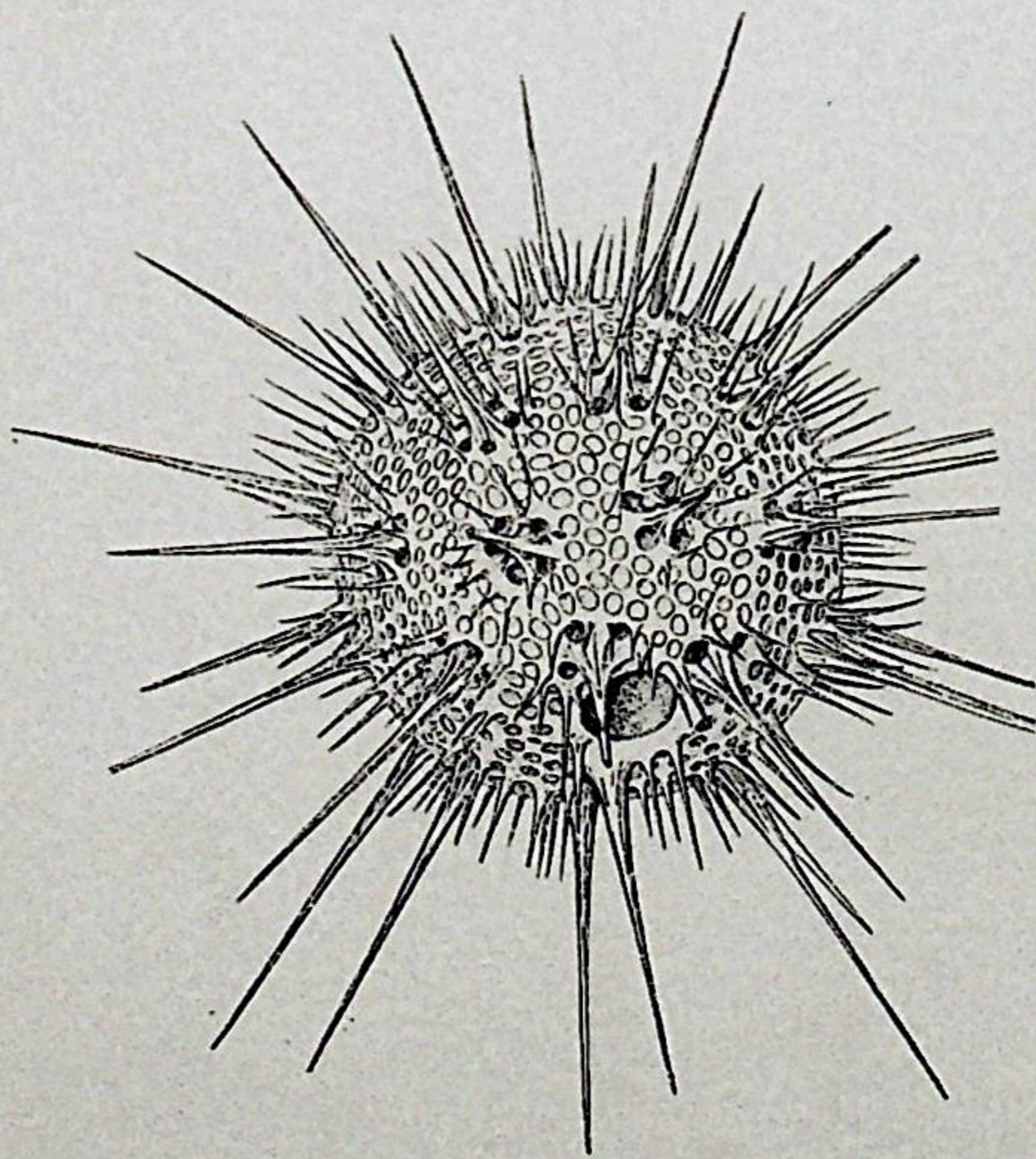


129  
АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ПРОСТЕЙШИХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 129

# ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ

Под редакцией М. В. Крылова

ЛЕНИНГРАД  
1985

THE LIFE CYCLES OF THE PROTOZOA

Edited by M. V. Krylov

Главный редактор  
директор Зоологического института АН СССР  
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

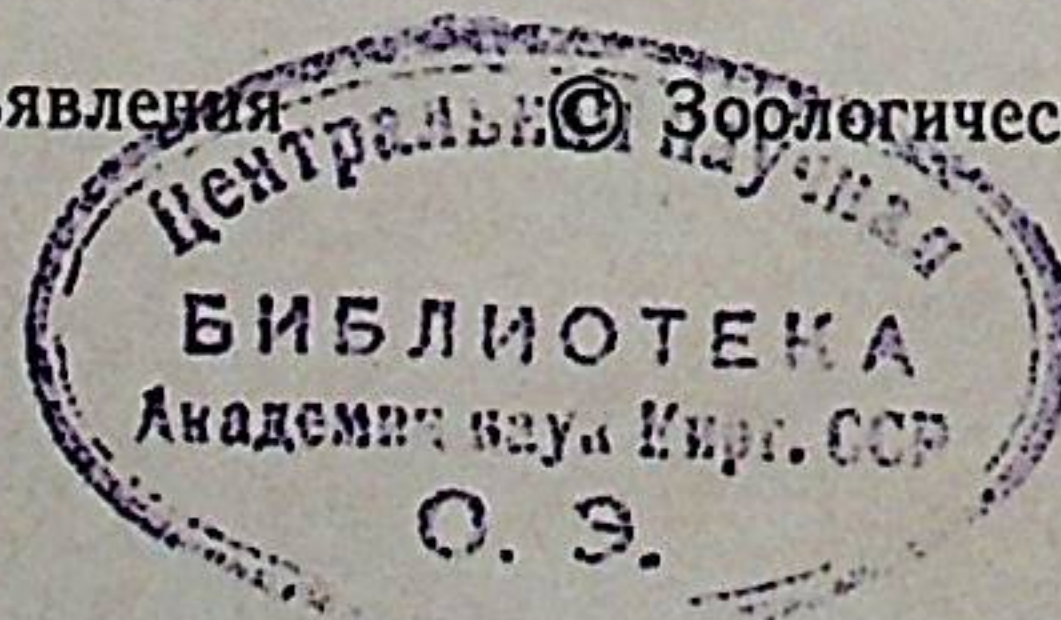
Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин,  
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, А. В. Неелов, В. А. Тряпцын,  
И. М. Фокин, В. В. Хлебович (зам. редактора), С. Я. Цалолыхин

Рецензенты:

Ю. С. Балашов, Д. В. Осипов

В сборник включены статьи о морфобиологических особенностях жизненных циклов трипаносом, фораминифер, грегариин и цилиофор. На основе оригинальных данных обсуждены вопросы плоидности и наличия генетических обменов у трипаносоматид, представлены сведения о развитии стадий жизненных циклов этих организмов на жидких и твердых питательных средах, дается обобщенная схема всех известных жизненных циклов фораминифер и рассматривается положение жизненных циклов фораминифер в общей смене ядерных фаз у разных групп эукариот, приводится описание стадий жизненных циклов грегариин из дождевых червей, на основе анализа жизненных циклов проведена ревизия большой группы цилиофор, даны диагнозы 22 родов перитрих.

2005000000—001  
Ж Без объявления  
055(02)3—85 Зоологический институт АН СССР, 1985



ВВЕДЕНИЕ

Огромное разнообразие простейших и древность их происхождения способствуют формированию в этой группе эукариот различных жизненных циклов.

Необычайная сложность и разнообразие жизненных циклов простейших создают ряд объективных трудностей при их изучении. Именно поэтому мы не имеем достаточно точных сведений о жизненных циклах некоторых, даже очень важных в практическом отношении групп одноклеточных животных. К таким организмам в первую очередь относятся трипаносоматиды, среди которых имеются возбудители опасных заболеваний человека и животных.

В настоящий сборник помещены три статьи, авторы которых, используя генетические и молекулярно-биологические методы, предприняли ряд исследований для решения вопроса о плоидности и наличии генетических обменов у этой важной группы простейших.

На основе оригинальных электронномикроскопических исследований и литературных данных дается обобщенная схема всех известных циклов развития фораминифер. Рассматривается положение жизненных циклов фораминифер в общей смене ядерных фаз у разных групп эукариот.

Получены интересные данные о выведении во внешнюю среду стадий жизненных циклов моноцистид.

В сборник включена также большая статья о жизненных циклах перитрих. На основе анализа жизненных циклов проведена серьезная ревизия большой группы цилиофор. Даны диагнозы 22 родов перитрих.

Все статьи написаны сотрудниками лаборатории протозоологии, либо при их участии (в соавторстве).

Таким образом, в сборнике содержится много новой информации о жизненных циклах одноклеточных животных, и это представляет большой интерес не только для протозологов, но и для биологов различных специальностей.

М. В. Крылов

М. В. Крылов, А. Г. Самовар, С. А. Подлипаев, А. С. Хаецкий

ИССЛЕДОВАНИЕ НАЛИЧИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА  
В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ *CRITHIDIA ONCORPELTI*  
(PROTOZOA, KINETOPLASTMONADA)

Проблема наличия полового размножения в жизненном цикле кинетопластид поднималась в литературе неоднократно и со стабильной регулярностью. Работы, в которых доказывалось присутствие полового процесса или, по крайней мере, генетического обмена у представителей этой группы простейших, подвергались сомнению. Однако через некоторое время появились новые свидетельства в пользу отвергаемой точки зрения, а последние вновь опровергались как малообоснованные (Noble, 1955; Walker, 1964; Baker, 1978; Tait, 1983).

Трудно представить, чтобы несуществующий процесс столь длительное время был объектом довольно пристального внимания исследователей. Вероятно, не последнюю роль играет и практическое значение, которое имеет разрешение этой проблемы. В специальной программе по трипаносомозам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) прямо указывается, что должны предприниматься дальнейшие исследования наличия полового размножения в жизненном цикле трипаносом, особенно в переносчиках, ввиду важного значения этого вопроса для решения проблем борьбы с трипаносомозами (WHO, 1976). Прогресс в исследовании проблемы сексуальности трипаносом будет оказывать заметное влияние, в первую очередь, на изучение таких практически важных вопросов, как антигенные различия у патогенных видов трипаносом и развитие у них лекарственной резистентности (Baker, 1978). Старые работы, в которых сообщалось о наличии полового процесса в жизненном цикле трипаносом, в настоящее время воспринимаются исследователями как малоубедительные и необоснованные. Морфологические доказательства сингамии, вообще, считаются недостаточными свидетельствами таких процессов; лишь экспериментальная демонстрация генетической рекомбинации может служить существенным доказательством (Vickerman, Lumsden, 1978; Tait, 1983).

Однако пока что экспериментальный подход был ограничен всего лишь несколькими попытками показать передачу резистентности к лекарственным препаратам у трипаносом (Amrein, 1957; Amrein, Fulton, 1959; Amrein, 1965; Hawking, Walker, 1966). Во всех этих работах были получены отрицательные результаты. Подробный анализ этих исследований мы проведем ниже. Здесь же отметим, что, не говоря уже о качественном их уровне, количество их явно недостаточно для окончательного заключения об отсутствии генетических обменов у кинетопластид. Исключение возможности присутствия полового процесса или каких-то его форм в жизненном цикле кинетопластид было бы преждевременным. Хорошо известно, что механизмы генетического обмена у бактерий были открыты и исследованы сравнительно недавно, а у таксономически более близких к кинетопластидам динофлагеллят буквально в последние годы было доказано наличие неизвестного у них ранее полового процесса. Точки зрения многих исследователей на эту проблему сходятся в том, что для ее решения необходимы новые исследования с использованием в первую очередь экспериментальных методов, включаю-

щих в себя применение генетических маркеров по резистентности и изоферментам (Baker, 1978; Tait, 1983).

В то же время, очевидно, не следует абсолютно отрицательно относиться и к данным морфологических исследований. Приведем лишь наиболее интересные сообщения на эту тему. Так Деан и Милдер (Deane, Milder, 1966) в культурах *Trypanosoma conorhini* обнаружили агрегаты клеток, которые они назвали „цистоподобными телами“. Как оказалось, эти „тела“ образуются в результате слияния цитоплазмы нескольких эпимастигот. В общей цитоплазме происходит перераспределение кинетопластов и ядер между дочерними эпимастиготами, которые формируются внутри этих тел, а затем выходят наружу. Авторы предположили, что даже если наблюдаемое ими явление и не включает в себя мейоз, то перераспределение ДНК-содержащих органелл из разных материнских эпимастигот может служить формой генетического обмена у этого вида трипаносом. Исследования на ультраструктурном уровне, проведенные этими же авторами, подтвердили результаты наблюдений их предыдущей работы. Кроме того, замечено, что в некоторых эпимастиготах происходит как бы слияние кинетопласта и ядра. Предполагается, что это также может иметь генетическое значение (Deane, Milder, 1972).

Сходный процесс наблюдался Бренером (Brenner, 1972) на нескольких штаммах *Trypanosoma cruzi*. Амастиготные формы в кишечнике клопов *Triatoma infestans* сливались, происходила реорганизация ДНК-содержащих органелл, и новые жгутиконосцы отделялись из этой слившейся массы клеток. Автор также предположил, что во время слияния клеток и реорганизации ДНК-содержащих органелл не исключено наличие генетического обмена. Эти данные переисследовались Бакером и Прайсом (Baker, Price, 1973) на культуральных формах *T. cruzi*. В начальных стадиях роста культуры они наблюдали под электронным микроскопом агрегаты клеток, сходные с описанными Бренером, но не выявили слияния цитоплазмы трипаносом.

У *Trypanosoma brucei* и *Trypanosoma congolense* также были обнаружены (как в клетках кишечника мух *Glossina* так и в культуре) гигантские формы трипаносом с несколькими ядрами (Evans, Ellis, 1979). Авторы предполагают, что эти гигантские формы могут являться результатом слияния двух или более трипаносом, между которыми, возможно, имеет место генетический обмен.

Хотя рассмотренные результаты морфологических исследований и дают свидетельства о слиянии цитоплазмы клеток и даже о перераспределении ДНК-содержащих органелл в слившейся цитоплазме, однако они не могут дать окончательного ответа на вопрос о сексуальности трипаносом вследствие невозможности продемонстрировать генетическую рекомбинацию. Нельзя не согласиться с Тэйтом (Tait, 1983) в том, что до тех пор пока не будет показана кариогамия или мейоз, все эти сообщения (даже о слиянии клеток) будут подвергаться сомнению, и что для доказательства существования половых процессов необходимо применять кроме классических (цитологических и морфологических) и новые методы.

Одним из таких методов, который в последнее время находит применение в исследовании проблемы сексуальности кинетопластид, является метод использования изоферментных маркеров. Так, например, на основе анализа электрофоретических вариаций 19 ферментов у серий изолятов *Trypanosoma brucei brucei* Тэйт (Tait, 1980) пришел к выводу о том, что исследуемые трипаносомы диплоидны и подвергаются случайным спариваниям и рекомбинации. Это заключение автор вывел, исходя из полученных им гибридных образцов полос изоферментов, которые оказались сходными с аналогичными образцами гетерозигот у других организмов, имеющих половой процесс. Кроме того, частота

аллелей вариантов исследуемых энзимов не отличалась от частоты, предписываемой уравнением Харди — Вейнберга. Совсем недавно были проанализированы еще две природные популяции *T. brucei* этим же способом, и автор пришел к аналогичным выводам о диплоидности и наличии генетических рекомбинаций у этого вида трипаносом (Tait, 1983).

Изучение ферментативной изменчивости у штаммов *Trypanosoma cruzi* из природных популяций показало, что эти трипаносомы, по-видимому, диплоидны и не имеют генетических обменов. В то же время предполагается, что в какое-то время в своем эволюционном прошлом они имели половое размножение (Tibaogenc et al., 1981a). Аналогичные исследования с помощью изоферментов проведены на штаммах лейшманий; результаты дали возможность предположить, что эти жгутиконосцы имеют диплоидную структуру генома и способны к генетическому обмену (Maazoun et al., 1982).

Таким образом, в последнее время появился ряд работ, в которых на основе изучения вариаций ферментов природных популяций кинетопластид доказываются наличие или отсутствие генетических рекомбинаций у изучаемых видов. Насколько эти доказательства объективны и отвечают действительности, покажут дальнейшие исследования, в то же время следует отметить, что эти работы, по крайней мере, поставили под сомнение общепринятую точку зрения об отсутствии полового процесса или каких-то его форм у кинетопластид.

Хотя применение электрофореза ферментов для исследования разбираемого вопроса актуально и перспективно, однако сам по себе этот метод, очевидно, не может дать окончательного и прямого доказательства наличия генетического обмена у изучаемых организмов. На основе только одного этого метода можно, вероятно, показать наличие рекомбинантного фенотипа в популяции изучаемых организмов, но невозможно его выделить и непосредственно продемонстрировать, как происходит рекомбинация.

Это можно сделать с помощью селективных маркеров, в частности, маркеров лекарственной устойчивости. Использование маркеров резистентности для демонстрации генетических обменов имеет ряд преимуществ по сравнению с другими методами.

Во-первых, применение маркеров резистентности позволяет выделить рекомбинантный фенотип при очень низкой частоте его появления в исследуемой популяции организмов, что сделать другими методами затруднительно, если вообще возможно; во-вторых, как отмечает Тэйт (Tait, 1983), нет необходимости в предварительном поиске стадии жизненного цикла организма, на которой предполагается наличие полового процесса; напротив, эта стадия жизненного цикла может быть легко определена посредством селекции рекомбинантов в различных точках жизненного цикла; и, в-третьих, если в результате применения маркеров резистентности показано, что рекомбинант с двойной устойчивостью происходит из одной клетки (т. е. из одного генома) и что он не является результатом вторичной мутации в одном из родительских генотипов, то обеспечивается четкое доказательство наличия полового процесса или, по крайней мере, генетического обмена у организмов исследуемого вида.

Таким образом, маркеры резистентности могут успешно применяться для исследования проблемы сексуальности кинетопластид. Небольшое число работ, в которых они использовались объясняется, вероятно, трудностью получения резистентных фенотипов, удовлетворяющих требованиям, предъявляемым к ним как к генетическим маркерам, а именно: резистентность должна быть стабильной (т. е. иметь генетическую природу) и специфической (т. е. резистентные штаммы не должны проявлять перекрестную устойчивость).

Ввиду преимуществ использования маркеров резистентности для

исследования рассматриваемого вопроса они и нашли применение в настоящей работе. Но следует отметить, что исследования с помощью резистентных штаммов паразитов имеют важное значение и по другой причине. В настоящее время в медицине и ветеринарии (в том числе при лечении трипаносомозов и лейшманиозов) очень остро стоит проблема лекарственной резистентности. Получение устойчивых к антибиотикам штаммов паразитов, анализ возникновения и стабильности полученной резистентности могут дать много информации, необходимой для разработки этой проблемы, в частности, для изучения механизмов возникновения и сохранения лекарственной резистентности в популяциях паразитических кинетопластид. В то же время исследование вопроса о сексуальности трипаносоматид имеет важное значение и для решения проблемы лекарственной резистентности, так как в данном случае непосредственно затрагивается изучение механизмов распространения устойчивости к лекарственным препаратам в популяциях паразитических простейших.

Приступая к изучению проблемы сексуальности кинетопластид, мы исходили из предположения, что у таксономически низших групп этих организмов больше вероятности встретить какие-то формы половых процессов, если даже у высших трипаносоматид они действительно отсутствуют. Вследствие этого в качестве объекта были выбраны жгутиконосцы из рода *Crithidia* и, в частности, *C. oncopelti*. Кроме того, критидии оказались удобными объектами для лабораторных исследований с их способностью культивироваться на жидких и твердых средах и давать биомассу клеток, достаточную для исследований различными методами.

Целью настоящей работы явилось исследование вопроса о наличии (или отсутствии) генетического обмена в жизненном цикле паразитического жгутиконосца *Crithidia oncopelti*. Непосредственной задачей исследования было получение резистентных штаммов *C. oncopelti*, которые могли бы служить в качестве генетических маркеров, и проведение экспериментов по выявлению генетического обмена (или его отсутствия) с полученными маркерами резистентности.

Предварительное сообщение по данной работе было сделано на Третьем всесоюзном съезде протозоологов (Крылов и др., 1982).

#### Материалы и методика

Аксеничная культура *Crithidia oncopelti* была получена с кафедры молекулярной биологии Московского государственного университета от Г. Н. Зайцевой.\*

Культуры вели на жидкой казеинно-дрожжевой среде (Сухарева-Немакова и др., 1969) с некоторыми модификациями. Состав среды:  $KCl$  — 0,42 г,  $NaCl$  — 5 г,  $KH_2PO_4$  — 0,272 г,  $Na_2HPO_4$  — 2,6 г, глюкоза — 20 г, гидролизат казеина — 15 г, дрожжевой экстракт — 15 г, раствор микроэлементов (Newton, 1956) — 10 мл, вода дистиллированная — до 1 л. Среду нагревали до кипения и освобождали от осадка после центрифугирования (3000 об/мин, 20 мин), pH среды доводили до 7,5, используя 10н  $NaOH$  или 10н  $HCl$ . Стерилизацию среды проводили в автоклаве ГК-100-2 при следующем режиме — давление 0,5 атм. в течение 30 мин.

Культуры критидий вели в пробирках, содержащих по 3 мл среды при температуре 24—25°С. Пересадки на свежую среду производили через 6—7 суток. Посевная доза составляла  $(1—1,5) \times 10^7$  клеток в 1 мл среды.

\* Пользуясь случаем, выражаем искреннюю признательность Г. Н. Зайцевой за любезно предоставленную культуру *C. oncopelti*.

Густоту клеточных суспензий определяли путем подсчета клеток в камере Горяева. Число клеточных поколений и время поколения определяли по Перту (Перт, 1978).

В результате скрининга большого количества веществ были выбраны антибиотики хлорамфеникол („Serga“) и циклогексимида („Koch-Light“), которые достаточно хорошо ингибируют рост культур *S. oncopelti*. Выбор хлорамфеникола и циклогексимида определялся также и тем, что их механизмы действия специфичны и сравнительно полно изучены на различных организмах. Циклогексимида подавляет белковый синтез на цитоплазматических рибосомах и неэффективен по отношению к митохондриальным рибосомам. Хлорамфеникол же, напротив, является ингибитором митохондриального синтеза белка у эукариот и не действует на цитоплазматические рибосомы (Ашмарин, Ключарев, 1975). Таков же характер действия этих антибиотиков и на клетки *S. oncopelti* (Chesters, 1966; Cross, 1966; Зайцева и др., 1971; Сыромятников и др., 1973).

Исходные растворы антибиотиков готовили следующим образом. Циклогексимида растворяли в стерильной дистиллированной воде и хранили в холодильнике при 4°С не более двух недель. Хлорамфеникол растворяли в 70%-ном этиловом спирте. Срок хранения при 4°С — не более одной недели. Нужные концентрации антибиотиков получали, добавляя исходные растворы в пробирки со средами непосредственно перед посевом культур. Раствор хлорамфеникола добавляли в среду с таким расчетом, чтобы конечная концентрация этилового спирта в культуральной среде не превышала 0,8%. Этот уровень растворителя не влиял на рост контрольных культур. Отмывку от антибиотиков производили три раза свежей средой с помощью центрифугирования (3000 об/мин в течение 3 мин). Во всех экспериментах использовались только свежеприготовленные исходные растворы антибиотиков.

Устойчивость к циклогексимида и хлорамфениколу вырабатывали посредством культивирования паразитов в средах с постепенно возрастающими концентрациями антибиотиков. Селекцию начинали с субингибиторных концентраций: 0,25 мкг/мл циклогексимида и 25 мкг/мл хлорамфеникола. Пересев на среду с повышенной концентрацией ингибитора производился при достижении культурой критидий хорошего уровня роста на предыдущей ступени селекции. Доза посева в начале выработки устойчивости составляла  $(2-1,5) \times 10^7$  клеток в 1 мл среды. При достижении необходимых для дальнейших исследований уровней резистентности пересадки проводили, засевая по  $1 \times 10^7$  клеток в 1 мл среды.

Клоны *S. oncopelti* получали по методике, описанной в работе Хаецкого (Хаецкий, 1982).

Для проведения опытов по исследованию наличия генетического обмена использовались штамм, устойчивый к 100 мкг/мл циклогексимида (*Chx<sup>R100</sup>*) и штамм, устойчивый к 2,5 мг/мл хлорамфеникола (*Cap<sup>R2,5</sup>*). Методика этих опытов заключалась в следующем. Культуры исходных резистентных штаммов отмывались от антибиотиков с помощью центрифугирования или трехкратным пассажем на средах без ингибиторов. Отмытые от антибиотиков жгутиконосцы резистентных штаммов смешивались между собой при посеве в пробирки со свежей средой. В пробирки засеивали по  $0,5 \times 10^7$  клеток в 1 мл среды каждого устойчивого штамма. Аналогичную процедуру проводили с исходным чувствительным штаммом (*SOM*) и отдельно с каждым из резистентных штаммов, не смешивая клетки разных штаммов между собой. В дальнейшем смесь резистентных штаммов служила опытной культурой, а культуры отдельных штаммов *Chx<sup>R100</sup>* и *Cap<sup>R2,5</sup>*, а также чувствительного штамма *SOM* служили в качестве контрольных. Через 7 суток культивирования опытную (смесь резистентных штам-

мов) и контрольные (отдельные штаммы) культуры подвергали одновременно и последовательному действию циклогексимида и хлорамфеникола.

При одновременном действии антибиотиков смесь резистентных штаммов засеивали на среду (доза посева —  $1 \times 10^7$  кл. в 1 мл среды) с хлорамфениколом и циклогексимида. То же самое производили с контрольными культурами, которые, кроме того, подвергали действию циклогексимида и хлорамфеникола по отдельности, засеивая их на среду с циклогексимида или на среду с хлорамфениколом. Во всех опытах использовались следующие концентрации антибиотиков: 2,5 мг/мл хлорамфеникола и 100 мкг/мл циклогексимида.

При последовательном действии ингибиторов смесь штаммов засеивали на среду с циклогексимида, выдерживали 10 суток, а затем пересевали на среду с хлорамфениколом, предварительно отмывая культуры от циклогексимида с помощью центрифугирования. Эту же процедуру производили с контрольными культурами. Все эти эксперименты проводили в пробирках со средой объемом 3 мл. Тестировать культуры в обратном порядке представляется нецелесообразным ввиду того, что хлорамфеникол не оказывает необратимого летального действия на критидий в условиях проводимых опытов.

Для выяснения возможных путей передачи резистентности между устойчивыми штаммами были проделаны эксперименты с использованием культуральной жидкости. Культуры штаммов *Cap<sup>R2,5</sup>*, *Chx<sup>R100</sup>* и *SOM*, отмытые от антибиотиков, выращивались на средах без ингибиторов (в 100-миллилитровых колбах с 20 мл среды) в течение 7 суток. Затем среду, на которой культивировались критидии этих штаммов, очищали от клеток путем фильтрования через фильтры Зейтца. Полученные культуральные жидкости добавляли к свежей среде в пропорции 1:1 (1,5 мл фильтрата: 1,5 мл среды).

На приготовленные таким образом среды в пробирках засеивали жгутиконосцев резистентных и чувствительного штаммов, выращенных отдельно от тех, из которых получали фильтраты, в следующем порядке: в пробирки с культуральной жидкостью от штамма, устойчивого к циклогексимида, засеивали жгутиконосцев резистентного к хлорамфениколу и чувствительного штаммов, а на среду с фильтратом от штамма *Cap<sup>R2,5</sup>* — критидий штаммов *Chx<sup>R100</sup>* и *SOM*. Пробирки с культуральной жидкостью, отфильтрованной из среды, на которой выращивали флагеллят чувствительного штамма *SOM*, засеивали критидиями этого же штамма. Эта культура служила контролем. После 5 суток культивирования исследуемые культуры подвергались воздействию ингибиторов, т. е. засеивались на среду с циклогексимида или хлорамфениколом, в зависимости от схемы опыта.

Кривые роста культур строили по результатам подсчета накопления клеток. При необходимости, сравнивая различные кривые роста исследуемых культур, определяли статистическую достоверность полученных различий с помощью критерия Стьюдента.

Все необходимые эксперименты проводили не менее трех раз.

### Результаты

Резистентные к циклогексимида и хлорамфениколу штаммы *S. oncopelti* были получены культивированием жгутиконосцев исходного чувствительного штамма *SOM* на средах с постепенно возрастающими концентрациями антибиотиков. Для получения устойчивых к 20, 50, 100 и 300 мкг/мл циклогексимида понадобилось произвести 28, 34, 39, 45 пассажей, что составило примерно 105, 125, 145 и 165 клеточных поколений (рис. 1). Резистентности к 2,5 мг/мл хлорамфеникола критидии достигли через 44 посева (150 поколений) с начала селекции (рис. 2).

Путем одношаговой селекции получить устойчивые штаммы не удалось. Таким образом, резистентность к циклогексимиду и хлорамфениколу развивалась у критидий градуально в течение длительного времени.

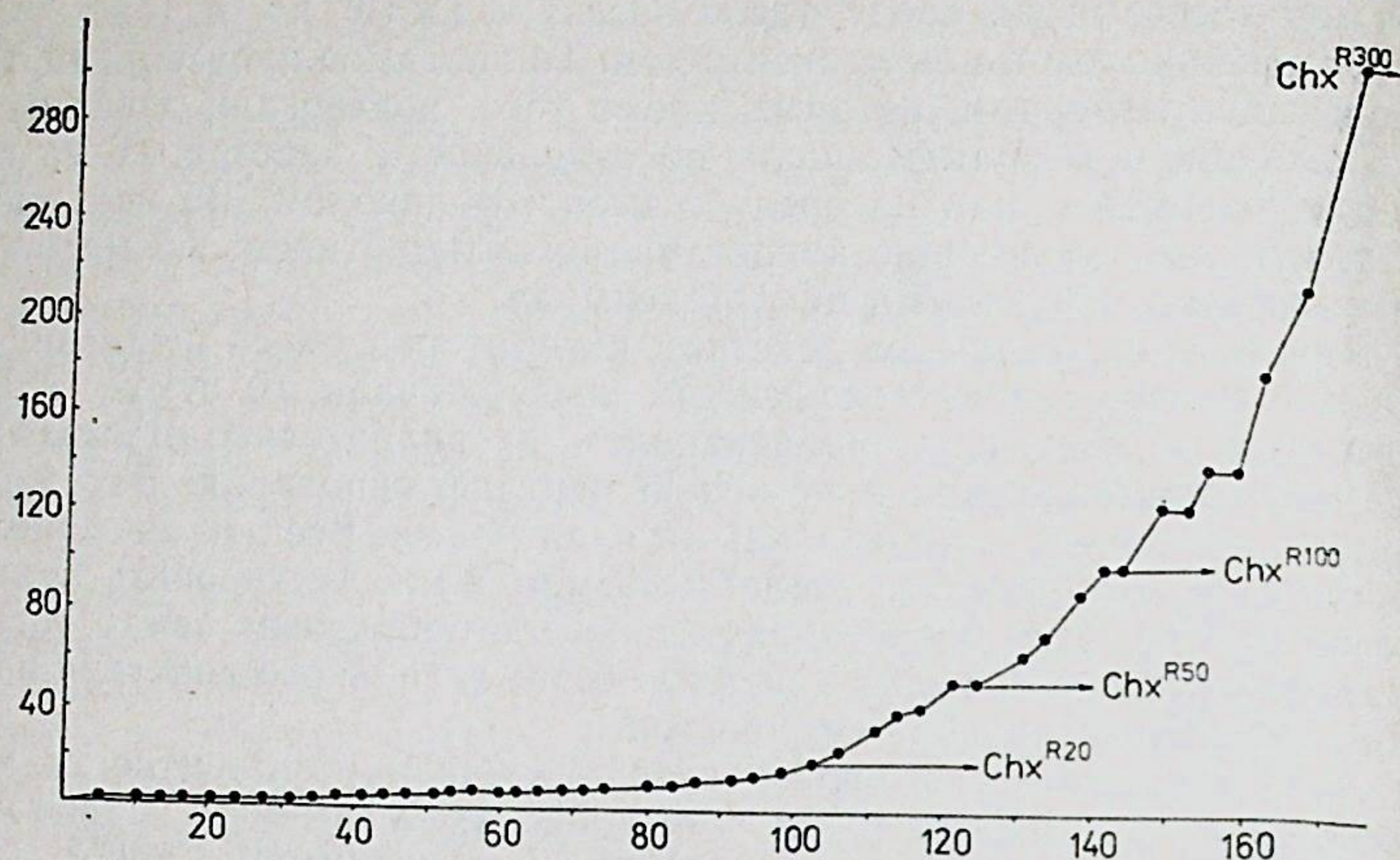


Рис. 1. Получение штаммов *S. opscopelti* резистентных к 20, 50, 100 и 300 мкг/мл циклогексимида ( $Chx^{R20}$ ,  $Chx^{R50}$ ,  $Chx^{R100}$ ,  $Chx^{R300}$ , соответственно).

По оси ординат — концентрация хлорамфеникола в культуральной среде, мг/мл.  
По оси абсцисс — число клеточных генераций.

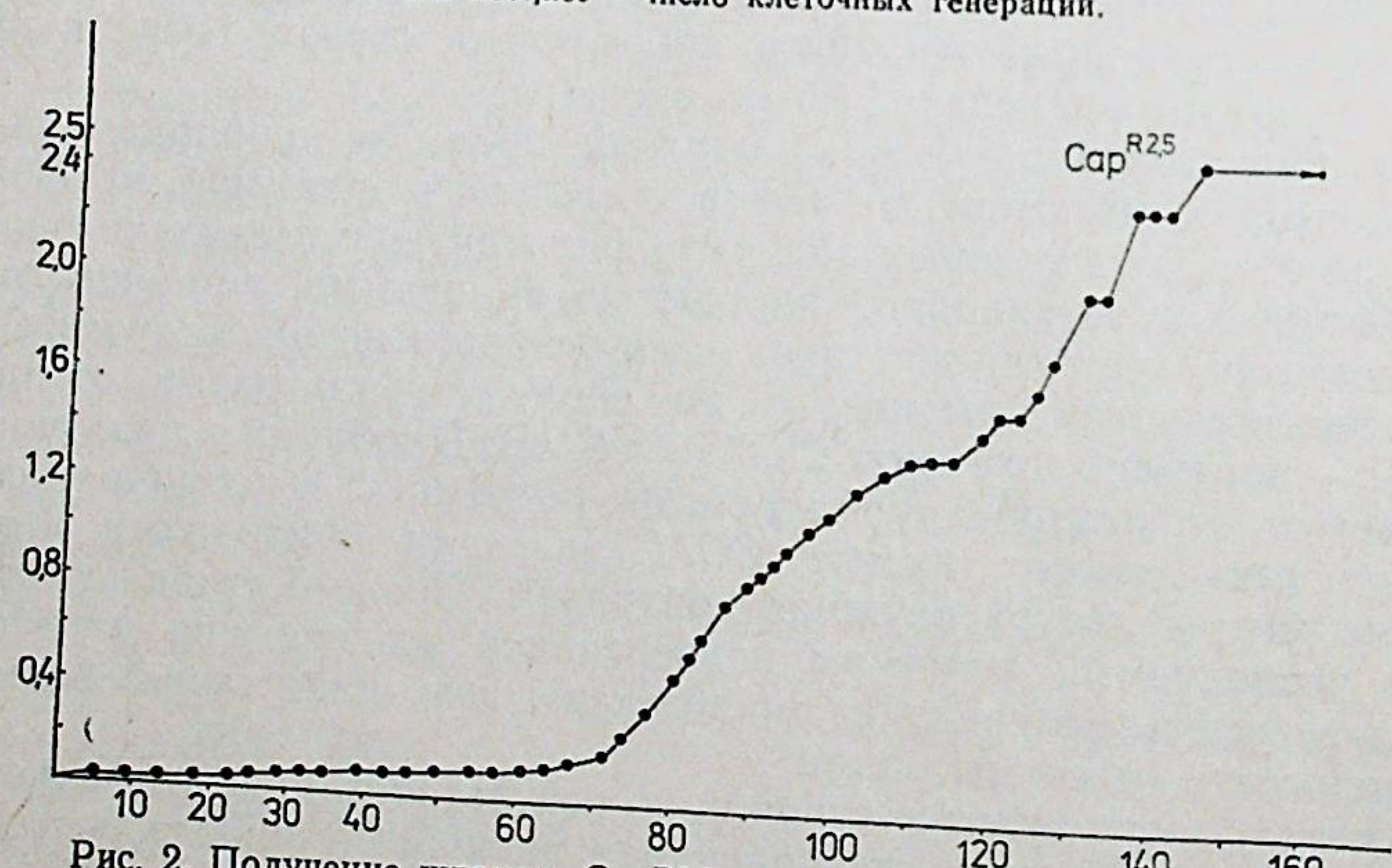


Рис. 2. Получение штамма  $Cap^{R2,5}$ , резистентного к 2,5 мг/мл хлорамфеникола.

По оси ординат — концентрация хлорамфеникола в культуральной среде, мг/мл.  
По оси абсцисс — число клеточных генераций.

На рис. 3 представлены кривые роста устойчивых и чувствительных штаммов *S. opscopelti* в средах с 20, 50, 100 и 300 мкг/мл циклогексимида. Размножение клеток резистентных штаммов на средах с соответствующими концентрациями циклогексимида подавлялось незначительно по сравнению с размножением клеток чувствительного штамма на среде без антибиотика. В то же время рост чувствительной культуры в присутствии уже 20 мкг/мл циклогексимида полностью ингибировался. В среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола размножение жгутиконосов чувствительного штамма ингибировалось полностью, начиная с 48—96 часов культивирования. Скорость роста устойчивого к 2,5 мг/мл хлорамфеникола штамма ( $Cap^{R2,5}$ ) в присутствии этой концентрации ингибитора была незначительно меньше, чем у чувствительного штамма на среде без антибиотика (рис. 4).

раммфеникола штамма ( $Cap^{R2,5}$ ) в присутствии этой концентрации ингибитора была незначительно меньше, чем у чувствительного штамма на среде без антибиотика (рис. 4).

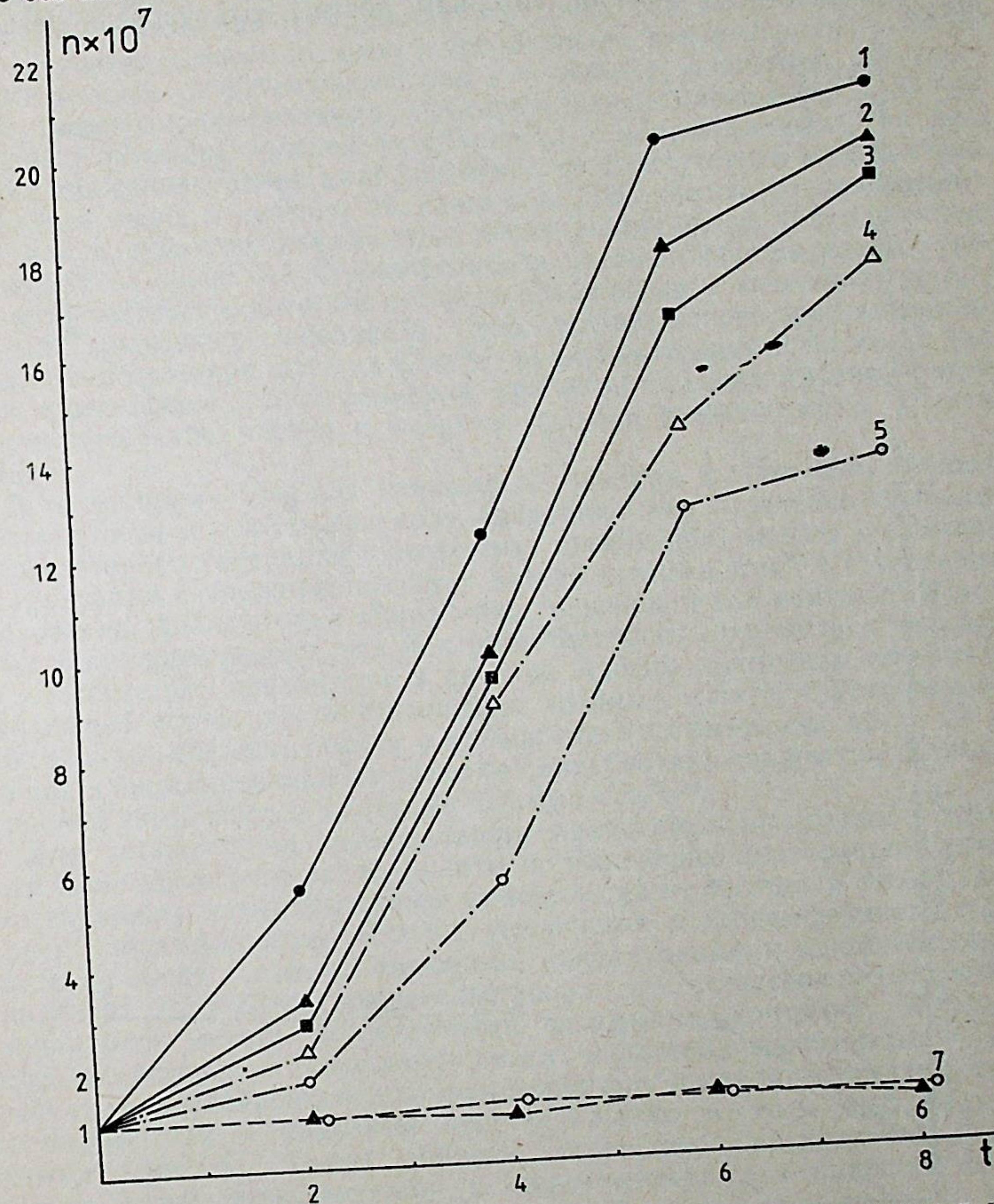


Рис. 3. Кривые роста культур чувствительного (COM) и резистентных к циклогексимиду ( $Chx^{R20}$ ,  $Chx^{R50}$ ,  $Chx^{R300}$ ) штаммов *S. opscopelti*.

1 — COM на среде без циклогексимида; 2 —  $Chx^{R20}$  на среде с 20 мкг/мл циклогексимида; 3 —  $Chx^{R50}$  на среде с 50 мкг/мл циклогексимида; 4 —  $Chx^{R100}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида; 5 —  $Chx^{R300}$  на среде с 300 мкг/мл циклогексимида; 6 — COM на среде с 20 мкг/мл циклогексимида; 7 — COM на среде с 300 мкг/мл циклогексимида. По оси ординат — число клеток в 1 мл среды ( $t$ )  $\times 10^7$ . По оси абсцисс — время культивирования ( $t$ ), сутки.

Чтобы определить природу резистентности у штаммов, устойчивых к 20, 50, 100, 300 мкг/мл циклогексимида ( $Chx^{R20}$ ,  $Chx^{R50}$ ,  $Chx^{R100}$ ,  $Chx^{R300}$ ) и к 2,5 мг/мл хлорамфеникола ( $Cap^{R2,5}$ ), их выращивали на средах без соответствующих ингибиторов в течение определенного времени, а затем тестировали в соответствующих концентрациях циклогексимида или хлорамфеникола. Жгутиконосы штаммов  $Chx^{R20}$ ,  $Chx^{R50}$ ,  $Chx^{R100}$  после культивирования в отсутствие циклогексимида 106, 28 и 105 пассажей (или, примерно, 455, 120 и 450 клеточных генераций) на средах с соответствующими концентрациями ингибитора проявили та-

кой же уровень резистентности, как и культуры этих штаммов, все время растущие в присутствии циклогексимида. Жгутиконосцы штамма  $Chx^{R300}$  уже после 5 пассажей (примерно 20 клеточных генераций) на среде без циклогексимида потеряли достигнутый уровень резистентности.

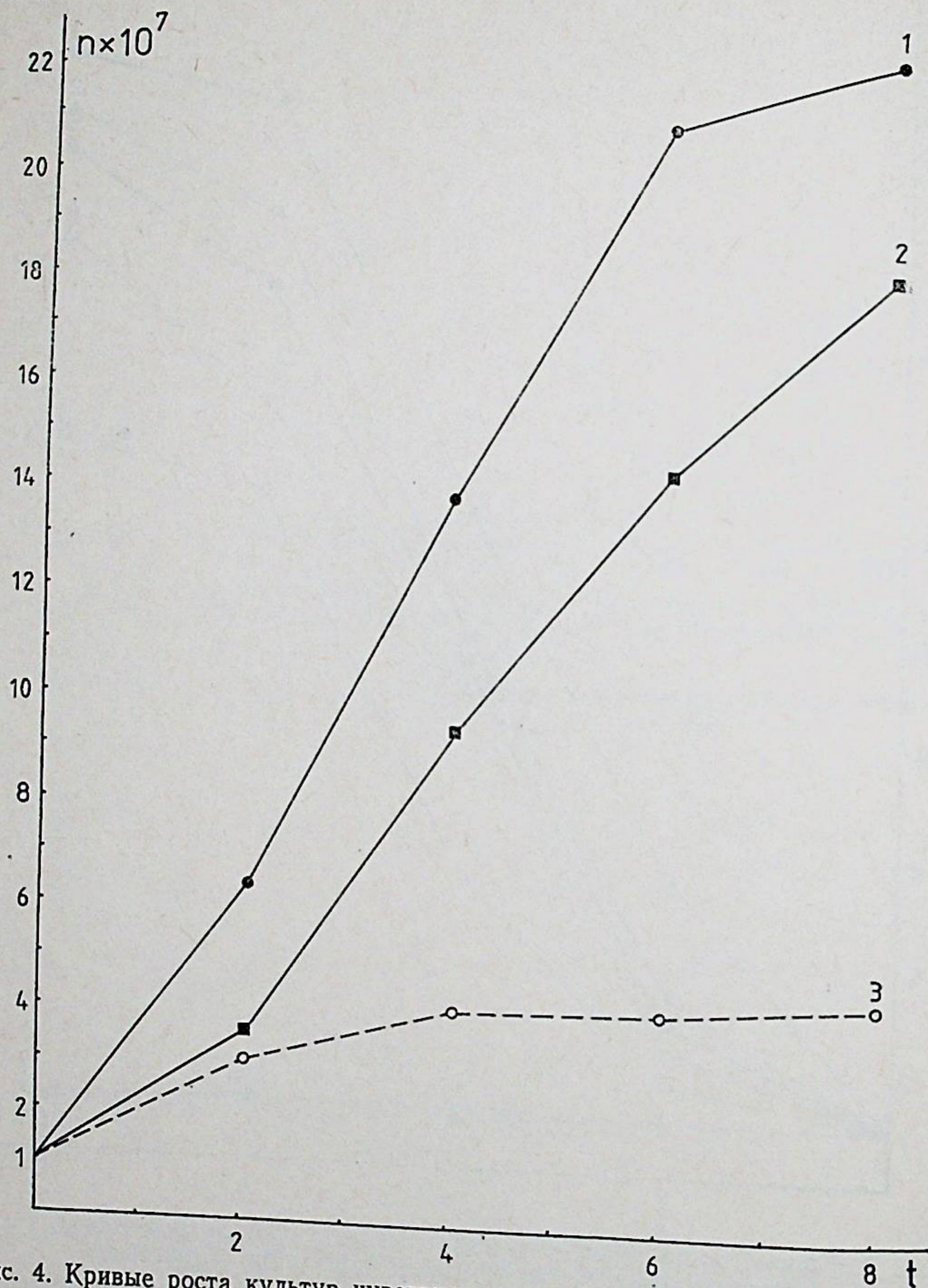


Рис. 4. Кривые роста культур чувствительного (СОМ) и резистентного к хлорамфениколу ( $Cap^{R2,5}$ ) штаммов *C. oncopelti*.  
1 — СОМ на среде без хлорамфеникола; 2 —  $Cap^{R2,5}$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 3 — СОМ на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола. По оси ординат — число клеток в 1 мл среды ( $n$ )  $\times 10^7$ . По оси абсцисс — время культивирования ( $t$ ), сутки.

Критидии, устойчивые к 2,5 мг/мл хлорамфеникола, сохраняли резистентность в течение 86 пересевов (около 280 клеточных генераций) в отсутствие ингибитора, однако стабильный уровень устойчивости оказался заметно ниже, чем исходный уровень резистентности у культур этого штамма, постоянно растущих на средах с хлорамфениколом. Этот исходно высокий уровень оставался стабильным в отсутствие ингибитора 12 пассажей (50 клеточных генераций). Вероятно, при культивировании без хлорамфеникола популяция флагеллят с низким уровнем устойчивости к антибиотику вытесняет популяцию клеток с высоким

уровнем резистентности. Чтобы проверить это предположение, из штамма  $Cap^{R2,5}$  были получены клоны с высоким уровнем устойчивости к хлорамфениколу. После культивирования в течение 30 пассажей (около 130 клеточных генераций) на среде без хлорамфеникола и с последующим засевом на среду с ингибитором, они показали такой же высокий уровень резистентности, как и у культур, постоянно растущих в присутствии хлорамфеникола. Следовательно, в клональной культуре исходит снижения уровня этой устойчивости в отсутствие антибиотика, по крайней мере, в течение 30 пассажей (130 клеточных генераций), тогда как в культуре штамма уже после 16 пассажей (65 клеточных генераций) на среде без хлорамфеникола устанавливается низкий уровень резистентности, который остается стабильным в течение 86 пассажей (280 клеточных генераций). Это подтверждает предположение о том, что в культуре штамма  $Cap^{R2,5}$ , культивирующейся более 12 пассажей в отсутствие хлорамфеникола, критидии с низким уровнем устойчивости вытесняют клетки с высоким уровнем резистентности к антибиотику.

