БОТАНИКА, МИКОЛОГИЯ, ЗООЛОГИЯ, МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 593.1:576.8

О. А. Корнилова[1], *Л. В. Чистякова*[2], *Е. Б. Ягунова*[3]

ВИДЫ РОДА *BALANTIDIUM* ИЗ РЫБ И АМФИБИЙ: ДАННЫЕ МОРФОМЕТРИИ*

В состав рода *Balantidium* в настоящее время включают около восьмидесяти видов инфузорий-эндобионтов различных позвоночных и беспозвоночных животных. Эти инфузории были обнаружены в пищеварительном тракте различных пресноводных и морских рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий, птиц и млекопитающих, а также в пищеварительной системе некоторых насекомых и моллюсков. Виды рода *Balantidium* описаны по результатам светооптических наблюдений, и определение их видовой принадлежности основано в первую очередь на морфометрических данных. В представленной работе суммированы имеющиеся в литературе морфометрические данные по 42 видам рода *Balantidium* — эндобионтам рыб и амфибий. Выявлено несколько групп видов балантидиумов, сходных между собой по всем параметрам, указанным в первоописаниях. Показано, что для дифференциации видов рода *Balantidium* предпочтительно использовать следующую совокупность признаков: размеры клетки и макронуклеуса, соотношение длина вестибулюма / длина клетки, число дорзальных и вентральных кинет. Библиогр. 30 назв. Ил. 1. Табл. 4.

Ключевые слова: балантидиум, морфометрия, биоразнообразие.

SPECIES OF THE GENUS *BALANTIDIUM* FROM FISH AND AMPHIBIANS: MORPHOMETRIC DATA

O. A. Kornilova[1], L. V. Chistiakova[2], E. B. Yagunova[3]

[1] Herzen State Pedagogical University of Russia, 48, nab. r. Moyki, St. Petersburg, 191186, Russian Federation; 3kornilova@gmail.com

[2] St. Petersburg State University, Centre of Core Facilities «Culture Collection of Microorganisms (CCM)», Universitetskaya nab., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russian Federation; pelomixa@mail.ru

[3] St. Petersburg Electrotechnical University «LETI», ul. Professora Popova, 5, St. Petersburg, 197376, Russian Federation; katrin.home@mail.ru

The genus *Balantidium* includes about eighty species of ciliates parasitical in various vertebrates and invertebrates. These ciliates were found in the guts of different freshwater and saltwater fishes, amphibians (Anura and Caudata), birds and mammals, as well as in the digestive path of some insects and mollusks. Species of the genus *Balantidium* were described by the results of the light-optical

О. А. Корнилова (3kornilova@gmail.com): Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Российская Федерация, 191186, Санкт-Петербург, наб. р. Мойки, 48; Л. В. Чистякова (pelomixa@yandex.ru): СПбГУ, Ресурсный центр «Культивирование микроорганизмов», Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9; Е. Б. Ягунова (katrin.home@mail.ru): ГОУ ВПО Санкт-Петербургский государственный электротехнический университет «ЛЭТИ» им. В. И. Ульянова (Ленина), Российская Федерация, 197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 5.

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 12-04-00767-а) с использованием оборудования ресурсного центра СПбГУ «Культивирование микроорганизмов».

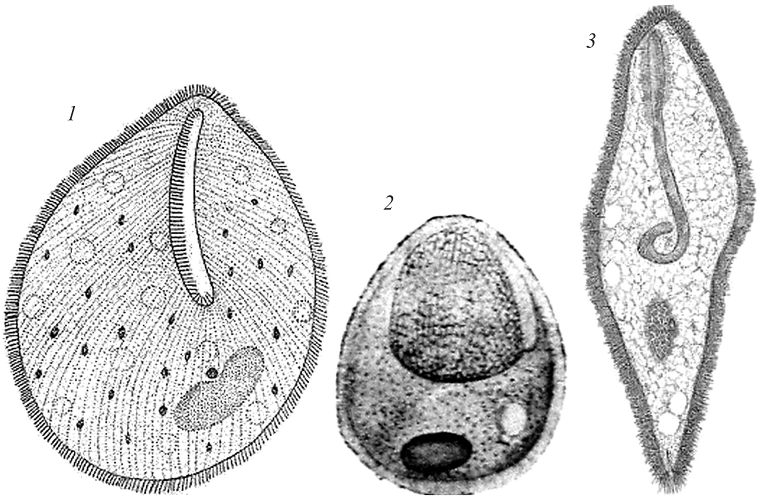
observations, and now determining of these species is based primarily on morphometric data. We summarized published morphometric data of 42 species of the genus *Balantidium* — fish and amphibian endobionts. Several groups of *Balantidium* species were found. All species in the group are similar to each other for all parameters specified in the original description. It is shown that in a differentiation of species of the genus *Balantidium* it is preferable to use following combination of features: the cell size and the size of macronucleus; vestibulum length to cell length ratio; the number of dorsal and ventral kinets. Refs 30. Figs 1. Tables 4.

Keywords: *Balantidium*, morphometric data, biodiversity.

