

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ЖИВОТНЫХ

*Научные труды кафедры зоологии*

Выпуск 6

Санкт-Петербург  
2006

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

**Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных.** Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 6 // СПб: ТЕССА, 2006. – 150 с.

ISBN 5-94086-027-3

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

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

**Редакционная коллегия:**

М.А.Гвоздев, П.С.Горбунов, Д.О.Елисеев, В.Ф.Шуйский

ISBN 5-94086-027-3

© Авторы, 2006

## **Эндобионтные инфузории млекопитающих**

### ***Актуальность темы***

Инфузории из пищеварительного тракта травоядных млекопитающих известны науке уже почти полтора века. За это время они служили объектами исследований в различных областях биологии. Изучены особенности ультраструктуры и метаболизма этих инфузорий, выявлено значительное число видов хозяев в различных географических точках. Тем не менее, проблемы систематики и филогении эндобионтных инфузорий млекопитающих до сих пор не были решены.

К настоящему времени сложилась весьма неравномерная, фрагментарная картина изученности эндобионтных инфузорий. В мировой фауне описано более 500 видов эндобионтных инфузорий млекопитающих (Корнилова, 2004), однако подавляющее большинство видов не было изучено с момента описания, значительная часть исследований других видов ограничена методиками конца 19 - начала 20 века. На фоне определенных достижений в изучении легко получаемых и культивируемых инфузорий из рубца жвачных, преимущественно офриосколецид, сохранились огромные пробелы в знаниях об остальной многочисленной группе эндобионтных инфузорий из кишечника непарнокопытных, хоботных, приматов и грызунов.

Дефицит информации о таких семействах, как *Buetschliidae*, *Ditoxidae*, *Spirodiniidae* и ряда других затрудняет понимание становления и эволюции эндобионтных инфузорий. Родственные отношения эндобионтных инфузорий млекопитающих во всех известных системах моделируются без учета филогении и палеогеографии хозяина. Вследствие сложности в получении материала, а также из-за отсутствия определителей, фауна эндобионтных инфузорий млекопитающих редко оказывается объектом для изучения в современной зоологии. В конце XX века, к началу наших исследований в литературе не было публикаций о фауне эндобионтных инфузорий таких специфических хозяев, как кулан, лошадь Пржевальского, якутская лошадь, сибирская косуля, якутский толсторог и ряда других редких копытных Средней Азии, Западной и Восточной Сибири.

Изучение хозяина, особенностей его распространения, пищевого и социального поведения, является важной и неотъемлемой частью изучения эндобионтных инфузорий. Однако в мировой литературе, посвященной эндобионтным инфузориям, хозяину почти не уделяется внимания. В большинстве случаев только называется вид и его местообитание, иногда - состав корма. Особенности поведения хозяина, неразрывно связанные с жизнедеятельностью эндобионтных инфузорий, его история и география остаются практически никем не отмеченные. В то же время, многие из млекопитающих - хозяева уникальной фауны эндобионтных инфузорий - находятся под угрозой исчезновения с лица Земли. Вместе с ними исчезнет множество видов эндобионтных инфузорий, так и оставшихся безымянными.

### ***Цель и задачи работы***

Основной целью настоящего исследования было проведение ревизии системы эндобионтных инфузорий млекопитающих с учетом всех имеющихся данных морфологии, ультраструктуры, молекулярного анализа ДНК этих инфузорий и современных представлений об их филогении, тесно связанной коэволюционными процессами с особенностями происхождения, распространения и поведения хозяев.

Для этого были поставлены следующие задачи:

- изучить всю имеющуюся литературу по описанию видов эндобионтных инфузорий млекопитающих. Собрать оригинальный материал и провести исследование малоизученных видов для уточнения и восполнения недостающих сведений о таксономически значимых признаках;
- обобщить накопленные в мировой литературе данные по особенностям строения клетки и генома, метаболизма эндобионтных инфузорий (на светооптическом, электронно-микроскопическом, биохимическом и молекулярном уровнях). Провести дополнительные самостоятельные исследования по этим вопросам;
- изучить адаптации и изменчивость эндобионтных инфузорий млекопитающих, основные направления эволюции приспособлений к захвату пищи, к локомоции, к укреплению покровов и ряда других;
- сформулировать представления о происхождении эндобионтных инфузорий млекопитающих, о возможных путях

коэволюции инфузорий и хозяев. Оценить возможности распространения эндобионтных инфузорий млекопитающих в свете палеогеографических данных о хозяевах;

- разработать схему филогенетических отношений основных таксонов эндобионтных инфузорий млекопитающих с учетом ультраструктурных, молекулярных, экологических особенностей инфузорий и особенностей пищеварения, поведения и распространения хозяев;

- провести ревизию системы эндобионтных инфузорий млекопитающих;

- составить атлас-определитель эндобионтных инфузорий млекопитающих.

### ***Защищаемые положения***

1. Филогения эндобионтных инфузорий связана с особенностями строения, распространения, пищевого и социального поведения млекопитающих - хозяев. Приуроченность инфузорий к определенному хозяину может выступать как весомый диагностический признак и должна учитываться в кладистических построениях.

2. Предлагается новая система современных эндобионтных инфузорий млекопитающих. Согласно этой системе все эндобионтные инфузории млекопитающих (за исключением сукторий) включены в подкласс Trichostomatia, при этом подвергается ревизии подкласс Trichostomatia, ряд семейств и родов. Принято подразделение подкласса Trichostomatia на 3 отряда (из них один новый), в составе которых принимаются 23 семейства, 129 родов.

### ***Научная новизна***

Впервые в мировой практике проведено сравнительно-морфологическое исследование всех известных групп эндобионтных инфузорий млекопитающих; изучена ультраструктура ряда представителей семейств Buetschliidae, Ditoxidae, Spirodiniidae, Cycloposthiidae; сделан молекулярный анализ ДНК (гена 18S рРНК) инфузорий, обитающих в кишечнике лошадиных.

Произведена ревизия видоспецифичных признаков, выявлены ценные, ограниченно ценные и несущественные для систематики признаки.

Составлен и опубликован аналитический обзор истории исследований эндобионтных инфузорий млекопитающих за весь период их изучения (более 1000 наименований), составлена сводка по всем известным видам этих инфузорий (Корнилова, 2004 а).

Составлен, опубликован и переиздан определитель инфузорий лошадиных (Корнилова, 1995, 2003 б). Определитель эндобионтных инфузорий млекопитающих составлен и готовится к печати.

Исследована фауна инфузорий кишечника эндемичных якутской лошади и туркменского кулана, и определены комплексы характерных для них эндобионтных видов. Данные комплексы являются специфичными для исследуемых хозяев.

Осуществлена инвентаризация видового состава эндобионтных инфузорий ряда копытных в аридной и таежной зонах Евразии, в результате которой выявлено более 100 видов и форм инфузорий, многие из которых являются новыми для фауны бывшего Советского Союза. Разработаны новые методы сбора и обработки материала для исследований.

Описаны 3 новых рода и 6 новых видов эндобионтных инфузорий, а также новый отряд.

### ***Теоретическое и практическое значение работы***

Результаты исследований дополняют современные представления о биологических особенностях, системе и филогении инфузорий. Полученные данные могут оказать помощь исследователям в понимании коэволюционных процессов в комплексах "эндобионт-хозяин". Они позволяют сделать определенные выводы относительно происхождения и эволюции исследованной группы.

Проведена сравнительно-морфологическая оценка систематической значимости разнообразных признаков трихостоматид и на основании их комплекса предложена оригинальная система подкласса Trichostomatia, объединяющая около 500 видов эндобионтных инфузорий.

Собрана, каталогизирована и хранится на кафедре зоологии РГПУ им. А. И. Герцена коллекция фиксированных эндобионтных инфузорий 136 видов из 27 видов хозяев.

Доказана возможность использования коллекционных формалиновых препаратов с долгим сроком хранения в электронно-микроскопических исследованиях эндобионтных инфузорий.

Уточнен диагноз кишечных заболеваний некоторых приматов, содержащихся в зоопарках, предложены меры по профилактике балантидиаза.

Разработан метод прижизненного нетравматического взятия проб у жвачных млекопитающих, который позволяет проводить мониторинг фауны эндобионтов одних и тех же особей хозяина на протяжении многих лет.

Разработан "метод калиброванной капли", который позволяет более быстро и эффективно проводить анализ проб содержимого пищеварительного тракта исследуемых млекопитающих на предмет одновременного выявления комплекса видов эндобионтных инфузорий, их плотности и процентного соотношения, морфометрических параметров клеток.

Созданы и апробированы определители видов эндобионтных инфузорий, которые могут использовать в своей работе зоологи, протозоологи, ветеринары, паразитологи, экологи, преподаватели и студенты вузов, учителя школ, руководители детских биологических кружков.

Материалы и отработанные методы исследований используются и могут быть использованы в таких курсах для студентов и магистрантов вузов, как "Зоология беспозвоночных", "Протистология", "Физиология домашних животных", "Экология животных", "Зоогеография", "Зоопсихология и сравнительная психология", "Паразитология", "Теория эволюции". Эндобионтные инфузории млекопитающих являются хорошими объектами для демонстрации строения клетки инфузорий, знакомства с экологическими группами простейших, для освоения методов работы с определителем на лабораторно-практических занятиях в вузе и в школе.

Часть результатов исследования использована при написании учебников по биологии для 9 и 11 класса средней школы с грифом

"Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации".

### ***Апробация работы***

Основные результаты исследования докладывались и обсуждались на заседаниях кафедры зоологии Российского государственного педагогического университета им. А.И.Герцена (Санкт-Петербург, 1987 - 2005), кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета (2004, 2006), кафедры физиологии Якутской государственной сельхозакадемии (2001, 2003, 2004), на семинарах Института ветеринарной медицины Якутской государственной сельхозакадемии (Якутск, 2001, 2003, 2004), межвузовских конференциях "Вопросы экологии и охраны природы" (Горно-Алтайск, 1992), "Биология и экология в системе современного образования" (Ставрополь, 1994); международной конференции "Экология и образование" (Петрозаводск, 1994), научно-практической конференции посвященной юбилею профессора Пономаревой И. Н. "Современные проблемы методики обучения биологии и экологии" (Санкт-Петербург, 1999), научно-практической конференции "Проблемы Северо-запада: экология и образование" (Санкт-Петербург, 1999), VI Российско-Американской научно-практической конференции, посвященной 300-летию Санкт-Петербурга (Санкт-Петербург, 2003), международной научно-практической конференции "Биосфера и человек" (Майкоп, 2001), I и II научно-практической конференции "Проблемы методики биологии и экологии в условиях модернизации образования" (Санкт-Петербург, 2003, 2004), I и II международной научно-практической конференции "Животные в антропогенном ландшафте" (Астрахань, 2003, 2004), III и V Всероссийской научно-практической конференции "Биологическая наука и образование в педвузах (Новосибирск, 2003, 2005), III методологической конференции "Методология и методика научных исследований в биологическом и экологическом образовании" (Санкт-Петербург, 2003), II и III научно-практической конференции "Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных" (Санкт-Петербург, 2002, 2003), IV научно-практической конференции "Экологическое образование и экологическая наука: сотрудничество и проблемы (Архангельск,



2004), IV международных чтений памяти профессора В. В. Станчинского (Смоленск, 2004).

### ***Публикации***

Результаты исследований по эндобионтным инфузориям млекопитающих опубликованы в 70 печатных работах, в том числе в 2 монографиях, 2 брошюрах, 36 статьях, 30 материалах докладов международных и всероссийских конференций. Одна статья опубликована за рубежом. Кроме того, часть материалов работы использована в учебниках для средней школы: для 9-го класса (на стр. 198) (Пономарева и др., 2001) и 11-го класса (на стр. 12 - 13, 150 - 151, 154 - 156) (Пономарева и др., 2002), а также в учебном пособии по экологии для студентов педвузов (Пономарева и др., 2005).

## ***1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ***

Материал собран в 1985 - 2005 гг. на территории России, Казахстана, Украины, Турции, Франции и Финляндии. Кроме того, А.В. Янковским были переданы нам для изучения коллекционные материалы по инфузориям из Австралии. Всего собрано и обработано 892 пробы из более чем 50 пунктов указанных территорий, в том числе в заповедниках Барсакельмесском, Капчагайском, Аскания-Нова, а также в Ленинградском, Московском, Калининградском, Большереченском (Омская обл.) и Алматинском Зоопарках.

К настоящему времени в коллекции эндобионтных инфузорий, собранной в процессе нашей работы и хранящейся на кафедре зоологии РГПУ им. А.И.Герцена, представлены 136 видов инфузорий, среди них 75 видов инфузорий лошадиных (88% от общего числа известных видов и форм лошадиных), в том числе 3 серии синтипов и 4 гапантотипа. Непосредственно нами изучены 120 видов эндобионтных инфузорий, из них 6 новых, 18 - впервые после первоописания (в том числе 9 типовых).

Кишечные инфузории изучены в 180 пробах из кишечника кушумской, якутских лошадей, туркменских куланов, а также в 445 фекальных пробах из туркменских куланов, домашних лошадей и пони, лошадей Пржевальского, бурчеллиевых зебр, зебры Гриви, ослов домашних, гибридов лошадиных, американских тапиров,

белого носорога, азиатских и африканских слонов, капибар, бегемотов обыкновенных и карликовых, белоруких гиббонов и черных макак.

Инфузории - обитатели преджелудков обнаружены и исследованы в 81 пробе, в том числе изучены пробы из рубца сайгаков, косуль сибирских, лосей, диких и домашних северных оленей, снежных баранов, быков, овец и коз домашних, овцебыка, двугорбых верблюдов, а также из преджелудка серого кенгуру. Часть прижизненного материала из рубца жвачных получена при помощи зонда или из жвачки. Инфузории, обитающие в преджелудках бегемота обыкновенного, были найдены в фекальных пробах.

Материал из кишечника (слепая кишка, большая ободочная кишка, малая ободочная и прямая кишка) и из вскрытых преджелудков (рубец, сетка, книжка) собирали немедленно после забоя животного, чтобы содержимое пищеварительного тракта не успело охладиться. Содержимое отбирали в стеклянную бутылочку из-под пенициллина или тару большей емкости и тотчас же заливали равным количеством теплого фиксатора. Часть материала помещали в термоконтейнер без добавления каких-либо химических веществ для последующего прижизненного изучения инфузорий.

Большая часть материала фиксировалась 4% нейтральным формалином и хранилась при комнатной температуре. Сборы, предназначенные для электронно-микроскопических исследований, фиксировали 2,5% р-ром глутаральдегида на 0,1 М какодилатном буфере (рН 7,2 или 7,4). Формалиновые сборы эндобионтных инфузорий млекопитающих также оказались пригодны для электронно-микроскопических исследований, в том числе материалы после 20 лет хранения (Корнилова и др., 2006). Пробы, предназначенные для выделения ДНК инфузорий, фиксировали 95% этиловым спиртом и хранили в морозильной камере.

Измерение инфузорий проводили окулярным микрометром (x220, x440 и x600). Изучение морфометрии проведено на случайных выборках. При этом каждый раз измеряли не менее 50 экземпляров инфузорий, а для видов, встречавшихся единично - не менее 20 экземпляров.

Для сравнения фауны инфузорий из разных хозяев, из разных мест использовали индекс Чекановского-Сьеренсена. Этот метод основан на анализе сходства между парами фаун животных-хозяев.

Значение индекса определяется как отношение удвоенного числа общих видов (то есть, присутствующих в обоих списках) в сравниваемых фаунах к сумме всех видов обеих фаун.

Для приготовления окрашенных препаратов использовали метиловый зеленый, нейтральный красный, раствор Люголя. С целью избирательного выявления ядерного аппарата были использованы реакция Фельгена и кислый гемалаун Майера. Инфрацилиатуру инфузорий импрегнировали протарголом по Бодиану.

Для трансмиссионной электронной микроскопии отмытые клетки инфузорий помещали в 1% или 1,25% OsO<sub>4</sub> в 0,1M какодилатном буфере (1 ч., 0<sup>0</sup> C), обезживали в спиртах и пропиленоксиде, и заключали инфузорий (поштучно) в смесь аралдита с эпоном. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Reichert III C и Reichert-Jung OMU 2, контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата (1 ч) и цитратом свинца (5 мин) и изучали на электронных микроскопах Hitachi 12 (в лаборатории МГУ) и Tesla Bs 500 (в лаборатории БиНИИ СПбГУ).

Для сканирующей электронной микроскопии отмытые клетки инфузорий дегидратировали в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, сушили методом перехода критической точки CO<sub>2</sub>. Препараты напыляли золотом и исследовали в электронном микроскопе Cambridge (в лаборатории МГУ).

При подготовке инфузорий к секвенированию отбирали по 30 - 50 особей инфузорий одного вида под бинокулярной лупой. Экстракция ДНК, ПЦР-амплификация и анализ гена 18S рРНК были проведены на базе Гэльфского университета (Канада).