В то же время (так как критидии и с низким и с высоким уровнем резистентности к хлорамфениколу сохраняют его в течение большого числа клеточных генераций в отсутствие ингибитора) можно заключить, что адаптация к хлорамфениколу у клеток штамма  $Cap^{R2,5}$  генетически обусловлена. Аналогичный вывод можно сделать и для критидий, устойчивых к циклогексимиду, так как резистентность сохранялась неизменной в отсутствие ингибитора в течение многих клеточных генераций. Исключение составили жгутиконосцы штамма  $Chx^{R300}$ . Устойчивость к 300 мкг/мл циклогексимида у клеток этого штамма уже после 20 генераций культивирования на среде без антибиотика снижается примерно до уровня устойчивости критидий штамма  $Chx^{R100}$ .

Для установления специфичности полученных признаков устойчивости были проведены эксперименты по выявлению перекрестной устойчивости между жгутиконосцами штаммов, резистентных к циклогексимиду и хлорамфениколу. Клетки, устойчивые к хлорамфениколу, засеивались на среду с соответствующими концентрациями циклогексимида, и наоборот. Результаты свидетельствовали об отсутствии перекрестной устойчивости между исследуемыми штаммами критидий. Жгутиконосцы, резистентные к циклогексимиду, и клетки, резистентные к хлорамфениколу, ингибировались хлорамфениколом и циклогексимидом, соответственно, как и паразиты чувствительного к этим антибиотикам штамма (рис. 5). Таким образом, отсутствие перекрестной устойчивости между резистентными к хлорамфениколу и циклогексимиду штаммами свидетельствовало о специфичности полученных признаков.

Так как полученные штаммы критидий обладали стабильностью и специфичностью резистентности, они и были использованы в качестве генетических маркеров для исследования вопроса о наличии (или отсутствии) генетического обмена у *Crithidia oncopelti*.

Для этой цели были взяты штаммы  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2,5}$ . Этот выбор определился по следующим соображениям. У культур штамма  $Chx^{R300}$  уровень резистентности к 300 мкг/мл циклогексимида нестабильный, а использование штаммов  $Chx^{R20}$  и  $Chx^{R50}$  могло бы затруднить создание селективных условий, так как в средах с 20 мкг/мл и с 50 мкг/мл циклогексимида отдельные клетки чувствительного штамма сохраняют жизнеспособность после отмычки от циклогексимида и пересадки их на среду без ингибиторов. Кроме того, у культур выбранных штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2,5}$  наиболее близки значения генерационного времени при выращивании их как на средах с соответствующими антибиотиками, так и без них, что сводит к минимуму (при культивировании их в смеси)



возможность селекции одного из этих штаммов за счет большей скорости размножения клеток.

После получения смеси клеток штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2,5}$  по методике, описанной в разделе „Материалы и методы“, ее так же, как и контрольные культуры, подвергали тестированию. При одновременном действии циклогексимида и хлорамфеникола получены следующие результаты. Культура смеси штаммов ( $M$ ) после 6—8 суток задержки роста (лаг-фаза) на среде со смесью ингибиторов начинает размножаться, достигая максимума числа клеток к 18—20 суткам с начала культивирования. В контрольных культурах рост жгутиконосцев чувствительного штамма  $SOM$  на среде со смесью антибиотиков полностью ингибировался, так же, как и рост культур штамма  $Cap^{R2,5}$ . Однако критидии штамма  $Chx^{R100}$  на среде со смесью циклогексимида и хлорамфеникола не ингибируются, а так же, как и клетки культуры  $M$  после 6—8 суток лаг-фазы, начинают размножаться, достигая максимума накопления клеток к 18—20 суткам с начала культивирования (рис. 6).

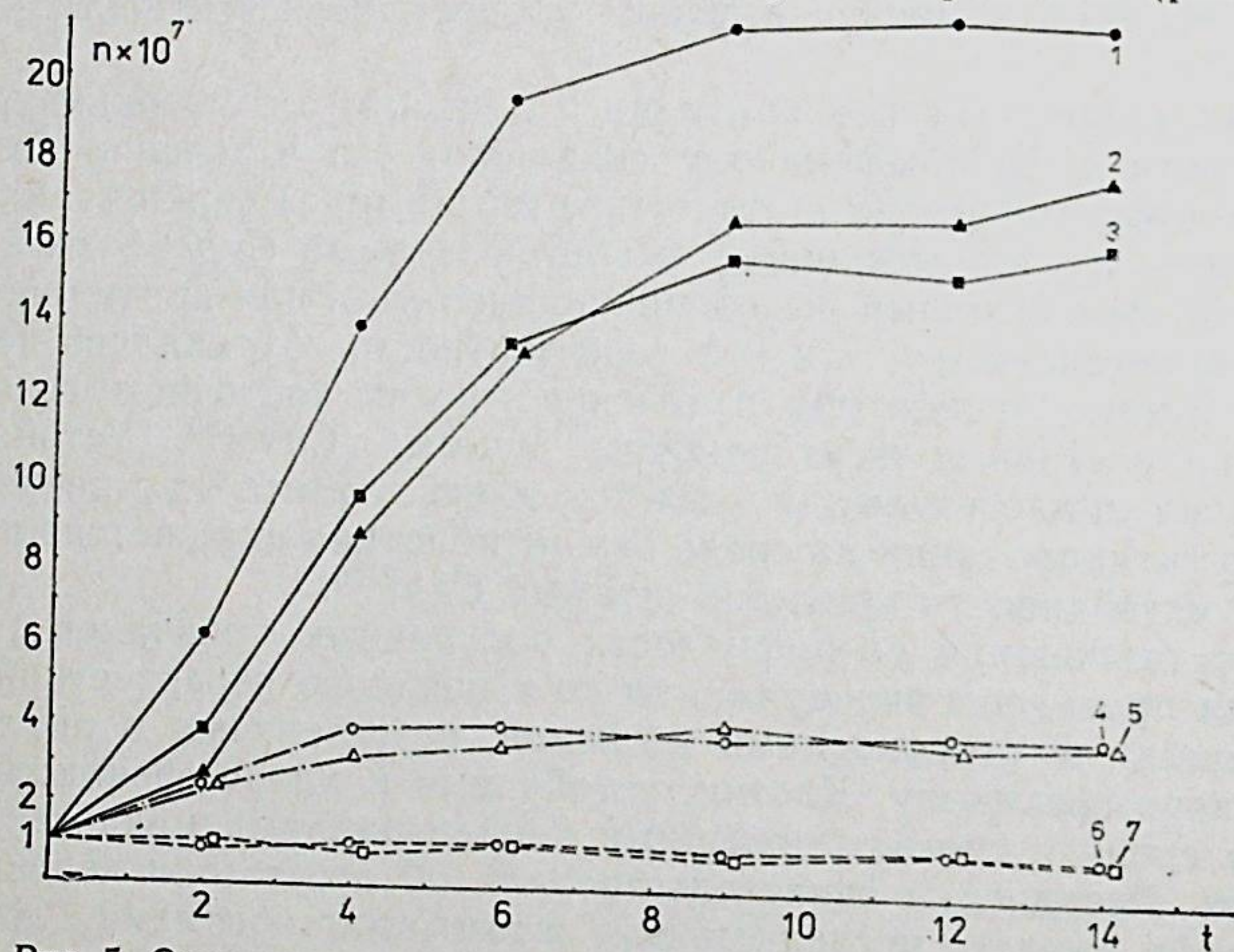


Рис. 5. Отсутствие перекрестной устойчивости к циклогексимида и хлорамфениколу у штаммов  $Cap^{R2,5}$  и  $Chx^{R100}$  *S. opscopeltii*.

Даны кривые роста штаммов: 1 —  $SOM$  на среде без антибиотиков; 2 —  $Chx^{R100}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида; 3 —  $Cap^{R2,5}$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 4 —  $SOM$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 5 —  $Chx^{R100}$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 6 —  $SOM$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида; 7 —  $Cap^{R2,5}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида. По оси абсцисс — время культивирования ( $t$ ), сутки. По оси ординат — число клеток в 1 мл среды ( $n$ )  $\times 10^7$ .

Параллельно также проводились следующие контроли. Действию циклогексимида подвергали культуры штаммов  $SOM$  и  $Cap^{R2,5}$ , а действию хлорамфеникола — культуры штаммов  $SOM$  и  $Chx^{R100}$ . Так как действие циклогексимида и хлорамфеникола по отдельности в этом случае не отличалось от того, что было продемонстрировано в опытах по проверке наличия перекрестной устойчивости (см. рис. 5), то наиболее простым объяснением результатов этого эксперимента является предположение о блокировании циклогексимидам в смеси с хлорамфениколом действия последнего на критидий, хотя сам циклогексимида оставался активным.

Чтобы исключить это затруднение, были проведены опыты с этими же самыми культурами, но действовали на них ингибиторами не одновременно, а последовательно. Эти эксперименты показали, что культура смеси штаммов  $M$  после выдержки в циклогексимида 10 суток и после-

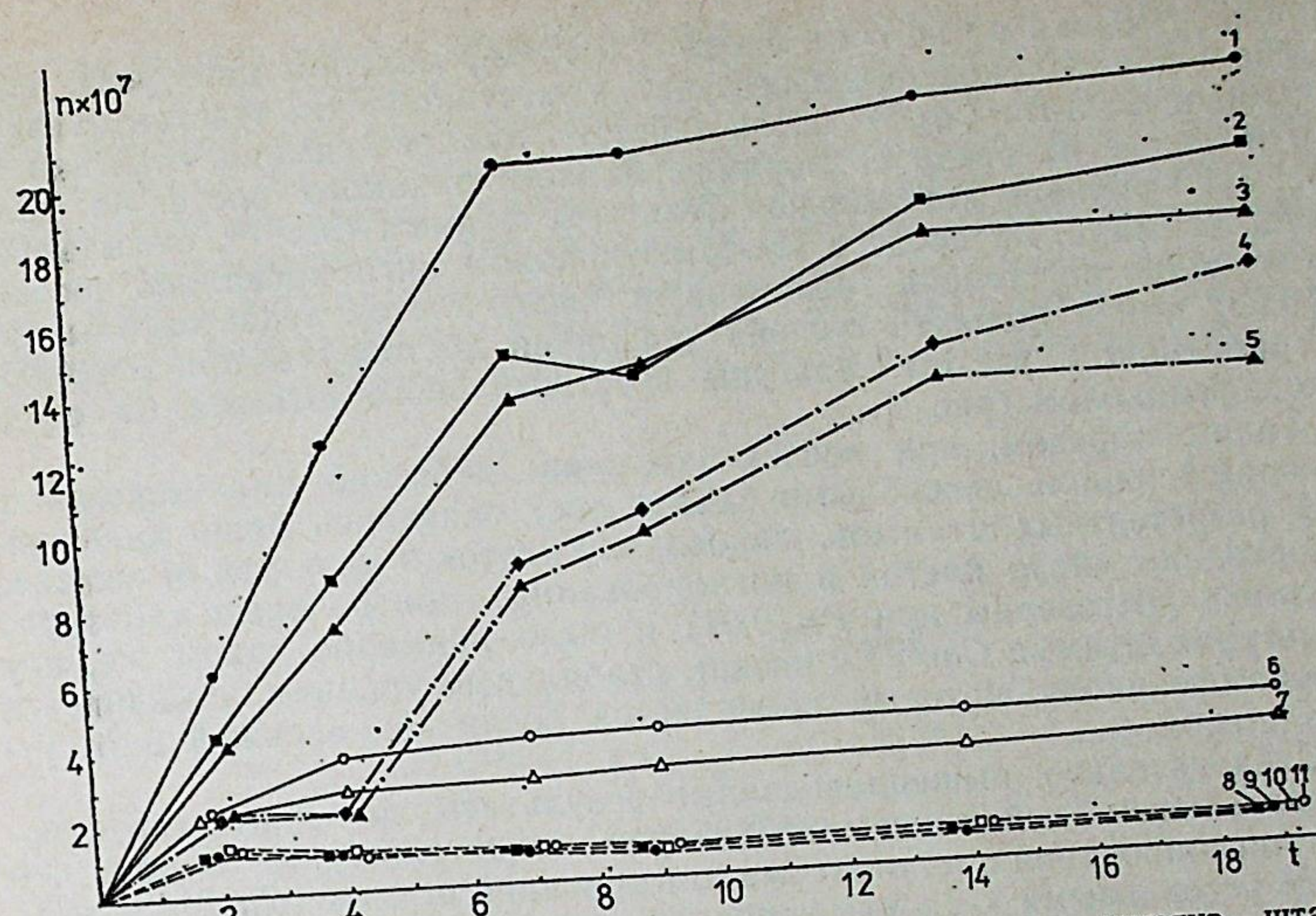
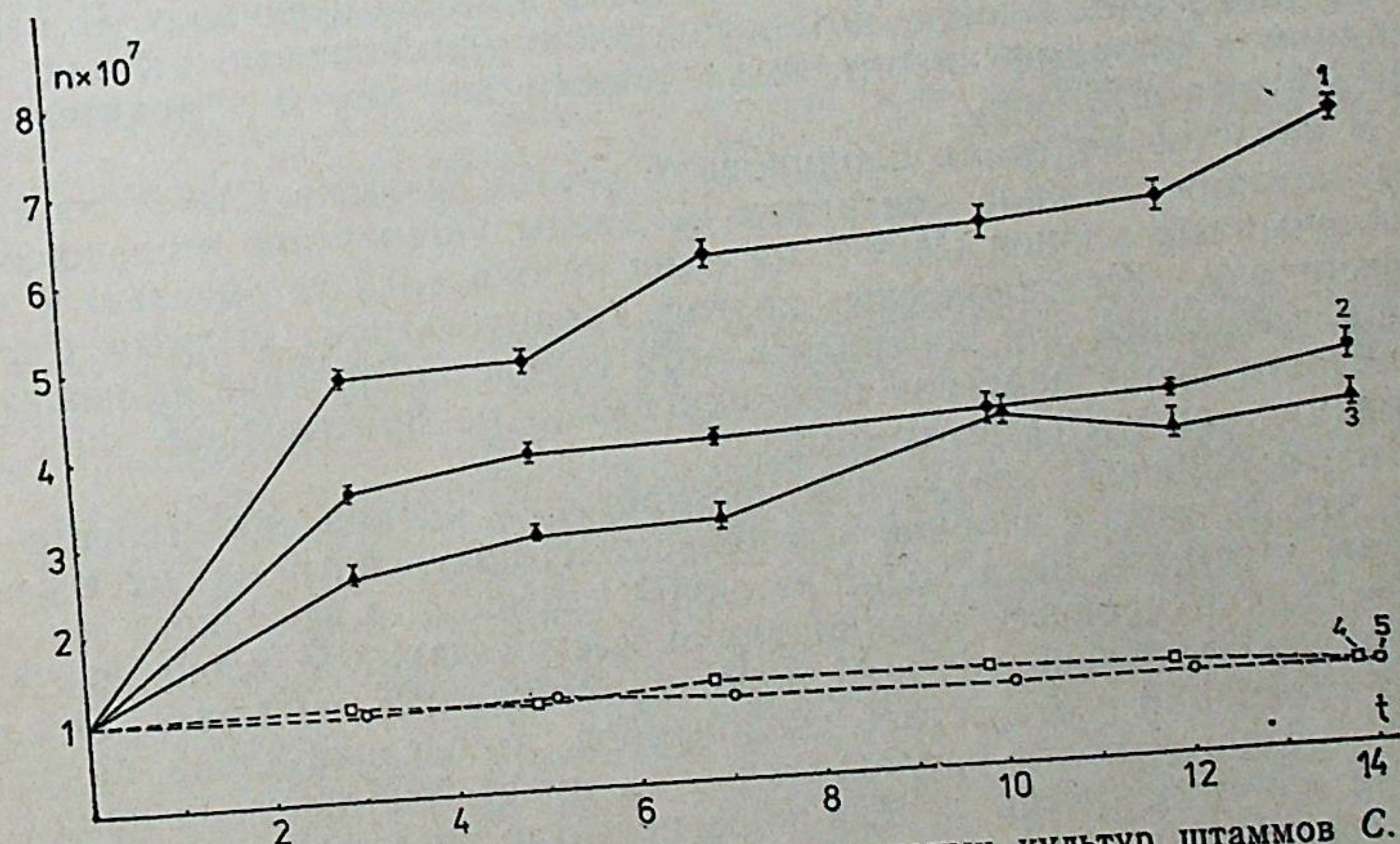


Рис. 6. Результаты тестирования опытных и контрольных культур штаммов *S. opscopeltii* при одновременном действии циклогексимида и хлорамфеникола.

Изображены кривые роста культур штаммов: 1 —  $SOM$  на среде без ингибиторов; 2 —  $Cap^{R2,5}$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 3 —  $Chx^{R100}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида; 4 — смеси штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2,5}$  ( $M$ ) на среде со 100 мкг/мл циклогексимида и с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 5 —  $Chx^{R100}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида и с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 6 —  $SOM$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 7 —  $Chx^{R100}$  на среде с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 8 —  $Cap^{R2,5}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида; 9 —  $SOM$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида и с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 10 —  $Cap^{R2,5}$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида и с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 11 —  $SOM$  на среде со 100 мкг/мл циклогексимида. По оси абсцисс — время культивирования ( $t$ ), сутки. По оси ординат — число клеток в 1 мл среды ( $n$ )  $\times 10^7$ .



7. Результаты тестирования опытных и контрольных культур штаммов *S. opscopeltii* при последовательном действии циклогексимида и хлорамфеникола.

Изображены кривые роста культур штаммов, подвергшихся действию 100 мкг/мл циклогексимида, отмытых от него и помещенных на среду с 2,5 мг/мл хлорамфеникола: 1 — смесь штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2,5}$  ( $M$ ); 2 —  $Chx^{R100}$ ; 3 —  $Cap^{R2,5}$ ; 4 —  $SOM$ ; 5 —  $SOM$ . 2 — культура чувствительного штамма  $SOM$ , помещенная на среду с хлорамфениколом без предварительной обработки циклогексимидам. По оси абсцисс — время культивирования ( $t$ ), сутки. По оси ординат — число клеток в 1 мл среды ( $n$ )  $\times 10^7$ .

дующей отмывки от него на среде с хлорамфениколом дает рост, хотя и небольшой. Из контрольных культур жгутиконосцы чувствительного штамма и штамма  $Cap^{R2,5}$  после действия циклогексимида, отмывки от него и засева на среду с хлорамфениколом никакого роста не дали (рис. 7). Критидии контрольной культуры штамма  $Chx^{R100}$ , отмытые от циклогексимида, на среде с хлорамфениколом ингибировались последним в такой же степени (различия по числу клеток недостоверны при  $P \leq 0,05$ ) или в большей степени (различия достоверны при  $P \leq 0,05$ ) по сравнению с ростом культуры чувствительного штамма на среде с хлорамфениколом (рис. 7).

Таким образом, при последовательном действии циклогексимида и хлорамфеникола способными давать рост оказались лишь культуры смеси резистентных штаммов. Накопление клеток в культуре  $M$  заметно превосходило число клеток в ингибированных контрольных культурах (различия достоверны при  $P \leq 0,01$ ) и было примерно таким же, как в культурах штамма  $Cap^{R2,5}$  с низким стабильным уровнем устойчивости к хлорамфениколу, который проявляется после 16 пассажей в отсутствие ингибитора.

Следовательно, вышеприведенные результаты экспериментов с последовательным действием ингибиторов свидетельствует о том, что после ингибирования циклогексимидом критидий штамма  $Cap^{R2,5}$  в культуре  $M$  устойчивыми к хлорамфениколу оказались жгутиконосцы, обладающие двойной резистентностью.

Дальнейшее клонирование клеток из этой культуры и тестирование полученных клонов подтвердило вышеприведенные результаты. Примерно 30% испытанных клонов  $M$  проявили двойную устойчивость, как при действии по отдельности циклогексимида и хлорамфеникола на разные культуры одних и тех же клонов, так и при последовательном действии циклогексимида, а затем хлорамфеникола на одни и те же культуры разных клонов. При этом уровни резистентности у большинства клонов оказались такими же, как и у культуры  $M$ , т. е. высокий уровень устойчивости к циклогексимиду (как и у родительского штамма  $Chx^{R100}$ ) и низкий уровень резистентности к хлорамфениколу. Исключение составил один клон, у которого уровни устойчивости и к циклогексимиду и к хлорамфениколу были такими же, как и у родительских резистентных штаммов.

В качестве контроля клонировали клетки штамма  $Chx^{R100}$  из культуры, которая служила контролем на предыдущем этапе исследования. Из полученных клонов  $Chx^{R100}$  ни один не оказался устойчивым к хлорамфениколу. Жгутиконосцы другого родительского штамма  $Cap^{R2,5}$  не использовались для контроля в этом случае по причине их нежизнеспособности после действия циклогексимида на предыдущем этапе исследования (опыты со штаммами).

Таким образом, результаты тестирования клонов свидетельствуют о том, что фенотип с двойной устойчивостью, полученный из смеси резистентных штаммов, происходит из одной клетки, т. е. из одного генома. Так как в процессе клонирования клетки каждого клона, прежде чем они подвергались тестированию, размножались не менее 30 клеточных генераций в отсутствие ингибиторов, то, следовательно, признак двойной резистентности наследуется, т. е. имеет генетическую природу.

Для изучения путей передачи резистентности между устойчивыми к циклогексимиду и хлорамфениколу штаммами *Crithidia oncopelti* мы исследовали способность культуральных сред (на которых культивировались жгутиконосцы устойчивых штаммов) передавать резистентность между этими штаммами, а также от жгутиконосцев резистентных штаммов клеткам чувствительного штамма.

После выдержки клеток опытных культур штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2,5}$  и клеток контрольной культуры штамма  $SOM$  на средах с соответ-

ствующими фильтратами в течение 5 суток их засевали на среды с ингибиторами по следующей схеме: а) жгутиконосцев штамма  $Cap^{R2,5}$ , росших с фильтратом от критидий штамма  $Chx^{R100}$ , засевали на среду с циклогексимидом; б) флагеллят, устойчивых к циклогексимиду, росших с фильтратом от клеток штамма  $Cap^{R2,5}$ , — на среду с хлорамфениколом; в) жгутиконосцев чувствительного штамма  $SOM$ , выдерживавшихся в фильтрате от критидий штамма  $Chx^{R100}$ , — на среду с циклогексимидом; г) жгутиконосцев штамма  $SOM$ , культивировавшихся с фильтратом от клеток штамма  $Cap^{R2,5}$ , — на среду с хлорамфениколом.

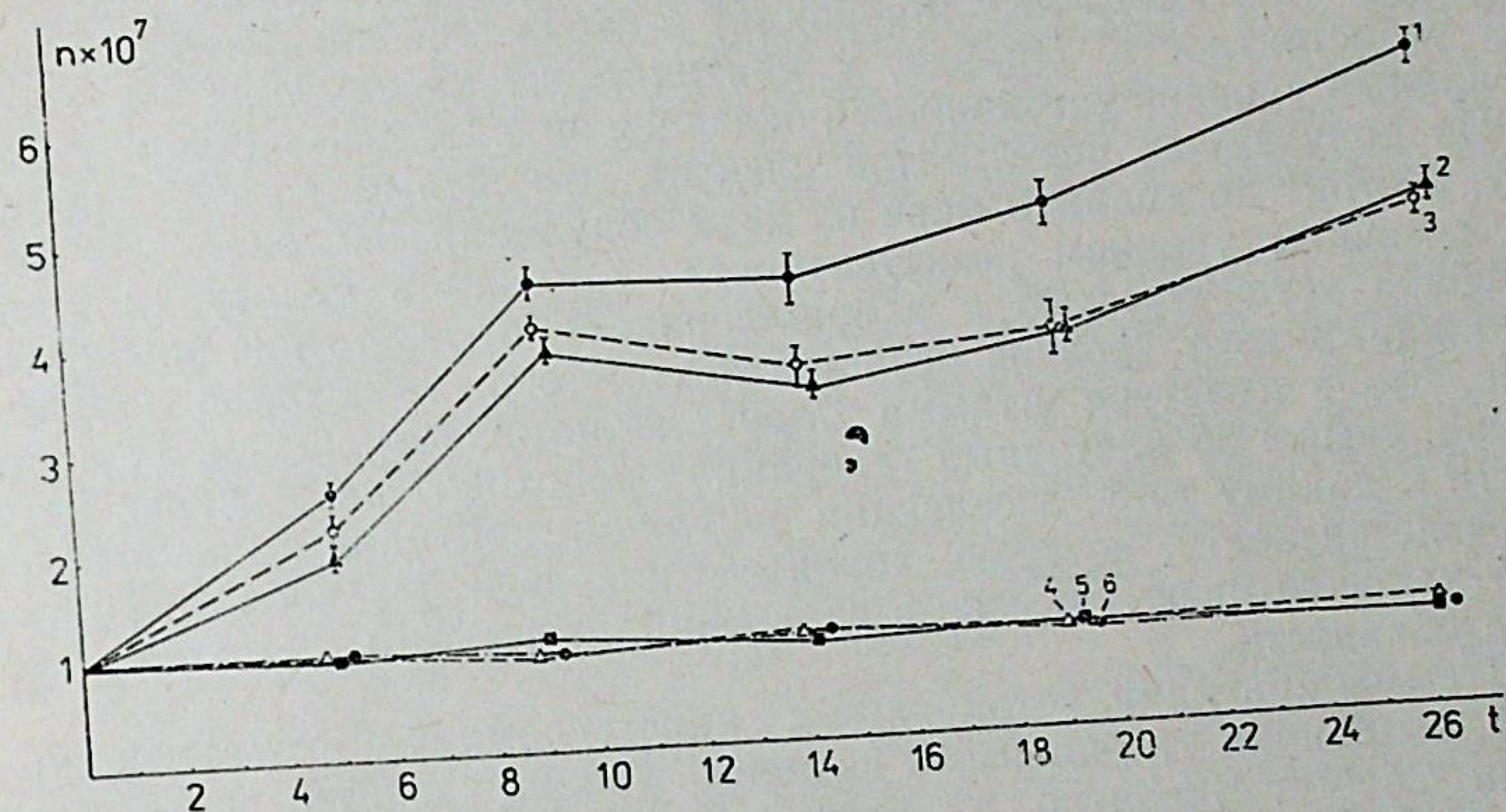


Рис. 8. Влияние культуральных жидкостей на передачу резистентности между штаммами *C. oncopelti*.

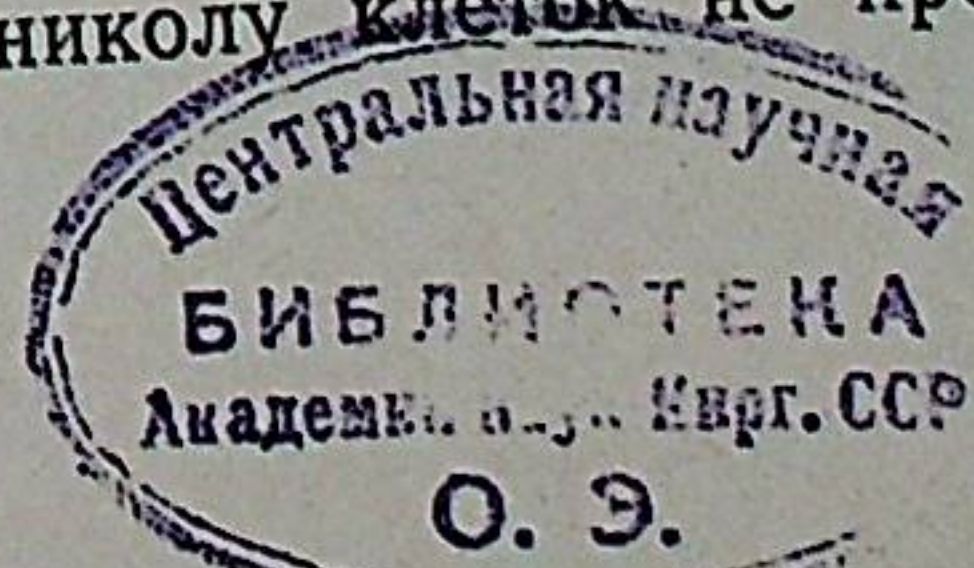
Изображены кривые роста культур штаммов: 1 —  $SOM$ , росшей с фильтратом от клеток этого же штамма и помещенную на среду с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 2 —  $Chx^{R100}$ , культивировавшаяся с фильтратом от критидий штамма  $Cap^{R2,5}$  и помещенную на среду с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 3 —  $SOM$ , росших с фильтратом от культур штамма  $Cap^{R2,5}$  и помещенной на среду с 2,5 мг/мл хлорамфеникола; 4 —  $SOM$ , культивировавшаяся с фильтратом клеток штамма  $Chx^{R100}$  и помещенную на среду со 100 мкг/мл циклогексимида; 5 —  $Cap^{R2,5}$ , росшей с фильтратом от жгутиконосцев штамма  $Chx^{R100}$  и помещенной на среду со 100 мкг/мл циклогексимида; 6 —  $SOM$ , росшей с фильтратом от критидий этого же штамма и помещенной на среду со 100 мкг/мл циклогексимида. По оси ординат — число клеток в 1 мл среды ( $n$ )  $\times 10^7$ . По оси абсцисс — время культивирования ( $t$ ), сутки.

Контролем служили критидии чувствительного штамма, росшие с фильтратом от культур этого же штамма, и помещенные на среды с циклогексимидом и с хлорамфениколом.

Наблюдения и просчеты накопления клеток в подвергавшихся тестированию культурах дали следующие результаты (см. рис. 8).

Жгутиконосцы штаммов  $Cap^{R2,5}$  и  $SOM$ , культивировавшиеся с фильтратом клеток штамма  $Chx^{R100}$  и помещенные затем на среду с циклогексимидом, ингибировались и не давали никакого роста так же, как и контрольная культура. Критидии штаммов  $Chx^{R100}$  и  $SOM$ , росшие вместе с культуральной жидкостью флагеллят, резистентных к хлорамфениколу, на среде с этим антибиотиком ингибировались даже в большей степени, чем клетки контрольной культуры. Различия в числе клеток между контрольной культурой и опытными были статистически достоверны при  $P \leq 0,05$ .

Таким образом, результаты этих опытов показали, что жгутиконосцы всех испытываемых штаммов на среде с фильтратом от резистентных к циклогексимиду и хлорамфениколу клеток не проявили устойчивости к ингибиторам.



П/05634

Как уже отмечалось выше, полученные резистентные к циклогексимиду и хлорамфениколу штаммы *S. oncopelti* обладают свойствами (специфичностью и стабильностью резистентности), которые позволяют использовать их в качестве генетических маркеров для исследования вопроса о наличии генетического обмена у критидий. Рассмотрим более подробно эти свойства полученных штаммов.

Устойчивость к циклогексимиду и к хлорамфениколу имеет генетическую природу и не является физиологической адаптацией, так как жгутиконосцы резистентных штаммов, культивировавшиеся длительное время (50—455 клеточных генераций) в отсутствие ингибиторов, сохраняли резистентность. Правда, у критидий штаммов *Cap<sup>R2,5</sup>* и *Chx<sup>R300</sup>* стабильный уровень устойчивости оказался значительно ниже исходного.

Из полученных результатов следует, что штамм *Cap<sup>R2,5</sup>*, по-видимому, состоит по крайней мере из двух популяций флагеллят — с высоким и низким уровнем резистентности. Так как в культурах клонов с высокой устойчивостью к хлорамфениколу в отсутствие ингибитора не снижается этот уровень резистентности, то было сделано предположение, что в культуре штамма *Cap<sup>R2,5</sup>* культивировавшейся без антибиотика, свыше 50 клеточных генераций происходит не реверсия устойчивости к дикому типу, а селекция популяции критидий с низким уровнем резистентности, которые, вероятно, на среде без хлорамфеникола имеют какое-то преимущество в сравнении с клетками с высоким уровнем устойчивости.

Штаммы критидий, устойчивые к циклогексимиду в отсутствие ингибитора, сохранили стабильными исходные уровни резистентности, кроме штамма *Chx<sup>R300</sup>*. Вероятно, адаптация *S. oncopelti* к высоким концентрациям этого антибиотика определяется как наследственными, так и не наследственными факторами.

Уровень устойчивости к 100 мкг/мл циклогексимид у жгутиконосцев штамма *Chx<sup>R100</sup>*, который использовался в экспериментах по исследованию наличия генетического обмена, оказался стабильным в течение более двух лет в отсутствие ингибитора (105 пассажей или примерно 450 генераций).

Таким образом, проведенные исследования показали, что признаки устойчивости штаммов *Chx<sup>R100</sup>* и *Cap<sup>R2,5</sup>* имеют генетическую природу. Отсутствие перекрестной резистентности между клетками этих штаммов свидетельствует о специфичности этих признаков. Следовательно, оказались выполненными требования, предъявляемые к признакам резистентности как к генетическим маркерам.

Эти установленные свойства резистентных штаммов имеют важное значение для трактовки результатов опытов по рекомбинации. В экспериментальных работах по выявлению генетических обменов у трипаритов использовались устойчивые штаммы с нечетко установленной природой резистентности (Amrein, 1957, 1965; Amrein, Fulton, 1959; Hawking, Walker, 1966). В таком случае отрицательные результаты, полученные в этих исследованиях, в равной мере могут свидетельствовать об отсутствии как генетических обменов, так и необходимых для выявления этого процесса условий, в частности, генетических маркеров.

В настоящей работе нам удалось исключить эти затруднения, определяя используемые признаки имеют генетическую природу. Поэтому результаты проведенных экспериментов по рекомбинации признаками устойчивости между штаммами *Chx<sup>R100</sup>* и *Cap<sup>R2,5</sup>* рассматриваются нами как свидетельство наличия генетического обмена между клетками этих штаммов. Ввиду важности этого вывода, рассмотрим подробно, на чем он основан.

При последовательном действии циклогексимид и хлорамфеникола

на смеси штаммов и контрольные культуры устойчивость к обоим ингибиторам показали лишь критидии из культуры *M*. А так как при действии циклогексимид в смеси штаммов погибают все жгутиконосцы, резистентные к хлорамфениколу (о чем свидетельствует контроль — критидии штамма *Cap<sup>R2,5</sup>* на среде с циклогексимидом), а затем при действии хлорамфеникола ингибируются клетки, устойчивые к циклогексимиду (что наблюдается в контрольных культурах — жгутиконосцы штамма *Chx<sup>R100</sup>* на среде с хлорамфениколом), то мы вправе утверждать, что в культуре *M* могли дать рост лишь клетки с двойной устойчивостью.

Однако для утверждения того, что фенотип с двойной резистентностью происходит из одной клетки (следовательно, и из одного генома), необходимо было получить не только штамм, но и клоны с двойной устойчивостью. Такие клоны были выделены из культуры *M*, т. е. было показано наличие рекомбинантных геномов с двойной резистентностью.

Не все клоны (только около 30%) из культуры *M* оказались устойчивыми к обоим ингибиторам. Это объясняется, вероятно, тем, что клонирование проводилось не на селективной среде, а так как используемая концентрация хлорамфеникола не является летальной для критидий, то в культуре *M* были и клетки штамма *Chx<sup>R100</sup>* (отселектированные на предыдущем этапе тестирования — среда с циклогексимидом), которые на твердой среде без ингибиторов дали больше колоний, чем жгутиконосцы с двойной устойчивостью.

Культура *M* проявляет низкий уровень устойчивости к хлорамфениколу и уровень устойчивости к циклогексимиду такой же, как и у родительского штамма *Chx<sup>R100</sup>*. Исходя из того, что низкий уровень резистентности к хлорамфениколу более стабильный, чем высокий, можно было бы предположить вытеснение клеток с высоким уровнем резистентности к хлорамфениколу в процессе приготовления смеси штаммов клетками с низким уровнем устойчивости к хлорамфениколу. Однако в контрольной культуре штамма *Cap<sup>R2,5</sup>*, с которой были проделаны те же процедуры, что и со смесью штаммов при их приготовлении, высокий уровень резистентности к хлорамфениколу остался без изменения.

Таким образом, логично предположить, что либо популяция клеток штамма *Cap<sup>R2,5</sup>* с низким уровнем устойчивости к хлорамфениколу имеет преимущество в самом процессе генетического обмена по отношению к популяции клеток с высоким уровнем устойчивости, либо в процессе рекомбинации участвуют клетки с высоким уровнем устойчивости к хлорамфениколу, но в рекомбинантном фенотипе проявляется только низкий уровень резистентности. Получение и тестирование клонов из культуры *M* показало, что вероятны обе возможности, так как среди клонов с двойной резистентностью один все-таки оказался с высоким уровнем устойчивости к хлорамфениколу, тогда как остальные — с низким уровнем резистентности.

Хотя полученные результаты и свидетельствуют о выделении отдельных геномов с двойной устойчивостью к антибиотикам, однако остается еще не достаточно выясненным вопрос о происхождении этих геномов. Как отмечает Тэйт (Tait, 1983), двойная резистентность может иметь двойное происхождение: она может быть результатом генетического обмена между особями двух резистентных штаммов или же проявлением вторичной мутации у клеток одного из этих родительских штаммов. Частота вторичных мутаций обычно очень низка по сравнению с частотой рекомбинаций, но чтобы получить веское доказательство наличия рекомбинации, необходимо, как утверждает автор, использовать дополнительные маркеры, например, изоферментные.

Конечно, фиксирование генетического обмена с помощью двух пар маркеров представляет собой идеальный способ доказательства, однако

сделать это методически трудно. В то же время в наших экспериментах параллельно с опытными культурами действию антибиотиков в качестве контрольных культур подвергались и родительские резистентные штаммы и клоны. Следовательно, если допустить возможность того, что полученные фенотипы с двойной резистентностью являются результатом проявления вторичной мутации одного из исходных устойчивых штаммов, то такие же фенотипы с такой же вероятностью должны были бы появиться и в культурах этих родительских штаммов. Но так как ни в одном случае (ни в опытах при выделении штамма с двойной резистентностью, ни при выделении рекомбинантных клонов) ничего подобного не произошло с контрольными культурами и клонами родительских штаммов (*Chx<sup>R100</sup>* и *Cap<sup>R2.5</sup>*), то можно, очевидно, с достаточной объективностью заключить, что выделенные клетки *Crithidia oncopelti* с двойной резистентностью к циклогексимиду и хлорамфениколу получены в результате генетического обмена между особями разных устойчивых штаммов.

Настоящее исследование является первой работой, в которой удалось показать наличие генетического обмена у кинетопластид с помощью маркеров по резистентности. Может возникнуть резонный вопрос: „Почему же раньше не могли получить положительные результаты в аналогичных экспериментах?“ Как уже отмечалось выше, таких работ было проделано всего лишь несколько, и во всех были получены отрицательные результаты. Трудность получения генетических маркеров резистентности и, очевидно, отрицательные результаты этих исследований стали причиной того, что большинство исследователей считает вопрос с асексуальностью кинетопластид решенным и не делает попыток его переисследования. Однако отрицательные результаты опубликованных экспериментальных работ по выявлению рекомбинантов с двойной резистентностью еще не дают оснований считать вопрос исчерпанным. Более того, при внимательном ознакомлении с этими работами оказалось, что методически они выполнены не настолько безупречно, чтобы их можно считать окончательными доказательствами отсутствия генетических обменов не только вообще у кинетопластид, но даже у исследуемых видов трипаносом. Рассмотрим их более подробно.

В 1957 г. была опубликована статья Амрейна (Amrein, 1957), в которой сообщалось, что получено доказательство об отсутствии полового размножения у *Trypanosoma gambiense*, in vitro. В этой работе для экспериментов использовали штаммы *T. gambiense* резистентные к На-нафуриду и трипарсамиду, которые были получены селекцией чувствительных трипаносом на средах с постепенно возрастающими концентрациями препаратов (32 и 22 пассажа, соответственно).

Флагеллят резистентных штаммов смешивали и выращивали в культуральной среде в течение нескольких пассажей, затем их подвергали одновременному действию обоих ингибиторов. В результате смесь штаммов не проявила устойчивости к обоим препаратам на том уровне, который характерен для каждого отдельного устойчивого штамма на среде с соответствующим ингибитором. На основе этого автор пришел к выводу об отсутствии генетического обмена у исследованных штаммов.

Но, как следует из этой же статьи, клетки смеси штаммов оказались более устойчивыми к действию обоих препаратов, чем трипаносомы чувствительного контрольного штамма. Автор, хотя и отмечает этот факт, но не считает его заслуживающим внимания, а между тем, возможно, это и было фенотипическое проявление передачи резистентности между устойчивыми штаммами. В пользу такого предположения свидетельствует и способ получения резистентных штаммов трипаносом посредством длительной селекции в повышающихся концентрациях препаратов. Не исключено, что резистентность у этих штаммов была полигенной. В таком случае трудно предположить, что рекомбинантный

фенотип должен обязательно проявить только высшие уровни устойчивости к обоим ингибиторам.

Заслуживающим внимания, на наш взгляд, является и тот факт, что смесь штаммов культивировалась сравнительно длительное время (несколько пассажей), прежде чем подверглась действию препаратов. В связи с этим не исключена возможность того, что если и имела место рекомбинация даже по высшим уровням резистентностей, то такой рекомбинантный фенотип за это время мог вытесниться фенотипами отдельных штаммов, так как для него не создали сразу селективной среды.

Недостаточно проверенной в этом исследовании оказалась и стабильность резистентности. В статье сообщается, что в отсутствие препаратов трипаносомы используемых штаммов сохраняли резистентность в течение трех месяцев, но так как не указывается, сколько клеточных поколений прошло за это время у исследуемых жгутиконосцев, то остается сомнение относительно природы полученных признаков устойчивости к препаратам: действительно ли они обусловлены генетическими факторами, а не физиологическими.

Таким образом, заключение автора об отсутствии генетического обмена у исследованных штаммов трипаносом выглядит, по крайней мере, не доказанным. Даже напротив, тот факт, что трипаносомы из смеси штаммов проявили некоторую устойчивость к действию обоих препаратов, в какой-то мере можно расценивать как свидетельство получения рекомбинантного фенотипа.

В следующей работе Амрейна и Фултона (Amrein, Fulton, 1959) проводили исследования in vivo со штаммами *Trypanosoma rhodesiense*, устойчивыми к атоксилу и антриполу. В первой серии опытов они заражали мышей смесью резистентных штаммов и затем подвергали животных последовательному действию препаратов. Во второй серии экспериментов культурам смеси резистентных штаммов давали возможность развиваться в кишечнике *Glossina morsitans* и *Glossina palpalis*, после чего содержимым кишечника этих мух заражали мышей и последних подвергали последовательному действию препаратов. Ни в одном случае не было зафиксировано выживших трипаносом с двойной резистентностью, что позволило авторам прийти к заключению об отсутствии передачи резистентности между использованными штаммами трипаносом.

Однако не были методически безупречными и эти эксперименты. Во-первых, резистентность у штамма, устойчивого к антриполу, была нестабильной в отсутствие препарата, что может свидетельствовать о негенетической природе этого признака и, следовательно, о том, что этот штамм вообще не может использоваться в качестве генетического маркера. Во-вторых, в ходе опытов, как отмечают авторы (Amrein, Fulton, 1959) было обнаружено, что жизнеспособность трипаносом в кишечнике мух це-це оказалась сниженной по сравнению с нормой. Через 4—5 часов после заражения мух живые паразиты в них не обнаруживались, что явилось, очевидно, следствием длительного (до 20 лет) пассажирования штаммов на крысах. Ссылаясь на то, что генерационное время у этих трипаносом составляет 6—7 часов, авторы утверждают о достаточности этого периода времени нахождения паразитов в кишечнике мух для протекания полового процесса, если таковой имеет место.

Даже если согласиться с достаточностью 4—5 часов нахождения трипаносом в кишечнике мух для протекания полового процесса (хотя само по себе это утверждение ничем не обосновано), то нельзя согласиться с тем, что в результате пониженной жизнеспособности трипаносом не оказалась сниженной или утерянной и их способность к генетическому обмену.

Следовательно, и эту работу, очевидно, следует рассматривать скорее как неудачную в методическом плане попытку продемонстрировать

рекомбинацию, чем как доказательство отсутствия полового процесса или каких-то его форм у *Trypanosoma rhodesiense*.

Этим же автором (Amrein, 1965) было предпринято еще одно исследование с целью продемонстрировать генетический обмен или его отсутствие у штаммов *Trypanosoma cruzi*.

Смесь резистентных к трипаноцидным препаратам штаммов пассажировали в клопах *Triatoma infestans* и *Triatoma protracta*. Затем проводили реизоляцию культур с последующим тестированием посредством одновременного и последовательного действия препаратов *in vitro*. Так как оба исходных резистентных штамма трипаносом удалось реизолировать, то автор пришел к выводу об отсутствии генетического обмена на этой стадии жизненного цикла *Trypanosoma cruzi*.

В первую очередь следует отметить, что в рассматриваемой работе не исследовалась стабильность резистентности в отсутствие препаратов у полученных штаммов трипаносом, поэтому неизвестно, чем определяется устойчивость к препаратам — генетическими или физиологическими факторами. Уже по одной этой причине все полученные результаты нельзя воспринимать как объективные.

Кроме того, устойчивые штаммы были получены селекцией трипаносом на средах с постепенно возрастающими концентрациями препаратов (нитрофуразон и примаквин) в течение нескольких месяцев. Попытки ускорить адаптацию с помощью УФ-облучения оказались неэффективными. Все это наводит на предположение о полигенной природе полученных признаков резистентности (конечно, если они вообще были генетическими признаками). Минимально ингибирующие концентрации для примаквина составили 6,45 мкг/мл, а для фуразона — 6,55 мкг/мл. Тестирование же реизолированных культур производилось на средах с 45 мкг/мл того и другого препарата. Если предположить, что передача резистентности может произойти только на низких уровнях, то селективная среда для высоких уровней резистентности, которая применялась в рассматриваемой работе, не выявит фенотип с двойной резистентностью.

В добавление к перечисленным методическим несоответствиям следует отметить и то, что при реизоляции культур трипаносом из фекалий клопов их очищали от микрофлоры с помощью пенициллина и стрептомицина, или полимиксина В. Нельзя исключить возможность того, что паразиты с двойной резистентностью могли оказаться более чувствительными к этим антибиотикам, чем исходные устойчивые штаммы. И, наконец, избавление от грибов в реизолированных культурах производилось просто отбором пробирок, которые не зарастали грибами. Вместе с тем нет гарантии того, что с грибами не были отброшены и трипаносомы с двойной резистентностью.

Таким образом, и это исследование Амрейна нельзя рассматривать как доказательство отсутствия генетического обмена у *T. cruzi*, а, напротив, все перечисленные методические несоответствия требуют, по крайней мере, переисследования.

Исходя из вышеприведенного анализа работ этого автора, естественно, мы не можем согласиться и с его выводом о том, что им получены четкие доказательства отсутствия полового процесса у *T. gambiense*, *T. rhodesiense*, *T. cruzi* на стадиях их жизненных циклов и поэтому можно окончательно считать паразитирующих на человеке трипаносом агамными (Amrein, 1965).

Кроме статей Амрейна, имеется еще одно сообщение о попытке продемонстрировать рекомбинацию у *T. rhodesiense* и *T. congolense* (Hawking, Walker, 1966). Эксперименты проведены с резистентными к сумарину и трипарсамиду штаммами *T. rhodesiense* и резистентными к стилбамидину и беренилу штаммами *T. congolense*. Смесь штаммов инокулировали в мышей, крыс и морских свинок, а затем зараженных

животных подвергали последовательному действию препаратов. Выживших трипаносом с двойной резистентностью обнаружить не удалось. Но, как и в рассмотренных выше работах, в данном случае не была проверена стабильность устойчивости, и поэтому неизвестно, с какими признаками устойчивости имели дело исследователи — с наследуемыми или не наследуемыми, т. е. отрицательные результаты, полученные в этом исследовании, можно трактовать по-разному: как отсутствие или генетических обменов или генетических маркеров. Понятно, что в случае второго варианта теряет смысл и все исследование.

Итак, как видно из анализа рассмотренных экспериментальных работ по исследованию наличия полового процесса с помощью резистентных штаммов, нет абсолютно никаких оснований для утверждения об отсутствии генетических обменов у исследованных видов трипаносом. Напротив, методические несоответствия, с которыми выполнены эти работы требуют, по крайней мере, их переисследования.

В нашей работе мы постарались учесть опыт вышеприведенных исследований. В первую очередь, это касается установления генетической природы резистентности полученных штаммов критидий, что позволяет однозначно трактовать полученные результаты как свидетельства обмена генетических признаков. Во всех экспериментах проводилось также максимально возможное число контролей, причем основное внимание обращалось на контрольные культуры, в качестве которых служили родительские резистентные штаммы, тогда как в вышеприведенных работах в качестве контрольных служили только трипаносомы чувствительных штаммов.

Это позволило исключить возможность происхождения полученных геномов с двойной резистентностью в результате вторичной мутации у клеток одного из родительских штаммов. Отсутствие критидий, устойчивых к обоим ингибиторам в контрольных культурах родительских штаммов, недвусмысленно показало, что полученные отдельные геномы с двойной резистентностью появились в результате генетического обмена между жгутиконосцами исходных резистентных штаммов.

Немаловажное значение для результатов настоящего исследования имел, по-видимому, и выбор объекта. Выбор *S. oncopelti* оказался удачным в том плане, что позволил обойти в исследовании те методические трудности, которые характерны для аналогичных экспериментов с высшими трипаносоматидами, как уже отмечалось выше при анализе этих работ (например, снижение жизнеспособности трипаносом при пассажировании их в переносчиках, трудности при реизоляции культур и т. п.).

Кроме того, логично предположить, что у низших трипаносоматид, возможно, остались какие-то формы полового процесса, если даже он и отсутствует у высших представителей этой группы простейших. Такое предположение подтверждают последние литературные данные. Исследуя электрофоретическую изменчивость ферментов в популяциях *T. cruzi* (Tibaogenc et al., 1981a, 1981b), авторы предполагают, что хотя исследуемые ими трипаносомы, по всей видимости, асексуальны, но имели половое размножение в своем недалеком эволюционном прошлом.

