina elegans* élő példány) g) *Clathrulina elegans* lorikája

A Chlorarachnea osztály

Ostoros, kokkoidális vagy amöboid alakú, kisméretű tengeri protiszták, amelyek zöldalga-eredetű kloroplasztisszal rendelkeznek, ezért az algológia is tárgyalja őket Chlorarachniophyceae néven. Sajátos nukleomorfájuk miatt a szimbiogenezis-kutatás modell-szervezetei. Az amöboid formák mixotrófok, a fotoszintézis mellett baktériumokat és algákat fogyasztanak. Állábaik rendhagyó filopódiumok, amelyek elágaznak és anasztomizálhatnak is, kis hálózatoskat hozva létre. Az állábakban apró szemcseként organellumok és apróbb és emésztőüröcskék láthatók. A kokkoidális formák vastag burokkal rendelkeznek, egyesek ezeket ciszta-alaknak, a falat a ciszta burkának tekintik. Ahol azonban a vegetatív sejt kokkoidális, ott az autotróf életmód a jellemző. Az ostoros alaknál egyetlen rövid ostor látható. E három forma különböző összetételben való váltakozása jellemző az egyes fajokra. Hosszú

évtizedeken át csak a *Chlorarachnion* genusz volt ismert. Az utóbbi húsz év folyamán a genuszok és fajok száma egyre növekszik.

A *Chlorarachnion reptans* trofozoitája amöbba, anasztomizáló állábai dinamikus hálózatot képeznek, rendszerint több sejt egymásba fonódó álláb-hálózata figyelhető meg. Egyostoros rajzója van. Ivaros folyamata anizogámia, ahol egy kokkoid és egy amöboid alak kopulál. Kis fajsúlyú csoport, 2012-ig 8 genusból 14 faja ismert (Hirakawa és mtsai 2011). A *Lotharella* fajok aktív, vegetatív alakja kokkoidális és amöboid, a *Bigelowiella natans*-é ostoros, a *Bigelowiella longifila* amöbba és ostoros trofozoitákkal rendelkezik.



4.20. ábra. Egy *Chlorarachnea* különböző alakjai (*Lotharella globosa*) a) burokokban ülő amöbba sejtek által alkotott filopódium-hálózat, friss tenyészet b) egy filopódium eredése c) vándorló amöboid sejt burokok nélkül d) burokokban ülő amöbák idősebb tenyészetben e) sejtosztódás a burkon belül f) ostoros alak (forrás: Hirakawa és mtsai 2011)

4.6.1.2. Az *Endomyxa* altörzs

Más eukarióták szervezetében plazmódiumot képező endoparaziták vagy szabadonélők.

A *Proteomyxidea* osztály

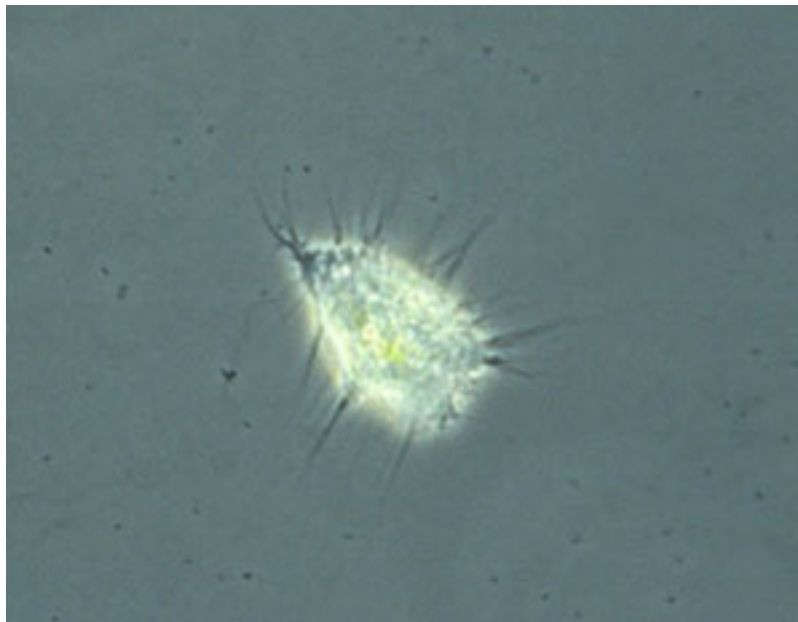
Jellegzetes állábtípusuk a retikulopódium és néhány csoportnál a filopódium amely itt soha nem szemcsézett. Nincs ostor és plasztisz. A vegetatív alak egy- vagy többmagvú, egyesek sokmagvú plazmódiumot hoznak létre. Szabadonélő, fagotróf élőlények, baktériumokat, algákat, gombákat és a legapróbb állatokat fogyasztják. Talajban, édesvízben és tengerben is előfordulnak (Bass és mtsai 2009a).

A **Reticulosida** rend fajai nagy kiterjedésű, sokmagvú hálózatot hoznak létre. Tengeri fajok, pl. *Filoreta* spp. A **Vampyrellida** rend fajai édesvízi, talajlakó és tengeri amőbák, trofozoita és ciszta alakkal. A ciszta forma ún. **digestív ciszta**, amelyben emésztés és osztódás is lejátszódik. Számos faj plazmódiummá olvadhat össze, ilyen módon nagy testméretet érhetnek el. A finom szemcsézettséget mutató endoplazma (**granuloplazma**) és az ektoplazma jól láthatóan elkülönülnek. A lebegő vagy helyhez kötött alakok gömbölydedek, sugárirányban kinyújtózó filopódiumokkal, amelyek esetenként mintha egy csomóból erednének (**izodiametrikus** morfotípus). Az ektoplazma egyeseknél az egész sejtfelszínt egyenletesen veszi körül és széles, lemezszerű álláb kialakításához vezet, ez a **lamellipódium**, amelyből a hasoldalon parányi mellékállábak is eredhetnek. Az ilyen amőbák legyezőalakúak (pl. *Hyalodiscus* fajok). Egy következő, jellemző megjelenési forma a megnyúlt, szétterülő amőba, amelynek kiterjedt ektoplazma szegélyéből filopódiumok erednek, szabálytalan elágazásokat és anasztomózisokat képezve. Ez a forma folyamatosan változtatja az alakját, ezért mérete, kiterjedése is igen változó.

A Vampyrellidae család fajainál az aktív trofozoiták izodiametrikus formájúak. Gyakran megfigyelhető, hogy fonális eukarióta algák sejtfalát filopódiumaik segítségével perforálják és a sejt beltartalmát fagocitálják. Az élő alga fogyasztása után a köztes anyagcseretermékek narancsvörös színt kölcsönöznek az amőbáknak. A digestív cisztának két burka van, a külsővel rendszerint valamilyen felületen, például egy algafonálon rögzül. Példaszervezet: *Vampyrella* fajok.

A Leptophryidae család fajai édesvíziek vagy talajlakók, jellemzőjük a megnyúlt testalak, feltűnő filopódiumokkal. A táplálékszerkezetet vagy egyben fagocitálják (*Leptophrys*) vagy gomba konídiumok falát perforálhatják (pl. *Platyreta*).

A Vampyrellida rend tartalma sok tekintetben átfed a korábbi **Aconchulinida** rend alatt tárgyalt protisztákkal, de különböző taxonómiai megfontolások miatt a Vampyrellida lett az érvényes taxonnév (Hess és mtsai 2012).



4.21. ábra Egy Vampyrellida amőba

A *Gromiidea* osztály

Sokmagvú amöboid egysejtűek, amelyeknél előfordulhat kétostoros rajzó is. Az amöboid alaknak egynyílású, szerves anyagból álló teszta típusú háza van. Vékony elágazó **granulofilopódiuma**ik vannak. A *Gromia* fajok citoplazmájában jellegzetes látványt nyújt a nagy mennyiségű felhalmozott salakanyag-szemcse (stercomata). A ház nyílásánál egy üreges gallérszerű képződmény (oral capsule) látható. A *Gromia* fajok tengeriek, a sekély vízben 500 µm-nél kisebb fajok élnek (Főként a *Gromia oviformis*), míg akár több ezer méteres mélységben milliméteres nagyságrendbe tartozó fajok is előfordulnak. 4000 m mélységtől kezdve a mészmertes üledéket a szerves vázú foraminiferák mellett a Gromiidea fajok uralják. Az eddig legnagyobb mélységben megtalált Gromiidea 4800 méter mélyen él (Rothe és mtsai 2011).

A Phytomyxea osztály

Növényi sejtekben élő protiszták, mivel régen a nyálkagombák egyik csoportjának tartották őket, ezért hagyományosan ma is a mikológia foglalkozik velük (Jakucs 2009). A **Plasmodiophorida rend**be tartoznak például a *Spongospora* és *Plasmodiophora* fajok. A *Plasmodiophora brassicae* a káposzta gyökérgolyváját okozó parazita, kártétele számottevő. Más fajok algák és petesporás gombák élősködői. A vegetatív alak sokmagvú plazmódium, amely spórák és kétostoros rajzók segítségével szaporodik. A **Phagomyxida rend** fajai tengeriek, fonalas barnamoszatok és kovamoszatok parazitái. Nevüket arról kapták, hogy a gazdából fagocitózissal veszik fel a táplálékot és jól látható emésztőüröcskéik vannak. A gazdát a zoospórák fertőzik, majd sokmagvú plazmódiumot hoznak létre. Hiányzik azonban a másik rendnél jellemző kitaratóspóra alak.

Az Ascetosporea osztály

Kis fajszámú csoport (<100 faj), valamennyien állati élősködők, főként tengeri gerinctelenekben (puhatestűek, soksertéjű gyűrűsférgek, rákok, tüskésbőrűek) fordulnak elő. Szaporodásuk komplex életciklussal egybekötött. Az osztály két szinapomorf tulajdonsággal jellemezhető: az egyik egy sajátos sejtszervecske, a **haplosporozóma (Haplosporidia rend)** jelenléte, a másik pedig a spóráképzés (**haplosporogenezis**) négy fő útvonala során fellépő különböző morfológiai változások. A folyamat egyik változata során a plazmódiumból autofagocitózissal egy "sejt-a-sejtben" állapot jön létre, ennek során a plazmódium sok kétmagvú sejtre különül, ahol az egyik körülnövi a másikat, és kiszabadulnak az önálló haplosporozómák. Kétostoros rajzók csak a tengeri Copepoda fajokat fertőző **Paradinida rend**ben ismertek. A fajok elkülönítése a spórafal szerkezete és mintázata alapján történik. A **Haplosporidia rend** taxonómiája erősen revízióra szorul, a legtöbb csoport nem monofiletikus, a genuszok, pl. a *Haplosporidium*, több fajt magában foglaló parafiletikustaxon. A rendet egyesek önálló törzs szintjén tárgyalják a Rhizaria supercsoporton belül, a Cercozoa törzs rokonságában. A *Haplosporidium raabei* az édesvízben invazív vándorkagyló parazitája. A parazita elfolyósítja a kagyló kötőszöveteit. A parazita viszonylag ritka, az eddig vizsgált európai országok adatai alapján átlagosan 7%-os a fertőzöttség gyakoriság. Fertőzöttség esetén 80%-ban okozza a jellemző tüneteket és életciklusában a spóráképzés is lejátszódik (Molloy és mtsai 2012). A csoport gazdasági jelentősége tengeri akvakultúrákban jelentős lehet, például osztriga- és egyéb kagylótelepeken, valamint rák-tenyésztésekben. A *Bonamia* fajok osztrigákat fertőznek, a *Minchinia* és *Haplosporidium* fajok különböző egyéb puhatestűeket (Hine és mtsai 2009). A tengeri eredetű invazív vízi élőlények révén akár több édesvízi faj megjelenése is várható.

4.6.2. A Retaria törzs

A törzs két nagy csoportja a Foraminifera és Radiozoa altörzsek. Filogenetikai kapcsolatuk részleteit még nem tisztázták, mert nagyon kevés szekvencia áll rendelkezésre, elsősorban a radioláriák között.

Az álláb mikrotubulusokat tartalmaz. Két típusa a retikulopódium (foraminiferák) amely elágazások és anasztomózisok révén hálózatot alakít ki, valamint az axopódium (radioláriák), amelyet középen szabályos alakban elrendezett mikrotubulus kötegek merevítene. Bonyolult felépítésű vázakkal rendelkeznek. Sokuknál komplex fejlődésmenet jellemző. Citoplazmájukban sokféle autotróf endoszimbionta előfordulhat: elsősorban zooxanthellák (Dinofyta: Dinophyceae), de minden más egysejtű algacsoport képviselője. Túlnyomó többségük tengerben él, néhány foraminifera azonban édesvízi. Ahol váz van, az többnyire jól fosszilizálódik, ezzel kapcsolatban nagy gyakorlati jelentőségük van.

4.6.2.1. Foraminifera – Likacsoshéjúak altörzs

A likacsoshéjúakat gyakran a köznyelv is foraminiferának nevezi. A legnagyobb méretű egysejtűek (60 µm – 20 cm között). Az ú.n. „nagyforaminiferák” recens képviselői között kb. 6 cm átmérőjű a legnagyobb, de a földtörténet

során a 16 cm-s méretet is elérték. A többi foraminiferától igencsak eltérő morfológiájú Xenophyophorea csoportban viszont van 20 cm átmérőjű faj is. A legtöbb foraminifera váza mészből készül, jól fosszilizálódik, meghatározó szerepük van a biogén mészkőképződésben. Gyakorlati jelentőségük a biosztratigráfiában van, a fosszilis tüzelőanyagok korának becslése a korjelző fossziliák azonosításán alapszik. A planktonikus fajok fosszilis vázai alapján éghajlat rekonstrukció végezhető.

Jelenleg körülbelül tízezer recens fajuk ismert, de a lista folyamatosan bővül. Az ásatag fajok száma egyes források szerint 250 ezer körüli.

Többségüknél sokkamrás, **polythalamikus** váz jellemző. A kamrák között likacsos válaszfal húzódik, a ház falát is likacsok (foramen) boríthatják. Erről a váztypusról kapta a nevét a csoport. A bonyolult vázstruktúra valószínűleg levezetett tulajdonság, az első foraminiférák egykamrás, **monothalamikus** vázúak lehettek. Kisebb számban ma is léteznek monothalamikus vázúak, például az **Allogromiida** rend fajtái.



4.22. ábra. Az Allogromiida rendbe tartozó fajoknak egykamrás háza van (*Allogromia laticollaris*)

A váz anyaga többféle: lehet döntően **szerves anyag**, amelybe a környezetből rakódnak be apró szemcsék (pl. Allogromiida) vagy apró mészkristályok (pl. Globigerinida, Rotaliida), **agglutinált**, amikor a környezetből származó nagyobb szemcsék építik fel egy szerves mátrixba rakódva (pl. Textulariida), valamint vannak perforáció nélküli

mészvázal rendelkezők, amelyeket porcelánvázasnak nevezik (pl. Miliolida), sőt, újabban leírtak édesvízben váz nélküli, csupasz foraminiferákat is (pl. *Reticulomyxa filosa*).

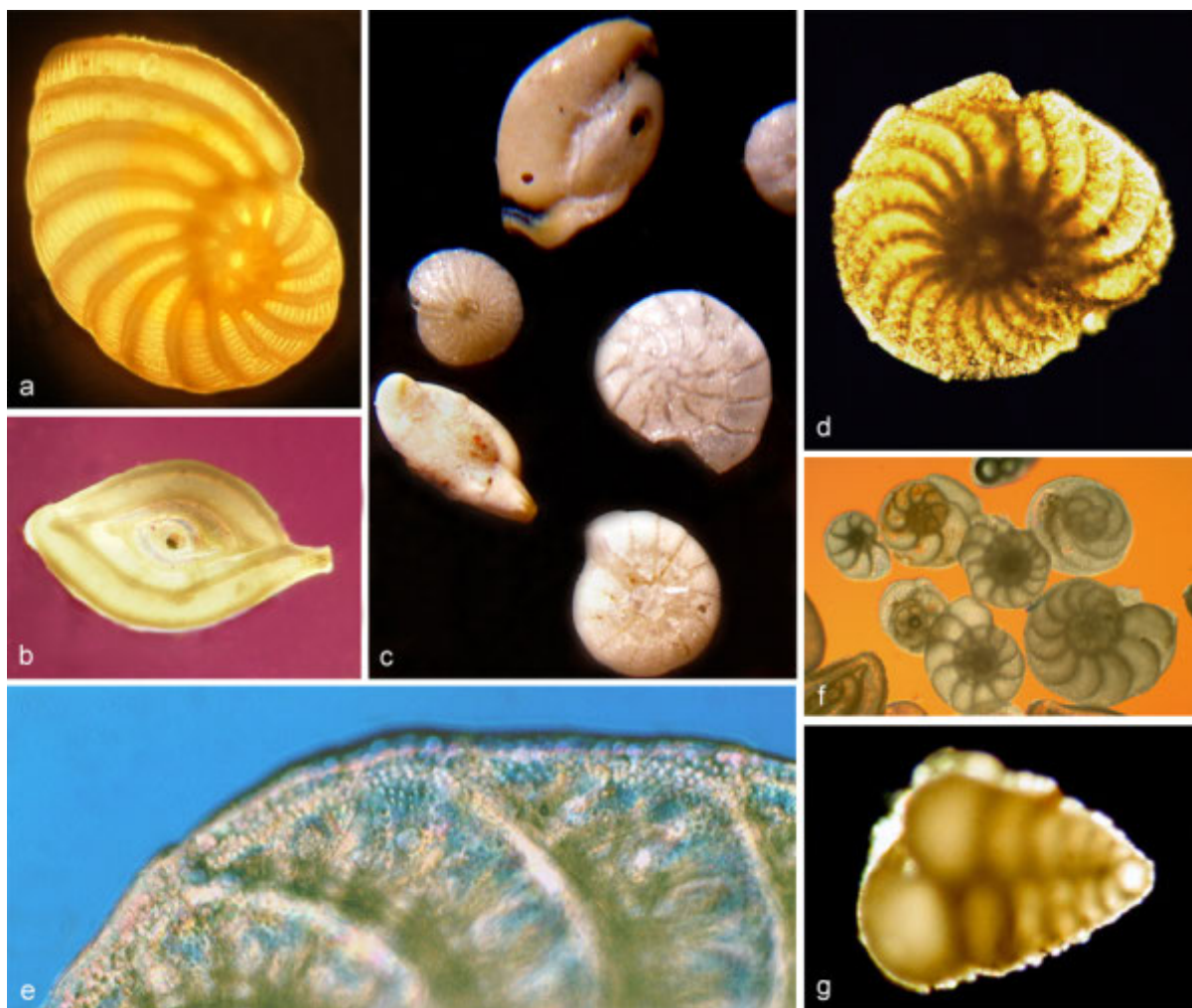
Az állabak a váz nyílásán (**apertúra**) nyújtóznak ki, de a citoplazma is kiléphet a likacsokon keresztül, beborítva a vázat, ami ezért aktív egyednél nehezen tanulmányozható. A ház újabb kamrái a kezdőkamra köré változatos módon (spirálisan, fonat-szerűen stb.)

nővekedhetnek. A foraminiferák döntően tengeriek, a parti régiótól a legmélyebb mélytengeri árkok üledékéig mindenhol jelen vannak. Megközelítőleg 4000 m vízmélység alatt a szerves vázú, monotalamikus formák uralkodóak, mert a mész az itt uralkodó nyomáson már feloldódik.

Az első alzatlakó fajok szerves vagy agglutinált vázúak lehetnek, amint azt a neoproterozoikumból származó fosszilis leletek mutatják. A bonyolult kamraszerkezetet mutató perforált és porcelánvázas fajok csak a földtörténeti óidő devon időszakától váltak tömegessé. A fosszilis csoportokat a mikropaleontológusok tanulmányozzák mikroszkópos csiszolatok és SEM felvételek segítségével

A recens fajok zömmel alzat- vagy bevonatlakók, a planktonikus fajok száma mindössze néhány tíz. A sejt endo- és ektoplazmára különül, előbbiben nagyszámú szimbionta foglal helyet. Az algaszimbionták a sekélyvízi fajoknál jellemzőek és gyakran napszakosan vándorolnak a citoplazma centrális és perifériás része között. Állabaik retikulopódiumok, amelyek nyugalomban az alzaton szétterülve a váz átmérőjének többszörösére kitevő területet fednek le. Az álláb-hálózat viszonylag lassan bontakozik ki, de mindvégig dinamikus struktúra marad, amelynek részei szétválnak majd újabb anasztomózisokat hoznak létre. A retikulopódiumok mentén parányi organellumok és baktériumok kétirányú vándorlása figyelhető meg. A többi amöboid szervezethez képest mozgásuk lassú. Baktériumokat és különböző protisztákat fogyasztanak.

Szaporodásukat tekintve vannak egyszerű és bonyolult fejlődésmenetű fajok, a legtöbb faj életciklusa azonban még ismeretlen. A monotalamikus vázú fajoknál egyszerű osztódás vagy bimbózás történik, a sokkamrásaknál viszont a komplex életciklus jellemző. Ilyen például a *Rotaliella heterokaryotica* kétfázisos nemzedékváltó szaporodása. A haploid ivaros nemzedék kétstori gamétákat hoz létre amelyek autogám módon fuzionálnak. Az ivartalan nemzedék diploid, és egyes fajoknál több nemzedék egymást követő skizogóniával újabb ivartalan generációkat hoz létre. Egyes fajoknál bizonyos élőhelyen ez az uralkodó szaporodási forma és ritka az ivaros folyamat, míg másik élőhelyen az ivaros és ivartalan nemzedékek felváltva követik egymást, tehát egy fazon belül az élőhelyhez alkalmazkodva más-más szaporodási stratégia bizonyul sikeresnek (pl *Trochammina inflata*, Lehmann és mtsai 2006).

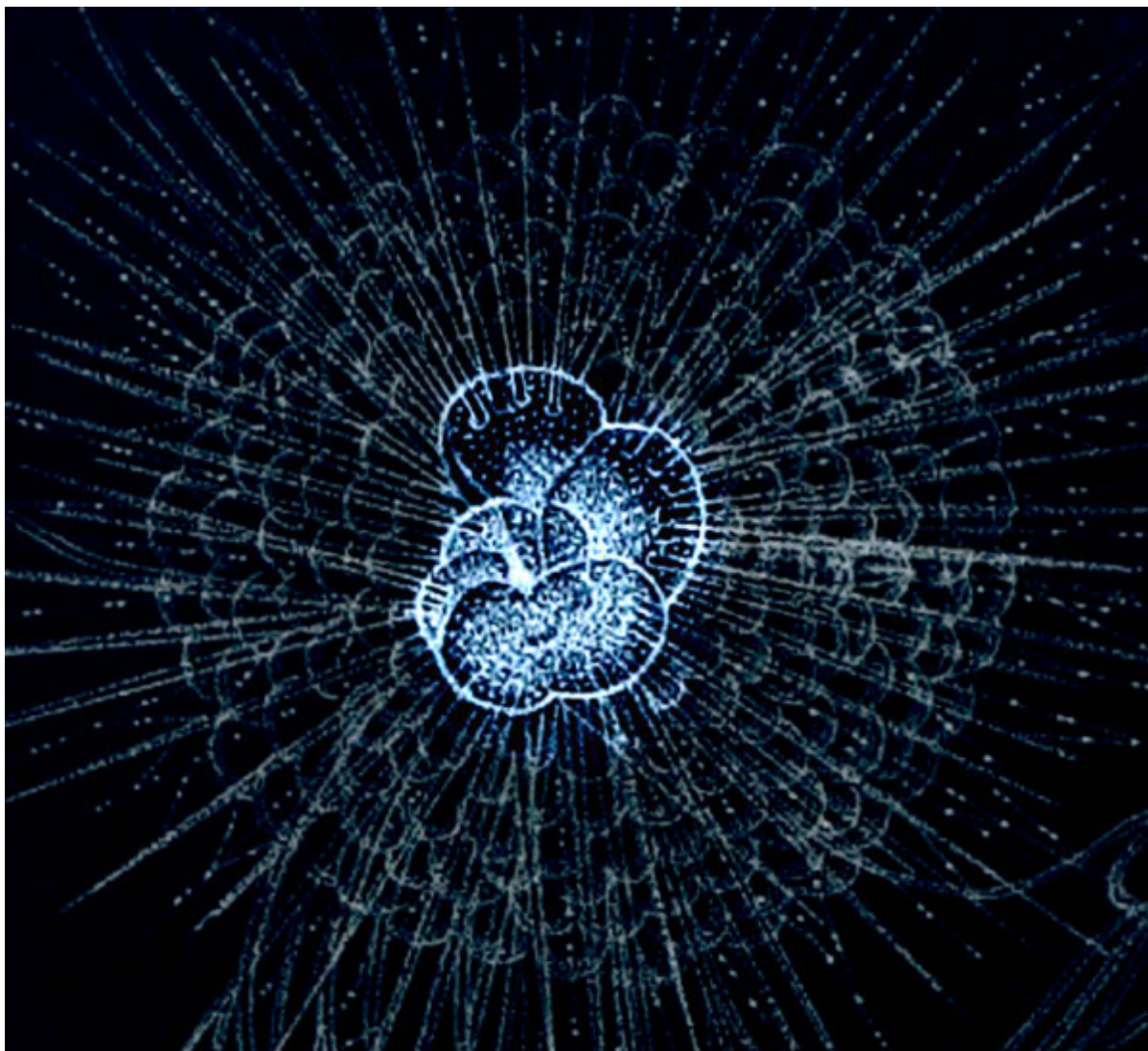


4.23. ábra. Alzatlakó foraminiferák a) *Peneroplis* sp. (Miliolida) b) *Quinqueloculina* sp. (Miliolida) c) Miliolida és Rotaliida fajok az Adria homokos üledékéből d) *Elphidium* sp. (Rotaliida) e) *Elphidium* sp. kamrapórusai f) többféle Rotaliida g) *Textularia* sp. (Textulariida)

Osztályozásuknál a nagyszámú fosszilis faj esetében csak a morfológiára lehet támaszkodni. A recens fajoknál most zajlanak a molekuláris filogenetikai vizsgálatok, ezért taxonómiájuk erősen változóban van. A fontosabb recens taxonok néhány példával (a teljesség igénye nélkül) a következők: **Allogromiida** rend: *Allogromia laticollaris*; **Globigerinida** rend: *Globigerina* fajok, **Miliolida** rend: *Peneroplis*, *Spirulina*, *Triloculina*, *Quinqueloculina*, **Rotaliida** rend: *Rotaliella*, *Nummulites*, *Elphidium*, **Textulariida** rend: *Textularia*. Taxonómiai szempontból egyelőre bizonytalan helyzetű a mélytengeri síkokon élő **Xenophyophorea** csoport, valamint az édesvízi *Reticulomyxa*.

A tengeri fajok morfológiai változatossága könnyen tanulmányozható a partra kisodródott vagy az üres csigaházakban felgyülemelő üledékben. Itthon a mészkőhegységekben, például a Vértesben, Bakonyban találni nagyobb méretű ásatag fajokat.

A Szent László pénze a Dunántúli-középhegységben gyűjthető fosszilis foraminifera (pl. *Nummulites* genusz).



4.24. ábra Planktonikus foraminifera A planktonikus foraminiferák a Globigerinida rendbe tartoznak, kevés fajuk van, de a világtengerben hatalmas tömegben vannak jelen. (*Globigerina murrayi*, forrás: Bronn 1880-87 IX. tábla 1. nyomán)

A foraminiferákat nagy méretük miatt már többszáz éve tanulmányozzák a kutatók, de egysejtű természetüket viszonylag későn ismerték fel. **Linné** *Systema Naturae*-jének 10. kiadásában a puhatestűek (akkoriban: **Classis: Vermes, Ordo: Testacea (polythalamica)**) közé, a *Nautilus* genuszba lettek besorolva a különböző likacsoshéjú fajok, amelyek leírásánál a *minimus* jelző is szerepelt, a *Nautilus pompilius*-tól való megkülönböztetésképpen. A 12. kiadásban Linné 15 foraminifera fajt sorolt fel, még mindig az állatcsoportok között. A *Miliola seminulum* és a *Lituola nautiloides* fajok például a *Serpula* genusznév alatt szerepeltek. **M. D'Orbigny** 1825-ben megfigyelte, hogy az akkoriban *Nautilus*-nak nevezett fajok házában a kamrákat vagy egy csatorna köti össze, vagy pedig számos póruson keresztül állnak összeköttetésben egymással. E két sajátosság alapján az egyik csoportot **Siphoniferának**, a másikat **Foraminiferának** nevezte el. **Felix Dujardin** 1835-ben helyezte át a **foraminiferákat** a lábasfejúek közül az egysejtűekhez, az általa létrehozott **Sarcodina** csoportba.

4.6.2.2. Radiozoa – Sugárállatkák altörzse

A sugárállatkákat gyakran radioláriáknak nevezik, szűkebb értelemben a Polycystina tagjait, máskor pedig hagyományosan az Acantharia, Polycystina és Phaeodaria csoportokat. Jellemzőjük a lebegő életmód, sok taxonnál a gömbszimmetrikus sejthalak az uralkodó. A citoplazma a legtöbb csoportnál jól láthatóan elkülönül endoplazmára és ektoplazmára. A trofozoita mellett ciszta és (két)ostoros rajzó állapotuk is előfordulhat, utóbbiakról nem tudni még, hogy gaméták-e vagy csak ivartalan rajzók. Laboratóriumi megfigyelések is alátámasztják, hogy a piko-eukarióta mérettartományba tartozó (3 µm méretű) rajzókat bocsájtanak ki, amelyek a mélytengeri mintavételeknél

rendszeresen kerülnek elő. Valószínű, hogy szaporodásuk és szétterjedésük a mélytengeri környezetben játszódik le (Kimoto és mtsai 2011). Ivaros folyamatra még csak egy fajnál találtak példát.

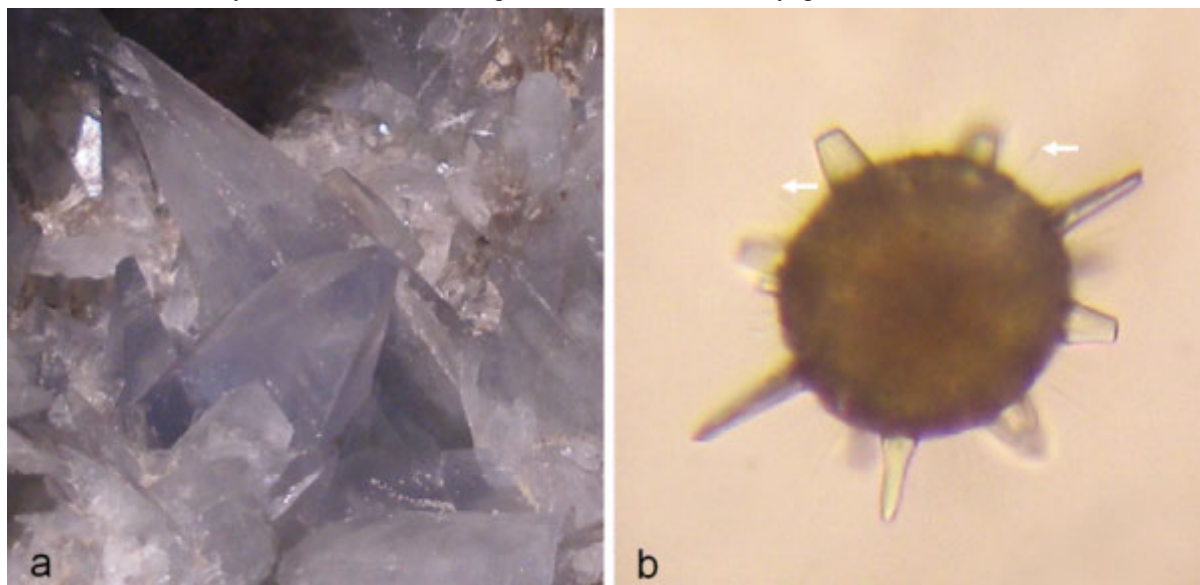
A Spasmaria klád

A Spasmaria kládba az Acantharia és Taxopodida testvércsoportok tartoznak. Utóbbi korábban a polifiletikus napálatkák törzsének volt az egyik csoportja. A közös morfológiai tulajdonságok a következők: mindkettőnél vannak mionémák („sejtizmok”, miofriszek), amelyekkel az axopódiumokat (Taxopodida) illetve a váztűket (Acantharia) mozgatják.

Előbbieknél aktív mozgást tesznek lehetővé utóbbiaknál pedig a lebegőképesség megváltoztatását. A klád a taxonómiában osztálynak tekinthető.

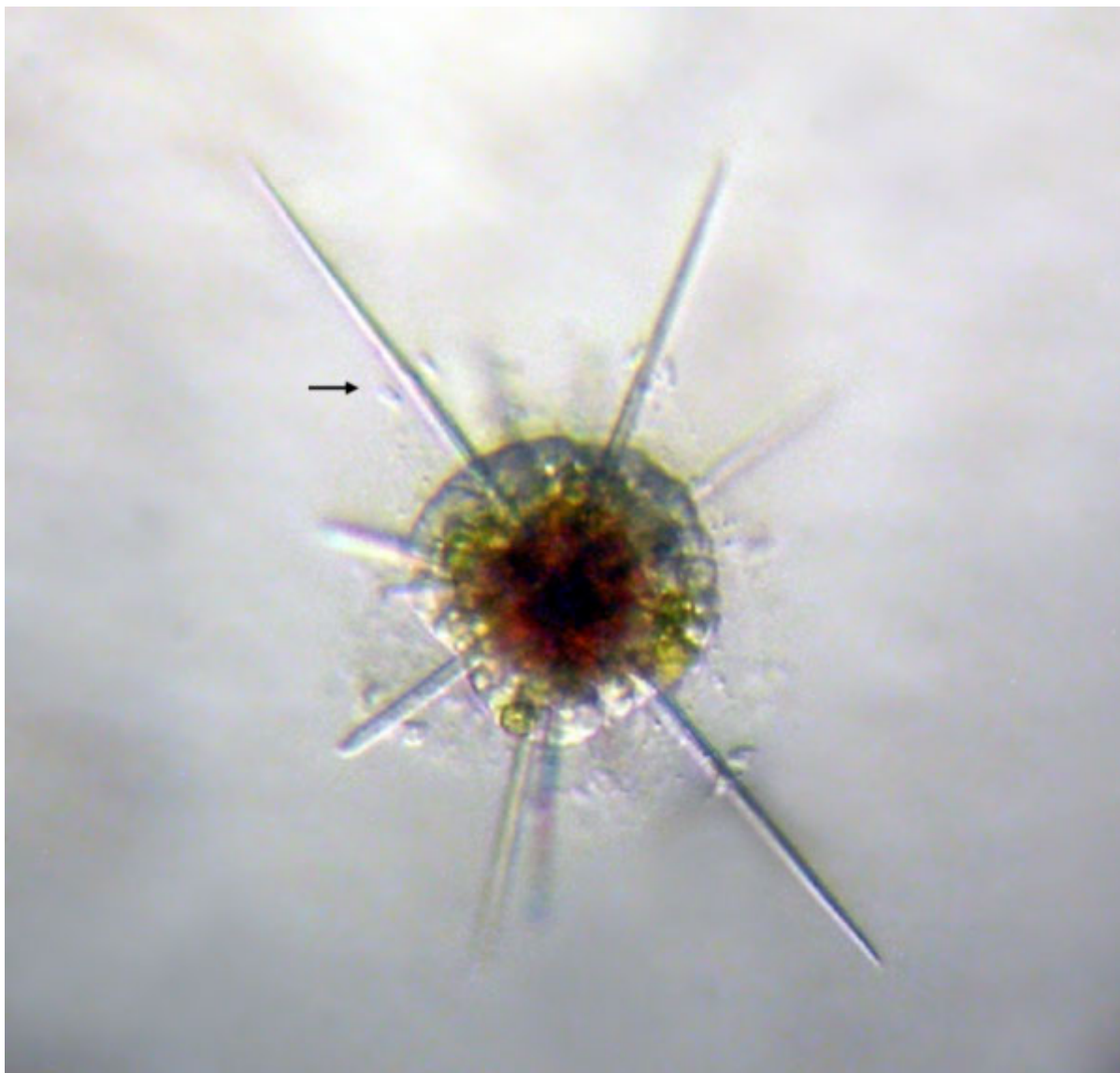
Acantharia – Cölesztinvázaz sugárállatkák alosztálya

Többnyire gömbalakúak, egyesek lapítottak. Legnagyobb méretük 1 mm. Sugárirányban vagy síkban elhelyezkedő **stronciumszulfát tűkből** álló vázukat tíz vagy húsz tű, illetve ezek többszöröse alkotja (**Müller-féle szabály**), a tűk pontos száma, alakja és elrendeződése taxonspecifikus. A stronciumszulfát egyik ritka kristálymódosulata az égszínkék **cölesztin**, erről kapta a nevét a csoport. A stronciumszulfát tűk a tengervízben néhány óra elteltével feloldódnak, így ezeknek az egysejtűeknek nincsenek fosszilis maradványaik. (A váztűk megőrzése még rögzített mintáknál is csupán akkor lehetséges, ha a folyadék stroncium-tartalmát mesterségesen növelik.) Az Acantharia-n kívül a többi élőlénynél csak elvétve találni példát stronciumszulfát anyagcserére.



4.25. ábra. Az Acantharia csoportban a váz stronciumszulfát égszínkék kristálymódosulatából áll, amelyet cölesztinneknél neveznek. a) cölesztin kristályok b) egy cölesztinvázaz sugárállatka kétféle váztűvel és vékony alig feltűnő axopódiumokkal (nyíl) A vékony tengelyszerű tű mutatja a cölesztin jellegzetes kék színét

A citoplazma két részre oszlik. Az endoplazmában sok sejtmag valamint szimbionták, például zooxanthellák (Dinoozoa) és egyéb algák (pl. mészmosságok) találhatók. Az endoplazmát egy rostos felépítésű, áttört tok (**kapszula**) veszi körül, a váztűk alapja is ehhez kapcsolódik. Pórusain át nyúlnak ki az axopódiumok és a citoplazma nyúlványai egy külső, habos citoplazmarészt hozva létre, ez az ektoplazma. Az egysejtű egészét egy ún. **periplazmatikus kortex** borítja, ennek pórusain nyúlnak ki a váztűk és az axopódiumok. A váztűk kortikális részéhez **sejtizmok** (miofriszek) kapcsolódnak, amelyek a tűk oldalirányú elmozdulását eredményezik. Az így ellapított egysejtű lebegőképessége megváltozik, a nagyobb felületre nagyobb felhajtóerő hat, miáltal állab vagy ostor nélkül könnyedén megváltoztathatja a helyét a vízoszlopban, ami életciklusa miatt fontos.



4.26. ábra. Az Acantharia egysejtűek testfelépítése – Külső víztiszta ektoplazma és belső szemcsés endoplazma táplálékszemcsékkel valamint szimbionta algákkal. A váltűk keresztülhaladnak a sejt középpontján, a periplazmatikus kortexhez a váltűk kilépésénél sejtizmok kapcsolódnak (nyíl) (Holacanthida)

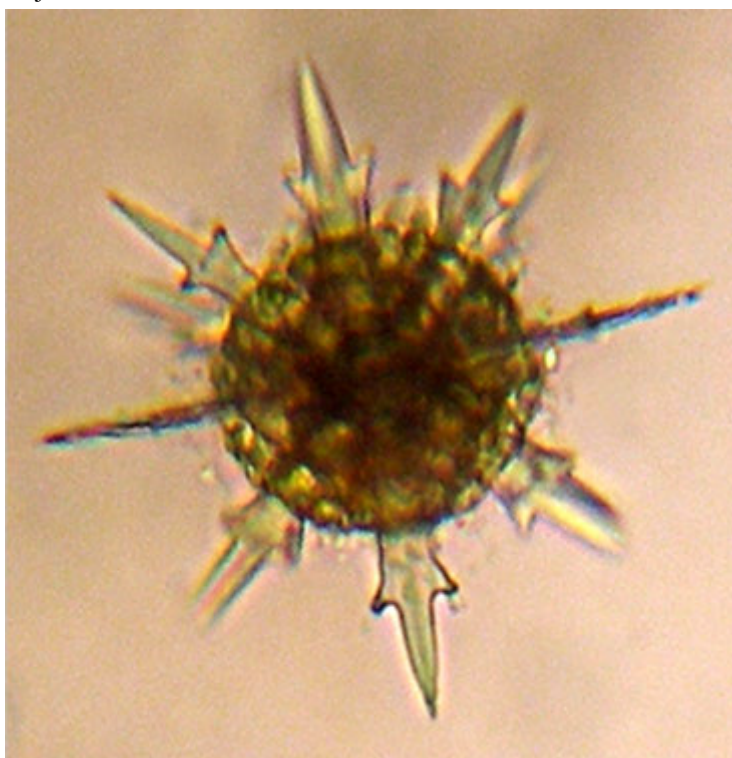
Az Acantharia alosztály képviselői a tengeri plankton fontos tagjai. A világtengerben mindenfelé megtalálhatók, főként a felszínközeli, nagyjából 300 méterig. Még a partmenti vizekben is fellelhetők. Abundanciájuk helyenként gyakran felülmúlja a planktonikus foraminiferákét vagy a Polycystina sugárállatkáékat. Tömeges előfordulásuk különösen a tiszta, tápanyagban szegény vizekben jellemző, ahol időnként tömeg-produkciójuk is megfigyelhető. A stronciumszulfát tük sűrűsége a legnagyobb minden biológiai úton előállított ásvány közül, így gyorsabban süllyednek, mint a szintén tömeges planktonikus foraminiferák. A megvilágított zónából kikerülve hamar elpusztulnak és a váltűik feloldódnak. A vízmozgások miatt a stroncium a felszíni vizekben marad, ahol hamar ismét beépülhet a váltűkbe, amelyekbe gyakran más mikroelemek (pl. ólom, bárium) is berakódnak. Egyes fajok azonban néhány száz, sőt ezer méteres mélységben is megtalálhatók.

Mikroszervezetekből álló táplálékukat fagocitózissal szerzik, de több tíz, olykor több száz alga-szimbiontájuk miatt közvetve a primer produkciónak is jelentős hányadát állítják elő.

Ivaros folyamatuk reprodukív cisztákkal történik, amelyek az Atlanti-óceán északi medencéjében tavasszal a mélytengerbe lesüllyedve szerves szénforrást juttatnak a mélyebben fekvő víztérbe, így hozzájárulnak a mélytengeri táplálékkínálathoz. A ciszták nagyobbak az aktív, táplálkozó sejténél és gyorsan süllyednek, ezért nem oldódnak fel, mielőtt a kétezer méteres mélységbe leérnek. Ott a gaméták kitokozódnak és a ciszta cöllesztin tartalmú burka

feloldódik. A kopuláció után az egysejtűek lesüllyedhetnek az alzat közelébe, mielőtt a felszíni vizekbe feljutnának. Az ivaros folyamat egybeesik a fitoplankton tavaszi tömegprodukciónak, valószínű, hogy a lesüllyedő algamaradványok fontos táplálékot jelentenek a mélyben fejlődő új *Acantharia* nemzedéknek (Martin és mtsai 2010).

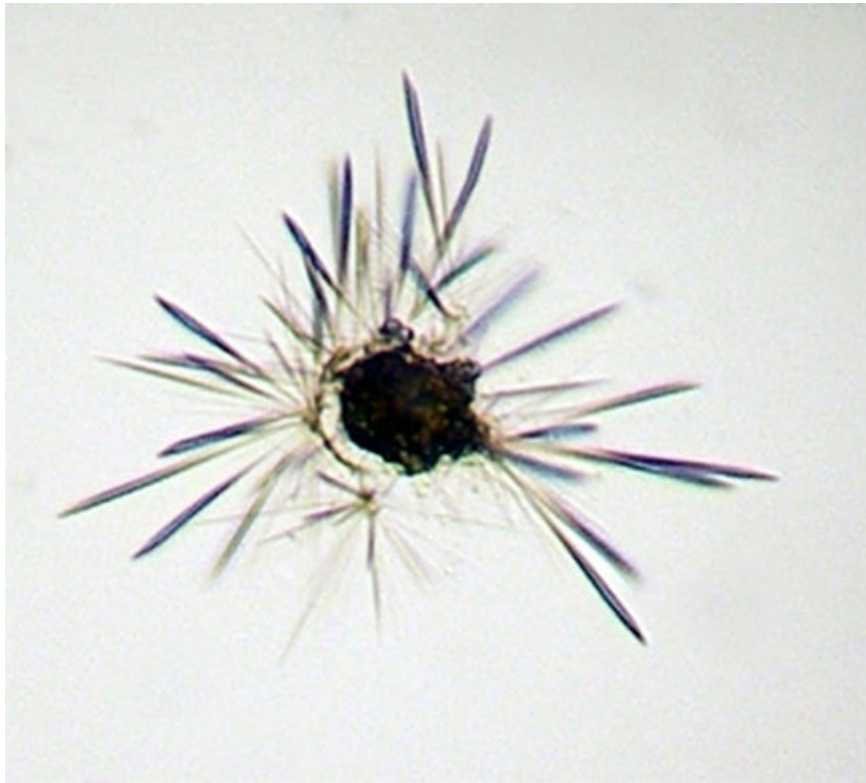
Rendszerük a váztűk alakja, nyúlványai, valamint a központi tok megléte, felépítése és a miofriszkek tulajdonságain alapul. Körülbelül 150 fajukat a Holacanthida, Chaunacanthida, Symphiacanthida és Arthracanthida rendekbe sorolják. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok azonban nem támasztják alá a morfológiai alapon felállított rendek monofiletikus voltát (Decelle és mtsai 2012). A morfológiai karakterek közül a váztűk találkozási pontja tűnik használhatónak a filogenetikai megközelítésnél. A legelőször kiágazó kládon a fajoknál 10 darab, hosszú egyszerű tű figyelhető meg, amelyek egyszerűen keresztezik a citoplazmát. A későbbi kládoknál a tűk száma húszra emelkedik, köztük eltérő alakúak és hosszúságúak is megjelennek. A tűk vagy egy szerves alapanyagba ágyazódnak, vagy a középpontban lazán összeérnek. A legkésőbb kivált kládoknál a tűk a középpontban vagy szorosan kapcsolódnak, vagy egy nagy kiterjedésű korongalakú struktúrát hoznak létre. Ez utóbbi kládok zömmel a Symphiacanthida és Arthracanthida rendek fajait tartalmazzák.



4.27. ábra. A cölesztinvázias sugárállatkák tűi többfélék lehetnek, egyeseket tövisszerű nyúlványok díszítenek (Arthracanthida)

Taxopodida alosztály

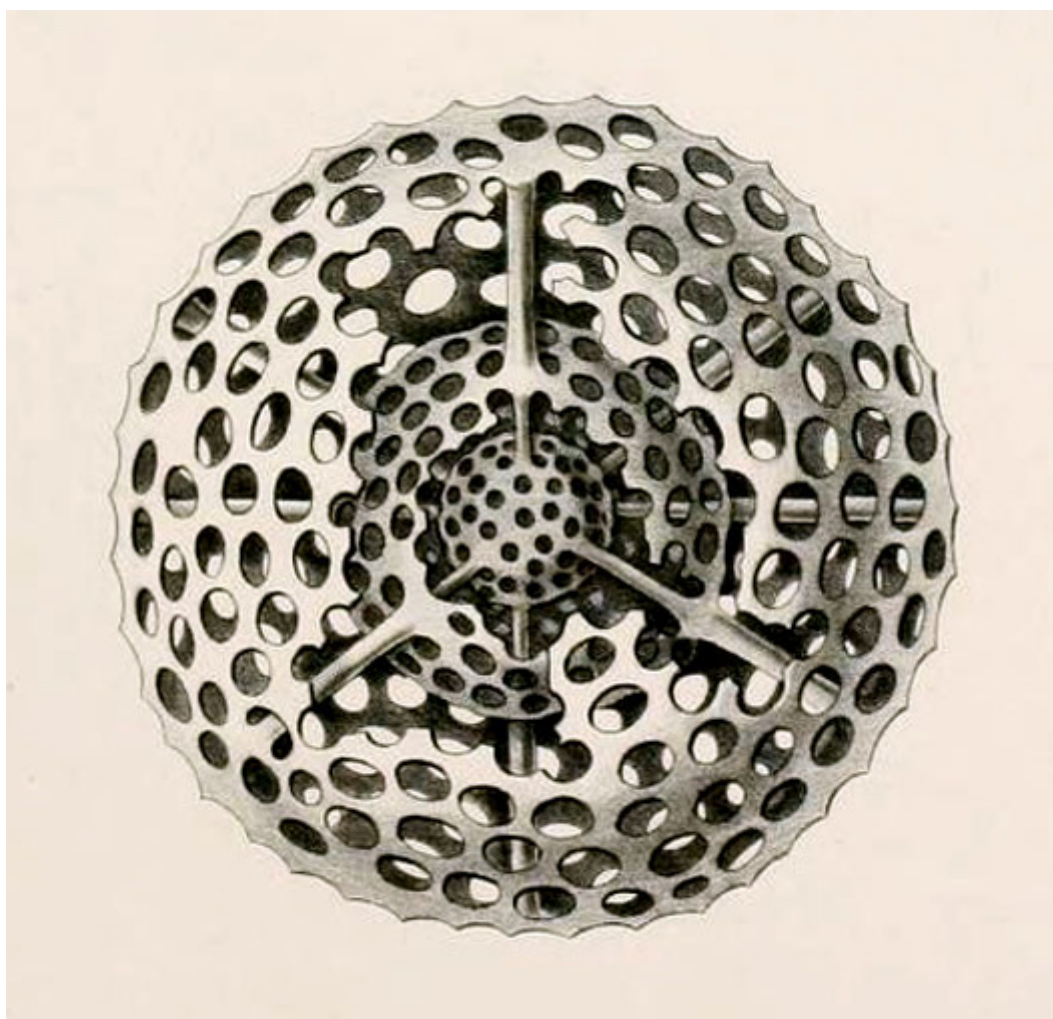
A Taxopodida csoport monogenerikus, csupán a *Sticholonche zanclea* faj tartozik ide. Hosszú időn át a napállatkák közé sorolták, ma már bizonyos, hogy radiolária. Előfordulása mélyvízben jellemző, 100–500 m mélységben, de olykor a felszíni vizekben is felbukkan. Nagy mérete (kb. 200 μm) és jellegzetes evező-mozgása miatt feltűnő. Lapos, nagyjából tengelyesen szimmetrikus élőlény. Nincsen központi tokja, egyetlen sejtmagja van. Kovatűi egyedi alakúak, evezőlapátra emlékeztetnek.