Проведены полевые и стационарные наблюдения (более 500 часов) за поведением диких млекопитающих (хозяев эндобионтных инфузорий) в заповедниках и заказниках: Барсакельмесском (1977 - 1987), Окском (1981), Гостилицком (1982 - 1986), Капчагайском (1986), Аскания-Нова (1986, 1999); в зоопарках: Ленинградском (1985 - 2004), Алматинском (1986, 1988), Московском (1999 - 2005), Якутском (2001, 2003), Калининградском (2006) в городах Париж и Лабенна (Франция, 2001), Хельсинки (Финляндия, 2002), Стокгольм (2005). Также наблюдали за поведением домашних животных (груминг, копрофагия) на конезаводах, фермах, у частных владельцев.

Стадность свободноживущих диких животных оценивали при помощи индекса стадности, то есть отношения количества всех встреченных животных определенного вида к числу всех встреченных стад данного вида, и показателя стадности. Показатель стадности характеризует встреченные стада в зависимости от количества животных в них. Эти данные группируются в ряды, в каждом ряду подсчитывается количество особей и устанавливается процент к общему числу встреченных животных. Анализ полученных таким образом данных позволяет выяснить, в стадах какого размера сгруппировано основное поголовье животных и охарактеризовать их сезонные и другие биологические особенности. При наблюдениях за пищевым и социальным поведением домашних лошадей, ослов, верблюдов, крупного и мелкого рогатого скота, а также диких травоядных животных, отмечена частота копрофагии и взаимного облизывания морды у животных.

Филогенетические отношения таксонов инфузорий изучались с использованием кладистических методов. Для этого разработана оригинальная матрица из 25 пунктов, с использованием как морфометрических признаков инфузорий, так и данных по биологии хозяина. Вычисления проводились с использованием программы HENNIG 86 - Tree Gardener 1.0, созданной доктором К. Рамос (Музей зоологии в Сан-Пауло, Бразилия). В результате проведенного анализа было получено максимально парсимоничное дерево выбранное функцией "консенсус" из 100 вариантов, созданных в программе HENNIG.

Кладограммы на базе данных молекулярного анализа гена 18S рРНК выполнены при помощи программы PHYLIP (vers. 3.51C), выбор производился из 1000 вариантов дендрограмм. Для анализа использовали имеющиеся в литературе сиквенсы желудочных инфузорий и оригинальные данные по кишечным инфузориям из якутской лошади.

## **2. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

### **2.1. История открытия и описания видов и родов эндобиионтных инфузорий млекопитающих**

Впервые о нахождении инфузорий в пищеварительном тракте млекопитающих сообщили Грюби и Делафон (Gruby, Delafond, 1843), в короткой статье был дан перечень простейших без их описания. В 1859 году Ф. Штейн (Stein, 1859) описал первые несколько видов инфузорий из рубца домашнего рогатого скота. Первые инфузории из кишечника лошади были описаны А. Фиорентини (Fiorentini, 1890). После открытия специфической инфузорной фауны в кишечнике, эндобиионтных простейших стали разделять на две группы: обитатели преджелудков или рубца жвачных и обитатели слепой и толстой кишки.

В России в первой половине XX века изучением эндобиионтных инфузорий из пищеварительного тракта копытных занимались Г.Н.Гассовский, В.А.Догель, А.А.Стрелков, Ю.И.Полянский. Фауну инфузорий из кишечника кавиоморфных грызунов впервые исследовали бразильские ученые А.Кунха, Х.Муниц, Г.Фрейтас, Ф.Фонсека. В 70-х годах XX века становятся известными учеными и до сегодняшнего дня возглавляют свои школы эндобиионтной протозоологии Б.Дехорити (США), С.Имаи (Япония) и В. Ван Ховен (ЮАР). Их работы представляют широкий спектр исследований по многим видам хозяина из различных географических зон.

Начало нового века и тысячелетия ознаменовалось новыми открытиями в фаунистических исследованиях эндобиионтных инфузорий. Среди них - описание нескольких родов и видов трихостоматид из преджелудков бегемота (Ito et al., 2002), австралийских сумчатых (Cameron et al., 2000; Cameron, O'Donoghue, 2002, 2003); нахождение новой суктории *Strelkowella urunbasiensis* в кишечнике якутской лошади (Kornilova, 2004). Сегодня известно уже более 500 видов эндобиионтных инфузорий млекопитающих, и исследование инфузорной фауны этого класса продолжается.

## **2.2. Современное состояние изученности видового состава и распространения эндобионтных инфузорий млекопитающих на Земле**

Большинство работ связаны с изучением инфузорий крупного и мелкого рогатого скота и лошадей. Среди других хозяев, у которых изучены эндобионтные инфузории, можно отметить многих жвачных парнокопытных (быки, антилопы и другие полорогие, различные олени, оленек, жираф), нежвачных парнокопытных (свиньи и бегемот), мозоленогих, непарнокопытных (носороги, тапир, различные лошадиные), даманов, слонов, приматов (гиббоны, шимпанзе, горилла и другие), грызунов (капибара, морская свинка, гунди, капский землекоп, белка обыкновенная, различные мыши и полевки), различных австралийских сумчатых (кенгуру, валлаби). Распространение эндобионтных инфузорий на планете зависит только от распространения хозяев.

## **2.3. Современные представления о системе эндобионтных инфузорий млекопитающих**

Штейн (Stein, 1859) поместил открытый им род *Isotricha* в отряд *Holotricha* Stein, 1859; семейство *Ophryoscolecina* - в отряд *Heterotricha* Stein, 1859. Бючли (Butschli, 1889) выделил подотряд *Trichostomata* по признаку отсутствия/наличия ресничек в "ротовой полости". В системе Дюфлейна (Doflein, 1901) появляется подотряд *Entodiniomorpha*.

Серьезным событием в систематике инфузорий стало выделение двух классов: *Vestibuliferea* Puytorac et al., 1974 и *Litostomatea* Small & Lynn, 1981. В системе Пюиторака (Puytorac, 1994) принимались оба этих класса в составе подтипа *Filicorticata* Puytorac et al., 1993. В класс *Litostomatea* в системе Puytorac, 1994 из всех эндобионтов млекопитающих было помещено только семейство *Buetschliidae* Roche, 1913 (отряд *Naptorida* Corliss, 1974; подотряд *Archistomatina* Puytorac et al., 1974). Остальные семейства распределялись в трех отрядах класса *Vestibuliferea* Puytorac et al., 1974: *Trichostomatida* Butschli, 1889, *Entodiniomorpha* Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929 и *Vlepharocorythida* Wolska, 1971.

В настоящее время в мире доминирует система Линна и Смолла (Lynn, Small, 2000). По ней почти все эндобионтные инфузории

млекопитающих оказываются в пределах класса Litostomatea Small & Lynn, 1981, подкласса Trichostomatia Butschli, 1889.

Молекулярно-филогенетическое древо инфузорий, построенное по сиквенсам гена 18S рРНК, с успехом подтвердило предположения Линна и Смолла о родственных отношениях между инфузориями со сходно организованной инфрацилиатурой. Благодаря секвенированию удалось определить место австралийских эндобионтных инфузорий млекопитающих в общей системе трихостоматид (Cameron, O'Donoghue, 2004).

Многие ученые пытались систематизировать обширное семейство Ophryoscolecidae, в которое входит около четверти всех известных видов эндобионтных инфузорий (Schuberg, 1888; Dogiel, 1927; Kofoid, MacLennan 1930, 1932, 1933; Lubinsky, 1957, 1958; Latteur, 1968, 1969, 1970). К настоящему времени описана масса новых видов офриосколецид, многие из которых могут быть младшими синонимами уже известных видов. К сожалению, при наличии четких и ясных родовых признаков, видовые критерии офриосколецид весьма расплывчаты и не надежны. В большинстве случаев они сведены к форме и расположению ядра и пелликулярных выростов, то есть к наиболее изменчивым признакам.

Среди публикаций по систематике инфузорий следует отметить работу И.В.Довгаля (Dovgal, 2002), в ней, в частности, произведена ревизия системы сукторий - обитателей пищеварительного тракта непарнокопытных.

#### ***2.4. Особенности строения клетки эндобионтных инфузорий***

Ресничный аппарат. У многих трихостоматид произошла значительная редукция соматической цилиатуры, компактное группирование ресничных пучков и дуг, оформление глубокого, хорошо армированного, часто втяжного вестибулюма с хорошо развитой адоральной цилиатурой.

Многие эндобионтные инфузории имеют мощные ресничные образования - цирры ("цирри"), или синцилии. Разделение синцилиев можно наблюдать только в дистальной их части, тогда как кинетосомы в их основании располагаются сплошными плотными рядами. Самостоятельное биение отдельных синцилиев свидетельствует о физиологической обособленности одного синцилия от другого (Герасимова, Серавин, 1979).

Общим признаком инфузорий класса Litostomatea выступает наличие двух лент трансверсальных фибрилл вместо одной (Lynn, Small, 2000). Характерным признаком трихостоматид является наличие в кинетоме исключительно одиночных соматических кинетосом, или монокинетид, и редукция альвеол в пелликуле.

Кортекс наиболее полно изучен у офриосколецид (Герасимова, Серавин, 1978, 1979; Furness, Butler 1983, 1988 и др.). У *Epidinium escaudatum* относительно толстый кортекс (350 - 600 нм) состоит из нескольких слоев: снаружи зернистый или волокнистый гликокаликс (около 50 нм), затем тройной мембранный слой толщиной около 20 нм (вторая и третья мембраны гомологичны альвеолярным мембранам других инфузорий, по Furness, Butler, 1983), далее гранулированный однородный слой толщиной 60 - 280 нм, заполняющий складки рельефа. Еще глубже залегает электронно-прозрачный материал, содержащий двухрядные пакеты продольных микротрубочек. Внутренний, самый глубокий слой кортекса представлен пластом толщиной 100 - 200 нм, выполненным из микрофиламентов толщиной 5 нм, расположенных под прямым углом к пакетам микротрубочек и объединенных в плотную сеть. У остальных офриосколецид ультратонкое строение клетки почти идентично *Epidinium*, есть небольшие отличия в числе слоев ретроцилиарных фибрилл, образующих цитофарингальную корзину (2 - 3), в эластичности пограничного филаментозного слоя, разделяющего эктоплазму и эндоплазму и некоторых других. Кортекс офриосколецид бывает усложнен кутикулярными шипами и пальцевидными выростами разной длины и численности.

В пределах отряда Entodiniomorpha встречены инфузории с разной степенью развития кортекса. Наряду с тонкими, относительно слабыми покровами некоторых бючлид можно наблюдать прочный кортекс у представителей семейства Ditoxidae и Spirodiniidae. У этих инфузорий обнаружены многочисленные длинные пластины в составе кутикулы, лежащие плоскостями параллельно друг другу вдоль всей клетки от переднего к заднему концу и придающие кортексу высокую механическую прочность.

Скелетные образования. Догель (Dogiel, 1923 a) первым обратил внимание на особенности строения плотных ячеистых пластин, придающих особую механическую прочность многим эндобионтным инфузориям, и применил термины "скелет" и "скелетные пластины".



В настоящее время установлено, что основным компонентом скелетных пластин является амилопектин (Coleman, 1980). Функциями скелетных пластин предполагаются: защитная от внешних воздействий, опорная для различных внутриклеточных структур, а также запасание питательных веществ углеводной природы. Скелет имеется у представителей 158 видов 33 родов эндобионтных инфузорий.

Вакуоль с конкрециями - это уникальное образование, не встречающееся ни у каких других инфузорий, кроме трихостоматид. Она найдена у представителей 27 родов 3 семейств (Buetschliidae, Paraisotrichidae, Polydiniellidae). Шуберг (Schuberg, 1888) первым обратил внимание на особую внутриклеточную структуру, представляющую собой компактное скопление кристаллоидных гранул ("konkrementenhaufen" по Schuberg, 1888), заключенных в обособленный пузырек или вакуоль. Позже это образование получило название "вакуоль с конкрециями" ("konkrementenvakuole" по Dogiel, 1929). Догель предположил функцию вакуоли с конкрециями в качестве органоида равновесия или "механорецепции" (Dogiel, 1929). Наибольшего размера вакуоль с конкрециями достигает у Polydiniellidae из кишечника слона (до 50 мкм в диаметре).

Структурные компоненты вакуоли с конкрециями тесно связаны с булавовидными ресничками на ее поверхности, сами конкреции (в основном состоящие из солей кальция) лежат в гомогенной цитоплазме. Стенка вакуоли состоит из плотной щетки ретроцилиарных фибрилл, отходящих от кинетосом булавовидных ресничек. Снаружи стенка вакуоли окружена многочисленными гидрогеносомами.

Другие структуры клетки. Несмотря на значительные различия по размеру, форме клетки и органелл, расположению ресничек, все трихостоматиды характеризуются большим сходством ультраструктуры. Как у большинства анаэробных инфузорий, митохондрии у эндобионтных инфузорий замещены гидрогеносомами. Обычно гидрогеносомы имеют двухслойную мембрану, округлую форму, диаметр 0,3 - 1 мкм.

Что касается морфологии ядерного аппарата инфузорий из пищеварительного тракта млекопитающих, - и у трихостоматид, и у эндобионтных сукторий подавляющее большинство представителей имеет один макронуклеус (округлый или колбасовидный) и один

микронуклеус (округлый или овальный) с хорошо выраженным кариофором.

### ***2.5. Особенности питания эндобионтных инфузорий***

Выделены трофические группы инфузорий, питающихся преимущественно: растительными клетками и волокнами; зернами крахмала; бактериями и другими микроорганизмами; инфузориями. Взрослые трофозоиты эндобионтных инфузорий могут длительное время (вплоть до деления клетки) питаться только растительными волокнами и зернами крахмала. Однако для нормального размножения и роста молодых особей им необходимо поедать бактерий (Owen, Coleman, 1977; Grain, 1994). Таким образом, деление на трофические группы более справедливо для взрослых особей инфузорий.

Захват растительных волокон. Многие трихостоматиды способны заглатывать крупные части растений, могут отщипывать довольно большие волокна даже от целых, не пережеванных хозяином листочков растений, зерновых пленок.

Метаболизм углеводов. Для всех эндобионтных инфузорий млекопитающих характерен анаэробный метаболизм. В строгих анаэробных условиях в гидрогеносомах образуются ацетат,  $H_2$ , АТФ и небольшое количество  $CO_2$ . В присутствии следов кислорода может происходить выделение  $H_2O$ .

В метаболических процессах инфузорий нередко участвуют эндоцитобионтные метанообразующие архебактерии. Они окисляют выделяемый гидрогеносомами инфузорий водород углекислотой, накапливающейся в процессе жизнедеятельности инфузории, с выделением метана. Этот процесс выгоден как археям, так и инфузориям (Громов, 1998).

Целлюлоза в большинстве случаев переваривается инфузориями только в присутствии симбионтных целлюлозоразрушающих бактерий (Coleman, 1980), однако некоторые крупные офриосколециды могут самостоятельно переваривать целлюлозу, например, *Eudiplodinium maggii* (Michalowski, 1997).

Метаболизм белков и других химических соединений. Наиболее быстрый прирост офриосколецид *in vitro* отмечается при содержании 23-25% белка в питательной среде, максимальное число инфузорий и наиболее стабильные результаты наблюдаются при 18% белка.

Основным фактором, определяющим развитие простейших, является растворимость белков, тогда как их аминокислотный состав имеет существенно меньшее значение (Muszynski, Vochenek, 1981).

Метаболизм липидов у эндобионтных инфузорий изучен слабо. Есть данные о том, что офриосколециды и голотрихи рубца жвачных заглатывают небольшие капли растительных масел, однако повышенное содержание масел оказывает токсическое действие на инфузорий (Coleman, 1980). Утилизация липидов в организме инфузории обычно происходит при помощи эндосимбионтных бактерий (Coleman, Reynolds, 1982; Michalowski, 1987).

### **2.6. Культивирование эндобионтных инфузорий**

Хорошие результаты по разведению эндобионтных инфузорий определенного вида были получены при заселении ими дефаунированного желудка жвачного с последующим откачиванием содержимого рубца при помощи зонда. Для этой же цели использовали фистулированных животных. *In vitro* простейших из рубца жвачных выращивают в анаэробных условиях, наиболее удачным субстратом признана среда из рисового крахмала, сушеной травы и казеина в растворе минеральных солей с обязательным добавлением жидкости из рубца (Clarke, 1963). Для нормального роста хищных инфузорий необходимо присутствие в культуре определенных видов инфузорий.

При содержании *in vitro* ни одна популяция инфузорий не живет более 1,5 - 2 лет. В конце этого срока обязательно наступает "старение" популяции, и все инфузории погибают. Для "оживления" популяции переносят инфузорий из культуральной среды в рубец дефаунированного хозяина на 6 - 8 дней, а затем возвращают в культуру. После этого возможно содержание данной популяции *in vitro* еще в течение нескольких месяцев. Возможно, только в рубце жвачного млекопитающего имеются некие факторы, необходимые офриосколецидам для нормальной конъюгации (Coleman, 1980).

### **2.7. Особенности размножения и конъюгации**

Размножение трихостоматид проходит бинарным делением с телокинетным стоматогенезом. Эндобионтные суктории размножаются монотомией (Allantosomathidae) или почкованием путем эвагиногеммии (Cyathodiniidae). Наименьший промежуток

времени между делениями (2 часа) был отмечен у *Metadinium medium*. У остальных офриосколецид этот период составил от 6 до 38 часов. У изотрихид время генерации составляет 16 - 100 часов (Coleman, 1980).