В своей обзорной статье Тэйт (Tait, 1983) сообщает о неопубликованных данных по получению генетических рекомбинантов между резистентными штаммами *Crithidia fasciculata*. Если эти данные подтвердятся и будут опубликованы, можно говорить о сексуальности трипаносоматид, по крайней мере, из рода *Crithidia*.

Таким образом, после анализа экспериментальных работ по выявлению полового процесса у трипаносом, который показал сомнительность полученных в них выводов об отсутствии генетического обмена у исследованных видов, а также исходя из последних литературных данных, полученные нами результаты, свидетельствующие о наличии

генетического обмена у *C. oncopelti*, не выглядят артефактом или проявлением какой-то аномалии, а скорее всего являются обнаружением процесса, который закономерно присутствует в жизненном цикле криптидий.

Что касается формы и механизмов этого процесса, то это должно выясниться дальнейшие исследования. В то же время проведенные нами опыты с культуральными жидкостями свидетельствуют о необходимости контакта клеток для осуществления генетического обмена.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ашмарин И. П., Ключарев Л. А. Ингибиторы синтеза белка. Л., Медицина, 1975, 207 с.
- Зайцева Г. Н., Чугунов В. А., Шишов А. Т. Действие антибиотиков на белоксинтезирующие системы кинетопласта и цитоплазмы зоофлагеллята *Strigomonas oncopelti*. — Докл. АН СССР, 1971, т. 198, № 6, с. 1461—1464.
- Крылов М. В., Подлипаев С. А., Самовар А. Г., Хаецкий А. С. Изучение возможности передачи резистентности к циклогексимиду и хлорамфениколу между штаммами *Crithidia oncopelti*. — В кн.: Современные проблемы протозоологии (матер. к Третьему съезду Всесоюз. об-ва протозоологов). Вильнюс, 1982, с. 188.
- Перт С. Дж. Основы культивирования микроорганизмов и клеток. М., Мир, 1978, 331 с.
- Сухарева-Немакова Н. Н., Зеленева Р. Н., Силаев А. Б., Доронина Л. А. Глубинное культивирование *Strigomonas oncopelti*. — Вестн. МГУ, сер. биол., 1969, № 3, с. 3—9.
- Сыромятников Е. Ю., Шишов А. Т., Зайцева Г. Н. Функциональные особенности белоксинтезирующей системы кинетопластов *Strigomonas oncopelti*. — Биохимия, 1973, т. 38, вып. 3, с. 471—477.
- Хаецкий А. С. Клонирование жгутиконосца *Crithidia oncopelti* на плотной питательной среде неопределенного состава, не содержащей гемин. — Цитология, 1982, т. 24, № 2, с. 211—214.
- Amrein Y. U. Evidence against sexuality in *Trypanosoma gambiense*. — J. Protozool., 1957, vol. 4, p. 67—68.
- Amrein Y. U. Genetic transfer in trypanosomes. I. Syngamy in *Trypanosoma cruzi*. — Exper. Parasitol., 1965, vol. 17, p. 261—263.
- Amrein Y. U., Fulton J. D. Attempts to transfer drug-resistance of trypanosomes in vivo. — J. Protozool., 1959, vol. 6, p. 120—122.
- Baker J. R. Opening statement discussion group on protozoology in eighteenth seminar on trypanosomiasis. — Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 1978, vol. 72, p. 109—111.
- Baker J. R., Price J. Growth in vitro of *Trypanosoma cruzi* as amastigotes at temperatures below 37°C. — Intern. J. Parasitol., 1973, vol. 3, p. 549—551.
- Chesters J. K. Protein synthesis by cell-free extracts of *Crithidia oncopelti*. — Bioch. Bioph. Acta, 1966, vol. 114, p. 385—397.
- Cross G. A. M. Protein synthesis in a cell-free system from *Crithidia oncopelti*. — J. Gen. Microbiol., 1966, vol. 44, p. 3—4.
- Deane M. P., Milder R. A process of reproduction of *Trypanosoma conorhini* different from binary or multiple fission. — J. Protozool., 1966, vol. 13, p. 553—559.
- Deane M. P., Milder R. Ultrastructure of the "cyst-like bodies" of *Trypanosoma conorhini*. — J. Protozool., 1972, vol. 19, p. 28—42.
- Evans D. A., Ellis D. S. Development of *Trypanosoma brucei* and *T. congolense* in *Glossina*. — Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 1979, vol. 73, p. 126.
- Hawking F., Walker P. J. Analysis of the development of arsenical resistance in trypanosomes in vitro. — Exper. Parasitol., 1966, vol. 18, p. 63—86.
- Maazoun R., Lanotte G., Rioux J.-A., Pasteur N., Killick-Kendrick R., Pratlong F. Signification du polymorphisme enzymatique chez les leishmanies. A propos de trois souches heterozygotes de *Leishmania infantum* Nicolle, 1908, *Leishmania cf. tarentolae* Wenyon, 1921 et *Leishmania oethiopia* Bray, Ashford et Bray, 1973. — Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1981, t. 56, p. 467—475.
- Newion B. A. A synthetic growth medium for the trypanosomid flagellate *Strigomonas* (*Herpetomonas*) *oncopelti*. — Nature, 1956, vol. 177, p. 279—280.
- Nobbie E. R. The morphology and life cycles of trypanosomes. — Quart. Rev. Biol., 1955, vol. 30, p. 1—28.
- Tait A. Evidence for diploidy and mating in trypanosomes. — Nature, 1980, vol. 287, p. 536—538.
- Tait A. Sexual processes in the kinetoplastida. — Parasitology, 1983, vol. 86, (pt 4), p. 29—57.

- Tibayrenc M., Cariou M.-L., Solignac M. Interpretation genetique des zymogrammes de flagelles des genres *Trypanosoma* et *Leishmania*. — C. R. Acad. Sc. Paris, 1981, ser. 3, t. 292, p. 623—625.
- Tibayrenc M., Cariou M.-L., Solignac M., Carlier Y. Arguments genetiques contre l'existence d'une sexualite actuelle chez *Trypanosoma cruzi*. Implications taxinomiques. C. R. Acad. Sc. Paris, 1981b, ser. 3, t. 293, p. 207—209.
- Vickerman K., Lumsden W. H. R. Summary of discussion in discussion group on protozoology. (Eighteenth seminar on trypanosomiasis). — Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 1978, vol. 72, p. 111—112.
- Walker P. J. Reproduction and heredity in trypanosomes. — Internat. Rev. Cytol., 1964, vol. 17, p. 51—98.
- WHO. Trypanosomiasis. Special Programme for research and training in tropical diseases. Geneva. World Health Organization, 1976, 1, N 76. 12, annex 2, p. 5.

Л. М. Белова

**МНОЖЕСТВЕННЫЕ ФОРМЫ МАЛАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ**

(К.Ф.1.1.1.37)

**У ЛЕПТОМОНАД (MASTIGOPHORA, TRYPANOSOMATIDAE)**

Среди простейших есть ряд таксонов высокого ранга, у которых не найден с достоверностью половой процесс. К таким организмам относятся представители семейства Trypanosomatidae (тип Mastigophora, подтип Lamellacristata, класс Kinetoplastmonada, отряд Trypanosomatopadida)\*.

В семействе Trypanosomatidae описано 18 таксонов родовой группы (Wallace, 1966; Hoare, 1972; Mc Ghee, Cosgrove, 1980; Сафьянова, 1982).

Свободноживущие: *Proleptomonas* Wodcock, 1915 — обитают в почве.

Моногенетические паразиты беспозвоночных животных: 1) *Leptomonas* Kent, 1880; 2) *Herpetomonas* Kent, 1880; 3) *Crithidia* Léger, 1902, syn.: *Strigomonas* Lwoff et Lwoff, 1931; 4) *Blastocrithidia* Laird, 1959; 5) *Rhynchomonas* Patton, 1910.

Дигенетические паразиты растений, беспозвоночных и позвоночных животных: 1) *Phytomonas* Donovan, 1909 — паразиты растений и беспозвоночных; *Leishmania* Ross, 1903 с двумя подродами 2) *Sauroleishmania* Saphjanova, 1982; 3) *Leishmania* Saphjanova, 1982 — паразиты позвоночных и беспозвоночных; 4) *Endotrypanum* Mesnil, Brimont, 1908 — паразиты позвоночных и беспозвоночных; 5) *Trypanosoma* Gruby, 1843 с семью подродами 6) *Megatrypanum* Hoare, 1964; 1) *Herpetosoma* Doflein, 1901; 8) *Schizotrypanum* Chagas, 1909; 9) *Duttonella* Chalmers, 1918; 10) *Nannomonas* Hoare, 1964; 11) *Trypanozoon* Lühe, 1906; 12) *Pycnomonas* Hoare, 1964 — паразиты позвоночных и беспозвоночных животных.

Представители 17 таксонов родовой группы паразитируют у растений и животных, из чего следует, что семейство Trypanosomatidae представлено главным образом паразитическими формами. Особенно большое практическое значение имеют трипаносомозы человека, широко распространенные в Африке (сонная болезнь), Центральной и Южной Америке (болезнь Чагаса). По данным ВОЗ более 250 млн. человек заражены трипаносомозами. Трипаносомозы домашних и диких животных встречаются в Африке, Южной Европе, Малой и Средней Азии, Индокитае, на островах Индийского океана, в Южной и Центральной Америке. В СССР трипаносомозы вызывают тяжелые заболевания верблюдов, лошадей, мулов и ослов (сурра или су-ауру), лошадей (случная болезнь или „подседал“). Не менее важны в практическом отношении лейшманиозы, очень широко распространенные среди людей и животных в тропических и субтропических странах. В СССР лейшманиозы встречаются в Средней Азии и Закавказье.

Таким образом, представители семейства Trypanosomatidae имеют чрезвычайно большое экономическое значение. Успешное решение проблемы трипаносомозов и лейшманиозов находится в жесткой зависимости

\* Система дана по Л. Н. Серавину (1980), см. также М. В. Крылов с соавторами (1980).

сти от уровня наших знаний о природе трипаносоматид. В частности, рациональное решение ряда вопросов эпидемиологии, эпизоотологии и химиотерапии невозможно без правильного понимания генетической организации трипаносоматид и сведений о их фауне. Между тем, до последнего времени, в силу ряда причин (мелкие хромосомы, отсутствие хороших моделей) остаются недостаточно хорошо разработанными критерии вида, не изучена плоидность и наличие генетических обменов у трипаносоматид. Для решения этих проблем используются методы электронной микроскопии (Solari, 1980a; Solari, 1980b), молекулярной биологии (Borst et al., 1980; Borst et al., 1982), биохимии и генетики (Tait, 1980; Maazoun et al., 1981; Tibayrenc et al., 1981; Tibayrenc et al., 1981; Крылов с соавт., 1982; Tibayrenc, Desjeuz, 1983; Tait, 1983).

В качестве удобных моделей для решения таксономических задач, выяснения плоидности и наличия генетических обменов у трипаносоматид могут служить представители рода *Leptomonas*, паразитирующие у насекомых. Эти организмы хорошо культивируются на искусственных жидких и твердых питательных средах, что позволяет использовать микробиологическую технику, так много давшую в изучении природы бактерий и вирусов.

Эти соображения послужили основой для работы с лептомонадами. Мы предполагали, что изоэнзимный анализ как один из методов позволит приблизиться к правильному пониманию организации генома у трипаносоматид, а сходство и различие в зимограммах между клонами и видами может быть использовано для целей таксономии.

**Материал и методика**

Лептомонады выделены в разных местах и в различное время из кишечника хищных клопов семейства Nabidae. В экспериментах использовано 505 клонов лептомонад, относящихся к 3 видам и 5 изолятам, определенным до рода (табл. 1). Жгутиконосцы культивировались на

Таблица 1

Сведения о лептомонадах, выделенных из насекомых

Систематическое положение паразита	Изоляты	Дата выделения	Число клонов	Хозяин	Место отлова хозяина
<i>Leptomonas peterhoffi</i>	a	29.07.80	50	<i>Nabacula flavomarginata</i>	Лен. обл., Ст. Петергоф
<i>L. occidentalis</i>	a	26.07.81	67	<i>N. flavomarginata</i>	Калинингр. обл., пос. Рыбачий
<i>L. nabiculae</i>	a	16.08.82	53	<i>N. flavomarginata</i>	Лен. обл., пос. Белоостров
<i>L. nabiculae</i>	b	16.08.82	55	<i>N. flavomarginata</i>	Лен. обл., пос. Белоостров
<i>Leptomonas</i> sp. 1	a	26.08.82	71	<i>N. limbata</i>	Лен. обл., Ст. Петергоф
<i>Leptomonas</i> sp. 2	a	17.08.82	90	<i>N. flavomarginata</i>	Лен. обл., пос. Белоостров
<i>Leptomonas</i> sp. 3	a	3.08.83	55	<i>N. flavomarginata</i>	Лен. обл., Ст. Петергоф
<i>Leptomonas</i> sp. 5	a	7.08.83	82	<i>N. flavomarginata</i>	Псков. обл., пос. Ляды
<i>Leptomonas</i> sp. 7	a	7.08.83	42	<i>N. limbata</i>	Псков. обл., пос. Ляды

жидких и твердых питательных средах. Жидкая среда:  $HCl$  — 0,42 г,  $NaCl$  — 5 г,  $KH_2PO_4$  — 0,272 г,  $Na_2HPO_4$  — 2,6 г, глюкоза — 20 г, гидролизат казеина — 15 г, дрожжевой экстракт — 15 г, раствор микроэлементов по Ньютону (Newton, 1956) — 10 мл, дистиллированной воды до 1 л. Твердая питательная среда отличалась от жидкой пониженным содержанием глюкозы — 4 г и наличием агара — 20 г. Среда стерилизовали в автоклаве ГК-100-2 под давлением 0,5 атм. в течение 30 мин.

Клонирование проводили методом посева на твердую питательную среду суспензии клеток по А. С. Хаецкому (1982). Разрушение клеток осуществляли путем четырехкратного замораживания при  $-35^\circ C$  и оттаивания при  $18 \pm 2^\circ C$ . Энзимная активность клеток сохранялась специальными стабилизаторами (1мМ раствор ЭДТА, 1мМ раствор ДТТ и 1мМ раствор АМК). Для исследования полиморфизма малатдегидрогеназы использовали метод электрофореза в полиакриламидном геле по Мауеру (1971). Для выявления изоэнзимной активности МДГ использовали 0,1 М трис- $HCl$  буфер, рН — 8,0, НАД — 10 мг, НСТ — 10 мг, ФМС — 2 мг и 0,1 М раствор малата натрия, рН — 7,0 по Гибсону с соавторами (Gibson et al., 1978) с небольшими модификациями. Систему инкубировали при  $25^\circ C$  в течение 1—2 ч.

Электрофореграммы сканировались и обрабатывались при длине волны 560 нм на автоматическом спектрофотометре DU-8В фирмы „Beckman“ (США). Идентификацию мМДГ проводили п-хлормеркурибензоатом.

Особое внимание уделялось достоверности интерпретации зимограмм и воспроизводимости полученных данных.

### Результаты исследований

Малатдегидрогеназа — димер, поэтому у гетерозигот должно наблюдаться три полосы активности, а у гомозигот — одна.

В наших экспериментах электрофорез МДГ выявил среди 505 клонов лептомонад 14 типов зимодемов, отличающихся друг от друга по числу изоэнзимов и их подвижности в полиакриламидном геле (табл. 2). Число изоэнзимов в зимодемах варьирует от 1 до 4. В многополосчатых зимодемах самая „медленная“ полоса и самая „быстрая“, как правило, находятся на значительном расстоянии друг от друга и имеют существенные различия в интенсивности окраски. Это, предположительно, может рассматриваться как указание на функционирование у лептомонад, по меньшей мере, двух локусов.

Таблица 2

Количественные показатели	Фенотипический полиморфизм по МДГ у лептомонад														Всего
	Фенотип (зимодем)														
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XIX	14
Число клонов	4	223	6	5	18	49	22	37	1	17	42	55	13	13	505
Процентное содержание	0,79	44,16	1,19	0,99	3,56	9,70	4,36	7,33	0,2	3,37	8,32	10,89	2,57	2,57	100

Рассмотрим подробнее каждый тип зимодема. У изолята *Leptomonas sp. 7* все 42 клона имеют одинаковый зимодем XV трехполосчатого типа (рис. 1). На всех зимограммах установлена одна и та же законо-

мерность в интенсивности окраски полос зимодема XV. Наиболее интенсивно окрашивается самая „медленная“ полоса с относительной электрофоретической подвижностью (Оп) 0,53, менее интенсивно — средняя полоса с Оп — 0,77 и слабо „быстрая“ полоса с Оп — 1,0.

Денситометрический анализ зимограмм трех клонов (527, 524 и 525) показал, что оптические плотности полос, характеризующие количественное содержание изоэнзимов, соотносятся соответственно как 1 : 2 : 4,4; 1 : 1,87 : 9,82 и 1 : 3,27 : 14,67. Соотношение оптической плотности полос у клона 527 близко к 1 : 2 : 5. Такое количественное соотношение изоферментов у клона 527 может быть наиболее просто, на наш взгляд, объяснено с помощью диплоидной, двухлокусной генетической модели, в которой один из локусов гетерозиготен. При этом постулируется, что

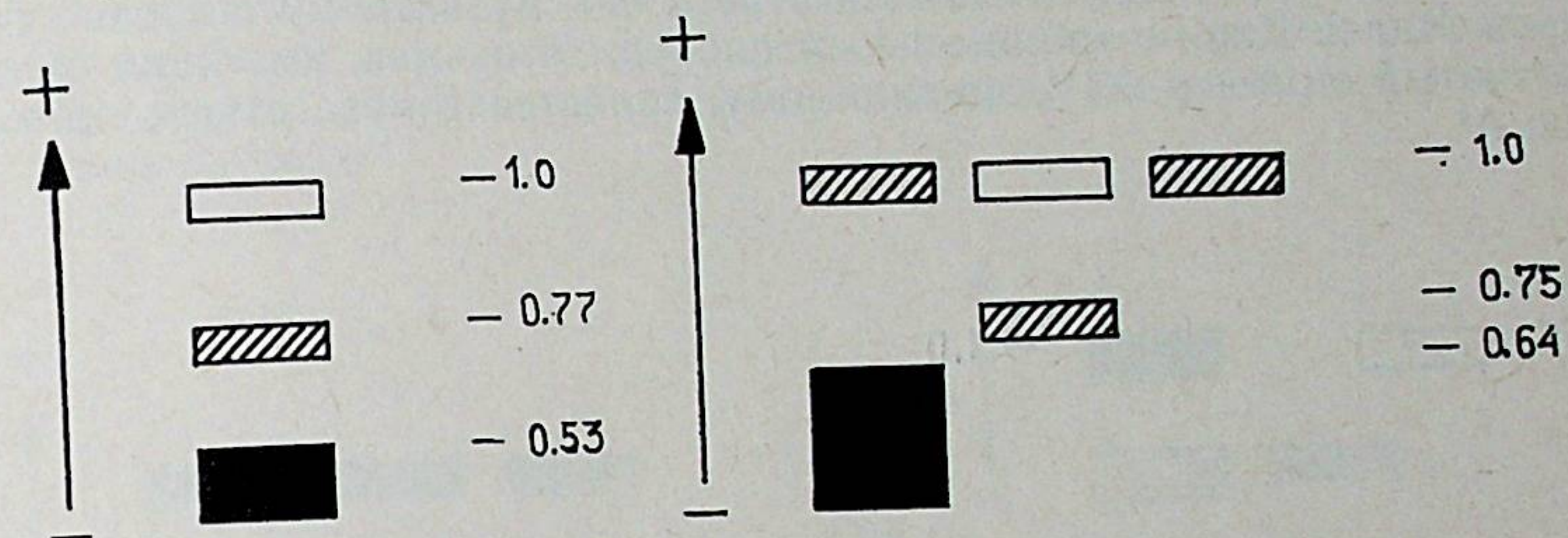


Рис. 1. Обобщенная схема зимограмм 42 клонов изолята *Leptomonas sp. 7*.

XV — трехполосчатый тип зимодемов.

XII XIII XIV

Рис. 2. Обобщенная схема зимограмм 55 клонов изолята *Leptomonas sp. 3*.

XII — двухполосчатый тип зимодемов, XIII — двухполосчатый тип зимодемов, XIV — однополосчатый тип зимодемов.

локусы возникли путем дупликации, и продукты разных локусов не взаимодействуют между собой при формировании четвертичной структуры фермента. Действительно, гетерозиготный локус Мдг-1, имеющий аллели  $A^1$  и  $A$  даст при случайном объединении субъединиц три различных изоэнзимов в соотношении  $1A^1A^1 : 2A^1A : 1AA$ . Продукт гомозиготного по аллелю  $A$  локуса Мдг-2 будет представлен в пропорции  $4AA$ . Таким образом, в клетке должны синтезироваться три различных изоэнзима в соотношении 1 : 2 : 5, что и наблюдается у клонов 524 и 525 могут быть объяснены процессами генорегуляции. Генетическая структура клонов с изоэнзимами XV может быть охарактеризована как  $AAAA^1$ .

Наиболее близок к изоляту *Leptomonas sp. 7* по электрофоретической подвижности изоэнзимов изолят *Leptomonas sp. 3*. При обследовании 55 клонов изолята *Leptomonas sp. 3* обнаружено три типа зимодемов — два двухполосчатых XII и XIII и один однополосчатый XIV (рис. 2). Двухполосчатые типы зимодемов XII и XIII обнаружены соответственно у 67,27% и 30,91% клонов, реже (6,82%) встречается однополосчатый зимодем XIV.

Оптическая плотность полос в зимодемах типа XII соотносится у клона 684 как 1 : 5,46, а у клона 686 как 1 : 7,32. Соотношения в ин-



тенсивности окраски полос у клона 684 близки 1:5, что напоминает такое соотношение между „быстрой“ и „медленной“ полосами в трехполосчатом типе зимодема XV изолята *Leptomonas sp.* 7. Это позволяет предположить, что зимодем XII кодируется двумя локусами, гетерозиготным Мдг-1 с аллелями А и А<sup>I</sup> и гомозиготным по аллелю А локусом Мдг-2, но гетеродимеры А<sup>I</sup>А, которые должны быть представлены в пропорции 2, не выявляются в нашей системе.

В двухполосчатом зимодеме XIII „быстрая“ полоса с Оп-1,0 по своей электрофоретической подвижности совпадает с „быстрой“ полосой в зимодеме XII и на этом основании может быть отождествлена с изозимом А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>. „Медленная“ полоса по своей электрофоретической подвижности Оп-0,75 отличается от всех остальных и может быть интерпретирована как продукт гомозиготного по мутантному аллелю А<sup>I</sup> локуса Мдг-2. Клон с минимальным набором изозимов, имеющий однополосчатый зимодем XIV, по-видимому, является гомозиготным по аллелю А<sup>I</sup>.

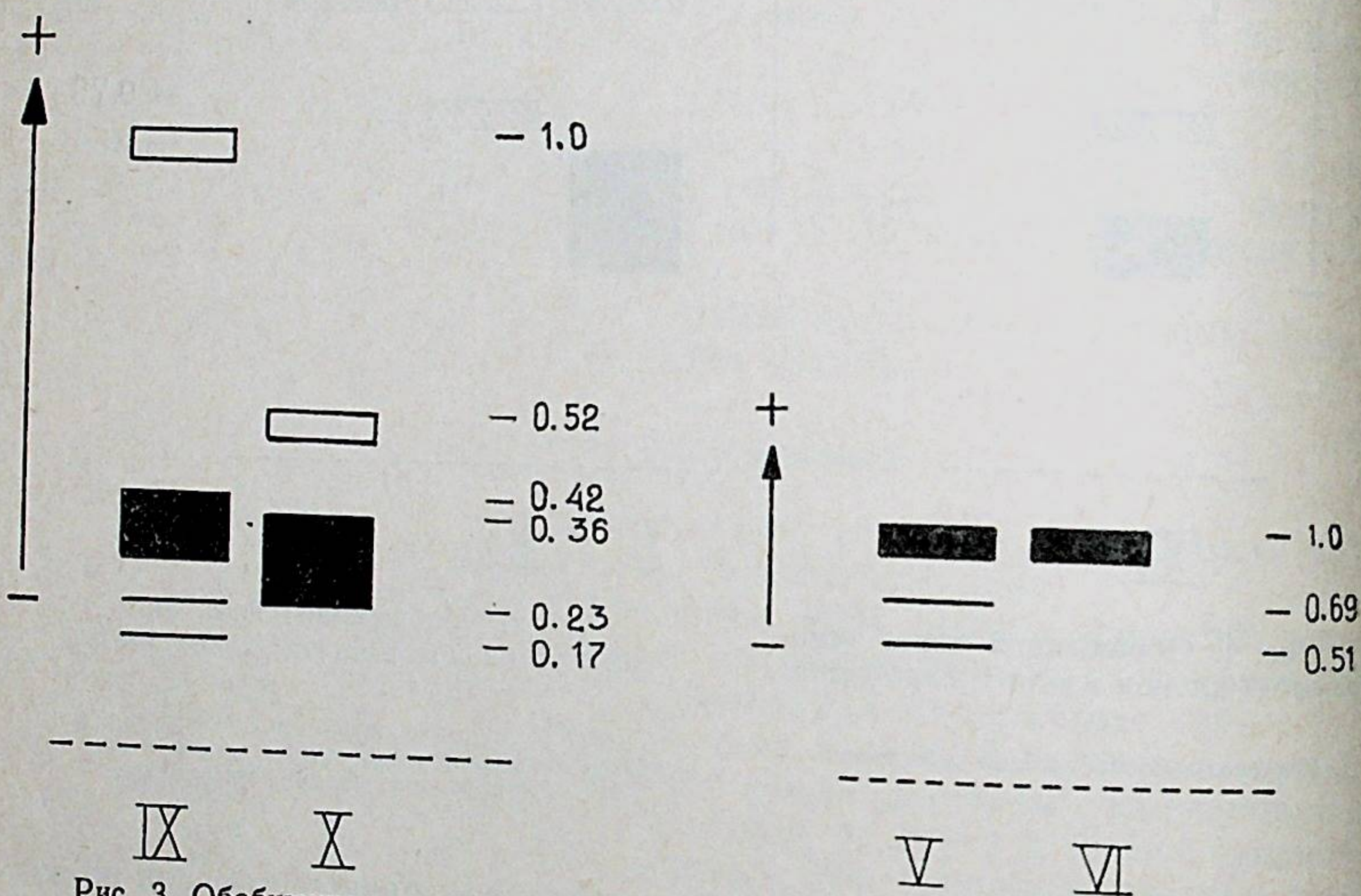


Рис. 3. Обобщенная схема зимограмм 67 клонов *Leptomonas occidentalis*.

IX — четырехполосчатый тип зимодемов, X — двухполосчатый тип зимодемов.

Рис. 4. Обобщенная схема зимограмм 108 клонов *Leptomonas nabiculae*.

V — трехполосчатый тип зимодемов, VI — однополосчатый тип зимодемов.

Таким образом, изолят *Leptomonas sp.* 3, представленный в наших экспериментах тремя зимодемами, по-видимому, имеет два дублированных полиморфных локуса — Мдг-1 с аллелями А, А<sup>I</sup> и Мдг-2 с аллельными состояниями АА и А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>. Генетическая структура клонов с зимодемом XII имеет вид АААА<sup>I</sup>, с зимодемом XIII — А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>, с зимодемом XIV — А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>А<sup>I</sup>. При изучении 67 клонов *Leptomonas occidentalis* обнаружено два типа зимодемов: четырехполосчатый IX у 26,87% клонов и двухполосчатый X у 73,13% клонов (рис. 3). Различия по электрофоретической подвижности в зимодеме IX между „медленной“ полосой с Оп-0,17 и „быстрой“ с Оп-1,0 очень значительны, что может указывать на функционирование двух локусов. По-видимому, один локус Мдг-1 находится в гомозиготном состоянии и кодирует изозим с Оп-1,0, а второй локус Мдг-2 гетерозиготен. Существенное различие в интенсивности окраски

между полосами с Оп-0,17 и 0,23 и полосой с Оп-0,42 можно объяснить генорегуляторными процессами.

В двухполосчатом зимодеме X „медленная“ полоса с Оп-0,36 отличается по оптической плотности от „быстрой“ полосы с Оп-0,52. Можно думать, что эти изозимы кодируются разными локусами, каждый из которых находится в гомозиготном состоянии.

Очень сходны по электрофоретической подвижности зимограммы *Leptomonas nabiculae* и *L. peterhoffi* (рис. 4, 5). Генетическая трактовка электрофоретических вариантов МДГ трехполосчатых типов зимодемов у этих двух видов лептонад очень затруднена. Существенное различие в интенсивности окраски между полосами, с одной стороны, наводит на мысль о функционировании двух локусов, с другой — о существовании генорегуляторных процессов. Однополосчатые типы зимодемов VI у *L. nabiculae* и *L. peterhoffi* могут определяться функционированием либо одного, либо двух локусов, находящихся в одинаковых гомозиготных состояниях.

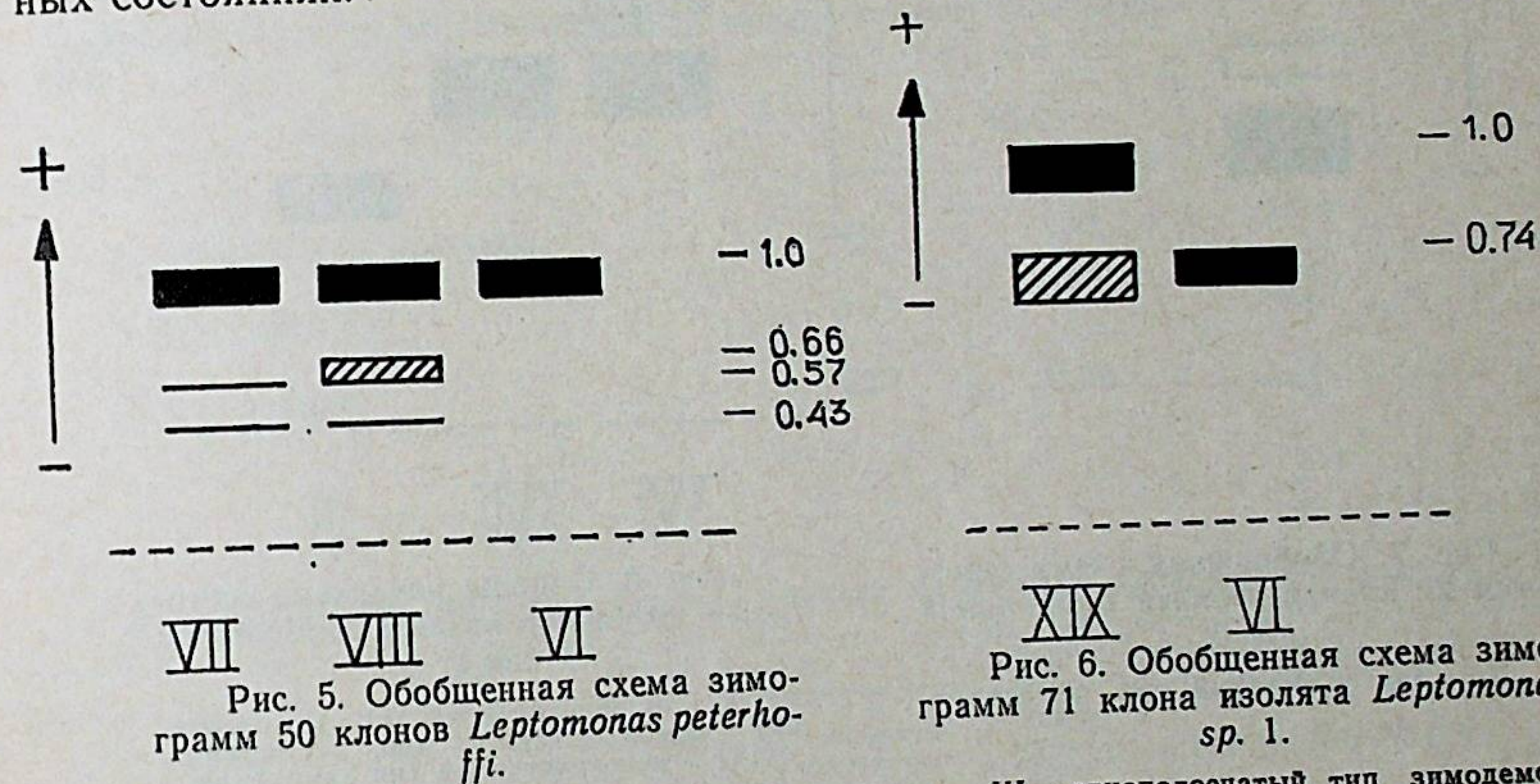


Рис. 5. Обобщенная схема зимограмм 50 клонов *Leptomonas peterhoffi*.

VI — однополосчатый тип зимодемов, VII — трехполосчатый тип зимодемов, VIII — трехполосчатый тип зимодемов.

Рис. 6. Обобщенная схема зимограмм 71 клон изолята *Leptomonas sp.* 1.

VI — однополосчатый тип зимодемов, XIX — двухполосчатый тип зимодемов.

Изолят *Leptomonas sp.* 1 содержит два зимодема XIX: двухполосчатый, обнаруженный у 58 клонов, и однополосчатый VI, найденный у 13 клонов (рис. 6). Можно предположить, что однополосчатый зимодем VI кодируется так же, как и у видов *Leptomonas nabiculae* и *L. peterhoffi*. Двухполосчатый зимодем XIX, возможно, кодируется двумя локусами, каждый из которых находится в гомозиготном состоянии.

Изолят *Leptomonas sp.* 5 представлен одним двухполосчатым зимодемом XI (рис. 7). Существенное различие в интенсивности окраски полос у зимодема позволяет предположить функционирование так же, как и у изолята *Leptomonas sp.* 1, двух локусов, находящихся в гомозиготных состояниях.

У изолята *Leptomonas sp.* 2 обнаружено три типа зимодемов: однополосчатый VI у 22 клонов, однополосчатый XVII у 13 клонов и трехполосчатый XVI у 55 клонов (рис. 8). Однополосчатый зимодем VI обнаружен также у *L. nabiculae*, *L. peterhoffi* и изолята *Leptomonas sp.* 1 и в связи с этим генетическая трактовка этого зимодема у изолята *Leptomonas sp.* 2 может быть такая же, как и у вышеупомянутых групп лептонад. Другой однополосчатый зимодем XVII может кодироваться двумя дублированными локусами, находящимися в гомозиготном состоянии.

В трехполосчатом зимодеме XVI „медленная“ полоса по электрофоретической подвижности совпадает с однополосчатым зимодемом XVII,

„быстрая“ полоса с Оп—1,0 в трехполосчатом зимодеме имеет существенное отличие по интенсивности окраски от „медленной“ полосы, и поэтому можно предположить, что она кодируется другим локусом. Средняя гибридная полоса в зимодеме XVI окрашена очень слабо. Возможно, это связано с регуляторными процессами, а может быть, этот гетеродимер просто слабо выявляется в нашей системе.

Таким образом, у трех видов лептонад (*Leptomonas occidentalis*, *L. nabiculae* и *L. peterhoffi*) и пяти изолятов, выделенных из различных географических мест, от разных хозяев и в разное время обнаружили 14 различных зимодемов (табл. 2). Это говорит о довольно большом фенотипическом разнообразии электрофоретических форм МГД у лептонад.

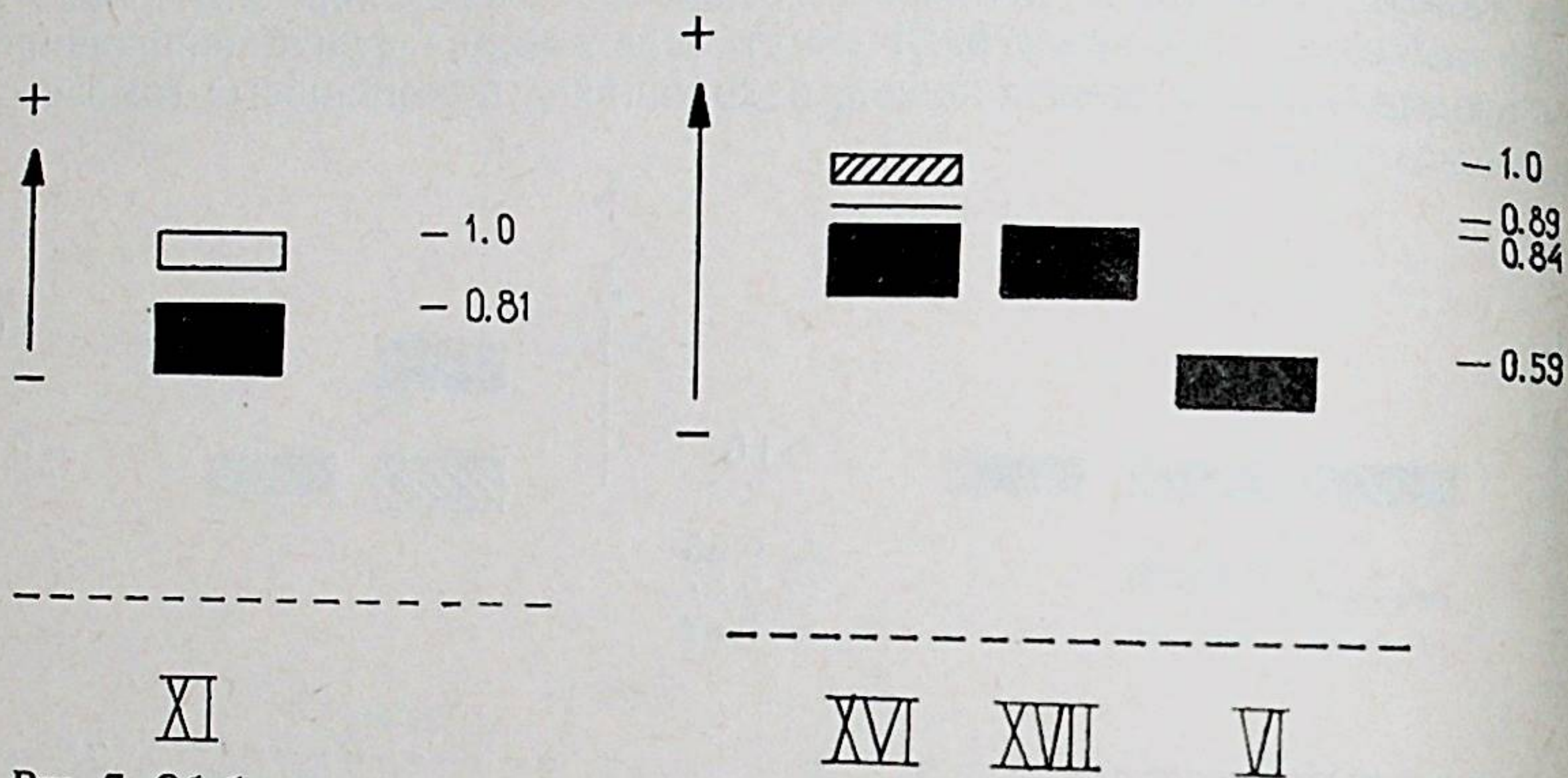


Рис. 7. Обобщенная схема зимодемов 22 клонов изолята *Leptomonas* sp. 5.

XI — двухполосчатый тип зимодемов.

Рис. 8. Обобщенная схема зимодемов 90 клонов изолята *Leptomonas* sp. 2.

VI — однополосчатый тип зимодемов,  
XVI — трехполосчатый тип зимодемов,  
XVII — однополосчатый тип зимодемов.

Нами была предпринята попытка использовать для таксономических целей сходство и различие в электрофоретической подвижности изозимов МДГ у различных групп лептонад. Прежде всего, бросается в глаза, что у всех рассмотренных групп лептонад имеется один общий изозим, обозначенный в зимодемах однополосчатого типа шифром VI. Изозим VI обнаружен у клонов разного происхождения, выделенных из различных видов хозяев *Nabicula limbata* и *N. flavomarginata*, разделенных большим расстоянием в 600—950 км. Этот факт однозначно указывает на филогенетическую общность изученных нами групп лептонад.

Для выяснения филогенетической близости между изученными группами лептонад был использован индекс сходства по Шоу (Shaw, 1970).  $Q = \frac{n}{0,5(N_1 + N_2)}$ , где Q — индекс сходства, n — число одинаковых изозимов,  $N_1$  и  $N_2$  — общее число изозимов у сравниваемых групп.

Обработанные, таким образом, электрофоретические данные по МДГ показали, что индекс сходства между клонами лептонад в пределах вида варьирует от 1,0 до 0,33 (табл. 3), а между видами от 0,29 до 0,22 (табл. 4). Следовательно, сходство между клонами в пределах вида, как правило, значительно больше, чем между разными видами.

Изучение индекса сходства по изозимам между клонами у разных изолятов дало, как и следовало ожидать, различные результаты. В ряде случаев, где мы, по-видимому, имели дело с клонами, относящимися к одному виду, между ними обнаружено большое сходство.

Таблица 3

Индекс сходства по изозимам МДГ между клонами в пределах вида

Виды лептонад	Зимодемы			Индекс сходства между клонами	
	тип	число клонов	процентное содержание	одного фенотипа	разных фенотипов
<i>Leptomonas peterhoffi</i>	VI	39	78,0	1	VI и VII = 0,50
	VII	6	12,0	1	VI и VIII = 0,50
	VIII	5	10,0	1	VII и VIII = 0,67
<i>L. occidentalis</i>	IX	18	26,9	1	IX и X = 0,33
	X	49	73,1	1	
<i>L. nabiculae</i>	V	4	3,7	1	V и VI = 0,50
	VI	104	96,3	1	

Таблица 4

Индекс сходства по изозимам МДГ между видами лептонад

Виды лептонад	1	2	3
1. <i>Leptomonas peterhoffi</i>	1,0	0,22	0,29
2. <i>L. occidentalis</i>	0,22	1,0	0,22
3. <i>L. nabiculae</i>	0,29	0,22	1,0

Таблица 5

Индекс сходства по изозимам МДГ между клонами в пределах изолятов

Изолят	Зимодемы			Индекс сходства между клонами	
	тип	число клонов	процентное содержание	одного фенотипа	разных фенотипов
<i>Leptomonas</i> sp. 1	VI	58	81,69	1	VI и XIX = 0,67
	XIX	13	18,31	1	
<i>Leptomonas</i> sp. 2	VI	22	24,45	1	VI и X I = 0
	XVI	55	61,10	1	VI и XVII = 0
	XVII	13	14,45	1	XVI и XVII = 0,50
<i>Leptomonas</i> sp. 3	XII	37	67,27	1	XII и XIII = 0,50
	XIII	1	1,82	1	XII и XIV = 0,67
	XIV	17	30,91	1	XIII и XIV = 0,67
	XI	22	100,00	1	
<i>Leptomonas</i> sp. 5	XI	22	100,00	1	
<i>Leptomonas</i> sp. 7	XV	42	100,00	1	

Например, индекс сходства между клонами у изолята *Leptomonas* sp. 1 варьирует от 1,0 до 0,67, между клонами у изолята *Leptomonas* sp. 3 от 1,0 до 0,50. Клоны в изолятах *Leptomonas* sp. 5 и *Leptomonas* sp. 7 были представлены только одним зимодемом.

Наряду с этим, в ряде случаев (например, у изолята *Leptomonas* sp. 2) индекс сходства между некоторыми клонами оказался равен 0 (табл. 5).

Проведенные исследования позволяют предположительно считать, что у изученных близких в филогенетическом отношении видов и изолятов лептонад функционируют два локуса, кодирующие mMDG. Эти локусы, очевидно, возникли в результате дупликации.

Сходство и различие в числе изозимов и их электрофоретической подвижности с успехом можно использовать для идентификации даже близких видов лептомонад.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Крылов М. В., Добровольский А. А., Иссу И. В., Михалевиц В. И., Подлипаев С. А., Решетняк В. В., Серавин Л. Н., Старобогатов Я. И., Шульман С. С., Янковский А. В. Новые представления о системе одноклеточных животных. — В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., изд. ЗИН АН СССР, 1980, т. 94, с. 122—132.
- Крылов М. В., Подлипаев С. А., Самовар А. Г., Хаецкий А. С. Изучение возможности передачи резистентности к циклогексимиду и хлорамфениколу между штаммами *Crithidia oncopelti*. — В кн.: Современные проблемы протозоологии. Вильнюс, изд. АН Лит. ССР, 1982, с. 188.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. М., Мир, 1971, 242 с.
- Сафьянова В. М. Проблема таксономии лейшманиоза. — В кн.: Лейшмании. Протозоология. Л., Наука, 1982, вып. 7, с. 5—110.
- Серавин Л. Н. Макросистема жгутиконосцев. — В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., изд. ЗИН АН СССР, 1980, т. 94, с. 4—22.
- Хаецкий А. С. Клонирование жгутиконосца *Crithidia oncopelti* на плотной питательной среде неопределенного состава, не содержащей гемин. — Цитология, 1982, т. 24, № 2, с. 211—214.
- Borst P., Fase-Fowier F., Frasch A. C. C., Hoeijmakers J. H. J., and Weijers P. Characterization of DNA from *Trypanosoma brucei* and related trypanosomes by restriction endonuclease digestion. — Mol. Biochem. Parasitol., 1980, vol. 1, p. 221—246.
- Borst P., Van der Ploeg M., Van Hoek J. F. M., Tas J., James J. On the DNA content and ploidy of trypanosomes. — Mol. Biochem. Parasitol., 1982, vol. 6, N 1, p. 13—23.
- Gibson W. C., Mehlitz D., Lanham S. M., Godfrey D. G. The identification of *Trypanosoma brucei gambiense* in Liberian pigs and dogs by isoenzymes and by resistans to human plasma. — Tropen. Med. Parasit., 1978, vol. 29, p. 335—345.
- Hoare C. A. The trypanosomes of mammals. Oxford and Edinburgh, 1972, 749 p.
- Maazoun R., Lanotte G., Rioux J.-A., Pasteur N., Kellick-Kendrick R., Plattong F. Signification du polymorphisme enzymatique chez les leishmanies. A propos de trois souches heterozygotes de *Leishmania infantum* Nicolle, 1908, *Leishmania tarentolae* Wenyon, 1921 et *Leishmania oethiopica* Bray, Ashford et Bray, 1973. — Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1981, t. 56, N 5, p. 467—475.
- Mc Ghee R. B., Cosgrove W. B. Biology and physiology of the lower Trypanosomatidae. — Microbiol. Rev., 1980, vol. 44, N 1, p. 140—173.
- Newton B. A. A synthetic growth medium for trypanosomid flagellate *Strigomonas* (*Herpetomonas*) *oncopelti*. — Nature, 1956, vol. 177, p. 279—280.
- Shaw C. R. How many genes evolves? — Biochem. Genetic., 1970, vol. 4, N 2, p. 381—388.
- Solari A. J. The 3-dimensional fine structure of the mitotic spindle in *Trypanosoma cruzi*. — Chromos., 1980a, vol. 78, p. 239—255.
- Solari A. J. Function of the dense plaques during mitosis in *Trypanosoma cruzi*. — Exper. Cell Res., 1980b, vol. 127, N 2, p. 457—460.
- Tait A. Evidence for diploidy and mating in trypanosomes. — Nature, 1980, vol. 287, p. 536—538.
- Tait A. Sexual processes in the kinetoplastida. — Parasitol., 1983, vol. 86, N 4, p. 29—57.
- Tibayrenc M., Cariou M.-L., Solignac M. Interpretation genetique des zymogrammes de flagelles des genres *Trypanosoma* et *Leishmania*. C. R. Acad. Sc., Paris, 1981, t. 292, sep. 3, p. 623—625.
- Tibayrenc M., Cariou M.-L., Solignac M., Carlier Y. Arguments genetiques contre l'existence d'une sexualite actuelle chez *Trypanosoma cruzi*. Implications taxinomiques. C. R. Acad. Sc., Paris, 1981, t. 293, sep. 3, p. 207—209.
- Tibayrenc M., Desjeuz P. The presense in Bolivia of two distinct zymodemes of *Trypanosoma cruzi*, circulating sympatrically in a domestic transmission cycle. — Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 1983, vol. 77, N 1, p. 73—75.

С. А. Подлипаев

### НОВЫЕ ВИДЫ НИЗШИХ ТРИПАНОЗОМАТИД ИЗ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (НЕТЕРОПТЕРА) СЕМЕЙСТВ GERRIDAE И NAVIDAE: СТАДИИ ИХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ В ПРИРОДЕ И ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ В ЛАБОРАТОРИИ

Низшим трипанозоматидам — представителям родов *Leptomonas*, *Phytomonas*, *Crithidia*, *Herpetomonas*, *Blastocrithidia* и *Rhynchoidomonas* — посвящено значительно меньше исследований, чем высшим трипанозоматидам (роды *Leishmania* и *Trypanosoma*), вызывающим опасные болезни человека и животных. Между тем знания о низших трипанозоматидах важны для представлений об эволюции всего семейства в целом. Низшие трипанозоматиды — паразиты членистоногих, в основном насекомых, представители рода *Phytomonas* обитают в растениях. Фауна этих простейших изучена довольно фрагментарно. Основные исследования трипанозоматид из отдельных групп хозяев (по преимуществу широко распространенных или хозяйственно важных видов насекомых) проводились на территориях США, Бразилии, Франции и некоторых других стран (см. Wallace, 1966).

В СССР фауне низших трипанозоматид посвящено всего несколько работ (Ходукин, 1927; Шахов, 1928; Петрищева, 1932; Муратов, Хейсин, 1959; Арифджанов, Никитина, 1961; Подлипаев, 1982).