В состав рода *Balantidium* в настоящее время включают около восьмидесяти видов инфузорий-эндобионтов различных позвоночных и беспозвоночных животных [1–3]. Спектр хозяев балантидиумов достаточно широк, эти протисты были обнаружены в пищеварительном тракте различных пресноводных и морских рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий, птиц и млекопитающих, а также в пищеварительной системе некоторых насекомых и моллюсков [4]. Все виды рода *Balantidium* были описаны исключительно по результатам светооптических наблюдений. Учитывая, что на светооптическом уровне у этих инфузорий практически не удается выявить каких-либо специфических морфологических признаков, пригодных для видовой идентификации, определение видовой принадлежности балантидиид было основано в первую очередь на морфометрических данных. Так, например, в определителе, приведенном Б. Л. Бхатия [5] в своей монографии, использованы следующие ключевые признаки: размеры клетки, диаметр макронуклеуса, отношение длины перистома к длине клетки, а также число сократительных вакуолей. Р. Хегнер [6] в 1934 г. указывал, что отличия по таким признакам, как размеры клетки и макронуклеуса, являются достаточными для выделения новых видов балантидиумов, и на основании этого описал *B. cunhamunizi, B. cameli, B. marsupialis, B. struthionis, B. philippiensis* и *B. wenrichi*. Однако необходимо отметить, что диапазоны варьирования отдельных признаков у разных видов балантидиумов зачастую существенно перекрываются. Кроме того, описания ряда представителей рода *Balantidium* в значительной степени фрагментарны и малоинформативны, что затрудняет их видовую идентификацию. Поэтому неудивительно, что в литературе, особенно в последнее время, поднимается вопрос о том, насколько валидными являются подобные описания, и, соответственно, насколько совокупность видов, включаемых в состав рода *Balantidium,* соответствует их реальному разнообразию [7–9].

Систематика наиболее изученной экологической группы балантидиумов — эндобионтов млекопитающих и птиц — крайне запутанна. Описание вида *B. coli* — первого исследованного представителя данной группы из кишечника человека — достаточно расплывчато, что позволяло некоторым исследователям дифференцировать балантидиумов из других теплокровных как самостоятельные виды при том, что они практически не отличались друг от друга по своему строению [4]. С другой стороны, размеры клетки *B. coli* варьируют в очень широких пределах, в связи с чем в литературе неоднократно высказывалось предположение, что в действительности этот вид — единственный, встречающийся в кишечнике различных теплокровных хозяев [4, 7–9]. В последние годы справедливость этого предположения подтверждается и результатами молекулярно-биологических исследований [8, 9]. Сравнение ряда изолятов балантидиумов, выделенных из кишечника теплокровных: человека и других видов приматов, свиней и страусов, по таким генетическим маркерам, как 18S рРНК и ITS1-5.8S рРНК-ITS2, показало, что все они принадлежат к одному виду *B. coli*. Согласно молекулярно-филогенетическому анализу по гену 18S рРНК, род *Balantidium* оказывается полифилетичным, отдельные клады на филогенетическом дереве образуют балантидиумы из теплокровных, *B. entozoon* и *B. ctenopharyngodoni*. На основании этих данных все представители рода *Balantidium* из теплокровных были выделены в новый род *Neobalantidium* с типовым видом *B. coli* [10].

Сложившаяся ситуация дает основания для сомнений в валидности многих, если не вообще всех видов рода *Balantidium,* и свидетельствует о необходимости таксономической ревизии этого рода. До настоящего времени не было проведено какого-либо обобщающего анализа имеющейся информации по балантидиумам из других групп хозяев. Наши представления о видах рода *Balantidium,* обитающих в пищеварительном тракте рыб и амфибий, а также беспозвоночных, как правило, ограничены первоописаниями, значительная часть которых была опубликована в XIX — первой половине XX века (рисунок).



Строение некоторых представителей рода *Balantidium*:
1 — B. andianusis, *2 — B. duodeni*, *3 — B. kirbyi* [4]

Целью настоящей работы являлось свести воедино разбросанные по публикациям имеющиеся морфометрические данные по большинству известных видов балантидиид — эндобионтов рыб и амфибий, и провести их сравнительный анализ в контексте применимости этих данных для дифференцировки видов рода *Balantidium.*

В описаниях трихостоматид традиционно большое внимание уделяют морфометрическим данным, тем более что инфузории этого таксона имеют в своем строении необычайно прочные опорные структуры, практически не деформирующиеся при фиксации в формалине. Для многих видов именно величина клетки, отношение ее длины к ширине, размеры макронуклеуса и вестибулюма являются главными диагностическими признаками. Особенно важны эти данные для дифференциации видов инфузорий, имеющих сравнительно мало характерных отличий.

Как видно из табл. 1 и 2, набор признаков, использованных различными авторами при описании видов рода *Balantidium,* варьирует в значительной степени. Для всех видов указаны длина и ширина клетки, в большинстве случаев — также соотношение

Таблица 1. **Морфометрические данные по видам рода *Balantidium* — эндобионтам рыб**