В редких случаях у трихостоматид наблюдается деление по типу палинтомического (*Collinina gundii*, *Nicollella ctenodactyli*). При этом инфузории с сильно вытянутым телом (до 550 мкм в длину) размножаются несколькими делениями подряд без роста дочерних клеток, таким образом, что образуются почти округлые молодые особи длиной около 80 мкм, шириной 50 мкм. Конъюгация происходит между особями, достигшими длины 200 - 250 мкм (Chatton, Perard, 1919).

Конъюгация у офриосколецид была изучена Догелем (Dogiel, 1923 б; Догель, 1929), другие исследователи не уделяли ей внимания, отмечая лишь, что она необходима для нормального культивирования инфузорий. По мнению Догеля, конъюгация энтодиниоморфид отличается от других инфузорий и имеет такую особенность, как наличие преконъюгационного деления. После такого деления дочерние клетки не расходятся далеко друг от друга, а размещаются рядом, прижимаясь друг к другу отверстием вестибулюма. Конъюгация происходит только между этими "преконъюгантами". Таким образом, энтодиниоморфиды имеют высокую степень генотипической преемственности, по сути, представляя моноклональные линии.

### **2.8. Переживание эндобионтных инфузорий во внешней среде**

Продолжительность и степень воздействия внешней среды на инфузорий при их передаче от одного хозяина к другому зависит от многих факторов. Для инфузорий из рубца жвачных или преджелудков сумчатых внешняя среда обычно ограничена ротовой полостью. Исключение составляют эндобионты бегемота обыкновенного - у этого нежвачного хозяина инфузории обитают в преджелудках, но выходят с фекалиями в жизнеспособном состоянии (Корнилова, 2005).

Передача кишечных инфузорий другому хозяину происходит только после выхода их во внешнюю среду с фекальными массами. Наиболее благоприятным фактором переживания является

немедленное поедание фекалий новым хозяином - прежде, чем инфузории погибнут от охлаждения или высушивания.

Цистообразование. Цисты обнаружены только у *Balantidium*. Часть цист формируется непосредственно в кишечнике хозяина, но большинство инфузорий инцистируется уже после выхода с фекалиями во внешнюю среду.

Переживание желудочных инфузорий. При охлаждении офриосколецид до комнатной температуры, они втягивали цирры и замирали в неподвижности, при последующем нагревании их жизнедеятельность не возобновлялась. Воздействие гипотонической среды лучше всего перенесли крупные диплодиниины (Корнилова, Мачахтыров, 2005).

Переживание кишечных инфузорий. Из циклопостиид наиболее высокую устойчивость к воздействию внешней среды показали представители относительно мелкого вида *Cycloposthium bipalmatum*. Среди инфузорий семейства Buetschliidae наиболее устойчивыми к экстремальным условиям среды оказались *Alloiozona trizona*, *Bundleia triangularis* и *Didesmis quadrata*. Дольше всех других видов (более 8 часов) сохраняли жизнеспособность *Bundleia triangularis* (Корнилова, Мачахтыров, 2005).

## **2.9. Взаимоотношения между эндобионтными инфузориями**

Отмечены случаи поедания инфузорий мелких видов крупными. Присутствие или отсутствие хищных инфузорий сказывается как на численности других эндобионтных инфузорий, так и на преобладании "вооруженных" или "невооруженных" форм в их популяциях. Размер хищника в популяции увеличивается с увеличением размера жертв.

## **2.10. Взаимодействие с организмом хозяина**

Вопрос о роли эндобионтных инфузорий в жизни хозяина окончательно еще не решен. Известны успешные эксперименты по заселению рубца домашнего скота полезными видами инфузорий, в то же время имеются данные о патогенной роли некоторых эндобионтных инфузорий.

Качественный и количественный состав инфузорной фауны пищеварительного тракта тесно связан с пищевым режимом хозяина. Численность инфузорий в рубце значительно варьирует в зависимости от кормления хозяина как в течение суток, так и по

сезонам. У лошадей в кишечнике в разные сезоны отмечено различное процентное соотношение основных фаунообразующих видов (Корнилова и др., 2003). У гиббонов и черных макак отмечена суточная динамика численности балантидиев в фекальных пробах, связанная с режимом дачи ячменя хозяину (Корнилова, 2004 б).

### **3. КРАТКИЙ ОБЗОР БИОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ - ХОЗЯЕВ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ**

#### ***3.1. Особенности пищеварительных процессов у млекопитающих-фитофагов***

Млекопитающие-фитофаги имеют в составе пищеварительного тракта расширенные участки, слепые выросты ("ферментативные отделы"), в которых пищевая масса задерживается на несколько часов и сбраживается при участии микроорганизмов. У многих растительноядных млекопитающих ферментативный отдел сформировался в задней части кишечника (в слепой и толстой кишке). У подавляющего большинства непарнокопытных и хоботных, у некоторых грызунов, приматов, даманов, нежвачных парнокопытных (свиных) в слепой и толстой кишке имеется своеобразная фауна эндобиионтных инфузорий.

У других млекопитающих-фитофагов ферментативный отдел образован расширением пищевода с обособлением преджелудков. Наиболее объемистым преджелудком у жвачных является рубец. Измельчение растительной массы в процессе питания жвачных и псевдожвачных производится путем многократного отрыгивания и пережевывания животным содержимого преджелудков (жвачки). У подавляющего большинства жвачных парнокопытных, мозолоногих и бегемотов, а также у некоторых сумчатых (кенгуру, валлаби) в преджелудках найдена характерная фауна эндобиионтных инфузорий.

#### ***3.2. Особенности поведения млекопитающих, влияющие на распространение и жизнедеятельность эндобиионтных инфузорий***

Необходимыми условиями передачи эндобиионтного населения от одного хозяина к другому выступают копрофагия и груминг. Копрофагия обязательна для передачи кишечных микроорганизмов, груминг - для передачи желудочных. Первичное заселение микроорганизмами пищеварительного тракта происходит главным образом при поедании детенышем фекалий своей матери или

ближайших сородичей в стаде. У жеребят при табунном содержании к 5-6 месячному возрасту уже полностью сформировано эндобионтное население желудочно-кишечного тракта, характерное для взрослого животного (Корнилова, 2003 а).

Копрофагия не имеет строгой видовой приуроченности, поэтому спектр потенциальных хозяев для кишечных инфузорий достаточно велик. Некоторые из них освоили сразу несколько видов хозяев (Корнилова, 2004 а).

У нежвачных млекопитающих главный путь заселения микроорганизмами преджелудков - "изо рта в рот" во время груминга. Такой способ передачи эндобиоты наиболее развит у жвачных парнокопытных. Отрыгивание жвачки у них происходит рефлекторно, регулярно и часто, при этом в ротовую полость вместе с жвачкой попадает значительное число инфузорий из рубца.

У большинства жвачных парнокопытных такое социальное поведение как груминг включает в себя облизывание морды и иногда ротовой полости сородичей, при этом часть жвачки переносится изо рта одного животного в рот другого и вскоре проглатывается. Эндобионтные организмы, в изобилии находящиеся в комочках жвачки, попадают в рубец нового хозяина практически без ущерба для своей жизнедеятельности. У жвачных парнокопытных с низким уровнем стадности (например, лосей) груминг происходит между ближайшими сородичами (обычно между матерью и детенышем). При этом передача и накопление рубцовых эндобионтов наиболее возможно в первые месяцы жизни млекопитающего. При высоком уровне стадности (например, у многих полорогих) груминг происходит между многими членами одного стада, обычно находящимися в сходных возрастных стратах. При этом возможно получение детенышем новых эндобионтов не только от матери, но и от других детенышей. В свою очередь, и эндобионтная фауна самки может обогатиться новыми видами, полученными от детеныша (Корнилова, 2005 б).

У некоторых сумчатых, например, кенгуру и валлаби, происходит отрыгивание и пережевывание содержимого преджелудка, подобно тому, как это происходит у жвачных. Однако отрыгивание бывает редко и нерегулярно, иногда не более 1 - 2 раза в сутки (Cameron, 2003; Cameron, O'Donoghue, 2004). Возможность совпадения по времени факта отрыгивания и факта груминга

ничтожна, однако у кенгуру сильно развита забота о потомстве, заключающаяся в частом и длительном вылизывании детеныша. Таким образом, во время вылизывания морды детеныша кенгуру имеют возможность инвазировать его своими эндобионтами в момент спонтанной отрыжки.

### ***3.3 Краткий обзор современной фауны млекопитающих-фитофагов, известных как хозяева эндобионтных инфузорий***

Отряд Непарнокопытные - Perissodactyla. Практически все дикие непарнокопытные являются редкими, исчезающими видами, занесенными в Международную Красную Книгу. Все исследованные представители этого отряда имели в слепой и толстой кишке большое количество эндобионтных инфузорий. К наиболее изученным в качестве хозяев инфузорий относятся лошадиные. Кроме того, есть данные об африканских носорогах и американских тапирах. Нами были подробно изучены в природных условиях особенности пищевого и социального поведения кулана, оказывающие влияние на распространение его эндобионтных инфузорий. У всех непарнокопытных регулярно наблюдалась копрофагия.

Отряд Парнокопытные - Artiodactyla. Среди парнокопытных наиболее изученными хозяевами эндобионтных инфузорий являются представители подотряда Жвачные (Ruminantia). Нами были исследованы особенности пищевого и социального поведения в природе сайги татарской, косули сибирской и лося. Проведены наблюдения за поведением крупного и мелкого рогатого скота, северных оленей, овцебыка. Наиболее часто груминг с облизыванием морды друг друга мы наблюдали у крупного рогатого скота, главным образом, у телят. Они охотно облизывали рот других телят и взрослых коров, если те позволяли.

У барсакельмесской сайги нами отмечен высокий уровень стадности (до 200 голов). Но также очень часто встречали отдельные семейные группы, состоящие из самки и 2 детенышей - сеголеток. В основном груминг наблюдался в пределах такой семейной группы между матерью и детенышем, иногда между детенышами. У сибирской косули и лося стада образуются крайне редко, обычно при пастьбе на открытых пространствах или при большой толщине снега в лесу. Такие временные объединения животных отличаются непостоянством состава и слабой связью между особями. При



благоприятном изменении условий они легко распадаются на более мелкие группы, преимущественно семейные. Груминг вероятнее всего, происходит в пределах семейных групп.

Среди нежвачных парнокопытных наибольшим разнообразием эндобионтных инфузорий обладает бегемот обыкновенный. Многие представители свинных являются хозяевами инфузорий. У этих видов парнокопытных передача инфузорий происходит посредством копрофагии, кроме того, не исключена возможность получения инфузорий при поедании внутренностей мертвых животных - хозяев инфузорий (и бегемоты, и свиньи нередко потребляют животную пищу).

Отряд Мозолоногие - Tylopoda. В качестве хозяев эндобионтных инфузорий известны одногорбый и двугорбый верблюды Старого Света, а также южноамериканский безгорбый верблюдоподобный - гуанако. У верблюдов схема пищеварения сходна с жвачными парнокопытными, есть 2 расширенных преджелудка. Верблюды, как и жвачные, регулярно отрыгивают и пережевывают жвачку.

Все исследованные верблюды имели богатую фауну эндобионтных инфузорий, и в ней много видов общих с инфузориями жвачных парнокопытных. Велика вероятность и того, что общность фауны инфузорий верблюдов и жвачных связана с совместным содержанием этих животных в домашнем хозяйстве. По нашим наблюдениям в Кзыл-Ординской области Казахстана, верблюдов и рогатый скот часто держат в общих загонах, поят водой из общих поилок. Хотя на пастбище верблюды и рогатый скот обычно держаться обособленно друг от друга, но в тесных загонах при высокой скученности животные могут обмениваться инфузориями в частицах жвачки.

Отряд Приматы - Primates. В наших сборах инфузории были найдены у белорукого гиббона и черного макака. В пище эти обезьяны отдадут предпочтение растительным кормам. Охотно и помногу поедают зерно (овес). У обоих видов отмечена частая копрофагия.

Наиболее разнообразная фауна эндобионтных инфузорий была найдена исследователями у горилл и шимпанзе. В природе многие приматы, особенно крупные (например, горилла) редко употребляют животную пищу, однако в зоопарках быстро приучаются есть мясо. Возможно, по этой причине в зоопарках у горилл не удается найти

других инфузорий, кроме балантидиума, наиболее устойчивого к смешанному рациону хозяина. В природе гориллы живут небольшими семьями, редко залезают на деревья. У них широко распространено явление копрофагии.

Отряд Сумчатые - Marsupialia. В настоящее время сумчатые-фитофаги обитают только в Австралии и на Тасмании. Это обитатели наземного яруса (кенгуру, валлаби, вомбаты) и многочисленные обитатели древесного яруса. У большинства исследованных древесных сумчатых эндобионтные инфузории не были найдены (Cameron, O'Donoghue, 2004), тогда как среди наземных представителей обнаружены хозяева эндобионтных инфузорий. Мы неоднократно наблюдали облизывание мордочки кенгуренка матерью. При этом высока вероятность передачи инфузорий пищеварительного тракта от самки кенгуру к детенышу.

Отряд Грызуны - Rodentia. Лишь единичные представители грызунов обладают фауной эндобионтных инфузорий. Это капибара и некоторые другие южноамериканские кавиоморфы, а также несколько видов грызунов Старого Света.

Отмечено поедание корма капибарами и их дефекация непосредственно в небольших водоемах в вольерах и закрытых помещениях, где содержатся животные. Также мы наблюдали поедание капибарами корма из кормушек совместно с гуанако. При этом была высока вероятность проглатывания капибарами частиц жвачки, упавших в кормушку изо рта гуанако.

Отряд Хоботные - Proboscidea. Представители отряда - африканский и азиатский слоны питаются исключительно растительной пищей с преобладанием грубых кормов. У всех обследованных слонов в фекалиях были обнаружены инфузории. При наблюдениях слоны неоднократно демонстрировали копрофагию.

Отряд Даманы - Hyracoidea и другие млекопитающие. Капский даман был одним из первых хозяев инфузорий, изученных в начале XX века. В его кишечнике была найдена самая крупная из всех эндобионтных инфузорий - *Pysothrix monocystoides* (Schubotz, 1909). Даманы распространены в Африке и на Аравийском полуострове, живут колониями до 50 особей, питаются преимущественно травой, листьями и корой кустарников, иногда поедают насекомых. Отмечены факты копрофагии.

## **4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ПУТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НА ЗЕМЛЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ - НОСИТЕЛЕЙ ИНФУЗОРНОЙ ФАУНЫ**

### ***4.1. Происхождение современных растительноядных млекопитающих***

Основная адаптивная радиация плацентарных и сумчатых происходила в палеоцене и эоцене, когда сложились все основные отряды кайнозойских млекопитающих (Меннер, 1978; Симпсон, 1948, 1983).

Растительноядность у некоторых групп плацентарных развилась в палеоцене. Начало этого направления приспособительной эволюции было представлено архаическими копытными - кондилартрами (*Condylarthra*). Эта древняя ветвь копытных известна из поздне меловых отложений Северной и Южной Америки, а также из раннего кайнозоя Европы и Азии - до начала олигоцена (Киелан-Яворовска, 1974). Расцвет *Condylarthra* приходился на вторую половину палеоцена, когда они имели наибольшее географическое распространение и численность. Большинство групп копытных - современных носителей эндобионтных инфузорий, по-видимому, ведет свое происхождение от кондилартр: к концу палеоцена от *Condylarthra* обособились представители современных отрядов копытных: *Perissodactyla* (тапиры, носороги, лошади), *Artiodactyla* (свиньи, верблюды, олени, жирафы, антилопы, бизоны), *Ungacoidea* (даманы), а чуть позже – *Proboscidea* (хоботные) (Симпсон, 1983; Агаджанян, 2004).

### ***4.2. Происхождение и расселение растительноядных млекопитающих Старого Света и Северной Америки***

Среди высших копытных раньше других начали адаптивную радиацию непарнокопытные, которые уже в эоцене были представлены разнообразными формами. (Меннер, 1978). Адаптивная радиация парнокопытных и мозолоногих началась несколько позже, чем непарнокопытных, однако в олигоцене уже существовали примитивные представители современных семейств свинных (*Suidae*), верблюдов (*Camelidae*), оленьков (*Tragulidae*). Эволюция парно- и непарнокопытных в палеогене происходила на территориях Северной Америки и Евразии, связанных друг с другом Берингийским сухопутным "мостом". В последующие эпохи развитие копытных

проходило на северных континентах, объединенных с Африкой, а после возникновения Панамского моста в плиоцене копытные Старого Света проникли в Южную Америку.

В Африке в палеогене сформировалась особая фауна растительноядных млекопитающих. В ее состав входили крупные хоботные (Proboscidea) и небольшие даманы, или жиряки (Nyctacoidea). Их предками могли быть примитивные кондилартры (Агаджанян, 2004). Расцвет хоботных наступил уже в неогене. И даманы, и слоны известны сегодня как хозяева эндобионтных инфузорий. Таким образом, подавляющее большинство современных млекопитающих-фитофагов Старого Света, носителей эндобионтных инфузорий, по-видимому ведет свое происхождение от кондилартр. Весьма вероятно, что кондилартры были первыми или одними из первых млекопитающих - хозяев эндобионтных инфузорий. В пищеварительном тракте кондилартр и их потомков эндобионтные инфузории распространялись по планете.