Понятно, что современные исследования и характеристика таких бедных морфологическими признаками жгутиконосцев как низшие трипанозоматиды требуют их лабораторного культивирования. Один вид из этой группы (*Crithidia oncopelti*), оказавшиеся, как выяснилось, сборным (Крылов и др., в печати), служит классическим лабораторным объектом и культивируется во многих лабораториях мира несколько десятилетий (Noguchi, Tilden, 1926). На этой культуре выполнены уже десятки работ в самых разных областях. Очевидно, что массовое выделение низших трипанозоматид в аксеничные лабораторные культуры весьма важно для исследования фауны этих паразитов.

Большой теоретический интерес низшие трипанозоматиды привлекают как облигатно агамные организмы. Бесполое размножение часто рассматривается как серьезное затруднение для распространения универсальной концепции вида (см. Полянский, 1979). В практическом плане наличие бесполого размножения затрудняет работу по систематике и филогении. Исследование агамных форм является актуальнейшей задачей развития учения о виде у самых простейших.

Специфика исследования простейших вообще как клеток-организмов и агамных простейших, в особенности, требует широкого и разнообразного методического подхода и наличия лабораторных культур. Такие модельные объекты должны: быть разнообразными фаунистически, что повышает вероятность генетического разнообразия; легко выделяться из природы на аксеничные питательные среды; достигать в лабораторных культурах большой численности; и, поскольку изучение клональных маркеров есть пока основной метод исследования изменчивости и наследственности у агамных организмов (Юдин, 1979), легко

и массово клонироваться. Весьма желательны возможность применения генетических и микробиологических методов. Всеми этими свойствами обладают низшие трипанозоматиды, что делает их весьма перспективными модельными объектами для разработки теории агамных видов.

Систематика низших трипанозоматид сложна и запутана. Основная трудность при поисках систематических критериев у них — неясность значимости выявляемых различий (Wallace, 1966; De Lima et al., 1979; McGhee, Cosgrove, 1980; Сафьянова, 1982, и др.). При ранжировании признаков трудно установить, где признаки конкретного клона, географического изолята, где проявление специфичности к разным хозяевам и т. п., а где систематические признаки. Поэтому придание того или иного систематического ранга носит пока зачастую условный характер. Крайняя бедность морфологическими признаками позволяет использовать их (да и то относительно надежно) большей частью лишь для выделения родов (Wallace, 1966).

Почти полное незнание изменчивости этих организмов затрудняет оценку морфометрических данных. Отсутствие „хороших“ признаков приводит к применению большого числа случайных, бессистемных критериев. В практической работе случайный набор признаков и произвольное придание им таксономического веса обуславливает крайнюю затрудненность, а часто и невозможность сравнения описаний (Wallace, 1966; Mapaia et al., 1981, и др.). Эти недостатки в значительной степени присутствуют и в описаниях других агамных простейших. Следует, очевидно, искать системы изменчивых признаков, поддающихся анализу на наследуемость.

В настоящем сообщении рассматриваются низшие трипанозоматиды из хищных клопов семейств Gerridae и Nabidae. Из представителей семейства Gerridae — водомерок — описано несколько видов трипанозоматид (см. Wallace, 1966). В семействе Nabidae хозяева трипанозоматид, насколько нам известно, ранее не отмечались. Между тем в близком семействе клопов — Reduviidae — эти паразиты найдены, в том числе и возбудитель опасного заболевания человека — болезни Чагаса. Исследование паразитофауны набид интересно по целому ряду причин: семейство невелико по объему, имеет всесветное распространение, многие виды достигают большой численности, будучи полезными хищниками Nabidae представляют хозяйственный интерес, возможно содержание этих клопов в лабораторных условиях, и, наконец, семейство Nabidae является одним из самых примитивных среди Cymicoptera и имеет большое значение для обсуждения филогении и эволюции полужесткокрылых (Кержнер, 1981). Все эти причины делают клопов семейства Nabidae заманчивыми объектами для паразитолога.

#### Материал и методика

Для выделения лабораторных культур использовались зараженные насекомые, собранные в природе. Целый клоп погружался в спирт, после чего выделенный при вскрытии кишечник или его содержимое с соблюдением возможной стерильности помещались в пробирки со стандартной питательной средой (см. ниже) с добавлением гемина (25 мкг/мл) и антибиотиков — пенициллина (500 ед/мл) и стрептомицина (500 мкг/мл). Обычно выделенная из насекомого культура оказывается зараженной грибками.\* Культуру очищали путем многократного отфильтровывания мицелия и методом Рыйгаса с соавторами (1980). Иногда наблюдается самоочищение культуры через некоторое количество пассажей.

\* Наиболее часто встречалась *Mortierella capitata* Marghal (пор. Mucorales). Определение любезно проведено канд. биол. наук Л. И. Пшедецкой и канд. биол. наук В. Н. Никитиной (Ленинградский университет).

Для культивирования используется стандартная среда следующего состава:  $KCl$  — 0,42 г,  $NaCl$  — 5 г,  $KH_2PO_4$  — 0,272 г,  $Na_2HPO_4$  — 2,6 г, глюкоза — 20 г, гидролизат казеина — 15 г, дрожжевой экстракт — 15 г, раствор микроэлементов (Newton, 1956) — 10 мл, вода дистиллированная до 1 л,  $pH=7,5$ . Типовые культуры ведутся в пробирках с 3 мл среды при температуре  $25^\circ C$  с добавлением гемина (25 мкг/мл), без антибиотиков, пересеваются на свежую среду раз в неделю. Все культуры достигают стационарной фазы на 8—10 день при численностях клеток у *Blastocrithidia gerricola* — до  $18,9 \times 10^7$  кл/мл; у *Leptomonas peterhoffi* — около  $6,5 \times 10^7$  кл/мл; у *L. occidentalis* —  $7,5 \times 10^7$  кл/мл; у *L. nabicalae* до  $7,2 \times 10^7$  кл/мл; и у *L. sp.* —  $7,9 \times 10^7$  кл/мл.\* Культивирование и клонирование на твердой питательной среде проводилось по методике, описанной ранее А. С. Хаецким (1982) с добавлением в агаризованную среду гемина (25 мкг/мл).

Препараты окрашивались по Гимза-Романовскому с обработкой мазка, фиксированного метанолом, 4%-ным раствором твина 80 на фосфатном буфере ( $pH=7,4$ ) в течение 6 мин. Колонии на чашках Петри, представляющие собой в большинстве случаев клоны (Хаецкий, 1982), изучались как нативными, так и окрашенными водными и спиртовыми растворами толуидинового голубого и метиленового синего. Колонии некоторых типов при окраске спиртовыми растворами красителей отделяются от агара и всплывают на поверхность жидкости. Далее окрашенные колонии могут быть помещены на стекло, обезвожены и заключены в бальзам. Этот метод особенно ценен при работе с плоскими, прозрачными амебообразными колониями, изучение и, особенно, фотографирование которых представляет непростую задачу. Колонии исследовались на 7—10 сутки, когда полностью проявляются их фенотипические признаки.

В ряде случаев при работе с живыми клетками применялось нагревание предметного стекла до обездвиживания клеток, подвижность которых через некоторое время восстанавливается.

Все измерения и рисунки, если не указано иначе, сделаны с препаратов, окрашенных по Гимза-Романовскому. Фотографирование производилось на микроскопах МБС-1, „Polyvar“, „Telaval“.

Синтипы, ксенотипы\*\* и типовые культуры хранятся в коллекции лаборатории протозоологии Зоологического института АН СССР.

Автор искренне признателен И. М. Кержнеру за ценные консультации и определение насекомых, А. С. Хаецкому — за помощь при работе с твердыми средами.

#### Результаты

##### *Blastocrithidia gerricola* sp. n.

Хозяин: *Gerris lacustris* Linnaeus (Heteroptera: Gerridae).

Локализация: кишечник.

Местонахождение: Калинингр. обл., пос. Рыбачий, Куршская коса.

Культура: выделена 28.7.1981 г. из 1 экз. хозяина.

Диагноз. Преобладающая форма в хозяине — эпимастигота. Тело вытянутое, сужается на концах, задний часто имеет ланцетовидную форму. Размеры тела эпимастигот ( $M \pm m$ , мкм в скобках — максимальные и минимальные): длина  $24,89 \pm 0,35$  (16,21—40,53), ширина  $1,89 \pm 0,05$  (2,15—1,44) ядро  $2,07 \pm 0,04$  (1,93—2,15), кинетопласт около

\* Ранее (Подлипаев, 1982) три первых вида были обозначены соответственно как *Blastocrithidia sp.*, *Leptomonas sp. 1*, *Leptomonas sp. 2*.

\*\* Ксенотип — термин, употребляемый А. В. Янковским (1981) для обозначения одной особи хозяина, с которой собран и описывается паразит или комменсал. Употребление этого термина представляется весьма полезным для паразитологов.

1, свободная часть жгутика  $5.40 \pm 0.36$  (3.75—5.94). Ядро округлое или эллипсоидное, лежит от середины тела до границы передней его трети. Кинетопласт на расстоянии 1—2 мкм от ядра. Жгутик приблизительно на  $\frac{1}{5}$  своей длины проходит внутри клетки, после чего выходит наружу и, следуя параллельно поверхности, формирует ундулирующую мембрану. Симбионтов нет. Цисты не найдены\* В кишечнике клопа, наряду с эпимастиготами, встречаются единичные промастиготы со средними размерами (мкм): длина тела 13.5, ширина тела 1.2, длина жгута 18. Ядро промастигот окрашивается очень плохо (рис. 1а; рис. 6, 7, 8, вклейка).

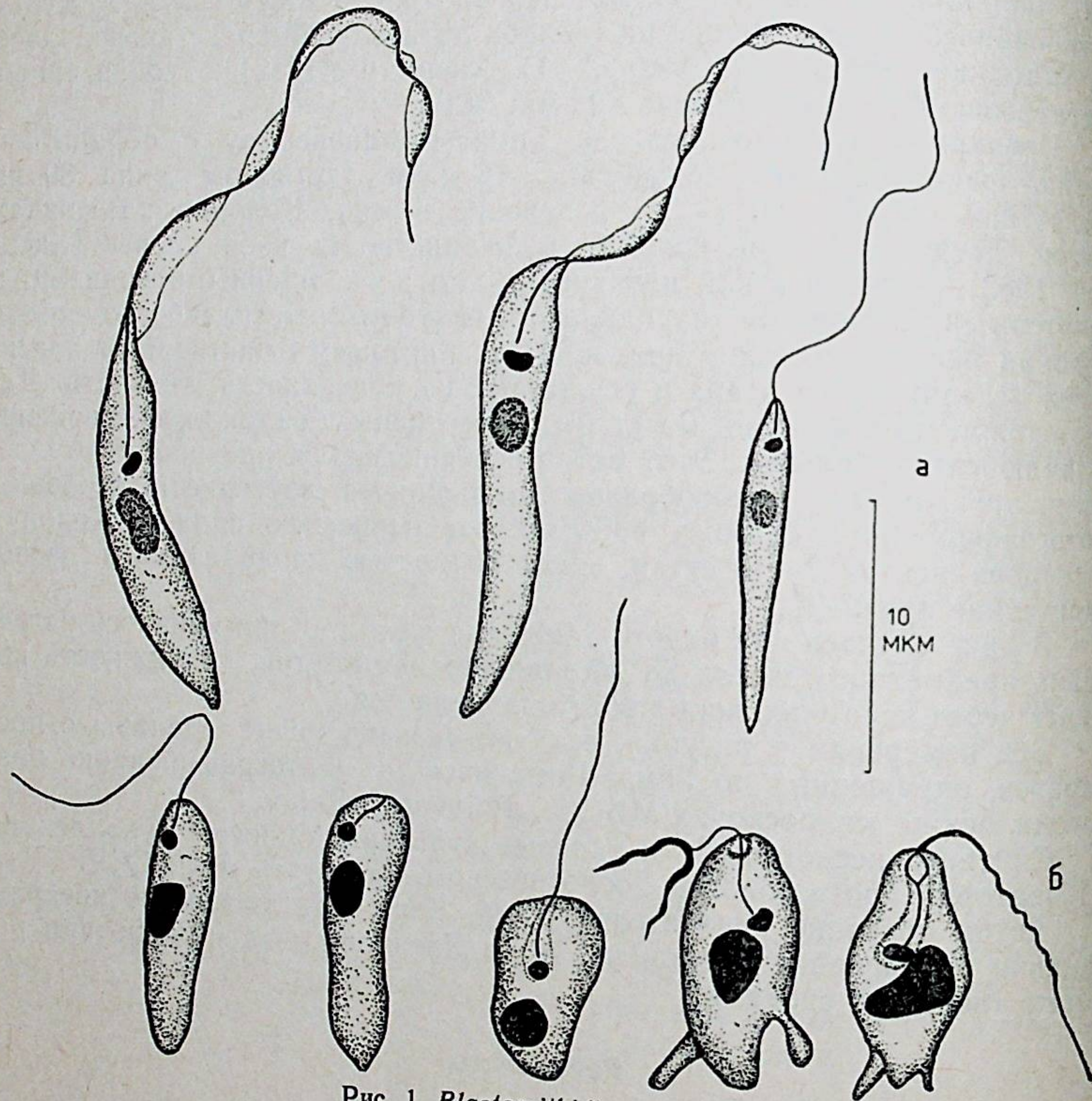


Рис. 1. *Blastocrithidia gerricola*.

а — клетки из кишечника хозяина; б — клетки из культуры.

Синтипы — препараты №№ 30, 31; типовая культура — KB-1. Более чем из 10 видов рода *Gerris* описана *Blastocrithidia gerridis* (Patton, 1908), распространения, по-видимому, всесветно (Wallace et al., 1965; Wallace, 1966). *G. lacustris* в числе хозяев *B. gerridis* не указывался.

От *B. gerridis* описываемый вид хорошо отличается почти в 2 раза меньшей длиной тела, прохождением значительной части жгутика в теле, в то время как у *B. gerridis* жгутик выходит на поверхность сразу у кинетопласта (Wallace et al., 1965), отсутствием цист.

\* В двух случаях при экспериментальном заражении культурой *B. gerricola* сохранившихся в лаборатории неинвазированных *Pyrhocoris apterus* в их кишечниках были обнаружены цистоподобные структуры, заключавшие две жгутиковые клетки. Этот факт требует проверки.

Из *Gerris comatus* в США и *Microvelia currens* (семейство Velidae) в Ирландии известен вид *B. veliae* (Wallace et al., 1965). От описываемого здесь вида *B. veliae* отличается толстым, часто почти округлым телом с ундулирующей мембраной, идущей по краю, а также большей длиной и толщиной тела.

Выделить *B. veliae* и *B. gerridis* в стабильную лабораторную культуру не удавалось, последний вид выдерживал на искусственной среде при частых пересевах не более 60 дней (Wallace et al., 1965).

В культуре *B. gerricola* уже после нескольких пассажей все клетки принимают промастиготную форму со средними размерами (мкм): длина 9.8, ширина 3.3, ядро  $1.6 \times 2.3$ , кинетопласт около 1, жгутик 12.85 (рис. 1б; рис. 9, 10, 11, вклейка). Как видно, культуральные промастиготы меньше по размерам, чем промастиготы в естественно инвазированных насекомых.

В отличие от *B. gerricola*, для *B. gerridis* и *B. euschisti* (из клопа *Euschistus servus*, семейство Pentatomidae) известно, что культуральные формы мало отличаются от форм из кишечника клопа, сохраняя ундулирующую мембрану и удлиненную форму тела (Hanson, McGhee, 1961; Wallace et al., 1965). Чем вызваны такие расхождения с нашими данными, сказать трудно. Нельзя а priori исключить и возможность селективного действия искусственной питательной среды или операции выделения на такую среду, выражающегося в выживании отдельных стадий сложного жизненного цикла трипанозоматид или отборе клеток определенного типа.

Культура *B. gerricola* требует для своего роста гемин. Геминнезависимые клетки не были обнаружены ни на жидкой, ни при клонировании на твердой питательной среде.

На агаризованной среде *B. gerricola* образует колонии различной формы. Колонии бесцветные, более старые — слегка желтоватые, поверхность блестящая. Каких-либо изменений агара вблизи колоний нет. Их размеры варьируют от нескольких миллиметров до сантиметра. Можно выделить два класса колоний: правильной формы (рис. 19, вклейка) и неправильные, с изрезанным краем (рис. 21, вклейка).

На твердой питательной среде значительно чаще, чем на жидкой, можно обнаружить картины множественного деления клеток (рис. 12, 13, вклейка). Таких „розеток“ в колониях насчитывается до 15% от общего числа клеток, по сравнению с единицами на жидкой среде.

Иногда в культуре на жидкой среде в массе встречаются уродливые клетки с раздвоенным задним концом или выростами на нем, с ненормальным жгутиком. Иногда утолщенный жгутик образует Т-образную фигуру (рис. 1б; рис. 14—18, 20, вклейка). Можно предположить, что такие клетки возникают в процессе аномальных делений. В отдельных случаях нормальных клеток насчитывается около 40%, клеток без жгутика 3.5%, клеток с выростами на заднем конце до 13.5% и клеток с аномальными жгутиками до 50%. Причины массового возникновения в культуре таких уродливых клеток пока неясны.

#### *Leptomonas peterhoffi* sp. n.

Хозяин: *Nabicula flavomarginata* Scholtz (Heteroptera: Nabidae).  
Локализация: кишечник.  
Местонахождение: Ленинград, Старый Петергоф.  
Культура: выделена 29.7.1980 из 1 экз. хозяина.

Диагноз. В хозяине представлен промастиготами. Тело вытянутое, в той или иной степени расширено на переднем конце, часто булавовидное. Размеры тела ( $M \pm m$ , мкм; в скобках максимальные и минимальные): длина  $13.04 \pm 0.06$  (18.82—9.07), ширина  $2.01 \pm 0.10$  (2.89—1.25), ядро  $2.19 \pm 0.09 \times 1.27 \pm 0.06$  (2.99—1.35  $\times$  1.74—0.77), кинетопласт

около 0,8, жгутик 20,11 (32,81—7,72), расстояние от переднего конца до центра ядра (П—Я)  $5,61 \pm 0,40$  (7,04—3,18), от заднего конца до центра ядра (З—Я)  $7,10 \pm 0,52$  (11,77—3,09), от переднего конца до кинетопласта (П—К)  $3,11 \pm 0,13$  (4,44—1,93), от кинетопласта до ядра (К—Я)  $2,56 \pm 0,15$  (3,67—1,25), Ядерный индекс  $\frac{П-Я}{З-Я} = 0,76 \pm 0,06$  (1,24—0,54), кинетопластный индекс  $\frac{П-К}{К-Я} = 1,36 \pm 0,08$  (2,55—0,77). Симбионтов нет. Цисты не обнаружены (рис. 2а, рис. 22—25, вклейка). Синтип — препарат № 101, типовая культура П-101.

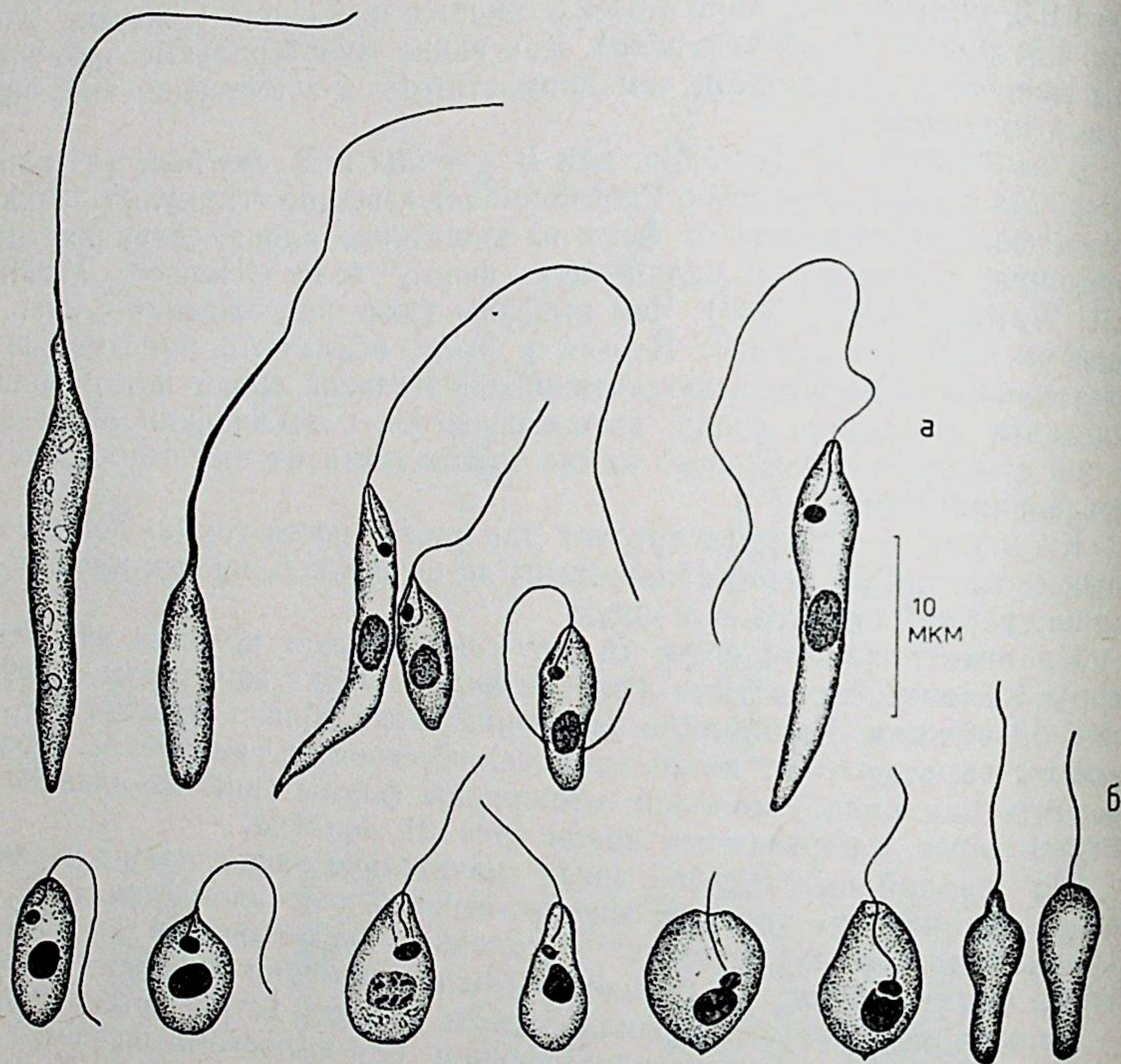


Рис. 2. *Leptomonas peterhoffi*.

а — клетки из кишечника хозяина, две клетки, лежащие слева — живые; б — клетки из культуры, две клетки, лежащие справа — живые.

Живые клетки из кишечника насекомого, анестезированные нагреванием, имеют размеры (средние, мкм): длина 20, ширина 2,8, длина жгутика 30 (рис. 2а).

Из сравнимых по описаниям представителей рода *Leptomonas*, найденных в клопах семейства Reduviidae, к *L. peterhoffi* ближе всего видную форму тела, в то время как у *L. lactosovorans* ланцевидное, заостренное на заднем и закругленное на переднем конце тело (Manai et al., 1981). Что касается *Leptomonas* из других семейств клопов, то относительно близкие по размерам и морфологии *L. tortum* из Camptopus (Coreidae) во Франции и *L. leptoglossi* из *Leptoglossus* (Coreidae) в США имеют винтообразно закрученное тело, отличаются по длине жгута и положению кинетопласта (Poisson, 1930; Hanson, McGhee, 1961). *L. mirperi* из Mirperus (Coreidae) в Заире, *L. jaculum* из Nepa (Nepidae) в Англии, *L. costoris* из Gerris (Gerridae) в США имеют бо-

лее короткие жгуты. Кроме того, у первого описаны цисты, второй обладает более широким и тупым телом, а третий имеет оригинальное строение жгутикового резервуара (Leger, 1902; Rodhain et al., 1913; Woodcock, 1914; Wallace et al., 1965).

В культуре клетки *L. peterhoffi* укорачиваются, округляются, иногда принимают каплевидную форму. Размеры клеток, анестезированных нагреванием (средние, мкм): длина 8,9, ширина 2,3, длина жгутика 8,4 (рис. 2б), появляются безжгутиковые клетки. Размеры клеток на окрашенных препаратах (средние, мкм): длина 8,4, ширина 4,7, ядро 1,6, кинетопласт около 1, жгутик 8,6. Ядро смещено назад; кинетопласт при-ближен к ядру, часто лежит на уровне его середины, однако за ядро никогда не заходит. В одном случае в ядре наблюдались шесть ярко окрашенных хромосом (рис. 2б; рис. 26—32, вклейка). Для роста культуры необходим гемин.

Колонии на твердой среде бесцветные или слабожелтоватые с блестящей поверхностью, старые массивные колонии могут стать молочно-белыми. Агар у колоний не изменен. Колонии *L. peterhoffi* распадаются на два больших класса: колонии правильной, полусферической формы (рис. 35, вклейка) и колонии неправильные, „амебоидные“ (рис. 37, вклейка). Правильная или неправильная форма колоний — наследственно стабильные признаки, сохраняющиеся при пересевах и являющиеся маркерными для соответствующих клонов. Возникновения при культивировании колоний несвойственного для данного клона фенотипа за все время исследований не наблюдалось.

Очень вероятно, что тип правильных полусферических колоний гетерогенен и распадается на два размерных класса — крупных и мелких колоний (рис. 33, 34, вклейка). Амебоидные колонии бывают самой разной формы — от редких слабо изрезанных (рис. 36, 39, вклейка) до часто встречающихся интенсивно разветвленных (рис. 37, 38, 40, 41, вклейка). Возможно, что и амебоидные колонии как совокупность гетерогенны.

#### *Leptomonas occidentalis* sp. n.

Хозяин: *Nabidula flavomarginata* Scholt (Heteroptera: Nabidae).

Локализация: кишечник.

Местонахождение: Калинингр. обл., пос. Рыбачий, Куршская коса.

Культура: выделена 26.7.1981 из 1 экз. самки.

Диагноз. В кишечнике представлен промастиготами. Тело умеренно вытянутое. Задний конец иногда оттянут и заострен. Размеры тела (М±м, мкм в скобках максимальные и минимальные): длина  $8,02 \pm 0,20$  (11,87—5,60), ширина  $1,35 \pm 0,07$  (2,12—0,97), ядро  $2,26 \pm 0,01 \times 1,03 \pm 0,04$  (3,10—1,45). Кинетопласт около 0,8, жгутик 8,04 (14,47—4,25), расстояние от переднего конца до центра ядра (П—Я)  $5,71 \pm 0,14$  (6,18—2,70), от заднего конца до ядра (З—Я)  $4,14 \pm 0,13$  (6,27—1,93), от переднего конца до кинетопласта (П—К)  $2,03 \pm 0,40$  (3,16—1,25), от кинетопласта до ядра (К—Я)  $2,36 \pm 0,17$  (3,47—1,45). Ядерный индекс  $\frac{П-Я}{З-Я} = 1,05 \pm 0,05$  (2,10—0,74), кинетопластный индекс

$\frac{П-К}{К-Я} = 0,84 \pm 0,04$  (1,26—0,47). Симбионтов нет, цисты не обнаружены (рис. 3а, рис. 42, вклейка). Синтипы — препараты №№ 45, 46, 47, типовая культура Н-2.

Из сравнимых лептомонасов, обнаруженных в семействе Reduviidae, к *L. occidentalis* ближе всего *L. agilis* из Франции (Chatton, 1909), от которого наш вид отличается почти в два раза меньшими размерами, меньшей относительной длиной жгутика и *L. foveati* из Венесуэлы (по Wallace, 1966), который также больше, чем *L. occidentalis*.

*L. occidentalis* относится к числу мелких представителей этого рода. Из паразитов других групп животных по размерам к нашему виду близки *L. collosoma* из двух видов *Gerris* в США (Wallace et al., 1960), *L. naucoridis* из *Naucoris* (Naucoridae) во Франции (Poisson, 1925) и *L. karyophilus* из макронуклеуса инфузории *Paramecium trichium* (Gillies, Hanson, 1963). В отличие от *L. occidentalis* первый из этих видов имеет винтообразно закрученное тело, у второго и третьего жгутик в два раза длиннее тела. *L. karyophilus* еще меньше, чем *L. occidentalis*, и является, пожалуй, самым мелким представителем рода *Leptomonas*.

В культуре через несколько пассажей клетки принимают более округлую форму; ядро, иногда лежащее в середине тела, чаще смещено к заднему концу, который иногда оттянут. Кинетопласт приближен к ядру, может находиться сбоку от него. Жгутики укорочены, часто встречаются безжгутиковые клетки. Размеры клеток в жидкой среде (средние, мкм): длина 5.7, ширина 4.6, ядро 2.4, кинетопласт 0.9, жгутик 3.2. (рис. 3б; рис. 43, 44, вклейка). Для роста культуры необходим гемин.

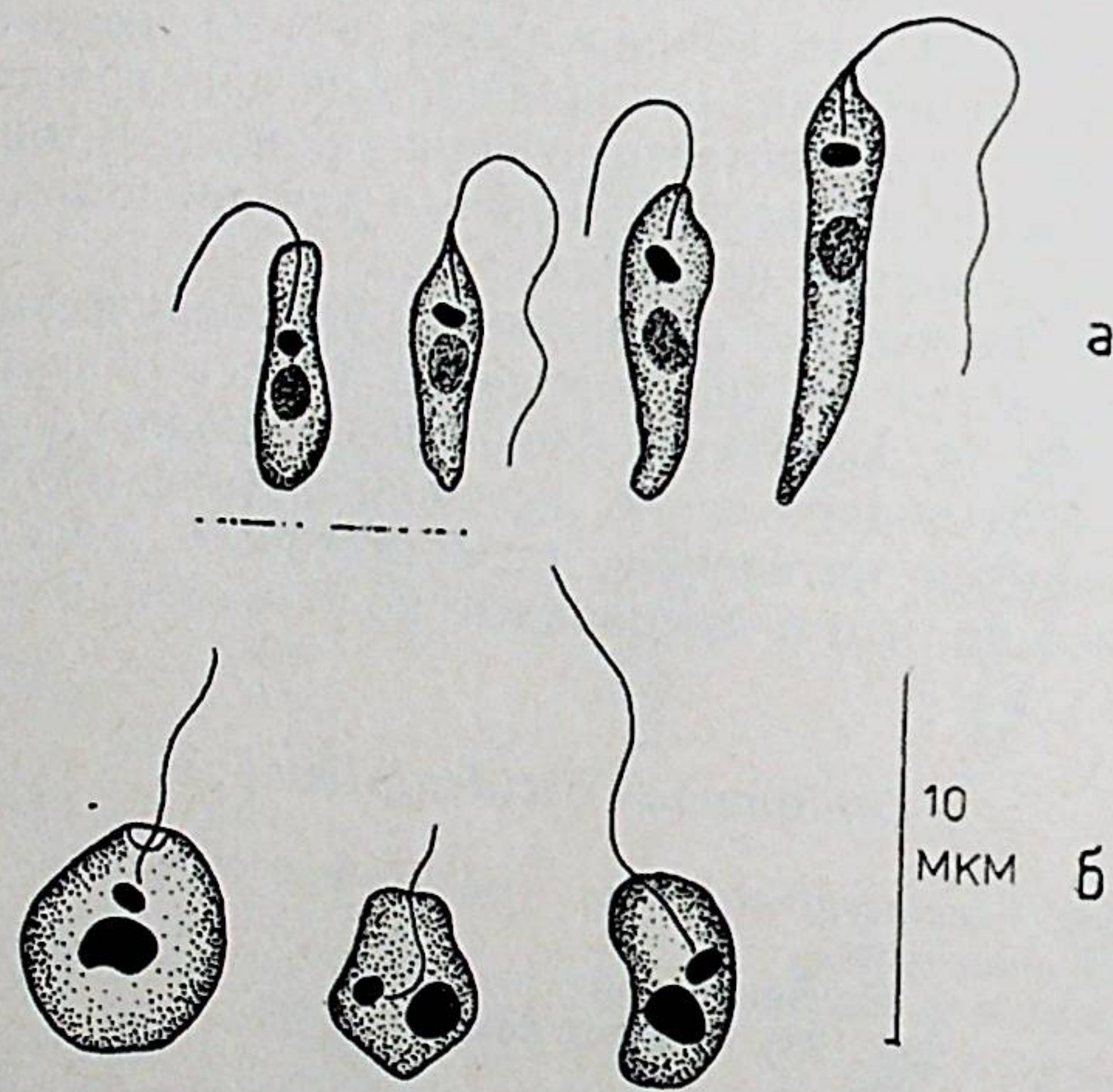


Рис. 3. *Leptomonas occidentalis*.

а — клетки из кишечника хозяина; б — клетки из культуры.

На твердой питательной среде *L. occidentalis* образует прозрачные или желтоватые колонии, старые могут быть молочно-белыми. Колонии не изменяют окружающий агар. Можно выделить несколько типов колоний: правильные полусферические мелкие и крупные (рис. 45, 46, вклейка), амeboидные с изрезанным краем (рис. 47, 48, вклейка), более или менее правильной формы, иногда с фестончатым краем и шероховатым темным центром (рис. 49—52, вклейка). Последний тип колоний встретился нам пока только у этого вида. Не исключено однако, что в данном случае мы имеем дело с физиологическим признаком.

*Leptomonas nabiculae* sp. n.

Хозяин: *Nabicula flavomarginata* Scholt (Heteroptera: Nabidae).  
Локализация: кишечник.

Местонахождение: Лен. обл., окрестности пос. Белоостров, Карельский перешеек.  
Культура: выделены 17.8.1982 два изолята Д-2 (типовой) из 1 экз. самца и Д-3 из 1 экз. самки.

Диагноз. В кишечнике хозяина представлен промастиготами. Тело вытянутое, цилиндрическое. Передний и задний концы чаще закруглены, реже — задний заострен. Размеры тела (средние, М±м, мкм, в скобках максимальные и минимальные): длина  $15.45 \pm 0.72$  (28.27—11.0), ширина  $2.07 \pm 0.12$  (2.99—1.64), ядро  $3.81 \pm 0.14 \times 1.27 \pm 0.06$  (3.09—1.45  $\times$  1.93—0.87), кинетопласт около 0.9, жгутик  $13.17 \pm 1.86$  (5.03—18.75), расстояние от переднего конца до центра ядра (П—Я)  $5.48 \pm 0.22$  (7.72—3.47), от заднего конца до ядра (З—Я)  $9.28 \pm 0.69$  (14.86—4.53), от переднего конца до кинетопласта (П—К)  $2.20 \pm$

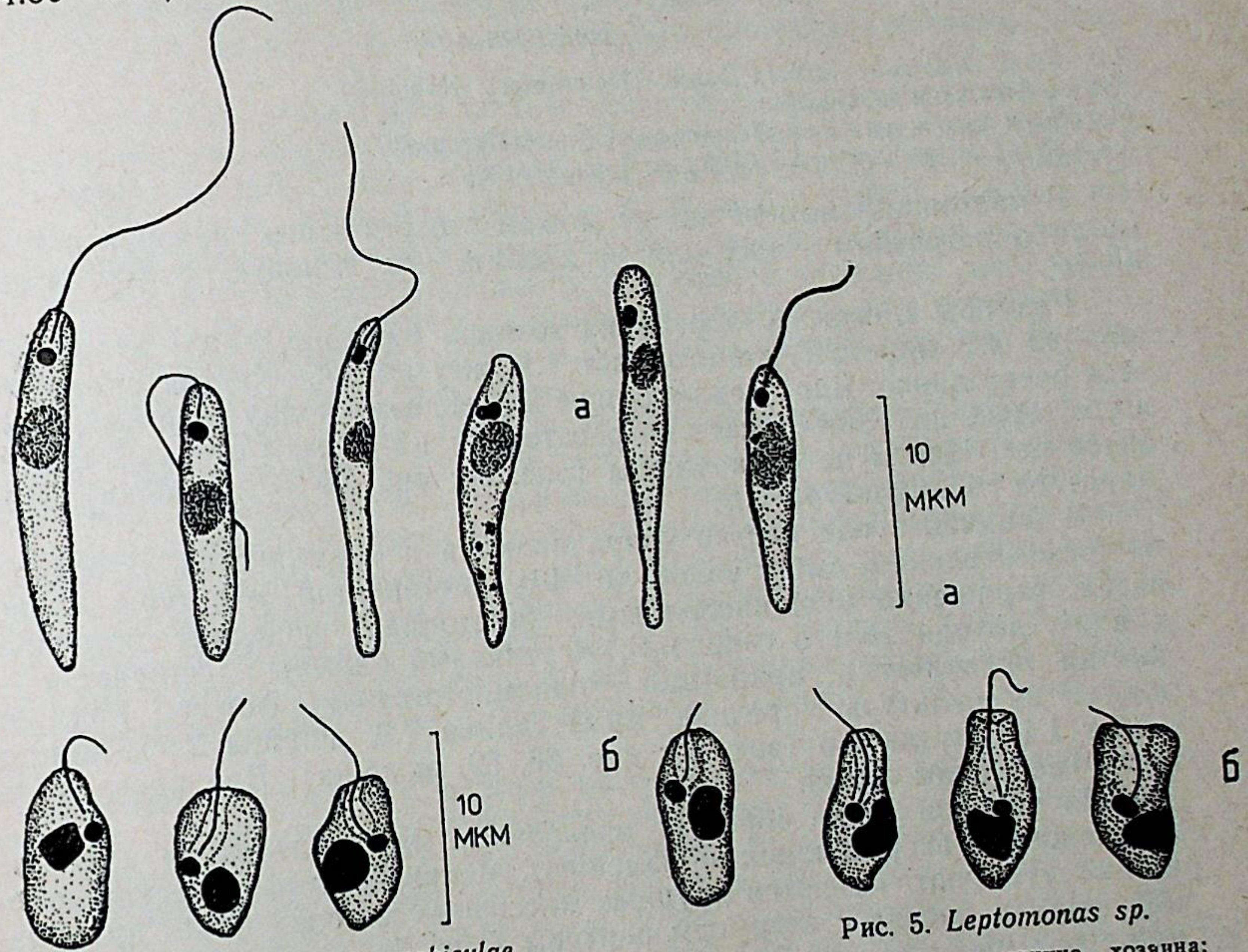


Рис. 4. *Leptomonas nabiculae*.

а — клетки из кишечника хозяина; б — клетки из культуры.

индекс  $\frac{П-К}{К-Я} = 0.68 \pm 0.04$  (1.0—0.34). Симбионтов нет. Цисты не обнаружены (рис. 4а, рис. 53—55, вклейка). Синтип — препарат № 145, ксенотип № 145 ♂, типовая культура Д-2.

Из сравнимых по описаниям к *L. nabiculae* ближе всего *L. arctocorixae* из *Hesperocorixa* (Corixidae) в США (Becker, 1927 как *Arctocorixa*) и *L. pyrrocoris* из *Pyrrocoris* (Pyrrocoridae) в Европе (Zotta, 1921). В отличие от описываемого здесь вида у обоих жгутик длиннее тела, а клетки второго усечены на переднем конце.

В культуре клетки укорачиваются, округляются, кинетопласт смещается назад и часто лежит сбоку от ядра на уровне его середины. Размеры клеток из культуры (средние, мкм): длина 6.8, ширина 3.3, ядро 1.95, кинетопласт около 1, жгутик 3.2 (рис. 4б; рис. 56, вклейка). Для роста культуры необходим гемин.

На твердой среде *L. nabiculae* образует прозрачные или желтоватые колонии. Агар вблизи колоний не изменен. Вообще колонии *L. na-*

*biculae*, по-видимому, плотнее, рельефнее, чем колонии других описанных здесь видов. Представляется возможным выделить три типа колоний. Первый — крупные правильные полусферические колонии (рис. 57, вклейка). Заметим, что мелкие правильные колонии не найдены. Другие типа хуже разграничены между собой: колонии амебоидные с разной, но относительно небольшой степенью ветвления (рис. 58, 60—62, вклейка) и и богато разветвленные, „дендритовидные“ колонии (рис. 59, 63, 64, вклейка), иногда имеющие выпуклый центр. Последний фенотип пока обнаружен только у *L. nabiculae*.

### *Leptomonas* sp.

Хозяин: *Nabacula limbata* Dahlb. (Heteroptera: Nabidae).

Локализация: кишечник.

Местонахождение: Ленинград, Старый Петергоф.

Культура: выделена 26.8.1982 из 1 экз. самки.

В настоящий момент мы не можем отнести этого паразита к какому-либо известному виду или установить его видовую самостоятельность.

Размеры клеток из кишечника хозяина (средние, мкм): длина 13,7, ширина 2,1, ядро 2,7, кинетопласт 1,1, жгутик 9,4. Жгутик окрашивается очень плохо. Ядро лежит ближе к переднему концу тела или, реже, в его середине. Кинетопласт на расстоянии 1,5—2 мкм от ядра. Симбионтов нет. Цисты не обнаружены (рис. 5а; рис. 66, 67, вклейка). Препарат № 163, культура ПВ.

В жидкой среде клетки укорачиваются и округляются. В отличие от рассмотренных выше видов до 40% клеток этой культуры становятся выразительно кувшиновидными, кинетопласт подходит вплотную к ядру, доходя до его середины, жгутиковый карман расширяется — клетка практически принимает хоаномастиготную форму. Размеры клеток из культуры (средние, мкм): длина 7,9, ширина 2,95, кинетопласт 1,1, жгутик 2,6 (рис. 5б; рис. 68, 69, вклейка). Для роста культуры необходим гемин.

На твердой среде образует прозрачные или желтоватые колонии. Подлежащий агар колонии не изменяют. Мелкие полусферические колонии отсутствуют. Имеются крупные массивные колонии почти правильной формы, иногда с вогнутым центром (рис. 70, 71, вклейка) и колонии с большей или меньшей изрезанностью края (рис. 72—77, вклейка). Выраженных разветвленных амебоидных колоний не наблюдалось. Для описываемого изолята характерны колонии с сильно изрезанным краем (рис. 74, вклейка).

Заметим, что две колонии, даже подошедшие друг к другу вплотную в процессе роста, не сливаются (рис. 75, 76, вклейка). Можно предположить наличие каких-то интегративных механизмов, обеспечивающих целостность колоний и препятствующих их слиянию. Не исключено также, что рост останавливается из-за израсходования гемина в пространстве между двумя колониями.

В слабо изрезанных колониях были обнаружены концентрически расходящиеся от центра уплотнения матрикса колонии, вероятно, структурного значения. Для колоний *Herpetomonas megaseliae* описаны отходящие от центра колонии спиральные утолщения, так называемые „руки“ (Keppel, Janovy, 1977). В нашем случае таких выраженных макроскопических структур обнаружено не было.

### Обсуждение

Описанные из двух видов *Nabacula* (семейство Nabidae) низшие трипанозоматиды рода *Leptomonas* образуют среди других лептомона-

сов из Heteroptera довольно четкую группу, характеризующуюся небольшими размерами. Пока трудно сказать, естественная ли это группа или мы имеем дело с направленной изменчивостью под действием хозяина или географических факторов. Последнее может быть вероятным, так как большинство видов *Leptomonas* клопов описано из областей, расположенных значительно южнее мест наших сборов. Описанные в настоящем сообщении виды отличаются друг от друга по размерам тела, по форме тела (более цилиндрическая или булавовидная) и по набору фенотипов колоний. Данные, полученные Л. М. Беловой по изоэнзимным спектрам малатдегидрогеназы (см. ст. в наст. сб.), также свидетельствуют о видовой самостоятельности описанных изолятов.

В литературе известны удачные попытки получения колоний трипанозоматид на твердых питательных средах разного состава (Nöller, 1917; Senekjic, 1944; Newton, 1956; Keppel, Janovy, 1977, 1980; Goldberg, Chiari, 1980, Lucic, Nadazdin, 1982). А. С. Хаецкий (1982) впервые показал возможность получения колоний на простой твердой питательной среде неопределенного состава и, что особенно важно, доказал их клоновую природу. Последнее открыло возможность для изучения наследования изменчивости фенотипов колоний и, в перспективе, фенетического анализа по признакам колоний.

Ранее (Keppel, Janovy, 1977) были получены колонии *Crithidia hamosa* и *Herpetomonas megaseliae*, различающиеся по форме. Авторы высказали предположение о возможной таксономической значимости признаков колоний. Колонии *C. hamosa* имели правильную полусферическую форму, *H. megaseliae* — приподнятый центр и уплощенный край. Как мы видели выше, правильная полусферическая и уплощенная формы колоний могут встречаться у одного изолята и быть наследуемыми клоновыми признаками. Не исключено поэтому, что Кеппел и Джанови не выявили всего разнообразия колоний у изученных ими видов.

Вероятно, разнообразие форм колоний для рода *Leptomonas* из *Nabacula* можно свести к нескольким основным типам: 1) правильные полусферические крупные, 2) правильные полусферические мелкие, 3) амебоидные, 4) дендритовидные. Эта классификация носит, естественно, предварительный характер и будет в дальнейшем уточняться, особенно в группе амебообразных колоний. Во всяком случае весьма вероятно, что крупные полусферические колонии могут быть широко распространенным среди трипанозоматид типом.

Вряд ли какой-либо один признак морфологии колоний будет иметь диагностическую ценность. Можно надеяться систематизировать полиморфизм колоний в пределах рода или семейства. В рамках этой изменчивости отдельные виды будут характеризоваться проявлением определенных конкретных форм, т. е. реализацией части спектра полиморфности признаков колоний более высокой систематической категории.

Масштабная линейка на рис. 1—18, 20, 22—32, 42—44, 53—56, 66—69 — 10 мкм; на рис. 19, 21, 33, 34, 36, 38—41, 45—52, 57—65, 70—78 — 1 мм.

### ЛИТЕРАТУРА

- Арифджанов К. А., Никитина П. Е. Обнаружение *Crithidia hyalomma* (O'Farrel, 1913) в клещах *Hyalomma a. anatolicum* (Koch, 1844). — Зоол. журн., 1961, т. 40, с. 20—24.
- Кержнер И. М. Полужесткокрылые семейства Nabidae. — Фауна СССР, 1981, т. 13, вып. 2, 326 с.
- Крылов М. В., Подлипаев С. А., Хаецкий А. С., Белова Л. М., Фролов А. О., Ниязбекова Б. Я. Один ли вид содержится в культуре *Crithidia oncopelti* (Kineto-plastomonada, Trypanosomatidae)? — Зоол. журн., 1985, т. 64, вып. 2, стр.



- Муратов Е. А., Хейсин Е. М. Обнаружение *Crithidia hyalomma* O'Farrel в клещах *Hyalomma detritum* и *H. anatolicum* в Таджикистане. — Докл. АН ТаджССР, 1959, т. 2, с. 33—37.
- Петрищева П. А. Биология домашней мухи в условиях города Самары. — Паразитол. сб. Зоол. музея АН СССР, Л., 1932, т. 3, с. 161—182.
- Подлипаев С. А. Выделение из природы и культивирование трипанозоматид — паразитов насекомых. В кн.: Современные проблемы протозоологии (материалы к Третьему съезду Всесоюз. о-ва протозоологов). Вильнюс, 1982, с. 289.
- Полянский Ю. И. Некоторые генетические проблемы структуры вида и видообразования у агамно размножающихся простейших. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., Наука, 1976, с. 5—18.
- Рыйгас Э. М., Сардис Х. Я., Кааль В. А. Удаление сопутствующих дрожжевых грибов из культур штаммов трихомонад (*Trichomonas*). — Паразитология, 1980, т. 14, с. 354—357.
- Сафьянова В. М. Проблема таксономии лейшманий. — В кн.: Лейшмании. Л., Наука, 1982, с. 5—109.
- Хаецкий А. С. Клонирование жгутиконосца *Crithidia oncopelti* на плотной питательной среде неопределенного состава, не содержащей гемин. — Цитология, 1982, т. 24, с. 211—214.
- Ходукин Н. И. Кишечные простейшие в Ташкенте и их роль в эпидемиологии собачьего лейшманиоза. — Медицинская мысль Узбекистана, 1927, т. 2, с. 69—73.
- Шахов С. Д. О жгутиковых из кишечника комаров. — Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 1928, т. 7, с. 421—422.
- Юдин А. Л. О возможностях генетического исследования агамно размножающихся простейших. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., Наука, 1976, с. 19—32.
- Янковский А. В. Новые виды, роды и семейства щупальцевых инфузорий (класс Suctoriora). — В кн.: Эволюция и филогения одноклеточных животных. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1981, с. 80—115 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 107).
- Becker E. R. *Herpetomonas arctocorixae* sp. nov., entozoic in the intestine of the water-boatman *Arctocorixa interrupta* Say. — J. Parasitol., 1927, vol. 14, p. 85—87.
- Chatton E. Sur un trypanosomatide nouveau, *Leptomonas agilis* d'une redue indigene (*Harpactor iracundus* Scop.). — Compt. Rend. Sci. Biol., 1909, t. 66, p. 981—982.
- De Lima V. G., Roitman I., Kilgour V. Five trypanosomatid species of insects distinguished by isoenzymes. — J. Protozool., 1979, vol. 26, p. 648—652.
- Gillies C., Hanson E. D. A new species of *Leptomonas* parasitizing the macronucleus of *Paramecium trichium*. — J. Protozool., 1963, vol. 10, p. 467—473.
- Goldberg S., Chiari E. Growth and isolation of single colonies of *Trypanosoma cruzi* on solid medium. — J. Parasitol., 1980, vol. 66, p. 677—679.
- Hanson W. L., McGhee R. B. The biology and morphology of *Crithidia acantocephali* n. sp., *Leptomonas leptoglossi* n. sp., and *Blastocrithidia euschisti* n. sp. — J. Protozool., 1961, vol. 8, p. 200—204.
- Keppel A. D., Janovy J. *Herpetomonas megaseliae* and *Crithidia harmosa*: growth on blood-agar plates. — J. Parasitol., 1977, vol. 63, p. 879—882.
- Keppel A. D., Janovy J. Morphology of *Leishmania donovani* colonies growth on blood-agar plates. — J. Parasitol., 1980, vol. 66, p. 849—851.
- Lučić N., Nadaždin M. Beobachtungen während der Kultivierung von *Crithidia luciliae* auf festen und flüssigen Nährböden. — Arztl. Lab., 1982, Bd 28, S. 391—394.
- Manaiá A. C., De Souza M., Lustoza E., Roitman I. *Leptomonas lactosovorans* n. sp., a lactose-utilizing trypanosomatid: description and nutritional requirements. — J. Protozool., 1981, vol. 28, p. 124—126.
- McGhee R. B., Cosgrove W. B. Biology and physiology of the lover Trypanosomatidae. — Microbiol. Rev., 1980, vol. 44, p. 140—173.
- Newton B. A. A synthetic growth medium for the trypanosomatid flagellate *Strigomonas* (*Herpetomonas*) *oncopelti*. — Nature, 1956, vol. 177, p. 279—280.
- Noguchi H., Tilden E. B. Comparative studies of *Herpetomonads* and *Leishmaniasis*. I. Cultivation of *Herpetomonads* from insects and plants. — J. Exp. Medicine, 1926, vol. 44, p. 307—325.
- Nöller W. Blut und Insectflagellatensuchung auf Platten. — Archiv für Schiffs- und Tropenhygiene, 1917, Bd 21, S. 53—94.
- Patton W. S. The life cycle of a species of *Crithidia* parasitic in the intestinal tract of *Gerris fossarum* Fabr. — Archiv für Protistenkunde, 1908, Bd 12, S. 131—146.
- Poisson R. *Leptomonas naucoridis* n. sp., parasite intestinae de *Naucoris maculatus* Fabr. — Ann. de Parasitologie, 1925, t. 3, p. 28—34.
- Poisson R. *Herpetomonas tortum* n. sp., parasite intestinal des *Camptopus lateralis* (Germ.) (Hemipteres Coreidae, Alydaria) des environs de Banyls, Role possible de cet insecte comme agent transmetteur de phytoflagellose. — Compt. Rend. des Seances de la Societe de Biologie, 1930, t. 103, p. 1061—1064.
- Rodhain J., Pons C., Branden F., Bequaert J. *Leptomonas* d'asilides et trypanosomatides intestinaux de reduves et d'hemipteres phytophages au Katanga. — Revue Zoologique Africaine, 1913, t. 2, p. 291—301.