Виды	Длина клетки, мкм	Ширина клетки, мкм	Длина вести-булюма, мкм	Длина вести-булюма/клетки	Ширина вести-булюма, мкм	Длина Ма, мкм	Ширина Ма, мкм	Диаметр Ми, мкм (длина, ши-рина)	Число дорзаль-ных кинет	Число вентраль-ных кинет	Число сократи-тельных вакуолей
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B. ctenopharyngodoni Chen, 1955 по Li et al., 2007 [11]	**57,7** (37,3–77,9)	**31,5** (21,3–46,2)		1/5–1/6							
по Feng, 1992 [12]	**76,89** (67,20–91,20) 40–81	**37,27** (32,00–46,40) 22–48	**13,60** (11,20–16,00) 14 (9–22)	1/3–1/4	**4,18** (2,40–6,40)	**19,45** (16,00–24,00) 16,5	**13,66** (11,20–17,60) 7,3	**2,99** (1,6–3,20)	**30,85** (30–35)	**40,62** (40–50)	4
B. polyvacuolum Li, 1963 [2]	**131,14** (103,20–165,60)	**90,17** (72,00–108,00)	**27,84** (24,20–33,60)	1/4	**9,6** (7,2–12,0)	**42,64** (30–52,8)	**15,94** (12–19,2)	L 8,18 W 3,71	64–88	52–74	12–25
B. acanthuri Grim, 1989 [13]	**76,6** (50–95,5)	**45,6** (31,3–64)	**28,7** (15–36,3)	37,4%		**19,3** (14,5–25)	**9,1** (7,5–10,5)				
B. sigani Diamant, Wilbert, 1985 [14]	**73,1** (41,6–104,4)	**47,8** (28,7–73,1)	**39,8** (27,0–52,7)	50%		13–19	8–14	L 3–5 W 2–3,5			1
B. jocularum Grim, 1993 [15]	**119,5** (86,3–160)	**68,6** (47,5–97)	**44,4** (32–67,5)	37%		**35,2** (27–44,3)	**17,1** (13,8–20)	L 6–19,5 W 3–10	79	110	
B. strelkovi Ha, 1971 [16]	133–161	68–77				22,8–32,3	13,3–19,0	L 3,8 W 1,9			1
B. spinibarbichthys Ha, 1971 [16]	95–117	70–100				20,9–22,8	11,4–13,13	L 4,7 W 1,9			1
B. steinae Ha, 1971 [16]	51–56	32–43				13,3–17,1	4,7–6,6	1–1,5			1
B. zebrascopi Grim, 1992 [17]	**55,5** (45,3–63,8)	**21,5** (15,5–32,5)	**20** (16,3–23,8)	36%		**14,4** (9,3–17,5)	**8,2** (5,5–10)				2
B. procypri Zhao, Ma, 1992 [18]	204–312	112–136				**52,5**	**16,8**	L 5,7 W 3,7			

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B. prionurium Grim, 1985 [19]	**51** (37,5–90)	**42** (30–56)	**18,5** (14–24)	36%		12,5–22,5	7,5–15		30	45	
B. macrodextroral Grim, 2002 [20] 1	**175,18** (113–239)	**71,47** (44–94,5)	**36,9** (27,5–47,5)	21%		**18,3** (15–23)	**9,03** (7,3–12)	L 2,94 W 2,14	37,6	48,9	
2	**90,28** (82–102,5)	**35,85** (25–75)	**24,9** (18,9–35)	28%		**12,9** (7,5–18,9)	**8,32** (7,5–9,5)	L 2,39 W 2,29	34,2	37,3	
3	**102,8** (63–138,6)	**49,9** (30–83,8)	**29,9** (18–38,3)	29%		**17,4** (11–22,3)	**8,1** (4,8–10)	L 2,9 W 2,1	42,7	46,7	
B. fulinensis Feng, 1992 [12]	**119,55** (99,2–136,4)	**63,5** (47,72–76,88)	21–25	17%		**28,77** (25,0–32,24)	**11,9** (7,44–14,88)				3

Примечание. Ма — макронуклеус; Ми — микронуклеус; полужирным выделены средние значения параметров, в скобках — минимальное и максимальное; *B. ctenopharingodoni* — задняя кишка белого амура (пресноводные, сем. Карповые) *Ctenopharyngodon idella,* Китай [11, 12]; *B. polyvacuolum* — задняя кишка амурских чернобрюшек (пресноводные, сем. Карповые) *Xenocypris davidi, X. Argentea,* Китай [2]; *B. acanthuri* — кишка рыб-хирургов (морские, сем. Хирурговые) *Acanthurus xanthopterus, A. leucosternon,* Южная Африка [13]; *B. sigani* — кишка сиганов (морские, сем. Сигановые) *Siganus rivulatus, S. argenteus,* Красное море [14]; *B. jocularum* — просвет кишечника носача (морские, сем. Хирурговые) *Naso tuberosis,* Большой барьерный риф [15]; *B. strelkovi* — кишечник ильной циррины (пресноводные, сем. Карповые) *Cirrhinus molitorella,* Северный Вьетнам [16]; *B. spinibarbichthys, B. steinae* — кишечник колючих барбусов (пресноводные, сем. Карповые) *Spinibarbus denticulatus* (Северный Вьетнам) [16]; *B. zebrascopi* — просвет кишечника зебрасомы бурой (морские, сем. Хирурговые) *Zebrasoma scopas,* Большой барьерный риф [17]; *B. procypri* — средняя и задняя кишка проциприса (пресноводные, сем. Карповые) *Procypris rabaudi,* Китай [18]; *B. prionurium* — кишка прионура (морские, сем. Хирурговые) *Prionurus punctatus,* Калифорнийский залив [19]; *B. macrodextroral* — просвет кишечника хирурговых (морские): 1 — *Zebrasoma rostratum,* 2 — *Acanthurus guttatus,* 3 — *A. achilles,* Острова Тувалу [20]; *B. fulinensis* — кишка барбодеса (пресноводные, сем. Карповые) *Barbodes sinensis* [12].

