

Capitolo 5

Protozoi:
un raggruppamento eterogeneo

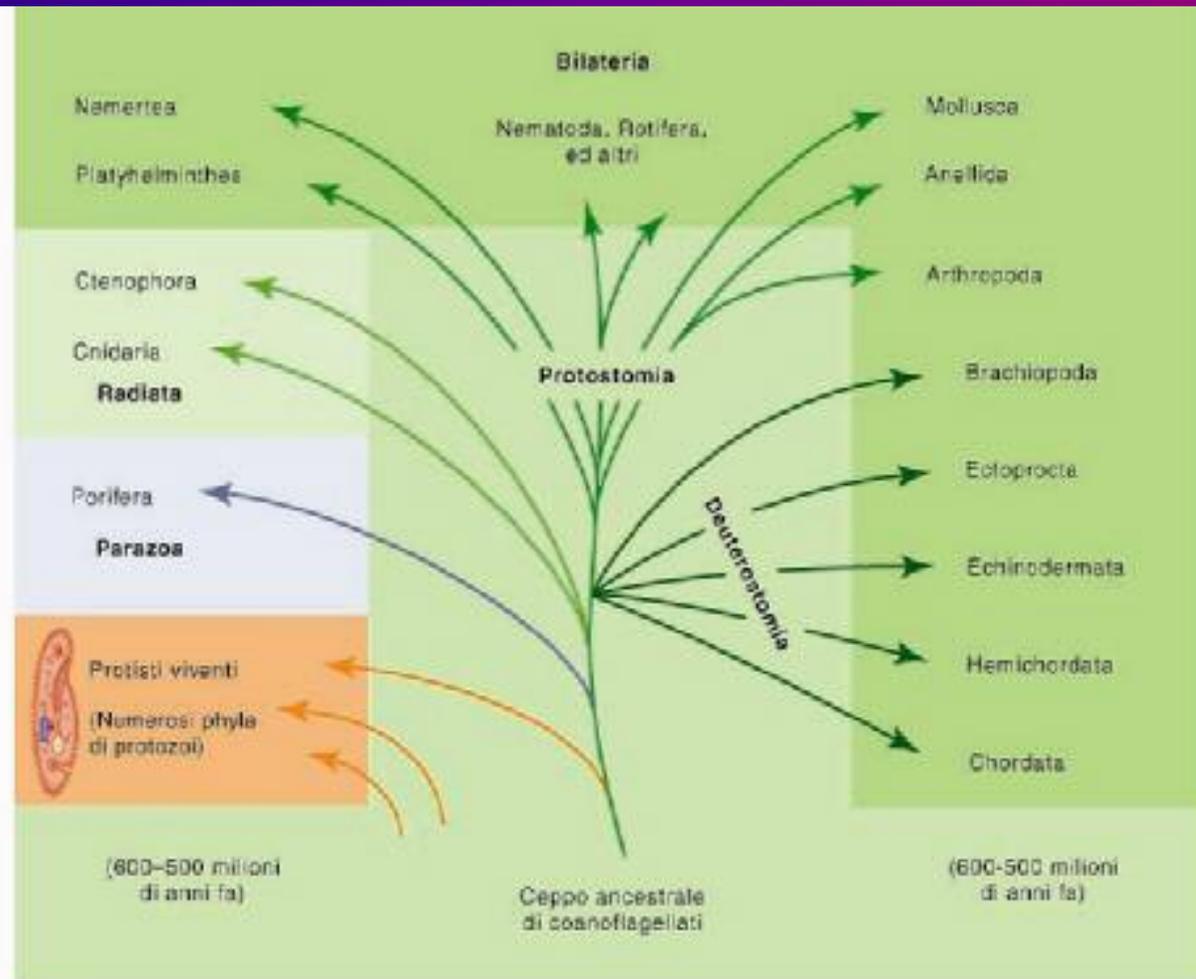


Figura 5.2

Protisti simili ad animali: i protozoi. Albero evolutivo generalizzato che rappresenta i principali eventi e le possibili linee di discendenza dei protozoi (in color arancio).

I protozoi vengono comunemente suddivisi in cinque classi:

MASTIGOFORI (Flagellati),

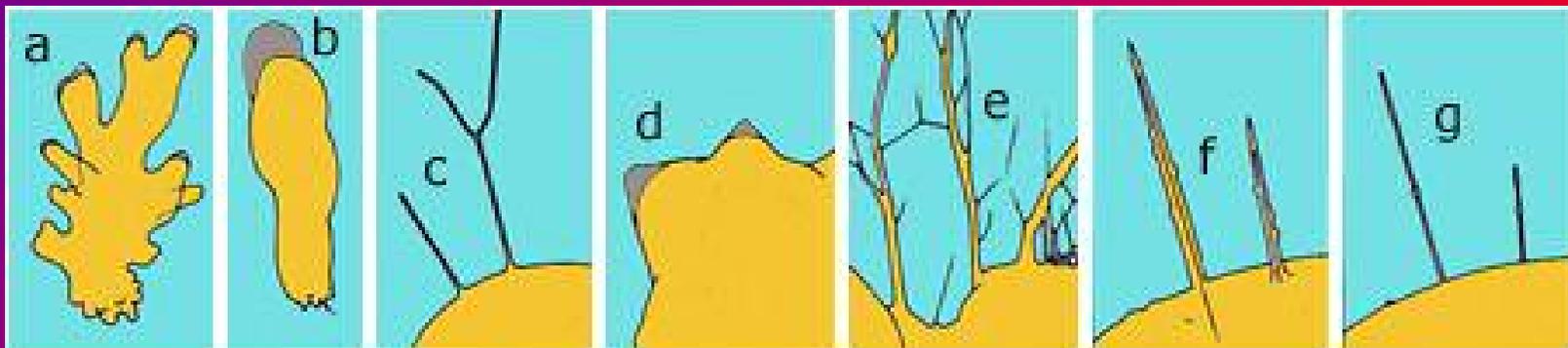
SARCODINI (Elozoi, Elioflagellati, Amebe, Radiolari e Foraminiferi),

OPALINIDI,

CILIOFORA (Ciliati),

SPOROZOI

Un importante carattere di distinzione tra le diverse classi è la forma delle modificazioni citoplasmatiche superficiali (pseudopodi, cilia, flagelli, etc.). Gli pseudopodi, caratteristici dei sarcodini, possono a loro volta assumere varie forme a seconda degli ordini o famiglie.



a-b: lobopodi; c: filopodi; d: conopodi; e: reticulopodi; f-g: assopodi

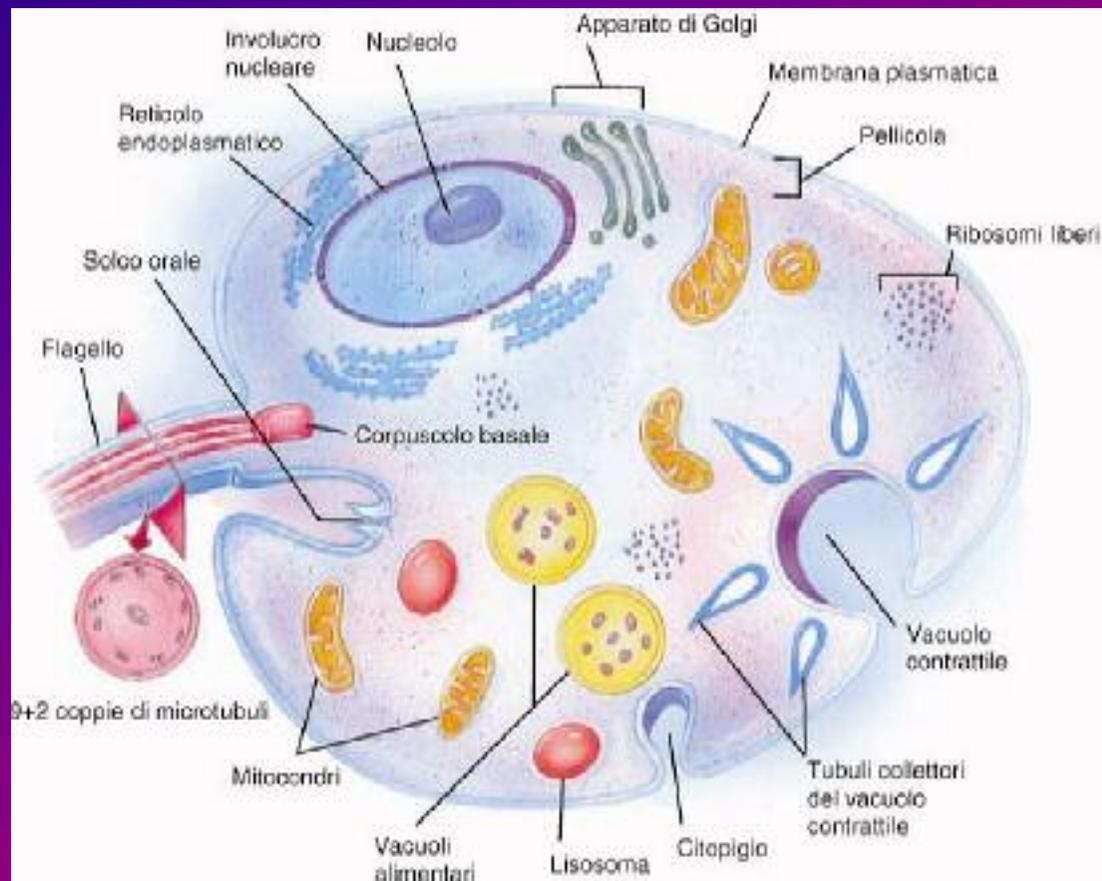
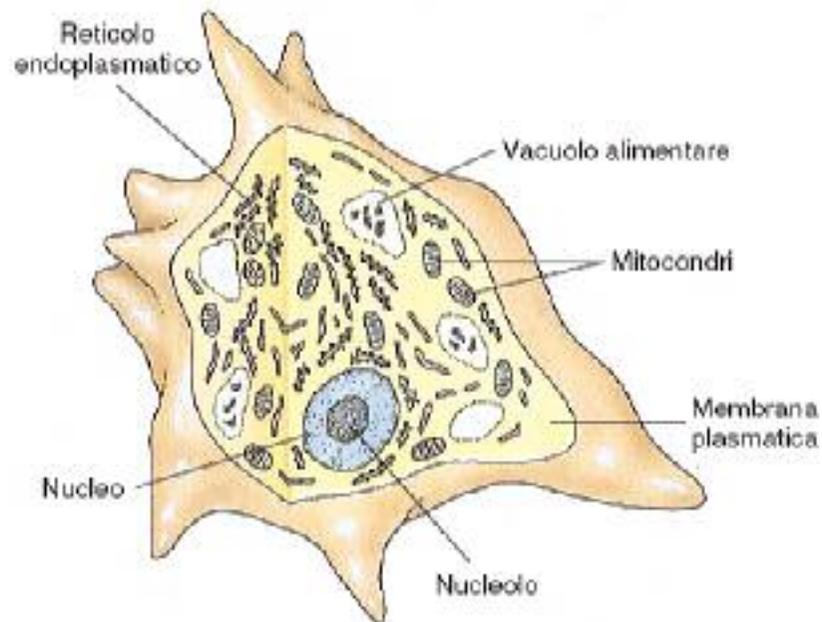
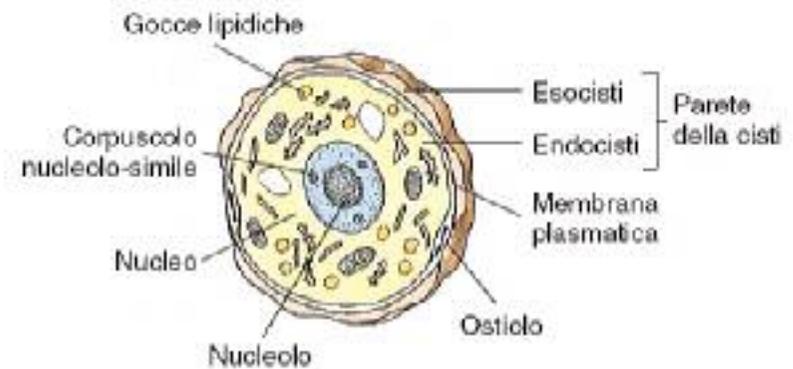


Figura 5.3

Un protista protozoo. Questo disegno rappresenta un protozoo con un flagello e illustra la morfologia di base dei protozoi. Da: "A LIFE OF INVERTEBRATES" © 1979 W. D. Russell-Hunter.