- Senekjic R. American visceral leishmaniasis—the etiological agent. — J. Parasitol., 1944, vol. 30, p. 303—308.
- Wallace F. G. The trypanosomatid parasites of insects and arachnids. — Exp. Parasitol., 1966, vol. 18, p. 124—193.
- Wallace F. G., Todd S. R., Rogers W. Flagellate parasites of water striders with a description of *Leptomonas costoris* n. sp. — J. Protozool., 1965, vol. 12, p. 390—393.
- Wallace F. G., Clark T. B., Dyer M. I., Collins T. Two new species of flagellates cultivated from insects of the genus *Gerris*. — Protozool., 1960, vol. 7, p. 390—392.
- Woodcock H. M. Further remarks on the flagellate parasites of *Culex*. Is there a generic type, *Crithidia*? — Zool. Anzeiger, 1914, Bd 44, S. 26—33.
- Zotta G. Sur la culture en milieu N.N.N. du *Leptomonas pyrrocoris*. — Compt. Rend. des Seances de la Societe de Biologie, 1921, t. 84, p. 822—824.

М. Н. Воронова, В. И. Михалевич

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ  
О ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ ФОРАМИНИФЕР

У всех эукариотных организмов наблюдается общее явление — смена ядерных фаз. Наиболее обычно сменяют друг друга гаплоидная и диплоидная фазы (соответственно организмы гаплонт и диплонт). При этом гаплонт и диплонт могут быть практически одинаковыми (лишь с незначительной разницей в размерах), что может наблюдаться как у одноклеточных форм, так и у многоклеточных или многоядерных (изоморфная смена генераций). К этому случаю близок тот, что обычен у самых разных групп пресноводных низших эукариот: гаплонт подвижен, или многоклеточный, а диплонт — покоящаяся стадия. При этом диплонт почти изоморфен одноклеточному зачатку гаплонта, но не изоморфен его развитой вегетативной фазе. У некоторых пресноводных форм диплонт даже неизвестен (возможно не найден). Независимая приспособительная эволюция гаплонта и диплонта ведет к формированию различий между ними (к гетероморфии). В простейшем случае обе фазы развиты одинаково, но могут быть различны по морфологии. Может, однако, наблюдаться и редукция одной из фаз. У многоклеточных животных гаплоидны только гаметы, у папоротникообразных гаплонт (гаметофит) очень маленький, у покрытосеменных растений женский гаметофит (зародышевый мешок) остается на диплоидном растении, а мужской — проросшее пыльцевое зерно. Таким образом, как у высших растений, так и у высших животных редуцирована фаза гаплонта. Может наблюдаться и редукция диплонта, когда зигота сразу же после образования претерпевает редукционное деление ядра и вновь образуется гаплонт (например, *Ulota* и другие пресноводные водоросли). Из изложенного видно, что исходной следует считать изоморфную смену генераций, поскольку почти все обсуждаемые группы происходят от одноклеточных жгутиконосцев, у которых такая смена (при отсутствии покоящейся фазы) всегда изоморфна. Для полноты картины необходимо упомянуть, что у некоторых эукариот (вероятно, первично безжгутиковых) может быть более сложная смена ядерных фаз. У багрянки она сводится к циклу гаплоид—диплоид—триплоид—тетраплоид, причем первые три растут отдельно и могут быть несходны морфологически. У грибов диплоидная фаза очень коротка, но ей предшествует фаза дикарионта, когда пара гаплоидных ядер от разных организмов, не сливаясь, действует совместно и располагается рядом (сливаются они только перед редукционным делением).

В общей картине смены ядерных фаз у разных групп эукариот фораминиферы занимают сравнительно примитивное место. Их жизненные циклы относят к гетерофазным, т. е. гапло- и диплофазы составляют примерно равные части цикла (анититетическая смена поколений), некоторым превалированием гаплофазы при наблюдавшихся у некоторых видов повторных агамных поколениях ( $A_2$ ,  $A_3$ ), вклинивающихся между первым агамным поколением ( $A_1$ ) и гамогонией ( $B$ ). Однако Грелль (Grell, 1979) у изученных им высокоразвитых роталоидных форм не наблюдал подобного повторения.

Фораминиферы — почти единственная группа животных, произошедших от жгутиконосцев, сохранившая в своей эволюции такое соотноше-

ние гапло- и диплофаз. Среди низших растений эта форма жизненного цикла распространена гораздо больше. Сохранение в длительной эволюции фораминифер гетерофазной смены поколений можно рассматривать как дополнительное свидетельство их происхождения от жгутиковых.

Первые исследования жизненных циклов фораминифер были начаты еще в прошлом веке (Munier-Chalmas, 1880; Munier-Chalmas, Schlumberger, 1883, 1885; Lister, 1895; Shaudinn, 1894, 1895a, b, 1903). В первую половину нашего века были выяснены более подробно жизненные циклы нескольких видов (Winter, 1907; Myers, 1935, 1936, 1940; Föyn, 1936; Jerps, 1942; Le Calvez, 1938, 1946, 1950). Важный вклад внесли классические работы Грелля и его учеников (Grell, 1954, 1958a, b, c, 1973, 1979; Weber, 1965; Grell, Bardele, 1977), а также более поздние работы (Hedley et al., 1968; Rötger, 1978). Прекрасное исследование жизненного цикла *Cibicides lobatulus* было проведено безвременно скончавшейся Мариной Николаевной Вороновой (данные, опубликованные ею ранее (М. Н. Воронова, 1976, 1978a, б, 1979) и приводимые в настоящей работе). Электронномикроскопические исследования жизненных циклов фораминифер более фрагментарны (Schwab, 1969, 1973, 1976; Cézana, 1971, 1973, 1974, 1975, 1978; Dahlgren, 1967; Berthold, 1977; Angell, 1981; Mc Energy, Lee, 1981; Arnold, 1982) как и цитофотометрические исследования ядер (Воронова, Селиванова, 1976; Zech, 1964). Кроме того, появился ряд работ по жизненным циклам планктонных фораминифер (Lee et al., 1965; Be et al., 1976, 1977; Spindler, 1978; Be, 1980). Все эти исследования позволяют представить как в основных чертах, так и в деталях главные особенности жизненных циклов фораминифер.

Жизненный цикл фораминифер чаще всего годичен, стадии его обычно сезонны. Зимой, весной и летом размножение, как правило, бесполое (агамогония —  $A$ ), в результате чего из агамет образуются гаплоидные гамонты (рис. 1). Гамогония у большинства изученных фораминифер начинается осенью, с понижением температуры, но может встречаться и летом; длительность ее — 24—30 ч. Гамогония — половой процесс, при котором гамонт образует гаметы, которые затем сливаются в зиготу и дают начало агамонту (= шизонту, диплонт). Таким образом, схему чередования поколений изображают как  $A-B-A-B$ , либо как  $A_1-A_2-A_3-B$ .

Рассмотрим более подробно отдельные стадии жизненного цикла. Начнем с агамогонии. Вначале ядро зиготы (рис. 2, вклейка) претерпевает одно-два (многие мелкие реталиеллиды) или более (*Cibicides lobatulus*) метагамных делений (диплоидный митоз), в результате чего образуется соответственно 2,4 или более (до 20) диплоидных ядер (рис. 3, 4). Часть их нередко дегенерирует. Для многих агамонтов фораминифер (*Rotaliella heterocariotica*, *Metarotaliella parva*, *Cibicides lobatulus*, *Globigerina bulloides*) известен ядерный дуализм. При этом одно из ядер, образующихся после первых метагамных делений, увеличивается в размерах, в нем образуются ядрышки, и оно превращается в макронуклеус ( $Ma$ , вегетативное или соматическое ядро (рис. 5)). Макронуклеус агамонта *Cibicides lobatulus* может достигать размера 40 мкм. Объем макронуклеуса может превышать объем мелких генеративных ядер в 2,5—10, а иногда в тысячи раз. Остальные ядра сохраняют свою первоначальную форму и мелкие размеры — это генеративные ядра или микронуклеусы ( $Mu$ ). Соматические ядра содержат в три раза большее количество РНК и протеина, чем генеративные, а количество ДНК в тех и других одинаково (Zech, 1964). Известны агамонты с несколькими соматическими ядрами: *Rosalina columbiensis* (Воронова, 1971), *Glabratella sulcata* (Grell, 1979), *Sorites marginalis* (Mc Energy, Lee, 1981), по-видимому, *Glebigerinoides ruber* (Lee et al., 1965). Грелль показал, что у *Glabratella sulcata* появление нескольких соматических ядер происходит не одновременно, а последовательно, по

мере того, как предыдущий *Ma* покидает начальную камеру. Увеличение числа макронуклеусов мы рассматриваем не как примитивное явление, а как прогрессивный процесс ядерной полимеризации, ведущий к повышению интенсивности их участия в процессах метаболизма и роста особей. Интенсификация функции соматических ядер у фораминифер достигается и другим путем — увеличением количества ДНК в одном ядре. У агамонтов *Cibicides lobatulus* количество ДНК в макронуклеусе агамонта возрастало в 30 раз (Воронова, 1979). Это же явление было отмечено ранее у *Patellina corrugata* и *Rotaliella heterocariotica* (Zech, 1964) и, позднее, у примитивной однокамерной фораминиферы *Psammophaga simplora* (Arnold, 1982). В последнем случае автор определенно говорит о полиплоидии и полигеномном ядре, поскольку увеличение ДНК в этом случае явно видно по увеличению числа хромосом.

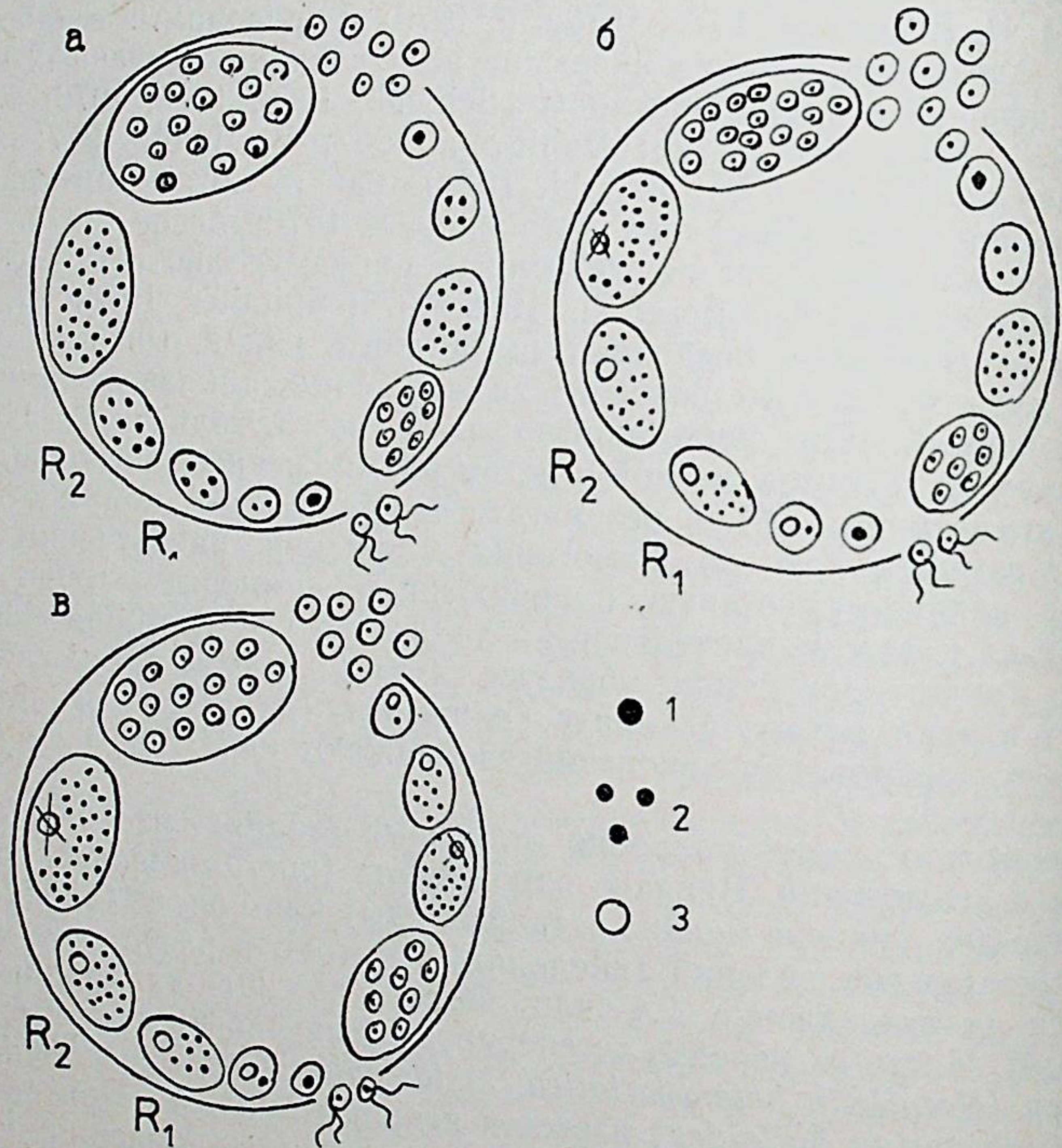


Рис. 1. Схема жизненных циклов гомакаротных и гетерокаротных фораминифер.

а — гомакаротных, б — гетерокаротных, с ядерным дуализмом агамонтов, в — гетерокаротных, с ядерным дуализмом гамонтов и агамонтов.  
1 — единственное ядро, 2 — генеративные ядра, 3 — соматическое ядро,  $R_1$ ,  $R_2$  — первое и второе редукционные деления.

На агамной стадии цикла происходит мейоз. Вплоть до мейоза дифференцированные ядра сохраняют свой особый тип дифференцировки. В мейозе участвуют только генеративные ядра (рис. 6, вклейка), хотя в некоторых случаях в соматических ядрах можно наблюдать как бы попытки совершить мейоз — он не бывает доведен до конца. У всех изученных гетерокаротных агамонтов с наступлением мейоза *Ma* теряет отчетливые очертания, становится пикнотическим, затем остатки его распадаются на отдельные фрагменты, которые рас-

творяются в цитоплазме. Распад *Ma* завершается не позднее конца мейоза. Цитофотометрические исследования (Воронова, 1978б, 1979; Zech, 1964), обнаружившие предмейотическую репликацию ДНК, с достоверностью установили, что мейоз у фораминифер носит двухступенчатый характер. В общих чертах он протекает, как у большинства простейших и многоклеточных. На рис. 7 представлены стадии мейоза ядер

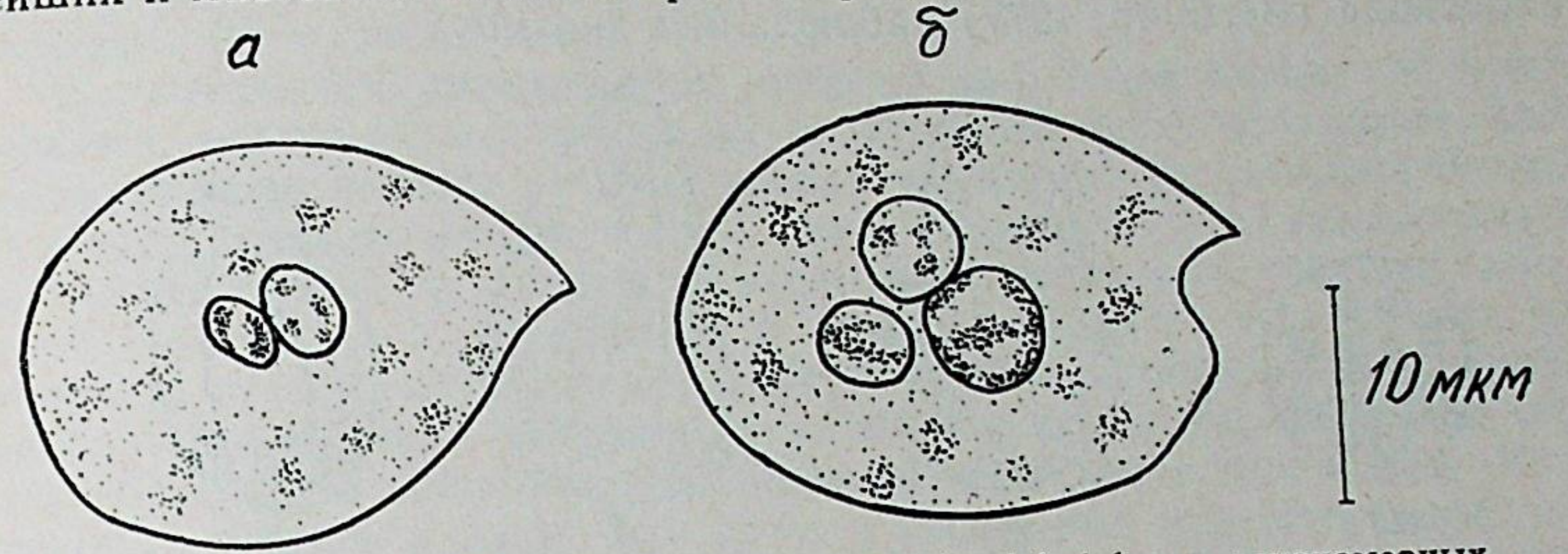


Рис. 3. Метагамное деление ядер *Cibicides lobatulus* в однокамерных агамонтах.

а — двухядерный, б — трехядерный агамонт (рисунки с тотального препарата, Фельген — лихтгрюн).

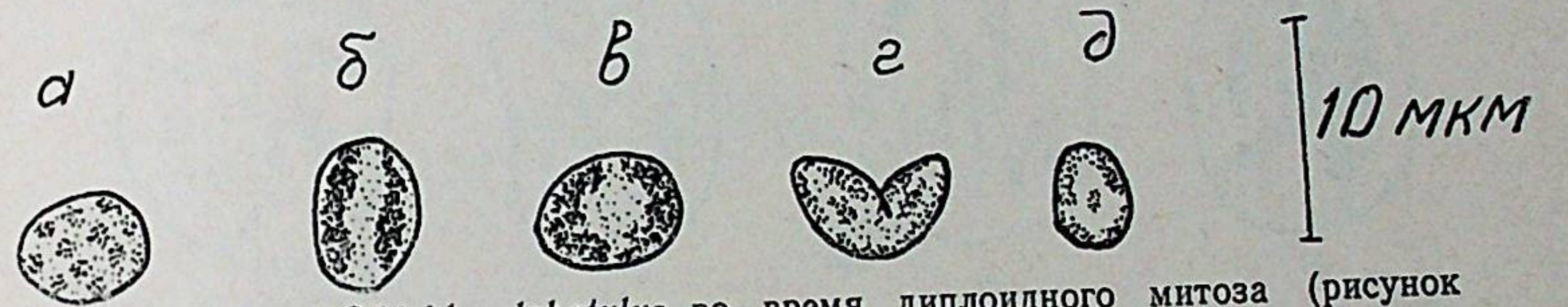


Рис. 4. *Cibicides lobatulus* во время диплоидного митоза (рисунок с препарата, Фельген).

а — профаза, б — метафаза, в — анафаза, г, д — телофаза.

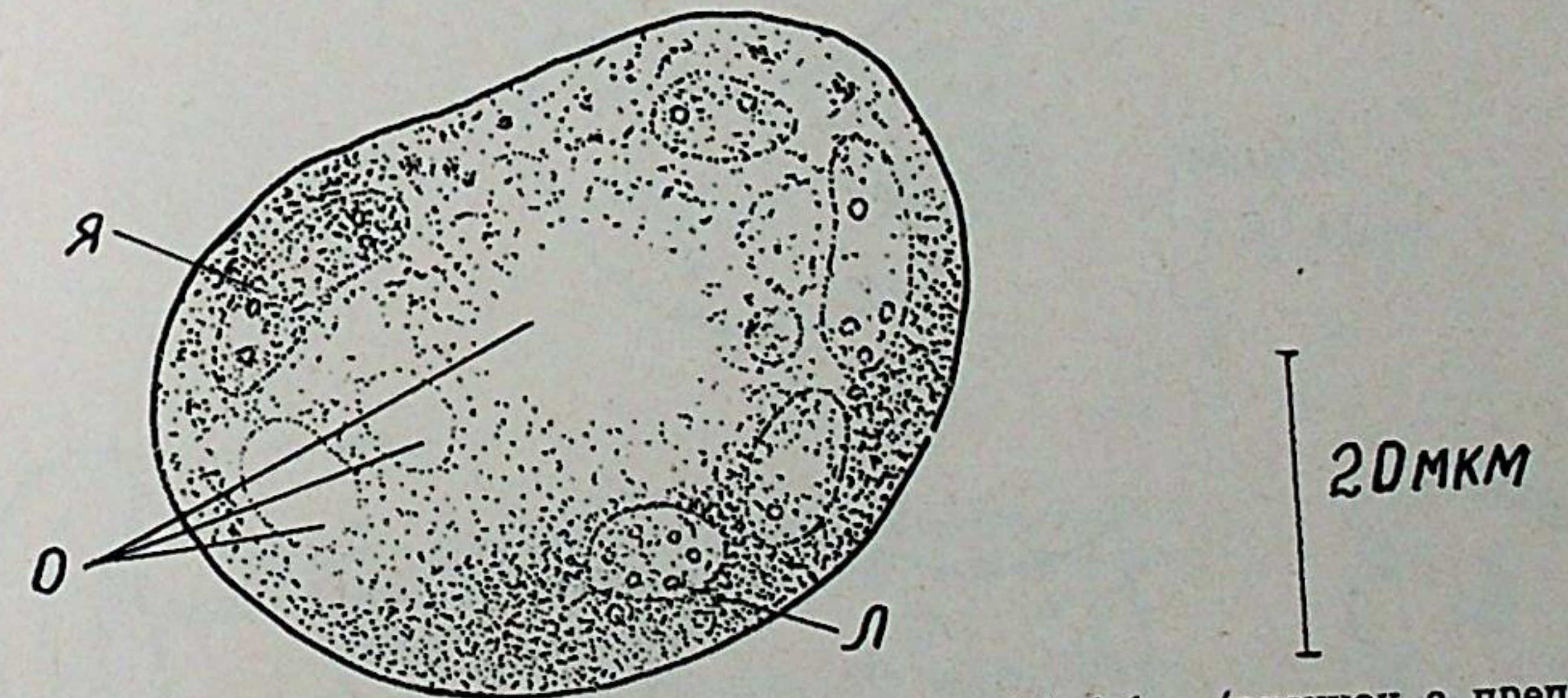


Рис. 5. Макронуклеус агамонта *Cibicides lobatulus* (рисунок с препарата, Фельген).

л — лакуны в ядрышках, о — оксифильные участки, я — ядрышки. Густота точек соответствует интенсивности окраски.

агамонта *Cibicides lobatulus*. Хромосомное число, известное для небольшого числа видов фораминифер, всегда невелико (у *C. lobatulus*  $n=9$ , у *Rotaliella roscoffensis* — 9, у *R. heterocariotica* — 18. Как у *Cibicides lobatulus*, так и у других видов, у которых исследовался мейоз (*Patellina corrugata*, *Iridia lucida*), не выражена экваториальная пластинка и практически отсутствует выраженная метафаза.

Мейозы происходят асинхронно (Воронова, 1978а, 1979), в результате чего ядра одной и той же клетки могут содержать и гаплоидные и диплоидные наборы хромосом. Это явление (по-видимому, широко распространенное у простейших) у многоклеточных в пределах одной клетки не встречается.

Мейоз *Cibicides lobatulus* сильно растянут во времени. Ма сохраняется до конца мейоза, в то время как у других видов время его дегенерации может быть другим. Иногда он разрушается при наступлении мейоза. В настоящее время мейоз фораминифер нельзя отнести к ахиазматическому типу, так как у *C. lobatulus* в световом микроскопе (Воронова, 1978б) (рис. 7е, ж) и у *Patellina corrugata* в электронном микроскопе (Berthlod, 1977) наблюдались хиазмы.

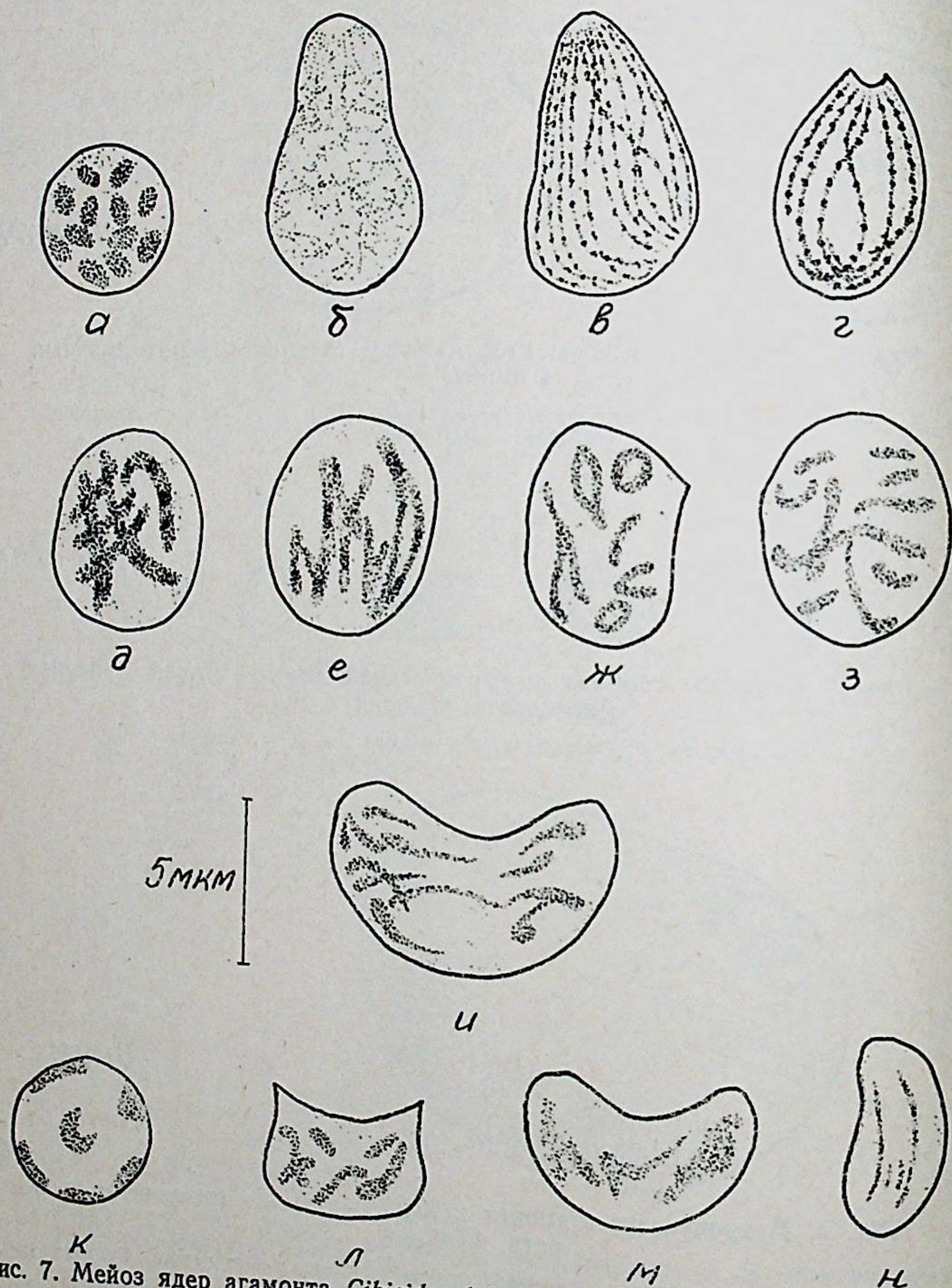


Рис. 7. Мейоз ядер агамонта *Cibicides lobatulus* (рисунки с препаратов Фельген).  
а — прелептотена; б — лептотена; в — зиготена; г, д — пахитена; е — диплотена; ж — диакинез; з — метафаза I; и — анафаза I; к — телофаза I; л — профаза II; м — анафаза II; н — телофаза II. е, ж — видны хиазмы (е — три хромосомы с хиазмами, в центре ядра — простое пересечение хромосом) (по Вороновой, 1978 б).

Генеративные ядра в процессе агамогонии меняют свое положение. У молодого агамонта *C. lobatulus* они находятся в центральных камерах, затем мигрируют к периферии (стадия миграции), где и находятся во время мейоза и позже. То же самое наблюдалось у видов, изученных Греллем.

По-видимому, после мейоза могут следовать еще гаплоидные митозы, по крайней мере у тех видов, у которых количество молодых агамонтов велико. Так, у *C. lobatulus* образуется 2—3 тысячи генеративных

ядер, хотя число молодых гамонтов всего лишь около тысячи. Вероятно часть ядер дегенерирует (рис. 8, вклейка). У изученных Греллем (Grell, 1979) мелких роталиеллид образуется всего 12—24 агаметы. Вокруг оставшихся ядер обособляется цитоплазма (рис. 9, вклейка; 10, 11) и формируются молодые гамонты (агаметы). На стадии 4—5 камер они выходят из-под материнской цисты (рис. 12). Затем они растут (рис. 13) и приступают к гаметогенезу.

В гаметогенезе фораминифер имеются как общие черты, так и особенности, характерные для отдельных групп. По месту копуляции гамет фораминиферы делятся на две группы: гаметогамные (=моногамные), у которых гаметы выходят в воду, где и копулируют, и гамонтогамные (=пластогамные), у которых вначале происходит объединение гамонтов в сизигий по 2, изредка по 3 раковинки, после чего происходят митозы и формируются гаметы, копулирующие в пространстве, ограниченном материнскими раковинами (*Patellina corrugata*, *Spirillina vivipara*, *Glabratella sulcata*, *G. patelliformis*, *Rubratella intermedia*, *Metarotaliella simplex* и др.). При этом у некоторых гамонтогамных видов в процессе эволюции выработалась аутогамия (*Rotaliella heterocariotica*, *R. roscoffensis*).

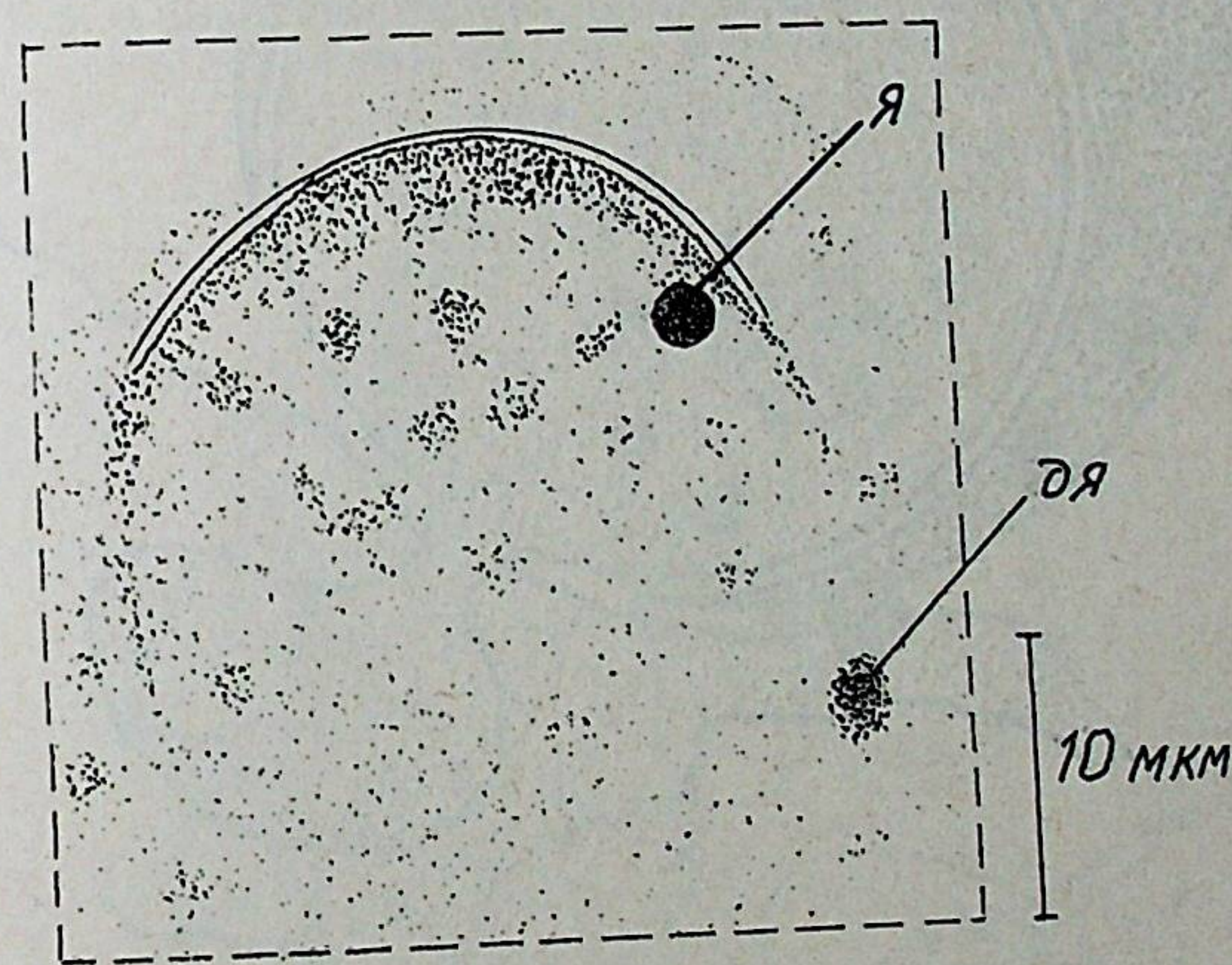


Рис. 10. Начальная стадия формирования агаметы *Cibicides lobatulus* (рисунок с препарата, Фельген).  
я — ядро, дя — дегенерирующее ядро в материнской цитоплазме.

При детальном изучении биохимических и физиологических процессов, происходящих при образовании сизигия (Lipps, Erskian, 1969), оказалось, что связывающая обе материнские раковины мембрана, в отличие от обычных мембран раковин, состоящих из сульфатсодержащих мукополисахаридов, состоит из не содержащих сульфаты мукополисахаридов. Органическая выстилка камер из сульфатсодержащих мукополисахаридов участвует в процессе кальцификации, не содержащие сульфаты кислые мукополисахариды несут иную функцию и составляют гелеобразное или полужидкое межклеточное связующее вещество, аналогичное таковому других групп животных.

Весь процесс образования гамет, начиная с митотических делений ядра гамонта, был более досконально изучен у гамонтогамных видов (Myers, 1935, 1936, 1940; Le Calvez, 1950; Grell, 1954, 1958a, в, с, 1973, 1979; Zech, 1964; Weber, 1965; Grell, Bardelle, 1977; Berthold, 1977)

Наиболее полно он описан в классических работах Грелля, который считает, что гаплоидные гамонты изученных им и его учениками видов одноядерны. В зрелом гамонте в результате серии митозов из одного ядра образуется множество генеративных ядер, дающих начало будущим гаметам. Однако процесс первых делений ядра не прослежен детально.

Гаметогенез гаметогамных видов был исследован менее подробно (Hedly et al., 1968; Dahlgren, 1967b, Angell, 1971). Наиболее полный жизненный цикл и процесс гаметогенеза на современном уровне исследованы у *Cibicides lobatulus* (Воронова, 1976, 1978а, б), у *Iridia lucida* (Cézana, 1971, 1975, 1978), у *Myxotheca arenilega* (Schwab, 1969, 1973).

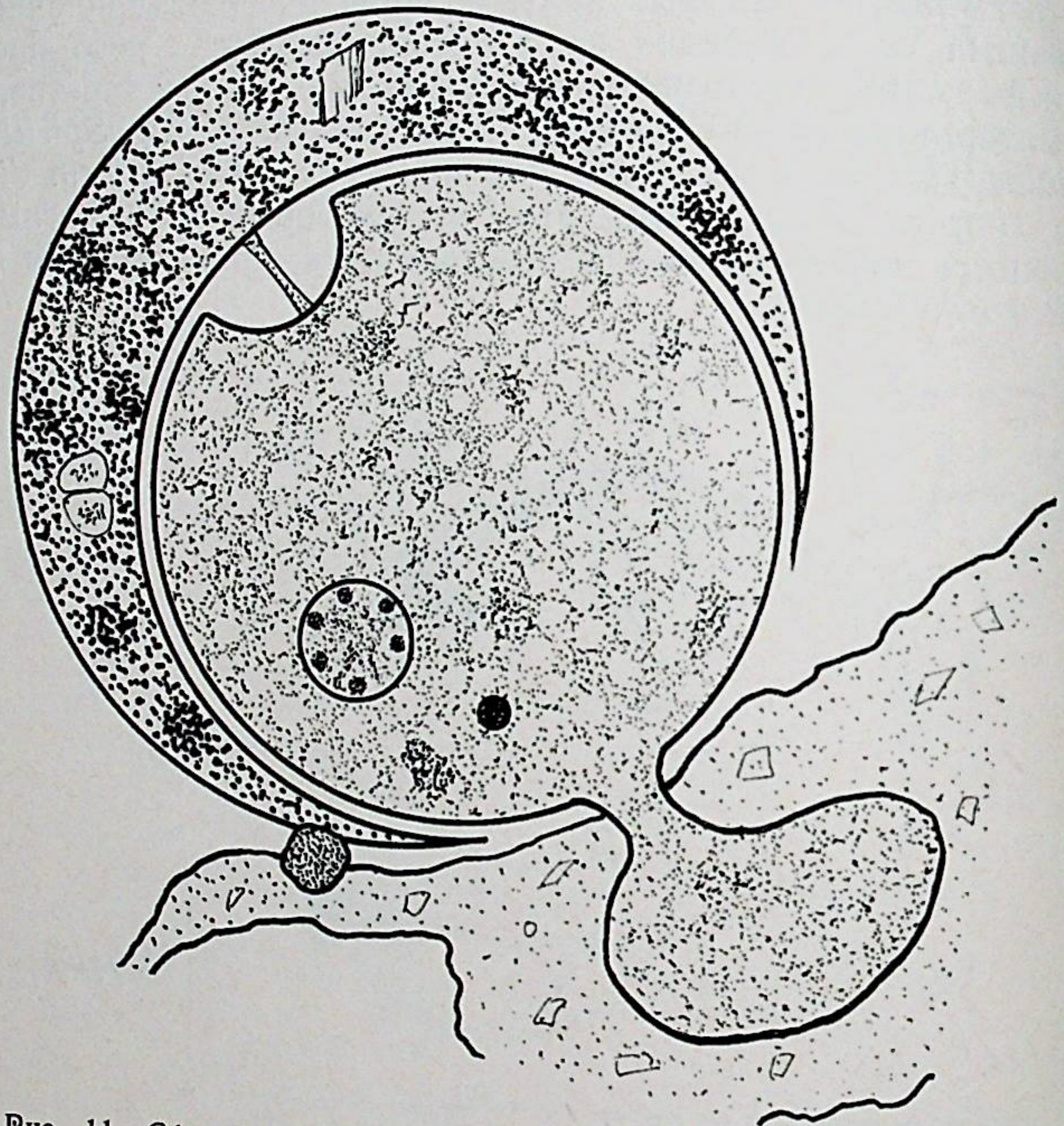


Рис. 11. Сформированная однокамерная агамета *Cibicides lobatulus* с *Ma* и *Mi*, еще не отделившаяся от материнского агамонта (рисунок с препарата, Фельген).

Долгое время ядерный дуализм был известен только у агамонтов. Воронова (1978а) впервые обнаружила его и у гамонтов *Cibicides lobatulus*. По способу образования гамет все гаметогамные формы мы разделили на две группы (Михалевич, Воронова, 1982): 1) с одноядерными гамонтами (до момента гаметогенеза) и 2) с ядерным дуализмом гамонтов. У первых ядра будущих гамет появляются после кариолизиса основного ядра. У последних (на примере *C. lobatulus*) в результате гетерополярного гаплоидного митоза (рис. 14, 15) вначале формируются два неравных ядра (рис. 11, вклейка) — макро- и микронуклеус (у *C. lobatulus* иногда еще на стадии формирования первой камеры агаметы (рис. 11), но чаще на стадии 4—5-камерной агаметы). *Mi* может претерпеть 1—2 митоза, затем, после окончательного роста гамонта, вследствие серии последовательных митозов, число макронуклеусов сильно возрастает (рис. 16, вклейка). Соматическое ядро (рис. 1; 18а, б, вклейка), во время митозов гамогонии распадается и к концу митоза исчезает. У *C. lobatulus* *Ma* существует довольно долго даже тогда

когда микронуклеусы приступают к митозам, и исчезает лишь тогда, когда митозы становятся массовыми. Увлеченный токами цитоплазмы, *Ma* становится лентовидным, четкообразным, продвигаясь к 5-й — 6-й камерам (при этом части его могут отрываться), затем он дегенерирует весь. На рис. 19а, б (вклейка) даны электронномикроскопические снимки зрелых гамонтов. Развитие ядерного аппарата такого типа, как у *C. lobatulus*, представлено на схеме (рис. 20).

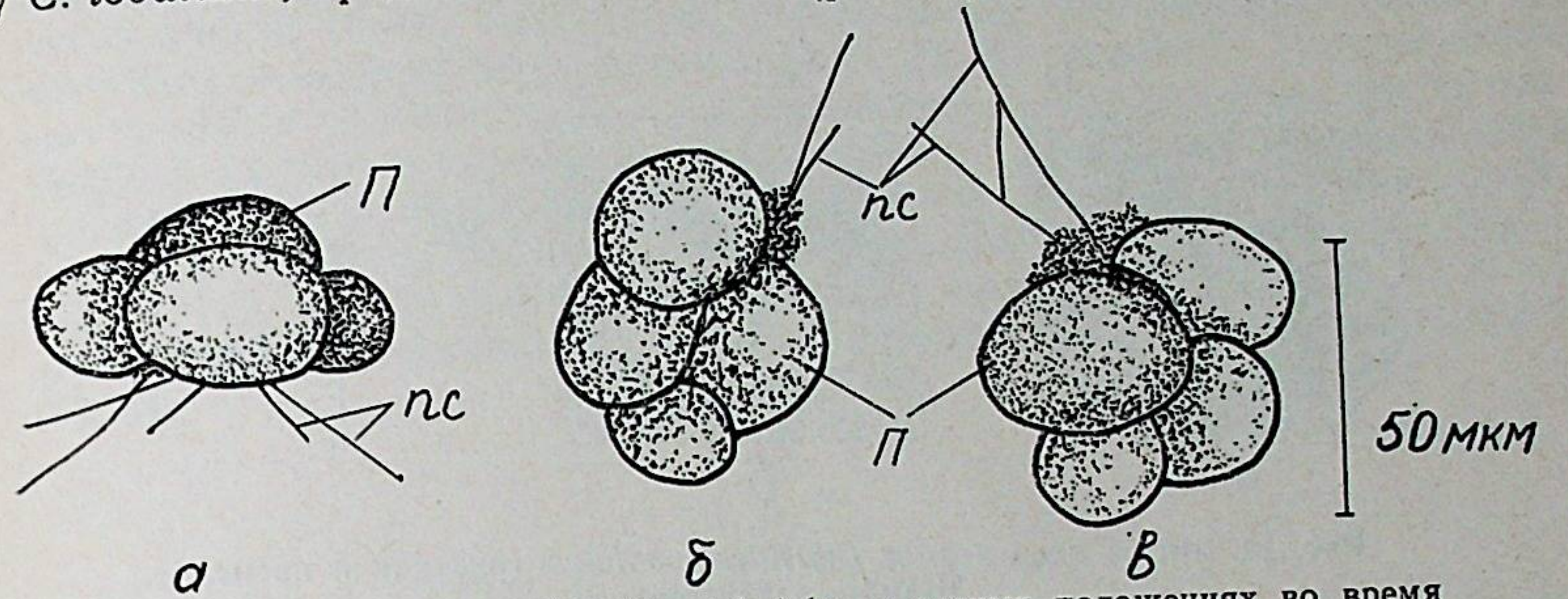


Рис. 12. Агамета *Cibicides lobatulus* в разных положениях во время движения (рисунок с живой особи).  
П — пролокулюм, пс — псевдоподии.

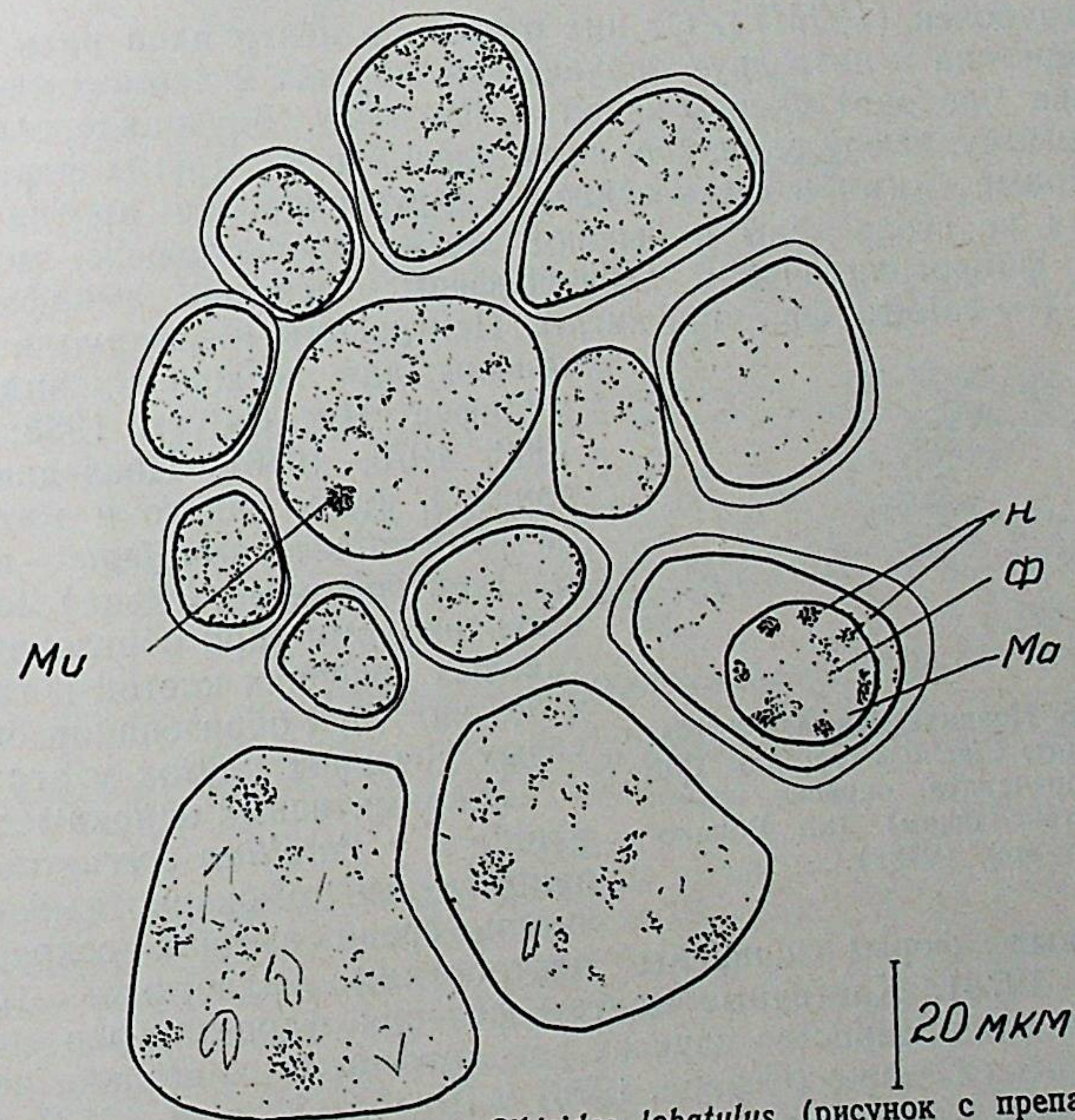


Рис. 13. Растущий гамонт *Cibicides lobatulus* (рисунок с препарата Фельген).  
*Ma* — макронуклеус, *Mi* — микронуклеус, н — нуклеолы, Ф — Фельген-положительные участки в макронуклеусе.