#### ***4.3. Происхождение и распространение растительноядных млекопитающих Южной Америки***

Большой интерес представляет эволюция млекопитающих-фитофагов на территории Австралии и Южной Америки. В Южной Америке в олигоцене и миоцене возник своеобразный комплекс пастбищных травоядных, включавший неполнозубых (глиптодонтов и наземных ленивцев), “южноамериканских копытных” (различных литоптернов, пиротериев, нотоунгулят), а также гигантских кавиоморфных грызунов, и просуществовавший вплоть до установления в плиоцене сухопутной связи с Северной Америкой (Симпсон, 1983).

Южноамериканские копытные, ведущие свое происхождение от кондилартр, вероятно, обладали сходной с палеогеновыми копытными Старого Света фауной эндобионтных инфузорий.

У южноамериканских обезьян инфузории встречаются крайне редко. В настоящее время крупный кавиоморфный грызун - капибара является хозяином наиболее богатой фауны эндобионтных инфузорий среди всех диких южноамериканских млекопитающих. По нашему мнению, предки капибары получили инфузорий от южноамериканских копытных только после того, как достигли достаточно крупных размеров, примерно к середине миоцена.

Важным фактором передачи инфузорий было обитание грызунов и копытных в одних биотопах. Позже капибары могли получить новые виды инфузорий от травоядных млекопитающих, прибывших в Южную Америку через Панаму в плиоцене.

После образования сухопутного моста между Северной и Южной Америкой в последнюю проникли непарнокопытные, парнокопытные, мозолоногие и хоботные. Из них в современной дикой фауне сохранились тапиры, пекари, олени и гуанако (Симпсон, 1983). У всех этих копытных в пищеварительном тракте были отмечены эндобионтные инфузории, относящиеся к семействам, типичным для данных хозяев.

#### ***4.4. Происхождение растительноядных млекопитающих Австралии***

Центром эволюции сумчатых, вероятно, была Северная Америка (Меннер, 1978), позднее через Южную Америку и Антарктиду они проникли в Австралию. В позднем мелу, когда произошло отделение Южной Америки от Северной Америки, сумчатые на отделившихся континентах были представлены только в Южной Америке (возможно, и в Антарктиде, но не в Австралии) и только мелкими плотоядными и всеядными опоссумами *Didelphidae* (Симпсон, 1983). В то время они, вероятно, не обладали фауной эндобионтных инфузорий, так как среди них еще не было фитофагов. Адаптивная радиация южноамериканских дидельфид с выделением растительноядных форм происходила в палеоцене. Тогда же они могли от многочисленных местных копытных путем копрофагии или поедания загрязненной пищи инвазироваться эндобионтными инфузориями. В палеоцене растительноядные сумчатые (уже имевшие кишечных инфузорий) проникли из Южной Америки через Антарктиду на территорию Австралии. В Южной Америке сумчатые-фитофаги не сохранились.

По мнению Каландадзе и Раутиана (1991) полное отделение Австралии от остальных материков произошло не позднее раннего мела. В таком случае первые австралийские сумчатые уже обладали эндобионтной фауной трихостоматид, или получили их позже непосредственно от динозавров, сохранившихся в Австралии до начала кайнозоя.

В последующие эпохи на изолированном континенте Австралия обитали разнообразные, первоначально лесные, сумчатые - фитофаги. В неогене появились крупные травоядные сумчатые, среди них наибольших размеров достигал дипротодон *Diprotodon*. Он существовал на протяжении длительного времени и вымер в голоцене уже после заселения материка людьми. Возможно, дипротодон был одним из основных хозяев эндобионтных инфузорий в Австралии. Другие хозяева - вомбаты, кенгуру и валлаби дожили до наших дней и сохранили для исследователей уникальную фауну эндобионтных инфузорий, подробно изученную лишь в начале XXI века.

Таким образом, расселение млекопитающих - фитофагов по Земле на протяжении последних 80 млн. лет сопровождалось распространением своеобразной фауны эндобионтных инфузорий. Впервые млекопитающие стали хозяевами эндобионтных инфузорий в меловом периоде, возможно, на территории Северной Америки. Меловые и раннепалеоценовые млекопитающие могли инвазировать эндобионтными инфузориями от растительноядных динозавров, обитавших в общих с ними биотопах. Наиболее вероятными первыми хозяевами инфузорий среди млекопитающих считаем кондилартр (*Condylarthra*).

## 5. ОБЗОР ФАУНЫ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНФУЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ИЗУЧЕННЫХ В ДАННОЙ РАБОТЕ

### 5.1. Фауна эндобионтных инфузорий лошадиных (кулан, лошадь, зебра, осел)

За все время наблюдений не было встречено ни одной особи лошадиных, у которой отсутствовала инфузорная фауна. В кишечнике лошадиных обитает 84 вида инфузорий (встречено автором 75). Содержание инфузорий, по нашим данным, достигает 785400 экземпляров в 1 мл содержимого кишечника.

Фауна инфузорий туркменского кулана *Equus hemionus kulan*. Обнаружено 57 видов инфузорий (Корнилова, 1991; 2001, 2003 а). Описаны два новых вида: *Cycloposthium hemioni* Kornilova, 2001 и *S. ponomarevi* Kornilova, 2001. Впервые в СНГ был встречен вид *Spirodinium uncinucleatum*, прежде найденный лишь в Китае (Корнилова, 1991). Наиболее распространенными являются представители родов *Bundleia*, *Blepharocorys*, *Circodinium*, *Cycloposthium*, *Triadinium*, *Gassovskiella*, *Cochliatoxum*, *Spirodinium*,

*Allantosoma*. Совершенно не найдены у куланов представители родов: *Prorodonopsis*, *Hemiprorodon*, *Blepharosphaera*, *Blepharoconus* (сем. Buetschliidae) и *Trifascicularia* (сем. Cycloposthiidae).

Проксимальная фауна (слепой кишки и вентрального отдела толстой кишки) составляет у куланов около 26% видов, дистальная фауна (дорзального отдела толстой кишки) - 59%. Около 15% видов встречаются во всех отделах толстого кишечника.

У других представителей Equidae, живущих в сходных условиях аридных зон (степей, полупустынь и пустынь) обнаружено более 40 видов и форм инфузорий. Наиболее редкой из всех встреченных видов инфузорий оказалась *Trifascicularia cycloposthium*, найденная в фекальных пробах годовалого самца бурчеллиевой зебры из Калининградского зоопарка. Этот вид инфузорий специфичен для зебр.

У разных эквид, обитающих на одной территории, обнаружено много общих видов эндобионтных инфузорий. У хозяев, принадлежащих к одному виду, но обитающих в разных географических регионах, инфузорная фауна более сходна по составу, не только по массовым видам, но и по единично присутствующим инфузориям.

Особенности фауны эндобионтных инфузорий якутской лошади *Equus caballus*. Обнаружено 57 видов инфузорий (Корнилова, 2006 а). Большинство из найденных у якутской лошади видов инфузорий встречается у домашних лошадей в разных регионах. Уже в первые месяцы жизни у жеребенка формируется комплекс из большого числа видов инфузорий. Было обнаружено во всех случаях значительное число видов инфузорий (до 43 у одной особи хозяина). Описана новая суктория: *Strelkowella urubasiensis* Kornilova, 2004. Этот вид встречается только у якутских лошадей. Впервые в нашей стране и в мире найдены инфузории, ранее встреченные только в Японии - *Cycloposthium ishikawai* и *Allantoxena japonensis*.

Сравнение фаунистического состава эндобионтных инфузорий лошадей лесной зоны. Для сравнения видового состава эндобионтных инфузорных фаун лошадей из разных географических зон мы использовали индекс общности Чекановского-Сьеренсена. Фауна эндобионтных инфузорий лошадей носит однообразный характер во всех исследованных географических пунктах. Общая картина встречаемости инфузорий у лошадей в исследованных местах

соответствует предположению о высокой степени сходства эндобионтной фауны инфузорий кишечника лошадиных Евразии.

## ***5.2. Фауна эндобионтных инфузорий ряда видов диких и домашних жвачных копытных аридной и таежной зон Евразии (полорогих и оленей)***

Инфузории сайги *Saiga tatarica*. Обнаружено 12 видов и форм инфузорий, относящихся к сем. Isotrichidae и сем. Ophryoscolecidae. Описаны новые виды *Entodinium dogieli* Kornilova, Shitova, 1997 и *Elytroplastron saigae* (Kornilova, Shitova, 1997). Плотность инфузорного населения до 687000 особей на 1 мл содержимого рубца (Корнилова, Шитова, 1997).

Инфузории снежного барана *Ovis nivicola*. Найдено 7 видов и форм инфузорий из семейства Ophryoscolecidae. Представители других семейств не встречены. Плотность инфузорного населения в рубце якутского толсторога составила до 53000 экземпляров в 1 мл содержимого преджелудка (Мачахтыров, Корнилова, 2004). Основную массу инфузорного населения желудка снежного барана составляют инфузории рода *Entodinium* (91,5%).

Инфузории домашних жвачных - быка, козы, овцы. Основную фауну эндобионтов рубца во всех случаях составляют офриосколециды, из них наиболее массовым является род *Entodinium*. Другую массовую группу эндобионтов рубца составляют изотрихиды *Isotricha* и *Dasytricha*. Единично встречены *Holophryozoon* и *Charonina*. Разнообразие видов в рубце коров в южных регионах несколько выше, чем в северных. У мелкого рогатого скота фауна инфузорий северных представителей хозяина не уступает по числу видов южным.

Инфузории северного оленя *Rangifer tarandus*. Инфузории (Ophryoscolecidae и Isotrichidae) найдены у всех обследованных северных оленей. Плотность инфузорного населения в желудке северного оленя достигает 30000 инф/мл. Специфичными для северного оленя являются *Entodinium minimum* и *Diplodinium rangiferi*. Остальные виды широко распространены как у домашних, так и у диких жвачных в различных регионах (Корнилова и др., 2004)..

Инфузории сибирской косули *Capreolus pygargus* и лося *Alces alces*. У косули сибирской найдены *Isotricha*, *Entodinium*, *Eodinium*,



*Epidinium*. Количество особей инфузорий всех видов в содержимом рубца сибирской косули в среднем составляет 90 - 110 экземпляров в 1 мл содержимого, максимальное количество не превышает 640 экз/мл (Корнилова и др., 2004).

У лося встречены только инфузории рода *Entodinium*, их численность не превышала 80 экз. на 1мл содержимого рубца. Возможно, низкая численность и разнообразие инфузорий в рубце сибирской косули и лося связаны с одиночным образом жизни этих копытных и с употреблением в пищу коры деревьев и веточных кормов с высоким содержанием химических соединений, подавляющих жизнедеятельность микроорганизмов.

### **5.3. Фауна эндобионтных инфузорий редких млекопитающих, содержащихся в зоопарках**

Инфузории овцебыка *Ovibos moschatus*. Найдено 8 видов офриосколецид, чаще всего встречаются представители рода *Entodinium* - от 46,7% до 51,3% в разных пробах. Содержание инфузорий до 63000 клеток в 1 мл жвачки (Корнилова, 2003 в).

Инфузории бегемота обыкновенного *Hippopotamus amphibius*. В пробах из кишечника бегемота обнаружено большое количество трофозоитов. Подобный факт отмечен впервые, так как прежде эндобионтных инфузорий у бегемотов находили только в преджелудках. По нашим данным, инфузории бегемота успешно выживают и в кишечных условиях. Были обнаружены виды *Paraisotricha colpoidea*, *Parentodinium africanum*, *Paraplagiopyla kiboko*, описан новый вид *Charonina durovi* Kornilova, 2005.

Инфузории носорога *Ceratotherium simum* и тапира *Tapirus terrestris*. В пробах из кишечника тапира были обнаружены инфузории *Prototapirella intestinalis*, этот же вид был найден и у носорога. Кроме того, у носорога обнаружены *Blepharosphaera intestinalis*, *Paraisotricha colpoidea* (обычные как для носорогов, так и для лошадей), *Polymorphella ampulla* и *Triplumaria hamertoni* (встречающиеся также у слонов).

Инфузории слонов *Loxodonta africana* и *Elephas maximus*. Обнаружено несколько видов инфузорий, специфичных для хоботных: *Endoralium loxodontae*, *Raabena bella*, *Spirocorys indicus*, *Triplumaria heterofasciculata*, *T. longinucleata*. Все эти виды инфузорий найдены нами у слона впервые после первоописания.

Кроме того, обнаружены инфузории *Rhizotricha beckeri*, часто встречающиеся в кишечнике хоботных и непарнокопытных. Суктории встречены не были.

Инфузории капибары *Hydrochoerus hydrochaeris*. У капибар из Московского зоопарка в кишечнике обнаружены представители рода *Entodinium*, другие инфузории не найдены. У капибары из Ленинградского зоопарка обнаружены обычные для этого хозяина виды: *Monoposthium cynodontum*, *Cycloposthium compressum* (Cycloposthiidae).

Инфузории верблюда *Camelus bactrianus*. Установлено наличие в жвачке верблюда *Entodinium*, *Campylodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*. Численность инфузорий до 690000 клеток в 1 мл жвачки. Подавляющее большинство инфузорий - представители рода *Entodinium* - до 94,4%. Виды *Campylodinium ovumrajae* и *Diplodinium cameli* встречаются только у мозолоногих.

Инфузории приматов. Обнаружены трофозоиты и цисты *Balantidium coli* в фекалиях гиббонов и черных макак. У макак не отмечалось проявлений балантидиаза, а у гиббонов наблюдались периодические расстройства пищеварения (Корнилова, 2004 б).

## 6. ЭКОЛОГИЯ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUZОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.

### 6.1. Трофические группы эндобиионтных инфузорий

Наиболее высоко специализированные, часто очень крупные инфузории, преимущественно питающиеся длинными растительными волокнами, объемистыми фрагментами паренхимы растений, составляют первую группу, которую мы назвали "растительоядные". Часто они настолько набивают свое тело растительными волокнами и тканями, что деформируются до неузнаваемости. Некоторые (*Diplodinium*, *Eudiplodinium*) вырабатывают собственные целлюлозоразрушающие ферменты.

Вторая группа - "крахмалоядные" инфузории. Эти эндобиионты в первую очередь выбирают из окружающего их содержимого желудка или кишечника зерна крахмала. При отсутствии в рационе хозяина крахмалистых кормов могут переходить на питание бактериями и другими микроорганизмами, однако популяция крахмалоядных инфузорий испытывает при этом угнетенное

состояние. Один вид (*Balantidium coli*) при недостатке крахмала может переходить в патогенное состояние, питаясь клетками крови и слизистой оболочки кишечника хозяина.

Третья группа - "бактериальные" инфузории. В их рационе преобладают мелкие пищевые частицы, преимущественно бактерии, хотя изредка бактериальные инфузории поглощают и очень мелкие растительные частицы. Следует отметить, что бактерий поедают все без исключения эндобионтные инфузории, без бактериальной пищи фатально нарушаются процессы роста и развития молодых клеток после деления. Однако взрослые растительные и крахмальные инфузории могут долгое время обходиться без бактериальной пищи.

Четвертая группа - "инфузорные" инфузории. В эту группу включаем облигатных хищников, таких как суктории - аллантосомиды. Некоторые инфузории могут выступать в роли факультативных хищников (*Blepharoprosthium pireum*, *Blepharozoum zonatum*, *Bundleia vorax*, *Entodinium bursa*, *Diplodinium rangiferi*, *Polyplastron multivesiculatum*, *Eudiplodinium maggii*), однако при содержании в "безинфузорной" среде они обнаруживают достаточно четкое распределение между растительными, крахмальными и бактериальными группами.

### **6.2. Зависимость фауны инфузорий от характера питания и водопойного режима хозяина**

На состояние фауны эндобионтных инфузорий влияет, главным образом, преобладание в пище определенных кормов с различными свойствами в разные сезоны года. Водопойный режим хозяина оказывает незначительное воздействие на состояние эндобионтной инфузорной фауны.

### **6.3. Зависимость фауны инфузорий от особенностей поведения хозяина**

У одиночных особей и в небольших семейных группировках хозяина обнаружен наиболее бедный видовой состав эндобионтных инфузорий. У хозяина с наиболее высокими показателями стадности (лошадиные, некоторые полорогие) фауна эндобионтных инфузорий наиболее многочисленная и разнообразная.

Таким образом, особенности пищевого и социального поведения млекопитающего-хозяина могут выступать в качестве лимитирующих факторов при распространении инфузорий.

#### **6.4. Распределение эндобионтных инфузорий в группах хозяев**

Как уже было отмечено выше, большинство эндобионтных инфузорий млекопитающих обитает в пищеварительном тракте строго определенного вида или группы видов хозяев. Мы провели сравнение фаун инфузорий из разных хозяев по методу Чекановского-Сьеренсена (см. табл. 1). Как видно из таблицы, можно выделить несколько групп хозяев, обладающих в значительной степени общей фауной эндобионтных инфузорий. Так, достаточно высокий индекс сходства имеют пары Equidae-Rhinocerotidae (Ich = 0,43) и Elephantidae-Rhinocerotidae (Ich = 0,32). В парах Elephantidae-Equidae и Elephantidae-Tapiridae индекс сходства не столь высок (Ich = 0,14 и 0,08 соответственно), тем не менее он свидетельствует о том, что у слонов, лошадей и тапиров встречаются одинаковые виды инфузорий в кишечнике.