A



B

figura 5.1

Struttura di *Acanthamoeba palestinensis*. A, forma attiva; B, cisti.

I Mastigofori sono caratterizzati dalla presenza di uno o più flagelli e possono condurre sia vita solitaria che coloniale; I sarcodini sono caratteristici per i loro pseudopodi, di forma molto variabile (rizopodi, fillopodi, etc.) che utilizzano sia per il movimento che per la cattura del cibo; gli Opalinidi hanno il corpo rivestito da minuscoli organelli simili a cilia e mancano di citostoma; i Ciliati hanno il corpo cellulare completamente rivestito da cilia e presentano due tipi di nucleo: un micronucleo (genetico), che interviene durante i processi riproduttivi, ed un macronucleo (vegetativo) a funzione trofica; gli Sporozoi formano caratteristiche spore durante il loro ciclo vitale e sono tutti parassiti. Flagellati e Ciliati presentano una membrana ispessita che conferisce loro una forma ben definita, i Sarcodini hanno impalcature interne (radiolari) o esterne (foraminiferi) . [a destra: *Vorticella* sp.]





In alcuni Ciliati si rinvengono fenomeni di simbiosi con alghe unicellulari. I Flagellati si riproducono per scissione binaria, e la sessualità è nota solo per alcuni gruppi di fitoflagellati, di cui si ricordano due gruppi gli Euglenoidi e i Fitomonadini (Volvocali). Gli Euglenoidi (genere *Euglena*) sono avvicinati alle alghe verdi, sono unicellulari d'acqua dolce e provvisti di cloroplasti, sono autotrofi, ma in particolari condizioni possono diventare eterotrofi perdendo i cloroplasti. [a sinistra: *Bursaria* sp.]

Le euglene sono sprovviste di membrana cellulosica, ma ne hanno una proteinacea flessibile che permette loro i movimenti.

Altri Euglenoidi sono sprovvisti di clorofilla, sono eterotrofi e si riproducono esclusivamente per scissione. Il gruppo dei Fitomonadini includono forme unicellulari (*Chlamydomonas*) e forme coloniali (*Volvox*). In qualche *Chlamydomonas* si ha riproduzione sessuale per fusione di isogameti. Il genere *Volvox* forma colonie a forma di sfera cava di 500 - 50.000 piccoli individui unicellulari biflagellati. La colonia nuota, per mezzo di i movimenti coordinati dei flagelli, in direzione della luce. Si riproducono sia a sessualmente che sessualmente.

Ai Fitoflagellati si ascrive anche la specie *Nocticula miliaris* che conferisce una particolare luminescenza alle acque marine. Tra gli Zooflagellati ricordiamo il genere *Trypanosoma* (*Trypanosoma gambiense*) che è responsabile della malattia del sonno se viene iniettato nell'uomo dalla mosca tsè-tsè (*Glossina palpalis*). Altra specie di flagellati che causa patologie umane è la *Leishmania donovani*, agente della leishmaniosi viscerale.

Recentemente, alcuni scienziati dell'Howard Hughes Medical Institute, dell'Università del Wisconsin-Madison hanno avanzato l'ipotesi che i coanoflagellati sarebbero gli antenati comuni di tutti gli animali.

Essi hanno, in particolare, rinvenuto in questi microscopici organismi dei tratti genetici esclusivi degli animali. Pur essendo costituiti da un'unica cellula, infatti, i coanoflagellati possiedono un gene che serve per la comunicazione tra le diverse cellule. I coanoflagellati, tuttora esistenti, risalirebbero a più di 600 milioni di anni fa, appunto il periodo intorno al quale viene datata l'origine degli animali i quali avrebbero proprio in questi protozoi i parenti più prossimi.



I Sarcodini sono caratterizzati dalla presenza di pseudopodi, e il loro corpo può essere nudo o rivestito di un guscio formato da carbonato di calcio o silice. Alcune specie di amebe sono parassite, anche nell'uomo (*Entamoeba histolytica*).

I Foraminiferi sono marini, con guscio calcareo perforato, dai cui fori escono gli pseudopodi. I loro gusci costituiscono, dopo la morte, depositi sul fondo marino formando sedimenti con fanghi a globigerine, i calcari nummuliti, ecc.

[a sinistra: *Amoeba* sp.]

Gli Eliozi hanno aspetto stellare, presenza di pseudopodi rigidi e sottili (assopodi), vivono nelle acque dolci e marine. I Radiolari hanno guscio siliceo e i loro scheletri formano imponenti depositi sui fondali oceanici.

Gli Opalinidi sono esclusivamente parassiti intestinali di piccoli vertebrati (rane, rospi, pesci). Il loro corpo cellulare è rivestito da corte strutture ciliari o da lunghi flagelli; posseggono almeno due nuclei. La loro esatta posizione sistematica e filogenetica è tuttora molto controversa.

A differenza della maggior parte dei protozoi gli Sporozoi non posseggono cilia o flagelli. Tutte le specie sono parassite e presentano cicli vitali molto complessi, che spesso richiedono la presenza di più ospiti. Appartengono a questo gruppo i Plasmodi della malaria (*Plasmodium falciparum*, *Plasmodium vivax*, *Plasmodium ovale*, *Plasmodium malariae*).

I Ciliati sono provvisti di cilia che permettono i movimenti. Vivono in acque ricche di alghe e comprendono vari ordini (Olotrici, Peritrici, Spiotrici). Molto note sono le Vorticelle (campane capovolte, peduncolo contrattile) e i Parameci (cilia, citostoma, bocca; citopigio, ano; vacuoli contrattili). I ciliati presentano il fenomeno della coniugazione.

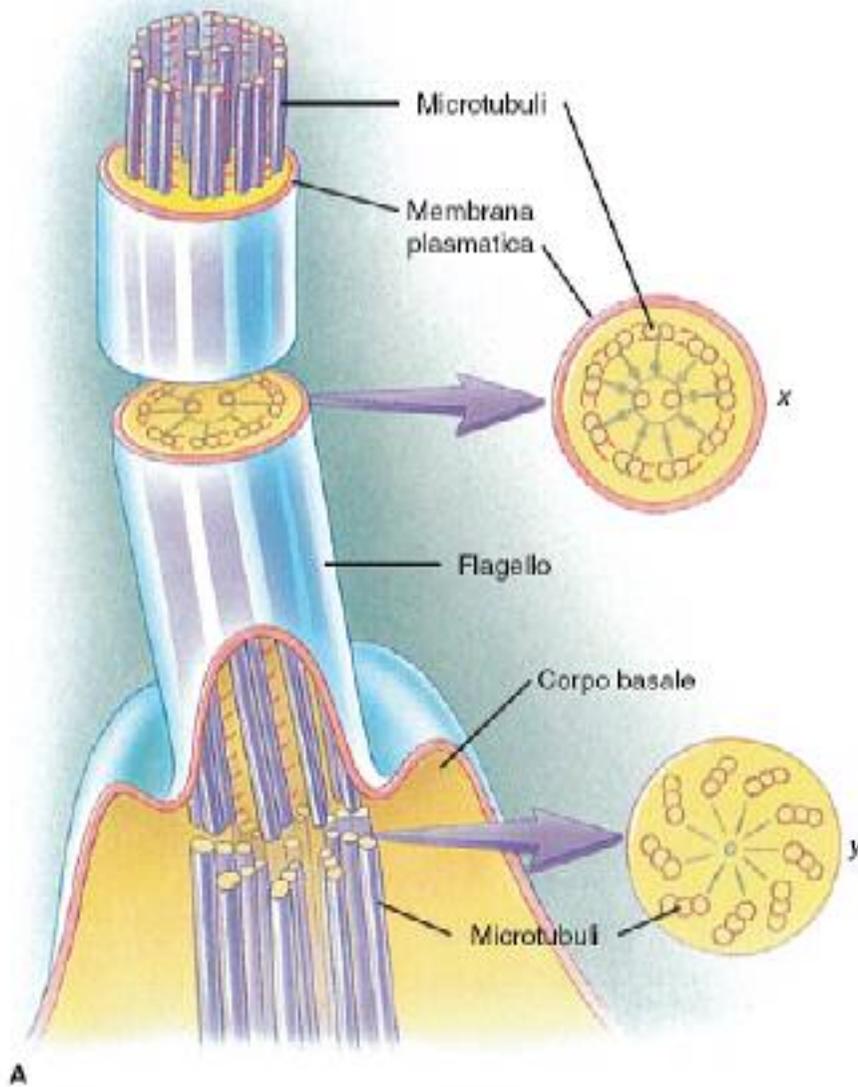
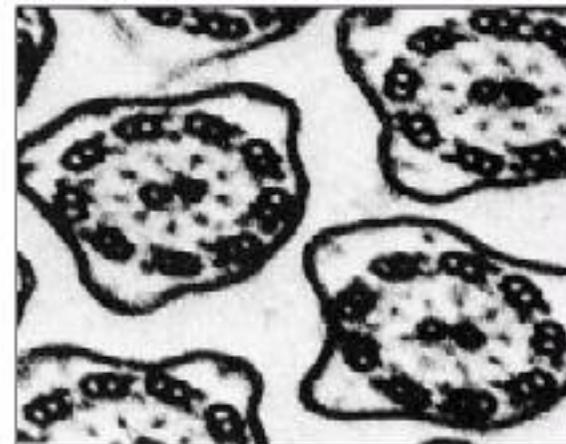


figura 5.2

A, l'assonema è composto da nove paia di microtubuli più un paio centrale ed è racchiuso all'interno della membrana cellulare. Il paio centrale termina circa a livello della superficie cellulare in una piastra basale (assosoma). I microtubuli periferici si prolungano per un breve tratto formando due dei componenti di ciascuna tripletta nel cinetosoma (livello y in **A**). **B**, microfotografia elettronica di ciglia in sezione, corrispondente alla sezione x in **A** (x 133 000).