Таблица 2. **Морфометрические данные по видам рода *Balantidium* — эндобионтам амфибий**

Виды	Длина клетки, мкм	Ширина клетки, мкм	Длина вестибулюма, мкм	Длина вестибулюма/клетки	Ширина вестибулюма, мкм	Длина Ма, мкм	Ширина Ма, мкм	Диаметр Ми, мкм	Число дорзальных кинет	Число вентральных кинет	Число сократительных вакуолей
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B. entozoon Ehrenberg, 1838 [7]	**83,3** (60–129)	**46,3** (38–58,3)	**27,7** (20–34)	33%		**21** (16,8–25,5)	**10,6** (7–14)	L 5,6 W 3,45	86,2 (76–97)		
B. andianusis Li et al., 2008 [1]	**158,6** (142,27–174,8)	**121,64** (105,4–137,5)	**78,22** (66,31–92,57)	50%	**10,45** (8,79–12,54)	**42,89** (36–54,72)	**22,2** (15,47–31,6)	**5,93** (4,78–7,62)	**86,85** (76–102)	**74,52** (63–84)	10
B. xenopi Puytorac and Grain, 1965 [21]	140–160	50–80				35	12	5–6			3–5
B. tigrinae Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**92,4** (73,1–108,7)	**45,3** (36,6–52,2)	**38,7** (22,0–56,4)	38%	**9,7** (6,3–20,9)	**30,6** (25,1–35,5)	**9,6** (7,3–12,5)		42	42	
B. megastomae Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**193,4** (133,7–249,7)	**104,3** (73,1–139,0)	**60,0** (30,3–100,3)	31,0%	**24,1** (11,5–56,4)	**44,7** (29,2–59,6)	24,9 (12,6–36,6)	4,2			
B. cyanophlycti Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**82,3** (51,2–104,6)	**33,6** (26,1–41,8)	**29,6** (23,0–39,7)	36,0%	**9,2** (6,0–12,5)	**17,6** (13,6–23,0)	**8,0** (5,2–10,4)	3,3	51	51	
B. corlissi Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**79,2** (70,0–93,0)	**38,7** (33,4–48,0)	**33,3** (24,0–42,8)	42,0%	**8,7** (6,3–12,5)	**19,4** (15,7–25,1)	**8,6** (7,3–10,4)				
B. mininucleatum Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**74,3** (50,0–85,7)	**37,3** (26,1–50,2)	**31,9** (12,5–50,2)	42,9%	**11,5** (10,4–14,6)	**12,2** (10,4–16,7)	**11,4** (9,4–15,7)		37	37	
B. ganapatii Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**186,6** (123,3–250,8)	**30,7** (21,9–47,0)	**32,1** (23,0–46,0)	17,2%	**5,6** (3,1–8,4)	**28,2** (15,7–40,7)	**10,6** (7,3–15,7)				
B. aurangabadensis Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**87,8** (71,1–112,8)	**43,6** (36,6–51,2)	**35,4** (27,1–42,8)	44,3%	**11,5** (9,4–14,6)	**23,8** (18,8–26,1)	**9,7** (7,3–10,5)		49	49	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B. ranae Shete, Krishnamurthy, 1984 [22]	**81,4** (70–89,9)	**50,4** (43,9–56,4)	**31,3** (23,0–39,7)	35,3%	**9,0** (7,3–12,5)	**21,5** (16,7–26,1)	**11,1** (8,4–13,6)		61	61	
B. kirbyi Rodriguez, 1939 [23]	**275** (149–345)	**78** (44–110)		50%		**51** (32–64)	**19** (12–26)	**2** (1–3)			3 (1–5)
B. tylototritonis Pal, Dasgupta, 1978 [24]	90,5–109,5	60,0–79,5		50%							2
B. elongatum Stein, 1867 [25]	208–297	69–130									
*по Senler, Yildiz, 2000 [26]	**161,40** (100,00–212,50)	**43,30** (30,00–62,50)	**40,95** (25,00–57,50)			**31,01** (25,00–50,00)	**14,20** (10,00–27,50)		**63,81** (50–80)	**66,24** (50–90)	
**по Senler, Yildiz, 2000 [26]	**141,80** (107,50–175,00)	**36,25** (30,00–47,50)	**37,10** (22,50–42,50)			**24,40** (17,50–30,00)	**12,35** (10,00–15,00)		**67,65** (60–79)	**74,94** (65–86)	
по Bhatia, 1936 [5]	90–124	39–53									2
B. rayi Pal, Dasgupta, 1978 [24]	59–69	45–55		60%							1
B. singaporensis Khan, Ip, 1986 [27]	**76,51** (54,6–98,8)	**50,93** (39–70,2)		30%		**17,6** (13–20,8)	**11,7** (7,8–15,6)	**2,6** (1,9–2,9)			
B. sinenesis Nie, 1935 [28]	160–275	70–170		30%							
B. amygdalli Bhatia, Gulati, 1927 [5]	**50**	**35**									1
B. bicavata Bhatia, Gulati, 1927 [5]	40–50	29–40									

Продолжение табл. 2

Виды	Длина клетки, мкм	Ширина клетки, мкм	Длина вестибулюма, мкм	Длина вестибулюма/клетки	Ширина вестибулюма, мкм	Длина Ма, мкм	Ширина Ма, мкм	Диаметр Ми, мкм	Число дорзальных кинет	Число вентральных кинет	Число сократительных вакуолей
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B. duodeni Stein, 1867 по Bhatia, 1936 [5]	74	56									1
по Nie, 1935 [28]	45–78,75	36–65,78		50%							
по Senler, Yildiz, 2000 [26]	**82,33** (55–150)	**62,94** (50–87,5)	**32,22** (25–50)			**19,67** (10–27,5)	**15,61** (10–25)		**128,60** (92–170)	**153** (130–190)	
B. giganteum Bezzenberger, 1904 [29]	205	133									4
по Bhatia, 1936 [5]	205	133									
по Nie, 1935 [28]	100–135	65–70		30%							
по Senler, Yildiz, 2000 [26]	100–112,5	37,5–52,5	25–32,5			25–37,5	10–20				
B. rotundum Bezzenberger, 1904 [29]	56	44									1
B. ranarum Ghosh, 1921 [5]	65	40									2
B. sushilii Ray, 1932 [5]	150–319	35–65									3
B. claperedei Mahoon, Khan, 1986 [26]	**62,21** (45–82,5)	**43,03** (32,5–62,5)	**29,66** (20–45)			**17,26** (12,5–27,5)	**12,16** (10–17,5)		**39,72** (35–44)	**39,08** (34–46)	
B. gracile Bezzenberger, 1904 [29]	360	30									2
по Bhatia, 1936 [5]	132–210	25–36									