Следует отметить также, что все известные сукторио-аллантосоматиды обитают исключительно в кишечнике лошадей, носорогов или слонов. Такая общность эндобионтной фауны этих хозяев, по нашему мнению, связана как со сходством в устройстве их пищеварительного тракта, так и с многовековым обитанием данных млекопитающих в одних и тех же биотопах. В связи с этим, полагаем, непарнокопытные и хоботные представляют единую группу хозяев эндобионтных инфузорий.

Среди остальных "заднекишечных" млекопитающих (хиндгутов) высокое сходство фаун инфузорий отмечено в парах Procaviidae-Huystricomorpha (Ich = 0,33) и Suidae-Simiae (Ich = 0,22).

Грызуны Muomorpha, Sciuromorpha и Huystricomorpha - носители эндобионтных инфузорий (в том числе общих с даманами) надены только в пределах Африки и Европы, поэтому мы называем их "грызуны Старого Света". Caviomorpha ("грызуны Нового Света") обладают специфической фауной эндобионтов, в которой совершенно нет общих видов с грызунами Старого Света, но есть несколько видов инфузорий общих с копытными. Тем не менее, в такое семейство, как Ruscotrichidae, входят несколько родов инфузорий из грызунов и Старого, и Нового Света.

Таблица 1.

## Попарное сравнение фаун инфузорий по методу Чекановского-Сьеренсена

Маммалиа (хозяин)		в слепой и толстой кишке										в желудке			
отряд	сем. и надсем.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Perissodactyla	1. Equidae		0,43	0,05	0,14	0	0	0	0,04	0	0	0,05	0,03	0,04	0
	2. Rhinocerotidae	0,43		0,12	0,32	0	0	0	0,04	0,06	0,06	0,17	0,04	0,10	0
	3. Tapiridae	0,05	0,12		0,08	0	0	0	0	0,12	0	0	0	0	0
Proboscidea	4. Elephantidae	0,14	0,32	0,08		0	0	0	0	0,08	0	0,04	0,06	0	0
Hyracoidea	5. Procaviidae	0	0	0	0		0	0,33	0	0	0	0	0	0	0
Rodentia	6. Sciuromorhes	0	0	0	0	0		0,25	0	0	0	0	0	0	0
	7. Myomorhes	0	0	0	0	0,33	0,25		0	0	0	0	0	0	0
Primates	8. Caviomorhes	0,04	0,04	0	0	0	0	0		0	0	0,08	0,04	0,06	0
	9. Simiae	0	0,06	0,12	0,08	0	0	0	0		0,22	0	0	0	0
Artiodactyla	10. Suidae	0	0,06	0	0	0	0	0	0	0,22		0	0	0	0
	11. Hyppopotamidae	0,05	0,17	0	0	0	0	0	0,08	0	0		0,06	0,11	0
	12. Ruminantia	0,03	0,04	0	0,04	0	0	0	0,04	0	0	0,06		0,40	0
Tylopoda	13. Camelidae	0,04	0,10	0	0,06	0	0	0	0,06	0	0	0,11	0,40		0
Marsupialia	14. Diprotodontia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Некоторая общность фаун инфузорий свиней и приматов, вероятно объясняется похожим устройством пищеварительного тракта этих хозяев, их сходными предпочтениями в пище (склонностью к всеядности), обитанием в общих биотопах.

У "преджелудковых" млекопитающих (форгутов) высоким сходством фаун обладает пара Ruminantia-Camelidae ( $I_{ch} = 0,40$ ). Несмотря на очень давнее расхождение эволюции этих копытных, они имеют похожее устройство преджелудков, одинаково отрыгивают и пережевывают жвачку, предпочитают стадный образ жизни, иногда обитают в общих биотопах. Это создало предпосылки для заселения их пищеварительного тракта близкими видами эндобионтных инфузорий. Отдельную группу хозяев составляют представители Marsupialia. Эти австралийские сумчатые имеют совершенно уникальную фауну эндобионтных инфузорий.

## 7. ФИЛОГЕНИЯ ТРИХОСТОМАТИД

### *Оценка таксономических признаков трихостоматид*

Морфологические признаки эндобионтных инфузорий оказываются наиболее важными для определения видов этих простейших, причем почти все они видны при относительно небольшом увеличении ( $\times 220$ ). Обычно для определения видов бывает достаточно окрасить ядро, остальные диагностические признаки хорошо видны без специального окрашивания. Большинство видов настолько резко отличаются друг от друга по внешнему виду, что даже не возникает необходимости серебрения. К сожалению, основные признаки (редуцированная цилиатура, погруженный вестибулум, пелликулярные выросты и др.) представляют, по-видимому, параллелизмы, поэтому оказываются не пригодны для кладистических построений на уровне высших таксонов.

Форма и размер тела, а также расположение сократительных вакуолей, представляют группу признаков, которые используются для различения таксонов невысокого ранга, они обычно входят в характеристики типовых видов родов трихостоматид, которые послужили основой для проведенного нами кладистического анализа. Однако, по нашему мнению, такие признаки наименее значимы для надвидовой систематики трихостоматид. Поэтому они были исключены из матриц признаков и их состояний.

Традиционно учитывают в диагностике инфузорий число, расположение и состав кинет; наличие скелетных пластин, их количество и характер расположения. Размер и расположение вакуоли с конкрециями является диагностическим признаком группы семейства у *Buetschliidae*, *Paraisotrichidae*. Форма и расположение макронуклеуса может использоваться при анализе филогении, но только как признак таксонов невысокого ранга.

Несомненно, весомым для диагностики выступает наличие таких признаков, как специфические для трихостоматид ретроцилиарные фибриллы; сформированные из трансверсальных фибрилл кинетосом адоральной зоны характерные "занавесы", обрамляющие глотку; "булавовидные реснички" в составе вакуоли с конкрециями или паралабиального аппарата; локализация безресничных кинетосом.

Наличие и характер строения пелликулярных муфт и валиков, обрамляющих ресничные зоны, ленты, пучки, также относится к числу важных признаков, учитываемых при описании и диагностике трихостоматид.

Специфичность хозяина считаем одним из важнейших аргументов в филогенетике паразитических организмов. Эндобионтные инфузории демонстрируют приуроченность как к хозяину, так и к определенному отделу его пищеварительного тракта. При недостатке ультраструктурных и молекулярных данных по трихостоматидам большое значение для кладистики приобретают такие признаки, как особенности местообитания и жизнедеятельности инфузорий. Признакам, связанным с обитанием инфузорий в определенных отделах желудочно-кишечного тракта, в определенных видах хозяев придаем большое значение как признакам таксонов высокого ранга.

Привлечение в кладистических построениях сведений о хозяине инфузорий позволило устранить противоречия, связанные с большим количеством конвергенций у групп инфузорий, обитающих в сходных условиях пищеварительного тракта, но давно разошедшихся филогенетически вместе с эволюционирующим хозяином. Кладистические методы позволили создать гармоничное филогенетическое древо трихостоматид только в том случае, если в группу признаков включены данные по биологии и поведению хозяев

(полное описание признаков и матрица приведены в работе Корниловой, 2006 б).

В результате обработки матрицы признаков было получено дерево, показанное на рисунке 1. Эта схема вполне соответствует нашим представлениям об эволюционных тенденциях эндобийонтных инфузорий в процессе формирования группы.

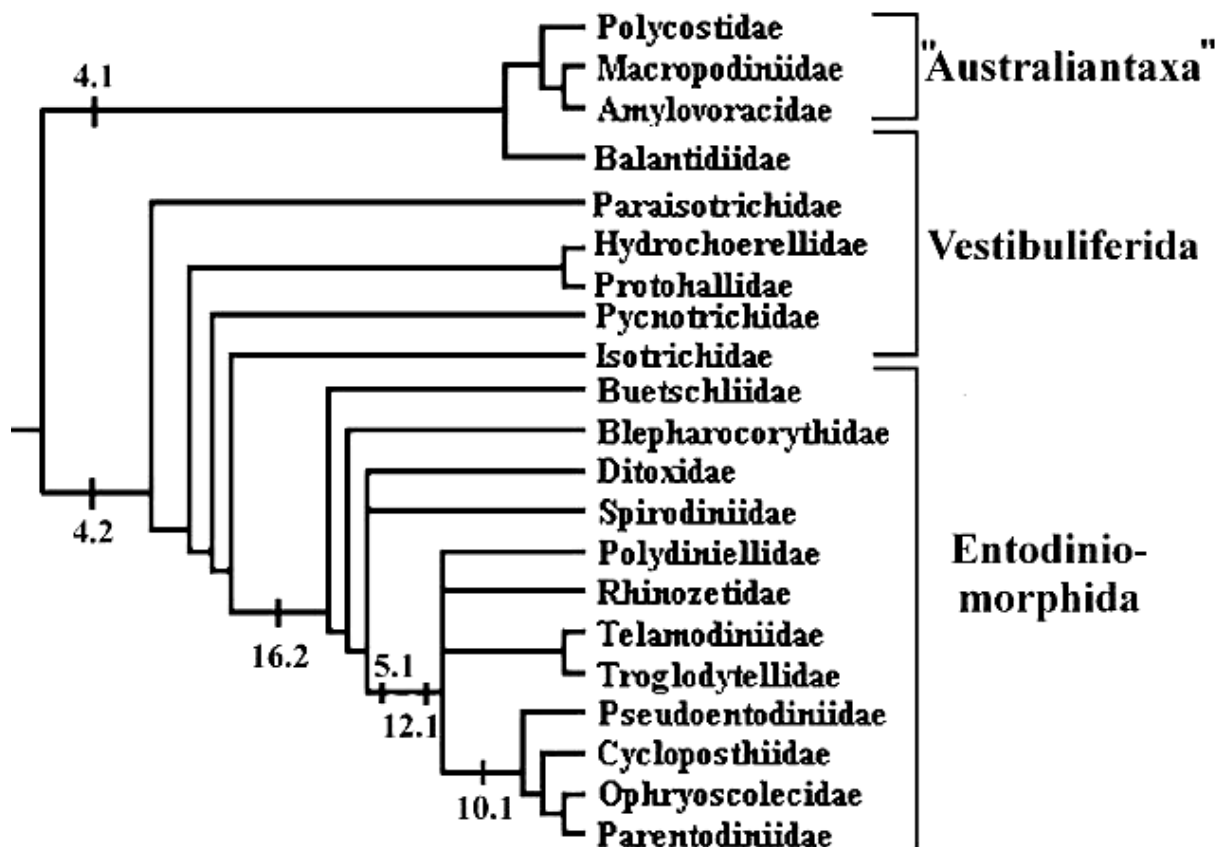


Рис. 1. Филогенетические отношения семейств трихостоматид

Так, на кладограмме филогенетических отношений трихостоматид видно наличие двух кластеров, характеризующихся обитанием инфузорий в пищеварительном тракте исключительно плацентарных млекопитающих (4.2) или широкой группы позвоночных, в том числе сумчатых млекопитающих (4.1). Достаточно компактный кластер представляет группа семейств Pseudoentodiniidae, Rhinozetidae, Cycloposthiidae, Polydiniellidae, Telamodiniidae, Troglodytellidae, Ophryoscolecidae, Parentodiniidae в пределах отряда Entodiniomorpha. Эта группа выделяется по признакам наличия скелетных пластин (5.1) и втяжного вестибулюма (12.1). Разветвление дерева по признаку наличия ресничных пучков (10.1).



или синцилиев (16.2) соответствует таксономическому выделению отряда Entodiniomorpha.

Рассмотренная кладограмма филогенетических отношений трихостоматид частично подтверждена результатами проведенных нами исследований по секвенированию гена 18S рРНК у инфузорий из кишечника якутской лошади - *Paraisotricha colpoidea*, *Cochliatoxum periachtum*, *Tripalmaria dogieli*, *Cycloposthium edentatum*, *C. ishikawai* (Strueder-Kypke et al., 2006). Для сравнения мы использовали известные сиквенсы трихостоматид из рубца жвачных и из преджелудков австралийских сумчатых, а также *Balantidium coli* из приматов (рис. 2). Предварительный филогенетический анализ с использованием методов максимального правдоподобия и максимальной экономии подтверждает положение видов из лошади на общем древе трихостоматид.

Как видно из диаграмм (рис. 1, 2), эндобионтные инфузории австралийских сумчатых составляют четко выделенный кластер, по отношению к которому Balantidiidae представляет сестринскую группу. Полагаем, этих трихостоматид следует выделить в отдельный таксон группы отряда.

Вестибулифериды остаются парафилетической группой, при этом Paraisotrichidae ответвляется от основания данной ветви. Следующими ближайшими ветвями (рис. 1) могут быть Hydrochoerellidae и Protohallidae, у которых обнаружены "специальные кинетосомы", оставшиеся от редуцированной вакуоли с конкрециями. Далее идет ответвление семейств Ruscotrichidae и Isotrichidae. У многих представителей этих семейств наблюдается сильное утолщение эктоплазмы в передней части клетки, реже вокруг всего тела. Несмотря на внешне примитивное устройство Ruscotrichidae и Isotrichidae, они представляют высоко-специализированные группы эндобионтных инфузорий, строго приуроченных к определенным хозяевам: Isotrichidae - к жвачным и мозолоногим, Ruscotrichidae - к грызунам и даманам, реже к приматам и мозолоногим.

По нашему мнению, отряд Entodiniomorpha в том составе, в котором сегодня его принимает большинство исследователей, имеет монофилетическое происхождение. Семейство Buetschliidae (п/отр. Archistomatina), вероятно, наиболее древняя группа.

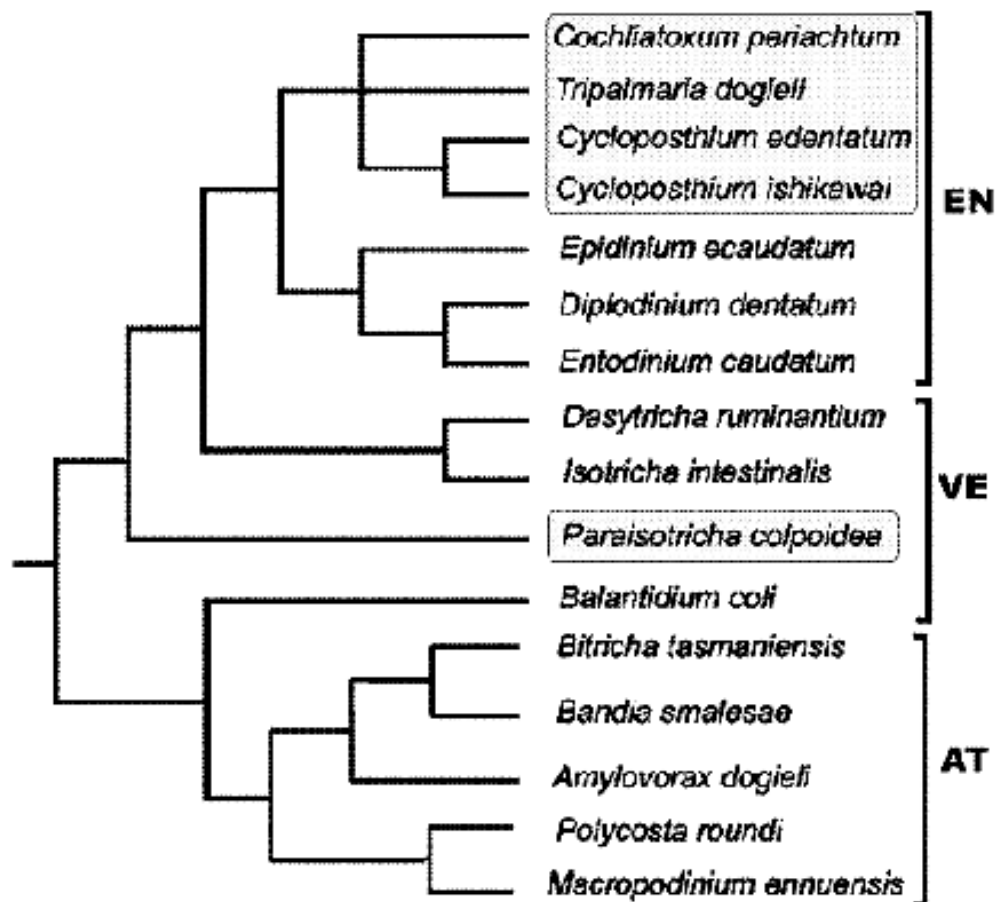


Рис. 2. Филогенетические отношения некоторых трихостоматид, выделены виды из кишечника лошади (по данным молекулярного анализа гена 18S рРНК)

Семейство Vlepharocorythidae (п/отр. Vlepharocorythina) занимает промежуточное положение между Archistomatina и Entodiniomorpha. Так, у них сохраняется примитивное устройство цилиатуры, сходное с бучлидами, но уже хорошо оформлен глубокий вестибулюм. Как и у Entodiniomorpha, имеются субпелликулярные пучки микрофиламентов с регулярными перегородками (этот признак считаем синапоморфией общей группы Vlepharocorythina и Entodiniomorpha). У представителей Vlepharocorythina нет вакуоли с конкрециями, но есть группа "специальных кинетосом", признаваемая большинством исследователей редуцированными "булавовидными ресничками", оставшимися после исчезновения вакуоли с конкрециями.