B

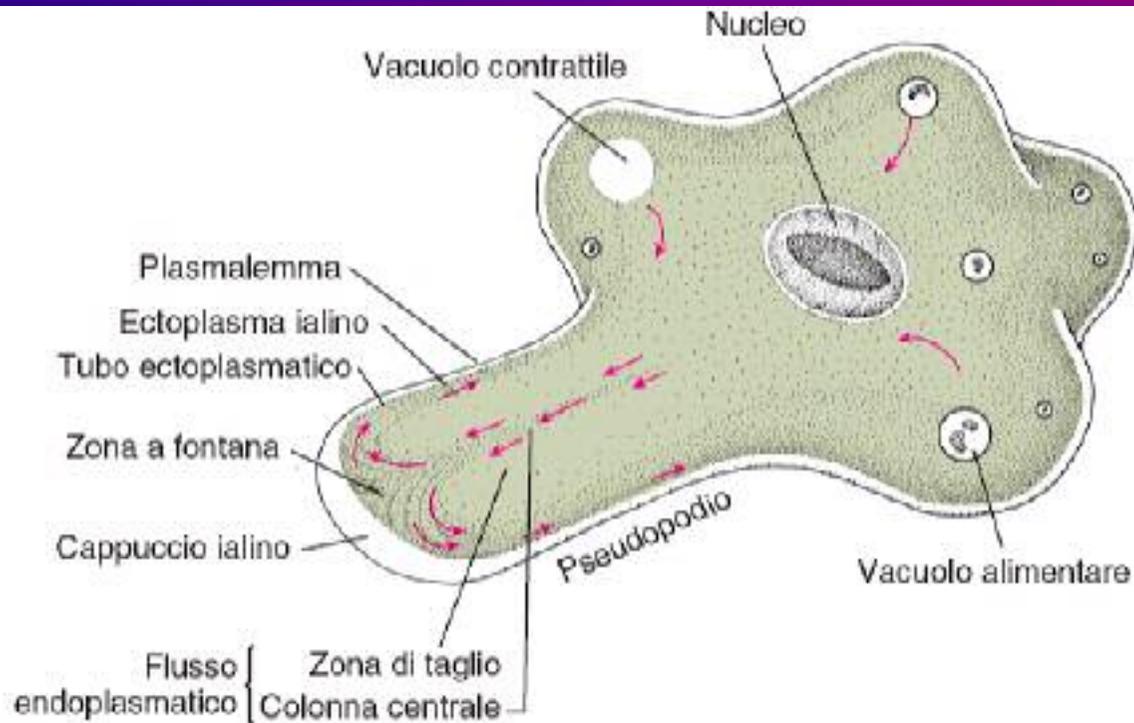
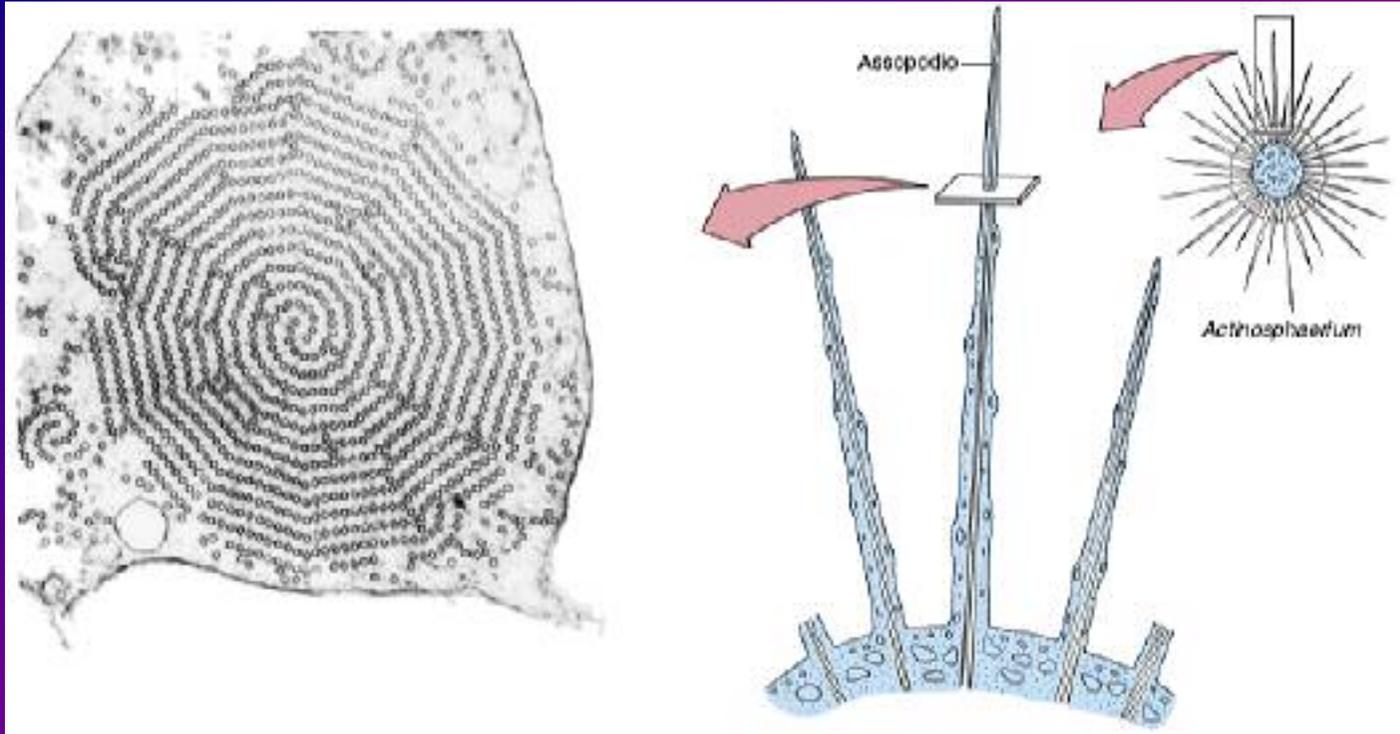


figura 5.3

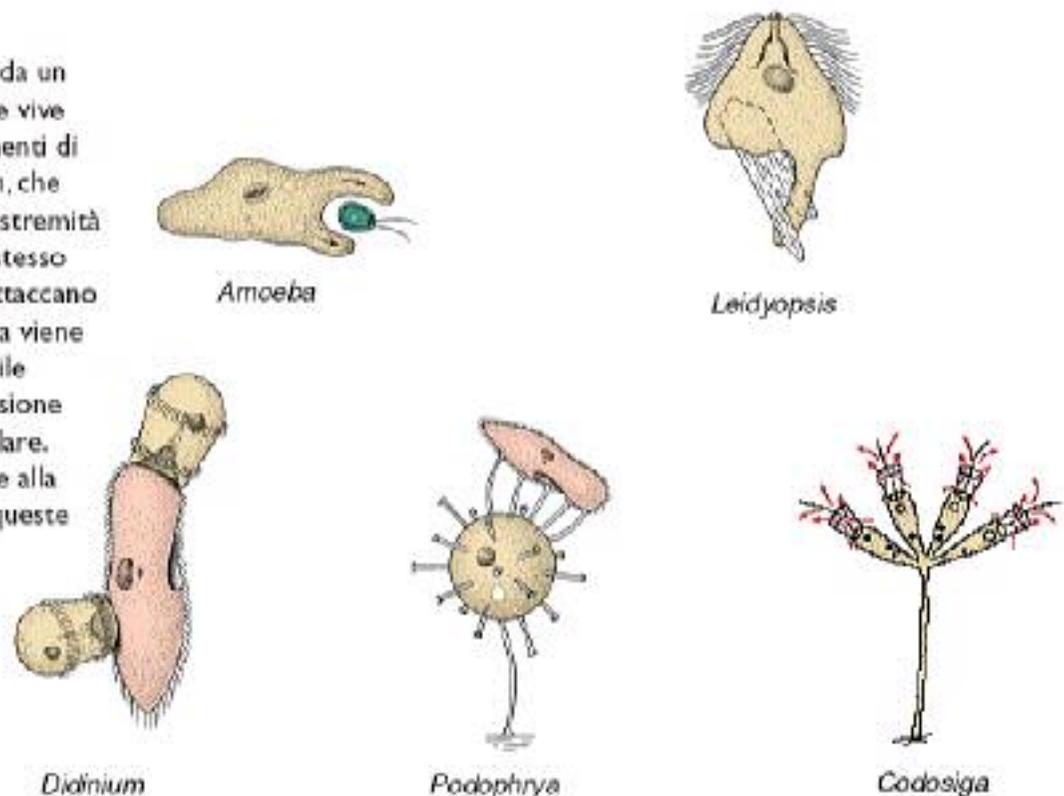
Un'ameba durante la locomozione attiva. Le frecce indicano la direzione del flusso protoplasmatico. Il primo segno di un nuovo pseudopodio appare come un ispessimento di ectoplasma a forma di cappuccio ialino chiaro, entro cui scorre l'endoplasma fluido. Appena l'endoplasma raggiunge l'estremità anteriore, sgorga in avanti e ai lati trasformandosi in ectoplasma e formando un tubo rigido esterno che si allunga man mano che il flusso avanza. Posteriormente l'ectoplasma viene convertito in endoplasma, rifornendo quindi il flusso. È necessario un substrato per il movimento ameboide.



Schema di assopodio (*a destra*) per mostrare l'orientamento della sezione trasversa di assopodio ripresa al microscopio elettronico (*a sinistra*) di *Actinosphaerium necleofilum*. Protozoi con assopodi sono mostrati nella Figura 5.19 (*Actinophrys* e *Clathrulina*). L'assonema dell'assopodio è composto da un insieme a raggiera di microtubuli, che possono variare da tre a molti, a seconda delle specie. Alcune specie possono estendere o ritrarre gli assopodi molto rapidamente (x 99 000).

figura 5.6

Alcuni dei sistemi di alimentazione dei protozoi. *Amoeba* circonda un piccolo flagellato con gli pseudopodi. *Leidyopsis*, un flagellato che vive nell'intestino delle termiti, forma pseudopodi e ingerisce frammenti di legno. *Didinium*, un ciliato, si nutre esclusivamente di *Paramecium*, che inghiotte grazie a un citostoma temporaneo, presente alla sua estremità anteriore. A volte più esemplari di *Didinium* si nutrono su uno stesso *Paramecium*. *Podophrya* è un ciliato sutorio. I suoi tentacoli si attaccano alla preda e ne aspirano il citoplasma, che all'interno della cellula viene suddiviso e forma vacuoli alimentari. *Codosiga*, un flagellato sessile dotato di un collare di microvilli, si nutre di particelle in sospensione nell'acqua trascinate dal battito del flagello attraverso il suo collare. Le particelle vengono quindi trasportate alla cellula grazie anche alla presenza di piccoli pseudopodi e ingerite. Tecnicamente, tutte queste modalità costituiscono tipi di fagocitosi.



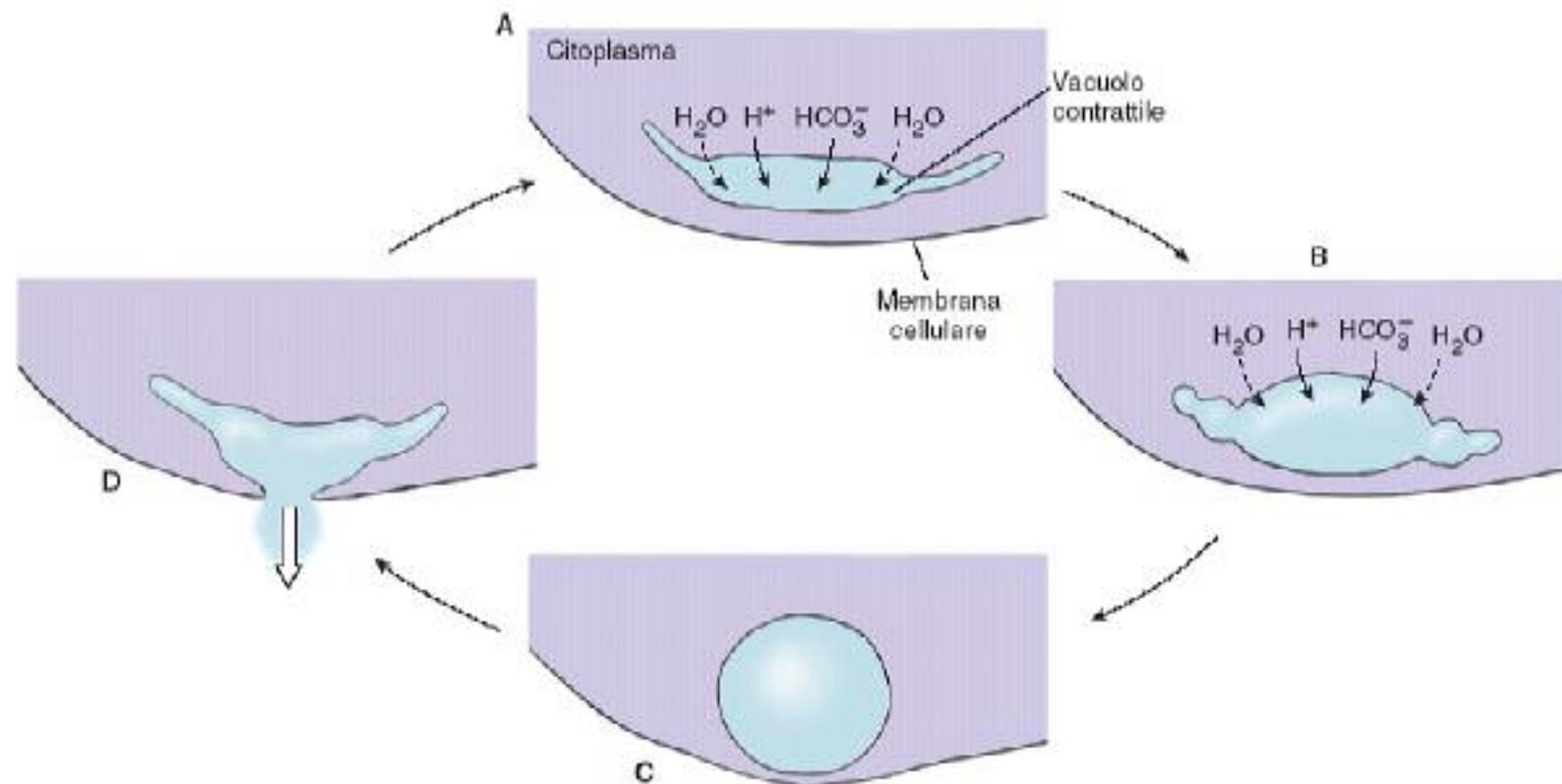


figura 5.7

Schema di meccanismo di funzionamento dei vacuoli contrattili. **A, B,** i vacuoli sono composti da un sistema di cisterne e tubuli. Le pompe a protoni presenti sulle membrane trasportano H^+ e cotrasportano HCO_3^- dentro i vacuoli. L'acqua si diffonde passivamente per mantenere una pressione osmotica uguale a quella del citoplasma. Quando un vacuolo è pieno, **C,** la sua membrana si fonde con la membrana della superficie cellulare, espellendo acqua, H^+ e HCO_3^- . **D,** i protoni e gli ioni bicarbonato sono rapidamente rimpiazzati grazie all'azione della carbonico anidrasi su diossido di carbonio e acqua.