4.28. ábra. A *Sticholonche zanclea* kiszélesedő, lapát-alakú váztűket visel, vékony axopódiumai csomószerű képletekből erednek.

Polycystina – Kovavázak sugárállatkák osztálya

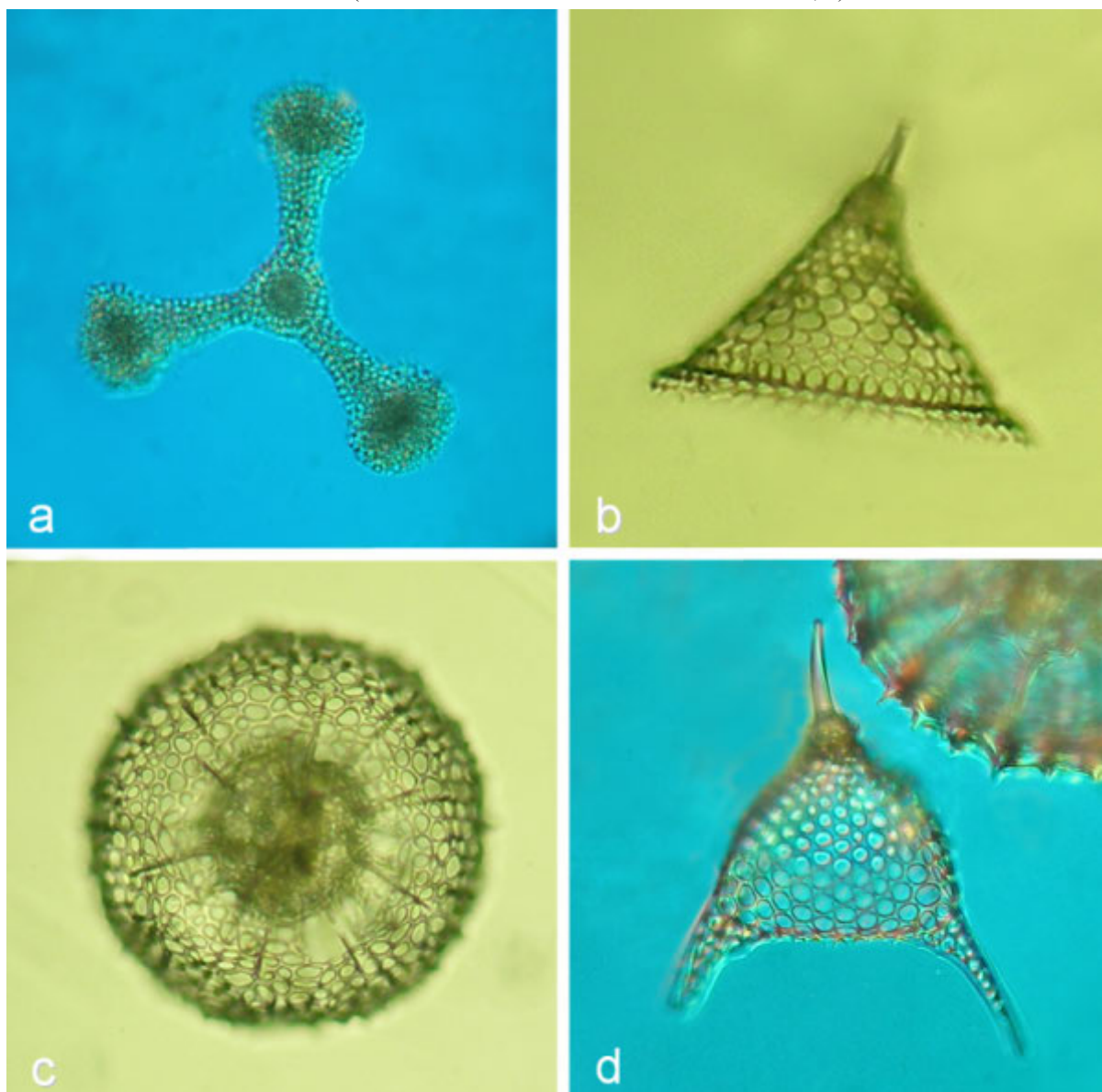
Legnagyobb méretük 2 mm lehet. Vázuk kovából készül, jól fosszilizálódik (radiolarit: fosszilis radiolária vázából képződő kőzetféleség). Vannak azonban csupasz fajok is. Egy részük váza főként gömbszimmetrikus (**Spumellaria** **alosztály**), másoké kúp, ill. varsa alakú, gazdagon mintázott, áttört csipkére emlékeztető (**Nassellaria** **alosztály**). A gömbszimmetrikus vázagnál a kovaváz akár koncentrikusan több gömbhéjből állhat, amelyeket sugárirányú oszlopok kötnek össze.



4.29. ábra. Egy gömbölyű Spumellarida három gömbhéjat alkotó kovaváza (*Actinomma inerme*, forrás: E. Haeckel: Die Radiolarien 24. tábla 5)



4.30. ábra. *Collozoum inerme* váznélküli radiolária a Spumellaria alosztályból; magányos egyed és füzéralakú kolónia (forrás: E. Haeckel: Die Radiolarien 35. tábla 2, 9)



4.31. ábra. Radioláriák vázai a Polycystina osztályból a) *Hymeniastrum euclidis* b) *Eucecryphalus* sp. c) *Actinomma sol* d) *Pterocanium trilobum* a-c: Spumellaria, d: Nasselaria

A Spumellaria morfológiája azonban sok más formát is mutat. Előfordulnak csupasz, váz nélküli fajok is (*Collozoum inerme*). Élő sejteknél a vázszerkezet nem látható a szimbiontákkal és vakuolákkal teli citoplazma miatt. Az ekto- és endoplazmát egy intracelluláris **mukopoliszacharid tok** választja el, amelyet parányi nyílások törnek át. Az endoplazmában egy (ritkábban több) sejtmag található, az ektoplazmában gyakran szimbionta zooxanthellák vannak. A Polycystina fajok tápláléka a sejtmérettől függ: a kisebbek apró mikroszervezeteket és szerves törmeléket fogyasztanak, a nagyobb Spumellaria fajok viszont a protiszták óriásai (dinoflagelláták, harangosállatkák) mellett kisebb állatokat, például a rákok naupliusz lárváit is elfogyasztják. Egyesek hatalmas egyedszámú, közös nyálkába ágyazott méteres nagyságú kolóniákat képezhetnek a táplálkozás időtartamára (közös emésztőüröcskével). Az állabak tengelylábak, amelyek a táplálkozás során anasztomizáló retikulopódiumra emlékeztető formát vehetnek fel. A kisebb táplálékszervezeteket már ezek a módosult állabak (**coelopodiumok**) bekebelezik és közvetítik az ektoplazma felé.

A Spumellaria alosztályba közepes és nagyméretű fajok tartoznak (30–500 μm , olykor még nagyobbak) a szaporodás során ostoros rajzók képződnek. Nemrég derült ki, hogy a rajzók apró stronciumszulfát kristályt tartalmaznak. Ez arra enged következtetni, hogy a radioláriáknál a stronciumszulfát akkumulációja igen ősi, közös tulajdonság

(pleziomorfa), annak ellenére, hogy csak az Acantharia csoport használja fel vázképzésre. (Krabberod és mtsai 2011). A Nassellaria alosztályba tartozó fajok mérete kisebb, jellemzően 100 µm körüliek.

Becslések szerint ezer körüli Polycystina faj létezik, ez jóval kevesebb, mint a leírt morfofajok száma. A csoport kutatói közül kiemelkedik **Ernst Haeckel** protisztológus és zoológus, aki az első tudományos célú mélytengeri kutatóút, a Challenger-expedíció radiolária anyagát dolgozta fel a 19. század második felében. Bár az általa leírt közel négyezer faj jelentős részét azóta szinonimizálták, a csoport azóta is legfontosabb alapvetését az ő munkássága nyújtotta. A Polycystina legnagyobb fajgazdagsága az óceánok trópusi részén jellemző. Sok faj mélytengeri, de a szimbiota algákkal együttélő fajok a felszíni vizekben élnek. A partközeli vizekben ritkán fordulnak elő.

4.7. Az Alveolata supercsoport

Az Alveolata supercsoportba tartoznak a leginkább levezetett, legkomplexebb testfelépítésű egysejtűek. Az Alveolata a molekuláris filogenetikai vizsgálatok szerint monofiletikus csoport, ezt morfológiai és további molekuláris bizonyítékok egyaránt alátámasztják.

A csillós egysejtűek (**Ciliophora**) mellett a Myzozoa alkotja a kládot, amely a spórás egysejtűeket (**Apicomplexa** vagy régebbi nevén Sporozoa) és páncélos ostorosokat (**Dinozoa**) foglalja magában. Utóbbi három csoport fajszámát tekintve a legnagyobbak közé tartozik. Két kisebb, ám filogenetikai szempontból fontos csoport tartozik az Alveolata kládhoz. A **Colpodeidida** a Myzozoa testvércsoportja, a **Chromerida** pedig az Apicomplexa-é.

A sejthártya alatt mindhárom nagy fajszámú alveolata csoportnál többé-kevésbé lapított membránsákok húzódnak. Ezek a Dinozoa-ban az **amfiezmális vezikulumok**, az Apicomplexa-ban hosszú, **lapított membránsákok**, a Ciliophora-ban szabályos, kisméretű, ún. **membrán-alveolusok** az alapi testek között. **Apomorf bélyegeik** a következők: 1. a sejthártya alatti membránrendszerek jelenléte, 2. a csillósok parasomalis zsákjai, a dinoflagelláták puzulái és a csúcscserves spórások mikropórusai, továbbá 3. feltételezhetően a fototróf életmód, amelyhez plasztiszuk legalább másodlagos szimbiogenezissel alakult ki. Utóbbi azonban nem nyert bizonyítást a Ciliophora-nál.

Utolsó közös ősök körülbelül 900 millió éve élhettek. A membránalveolusok eredetileg egy kétostoros egysejtűnél alakulhattak ki.

A Colpodeidida törzs

A kevés fajt számláló Colpodeidida a Myzozoa testvércsoportja. A Colpodeida fajok két heterodinamikus, anizokont ostorokkal úsznak. Szabadonélők, sajátos heterotróf táplálkozásuk során kihegyesedő rostrumukon levő sejtcsőjükkel „kiszívják” a préda egysejtűek citoplazmáját (mizocitózis). A rostrumban egy kúp alakot formáló szorosan feltekeredő mikrotubulus-gyűrű, a pszeudokonoid található. Ez az Apicomplexa csúcscservesében található konoid előfutára lehet.

4.7.1. A Myzozoa törzs

Magdimorfizmus, konjugáció nem fordul elő náluk. A táplálékfelvételnél jellemző a mizocitózis.

4.7.1.1. A Dinozoa altörzs

Másodlagos vagy harmadlagos szimbiogenezis során plasztiszt szerzett egysejtűek, de nagy számban vannak heterotróf képviselőik is. Utóbbiak a bakterivória révén jelentős lebontók lehetnek szervesanyaggal terhelt édesvizekben. Toxikus és nem toxikus vízvirágzást okozhatnak, főként tengerben. Vannak állatokban élősködő és kommenzalista/mutualista szimbiota fajok is. Néhány fajnak igen sok fejlődési alakja is lehet, amelyek között gerincesekre is veszélyes toxintermelők is akadnak. Számos szabadonélő Dinozoa fajnál jellemző biolumineszcencia.

A megközelítőleg 4500 faj fele heterotróf. A heterotróf dinozoák egyik része másik részénél jellegzetes táplálékfelvételi mechanizmus alakult ki, az emésztőfátylas táplálkozás. Ennek során egy citoplazma nyúlványt bocsátanak ki a vázból amely állászerűen kiterül és ennek a területén történik kovamoszatok, és más egysejtűek, akár dinozoák bekebelezése és megemésztése. Így küszöböli ki a sejt a ház merevségéből adódó térfogatváltoztatás nehézségét. Más fajoknál egy kocsányszerű álláb (pedunculus) nyúlik ki az egysejtűből, ez kebelezi be és emészt meg a prédát. Ez a kétféle táplálkozásmód a mixotróf fajokra is jellemző.

A kloroplasztisszal rendelkezők szintestje főként Cryptomonadea, Chrysophyta és Haptophyta alga-endoszymbiontából eredeztethető. Néhánynál azonban kovamoszat és zöldalga eredetű is lehet. A Dinophyceae osztályba tartozó autotróf és mixotróf dinoflagelláták jelentősége kiemelkedő a világóceánban. A legfontosabb primer producensek közé tartoznak, a korallak és több más tengeri állat legfontosabb szimbiontái, egyesek pedig toxikus vízvirágzásokat okozhatnak.

A Dinozoa törzs taxonómiája alakulóban van, a filogenetikai kapcsolatok feltárása még folyik. A rendek egy része biztosan parafiletikus (pl. Gymnodiniales). Osztályozásuk kétféle, mind a zoológiai (ICZN) mind a botanikai nevezéktan (ICBN) szerint többféle használatban levő rendszerük van. (A kettő gyakran keveredik a különböző forrásokban, pl. Adl és mtsai 2005.) A Dinozoa filogenezis kutatásának első eredményei szerint a csoportban több ősi, csupasz (téka nélküli) klád gyors radiációja történt meg, amelyek valószínűleg független utakon vezettek el a különböző tékás kládok létrejöttéhez. Az alábbiakban az altörzs főbb osztályait mutatjuk be vázlatosan, a teljesség igénye nélkül, néhány jellemző rend és példafaj erejéig.

A Perkinsida osztály

Kevés fajt számláló tengeri parazita egysejtűcsoport. A kétostoros rajzók a táplálkozást követően az ostort elvesztik és legömbölyödnek, kokkoid formává alakulnak, ebben a stádiumban osztódnak. Pontos fejlődésmenetük még ismeretlen. Táplálkozásuk gazdaszervezethez kötött: rendszerint puhatestűeket fertőznek (pl. *Perkinsus marinus*), fehérés cisztaszerű dudorokat keltenek a legkülönbözőbb szerveken: a kopoltyúlemezek, a köpeny, a bélcsatorna, a vesén, az ivarszerveken. A fertőzés a gazda különböző fokú károsodását eredményezi, ezért például akvakultúrákban a Perkinsida fajok komoly kártevők lehetnek. Néhány faj tengeri akvakultúrákban halak és rákok ektoparazita amőbáinak a szimbiontája: a *Paramoeba* és *Neoparamoeba* fajokban eredetileg **parasoma** néven leírt organellumról kiderült, hogy egy Perkinsida parazita intracelluláris, amőboid alakja (*Perkinsiella amoebae*).

A Perkinsida-ban a dinoflagellátákkal szemben nincsen dinokarion. Néhány sajátosságuk inkább az Apicomplexa-ra emlékeztet: csúcshártya van, csőkevényes konoiddal és jól fejlett rhoptriákkal, továbbá mikropórusaik a táplálékfelvételhez. A molekuláris vizsgálatok szerint azonban egyértelműen a Dinozoa altörzsbe tartoznak, a Dinophyceae osztály testvércsoportjaként.

A Dinophyceae osztály

Az osztályba főként autotróf protiszták tartoznak, néhány azonban heterotróf, esetleg mixotróf táplálkozású. A törzs legnépesebb taxonja. Testfelépítésükről az algaológiai szakirodalomban lehet részletesen tájékozódni (Kiss 1998, Ács és Kiss 2004).

A Noctilucales rend

Heterotrófok, külső váz (téka) nélkül, hatalmas, kerekded sejtalakúak, egy vagy két ostorral és egy a táplálkozást elősegítő, vastag, ostorra emlékeztető tapogatóval (tentaculum). A citoplazma erősen vakuolizált, a vakuolák között csak vékony citoplazmafonalak húzódnak. Az egysejtű sajátos tapogatójával (tentaculum) úszik és ennek segítségével szerzi gyakran nagyméretű zsákmányát is. A tentaculumot módosult pedunculusnak tekintik, mozgása egyedi módon, mikrotubulusok és kalciumkötő motorfehérjék segítségével történik. Zsákmányát a sulcus területén kebelezi be.

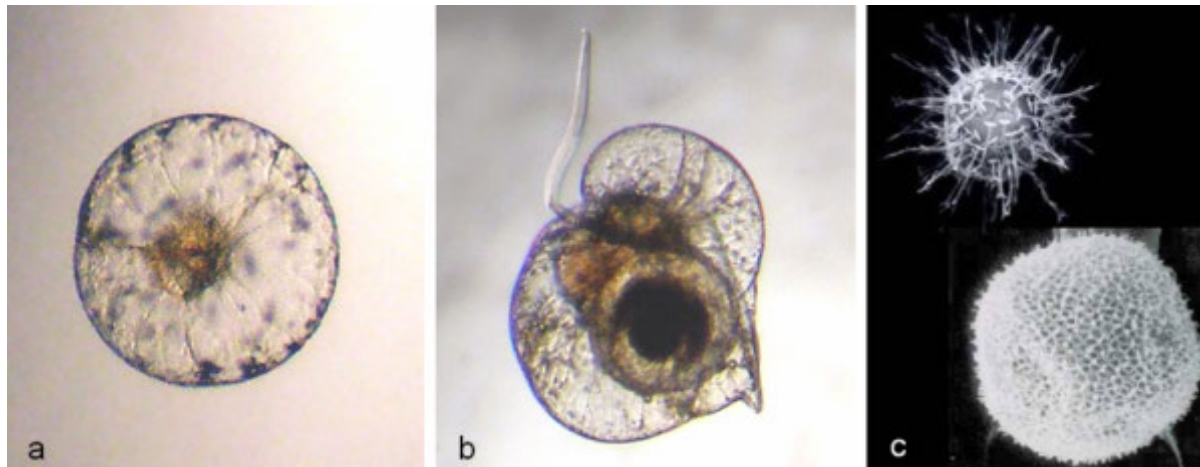
Dinokarion csak a rajzónál fordul elő, a trofontnál nem, ezért, továbbá egyes molekuláris filogenetikai eredmények miatt az osztályt egyesek a többi dinoflagelláta testvércsoportjának tekintik. Ennek a nézetnek azonban több, más génekkel végzett vizsgálat eredménye is ellentmond, u.i. dacára az alaktani és sejttani különbözőségnek a *Noctiluca scintillans* számos törzsfán mélyen a dinoflagelláták közé ékelődve helyezkedik el (Hoppenrath és Leander 2010).

A *Noctiluca scintillans* (syn. *N. miliaris*): trofontja 200 µm–2 mm méretű, szaporodásakor két anizogám ostoros rajzója keletkezik, ivaros folyamat létezése még nem bizonyított. A sejt apikális részén egy vályúszerű mélyedés, indul, a barázda (sulcus). Ezen a területen ered az egyetlen, rövid ostor, amely rendszerint a sejt felületére simul és láthatatlan, továbbá a nagy és feltűnő tentaculum.

Biolumineszcenciát mutat, egyike a „tengervillódzást” okozó fajoknak (rajta kívül még más Dinophyceae fajok is előidéznek). A tengervillódzás a dinoflagelláták által keltett pontszerű felvillanások elnevezése. Feltételezik, hogy a predátorok elkerülésének egyik módja a fény felvillantása: a ragadozó kisorok, pl. a Calanoida csoportba tartozó evezőlábú rákok (Copepoda) aktívan vadásznak a nagyméretű dinoflagellátákra, amelyek a felvillanással elterelik

a predátor figyelmét. Ugyanakkor a biolumineszcencia mechanikai hatásra is kiváltható (pl. a víztest felkavarása). Pontos mechanizmusa és funkciójának részletei azonban még tisztázásra várnak.

A *Noctiluca scintillans* nagy kiterjedésű vörös vízvirágzást idézhet elő part- és felszínközeli. Világszerte előfordul, a partmenti tápanyagban dús vizekben rendszeresen előfordul, de elsősorban a meleg tengerek lakója. A ritkább rokon fajok (*Spatulodinium pseudonociluca*, *Kofoedinium pavillardii*) trofont-alakjának elérését megelőzően több fejlődési alakon megy át az egysejtű, amelyek egy részét sokáig tévesen külön fajként tartották számon. A *Spatulodinium pseudonociluca* fejlődési alakjánál megvan a dinoflagelláták két jellegzetes barázdája, a sulcus és a cingulum, továbbá két ostora van, tentaculuma viszont nincs. A trofontnál az előbbieket mellé megjelenik a tentaculum és a sejtmag körüli térből radiálisan eredő kontraktilis rostok.



4.32. ábra. *Noctiluca scintillans* a) egyed kevés táplálékkal, középen látható a sejtmag és a sejtfelszínéhez futó citoplazmaványók b) tengeri gerintelen maradványa egy *Noctiluca*-ban; jól látható a vaskos tapogató, a jóval kisebb ostor nem látszik c) *Pfiesteria shumwayae* felül a ciszta, lent a vegetatív alak (SEM felvétel, forrás: North Carolina State University (NCSU) http://www.dnr.state.md.us/bay/cblife/algae/dino/pfiesteria_large.jpg)

A **Gymnodiniales** rendbe tartoznak a gerintelen állatokban szimbionta *Symbiodinium* fajok. A *Symbiodinium* fajok a leggyakoribb zooxanthellák. A korallzátonyokon ők a legfontosabb primer producensek. A *Symbiodinium*-ok pusztulása a korallszirt elnéptelenedéséhez vezet.

A **Peridinales** rendbe tartoznak például az *Alexandrium*, *Ceratium*, *Peridinium* és *Pfiesteria* fajok.

Az *Alexandrium* fajok a tengeri toxikus vízvirágzások fontos tényezői, amelyek a szubtrópusi és tópusi tengerekben az ún. **PSP-szindrómát** (paralytic shellfish poisoning) okozzák, amelynek a saxitoxinok csoportjába tartozó, hőre el nem bomló mérgező anyag a feszültségfüggő nátriumcsatornákat blokkolja, bénulást és más, általános mérgezési tüneteket okozva. A mérgező anyag az algákat szűrő, akkumuláló kagylók fogyasztásával kerülhet emberbe, vagy a következő trofikus szinten álló, kagylófogyasztó halak evésével. Az egymást követő trofikus szinteken a bioakkumuláció miatt a toxin egyre nagyobb koncentrációban van jelen.

A hatalmasra növő, megnyúlt *Ceratium* fajok és a *Peridinium* fajok tengerben, és kisebb részt édesvízben, a primer produkció szempontjából jelentősek. A fecskemoszat (*Ceratium hirundinella*) a hazai állóvizek, például a Balaton egyik jellegzetes algája, a tó kedvező vízminőségét jelző faj.

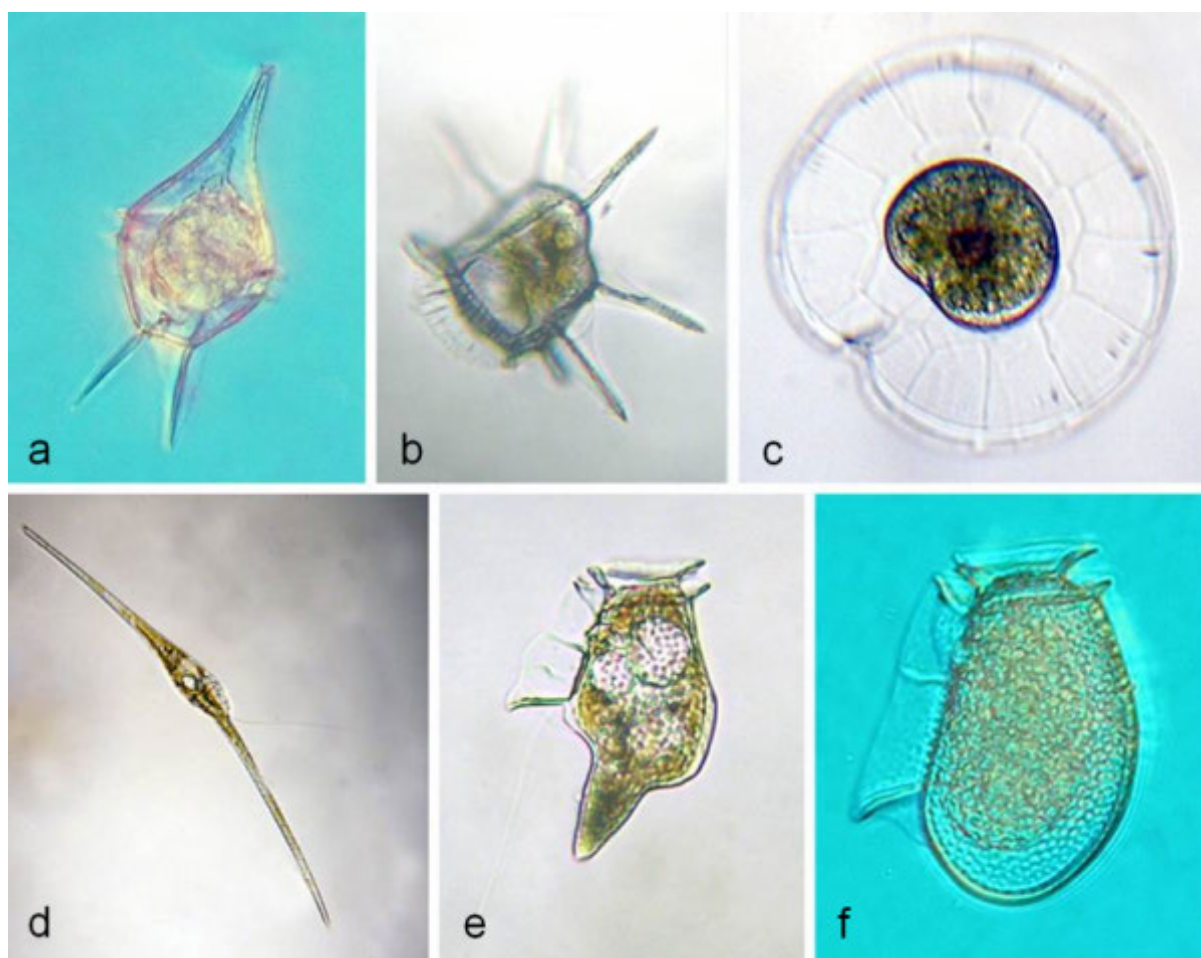
A *Pfiesteria piscicida* és *shumwayae* tengeri halak parazitái, amelyek kártétele komoly halászati veszteséget okoz elsősorban az USA keleti partvidéke mentén. Észak-Karolina partjainál például évente 6–8 héten át jellemző a toxikus *Pfiesteria piscicida* tömeges elszaporodása. A halpusztulás mellett jelentőségét az is növeli, hogy kiderült, az emberen is a halakéhoz hasonló tüneteket okoz. Egy másik nézet szerint a *Pfiesteria* nem is toxin révén pusztítja el a halakat, hanem az ún. mikrofágia módszerével: az egysejtűek nagy tömegben az epidermisz kiterjedt károsodását idézik elő, miáltal a hal képtelen lesz az ozmoregulációra és hamarosan elpusztul (Vogelbein és mtsai 2002). A toxinok felfedezését követően azonban úgy tartják, hogy önmagában a mikrofágia csupán halivadéknál lehet végzetes. A toxinok hidrofíl anyagok, hatásukat szabadgyökökön keresztül fejtik ki. A toxikus *Pfiesteria* törzsek éveken át laboratóriumi tenyésztésben tartva beszüntették a toxintermelést. Ezért találhattak egyesek toxinmentes *Pfiesteria* sejtvonalakat a természetben. (Burkholder és Marshall 2012) Az utóbbi két évtizedben fény derült a *Pfiesteria* fajok bonyolult életciklusára: a *Pfiesteria piscicida*-nak legalább 24-féle alakja van, különféle amöboid,

ostoros és ciszta formák. A cisztából először egy planktonikus alak, a **gymnodinioid zoospóra** kel ki, amely később az alzatra visszatérve amöboid életmódra tér át vagy a halak által kiválasztott különböző jelzőanyagok hatására toxintermelővé alakul. A környezetbe kibocsájtott toxin a halakat letargikussá teszi, ezért nem úsznak el, hanem ottmaradnak az egysejtűek felhőjében. A mérge hatására a halak kültakarója károsodik, nyílt sebek és folyások alakulnak ki rajta. A dinozoa a sérült hámot és a kifolyó szövetnedveket, vért fogyasztja, a váz lemezei közül kibocsájtott nyúl ványa (pedunculus – kocsány) segítségével. Az elpusztult hal szöveteit az amöboiddá alakuló formák tovább fogyasztják, majd az üledékben betokozódnak. Hirtelen kedvezőtlen környezeti változás (pl. erős vihar) hatására cisztát képezhetnek a nyílt vízben majd onnan süllyednek le az alzatra. Ezek az események órák alatt játszódhatnak le. Ma már bizonyos, hogy a genusz kozmopolita és a fajok tömegprodukciója rendszerint sekély, kisvízhozamú folyótorkolatok környékén jellemző. Alapvetően heterotróf egysejtűek, amelyek az algatáplálékból kinyert plasztiszokat időlegesen használni tudják (kleptoplasztizok, mixotrófia). Előfordulnak erősen toxikus és ártalmatlan sejtvonalak is.

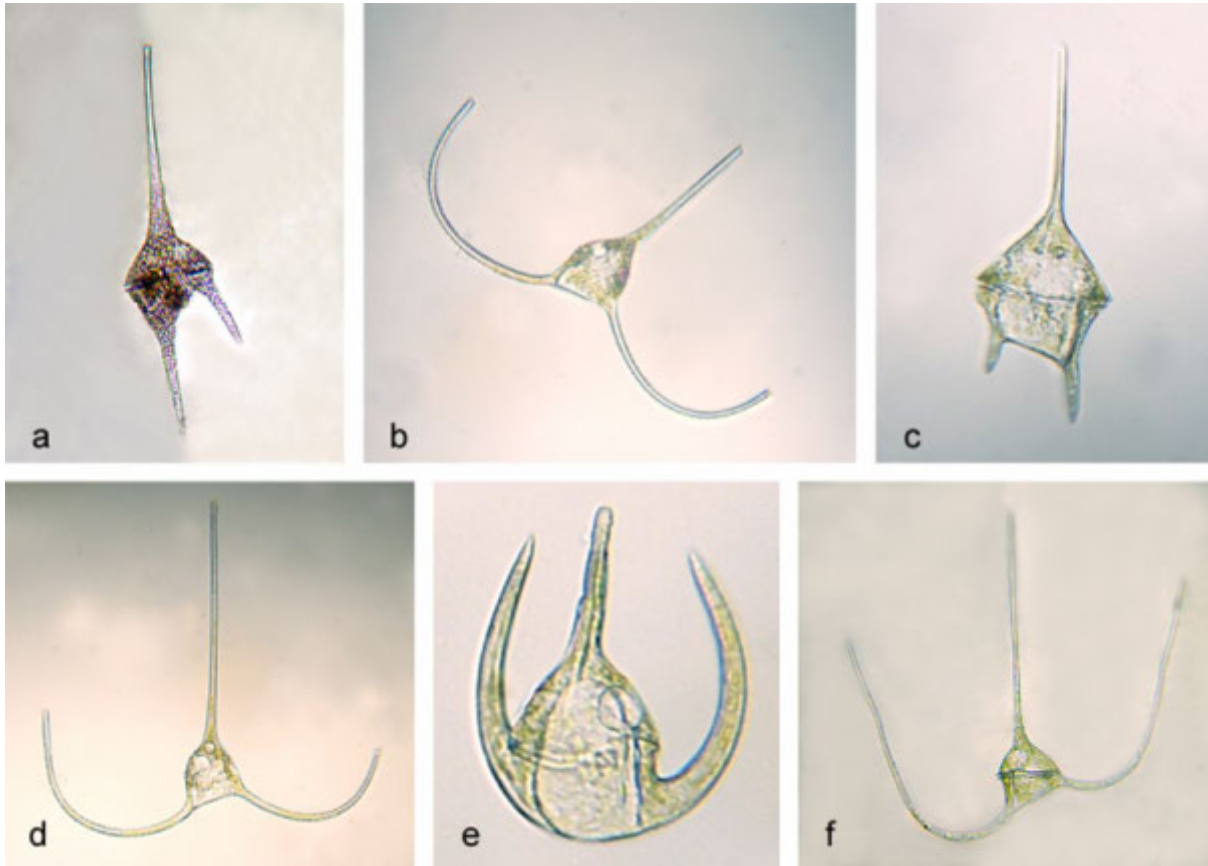
A **Dinophysiales** rendbe tartozó *Dinophysis* fajok a tengeri plankton fontos komponensei, több fajuk, így az Európa körüli meleg tengerekben élő *D. caudata* és *D. fortii* az ú.n. **DSP-tünetegyüttest** idézik elő. DSP (diarrhoeic shellfish poisoning) gyűjtőnévvel a hőre elbomló, hasmenéses tüneteket okozó mérgeanyagok által okozott szindrómákat foglalják össze, a toxinokat számos dinoflagelláta faj termeli a mérsékeltövi meleg tengerekben, elsősorban az év melegebb időszakában. A planktonikus algákat fogyasztó szűrőgető szervezetekben, például a kagylókban az algákkal együtt a toxin is akkumulálódik. A toxintermelés idejére a helyi hatóságok betiltják a partmenti kagylótenyészetekből származó áruk kereskedelmét, hogy az emberi fertőzést megakadályozzák.

A **Duboscquellidae** családba tartozó *Duboscquella tintinnicola* a tengeri protozooplankton fő komponenseinek számító csillósok, a tintinnidák („harangosállatkák”) ektoparazitája.

A **Gonyaulacales** rendbe tartozó *Gonyaulax spinifera* az **NSP-tünetegyüttest** okozza (neurotoxic shellfish poisoning), amely akár végzetes kimenetelű lehet, mivel az idegmérge (yessotoxin) a kalcium és nátrium ioncsatornák működését gátolja. A *Gambierdiscus toxicus* egy másik típusú mérget termel: a hírhedt ciguatoxinok előanyagát, az ú.n. maitotoxint állítja elő (ez ugyan önmagában is igen erős toxicitást mutató mérgeanyag, de a dinoflagellátákban nagyon kis koncentrációban van jelen). A *Gambierdiscus*-t fogyasztó gerinctelenek és halak szervezetében ez a mérgeanyag nem bomlik el, hanem felhalmozódik és átalakul, a halálos ciguatoxinná. A ciguatoxin által okozott mérgezések a legismertebbek a dinoflagelláta okozta toxikózisok között, ugyanis évente nagyjából 25000 ember halálát okozzák. A ciguatoxin a tropikus szinteken feljebb jutva olyan nagyfokú bioakkumulációt eredményez, hogy koncentrációja meghaladja az emberre halálos dózist. Az emberbe ragadozó tengeri halak fogyasztásakor jut be a mérge (**CFP – ciguatera fish poisoning**), amely az idegsejtek nátrium ioncsatornáit egy meghatározott ponton blokkolja (5. kötőhely). Speciális kötőhelyéhez sokkal nagyobb affinitást mutat, mint a szintén nátrium csatornákat gátló többi dinoflagelláta toxin. Számos tünete négy nagy csoportba sorolható: gasztrointesztinális, idegi, kardiovaszkuláris és általános tünetek. Ezek dominanciája jellegzetes földrajzi megoszlást mutat: a Karib-tenger térségében a gasztrointesztinális tünetek uralkodóak, azonban a Csendes-óceáni területeken az idegi tünetek, ezért itt a fertőzések jelentős része halálos kimenetelű. A különbség oka az, hogy a dinoflagelláták a toxin számos módosulatát kódolják és a gének gyakorisága változó földrajzi eloszlást mutat (Wang 2008).



4.33. ábra. Dinoflagelláták tengeri planktonból a) *Protoperidinium steinii* b) *Ceratocorys horrida* c) *Pyrophacus horologicum*. d) *Ceratium fusus* e) *Dinophysis caudata* f) *Dinophysis fortii*

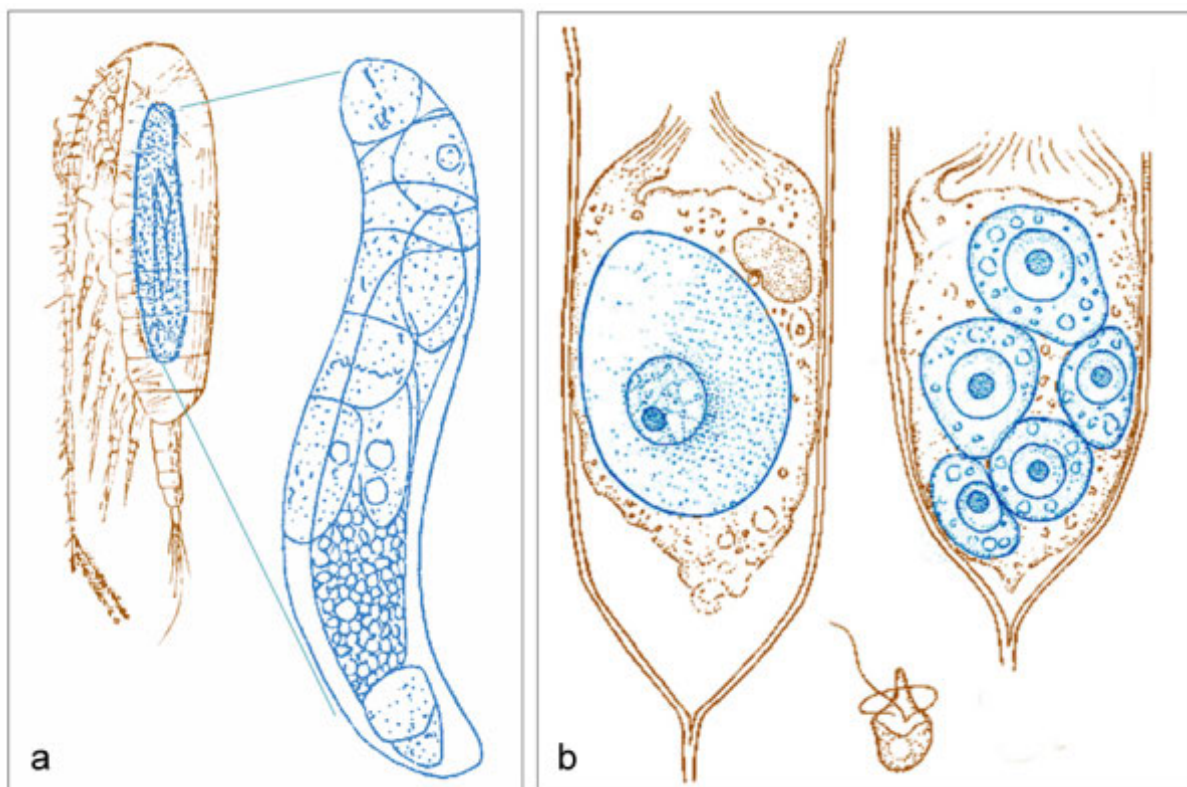


4.34. ábra. Fecskemoszat fajok a) *Ceratium hirundinella* hazai édesvízből b) *Ceratium longipes* c) *Ceratium pentagonum* d) *Ceratium horridum* e) *Ceratium bucephalum* f) *Ceratium macroceros*

A Blastodinales osztály

Más egysejtűek, gerinctelenek és halak parazitái. Dinokarionnal csak az életciklus bizonyos szakaszában rendelkeznek. Néhány fajnál van plasztisz. Változatos morfológiájú extracelluláris paraziták, életciklusukban a sporogónia során mozgó fertőző dinospóra alakok jelennek meg és egy vagy több ciszta alakjuk is lehet. A paraziták általában gazda- és helyspecifikusak.

A *Dissodinium* fajok **gymnodinioid dinospórái** evezőlábú rákok (Copepoda) petéinek parazitái. Az osztály további tagjai a tengeri eredetű élelmiszerek körébe tartozó, kereskedelmi forgalomban jelenlévő rákfajokat parazitálják.



4.35. ábra. Élősködők a Dinozoa törzsben a) *Blastodinium hyalinum* (Blastodinales) egy evezőlábú rákban (*Calanus* sp.) b) *Euduboscquella* sp. endoparazita egy, ill. több példányú csillós gazdában (Tintinnida), valamint ostoros rajzója (Dinophyceae), (a-b forrás: Chatton 1920 nyomán)

A Syndiniales osztály

Parazita dinozoák, amelyeknél az életciklus legnagyobb részében sokmagvú, plazmodiális trofont jellemző.

A *Syndinium* fajok tengeri Copepoda-k testfolyadékában és más gerinctelenekben élnek, a fertőző alak Gymnodinioid dinospóra. A *Merodinium* spp. radioláriák parazitái. Az *Amoebophrya* fajok különböző egysejtűek endoparazitái, többek között más dinozoákéi, a gazda citoplazmájában szorosan feltekeredett spirálra emlékeztetnek. Féregszerű többostoros rajzók vannak, ezek fertőzik a gazdát. Az *Euduboscquella* fajok különböző tengeri protiszták (*Noctiluca*, tintinnidák és egyéb csillósok) belső élősködői.

4.7.1.2. A Chromerida csoport

Az Apicomplexa legközelebbi recens szabadonélő rokonai a Chromerida csoportba tartozó fotoszintetizáló tengeri algák. A legelső 2008-ban találták meg Auszália környékén, kőkorallak szimbiontái után kutatva. A *Chromera velia* nevű 5–10 µm méretű kétostoros tengeri alga ultrastruktúráját tanulmányozva igazolták, hogy vörösmoszat eredetű plasztisszal fotoszintetizál. Filogenetikai elemzések alapján minden kétséget kizáróan az Apicomplexa a legközelebbi rokona. Morfológiai és ultrastrukturális sajátosságai vegyesen az Apicomplexa és a Dinozoa csoportok fajaira emlékeztetnek. Van mozdulatlan kokkoid, ostoros és ciszta állapota. A kokkoid állapot során osztódhat és ekkor egy vékony hátyán belül két- vagy négysejtes alakok keletkeznek. Sajátos extruszómatípusa a **chromeroszóma**, amely egymagában van jelen a sejtben és egy óriási trichocisztára emlékeztet. A jelenlegi ismeretek szerint kifejlődött állapotában a sejt körvonalát is kitolva megnyújtja azt. Feltételezik, hogy segítségével mixotrófként algákat zsákmányolhat, vagy a korallpolipocskába hatol be. A csúcscservhez hasonló struktúrái a **pseudokonoid** és a kortikális alveolusok alatt lefutó mikrotubulusok. (Obornik és mtsai 2011, 2012). A Chromerida csoportnak eddig két faja ismert, amelyek legalább családszintű különbségeket mutatnak. További fajok előbukkanására is számítani lehet. A Chromerida jelentősége az, hogy bepillatást enged az egykori szabadonélő csúcscserves spórások világába. Megismertet olyan sajátosságokkal, amelyek esetleg hasznosak lehetnek az Apicomplexa parazita elleni védekezésben.

4.7.1.3. Apicomplexa – Csúcscserves spórások altörzse

Jellemzőjük a bonyolult fejlődésmenet, sokszor gazdaváltással is egybekötött nemzedékváltás. Életük legnagyobb részében haploidok. Legalább egyik stádiumban van csúcscsüszervük amely az üregi élősködőknél a gazdaszervezethez való rögzülésre, a sejtélősködőknél a gazdasejtbe való behatolásra szolgál. Legalább egy táplálkozó stádiumuk van, amikor a sejten található mikropórusokon keresztül tápanyagokat vesznek fel (trofozoita). Többségüknek ellenálló spóra alakul ki.

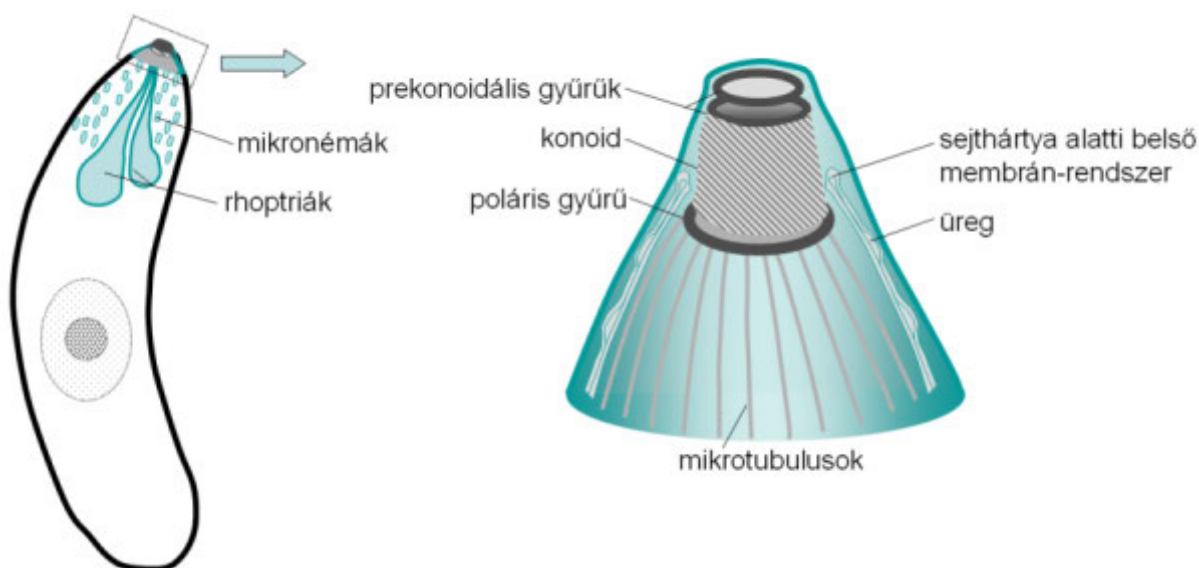
Az élelciklus során agamogónia és gamogónia váltja egymást, zömüknek gazdaváltással egybekötve (heteroxenikus fajok). Az agamogónia során történik a sporogónia, vagyis a zigótából meiózist követően több lépésben kialakulnak a **sporozoiták**. A gazdaszervezetben a sporozoiták csúcscsüszervükkel behatolnak a gazdasejtbe, ott táplálkozó sejtekké módosulnak (ez a trofozoita, csúcscsüszerve nincs, megjelennek rajta a mikropórusok). A megnövekedett méretű trofozoita skizont (**meront**) állapotba kerülve hasadáson megy át, ez a skizogónia (vagy **merogónia**), amelynek során a sejtek először többszörös sejtmagosztódáson mennek át, majd ezután tagolódnak fel önálló sejtekké (merozoiták), amelyek új sejteket fertőznek, ahol trofozoitává alakulnak. A skizogónia lényege a gyors elszaporodás és a gazdaszervezet elárasztása. A folyamat többször ismétlődik, majd a gamontok (vagy **gametociták**) kialakulásával kezdetét veszi az ivaros szakasz, a gamogónia. Megkülönböztethető hímjellegű mikrogamont és női-jellegű makrogamont, amelyekből jellemző számú sejtosztódással mikrogaméta, ill. makrogaméta keletkezik. A mikrogaméta lehet ostoros (ez az egyetlen olyan sejtalak, amely ostort viselhet a törzsnél). A gaméták kopulációjával létrejön a diploid zigóta – ezzel kezdetét veszi az agamogónia. A sporogónia folyamata során kialakul a spóra, benne meiózissal sporozoiták keletkeznek, ezzel visszaáll az élelciklus során uralkodó haploid állapot (ld 3.32. ábra).