Во время первых гаплоидных митозов а агаметах *C. lobatulus* наблюдались centrosomes с центриолями (Воронова, 1978б) (рис. 14, 15). Наиболее детально клеточные центры деления во время гаплоидных митозов фораминифер изучены на электронном микроскопе у *Iridia lucida* (Cézana, 1978). Показано, как снаружи от ядерной оболочки,

между этой последней и эргастоплазматической оболочкой образуются центросомы с центриолями, как бы охваченные снизу плотной акроплазматической чашечкой (шапочкой) (Gezapa, 1978, fig. 2, 3). Затем ниже этого образования появляется слой плотной плазмы (P), располагающийся снаружи и внутри от ядерной оболочки (Cezana, 1978, fig. 15) напротив центросом. В этом месте в ядерной оболочке образуются довольно крупные окна. Оба эти слоя служат центром организации

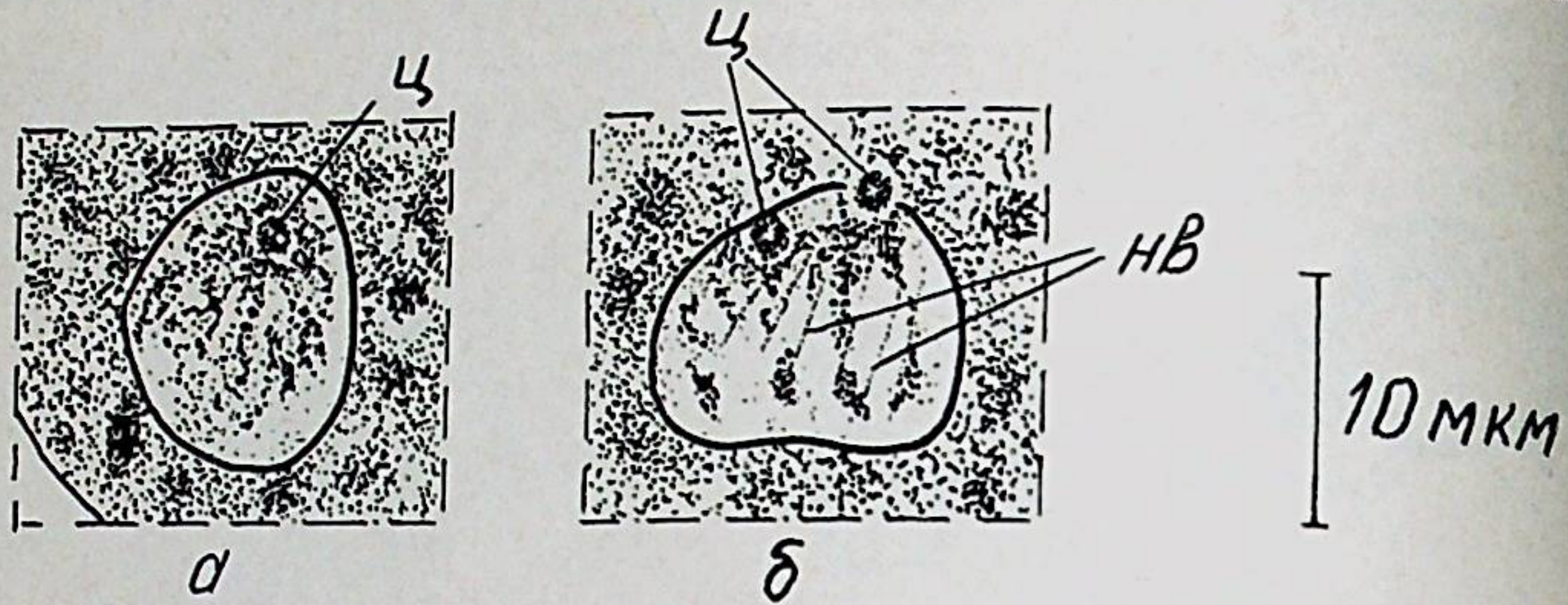


Рис. 14. Митоз ядер агамет *Cibicides lobatulus* (рисунки с препарата, Шампи — Фельген).

а — появление центросомы и начинающаяся конденсация хромосом, б — стадия деления; ц — центросомы, нв — нити веретена.

микротрубочек (ЦОМТ). От них отходят в центр ядра нити латерального веретена и нити двух полуверетен, идущих к хромосомам. Микротрубочки проходят сквозь ядерную оболочку. Внутрядерный ЦОМТ, по-видимому, всюду одинаков, но не рассмотрен у других фораминифер. Внеядерные (цитоплазматические) дифференцировки против полюсов веретена не столь ясны и бывают весьма разнообразны: могут быть в виде фиброгранулярной „центросферы“, неясной аморфной „шапочки“ (= calotte, фр., сир, англ.). Центросомы и центриоли были отмечены для нескольких видов фораминифер (Le Calvez, 1938; Schwab, 1969, 1973, 1976). Последний автор показал, что у одного и того же вида — *Muxotheca arenilega* — центросомы (центросомные тельца) могут быть с центриолями (при образовании жгутиковых дочерних клеток и гамонтов) и без них (при образовании безжгутиковых дочерних клеток у агамонтов).

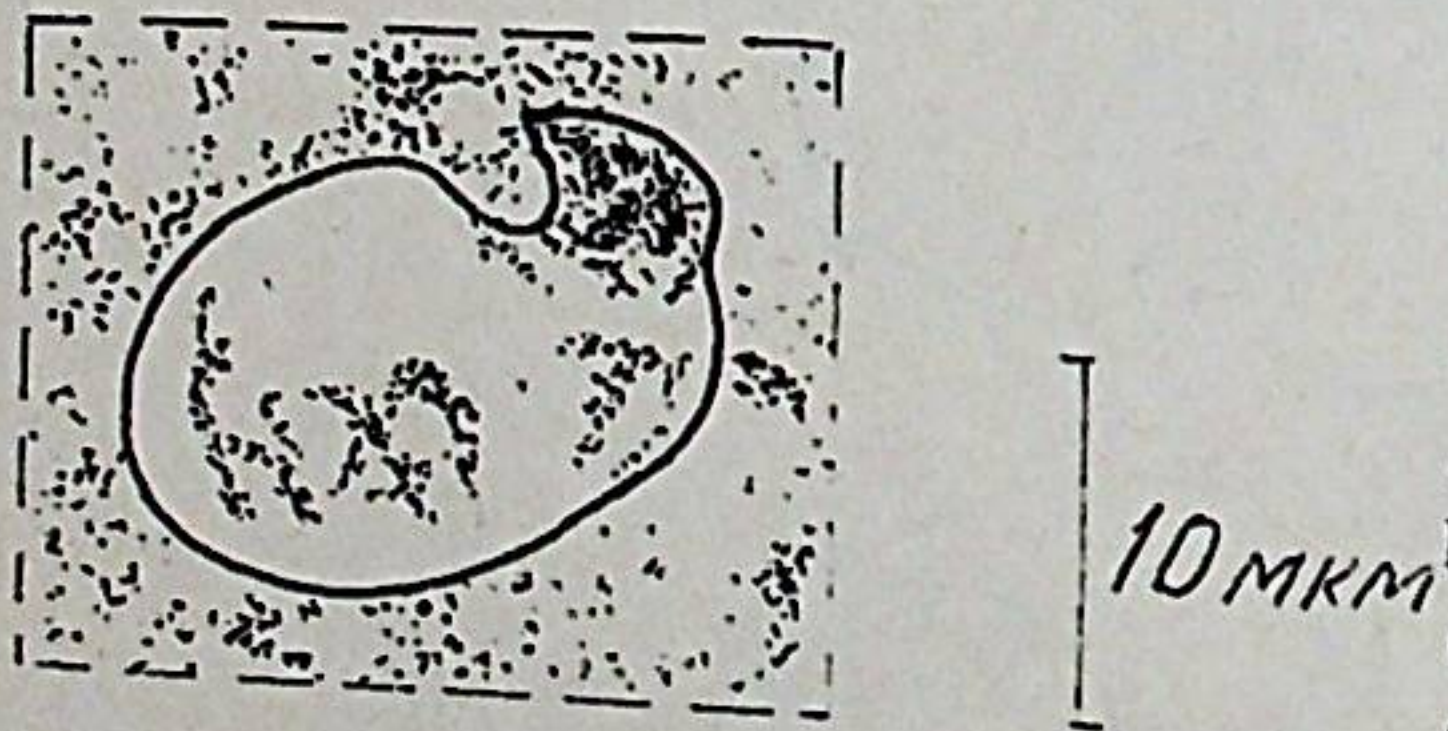


Рис 15. Поздняя анафаза митоза ядра агаметы *Cibicides lobatulus* (рисунок с препарата, окраска железным гематоксилином) (по Вороновой, 1978а).

известковых форм) описаны (Райков, 1978). Клеточные центры деления фораминифер почти не изучены и в большинстве случаев рассмотрены не настолько детально, как в работах Сезаны (Cézana, 1978) и Шваба (Schwab, 1973), поэтому их сравнение и полная картина пока неясны. Митотические деления у фораминифер происходят по типу закрытого внутрядерного плевромитоза (Воронова, 1978а; Райков, 1978; Myers, 1935, Zesh, 1964; Cézana, 1978), но могут иметь и некоторые черты ортомитоза (Cézana, 1978).

В процессе гамогонии у *C. lobatulus* наблюдаются некоторые сходные черты с процессом агамогонии: ядра, как правило, начинают делиться во внутренних камерах, распространяясь затем к периферии; по внешнему виду они похожи на *Ma* и *Mu* агамонтов; степень пloidно-

сти макронуклеусов может увеличиваться в 20—26 раз; ядерный дуализм возникает на ранних стадиях с последующей дегенерацией *Ma*; митозы тоже могут протекать асинхронно\*; экваториальная пластинка на стадии метафазы не образуется. Однако макронуклеусы и микронуклеусы гамонтов глубоко отличаются от таковых агамонтов тем, что произошли на гаплоидной, а не на диплоидной основе.

После окончания митозов гамогонии вся раковина заполнена ядрами будущих гамет. Вокруг них обособляется цитоплазма (рис. 21, вклейка) и формируются жгутики (рис. 22, 23, вклейка). Гаметы выходят в одних случаях через устье (например, у планктонных фораминифер), в других — через расширенные поры (у *Cibicides lobatulus* поры расширяются в начале митозов гамогонии). Укрупнение пор и разрушения в стенке раковинки происходят и у *Heterostegina depressa* (Roetger, 1978), у *Nemogullmia* гаметы также выходят не через устье, а через отверстия, появившиеся в псевдохитиновой раковинке (Nyholm, 1956).

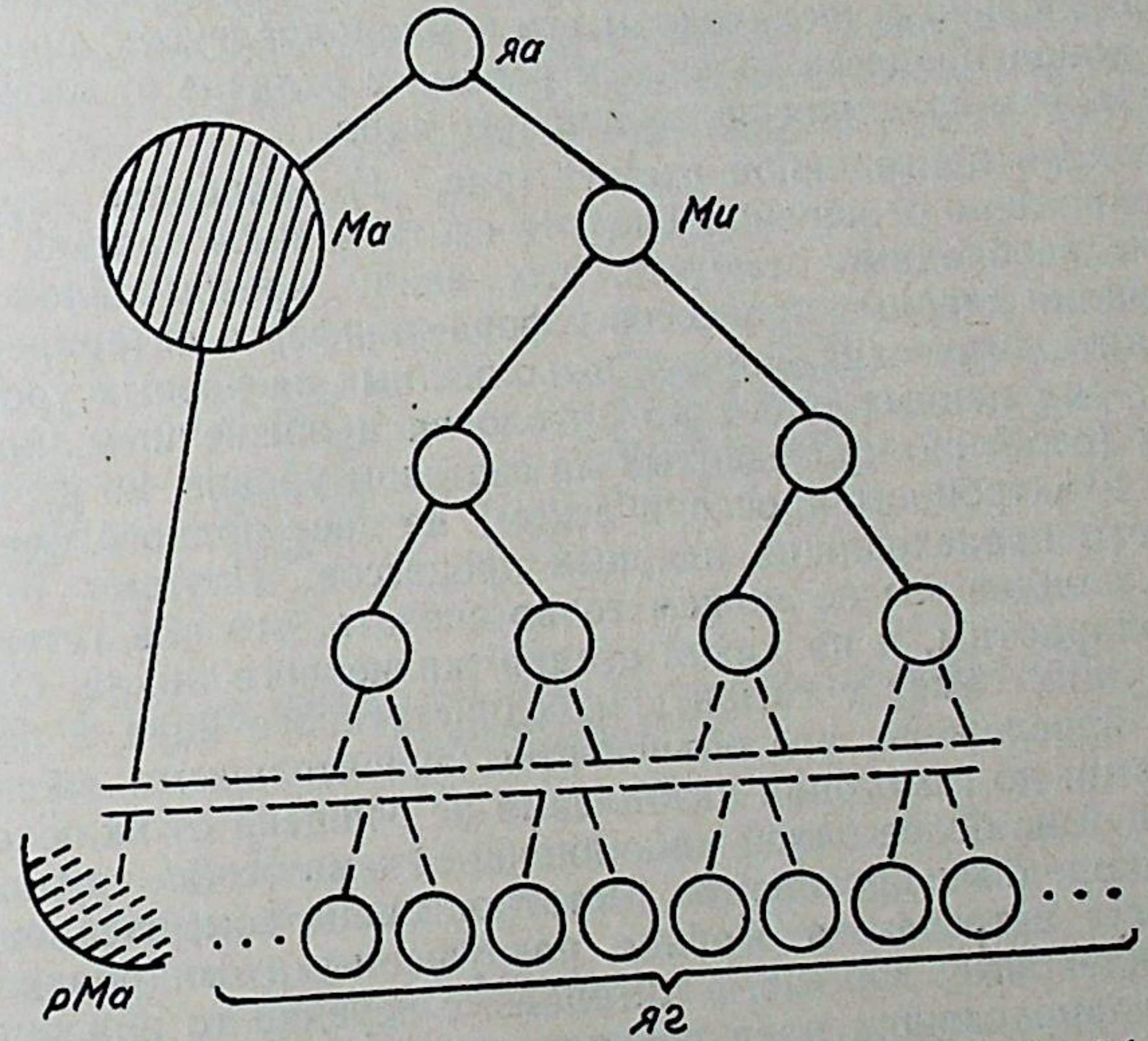


Рис 20. Схема развития ядерного аппарата гамонтов *Cibicides lobatulus*. ja — гаплоидное ядро агаметы, Ma — макронуклеус агаметы и гамонта, Mu — микронуклеус агаметы и гамонта, pMa — разрушающийся Ma, яг — ядра гамет (по Вороновой, 1978а).

После выхода гамет материнская особь, как правило, перестает существовать. Но, по данным Рётгера (Roetger, 1978), у *Heterostegina depressa* после образования гамет остатки цитоплазмы регенерируют, растворенные части камер восстанавливаются, и организм продолжает жить длительное время, иногда до 24 месяцев. В культуре наблюдались даже попытки второго множественного деления у таких организмов (молодь дальше не развивалась). Факты регенерации фораминифер после репродукции с повторной репродукцией приведены также в работах других авторов — для *Spiroloculina hyalina* (Arnold, 1955), *Bolivina doniezi* (Sliter, 1970).

Обзор всех известных в настоящее время данных по жизненным циклам фораминифер показывает, что всех их можно разбить на три

\* Но наблюдаются и периоды синхронного деления, по-видимому, под влиянием появления в цитоплазме какого-то регулирующего фактора (Cézana, 1974).

группы (рис. 1): 1) с одноядерными агамонтами и гамонтами (*Murchiea arenilega*, *Patellina corrugata*, *Spirillina vivipara*), 2) с гетерокариотными агамонтами и одноядерными гамонтами (рис. 1а); (различные виды *Rotaliella*, *Metarotaliella*, *Glabratella*) (рис. 1б); 3) с ядерным дуализмом и агамонтов и гамонтов (*Cibicides lobatulus* и возможно еще некоторые виды — *Iridia lucida?*, *Elphidium?*, *Peneroplis?*) (рис. 1в). Не вызывает сомнения, что исходный среди них — первый тип. Это подтверждается работами школы Грелля (Weber, 1965; Grell, Bardelle, 1977; Grell, 1979), в которых детально прослежены разные этапы дифференцировки соматических ядер, от более примитивных, когда *Ma* во время мейоза не только увеличивается в размерах, но в нем происходит конденсация хромосом (хотя и остающихся унивалентными) и даже формируется веретено (*Rotaliella roscoffensis*), как бы не до конца повторяя процессы, происходящие в микронуклеусах, до простого увеличения в размерах с увеличением количества ДНК (*R. heterocariotica*). Дифференциация ядер у *Cibicides lobatulus* зашла достаточно далеко. Вероятно, именно кратное увеличение ДНК макронуклеуса, происходящее параллельно с увеличением его в микронуклеусах, при не доведенном до конца процессе деления в первых в отличие от вторых и объясняет механизм создания полиплоидного ядра.

Согласно приведенной схеме (рис. 1) наиболее продвинутыми в эволюционном отношении следует считать виды третьей группы. Но при этом необходимо отметить, что, ввиду чрезвычайной сложности исследования ядерных процессов у фораминифер и интерпретации полученных цитологических данных, выполненных на разных уровнях исследования, ряд ценных работ по цитологии и жизненным циклам фораминифер (особенно проведенных на световом уровне, но в ряде случаев даже на электронномикроскопическом) не дает полного представления о сущности происходящих ядерных процессов. Поэтому относительно некоторых видов мы не можем точно сказать, что они гетерокариотны или гомакариотны, и на какой стадии жизненного цикла. Образование ядер будущих гамет у гамонта из единственного ядра в большинстве работ не прослежено, что объясняется значительными методическими трудностями: до гамогонии цитоплазма не очищена от включений и *Ma*, занимающей не более одной миллионной объема особи, трудно отличить от ядер инородных организмов (остатков пищи, комменсалов); в популяции могут встречаться особи с разрушенными микронуклеусами и амикронуклеарные; вообще, в цитоплазме нередко то или иное количество дегенерировавших ядер разного происхождения; окраска метиловым зеленым пиронином и железным гематоксилином маскирует ядра. При морфологическом сходстве агамонтов и гамонтов многоядерные особи могут быть приняты за агамонтов. Вообще, микронуклеусы агамонтов ярче и легче идентифицируются. Лишь окраска по Фельгену полной серии достаточно тонких срезов дает возможность выявить все ядра, а цитофотометрия подтвердить их принадлежность к тому или иному поколению. Но твердые включения в цитоплазме фораминифер затрудняют получение полной серии срезов, а цитофотометрические исследования пока единичны, поэтому некоторые цитологические наблюдения могут в дальнейшем не подтвердиться, как не подтвердилась „хромидиальная теория“ (Le Calvez, 1938). Первоначально считалось, что генеративные ядра формируются из так называемых „хромидиев“, существующих наряду с главным ядром. При определенных способах приготовления окрашенных срезов ядерный аппарат *Cibicides lobatulus* предстает в виде сочетания макронуклеуса и „хромидия“, на самом деле содержащего по крайней мере три компонента: микронуклеусы, остатки дегенерировавших ядер, остатки ядерного материала инородных поглощенных организмов и комменсалов. В толстых срезах эти компоненты накладываются друг на друга. В настоящее время можно ут-

верждать, что в ряде случаев хромидиальная сеть представляет цитоплазматическую РНК (рибосомальная сеть). Плотные „хромидии“, состоящие из ДНК, по-видимому, и есть генеративные ядра, так же, как и „сферические тельца“, описанные у *Polystomella* (= *Elphidium*) (Lister, 1895).

Все вышеизложенное дает основание предполагать, что ядерный дуализм гамонтов фораминифер, обнаруженный у *Cibicides lobatulus* на самом деле распространен у фораминифер гораздо шире.

Таковы в общих чертах основные стадии жизненного цикла фораминифер, известные по сегодняшний день. К этому следует добавить, что у многих низших фораминифер сохраняется размножение простым делением надвое.

У *Oolina marginata* — эктопаразита дискорбидных фораминифер — наблюдалось выпадение агамной части цикла микросферической генерации. Открепляясь на время от своего хозяина, особи этого вида размножаются, и молодые организмы вновь возвращаются на своего хозяина. Эти циклы, которые Лёблик и Таппан (Loeblich, Tappan, 1964) относят к гамогонии (гаплоидный партеногенез), повторяются каждые 10 дней. Цикл недостаточно изучен и описание его противоречиво (отмечается выпадение микросферической генерации и в то же время наличие агамогонии — шизогонии).

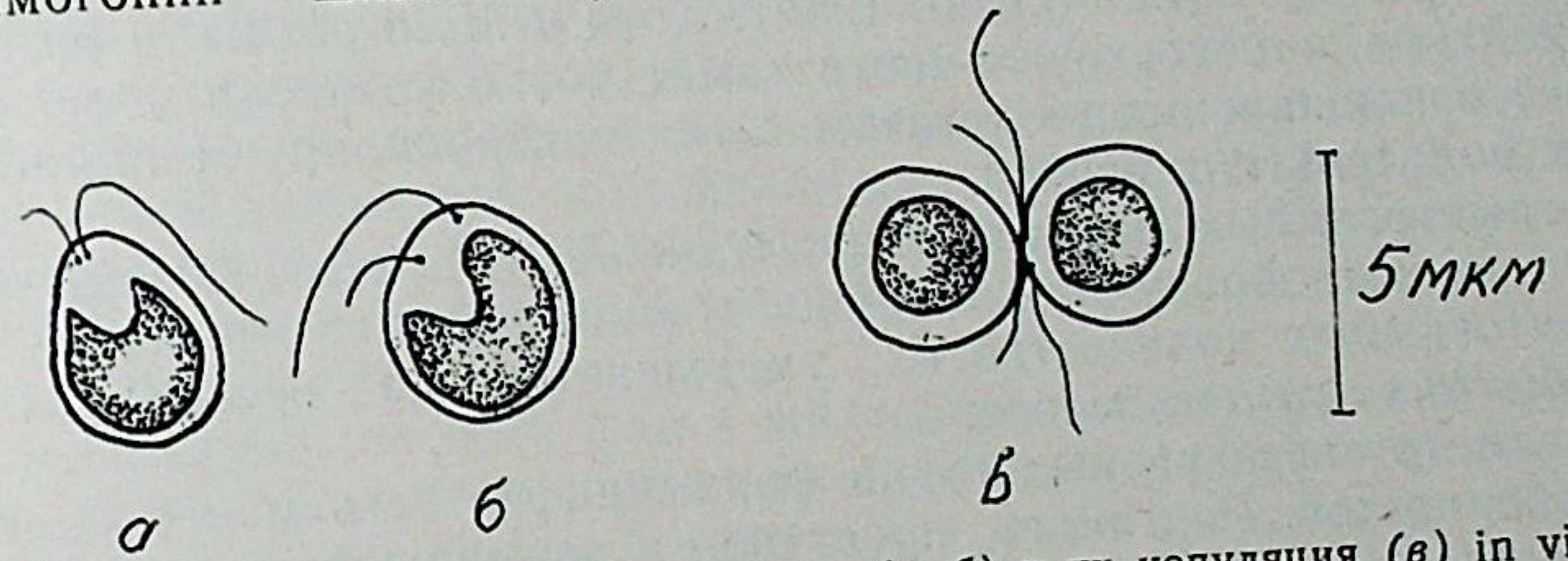


Рис. 24. Гаметы *Cibicides lobatulus* (а, б) и их копуляция (в) in vivo (фазовый контраст).

Можно предположить, что дальнейшие исследования обнаружат еще большее разнообразие жизненных циклов представителей этого подтипа, подобно тому, как это имеет место у инфузорий.

Рассмотрим подробнее строение гамет. У *Cibicides lobatulus* (рис. 24), как и у большинства донных и планктонных фораминифер, гаметы с двумя неравными диаметрами 1.5 мкм. Общие размеры гамет достигают 2—2.5 мкм. Они ничем принципиально не отличаются от наиболее подробно изученных гамет *Iridia lucida* (Cézana, 1972, Planche) и *Hastigerina pelagica* (Spindler et al., 1978, fig. 15). Гаметы содержат жировые капли, митохондрии, осмиофильные гранулы, микротельца и апарат Гольджи. Жгутик в электронном микроскопе имеет обычное для жгутика строение — 2 центральных и 9 пар периферических фибрилл (Spindler et al., 1978, fig. 16). У *Iridia lucida* и *Hastigerina pelagica* (Spindler et al., 1978, fig. 12, 13) отмечены акронематические жгутики (на конце жгутика остаются только две центральные фибриллы). У глабрателлид (*Glabratella sulcata*, *G. patelliformis*, *G. mediterraneensis*, *G. opercularis* — три последних вида ранее относили к дискорбисам) гаметы трехжгутиковые. Это редкий случай не только среди фораминифер, но и среди других простейших (трехжгутиковые гаметы у представителей Spogozoa). Амебонидные гаметы некоторых гамонтов гамонных видов (*Metarotaliella simplex*, *Rotaliella roscoffensis*, *R. heterocariotica*, *Rubratella intermedia*, *Patellina corrugata*, *Spirillina vivipara*) все исследователи рассматривают как вторично утративших жгутики,

не нужные при гамонтогамном способе размножения. *Glabratella sulcata* еще не потеряла жгутики и при этом способе размножения, сохранив в этом отношении более примитивные черты, чем другие близкие гамонтогамные виды роталиеллид, несмотря на то, что в отношении пиломеризации соматических ядер агмонта ее можно рассматривать при сравнении с теми же видами как более прогрессивный вид.

Гаметы одной из низших агглютинирующих фораминифер (*Boderia turneri*, рис. 33, вклейка), имеют на одном из жгутиков мастигонемы (Hedley et al., 1968, fig. 8, 9), на основании чего фораминифер сближают с хризофитовыми (Loeblich A. R. III, 1974). Чрезвычайно интересное образование неясной структуры, называемое аксостилем, встречается у некоторых гамет милиолид. Оно нуждается в дополнительных исследованиях. По-видимому, из-за него гаметы *Peneroplis* (Winter, 1907) были описаны как одножгутиковые. У других милиолид (*Triloculina*) описаны двужгутиковые гаметы.

Сексуальность гамет в большинстве случаев не установлена. Иногда гаметы одной материнской особи смешиваются между собой (*Muxotheca arenilega*) (Grell, 1958), иногда не смешиваются (*Elphidium crispum*) (Myers, 1948), (*Iridia lucida*) (Cézana, 1972). У последнего вида найдена акросома (рис. 29, вклейка), что доказывает наличие сексуальности у этого вида. Наличие + и — сексуальных гамет отмечено и для *Patellina corrugata* (Grell, 1958). Хотя у *Metarotaliella parva* (Weber, 1965) наличие сексуальности гамет точно установить не удалось, есть все основания предполагать ее, так как копулируют лишь гаметы разных родительских особей.

У гаметогамных фораминифер (*Cibicides lobatulus*, *Globigerina bulloides*) гаметы образуются в количестве нескольких десятков тысяч, у гамонтогамных количество их уменьшается до нескольких сотен (*Glabratella sulcata*) и менее.

В гаметогенезе разных групп фораминифер есть много более мелких особенностей. Ряд видов, приступая к размножению, нередко образует цисты из слабо сцементированного постороннего материала, песчинок, остатков пищи (*Cibicides lobatulus*, *Rosalina globularis* и многие другие).

Интересны наблюдения над планктонными фораминиферами. Для *Hastigerina pelagica* впервые отмечено при образовании гамет также образование остаточных сферических телец, содержащих вакуоли, несколько ядер и жгутиков, позволяющих этим тельцам двигаться. Ядра их крупнее ядер гамет и содержат больше хроматина. Функция их не ясна (Spindler et al., 1978). Те же авторы отмечают связь образования гамет у *Hastigerina pelagica* с лунными циклами.

Перед началом гаметогенеза *H. pelagica* теряет цитоплазматическую капсулу, окружающую раковинку, а также иглы и опускается на дно. Потеря игол перед гаметогенезом и опускание раковин на дно отмечалось и у других планктонных видов (Be et al., 1976). Хотя ни у одного из них жизненный цикл не изучен пока полностью, отдельные наблюдения и детали строения ядерного аппарата позволяют сближать их с циклами гетерокариотных мелких роталиоидных фораминифер, изученных Греллем (Lee et al., 1965).

Наиболее подробно среди планктонных видов изучен гаметогенез *Globigerinoides sacculifer* (Be, 1980). Показано, что, кроме изменений ризоподальной сети, цитоплазмы и ядерного аппарата, исчезновения механизма пловучести, происходят значительные изменения и в скелете организма. При этом формируется отличающаяся от предыдущих округлых камер последняя мешковидная (sac) камера, происходят глубокие изменения ячеистой с иглами ультраструктуры стенки: иглы резорбируются, острые межпоровые края ячеек (ridges) становятся широкими, гладкая облицовка (veneer) покрывает террасированные края

стенки вокруг пор, и, таким образом, в результате вторичной гаметогенетической кальцификации ячеистая ультраструктура поверхности раковины сглаживается, стенка становится толще, поры, забитые в различной степени, превращаются из воронкообразных (в поперечном разрезе) в цилиндрические, сверху почти закрываются. Ставшие тяжелыми раковинки опускаются на дно. Есть все основания предполагать (вслед за автором), что подобные процессы происходят у большинства (если не у всех) планктонных видов\*. Гаметы в этих случаях выходят через устья, чрезвычайно развитые у планктонных фораминифер (Михалевич, 1981), а не через резорбированные поры, как у многих донных видов. Наблюдения Бе (Be, 1980) убедительно доказывают происхождение планктонных фораминифер от донных. Нельзя не упомянуть, что в жизненном цикле многих донных фораминифер также известна короткая пелагическая стадия, даже у низших агглютинирующих особей *Iridia lucida* молодые агаметы очень короткий период пелагические, у *Rosalina globularis* гамонт (= *Tretomphalus bulloides*) ведет планктонный образ жизни (Sliter, 1965). По-видимому, пелагическая стадия существует в жизненном цикле многих донных видов, до сих пор не изученных. Наличием такой стадии можно в ряде случаев объяснить чрезвычайно широкое географическое распространение некоторых донных шельфовых видов (Михалевич, 1978, 1983).

Цитологические отличия в жизненных циклах различных фораминифер могут использоваться в систематике этой группы. Грелль (Grell, 1979) подчеркивает специфичность гомокариотных спириллиид, их отличие от гетерокариотных роталиеллид и недопустимость объединения этих разных таксонов в качестве сестринских групп. Он указывает на гетерогенность подотряда Rotaliina в принятых в настоящее время системах фораминифер.

Наличие двух ядерных фаз в жизненном цикле фораминифер проявляется не только в цитологических особенностях, но также и в строении скелета. Как и у других организмов с подобной сменой поколений, она может быть изоморфной и гетероморфной. Агамонты фораминифер имеют микросферическую, гамонты — мегалосферическую раковину. В простейшем случае они отличаются лишь размерами начальной камеры (пролокулюсом), что отражено в их названии, и общими размерами: агамонты (микросферические) крупнее. Примером могут служить *Cibicides lobatulus*, *Rotaliella heterocariotica*. Так, у *C. lobatulus* агамонты имеют диаметр пролокулюса в среднем до 35 мкм, гамонты больше, область перекрытия — 30—40 мкм.

Несмотря на то, что примерно у 30% особей размеры пролокулюсов перекрываются, достоверную оценку популяций по размерам начальной камеры все же можно привести (рис. 25), так как цитологические и цитометрические исследования ядерного аппарата позволили надежно установить принадлежность особей к определенной генерации.

В более сложных случаях раковины агамонтов и гамонтов отличаются очень сильно. Это нередко приводит к тому, что их описывают как разные роды. Один из таких случаев приведен выше (*Tretomphalus bulloides* — лишь гамонт донной формы *Rosalina globularis* с дополнительной шаровидной камерой, помогающей всплытию (Sliter, 1965). Морфологическая изменчивость раковин, связанная с чередованием поколений, изучена нами у ряда видов и родов более подробно: у однорядных, двурядных и более сложно устроенных агглютинированных форм, у некоторых представителей Miliolida, Nodosariida, Boliviniida (рис. 26—30, вклейка). В каждом случае выявлены некоторые общие для них закономерности.

\* Ранее нередко подобные особенности в микроструктуре стенки планктонных фораминифер объяснялись влиянием различных экологических факторов.



В роде *Reorhax* форма и ширина раковины и камер считаются диагностическими видовыми признаками. На сериях микро- и мегалосферических особей *R. bermudezi* (рис. 26), показано, что эти признаки могут быть различны у генераций одного вида. Микросферические формы более узкие в основании и по всей длине раковины.

Исследование изменчивости, связанной с чередованием поколений у 20 видов текстуляриид, относящихся к 9 родам (*Textularia*, *Textilina*, *Textella*, *Norvanganina*, *Fissotextularia*, *Tetragonostomina*, *Siphonotextularia*, *Pseudobolivina*, *Bigenerina*), позволило выявить, что микросферические формы этих двурядных раковин более заострены в основании, быстро расширяются к устьевому концу, в целом более широкие, мегалосферические с более округлым и широким основанием, более плавно расширяются к устьевому концу, с почти параллельными боковыми сторонами на взрослых стадиях (рис. 27).

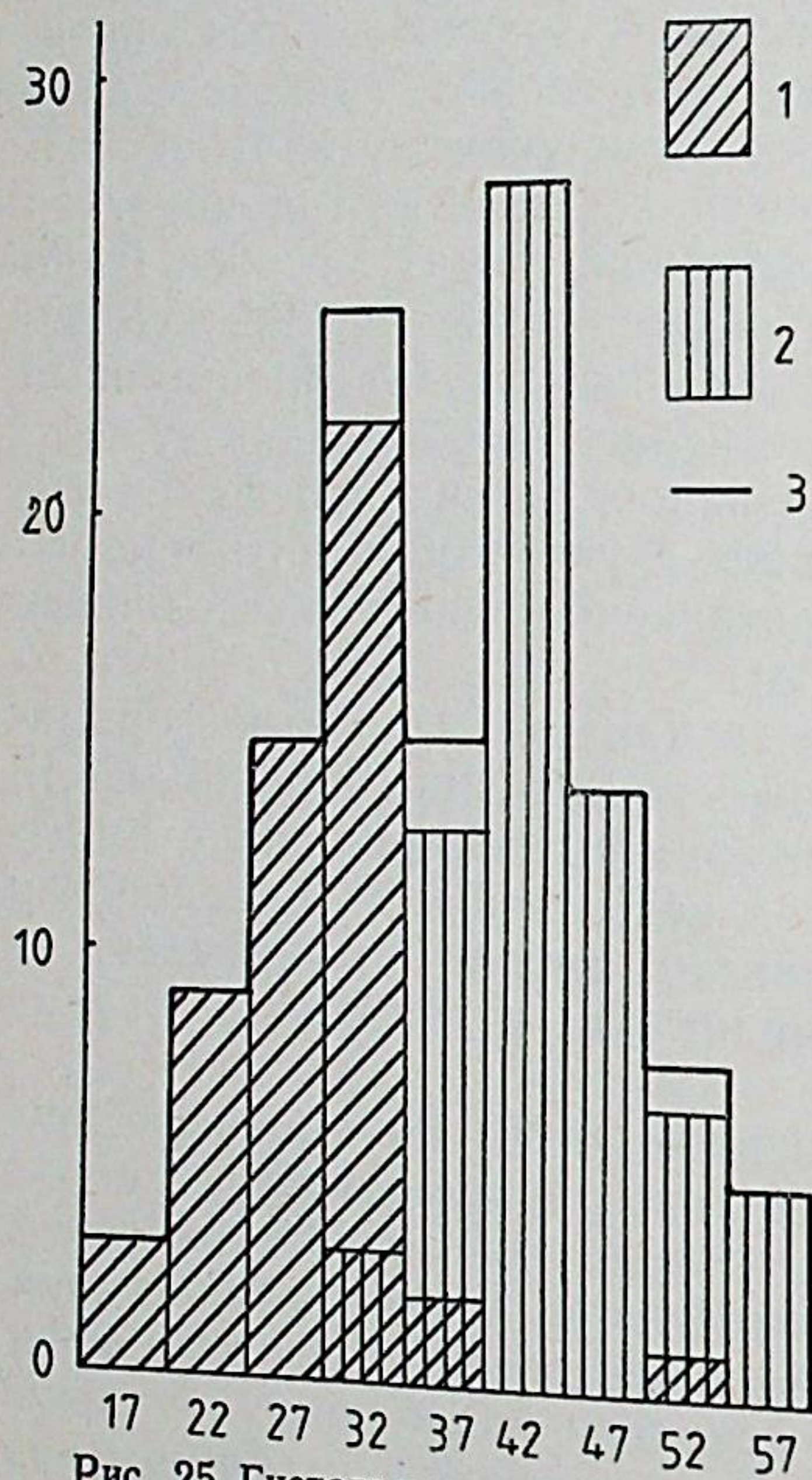


Рис. 25 Гистограмма распределения эквивалентных диаметров зародышевых камер агамонтов и гамонтов *Cibicides lobatulus*.

1 — агамонты, 2 — гамонты, 3 — суммарная кривая.  
По оси абсцисс — эквивалентные диаметры, мкм; по оси ординат — количество особей.

Кроме того, в некоторых случаях они отличаются и по строению начального отдела, планоспирального у агамонта и двурядного у гамонта (рис. 30 а, б, в). Первая группа признаков используется в этом таксоне как видовая, вторая — как родовая. По-видимому, развитие шло от родов с планоспиральным начальным отделом у обеих генераций к родам с потерей спиральной части вначале у одной, а затем у обеих генераций. Сохранение спиральной части у микросферических особей можно рассматривать как промежуточный этап. Здесь, как и во многих других случаях, микросферическая форма сохраняет в онтогенезе предковые черты (рекапитуляция признаков), а мегалосферическая полностью их утрачивает.

У двурядных известковых секреторных боливинид, конвергентных по форме текстуляриидам, мы наблюдали аналогичные черты изменения ширины и заостренности раковин у микро- и мегалосферических форм. Анализ этих черт строения позволил нам перевести *Bolivina subspinescens* в синонимию *Rectobolivina advena*, так как на самом деле она представляет лишь мегалосферическую генерацию этого вида (рис. 27с, т).

Ряд общих закономерностей в строении микро- и мегалосферических форм удалось выявить на сериях раковин у нескольких представителей рода *Clavulina* (семейство Ataxorhagmiidae) (рис. 28). Клавулиновая, поздняя — однорядная. Соотношение этих частей в обеих генерациях различно. У микросферической формы начальный трехрядный отдел более крупный как по абсолютным размерам, так и относительно общих размеров особи, составляя примерно 1/3, а не 1/5 ее длины; камеры у этой формы в обоих отделах более широкие; все внешние черты строения начального отдела (заостренное основание, боковые грани и углы) выражены у нее более резко, чем у мегалосферической фор-

мы. Более сильное развитие трехрядного отдела у агамной генерации говорит о том, что у предковых форм он был хорошо выражен.

Гетероморфное строение у одной или у обеих генераций встречается и у высших секреторных форм. Так, у *Hauerina speciosa* (отряд Miliolida) начальный клубковидный отдел более развит у микросферической формы, конечный плоскоспиральный — у мегалосферической. Это заставило нас перевести *Massilina crenata* в синонимию вышеназванного вида как его микросферическую форму (рис. 29).

Подобным образом, в результате исследования морфологии раковин обеих поколений было уточнено систематическое положение некоторых других видов и родов: например, один из видов маргинулин с начальным неполным завитком спирали на самом деле представляет микросферическую форму *Lingulina carinata* (отряд Nodosariida) (рис. 30з, и), мегалосферическая форма которой полностью утратила спиральную часть. В этом отряде переход от спирально-свернутых форм к однорядным распространен очень широко. Можно проследить его от форм с хорошо развитой спиральной частью и небольшим однорядным отделом (*Dimorphina*) (рис. 30а, б) к почти полностью однорядным формам с неполным завитком (*Marginulina*, *Saracenaria*) (рис. 30в, г, д), затем к исчезновению даже следов начальной части у одной из генераций (*Lingulina*, *Amphicoryna*) (рис. 30ж, з, и, е), и, наконец, у обеих (*Dentalina*, *Vaginulina*) (рис. 30к, л, м, н). Последние становятся вторично-однорядными (и одновременно вторично-изоморфными), в отличие от первично-однорядных Nodosaria (рис. 30о, п) они сохраняют дуговидную изогнутость раковин, косые швы и смещенное к периферическому краю устье (как косвенные следы разворачивания, в отличие от прямой оси раковин, перпендикулярных швов и центрального положения устья типичных нодозарий).

Таким образом, исследование морфологических особенностей обеих поколений у фораминифер дает возможность более правильно представить их филогению и систему. Систематические выводы, вытекающие из рассмотренных выше закономерностей в развитии разных генераций, и диагнозы соответствующих таксонов даны в отдельной работе (Михаилевич, 1983).

В заключение мы приводим описание методики, применявшейся для электронномикроскопических исследований ультраструктуры *Cibicides lobatulus*, поскольку ранее она не была опубликована. Особи фиксировались смесью формалина и глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере по Карновскому (Karnovsky, 1965) в течение 1 ч. Затем промывали буфером с добавлением сахарозы (5%) в течение 20 мин. После этого раковину растворяли в 0.2 М растворе малеиновой кислоты с сахарозой (4—5 ч), промывали буфером с сахарозой (20 мин) и фиксировали в 1%-ном растворе осмиевой кислоты на фосфатном буфере с сахарозой в течение 1 ч.

Механическое разрушение раковин, примененное Дальгреном при исследовании однокамерной фораминиферы *Ovattina orca* (Dahlgren, 1967), осуществить не удалось, так как цитоплазма прочно приклеивалась к стальному инструменту и тянулась в виде тонких нитей, а приложить другой инструмент из-за прочности раковин оказалось невозможным.

Тоничность раствора подбиралась равной тоничности физиологического раствора, так как при этом сохранялась цитоплазма была наилучшей. Из буферной смеси особи помещались в агар, а затем, после проводки через спирты и ацетон, заливались в аралдит. Резку производили на ультратоме ЛКВ стеклянными ножами, при этом приходилось очень остро затачивать пирамидку, чтобы площадь срезов была минимальной. В процессе резки блок приходилось неоднократно перезатачивать. Таким образом, удалось получить отдельные фрагменты особей.

Срезы толщиной 700—1000 А контрастировались уранил-ацетатом и цитратом свинца. Электронограммы, представленные в работе, получены на электронном микроскопе „Tesla“ и JEM-7.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воронова М. Н. Наблюдения над жизненным циклом фораминиферы *Rosalina* sp. Дальневосточных морей. — Вестн. ЛГУ, 1971, № 3, с. 19—27.
- Воронова М. Н. О полиплоидии соматических ядер агамонтов фораминиферы *Cibicides lobatulus*. — Цитология, 1976, т. 18, № 4, с. 509—512.
- Воронова М. Н. Ядерный дуализм гамонтов фораминиферы *Cibicides lobatulus*. — Цитология, 1978а, т. 20, № 8, с. 859—867.
- Воронова М. Н. Мейоз у фораминиферы *Cibicides lobatulus*. — Цитология, 1978б, т. 20, № 11, с. 1328—1331.
- Воронова М. Н. Жизненный цикл фораминиферы *Cibicides lobatulus*. Автореф. канд. дис., 1979, 24 с.
- Воронова М. Н., Селиванова Г. В. Исследование генеративных ядер фораминиферы *Cibicides lobatulus* методом цитофотометрии. — Протозоология, 1976, вып. 1, с. 144—150.
- Михалевич В. И. Зоогеография донных фораминифер шельфов тропической Атлантики. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1978, т. 78, Л., с. 59—95.
- Михалевич В. И. Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 94, Л., с. 42—61.
- Михалевич В. И. Параллелизм и конвергенция в эволюции скелетов фораминифер. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1981, т. 107, Л., с. 19—41.
- Михалевич В. И. Донные фораминиферы шельфов тропической Атлантики. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1983, 246 с.
- Михалевич В. И., Воронова М. Н. Гематогенез у гаметогамных фораминифер. — В кн.: Современные проблемы протозоологии. Матер. 3 съезда ВОПР, тез. докл., Вильнюс, 1982, с. 233.
- Райков И. Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л., Наука, 1978, 326 с.
- Angell R. W. Observations on gametogenesis in the foraminifer *Myxotheca*. Jour. Foram. Res., 1971, vol. p. 39—42.
- Arnold Z. M. An unusual feature of miliolid reproduction. — Contr. Cushman Found. Foram. Res., 1955, vol. 6, p. 94—96.
- Arnold Z. M. *Psammophaga simplora* n. gen., n. sp., a polygenomic Californian sacaminid. — Jour. Foram. Res., 1982, vol. 12, p. 72—79.
- Be A. W. H. Cametogenic calcification in a spinose planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* Brady). — Marine Micropaleontology, 1980, vol. 5, N 3, p. 283—310.
- Be A. W. H., Anderson O. R., Roger O. Gametogenesis in planktonic Foraminifera. — Science, 1976, vol. 192, N 4242, p. 890—892.
- Be A. W. H., Hemleben C., Anderson O. R., Spindler M., Hacunda J., Tuntivate-Choy S. Laboratory and field observations of living planktonic foraminifera. — Micropaleontology, 1977, vol. 23, N 2, p. 155—179.
- Berthold W.-U. Synaptinemale komplexe bei *Patellina corrugata* Williamson (Protozoa, Foraminifera). — Cytobiologie, 1977, vol. 14, p. 253—258.
- Cézana D. Le mecanisme de la mitose gamogonie chez le Foraminifère *Iridia lucida*. — C. R. Acad. Sc. Paris, 1971, sér. D, vol. 272, p. 3057—3060.
- Cézana D. Ultrastructure des gamètes chez un Foraminifère *Iridia lucida* Le Calvez. — Ibid., 1972, sér. D, vol. 274, p. 1044—1047.
- Cézana D. De la regulation des mitoses au cour de la gamtogenése chez le Foraminifère *Iridia lucida* Le Calvez. — Ann. Sci. Natur. Zool. et biol. anim., 1974, vol. 16, N 4, p. 435—446.
- Cézana D. Les stades initiaux de la gamogonie chez *Iridia lucida* Le Calvez (Foraminifera, Lagynidae). — C. R. Acad. Sc. Paris, 1975, sér. D, vol. 281, N 4, p. 263—266.
- Cézana D. La mitose gamogonique chez *Iridia lucida* (Foraminifera, Lagynidae). — Ann. Sci. Natur., 1978, sér. 12, t. 20, N 3, p. 287—320.
- Dahlgren L. On the nuclear distribution of RNA and DNA and on the ultrastructure of nuclei and adjacent cytoplasm of the foraminifer *Hippocrepinella alba* Heron-Allen and Earland and *Globobulimina turgida* (Bailey). — Zool. Bidrag. Uppsala, 1967a, bd. 37, S. 113—138.
- Dahlgren L. On the ultrastructure of the gamontic nucleus and the adjacent cytoplasm of the monothalamous foraminifer *Ovammia opaca* Dahlgren. — Ibid., 1967b, Bd. 37, S. 77—112.
- Föyn B. Foraminiferenstudien. 1. Der lebenszyklus von *Discorbina vilardeboana* d'Orbigny. N 2. Mitteilung N 86 der Biologischen station des Museum zu Bergen. 2. Zur kenntnis der asexuellen fortpflanzung der entwicklung der gamonten von *Discorbina vilardeboana* d'Orbigny. — Ibid., 1936—1937, N 5, 14 S.
- Föyn B. Ueber die Kernverhältnisse der Foraminifere *Myxotheca arenilega* Schaudinn. — Archiv Protistenkunde, 1936, vol. 87, p. 272—295.
- Grell K. G. Der generationswechsel der polythalamen Foraminifere *Rotaliella heterocariotica*. — Archiv Protistenk., 1954, vol. 100, p. 268—286.
- Grell K. G. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen, II. *Rubratella intermedia*. — Ibid., 1958a, vol. 102, p. 147—154.
- Grell K. G. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen, III. *Glabratella sulcata*. — Ibid., 1958b, vol. 102, p. 449—472.
- Grell K. G. Studien zum Differenzierungsproblem an Foraminiferen. — Naturwissenschaft., 1958c, Bd. 45, N 2, S. 3—32.
- Grell K. G. Protozoology. — Berlin—Heidelberg—New York, Springer—Verlag, 1973, 554 p.
- Grell K. G. Cytogenetic systems and evolution in foraminifera. — Jour. Foram. Res., 1979, vol. 9, N 1, p. 1—14.
- Grell K. G., Bardele C. F. Light and electron microscopical studies of the foraminiferen *Rotaliella heterocariotica*. — Abstract, Fifth Internat. Congress of Protozoology, New York, N. Y., 1977, p. 369.
- Hedley R. H., Parry D. M., Wakefield J. St. J. Reproduction in *Boderia turneri*. — Jour. Nat. Hist., 1968, vol. 2, p. 147—151.
- Hofker J. Der generations wechsel von *Rotalia beccarii* var. *ilevensis*, nov. var. — Zschre Zellforsch. Micr. Anat., 1930, Bd. 10, S. 756—768.
- Hohenegger J., Piller W. Wandstrukturen und Grosgliederung der Foraminiferen. — Öster. Akad. Wissensch. Sitzungsberichte, 1975, Abt. 1, Bd. 184, bis. 1, H. 5, S. 67—96.
- Jepps M. W. Studies on *Polystomella* Lamarck. — Jour. Marine Biol. Assoc., 1942, vol. 25, p. 607—666.
- Karnowsky M. Y. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. — Journ. Cell. Biol., 1965, vol. 27, p. 137A—138A.
- Le Calvez J. Recherches sur les Foraminifères. I. Development et reproduction. — Arch. Zool. Exper. Gén., 1938, t. 80, p. 163—333.
- Le Calvez J. Place de la reduction chromatique et alternance de phases nucléaire dans le cycle des Foraminifères. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1946, t. 22, p. 612—614.
- Le Calvez J. Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la meiose et sexualité. — Arch. Zool. Exp. Gén., 1950, t. 87, pt. 4, p. 211—243.
- Le Calvez J. Ordre des Foraminiferes. — In: Traite de zoologie. Paris, t. 1, pt. 2, p. 149—265.
- Lee J., Freudental H. G., Kossov V., Be A. W. H. Cytological observations on two planktonic Foraminifera, *Globigerina bulloides* d'Orbigny, 1826 and *Globigerinoides ruber* d'Orbigny, 1839) Cushman, 1927. — Jour. Protozool., 1965, vol. 12, N 4, p. 531—542.
- Lipps J. H., Erskian M. G. Plastogamy in Foraminifera. *Glabratella ornatissima*. — Jour. Protozoology, 1969, vol. 16, N 3, p. 422—425.
- Lister J. Contributions to the life history of the Foraminifera. — Philos. Trans. Roy. Soc., London, 1895, ser. B, vol. 186, p. 401—453.
- Mc Eneary M. E., Lee J. J. Cytological and fine structural studies of three species of symbiont bearing larger Foraminifera from the Red Sea. — Micropaleontology, 1981, vol. 27, N 1, p. 71—83.
- Munier-Chalmas E. Sur le dimorphisme des Nummulites. — Bull. Soc. Géol. France, 1880, sér. 3, t. 8, p. 200—301.
- Munier-Chalmas E., Schlumberger Ch. Nouvelles observations sur dimorphisme des Foraminifères. — C. R. Acad. Sci., 1883, Paris, t. 96, p. 862—866.
- Munier-Chalmas E., Schlumberger C. Note sur les Miliolides trematoforées. — Bull. Soc. Géol. France, 1885, t. 13, p. 273—275.
- Loeblich A. R. III. Protistan phylogeny as indicated by the fossil record. — Taxon, 1974, vol. 23, N 2/3, p. 277—290.
- Loeblich A. R., Tappan H. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. C. Protista 2. Sarcodina. — Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1964, vol. 1, 2, p. 900.
- Myers E. H. The life history of *Patellina corrugata* Williamson, a foraminifer. — Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. California, 1935, Techn. ser., vol. 3, N 15, p. 355—391.
- Myers E. H. The life cycle of *Spirillina vivipara* Ehrenberg with notes on morphogenesis, systematics and distribution of the Foraminifera. — Jour. Roy. Microsc. Soc., 1936, vol. 56, p. 120—146.
- Myers E. H. Observations on the origin and fate of flagellate gametes in multiple tests of *Discorbis* (Foraminifera). — Jour. Marine Biol. Ass., 1940, vol. 24, N 1, p. 201—226.
- Myers E. H. Biology, ecology and morphogenesis of a pelagic foraminifera. — Publ. Stanf. Univ., 1943, Biol., ser., s. 9, N 1, p. 1—30.
- Nyholm K.-G. On the life cycle and cytology of the foraminiferan *Nemogullmia longivariabilis*. — Zool. Bidrag Uppsala, 1956, vol. 31, p. 483—495.
- Rötger R. Unusual multiple fission in the gamont of the larger Foraminiferan *Heterostegina depressa*. — Jour. Protozoology, 1978, vol. 25, N 1, p. 41—44.