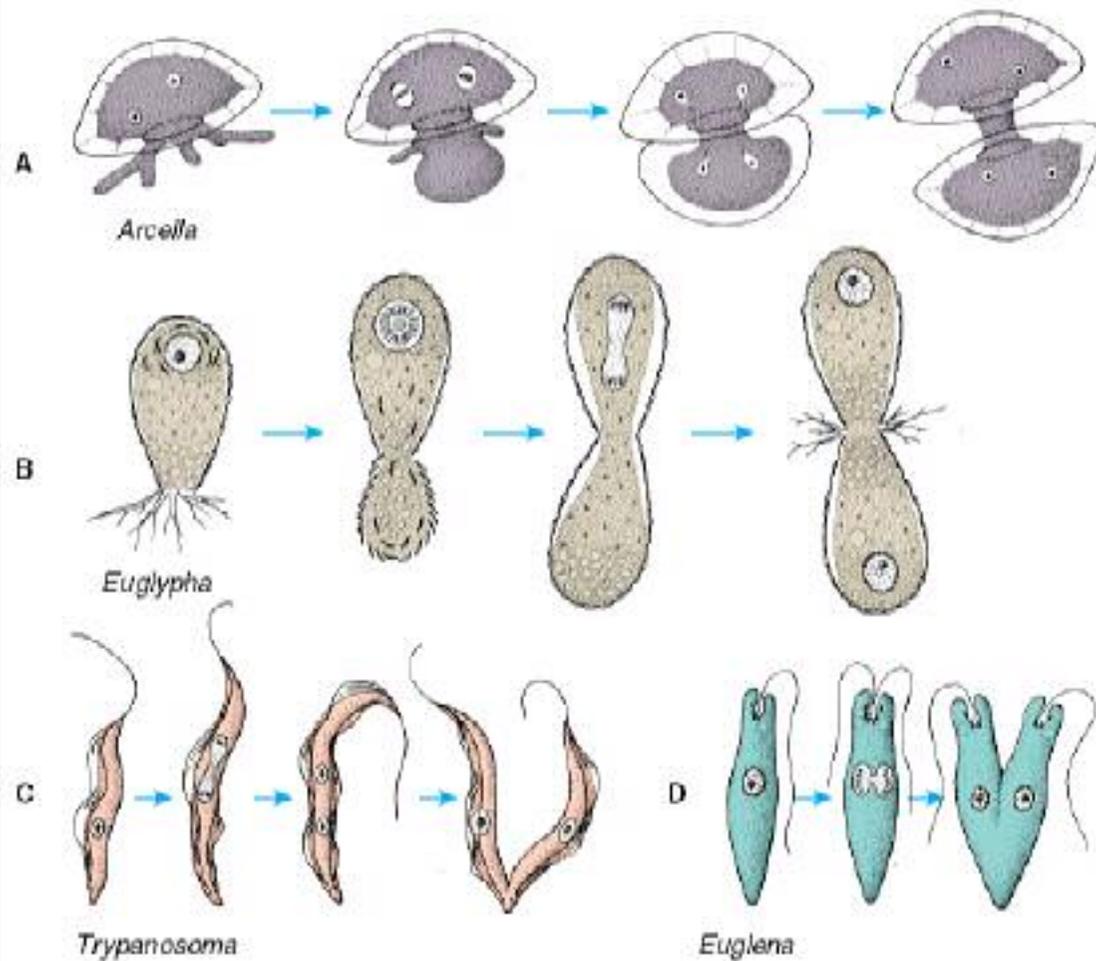
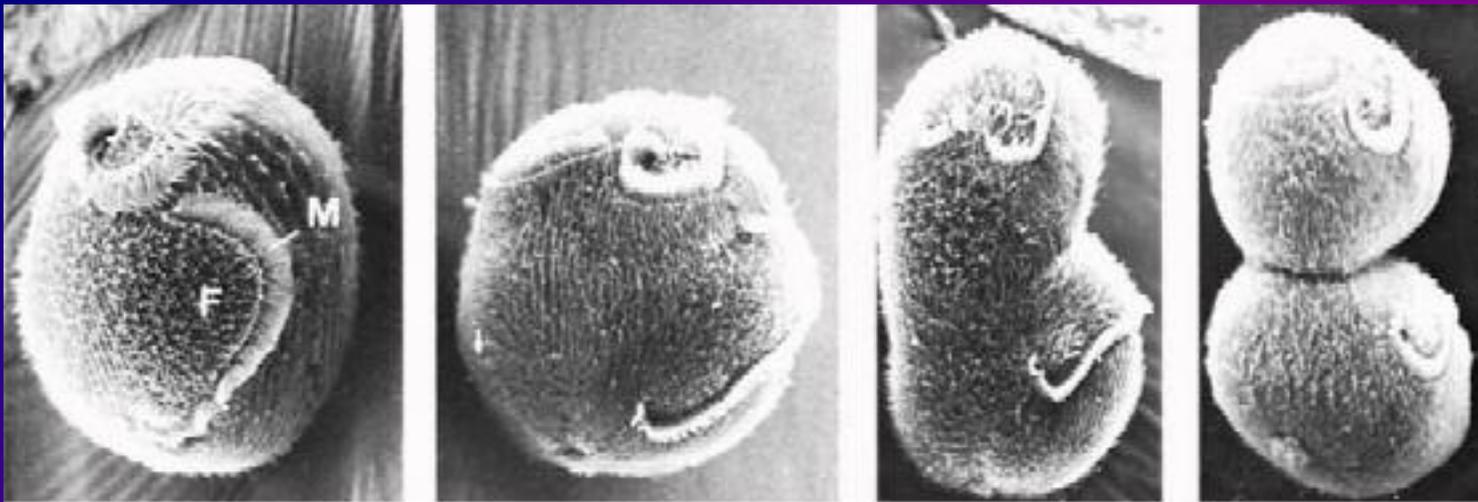


figura 5.8

Scissione binaria in alcune amebe e negli Euglenozoa. **A**, i due nuclei di *Arcella* si dividono non appena una parte del citoplasma viene estrusa e inizia a formare un nuovo guscio per la cellula figlia. **B**, il guscio di un altro sarcodino, *Euglypha*, è costituito da piastre secrete dalla cellula stessa. La secrezione delle piastre nella cellula figlia inizia prima della fuoriuscita del citoplasma dall'apertura. Quando il guscio della cellula figlia è pronto, i nuclei si dividono. **C**, *Trypanosoma* ha un cinetoplasto (parte del mitocondrio) vicino al cinetosoma del flagello, in prossimità dell'estremità posteriore nello stadio raffigurato. Tutte queste parti devono duplicarsi prima della divisione cellulare. **D**, divisione di *Euglena*.



(a)

(b)

(c)

(d)

Figura 5.5

Scissione binaria del ciliato *Stentor coeruleus*. (a, b) La scissione implica la divisione di alcune strutture superficiali; in questo caso, serie di ciglia formano strutture a banda dette membranelle (M). F indica il campo frontale. La freccia in (b) evidenzia l'inizio del solco di divisione. (c, d) La scissione si conclude con la



Euplote sp.(ciliato ipotrico)



Carcheium sp.(ciliato peritrico)



Figura 5.6

Classe Phytomastigophorea: Dinoflagellati. Due specie di dinoflagellati, *Peridinium* in alto a sinistra e *Ceratium* nella metà in basso. Il solco trasversale presente al centro dei due flagellati accoglie uno dei due flagelli (SEM $\times 800$).

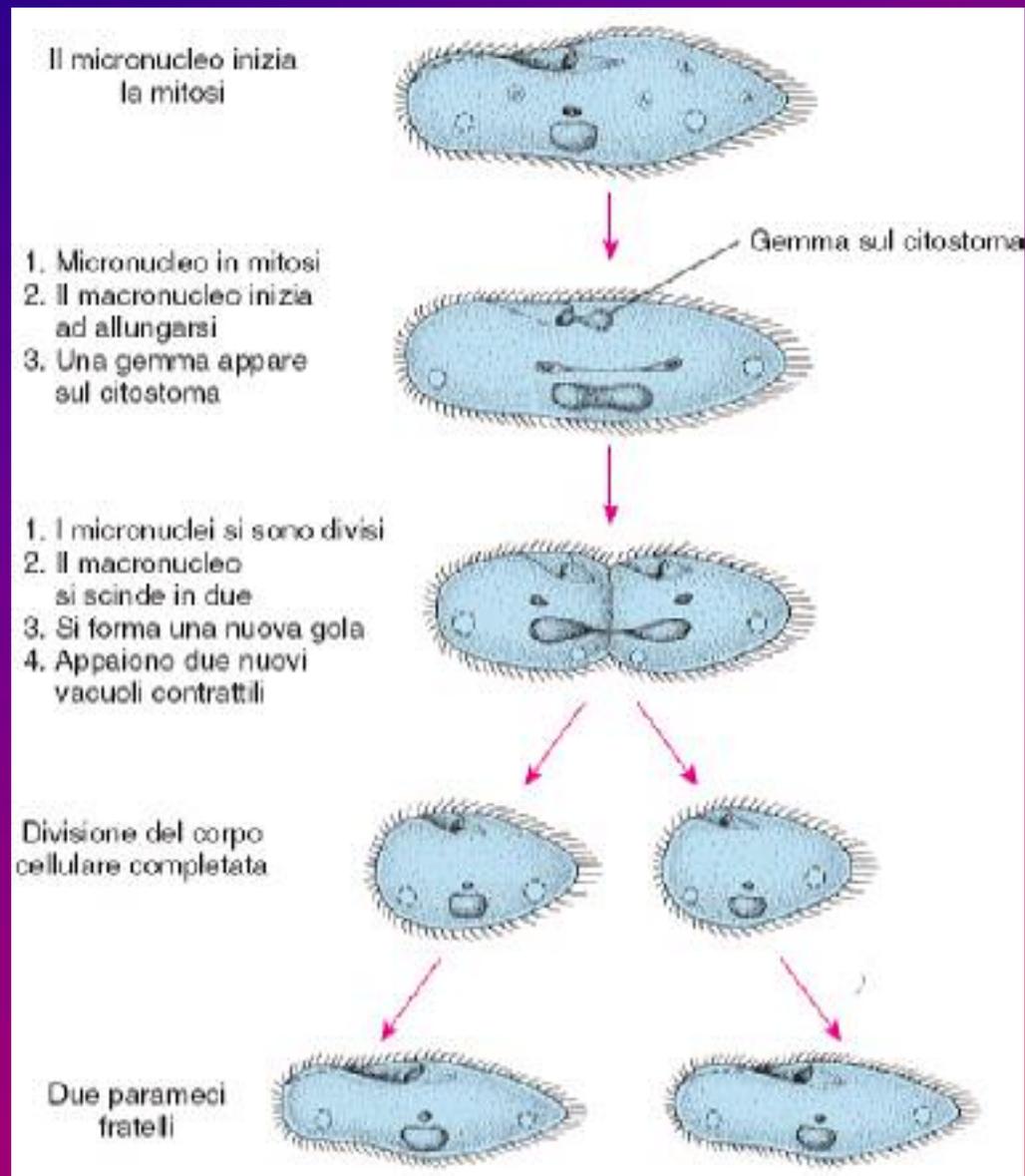


figura 5.9

Scissione binaria di un ciliato (*Paramecium*). La divisione è trasversale e avviene attraverso fila di ciglia.