Подотряд Entodiniomorpha включает остальные 10 семейств энтодиниоморфид, общими признаками которых являются крупные размеры тела у большинства представителей, мощный кортекс и объединение ресничек в пучки и дуги. У многих найдена

"паралабиальная органелла", гомологичная вакуоли с конкрециями. Наличие у офриосколецид скелетных структур, сходно устроенных у представителей большинства семейств энтодиниоморфид, позволяет предположить, что скелет имелся уже у общего предка, от которого произошли и желудочные, и кишечные энтодиниоморфиды. Возможно, этот общий предок обитал в кишечнике архаичных копытных еще в палеоцене.

### ***Основные направления эволюции трихостоматид***

В результате проведенного анализа филогенетических отношений эндобионтных инфузорий выявлены основные направления эволюции трихостоматид:

1. Укрепление кортекса, то есть увеличение толщины покровов, развитие армирующих подстилающих элементов, главным образом дериватов цилиатуры, а также формирование особого рельефа кутикулы (со складками, желобками, ребрами и др.), повышающего механическую жесткость и упругость покровов инфузорий. При этом достигается высокая прочность клетки инфузории, позволяющая сохранять форму тела при значительных механических нагрузках на инфузорию, передвигающуюся в толще густого кишечного содержимого с жесткими, крупными, часто заостренными частицами растительных тканей. Тенденцию к укреплению кортекса мы наблюдали у большинства изученных эндобионтных инфузорий из пищеварительного тракта млекопитающих. Во многих семействах энтодиниоморфид присутствуют виды со скелетными образованиями.

2. Редукция соматической цилиатуры и объединение ее в пучки или дуги. Среди эндобионтных инфузорий млекопитающих встречается большое число как "полноресничных", так и совершенно "голых" видов. Но во всех семействах, включающих полноресничных инфузорий, имеются виды и роды с редуцированной соматической цилиатурой, и наблюдается ряд переходных родов и видов с разной степенью развития ресничных зон. У большинства энтодиниоморфид ресничные зоны организованы в синцилии или полибрахикинететы.

3. Развитие механизмов заглатывания крупных, жестких волокон и других пищевых частиц (армированный сократимыми фибриллами цитофаринкс, втяжной вестибулум; псевдоподиальная фагоплазма). Освоение трихостоматидами питания относительно

крупными растительными частицами является важным эволюционным достижением. Этот практически неисчерпаемый для инфузорий пищевой ресурс всегда в изобилии присутствует в желудочно-кишечном тракте растительноядных млекопитающих. Инфузории, освоившие его в качестве основного, представляют наиболее процветающие группы эндобионтных инфузорий, особенно в пищеварительном тракте диких видов хозяина. Способность к заглатыванию крупных пищевых частиц значительно повышает способность инфузорий к выживанию в пищеварительном тракте при изменениях в рационе хозяина. Появление в процессе эволюции у некоторых офриосколецид способности к синтезу целлюлозоразрушающих ферментов также усилило приспособленность инфузорий к обитанию в среде с преимущественным содержанием растительных волокон в качестве пищи.

4. Освоение трихостоматидами в качестве источника пищи легкоусвояемых углеводов. Растительные волокна могут выступать в качестве источника пищи самых разных свободноживущих инфузорий, и здесь мы можем обнаружить аналогии в развитии ротового и ферментативного аппарата свободноживущих и эндобионтных инфузорий. Однако свободные крахмальные зерна, олиго- и моносахариды в природных условиях представляют весьма редкий источник пищи для свободноживущих инфузорий, тогда как для эндобионтных инфузорий, напротив, это часто встречающаяся пища. В процессе эволюции у них выработались приспособления для захвата и переваривания крупных крахмальных зерен и свободных сахаров, а также положительный хемотаксис на сахарозу, глюкозу, фруктозу.

5. Приспособление к анаэробности среды обитания. Приспособленность к обитанию в бескислородной среде наблюдается у разных групп простейших (как свободноживущих, так и эндобионтных). Инфузории, обитающие в пищеварительном тракте млекопитающих, имеют в составе клетки большое количество гидрогеносом, особенно в области синцилиев, вестибулюма, вакуоли с конкрециями.

## 8. РЕВИЗИЯ СИСТЕМЫ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сложившееся к настоящему времени распределение видов и родов эндобионтных инфузорий млекопитающих в более высоких таксонах как в системе Грэна, так и в системе Линна при внимательном изучении вызывает ряд вопросов. Многие виды инфузорий не соответствуют тем диагностическим признакам, которые характерны для рода, многие роды не соответствуют признакам, характерным для семейства. Такие расхождения требуют глубокого пересмотра всей системы эндобионтных инфузорий млекопитающих. Кроме того, целый ряд новых, недавно открытых родов и семейств требует включения в современную систему.

К началу наших исследований в составе семейства *Buetschliidae* десять родов из тридцати оказались не соответствующими ключевому признаку, то есть в них отсутствует вакуоль с конкрециями. Предложено исключить из состава этого семейства все роды инфузорий, не имеющие вакуоли с конкрециями, оставив их в пределах подкласса *Trichostomatia*. Роды *Fiorentinus*, *Hsiungella*, *Parabundleia* и недавно выделенные роды *Gymnobuetschlia* Kornilova, 2004 и *Plexobundleia* Kornilova, 2005 предложено включить в состав семейства *Buetschliidae* (Корнилова, 2004 в).

Наличие вакуоли с конкрециями, лежащей возле переднего или заднего полюса тела инфузории следует также признать основным диагностическим признаком семейства *Paraisotrichidae*. При этом вакуоль с конкрециями или изолированные конкреции у параизотрихид лежат в центральной части соответствующего поперечного сечения клетки, в отличие от представителей семейства *Buetschliidae*, у которых вакуоль с конкрециями обычно смещена к краю клетки и часто выступает своеобразным пузырьком над ее поверхностью. Предложено в состав семейства *Paraisotrichidae* включить 4 рода *Paraisotricha*, *Rhizotricha*, *Helicozoster* и *Latteuria* (Корнилова, 2005 в).

В семейство *Polydiniellidae* по классификации Линна включен род *Pterodinium* Latteur & Dartevelle, 1971 (*Pterodiniella* Aescht, 2001). Однако этот род, несомненно, надо исключить из *Polydiniellidae*, так как у него нет характерного для этого семейства выроста на заднем конце клетки с заключенной внутри вакуолью с конкрециями и щеткой ресничек на боковой поверхности. Таким образом, к

семейству Polydiniellidae следует относить 3 монотипичных рода: *Polydiniella*, *Elephantophilus* и *Thoracodinium* (Корнилова, 2005 г).

При проведении ревизии подкласса Trichostomatia Butschli, 1889 несколько проблемных таксонов были перемещены нами в системе трихостоматид или сведены в синонимику (Корнилова, 2005 д).

Семейство Balantidiidae Reichenow, 1929 и подотряд Balantidiina Jankowski, 1978 предложено вывести из состава отряда Vestibuliferida и поместить в новый отряд Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n. Также в новый отряд включаем 3 семейства австралийских трихостоматид: Macropodiniidae Dehority, 1996, Amylovoracidae Cameron & O'Donoghue, 2002 и Polycostidae Cameron & O'Donoghue, 2003 (подотряд Reikostomatina Jankowski, 2006). Диагноз нового отряда приведен ниже.

***Отряд Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n.***

Трихостоматиды с однородной соматической цилиатурой, иногда редуцированной. В кортексе присутствуют межкинетные гребни. Скелетных пластин и вакуоли с конкрециями нет. Представители одного семейства (Balantidiidae) могут обитать в пищеварительном тракте различных позвоночных - млекопитающих, птиц, земноводных, рыб; представители остальных 3 семейств обитают исключительно в пищеварительном тракте сумчатых млекопитающих. Отряд включает 4 семейства: Balantidiidae Reichenow, 1929; Macropodiniidae Dehority, 1996; Amylovoracidae Cameron & O'Donoghue, 2002; Polycostidae Cameron & O'Donoghue, 2003.

В пределах отряда Vestibuliferida оставлены семейства Isotrichidae Butschli, 1889; Pycnotrichidae Poche, 1913; Paraisotrichidae Cunha, 1917; Protohallidae Cunha & Muniz, 1927; Hydrochoerellidae Ito & Imai, 2000, Состав отряда Entodiniomorphida дополнен семействами Pseudoentodiniidae Wolska, 1985, Parentodiniidae Ito, Miyazaki & Imai, 2002 и Paraplagiopylidae Jankowski, 1980. Уточненные диагнозы отрядов Vestibuliferida и Entodiniomorphida приведены ниже.

***Отряд Vestibuliferida de Puytorac et al., 1974***

Трихостоматиды с однородной соматической цилиатурой, иногда редуцированной. У некоторых имеется вакуоль с конкрециями или ее гомолог - "специальные кинетосомы". У вестибулиферид отсутствуют синцилии, скелетные пластины и межкинетные гребни.

Обитают в пищеварительном тракте плацентарных млекопитающих. Отряд включает 6 семейств: *Isotrichidae* Butschli, 1889; *Pycnotrichidae* Poche, 1913; *Paraisotrichidae* Cunha, 1917; *Protohallidae* Cunha & Muniz, 1927; *Paraplagiopylidae* Jankowski, 1980; *Hydrochoerellidae* Ito & Imai, 2000.

### ***Отряд Entodiniomorphida Reichenow, 1929***

Трихостоматиды с хорошо развитой или редуцированной соматической цилиатурой. Часто соматическая цилиатура сгруппирована в пучки, синцилии (цирры), дуги. У многих имеются адоральные синцилии или полибрахикинеты. У многих имеется вакуоль с конкрециями или ее гомологи - "специальные кинетосомы" или паралабиальный аппарат. У многих имеются скелетные пластины. Обитают в пищеварительном тракте плацентарных млекопитающих. Отряд включает 13 семейств: *Ophryoscolecidae* Stein, 1859; *Buetschliidae* Poche, 1913; *Cycloposthiidae* Poche, 1913; *Blepharocorythidae* Hsiung, 1929; *Ditoxidae* Strelkow, 1939; *Spirodiniidae* Strelkow, 1939; *Polydiniellidae* Corliss, 1960; *Telamodiniidae* Latteur & Dufey, 1967; *Troglodytellidae* Corliss, 1979; *Rhinozetidae* Van Hoven, Gilchrist & Hamilton-Attwell, 1988; *Pseudoentodiniidae* Wolska, 1985; *Parentodiniidae* Ito, Miyazaki & Imai, 2002; *Gilchristidae* Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006.

В соответствии с проведенной ревизией в состав подкласса *Trichostomatia* входят отряды: *Entodiniomorphida* Reichenow, 1929; *Vestibuliferida* de Puytorac et al., 1974; *Vertebratophilida* Kornilova, 2006 ord. n.

Таким образом, в результате проведенной ревизии системы нами принимается подразделение подкласса *Trichostomatia* на 3 отряда, в составе которых, в свою очередь, принимаются 3 подотряда, 23 семейства и 129 родов. Описаны 1 новый отряд, 2 новых рода, 5 новых видов. Итоговая система представляется следующим образом:

- класс LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981
  - подкласс *Trichostomatia* Butschli, 1889
    - отряд *Vertebratophilida* Kornilova, 2006 ord.n.
      - подотряд *Balantidiina* Jankowski, 1978
        - сем. *Balantidiidae* Reichenow, 1929
          - 1 - *Balantidium* Claparede & Lachmann, 1858
          - 2 - *Amylophorus* Pereira & Almeida, 1942

- сем. Amylovoracidae Cameron & O'Donoghue, 2002;  
 3 - *Amylovorax* Cameron & O'Donoghue, 2002  
 4 - *Bitricha* Cameron, O'Donoghue & Adlard, 2000  
 5 - *Bandia* Cameron & O'Donoghue, 2002
- сем. Macropodiniidae Dehority, 1996;  
 6 - *Macropodinium* Dehority, 1996  
 7 - *Megavestibulum* Cameron & O'Donoghue, 2003
- сем. Polycostidae Cameron & O'Donoghue, 2003  
 8 - *Polycosta* Cameron & O'Donoghue, 2003
- отряд Vestibuliferida Puytorac *et al.*, 1974
- сем. Isotrichidae Butschli, 1889;  
 9 - *Isotricha* Stein, 1859  
 10 - *Dasytricha* Schuberg, 1888  
 11 - *Pingius* Hsiung, 1932  
 12 - *Pseudobuetschlia* Jirovec, 1933  
 13 - *Holophryozoon* Jirovec, 1933  
 14 - *Oligoisotricha* Imai, 1981  
 15 - *Microcetella* Aescht, 2001
- сем. Pycnotrichidae Poche, 1913;  
 16 - *Pycnothrix* Schubotz, 1909  
 17 - *Collinina* Chatton & Perard, (1921) 1924  
 18 - *Nicollella* Chatton & Perard, 1919  
 19 - *Infundibulorium* Bozhenko, 1925  
 20 - *Buxtonella* Jameson, 1926  
 21 - *Taliaferria* Hegner & Rees, 1933  
 22 - *Blepharomonas* Kopperi, 1937  
 23 - *Blepharoplanum* Kopperi, 1937  
 24 - *Levanderella* Kopperi, 1937  
 25 - *Protoisotricha* Kopperi, 1937  
 26 - *Muniziella* Fonseca, 1939  
 27 - *Meiostoma* Sandon, 1941  
 28 - *Kopperia* Corliss, 1960  
 29 - *Sciurula* Corliss, 1960
- сем. Paraisotrichidae Cunha, 1917;  
 30 - *Paraisotricha* Fiorentini, 1890  
 31 - *Rhizotricha* Wolska, 1964  
 32 - *Helicozoster* Latteur, 1967  
 33 - *Latteuria* Timoshenko & Imai, 1997
- сем. Protohallidae Cunha & Muniz, 1927;  
 34 - *Protohallia* Cunha & Muniz, 1927
- сем. Paraplagiopylidae Jankowski, 1980;  
 35 - *Paraplagiopyla* Thurston & Grain, 1971
- сем. Hydrochoerellidae Ito & Imai, 2000;  
 36 - *Hydrochoerella* Cunha & Muniz, 1925



- 37 - *Enterophrya* Hasselmann, 1918  
 38 - *Protocaviella* Kopperi, 1937  
 39 - *Anacharon* Ito & Imai, 2000  
 40 - *Cunhamunizia* Ito & Imai, 2000  
 41 - *Ogimotoa* Ito & Imai, 2000  
 42 - *Ogimotopsis* Ito & Imai, 2000  
 43 - *Paracunhamunizia* Ito & Imai, 2000  
 44 - *Uropogon* Ito & Imai, 2000
- отряд Entodiniomorphida Reichenow, 1929  
 подотряд Archistomatina Puytorac et al., 1974  
 сем. Buetschliidae Poche, 1913
- 45 - *Buetschlia* Schuberg, 1888  
 46 - *Didesmis* Fiorentini, 1890  
 47 - *Blepharoprosthium* Bundle, 1895  
 48 - *Blepharosphaera* Bundle, 1895  
 49 - *Blepharoconus* Gassovsky, 1919  
 50 - *Blepharozoum* Gassovsky, 1919  
 51 - *Holophryoides* Gassovsky, 1919  
 52 - *Paraisotrichopsis* Gassovsky, 1919  
 53 - *Prorodonopsis* Gassovsky, 1919  
 54 - *Buissonella* Cunha & Muniz, 1925  
 55 - *Bundleia* Cunha & Muniz, 1928  
 56 - *Alloiozona* Hsiung, 1930  
 57 - *Ampullacula* Hsiung, 1930  
 58 - *Sulcoarcus* Hsiung, 1935  
 59 - *Hemiprorodon* Strelkow, 1939  
 60 - *Polymorphella* Corliss, 1960  
 61 - *Cucurbella* Thurston & Grain, 1971  
 62 - *Parabundleia* Imai & Ogimoto, 1983  
 63 - *Fiorentinus* Jankowski, 1986  
 64 - *Wolskana* Ito, Ogimoto & Nakahara, 1996  
 65 - *Hsiungella* Imai in Aescht, 2001  
 66 - *Gymnobuetschlia* Kornilova, 2004  
 67 - *Plexobundleia* Kornilova, 2005
- подотряд Blepharocorythina Wolska, 1971  
 сем. Blepharocorythidae Hsiung, 1929
- 68 - *Blepharocorys* Bundle, 1895  
 69 - *Bozasella* Buisson, 1923  
 70 - *Protolutzia* Cunha & Muniz, 1925  
 71 - *Charonina* Strand, 1928  
 72 - *Ochoterenaia* Chavarria, 1933  
 73 - *Charonnautes* Strelkow, 1939  
 74 - *Raabena* Wolska, 1967  
 75 - *Pararaabena* Wolska, 1968