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	**10**	11	12
B. helenae Bezzenberger, 1904 [29]	110–130	60–70									
по Bhatia, 1936 [5]	45–175	30–62				31–37	10–18	2,5–5			
по Senler, Yildiz, 2000 [26]	**88,85** (62,5–12,5)	**45** (30–77,5)	**33,15** (25–50)			**23,3** (15–32,5)	**11,65** (7,5–20)		**54** (48–64)	**57** (50–75)	
B. vanensis Senler, Yildiz, 2000 [26]	**166,1** (107,5–210)	**108,75** (75–150)	**76,9** (50–107,5)			**54,95** (37,5–100)	**21,3** (12,5–37,5)		**140,76** (105–185)	**140,26** (90–175)	
B. falciformis Walker, 1909 [30]	30–35	10–15				3,8–4,6					

Примечание. *B. entozoon* — прямая кишка лягушек *Rana temporaria*, *R. esculenta* (совр. назв. *Pelophylax esculentus*) [7]; *B. andianusis* — кишка китайской исполинской саламандры *Andrias davidianus*, Китай [1]; *B. xenopi* — кишка шпорцевой лягушки *Xenopus fraseri* [21]; *B. tigrinae, B. aurangabadensis, B. ranae* — прямая кишка лягушки *Rana tigrina* (совр. назв. *Hoplobatrachus tigerinus*), Индия [22]; *B. megastomae, B. cyanophlycti, B. corlissi, B. mininucleatum, B. ganapatii* — прямая кишка лягушки *Rana cyanophlyctis* (совр. назв. *Euphlyctis cyanophlyctis*), Индия [22]; *B. kirbyi* — кишка гладкой шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, Южная Африка [23]; *B. tylototritonis, B. rayi* — прямая кишка гималайского тритона *Tylototriton verrucosus*, Индия [24]; *B. elongatum* — кишка тритона *Triton taeniatus* (совр. назв. *Lissotriton vulgaris*) [25], лягушки *Rana ridibunda* (совр. назв. *Pelophylax ridibundus*), Турция (* — тонкая кишка, ** — толстая кишка, то же для табл. 4) [26], Индия [5]; *B. singaporensis* — прямая кишка жабы *Bufo melanostictus* (совр. назв. *Duttaphrynus melanostictus*), Сингапур [27]; *B. sinenesis* — прямая кишка лягушек *Rana nigromaculata* (совр. назв. *Pelophylax nigromaculatus*), *Rana plancyi* (совр. назв. *Pelophylax plancyi*), Китай [28]; *B. amygdalli* — прямая кишка жабы *Bufo macrotis* (совр. назв. *Ingerophrynus macrotis*), Индия [5]; *B. bicavata* — прямая кишка жабы *Bufo melanostictus* (совр. назв. *Duttaphrynus melanostictus*), Индия [5]; *B. duodeni* — кишка лягушек *Rana tigrina* (совр. назв. *Hoplobatrachus tigerinus*), Индия [5], *Rana esculenta* (совр. назв. *Pelophylax esculentus*), *Rana nigromaculata* (совр. назв. *Pelophylax nigromaculatus*) [28], *Rana ridibunda* (совр. назв. *Pelophylax ridibundus*), Турция [26]; *B. giganteum* — клоака лягушек *Rana esculenta* (совр. назв. *Pelophylax esculentus*) [29], Индия [5], *Rana nigromaculata* (совр. назв. *Pelophylax nigromaculatus*), *Rana plancyi* (совр. назв. *Pelophylax plancyi*) [28], *Rana ridibunda* (совр. назв. *Pelophylax ridibundus*), Турция [26]; *B. rotundum* — кишка лягушки *Rana esculenta* (совр. назв. *Pelophylax esculentus*), Индия [5, 29]; *B. ranarum* — прямая кишка лягушки *Rana tigrina* (совр. назв. *Hoplobatrachus tigerinus*), Индия [5]; *B. sushilii* — кишка лягушки *Rana tigrina* (совр. назв. *Hoplobatrachus tigerinus*), Индия [5]; *B. claperedei, B. vanensis* — прямая кишка лягушки *Rana ridibunda* (совр. назв. *Pelophylax ridibundus*), Турция [26]; *B. gracile* — прямая кишка лягушек *Rana cyanophlyctis* (совр. назв. *Euphlyctis cyanophlyctis*), *Rana hexadactyla* (совр. назв. *Euphlyctis hexadactylus*) [29], *Rana cyanophlyctis* (совр. назв. *Euphlyctis cyanophlyctis*), Индия [5]; *B. helenae* — прямая кишка лягушек *Rana limnocharys* (совр. назв. *Fejervarya limnocharis*), *Rana hexadactyla* (совр. назв. *Euphlyctis hexadactylus*), *Rana cyanophlyctis* (совр. назв. *Euphlyctis cyanophlyctis*), *Rana tigrina* (совр. назв. *Hoplobatrachus tigerinus*) [29], *Rana cyanophlyctis* (совр. назв. *Euphlyctis cyanophlyctis*), Индия [5], *Rana ridibunda* (совр. назв. *Pelophylax ridibundus*), Турция [26]; *B. falciformis* — кишка лягушки *Rana palustris* [30].