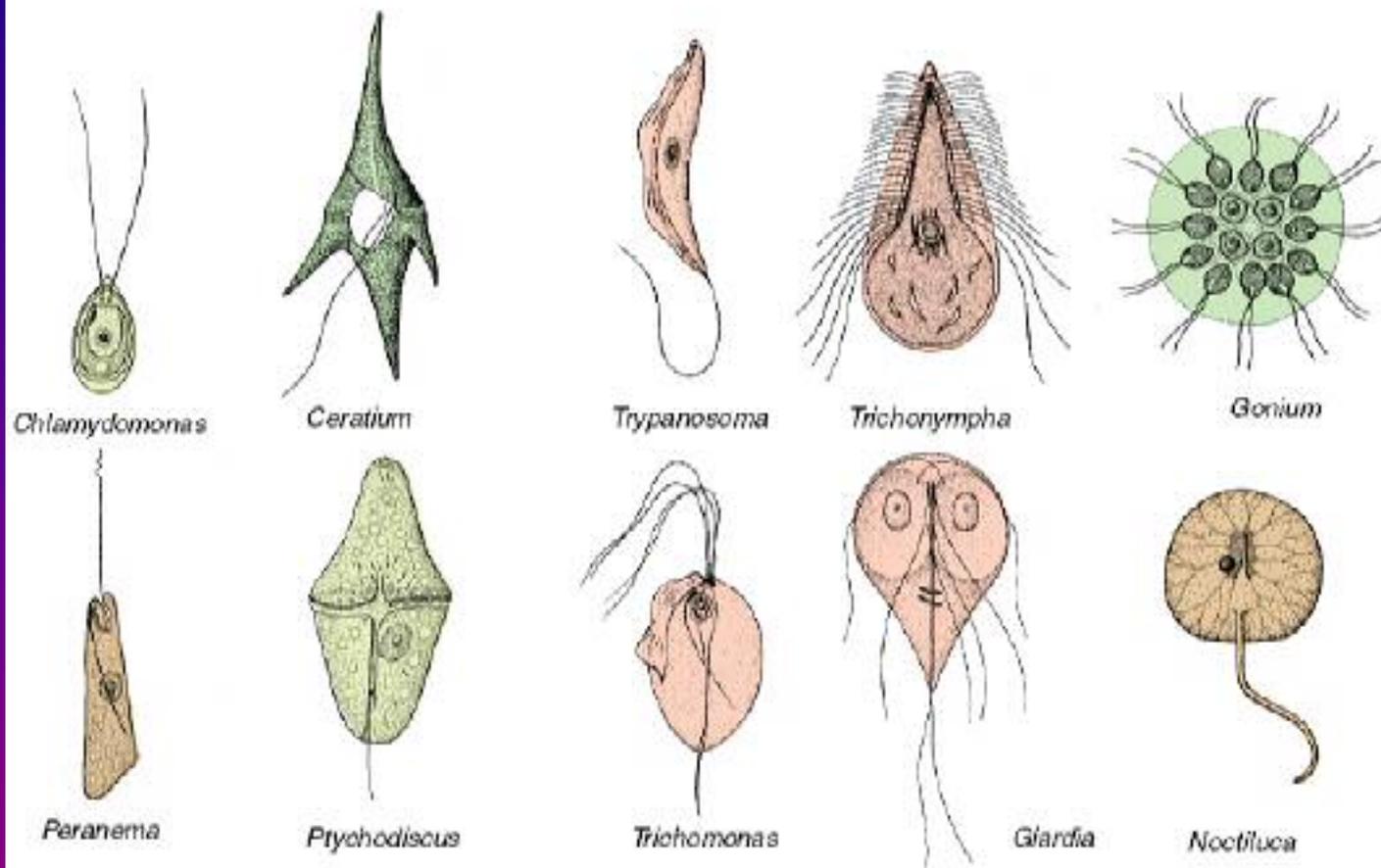


figura 5.10

Esempi rappresentativi di alcuni phyla di protozoi flagellati: Retortamonada (*Giardia*); Axostylata (*Trichomonas*, *Trichonympha*); Chlorophyta (*Chlamydomonas*, *Gonium*); Euglenozoa (*Peranema*, *Trypanosoma*); Dinoflagellata (*Ceratium*, *Ptychodiscus*, *Noctiluca*).

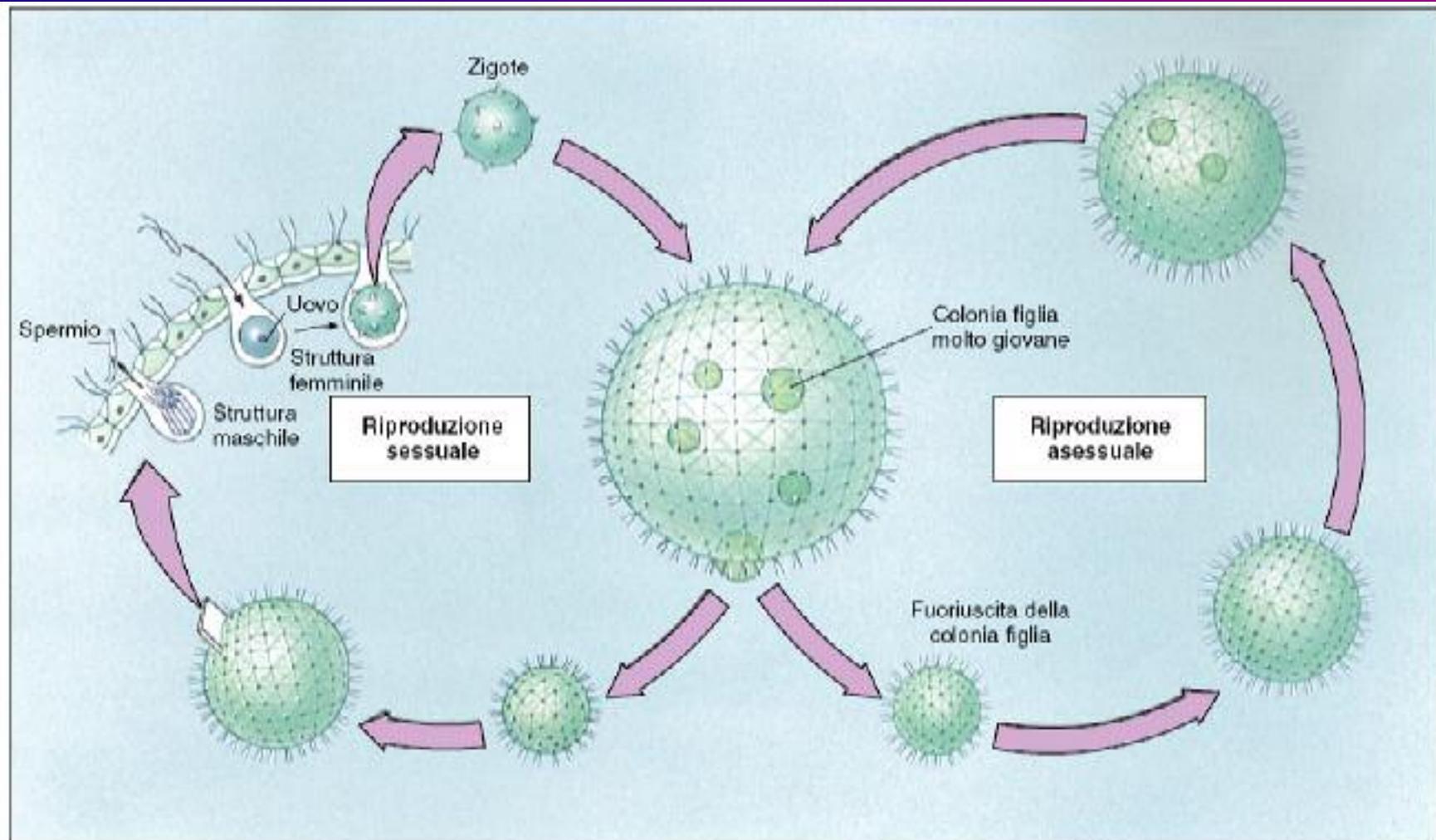


figura 5.11

Ciclo vitale di *Volvox*. La riproduzione asessuale avviene in primavera ed estate, quando cellule riproduttive diploidi specializzate si dividono per formare una nuova giovane colonia, che rimane attaccata alla colonia madre fin tanto che non ha raggiunto le dimensioni idonee per fuoriuscire.

La riproduzione sessuale avviene principalmente in autunno, con lo sviluppo di cellule sessuali aploidi. Lo zigote può incistarsi, e così passare l'inverno, per poi svilupparsi in una colonia asessuale matura in primavera. In alcune specie le colonie hanno sessi separati; in altre sia le uova sia gli spermio sono prodotti dalla medesima colonia.

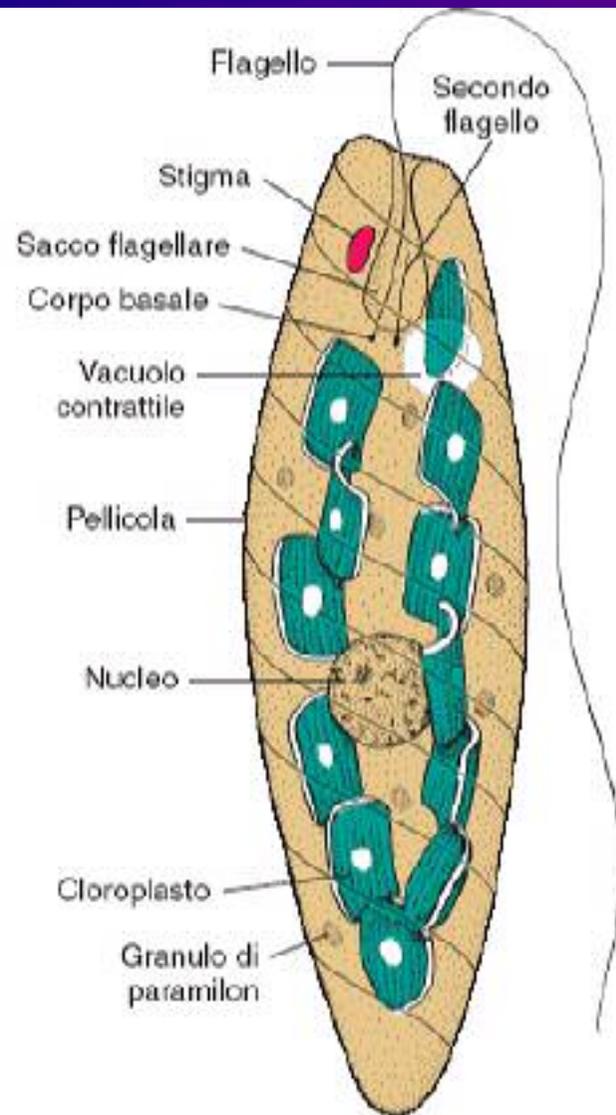


figura 5.12

Euglena. Le caratteristiche mostrate sono una combinazione di quelle visibili nell'organismo vivo e in preparati colorati.