- 76 - *Spirocorys* Wolska, 1969  
 77 - *Circodinium* Wolska, 1971  
 78 - *Betella* Mandal & Choudhury, 1983
- подотряд Entodiniomorpha Reichenow, 1929
- сем. Cycloposthiidae Poche, 1913
- 79 - *Cycloposthium* Bundle, 1895  
 80 - *Cunhaia* Hasselmann, 1918  
 81 - *Prototapirella* Cunha, 1919  
 82 - *Tripalmaria* Gassovsky, 1919  
 83 - *Tricaudalia* Buisson, 1923  
 84 - *Trifascicularia* Strelkow, 1931  
 85 - *Triplumaria* Hoare, 1937  
 86 - *Monoposthium* Thurston & Noiro-Timothee, 1973  
 87 - *Rhabdothoracella* Aescht, 2001
- сем. Parentodiniidae Ito, Miyazaki & Imai, 2002
- 88 - *Parentodinium* Thurston & Noiro-Timothee, 1973  
 89 - *Lavierella* Buisson, 1923  
 90 - *Endoralium* Eloff & Van Hoven, 1980
- сем. Pseudoentodiniidae Wolska, 1986
- 91 - *Pseudoentodinium* Wolska, 1986
- сем. Ditoxidae Strelkow, 1939
- 92 - *Triadinium* Fiorentini, 1890  
 93 - *Ditoxum* Gassovsky, 1919  
 94 - *Tetratoxum* Gassovsky, 1919  
 95 - *Toxodinium* Cunha, 1938  
 96 - *Gassovskiella* Grain, 1994
- сем. Ophryoscolecidae Stein, 1859
- п/сем Entodiniinae Lubinsky, 1957
- 97 - *Entodinium* Stein, 1859  
 98 - *Campylodinium* Jankowski, 1975  
 99 - *Phalodinium* VanHoven, Gilchrist, Hamilton-Attwell, 1987  
 100 - *Arachnodinella* Aescht, 2001
- п/сем Diplodiniinae Lubinsky, 1957
- 101 - *Diplodinium* Schuberg, 1888  
 102 - *Metadinium* Awerinzew & Mutafova, 1914  
 103 - *Eudiplodinium* Dogiel, 1927  
 104 - *Ostracodinium* Dogiel, 1927  
 105 - *Polyplastron* Dogiel, 1927  
 106 - *Eodinium* Kofoid & MacLennan, 1932  
 107 - *Eremoplastron* Kofoid & MacLennan, 1932  
 108 - *Diploplastron* Kofoid & MacLennan, 1932  
 109 - *Enoploplastron* Kofoid & MacLennan, 1932  
 110 - *Elytroplastron* Kofoid & MacLennan, 1932
- п/сем Ophryoscolecinae Lubinsky, 1957

- 111 - *Ophryoscolex* Stein, 1859  
 112 - *Epidinium* Crawley, 1923  
 113 - *Opisthotrichum* Buisson, 1923  
 114 - *Caloscolex* Dogiel, 1926  
 115 - *Epiplastron* Kofoid & MacLennan, 1933  
 сем. Polydiniellidae Corliss, 1960  
 116 - *Elephantophilus* Kofoid, 1935  
 117 - *Thoracodinium* Latteur, 1958  
 118 - *Polydiniella* Corliss, 1960  
 сем. Rhinozetidae Van Hoven, Gilchrist & Hamilton-Attwell, 1988  
 119 - *Rhinozeta* Van Hoven, Gilchrist, Hamilton-Attwell, 1988  
 сем. Spirodiniidae Strelkow, 1939  
 120 - *Spirodinium* Fiorentini, 1890  
 121 - *Cochliatoxum* Gassovsky, 1919  
 сем. Telamodiniidae Latteur & Dufey, 1967  
 122 - *Megadinium* Latteur & Dufey, 1967  
 123 - *Telamodinium* Latteur & Dufey, 1967  
 124 - *Teratodinium* Latteur & Dufey, 1967  
 125 - *Pterodiniella* Aescht, 2001  
 сем. Troglodytellidae Corliss, 1979  
 126 - *Troglodytella* Brumpt & Joyeux, 1912  
 127 - *Gorillophilus* Imai, Ikeda, Collet, Bonhomme, 1991  
 сем. Gilchristidae Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006  
 128 - *Gilchristia* Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006  
 129 - *Digilchristia* Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006

## ВЫВОДЫ

1. Эндобионтные инфузории млекопитающих представлены монофилетичной группой трихостоматид (п/кл *Trichostomatia* Butschli, 1889, кл. *Litostomatea* Small & Lynn, 1981) и двумя семействами сукторий (сем. *Allantosomatidae* Jankowski, 1978 и сем. *Syathodiniidae* Cunha, 1914, кл. *Suctorea*).

2. В результате проведенной ревизии системы принято подразделение *Trichostomatia* на 3 отряда, в составе которых, в свою очередь, принимаются 5 подотрядов, 23 семейства и 129 родов. Проведено уточнение диагноза таксонов ранга отряда и семейства эндобионтных сукторий-аллантосоматид. Описаны 1 новый отряд, 3 рода, 6 видов. Перемещены в другие таксоны 4 семейства, 20 родов, 8 видов.

3. Определены основные направления эволюции трихостоматид: укрепление кортекса с привлечением дополнительных структур

(скелетные пластины, кутикулярные гребни); редукция соматической цилиатуры и объединение ее в пучки или дуги; развитие механизмов заглатывания крупных, жестких волокон и других пищевых частиц (армированный сократимыми фибриллами цитофаринкс, втяжной вестибулум; псевдоподиальная фагоплазма); приспособление к анаэробности среды обитания; у некоторых - выделение целлюлозоразрушающих ферментов.

4. У эндобионтных инфузорий обитание в условиях пищеварительного тракта теплокровных фитофагов способствовало формированию ряда специфических адаптаций, среди них - уникальные сенсорные структуры (вакуоль с конкрециями, паралабиальный аппарат); крупные размеры тела (до 500 - 3000 мкм); способность переживать во внешней среде без образования цист.

5. Эндобионтные инфузории млекопитающих представлены различными трофическими группами, среди них особенно больших размеров тела и высокой специализации в устройстве ротового аппарата достигают "растительоядные" виды. На фоне изобилия пищевых ресурсов межвидовая и внутривидовая конкуренция у эндобионтных инфузорий не отмечена. Давление естественного отбора в основном проявляется при выведении инфузорий во внешнюю среду и их выживании до попадания в пищеварительный тракт нового хозяина.

6. Определены главные условия, которым должен отвечать хозяин трихостоматид: растительоядность с преобладанием в качестве корма вегетативных частей растений, крупный размер тела, обитание в наземном ярусе, частое проявление копрофагии (для нежвачных хозяев) и груминга (для жвачных и псевдожвачных). Эндобионтные инфузории млекопитающих населяют пищеварительный тракт практически всех крупных растительоядных млекопитающих наземного яруса.

7. У большинства млекопитающих - хозяев инфузорий обнаружена специфическая для них эндобионтная фауна. Привлечение в кладистических построениях сведений о хозяине инфузорий помогло устранить противоречия, связанные с большим количеством конвергенций у групп инфузорий, обитающих в сходных условиях пищеварительного тракта, но разошедшихся филогенетически вместе с эволюционирующим хозяином. Кладистические методы позволили создать гармоничное

филогенетическое древо трихостоматид благодаря тому, что в матрицу нами включены признаки, связанные с нахождением инфузорий в определенных видах хозяев, с топографией размещения в пищеварительном тракте, то есть данные по биологии и поведению хозяев.

8. Распространение эндобионтных инфузорий полностью зависит от поведения млекопитающего-хозяина. Предпочтения хозяина в выборе пищевых объектов оказывают заметное влияние на состояние эндобионтного населения. Особенности пищевого и социального поведения млекопитающего-хозяина могут выступать в качестве лимитирующих факторов при распространении инфузорий.

9. Расселение млекопитающих - фитофагов по Земле на протяжении последних 80 млн лет сопровождалось распространением своеобразной фауны эндобионтных инфузорий. Впервые млекопитающие стали хозяевами эндобионтных инфузорий в меловом периоде, возможно, на территории Северной Америки. Наиболее вероятными первыми хозяевами инфузорий среди млекопитающих считаем кондилартр (*Condylarthra*).

10. Доказана возможность успешного использования в электронно-микроскопических исследованиях материала из коллекций эндобионтных инфузорий, фиксированных 4% основным формалином и хранившихся более 20 лет.

**Благодарности.** Выражаю искреннюю признательность своему учителю профессору Сухановой Ксении Мироновне, определившей для меня направление в моих научных исследованиях и до последнего дня своей жизни помогавшей ценными советами. Я благодарна профессору Пономаревой Ирине Николаевне, которая является для меня эталоном в научной и педагогической деятельности, не позволяет мне останавливаться на достигнутом, оказывает неоценимую помощь во всех областях моей жизни и научной деятельности. Я благодарна профессору Соломину В.П. за моральную поддержку на всех этапах работы; д.б.н. Карпову С.А. и к.б.н. Добровольскому А.А. (РГПУ им. А.И. Герцена) за внимательное прочтение моих рукописей и ценные, благожелательные советы; д.б.н. Янковскому А.В. (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за предоставленные печатные работы и фиксированные материалы редких групп инфузорий, за подробное обсуждение

вопросов строения и распространения эндобионтных инфузорий, за ценные критические замечания и поддержку; д.б.н. Черновой Н.М. (МПГУ) и профессору Гвоздеву М.А. (РГПУ им. А.И.Герцена) за моральную поддержку и добрые советы; д.б.н. Серавину Л.Н. (СПбГУ) за проявленный интерес к работе и ценные замечания при обсуждении вопросов поведения простейших; д.б.н. Фокину С.И. (СПбГУ) за критические замечания по рукописи моей первой монографии; к.б.н. Сквородкину И.Н. (ЦИН РАН) за помощь в проведении исследовательских работ по секвенированию ДНК инфузорий; д.б.н. Брагиной Е.Е. (МГУ) и м.н.с. Чистяковой Л. В. (БиНИИ СПбГУ) за помощь в освоении электронной микроскопии, докторам Д.Линну и М.Струдер-Кипке (Канада) за обсуждение вопросов систематики инфузорий и за помощь в проведении исследовательских работ по секвенированию ДНК инфузорий; д-ру Э.Эшт (Австрия) за предоставленные печатные материалы и обсуждение вопросов таксономии; д-ру С. Камерону (Австралия), д-ру С. Имаи и д-ру А. Ито (Япония), д-ру Б. Дехорити (США) и д-ру В. ван Ховену (ЮАР) за обсуждение ряда вопросов биологии и экологии эндобионтных инфузорий млекопитающих, а также за предоставленные материалы и любезное разрешение воспроизводить в печати иллюстрации из их работ. Я очень благодарна профессору А. И. Павловой и всем сотрудникам Института ветеринарной медицины Якутской государственной сельхозакадемии за бескорыстную помощь и искреннюю поддержку, а также руководству ЯГСХА за предоставление транспорта, высококлассного лабораторного оборудования и квалифицированных научных сотрудников. Я благодарна руководителям, ветврачам и другим сотрудникам заповедников, зоопарков, цирков, конезаводов, ипподромов и спортивных секций, помогавшим мне собирать материал для исследований и наблюдать за животными. Я благодарна сотрудникам отечественных и зарубежных библиотек, помогавшим мне в поисках редких изданий. Я благодарна коллегам - сотрудникам кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена, чьими советами и помощью пользовалась, а также многим сотрудникам факультета биологии РГПУ им. А.И.Герцена, с которым связана вся моя научная биография. Я благодарна моей многочисленной семье, все члены которой проявили большую заботу и оказали посильную помощь в выполнении этой работы.

## Литература

- Агаджанян А.К. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы / ПИН РАН. - М., 2004. - Т. 6. - С. 97 - 109.
- Герасимова З.П., Серавин Л. Н. Ультратонкое строение инфузории *Epidinium escaudatum* (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) из рубца жвачных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1978. - Т. 78. - С. 44 - 50.
- Герасимова З.П., Серавин Л. Н. Ультратонкое строение инфузории *Entodinium simplex* (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) из рубца жвачных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1979. - Т. 86. - С. 30 - 35.
- Громов Б.В. Эндоцитобионты клеток животных // Соросовск. образоват. журн. - 1998. Т. 2. - С. 73 - 78.
- Догель В.А. Простейшие - Protozoa. Малоресничные инфузории - Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. Определитель по фауне СССР. - Л.: Изд. АН СССР, 1929. - 96 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и их историческая зоогеография / Сб. Териология. - М.: Наука, 1991, с. 132 - 164
- Киелан-Яворовска З. Миграции позднемиоценовых азиатских млекопитающих / реф. докл. в кн. Первый Международный Териологический Конгресс. -М., 1974. - Т. 1. - С. 263.
- Корнилова О.А. Инфузории кишечника кулана *Equus hemionus onager* острова Барсакельмес // Зоологический журнал. - 1991. - Т. 70, вып. 5. - С. 128 - 131.
- Корнилова О.А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных. - С.-Пб.: Образование, 1995. - 36 с.
- Корнилова О.А. Новые виды инфузорий из кишечника кулана // Полевые и экспериментальные биологические исследования / гл. ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. РГПУ, ОмГПУ). - Омск: Издательство ОмГПУ 2001. - Вып.5. - С. 42 - 45.
- Корнилова О.А. Фауна инфузорий кишечника кулана: Монография. - СПб.: ТЕССА, 2003 а. - 216 с.
- Корнилова О.А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных: 2-е изд., исправл. и дополн. - Омск.: Издатель-Полиграфист, 2003 б. - 38 с.
- Корнилова О.А. К изучению фауны эндобионтов желудка овцебыка (*Ovibos moschatus*) // Полевые и экспериментальные биологические исследования / сб. науч. тр. РГПУ, ОмГПУ. - Омск: Изд-во Издатель-Полиграфист, 2003 в. - Вып. 6. - С. 40 - 43.
- Корнилова О.А. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. - СПб.: ТЕССА, 2004 а. - 352 с.
- Корнилова О.А. Балантидии у приматов при содержании в зоопарке / Материалы II науч-практ. конф. 27-29 янв. 2004, Санкт-Петербург, вып. 2, ч. 2. - СПб. : ТЕССА, 2004 б. - С. 256 - 258.
- Корнилова О.А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 1. Сем. Buetschliidae //

- Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2004 в. - Вып. 4. - С. 42 - 54.
- Корнилова О.А. Новый вид инфузорий *Charonina durovi* n. sp. (Ciliophora, Litostomatea) из пищеварительного тракта бегемота обыкновенного *Hippopotamus amphibius* // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 а. - Вып. 5. - С. 63 - 66.
- Корнилова О.А. Зависимость распространения эндобионтных инфузорий от поведения хозяина // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. - 2005 б. - Сер. 10, вып. 6. - С. 59 - 64.
- Корнилова О.А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 2. Сем. Paraisotrichidae // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 в. - Вып. 5. - С. 67 - 74.
- Корнилова О.А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 3. Сем. Polydiniellidae // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 г. - Вып. 5. - С. 75 - 79.
- Корнилова О.А. Ревизия нескольких проблемных родов инфузорий // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 д. - Вып. 5. - С. 80 - 90.
- Корнилова О.А. Инфузории из кишечника якутской лошади (*Equus caballus*) // Паразитология. - 2006 а. - Т. 40, вып. 3. - С. 472 - 478.
- Корнилова О. А. Филогения эндобионтных инфузорий млекопитающих (подкласс Trichostomatia Butschli, 1889; класс Litostomatea Small & Lynn, 1981) // Известия РГПУ им. А. И. Герцена. - 2006 б. - в печати.
- Корнилова О.А., Брагина Е. Е., Чистякова Л. В. Использование эндобионтных инфузорий из старых коллекций в электронно-микроскопических исследованиях // Паразитология. - 2006. - Т. 40, вып. 2. - С. 192 - 201.
- Корнилова О.А., Мачахтыров Г. Н. Выживание эндобионтных инфузорий млекопитающих во внешней среде // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. - 2005. - Сер. 10, вып. 6. - С. 53 - 59.
- Корнилова О.А., Федорова П. Н., Григорьева Н. Н. Сезонные изменения фауны эндобионтных инфузорий якутской лошади // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2003. - Вып. 3. - С. 43 - 47.
- Корнилова О.А., Федорова П.Н., Мачахтыров Г.Н., Баймакова Л.Г. Биоразнообразие инфузорий из кишечника лошади (*Equus caballus*),



- желудка косули (*Capreolus pygargus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) таежной зоны Сибири // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2004. - Вып. 4. - С. 55 - 63.
- Корнилова О.А., Шитова О.Б. Инфузории рубца сайги (*Saiga tatarica* L.) острова Барсакельмес // Ученые записки Биологического факультета ОмГПУ / гл. ред. Мкртчян (сб. науч. тр.). - Омск: Издательство ОмГПУ, 1997. - Вып. 2, ч. 1. - С. 88 - 120.
- Мачахтыров Г.Н., Корнилова О.А. Фауна эндобионтных инфузорий снежного барана (*Ovis nivicola*) // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2004. - Вып. 4. - С. 64 - 68.
- Меннер В.В. (ред.) Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. - М.: Наука, 1978. - 136 с.
- Пономарева И.Н., Чернова Н.М., Корнилова О.А. Основы общей биологии: учебник для уч-ся 9 кл. общеобраз. учрежд. - М.: Вентана-Граф. 2001. - 240 с.
- Пономарева И.Н., Корнилова О.А., Лоцилина Т.Е., Ижевский П.В. Общая биология: Учебник для уч-ся 11 кл. общеобраз. учрежд. - М.: Вентана-Граф, 2002. - 240 с.
- Пономарева И.Н., Соломин В.П., Корнилова О.А. Общая экология. Учебное пособие для студентов педагогических вузов. - М.: Мой учебник, 2005. - 457 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. - М.: Изд-во иностр. лит., 1948. - 358 с.
- Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. - М.: Мир, 1983. - 256 с.
- Butschli O. Erster Band Protozoa. Abt. III. Infusoria und system der Radiolaria / in Bronn H.G. (ed.) Klassen und Ordnungen des Tierreichs., Bd. 1, Leipzig, 1889. - S. 1089 - 2035.
- Cameron S.L., O'Donoghue P.J., Adlard R.D. Novel isotrichid ciliates endosymbiotic in Australian macropodid marsupials // System. Parasit. - 2000. - Vol. 46. - P. 45 - 57.
- Cameron S.L. Taxonomy and phylogeny of endosymbiotic ciliates (Ciliophora: Litostomatea) associated with Australian herbivorous marsupials // Intern. J. Parasitol. - 2003. - Vol. 33. - P. 347 - 355.
- Cameron, S.L., O'Donoghue, P. J. Trichostome ciliates from Australian marsupials. IV. Distribution of the ciliate fauna // Eur. J. Protistol. - 2003. - Vol. 39 (2). - P. 139 - 147.
- Cameron S.L., O'Donoghue P.J. Phylogeny and Biogeography of the "Australian" Trichostomes (Ciliophora: Litostomata) // Protist - 2004. - Vol. 155 (2). - P. 215 - 235.