длины вестибулюма и длины клетки, длина и ширина макронуклеуса и число сократительных вакуолей. В некоторых публикациях, преимущественно современных авторов, использованы такие признаки, как размеры микронуклеуса, длина и ширина вестибулюма, количество дорзальных и вентральных кинет, диаметр сократительных вакуолей [1, 2, 11, 13, 15, 17, 19]. Нужно отметить, что иногда в описании приведено только среднее, без указания минимального и максимального значений, что сильно затрудняет сравнение видов по данному параметру [25, 29].

В связи с разнородностью информации, представленной различными авторами, мы, к сожалению, можем использовать для сравнительного анализа лишь ограниченное число морфометрических признаков. В первую очередь, это размеры клетки и размеры макронуклеуса, которые указаны в подавляющем большинстве описаний. Для того чтобы на основании некоторой размерной характеристики клетки можно было надежно различить два вида, достаточно, чтобы диапазоны варьирования этой характеристики не перекрывались. Нами были сопоставлены 42 вида по четырем размерным характеристикам (сравнивали данные, указанные в первоописаниях): ширина клетки,

Таблица 3. **Оценка сходства видов рода *Balantidium* — эндобионтов рыб**

№	Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Эндобионты пресноводных рыб																	
1	*B. ctenopharyngodoni* (по Li et al., 2007)	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
2	*B. ctenopharyngodoni* (по Chen, 1955)	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0
3	*B. ctenopharyngodoni* (по Feng, 1992)	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0
4	*B. strelkovi*	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
5	*B. spinibarbichthys*	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
6	*B. steinae*	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
7	*B. fulinensis*	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
Эндобионты морских рыб																	
8	*B. acanthuri*	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
9	*B. sigani*	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
10	*B. jocularum*	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
11	*B. zebrascopi*	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0
12	*B. procypri*	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
13	*B. prionurium*	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
14	*B. macrodextroral* 1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
15	*B. macrodextroral* 2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0
16	*B. macrodextroral* 3	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0

Примечание. Нумерация видов в строках и столбцах одинаковая. 1 — диапазоны значений признаков не перекрываются, 0 — перекрываются. То же для табл. 4.

Таблица 4. **Оценка сходства видов рода *Balantidium* — эндобионтов амфибий**

№ п.п	Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
1	*B. tigrinae*	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1
2	*B. megastomae*	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
3	*B. cyanophlycti*	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
4	*B. corlissi*	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
5	*B. mininucleatum*	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
6	*B. ganapatii*	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
7	*B. aurangabadensis*	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
8	*B. ranae*	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
9	*B. elongatum** (по Senler, Yildiz, 2000)	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
10	*B. elongatum*** (по Senler, Yildiz, 2000)	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1
11	*B. elongatum*	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	*B. elongatum* (по Bhatia, 1936)	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1
13	*B. tylototritonis*	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1

Окончание табл. 4

№ п.п	Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
14	*B. rayi*	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1
15	*B. singaporensis*	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
16	*B. sinenesis*	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
17	*B. claperedei* (по Senler, Yildiz, 2000)	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
18	*B. vanensis*	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
19	*B. bicavata*	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
20	*B. giganteum* (по Nie, 1935)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
21	*B. giganteum* (по Senler, Yildiz, 2000)	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1
22	*B. gracile* (по Bhatia, 1936)	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
23	*B. helenae* (по Bhatia, 1936)	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
24	*B. helenae* (по Bezzenberger, 1904)	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
25	*B. helenae* (по Senler, Yildiz, 2000)	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1
26	*B. sushilii*	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
27	*B. entozoon* (по Grim, Buonanno, 2009)	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1
28	*B. andianusis*	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
29	*B. falciformis*	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0

длина клетки, ширина макронуклеуса, длина макронуклеуса (табл. 3, 4). Таким образом, были выявлены те пары видов, которые можно надежно различить по указанным параметрам (отмечены в таблицах цифрой 1). В том случае, когда диапазоны значений признака перекрывались, оценивали степень перекрывания, а также возможность использования для различения видов других признаков. В зависимости от систематической принадлежности хозяев отдельно сравнивали балантидиумов — эндобионтов пресноводных и морских рыб, а также амфибий. Мы не рассматривали тех представителей рода *Balantidium*, которые хорошо различаются на основании специфических особенностей строения, вследствие чего некоторые авторы даже предлагали выделить их в состав отдельных родов [4]. Это *B. kirbyi* и *B. xenopi* (имеют «иглы» на поверхности клетки и сигмовидную глотку, нехарактерную для балантидиумов), *B. polyvacuolum* и *B. semilabeoi* (клетка сильно выпуклая с дорзальной стороны, на вентральной стороне имеется присоска) и *B. duodeni* (имеют уплощенную форму клетки с присоской на вентральной стороне). На основании проведенного анализа можно заключить следующее.