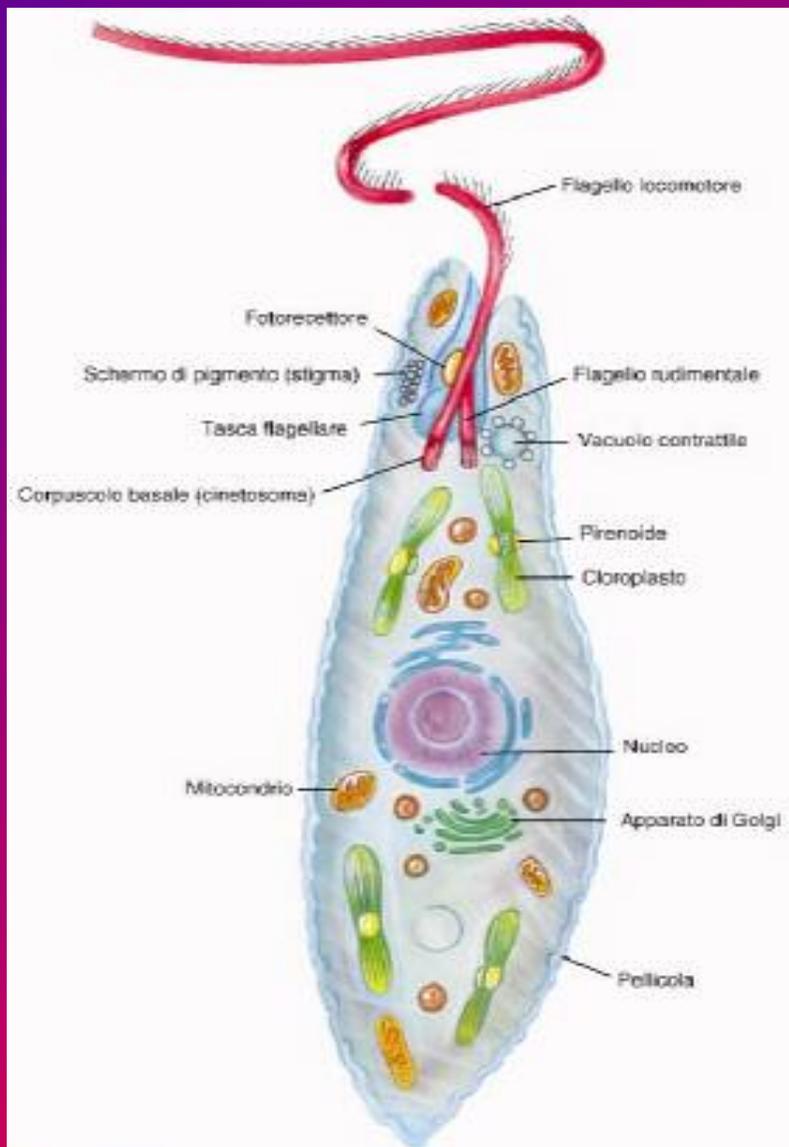


Figura 5.7

Anatomia dei fitomastigofori: *Euglena*. Notare i cloroplasti, grandi e ben organizzati. Il fotorecettore permette all'organismo di nuotare in direzione della luce. La lunghezza della cellula è di circa 50 μm .

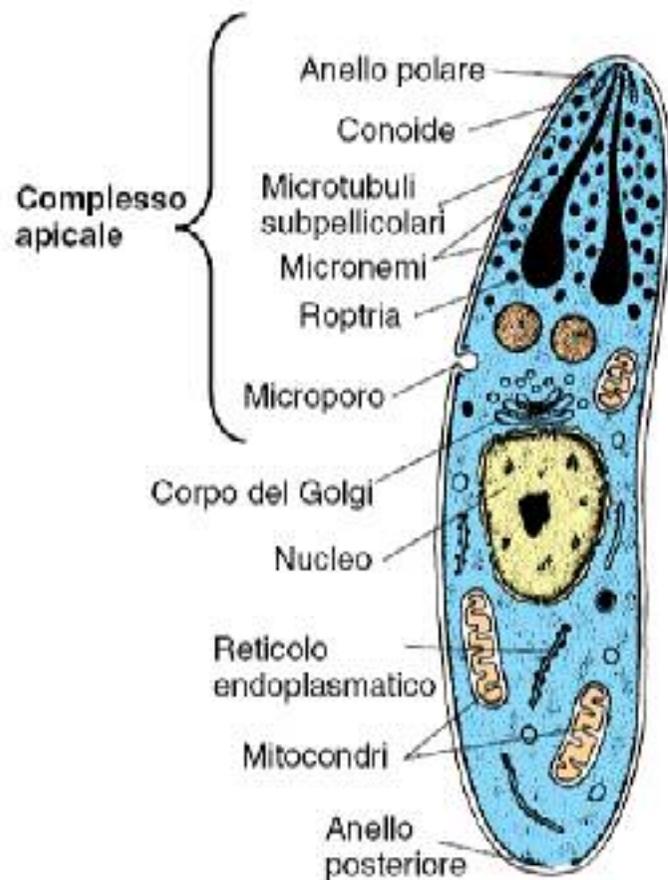
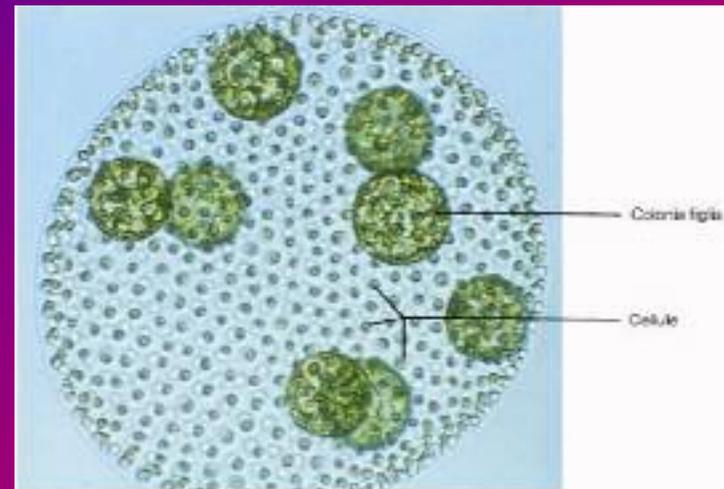
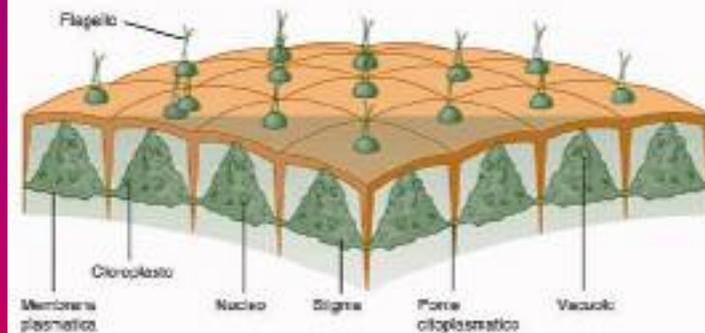


figura 5.13

Schema di uno sporozoite di Apicomplexa, o merozoite, osservato al microscopio elettronico, con visibile il suo complesso apicale. L'anello polare, il conoide, i micronemi, le roptrie, i microtubuli subpellicolari e il microporo (citostoma) sono tutti considerati componenti del complesso apicale.



(a)



(b)

Figura 5.8
 Classe Phytomastigophorea: *Volvox*, un flagellato coloniale.
 (a) Una colonia di *Volvox* che mostra colonie figlie prodotte asessualmente ($\times 400$). (b) Ingrandimento di una parte della parete della colonia.

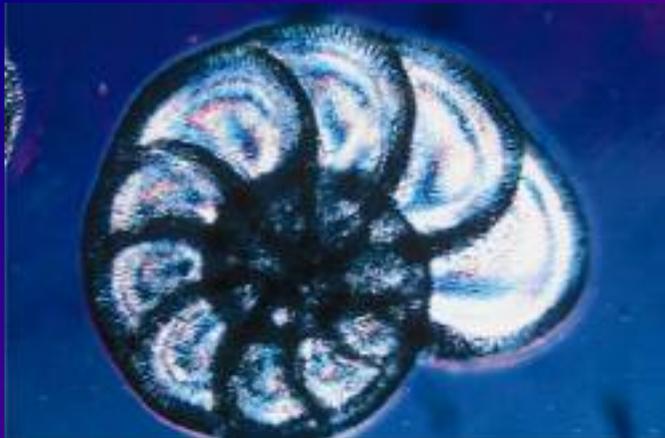


Figura 5.13
Subphylum Sarcodina: guscio di foraminifero (*Polysutella*).
 L'accrescimento di questo foraminifero è accompagnato dalla secrezione di nuove e più ampie camere che si appoggiano a quelle di vecchia formazione, facendo assomigliare questo organismo a una minuscola chiocciola ($\times 63$).



Figura 5.19
Un predatore unicellulare e la sua preda. *Didinium* (a sinistra), che presenta forma a boccale, sta divorando *Paramecium* (a destra), che presenta forma a pantofola (SEM $\times 550$).

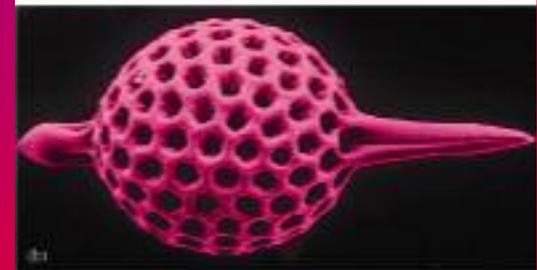


Figura 5.14
Subphylum Sarcodina: gusci di aliozoi e radiolari. (a) *Sphaerocyclus* si presenta come cellulare sfeno da cui si irradiano lunghi e sottili asopoli costituiti da numerose microtubuli e attraversati da citoplasma in scorrimento. Avanzata la figurazione per opera di un asopodio, i movimenti del citoplasma trasportano le particelle di cibo inglobate verso il corpo cellulare del protosoa ($\times 650$). (b) Il radiolare *Sphaerocyclus* è tipicamente sfeno e presenta un guscio finemente scolpito ($\times 480$).