- Schaudinn F. Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. — Biol. Zentrbl. 1894, Bd. 14, S. 161—166.
- Schaudinn F. Über den Dimorphismus der Foraminiferen. — Sitz. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1895a, S. 87—97.
- Schaudinn F. Über plastogamie bei Foraminifera. — Ibid., 1895b, Bd. 10, S. 170.
- Schaudinn F. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. I. Polystomella crista. — Arb. Kais. Gesundheitsamte, 1903, Bd. 19, H. 3, S. 547—576.
- Schwab D. Electronen microscopische Untersuchung der Foraminifere Myxotheca arenilega Schaudinn. — Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., 1969, Bd. 96, S. 295—324.
- Schwab D. Centrosomal bodies during meiosis in the foraminifer Myxotheca arenilega Schaudinn. — Protoplasma, 1973, vol. 78, p. 339—341.
- Schwab D. Gametogenesis in Allogromia laticollaris. — Jour. Foram. Res., 1976, vol. 6, N 4, p. 251—257.
- Sliter W. V. Bolivina doniezi Cushman and Wickenden in clone culture. — Contr. Cushman Found. Foram. Res., 1970, vol. 21, p. 87—99.
- Spindler M., Anderson O. R., Hemleben C., Be A. W. H. Light and electron microscopic observations of gametogenesis in Hastigerina pelagica (Foraminifera). — Jour. Protozoology, 1978, vol. 25, N 4, p. 427—433.
- Weber F. W. Über die Paarung der Gamonten und der Kerndualismus der Foraminifere Metarotaliella parva Grell. — Archiv Protistenk., 1965, Bd. 108, S. 217—270.
- Winter F. Zur Kenntnis der Thalamoforen. I. Untersuchung über Peneroplis pertusus (Forscal). — Archiv Protistenk., 1907, Bd. 10, S. 1—113.
- Zech L. Zytochemische Messungen an den Zellkernen der Foraminiferen Patellina corrugata und Rotaliella heterocariotica. — Ibid., 1964, Bd. 107, S. 295—330.

А. О. Фролов

ФАУНА И ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ  
МОНОЦИСТИД СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР  
(SPOROZOA, GREGARINOMORPHA)\*

Изучение грегаринов как представителей одной из самых древних в филогенетическом отношении групп споровиков, среди которых немало возбудителей заболеваний человека и домашних животных, имеет большое значение для углубления наших представлений о системе и филогенетических связях в пределах типа Sporozoa. В мировой литературе накоплен большой материал по фауне этих своеобразных и широко распространенных паразитов беспозвоночных и низших хордовых животных. Фауна грегаринов на территории СССР, напротив, изучена крайне плохо. К настоящему времени, в основном благодаря работам Н. И. Боголеповой (Боголепова, 1953) и В. Н. Цветкова (Цветков, 1929), на территории нашей страны описано всего 64 вида грегаринов. Конечно, эти данные не могут отражать истинного многообразия фауны. Для сравнения можно привести следующие цифры: только во Франции к 1922 г. было описано около 150 видов грегаринов (Цветков, 1929), общее же число описанных в литературе видов приближается сейчас к тысяче.

Семейство Monocystidae — одно из наиболее крупных в пределах класса Gregarinomorpha. Изучению фауны этих грегаринов, паразитирующих в семенных мешках многих олигохет, в разное время уделялось большое внимание (Hesse, 1909; Berlin, 1924; Segun, 1971), однако на территории СССР такие исследования ранее не проводились.

Сведения о жизненных циклах грегаринов немногочисленны и противоречивы. Представители семейства Monocystidae не являются в этом смысле исключением. Часто встречающаяся в учебных пособиях схема цикла их развития, предложенная Олсеном (см. Гинецинская и Добровольский, 1978), не находит подтверждения в экспериментальных исследованиях (Miles, 1962), и, видимо, нуждается в пересмотре.

Материал и методика

Материал для данной работы был собран в период с 1979 по 1982 гг. на северо-западе СССР. Круглогодичные сборы дождевых червей из семейства Lumbricidae проводились на территориях Ленинградской и Псковской областей, а также на острове Средний Белого моря (КАССР, Лоухский район). В общей сложности с целью изучения фауны и особенностей жизненных циклов моноцистид было исследовано 2335 дождевых червей, относящихся к 5 видам: *Allolobophora caliginosa*, *Dendrobena* sp., *Eisenia foetida*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*. Вскрытие червей проводилось в соответствии со стандартной методикой (Hesse, 1909; Segun, 1971). Обнаруженные в их семенных мешках стадии развития моноцистид изучались *in vivo* с использованием фазово-контрастного устройства (ФК-4). Кроме того, морфология трофозонтов

\* В статье использована система простейших, предложенная М. В. Крыловым с соавторами (1980).

изучалась на фиксированных и окрашенных препаратах. Мазки семенной жидкости фиксировались по Шаудину, после йодирования окрашивались кислым гематоксилином Эрлиха и заключались в канадский бальзам. Части кишечника и семенных мешков фиксировались в жидкости Буэна и после гистологической обработки заливались в парафин или полистерол. Последующие исследования велись на срезах, окрашенных кислым гематоксилином Эрлиха. Срезы с парафиновых блоков изготавливались толщиной 5—7 мкм, а с полистерольных блоков толщиной 0,9—1,5 мкм.

## Результаты

В семенных мешках дождевых червей *Allolobophora calligenosus*, *Dendrobena sp.*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris* выявлено 9 видов моноцистид, принадлежащих к трем родам. Стадии развития грегариин не найдены ни у одной из 612 обследованных особей широко распространенного вида *Eisenia foetida*.

### Род *Monocystis* Stein, 1848

#### 1. *Monocystis agilis* Stein, 1848

Распространение: Ленинградская и Псковская области.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*.

Трофозиты *M. agilis* были обнаружены в семенных мешках 540 из 558 исследованных экземпляров *L. rubellus* и у всех 850 исследованных экземпляров *L. terrestris*. Интенсивность заражения высокая: от 50 до нескольких тысяч особей и от времени года не зависит.

Трофозиты. Ранние этапы развития трофозитов протекают внутри фороцитов — клеток, питающих морулы развивающихся сперматоцитов хозяина. Молодые трофозиты имеют округлую форму тела (рис. 1, вклейка), ядро располагается в центре. Питающиеся зоонты активно растут, не нарушая при этом целостности мембраны фороцита (рис. 2, вклейка). В это время становятся заметны аномальные изменения в морфологии сперматоцитов зараженной морулы. Они принимают нехарактерную каплевидную форму, хвостовые нити у большинства из них не формируются, хроматин располагается диффузно. Дальнейшее увеличение размеров и активное движение трофозитов приводят к разрыву мембран фороцитов, и грегарины выходят в полость семенного мешка (рис. 3, вклейка). Они достигают 50—80 мкм в длину при ширине 20—30 мкм. Дегенерирующие морулы сперматоцитов, покинутые трофозитами *M. agilis*, имеют вид „косичек“ (рис. 4, вклейка). В полости семенного мешка грегарины продолжают расти. Длина зрелых форм варьирует от 110 до 130 мкм при ширине 20—40 мкм. Реже встречаются более крупные особи. Форма тела трофозитов веретеновидная, задний конец тонкий и удлинённый, передний слегка вздут (рис. 5, вклейка). Округлое ядро, перемещающееся с токами эндоплазмы, имеет одно крупное ядрышко, обычно расположенное эксцентрично.

Сизигии. Эта стадия жизненного цикла грегариин образуется при соединении двух гамонтов. Сизигии *M. agilis* встречаются крайне редко и до настоящего времени в литературе не описывались. Как показали наши наблюдения, для этого вида моноцистид характерны сизигии латерального типа, партнеры ориентированы передними концами в противоположные стороны. Соединение латеральных поверхностей приосходит не сразу. Сначала возникают терминальные контакты, образующая при этом фигура напоминает кольцо. Грегарины округляются, все более увеличивающаяся зона контактов становится, наконец, непре-

рывной. Сразу вслед за этим происходит переход к следующей стадии жизненного цикла — гамонтоцисте.

Гамонтоцисты. Плотно прилегающие друг к другу гамонты формируют общую оболочку цисты (рис. 6, вклейка). Первое время после этого они еще сохраняют подвижность, однако асимметричные перистальтические сокращения возникают все реже и, наконец, полностью прекращаются. Диаметр гамонтоцист варьирует от 52 до 138 мкм.

Гаметоцисты. На этой стадии ядра гамонтов многократно делятся, образующиеся гаметы морфологически сходны и располагаются по периферии (рис. 7, вклейка).

Зиготоцисты. Копуляция гамет сопровождается слиянием их цитоплазмы и ядер. В зиготоцисте формируется остаточное тело (рис. 8, вклейка). Молодые зиготы образуют оболочки характерной для моноцистид биконической формы. Такие зиготы со сформированными оболочками (ооцисты) заполняют практически всю зиготоцисту, остаточное тело к этому времени исчезает (рис. 9, вклейка).

#### 2. *Monocystis arcuata* Boldt, 1922

Распространение: Ленинградская область.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*.

Трофозонты этого вида моноцистид были обнаружены в семенных мешках 3 из 427 исследованных экземпляров *L. rubellus* и в 4 из 559 исследованных экземплярах *L. terrestris*, собранных в Ленинградской области. Все случаи заражения червей грегаринами *M. arcuata* отмечены в зимних сборах. Интенсивность заражения низкая: 5—8 особей.

Трофозонты. Трофозонты *M. arcuata* имеют червеобразную форму тела (рис. 10, вклейка). Их длина варьирует от 730 мкм до 1,3 мм при ширине 85—100 мкм. Крупное удлиненное тело с одним ядрышком располагается вдоль продольной оси тела. Встреченные трофозонты неподвижно лежали в полости семенных мешков.

Другие стадии жизненного цикла *M. arcuata* не выявлены.

#### 3. *Monocystis lumbrici* Henle, 1845

Распространение: Ленинградская и Псковская области.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*.

Трофозонты *M. lumbrici* были обнаружены в семенных мешках 95 из 557 исследованных экземпляров *L. rubellus* и в 144 из 723 исследованных экземплярах *L. terrestris*. Интенсивность заражения не превышала 20—30 особей и не зависела от времени года.

Трофозонты. Несмотря на постоянные перистальтические сокращения у трофозитов *M. lumbrici* легко угадывается червеобразная форма тела (рис. 11, вклейка). Передний конец тупо закруглен, задний конец несет длинные цитопилеподобные выросты. Длина трофозитов, активно передвигающихся среди морул сперматоцитов хозяина, варьирует от 220 до 750 мкм, а ширина от 22 до 80 мкм. Ядро овальной формы, два крупных ядрышка располагаются по его продольной оси.

Более поздние стадии жизненного цикла *M. lumbrici* не обнаружены.

#### 4. *Monocystis mammalia* Segun, 1971

Распространение: Псковская область.  
Хозяева: *Dendrobena sp.*

Грегарины *M. mammalia* были найдены в семенных мешках 18 из 23 исследованных особей *Dendrobena sp.*, собранных в декабре — марте. В другое время года эти грегарины в семенных мешках хозяев не встречались. Интенсивность заражения колебалась от 12 до 53 особей.

Трофозонты. Трофозонты *M. mammalia* имеют удлиненную форму тела. Передний и задний концы тупо закруглены. Трофозонты окружены каймой коротких цитопилеподобных выростов (рис. 12, *вклейка*). Продолговатое, реже округлое ядро с одним крупным ядрышком располагается в передней половине тела. Длина трофозонтов достигает 900 мкм, ширина 118 мкм. Грегарины подвижны. Наряду с обычными для моноцистид перистальтическими сокращениями, движение трофозонтов этого вида включает также ритмичное покачивание из стороны в сторону передней половины тела.

Сизигии. До настоящего времени сизигии *M. mammalia* в литературе не описывались. По нашим наблюдениям, для *M. mammalia* типичен латеральный сизигий. Партнеры ориентированы передними концами в одну сторону. Контакт возникает между латеральными поверхностями задних концов тел гамонтов, зона контакта постепенно увеличивается, партнеры не прекращают покачивания свободными концами, причем эти движения совершаются в противофазе.

Другие стадии жизненного цикла этих грегариин не обнаружены.

#### 5. *Monocystis ventrosa* Berlin, 1924

Распространение: Псковская область.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*.

Трофозонты *M. ventrosa* были найдены в семенных мешках 128 из 131 исследованных особей *L. rubellus*. Интенсивность заражения колебалась от нескольких десятков до нескольких сотен грегариин и не зависела от времени года.

Трофозонты. Трофозонты *M. ventrosa* малоподвижны. Форма тела полукруглая, задний конец вытянут в виде серповидного придатка (рис. 13, *вклейка*). Длина трофозонтов варьирует от 72 до 205 мкм при ширине 40—113 мкм. Ядро округлой, редко удлиненной формы с одним ядрышком. Другие стадии жизненного цикла *M. ventrosa* не выявлены.

#### Род *Rhynchocystis* Hesse, 1909

##### 1. *R. caudata* (Berlin 1924) *comb. nov.*

Распространение: Ленинградская и Псковская области; КАССР, Лоухский район.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*.

Трофозонты этого вида были обнаружены в семенных мешках всех исследованных особей *L. rubellus* и *L. terrestris*. Интенсивность заражения колебалась от нескольких десятков до нескольких тысяч грегариин и не зависела от времени года.

Трофозонты. Форма тела трофозонтов—каплевидная. На переднем конце тела расположена прикрепительная папила, посредством которой грегарины прикрепляются к морулам сперматоцитов хозяина. Вся поверхность трофозонтов покрыта длинными цитопилеподобными выростами эпизита (рис. 14, *вклейка*). Крупные особи могут быть лишены таких выростов. Длина трофозонтов варьирует от 62 до 89 мкм, ширина от 34 до 44 мкм. Округлое ядро с одним ядрышком расположено в передней части тела трофозонта. Расстояние от прикрепительной папилы до ядра варьирует от 4 до 8 мкм и не зависит от общей длины тела трофозонта.

Зиготоцисты. Зиготоцисты *R. caudata* правильной сферической формы. Их диаметр варьирует от 65 до 120 мкм. Ооцисты биконической формы, длина — 28 мкм, ширина — 12 мкм. Другие стадии жизненного цикла этих грегариин нами не найдены.

Этот вид моноцистид был описан из семенных мешков *L. rubellus*

и *L. castaneus* как *Monocystis caudata* (Berlin 1924), однако наличие прикрепительной папилы указывает на несомненную принадлежность этих грегариин к роду *Rhynchocystis*, от других представителей которого он, в свою очередь, отличается либо формой тела и наличием цитопилеподобных выростов, либо расположением в теле трофозонтов ядра. Кроме того, встречаются популяции червей *L. rubellus*, зараженные только этим видом моноцистид.

На основании вышеизложенного предлагается новая комбинация *Rhynchocystis caudata* (Berlin) — *comb. nov.*

##### 2. *R. pillosa* Cuenot, 1901

Распространение: Ленинградская и Псковская области.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*.

Трофозонты *R. pillosa* были найдены в семенных мешках 165 из 558 исследованных особей *L. rubellus* и у 138 из 723 исследованных особей *L. terrestris*. Интенсивность заражения редко превышала 30—50 грегариин и не зависела от времени года.

Трофозонты. Трофозонты этого вида моноцистид имеют удлиненную форму тела, передний конец несколько расширен и несет прикрепительную папилу. Вся поверхность тела трофозонтов покрыта длинными выростами эпизита, для которых Уорнер (Wagner, 1968) использует термин — цитопили (рис. 15, *вклейка*). Длина трофозонтов варьирует от 100 до 400 мкм, ширина от 15 до 50 мкм. Ядро округлое с одним крупным ядрышком, располагается в передней половине тела, но ближе к центру. Другие стадии жизненного цикла этих грегариин не выявлены.

##### 3. *R. porrecta* Schmidt, 1854

Распространение: Ленинградская и Псковская области.  
Хозяева: *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*.

Трофозонты *R. porrecta* были обнаружены в семенных мешках 252 из 558 исследованных особей *L. rubellus* и 495 из 723 исследованных особей *L. terrestris*. Интенсивность заражения не превышала 50 грегариин и не зависела от времени года.

Трофозонты. Форма тела трофозонтов в спокойном состоянии червеобразная (рис. 16, *вклейка*), при движении изменяется до четко-видной. Длина трофозонтов достигает 2,5—3,0 мм, ширина не превышает 70 мкм. Ядро крупное, овальной формы, одно ядрышко обычно располагается в центре. Ядро всегда лежит в расширенном переднем конце тела, образующем характерную „головку“. В полости семенного мешка встречаются как свободно лежащие трофозонты, так и трофозонты, прикрепленные к морулам сперматоцитов. Другие стадии жизненного цикла этих грегариин не выявлены.

#### Род *Zigocystis* Stein, 1848

##### 1. *Zigocystis cometa* Hesse, 1909

Распространение: Ленинградская и Псковская области.  
Хозяева: *Allolobophora caligenosus*.

Грегарины этого вида были найдены в семенных мешках 65 из 150 исследованных особей *A. caligenosus*. Интенсивность заражения низкая, обычно удается обнаружить не более пяти сизигиив. Интенсивность заражения не зависит от времени года. В семенных мешках червей, находящихся в состоянии анабиоза, встречаются только отдельные зиготоцисты *Zigocystis cometa*.

Трофозониты. До настоящего времени считалось, что особи этого вида встречаются только в сизигиях. Нам удалось обнаружить молодых трофозонитов *Z. cometa*. Их длина не превышает 50 мкм, а ширина — 30 мкм. Передний конец трофозонитов несет образование, напоминающее прикрепительную папилу, а задний — цитопилеподобные выросты, иногда превышающие длину тела (рис. 17, вклейка). Округлое ядро с одним ядрышком располагается в центре.

Сизигии. Сизигии этого вида моноцистид фронтального типа. Форма гамонтов разнообразна и может быть каплевидной, шаровидной или цилиндрической. Пелликула партнеров образует складки, совмещающие в зоне контакта. Степень выраженности складок пелликулы и цитопилеподобных выростов зависит от величины и формы партнеров: эти образования наиболее выражены у некрупных гамонтов цилиндрической формы. При увеличении линейных размеров и округлении грегариин уменьшается длина цитопилеподобных выростов и происходит сглаживание рельефов их пелликул. Эта стадия жизненного цикла *Z. cometa* встречается наиболее часто. Максимальная длина партнеров в сизигиях (рис. 18, вклейка) достигает 400 мкм, а ширина — 250 мкм.

Зиготоцисты. Диаметр зиготоцист варьирует от 70 до 250 мкм. Ооцисты правильной биконической формы, длиной 24 мкм и шириной 10 мкм. Другие стадии жизненного цикла этих грегариин не выявлены.

Особого интереса заслуживает вопрос, касающийся той части жизненного цикла моноцистид, которая протекает вне пределов половой системы хозяев. Развитие этих грегариин в семенных мешках червей завершается образованием зиготоцист, содержащих восьмиядерные ооцисты. Способ выведения этих стадий во внешнюю среду неизвестен. Проверая гипотезу, о выведении отдельных ооцист моноцистид по семявыносящим каналам червей (Olsen, 1954, цит. по: Гинецинская и Добровольский, 1978), мы предположили, что при спаривании червей некоторое количество ооцист должно, в этом случае, попадать в семяприемники партнеров, а отсюда и в коконы. Нами были исследованы семяприемники 672 червей различных видов, а также 120 коконов. Ооцисты моноцистид при этом не были встречены ни разу. Наряду с этим в целомической жидкости большинства исследованных червей встречались группы зиготоцист, инкапсулированные в экскреторных телах, и отдельные ооцисты. Морфометрические различия между ооцистами из целомической жидкости и из полости семенных мешков червей не выявлены. Более того, здесь встречаются все типы ооцист, какие известны из семенных мешков соответствующих видов хозяев. Дальнейшее исследование показало, что в слизистом секрете, покрывающем кутикулу червей, наряду с элементами целомической жидкости встречаются и отдельные ооцисты моноцистид.

Ооцисты из семенных мешков и целомической жидкости червей, по-видимому, еще не могут заражать хозяев. На это указывают данные, полученные в ходе опыта по экспериментальному заражению червей *L. rubellus* ооцистами различных видов моноцистид.

Пять разновозрастных особей *L. rubellus* культивировались в течение месяца на постоянно заменяемой стерильной почве. По прошествии этого срока их заражали ооцистами моноцистид. 200 ооцист разных видов вводились в глотку дождевых червей, для чего использовались микропипетки диаметром 0,3 мм. Появление транзитных ооцист отмечалось на третий день после начала эксперимента. Наиболее интенсивный выход их приходился на 4—5 дни, на 7-й день в фекалиях червей были обнаружены лишь единичные ооцисты. Общие потери ооцист на выходе не превышали в ходе эксперимента 4—5% от введенного количества. Было проведено 6 серий экспериментов, но ни в одном случае нам не удалось обнаружить ооцисты, покинутые спорозонтами. Гистологическое исследование стенок кишечника червей, подвергавшихся

заражению, проводившееся на сериях поперечных срезов, оказалось также безрезультатным. По приведенной выше методике был поставлен опыт, в котором использовались ооцисты, культивированные до этого в течение 3 месяцев (с сентября по ноябрь) в природных условиях. Морфологически такие ооцисты были схожи с ооцистами из семенных мешков червей. Однако в тех из них, где обычно были видны только поллярные гранулы, в этом случае наблюдались контуры спорозонитов. Тем не менее окончательные результаты опыта оказались аналогичны полученным ранее. В подобных экспериментах Майлзу (Miles, 1962) удавалось получать нерегулярное заражение червей *Eisenia foetida* при скармливании им ооцист *Apolocystis elongata* и *Nematocystis elmassiani*, полученных из семенных мешков червей того же вида. Что касается большинства других моноцистид, то для созревания их ооцист, видимо, требуется длительное воздействие каких-либо специальных факторов.

Способ выведения во внешнюю среду стадий жизненного цикла моноцистид, завершивших свое развитие в хозяевах, по-прежнему до конца неясен. Майлз (Miles, 1962) считает, что рассеивание ооцист происходит в результате гибели червей и разложения их трупов. Нам удалось показать, что такое выведение не связано семяпроводами червей и что, по крайней мере, часть ооцист может выходить из целома хозяев с экскретами. Конечно, необходимы дальнейшие исследования, чтобы ответить на этот и целый ряд других вопросов, связанных с особенностями жизненного цикла моноцистид, но уже сейчас ясно, что цикл развития этой аберрантной группы грегариин во многом уникален и его полная экспериментальная расшифровка будет несомненно способствовать углублению наших представлений о филогении и системе класса Gregarinozoa.

В заключение считаю приятным долгом выразить искреннюю благодарность доценту кафедры зоологии беспозвоночных Ленинградского университета А. А. Добровольскому, под руководством которого была выполнена эта работа.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Боголепова И. И. Грегарины из залива Петра Великого. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1953, т. 13, стр. 38—56.
- Гинецинская С. А., Добровольский А. А. — Частная паразитология. М., Высшая школа, 1978, т. 1, стр. 133.
- Крылов М. В., Добровольский А. А., Иссу И. В. и др. Новые представления о системе одноклеточных животных. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 94, стр. 122—134.
- Цветков В. Н. К фауне грегариин насекомых Петергофа и окрестностей. — Тр. Петергофск. естеств.-научного ин-та, 1929, т. 6, стр. 155—198.
- Berlin H. Untersuchungen über Monocystideen in den Vesiculae seminales der schwedischen Oligochaeten. — Arch. für protist., 1924, Bd. 48, s. 1—124.
- Hesse E. Contribution a l'étude des monocystidees des oligochettes. — Arch. Zool. Exp. et gen., 1909, t. 9, ser. 5, p. 27—307.
- Miles H. B. The Mode of Transmission of the Acephaline Gregarine of Earthworms. — J. Protozool., 1962, vol. 9, N 3, p. 303—306.
- Segun A. O. Acephalina Gregarines of Earthworms — Additions to the British Record. — J. Protozool., 1971, vol. 18, N 2, p. 313—317.
- Warner F. D. The fin structure of Rhynchocystis pillosa (Sporozoa, Eugregarinida). — J. Protozool., 1968, vol. 15, N 1, p. 59—73.

А. В. Янковский

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И СИСТЕМАТИКА  
РОДОВ ГРУПП SCYPHIDIA, HETEROPOLARIA, ZOOTHAMNIUM  
И COTHURNIA (КЛАСС PERITRICHIA)

Цель систематики — отразить реально существующую дивергенцию групп по всем признакам. Такое определение объясняет сложность и многоступенчатость итоговой системы, к примеру, у таких хорошо изученных групп как рыбы (Pisces). Оно значит также, что в систематике нельзя ограничиваться лишь признаками морфологии одной дефинитивной стадии развития (трофонтов, зооидов): если внешне сходные трoфонты разных видов имеют разный способ размножения или различаются по морфологии томитов, такие различия нужно отразить в системе группы.

Наглядный пример отражения циклов развития в системе — это классификация Apostomata (Chatton et Lwoff, 1935). В этой группе роды *Gymnodinioides*, *Phoretophrya* и *Synophrya* практически идентичны на стадии трoфонта, томонта и томита, но различаются по жизненным циклам. В этом и других подобных случаях остается, конечно, спорным вопрос о ранге таксонов (роды или подроды), вполне допустимы разные точки зрения. Решение вопроса о ранге зависит от тенденций в системе данной и смежных групп, а нередко потребует личной договоренности систематиков.

Другой пример — род *Tetrahymena* (Hymenostomata). Род включает две группы видов по циклу развития — мономорфные (типа *T. pyriformis*, *T. limacis*, *T. rostrata*) и диморфные на стадии трoфонта (типа *T. patula*, *T. vorax*, *T. paravorax*). В первой группе трoфонты однотипные, питаются бактериями; во второй могут переходить в культуре от бактериотрофии к хищничеству и путем сложной реорганизации радикально меняют ротовой ресничный комплекс, превращаясь в крупных макростомов. Поскольку такой диморфизм не клональный и не видовой, а признак более высокого ранга, общий для 2 групп видов в составе s. str. (типовой вид — далее сокращенно ТВ — *T. pyriformis*) и новый подрод *Roquea* (ТВ *T. patula*) (Янковский, 1967).

Обратимся теперь к группе Peritricha. Это крупный класс цилиат, включающий около  $\frac{1}{6}$  числа видов и  $\frac{1}{10}$  родовых названий (включая подроды, а также синонимы и гомонимы) от общего числа номинальных видов и родов типа Ciliophora. К этой группе относятся крупнейшие роды цилиат, такие как *Vorticella*, *Epistylis*, *Cothurnia* и другие. Система группы на родовом уровне еще очень несовершенна, плохо отражает дивергенцию морфологии дефинитивных стадий. Что касается стадий развития, то в этом отношении классификация перитрих резко отстает от других групп цилиат. Первая попытка отразить в системе различие мигрантов у морфологически сходных форм была сделана лишь недавно; это отделение рода *Heteropolaria* с плоскими асимметричными томитами от исходного рода *Epistylis* с типичными для перитрих цилиндрическими монаксонными мигрантами (Foissner und Schubert, 1977).

В данной статье мы рассмотрим 4 группы родов — *Scyphidia*, *Heteropolaria*, *Zoothamnium* и *Cothurnia*. Первый род, как выяснилось, поли-

филетический и сборный, включает множество видов перитрих с одиночными (не колониальными) зооидами. Мы считаем, что ТВ *S. rugosa* — это лишь стадия роста колониального вида. Это требует радикальной ревизии всего комплекса видов, относимых ранее к *Scyphidia*.

Род *Heteropolaria* Фойсснера и Шуберта (ошибочно отнесенный к Oregulariidae — Corliss, 1979) не принят ведущими специалистами из ФРГ (Маттес, Гуль). Мы поддерживаем принцип выделения этого рода (особое строение мигрантов), но должны вновь разобраться в сложном комплексе проблем, которые не были затронуты авторами рода.

Род *Zoothamnium* делится на две естественные группы видов с мономорфными и диморфными зооидами, что мы предлагаем отразить в системе.

Род *Cothurnia* — ныне хаотический набор множества видов (до 150), большинство из которых почти не изучены; достоверные же виды делятся на несколько групп с разным циклом развития.

## Группа Scyphidia

Род *Scyphidia* Dujardin, 1841, установлен для 2 видов — *S. rugosa* D., 1841 (при повторении фамилия автора в латинских названиях далее сокращается) и *Vorticella ringens* Müller, 1773; условно также для *V. inclinans* M., 1773 и *V. pyriformis* M., 1773 (Dujardin, 1841). ТВ по указанию Каля (Kahl, 1935) — *S. rugosa*. Остальные виды не имеют к ТВ никакого отношения. До сих пор ТВ остается практически неизученным, хотя он не раз регистрировался в локальных списках фауны цилиат (например, Stiller, 1971). Все, чем мы располагаем в настоящее время — это лишь рисунок и краткий текст в первоисточнике (Dujardin, 1841: 538): „Род I. *Scyphidia*. Тело сидячее (т. е. без стебелька), чашевидное, сужается к основанию, очень сократимое, покрытое сетчатым тегументом. 1. *Scyphidia rugosa*. Тело вытянутое, покрыто немногочисленными косыми полосами, глубокими и ребровидными. Длина тела 0,046. Я наблюдал этот вид в конце декабря в сосуде, в котором в течение 4 месяцев я сохранял воду из пруда Plessis-Piquet с остатками растений“. Рисунок Дюжардена неправильный: неверно показана ротовая система, у перитрих невозможно такое положение складок тела, какое показано у одной из двух особей. Важнейшая для систематики деталь — фиксаторный аппарат — вообще не показан.

Из видов, описанных позже, к ТВ *S. rugosa* близки свободноживущие виды типа *Rhabdostyla porculus* Penard, 1922, *Rh. constricta* Vainana et Polyakova, 1977, *Scyphidia ropsi* V. et P., 1977, *S. minima* V. et P., 1977, с водных растений и детрита. Вид Фроментеля (Fromentel, 1874), обозначенный как *S. rugosa*, описан очень плохо и ничем не уточняет морфологию ТВ. Кент (1880) и Каль (1935), собственно, считают идентификацию с ТВ ошибочной, обозначая вид как *Rhabdostyla fromenteli* Kent, 1880. Это ошибка, вид не относится к рабдостилам, как и похожий на него вид *Rh. porculus* из пресноводного детрита.

В настоящее время, несмотря на полную неизученность ТВ, *Scyphidia* считается крупным родом. Род распространен в пресных водах и море, включает свободных и, чаще, эпибонтовых форм на многих группах хозяев. Род упоминается в десятках статей и во всех курсах протоzoологии, имеющих систематическую часть (Калкинс, Дофлейн, Кудо, Холл, Лепши, Раабе, Чапик, Грелль и др.). Но все это описанные после Дюжардена новые виды самого разного типа, общее лишь одно — одиночность, отсутствие колоний.

В Прибайкалье и водоемах Ленинграда мы отмечали перитрих на детрите, один из которых, как мы считаем, и был принят Дюжарденом за одиночный вид, названный *Scyphidia rugosa*. Нами изучено 3 таких

вида, отличающиеся по строению стебелька и фиксаторного аппарата, закрепляющего колонии в детрите. Опишем здесь один из них, особенно характерный для детрита и сгустков бактерий. Этот вид в массе развивался в 1983 г. в 3 настояях в аквариумах с детритом, взятым вместе с прудовой водой из 2 водоемов близ Ленинграда. В глубоких сосудах вид избегает дна и селится только на бактериальной пленке. В чашках Петри поселяется в равной мере в пленке и на дне. Сотни особей в таких культурах свисают вниз, довольно равномерно распределяясь по всей пленке и местами образуя скопления (агрегаты). Легко получить материал для изучения и окраски, если на пленку положить покровные стекла.

Трофонты (зоониды) показаны на рис. 1—3. Этот вид сочетает признаки родов *Epistylis* и *Opercularia*, т. е. форм, относимых к разным семействам перитрих; нечетко обособлен перистомальный валик; ресничный диск относительно небольшой, с дискофором (discophore, новый термин для шейки, несущей диск; она обособлена у оперкулярий). Тело вытянутое, овальное, резко сужается к основанию, образуя четкий псевдостил. Валик перистома толстый, зернистый. Ресничный диск выпуклый, с  $1\frac{3}{4}$  оборотами спирали. Тело светлое, зернистое. Кутикула с обычной для перитрих кольцевой исчерченностью. Перистом широкий, с длинной глоточной трубой. Сократимая вакуоль — у дна перистома. Макронуклеус (далее сокращенно МК) С-образный, расположен обычно поперек тела. Микронуклеус (окраска метилгрюном) мелкий, овальный, лежит близ одного из концов МК. Размеры зоонидов (in vivo) 48—70 × 30—40 мкм.

Дюжарден рисует 2 особи, прикрепленные к грунту и расходящиеся V-образно, как бы от общего основания; оно не видно: или заслонено грунтом или отсутствует. Все последующие авторы считали родовым признаком *Scyphidia* одиночность зоонидов, отсутствие колоний; но рисунок ТВ не дает оснований для такого диагноза! Похоже, конечно, что у Дюжардена показаны 2 особи сразу после деления, еще не разошедшиеся, но это лишь предположение.

Жизненный цикл нашего вида следующий. Примонт (primont, новый термин для обозначения основателя колоний перитрих) оседает на грунте или бактериальной пленке культуры и образует своеобразный, уникальный среди перитрих фиксаторный комплекс — короткий прочный стебелек без мионемы, переходящий в „физон“ (physon — новый термин для обозначения вздутая стебелька у перитрих) — якорный отросток, вздутие изменчивой формы, с толстыми стенками и плотным однородным, без заметных фибрилл, содержимым. Физон можно прижизненно окрасить нейтральротом. Форма физона изменчивая — ромбы, трапеции, цилиндры или мешковидные выросты.

Физон погружен в грунт. Укрепившись с помощью такого необычного якоря в толще детрита или хлопьях пленки бактерий, трофонт питается и делится надвое. Далее следует деление обеих дочерних особей, так что в итоге образуется дихотомическая колония с 8—12 зоонидами. Более крупные колонии не замечены, несмотря на большой материал.

Теперь ясно, что Дюжарден при осмотре прудовой пробы мог встретить дериватов 1 деления примонта и очень небрежно зарисовал их, не осмотрев при большом увеличении базальный отдел особей. Он мог не заметить мелкого стебелька и физона, погруженных в рыхлый грунт. Изучить их можно, собственно, лишь при иммерсии, которую и сейчас ряд специалистов по перитрихам не применяют. Откроем, к примеру, статью Баниной и Поляковой (1977) — новые перитрихи на водных раковинах. У многих раковинных видов „новых перитрих“ зоониды вообще ничем не прикреплены ко дну раковины и находятся как бы в вакууме (см. рис. 15, 17, 18, 20, 30 цитированной работы). И эта статья дати-

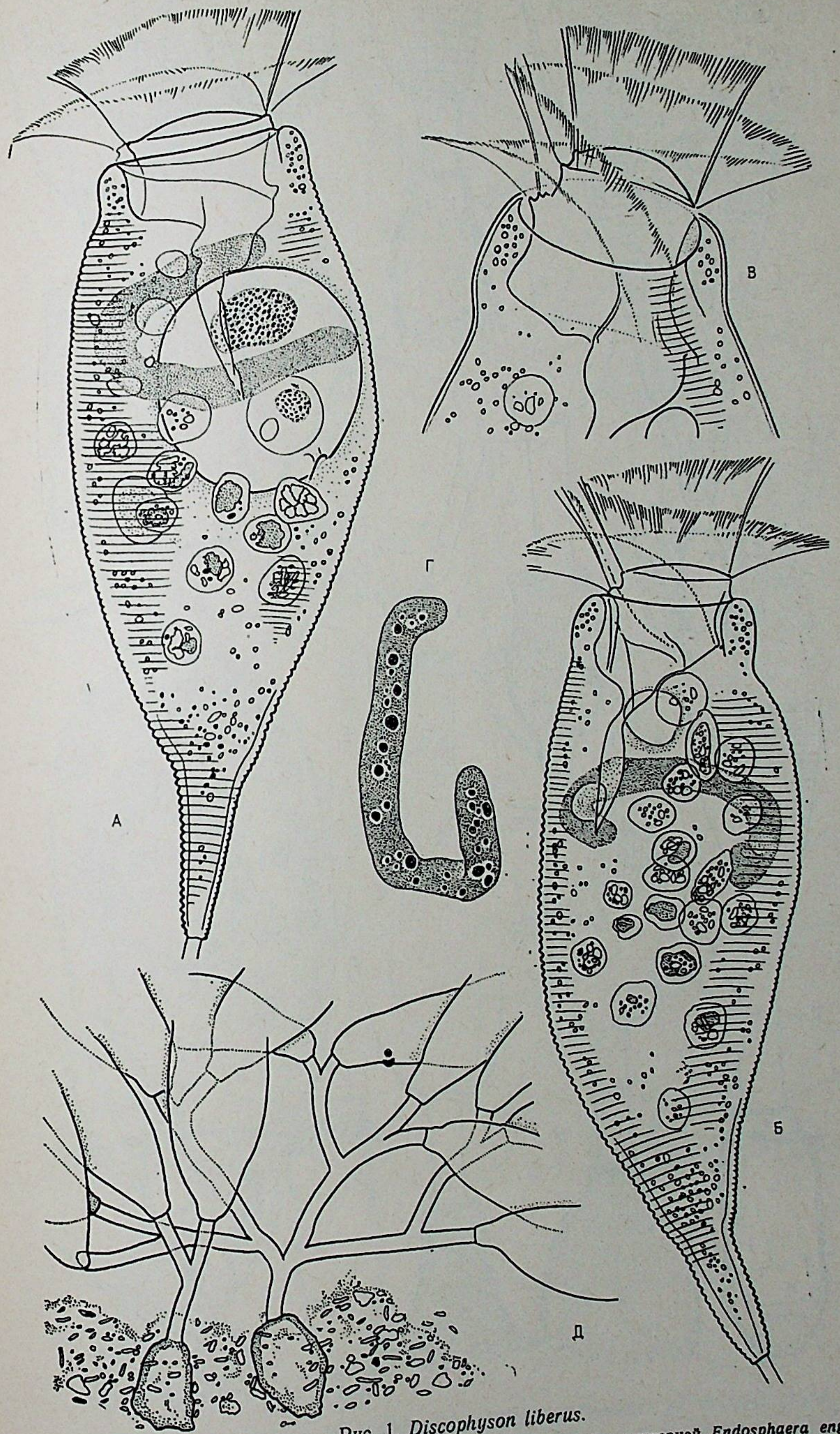


Рис. 1. *Discophyson liberus*.

А, Б — трофонты из колонии с 2 зоонидами, особь на рис. А с сукторией *Endosphaera engelmanni*; В — ресничный аппарат; Г — ядра, окраска метилгрюн-пиронином; Д — колонии с 2 и 11 зоонидами, укрепленные в бактериальной пленке.



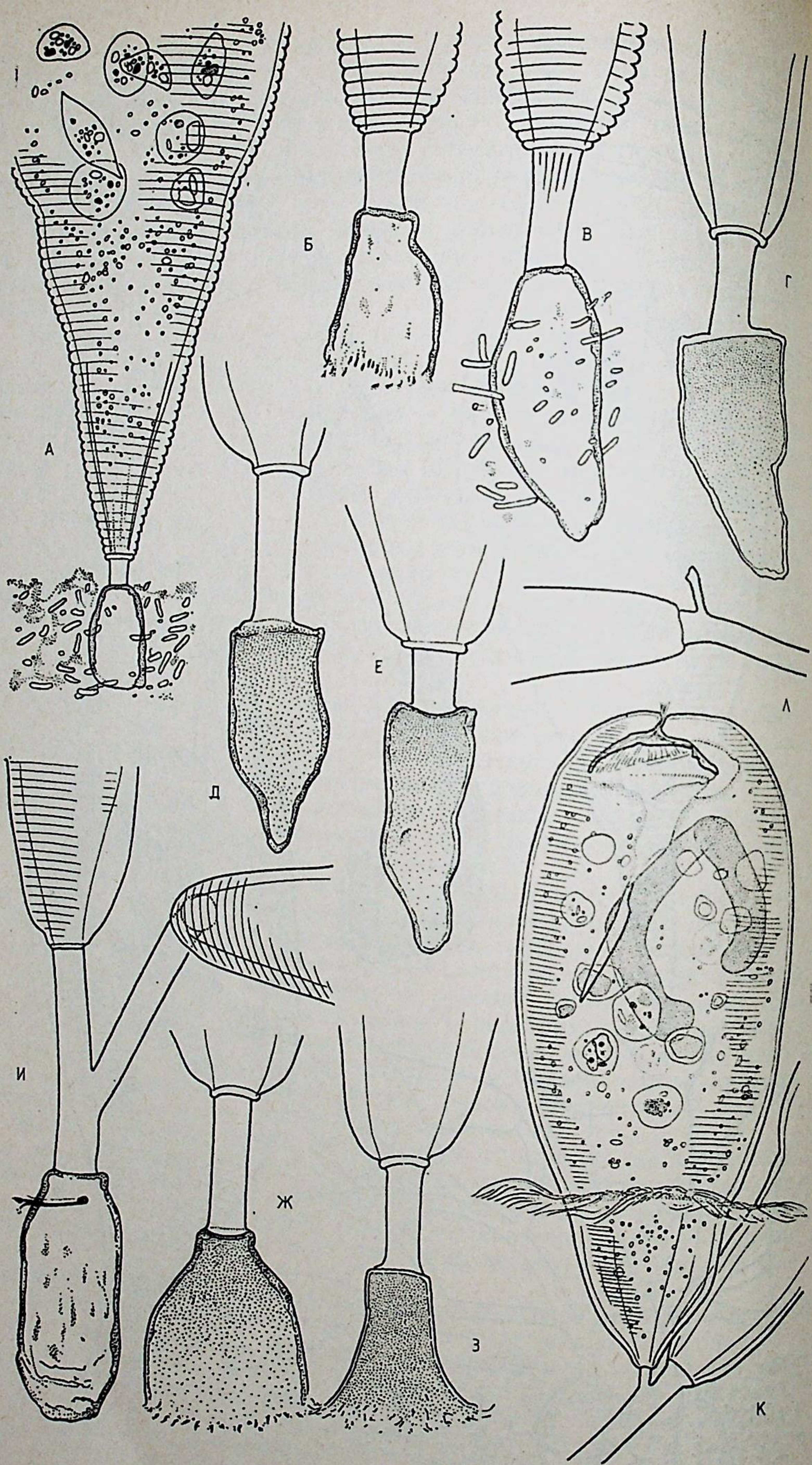


Рис. 2. *Discophyson liberus*.

А-З — якорный аппарат (физон) на стадии примонта, на рис. Г-З физон окрашен нейтральным цветом; И — ветвление стебелька при I делении примонта; К — мигрант в колонии из 11 зооидов; Л — мелкий стебелек (парастил) после отделения мигранта.

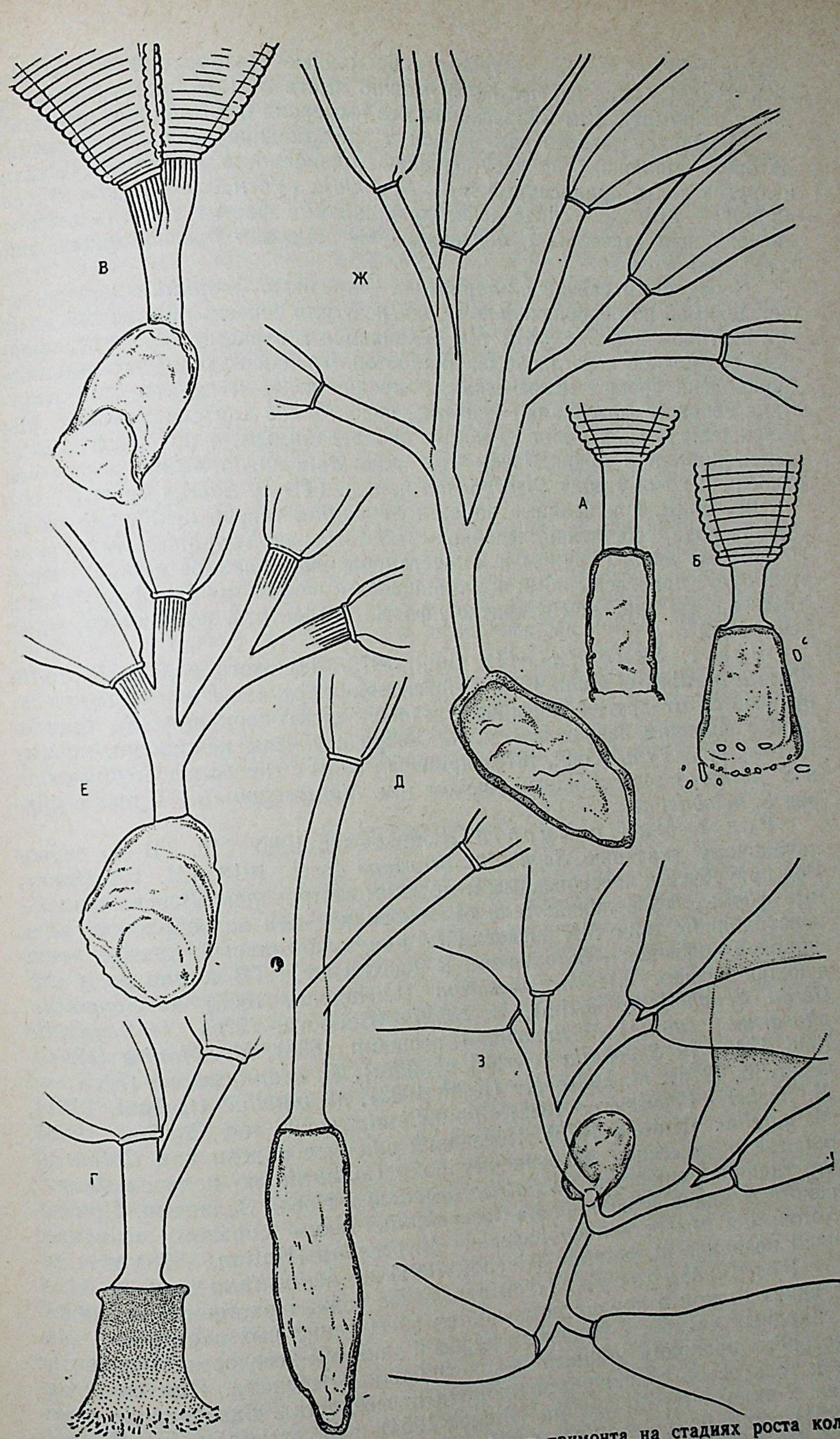


Рис. 3. *Discophyson liberus*. Стебелек и физон примонта на стадиях роста колонии (1-8 зооидов).  
На рис. Г физон окрашен нейтральным цветом.