A **csúcscsüszerv** az Apicomplexa törzsre jellemző szekretoros organellum-komplex, amelynek az a feladata, hogy a parazitát bejuttassa a gazdasejtbe. A csúcscsüszerves spórások sporozoita és merozoita alakjainál fordul elő. A csúcscsüszerv, másnéven apikális komplex, a megnyúlt, enyhén ívelt orsóalakú sejt elülső csücsi végén található. A komplex részei a következők. A **konoid** mikrotubulusokból álló, sűrűn feltekeredő képlet, amely mechanikai stabilitást ad a csücsi végnek, egyes csoportoknál nem alakul ki teljesen. Még előrébb, egészen a sejt csücsánál kezdődik 1–2 prekonoidális gyűrűvel a **poláris gyűrű komplex**, egy mikrotubulus organizátor centrum (MTOC). A konoid mögött levő részéből, a **poláris gyűrűből** kiindulva mikrotubulusok futnak le a sejt hátsó vége felé sugárirányban. A további két struktúra membránnal borított szekretoros képlet: a 2–8 **rhoptria** tömlőalakú, a konoidtól lefelé szélesednek, szekretoros fehérjéket tartalmaznak. A **mikronémák** a Golgi-készülékből származó parányi, fonálszerű, fehérjékkel telt hólyagok. A parazita kevesebb, mint egy perc alatt behatol. A gazda sejtvázelemei is részt vesznek ebben a fázisban: aktinszálak kialakulását és mikrotubulusok asszociációját figyelték meg a vakuola formálódása során, de a pontos mechanizmus a gazda oldaláról nem ismert. A parazita mozgását a mozgó kapcsolat mentén feltételezhetően a csúszó mozgást kialakító glajdoszóma (glideosome, ang.) teszi lehetővé: a glikolízisben résztvevő aldoláz enzim az F-aktin szálakat hozzákapcsolja egy transzmembrán fehérjéhez, amely a gazdasejt egyik sejt felszíni receptorához köt.

A csúcscsüszerv változó fejlettségű a csúcscsüszerves spórásoknál. Egyes kutatók szerint a csúcscsüszerv fejlettségi foka a nagyobb Apicomplexa csoportoknál morfológiai apomorfia. A csoport filogéniája még nincs teljesen feltárva. A filogenetikai alapú osztályozás a konoid megléte, ill. hiánya alapján a Conosiasida és Aconosiasida osztályokat különíti el.

Számos genusznál kimutattak egy plasztiszmardványt, amely korábbi autotróf életmódjukra utal, ez a vörösmoszat eredetű apikoplasztisz, amely másodlagos szimbiogenezis eredménye. A gregarináknál és a *Cryptosporidium* fajoknál (Conoidasida osztály) azonban hiányzik.

Sok faj súlyos patogén.



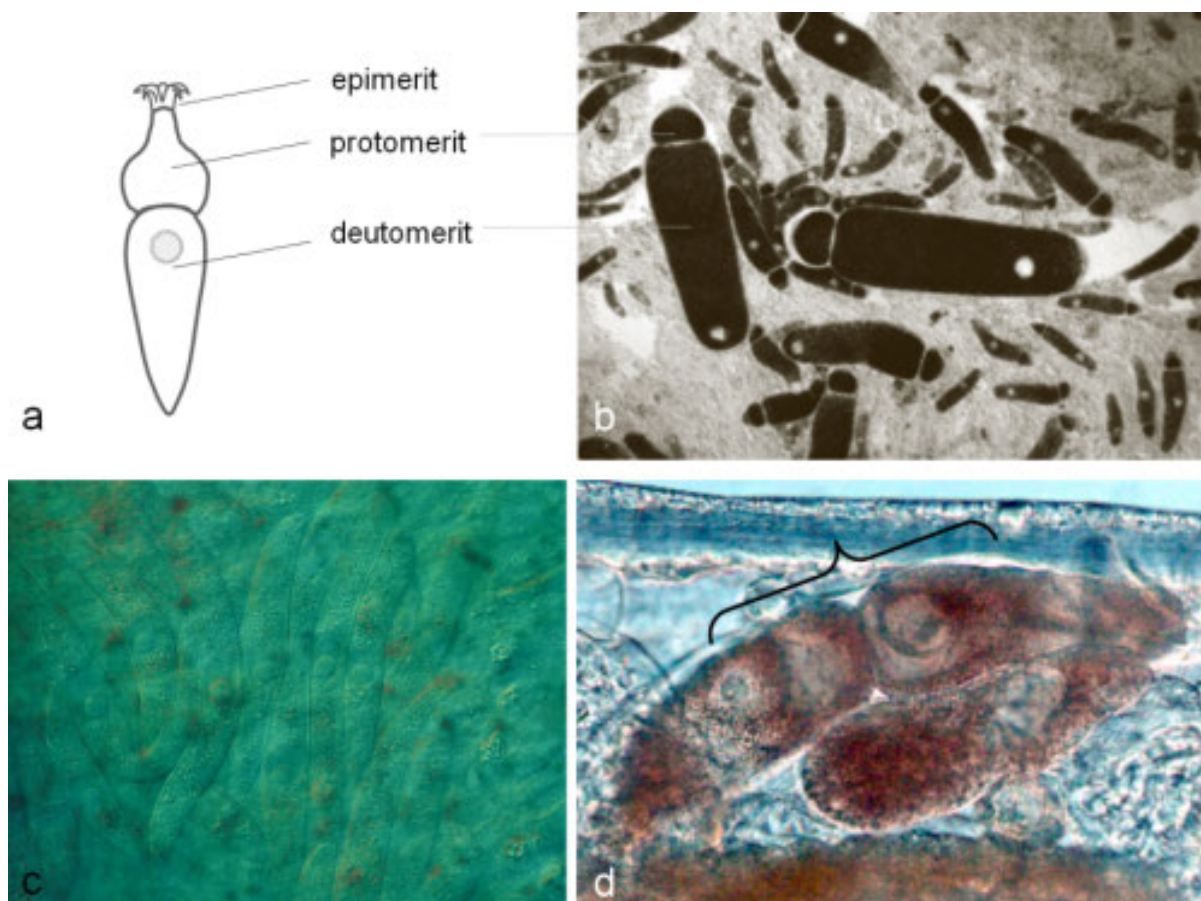
4.36. ábra. A csúcsszerv felépítése egy Apicomplexa sporozita alakjánál (több szerző nyomán)

A Conoidasida osztály

Az üregi élősködők alosztálya – Gregarinia

A szakirodalomban másik nevük Gregarinasida. Életciklusuk gazdaváltás nélkül zajlik. Mintegy 500 fajuk **extracelluláris parazita**, gerinctelenekben, leginkább rovarokban, továbbá más ízeltlábúakban, egyes férgekben, puhatestűekben, tüskésbőrűekben és zsákállatokban élnek. Komolyabb patogének csak néhány rovarfajban fordulnak elő. Viszonylag primitív csoport, egyik jellegzetességük az, hogy az ivarsejtképző sejtek (gamontok) időlegesen párokká olvadnak össze (a **gamontogámia** ilyen megjelenési formája a **syzygium**), az ivarsejtek (mikro- és makrogaméták) pedig egyforma mennyiségű osztódás eredményeként keletkeznek. A zigótaképzést követően 4–16 haploid sporozitát tartalmazó sporociszták jönnek létre. A vegetatív stádiumú, táplálkozó sejt (trofozoita) a sporozoitából jön létre, majd belőle alakul ki a gamont, amely akár 10 mm-es is lehet!

A sejt felületén hosszanti barázdák figyelhetők meg, amelyeket mikrofilamentumok merevítenek, ezek már a gládjoszóma részei, amelynek segítségével az egysejtű csúszó mozgásra is képes. A gamont sejt két részre tagolódik: egy előlső **protomeritre** és egy hátsó **deutomeritre**, amely nagyobb és a sejtmagot is tartalmazza. A protomerithez elöl csatlakozik egy nyúlvány, az **epimerit** (tulajdonképpen a konoidot tartalmazó rész), ezzel kapaszkodik a sejt a gazdaszervezethez. Az epimerit alakja fajspecifikus.



4.37. ábra. Az üregi élősködők. a) egy üregi élősködő testfelépítése b) *Gregarina blattarum* csótányból c) Selenidae családba tartozó üregi élősködő faj televényféreg bélcsatornájában d) üregi élősködő syzygiuma televényféregben (d: Dr. Dózsa-Farkas Klára felvétele)

A sejtélősködők alosztálya – Coccidia

Másik elnevezésük Coccidiasida. Kevés kivétellel intracelluláris paraziták, számos jelentős állati és humán patogén faj található köztük. Bonyolult fejlődésmenetük sporogónia, skizogónia és gamogónia szakaszokból áll. Közös jellemzőjük az, hogy az ivarsejtképző sejtek közül a makrogamontok közvetlenül, köztes osztódás nélkül fejlődnek női ivarsejtté (**oocyta**). A mikrogamontból ezzel szemben számos osztódás után jön létre a háromstoros mikrogaméta. A gaméták kopulálnak, majd a zigótából mozdulatlan **oocisza** alakul ki, amelyben osztódással 4–32, esetleg még több **sporoblaszt** keletkezik. A sporoblaszt falat növeszt, ettől kezdve **sporocisztáról** beszélünk. Belsejében mitózissal 2–8 vagy még több sporozoiták alakul ki. Rendszerezésük az életciklus alapján történik. Legfontosabb rendszertani jellemzőjük a sporozoiták száma a sporocisztában. Két jelentős rendjük az Adeleida és az Eimeriida.

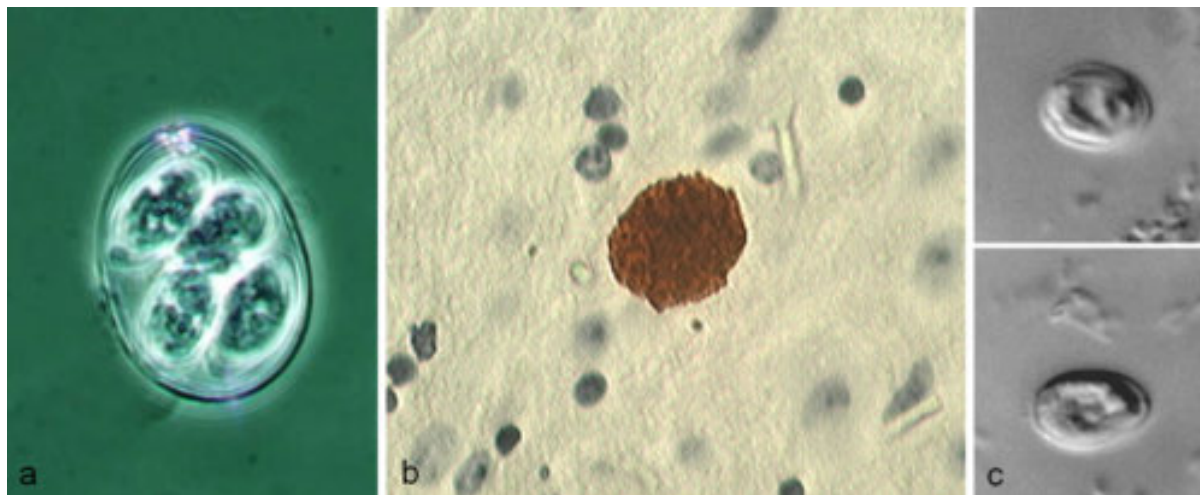
Az **Adeleida** rend tagja a *Haemogregarina* genusz, amelynek képviselői halak és kételtűek vérésejtjeiben élősködnek és fontos gazdasági kártevők. Köztigazdáik vérszívó gerinctelenek, piócák és atkák.

A *Cryptosporidium parvum* állatokban és emberben is erős hasmenést okoz. Emberben a fejlett ipari országokban növekvő jelentőségű kórokozó. A fertőzés szennyezett ivóvízzel történik. Ez a genusz áll filogenetikailag legközelebb a gregarinákhoz.

Az igen népes **Eimeriida** rend tagjának spórái rendszerint igen ellenállóak: kettős faluk megvédi őket a kiszáradástól, így lehetségessé vált, hogy a sporozoiták kialakulása a gazdaszervezeten kívül történjen meg és a spóra akár hónapokig is fertőzőképes marad. Az erősen gazdaspecifikus *Eimeria* és *Isospora* fajok gazdaváltás nélkül fejlődnek. *Eimeria* fajok számos gerinctelen állatban, valamint az összes gerinces csoportban előfordulnak és a bélcsatorna nyálkahártyájában élősködnek. Az általuk okozott eltérő súlyosságú hasmenéses betegséget **kokcidiózisnak** nevezik. Több fontos gazdasági kártevő is van köztük, amelyek jelenléte a gazdaállat elhullásához is vezethet.

Egyes állatok több *Eimeria* faj gazdái is lehetnek, a házi tyúknak például kilenc *Eimeria* parazitája van. Legfontosabb az *Eimeria tenella*, amely a tyúk vakbelében él. A szarvasmarhák kokcidiózisát többek között az *Eimeria bovis*, ill. *E. zürnii* idézi elő. **Pellérdy László**² kokcidiózmokról írt angolnyelvű monográfiája a csoportról készült legfontosabb forrásmunkák közé tartozik (Pellérdy 1974).

A *Toxoplasma gondii* gazdaváltással fejlődik, végleges gazdái a macskafélék, köztigazdaként számos emlősállat, ill. madár szerepelhet, az embert is beleértve. A humán infekció a macska ürülékkel való szennyeződés vagy nyers hús fogyasztása révén történik. A fertőzés felnőtt emberben általában tünetmentesen zajlik, csupán az ellenanyagok megjelenése utal rá. A **toxoplazmózis** betegség általában a nyirokcsomók fájdalmas duzzanatát okozza (leginkább a nyiroksejteket támadják meg a kórokozók), de többnyire spontán elmúlik. Ritkán előfordul súlyos tünetekkel járó fertőzés is, amely a különböző szerveket jelentősen károsíthatja. Legveszélyesebb azonban a magzat fertőződése, amely akkor következhet be, ha az anya szervezete először a terhesség során találkozik a kórokozóval. Ekkor a kórokozó a placentán át a magzatba jut. A károsodás a terhesség első harmadában ritkább, de mértéke ekkor a legsúlyosabb: abortuszt, koraszülést vagy halvaszületést eredményez. A későbbi szakaszban a fertőzés gyakoribb és koraszüléshez, valamint súlyos idegrendszeri károsodáshoz vezet (pl. vízfejűség).



4.38. ábra. A Coccidea néhány képviselője a) *Eimeria maxima* oocisztája (30 µm) (forrás: USDA ARS) b) *Toxoplasma gondii* cisztája egér agyvelőben többszáz bradyzoitával, immunhisztokémiai eljárással kontrasztosítva (Dr. Majoros Gábor felvétele) c) *Cryptosporidium muris* oociszták székletből (8 µm) (forrás: CDC)

Az Aconoidasida osztály

Vérsejtek parazitái, végleges gazdájuk ízeltlábú, köztigazdájuk gerinces állat. Mivel tartósfalú sporocishta állapot nem alakul ki náluk, a gazdaváltás során végig folyékony közegben kell lenniük, amilyen pl. a nyál. Az apikális komplex konoidja a merozoitákban és a sporozoitákban csökevényes. Két rendje van, a Haemospororida és a Piroplasmorida.

A Haemospororida rend

A sporozoitákat vérszívó kétszárnyúak (Diptera) terjesztik, és szúrásukkal juttatják a köztigazdába. A legjelentősebb kórokozók a *Plasmodium* fajok, amelyek hullók, madarak és emlősök (különösen rágcsálók és főemlősök) maláriás megbetegedését idézik elő. A mintegy 160 *Plasmodium* faj közül 11 veszélyes állati és humán kórokozó. A végleges gazdák az *Anopheles*, *Aedes* és *Culex* csípőszúnyogok, bennük zajlik mind a gamogónia, mind a sporogónia. A gerinces köztigazdában egyedül a skizogónia zajlik.

Az állatokban élő *Plasmodium* fajok állategészségügyi jelentősége számos állati patogénéhez képest kisebb. Mégis intenzíven vizsgálják őket tulajdonságaik és a humán patogenezis jobb megértése, valamint gyógyszerhatóanyag célpontok keresése céljából. Széleskörűen használt kísérleti modellszervezetek például az ázsiai majmokban élő *Plasmodium cynomolgi*, az Afrikában az egérfélékben élő *Plasmodium berghei*, *Plasmodium chabaudi* és *Plasmodium yoelii* fajok.

²Pellérdy László (1907-1974) állatorvos, parazitológus, a Coccidea sejtélősködők és a kokcidiózisok nemzetközi hírű tudósa

Különösen nagyszámú *Plasmodium* faj él majmokban, köztük az emberszabásúakban legalább 26. Egyedül a csimpánzban például eddig öt fajt mutattak ki. A humán *Plasmodium* fajok egy részének van majmokat fertőző törzse is (köztük a legveszélyesebb *Plasmodium falciparum*-nak is). Ezért a majmok a humán malária kórokozók fontos rezervoárjai. A Délkelet-Ázsiában előforduló *Plasmodium knowlesi*-t a közelmúltig a makákók parazitájának tartották. 2004-ben derült ki, hogy az addig morfológia alapján *Plasmodium malariae*-nak diagnosztizált esetek közel felében a kórokozó valójában a *Plasmodium knowlesi* volt. Ezzel az ismert emberi *Plasmodium* kórokozók száma 4-ről ötre emelkedett (Singh és mtsai 2004).

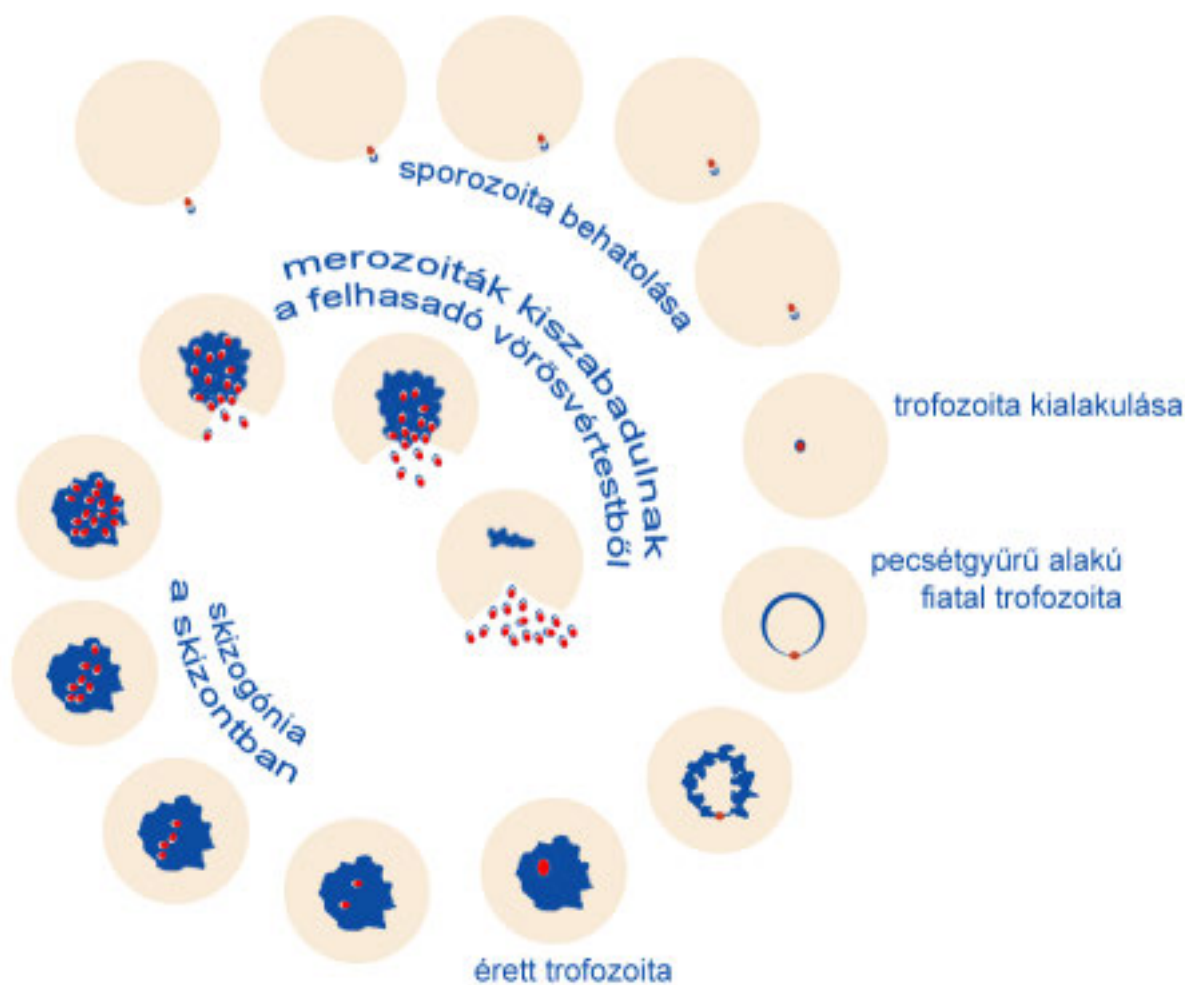
A *Plasmodium falciparum* legközelebbi rokona a csimpánzt fertőző *Plasmodium reichenowi*. A számos, filogenetikailag hasonló majom-parazita *Plasmodium* fajnál nem zárható ki a gazdaváltás lehetősége, ezért potenciális veszélyforrásnak tekinthetők (Rayner és mtsai 2011).

Az emberben öt *Plasmodium* faj fordulhat elő: a *Plasmodium vivax* (nem letális), a *Plasmodium ovale* (*curtisi* és *wallikeri* alfajokkal, lehet letális), a *Plasmodium malariae* (lehet letális) és a *Plasmodium falciparum* (letális), valamint a *Plasmodium knowlesi*. Az emberben élő *Plasmodium* fajok terjesztői az *Anopheles* nemzetségbe tartozó szúnyogok.

A *Plasmodium* fajok fejlődése emberben

Emberben a máj sejtjeiben találhatók a lappangási időszakban, ekkor szaporodik el a parazita a szervezetben. Ezt követően a vörösvértestekben fejlődik tovább, ebben a szakaszban fordulnak elő a legjellemzőbb tünetek, a periodikus lázrohamok.

A *Plasmodium* fajok általánosított fejlődésmenete a következő: a szúnyogcsípés során a sporozoiták a szúnyog nyálával bekerülnek a köztigazda vérébe majd a vérárammal a májba. Itt behatolnak a májparenchima sejtekbe és nagy, 1 mm-t is elérő trofozoitává, majd skizonttá fejlődnek. A trofozoita stádiumban zajlik a DNS szintézis. A skizont kialakulása során a mitózis befejeződését nem követi sejtosztódás, hanem azonnali újabb mitózis kezdődik. A merozoiták behatolnak a szomszédos májsejtekbe és megismétlik az előbbi folyamatot. Egy idő után a merozoiták a vörösvértesteket támadják meg, ez azonban nem a májban történik. A májban az érett merozoitáktól elpusztul a gazdasejt, majd kiválik a szöveti sejtek közül és membránjának maradványa zsákszerűen körülveszi a merozoitákat, így azok teljes éréséig megvédi őket az immunrendszer elől. A meroszómának nevezett membránzsák a vérkeringéssel a tüdőbe kerül, ahol a kapillárisokban kitapadva a degradálódó meroszóma 2–3 napon keresztül ontja magából a merozoitákat, amelyek ezúttal már a vörösvértesteket fertőzik. A vörösvértest belsejében a merozoitából trofozoita lesz, amely a fajra jellemző méret elérését követően skizonttá alakul és hasadásos osztódással (skizogónia) újabb merozoitákat képez. A 3–4 mitózt követően kerül sor a sejtosztódásra, amikor az eredeti trofozoitából fajra jellemző számú (4–24) merozoita keletkezik. Néhány nap elteltével a merozoiták képződése szinkronizálódik. A vörösvértest a skizogónia végére szétreped. A széteső vörösvértestben a merozoiták mellett a trofozoita plazmájának egy kevés maradványa is megtalálható.

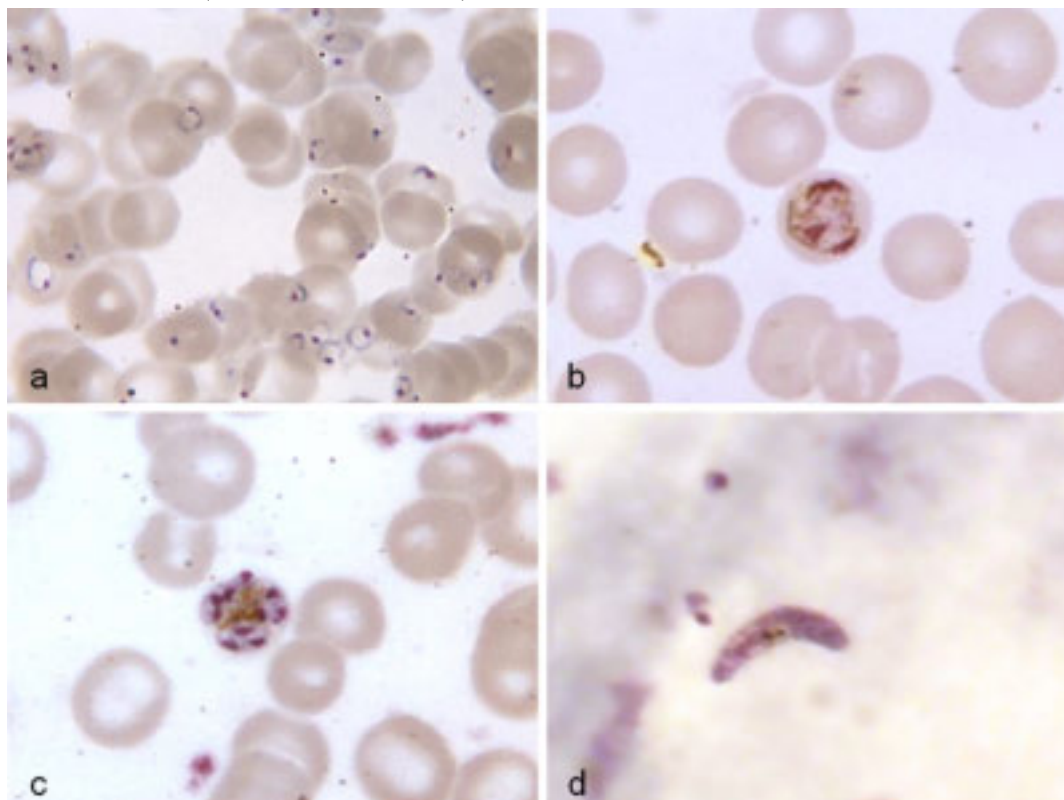
4.39. ábra A *Plasmodium* fajok fejlődési szakaszai a vörösvértestben

A *Plasmodium* trofozoitái magával a vörösvértesttel (pontosabban a benne levő hemoglobinnal) táplálkozik. A sejtenként mintegy 5 mM hemoglobin lebontása közben 0,4 M hem szabadul fel. A szabaddá váló hem toxikus, mert az emésztés során szabad gyökök képződését eredményezi. A hem méregtelenítésének egyik módja az, hogy a parazita barnás, kettőstörő biokristályok formájában kiválasztja (**hemozoin kristályok**, más néven hematin vagy malária pigmentek, ferriprotoporfirin IX). A másik módszer a glutation antioxidánssal történő semlegesítés. A hemoglobin bontása során keletkező aminosavakat a parazita nem csak a saját fehérjéi előállításában, hanem ozmolitként is használja. (A saját hem molekuláit újjan állítja elő, a vörösvértestét nem tudja felhasználni.)

Az ér pályában felhalmozódó merozoiták, sejtörmelék és az emésztetlen maradék felelős a periodikusan bekövetkező lázrohamokért, amely a betegség váltóláz (*febris intermittens*) elnevezésében tükröződik. A skizogónia a fentiek szerint ismétlődik. Megközelítőleg tíz nap elteltével a merozoitákból kialakulnak az első ivarsejtképző sejtek (gamontok, más néven gametociták), amelyek egy újabb szúnyogcsípés alkalmával a végső gazdába, Az *Anopheles* szúnyogokba jutnak. Az ivarsejtek (makro- és mikrogaméták) a szúnyog bélcsatornájában alakulnak ki, majd a kopulálnak. A zigótából mozgékony ookinéta lesz, amely behatol a bélhámsejtbe, egészen az alaphártyáig vándorol. Ott képződnek a sporogónia során a sporozoiták. A diploid ookinétában a meiózis elején rekombináció történik, ez főként akkor figyelhető meg, ha a gazdában kétféle eredetű sejtpopulációból származó gaméták kopuláltak. A sporogónia során a sporozoiták keletkezése szintén skizogónia jellegű folyamat, de több egymást követő mitózis zajlik le, mint a köztigazdában: jellemzően 11–13 körüli. A sporozoiták száma nagyjából 8000. A felhasadó bélhámsejtből a hemolimfába kerülnek és a nyálmirigyben halmozódnak fel, ahonnan a vérszívás alkalmával a köztigazdába kerülnek.

A hipnozoiták olyan látens formák, amelyek a sporozoitákból alakulnak ki a májsejtekben. 4–5 µm nagyságú, egymagvú, lassú anyagcseréjű sejtek, amelyek éveken át különösebb aktivitás nélkül élnek a parazitofór vakuolában.

Megtalálhatók a *Plasmodium vivax*, és *Plasmodium ovale* fajoknál. A *Plasmodium falciparum* fajnál a gamont maradhat hónapokig életképes a vérben, míg a *Plasmodium malariae* igen hosszú, krónikus megbetegedést okoz, gyakori visszaesésekkel (Hulden és Hulden 2011).



4.40. ábra. *Plasmodium* fajok fejlődési alakjai az emberi vérben a) *Plasmodium falciparum* pecsétgyűrű-alakú fiatal trofozoiták (forrás: CDC 4885 /Dr. Greene) b) *Plasmodium malariae* érett trofozoiták (forrás: CDC 12104 / Dr. Mae Melvin) c) *Plasmodium malariae* skizont 9 merozoitával (forrás: CDC 12102 Dr. Mae Melvin) d) *Plasmodium falciparum* gamont hemolizált vérkenetből (Dr. Majoros Gábor felvétele, Dr. Kucsera István preparátuma)

A malária – mocsárláz (mal aria) avagy váltóláz (febris intermittens)

A fennmaradt történetírásokból ismeretes, hogy Európában az ókori mediterrán civilizációk életét jelentősen befolyásolta a malária. Városállamok és vidékek néptelenedtek el a pusztító járványok folytán, sőt, a Római Birodalom hanyatlásának egyik tényezője lehetett. A kórokozó kiléte azonban sokáig ismeretlen maradt. A maláriát már az ókortól kezdve a mocsarak káros kigőzölgéseivel hozták kapcsolatba, a reneszánsz idején, a 15. században Leonardo Bruni nevéhez kötődik az az elképzelés, hogy a rossz levegő (“mal aria”) okozza a betegséget. A 19. század második felében baktériumot gyanítottak mögötte. 1887-ben komoly áttörést jelentett a kórokozó megismerési folyamatában az a felfedezés, hogy a malária-parazita egy eukarióta.

Évente a malária szedi a legtöbb halálos áldozatot a protozoonok okozta betegségek közül. 2011-ben a világon a gyermek halálozási okok között a 14. volt. A világ 99 országában előfordul természetes fertőzés malária-kórokozóval. Adatokon alapuló becslések szerint 2010-ben 655 000 ember halt meg maláriában, közülük 560 000 öt év alatti gyermek volt.³

Jelenleg a malária a trópusi és szubtrópusi területeken endémiás⁴. Azonban az 1950-es évek előtt a mérsékelt övben észak felé egészen Skandináviáig előfordult (Svédországból is vannak adatok maláriás esetekről), továbbá Nyugat-Európában német és holland területeken. E területeken a *Plasmodium vivax* és a *Plasmodium malariae* fordult elő. A három nagy európai endémiás terület azonban a kontinens középső és déli részén volt: Kelet-Európában (a mai Ukrajna, Belorusszia, a balti államok és Lengyelország területén), Közép-Európában (Kárpát-medence) és Dél-

³WHO World Malaria Day 2012: http://www.who.int/mediacentre/news/releases/2012/malaria_20120424/en/index.html

⁴Endémiás terület: olyan földrajzi régió, ahol egy adott járványos megbetegedés rendszeresen és tömegesen előfordul.

Európában (Mediterráneum). Közép- és Dél-Európában a *P. vivax* és *P. malariae* mellett a *P. falciparum* is előfordult.

Magyarország a malária epidémia tekintetében Európa egyik legerősebben sújtott országa volt a 19. században megindult mocsár lecsapolásokig. A malária járványtánát a 19. század végén Erdélyben **id. Jancsó Miklós**⁵ orvos parazitógus vizsgálta behatóan (Szállási <http://www.orvostortenet.hu/tankonyvek/tk-05/Szallasi/index.php#>). A hazai malária felszámolására 1937-től maláriaállomás-hálózatot hoztak létre az országban, amelynek feladata a gyógyítás és regisztrálás mellett a megelőzés biztosítása is volt. **Lőrincz Ferenc** és **Lovas Béla**⁶ maláriaorvosok tevékeny részt vettek a malária elleni küzdelemnek ebben a szakaszában (Lőrincz 1981-82, Makara és Mihályi 1943; Lovas felvételeivel). A második világháború után **Zoltai Nándor** orvos irányításával folyt az az összehangolt, országos eradikációs program, amelynek eredményeként a WHO 1963-ban Magyarországot maláriamentesnek nyilvánította (<http://www.oek.hu/oek.web?nid=952&pid=1>).

A második világháború végén Dél-Európában, Spanyolországtól Bulgáriáig évente nagyjából 4 millió maláriás eset fordult elő. 1956-ra ugyanitt a megbetegedések száma évenként tízezer alá csökkent (Levine 1961). A tendencia folytatódott, az 1950-es évek végére a kontinensen megszűnt az endemikus malária. Európából a maláriaszűnyog fejlődéséhez szükséges mocsarak lecsapolása és a DDT rovarölőszert alkalmazása, továbbá a lakóépületek komfortviszonyainak megváltozása tüntette el a maláriát, a kritikus szint alá csökkentve a *Plasmodium*-mal fertőzött vektor szervezet, az *Anopheles* genuszba tartozó szűnyogok népességét. Ma, amikor csupán a trópusokról hazaérkezők hurcolják be a kórokozót, hajlamosak vagyunk a maláriát trópusi betegségnek tartani, holott nem az.

A humán köztigazdában élő *Plasmodium*-fajok fejlődési ciklusa csak akkor lehet teljes, ha a környezet középhőmérséklete 16 °C fölött van, másképp az ivaros szakasz nem játszódik le a szűnyogban. A továbbadás feltétele, hogy a fertőzött szűnyog 10 napon belül kétszer szívjon vért. A mérsékelt övben régen jellemzően a meleg évszakban történtek a fertőzések. Magyarországon például Erdélyben, Kolozsvár környékén, többszáz maláriás esetet tartottak nyilván a 19. század utolsó harmadában. A kórokozó javarészt a *Plasmodium vivax* volt, utána a *Plasmodium falciparum* következett és kis gyakorisággal a *Plasmodium malariae* is jelen volt (Jancsó 1906). Még a hegyi fálvakkból is rendszeresen előfordultak *Plasmodium falciparum* fertőzések esetek, ami azért figyelemreméltó, mert a nemzetközi szakirodalomban, a nyugat- és dél-európai adatok ismeretében, a *Plasmodium falciparum*-ot csak a meleg déli területen tartják veszélyesnek. 1888 és 1904 között Kolozsvár városában és a térség falvaiban 1593 maláriás megbetegedés történt (ebből 710 eset magában a városban, a Szamos menti peremterületeken). Vérvizsgálatot 1056 esetben végeztek, ebből a kórokozó megoszlása a következő volt: 603 *P. vivax*, 325 *P. falciparum* és 128 *P. malariae*. Tehát egykor a „trópusi malária” kórokozója, a *Plasmodium falciparum* is igen jelentős arányt képviselt Erdélyben.

A *Plasmodium vivax* földrajzi elterjedése a legnagyobb a humán malária kórokozók között. Bár az általa okozott malária nem végzetes, ez a faj bizonyul a legtöbbször rezisztensnek a gyógyszerekkel szemben. Ugyanakkor a feltételezett gyógyulást követően gyakran kiújul, valamint az endémiás területre látogató utazók körében tapasztalható fertőzési aránya is magas. Hipnozoitái évekig életképesek, részben ez felelős a kiújulásért (recidíva). Ezért a *Plasmodium vivax* jelenleg az endémiás területeken kívül a leginkább figyelemreméltó malária kórokozó.

Védekezés a malária ellen

A védekezés leghatékonyabb lehetősége ma is elsősorban a megelőzés, a humán környezetben óvintézkedéseket tesznek a rovarcsípés elkerülésére. Az egyik hatékony intézkedés a tartós anyagból készült, rovarirtószerezrel átitatott szűnyogháló terjesztése az endémiás területeken. Ugyanitt nagy gondot fordítanak az *Anopheles* tenyészhelyeinek felszámolására. A gyógyszeres kezelés ma is az orvostudomány egyik kihívása.

A malária elleni védekezés történetében a lázrohamok csillapítására használt első módszer a kinin-tartalmú szerek fogyasztása volt. A **kinin** egy természetes alkaloida, amely a Dél-Amerikában őshonos kinafa fajok kérgében halmozódik fel nagy mennyiségben⁷, így Európában csak a 17. század közepétől vált elérhetővé. A kinin kizárólag

⁵Id. Jancsó Miklós (1868-1930) kolozsvári orvos, az első hazai malária tárgyú monográfia készítője és a hazai maláriakutatás megalapozója.

⁶Lovas Béla (1913-2003): orvos, pályája elején maláriaorvos, majd a Második Világháború után megindult hazai elektronmikroszkópos kutatások aktív résztvevője, nyugdíjbavonulása után a vízi mikroszkopikus élővilág élesszemű, szenvedélyes bűvára. Tudományos munkásságán túl, egyedi preparálási és mikroszkopizálási módszerei, továbbá mikroszkópos fénykép- és videofelvételei számos hazai és külföldi ismeretterjesztő lapban és más médiában láttak napvilágot. Könyvei napjainkban is szolgálják a mikrovilág megszerettetését, gazdag mikrográfiai hagyatéka pedig az egyetemi oktatást.

⁷A *Cinchona* vagy *Quina* genuszba (Rubiaceae – buzérfélék családja) közel 40 örökzöld cserje faj tartozik, amelyek az Andok keleti részének a trópusi övben elterülő részén élnek. Az őslakos kecsua indiánok a *Plasmodium falciparum* okozta lázrohamokat a kinafa porráőrölt kérgének folyadékkal történő bevitelével enyhítették. A gyógynövény használatára és hatására a misszionáriusok hamar felfigyeltek és a kinin rövidesen

az ú.n. eritrociter fázisban hatásos, a májban fejlődő parazitára hatástalan, ugyanis a vörösvértestben fejlődő skizontok anyagcseréjét a hemoglobin lebontási útvonalának gátlásán keresztül akadályozza. (A májban fejlődő skizontok ellen az atovaquone-proguanil hatásos.) A malária paraziták eukarióta voltának felfedezése a metilénkék-eozin festéshez kötődik, ezt a festéket nem csak a diagnosztikában, hanem a kórokozó elpusztítására is használták. Azonban jelentős mellékhatásai voltak, hatékonysága pedig a kinin alatt maradt. A **klorokvin** 1934 óta a legszélesebb körben használt antimaláriás szer. Hatásmechanizmusa hasonló a kininéhez, a hemoglobin *Plasmodium falciparum* általi lebontása során képződő biokristályok, a. hemozoin szemcsék létrehozását gátolja, mivel a vegyület maga kötődik a hemhez. A klorokvin ellen azonban idővel a különböző *Plasmodium* törzsek ellenállóak lesznek. A **rezisztencia** miatt mind újabb és újabb hatóanyagokat vonnak be a malária elleni gyógyszeres küzdelembe. Jelenleg az **artemizinin**-származékok sikeresek, bár helyenként a kórokozó már ezek ellen is rezisztens. A gyógyszer-hatóanyagok kombinációival lehetséges még sikeresen küzdeni a rezisztens törzsek ellen. Tanulságos, hogy a hatóanyag elleni rezisztencia miatt nemrég újból megjelent a malária Amazónia Peruhoz tartozó területén és Ázsiában, Afganisztán északi részén.

A maláriával az emberi immunrendszer nem képes eredményesen megbirkózni, sőt a kórokozók részleges immunszuppressziót okoznak, kaput nyitva másodlagos fertőzések előtt. A jelenség oka az, hogy a védekező rendszer beindításában kulcsszerepet játszó dendritikus sejteket működésképtelenné teszik a hemozoin kristályok (Urban és Todryk 2006). A patogén sikerének egyik titka a rejtőzés lehet. Újabb adatok szerint több *Plasmodium* faj más sejteket is megfertőz, mint azt a standard életciklus alapján feltételezték. A közelmúltban vált ismertté, hogy a rácsálók egyik malária parazitájánál a sporozoiták behatolhatnak makrofágokba, majd sikeresen kijutva onnan epitélium sejtekbe és fibroblasztokba is bejutnak. A hipnozoitákkal nem rendelkező *Plasmodium falciparum*-nál és *Plasmodium malariae*-nél is előfordul évek múltán visszaesés. A háttérben a fehérvérsejtek egy csoportja áll, a dendritikus sejtek, amelyek trójai falóként hordozzák a gyógyultnak tűnő egyénben a parazitákat, amelyek majd megfelelő hőmérsékleti és egyéb környezeti feltételek hatására újból a klinikai tünetek megjelenéséhez vezetnek. Főemlősökben, köztük az emberben, sikerült tisztázni a lép szerepét a krónikus malária folyamán. Fertőzött emberben nagyszámú pecsétgyűrű-alak és skizont gyülemlik fel a lépben. Ez csökkenti ugyan a tünetek súlyosságát (például a cerebrális malária kialakulását, amely az agyi kapillárisok eltömődése révén végzetes hatású), de hosszútávon elősegíti a kórokozó megmaradását a szervezetben. Feltételezik, hogy a lépben a dendritikus sejtek felveszik és akár évekig tárolják kórokozókat. A gyógyszerhatóanyagok viszont a dendritikus sejtekben rejtőző parazitára nem hatnak, így a túlélés biztosított (Wykes és mtsai 2012).

A *Plasmodium* fajokat világszerte intenzíven kutatják. A főbb kutatási irányzatok közé tartozik a kórokozó jelenlétének kimutatása a lappangási időszakban, az eritrociter-szakaszban az antimaláriás szerekkel (klorokvin, artemizin) szemben fellépő rezisztencia, valamint az *Anopheles* vektor ellen használt piretrin-származékokkal szembeni rezisztencia vizsgálata. Egy új megfigyelés a kongenitális (várandós anyából a magzatba átadott) malária, amely ritka, de létező jelenség. A korábbi ismeretekkel szemben kiderült, hogy a fehérvérsejtek egy csoportja (dendritikus sejtek) is hordozhatja a kórokozót. A diagnózis céljára különféle gyorsteszteket fejlesztenek, sikerrel. A megelőzés jelenleg csak gyógyszeres profilaxissal lehetséges, vakcina előállítása az utóbbi harminc év meg nem valósult célja.

A Piroplasmorida rend

Főként emlősök, továbbá kisebb számban madarak vérésejtjeiben élősködnek, itt történik a merogónia. Terjesztőjük döntően kullancs, egyeseknél pióca. Számos veszélyes háziállat- és humán kórokozó van köztük. A gerinces gazdafajhoz nem kötődnek specifikusan.

Életciklusuk alapvonásai hasonlóak a Haemospororida fajokéhoz, de abban térnek el, hogy a *Babesia* fajoknál skizogónia általában nem történik, a merogónia során egyszerűen kettéosztódnak. A gamogónia és a sporogónia valamennyi Piroplasmorida-nál a vektorban történik. Egyik faj sem képez haemozoin biokristályokat, ezért a Piroplasmorida fajok okozta betegségek, például a a babéziózisok egyik legfőbb tünete a **vérfestékvizelés**.

világszerte ismertté vált, mint egyetlen hatásos szer a malária gyógyításában. Európában 1640-től *pulvis patrum* és más neveken forgalmazták. A megnövekedett kereslet hatására a kinafa természetes élőhelyén megritkult, mind nehezebb volt kininhez jutni, más térségben pedig nem sikerült ezeket a cserjéket meghonosítani. Ezért felmerült az igény a hatóanyag előállítására. Elsőként francia tudósok izolálták az alkaloidát 1820-ban, amelyet ők neveztek el kininnek, ekkortól a kéreg-örlemény helyett már a kivont, tisztított alkaloidát alkalmazták. A kinin szintetikus előállítása azonban igen sokára következett be (1970, ill. a természetazonos sztereoizomeré: 2001). Mivel eközben számos szintetikus alkaloidát állítottak elő a malária ellen, mint pl. a klorokvin, a primakvin vagy a proguanil, a kinin előállítása már inkább csak tudományos kihívás, semmint gyakorlati cél volt.

A vörösvértestben élnek az akár végzetes vérszegénységet, veseelégtelenséget okozó *Babesia* fajok, a **babéziózis** okozói. Az elsősorban rácsálókban élő *Babesia microti* a kis *Babesia* fajok (*Babesia* sensu lato) csoportjába tartozik (trofozoita mérete: 1–2,5 µm), ahol a merogónia során négy merozoita keletkezik, amelyek jellegzetes tetrád (vagy máltai kereszt) alakban helyezkednek el. A szűkebb értelemben vett *Babesia* fajok az ú.n. nagy *Babesia* fajok (pl. *Babesia canis* fajkomplex, *Babesia bigemina*, *Babesia caballi*, a trofozoita mérete: 2,5–5 µm), amelyeknél a merogónia folyamán két merozoita keletkezik. A fenti csoportosítást részben a molekuláris vizsgálatok is alátámasztják.

A leírt fajok száma egyre növekszik, több, mint száz faj ismert. Állat- és humánegészségügyi szempontból egyre nagyobb figyelem irányul a csoportra. A *Babesia bigemina* például szarvasmarhánál és szarvasféléknél 50%-os mortalitást okozhat.

A *Babesia microti*, *Babesia divergens* és több további, korábban csak állatokból ismert *Babesia* faj az emberre nézve növekvő jelentőségű veszélyes kórokozók, már 1956 óta jegyeznék fel emberi haláleseteket babéziózis következtében. Észak-Amerika keleti partvidékén a humán babéziózis esetek aránya növekvőben van a Lyme-kóros esetekéhez képest (Lack és mtsai 2012). A tünetekért a kórokozó merogónia folyamata felelős, egyedül ez történik az emberben. Európában a legtöbb emberi fertőzést a hagyományos diagnosztikai módszerek alapján a *Babesia divergens*-nek tulajdonítják, míg Észak-Amerikában a *Babesia microti*-nak, de a molekuláris vizsgálatok tanúsága szerint több, eddig részben ismeretlen faj is fellelhető a humán mintákban. A kórokozó transzfúzióval emberről emberre is terjedhet.

Európában az emlősgazdák körében leggyakrabban kutyák fertőzöttek (a *Babesia canis* fajkomplex), de a trópusokon, az állati patogén protozoonok között, a Trypanosomatida-k után a *Babesia* fajok a legjelentősebb háziállat-kórokozók (Hunfeld és mtsai 2008).

A *Cytauxzoon* fajok macskafélékben, eleinte az endotél-sejtekben, majd a vörösvértestekben élnek, anémiát és velejáró egyéb tüneteket okoznak, kullancsok terjesztik őket. Vadonéló állatokban a fertőzés rendszerint nem végzetes. Fogságban (állatkertben vagy cirkuszban) tartott vadállatoknál, valamint házimacskánál – bár előfordulhat tünetmentes eset is –, a fertőzés gyakran napok alatt az állat elhullásához vezet.

A *Theileria* fajok sporozoitái először limfocitákban fejlődnek, utána hatolnak be a vörösvértestekbe, és vadonéló, valamint háziastított kérődzők betegségét okozzák. A háziállatok között a szarvasmarha állományokban végezhetnek különösen nagy pusztítást, elsősorban Afrikában a Szaharától délre fekvő országokban, valamint Délkelet-Ázsiában. A *Theileria parva* a kelet-afrikai parti láz kórokozója. (Schnittger és mtsai 2012)

A csillós egysejtűek törzse– Ciliophora

A leglátványosabb, legváltozatosabb formavilágú édesvízi, tengeri és talajlakó egysejtűek, amelyek jól használhatók a vízminőség alakulásának nyomkövetésére, ezért az alkalmazott ökológiában (pl. szennyvízbiológia) fontos szerepet töltenek be mint szaprobiológiai indikátorok (Foissner és mtsai 1991, 1992, 1994, 1995, Berger és mtsai 1997). Minden lehetséges habitatban előfordulnak, de legtöbbször a különböző vízi habitatokban tanulmányozták őket. Fontos elemei az áramlóvizek táplálékhálózatának (pl. Csutorné Bereczky 1993, 1994), csakúgy, mint a speciális vízi és szárazföldi biotópokénak, köztük a Magyarországon jellemző szikéseknek (pl. Szabó 2000).