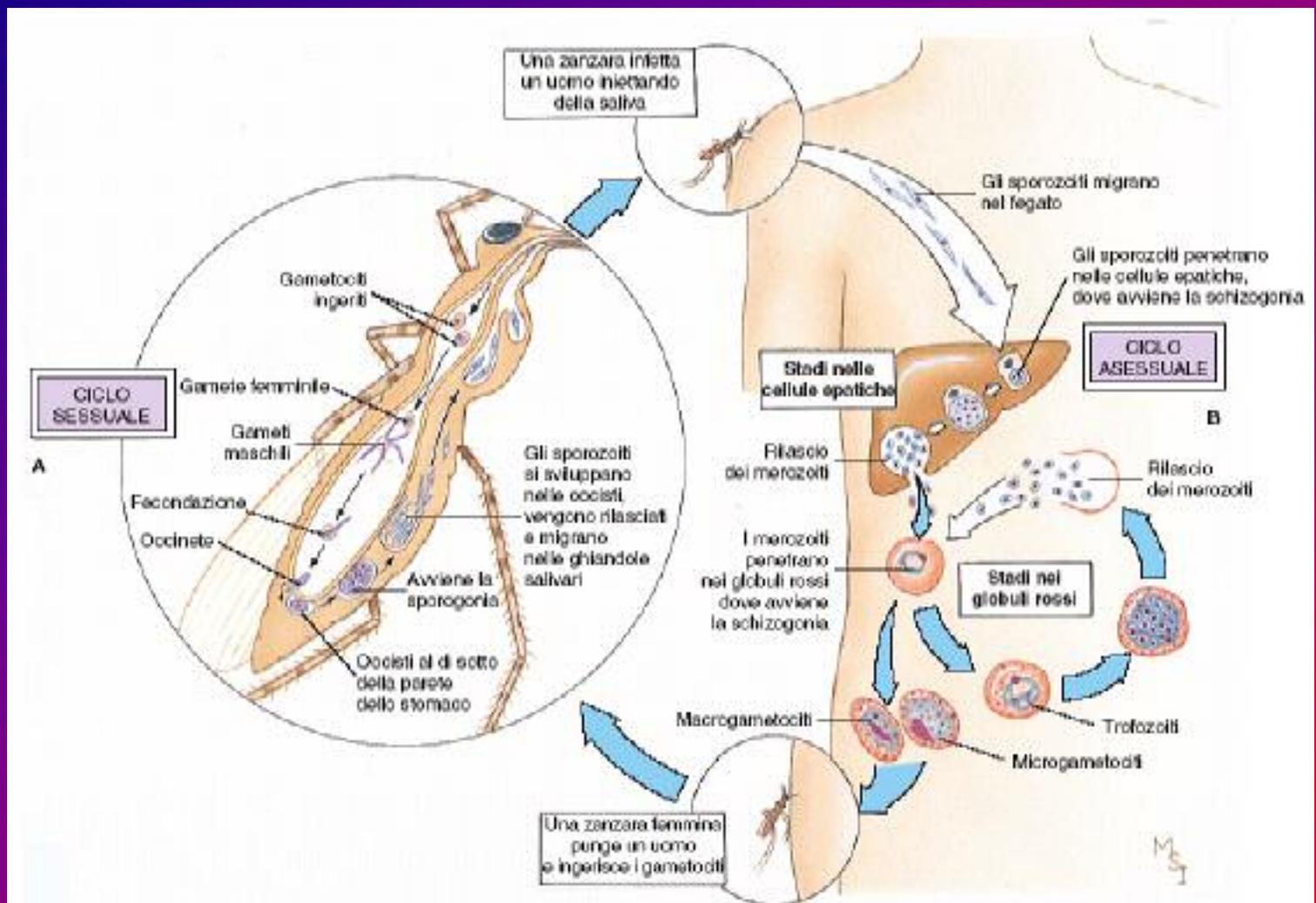
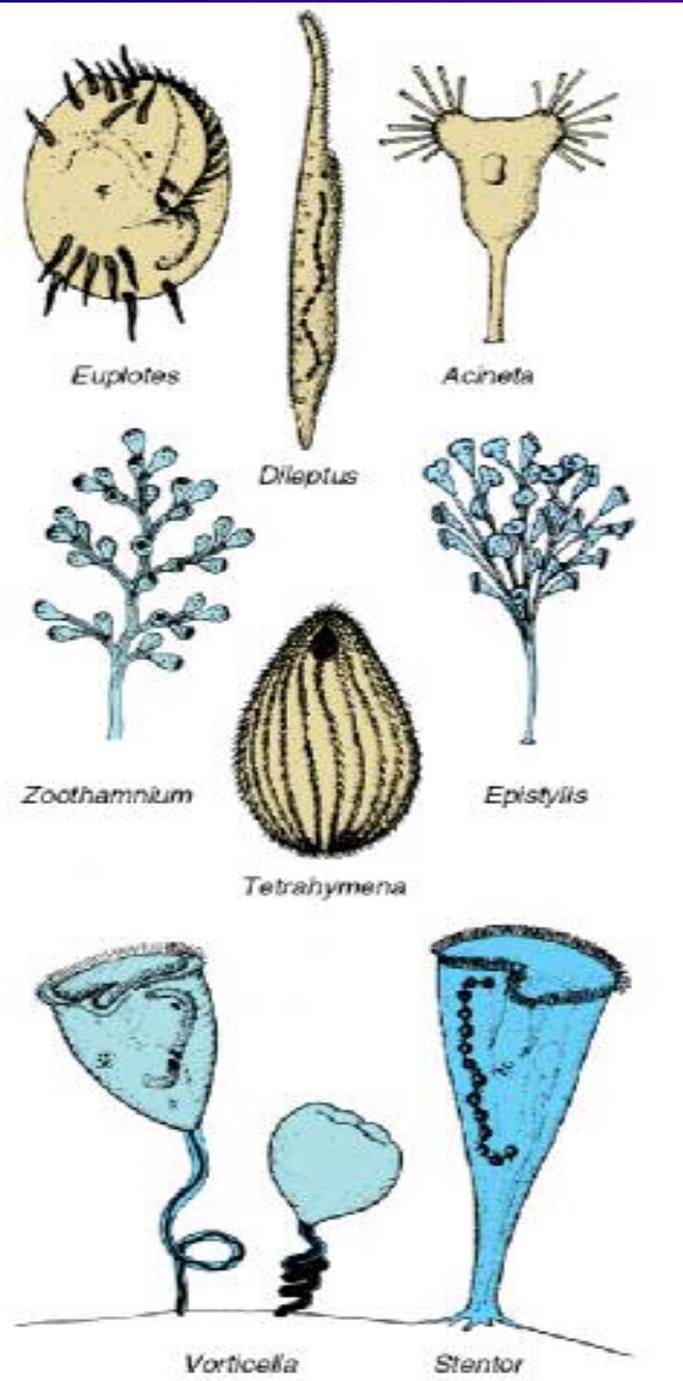


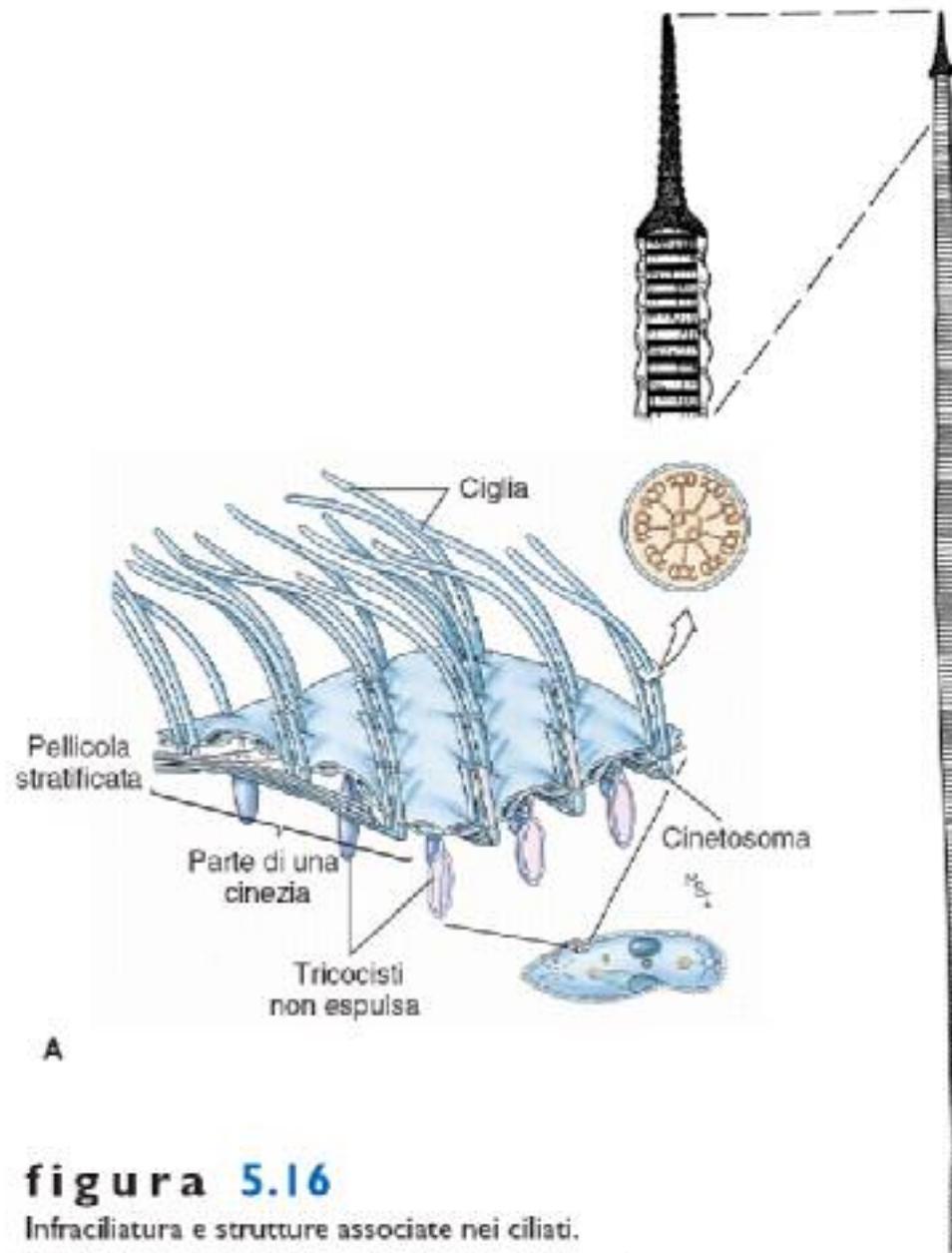
figura 5.14

Ciclo vitale di *Plasmodium vivax*, uno dei protozoi (classe Coccidia) che causa la malaria nell'uomo. **A**, il ciclo sessuale produce gli sporozoi nel corpo della zanzara. **B**, gli sporozoi infettano l'uomo e si riproducono asessualmente, prima nelle cellule del fegato, poi negli eritrociti. La malaria viene trasmessa da una zanzara del genere *Anopheles*, che succhia i gametociti con il sangue; poi, pungendo un altro individuo, rilascia gli sporozoi in una nuova vittima.



Alcuni ciliati rappresentativi. *Euplotes* ha cirri spessi usati per strisciare.

Mionemi contrattili sono presenti nell'ectoplasma di *Stentor* e nei peduncoli di *Vorticella*, consentendo una grande espansione e contrazione. Da notare i macronuclei, lunghi e incurvati in *Euplotes* e *Vorticella*, a forma di filo di perle in *Stentor*.



A

figura 5.16

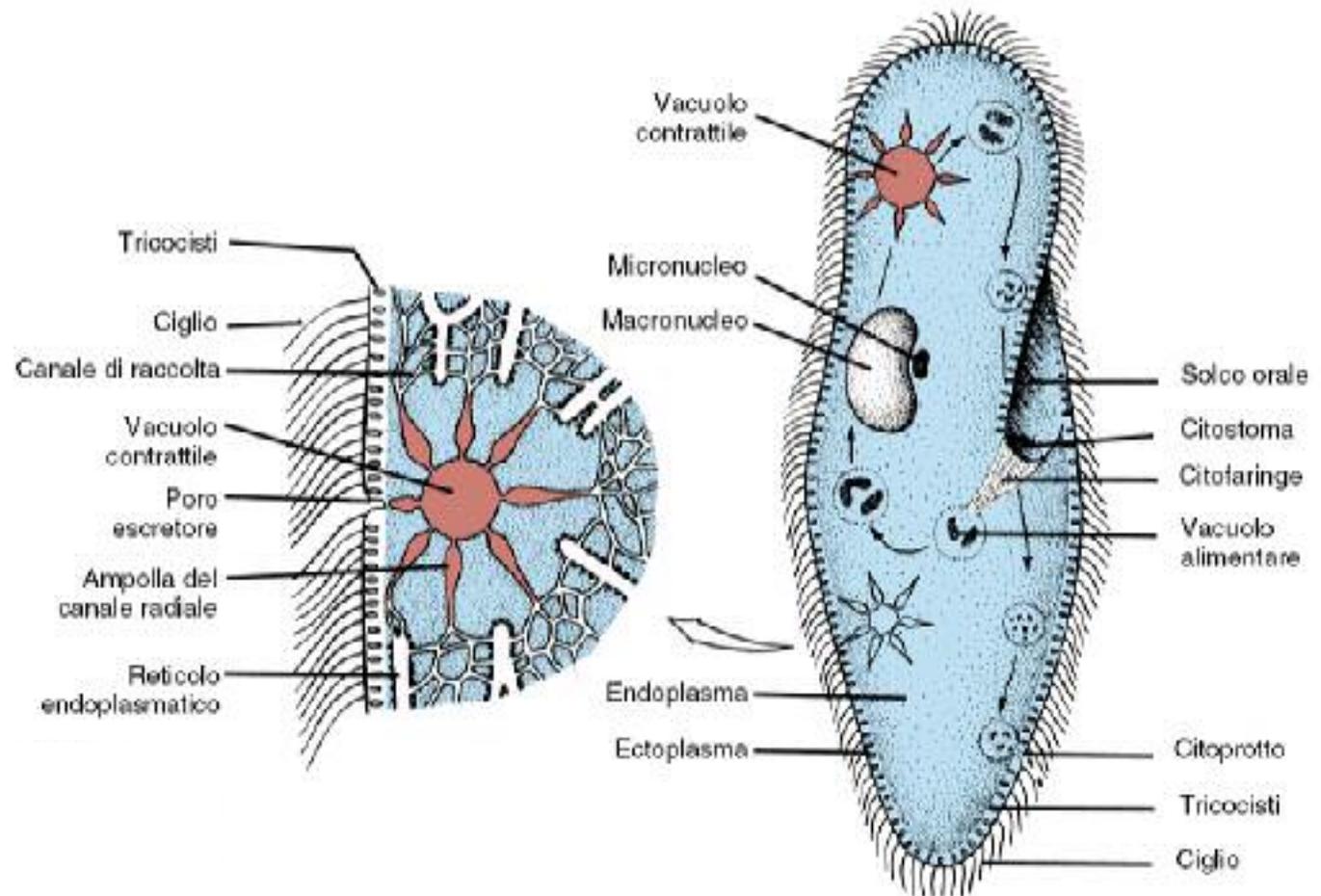
Infraciliatura e strutture associate nei ciliati.