- Chatton E., Perard C. *Nicollella ctenodactyli*, n. g., n. sp., et *Collinella gundii*, n. g., n. sp., cilies parasites intestinaux du gondi, *Ctenodactylus gundi* Pallas (Rongeur). La famille des Nicollellidae nov. fam. Note preliminaire // Bull. Soc. Zool. France. - 1919. - T. 44. - P. 10 - 17.
- Clarke R.T.J. The cultivation of some rumen oligotrich Protozoa // J. Gen. Microbiol. - 1963. - Vol. 3 (3). - P. 401 - 408.
- Coleman G.S. Rumen ciliate protozoa // Advance in Protozoology. - London. 1980. - T. 10. - P. 121 - 173.
- Coleman G.S., Reynolds D.J. The effect of sterols and haemin on the growth of the rumen ciliate *Ophryoscolex caudatus* and some other entodiniomorphid protozoa // J. Appl. Bacteriol. - 1982. - Vol. 52 (1). - P. 129 - 134.
- Doflein F. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. - G. Fischer. Jena, 1901. - 274 s.
- Dogiel V.A. Cellulose als Bestandteil des Skelettes // Biol. Zentralbl. - 1923 a. - Bd. 43. - S. 289 - 291.
- Dogiel V.A. On sexual differentiation in the Infusoria // Quart. Journ. Microsc. Sci. - 1923 b. Vol. 67. - P. 219 - 232.
- Dogiel V. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. Teil I // Arch. f. Protistenk. - 1927. - Bd. 59. - 288 s.
- Dogiel V.A. Die sogenannt "Konkrementenvakuole" der Infusorien als eine Statocyste betrachtet // Arch. f. Protistenk. - 1929. - Bd 68. - S. 319 - 384
- Dovgal I.V. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora) // Protistology - 2002. Vol. 2 (4). - P. 194 - 272.
- Fiorentini A. Intorno ai protisti dell' intestino degli Equini // Bol. Sci. med. - 1890. - T. 12. - P. 1 - 24, 51 - 60.
- Furness D. N., Butler R. D. The cytology of sheep rumen ciliates. I. Ultrastructure of *Epidinium caudatum* Crawley // J. Protozool. - 1983. Vol. 30 (4). - P. 676 - 687.
- Furness D.N., Butler R.D. The functional and evolutionary significance of the ultrastructure of the Ophryoscolecidae (order Entodiniomorphidae) // J. Protozool. - 1988. - Vol. 35 (1). - P. 34 - 38.
- Grain J. Class Vestibuliferea de Puytorac et al., 1974 / Traite de Zoologie: Infusories Cilies. (Eds. P. Grasse, P. de Puytorac). - Masson, Paris, 1994. - T. 2 (2). - P. 311 - 379.
- Gruby B., Delafond C. Recherches sur des animalcules se developpant en grand nombre dans l'estomac et dans les intestins, pendant la digestion des animaux herbivores et carnivores // C. R. Acad. Sci., Paris. - 1843. - T. 17. - P. 1304 - 1308.
- Ito A., Miyazaki Y., Imai S. Descriptions of new Parentodinium ciliates in the family Parentodiniidae n. fam. from *Hippopotamus amphibius* in comparison with some entodiniomorphs from horses and cattle // Eur. J. Protistol. - 2002. - Vol. 37 (4). - P. 405 - 426.

- Ito A., Van Hoven W., Miyazaki Y., Imai S. New entodiniomorphid ciliates from the intestine of the wild African white rhinoceros belong to a new family, the Gilchristidae // Eur. J. Protistol. - 2006. - Vol. 42 (4) . - P. 297 - 307
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein // Univ. Calif. Pub. Zool. - 1930. - Vol. 33 (22). - P. 471 - 544.
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. II. A revision of *Diplodinium* Schuberg // Univ. Calif. Pub. Zool. - 1932. - Vol. 37 (5). - P. 53 - 152.
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. III. *Epidinium* Crawley, *Epiplastron*. gen. nov and *Ophryoscolex* Stein // Univ. Calif. Pub. Zool. - 1933. Vol. 39 (1). - P. 1 - 34.
- Kornilova O. A. *Strelkowella urunbasiensis* gen. n., sp. n. (Suctorea, Allantosomatidae) from the hindgut of the Yakut horse // Vestnik zoologii - 2004. - Vol. 38 (6). - P. 69 - 73.
- Latteur B. Revision systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein, 1898, sous-famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, genre *Entodinium* Stein ,1858 // Ann. Soc. roy. zool. Belg. - 1968. - T. 98 (1). - P. 1 - 41.
- Latteur B. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, sous-famille des Entodiniinae, Lubinsky 1957, genre *Entodinium* Stein 1858 // Ann. Soc. roy. zool. Belg. - 1969. - T. 99 (1 - 2). - P. 3 - 25.
- Latteur B. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, sous-famille des Diplodiniinae, Lubinsky 1957, genre *Diplodinium* Stein 1858 // Ann. Soc. roy. zool. Belg. - 1970. - T. 100 (4). - P. 275 - 312.
- Lubinsky G. Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha) III. Phylogeny of the Ophryoscolecidae based on their comparative morphology // Can. J. Zool. - 1957. - Vol. 35 (1). - P. 141 - 159.
- Lubinsky G. Ophryoscolecidae (Ciliata, Entodiniomorpha) of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) from Canadien Arctic. I. Entodiniidae // Can. J. Zool. - 1958. - Vol. 36 (5). - P. 819 - 825.
- Lynn D.H., Small E. B. Phylum Ciliophora, Doflein, 1901 / In: J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury (Eds.) An Illustrated Guide to the Protozoa (2 nd edit.) Soc. Protozool. - Lawrence, Kansas. 2000. - Vol. 1. - P. 371 - 656.
- Michalowski T. The volatile fatty acids production by ciliate protozoa in the rumen of sheep // Acta protozool., 1987, 26 (4), pp. 335 - 345.
- Michalowski T. Digestion and fermentation of the microcrystalline cellulose by the rumen ciliate protozoon *Eudiplodinium maggii* // Acta protozool. - 1997. - Vol. 36 (3). - P. 181 - 185.
- Muszynski P., Bochenek J. Some factors affecting the protein utilization by rumen Protozoa / Progr. Protozool. 6th Int. Congr. Protozool., Warszawa, July 5-11, 1981. Abstr. Pap. - Warszawa, 1981. - P. 264.
- Owen R.W., Coleman G.S. The uptake and utilization of bacteria, amino acids and carbohydrate by rumen ciliate *Entodinium longinucleatum* in relation to the

- sources of amino acids for protein synthesis // J. Appl. Bacter. - 1977. - Vol. 43(1). - P. 67- 74.
- Puytorac P. Phylum Ciliophora Doflein, 1901 / Traite de Zoologie: Infusories Cilies. (Eds. P. Grasse, P. de Puytorac). - Masson, Paris, 1994. - T. 2 (2). - P. 1 - 15.
- Schuberg A. Die Protozoen des Wiederkauermagens. 1. *Buetschlia*, *Isotricha*, *Dasytricha* and *Entodinium* // Zool. Jahrb. - 1888. - Bd. 3. - S. 365 - 418.
- Schubotz H. *Pycnothrix monocystoides*, nov. gen., nov. spec., ein neues ciliates Infusor aus dem Darm von *Procavia (Hyrax) capensis* (Pallas) // Denkschr. Med. Naturw. Ges., Jena. - 1909 [1908]. Bd. 13. - S. 1 - 18.
- Stein F. Uber mehrere neue im Pansen der Wiederkauer lebende Infusionsthier / Abh. K. bohm. Ges. Wiss. - 1859, [1857]. - Bd. 10. - S. 69 - 70.
- Strueder-Kypke M.C., Kornilova O.A., Lynn D.H. Phylogeny of Trichostome ciliates (Ciliophora, Litostomatea) endosymbiotic in the Yakut horse // 2006, в печати.

*O. A. Kornilova*

***Endosymbiotic ciliates in mammals***

SUMMARY

The revision of the subclass Trichostomatia was the main purpose of the work. In the new system the subclass Trichostomatia includes 3 orders (with the new one - Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n.), 23 families, 129 genera.

**О.А. Корнилова, С.М. Тугин**

## **Постановка некоторых экспериментов по сравнительному изучению поведения домашних собак**

Многие студенты и школьники интересуются изучением поведения различных животных. Они хотят проводить этологические эксперименты и готовы отчитываться о них в курсовых и дипломных работах, в докладах и на конференциях. Однако далеко не каждый из этих молодых исследователей ясно представляет, как именно он собирается проводить экспериментальную работу. Мы можем предложить несколько несложных методик по изучению поведения домашней собаки. Обязательное условие - иметь возможность проводить работу с несколькими особями собак разного пола, возраста и пород на протяжении нескольких недель, месяцев.

***Изучение распределения времени на различные формы поведения собаки во время выгула.*** Выгул собак осуществляется регулярно, без поводка, по определенному маршруту, за одинаковый промежуток времени (например, 30 минут, 45 минут, 1 час). Все формы поведения собаки отмечаются в дневнике наблюдений, и фиксируется их продолжительность по секундомеру. Среди обычных форм поведения можно назвать дефекацию и мочеиспускание, пробежки, мечение территории, обнюхивание предметов, контакт с другими собаками, с людьми, кошками, птицами и т.д. Некоторые собаки катаются по земле, копают землю, привлекают к игре человека, например, приносят брошенные предметы. При многократном повторе наблюдений можно выяснить бюджет времени каждой собаки во время выгула. Сравнение данных по распределению времени у собак разного пола, или возраста, или породы позволит провести оценку психофизиологических свойств каждой особи домашней собаки и всего вида в целом.

***Изучение возрастных изменений слуха у домашних собак.*** Это исследование можно проводить на небольшом числе собак на протяжении нескольких лет, или на большой выборке единовременно. В первом случае у собаки сначала вырабатывают условный рефлекс на ультразвуковой свисток, затем регулярно проверяют его. С возрастом слух у собак ухудшается, и они перестают реагировать на свисток. Во втором случае проверяется моментальная ориентировочная реакция собак на незнакомый звук

ультразвукового свистка. Сравнение также проводится с учетом возраста животного.

***Изучение цветового зрения.*** Этот метод использует выработку у собаки условного пищевого рефлекса на кормушку, окрашенную в яркий цвет. Несколько кормушек одинаковой формы, окрашенные в оттенки серого цвета, и одну цветную кормушку такой же формы располагают на значительном удалении друг от друга. В цветную кормушку помещают какое-нибудь лакомство, не имеющее сильного запаха, и не заметное на расстоянии. Собаку приводят, показывают ей издали все кормушки, затем отпускают и засекают направление. Цветовое зрение у собак слабое, однако некоторые цвета, особенно коротковолнового спектра (синий, фиолетовый) они все-таки иногда различают.

***Изучение отсроченной реакции.*** В присутствии собаки, у нее на виду, кладут лакомство под одну из трех одинаковых коробок. Затем собаку уводят на определенное время (5 мин., 10 мин., 30 мин., 1 час, 3 часа и т.д.), после чего приводят вновь и отпускают. Некоторое время собака помнит о спрятанном лакомстве и сразу начинает его искать под определенной коробкой. Но при долгом отсутствии собака забывает, под какой именно коробкой спрятана приманка, или вообще забывает об этом факте. Сравнительная оценка результатов эксперимента позволяет уточнить психофизиологические свойства отдельных особей собак, породы и вида в целом.

Кроме этих экспериментов, можно разработать ряд других, пригодных для использования в обычных условиях городской квартиры, парка, сада. Полученные числовые данные позволяют наполнить текст курсовой или дипломной работы по этологии не только словесным описанием наблюдений, но и интересными статистическими расчетами, графиками, диаграммами.

*O.A. Kornilova, S.M. Tugin*

**Some experiments on comparative studying behaviour of dogs**

### **Участие студентов и школьников в изучении поведения птиц**

Во всем мире существует практика привлечения к орнитологическим наблюдениям простых жителей городов и сел. В некоторых городах нашей страны принято обращаться за помощью к школьникам и студентам при массовых обследованиях орнитофауны, особенно в период сезонных миграций птиц. Вместе с тем, заслуживают внимания самостоятельные работы учащихся по изучению поведения определенной группы или вида птиц, которые проводятся на протяжении нескольких лет.

Так, например, студентами факультета биологии РГПУ им. А.И.Герцена были проведены интересные работы по обследованию зимующих в городе крякв, по их численности и пространственному распределению в разные периоды зимнего сезона. Результаты этого исследования были переданы орнитологам Зоологического института РАН.

Регулярно проводятся наблюдения за гнездовым поведением серой вороны в разных районах Санкт-Петербурга. Были выяснены интересные тенденции по выбору птицами для гнездования деревьев определенного вида и высоты. Поведение других видов городских птиц также является частым объектом для выполнения курсовых и дипломных работ студентов.

Особое место в научных исследованиях студентов биофака и геофака занимают наблюдения за поведением птиц на полевых практиках. Накоплены многолетние данные по весеннему прилету, гнездованию, питанию птиц в окрестностях географической станции "Железо" и биологической станции в пос. Вырица Ленинградской области.

Участие школьников и студентов в подобной исследовательской работе формирует у них полезные навыки наблюдений, а также обеспечивает знание местной орнитофауны.

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>В.Ф. Шуйский, Т.В. Максимова</i> Влияние первичной продукции планктона на скорость роста личинок хирономид ( <i>Chironomidae: Diptera</i> ) с фильтрационным типом питания (на примере <i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.)	3
<i>П.В. Озерский</i> Акустический мониторинг – перспективный подход к контролю состояния наземных экосистем	12
<i>О.А. Корнилова</i> Эндобионтные инфузории млекопитающих	21
<i>С.С. Рябова, Т.А. Иудина</i> Эколого-фаунистическая характеристика почвенных протистов прикорневой зоны ячменя	79
<i>А.В. Аванесян, И.С. Потапова</i> Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза	87
<i>Е.Е. Прохорова</i> Основные подходы к изучению генетических основ резистентности гастропод	91
<i>Л.В. Иванова, А.А. Дзюбина</i> Предварительные данные о пресноводных губках Или-Балхашского бассейна	102
<i>П.С. Горбунов, А.А. Медведева</i> Морфологический анализ клеточного состава гемолимфы шмелей <i>Vombus terrestris</i>	108
<i>Н.С. Серпокрыл</i> О постэмбриогенезе болотной камышевки ( <i>Acrocephalus palustris</i> Vechst., 1798)	114
<i>Е.Ю. Зуева</i> Коммуникация в группе лемурув Ленинградского зоопарка	126
<i>П.В. Озерский</i> О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения	137
<i>О.А. Корнилова, С.М. Тугин</i> Постановка некоторых экспериментов по сравнительному изучению поведения домашних собак	147
<i>О.А. Корнилова, С.М. Тугин</i> Участие студентов и школьников в изучении поведения птиц	149



Научное издание

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

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

**ВЫПУСК 6**

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

Лицензия ИД № 01957 от 05.06.2000

Подписано в печать 01.12.06. Формат 60x88 1/16  
Бумага офсетная. Печать оперативная.  
Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 9.4  
Тираж 500 экз. Заказ

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

Отпечатано в типографии РГПУ им. А.И.Герцена  
СПб, наб. реки Мойки, 48