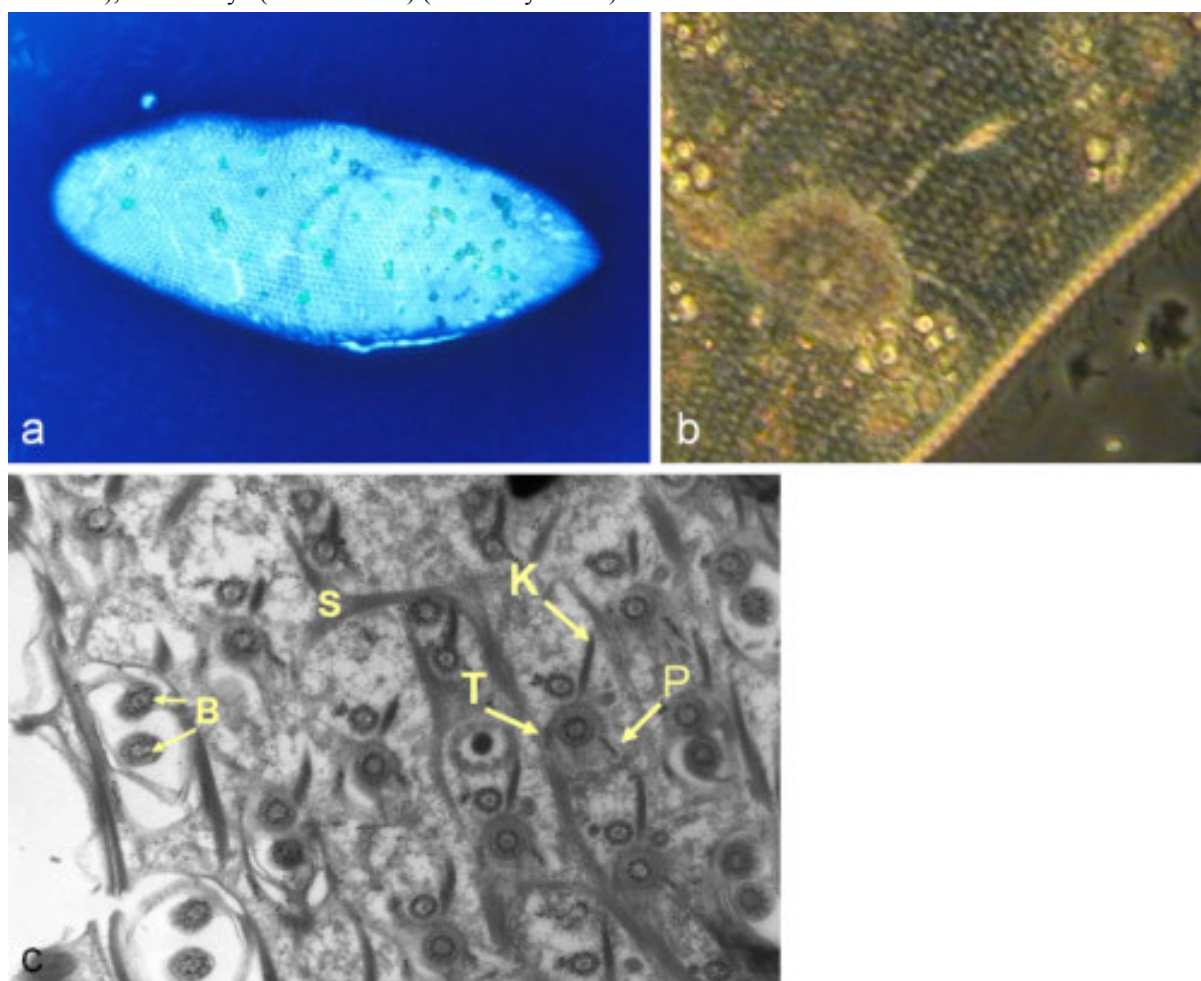
Régebbi nevük Ciliata, vagy a mikroszkopizálás kezdeti időszakában Infusoria, azaz „ázalékállatkák”, „ázalagok”. 8000-nél is több csillós-faj ismert, testalakulásuk és életciklusuk alapján monofiletikus egységet alkotnak. Szipinomorfiájuk a kortex szerkezete, a magdimorfizmus és a jellegzetes ivaros folyamat, amelyet a csillósoknál konjugációnak neveznek.

A csillós morfológia alapvető sajátosságai a következők. A **kortex** vagy kortikális plazma, kortikális réteg biztosítja az egysejtű alakját. 1–4 µm vastag, részei a pellikula és a csillózat axonémán kívüli része az ú.n. **infraciliatúra**.

A **pellikula** részei a sejthártya és az esetleges, azon kívül elhelyezkedő alkotók: pl. a perilemma, a membránalveolusok és a sejtvázalemekben gazdag epiplazma. A csillók tövének közelében szabályos rendben kis bemélyedések sorakoznak, ezek a **parasomalis zsákok**, ahol endo- és exocitózis történik, előbbi pinocitózis formájában (fagocitózis csak a sejtszájnál lehetséges). A sejthártya alatt húzódó **alveolus rendszer** lapos zsákjai szabályos, mozaikos mintázatot alkotnak, többnyire fajra jellemző elrendeződésben. Az alveolusokban lehetnek a kortikális plazma szilárdágát növelő anyagok, pl. fehérjelemez (Euplotes) vagy mésztartalmú szénhidrátlemezek (Coleps). Az alveolusok az ionregulációban is fontos szerepet tölthetnek be. A tágabb értelemben vett pellikulához

tartozik a fehérjékből álló **epiplazma**, amely a membrán alveolusok alatt helyezkedik el, valamint két longitudinális lefutású mikrotubulus rendszer: **szupra-** és a **szubepiplazmatikus mikrotubulusok**. Szerepük a morfogenezisben és a sejtalak megtartásában van.

Az **infraciliatúra** a csillózat axonémán kívüli komponenseinek együttese. Ide tartozik a bazális test és a sejtvez különböző filamentumaiból álló rostrendszerek. Az **infraciliatúra** alapelemei **kinetidák**, amelyek egy csillósortban (kinéta) magányosan vagy párosával, esetleg többbedmagukkal elhelyezkedő alapi testek és a hozzájuk tartozó rostrendszerek működési egysége. Egyesével helyezkednek el a szomatikus monokinetidák, párosával a szomatikus dikinetidák (pl. Colpodea osztály) és többbedmagukkal a szájkoszorús csillósok orális polikinetidái. A dikinetidában nem feltétlenül visel csillót minden alapi test, a *Paramecium* fajoknál csak az egyik van. A kortikális rostrendszer elemei az előre felé irányuló **kinetodezmális fonalak** amelyeket nem mikrotubulus jellegű fehérje filamentumok alkotnak, az oldalirányban lefutó **transzverzális mikrotubulusok** és **apostciliáris mikrotubulusok**, amelyek ferdén hátrafelé húzódnak. Ezeket a bélyegeket a rendszerezésben is felhasználják. Az alapi testeket a kinetodezmális fonalak és a posztciliáris mikrotubulusok kötik össze, ennek eredményeképpen jönnek létre a hosszanti csillósorok, amelyeket **kinétának** nevezünk. A testi kinétákat **szomatikus** csillósoroknak is nevezik, mivel a testen húzódnak. Az orális régió területén található a **periorális kinéták**: gyakran szinciliumok, például hullámzóhártya (membrana undulans), sodróhártya (membranella) (vízörvény-keltés).



4.41. ábra A csillós cortex elemei a) a papucsállatka (*Paramecium* sp.) kinétái b) a *Paramecium* kortikális alveolusai felülnézetből (fáziskontraszt felvétel) c) a *Paramecium tetraurelia* kortexe felülnézetben a szubpellikuláris rostokkal (S) és a kortikális rostokkal (K – kinetodezmális rostok, T – transzverzális mikrotubulusok, P – posztciliáris mikrotubulusok; T és P valamint a bazális testek (B) területén a béta tubulin jelölések láthatók (immungold)) (c forrás: CIL:1312, Richard Allen)

Az orális apparátus az életmóddal összefüggésben változatosan alakul. Néhány jellegzetes példa (a teljességre törekvés nélkül): 1. A sejt szája a sejt csúcsi vagy oldalsó részén nyílik, beöblösödés nincs (*Coleps* spp. – rablócillós). 2. Varsaszáj: mikrotubulus kötegek merevítik, előfordulása: a hosszú fonalas algákat és fonalas cianobaktériumokat

fogyasztó fajoknál mindenképpen megfigyelhető (*Nassula* spp. – varsaállatka). 3. Beöblösödő szájmező mélyén nyílik a sejtszáj, szinciliumok megjelenése (*Paramecium* spp. – papucsállatkák). 4. Bonyolult szinciliumok változatos örvényszerveket hoznak létre (*Stentor* spp. – kürtállatkák).

Rendszerükben két altörzset és 11 osztályt különböztetnek meg (Lynn 2010).

A Postciliodesmatophora altörzs

A jól fejlett posztciliáris mikrotubulusok jellegzetes elrendeződéséről kapták a nevüket. A membránalveolusok gyengén fejlettek, a parasomális zsákok hiányzanak. Nagy, feltűnő adorális membranella zónájuk van.

A Karyorelictea osztály

Makronukleuszuk diploid, ez feltételezések szerint ősi bélyeg. Testi csillózatuk *dikinetidákból* áll. Egyedülálló extruszómatípusuk a csalánsejtre emlékeztető nematociszta. A legtöbb faj megnyúlt testű, a tengeri homokos üledék parányi, vízzel telt járataiban él (az ú.n. intersticiális víztérben), például a Gelei Józsefről elnevezett *Geleia* fajok. A *Loxodes* genusz fajai édesvizek, alacsony oxigén koncentrációjú élőhelyeken élnek.

A Heterotrichea osztály

Fejlett örvényszervük van, amely számos sodróhártyából (membranella) és egy hullámzóhártyából (membrana undulans) alakul ki, az örvényszerv által keltett vízáram hajtja a táplálékot a sejtszájhoz. A testi csillózat *dikinetidákból* áll (hasonlóan a Karyorelictea-hoz). Rendszerint nagy méretűek és főként az alzat közelében élnek (*Stentor coeruleus* – kék kürtállatka, a nyálkaburokban élő *Stentor roeseli*, *Blepharisma* – szemhéjállatka fajok, a szimbionta algákkal együttélő *Climacostomum virens*, és az akár 3 milliméterre is megnövő *Spirostomum ambiguum*).

Az Intramacronucleata altörzs

A makronukleusz osztódásában résztvevő mikrotubulusok a makronukleuszon belül találhatók.

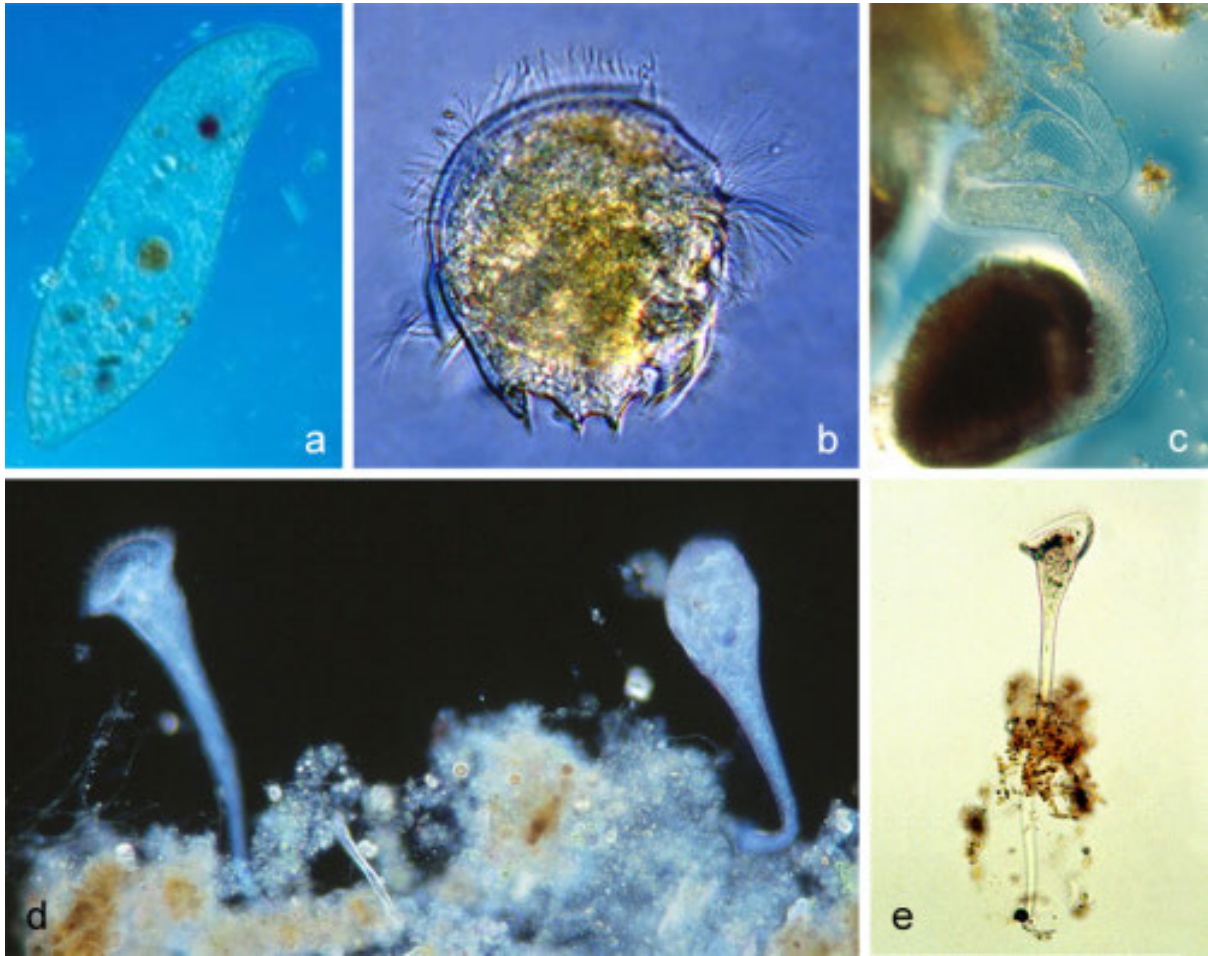
Az Armophorea osztály

Az osztályt a molekuláris filogenetikai eredmények alapján hozták létre, egyike az ú.n. “riboclass” osztályoknak. Morfológiai apomorfiát még nem sikerült találni a csoportban. Fejlett örvényszervük van, anaerobok, többségük az iszapos üledékben jellemző. *Metopus* spp., *Nyctotheroides*, *Caenomorpha*, *Saprodinium* fajok. A *Nyctotherus* fajok endobionták a legkülönbözőbb állatok (a csótányoktól az emlősökig) bélcsatornájának hátsó traktusában élnek.

A Spirotrichea osztály

Fejlett örvényszervük van, a testi csillózat a főleg planktonikus fajokat tartalmazó **Oligotrichia alosztályban** redukált (*Halteria grandinella*), a másik két alosztálynál *cirruszokká* alakul. A **Hypotrichia – járólábacsok csillósok alosztályába** számos alzaton élő és planktonikus faj tartozik. Vizeinkben gyakori faj a *Stylonychia mytilus* – kagylóállatka vagy az *Euplotes* fajok. A **Choreotrichia alosztályba** tartozó **Tintinnida** rend fajai (“harangosállatkák”) mind planktonikusak, gazdag formavilágú lorikákat készítenek, amelyek többnyire jól fosszilizálódnak. **Ifj. Entz Géza**⁸ volt a csoport egyik specialistája. A zömmel tengeri fajok mellett kevés édesvízi is van (pl. *Codonella cratera*).

⁸Ifj. Entz Géza (1875–1943) protisztológus, a dinoflagelláták és tintinnidák kutatója, a magyar hidrobiológia egyik kiemelkedő egyénisége.



4.42. ábra Csillós egysejtűek I. a) *Loxodes magnus* (Karyorelictea osztály) (b) *Saprodinium caudatum* (Armophorea osztály) Heterotrochea osztály: c) *Spirostomum ambiguum* d) *Stentor* sp. szerves törmeléken rögzülve e) *Stentor roeseli* nyálkaburokban

A Colpodea osztály

Testi csillóik *dikinetidákból* állnak, a dikinéta mindkét tagjáról erednek csillók. Édesvízi és talajlakó csillósok. A Colpoda fajok nedves mohapárnában nagy tömegben fordulnak elő, bemélyedő szájmezőjük miatt jellegzetes vese alakjuk van. A *Colpoda steini* neve veseállatka.

A Phyllopharyngea osztály

A sejtgaratot övező mikrotubulus kötegekből álló ú.n. varsakészülékről kapták a nevüket. *Kinetodezmális fonalaik* oldalirányba vezetnek. A *Phyllopharyngia* alosztály tagjai a lapos testű bakterivor *Chilodonella* fajok. A *Chonotricha* (tölcsérszájúak) és a *Suctorina* (szívókások) erősen specializált, szesszilis vagy epibionta szervezetek, testi csillózatuk nincs, az ivartalan szaporodás bimbózással történik és a leánysejt (az ú.n. "lárva") rendelkezik egy rövid ideig varsakészülékre emlékeztető struktúrával. A **tölcsérszájúak** tengeri epizoikus szervezetek, csak a *Spirochona gemmipara* él édesvízben, pataklakó bolharák kopolyáján. A **szívókás csillósok** közepes és magas szervesanyag tartalmú vizekben jellemzőek, ahol gyakran más csillósok predátorai.



4.43. ábra. Csillós egysejtűek II. Colpodea és Phyllopharyngea a) *Colpoda* sp. (Colpodea) b) *Spirochona gemmipara* (Conotricha) c) egy szívókás csillós faj (Suctorina)

A Nassophorea osztály

A sejtgarat körül itt is garatvarsa található. A kinetodezmális fonalak előre vezetnek. Mono- vagy dikinetidáik vannak, több fajnál trichociszták (az extruszómák egyik típusa) is előfordulnak. Ide tartoznak a fonalas cianobaktériumokat fogyasztó *Nassula* fajok, a varsaállatkák, vagy a *Pseudomicrothorax* fajok.

Az Oligohymenophorea osztály

A csoport legősibb tagjaira a sejtájhoz vezető három membranella és egy parorális membrán jellemző, de ettől az alapszabástól különböző eltérések lehetnek. Testi csillózatuk rendszerint monokinetidákból áll. A legnagyobb fajszámú csillós-osztály.

A **Peritrichia alosztály (szájkoszorús csillósok)** erősen specializált, szesszilis élőlények, egyik világszerte elismert kutatójuk **Stiller Jolán**⁹ volt. Sok fajnál a sejt hosszú, kontraktilis vagy merev nyélen ül. A *Vorticella*– harangállatka fajok magányosak, számos faj azonban nagy telepet képez (*Carchesium*, *Zoothamnium*). Sokuk növények vagy állatok felszínén élő epibionta (*Thuricola*, *Pyxicola*, *Opercularia*). Néhány aktívan mozgó is van közöttük, ilyenek a *Trichodina* fajok, amelyek rendszerint állatok felületén élnek. Egyes *Trichodina* fajok ivadékhalak kopolyáján kifejezetten kártevőnek minősülnek. A többségükben helytűlő szájkoszorús csillósok szűrőgető táplálkozásukkal meghatározó jelentőségű baktériumfalók. Komoly szerepük van a vizek öntisztulásában, csakúgy, mint a biológiai szennyvíztisztítás aerob fázisában. Az élőbevonat, más néven biofilm fontos komponensei.

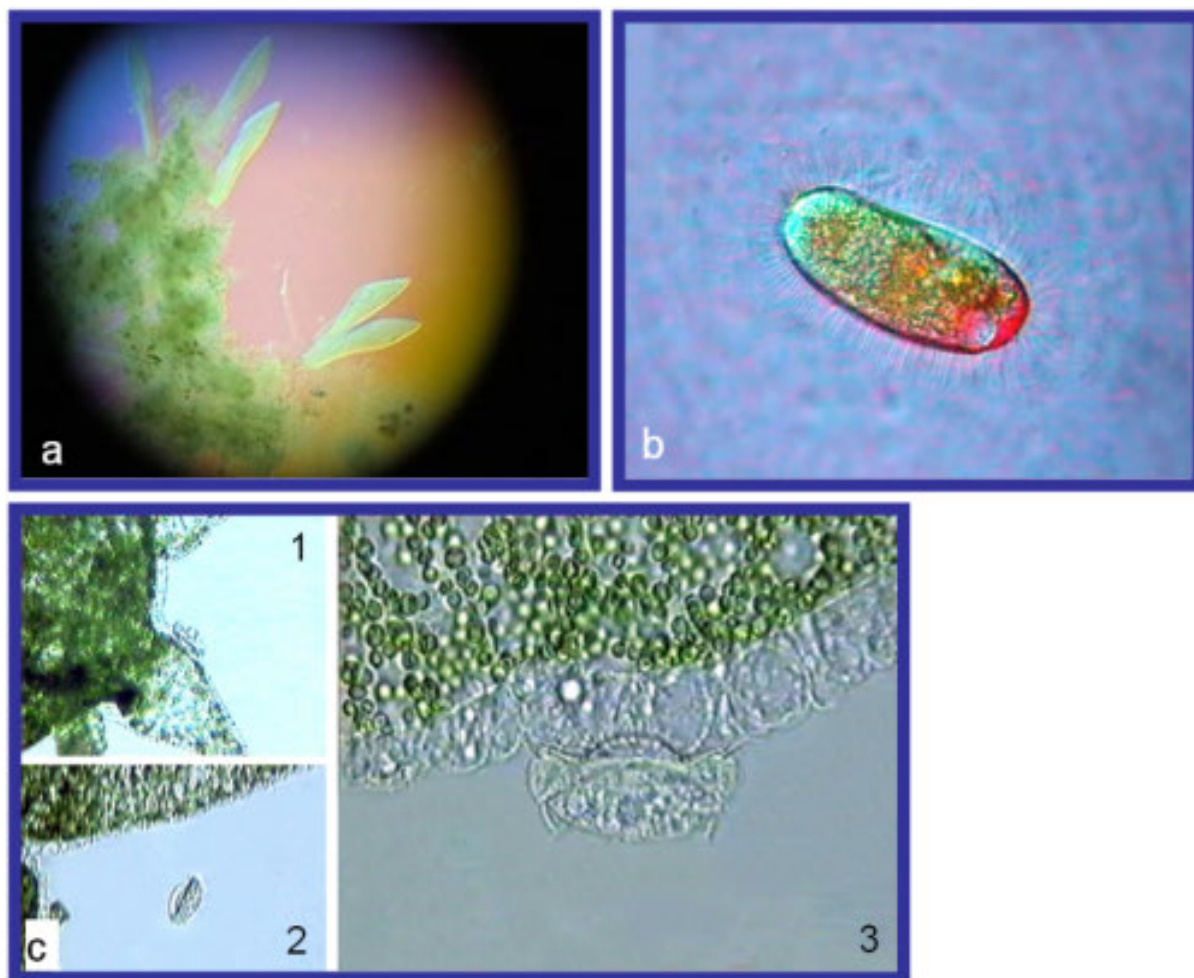
Az **Astomatia** és **Apostomatia** alosztályok főként tengeri gerinctelenekkel együttélő fajokat tartalmaznak.

A legtöbb csillósajt számláló **Hymenostomatia** és a **Peniculia alosztályokba** tartoznak a fontos citológiai modell-szervezetek, a *Tetrahymena* és a *Paramecium* fajok. A Hymenostomatia alosztályba tartozik a fontos halparazita *Ichthyophthirius multifiliis*. A **Scuticociliatia alosztály** fajainak többsége kisméretű, jellegzetes apomorfiájuk az ún. **scutica**, amely az osztódás során a sztomatogenezisnél megjelenő átmeneti struktúra, a bazális testek jellemző ívelt (horog- vagy szempillaalakú) elrendeződése. Ide tartoznak például a szerves anyagban dús vizekben általában felületeken táplálkozó *Cyclidium* és *Pleuronema* fajok.

⁹Stiller Jolán (1898–1993): protisztológus, Gelei József tanítványa, elsősorban ciliatológus. Számos tudományos cikke és monográfiája mellett két csoportról (Peritricha és Hypotricha) magyar nyelvű határozókönyvet is készített a Fauna Hungariae sorozatban.



4.44. ábra. Csillós egysejtűek III. Szájkoszorús csillósok a) *Vorticella* sp. b) *Thuricola* sp. c) *Zoothamnium* sp. d) *Pyxicola* sp. e) *Opercularia* sp. f) *Carchesium* sp.



4.45. ábra Csillós egysejtűek II. folytatás a) *Paramecium caudatum* szerves törmeléken táplálkozik – felső sor bal oldali videó; b) *Pleuronema* sp. hullámzóhártyája és a lüktető üröcske működése – felső sor jobb oldali videó; c) 1-2-3 *Trichodina pediculus* zöld hidrán – középső sorban, ill. alsó sorban lévő videók

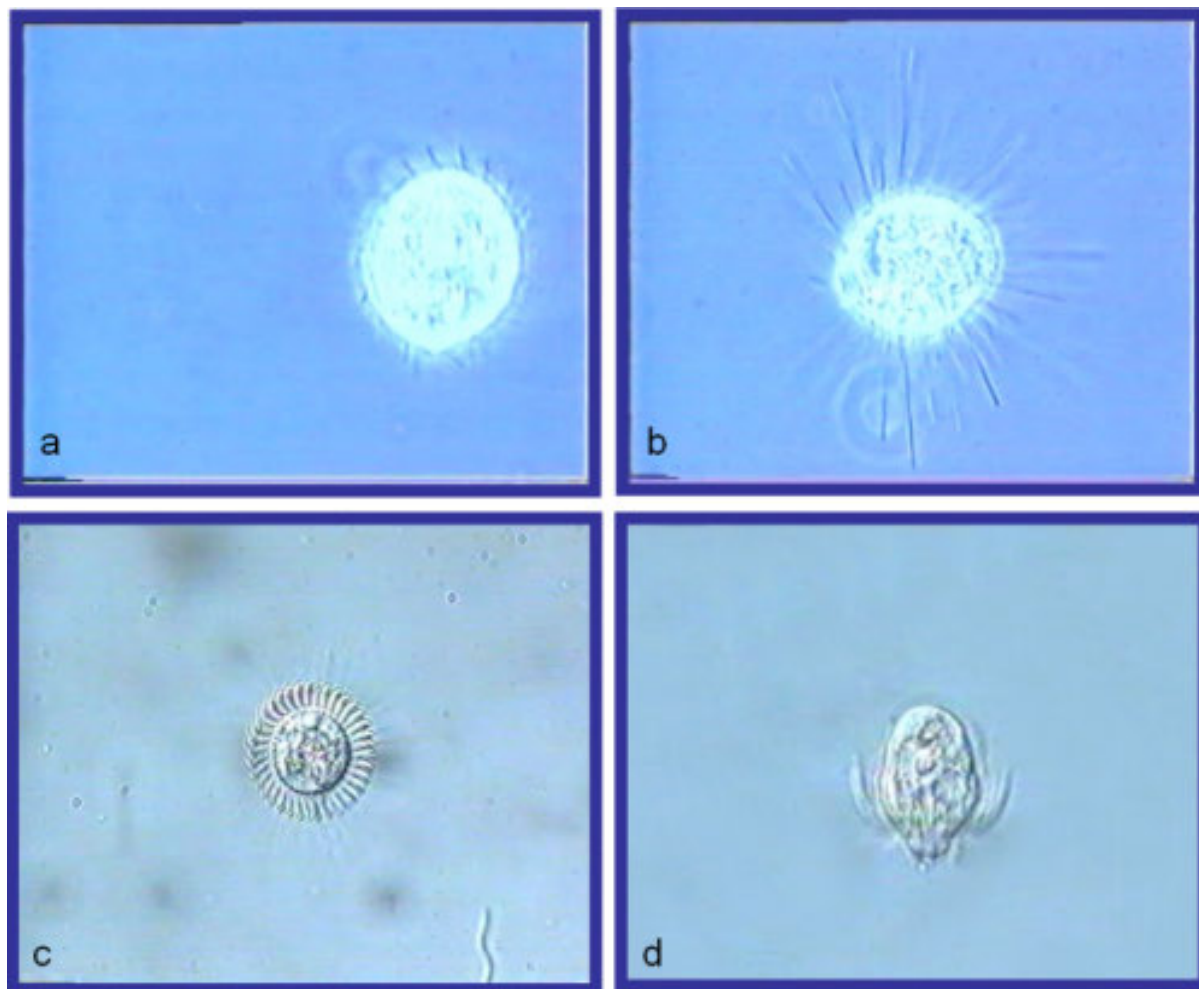
A Prostomatea osztály

Egyike a kis fajszámú csoportoknak, de egyes fajok helyenként igen nagy egyedsűrűségben vannak jelen, ezért táplálékozásukkal komolyan befolyásolják a plankton abundancia-viszonyait. Sejtszájuk a test csúcsi részén (apikálisan) vagy szubapikálisan helyezkedik el. A testi csillózat egyszerű monokinetidákból áll, legfeljebb a sejtszáj körül lehetnek polykinetidák. A sejtszáj körül sok aktív predátornál *toxiciszták* láthatók. A *Coleps* – rablócsillós-fajok között ragadozó és bakterivor egyaránt megtalálható. Gyakran legyengült vagy döglődő halakon tömegével lepik el a testet, és a kopoltyúkat. Apró gerinctelenek maradványain is megtalálhatók, amint mizocitózissal táplálkoznak. Jellegzetes áttört mintázatot mutató páncélzatuk az alveólusokban képződött szénhidrát mátrixba rakódó kalciumfoszfokarbonátokból áll. A *Prorodon* fajok ragadozók.

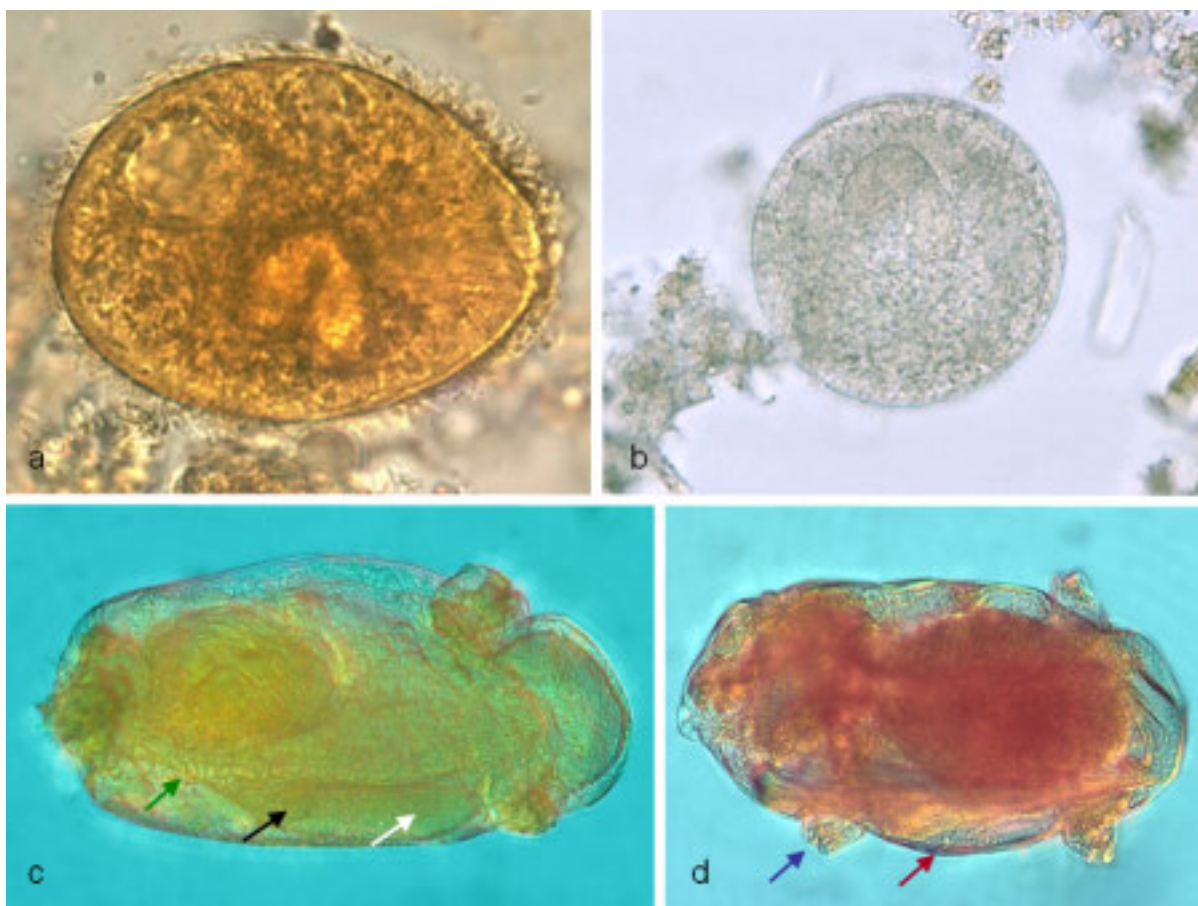
A Litostomatea osztály

Szájkörüli csillózatuk a testi csillózatból alakult ki. Testi csillózatuk *monokinetidákból* áll. A **Haptoria** alosztály tagjai ragadozók, toxicisztákkal bénítják meg csillósokból és ostorosokból álló prédájukat. Számos nagy termetű, természetes vizeinkben gyakori csillós tartozik ide (*Didinium nasutum* – ormányos csillós, *Dileptus margaritifera* – lúdnnyakú csillós, *Lacrymaria olor* – hattyúnyakú csillós). Egyesek gömbölyded, planktonikus alakok, mint a Cryptomonadea szimbiontát tartalmazó, vízvirágzást okozó tengeri *Myrionecta rubra*. Édesvizekben rendszeresen előfordul közeli rokona, az *Askenasia volvox*. Az *Actinobolina radians* szintén planktonikus ragadozó, jellemző zsákmányszervezete a *Halteria*. Táplálékszerzéshez sugárirányban kiölti hosszú, módosult tapogatóit, amelyek végén erősen fénytörő toxiciszták találhatók. A tapogatók érintése végzetes a zsákmány számára. Úszáskor a tapogatókat visszahúzza. **Trichostomatia** alosztály tagjainak nincsenek toxicisztái. Ide tartozik a *Balantidium*

coli amely különféle emlősök (rágcsálók, sertés) vakbelében és vastagbelében él. Emberbe szennyezett táplálékkal kerülhet és hasmenéssel járó tüneteket okoz (**balantidiózis**). Ez az egyetlen emberi csillós kórokozó, a trofont mellett ciszta alakja van amely a széklettel távozik a külvilágba és fertőz a szennyezett vízzel, táplálékkal. A Trichostomatia tagja az **Entodiniomorphida rend** is, amelynek valamennyi faja patások és kenguruk bélcsatornájában él és szimbionta baktériumai segítségével közreműködik a cellulóz lebontásában. A sejtet különleges, vastag pellikula veszi körül, a testi csillók vissza nem húzható bojtokban csoportosulnak. A sejtészáj egy mélyedés (vestibulum) alján helyezkedik el, csillózata a mélyedésbe behúzható. Lófélék vastagbelében élnek a *Cycloposthium bipalmatum* és a *Tripalmaria* fajok. Az *Entodinium* fajok a párosujjú patások bendőcsillósai közé tartoznak.



4.46. ábra. Csillós egysejtűek IV: a Litostomatea osztály képviselői a-b) *Actinobolina radians* – felső sor videói; c-d) *Askenasia volvox* – alsó sor videói



4.47. ábra. a) *Balantidium coli* trofozoita (forrás: CDC DPDx) b) *Balantidium coli* ciszta (forrás: CDC 584 / Dr. L.L.A. Moore, Jr.) c) *Cycloposthium bipalmatum* ló vastagbeléből d) *Tripalmaria* sp. ló vastagbeléből (zöld nyíl: merevítő képlet, fekete nyíl: mikronukleusz, fehér nyíl: makronukleusz, kék nyíl: csillóköteg, bordó nyíl: pellikula)



4.48. ábra. A Haptoria alosztály szabadonélő képviselői a ragadozó lúdnnyakú csillós (*Dileptus margaritifera*) (a-b) és hattyúnnyakú csillós (*Lacrymaria olor*) (c)

A Plagiopylea osztály

Kisfajszámú csoport. A csoportot molekuláris biológiai eredmények alapján hozták létre. Morfológiai apomorfia egyelőre nem ismert, ú.n. „riboclass”-nak tekintik. Pl. *Plagiopyla* fajok.

4.8. A Stramenopila szupercsoport

A Stramenopila szupercsoport számos autotróf, heterotróf és szaprotróf egysejtű csoportot tartalmaz. (Mikológusok gyakran a Straminipila nevet használják.) Feltételezik, hogy a csoport közös őse tért rá az autotróf életmódra és a heterotróf csoportok másodlagosan veszítették el plasztiszukat. A csoport filogenetikai viszonyai mostanában tisztázódnak, taxonómiájuk ezért még átalakulóban van, így a pontos rendszertani besorolás még több esetben várat magára. Heterotróf egysejtűek a Bicosoecida, az Opalinata, a napállatkák közül az Actinophryda, valamint az olyan gombaszerű szervezetek, mint a labirintusgombák (*Labyrinthulomycetes*), a Hyphochytriales és a petespórás gombák (*Oomycetes*). Az intesztinális *Blastocystis* fajok is ebbe a kládba tartoznak. A zömmel autotróf heterokonta alga csoportok az algológia tankönyvek legvaskosabb fejezeit adják. Ide tartoznak például a Chrysomonadea, a Bacillariophyceae, a Xanthophyceae és az Eustigmatophyceae mellett az olykor hatalmasra növvő, kizárólag többsejtű szerveződésű barnamoszatok (*Phaeophyceae*) és még számos kisebb fajszámú algacsoport (főleg piko- és nanoalgák), amelyek egy részére csupán környezeti minták molekuláris filogenetikai vizsgálata (metagenom-elemzések) derített fényt.

A legtöbb egysejtű algafaj Stramenopila (az algológiában a Heterokontophyta elnevezést használják ezekre az autotróf Stramenopila-ra). Közös jellemzőjük, hogy az ostorokat háromosztatú pillák borítják, amelyek terelőlapátként befolyásolják az egysejtű úszásirányát: az előre irányuló ostorszál mozgása az axonéma csúcsa felől indul, de a pillák hatása miatt az egysejtű előre úszik, az ostor vontatja maga után. A másik ostor általában kicsi. A fototróf sztramenopilák ismertése algológiai szakkönyvekben érhető el, e könyvben csak egy kiemelt példa-csoport szerepel közülük (Kiss 1998, Ács és Kiss 2004). Előfordulnak közöttük teljes mértékben heterotróf szervezetek is, amilyen például a Chrysophyceae algák testvércsoportját alkotó sokmagvú, elágazó álláshálózatot képező édesvízi *Leucarachnion* (Grant és mtsai 2009).

4.8.1. A kovaostorosok osztálya – Dictyochophyceae

A csoport másik neve Silicoflagellida. Jellemzőjük az egyostoros vegetatív alakok kovaváza, amely a citoplazmában található, így a váz részletei az élő egysejtűben kevésbé tanulmányozhatók. A szögletes váz külső szegélyén eredő nyúlványok tüskeszerűek, a belsők összeköttetései szabálytalan, rácsszerű mintázatot alakítanak ki. A 10–80 µm átmérőjű kovaostorosok autotrófok, számos kloroplasztisszal. Nemzedékváltó szaporodásuk során előfordul többmagvú, amöboid és sejtaggregációval létrejövő plazmodiális alak (utóbbi 500 µm nagyságú). Egyelőre néhány tíz recens fajuk ismert, azonban virágkorukban, a földtörténet harmadidőszakában számos fajuk létezett, amelyek meghatározóak voltak a tengeri plankton-közösségekben.

Legismertebbek a jól fosszilizálódó *Dictyocha* fajok (*Dictyocha fibula*, *Dictyocha speculum*). Elsősorban a mérsékeltövi és hideg tengerek lakói. Az Adriai-tenger északi részén időnként vízvirágzást okoznak. Nemrég újabb genuszokat írtak le vagy helyeztek át más algacsoportból a kovaosorosok közé, így a csoport jelentősége növekvőben van.

A *Pseudochattonella farcimen* planktonikus tengeri ostorost a közelmúltban írták le. A faj az Északi-tengerben a skandináv partok mentén kora tavasszal, viszonylag alacsony fénymennyiség mellett okoz toxikus vízvirágzást, amely a természetes és tenyésztett halállományban egyaránt jelentős pusztulást okoz. Egyedül 2001-ben a norvég vizeken 1100 tonna akvakultúrában tenyésztett lazac hullott el miatta. A *Pseudochattonella* 1998-as első észlelése óta évente megfigyelhető a vízvirágzás, amelyet a halfarmokon az állomány számottevő vesztesége kísér (Jakobsen és mtsai 2012). A tengeri vízvirágzást okozó *Vicicitus globosus* fajról nemrég derült ki, hogy a kovaostorosok közé tartozik (Chang és mtsai

2012).

4.8.2. A labirintusgombák törzse – Labyrinthulomycetes

A magányos vagy kolóniát alkotó egysejtűek, amelyek szinapomorfiaja az ektoplazma által képzett kiterjedt hálózat különböző felületeken. Az ektoplazma a sejt szélén elhelyezkedő képlet területén lép ki a sejt központi részéből. Ezt az organellumot bothrosoma-nak vagy sagenogenetosoma-nak (rövidebb formában szagenogénnek) nevezik. A telepes *Labyrinthula* fajok sejtjei szabadon „úszikálnak” a sejthártyával borított közös ektoplazma-hálózatban (a mozgás hátterében az ektoplazmában levő aktomiozin áll). Az ektoplazma hálózat segítségével a kolónia hozzátapad a felülethez, továbbá alkalmasint behatol az alzatként szolgáló élőlény szövetei közé. A hálózaton keresztül emésztőenzimeket juttat a sejten kívülre és így teszi hozzáférhetővé a táplálékot. A magányos *Aplanochytrium* fajok nem képeznek több sejtből álló, közös ektoplazma hálózatot, csupán csúszó mozgással siklanak a felszínen. A *Labyrinthula* fajok kétstoros zoospórákkal szaporodnak, míg az *Aplanochytrium* fajok mozdulatlan (aplanospóra) alakkal szaporodnak. A Thraustochytrida csoportban egysejtű, mozdulatlan, többmagvú sejtek (talluszok) képződnek, amelyek körül kialakul egy ektoplazma hálózat, azonban a sejt nem mozog benne.

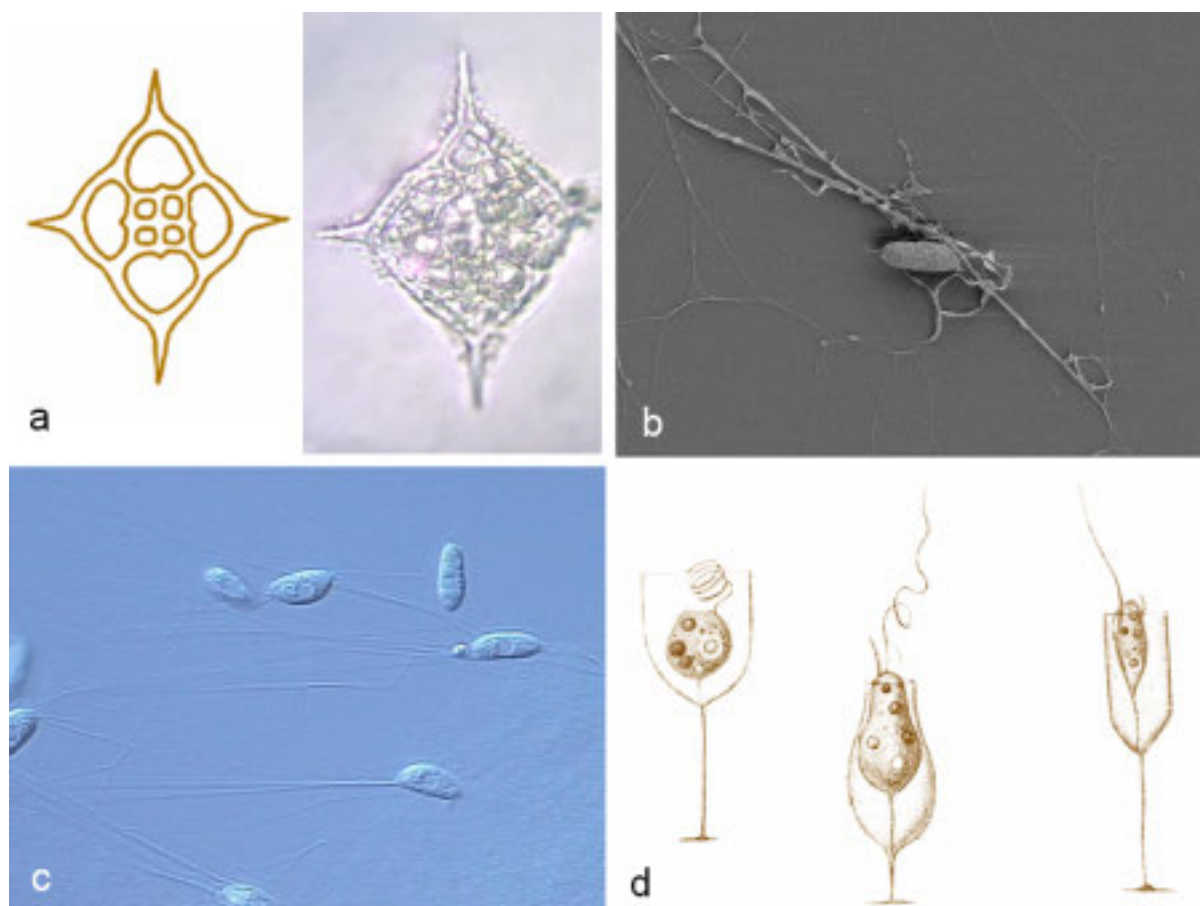
Kis fajszámú csoport, a többség szaprotróf, egyes fajok paraziták. A szabadon élő fajok tengerben élők algák és tengerifű felszínén képeznek sejthálózatokat. Egyesek kontinentális sósvizekben is előfordulnak. Néhány faj parazita, ezek egyrészt tengeri algákat károsítanak, másrészt az észak-amerikai partok mentén élő, akvakultúrában tenyésztett pénzkagyló (*Mercenaria mercenaria*) belsejében élősködnek (Stokes és mtsai 2002). A közelmúltban azonosították az első teresztris fajt: a golfpályákon a gyepetglát alkotó fűfajokban (angolperje, soványperje) azonosítottak élősködő labirintusgombát (Bigelow és mtsai 2005).

A *Schyzochytrium* fajok nagy mennyiségű omega-3-zsírsavat állítanak elő. Amerikában fermentorokban, ipari méretekben 2003 óta állítanak elő belőlük omega-3-zsírsavat, amelyet élelmiszeradalékként használnak mind a haszonállatok takarmányozásánál, mind emberi élelmiszerekénél.

A labirintusgombák a molekuláris filogenetikai eredmények szerint a Stramenopila egyik legősibb csoportja, egyes vizsgálatok alapján a Bicosoecida testvércsoportja, mások szerint egymás után ágaztak ki.

4.8.3. A Bicosoecida csoport

Kétstoros, heterotróf egysejtűek, amelyek magányosan vagy kolóniában élnek, rendszerint poszterior ostoruk segítségével az alzathoz rögzülve, gyakran lorika típusú vázban, nyéllel vagy anélkül. Kizárólag ivartalan kettéosztódásuk ismert. Az ostor felépítése a heterokonta algákéra jellemző. Méretük alapján a nanoflagelláták közé tartoznak. Míg a lorikás fajok egy része régóta ismert (pl. *Bicosoeca* (syn. *Bicoeca*) fajok), addig a csupasz taxonokat csak az utóbbi évtizedekben sikerült megtalálni. A *Cafeteria* és *Pseudobodo* fajok tengeriek, az előbbi planktonikus, az utóbbi mind a vízoszlopban, mind a fenéküledékben megtalálható. A *Pseudobodo* fajok nagy tömegben vannak jelen a nanoflagelláták között, például a mélytengeri alzatokon (http://microbewiki.kenyon.edu/images/5/51/Pseudobodo_pfw.jpg), ahol jelentőségüket számottevőnek tartják a helyi anyagforgalomban. A Bicosoecida fajok egy része édesvízi (pl. *Bicosoeca lacustris*, *Cyathobodo* spp.).



4.49. ábra. A Stramenopila egyes képviselői a) *Dictyocha fibula* kovaostoros (rajz: Hall nyomán) b) *Aplanochytrium* labirintusgomba vegetatív sejtje és szétterülő ektoplaszma hálózata (SEM felvétel) c) *Aplanochytrium* vegetatív sejtek d) Bicosoecida fajok (b-c forrás: Tree of Life Web Project 32435, 32437, Celeste Leander, d forrás: Raoul Francé)

4.8.4. A Gyöngyállatkák törzse – Opalinata

Kb. 400 faj, 4 genusz, korábban a csillósokhoz sorolták és az ostoros és csillós egysejtűek közötti átmenetnek tartották őket; nem csillósok, mert nincs magdimorfizmus, nincsenek pellikuláris alveolusok, nincs a csillósokra jellemző infraciliatúra.

Testfelépítés: sokmagvúak, gyakran lapos a sejt, több ezer csillószerű apró ostor borítja a sejt teljes felszínét, sűrű sorokban (kinéták), lecsapásuk hasonlóan metakron hullámokban történik, mint a csillósoknál, azonban a kinéták lefutása spirális nem pedig hosszanti és a sorok a sejt csúcsi részén levő ostor-sorokból (falx) erednek. Az ostorsorok között a sejthártyán bordaszerű kiemelkedések vannak, amelyeket mikrotubulusok merevítenek. A csillósoknál jellemző sejtszáj-struktúrák hiányzanak, táplálékfelvétel a sejt bármely pontján történhet, pinocitózissal. Az osztódás síkja hosszanti (nem pedig harántirányú, mint a csillósoknál).