A. struttura della pellicola e sua relazione con il sistema di infraciliatura. B. tricocisti espulsa.

B

figura 5.17

A sinistra, sezione ingrandita di un vacuolo contrattile di *Paramecium*. Si ritiene che l'acqua venga raccolta dal reticolo endoplasmatico, riversata poi in canali di raccolta e quindi nella vescicola. La vescicola si contrae per svuotare il suo contenuto all'esterno, funzionando quindi da organello osmoregolatore. A destra, *Paramecium* con citofaringe, vacuoli alimentari e nuclei.



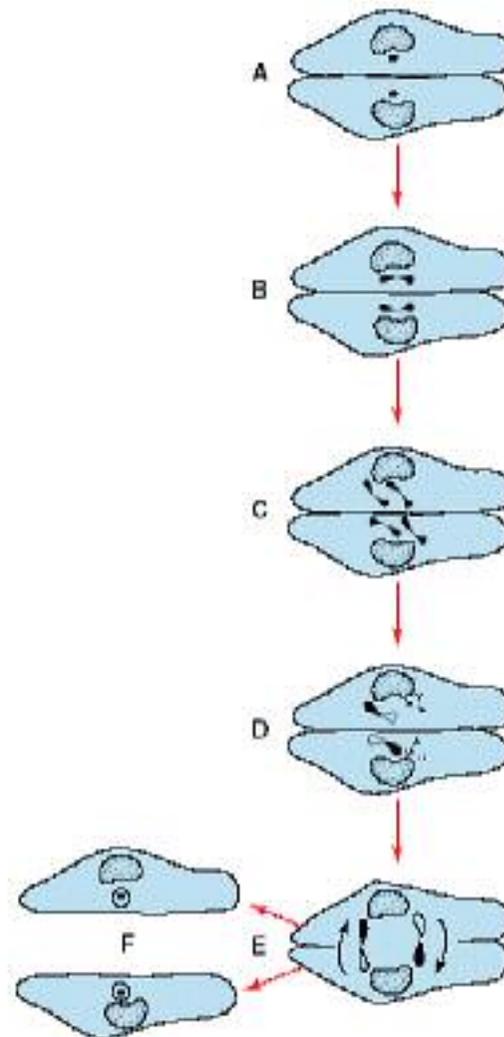


figura 5.18

Schema della coniugazione in *Paramecium*. **A**, due individui vengono in contatto attraverso la superficie orale. **B e C**, i micronuclei si dividono due volte (meiosi), formando quattro nuclei aploidi in ciascun partner. **D**, tre micronuclei degenerano, quello restante si divide per formare un pronucleo "maschile" e uno "femminile". **E**, i pronuclei maschili vengono scambiati fra i coniuganti. **F**, i pronuclei maschili e femminili si fondono e gli individui si separano. I vecchi macronuclei vengono quindi riassorbiti e rimpiazzati da nuovi macronuclei.

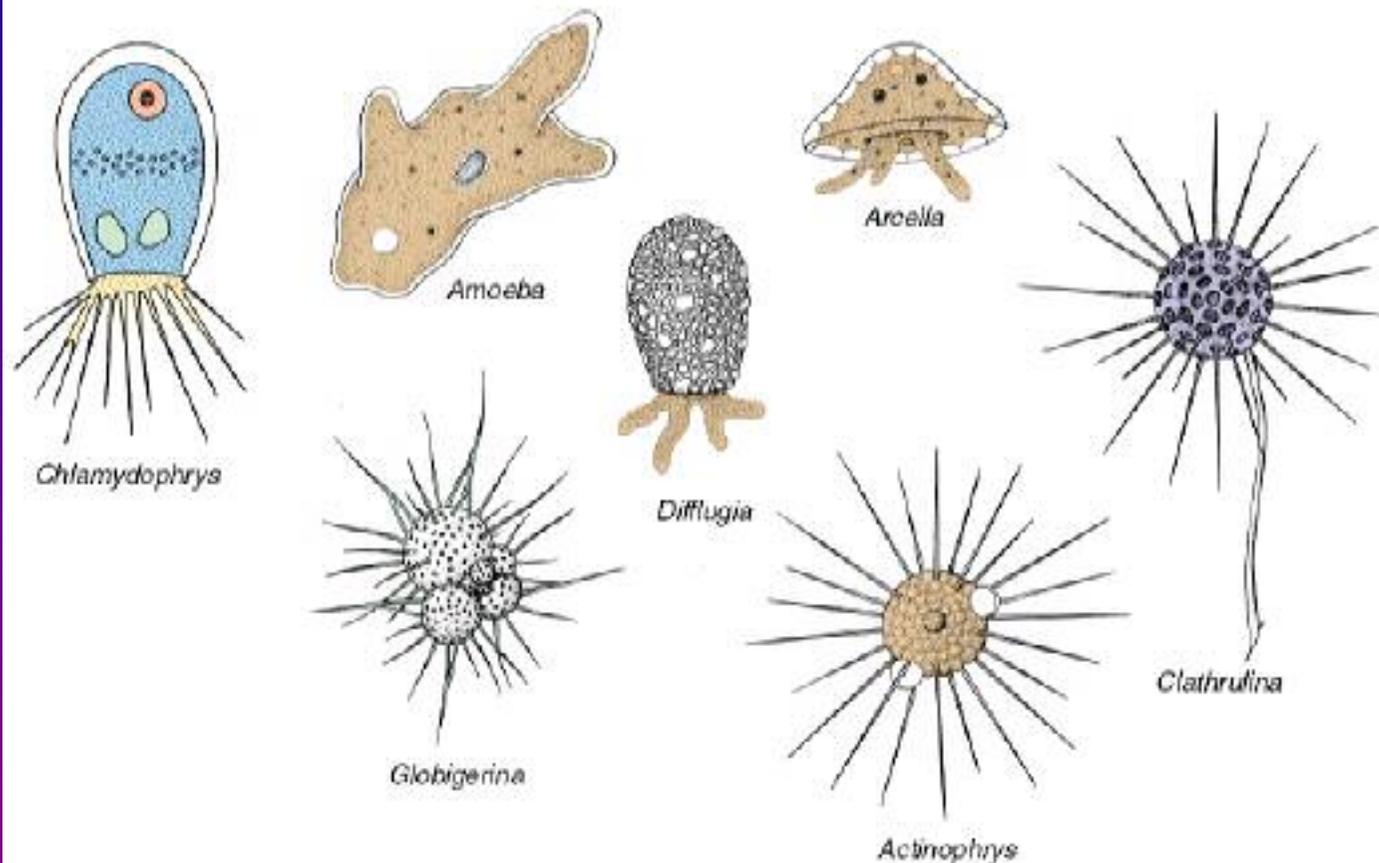


figura 5.19

Diversità fra le amebe. *Diffugia*, *Arcella* e *Amoeba* hanno lobopodia. *Chlamydomphrys* presenta filopodi. Il foraminifero *Globigerina* ha reticulopodia. *Actinophrys* e *Clathrulina* hanno assopodi.

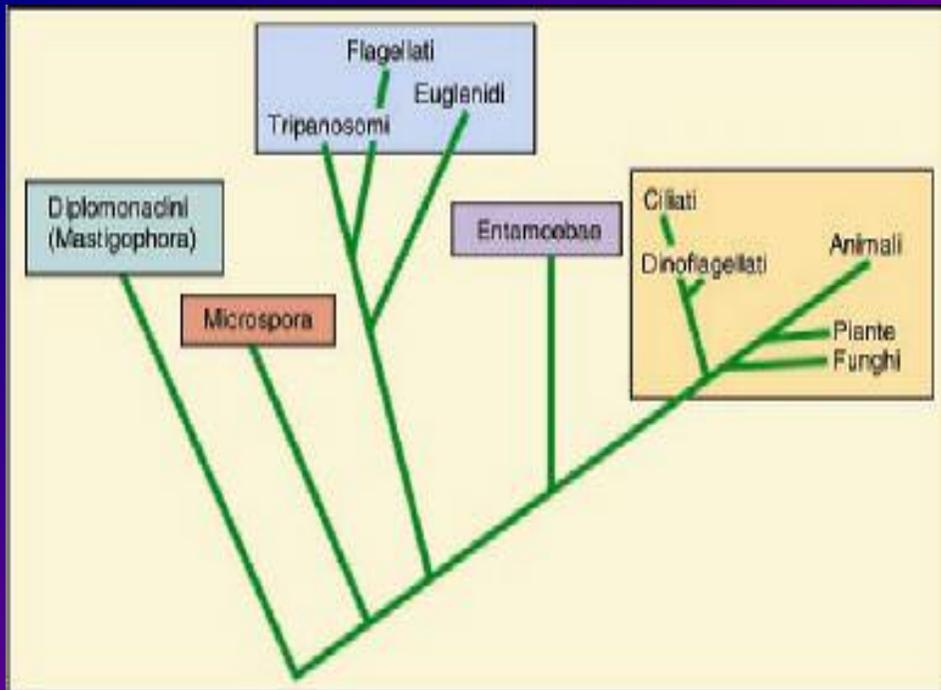


Figura 5.22

Cladogramma che rappresenta le relazioni evolutive dei protozoi e degli altri eucarioti, sulla base della comparazione delle sequenze 18S dell'RNA ribosomiale. Questo cladogramma suggerisce che l'evoluzione delle linee nucleari di discendenza non è stato un processo continuo ma, piuttosto, è avvenuta in epoche principali (un'epoca è un particolare periodo di tempo caratterizzato da aspetti ed eventi distintivi). Cinque principali radiazioni evolutive (riquadri colorati) riguardano i protozoi. I Mastigophora (ad esempio, *Giardia*) e i Microspora (ad esempio, *Nosema*) sono i parenti moderni delle più antiche e principali linee cellulari eucariote. Nel corso dell'evoluzione di questi protozoi, gli altri gruppi di protozoi si sono separati dalla linea principale di discendenza.

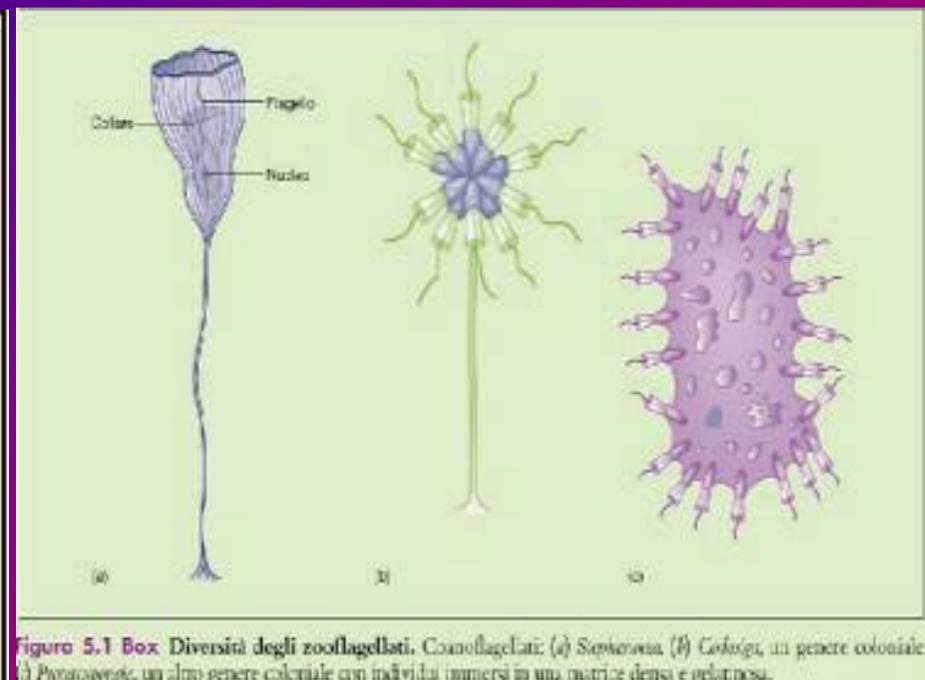


Figura 5.1 Box Diversità degli zooflagellati. Coanoflagellati: (a) *Sappinia* (b) *Colpiza*, un genere coloniale. (c) *Pfiesteria*, un altro genere coloniale con individui immersi in una matrice densa e gelatinosa.