Эндобионты рыб. Большинство балантидиумов — эндобионтов рыб, как пресноводных, так и морских, хорошо различаются по размерам клетки и макронуклеуса. Сходны между собой (по **всем** известным характеристикам) оказались *B. ctenopharyngodoni* и *B. steinae* (из пресноводных рыб), а также *B. acanthuri* и *B. prionurum* (из морских рыб). С *B. acanthuri* и *B. prionurum* по размерам клетки и макронуклеуса сходны виды *B. sigani* и *B. macrodextroral,* однако *B. sigani* четко отличается по величине соотношения длина вестибулюма / длина клетки, а *B. macrodextroral* — по организации цилиатуры (размерам поля Вильнев—Брашон).

Эндобионты амфибий. По размерам клетки и макронуклеуса можно надежно отличить следующие виды: *B. falciformis, B. helenae, B. bicavata.* Уникальной особенностью *B. rayi* является очень длинный вестибулюм (длина вестибулюма составляет 60% от длины клетки). Группы сходных по всем известным параметрам видов образуют: 1) *B. entozoon, B. cyanophlycti, B. corlissi, B. aurangabadensis, B. ranae, B. singaporensis* и *B. mininucleatum*; 2) *B. tylotritonis* и *B. vanensis*; 3) *B. sushilii* и *B. ganapatii*; 4) *B. megastomae, B. elongatum, B. sinenesis.* С последней группой видов по размерам клетки и макронуклеуса сходны *B. vanensis* и *B. andianusis*, которые, однако, отличаются по соотношению длина вестибулюма / длина клетки. Между собой *B. vanensis* и *B. andianusis* различаются по количеству дорзальных и вентральных кинет.

Необходимо отметить, что в ряде случаев морфометрические данные, указанные для одного и того же вида разными авторами, существенно различаются между собой, как, например, для *B. giganteum* и *B. elongatum* [5, 25, 26, 28, 29]. В соответствии с приведенными в публикации Д. С. Ни [28] данными о размерах клеток, инфузории, отнесенные к виду *B. giganteum*, скорее соответствуют *B. helenae* [29], а виды, определенные Н. Г. Сенлер и И. Юлдис [7] как *B. giganteum* и *B. elongatum* [26], сходны между собой и скорее относятся к виду *B. entozoon*. Правда, следует иметь в виду, что в первоописаниях *B. giganteum* и *B. elongatum* не указаны размеры макронуклеуса. Кроме того, многие из описаний видов рода *Balantidium* были составлены по результатам изучения единичных экземпляров инфузорий и, соответственно, могут не отражать реального диапазона изменчивости размеров особей данного вида.

Таким образом, традиционные морфометрические характеристики имеют некоторую ценность для идентификации видов рода *Balantidium*, по крайней мере, среди эндобионтов рыб и амфибий, хотя, помимо размеров клетки и макронуклеуса, желательно использовать и другие признаки, такие как соотношение длина вестибулюма / длина клетки и количество дорзальных и вентральных кинет. Мы можем предположить, что видовые названия *B. cyanophlycti, B. corlissi, B. aurangabadensis, B. ranae, B. singaporensis* и *B. mininucleatu* являются младшими синонимами для вида *B. entozoon*; *B. megastomae, B. sinenesis* — для *B. elongatum*; *B. ganapatii* — для *B. sushilii.* В последние годы многие авторы указывают на необходимость использования в целях систематики балантидиид электронно-микроскопических и молекулярно-генетических данных [7–9]. Мы полагаем, что в связи со спецификой группы именно молекулярно-генетические данные могут сыграть решающую роль для уточнения видового состава рода *Balantidium,* однако до настоящего времени этот вопрос практически не разработан.

Литература

1. First report of two *Balantidium* species from the Chinese giant salamander, *Andrias davidianus*: *Balantidium sinensis* Nie 1935 and *Balantidium andianusis* n. sp. / Li M., Li D., Wang J., Zhang J., Gu Z., Ling F., Ke X., Gong X. // Parasitol. Res. 2008. Vol. 102. P. 605–611.

2. Redescription of *Balantidium polyvacuolum* Li 1963 (Class: Litostomatea) inhabiting the intestines of Xenocyprinae fishes in Hubei, China / Li M., Wang C., Wang J., Zhang J., Li A., Gong X., Ma H. // Parasitol. Res. 2009. Vol. 106. P. 177–182.

3. Catalogue of Life, Annual Checklist 2013. URL: http://www.catalogueoflife.org/ (дата обращения: 19.11.2013).

4. *Янковский А. В.* Тип Ciliophora Doflein, 1901 — Инфузории. Систематический обзор // Протисты. Ч. 2. СПб.: Наука, 2007. С. 415–977.

5. *Bhatia B. L.* Fauna of British India: Protozoa: Ciliophora**.** London: Taylor and Francis, 1936. 493 p.

6. *Hegner R.* Specificity in the genus *Balantidium* based on size and shape of body and macronucleus, with descriptions of six new species // Am. J. Epidemiol. 1934. Vol. 19. P. 38–67.

7. *Grim J. N., Buonanno F.* A re-description of the ciliate genus and type species, *Balantidium entozoon* // Eur. J. Protistol. 2009. Vol. 45. P. 147–182.

8. *Ponce-Gordo F., Jimenez R. E., Martinez-Diaz R. A.* Tentative identification of the species of *Balantidium* from ostriches (*Struthio camelus*) as *Balantidium coli*-like by analysis of polymorphic DNA // Vet. Parasitol. 2008. Vol. 157. P. 41–49.

9. *Ponce-Gordo F., Fronseca-Salamanca F., Martinez-Diaz R. A.* Genetic heterogeneity in internal transcribed spacer genes of *Balantidium coli* (Litostomatea, Ciliophora) // Protist. 2011. Vol. 162. P. 774–794.