Előfordulás: kizárólag halak (esetenként), kételtűek (főként békák) és hüllők (ritkán) endozoikus kommenzalistái; az utóbélben (végbél) élnek.

Életciklus: a gazdaszervezetekbe ciszta alakban kerülnek; a trofikus alak (makroforma) szinte mindig kimutatható a kifejlett gazdában; a békák nászideje alatt gyors egymásutánban növekedés nélkül osztódnak, a sejtméret, a sejtmagok és a kinéták száma csökken, valószínű, hogy ezt a folyamatot a gazdában zajló hormonális változások idézik elő; ezek az ún. mikroformák (3–6 sejtmag) cisztát képeznek, amelyek a faecissal ürülnek; a ciszták a vízben hetekig életképesek maradnak; az ebihalak a táplálékkal felveszik a cisztákat és belükben a cisztából többszöri osztódás után és meiózist követően vékony haploid mikrogaméták és vastagabb haploid makrogaméták alakulnak ki, ezek egyesüléséből keletkező diploid zigóta ismét cisztát képez, amely kiürül a gazdából. Ismét új

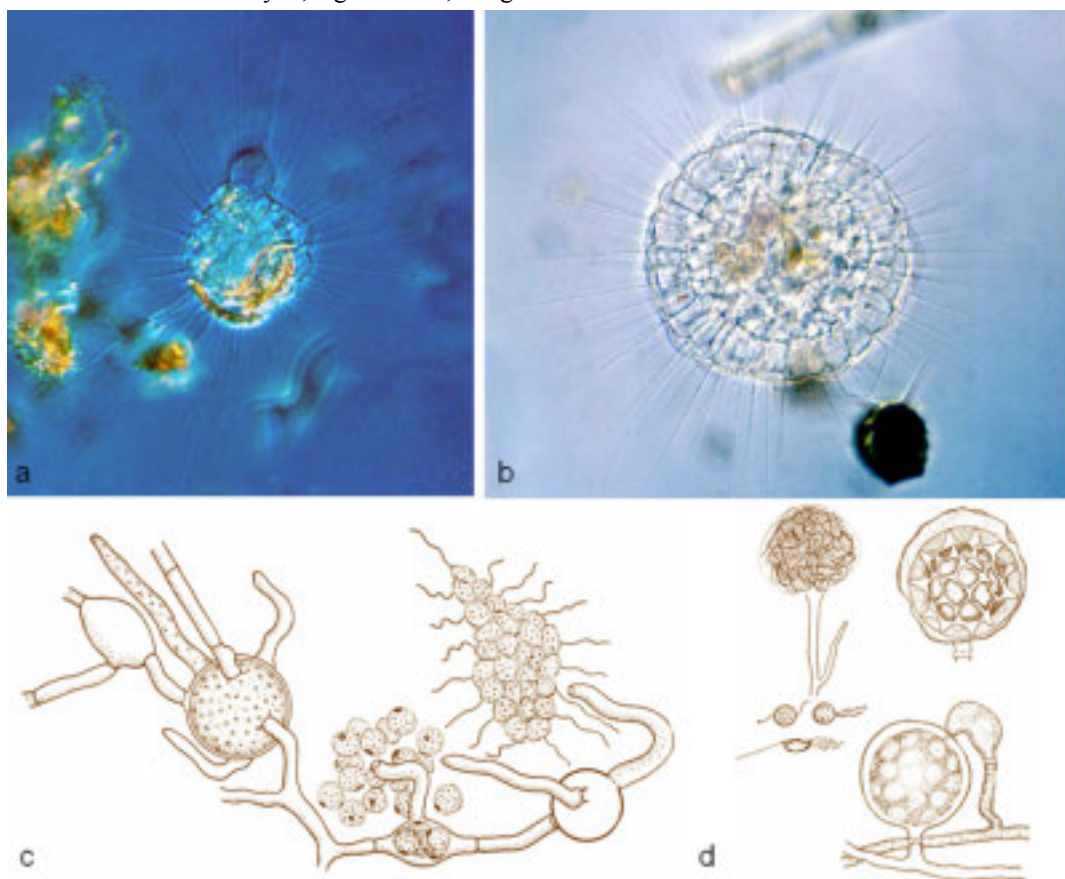
gazdába kerülve vagy az előbbi folyamat ismétlődik, vagy kialakul a makroforma (főként kifejlett békákban), ez egy idő után ismét aszexuális cisztát képez; (*Opalina ranarum*, *Zelleriella* sp.).

4.8.5. A valódi napállatkák csoportja – Actinophryda

Az axopódiumok keresztmetszeti képén a mikrotubulusok két egymásbafonódó spirál alakjába rendeződnek. Az axopódiumok mikrotubulusai a maghártyán erednek, cisztát képeznek. A cisztában előfordulhat autogámia. A korábbi polifiletikus Heliozoa törzs Actinophryida rendje tartozik ebbe a törzsbe. Két ismert és gyakori faja az édesvizek lakója.

Actinophrys sol – közönséges napállatka. Nagysága 50 μm körül van, gömbölyű, ektoplazmája nem különül el élesen az endoplazmától. Utóbbi helyen erősen fénytörő szemcsék figyelhetők meg, valamint itt található az egyetlen sejtmag és innen, a mag közeléből erednek az axopódiumok tengelyfonalai is. A lüktető üröcskék a sejt szélén helyezkednek el, gyakran kidomborítva a testfelszínt. A fiatal napállatkák gyakran képeznek ideiglenes táplálkozási közösséget, amelynek során citoplazmájuk ideiglenesen fuzionál egy közös emésztőüröcske körül. Ivartalanul vagy autogám módon ivarosán szaporodik. Sok algát, vízínövényt tartalmazó, főként kisebb vizekben él, gyakori.

Actinosphaerium eichhornii. 200–300 μm , szélsőséges esetben akár az 1 mm-t is elérheti. Ekto- és endoplazmája élesen elkülönül, sok sejtmagja van, az axopódiumok tengelyfonalai az ekto-endoplazma határon erednek. Az ektoplazma több, nagy, áttetsző vakuolát tartalmaz mint az endoplazma, ahol kisebb vakuolák, emésztő üröcskék, valamint a sejtmagvak és más sejtservecskék helyezkednek el, időnként szimbionta zöldalgákkal együtt. Tiszta, oxigéndús vizekben vízínövények, algák között, főleg tavasszal akadhatunk rá.



4.50. ábra. A Stramenopila egyes képviselői II. Valódi napállatkák a) *Actinophrys sol* b) *Actinosphaerium eichhornii* és c) Hyphochytriales, *Hyphochytrium catenoides* d) Pythiales, *Pythium dictyosporum* (c-d forrás: Bessey E. A. nyomán)

4.8.6. A Blastocystea osztály

Egyedül a *Blastocystis* genusz tartozik ebbe a többi Stramenopila-tól osztály szinten elkülönített önálló monofiletikus csoportba. Emlősök, köztük az ember intesztinális parazitája. Kórokozóként jelentősége egyre növekvő, ezért a világ számos kutatóhelyén vizsgálják patogenetikai, fiziológiai és biológiai tulajdonságait. Az emberben egyetlen leírt *Blastocystis hominis* mellett ma már számos további filotípus ismert.

Alaktanilag változatos formákat ölthet: a vakuoláris forma mérettartománya igen tág, 2–200 µm, egy nagyobb központi és több perifériás vakuóluma van. Ez jellemző a tünetmentes hordozókban. A szemcsés formánál a központi vakuola granulált kinézetű. Az amöboid alak mozdulatlan és a felülethez tapad, ez a forma figyelhető meg a tüneteket mutató gazdában. A negyedik alak a vastag burokkal körbevett ellenálló ciszta, amely több mint két hétig szobahőmérsékleten is életképes marad (Zhang X. és mtsai 2012).

4.8.7. A petespórás gombák törzse – Oomycetes

Fonális testszerveződésű, osztatlan hifákból felépülő szaprotróf szervezetek cellulóz sejtfallal, gyakran endofitikus vagy endozoikus patogének. Gombaszerű megjelenésük miatt hagyományosan a mikológusok foglalkoznak velük (a testfelépítésről és szaporodásról ld. Jakucs 2009). Legközelebbi filogenetikai rokonaik a kovamoszatok és a barnamoszatok. Számos komoly mezőgazdasági jelentőségű állati és növényi kórokozó van köztük, például a halpenészt okozó fajok (pl. *Saprolegnia parasitica*), vagy a különböző haszonnövények peronoszpórája (pl. a szőlő peronoszpórás betegségét a *Plasmopara viticola* okozza). A *Phytophthora infestans* a burgonyavész okozója, amely igen gyorsan, napok alatt elpusztítja a növényt. A burgonya, mint az egyik legfontosabb alapélelmiszer eltűnése miatt Írországbán 1840-es években közel egymillió ember halt éhen burgonyvész következtében. A kórokozó pusztítása komoly társadalmi hatásokat eredményezett (éhséglázadás, majd kivándorlás).

A *Phytophthora* fajokal azonos rendbe tartozó vízi, szaprotróf *Pythium* fajok (pl. *Pythium dictyosporum*) között egy növekvő jelentőségű humán kórokozó is van, a *Pythium insidiosum*, a **humán pythiosis** okozója. A fajt eleinte mint aspecifikus emlős-kórokozót ismerték, amely főként trópusi, szubtrópusi és meleg mérsékeltövi területeken fertőzi a különféle vadonélő és háziállat emlősöket, elsősorban kutyákat és lovakat. A fertőzés halálos kimenetelű is lehet, a kórokozó nagykiterjedésű fekélyeket vagy az érpálya elzáródását okozza (**vaszkuláris pythiosis**). Alapvetően a talajjal vagy az aljnövényzettel, esetleg állott vízzel érintkezve fertőz; nagyobb esők után a fertőzések száma megnő. Zoospóra alakja hatol be a bőrfelületen levő kisebb sebekbe, majd kialakulnak a jellegzetes szerteágazó filamentumok, amelyek a valódi gombákkal ellentétben osztatlan, cellulózfalú képletek. A kórokozó emlősről emlősről nem terjed (Gaastra és mtsai 2010).

Kezelése igen nehéz, gyakran a gyógyszeres terápia mellett sebészeti beavatkozás is szükséges. Hagományos diagnózisa biopsziát követő mikroszkópos vizsgálattal lehetséges, az osztatlan hifák jelenléte utal a fajra. A betegség későbbi szakaszában jellegzetes rétegzett granulómák alakulnak ki a fekélyben. Antimikotikumokkal (amphotericin B vagy itraconazol) nagy kiterjedésű fekélyeknél nem lehet teljes gyógyulást elérni. A vaszkuláris pythiosis elhanyagolt fertőzésnél akár amputációhoz is vezethet. A fekély sebészeti kezelése után akár bőrátültetés is javasolt (Marques és mtsai 2006).

A humán pythiosis Délkelet-Ázsiában, Ausztrália keleti részén, Új-Zélandon, Amerikában dél felől egészen az USA déli államaiig jelen van, 2005-ben pedig Afrikában is kimutatták. Európában eddig helyi kialakulását nem észlelték, de a megfigyelt humán fertőzések száma világszerte növekvőben van.

4.8.8. A Hyphochytriales törzs

Egy mostanáig kevésbé ismert, keveset vizsgált csoport, amelynek húsnál is kevesebb fajta különféle protiszták (pl. *Chlamydomonas*, *Euglena*, *Vaucheria*) és fonális zöldalgák parazitája. A *Hyphochytrium catenoides* petespórás gombák parazitája lehet. Sejtfalukban cellulóz mellett kitin is előfordul, fonális testszerveződésük és a kitin jelenléte miatt hagyományosan a mikológusok kutadják őket (Jakucs 2009).

4.9. A Hacrobia klád

A klád névadói, a Haptophyta és a Cryptomonadea algák nem alkotnak monofiletikus egységet, de a klád neve megmaradt. A mészmoszatok (Haptophyta) mellett ide tartoznak a Centrohelida (újabbán: Centroheliozoa) napállatkák és a monotipikus Telonemia ostoros csoport.

A mészmoszatok – Haptophyta törzs

A Haptophyta algák, más néven mészmoszatok testfelépítéséről az algológiai szakkönyvekben lehet olvasni (Kiss 1998, Ács és Kiss 2004). Tengeriek, kloroplasztisuk vörösmoszat eredetű, másodlagos szimbiogenezis során került a gazdasejtbe.

A mészmoszatok különböző élőlényekkel élhetnek szimbiózisban, például a radioláriákkal, foraminiferákkal. A *Durinskia* dinoflagellata genusban a kloroplasztisz mészmoszat eredetű, harmadlagos szimbiogenezissel jött létre egy Haptophyta bekebelezésével.

A mészmoszatok közé tartoznak a kokkolitofórák, amelyek apró mészlemezkei a biogén mészkőképződés fő alapanyagát szolgáltatják. A nyílt óceánban kiterjedt vízvirágzásokat okozó *Emiliana huxleyi* egyike a Föld legabundánsabb eukariótáinak. A partközeli tengervízben, brakkvízben, sőt, édesvízben is vízvirágzást okozó mixotróf *Prymnesium parvum* toxintermelő faj, a toxintermelést a limitáló tápanyagok (foszfor, nitrogén) koncentrációjának csökkenése váltja ki (Beszteri és mtsai 2012). Halpusztulást okoz, de toxinja emlősökre nem jelent veszélyt.

Számos faj jelentős mennyiségű DMSP (dimetil szulfoniopropionát) ozmolitot bocsájt ki, amellyel a kén globális forgalmát is számottevően befolyásolják.

A Cryptomonadea és a Katablepharida csoportok a korábbi feltételezések ellenére nem a mészmoszatokkal közös őstől származnak, ezért áthelyezték őket az Archaeoplastida szuper csoportba. Már ismeretes, hogy a Glaucophyta algákkal állnak közelebbi filogenetikai kapcsolatban (Burki és mtsai 2012).

A Centroheliozoa törzs

Jellemzőjük, hogy a tengelylábakban a mikrotubulus-köteg keresztmetszeti képe hatszögekből vagy háromszögekből álló rácshálózatot alkot. A sejt középpontjában egy mikrotubulus organizátor központ (MTOC) található, ez a **centroplast**, innen erednek a tengelylábak. A sejtmag excentrikus helyzetű. A sejt felszínén kovatűk, kovapikkelyek változatos alakú, laza, szabályos vagy szabálytalan elrendeződésű hálózata látható. A Centrohelidák főként édesvíziek, planktonikusak és gyakorlati jelentőségük van a pleisztocén jégkorszakot követő felmelegedés időszakban létrejött tavak üledékrétegeinek jellemzésében (**paleolimnológiai vizsgálatok**). Jellegzetes fajok az *Acanthocystis turfacea* (tőzegmohalápokban) és a *Heterophrys myriapoda* (tápanyagban dús természetes vizekben).



4.51. ábra. A Hacrobia klád tagjai a) Kokkolitofóra alga virágzása a Barents-tengeren (*Emiliania huxleyi* virágzás (forrás: NASA) b) két kokkolitofóra (*Syracosphaera pulchra* és *Coccolithus wallichi*) c) A *Heterophrys myriapoda* napállatka

4.10. Az Excavata szupercsoport

Az Excavata monofiletikus szupercsoportba tartozik a legtöbb leírt recens protisztafaj. A klád magában foglalja a Metamonada és a Discicristata csoportokat, valamint olyan kisfajszámú ostoros kládokat, amelyek korábbi filogenetikai viszonyai ismeretlenek voltak: ilyen a *Malawimonas* és a Jakobida ostorosok, utóbbin belül az *Andalucia* fajok. A Discicristata a Heterolobosa és Euglenozoa törzseket tartalmazza, és testvércsoportja a Jakobida ostorosoknak (együtt alkotják a Discoba kládot). A Metamonada testvércsoportja a *Malawimonas* fajoknak. (Hampel és mtsai 2009)

A Discicristata klád mitokondriumaiban elsődlegesen diszkoidális, lemezes kriszták vannak, nem pedig tubuláris jellegűek.

4.10.1. A Heterolobosa törzs

A Tetramitia altörzs

Ostoros és amőboid egysejtűek, kb. 100 fajuk ismert. Az életsiklus bizonyos szakaszában időlegesen ostort fejlesztenek, különben amőboid jellegűek. Cisztát is képeznek. Táplálkozás, osztódás amőboid és ostoros fázisban egyaránt történik. Filogenetikai kapcsolataik sokáig ismeretlenek maradtak. Eruptív állásaik és ostoros alakjuk, cisztaképzésük miatt a sejtés nyálkagombák közvetlen rokonainak gondolják őket, de egyeseknél az ostoros fázisban kialakuló sejtszár szerkezete miatt (pl. *Tetramitus*) különálló csoportba sorolják őket. Talajlakók, de tengeri és édesvízi üledékben is előfordulnak. Egyesek fakultatív endobionták, néhányan lehetnek patogének. Monopodiálisak és egy sejtmagjuk van. Ha a hőmérséklet vagy az elektrolit-koncentráció csökken, néhány óra alatt 2–4 ostort fejlesztenek. Ha a táplálék kevés vagy szárad a környezet, betokozódnak.

A *Percolomonadidae* családba tartoznak a négyostoros *Percolomonas* fajok, egy hosszanti hasi mélyedéssel.

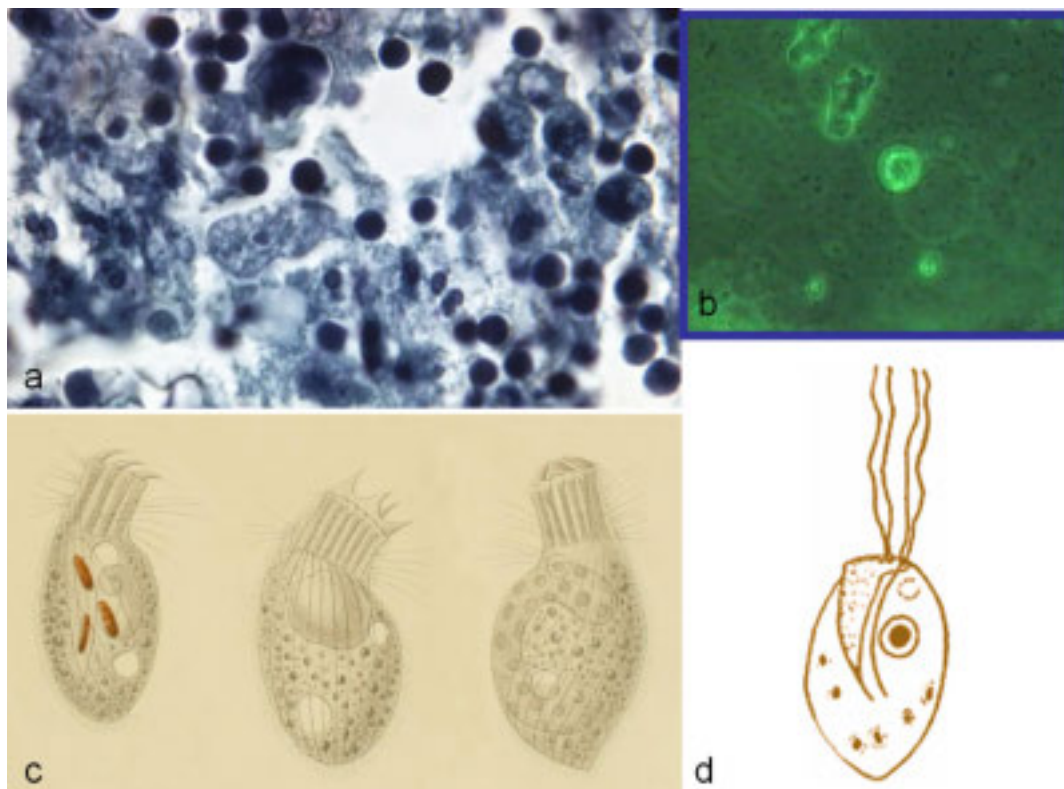
A *Vahlkampfiidae* családba tartozik jelenleg a legtöbb Heterolobosa genusz (*Allovahlkampfia*, *Fumarolamoeba*, *Marinamoeba*, *Naegleria*, *Neovahlkampfia*, *Paravahlkampfia*, *Pseudovahlkampfia*, *Solomitrus*, *Tetramastigamoeba*, *Tetramitus*, *Vahlkampfia*, és *Willaertia*), de a család parafiletikus. A család apomorf bélyegei a limax típusú amőba és a mitózis során megmaradó nukleólusz. Bizonyos fokú morfológiai azonosítás a ciszták vizsgálatával lehetséges, de pontos eredményhez mindenképpen a molekuláris biológiai eszközök szükségesek. A *Tetramitus* fajoknak 4, a *Naegleria* fajoknak 2 ostora van, a *Vahlkampfia* és *Willaertia* genuszban csak amőboid alak ismert. Nedves talajokban a leggyakoribbak. A *Vahlkampfia* és *Tetramitus* fajok baktériumfalók. A *Vahlkampfia* amőbákat sokan szintén potenciális kórokozónak tartják, noha patogenitásáról nincs adat. A *Willaertia magna* amőba ugyan előkerült már szarvasmarha ürülékből, továbbá termálvizekből, patogenitásáról azonban nincs adat.

A *Naegleria fowleri* fakultatív humán patogén, a genusz többi fajtát is potenciálisan patogénként tartják számon. A *Naegleria fowleri*, amely a **primér amőbás meningoencefalitisz** (PAME) kórokozója (laboratóriumban egéren, patkányon, majmon kísérletesen előidézhető). Termofil faj, a meleg vizeket kedveli (fürdőkben, uszodákban is előfordul) szaporodási optimuma kb. 40 °C körül van. Fertőzőkor a nazális epitélium (orrszájnyálkahártya) mentén az amőba felhatol az agyba, tömeges szaporodásnak indul és néhány nap (akár óra) leforgása alatt halálhoz vezet. Egy embernél sikerült gyógyulást elérni a mikonazol kezelés segítségével. A legtöbb esetet *post mortem* diagnosztizálják. A *N. gruberi* ostoros szaporodásának optimuma csak 25 °C körül van, patogenitását soha nem észlelték, de óvatosságból a genusz mindkét tagját figyelemmel kísérik egyes fürdőkben. A fajok megkülönböztetése ugyanis morfológiailag lehetetlen, immuncitokémiai és PCR módszerekkel lehetséges. A patogenitás gyakoriságára csak ott lehet egyáltalán következtetni, ahol foglalkoznak ennek az egysejtűnek a vizsgálatával. Magyarországon a kötelező boncolás törvényi előírása megszűntével még kevésbé valószínű, hogy *Naegleria fowleri* általi PAME okozta halálozásra derüljön fény. Nyugat-Európából és Amerikából azonban a korábbi évtizedekhez képest újabban egyre több manifeszt fertőzőeset válik ismertté. Ennek tükrében feltételezhető, hogy az ismeretlen eredetű halálokok valamint az időskori tüdőgyulladásoként diagnosztizált halálokok egy része mögött *Naegleria* vagy *Acanthamoeba* okozta (meningo)encefalitisz áll. A patogenitásért felelős gén a két távoli amőboid egysejtűben azonos, valószínűleg horizontális úton kerülhetett át a *Naegleria*-ból az *Acanthamoeba*-ba.

A *Paravahlkampfia francinae* amóbát nemrég írták le, PAME kórokozóként. A páciens gondos kezeléssel meggyógyult, ezért felmerült, hogy az eddig sikeresen felépült humán PAME esetek is inkább az utóbbi fajtól betegedtek meg.

A monotipikus **Lyromonadidae** és **Psalteriomonadidae** családok tagjai mikroaerofilek, ill. anaerobok és hidrogenoszómajuk van. A függőlámpára emlékeztető *Psalteriomonas lanterna* négy ostorral úszik, négy masztigontja¹⁰ van, és egy hosszanti hasi mélyedése.

Az **Acrasidae** családba tartozó fajok amöboid egysejtűek, ahol az életsiklus során az egysejtű amóbák sejtaggregációval egy egyszerű, többsejtű termőtestet (szorokarpusz) hoznak létre.



4.52. ábra. A Heterolobosa csoport képviselői a) *Naegleria fowleri* emberi agyszövetben (primer amőbás meningoencefalitisz, festett készítmény, forrás: CDC 10918 / Dr. George R. Healy) b) Vahlkampfiidae amőba – kép feletti videó; c) *Stephanopogon colpoda* (forrás: id. Entz Géza 1884) d) *Tetramitus rostratus* (Hall nyomán)

A **Stephanopogonidae** családban egyetlen genusz ismert, a *Stephanopogon*, 4 fajjal. Idősebb Entz Géza a Nápolyi-öböl csillósainak tanulmányozása során írta le az elsőt.

Felszínes hasonlóságuk miatt még sokáig a csillósok rokonának tartották őket, azonban lényeges különbség, hogy nincs magdimorfizmus és hiányoznak a membránalveolusok valamint a csillósokra jellemző infraciliatúra. A csillósokhoz való hasonlóság sejtszár elhelyezkedésében és az ostorok nagy számában rejlik. Kortikális rendszerük azonban a kinetoplasztosokéra és az Euglenida-éra emlékeztet: a sejtmembránnal párhuzamosan hosszanti sorokba rendezett mikrotubulusok futnak végig a sejten. Az ostorokon nincsenek masztigonémák, mindegyik egy kis mélyedésből ered és alulról valamennyit egy apró mikrotubulus-gyűrű merevíti. 2–16 sejtmagjuk van. Az osztódás ciszta állapoton belül történik, ivaros folyamatuk nem ismert. Méretük 20–50 µm körül van, a partközeli aerob tengeri üledékekben élnek, az alvatszemszék közötti ún. intersticiális térben, százméteres mélységig. Kovamoszatokat, más ostorosokat és baktériumokat esznek. Az utóbbi harminc évben a családot a Pseudociliata taxonba sorolták, altörzs szinten. A filogenetikai vizsgálatok eredményei alapján nem indokolt családszintnél magasabb rangon elkülöníteni a Stephanopogonidae-t a többi Tetramitiától. (Panek és Cepicka in: Caliskan 2012)

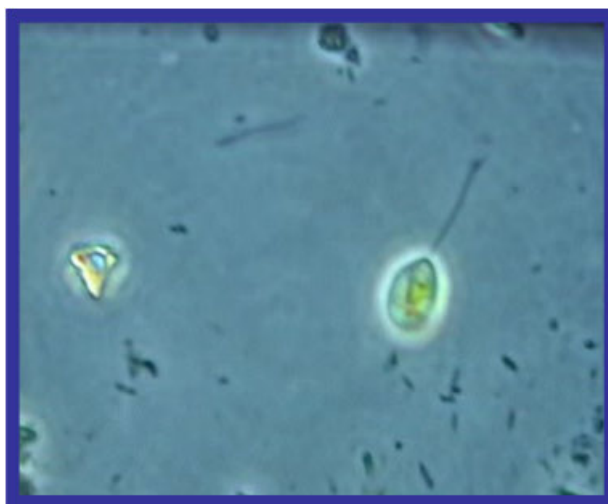
¹⁰A masztigont az ostoros egysejtűekben a mozgás alapegysége, mint a kinetida a csillósokban. A masztigont részei az axonéma, az alapi test a hozzá tartozó sejtvázalemekkel, és (ha van) az alapi testhez csatlakozó sejtközpont.

4.10.2. Az Euglenozoa törzs

Autotróf és heterotróf ostoros egysejtűek amelyek mitokondriumaiban elsődlegesen diszkoidális, lemezes kriszták vannak, nem pedig tubuláris jellegűek. Ide tartoznak az Euglenida algák, a szabadonélő Diplonemida és a parazita Kinetoplastea csoportok. Elsődlegesen kétostoros protiszták. Az ostorok legtöbbször a sejt csúcsa alatt (szubapikálisan) egy zsebszerű mélyedésből erednek, amelyet az Euglenida-nál ampullának, a Kinetoplastea-nál flagelláris zsebnek neveznek. Az Euglenida-ban az egyik ostor általában rövid, axonémája rendszerint nem hagyja el az ampullát. (A *Peranema* genuszban a rövidebb ostor is kilép az ampullából, de rásimul a sejtfelszínre.) A Kinetoplastea-ban a Trypanosomatida rend kivételével két ostor van.

4.15.2.1. Euglenida osztály

A filogénia során a primer ozmotróf fajok egy része autotróffá vált, belőlük alakultak ki az Euglenida algák. A recens Euglenida algák kétharmada azonban heterotróf, csupán egyharmaduk autotróf. Az utóbbiak zömmel édesvíziek, plasztiszukat másodlagos szimbiogenezis során szereztek, zöldalga eredetű. Az autotrófok egy hányadánál megint eltűnt a plasztisz, így másodlagosan heterotróffá illetve ozmotróffá váltak (az ozmotrófia jellemző egyes *Astasia* fajokra). A fototróf fajok is mixotrófok azaz sötétben általában képesek ozmotrófiára. Számos Euglenida-nál jellemző a, főregmozgásra emlékeztető metabóliának nevezett mozgásforma, amelynek során perisztaltikus hullámzás fut végig a sejten, amelynek alakja hol megnyúlik, hol kiszélesedik a vonaglás közben. Általában a felületen mozgó egysejtűeknél látható.



4.53. ábra. Egy szintelen Euglenida – VIDEÓ

Az Euglenida algák fontos összetevői az édesvízi planktonnak. Az autotróf fajok vizsgálatával az algológia foglalkozik részletesen, ott az Euglenophyceae divízióba sorolják őket (pl. Kiss 1998, Ács és Kiss szerk. 2004). Korábban ebben a csoportban ismeretlen volt a toxintermelés. Nemrég azonban azonosítottak egy toxintermelő algát az édesvízi euglenidák között: Amerikában az *Euglena sanguinea* egy halastavi populációjánál azonosították az egysejtű által termelt toxint, amelyet **euglenoficinn**ek neveztek el. A mérgeg halpusztulást okozott, ezért elkezdődött a kutatás további Euglenida-eredetű toxinok után. Így a csoport jelentősége egy új szemponttal gyarapodott.

4.15.2.2. A Kinetoplastea osztály

A Kinetoplastea testvércsoportját képezi a kisfajszámú Diplonemea ostorosok csoportja (osztály) (*Diplonema*, *Rhynchopus* spp.). Heterotróf ostorosok, az Euglenida fajoknál jellegzetes metabolikus összehúzódást mutatják. A Kinetoplastea osztályba főként endozoikus paraziták és súlyos kórokozók tartoznak, de vannak szabadonélő baktériumfalók is.

A **Prokinetoplastina** csoportba (alosztály) tartoznak a halakon ektoparazita *Ichthyobodo* fajok és az amőbákban endoszimbióta *Perkinsiella* fajok.

A **Metakinetoplastina** a molekuláris törzsfákon testvércsoportja a Prokinetoplastina-nak. Ez a legnagyobb és legfontosabb csoportja az egész osztálynak. A Neobodonida, Parabodonida és Eubodonida rendek a kinetoplast DNS-ének szerveződésében, a az ostorok és a masztigonémák tulajdonságaiban (jelenlét, hiány és felépítés), és a táplálkozásban (fagotróf, vagy ozmotróf) különböznek egymástól.

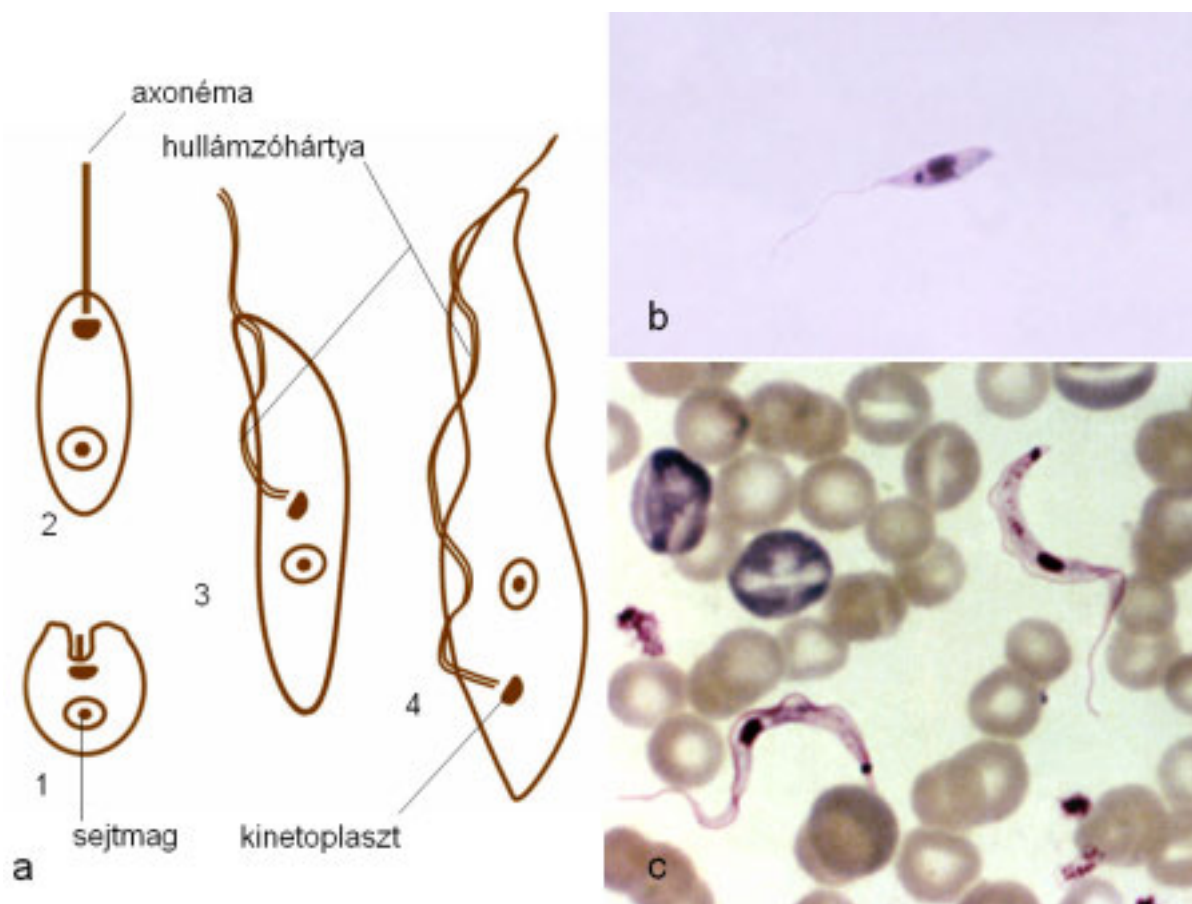
A **Neobodonida** rendbe tartozik a *Rhynchomonas nasuta*, jellegzetes anterior rosztrumot viselő ostoros, tengerben és édesvízben egyaránt megtalálható, rövid előrenyúló és hosszú hátranyúló ostora van.

A **Parabodonida** rendben vannak szabadonélő és endobionta fajok, ozmotrófok vagy fagotrófok lehetnek. A *Cryptobia* fajok Észa-Amerika és Európa tüdőcsigáinak ivarutaiban élő kommenzalisták.

Az **Eubodonida** rendbe csak szabadonélő fagotrófok tartoznak. A Bodonidae családban a *Bodo* fajok alacsony oxigéntartalmú, baktériumokban gazdag természetes vizekben élnek, úszásuk jellegzetes szökdelés. Táplálkozásuk hosszabb, simafelszínű ostorokkal rögzülnek és rövidebb, előrehajló pillás ostorokkal sodorják magukhoz a táplálékot. Jól fejlett orális apparátusuk van.

A Kinetoplastea legfontosabb csoportja a **Trypanosomatida rend**. Az ide sorolt fajok változatos morfológiával és anyagcsereváltozással kísért bonyolult fejlődésmenetet mutatnak. A legjellemzőbb fejlődési alakok a következők (a teljesség igénye nélkül!):

1. amasztigóta: ostor axonémája nagyon rövid, csak elektronmikroszkóppal mutatható ki (intracelluláris alak)
2. choanomasztigóta: csúcsi helyzetű, igen rövid ostor (intracelluláris alak)
3. promasztigóta: csúcsi helyzetű, hosszabb ostorral (testfolyadékban tipikus).
4. epimasztigóta: ostor a sejt középső részén nagyjából a sejtmaggal egyvonalban ered és onnan nyúlik előre, a sejt elülső csúcsáig hullámzóhártyát képez a sejtmembránnal (testfolyadékban tipikus).
5. tripomasztigóta: ostor a sejtmagtól kaudális irányban ered, onnan nyúlik előre és a sejthártyával hullámzó hártyát képez; az axonémának csupán a sejten túlnyúló része szabad (testfolyadékban tipikus).



4.54 ábra. a) 1. amasztigóta 2. promasztigóta 3. epimasztigóta 4. tripomasztigóta b) promasztigóta (forrás: CDC / 11068) c) tripomasztigóták emberi vérben (forrás: CDC / 14821)

A Trypanosomatida az egyetlen klasszikus protozoa-csoport (heterotróf, nem alga-, nem gombajellegű egysejtű), amelyben növényi parazita is előfordul. Elsőként tejnedvet tartalmazó növényekben (Euphorbiaceae – kutyatejfélék) fedeztek fel növényi tripanosomatidákat. Egyesek szimbioták, mások paraziták (a paradicsom sárgafoltosságát okozzák és károsítják a kukorica termését). Három nagy csoportjuk ismert, a tejnedvben élők, a floémbe (háncsban) élők, és a gyümölcsökben, termésekben élők (ez a csoportosítás azonban nem alkalmas taxonómiai célokra). A *Phytomonas* fajok elsősorban Közép- és Dél-Amerikában, valamint a Karib-térségben károsítanak nagy monokultúrákban termesztett növényeket (olajpálma, kókuszpálma és kávéültetvények) amelyekfonnyadását, hervadását okozzák. Egyes fajok azonban közelünkben, Dél-Európában is élnek. Vektoraik növényi nedvet szívogató címerespoloskák. A kizárólag promasztigóta és amasztigóta alakokban előforduló egysejtűek a növényi szövetek könnyen hasznosítható, szénhidrátokban dús szövetei között tartózkodnak: a floémbe, a tejcsövekben, a gyümölcshúsban és a magvakban.

Morfológiailag nem különíthetők el az egyes fajok. A *Phytomonas* fajok molekuláris filogenetikai vizsgálata arra utal, hogy valószínűleg legalább családszinten eltérnek a Trypanosomatida-tól, várhatóan több genust és számos fajt el lehet majd különíteni (Dollet és mtsai 2012). Bár lokálisan jelentős gazdasági károkat okozhatnak, jelentőségük nem mérhető az intenzíven kutatott humán patogénekéhez (*Trypanosoma*, *Leishmania* fajok).

4.15.2.3. Trypanosomatidae család

A Trypanosomatidae család fajai állatok parazitái. Vannak egygazdás (**monoxenikus**) és többgazdás (**heteroxenikus**) fajok. A terjesztők (vektorok) szervezetében a fejlődési ciklus egy meghatározott része játszódik le. A vektorok különböző vérszívó gerinctelenek (kétszárnyúak: cecelegyek, lepkeszünnyogok, böglyök stb.; poloskák, bolhák, pócák) közül kerülnek ki.

A gazdaváltás és az életciklus egyes lépései során morfogenetikus változások következnek be a sejt alakjában, az ostor helyzetében, a mitokondriális kriszták alakjában és az anyagcserében.

Az állati és a humán és fertőzés történhet a vektor nyálával, ürülékével, esetleg bőrsérülésekkel, szexuális úton, vagy vértranszfúzióval.

A patogenezis okai általában a következők: a parazita tápanyagot von el a sejtektől, toxikus anyagcseretermékeket bocsájt ki, sejt- és szövetsérüléseket okoz.

A *Trypanosoma* genuszba többszáz faj tartozik, minden gerinces osztályban vannak gazdaállatok. Sok faj veszélyes patogén, néhányuk halálos kórokozó. Akadnak kizárólag gerinctelenekben élők is. A gerinctelenekben élő genuszok pontos molekuláris biológiai karakterizálása még nem történt meg. A morfológiai alakok is meglehetősen változatosak, nem ismerni minden leírt faj összes alakját. A *Herpetomonas* fajok csak gerinctelenek bélcsatornájában élnek. Nincs tripomasztigóta alakjuk, jellemző formájuk a herpetomonasz, amely egy hullámzóhártya nélküli tripomasztigótára emlékeztet. A gazdából (pl. házilgy) amasztigótákat tartalmazó tartalmazó ciszta-szerű képletek ürülnek a faecessel. A *Crithidia* fajok rovarok bélcsatornájában jellemzőek (pl. poloskák: molnárfajok), náluk nincs herpetomonasz alak, jellemzőjük az epimasztigóta forma. A *Leptomonas* fajok rovarokban, pl. bolhákban élnek. Csak amasztigóta és promasztigóta alakja van. Ezek az egygazdás tripanosomatidák opportunistá kórokozóként megjelentek HIV fertőzött emberben is (Chicharro és Alvar 2003).

A *Trypanosoma carassii* halakban él, a természetes halpopulációkban gyakorisága igen magas lehet. Pontyalakúakban és pisztrángfélékben a fertőzöttség hosszú ideig tart. A halak vérében a tripomasztigóta alakok jellemzőek. Terjesztői piócák, amelyekben epimasztigóta alakok vannak, majd egy idő után megjelennek a metaciklikus tripomasztigóta alakok, amelyek a pióca probosciszához vándorolnak, és onnan a következő vérszívás során jutnak be a halba. A halakban a kórokozó generációs ideje másfél nap; 10^8 egyed / ml vér parazita koncentráció fölött a ponty elpusztul.

A *Trypanosoma lewisi* gerinces gazdái az egérfélék. Főként patkányok vérében él, vektorai bolhafajok, amelyeknek a bélcsatornájában tartózkodik. A bolha vérszívás alkalmával fertőződik. A bolha bélcsatornájában parazita behatol a bélhámra, amasztigóta alakot vesz fel, majd gyorsan osztódásnak indul, és további bélhámsejteket áraszt el. Egy idő után a végbélbe kerül, ahol ostorával rögzül a hám felszínén. A rovargazdában epimasztigóta, promasztigóta, majd amasztigóta alakok váltják egymást, attól függően, hogy a bélhámra vagy a bél felszínén szaporodik. Az amasztigóta-promasztigóta átalakulás után jön létre a tripomasztigóta alak, ez az ún. **metaciklikus** tripanosóma, mivel a leírt ciklus végén alakul ki. A bolha táplálkozásakor gyakran ürít. A patkány a bolha vérszívását követően az annak ürülékéből származó metaciklikus tripanosómákkal fertőződik, amelyeket a vakaródzással juttat be a sebbe. A bolhában 5–7 napig tart a fejlődés, a patkányban a fertőzést követően a parazita hetekig kimutatható a vérből.

A *Trypanosoma rotatorium* békák vérében él, piócák terjesztik. Tripomasztigótáján egészen rövid a szabad ostorvég. A szervek (pl. vese) saját keringésében több a parazita, mint a szerveken kívüli nagy érpályákban.

4.15.2.4. Humán kórokozók a Trypanosomatidae családban

Az afrikai tripanosómák

A *Trypanosoma brucei brucei*, *Trypanosoma brucei gambiense*, *Trypanosoma brucei rhodesiense* alfajok valójában "patotípusok", térben és időben stabil klónok. Az embert a *T. brucei gambiense* és a *Trypanosoma brucei rhodesiense* fajok fertőzik, rezervoárjuk a különféle vadonélő és háziasított tülkösszarvúak. (A *Trypanosoma brucei brucei* a patások **nagana-betegségét** okozza.)

Az afrikai tripanosómákat a cecelégfajok (**Glossina**) terjesztik. A cecelégfaj bélcsatornájában él a parazita ún. **prociklikus** tripomasztigóta alakja. Mitokondriuma jól fejlett, működik benne a citrát-ciklus és a terminális oxidáció, glikoszómái nincsenek. Az emberben a metaciklikus alak él, amely nagy számú glikoszómát tartalmaz, a mitokondrium krisztái kisebbek, nem történik citrát ciklus és terminális oxidáció.

A *Trypanosoma brucei gambiense* Afrika egyenlítői vidékén, valamint a Kelet-Afrikai Árokrendszerrel nyugatra fekvő területeken él. A *Trypanosoma brucei rhodesiense* a Kelet-Afrikai Árokrendszerrel keletre fekvő területeken, valamint Dél-Afrika egyes országaiban fordul elő.

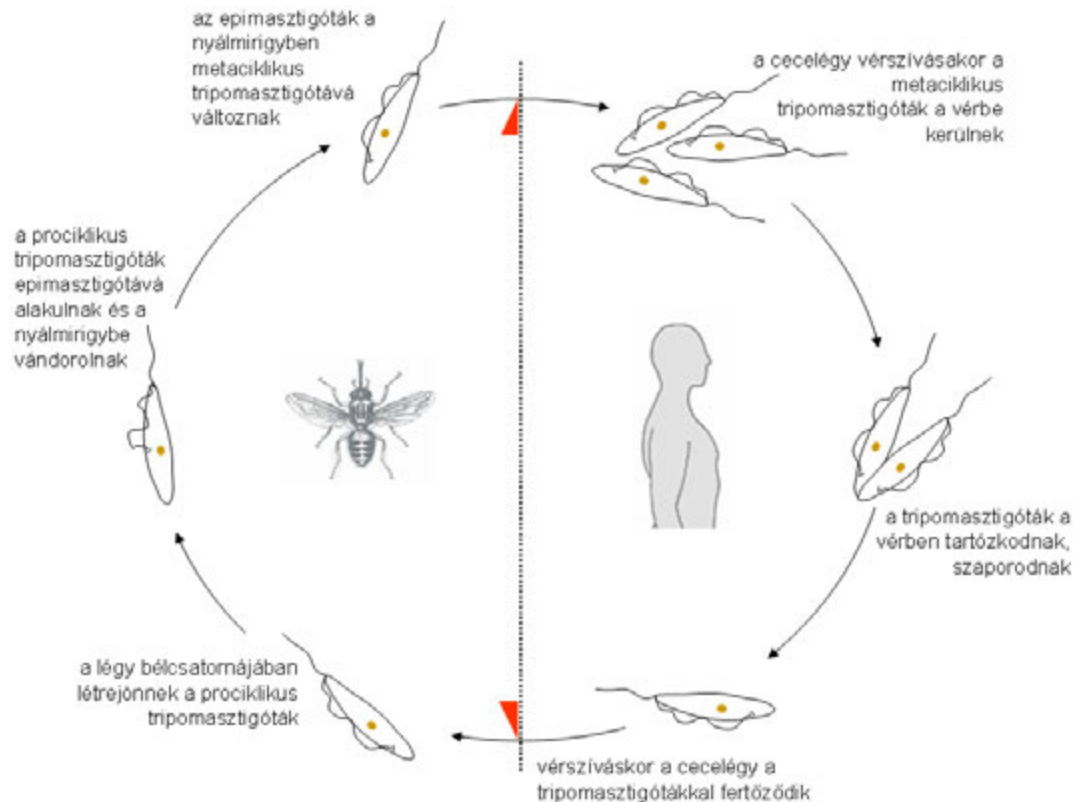
A cecelégfajban a bélcsatornájában zajlik a parazita ciklikus növekedése, majd a nyálmirigybe jut, ahonnan vérszívás alkalmával kibocsájtott nyállal kerül be az emberbe. A parazita az emberben a keringési rendszerben és a nyirokcsomókban található (utóbbiak erősen megduzzadhatnak, különösen a nyakon), olykor a likvorba is bekerül.

Az eleinte elsősorban lázzal, vérszegénységgel valamint vesekárosodással járó tünetek mögött a parazita intenzív szaporodása jellemző a szervezetben.

Az álomkór elnevezés a betegség második, végzetes szakaszában jellemző tünetegyüttes alapján született: ebben, az ún. idegrendszeri fázisban jelenik meg a neurológiai szindróma: a zavart viselkedés, a mozgáskoordinációs zavarok, valamint az alvás-ébredlét periódusok felborulása: éjjeli álmatlanság mellett hirtelen nappali elalvás, még akár evés közben is. A jelenség oka az, hogy a kórokozó már a véragygáton is átjutva a központi idegrendszerben szaporodik. Az ingerlékenység egyre csökken, a beteg letargikus lesz és végül meghal. A halál – kezelés nélkül –, fél-egy év alatt következik be.