10. *Pomajbikova K., Obornik M., Horak A., Petrzelkova K. J., Grim J. N.* et al. Novel insights into the genetic diversity of *Balantidium* and *Balantidium*-like cyst-forming ciliates // PLoS Negl Trop Dis. 2013. 7(3): e2140. doi:10.1371/journal.pntd.0002140

11. Light and scanning electron microscopic study of *Balantidium ctenopharyngodoni* Chen, 1955 (Class: Litostomatea) from China / Li M., Li D., Wang J., Zhang J., Gu Z., Gong X. // Parasitol. Res. 2007. Vol. 101. P. 185–192.

12. *Feng S. J.* Studies on a new ciliate, *Balantidium fulinensis* sp. nov., from the intestine of fishes // Acta Hydrobiol. Sin. 1992. Vol. 16, N 1. P. 66–70.

13. *Grim J. N.* The vestibuliferan ciliate *Balantidium acanthuri*, n. sp. from two species of the surgeonfish, genus *Acanthurus* // Arch. Protistenkd. 1989. Vol. 137. P. 157–160.

14. *Diamant A., Wilbert N. Balantidium sigani* sp. nov., a trichostome ciliate from red sea rabbitfish (Pisces, Siganidae) // Arch. Protistenkd. 1985. Vol. 129. P. 13–17.

15. *Grim J. N.* Description of somatic kineties and vestibular organization of *Balantidium jocularum* sp. n., possible taxonomic implications for the class Litostomatea and the genus *Balantidium* // Acta Protozool. 1993. Vol. 32. P. 37–45.

16. *Ha K. Y.* New ciliata from the intestine of freshwater fishes of northern Vietnam // Acta Protozool. 1971. Vol. 8, N 21. P. 261–282.

17. *Grim J. N.* Description of two sympatric and phylogenetically diverse ciliated protozoa, *Balantidium zebrascopi*, n. sp. and *Paracichlidotherus leeuwenhoeki*, n. gen., n. sp., symbionts in the intestines of the surgeonfish, *Zebrasoma scopas* // Trans. Am. Microsc. Soc. 1992. Vol. 111, N 2. P. 149–157.

18. *Zhao Y. J., Ma C. L.* A new species of parasitic *Balantidium* from the freshwater fishes of China (Trichostomatida: Balantidiidae) // Acta Zootaxonom. Sin. 1992. Vol. 17, N 1. P. 1–5.

19. *Grim J. N. Balantidium prionurium* n. sp., symbiont in the intestine of the surgeonfish, *Prionurus punctatus* // J. Protozool. 1985. Vol. 32, N 4. P. 587–588.

20. *Grim J. N., Clements K. D., Byfield T.* New species of *Balantidium* and *Paracichlidotherus* (Ciliophora) inhabiting the intestines of four surgeonfish species from the Tuvalu Islands, Pacific Ocean // J. Eukaryot. Microbiol. 2002. Vol. 49, N 2. P. 146–153.

21. *Puytorac P. D., Grain J.* Structure et ultrastructure de *Balantidium xenopi* sp. nov. Cilié trichostome parasite du batracien *Xenopus fraseri* Boul. // Protistologica. 1965. Vol. 1. P. 29–36.

22. *Shete S. G., Krishnamurthy R.* Observations on the rectal ciliates of the genus *Balantidium* Claparede and Lachman, 1858 from Indian amphibians *Rana tigrina* and *R. cyanophlyctis* // Arch. Protistenkd. 1984. Vol. 128. P. 179–194.

23. *Rodriguez J. M.* On the morphology of *Balantidium kirbyi* n. sp., from the Plathander // J. Parasitol. 1939. Vol. 25. P. 197–201.

24. *Pal N. L., Dasgupta B.* Observations on 2 new species of *Balantidium* in the indian salamander *Tylototriton verrucosus* (Caudata: Salamandridae) // Proc. Zool. Soc. Calcutta. 1978. Vol. 31, N 1–2. P. 47–52.

25. *Stein F. V.* Der Organismus der Infusionsthiere. II. Leipzig, 1867. 404 S.

26. *Senler N. G., Yildiz I.* The ciliate fauna in the digestive system of *Rana ridibunda* (Amphibia: Anura) I: *Balantidium* (Balantidiidae, Trichostomatida) // Turk. J. Zoolog. 2000. Vol. 24. P. 33–43.

27. *Khan M. M., Ip Y. K.* Parasites of toads from Singapore, with a description of *Balantidium singaporensis* sp. n. (Ciliophora: Balantidiidae) // Zoological Science. 1986. Vol. 3, N 33. P. 543–546.

28. *Nie D. S.* Intestinal ciliates of Amphibia of Nanking // Contr. Biol. Lab. Sc. Soc. China. 1935. Vol. 11, N 2. P. 47–95.

29. *Bezzenberger E.* Über Infusorien aus asiatischen Anuren // Arch. Protistenkd. 1904. Vol. 3. P. 138–174.

30. *Walker L. E.* Sporulation in the parasitic Ciliata //Arch. Protistenkd. 1909. Vol. 17. P. 297.

Статья поступила в редакцию 17 января 2014 г.

Сведения об авторах

Корнилова Ольга Анатольевна — доктор биологических наук, профессор
Чистякова Людмила Валерьевна — кандидат биологических наук
Ягунова Екатерина Борисовна — кандидат биологических наук

Kornilova Ol'ga A. — Doctor of Biology, Professor
Chistiakova Lyudmila V. — Ph.D.
Yagunova Ekaterina B. — Ph.D.