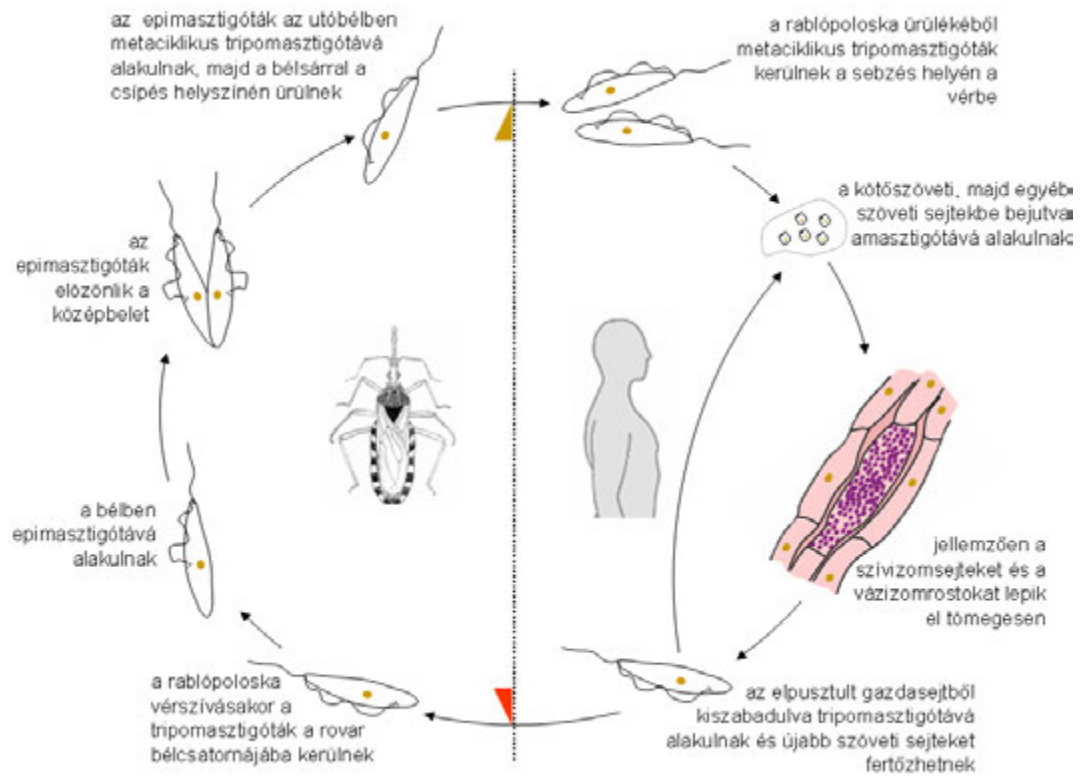
Az endémiás területek a Szaharától délre fekvő országok. Az szabálytalan időközönként fellépő járványok lokálisan nagy halálozási arányhoz vezetnek. Nemrég Ugandában egy hétéves járvány alatt 200–300 000 ember halt meg az álomkór következtében. Az álomkór kezelése arzénal és antimon tartalmú készítményekkel történik, ezek különösen az első fázisban hatásosak. Az esetek 95%-ban a kórokozó a *Trypanosoma brucei gambiense*.

2009 óta a korábbi, évenkénti több tízezer eset után a bejelentett fertőzöttek száma csökkenő tendenciát mutat: 2010-ben ez a szám csupán 7139 volt. (WHO <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs259/en/>). Az érintettség rendszerint összefügg a szociális helyzettel: a fertőzöttek többnyire a nagyobb városok peremén és a távoli szegény falvakban élők közül kerülnek ki. Megelőzőképpen elterjedt a vektorok (cecelegyek) irtása és jellemző élőhelyük, a száraz bozótosok felégetése.

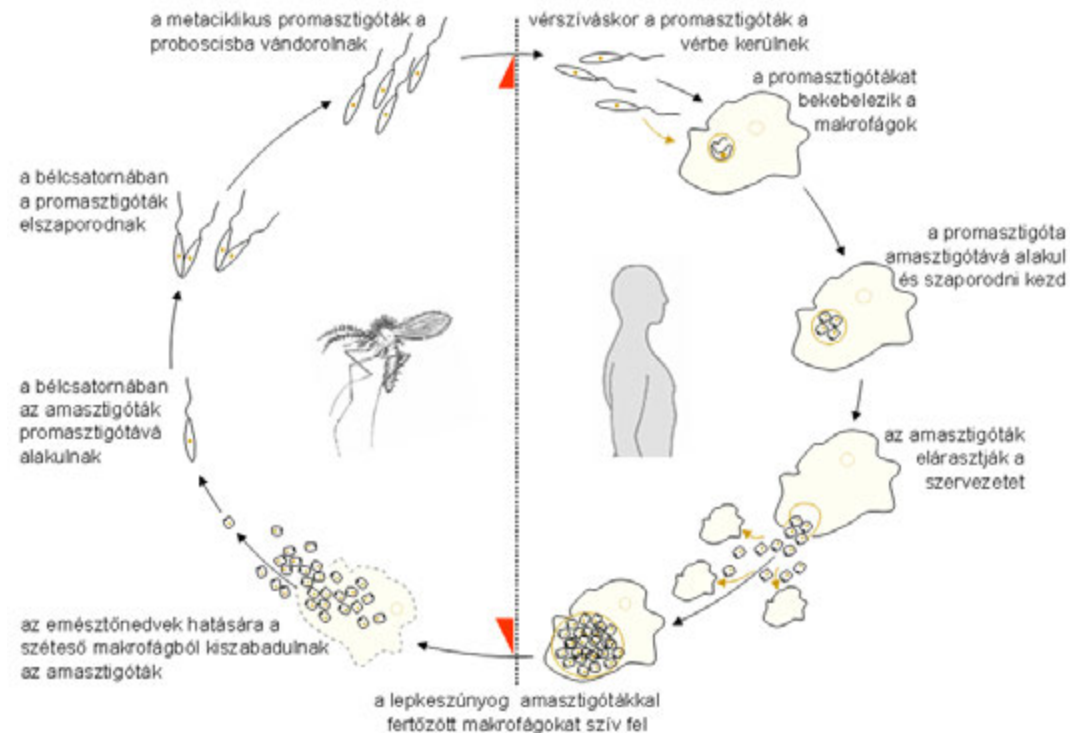


4.55. ábra. A legfontosabb humán kórokozó Trypanosomatida fajok életciklusai

a) Az afrikai tripanosomiazist okozó *Trypanosoma brucei gambiense* és *Trypanosoma brucei rhodesiense* fajok életciklusa



4.55.b ábra. A *Trypanosoma cruzi* életciklusa



4.55.c ábra. A *Leishmania* fajok sematikus életciklusa

A *Trypanosoma cruzi*

A *Trypanosoma cruzi* Közép- és Dél-Amerika trópusi, szubtrópusi területein endémiás. Ez a kórokozó azonban terjedőben van a világon, Észak-Amerika, valamint a Pacifikus térség nyugati országai mellett Európában is előfordult már.

A rablópoloskák (Reduviidae) Triatominae alcsaládjába tartozó vérszívó poloskák a vektorai. A fertőzés azonban történhet seben vagy nyálkahártyán keresztül, ritkábban transzfúzióval és szervátültetés során. Lehetséges kongenitális fertőzés, az anyáról a magzatba vagy szülés közbeni átadás is. Az immunsuppresszált emberben végzetes kimenetelű meningoencefalitist okoz.

Az emberben a bejutó metaciklikus tripomasztigóta behatol a különféle szöveti sejtekbe és áttér intracelluláris életmódra. A keletkező amasztigóták a sejtekben elszaporodnak. A fertőzött gazdasejtben nagyszámú amasztigóta pszeudocisztaként sokáig fennmaradhat. A sejtől kitörő amasztigóták újabb sejteket fertőzhetnek. Egy idő múlva tripomasztigóta alakok szabadulnak ki a sejtekből amelyek a vérkeringésben tartózkodnak. Ezek fertőzhetik újra a vérszívó rablópoloskát.

A betegség akut fázisában a tripomasztigóták vannak jelen. Ez a szakasz akár tünetmentes is lehet, de jelezheti a nyirokcsomók heveny gyulladás miatti duzzanata a csípés helyén (chagoma), vagy az egyik szem környékén ödémás duzzanat (Romaña-jel), amennyiben a fertőzés a kötőhártyán át történt. Csecsemőkorú gyerekeknél előfordul az akut fázisban az agy duzzadása, ami végzetessé válhat. A krónikus fázis az akut fázist követően akár tíz-húsz évvel később alakulhat ki. A krónikus szakaszban fejlődik ki a **Chagas-kór**, amely különböző szervek, a nyelöcső, a vastagbél, a környéki idegrendszer a váz- és szívizomzat károsodását okozza különböző jellemző tünetekkel.

A szívizomgyulladás a jellemző oka a mortalitásnak. Különösen gyerekeknél veszélyes, mert a szívben a patogén legalább háromféle károsodást okozhat. Megváltozik a szív elektrofiziológiai működése, a szívizomszöveten felületi elváltozások következnek be és a molekuláris szintű anyagcsere is zavart szenved.

A gyógyításban két hatóanyag használatos, a benznidazol és a nifurtimox. A mellékhatások miatt azonban a várandósok, a máj- és vesebetegségben szenvedők nem kaphatják és a kialakult Chagas-kórban már nem segítenek. Továbbra is a megelőzés a leghatékonyabb módszer a betegség elkerülésére. Az endémiás területeken például az alapfokú oktatásban bemutatják a vektort és a fertőzés lehetőségeit, továbbá a rablópoloskák elleni védekezés legkülönbözőbb módjait.

A *Trypanosoma cruzi* az ember mellett sok kisemlősben (így a szinantrop patkányokban is) megtalálható.

A Leishmania fajok

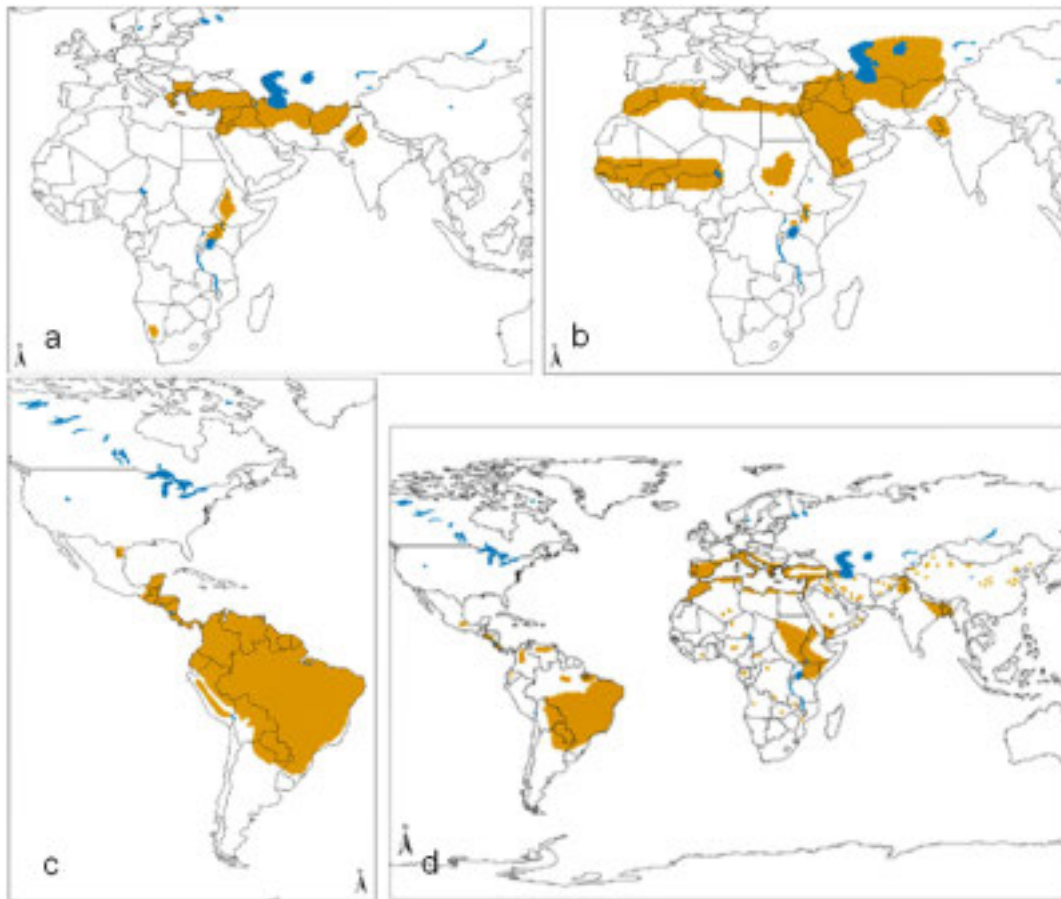
A *Leishmania* fajok a világ nagy részén jelenlevő kórokozók. A főként Ázsiában jellemző **zsigeri leishmaniázis** kezelés nélkül két éven belül halálhoz vezet. A kután- és mukokután leishmaniázisok kezelés nélkül maradandó külső elváltozásokat okoznak, amelyek sok helyen a beteg társadalmi kiközösítését eredményezik. A zsigerileishmaniázist főként a *Leishmania donovani* okozza (a Mediterráneumban és Dél-Amerikában azonban a kevésbé súlyos kimenetelű betegséget okozó *Leishmania infantum*), Indiában **kala-azar betegségnek** nevezik. A Dél-Amerika trópusi területein endémiás *Leishmania brasiliensis* a **mukokután leishmaniázis** kórokozója, amelynek következtében a porc- és támasztószövetek károsodnak, feltűnő elváltozásokat eredményezve, elsősorban az arcon. A **kután leishmaniázis** kialakulása több, mint tíz *Leishmania* fajnak tulajdonítható világszerte. Bőrtünetek azonban a kezelt, de visszatérő zsigeri leishmaniázis során is kialakulnak (poszt-kala-azar dermális leishmaniázis).

A *Leishmania* fajokat a lepkeszűnyogok (Psychodidae család) terjesztik, az Óvilágban a *Phlebotomus*, az Újvilágban a *Lutzomyia* fajok. A nőstény vérszívó, táplálkozása alkalmával a nyálával jutnak be a kórokozók az emberbe. A bejutó promasztigótákat a makrofágok fagocitálják. A parazita azonban nem pusztul el, hanem amasztigótává alakul és elszaporodik a sejtben. A sok amasztigóta hatására a makrofág szétesik és az amasztigóták a környező makrofágok vagy kötőszövetek (esetleg támasztószövetek) sejtjeibe hatolnak be. Egy újabb lepkeszűnyog az amasztigótákkal teli makrofágokkal fertőződhet. A rovgazdában a kiszabaduló paraziták promasztigótává alakulnak, majd a bélből a nyálmirigybe vándorolnak. A *Leishmania* fajok életciklusában nem fordul elő tripomasztigóta alak.

A tünetek elsősorban az amasztigóták jelenléte miatt alakulnak ki. A zsigeri leishmaniázisnál a makrofág-szakasz után a szisztémás szakaszban a kórokozó a lép és a májat, majd a csontvelőt támadja meg, lázat, valamint a lép és máj megnagyobbodását idézve elő. Ennek következtében vérszegénység alakul ki és az immunrendszer legyengül. A továbbiakban az agyat is megtámadhatja. A külső szimptómák egyike a bőr sötét elszíneződése: a kala-azar

kifejezés fekete kórt jelent. A legyengült immunrendszer miatt a másodlagos fertőzések is gyakoriak és együttesen vezetnek a beteg halálához. A gyermekekre nézve különösen veszélyes a Kala-azar kór, náluk nagyobb gyakorisággal fordul elő halálozás.

A kezelés hosszú időn át főként antimon-származékokkal történt, amelyekre azonban a parazita már sok helyen rezisztenssé vált. Jelenleg a szisztémás gombafertőzések ellen is használt amfotericin B az egyik eredményes hatóanyag.



4.56. ábra. A fontosabb humán leishmaniázisok földrajzi megoszlása a) a kután leishmaniázist okozó óvilági *Leishmania* fajok: *Leishmania tropica*, *Leishmania aethiopica* elterjedése b) a kután leishmaniázist okozó *Leishmania major* elterjedése c) az újvilági kután és mukokután leishmaniázis kórokozóinak elterjedése d) a zsigeri leishmaniázis elterjedése (forrás: WHO)

4.10.3. A Metamonada törzs

Anaerob vagy mikroaerofil ostoros élőlények, egyeseknél hidrogenoszóma, másoknál mitoszóma van. A fajok döntő többsége endozoikus életmódot folytat, bár újabban anoxikus üledékekben szabadonélőket is kimutattak. Rendszerük a gyarapodó filogenetikai ismeretek tükrében változóban van, de még nincs kiforrott változata (Hampl és mtsai 2009). Több, korábban bizonytalan helyzetű ostoros is ebbe a filogenetikai rokonságba tartozik (*Carpodomonas*, *Malawimonas*, és a *Jakobida* ostorosok), de pontos helyzetük még nem tekinthető véglegesnek ezért itt egy korábbi rendszer alapvonalai kerülnek ismertetésre. A törzs két altörzsét a Trichozoa és az Anaeromonada csoportok alkotják.

A Trichozoa altörzs

Két nagy csoportja (Eopharyngia és Parabasalia) monofiletikus egységet alkot, amelyek különböző molekuláris törzsfákön következetesen együtt csoportosulnak.

Az **Eopharyngia** főosztályban nincsen axostyl és a mitoszóma jellemző. A **Trepomonadea** és **Retortamonadea** osztályok alkotják. A Trepomonadea osztályba tartoznak a Diplozoa és az Enteromonadia alosztályok.

A Diplozoa alosztály

Kb. 100 faj ismert, néhányan anoxikus felszíni vizekben élnek a többség endozoikus, kommenzalisták vagy paraziták, gerinctelenekben vagy gerincesekben élnek. A patogén fajok speciális módon rögzítik magukat a bélhámhoz, akadályozzák a gazda tápanyagfelszívását, tömeges elszaporodásuk véres hasmenéshez vezet (AIDS-es betegeknek ennek halálos kimenetele lehet).

Aerotoleráns anaerobok, Golgi-készülék nagyon erősen redukált. A legbonyolultabb szerveződésűekre a diplozoikus testfelépítés jellemző, amely a monozoikus formaduplázódásának tekinthető. A monozoikus felépítés jellemzői: max. 4 ostor, ebből három szabadon áll, a negyedik a sejtszájgödörben fut le hátrafelé (hasonlóan a Retortamonadeához), de itt kialakul a kinetoszómákból, mikrotubulusokból és egyéb sejtvázas-elemekből, továbbá a magból álló morfológiailag jellemző szerkezet, az ún. **kariomasztigont rendszer**. A kinetoszómák a sejtmag bemélyedésénél helyezkednek el és a visszahajló ostor kinetoszómájából egy kiterjedt mikrotubuláris rendszer ered; a diplozoikus sejteknél két ilyen kariomasztigont rendszer található, ezért két szájgödör, két mag, nyolc ostor van; mintha két monozoikus sejt a dorzális oldalánál összenőtt volna. A szájgödör hosszan lenyúlik, akár a sejt kaudális végéig is tarthat. Egyes diplomonadoknál a TAA, TAG kódok az univerzális genetikai kódtól eltérően glutamint kódolnak, nem pedig stop-kodonok. Ez a sajátosság a diplomonád evolúció elején egyszeri eseményként alakult ki (de a *Giardia* genusznál nem tapasztalható!). Mivel a csoport monofiletikus, a fagotróf életmód tekintendő ősinnek, a szaprotróf pedig levezetettnek. A szaprotróf életmód valószínűleg szervesanyagban dús iszapban élőknél alakult ki. A parazitizmus a Distomatida és Giardia körében egymástól függetlenül jelent meg.

A Distomatida rend

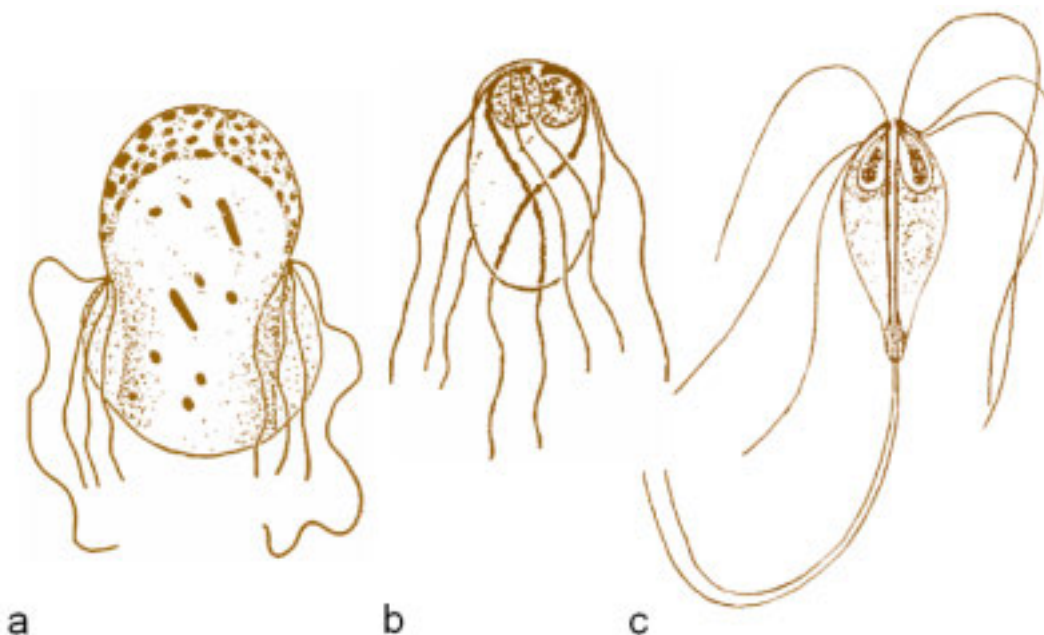
Két sejtszájuk és sejtgaratjuk van, bakterivor fagotrófok. A **Hexamitidae család**ba tartozik a szabadonélő, bakterivor *Trepomonas agilis*. A *Hexamita* fajok anaerobok, de elviselnek akár 100 μmol oxigén koncentrációt, amit a sejtben meglevő speciális anyagszállítók tesznek lehetővé. Az egyik ilyen anyagszállítóról megállapították, hogy az energiatermelésben nem vesz részt, mert elektrontranszportlánc elemeket (pl. citokrómokat), nem lehetett benne kimutatni, de lehetővé teszi, hogy az egysejtű rövid ideig tolerálja a légköri oxigént, így többféle habitatban fordulhat elő. 100 μmol -nál nagyobb oxigénszintnek hosszabb ideig kiteve irreverzibilis módon károsodik, majd elpusztul.

A **Spironucleidae család** többsége halparazita, de a *Spironucleus muris* egérfélékben él. A gazdában letargiát, gyengeséget okoz, nem történik súlygyarapodás. A középbél mikrobolyhai között él, nem okoz sem gyulladást sem szövetelhalást, csupán a tápanyagfelszívás mértéke csökken. Frissen elválasztott egereknél az alultápláltság azonban halálhoz vezet. A *Spironucleus torosa* az atlanti tőkehalban és más tengeri halakban él, széles, palackalakú, 10–48 μm hosszú egysejtű. A paraziták egy része a gazda belében úszkál, míg más, rendszerint a megnyúltabb formák a bélfalra tapadnak. Apikális részük látszólag egybeolvad a mikrobolyhokkal, caudális testvégükön egy gyűrű formájú nyúlvány van (**torus**), amelynek közepéről egy visszahajló ostor ered. Az apikális rész egyenmű, világos, a citoplazma többi részében sötét granulumok találhatók. Az úszó formáknál a sejtszájuk és a mag közelében jelentős mennyiségű durva felszíni endoplazmatikus retikulum (RER) található, a citoplazmában baktériumok figyelhetők meg. A rögzült egyedeknél a RER redukált, baktériumok nem mutathatók ki acitoplazmában.

A Giardia rend

Diplozoikusak, vagy egyetlen sejtszájuk van vagy sejtszájuk egyáltalán nincsen. Evolúciójuk során nagyon korán elváltak a Distomatidáktól.

Az **Octomitidae családban** a centriolum a sejt csúcsi részén helyezkedik el, van sejtszájuk, bakterivor fagotrófok. Az *Octomitus* fajok gerincesek bélcsatornájában élnek. Mivel nem mutatnak különösebb alkalmazkodást a parazita életmód irányában, valószínűleg korábban alakultak ki, mint a *Giardia* fajok, a testvércsoport másik tagja.



4.57. ábra. a) *Trepomonas agilis* (Hall nyomán) b) *Hexamita pitheci* (Hall nyomán) c) *Spironucleus salmoni* (Kudo nyomán)

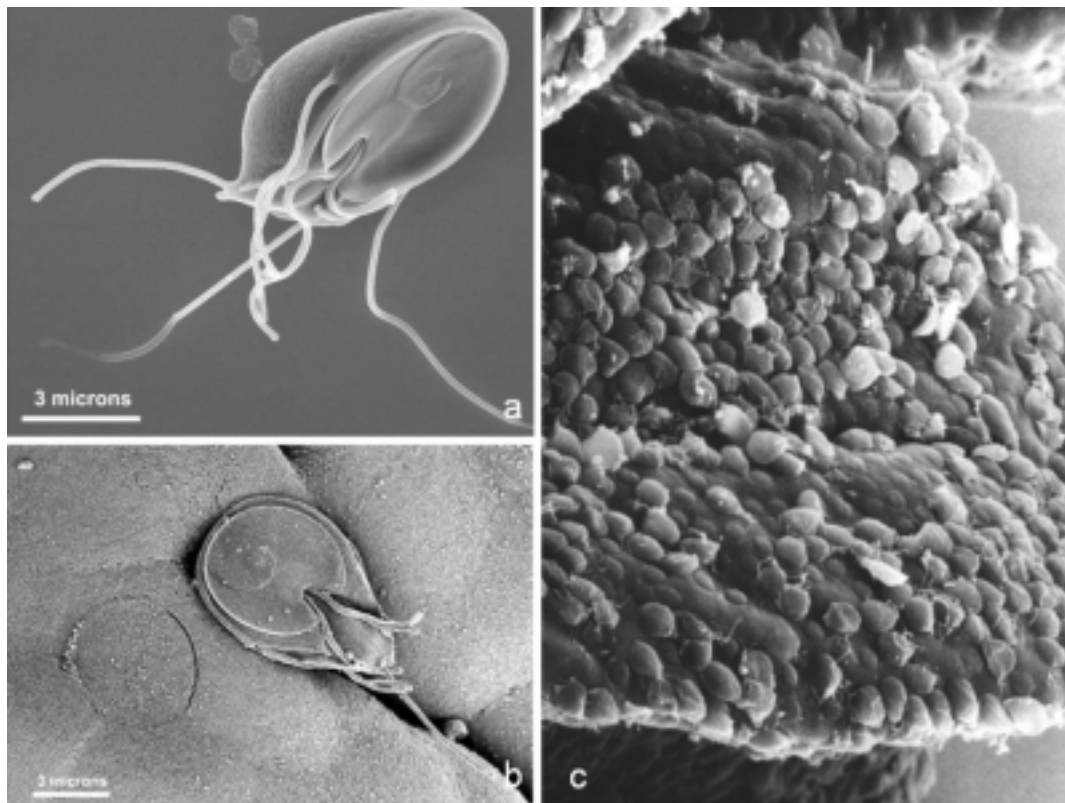
A **Giardiidae családban** a centriólumok a két sejtmag között vannak, nincsen sejtészáj, szaprotrófok. A ***Giardia intestinalis*** (syn. *Giardia duodenalis*, vagy *Lambliia duodenalis*) 12–15 µm hosszú, körte- vagy cseppalakú trofozoita, különböző emlősökben és az emberben él. A bélfalhoz ventrális tapadókorongjával rögzül amely feltételezhetően a parazitizmushoz történő alkalmazkodás jeleként fejlődött ki, azután, hogy a faj rátért az endozoikus (intesztinális) életmódra. Szélén aktomiozin fonalak találhatók, fő tömegét különböző sejtvázalelemek, mikrotubulusok és sajátos, ún. mikroszalagok építik fel, utóbbiak a mikrotubulusokhoz kapcsolódnak szabályos elrendeződést mutatva. A ventrális oldal közepén egy hosszanti barázda húzódik, itt történik pinocitózissal a táplálékfelvétel. Összesen 4 pár ostora van, ebből egy pár a ventrális barázdában húzódik. Az axonémák hosszan futnak a sejtben, mielőtt az ostor kilépne abból (intracelluláris axonémák, amelyek a sejt hosszában szinte mindenütt észlelhetők). A festett sejt jellegzetes arc-formát mutat: a két sejtmag között nukeóluszszerű, lejjebb két, ún. mediális test látható (mikrotubulusokból állnak, szerepük egyelőre ismeretlen, feltételezik, hogy a ventrális tapadókorong képzésében vesznek valami módon részt). Elképzelhető, hogy a faj szabadonélő *Octomitus*-szerű ősekből alakult ki, az elválás valahol a diplokariotikus (vagyis kétsejtmagvú) állapot megjelenése idején lehetett.

A fertőzés **négysejtmagvú cisztákkal** történik. A kitokozódás a patkóbélben zajlik a gyomor savas pH-ja indítja be. *In vitro* savas kezelésre 5–10 perc múlva észlelhető az ostormozgás és a trofozoita hamarosan kibújik a cisztából. A cisztafal felrepedését proteázok működése váltja ki. A kitokozódott trofozoita citokinézissal megy át, ami ebben az esetben sejtosztódást jelent magosztódás nélkül és ez a folyamat kettő, kétsejtmagvú trofozoitához vezet. Mozgásuk jellegzetesen hullámzó, de a sejtek többsége a duodenum és az éhbél epitéliumához tapad. A trofozoitákat ritkán lehet a székletből kimutatni, leginkább csak erős hasmenés idején. Szaporodása osztódással történik, mindkét sejtmag osztódik, így a citokinézist követően kétsejtmagvú leánysejtek jönnek létre. A két sejtmag szerepe azonos. Cisztaképzés során a sejt legömbölyödik, elválasztja a cisztafalat és citokinézissal sejtmagosztódással (kariokinézissal) megy át. A négy mag a ciszta anterior részén található. A tapadókorong és az ostorok eltűnnek, de megmaradnak az intracelluláris axonémák és a mediális testek. Előbbiek alapján a ciszta könnyen megkülönböztethető más cisztáktól. A széklettel ürülő ciszták akár három hónapig is életképesek maradnak megfelelő hőmérséklet és nedvességtartalom mellett.

6 morfológiai faj és mintegy 40 de nem bizonyítottan valid *Giardia* filotípus ismert. Morfológiailag nem különíthetők el egymástól, csak a gazdaspecificitás ismeretében vagy molekuláris módszerek segítségével. Emberben két genotípus ismert, ezeket (18S rRNS génszekvencia alapján) jelenleg A és B néven különböztetik el, de sem virulenciájuk, sem gyakoriságuk, sem morfológiájuk alapján nem különíthetők el.

A *Giardia intestinalis* emberben a középbél felső szakaszán fordul elő. Világszerte elterjedt, a bélből kimutatható leggyakoribb egysejtűek egyike, egyben a legrégebben ismert **intesztinális protozoon**. Évente a világon mintegy

200 millióan fertőződnek *Giardiával*. A fertőzés non-invazív és gyakran tünetmentes. Tünetei (**szimptomás giardiasis**) akut vagy krónikus hasmenés, esetleg más gasztro-intesztinális tünetek. Gyerekek körében nagyobb gyakorisággal fordul elő. A lappangási idő többnyire 1–2 hét. Az akut fázis 3–4 nap alatt sok esetben magától megszűnik, ilyenkor nem mindig derül fény a kórokozóra. Vér és nyálka nem kíséri a székletet. Egyéb tünetei: puffadás, kellemetlen, kénes szagú bőfűgés, görcs, étvágytalanság, súlycsökkenés. A székletben feltűnő mennyiségű zsír lehet a rossz tápanyagfelszívás következményeként. A krónikus fertőzés ritkán akár évekig is eltarthat. A bélhám mikrobolyhait károsíthatja a kórokozó, különböző enzim deficienciákat (pl. laktáz-) előidézve. Utóbbi laktóz érzékenységhez vezet, ami egy ideig a giardiasis megszűnését követően is fennmaradhat. A kezelés metronidazollal, tinidazollal stb. történik. A fertőzés megelőzése a magas fokú személyes higiéne betartásával és a tiszta ivóvíz fogyasztásával lehetséges. A fertőzés többnyire szennyezett ivóvízzel bejutó cisztákkal történik.



4.58. ábra. A *Giardia intestinalis* intestinális kórokozó a) a trofozoita alulnézetből b) egy trofozoita szintén alulnézetből a bélhám felületén, továbbá tőle balra a tapadókör nyoma a bélhám felületén: a tapadás helyén károsodtak a mikrobolyhok (a felvételen apró pontok) (forrás: CDC / Dr. Stan Erlandsen a – 11643, b – 11647, c – 11638)

Az *Enteromonadia* alosztály

Monozoikusak, sejtszájuk nincs, egy sejtmagjuk és négy ostoruk van (mintha egy *Octomitust* megfeleznénk).

Az **Enteromonadida** rendnek körülbelül 15 faja ismert, nem patogén intestinális egysejtűek emberben és más gerincesekben. A ciszták fertőznek, amelyek a fertőzött gazdából a széklettel ürülnek. A szabad ostorok száma redukált.

Az *Enteromonas* fajok különféle gerincesekből ismertek (pettyes göte házinyúl). A ventrális sejtfelszín kétharmadán végighúzódo barázda sejtszájként működik. Fagocitózissal baktériumokat fogyasztanak. A kariomasztigont úgy néz ki, mint egy diplozoid fele; elképzelhető, hogy az egyik legősibb diplomonadida. A diplozoikus szerveződés átmeneti formákat mutat a genusznál, van, ahol szimmetrikus a két fél, máshol nem.

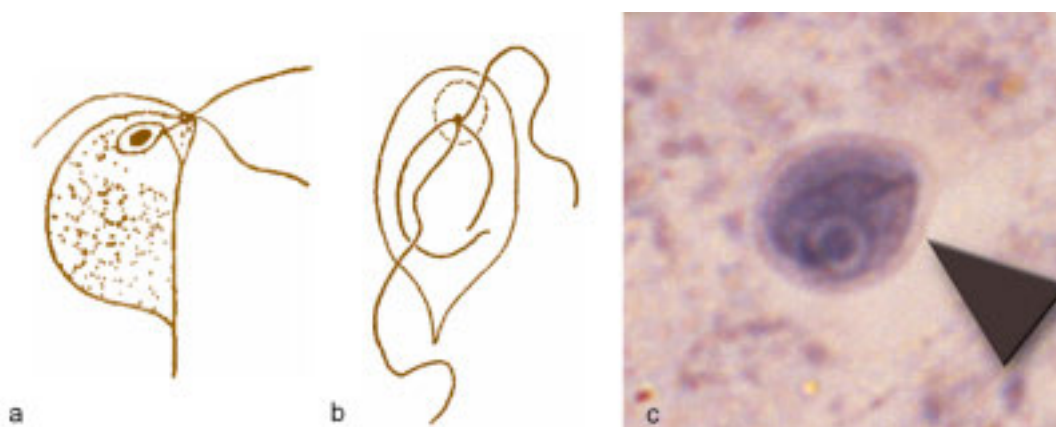
A *Caviomonas mobilis*-t egerek, tengerimalacok vakbéléből izolálták. Az egyik bazális testről ered ostor, a másiktól nem. A bazális testek a sejtmag felületén elhelyezkedő mélyedésben foglalnak helyet, akárcsak más enteromonad/diplomonad egysejtűeknél. Az endoplazmatikus retikulum redukált (számos kicsi vezikula formájában

van jelen). Nincs elkülönült sejtszájuk, a sejt pinocitózissal és fagocitózissal táplálkozik. Valódi, fallal rendelkező ciszta helyett pszeudocisztájuk van, amelyben az ostor a sejt belsejébe fordul be.

A Retortamonadea osztály

Két pár kinetoszómájuk szinte a sejtmag felületén helyezkedik el. 1–2 sejtmagjuk lehet. Három elől eredő és előre irányuló ostoruk mellett egy visszahajló ostoruk egy mélyedésben fut, ez egyben a sejtszáj területe is. Endozoikus életmódúak, vagy (csekély számban) szabadonélők, ekkor anoxikus élőhelyeken találhatók. Kicsiny, 5–20 µm méretű egysejtűek. Gerinctelen és gerinces gazdáiban egyaránt előfordulnak és a cisztával fertőznek. A trofozoita a bélcsatornában él, baktériumokkal táplálkozik. Az ártalmatlan kommenzalisták mellett hasmenést okozó fajok is ismertek, mint a *Chilomastix gallinarum* háziszárnyasokban.

A *Chilomastix mesnili* intesztinális kommenzalista az emberben, tehát nem patogén. A fertőzés székletből származó cisztákkal történik. Hagyományos kimutatása a székletben látható ostoros alakok és ciszták segítségével történik. Az egymagvú, citrom alakú ciszták általában hasmenéses székletben figyelhetők meg, egyik végükön kis kiemelkedés van. A trofozoiták a vastagbélben és a vakbélben élnek. A testhossz felét-harmadát kitevő sejtszáj hosszúságú. A faj jelenléte rossz személyes higiéniére utal és vele együtt más, akár kórokozó intesztinális protozoonok jelenléte sem zárható ki.



4.59. ábra. A Metamonada törzs egyes képviselői a) *Enteromonas hominis* (Kudo nyomán) b) *Retortamonas gryllotalpae* (Hall nyomán) c) *Chilomastix mesnili* (forrás: CDC PHIL 14793)

A *Retortamonas* fajok különböző rovarlárvák (egyenesszárnyúak, poloskák, tegzesek, bogarak, legyek) valamint különböző gerincesek bélcsatornájából (kételtűek és hullók utóbeléből, emlősök vakbeléből) ismertek.

A Parabasalia főosztály

Többnyire egymagvúak, ostoraik száma nulla és több tízezer között ingadozik. A primitív formáknál 4 ostor található: 3 előre irányul, 1 hátra, ezt az ostorszerkezetet **Monocercomonas-típusnak** nevezzük. A visszahajló ostor merőlegesen ered a másik három eredésére. A flagelláris apparátus igen jellegzetes: a négy bazális testről különféle rostos függelékek erednek, horogszerűek vagy szigmoid lefutásúak. Ez az alapvető elrendeződés az első négy bazális testnél figyelhető meg.

Közös apomorf bélyegük a **parabazális test** nevű organelum amely az élővilágban ismert legnagyobb ciszterna-számú Golgi-készülék, maximum 30 ciszternával. A Golgi-készüléket az alapi testből eredő mikrotubuláris fibrillumok (ú.n. parabazális rostok) veszik körül. Rendszerint két parabazális rost csatlakozik egy bazális testhez. (számuk sokszorozódhat, például a sokostorosoknál (Hypermastigea).

Van **axostyl** (tengelypálca), de merev, nem pedig mozgékony mint az Oxymonadea-nál. Egyes csoportoknál számos tengelypálca van, másoknál eltűnik. A pelta-axostyl komplex A tengelypálca gyakran összekapcsolódik az apikális sejtfelszín mentén futó merevítőképlettel (**pelta**). Sokaknál **hidrogenoszómák** vannak. Elkülönült sejtszájuk nincs, a fagocitózis a sejt bármely pontján történhet. Szinte valamennyien endozoikusak, baktériumokat és szerves törmeléket fogyasztanak a bélcsatornában és más belső terekben. Fontos paraziták vannak köztük.

Rendszerük a filogenetikai ismeretek és a morfológiai tulajdonságok összevetése nyomán erősen változóban van, de még nem kiforrott, ezért a fontosabb csoportok egy hagyományos rendszerváz szerint kerülnek ismertetésre.

A Trichomonadea osztály

4–6 ostoruk van, kicsik (5–25 μm), van ahol csak 2 ostor van, vagy egy sincs. Az ostorok száma, ezen belül a szabad ostorok száma genuszra jellemző, egy ostoruk általában hullámszóhártyát képez. A *Monocercomonas* és a *Trichomonas* fajoknál 3+1, a *Pentatrichomonas* fajoknál 5+1, a *Tritrichomonas* fajoknál 4+1 ostor van. Az axostyl hosszú és egy kaudális nyúlványban végződik, amellyel a sejt rögzülhet; vannak közöttük sokostorosok (**polimonadális szerveződés**): a mozgást egy kontraktilis pálca segíti elő, a **costa**, és a visszahajló ostor **hullámszóhártyát** képezhet (*Trichomonas*).

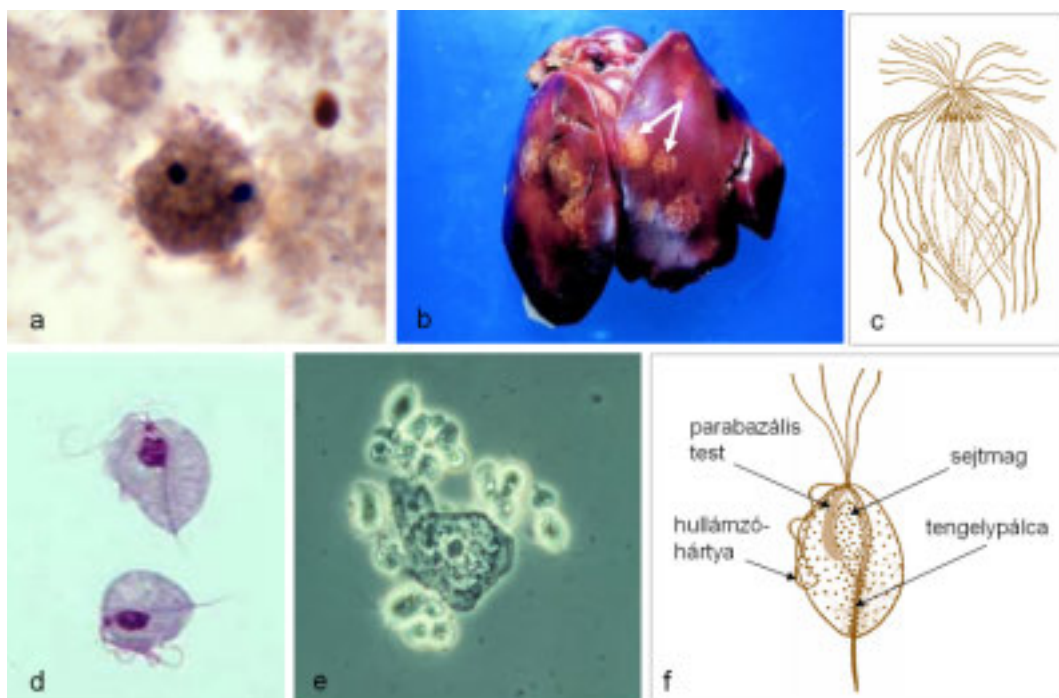
Az állati és humán kórokozó *Trichomonas* fajok morfológiai elkülönítésénél a parabazális test mérete, elhelyezkedése, sejtmaghoz viszonyított helyzete fontos szempontok.

A *Trichomonas vaginalis* a világon a legnagyobb jelentőségű nem vírus jellegű, szexuális úton terjedő kórokozó. Az emberi urogenitális rendszerben, főleg az ivari kivezetőjáratokban él, nyálkahártyákon, folyást, nyálkaképződést vált ki, gyulladás kíséretében. Non-invazív patogén, azaz, nem hatol be a gazdasejtbe, az epitélium sejtek a kórokozó citotoxikus hatása révén károsodnak és pusztulnak el. A citotoxikus hatást a hámmal kapcsolódó *Trichomonas* sejtek hozzák létre. A *Trichomonas vaginalis* sejtkárosító hatásának lépései során először létrejön a parazita és a gazda közötti sejtadhézió, majd nagyszámú parazita csoportosulása figyelhető meg a sejtek felszínén. Ezt követően a gazdasejt membránjában elváltozások következnek be, végül a parazita és a gazda sejtmembránjai fuzionálnak és bekövetkezik a gazda membránsejtjének lízise. Sejtpusztító hatást csak a rögzült sejtek fejtenek ki. A *Trichomonas vaginalis* rögzülése a gazdasejthez a hullámszóhártyával ellentétes oldalon történik. A lappangási idő emberben négy nap és egy hónap között van. Tünetei férfiakban gyengébbek, mint nőkben, ahol mindig a menstruációt követően erősödnek meg, viszkető, égető érzéssel, kellemetlen szagú, szürkés vagy zöld váladékkal kísérve. Ahogy a folyamat krónikussá válik, a folyás erőssége csökken. A férfiak többsége tünetmentes, a fertőzés leginkább a prosztatában és a húgycsőben valósul meg. Metronidazzal és tinidazzal kezelik.

A *Trichomonas hominis* az egyetlen intesztinális faj az emberben, krónikus hasmenést okozhat. A *Trichomonas gallinae*: madarakban, főként a szájüreg, garat, nyelőcső begy nyálkahártyáján fordul elő. A *Tritrichomonas foetus* a szarvasmarhák elhullását okozza. Fedeztetés során terjed, ivarzási zavarokat okoz, a tehenek elvetélhetnek, meddők lesznek. A korábban két külön fajként leírt *Trichomonas suis* és *Trichomonas foetus* azonos fajnak bizonyult. A *Trichomonas suis*-t a házisertés orrüregéből és a bélcsatorna gyomor utáni szakaszából, míg a *Trichomonas foetus*-t a szarvasmarha urogenitális traktusából írták le eredetileg. Keresztfertőzések is bizonyították, hogy nincs gazdaspecificitás. Rossz higiénés környezetben együtt tartott sertés és szarvasmarha között történhet meg az átadás, a parazita a marha vizeletével érintkező talajból a földet turkáló disznó orrába, majd bélcsatornájába jut.

A *Dientamoeba fragilis* csak amöboid formával rendelkezik, korábban tévesen az *Entamoeba* rokonságába sorolták. Az emberi bélcsatornában él, de nem patogén. A sejtek 40–80%-nál két sejtmag látható, a többinél egy. A két sejtmag az osztódás felfüggesztett stádiumának tekinthető, amit késve követ a citokinézis.

A *Histomonas meleagridis* fajnál szintén csak amöboid alak ismert. Háziszárnyasokban enterohepatitist okoz, a kórokozóknak komoly gazdasági jelentősége van.



4.60. ábra. a) *Dientamoeba fragilis* (festett készítmény, forrás: CDC 423/ Dr. Mae Melvin) b) egy pulyka májának felszínén látható világos foltok jelzik a *Histomonas meleagridis* fertőzöttséget (forrás: NWHC USGS, Milton Friend) c) *Coronympha clevelandi* (Hall nyomán) d) *Trichomonas vaginalis* (festett készítmény, forrás: CDC PHIL 5238) e) élő *Trichomonas vaginalis* egysejtűek (fáziskontraszt eljárás, forrás: CDC) f) a *Trichomonas vaginalis* testfelépítése (Kudo nyomán)

A **Devescovinidae** családba tartozó *Mixotricha paradoxa* természetben él, szabályosan elhelyezkedő *Spirochaeta* baktériumok rögzülnek a sejt felszínén, ezek segítségével mozog, a 4 ostor csupán a táplálékot sodorja az egysejtű felé.

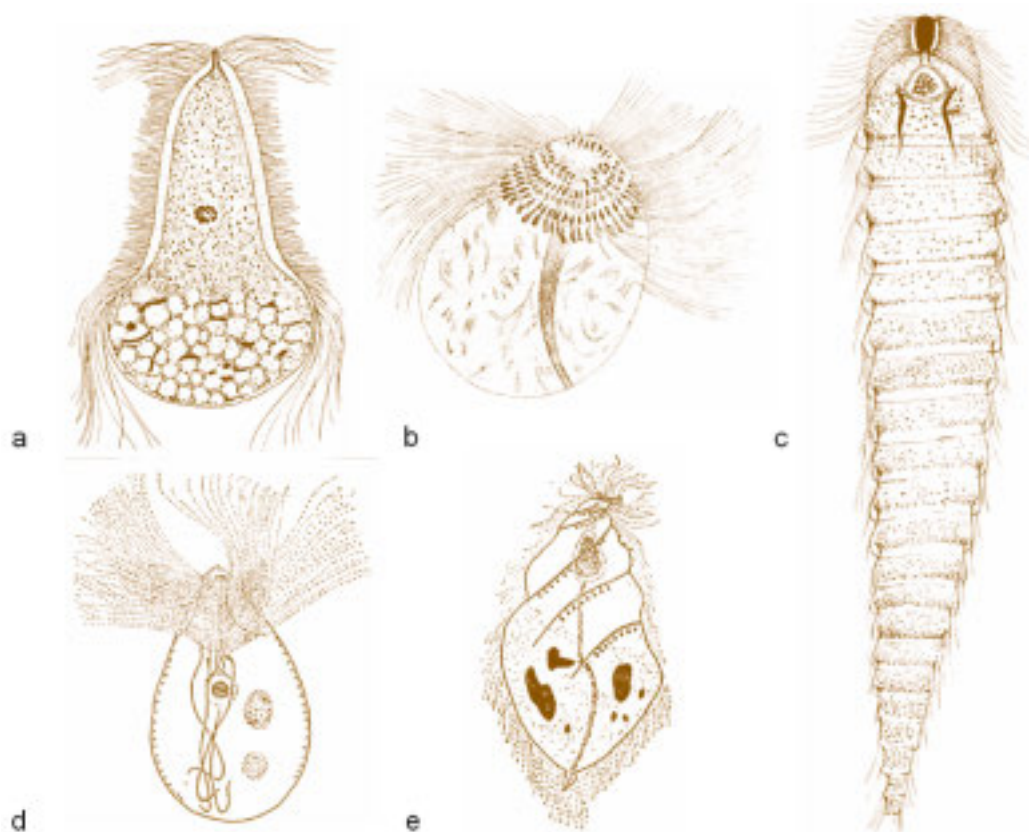
A **Calonymphidae** családban sok sejtmag és ezzel együtt sok kariomasztigont jellemző, vagyis minden egyes maghoz társul a *Monocercomonas*ra jellemző struktúra: több csoportban elhelyezkedő ostorok, axostylek, parabazális testek, ezt nevezik **polimonadális szerveződésnek**. Kizárólag természetben (Kalotermitidae) bélcsatornájában élnek, xilofágok és baktériumfalók (*Calonympha*, *Coronympha*).

A Hypermastigea osztály

Egyetlen sejtmagjuk van. A sejt anterior részén rengeteg ostor ered. Az ostorok hullámzó mozgást végeznek, eredhetnek egy közös bemélyedésből vagy szabályos spirális, ill. hosszanti sorokban borítják a sejtet. A parabazális testek szintén megsokszorozódnak, ill. dúsan elágaznak, az axostylek egyetlen egységet képeznek, vagy teljesen össze is olvadnak. A diktioszómák általában jól láthatóak fénymikroszkóppal is, mint megnyúlt képletek. Hidrogenoszómáik vannak.

Csótányokban, ősbíb természetben élnek, többnyire elkülönült erjesztőkamrákban. Számos intra- és extracelluláris szimbionta baktériumuk van (köztük spirochaeták is), ezek végzik a cellulóz lebontását.

A molekuláris filogenetikai vizsgálatok arra utalnak, hogy a xilofág rovarokkal való együttélés még a csótányok és természetben mai csoportjainak kialakulását megelőzően a közös rovarósben történt meg (Gile és mtsai 2010). A csoport molekuláris filogenetikai vizsgálata némiképp átrajzolta a fenti két osztály viszonyát. (Noda és mtsai 2009)



4.61. A Hypermastigee képviselői a) *Trichonympha campanula* b) *Stephanonympha sylvestri* c) *Teratonympha mirabilis* d) *Staurojoenina assimilis* e) *Spironympha porteri* (forrás: a-c - Calkins, d - Hall, e - Kudo nyomán)

Az Anaeromonada altörzs

Citológiai vizsgálatok szerint ebben a csoportban más módon vezethető le a sejtszáj eltűnése, mint a *Trichozoa* altörzsnél. A molekuláris törzsfákon is önálló kládot képez.

Az **Oxymonadida** rendbe intesztinális egysejtűek tartoznak. Egy vagy sok kariomasztigontjuk van, amelynek alkotóelemei a sejtmag, a két pár ostor, a preaxostylaris lemez és az axostyl (parakristályos szerkezetű, többeknél kontraktilis). Az elülső ostor visszahajlik, azaz rekurrens ostor vagy a sejt oldalához simul, több is lehet belőle. A bazális test párokat egy összetett, parakristályos szerkezetű **preaxostylaris lemez** választja el, az axostyl az elülső preaxostylaris lemezből vagy annak közeléből ered és egymással összekapcsolt, párhuzamosan lefutó mikrotubulus kötegekből áll. Rendszerint jelen van egy elülső mikrotubulusokból álló merevítő képlet, az ún. **pelta** is. Sok fajnál megtalálható egy anterior helyzetű kapaszkodókészülék, amely szintén mikrotubulusokból áll, a **rostellum**. A rostellum segítségével rögzülhet a sejt a rovar gazda bélfalához. A táplálékfelvétel fagocitózissal és pinocitózissal történik, de nincsen elkülönült sejtszájuk. Sok kimondottan xilofág faj van köztük. Tartalék tápanyagként glikogént halmoznak fel. Osztódás során az anyasejt axostylje depolimerizálódik. Néhány fajnál ivaros folyamat is ismert.

Minden faj endokommenzalista vagy szimbiota, egy genusz kivételével rovarokban élnek például xilofág rovarlárvákban. A *Monocercomonoides* fajok nem csak rovarokban, hanem gerincesek bélcsatornájában is előfordulnak. Az átvitel gazda egyedről egyedre, ill. a generációk között cisztával vagy a trofikus alakkal történik. Öt családjuk közül a *Polymastigidae* a legprimitívebb testfelépítésű.

Egyes csoportoknál a fejlődés menet során jelentős morfogenezis játszódik le, több ilyen fajt korábban külön taxonnak vélték. A *Pyronymphidae* családban a *Pyronympha* fajok között a „fiatal” egyedek osztódás után nem sokkal csupán 4 ostorral rendelkeznek, kicsik és mozgékonyak, a béltartalomban úszkálnak. Bizonyos idő elteltével átalakulnak nyolcostoros alakká, amely apikális rostellummal rögzül a bélfalhoz, mérete akár tízszerese is lehet az előző alakénak. Az átalakulás inkomplett sejtosztódással valósul meg (endomitózisok sorozatával), miközben a sejt ploidiaszintje is növekszik. Amikor a természet vedlik, a rögzült sejtek leválnak és többszörös sejtosztódás közepette érik el az eredeti ploidiaszintet. A természet a vedlés befejeztével megeszi a levedlett utóbél tartalmát, így

kerülnek vissza a szimbionták a szervezetébe. Azon Oxymonadidáknál, ahol ivaros folyamat is játszódik, az általában a gazda vedlésével összehangoltan történik.

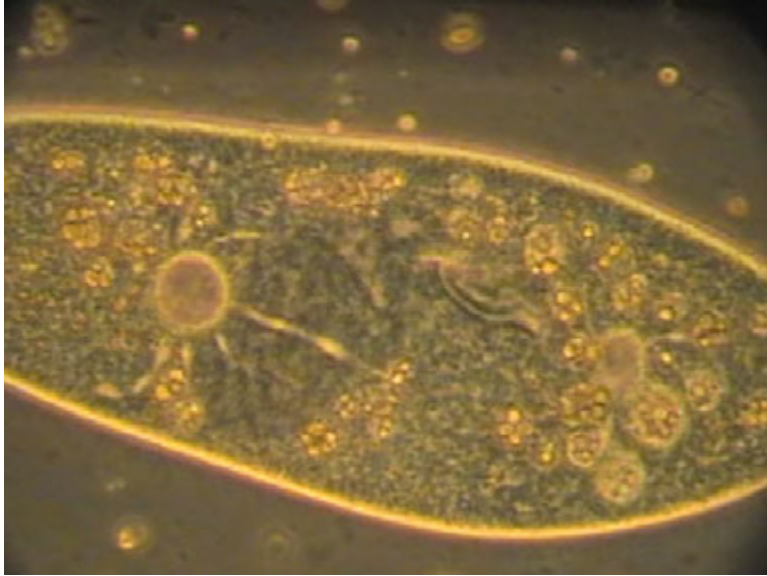


4.62. ábra. Az Oxymonadida képviselői a) *Monocercomonoides pilleata* b) *Oxymonas dimorpha* ostoros alak c) *Oxymonas dimorpha* ostor nélkül, rostellummal d) *Dinenympha fimbriata* (forrás: a – c Hall, d - Calkins nyomán)

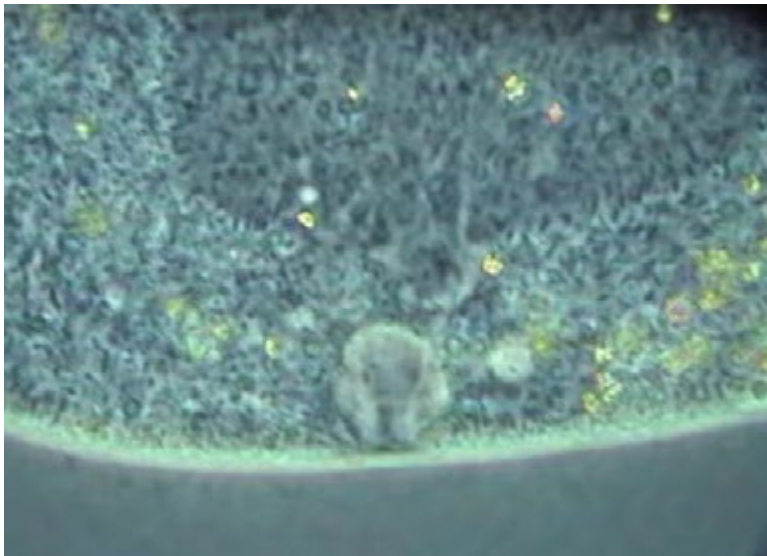
4.11. Protista *incertae sedis*

Az *incertae sedis* a taxonómiában bizonytalan taxonómiai helyzetűt jelent. Az utóbbi évtizedben minimálisra csökkent azoknak a protisztáknak a száma, amelyek rokonsági viszonyairól semmi közelebbit nem tudunk. Néhány kisebb egysejtű csoport helyzete még mindig bizonytalan, nem tudni, hogy helyezhetők el a 7 szupercsoport között vagy azokon belül. A metagenomikai vizsgálatok során napjainkban is jelennek meg teljesen új, ismeretlen eukarióta kládok.

5. fejezet - Videók



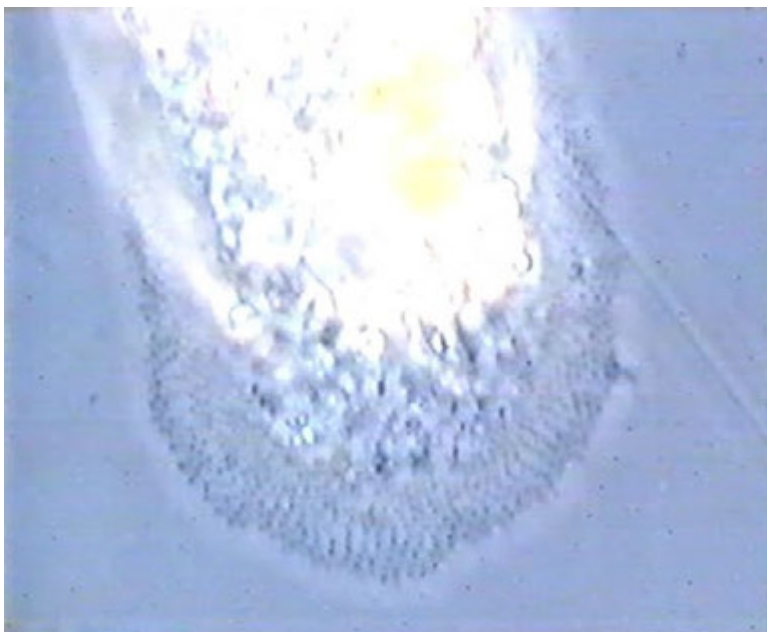
1. *Paramecium* úszik közelről



2. *Paramecium* lüktető üröcske fáziskontraszt



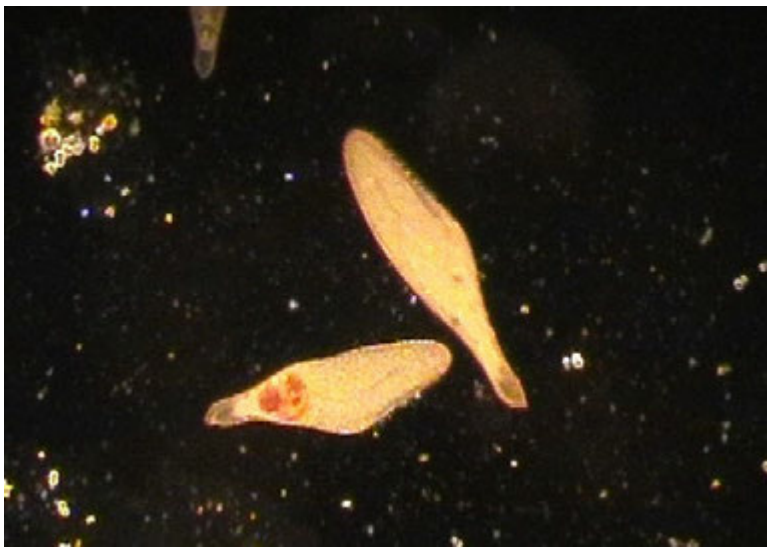
3. *Cochliopodium* totál



4. *Cochliopodium* kúszik



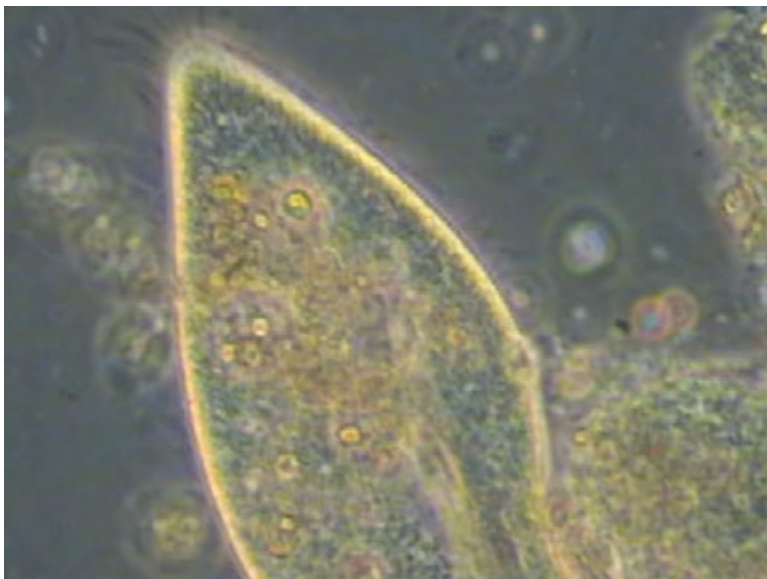
5. *Blepharisma* testi csillózat



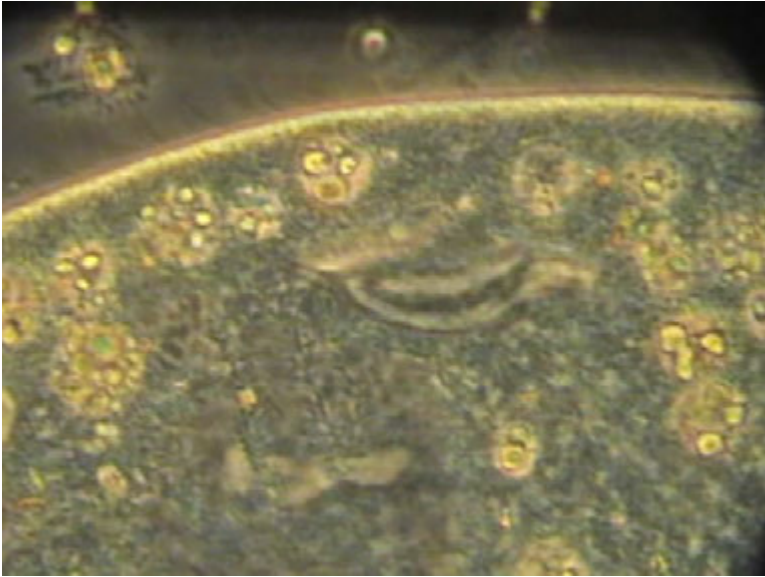
6. *Blepharisma* úszó egyedek



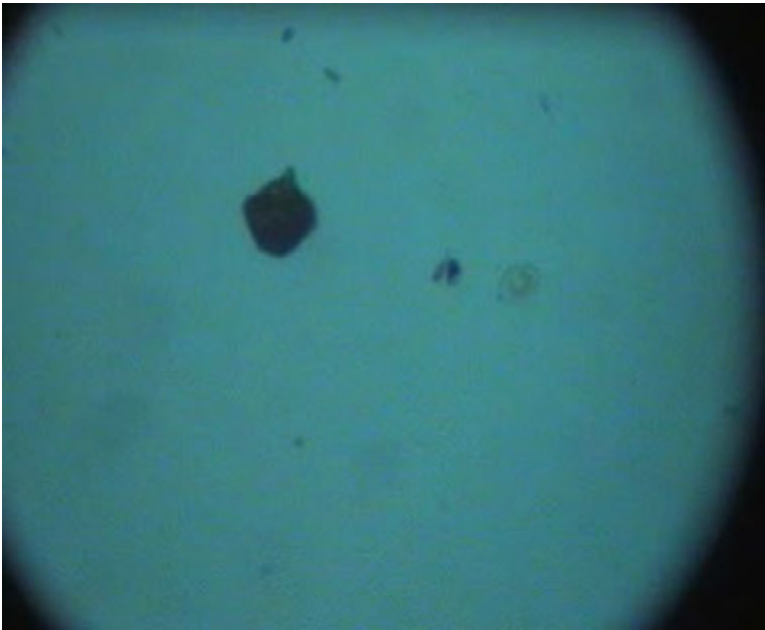
7. *Dileptus* konjugáció



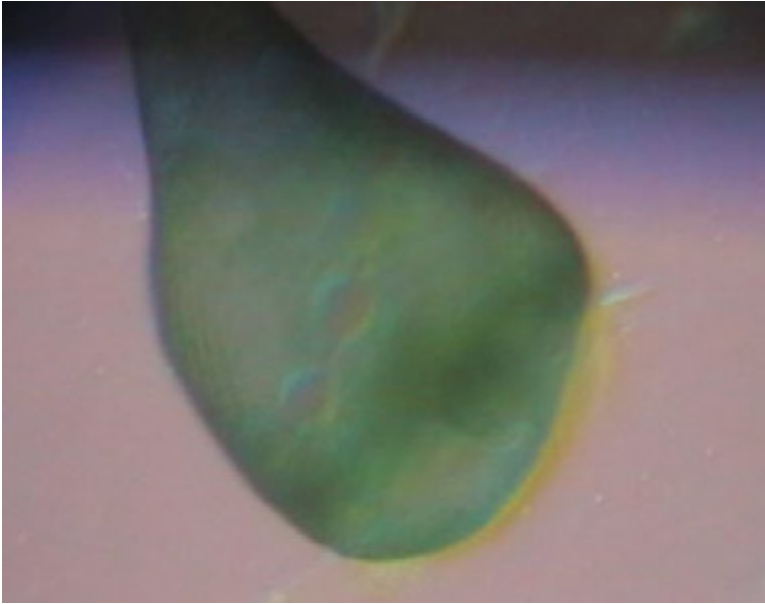
8. *Paramecium* szájmező és testi csillózat



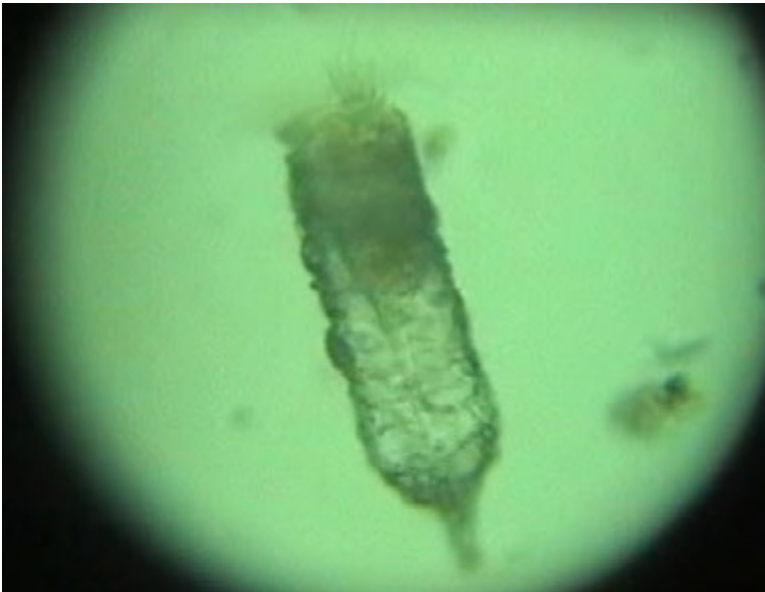
9. *Paramecium* szájmező



10. *Protoprimeridium* úszik



11. *Stentor coeruleus*



12. *Tintinnida* úszik



13. *Vorticella* szűrőget

6. fejezet - Ajánlott olvasmányok

Ismeretterjesztő könyvek

Kutschera, U.: Tatsache Evolution: Was Darwin nicht wissen konnte. Dt. Taschenbuch-Verlag, München, 333 p., 2009

Lovas Béla: Mikroszkóp – mikrokozmosz. Gondolat, Budapest, 287 p., 1995

Lovas Béla: Édesvízi parányok I-II. Búvár Zsebkönyv sorozat, Móra Ferenc Ifjúsági Könyvkiadó, Budapest, 60-60 p., 1990, 1991

Margulis, L.: Az együttélés bolygója. Az evolúció új megközelítése. Világ – Egyetem sorozat, Vince Kiadó, 156 p. 2000

Szak- és tankönyvek

Ács Éva és Kiss Keve Tihamér (szerk.): Algológiai Praktikum. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 362 pp., 2004

Anderson O. R.: Comparative Protozoology – Ecology, Physiology, Life History. Springer, 482 pp., 1988

Berger H., Foissner W., Kohmann F.: Bestimmung und Ökologie der Mikrosaprobien nach DIN 38410. Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm, 291 pp., 1997

Bütschli O.: Protozoa. in: Bronn H. G.: Klassen und Ordnungen des Thier-reichs. Lipse, Heidelberg, 1097 pp., 1880–1887

Doflein F., Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. G. Fischer, Jena, 274 pp., 1901

Doflein F., Reichenow E.: Lehrbuch der Protozoenkunde. G. Fischer, Jena, 6. kiadás, 957 pp., 1953

Csutorné Bereczky Magdolna: A protozoológia alapjai. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 212 pp., 1998

Francé R.: A craspedomonadinák szervezete. Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest, 248 pp., 1897

Hall R.: Protozoology. New York, Prentice-Hall, 682 pp., 1953

Hausmann K., Hülsmann N., Radek R.: Protistology. 3. átdolgozott kiadás. Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 379 pp., 2003

Jahn T. L., Bovee E. C., Jahn F. F.: How to Know the Protozoa (The Pictured Key Nature Series). McGraw-Hill Science/Engineering/Math, 3. kiadás, 304 pp., 1978

Jakucs Erzsébet: A mikológia alapjai. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 4., átdolgozott kiadás, 225 pp., 2009

Jancsó Miklós: Tanulmány a váltóláz parazitáiról. MTA Budapest, 284 pp., 1906

Kiss Keve Tihamér: Bevezetés az algológiába. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 283 pp., 1998

Kőhidai László: Tetrahymena pyriformis in motion. 55–87 pp. In: Kim, Steager, Agung (szerk.): Microbiorobotics. Biologically Inspired Microscale Robotic Systems. Elsevier, 368 pp., 2012

Laybourn-Parry J. A.: Protozoan Plankton Ecology. Springer, 248 pp., 1992

Laybourn-Parry J. A.: Functional Biology of Free Living Protozoa. Springer, 230 pp., 1984

Lee J. J., Leedale G. F., Bradbury, Ph.: The Illustrated Guide to the Protozoa I – II, 2. kiadás, Society of Protozoologists, 1432 pp., 2000-2001

Levine, N.: Protozoan Parasites of domestic animals and of man. Burgess Publishing Company, Minneapolis, 412 pp., 1961

Lynn D. H.: The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature. Springer, 3. kiadás, 605 pp., 2010

Makara György és Mihályi Ferenc: Rovarak és betegségek. Budapest, Magyar Orvosi Könyvkiadó Társulat, 394 pp., 1943

Margulis L.: Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press, New Haven, xxii, 349 pp., 1970

Martin W. F. és Müller M.: Origin of Mitochondria and Hydrogenosomes. Springer, 306 pp., 2007

Pellérdy P. László: Coccidia and coccidiosis. Budapest, Akadémiai Kiadó, 2. átdolgozott kiadás, 959 pp., 1974

Sleigh M. A.: Protozoa and other protists. Edward Arnold, x, 342 pp., 1989

Szabadon letölthető (CC By 3.0) e-könyvek, brosrák

WHO (Cibulskis R., Gosling R.): Defeating malaria in Asia, the Pacific, Americas, Middle East and Europe. Progress and Impact Series 9, 98 p., 2012 november

http://www.who.int/iris/bitstream/10665/76595/1/9789241504430_technical_report_eng.pdf

Pánek T., Čepička I.: Diversity of Heterolobosa . 1-26 p., DOI: 10.5772/35333 In: Prof. Mahmut Caliskan M. (szerk.): Genetic Diversity in Microorganisms. ISBN: 978-953-51-0064-5, InTech, 382 p., 2012 (online és nyomtatott formában) <http://www.intechopen.com/books/genetic-diversity-in-microorganisms/diversity-of-Heterolobosa>

Protisztológiai témájú honlapok

Tudományos társaságok, szervezetek

International Society of Protistologists (ISOP) - http://protozoa.uga.edu/
The Federation of European Protistological Societies (FEPS) - http://feps.eu/
International Society for Evolutionary Protistology (ISEP) - http://www.isepsociety.com/
International Phycological Society (IPS) - http://www.intphycsoc.org/

Folyóiratok

The Journal of Eukaryotic Microbiology - http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/%28ISSN%291550-7408
Protist - http://www.sciencedirect.com/science/journal/14344610
European Journal of Protistology - http://www.sciencedirect.com/science/journal/09324739/
Acta Protozoologica - http://www.eko.uj.edu.pl/ap/
Protistology - http://protistology.ifmo.ru/

Biodiverzitás

Protist Information Server - http://protist.i.hosei.ac.jp/
Encyclopedia of Life - http://eol.org/
micro*scope - http://starcentral.mbl.edu/microscope/portal.php?pagetitle=index
Microworld – world of amoeboid organisms - http://www.arcella.nl
The Ciliate Resource Archive - http://www.uoguelph.ca/~ciliates/
AlgaTerra – Information System on terrestrial and limnic Micro Algae - http://www.algaterra.org/ATDB/default.cfm
AlgaeBase - http://www.algaebase.org
International Census of Marine Microbes - http://icomm.mbl.edu/

Filogenia

Tree of Life web project - http://tolweb.org/tree/phylogeny.html
Katz Lab - http://www.science.smith.edu/departments/Biology/lkatz/

Humán és állati zoonózisok

Centers for Disease Control and Prevention (Laboratory Identification of Parasites of Public Health Concern) - http://www.dpd.cdc.gov/dpdx/
Oregon Public Health Laboratory Parasite Images Library - http://public.health.oregon.gov/LaboratoryServices/ImageLibrary/Pages/parlib.aspx
Parasites in Humans - http://www.parasitesinhumans.org/protozoa.html
Atlas of Human Intestinal Protozoa - http://www.atlas-protozoa.com/
Animal and human parasite images - http://www.k-state.edu/parasitology/625tutorials/

Folyóiratcikkek és könyvfejezetek

Abe T., Hoshino T., Nakamura A., Takaya N. (2007): Anaerobic elemental sulfur reduction by fungus *Fusarium oxysporum*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 71(10):2402–2407

Adl S. M., Leander B. S., Simpson A. G. B., Archibald J. A., Anderson O. R., Bass D., Bowser S. S., Brugerolle G., Farmer M. A., Karpov S., Kolisko M., Lane C. E., Lodge D. J., Mann D. G., Meisterfeld R., Mendoza L., Moestrup O., Mozley-Standridge S. E., Smirnov A. V., Spiegel F. (2007): Diversity, Nomenclature, and Taxonomy of Protists. *Syst. Biol.* 56(4):684–689

Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup O., Mozley-Standridge S.E., Neraud T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M. (2005): The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J. Euk. Microbiol.*, 52:399–451

Afzan M. Y., Suresh K. (2012): Pseudocyst forms of *Trichomonas vaginalis* from cervical neoplasia. *Parasitol. Res.* 111:371–381

Akselman R., Negri R. M. (2012): Blooms of *Azadinium* cf. *spinosum* Elbrächter et Tillmann (Dinophyceae) in northern shelf waters of Argentina, Southwestern Atlantic. *Harmful Algae*, 19:30-38

Alexeieff A. (1912): Sur les caractères cytologiques et la systématique des amibes du groupe limax (*Naegleria* nov. gen. et *Hartmannia* nov. gen.) et des amibes parasites des vertébrates (*Protamoeba* nov. gen.). *Bull. Soc. Zool. (France)*, 37:55-74

- Alfonzo J. D., Thiemann O., Simpson L. (1997): The mechanism of U insertion/deletion RNA editing in kinetoplastid mitochondria. *Nucleic Acids Res.*, 25(19):3751–3759
- Ali I. K. M., Clark C. G., Petri W. A. Jr. (2008): Molecular epidemiology of amebiasis. *Infect. Genet. Evol.*, 8:698–707
- Altamirano-Enciso A. J., Marzochi M.C. A., Moreira J. S., Sscubach A. O., Marzochi, K. B. F. (2003): Sobre a origem e dispersão das leishmanioses cutânea e mucosa com base em fontes históricas pré e póscolombianas. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, 10(3): 853–82
- Alvarez-Curto E., Rozen D. E., Ritchie A. V., Fouquet C., Baldauf S. L., Schaap P. (2005): Evolutionary origin of cAMP-based chemoattraction in the social amoebae. *PNAS*, 102(18):6385–6390
- Andersson J. O. (2009): Horizontal gene transfer between microbial eukaryotes. *Methods Mol. Biol.* 532:473–87
- Azam F., Fenchel T., Field J. G., Meyer-Reil L. A., Thingstad F. (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10:257-263
- Bass D., Chao E. E-Y., Nikolaev S., Yabuki A., Ishida K., Berney C., Pakzad U., Wylezich C., Cavalier-Smith T. (2009a): Phylogeny of Novel Naked Filose and Reticulose Cercozoa: Granofilosea cl. n. and Proteomyxidea Revised. *Protist*, 160:75–109
- Bass D., Howe A. T., Mylnikov A. P., Vickerman K., Chao E. E., Smallbone J.E., Snell J., Cabral C. Jr., Cavalier-Smith T. (2009b): Phylogeny and Classification of Cercomonadida (Protozoa, Cercozoa): Cercomonas, Eocercomonas, Paracercomonas, and Cavernomonas gen. nov. *Protist*, 160:483–521
- Benga G. (2009): Water channel proteins (later called aquaporins) and relatives: Past, present, and future. *IUBMB Life*, 61(2):112–133
- Berney C., Pawlowski J. (2006): A molecular time-scale for eukaryote evolution recalibrated with the continuous microfossil record. *Proc. R. Soc. B*, 273:1867–1872
- Bernhard J. M., Bowser S. S. (2008): Peroxisome proliferation in foraminifera inhabiting the chemocline: An adaptation to reactive oxygen species exposure? *Eukaryot Microbiol.*, 55(3):135–144
- Besteiro S., Dubremetz J.-F., Lebrun M. (2011): The moving junction of apicomplexan parasites: a key structure for invasion. *Cell. Microbiol.*, 13(6):797–805
- Beszteri S., Yang I., Jaeckisch N., Tillmann U., Frickenhaus S., Glöckner G., Cembella A., John U. (2012): Transcriptomic response of the toxic prymnesiophyte *Prymnesium parvum* (N. Carter) to phosphorus and nitrogen starvation. *Harmful Algae*, (18):1–15
- Bigelow D. M., Olsen M. W., Gilbertson R. L. (2005): *Labyrinthula terrestris* sp. nov., a new pathogen of turf grass. *Mycologia*, 97(1):185–190
- Blanc G., Duncan G., Agarkova I., Borodovsky M., Gurnon J., Kuo A., Lindquist E., Lucas S., Pangilinan J., Polle J., Salamov A., Terry A., Yamada T., Dunigan D. D., Grigoriev I. V., Claverie J.-M., Van Etten J. L. (2010): The *Chlorella variabilis* NC64A Genome Reveals Adaptation to Photosymbiosis, Coevolution with Viruses, and Cryptic Sex. *The Plant Cell*, 22:2943–2955
- Blouin N. A., Lane, C. E. (2012): Red algal parasites: Models for a life history evolution that leaves photosynthesis behind again and again. *Bioessays*, 34(3):226–235
- Bosak T., Lahr D., Pruss S. B., Macdonald F., Dalton, L., Matys E (2011): Agglutinated tests in post-Sturtian cap carbonates of Namibia and Mongolia. *Earth Planet. Sc. Lett.*, 308:29–40
- Bosak T., Macdonald F., Lahr D., Matys E (2011): Putative Cryogenian ciliates from Mongolia. *Geology*, 39:1123–1126
- Braun A., Chen J., Waloszek D., Maas A. (2007): First early Cambrian Radiolaria. *Geol. Soc. S.P.*, 286:143–149

- Brooker B. E. (1971): Fine structure of *Bodo saltans* and *Bodo caudatus* (Zoomastigophora, Protozoa) and their affinities with the Trypanosomatidae. *Bull. British Mus. Nat. Hist. Zool.* 22(3):87-102
- Bui E. T. N., Bradley P. J., Johnson P. J. (1996): A common evolutionary origin for mitochondria and hydrogenosomes. *PNAS*, 93:9651–9656
- Buick R. (2010): Ancient acritarchs. *Nature*, 463(18):885–886
- Buonanno F., Guella G., Strim C., Ortenzi C. (2012): Chemical defence by mono-prenyl hydroquinone in a freshwater ciliate, *Spirostomum ambiguum*. *Hydrobiologia*, 684:97–107
- Burkholder J. M., Marshall H. G. (2012): Toxigenic *Pfiesteria* species – Updates on biology, ecology, toxins, and impacts. *Harmful Algae*, 14:196–230
- Burki F., Okamoto N., Pombert J.-F., Keeling P. J. (2012): The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins. *Proc. R. Soc. B.*, 279:2246–2254
- Carpenter M. L., Assaf Z. J., Gourguechon S., Cande W. Z. (2012): Nuclear inheritance and genetic exchange without meiosis in the binucleate parasite *Giardia intestinalis*. *J. Cell Sci.*, 125:2523–2532
- Carr M., Leadbeater B.S.C., Baldauf S. L. (2010): Conserved meiotic genes point to sex in the choanoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 57(1):56–62
- Cavalier-Smith T., Chao E. E.-Y. (2003): Phylogeny and Classification of Phylum Cercozoa (Protozoa). *Protist*, 154: 341–358
- Cavalier-Smith T. (2010): Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 365:111–132
- Chalker D. L., Yao M. C. (2011): DNA elimination in Ciliates: Transposon domestication and genome surveillance. *Annu. Rev. Genet.*, 45:227–46
- Chang F. H., McVeagh M., Gall M., Smith P. (2012): *Chattonella globosa* is a member of Dictyochophyceae: reassignment to *Vicicitus* gen. nov., based on molecular phylogeny, pigment composition, morphology and life history. *Phycologia*, 51(4):403–420
- Chantangsi C., Lynn D. H., Brandl M. T., Cole J. C., Hetrick N., Ikononi P. (2007): Barcoding ciliates: a comprehensive study of 75 isolates of the genus *Tetrahymena*. *IJSEM*, 57:2412–2425
- Chernikova D., Motamedi S., Csűrös M., Koonin E. V., Rogozin, I. B. (2011): A late origin of the extant eukaryotic diversity: divergence time estimates using rare genomic changes. *Biology Direct*, 6:26; 1–18
- Chicharro C., Alvar J. (2003): Lower trypanosomatids in HIV/AIDS patients. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 97(S1):S75–S78
- Constantin G., Laudanna C. (2010): Leukocyte chemotaxis: from lysosomes to motility. *Nature Immunology*, 11:463–464
- Cook France, D. (2007): Structure and mechanics of the spasmoneme, a biological spring within the protozoan *Vorticella convallaria*. PhD disszertáció, Department of Biological Engineering, MIT
- Corliss, J. O. (2003): Soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Namibia (Southwest Africa), with emphasis on two contrasting environments, the Etosha Region and the Namib Desert. Part I. Text and Line Drawings. Part II. Photographs. W. Foissner, S. Agatha and H. Berger. *Denisia*, Vol. 5. Linz, Austria. 2002. Book Review. *Acta Protozool.*, 42: 81–82
- Culver S. J. (2003): Benthic foraminifera across the Cretaceous-Tertiary (K-T) boundary: A review. *Mar. Micropaleontol.*, 47:177–226
- Cunha-e-Silva N., Sant'Anna C., Gomes Pereira M., Porto-Carreiro I., Jeovanio A. L., de Souza W. (2006): Reservosomes: multipurpose organelles? *Parasitol. Res.*, 99:325–327

- Csaba Gy., Gaál A., Kovács P., Simon G., Kőhidai L. (1999): Prolonged elevation of insulin content in the unicellular *Tetrahymena* after insulin treatment: Induction of insulin production or storage? *Cell Biochem. Function.*, 17:165–173
- Csutorné Bereczky M., Nosek J. (1993): The Influence of Ecological Factors on the Abundance of Different Ciliated Protozoa Populations in the Danube River. I. Investigation of the Ecological Amplitude. *Acta Protozool.*, 32:1-16
- Csutorné Bereczky M. (1994): Composition and Feeding Spectrum of Protozoa in the River Danube, with Particular Reference to Planktonic Ciliata. *Limnologica*, 24:23-28
- Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A., Gambi C., Heiner I., Mobjerg Kristensen R. (2010): The first metazoa living in permanently anoxic conditions. *BMC Biology*, 8:30, 1–10 p., doi:10.1186/1741-7007-8-30
- Decelle J., Suzuki N., Mahé F., de Vargas C., Not F. (2012): Molecular Phylogeny and Morphological Evolution of the Acantharia (Radiolaria). *Protist*, 163:435–450
- De Graaf R. M., Ricard G., van Alen T. A., Duarte I., Dutilh B. E., Burgtorf C., Kuiper J. W. P., van der Staay G. W. M., Tielens A. G. M., Huynen M. A., Hackstein J. H. P. (2011): The organellar genome and metabolic potential of the hydrogen-producing mitochondrion of *Nyctotherus ovalis*. *Mol. Biol. Evol.*, 28(8):2379–2391
- De Graaf R. M., Duarte I., van Alen T. A., Kuiper J. W. P., Schotanus K., Rosenberg J., Huynen M. A., Hackstein J. H. P. (2009) : The hydrogenosomes of *Psalteriomonas lanterna*. *BMC Evolutionary Biology*, 9:287, 1–17 p., doi:10.1186/1471-2148-9-287
- De Souza W., da Cunha-e-Silva N. L. (2003): Cell Fractionation of Parasitic Protozoa – A Review. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, 98(2):151–170
- Dettmering C., Rottger R., Hohenegger J., Schmaljohann R. (1998): The Trimorphic Life Cycle in Foraminifera: Observations from Cultures allow New Evaluation. *Europ. J. Protistol.*, 34:363–368
- Docampo R., Moreno S. N. J. (2011): Acidocalcisomes. *Cell Calcium*, 50(2):113–119
- Docampo R., Ulrich P., Moreno S. N. J. (2010): Evolution of acidocalcisomes and their role in polyphosphate storage and osmoregulation in eukaryotic microbes. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365:775–784
- Dollet M., Sturm N. R., Campbell D. A. (2012): The internal transcribed spacer of ribosomal RNA genes in plant trypanosomes (*Phytomonas* spp.) resolves 10 groups. *Infect. Gen. Evol.*, 12:299–308
- DuBois K. N., Alsford S., Holden J. M., Buisson J., Swiderski M., Bart J.-M., Ratushny A. V., Wan Y., Bastin Ph., Barry J. D., Navarro M., Horn D., Aitchison J. D., Rout M. P., Field M. C. (2012): NUP-1 Is a large coiled-coil nucleoskeletal protein in Trypanosomes with lamin-like functions. *PLoS Biol*, 10(3), e1001287
- Duszenko M., Ginger M.L., Brennand A, Gualdrón-Lopez M., Colombo M.I., et al. (2011): Autophagy in protists. *Autophagy*, 7(2):127–158
- Entz G. id. 1876. Az alsóbbrendű állatoknál előforduló levélzöld testecskék természetéről. Értesítő a kolozsvári orvos-természettudományi társulat második természettudományi szaküléséről. Kolozsvár, 1876 február 25.
- Entz G. id. (1884): Über Infusorien des Gofes von Neapel. Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel 5:289-444 tables 20-25
- Esteban G. F., Fenchel T., Finlay B. J. (2010): Mixotrophy in ciliates. *Protist*, 161:621–641
- Figarella K., Uzcategui N. L., Zhou Y., LeFurgey A., Ouellette M., Bhattacharjee H., Mukhopadhyay R. (2007): Biochemical characterization of *Leishmania major* aquaglyceroporin LmAQP1: possible role in volume regulation and osmotaxis. *Mol. Microbiol.*, 65(4):1006–1017
- Finlay, B. J., Span A. S. W., Harman J. H. P. (1983): Nitrate respiration in primitive eukaryotes. *Nature*, 303:333-336

- Foissner W., Blatterer H., Berger H., Kohmann F. (1991): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – I. kötet: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpodea. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1/91: 1–478
- Foissner W., Berger H., Kohmann F. (1992): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – II. kötet: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, 5/92: 1–502
- Foissner W., Berger H., Kohmann F. (1994): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – III. kötet: Hymenostomata, Prostomatida, Nassulida. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1/94: 1–548
- Foissner W., Berger H., Blatterer H., Kohmann F. (1995): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – IV. kötet: Gymnostomatea, Loxodes, Suctorina. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1/95: 1–540
- Forsell J., Granlund M., Stensvold C. R., Clark G. C. Evengård B. (2012): Subtype analysis of *Blastocystis* isolates in Swedish patients. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.*, 31:1689–1696
- Foster R. A., Zehr J. P. (2006): Characterization of diatom–cyanobacteria symbioses on the basis of *nifH* *hetR* and 16S rRNA sequences. *Environ. Microbiol.*, 8, 1913–1925
- Gabaldon T. (2010): Peroxisome diversity and evolution. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365:765–773
- Gabaldon T., Capella-Gutiérrez S. (2010): Lack of phylogenetic support for a supposed actinobacterial origin of peroxisomes. *Gene*, 465:61–65
- Gaastra W., Lipman L. J. A., De Cock A. W. A. M., Exel T. K., Pegge R. B. G., Scheurwater J., Vilela R., Mendoza L. (2010): *Pythium insidiosum*: An overview. *Vet. Microbiol.* 146:1–16
- Gautret P., Cramer J.P., Field V., Caumes E., Jensenius M., Gkrania-Klotsas E., de Vries P.J., Grobusch M.P., Lopez-Velez R., Castelli F., Schlagenhauf P., Hervius Asklung H., von Sonnenburg F., Lalloo D.G., Loutan L., Rapp C., Basto F., Santos O'Connor F., Weld L., Parola P., for the EuroTravNet Network. Infectious diseases among travellers and migrants in Europe, EuroTravNet 2010. *Euro Surveill.*, 2012;17(26):pii=20205. Online elérés: <http://www.eurosurveillance.org/ViewArticle.aspx?ArticleId=20205>
- Gelei J., Horváth P. (1931): Eine nasse Silber- bzw. Goldmethode für die Herstellung der reizleitenden Elemente bei den Ciliaten. *Z. wiss. Mikr.*, 48:9-29
- Gile G. H., Stern R. F., James E. R., Keeling P. J. (2010): DNA barcoding of chlorarachniophytes using nucleomorph ITS sequences. *J. Phycol.*, 46:743–750
- Gilson P. R., Su V., Slamovits C. H., Reith M. E., Keeling P. J., McFadden G. I. (2006): Complete nucleotide sequence of the chlorarachniophyte nucleomorph: Nature's smallest nucleus. *PNAS*, 103(25):9566–9571
- Girard V., Schmidt A. R., Saint Martin S., Struwec S., Perrichot V., Saint Martin J.-P., le Grosheny D., Breton G., Neraudeau D. (2008): Evidence for marine microfossils from amber. *PNAS*, 105(45):17426–17429
- Goldberg A. V., Molik S., Tsaousis A. D., Neumann K., Kuhnke G., Delbac F., Vivares C. P., Hirt R. P., Lill R., Embley T. M. (2008): Localization and functionality of microsporidian iron–sulphur cluster assembly proteins. *Nature*, 452:624–629
- Görtz H.-D. (2001): Intracellular bacteria in ciliates. *Int. Microbiol.*, 4:143–150
- Görtz H.-D., Brigge, T. (1998): Intracellular bacteria in protozoa. *Naturwissenschaften*, 85:359–368
- Gozlan R. E., Whipps C. M., Andreou D., Arkush K. D. (2009): Identification of a rosette-like agent as *Sphaerothecum destruens*, a multi-host fish pathogen. *Int. J. Parasitol.*, 39:1055–1058
- Grant J., Tekle Y., Anderson O.R., Patterson D. J., Katz L. A. (2009): Multigene Evidence for the Placement of a Heterotrophic Amoeboid Lineage *Leukarachnion* sp. among Photosynthetic Stramenopiles. *Protist*, 160:376–385

- Gray J. S. (2006): Identity of the causal agents of human babesiosis in Europe. *Int. J. Med. Microbiol.*, 296(S1):131–136
- Greub G., Raoult G. (2004): Microorganisms Resistant to Free-Living Amoebae. *Clin. Microbiol. Rev.*, 17(2):413–433
- Grey K. (2005): Ediacaran Palynology of Australia. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, 31:1–439
- Gualdron-Lo'pez M, Vapola MH, Miinalainen IJ, Hiltunen JK, Michels PAM, et al. (2012) Channel-Forming Activities in the Glycosomal Fraction from the Bloodstream Form of *Trypanosoma brucei*. *PLoS ONE* 7(4): e34530. doi:10.1371/journal.pone.0034530
- Gualdrón-López M., Brennand A., Hannaert V., Quiñones W., Cáceres A. J., Bringaud F., Concepción J. L., Michels P. A. M. (2012): When, how and why glycolysis became compartmentalised in the Kinetoplastea. A new look at an ancient organelle. *Int. J. Parasitol.*, 42:1–20
- Hausmann, K. (2002): Food acquisition, food ingestion and food digestion by protists. *Jpn. J. Protozool.*, 35(2):85–95
- Hampl V., Hug L., Leigh J. W., Dacks J. B., Lang B. F., Simpson A. G. B. (2009): Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups”. *PNAS*, 106(10):3859–3864
- Hayakawa T., Tachibana S.-I., Hikosaka K., Arisue N., Matsui A., Horii T., Tanabe K. (2012): Age of the last common ancestor of extant *Plasmodium* parasite lineages. *Gene*, 502:36–39
- Hertel L.A., Bayne Ch. J., Loker E. S. (2002): The symbiont *Capsaspora owczarzaki*, nov. gen. nov. sp., isolated from three strains of the pulmonate snail *Biomphalaria glabrata* is related to members of the Mesomycetozoea. *International Journal for Parasitology* 32:1183–1191
- Heruth D. P., Pond F. R., Dilts J. A., Quackenbush R. L. (1994): Characterization of genetic determinants for R body synthesis and assembly in *Caedibacter taeniospiralis* 47 and 116. *J. Bacteriol.*, 176(12):3559–3567
- Hess S., Sausen N., Melkonian M. (2012): Shedding Light on Vampires: The Phylogeny of Vampyrellid Amoebae Revisited. *PLoS ONE* 7(2) e31165. doi:10.1371/journal.pone.0031165
- Hine P. M., Carnegie R. B., Burreson E. M., Engelsma M. Y. (2009): Inter-relationships of haplosporidians deduced from ultrastructural studies. *Dis Aquat Org*, 83:247–256
- Hirakawa Y, Howe A, James ER, Keeling PJ (2011): Morphological Diversity between Culture Strains of a Chlorarachniophyte, *Lotharella globosa*. *PLoS ONE* 6(8): e23193. doi:10.1371/journal.pone.0023193
- Hongoh Y. (2011): Toward the functional analysis of uncultivable, symbiotic microorganisms in the termite gut. *Cell. Mol. Life Sci.*, 68:1311–1325
- Hoppenrath M., Leander B. S. (2010): Dinoflagellate Phylogeny as Inferred from Heat Shock Protein 90 and Ribosomal Gene Sequences. *PLoS ONE* 5(10): e13220. doi:10.1371/journal.pone.0013220
- Horn M., Wagner M. (2004): Bacterial endosymbionts of free-living amoebae. *J. Euk. Microbiol.* 51:509–514
- Hoshina R., Iwataki M., Imamura N. (2010): *Chlorella variabilis* and *Micractinium reisseri* sp. nov. (Chlorellaceae, Trebouxiophyceae): Redescription of the endosymbiotic green algae of *Paramecium bursaria* (Peniculia, Oligohymenophorea) in the 120th year. *Phycol. Res.* 58:188–201
- Howe A. T., Bass D., Scoble J.M., Lewis R., Vickerman K., Arndt H., Cavalier-Smith T. (2011): Novel Cultured Protists Identify Deep-branching Environmental DNA Clades of Cercozoa: New Genera *Tremula*, *Micrometopion*, *Minimassisteria*, *Nudifila*, *Peregrinia*. *Protist*, 162: 332–372
- Hugenholtz P., Goebel B. M., Pace N. R. (1998): Impact of culture-independent studies on the emerging phylogenetic view of bacterial diversity. *J. Bacteriol.*, 180(24):4765–4774

- Hulden L., Hulden L. (2011): Activation of the hypnozoite: a part of *Plasmodium vivax* life cycle and survival. *Malaria Journal*, 10:90, doi:10.1186/1475-2875-10-90
- Hunfeld K.-P., Hildebrandt A., Gray J. S. (2008): Babesiosis: Recent insights into an ancient disease. *Internat. J. Parasitol.*, 38:1219–1237
- Huttenlauch I., Peck R. K., Stick R. (1998): Articulins and epiplasmins: two distinct classes of cytoskeletal proteins of the membrane skeleton in protists. *J. Cell. Sci.*, 111:3367–3378
- Jakobsen R., Hansen P. J., Daugbjerg N., Andersen N. G. (2012): The fish-killing dictyochophyte *Pseudochattonella farcimen*: Adaptations leading to bloom formation during early spring in Scandinavian waters. *Harmful Algae*, 18:84–95
- Jacobson D. M., Anderson D. M. (1986): Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.*, 22:249–258
- Jedelsky P.L., Dolezal P., Rada P., Pyrih J., Smíd O., et al. (2011) The Minimal Proteome in the Reduced Mitochondrion of the Parasitic Protist *Giardia intestinalis*. *PLoS ONE* 6(2): e17285. doi:10.1371/journal.pone.0017285
- Kamp A., de Beer D., Nitsch J. L., Lavik G., Stief P. (2011): Diatoms respire nitrate to survive dark and anoxic conditions. *PNAS*, 108(14):5649–5654
- Katz L. A., Grant J. R., Parfrey L. W., Burleigh J. G. (2012): Turning the crown upside down: gene tree parsimony roots the eukaryotic tree of life. *Syst. Biol.*, 61(4):653–660
- Keeling P. J. (1998): A kingdom's progress: Archezoa and the origin of eukaryotes. *BioEssays*, 20:87–95
- Keeling P. J. (2009): Five Questions about Microsporidia. *PLoS Pathog* 5(9): e1000489. doi:10.1371/journal.ppat.1000489
- Keeling P. J. (2010): The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365:729–748
- Kim E., Archibald J. M. (2010): Plastid evolution: gene transfer and the maintenance of 'stolen' organelles. *BMC Biology*, 8:73
- Kimoto K., Yuasa T., Takahashi O. (2011): Molecular identification of reproductive cells released from *Cypris irregularis* Nigrini (Radiolaria). *Environ. Microbiol. Reports* 3(1):86–90
- Kiss, Á., Török, J. K., Ács, É. and Kiss, K. T. 2009: *Pseudodiffugia klarae* nov. spec., *Bereczkya minuta* nov. gen. nov. spec. and *Paramphitrema muelleri* nov. spec.: three new filose testate amoebae from the plankton of the river Danube. *Acta Protozool.*, 48(2):97–110
- Kitamura K., Kishi-Itakura C., Tsuboi T., Sato S., Kita K., et al. (2012): Autophagy-Related Atg8 Localizes to the Apicoplast of the Human Malaria Parasite *Plasmodium falciparum*. *PLoS ONE* 7(8): e42977. doi:10.1371/journal.pone.0042977
- Knoll A. H., Javaux E. J., Hewitt D., Cohen P. (2006): Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 361:1023–1038
- Kőhidai L. és Csaba Gy. (1995): Effects of the mammalian vasoconstrictor peptide, endothelin-1, on *Tetrahymena pyriformis* GL, and the immunocytological detection of endogenous endothelin-like activity. *Comp. Biochem. Physiol.*, 111C:311–316
- Kőhidai L., Lovas B., Csaba Gy. (1995): Effect of adrenocorticotrophic hormone (ACTH) and insulin on the phagocytic capacity of *Tetrahymena*. *Zool. Sci.*, 12:277–281
- Kőhidai L., Kovács P., Lázár-Molnár E., Csaba Gy. (2000): Presence, uptake and localization of the cytokine, interleukine 6 /IL-6/ in the unicellular *Tetrahymena pyriformis*. *Cell Biol. Internat.*, 24:749–755

- Kőhidai L., Vakkuri O., Keresztesi M., Leppäluoto J., Csaba Gy. (2003): Induction of melatonin synthesis in *Tetrahymena pyriformis* by hormonal imprinting – A unicellular „factory” of the indoleamine. *Cell Mol. Biol.*, 49:521–524
- Kőhidai L., Gál G., Banchetti R. (2007): Interspecific effect of Er-1 and Er-2 *Euplotes* pheromones in *Tetrahymena*. *Acta Zool. Sin.*, 52:1125–1132
- Kőhidai L., Lajkó E., Pállinger É., Csaba Gy. (2012): Verification of epigenetic inheritance in a unicellular model system: multigenerational effects of hormonal imprinting. *Cell. Biol. Int.*, 36(10):951–959
- Krabberod A. K., Brate J., Dolven J. K., Ose R. F., Klaveness D., Kristensen T., Bjorklund K. R., Shalchian-Tabrizi K. (2011): *Radiolaria* Divided into *Polycystina* and *Spasmaria* in Combined 18S and 28S rDNA Phylogeny. *PLoS ONE* 6(8): e23526. doi:10.1371/journal.pone.0023526
- Krüger A., Batsios P., Baumann O., Luckert E., Schwarz H., Stickd R., Meyer I., Gräf R. (2011): Characterization of NE81, the first lamin-like nucleoskeleton protein in a unicellular organism. *MBoC*, 23(2):360–370
- Lack J. B., Reichard M. V., van den Bussche R. A. (2012): Phylogeny and evolution of the *Piroplasmida* as inferred from 18S rRNA sequences. *Internat. J. Parasitol.*, 42:353–363
- Lamarque M, Besteiro S, Papoin J, Roques M, Vulliez-Le Normand B, et al. (2011) The RON2-AMA1 Interaction is a Critical Step in Moving Junction-Dependent Invasion by Apicomplexan Parasites. *PLoS Pathog* 7(2): e1001276. doi:10.1371/journal.ppat.1001276
- Lane N. (2011): Energetics and genetics across the prokaryote-eukaryote divide. *Biology Direct*, 6:35
- Lass-Flörl C., Mayr A. (2007): Human protothecosis. *Clin. Microbiol. Rev.*, 20(2):230–242
- Lecroq B., Lejzerowicz F., Bachar D., Christen R., Esling P., Baerlocher L., Østerås M., Farinelli L., Pawlowski J. (2011): Ultra-deep sequencing of foraminiferal microbarcodes unveils hidden richness of early monothalamous lineages in deep-sea sediments. *PNAS*, 108(32):13177–13182
- Lee J.J., Fine M., Levy O., Morales J. (2009): A note on asexual reproduction of a *Marginopora* sp. from a modern deep-water population in the Heron-Wistari Channel, Australia. *J. Foram. Res.*, 39(1):4–7
- Lehmann G., Röttger R., Hohenegger J. (2006): Life cycle variation including trimorphism in the foraminifer *Trochammina inflata* from North European salt marshes. *J. Foram. Res.*, 36(4):279–290
- Lemerrier G., Espiau B., Ruiz F. A., Vieira M., Luo M., Baltz T., Docampo R., Bakalara N. A. (2004): Pyrophosphatase regulating polyphosphate metabolism in acidocalcisomes is essential for *Trypanosoma brucei* virulence in mice. *J. Biol. Chem.* 279(5):3420–3425
- Li Q., Gao X., Sun Y., Zhang Q., Song R., Xu Z. (2006): Isolation and characterization of a sodium-dependent phosphate transporter gene in *Dunaliella viridis*. *Biochem. Biophys. Res. Com.*, 340:95–104
- Li Z. (2009): Advances in marine symbiotic cyanobacteria. 16. fejezet, in: Gault P. M., Marler H. J. (szerk.): *Handbook on Cyanobacteria*. Nova Science Publishers, 538 p.
- Liang X., Haritan A., Uliel S., Michaeli S. (2003): trans and cis splicing in trypanosomatids: Mechanism, factors, and regulation. *Eukaryotic Cell*, 2(5):830–840
- Lim L., McFadden G.I. (2010): The evolution, metabolism and functions of the apicoplast. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 365(1541):749–63
- Lindmark D. G., Müller M. (1973): Hydrogenosome, a cytoplasmic organelle of the anaerobic flagellate *Tritrichomonas foetus*, and its role in pyruvate metabolism. *J. Biol. Chemistry*, 248(22):7724–7728
- Livolant F., Bouligand Y. (1978): New observations on the twisted arrangement of dinoflagellate chromosomes. *Chromosoma* 68:21–44

- Lohr J. N., Laforsch C., Koerner H., Wolinska J. (2010): A *Daphnia* parasite (*Caullerya mesnili*) constitutes a new member of the Ichthyosporea, a group of protists near the animal–fungi divergence. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 57(4):328–336
- Lopez M. A., Nguyen HK. T., Oberholzer M., Hill K.L. (2011): Social parasites. *Curr. Opin. Microbiol.*, 14:642–648
- Lőrincz F. (1982): *Malária Magyarországon régen és ma. Visszaemlékezés. Parasit. Hung.*, 14.
- Mackiewicz P., Bodył A., Gagat P. (2012): Possible import routes of proteins into the cyanobacterial endosymbionts/plastids of *Paulinella chromatophora*. *Theory Biosci.*, 131:1–18
- Maloney M.S., McDaniel W. S., Locknar S. A., Torlina H. M. (2005): Identification and Localization of a Protein Immunologically Related to Caltractin (Centrin) in the Myonemes and Membranelles of the Heterotrich Ciliate *Stentor coeruleus*. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 52(4): 328–338
- Marin B., Nowack E. C. M., Melkonian M. (2005): A Plastid in the making: Evidence for a second primary endosymbiosis. *Protist*, 156:425–432
- Marques S. A., Bagagli E., Bosco S. M. G., Camargo L. M. P., Marques M. E. A. (2006): *Pythium insidiosum*: report of the first case of human infection in Brazil. *An Bras Dermatol.*, 81(5):483–485
- Marshall W. L., Berbee M. L. (2010): Population-level analyses indirectly reveal cryptic sex and life history traits of *Pseudoperkinsus tapetis* (Ichthyosporea, Opisthokonta): A unicellular relative of the animals. *Mol. Biol. Evol.*, 27(9):2014–2026
- Martin P., Allen J. T., Cooper M. J., Johns D. G., Lampitt R. S., Sanders R. & Teagle D. A. H. (2010): Sedimentation of acantharian cysts in the Iceland Basin: Strontium as a ballast for deep ocean particle flux, and implications for acantharian reproductive strategies. *Limnol. Oceanogr.*, 55(2):604–614
- Martín-González A., Wierzbos J., Gutierrez J. C., Alonso J., Ascaso C. (2008): Morphological stasis of protists in Lower Cretaceous amber. *Protist*, 159:251–257
- McLean R. J., Laurendi C. J., Brown R. M. (1974): The relationship of gamone to the mating reaction in *chlamydomonas moewusii*. *PNAS*, 71(7):2610–2613
- Mereschkowsky C. (1905): Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *Biol. Centralbl.*, 25:593-604 (addendum in 25: 689–691)
- Michel R., Hauröder B., Zöller L. (2009): Isolation of the amoeba *Thecamoeba quadrilineata* harbouring intranuclear spore forming endoparasites considered as fungus-like organisms. *Acta Protozool.*, 48: 41–49
- Mitchell E. A. D., Meisterfeld, R. (2007): Taxonomic Confusion Blurs the Debate on Cosmopolitanism versus Local Endemism of Free-Living Protists. *Protist*, 156(3):263-267
- Moestrup O., Garcia-Cuetos L., Hansen P. J., Fenchel T. (2012): Studies on the Genus *Mesodinium* I: Ultrastructure and Description of *Mesodinium chamaeleon* n. sp., a Benthic Marine Species with Green or Red Chloroplasts. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 59(1): 20–39
- Mohammad-Noor N., Moestrup, O., Daugbjerg N. (2007): Light, electron microscopy and DNA sequences of the dinoflagellate *Prorocentrum concavum* (syn. *P. arabianum*) with special emphasis on the periflagellar area. *Phycologia*, 46(5):549–564
- Molina E., Arenillas E., Arz J. A. (1998): Mass extinction in planktic Foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary in subtropical and temperate latitudes. *Bull. Soc. Geol. France*, 169(3):351–363
- Molnár K., Marton Sz., Eszterbauer E., Székely Cs. (2007): Description of *Myxobolus gayerae* sp. n. and re-description of *M. leuciscini* infecting European chub from the Hungarian stretch of the River Danube. *Dis Aquat Org.*, 78:147–153
- Möllenbeck M., Heckmann K. (2002): Identification and characterization of a pheromone 2 specific binding protein of *Euplotes octocarinatus*. *Europ. J. Protistol.*, 37:391–403

- Molloy D. P., Giamberini L., Stokes N. A., Bureson E. M., Ovcharenko M. A. (2012): *Haplosporidium raabei* n. sp. (Haplosporidia): a parasite of zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). *Parasitology* 139(4):463–477
- Mowbrey K., Dacks J. B. (2009): Evolution and diversity of the Golgi body. *FEBS Letters*, 583:3738–3745
- Müller M., Mentel M., van Hellemond J. J., Henze K., Woehle C., Gould S. B., Yu R. Y., van der Giezen M., Tielens A. G. M., Martin W. F. (2012): Biochemistry and evolution of anaerobic energy metabolism in eukaryotes. *Microbiol. Mol. Biol. R.*, 76(2):444–495
- Muto Y., Tanabe Y., Kawai K., Okano Y., Iio H. (2011): Climacostol inhibits *Tetrahymena* motility and mitochondrial respiration. *Cent. Eur. J. Biol.*, 6(1):99–104
- Nakashima K., Watanabe H., Azuma J.-I. (2002): Cellulase genes from the parabasalian symbiont *Pseudotrachymyxa grassii* in the hindgut of the wood-feeding termite *Coptotermes formosanus*. *CMLS, Cell. Mol. Life Sci.*, 59:1554–1560
- Narayanan N., Krishnakumar B., Manilal V. B. (2010): Oxygen tolerance and occurrence of superoxide dismutase as an antioxidant enzyme in *Metopus* es. *Res. Microbiol.*, 161:227–233
- Neumann N., Jeffares D. C., Poole A. M. (2006): Outsourcing the nucleus: Nuclear pore complex genes are no longer encoded in nucleomorph genomes. *Evol. Bioinform.*, 2:23–34
- Noda S., Hongoh Y., Sato T., Ohkuma M. (2009): Complex coevolutionary history of symbiotic Bacteroidales bacteria of various protists in the gut of termites. *BMC Evol. Biol.*, 9:158, doi:10.1186/1471-2148-9-158
- Not F., del Campo J., Balague V., de Vargas C., Massana R. (2009): New Insights into the Diversity of Marine Picoeukaryotes. *PLoS ONE*, 4(9): e7143 1–7
- Nowack E. C. M., Vogel H., Groth M., Grossman A. R., Melkonian M., Glöckner G. (2011): Endosymbiotic gene transfer and transcriptional regulation of transferred genes in *Paulinella chromatophora*. *Mol. Biol. Evol.*, 28(1):407–422
- Oborník M., Vancová M., Lai D.-H., Janouskovec J., Keeling P. J., Lukes J. (2011): Morphology and ultrastructure of multiple life cycle stages of the photosynthetic relative of Apicomplexa, *Chromera velia*. *Protist*, 162:115–130
- Oborník M., Modry D., Lukes M., Cernotíková-Štríbrná E., Cihlár J., Tesarová M., Kotabová E., Vancová M., Prášil O., Lukes J. (2012): Morphology, Ultrastructure and Life Cycle of *Vitrella brassicaformis* n. sp., n. gen., a Novel Chromerid from the Great Barrier Reef. *Protist*, 163:306–323
- Oikonomou A., Katsiapi M., Karayanni H., Moustaka-Gouni M., Kormas K. A. (2012): Plankton microorganisms coinciding with two consecutive mass fish kills in a newly reconstructed lake. *The ScientificWorld Journal*, Vol. 2012, Article ID 504135, 1–14, doi:10.1100/2012/504135
- Okamoto N., Chantangsi C., Horák A., Leander B.S., Keeling P.J. (2009): Molecular Phylogeny and Description of the Novel Katablepharid *Roombia truncata* gen. et sp. nov., and Establishment of the Hacrobia Taxon nov. *PLoS ONE* 4(9): e7080. doi:10.1371/journal.pone.0007080
- Olliaro P., Castelli F. (1997): *Plasmodium falciparum*: an Electronmicroscopy Study of Caveolae and Trafficking Between the Parasite and the Extracellular Medium. *Int. J. Parasitol.* 27(9):1007-1012
- Oren A. (2005): A hundred years of *Dunaliella* research: 1905–2005. *Saline Systems*, 1(2):1–14
- Orias E. (1998): Mapping the germ-line and somatic genomes of a ciliated protozoan, *Tetrahymena thermophila*. *Genome Res.*, 8:91–99
- Parfrey L. W., Grant J., Tekle J. I., Lasek-Nesselquist E., Morrison H. G., Sogin M. L., Patterson D. J., Katz L. A. (2010): Broadly sampled multigene analyses yield a well-resolved eukaryotic tree of life. *Syst. Biol.*, 59(5):518–533
- Parfrey L. W., Lahr D. J. G., Knoll A. H., Katz L. A. (2011): Estimating the timing of early eukaryotic diversification with multigene molecular clocks. *PNAS*, 108(33):13624–13629

- Párducz B. (1958): Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. VII. Das Problem der vorbestimmten Leitungsbahnen. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* 8:219-251
- Pearson P. N. Palmer M. R. (1999): Middle Eocene seawater pH and atmospheric carbon dioxide concentrations. *Science*, 284:1824–1826
- Pereira MG, Nakayasu ES, Sant’Anna C, De Cicco NNT, Atella GC, et al. (2011) Trypanosoma cruzi Epimastigotes Are Able to Store and Mobilize High Amounts of Cholesterol in Reserosome Lipid Inclusions. *PLoS ONE* 6(7): e22359. doi:10.1371/journal.pone.0022359)
- Piña-Ochoa E., Koho K.A., Geslin E., Risgaard-Petersen N. (2010): Survival and life strategy of the foraminiferan Globobulimina turgida through nitrate storage and denitrification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 417:39–49
- Poinar, G. Jr., Poinar R. (2004): Paleoleishmania proterus n. gen., n. sp., (Trypanosomatidae: Kinetoplastida) from Cretaceous Burmese amber. *Protist*, 155:305–310
- Pombert J.-F., Keeling P. J. (2010): The Mitochondrial Genome of the Entomoparasitic Green Alga Helicosporidium. *PLoS ONE* 5(1): e8954. doi:10.1371/journal.pone.0008954
- Pomel S., Diogona M., Bouchard P., Pradel L., Ravet V., Coffe G., Vigues B. (2006): The membrane skeleton in Paramecium: Molecular characterization of a novel epiplasmin family and preliminary GFP expression results. *Protist*, 157:61—75
- Porter S. M., Knoll A. H. (2000): Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*, 26(3):360–385
- Price D. C., Chan C. X., Yoon H. S., Yang E. C., Qiu H., Weber A. P. M., Schwacke R., Gross J., Blouin N. A., Lane C., Reyes-Prieto A., Durnford D. G., Neilson J. A. D., Lang B. F., Burger G., Steiner J. M., Löffelhardt W., Meuser J. E., Posewitz M. C., Ball S., Arias M. C., Henrissat B., Coutinho P. M., Rensing S. A., Symeonidi A., Doddapaneni H., Green B. R., Rajah F. D., Boore J., Bhattacharya D. (2012): Cyanophora paradoxa genome elucidates origin of photosynthesis in algae and plants. *Science*, 335:843–847
- Raikov I. B. (1994): The diversity of forms of mitosis in protozoa: a comparative review. *Eur. J. Protistol.* 30:252-269.
- Ramos A., Polle J., Tran D., Cushman J. C., Jin E., Varela J. C. (2011): The unicellular green alga Dunaliella salina Teod. as a model for abiotic stress tolerance: genetic advances and future perspectives. *Algae*, 26(1): 3–20
- Rayner J. C., Weimin L., Peeters M., Sharp P. M., Hahn B. H. (2011): A plethora of Plasmodium species in wild apes: a source of human infection? *Trends Parasitol.*, 27(5):222-229
- Ritchie A. V., van Es S., Fouquet C., Schaap P. (2008): From drought sensing to developmental control: Evolution of cyclic AMP signaling in social amoebas. *Mol. Biol. Evol.*, 25(10):2109–2118
- Riviere C., Marion S., Guillén N., Bacri J.-C., Gazeau F., Wilhelm C. (2007): Signaling through the phosphatidylinositol 3-kinase regulates mechanotaxis induced by local low magnetic forces in Entamoeba histolytica. *Journal of Biomechanics* 40:64–77
- Rohloff P., Docampo R. (2008): A contractile vacuole complex is involved in osmoregulation in Trypanosoma cruzi. *Exp. Parasitol.*, 118:17–24
- Rothe N., Gooday A. J., Cedhagen T., Hughes J. A. (2011): Biodiversity and distribution of the genus Gromia (Protista, Rhizaria) in the deep Weddell Sea (Southern Ocean). *Polar Biol*, 34:69–81
- Schnittger L., Rodriguez A. E., Florin-Christensen M., Morrison D. A. (2012): Babesia: A world emerging. *Infect. Genet. Evol.*, 12:1788–1809
- Shimokawa C., Kabir M., Taniuchi M., Mondal D., Kobayashi S., Ali I.K., Sobuz S.U., Senba M., Houpt E., Haque R., Petri W.A. Jr, Hamano S. (2012): Entamoeba moshkovskii is associated with diarrhea in infants and causes diarrhea and colitis in mice. *J. Infect. Dis.* 206(5):744–51

- Singh B., Sung L. K., Matusop A., Radhakrisnan A., Shamsul S. S. G., Cox-Singh J., Thomas A., Conway D. J. (2004): A large focus of naturally acquired *Plasmodium knowlesi* infections in human beings. *Lancet*, 363:1017-24
- Siano R., Montresor M. (2005): Morphology, ultrastructure and feeding behaviour of *Proto-peridinium vorax* sp. nov. (Dinophyceae, Peridiniales). *Eur. J. Phycol.*, 40(2):221–232
- Smirnov A. V., Chao E., Nasonova E. S., Cavalier-Smith T. (2011): A Revised Classification of Naked Lobose Amoebae (Amoebozoa: Lobosa). *Protist*, 162:545–570
- Sobierajska K., Joachimiak E., Bregier C., Fabczak S., Fabczak H. (2011): Effect of phosducin silencing on the photokinetic motile response of *Blepharisma japonicum*. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 10:19–24
- Stauffer W., Abd-Alla M., Ravdin J. I. (2006): Prevalence and Incidence of *Entamoeba histolytica* Infection in South Africa and Egypt. *Arch. Med. Res.*, 37:266–269
- Stern R. F., Horak A., Andrew R. L., Coffroth M.-A., Andersen R. A., Küpper F. C., Jameson I., Hoppenrath M., Veron B., Kasai F., Brand J., James E. R., Keeling P. J. (2010): Environmental barcoding reveals massive dinoflagellate diversity in marine environments. *PLoS ONE*, 5(11): e13991 1–14
- Stijlemans B., Caljon G., Natesan S.K.A, Saerens D., Conrath K., et al. (2011): High affinity nanobodies against the Trypanosome brucei VSG are potent trypanolytic agents that block endocytosis. *PLoS Pathog.*, 7(6): e1002072 1–15
- Stingl U., Radek R., Yang H., Brune A. (2005): “Endomicrobia”: Cytoplasmic symbionts of termite gut Protozoa form a separate phylum of Prokaryotes. *Appl. Environ. Microb.*, 71(3):1473–1479
- Stokes N. A., Calvo L. M. R., Reece K. S., Bureson E. M. (2002): Molecular diagnostics, field validation, and phylogenetic analysis of Quahog Parasite Unknown (QPX), a pathogen of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Dis. Aquat. Org.*, 52:233–247
- Stock A., Breiner H.-W., Pachiadaki M., Edgcomb V., Filker S., La Cono V., Yakimov M.M., Stoeck Th. (2012): Microbial eukaryote life in the new hypersaline deep-sea basin Thetis. *Extremophiles*, 16:21–34
- Stoupin D., Kiss A. K., Arndt H., Shatilovich A. V., Gilichinsky D. A., Nitsche F. (2012): Cryptic diversity within the choanoflagellate morphospecies complex *Codosiga botrytis* – Phylogeny and morphology of ancient and modern isolates. *Eur. J. Protistol.*, 48:263–273
- Szabó A. (2000): Estimated biomass of Ciliata (Protozoa) communities in alkaline soils of the Hortobágy National Park, Hungary. *Opusc. Zool. Budapest*, 32(1):129-138
- Thiergart T., Landan G., Schenk M., Dagan T., Martin W. F. (2012): An Evolutionary Network of genes present in the Eukaryote Common Ancestor polls genomes on eukaryotic and mitochondrial origin. *Genome Biol. Evol.*, 4(4):466–485
- Tokuda G., Lo N., Watanabe H. (2005): Marked variations in patterns of cellulase activity against crystalline- vs. carboxymethyl-cellulose in the digestive systems of diverse, wood-feeding termites. *Physiol. Entomol.* 30:372–380
- Tovar J. (1999): The mitosome, a novel organelle related to mitochondria in the amitochondrial parasite *Entamoeba histolytica*. *Mol. Microbiol.* 32(5):1013–21
- Török J. K., Pollák B., Heéger Zs., Csikós Gy. and Márialigeti K. (2008): First evidence of bacterial endocytobionts in the lobose testate amoeba *Arcella* (Amoebozoa, Arcellinida). *Protistology*, 5(4): 303–312
- Troemel E.R., Félix M.A., Whiteman N.K., Barriere N., Ausubel F.M. (2008): Microsporidia are natural intracellular parasites of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *PLoS Biol* 6(12): e309. doi:10.1371/journal.pbio.0060309
- Vazquez, D., Parfrey L.W., Katz L. A. (2010): Putting animals in their place within a context of eukaryotic innovations. In: Desalle R., Schierwater B. (szerk.): Key transitions in animal evolution. Science Publishers, 340 pp.

- Vicente J. B., Tan V., Pinto L., Teixeira M., Singh U. (2012): A detoxifying oxygen reductase in the anaerobic protozoan *Entamoeba histolytica*. *Eukar. Cell*, 11:1112-1118
- Vogelbein W. K., Lovko V. J., Shields J. D., Reece K. S., Mason P. L., Haas L. W., Walker C. C. (2002): *Pfiesteria shumwayae* kills fish by micropredation not exotoxin secretion. *Nature* 418:967–970
- Walochnik J., Wylezich C., Michel R. (2010): The genus *Sappinia*: History, phylogeny and medical relevance. *Exp. Parasitol.*, 126:4–13
- Wang D.-Z. (2008): *Neurotoxins from Marine Dinoflagellates: A Brief Review. Mar. Drugs*, 6: 349–371
- Wykes M.N., Horne-Debets J. (2012): Dendritic cells: The Trojan horse of malaria? *Int. J. Parasitol.*, 42:583–587
- Yamagishi T., Kai A., Kawai H. (2012): Trichocyst ribbons of a Cryptomonad are constituted of homologs of R-body proteins produced by the intracellular parasitic bacterium of *Paramecium*. *J. Mol. Evol.*, 74:147–157
- Yubuki N., Edgcomb V. P., Bernhard J. M., Leander B. S. (2009): Ultrastructure and molecular phylogeny of *Calkinsia aureus*: cellular identity of a novel clade of deep-sea euglenozoans with epibiotic bacteria. *BMC Microbiology*, 9:16, 1–22 p., doi:10.1186/1471-2180-9-16
- Zhang X., Zhang S., Qiao J., Wu X., Zhao L., Liu L., Fan X. (2012): Ultrastructural insights into morphology and reproductive mode of *Blastocystis hominis*. *Parasitol. Res.* 110:1165–1172
- Zhang Y., He C. Y. (2012): Centrins in unicellular organisms: functional diversity and specialization. *Protoplasma*, 249:459–467
- Zhao Y.O., Khaminets A., Hunn J.P., Howard J.C. (2009): Disruption of the *Toxoplasma gondii* parasitophorous vacuole by IFN γ -inducible immunity-related GTPases (IRG proteins) triggers necrotic cell death. *PLoS Pathog.*, 5:1000288

7. fejezet - Az illusztrációk forrásai

A vonalas ábrák, videók a szerző munkái.

Egyes protisztákat ábrázoló vonalrajzok közkincsnek számító régi irodalomból lettek átalakítva, ezek eredetiben szabadon hozzáférhetők a Biodiversity Heritage Library oldalain. www.biodiversitylibrary.org PL.:

Chatton E (1920): Les Pe´ridiniens parasites: morphologie, reproduction, ethologie. Arch. Zool. Exp. Gen. 59:1—475

Haeckel E.: Die Radiolarien. (Rhizopoda Radiolaria). Atlas von 35 Kupfertafeln

Reimer, Berlin, 1862

Haeckel E. (1887): Report on the Radiolaria collected by H.M.S. Challenger. In: Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology, 18:1-1803

Schultze F.E.: Rhizopodenstudien. I.: Archiv für mikroskopische Anatomie, 10: 328-350, 1874

Az animációkat Béres Tibor készítette.

Ahol más megjelölés nincs, a fényképek a szerző felvételei.

A fényképek egy része a Creative Commons “By” („Nevezd meg!”) vagy “Non-Commercial” licence alá tartozik.

Egy másik részük a Public Domain, azaz a közkincs része.

A konkrét források az adott képeknél lettek feltüntetve.

A Public Domain képek forrásai

The Cell: An Image Library (kizárólag public domain licenc alapú képek lettek felhasználva) - http://www.cellimagelibrary.org
United States Department of Agriculture - http://www.ars.usda.gov/Main/docs.htm?docid=11018
U.S. Geological Survey National Wildlife Health Center - http://www.nwhc.usgs.gov/publications/field_manual/
Dartmouth College, Electron Microscopy Images - http://www.dartmouth.edu/~emlab/gallery
Wikimedia Commons - http://commons.wikimedia.org/wiki/Main_Page
Dr. Thomas L. Wellborn, Jr. képgyűjteménye - http://training.fws.gov/fishparasites/ich05.html

A Creative Commons „Nevezd meg!” (CC By) és CC By-NC megjelölésű képek forrásai

NASA EOSDIS Rapid Response, Gallery - http://lance-modis.eosdis.nasa.gov/cgi-bin/imagery/gallery.cgi
WHO Mediacentre Copyright: WHO/P. Viro - http://www.who.int/mediacentre/multimedia/2002/eth_water/en
CDC DPD (Centers for Disease Control and Prevention, Division of Parasitic Diseases and Malaria, Laboratory Identification of Parasites of Public Health Concern) - http://www.dpd.cdc.gov/dpdx/default.htm ; http://dpd.cdc.gov/dpdx/images/ParasiteImages/A-F/Balantidiasis/Bcoli_troph_wtmt2_OR.jpg)
Tree of Life Web Project - http://tolweb.org/Eukaryotes/3
PLoS (Public Library of Science) folyóiratok - http://www.plos.org/publications

Cikkekből kiemelt ábrák forrásai:

Lamarque M, Besteiro S, Papoin J, Roques M, Vulliez-Le Normand B, et al. (2011) The RON2-AMA1 Interaction is a Critical Step in Moving Junction-Dependent Invasion by Apicomplexan Parasites. PLoS Pathog 7(2): e1001276. doi:10.1371/journal.ppat.1001276

Pereira MG, Nakayasu ES, Sant'Anna C, De Cicco NNT, Atella GC, et al. (2011) Trypanosoma cruzi Epimastigotes Are Able to Store and Mobilize High Amounts of Cholesterol in Reserosome Lipid Inclusions. PLoS ONE 6(7): e22359. doi:10.1371/journal.pone.0022359

Gualdron-Lopez M, Vapola MH, Miinalainen IJ, Hiltunen JK, Michels PAM, et al. (2012) Channel-Forming Activities in the Glycosomal Fraction from the Bloodstream Form of Trypanosoma brucei. PLoS ONE 7(4): e34530. doi:10.1371/journal.pone.0034530

Hirakawa Y, Howe A, James ER, Keeling PJ (2011): Morphological Diversity between Culture Strains of a Chlorarachniophyte, *Lotharella globosa*. PLoS ONE 6(8): e23193. doi:10.1371/journal.pone.0023193

Jedelsky' PL, Dolezal P, Rada P, Pyrih J, Smid O, et al. (2011) The Minimal Proteome in the Reduced Mitochondrion of the Parasitic Protist Giardia intestinalis. PLoS ONE 6(2): e17285. doi:10.1371/journal.pone.0017285

De Graaf R. M., Duarte I., van Alen T. A., Kuiper J. W. P., Schotanus K., Rosenberg J., Huynen M. A., Hackstein J. H. P. (2009) : The hydrogenosomes of Psalteriomonas lanterna. BMC Evolutionary Biology, 9:287, 1–17 p., doi:10.1186/1471-2148-9-287

Yubuki N., Edgcomb V. P., Bernhard J. M., Leander B. S. (2009): Ultrastructure and molecular phylogeny of Calkinsia aureus: cellular identity of a novel clade of deep-sea euglenozoans with epibiotic bacteria. BMC Microbiology, 9:16, 1–22 p., doi:10.1186/1471-2180-9-16

De Souza W., da Cunha-e-Silva N. L. (2003): Cell Fractionation of Parasitic Protozoa – A Review. Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 98(2):151–170

Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A., Gambi C., Heiner I., Mobjerg Kristensen R. (2010): The first metazoa living in permanently anoxic conditions. BMC Biology, 8:30, 1–10 p., doi:10.1186/1741-7007-8-30

Kitamura K., Kishi-Itakura C., Tsuboi T., Sato S., Kita K., et al. (2012): Autophagy-Related Atg8 Localizes to the Apicoplast of the Human Malaria Parasite Plasmodium falciparum. PLoS ONE 7(8): e42977. doi:10.1371/journal.pone.0042977

Okamoto N., Chantangsi C., Horák A., Leander B.S., Keeling P.J. (2009): Molecular Phylogeny and Description of the Novel Katablepharid Roombia truncata gen. et sp. nov., and Establishment of the Hacrobia Taxon nov. PLoS ONE 4(9): e7080. doi:10.1371/journal.pone.0007080

Grey K. (2005): Ediacaran Palynology of Australia. Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists, 31:1–439

Altamirano-Enciso A. J., Marzochi M.C. A., Moreira J. S., Sscubach A. O., Marzochi, K. B. F. (2003): Sobre a origem e dispersão das leishmanioses cutânea e mucosa com base em fontes históricas pré e póscolombianas. História, Ciências, Saúde – Manguinhos, 10(3): 853–82

Könyvjelzők a szaporodáshoz kapcsolódó fogalmakhoz (S)

agamogónia – diploid, ivartalan szakasz a nemzedékváltó fejlődésmenet során, melynek a meiózissal szakad vége

agamont – az agamogónia (diploid, ivartalan szakasz) során létező sejt

anizogámia – különböző alakú ivarsejtek

autogámia – a zigóta egyetlen egysejtű meiózisa során keletkezett leánysejtmagvak egyesülésével jön létre

gametogónia – a csúcászerves spórásoknál skizogóniát követően a zigóta kialakulásáig tartó ivaros szakasz

gamogónia – haploid, ivaros szakasz a nemzedékváltó fejlődésmenet során, amelynek során ivarsejtek képződnek, a folyamat az ivarsejtek összeolvadásával ér véget

gamont – a gamogónia (haploid, ivaros szakasz) során az ivarsejtképző sejt

heterofázisos nemzedékváltozás – ivartalan és ivaros nemzedékek váltakozása

heterokariotikus állapot – egy egysejtűben eltérő DNS-tartalmú sejtmagvak találhatók. A valóságban a magdimorfizmus során beszélhetünk heterokariotikus állapotról, amikor egy teljes genomot tartalmazó mikronukleusz és a vegetatív folyamatokhoz szükséges géneket sok kópiában tartalmazó makronukleusz van a sejtben

heteroxenikus – gazdaváltó

kopuláció – ivarsejtek egyesülése

magdimorfizmus – kétféle DNS-tartalmú sejtmag található az egysejtűben. A mikronukleusz a teljes genomot tartalmazza, a makronukleusz a vegetatív folyamatokhoz szükséges géneket, de azokat sok kópiában. A csillósoknál és néhány foraminifera csoportban jellemző.

makrogaméta – női jellegű ivarsejt

makrogamont – női jellegű ivarsejtképző sejt, amelyből makrogaméták jönnek létre.

megaloszférás váz – nagy kezdőkamrás foraminifera váz, az ivartalan szakasz során (agamogónia) jellemző

merogónia – a skizogónia elnevezése számos belső élősködőnél (Apicomplexa, Microsporidia)

meront – a hasadásos osztódást megelőzően kialakuló fázisa a sejtnek, amely képes a hasadásos sejtosztódásra, a skizont elnevezése számos belső élősködőnél (Apicomplexa, Microsporidia)

merozoita – a skizogónia/merogónia eredményeként keletkezett sejt

mikrogaméta – hímjellegű ivarsejt

mikrogamont – hímjellegű ivarsejtképző sejt, amelyből mikrogaméták jönnek létre.

mikroszférás váz – kis kezdőkamrás foraminifera váz, az ivaros szakasz során (gamogónia) jellemző

oociszta – a csúcscserves spórásoknál a sporogónia során a zigótából elsőként kialakuló képlet, benne játszódik le a meiózis

ookinéta – mozgásra képes oociszta

prolokulusz – foraminiferáknál a kezdőkamra, amely a többkamrás váznál legelőször alakul ki

skizogónia – hasadásos sejtosztódás, amelynek során sok mitózis követi egymást anélkül, hogy közben a sejtosztódás is megtörténne

skizont – a hasadásos osztódást megelőzően kialakuló fázisa a sejtnek, amely képes a hasadásos sejtosztódásra

sporogónia – a csúcscserves spórások fejlődésének egyik szakasza, amelynek során a zigótából végül sporozoita alakul ki

trofozoita – táplálkozó sejt

A könyvben megemlített genuszok, fajok és alfajok jegyzéke

Acanthamoeba castellani
Acanthamoeba culbertsoni
Acanthocystis turfacea
Acanthometra
Acineta
Acrasis
Actinobolina radians
Actinomma inerme
Actinomma sol
Actinophrys sol
Actinosphaerium eichhornii
Alexandrium
Allogromia laticollaris
Allovahlkampfia
Amoeba proteus
Amphidinium wigrense
Amphistegina gibbosa
Amphitrema
Andalucia
Anisonema
Aplanochytrium
Apodera vas
Arcella conica
Arcella dentata
Arcella discoidea
Arcella intermedia
Arcella megastoma
Arcella rota
Arcella vulgaris
Archerella flavum
Askenasia volvox
Assulina
Astasia
Asterionella
Astrammia rara
Astrammia triangularis
Babesia bigemina
Babesia caballi
Babesia canis
Babesia divergens
Babesia microti
Balamuthia mandrillaris
Balantidium coli
Bicosoeca lacustris
Bigelowiella longifila
Bigelowiella natans
Biomphalaria glabrata
Blastocystis hominis

Blastodinium hyalinum
Blepharisma japonicum
Blepharisma undulans
Bodo
Bonamia
Botrydium
Buddenbrockia plumatellae
Caenomorpha
Cafeteria
Calonympha
Capsaspora owczarzaki
Carchesium
Carpediemonas
Caullerya mesnili
Caviomonas mobilis
Centropyxis aculeata
Ceratum bucephalum
Ceratum fusus
Ceratum hirundinella
Ceratum horridum
Ceratum macroceros
Ceratum pentagonum
Ceratocorys horrida
Cercomonas longicauda
Challengeria cyrtodon
Challengeria thomsoni
Challengeria tridens
Chaos carolinense
Chilodonella
Chilomastix gallinarum
Chilomastix mesnili
Chilomonas
Chlamydomonas reinhardtii
Chlorarachnion reptans
Chlorella variabilis
Chlorella vulgaris
Chromera velia
Chromulina pascheri
Clathrella
Clathrulina elegans
Climacostomum virens
Coccolithus wallichi
Cochliopodium bilimbosum
Codonella cratera
Codosiga
Coleps
Collozoum inerme
Colpoda steini
Colpodella
Coptotermes formosanus
Coronympha clevelandi
Crithidia
Cryothecomonas
Cryptobia
Cryptosporidium muris
Cryptosporidium parvum
Cyanidoschizon merolae
Cyanopora paradoxa

Cyathobodo	Euplotes minuta
Cyclidium	Euplotes octocarinatus
Cycloclypeus carpenteri	Euplotes raikovi
Cycloposthium bipalmatum	Euplotes uncinatus
Cyclospora	Euplotes vannus
Cytauxzoon	Filoreta
Dermocystidium	Flamella
Dictyocha fibula	Folliculina
Dictyocha speculum	Frontonia
Dictyocoryne	Fucus
Dictyocysta elegans	Fumarolamoeba
Dictyostelium discoideum	Gambierdiscus toxicus
Didinium nasutum	Geleia
Dientamoeba fragilis	Geminigera
Diffugia acutissima	Giardia intestinalis
Diffugia amphoralis	Globigerina murrayi
Diffugia corona	Glugea
Diffugia distenda	Goniomonas
Diffugia elegans	Gonyaulax spinifera
Diffugia microclaviformis	Gregarina blattarum
Diffugia oblonga	Gromia oviformis
Diffugia pyriformis	Guillardia
Dileptus margaritifer	Gymnodinium acidotum
Dinenympha fimbriata	Gyrodinium
Dinophysis acuminata	Gyromitus
Dinophysis caudata	Haemogregarina
Dinophysis fortii	Halteria grandinella
Diplonema	Haplocaulus
Dissodinium	Haplosporidium raabei
Distigma	Hartmannella rhysodes
Duboscquella tintinnicola	Hedriocystis
Dunaliella salina	Heleopera sylvatica
Durinskia	Helicosporidium
Ebria	Herpetomonas
Eimeria bovis	Heteromita
Eimeria maxima	Heterophrys myriapoda
Eimeria tenella	Heterosigma
Eimeria zürnii	Hexamita meleagridis
Elphidium	Hexamita pitheci
Emiliana huxleyi	Histioneis
Encephalitozoon cuniculi	Histomonas meleagridis
Entamoeba coli	Holophrya
Entamoeba dispar	Homalozoon
Entamoeba gingivalis	Hyalodiscus
Entamoeba histolytica	Hyalosphenia
Entamoeba moshkovskii	Hymeniasstrum euclidis
Enterocytozoon	Hyphochytrium catenoides
Enteromonas hominis	Ichthyobodo
Entodinium	Ichthyophonus
Epalxella	Ichthyophthirius multifiliis
Eucecryphalus	Iodamoeba buetschlii
Euduboscquella	Isospora
Euglena gracilis	Katablepharis
Euglena sanguinea	Kofooidinium pavillardii
Euglypha acanthophora	Labyrinthula
Euplotes patella	Lacrymaria olor
Euplotes aediculatus	Lagenophrys
Euplotes crassus	Leishmania aethiopica

Leishmania donovani
Leishmania infantum
Leishmania major
Leishmania tropica
Lepididinium
Leptomonas
Leptophrys
Leukarachnion
Litonotus
Lituola nautiloides
Lotharella
Lotharella globosa
Loxodes magnus
Malawimonas
Mallomonas
Marginopora
Marinamoeba
Maristentor dinoferus
Mastigamoeba
Mastigella
Mayorella
Merodinium
Mesostigma viride
Metchnikovella
Metopus
Micractinium reisseri
Miliola seminulum
Minchinia
Ministeria
Mixotricha paradoxa
Monocercomonas
Monocercomonoides pilleata
Monocystis
Multicilia
Myrionecta rubra
Myxobolus bramae
Myxobolus cerebralis
Naegleria fowleri
Naegleria gruberi
Nannochloropsis
Nassula ornata
Nebela caudata
Nebela collaris
Nebela martiali
Neoparamoeba
Neovahlkampfia
Noctiluca scintillans
Nosema apis
Nosema bombycis
Nosema locustae
Nuclearia
Nummulites
Nyctotheroides
Nyctotherus ovalis
Ochromonas
Octomitus
Opalina ranarum
Opercularia

Ornithocercus
Ostreococcus tauri
Oxymonas dimorpha
Oxyrrhis marina
Paleoleishmania proteus
Paramecium bursaria
Paramecium caudatum
Paramecium tetraurelia
Paramoeba
Paramphitrema
Paravahlkampfia francinae
Paulinella chromatophora
Pelagomonas
Pelomyxa palustris
Peneroplis
Pentatrichomonas
Peranema trichoporum
Percolomonas
Peridinium
Perkinsiella amoebae
Perkinsus marinus
Peronospora
Pfiesteria piscicida
Pfiesteria shumwayae
Phalansterium
Phreatamoeba balamuthi
Physarum
Phytomonas
Phytophthora infestans
Pinguicoccus
Placocysta
Plagiopyla
Plasmodiophora brassicae
Plasmodium berghei
Plasmodium chabaudi
Plasmodium cynomolgi
Plasmodium falciparum
Plasmodium knowlesi
Plasmodium malariae
Plasmodium ovale
Plasmodium ovale curtisi
Plasmodium ovale wallikeri
Plasmodium reichenowi
Plasmodium vivax
Plasmodium yoelii
Plasmopara viticola
Platyreta
Pleurochloridella
Pleuronema
Pompholyxophrys
Prorocentrum concavum
Prorodon
Protoperidinium steinii
Protoperidinium vorax
Protospongia haeckeli
Prototheca wickerhamii
Prototheca zopfii
Prymnesium parvum

<i>Psalteriomonas lanterna</i>	<i>Tetrahymena pyriformis</i>
<i>Pseudobodo</i>	<i>Tetrahymena thermophila</i>
<i>Pseudochattonella farcimen</i>	<i>Tetrahymena tropicalis</i>
<i>Pseudodiffugia</i>	<i>Tetramastigamoeba</i>
<i>Pseudomicrothorax</i>	<i>Tetramitus rostratus</i>
<i>Pseudovahlkampfia</i>	<i>Textularia</i>
<i>Pterocanium trilobum</i>	<i>Thalassiosira pseudonana</i>
<i>Pyrophacus horologicum</i>	<i>Thaumatomonas</i>
<i>Pyrsonympha</i>	<i>Thecamoeba</i>
<i>Pythium dictyosporum</i>	<i>Theileria parva</i>
<i>Pythium insidiosum</i>	<i>Thuricola</i>
<i>Pyxicola</i>	<i>Toxoplasma gondii</i>
<i>Quadrullella quadrigera</i>	<i>Trepomonas agilis</i>
<i>Quinqueloculina</i>	<i>Triactinomyxon ignotus</i>
<i>Reticulomyxa filosa</i>	<i>Trichodina pediculus</i>
<i>Retortamonas grylotalpae</i>	<i>Trichomonas gallinae</i>
<i>Rhinosporidium seeberi</i>	<i>Trichomonas hominis</i>
<i>Rhizosolenia styliformis</i>	<i>Trichomonas suis</i>
<i>Rhogostoma</i>	<i>Trichomonas vaginalis</i>
<i>Rhynchomonas nasuta</i>	<i>Trichonympha agilis</i>
<i>Rhynchopus</i>	<i>Trichonympha campanula</i>
<i>Rotaliella heterokaryotica</i>	<i>Triloculina</i>
<i>Saccamoeba</i>	<i>Trimastix pyriformis</i>
<i>Sappinia diploidea</i>	<i>Trimyema</i>
<i>Saprodinium caudatum</i>	<i>Trinema enchelys</i>
<i>Saprolegnia parasitica</i>	<i>Tripalmaria</i>
<i>Schizocladia ischiensis</i>	<i>Trithigmostoma</i>
<i>Schyzochytrium</i>	<i>Tritrichomonas foetus</i>
<i>Schyzotrypanum</i>	<i>Trochammina inflata</i>
<i>Solumitrus</i>	<i>Trypanosoma brucei brucei</i>
<i>Spatulodinium pseudonociluca</i>	<i>Trypanosoma brucei gambiense</i>
<i>Sphaerothecum destruens</i>	<i>Trypanosoma brucei rhodesiense</i>
<i>Spirochona gemmipara</i>	<i>Trypanosoma carassii</i>
<i>Spironucleus muris</i>	<i>Trypanosoma congolense</i>
<i>Spironucleus salmoni</i>	<i>Trypanosoma cruzi</i>
<i>Spironucleus torosa</i>	<i>Trypanosoma equiperdum</i>
<i>Spironympha porteri</i>	<i>Trypanosoma evansi</i>
<i>Spirostomum ambiguum</i>	<i>Trypanosoma lewisi</i>
<i>Spirostomum teres</i>	<i>Trypanosoma major</i>
<i>Spirotrichonympha</i>	<i>Trypanosoma rotatorium</i>
<i>Spirulina</i>	<i>Uronema marinum</i>
<i>Spongomonas intestinum</i>	<i>Vahlkampfia avara</i>
<i>Staurojoenina assimilis</i>	<i>Vairiomorpha necatrix</i>
<i>Stentor coeruleus</i>	<i>Vampyrella</i>
<i>Stentor roeseli</i>	<i>Vannella</i>
<i>Stephanonympha sylvestri</i>	<i>Vaucheria</i>
<i>Stephanopogon colpoda</i>	<i>Vicicitus globosus</i>
<i>Sticholonche zanclea</i>	<i>Volvox aureus</i>
<i>Strombidium purpureum</i>	<i>Vorticella</i>
<i>Stylonychia mytilus</i>	<i>Willaertia magna</i>
<i>Symbiodinium</i>	<i>Zelleriella</i>
<i>Syndinium</i>	<i>Zoothamnium</i>
<i>Synechococcus</i>	
<i>Syracosphaera pulchra</i>	
<i>Teleaulax</i>	
<i>Telonema</i>	
<i>Teratonympha mirabilis</i>	
<i>Tetrahymena corlissi</i>	