руется 1977 г., когда доступны современные микроскопы и удобные осветители! Какие же претензии можно иметь к Дюжардену, работавшему с примитивным микроскопом без иммерсии и с масляной лампой?

Дюжарден ошибся сам и ввел в заблуждение всех последующих авторов, принявших на веру признак „одиночности зооидов“. Кстати, и другие виды, приписанные им к *Scyphidia* (*Vorticella ringens*, *V. inclinans*) — это, как сейчас ясно, колониальные формы с очень мелким дисковидным стебельком, обитающие на покровах пресноводных олигохет типа *Nais*.

Перед нами сейчас альтернатива — признать *Scyphidia rugosa* неопределимой по первоначальному диагнозу или считать описанный нами вид неотипом для *S. rugosa*. Мы склоняемся к первому варианту, предвидя возможное несогласие специалистов. Точная идентификация вида Дюжардена вообще невозможна, а предполагать и гадать при отсутствии типового материала — занятие, недостойное для систематика. Мы вынуждены объявить вид *S. rugosa* неопределимым, а род *Scyphidia* — *poten dubium* и ликвидируем этот род. Описанную выше форму мы относим к новому роду *Discophyson* gen. n. (ТВ *D. liberus* sp. n.).

Все виды, приписанные ранее к *Scyphidia*, теперь исключаются из состава рода, собственно, независимо от того, какой вариант мы примем. Подробный анализ группы и иллюстрированный каталог низших перитрих будут приведены нами в готовящейся к печати монографии класса. Здесь же мы приведем в краткой форме результаты ревизии прежних „сцифидий“.

Род 1. *Scyphidiella* Guhl, 1979. ТВ этого рода, *Shyphidia dentata* Matthes et Guhl, 1972, с пресноводных жуков *Helochares*, резко отличается от других сцифидий: ротовой диск оперкулярный, псевдостил с широким базодиском, ядро С-образное. Нам непонятно, почему к этому роду Гуль (Guhl, 1979) приписал виды с гастропод *S. physarum* и *S. fischeri* с эпистилидным диском (см. *Mantoscypidia*) и вид с пиязок *S. helobdellae*.

Род 2. *Mantoscypidia* Jankowski, 1980: 119. ТВ по первоначальному указанию *Scyphidia littorinae* Issel, 1918 (*M. littorinae*). Род приурочен к пресноводным и морским гастроподам. Всегда одиночные формы, без колоний; тело бочонковидное или вазообразное; диск эпистилидного типа; МК дисковидный или эллипсоидный; прикрепление широкой подошвой — базодиском. В дополнение к ТВ состав рода следующий (comb. n.): *M. physarum* (Lachmann, 1856) (= *Scyphidia, Gerda, Scyphidiella partim*), *M. capitis* (Boitsova, 1976) (= *Scyphidia physarum f. capitis*), *M. limacina* (Lachmann, 1856), *M. ubiquita* (Hirshfield, 1949) (= *Scyphidia [Gerda] ubiquita*), *M. acanthophora* (Fish and Goodwin, 1976), *M. hydrobiae* (Kahl, 1933), *M. patellae* (Cuénot, 1891), *M. fischeri* (Vayssiére, 1885), *M. inclinata* (Lom and Corliss, 1968), *M. patellae* (Hutton, 1878). Последний вид был описан как *Cothurnia patellae* и отнесен к раковинному роду *Cothurnia* по недоразумению; это типичная сцифидия на *Patella argentea* в Новой Зеландии. При переносе 2 видов в состав *Mantoscypidia*, таким образом, возникает гомонимия; мы оставляем название *M. patellae* (Hutton, 1878) и заменяем название *M. patellae* (Cuénot, 1891) на *M. lusitana* nom. n.

Род 3. *Myoscypidia* gen. n. На водных растениях и в обрастаниях стекол в прудах встречаются виды одиночных перитрих с эпистилидным диском, С-образным ядром и длинным псевдостилом, в центре которого проходит мощный пучок фибрилл — мионема. При сокращении тела особо сокращается мионема и псевдостил. Базодиск не отмечен. 2 вида — ТВ *M. hyalina* (Biegel, 1954) и *M. pseudohyalina* (Biegel, 1954) comb. n. (ранее в составе *Scyphidia*).

Род 4. *Speleoscypidia* Jankowski, 1980: 119. Один вид (ТВ) *Sp. husmanni* (Lüpkes, 1974) Jank., 1980 (= *Scyphidia husmanni*).

Этот вид имеет оперкулярный диск и длинный узкий дискофор. МК С-образный. Псевдостил узкий, значительно уже тела. Базодиск не отмечен, но этот отдел явно не был изучен при иммерсии. Свободный вид из грунтовых вод, прикрепляется к частицам песка и детрита в грунте чистых вод. Сходство с ТВ рода *Scyphidiella* — частичное и конвергентное.

Род 5. *Riboscypidia* Jankowski, 1980: 119. Группа видов, обитающих на морских и пресноводных рыбах, имеет эпистилидный диск; тело очень широкое, бочонковидное; МК извитой, змеевидный, прикрепление обширной базальной присоской — это расширение нижнего конца тела, а не секретлируемый базодиск. Мы не нашли существенных отличий морфологии пресноводных и морских видов. Кроме рыб, заселяют также амфибий — головастиков лягушек, жабры личинок тритонов. Все виды ранее относились к роду *Scyphidia*. В новой комбинации (comb. n.) это — ТВ *R. scorpaenae* (Fabre-Domergue, 1888) Jankowski, 1980; *R. acanthoclini* (Laird, 1953), *R. arctica* (Zhukov, 1964), *R. doliaris* (Cernova, 1977), *R. schulmani* (Gogebashwili, 1966), *R. bannae* (Cernova, 1977), *R. globularis* (Solomatova, 1977), *R. amnigena* (Solomatova, 1977), *R. donecae* (Solomatova, 1977), *R. calicula* (Solomatova, 1977) (если это не ранняя стадия *Epistylis*), *R. amphibiarum* (Nentonger, 1948), *R. trituri* (Stiller, 1953); *R. canadensis* sp. n. для *Scyphidia arctica* Zhukov, 1964, in Lom and Laird, 1969, нетоним. Зооиды этого вида крупнее, чем *S. arctica*, микронуклеус вдвое больше. Вид *Scyphidia pyriformis* Tripathi, 1956/1960 на пресноводных рыбах Индии — это *Apiosoma* (*A. pyriformis* comb. n.).

Виды сцифидий с пиявок, полихет, хитонов и иглокожих будут обработаны нами в особой статье. С ликвидацией рода *Scyphidia* ликвидируются также семейство *Scyphidiidae* Kahl, 1935 и подотряд *Scyphidiina* Jankowski, 1980: 116, предложенные для низших неколониальных сессилид.

### Группа Heteropolaria

Шаттон (Chatton, 1930, 1936) описал новый вид *Epistylis horizontalis*, обитающий на покровах литоральных *Balanus eburneus* Вудс-Хола. Трофонты внешне похожи на *Epistylis*, а мигранты (в массе встречающиеся на плавающих экзувиях баланид) особые: плоские, несимметричные, со смещением скопулы к одному из концов нижней части тела. Обычно же у *Epistylis* и других перитрих мигранты вытянутые, цилиндрические, монаксонные.

Значительно позже различия на одной из стадий цикла развития (стадия мигранта) послужили основанием для выделения вида как типового в состав нового рода *Heteropolaria* (Foissner und Schubert, 1977). Впервые такое различие у перитрих послужило родовым признаком. Сам факт дивергенции на одной из стадий цикла несомненный, и мы присоединяемся к мнению Фойсснера, но с оговорками. Прежде всего, остается спорным ранг группы — род или подрод. Практика показывает, что многочисленные подроды, предложенные у энтодинид и тинтинид, ныне считаются родами. Категория подрода многим кажется искусственной и не принимается, в результате многие роды отличаются лишь малозначительными признаками.

Фойсснер делит *Epistylis* Ehrenberg, 1830, на 2 рода — *Epistylis* s. str. (мигранты цилиндрические, симметричные) и *Heteropolaria* gen. n. При первоописании в состав последнего включаются *E. horizontalis* Chatton, 1936 (ТВ), *E. lwoffii* Faugé-Fremiet, 1943 и новый вид *H. colisatum* sp. n. При кажущейся простоте такого подразделения с созданием рода связан ряд очень сложных проблем, которые мы попробуем решить.

По ряду причин ТВ выделен очень неудачно: лучше было обозначить последний вид *H. colisarum*. Вид Шаттона *E. horizontalis* — это гомоним названия *E. horizontalis* Tai Li-sun, 1931. Перенос первого вида в состав другого рода, казалось бы, снимает проблему гомонимии, однако вид из Китая найден на пресноводных прудовых рыбах, как и *H. lwoffii* и *H. colisarum*, и очень близок к *H. lwoffii*. Это значит, что он также является видом рода *Heteropolaria* sensu Foissner и должен перейти в него вслед за видом Шаттона. Вновь возникает проблема гомонимии тех же форм — уже в рамках другого рода! Такая ситуация нечасто встречается в таксономической практике. К тому же проблема гомонимии усложнена возможной синонимикой: китайская *E. horizontalis* может быть синонимична с описанной позже *E. lwoffii*, а французский вид — с ранее описанным *E. balanorum*. . . Мы вернемся ниже к положению китайского вида, а пока, упоминая *E. horizontalis*, будем иметь в виду вид Шаттона с баланид.

Систематическое положение и валидность этого вида в настоящее время неясны. Вид описан с жабер *Balanus eburneus* в США, но еще ранее с *B. balanoides* (ныне род *Semibalanus*) Белого моря был описан (также с жабер) вид *E. balanorum* (Мережковский, 1877, 1878). Последний найден Мережковским в массе на жабрах хозяев на литорали Соловецких островов. Особи крупные, с двойным валиком перистома, конусовидным диском, расположены на высоком дихотомическом стебельке. В колонии немного зооидов. Стебелек плотный, без заметной внутренней структуры, без поперечных складок и продольных фибрилл. По этим признакам *E. balanorum* — типичный вид рода *Epistylis*; мигрантов же Мережковский не изучал. Проследим теперь дальнейшие описания эпистилид из баланид и отношение авторов к виду *E. balanorum*.

Прехт (Precht, 1935) подробно описал вид, обозначенный как *Myoschiston balanorum* (= [?] *Epistylis balanorum* Mereschkovsky, 1877) с *Balanus improvisus* в Кильской бухте, ФРГ. Это не новый вид, а вероятная идентификация с видом Мережковского, перенесенным в другой род. Зооиды внешне сходны с беломорскими, но у Кильской расы выявлена мионема, соединяющая трофонтов в колонии и не заходящая в базостил (*basostyle* — новый термин для обозначения ствола у колоний перитрих); это родовой признак *Myoschiston*, отличающий вид от *Zoothamnium*. Стебельки несократимые, мионема тонкая, заметна с трудом, почти редуцирована по сравнению с другими видами *Myoschiston*.

Корфсмейер (Korfsmeier, 1949) переописывает стебелек и мионему вида, обозначенного как *M. balanorum* Precht, 1935 (= *E. balanorum* Mereschk., 1877?), с основания ног *B. improvisus* там же. Такое обозначение неправильное, поскольку Прехт не считал свой вид новым.

Мы переописали мигрантов вида, определенного как *E. horizontalis* Chatton, 1936, с *B. balanoides* Мурман (Янковский, 1967), но без мионем: „на некоторых рисунках Шаттона в стебельке изображается мускуловидное поперечное строение, в нашем материале этих структур нет“. Словом поэтому назвать наш вид *E. balanorum*. Мы допускали в цитированной работе идентичность видов Мережковского и Шаттона (последний автор, кстати, не цитирует Мережковского).

Наконец, группа авторов (Argy, Batisse, Lacombe, 1969) подробно изучила перитрих с *B. balanoides* в Нью-Йорке, описав *E. horizontalis* с жабер; описано строение и развитие вида, включая сложный метаморфоз. Трофонты лишены мионемы („спазмонемы“): „есть лишь небольшая исчерченность близ скопулы и несколько мелких продольных складок“; „стебелек несократимый и бесструктурный“, в то время как Шаттон, по авторам, наблюдал рудиментарную мионему „un spasmonème réduit et partiel“ у французской расы. Кроме этого вида, с жабер и оснований циррусов *B. eburneus* в Нью-Йорке и штате Нью-Джерси

описан новый вид *E. nigrellii*. Зооиды обоих видов отличаются размерами, формой и ротовой цилиатурой. Стебельки видов сходны по строению, без мионемы. У *E. nigrellii* „ветви стебельков слегка исчерчены внутри продольными фибриллами, и слегка складчатые на поверхности“. Вид этих авторов „очень отличается“ от вида Мережковского, *E. balanorum*, „и кроме того Прехт считает, что *Epistylis*, который видел Мережковский — это в действительности *Myoschiston balanorum* (Precht, 1935)“.

Что же представляет собой ТВ рода *Heteropolaria* — вид Шаттона? На рисунках Шаттона четко показана мионема именно типа *Myoschiston*, практически такая же, как у Прехта и Корфсмейера. Описывая свой вид, Шаттон еще не знал о вышедшей год раньше работе Прехта. Прехту следовало описать свой вид как новый, а не допускать возможное его отождествление с видом Мережковского; систематика не должна строиться на догадках.

Чтобы разобраться в этой путанице, мы вторично изучили большой фиксированный материал, собранный нами на Белом море (Чупа) и Мурмане (Зеленцы). В обоих местах, как выяснилось, на *B. balanoides* с верхней литорали и супралиторали обитают одновременно 2 вида перитрих, а не один: вид Мережковского *E. balanorum* без мионемы на основании ног и на жабрах, и вид Шаттона с мионемой только на жабрах, где составляет часть популяции. На баланидах рода *Chthamalus* с нижней литорали и верхней сублиторали, укрытых от прибоев на нижней стороне валунов, обитает только вид без мионемы типа *E. balanorum*; на крупных траловых *B. balanus* перитрих нет. Итак, есть основания считать виды Мережковского и Шаттона валидными видами 2 родов, одновременно заселяющих *Semibalanus*, а их возможную индентификацию у прежних авторов считать ошибочной.

Отделив эти виды друг от друга, рассмотрим теперь род *Myoschiston*. Род выделен Прехтом (1935: 449) для 6 видов — 5 новых (*M. duplicatum*, *M. centropagidarum*, *M. cypridicola*, *M. neomysidis*, *M. carcini*) и для *M. balanorum* Мережковского (см. также Korfsmeier und Precht, 1940; Precht, 1935). Сразу же уточним название последнего вида: это *M. chattoni* sp. n. — признаки вида описаны Шаттоном (раса с мионемой из Франции), провизорно (условно) отождествившим под общим названием *E. horizontalis* разные виды перитрих. ТВ для рода *Myoschiston* Прехтом не был указан, и мы не знаем последующего выделения. По нашему обозначению в данной работе, это — *M. carcini* Precht, 1935 с жабер прибрежного краба *Carcinus maenas*. Выбор этого названия вызван тем, что хозяин наиболее доступен для изучения. Мионема у видов *Myoschiston* — типа *Zoothamnium*, объединяет всех зооидов, но начинается высоко, в месте I ветвления стебелька, и отсутствует в базостиле — в общем стволе колонии.

Установленный Прехтом широкий круг хозяев (пелагические копеподы, остракоды, баланиды, мизиды изоподы, крабы) говорит о возможном очень широком распространении рода. После статьи Прехта род редко отмечался, что объяснимо лишь незначительным интересом протозоологов к фауне морских перитрих. В работах И. Штиллер отмечен свободноживущим — на водорослях, гидроидах, в составе неспецифического обрастания. Нами будет описан новый вид *Myoschiston* с паразитической копеподы на морских бычках Сахалина. Вид *M. chattoni* не вполне укладывается в схему Прехта (мионема видна с трудом, на пути к редуции), но формально это все же вид данного рода.

Мигранты у видов *Myoschiston* практически не изучены. Если у ТВ *M. carcini* мигранты горизонтальные (плоские), род будет несомненно четким и цельным, близким к *Heteropolaria*. Плоские однотипные томиты имеются у *Myoschiston* (по крайней мере, у вида *M. carcini*), *Heteropolaria* и *Cyclostipes*. Возможно, что это

особая линия эволюции перитрих, связанная с регрессией и полной уратой мионемы у части Zoothamniidae.

Вид *Epistylis lwoffii* столь же трудный, как и *E. horizontalis*. По первоначальному диагнозу (Fauré-Fremiet, 1943), небольшие колонии вида прикрепляются особым фиксаторным кольцом на конце базостила к „*Glossatella piscicola*“ (*Apiosoma*) на колюшках. Это признаки типовой расы вида. Позднее был описан вид *E. apiosomae* (Scheubel, 1973), также с кольцом. Наличие фиксаторного кольца мы сочли достаточным для выделения этого вида в особый род *Cyclostipes* Jankowski, 1976: 168 (ТВ *C. apiosomae* [Scheubel, 1973] Jk., 1976). По описанию Шейбеля, это одиночные особи (изредка отмечаются также колонии из 2 особей) на коротком кольцевидном стебельке, облигатные гиперфоронты — оседают только на *Apiosoma* с покровов бычков-подкаменщиков (*Cottus gobio*); типовая раса — на *A. cotti* с жабер, плавников и хвоста хозяев. Ни одна особь не поселяется на эпителии рыб. Наличие фиксаторного кольца — общее у *E. lwoffii* и *E. apiosomae*. Оба вида колониальные, что делает возможным объединение их в рамках одного рода *Cyclostipes*. Мы переносим поэтому типовых *E. lwoffii* в состав *Cyclostipes* как *C. lwoffii* (F.-Fr., 1943) comb. n.

Сложность в том, что на рыбах известны и другие перитрихи типа *E. lwoffii*, но без кольца, прикрепленные типичным для перитрих диском. Ряд таких форм, отнесенных к *E. lwoffii*, описан Ломом (Lom, 1964, 1966, 1973; Lom and Vavra, 1951; Lom et al., 1976; Ergens and Lom, 1970). По результатам Лома, в ЧССР на колюшках и окунях обитает раса с кольцом (типовая), прикрепленная к *Apiosoma campanulata* на колюшках. У форм с окуня прикрепление — к покровам тела или мелким кольцом к стебелькам того же вида, образующим на конце широкое кольцо или вилку, воткнутую в эпителий рыбы. На других же рыбах (каarp, карась, лещ, красноперка, ручьевая форель), где вид част, он имеет нормальный диск обычного для перитрих типа. На ерше — особи с неветвящимся стебельком и диском. На гольце — *E. lwoffii*, но с очень тонким и почти неветвящимся стебельком. По Лому (1964: 147) „популяции этих цилиат, живущие на разных видах хозяев, отличаются одна от другой по строению стебелька и числу зооидов в одной колонии“.

Итак, *E. lwoffii* — это целый комплекс видов. Если считать наличие кольца родовым признаком, то это виды 2 родов: *Cyclostipes* и *Heteropolaria*.

По описаниям Лома, можно выделить 3 новых вида.

*Cyclostipes percarum* sp. n. (описание см. Lom et Vavra, 1961: 273): колонии небольшие, прикреплены к апиосомам или чаще к покровам хозяев (окуней); кольцо широкое, иногда вильчатое у особей на эпителии рыб и узкое у форм на стебельках других зооидов.

*Heteropolaria cyprini* sp. n. (описание см. Lom, 1966: 45; Ergens et Lom, 1970: 114) с карпа и других рыб; в колонии до 15 зооидов; вместо кольца — диск неправильной формы. В остальном, как *E. lwoffii*.

*H. acerinae* sp. n. (описание см. Lom, 1966: 47 и Ergens et Lom, 1970: 115) с ерша, с неветвящимся стебельком, прикрепленным диском к эпителию рыб. Есть и другие формы. Так, в Прибайкалье мы встретили популяцию форм типа *E. lwoffii* по ветвлению стебелька и положению и числу зооидов, но без кольца; базальные диски соединены в общий агрегат.

Вид из Китая, *E. horizontalis*, как теперь очевидно, относится к *Heteropolaria* и это вносит проблему гомонимии. Это вид без кольца (Tai Li-sun, 1931), хотя автор явно не изучил базальный отдел стебелька; формально его следует отнести к роду *Heteropolaria*, а не *Cyclostipes*. Боковое положение зооидов и неравная величина ветвей — признаки, общие с рядом видов комплекса *E. lwoffii*, но виды отличаются

по величине зооидов и относительной длине ветвей. Пока вид не изучен заново, он условно переносится нами в *Heteropolaria* (*H. horizontalis*) Tai Li-sun, 1931) (comb. n.).

В заключение несколько замечаний о роде *Epistylis*, из которого исключено столько видов. Род *Epistylis* впервые предложен в 1828 г. (Nemprich et Ehrenberg, 1828: 14) для *E. arabica* и *E. parasitica*; первый вид — с ветвящимся прочным стебельком, второй — одиночные стебельчатые формы (это суктории рода *Acineta*). В монографии (Ehrenberg, 1838) добавлен ряд других видов. Насколько мы выяснили, ТВ для *Epistylis* впервые указан Фроментелем (Fromentel, 1874: 143); это *E. plicatilis* Ehr., 1838. Вид обычный, образует крупные (до 3 мм) древовидные колонии в пресных водах; зооиды крупные, вытянутые (до 100 мкм), расположены в ряд по периферии колоний. Этот вид часто обрастает пресноводных гастропод типа *Anisus* и *Valvata*, на которых легко содержится в аквариумах. Очень важно изучить заново „мигрантогенез“ — образование бродяжек этого вида.

Вид с рыб *Epistylis gasterostei* Fauré-Fremiet, 1905 (позднее в составе *Scyphidia* и *Apiosoma*) был обозначен нами как ТВ нового рода *Apiostyla* Jankowski, 1976: 168; в отличие от остальных апиосом, он имеет прочный стебелек. В состав *Apiostyla* мы включили также 3 вида апиосом, описанных Шейбелем (Scheubel, 1973) — *A. pseudopiscicola*, *A. microstyla* и *A. lomi*. Описание ТВ — см. Fauré-Fremiet, 1905. Прехт (1935), перенесший вид в состав *Scyphidia*, видел, вероятно, другой вид — апиосом без стебелька. Банина (1976) разделила *Apiosoma* на подроды *Stylaria* и *Astyla*, не указав ТВ. Первое название — гомоним (есть олигохеты *Stylaria*), второе непригодно, поскольку эта группа идентична с *Apiosoma* s. str., поэтому валидно наше название *Apiostyla*, также датированное 1976 годом.

В новый род *Uvelinus* мы выделяем виды с личинок ручейников, с полимеризацией витков ресничной спирали на диске (по аналогии с родом *Campanella* и с системой триходин). Состав рода: *Uvelinus pürneri* (Nenninger, 1948) (ТВ); *U. ovatus* (= *Epistylis pürneri* f. *ovata* Nenninger, 1948); *U. biseriatus* (= *E. biseriata* Sommer, 1950). Все эти виды ранее относились к *Epistylis*, но они имеют и некоторые признаки оперкулярный, отличаясь полимеризацией витков спирали от ТВ обоих родов. Род очень широко распространен, встречается на личинках ручейников повсеместно.

## Группа Zoothamnium

Разграничение 2 групп в составе рода требует, прежде всего, тщательно проследить таксономическую историю *Zoothamnium* и обозначить ТВ. Род *Zoothamnia* Bory de Saint Vincent, 1824 был предложен для *Vorticella ovifera* Bruguières и ряда других видов, которые в основном невозможно определить. Эренберг (Nemprich et Ehrenberg, 1828), работая на Красном море, открыл в 1825 г. и описал в 1828 г. вид, названный *Zoocladium niveum* gen. et sp. n. Этот вид подробно описан и изображен, достоверный и определяемый. В той же работе предложен новый вид *Zoocladium arbuscula* для формы, зарисованной ранее без латинского названия (Der Baum — Eichhorn, 1781). Это пресноводный вид. Эренберг не отметил мионему в стебельке *Zoocladium*; этот род сближал с *Carchesium* Ehr. (для *Vorticella polypina* Müller), видя разницу в наличии макрозооидов (макронтов) у обоих видов *Zoocladium*. Вторично род приведен позже (Ehrenberg, 1831: 94) с 2 видами — *Zoocladium* Nemprich et Ehrenberg (*Z. niveum* H. et E. и *Z. arbuscula* Ehr.); „стебелек трубковидный, внутри пустой“ (за полость принята мионема).

Только после этих публикаций Эренберг ознакомился с работой Бори сен Винсента (Bory, 1824). Он принимает название *Zoothamnia*, но произвольно меняет его на *Zoothamnium* (так же, как, к примеру, *Ophrydia* заменено им на *Ophrydium*). Частый эрроним — *Zoothamnion*. Грубо нарушая правила приоритета, Эренберг сводит вид *Z. ovifera* (Bruguières) Bory, 1824 в синоним своего вида *Z. arbuscula* Ehr., 1831. Фактически родовое название, принятое сейчас, мы должны приписать Эренбергу, а не Бори, так как в родовых названиях эмендация (исправление написания) автоматически приводит к смене авторства; нельзя писать *Zoothamnium* Bory, 1824, emend. Ehrenberg, 1838.

Типовым видом *Zoothamnium* мы обозначаем *Z. niveum* (Nemprich et Ehrenberg, 1828) Ehrenberg, 1838. Это диморфный вид; колонии гигантские, древовидные, с общим массивным стволом и многочисленными боковыми ветвями. На стволе образуются короткостебельчатые, почти сферические гигантские макрозоиды, на ветвях — колокольчатые микрозоиды, типичные для перитрих. Макронты не делятся и, отделяясь, образуют новую колонию с массивным базостилом. К этой же группе принадлежат несколько свободных видов с макронтами на стволе или ветвях колоний. Крупные колонии *Zoothamnium* (например, *Z. niveum*) можно снять пинцетом с разных субстратов. Это обычные неспецифические обрастатели в морях, начиная с сублиторали; поселяются на камнях, водорослях, раковинах, асцидиях, крабах, гидроидах и т. д. Часть видов — свободноплавающие в морском планктоне. Пресноводных видов немного. Объединяя такие виды в рамках одного рода, мы допускаем их близкое родство и монофилетизм, что пока предположительно. К примеру, *Z. pelagicum* — это аберрантный вид с 4 типами зооидов, в частности, с 2 типами макронтов. В любом случае ТВ двух родов резко различаются по морфологии и циклу развития.

В составе *Zoothamnium* s. str. мы оставляем следующие виды: *Z. niveum* (ТВ); *Z. arbuscula* Ehr., 1831; *Z. alternans* Claparède et Lachmann, 1858; *Z. spirale* Gosse, 1856; *Z. geniculatum* Ayrton, 1902; *Z. plumosum* Wright, 1860; *Z. dichotomum* Wright, 1861; *Z. infundibulum* Stiller, 1968. В списке часть названий — синонимы видов Эренберга. Возможно, в этот список должны войти *Z. kenti* Leidy и *Z. plumula* Kahl, 1935 (для *Z. plumosum* Perejaslawzewa, 1886, гомоним). Последний вид, с асцидий Черного моря, несет нетипичных терминальных зооидов-макронтов на вершинах ветвей. Пелагический вид *Z. pelagicum* Du Plessis, 1891 (= *Z. steueri* Kahl, 1935) с гиперфоретизмом колоний и атипичными макронтами может быть выделен в особый род. *Zoothamnium* — крупный род, но видов со стадией макронтов в цикле развития почти не добавилось, хотя непрерывно описываются новые виды рода. Макронты имеются в основном у нескольких „старинных“ видов, открытых в прошлом веке. Большинство описанных позже видов мономорфные, с идентичными трофонтами (микроонтами). Они образуют небольшие колонии, в которых базостил незначительно отличается по толщине от боковых ветвей.

Итак, в составе рода *Zoothamnium* имеются 2 четкие группы видов, сходные по строению стебелька (мионема ветвится и входит во все ветви), но с 2 типами развития. Лишь один автор (Kent, 1881) счел нужным разграничить 2 группы, названные *Monomorpha* и *Polymorpha*. Это предложение никем не было принято и, собственно, вообще не обсуждалось в последующей литературе и прошло незамеченным. Kent не дал группам таксономического статуса; это просто термины для обозначения групп, а не названия таксонов. По правилам номенклатуры при разбивке рода на подроды один из них должен сохранить название исходного рода; это также не дает возможности принять названия Кента.

Мы предлагаем различать 2 самостоятельных рода — *Zoothamnium*

Ehrenberg, 1838 (оригинальное название *Zoothamnia* Bory, 1824, сейчас уже нельзя восстановить, как и названия типа *Kondyliostoma*, *Kolpoda*, *Ophrydia*) для диморфных видов, перечисленных выше, и новый род для мономорфных видов — *Mesothamnium* gen. n. — со следующим диагнозом.

Колонии относительно некрупные; мионема дихотомическая, в стволе и ветвях. Зооиды мономорфные (микрозоиды) по всей колонии. Поскольку нет гигантских макронтов, базостил обычно невысокий и узкий. Свободные и, чаще, эпибионтные виды, в равной мере обычные в морях и пресных водах. Заселяют преимущественно беспозвоночных многих групп, особо многочисленны на ракообразных. Это крупный род, с перспективой значительного дальнейшего роста числа видов. При анализе родовых названий перитрих, предложенных в литературе от Линнея до наших дней, мы не нашли пригодного для использования названия и вынуждены поэтому ввести новый род.

Как ТВ обозначается *Zoothamnium hiketes* Precht, 1935 (*Mesothamnium hiketes* comb. n.). Это четкий, хорошо изученный вид, доступный для повторного изучения в странах северной Европы, от побережья Англии до Баренцева и Белого моря. Вид обитает на покровах амфипод „*G. locusta*“ (нетоним), *G. duebeni* и изопод *Jaera marina*; типовая раса — в ФРГ, Киль (Precht, 1935). Вид образует узкие колонии с правильной дихотомией стебелька; в колонии обычно 4—8, максимум, до 20 зооидов. Нами вид повторно изучен в Чупе и на Мурмане, где встречается в эстуариях и пресноводных ручьях на *G. duebeni* — типовом хозяине по нашему обозначению.

К *Mesothamnium* относится большинство видов прежнего рода *Zoothamnium*. Приведем прежде всего в новой комбинации (comb. n.) виды из определителя Каля (1933, 1935): *M. aselli* (C. et L., 1858), *M. affine* (Stein, 1859), *M. adamsi* (Stokes, 1885), *M. candelabrum* (Wai-les, 1932), *M. carcini* (Kent, 1881), *M. cienkowskii* (Wrzesniowski, 1877), *M. commune* (Kahl, 1933), *M. d'udekemi* (Kahl, 1935), *M. duplicatum* (Kahl, 1933), *M. elegans* (D'Udekem, 1864), *M. glesnicum* (C. et L., 1858), *M. hentscheli* (Kahl, 1935), *M. hydrobiae* (Hofker, 1930), *M. limpidum* (Maskell), *M. macrostylum* (D'Udekem, 1864), *M. marinum* (Mereschkowsky, 1877), *M. mucedo* (Entz, 1884), *M. nanum* (Kahl, 1933), *M. nukowskyi* (1877), *M. pucedo* (Entz, 1884), *M. nanum* (Kahl, 1933), *M. perejaslawzewae* (C. et L., 1858), *M. parasiticum* (Stein, 1859), *M. perejaslawzewae* (Kahl, 1935), *M. pictum* (Fromentel, 1874), *M. plicatum* (G. et R., 1886), *M. plumula* (Kahl, 1935), *M. ponticum* (Andrussowa, 1886), *M. procerius* (Kahl, 1935), *M. pygmaeum* (D'Udekem, 1864), *M. simplex* (Kent, 1881), *M. varians* (Stiller, 1933).

### Группа Cothurnia

Раковинных перитрих (лорикат) обычно делят на 2 семейства: *Vaginicolidae* и *Lagenophryidae*. Систематика первой группы на родовом уровне ведется по типу раковины, наличию или отсутствию наружного и внутреннего стебельков, наличию крышечки (у *Pyxicola*). Мы предлагаем 3 типа жизненных циклов в этой группе и впервые предлагаем использовать их в систематике семейства, в дополнение к строению зооида и раковины. При этом наиболее крупный род среди лорикат, *Cothurnia*, подразделяется на 3 четких самостоятельных рода с идентичным планом строения зооида и раковины, но с разным развитием. Цикл 1: зооид делится внутри раковины, одна дочерняя особь не питается, втягивает перистом, образует ресничный обруч, отделяется от внутреннего стебелька, уплывает (стадия мигранта), оседает и образует новую раковину с одним зооидом. Цикл 2: после деления зооида-прионта обе особи остаются в раковине, делятся вновь; по одной особи превращаются в мигрантов; в раковине видны теперь 2 активно питаю-

щихся зооида и 2 мигранта на разных стадиях метаморфоза, повторяющиеся цикл. Цикл 3: совпадает с циклом 1, но в зависимости от типа субстрата образуются 2 типа раковин: длинностебельчатые у примонтов и короткостебельчатые у оседающих на нем гиперфоронтах. Так образуются диморфные колонии. Этот цикл свойствен только одной группе видов — симбионтов филлокарид. Циклы 1 и 2 характерны для многих видов в морях и пресных водах. В смежных родах развитие видов однотипное: так, *Pyxicola* имеют только по одному зооиду (цикл 1), *Thuricola* по два (цикл 2).

В диагнозе рода *Cothurnia* обычно указывают особенность, отличающую род от смежного рода *Vaginicola* — наличие стебелька, прикрепляющего раковину к субстрату. У *Vaginicola*, как считают, такого стебелька нет, и раковина прикреплена к субстрату своим нижним концом. Казалось бы, отличия четкие и пересмотр родов ничем не оправдан, но это не так. *Vaginicola* — фиктивный род, ТВ *V. crystallina* Эренберга — явный синоним *Thuricola*. *Cothurnia* же включает большое число плохо изученных видов, а достоверные виды рода проявляют дивергенцию по целому ряду признаков.

Мы предлагаем, прежде всего, различать одиночных (1 зооид) и колониальных котурний (2 зооида), а первых разделить далее на 2 рода с мономорфными и диморфными раковинами в жизненном цикле. Как ни странно, столь важный признак как колониальность части видов не был использован ранее для родовой систематики котурний. Так, при описании большой фауны лорикат Плимута Фелинская (Felinska, 1965) группирует виды котурний лишь по форме диска (ровный или выпуклый), не находя других надвидовых различий. Обычно на число зооидов в раковине котурний вообще не обращают внимания и не пытаются точно установить его, зарисовывая и описывая первых попавшихся особей. Именно поэтому большинство ранее описанных в литературе видов мы не можем пока распределить между новыми родами. Часть видов, описанных с одним зооидом (например, *C. compressa* C. et L., 1858) в действительности имеет 2 активные особи в раковине. Ряд авторов отрицает колониальность у лорикат, но 2 особи на общем стебельке в общей раковине — это уже колония. В систематике котурний мы применяем „метод параллельных решений“: поскольку у других Sessilida одиночные формы всегда отделяются от колониальных (как минимум, с 2 зооидами) на уровне рода, то же следует сделать и у лорикат.

Сложность в том, что до сих пор, за 150 лет после установления рода *Cothurnia*, все еще никем не был выделен ТВ рода, поэтому неясно, какие именно признаки следует считать типичными для *Cothurnia* s. str., если этот род разбить на подроды или самостоятельные роды. ТВ для котурний не был указан Эренбергом, автором рода, и нам неизвестны работы, где он был обозначен последующими авторами (хотя ряд работ не удалось найти в наших библиотеках).

Для установления (выбора) ТВ проследим раннюю историю рода. Название *Cothurnia* впервые упомянуто Эренбергом (Ehrenberg — in Hemprich et Ehrenberg, 1828: 35) в определительной таблице: „Тело раковинное; тело со стебельком; раковина сидячая, тело со стебельком — *Tintinnus*; раковина стебельчатая, тело со стебельком — *Cothurnia*, 2 вида; тело не стебельчатое — *Vaginicola*, 4 вида“. Часто род датируют 1838 г. (дата выхода монографии Эренберга), что неверно. В первоначальном описании (Ehrenberg, 1831/32; эту работу принято датировать 1831 годом) в состав рода *Cothurnia* включены 2 новых вида: *C. imberbis* Ehr. и *C. mystacina* Ehr. Второй вид вскоре был перенесен Эренбергом (1834: 284) в состав рода *Acineta*, поскольку это не перитриха, а раковинная суктория (ныне ТВ рода *Metacineta*).

В монографии цилиат (1838: 297) в составе рода, датированного 1831 г., числятся виды *C. imberbis* Ehr., 1831, *C. maritima* sp. n. и *C. hav-*

*niensis* sp. n. и в приложении — вид *C. innata* (Müller, 1786). В этом списке *C. havniensis* — это морская суктория типа *Paracineta*, что выяснилось значительно позже; еще Каль (1935) с сомнением относит данный вид к котурниям. Фактически типовым для рода является вид *C. imberbis*, поскольку второй вид Эренберг сам удалил из состава рода, но обозначение его как ТВ очень нежелательно: вид практически неизучен, в то время как *C. maritima* Ehr. — очень четкий и ныне хорошо изученный вид. По праву первого ревизирующего мы обозначаем типовым для рода *Cothurnia* Ehrenberg, 1831, вид *C. maritima* Ehrenberg, 1838. Обоснование такого выбора следующее.

*C. imberbis* — это очень „трудный“ вид, и его обозначение как ТВ вызвало бы множество сложностей в системе как котурний, так и ряда смежных родов лорикат. В оригинальном описании Эренберга (1831) о виде сообщается следующее: длина 1/24''' (раковины со стебельком?); раковина светлая, прозрачная, более чем вдвое длиннее ее ширины; стебелек короткий, тело желтоватое; Берлин. Описание 1838 г. более подробное. Вид найден на всей поверхности — дорсуме, антеннах и фурке копепод *Cyclops quadricornis*. На рисунке показан циклоп, несущий 10 раковин — 3 без зооидов, 5 с одним зооидом, в одной оба зооида сокращены, в другой оба активные. Можно догадаться, что это — вид с 2 зооидами (колониальный, с циклом 2), но это предположение. По описанию Мюллера, *C. quadricornis* — внешне типичный *Cyclops* (это важно, поскольку в то время к *Cyclops* относили и виды нынешнего рода *Canthocamptus* — гарпактицид, несущих род *Cyclodonta*). К сожалению, мы никогда не встречали котурний при осмотре циклопов пресных вод СССР, хотя был изучен большой материал в поисках эпибионтных сукторий. На гарпактицидах же *Cothurnia* не встречается, заменяясь широко распространенным родом *Cyclodonta*.

Если выбрать *C. imberbis* как ТВ, будут неясны основные признаки рода: число зооидов, наличие или отсутствие второй (внутренней) раковины, наличие или отсутствие внутренних стебельков — эндо- и мезокостила. Такой род не может получить определенной характеристики. Кроме того, после Эренберга были выделены роды *Cothurnopsis* и *Cyclodonta*; пока неясно, сходен ли с ними вид с циклопов. Энтц (Entz, 1884) включал *C. imberbis* в состав *Cothurnopsis* вместе с группой видов, живущих на речных раках, и не выделял ТВ (по нашему обозначению, ТВ *C. astaci*), одновременно предупреждая, что *C. imberbis* не следует путать с настоящими котурниями. Возможно, что Энтц знал *C. imberbis*, но не дал описания вида.

В то же время *C. maritima* — широко распространенный, легко доступный для изучения и хорошо изученный вид, местами массовый. Мы располагаем большим материалом по виду и можем дать четкую характеристику вида по всем основным признакам. Род с таким ТВ будет четким, его легко сравнивать с другими лорикатами.

Первоначально вид найден в бухте Висмар (Балтика) на багрянках *Ceramium diaphanum*. Раковина мелкая (по Эренбергу до 1/48''', в современных мерах около 45—60 мкм), с очень коротким стебельком. Зооид крупный, один в раковине. Эренбергом зарисован участок водоросли с 10 раковинами вида, из которых 8 содержат по 1 зооиду, 2 — по 2 (но из них один неактивен в каждой раковине). Вид переописывался в позднейшей литературе под названием *C. maritima* или как „новые виды“. Нами вид собран в Белом и Баренцевом морях, где обычен на кустиках *Ceramium*, на нитчатках и других эпифитах фукусов, на кустистых колониях диатомей, на гидроидах, мшанках и т. д. Это неспецифический обрастатель, частый в зоне литорали и сублиторали и редкий в тралах с глубин порядка 50 м. Строение зооида и раковины показано на рис. 4—6. В раковине всегда только один активный зооид. После деления одна дочерняя особь продолжает питаться и ра-

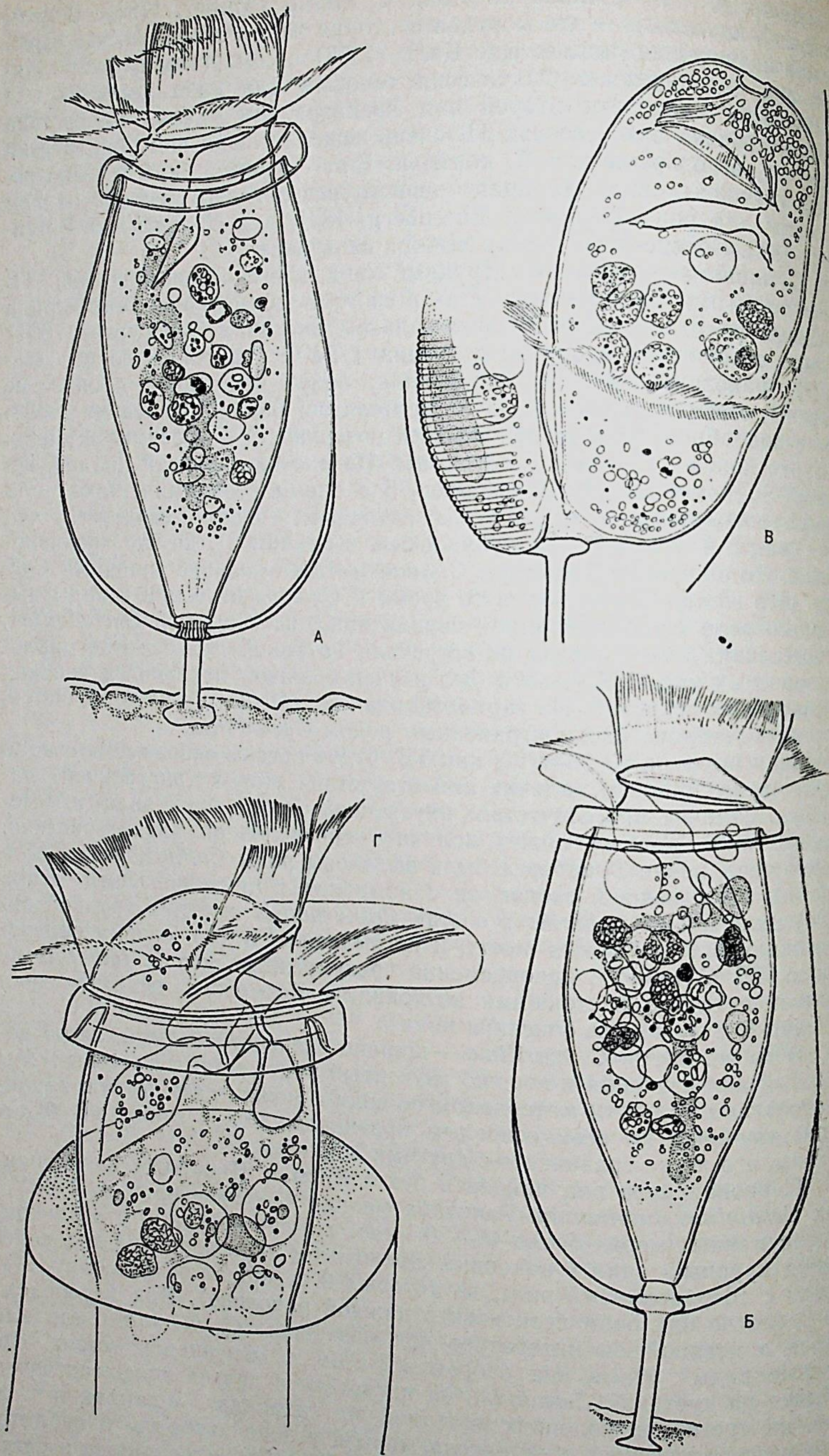


Рис. 4. Род *Cothurnia* s. str.

A, Б — общий вид раковины и зоонда *C. maritima*; особи из одной популяции с разной длиной стебелька; B — образование мигранта у *C. endostyla*; Г — перистом трофонта *Cothurnia* sp.

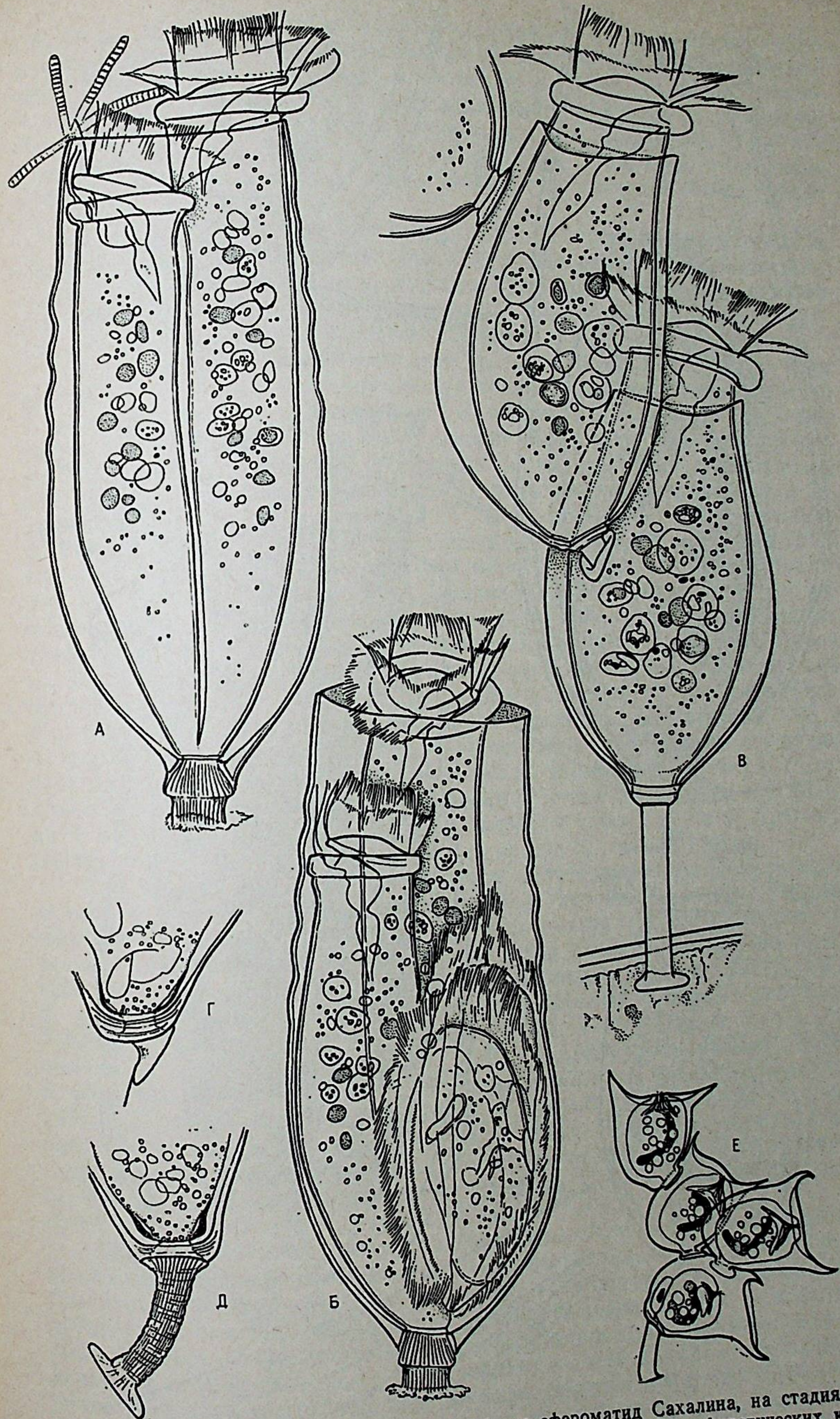


Рис. 5. A, Б — *Sincothurnia isonica*, симбионт сфероматид Сахалина, на стадиях трофонтов и мигрантов; B—Д — полиморфизм стебельков в гиперфоретических колониях *Dimorphocothurnia* с филлокарид Сахалина.

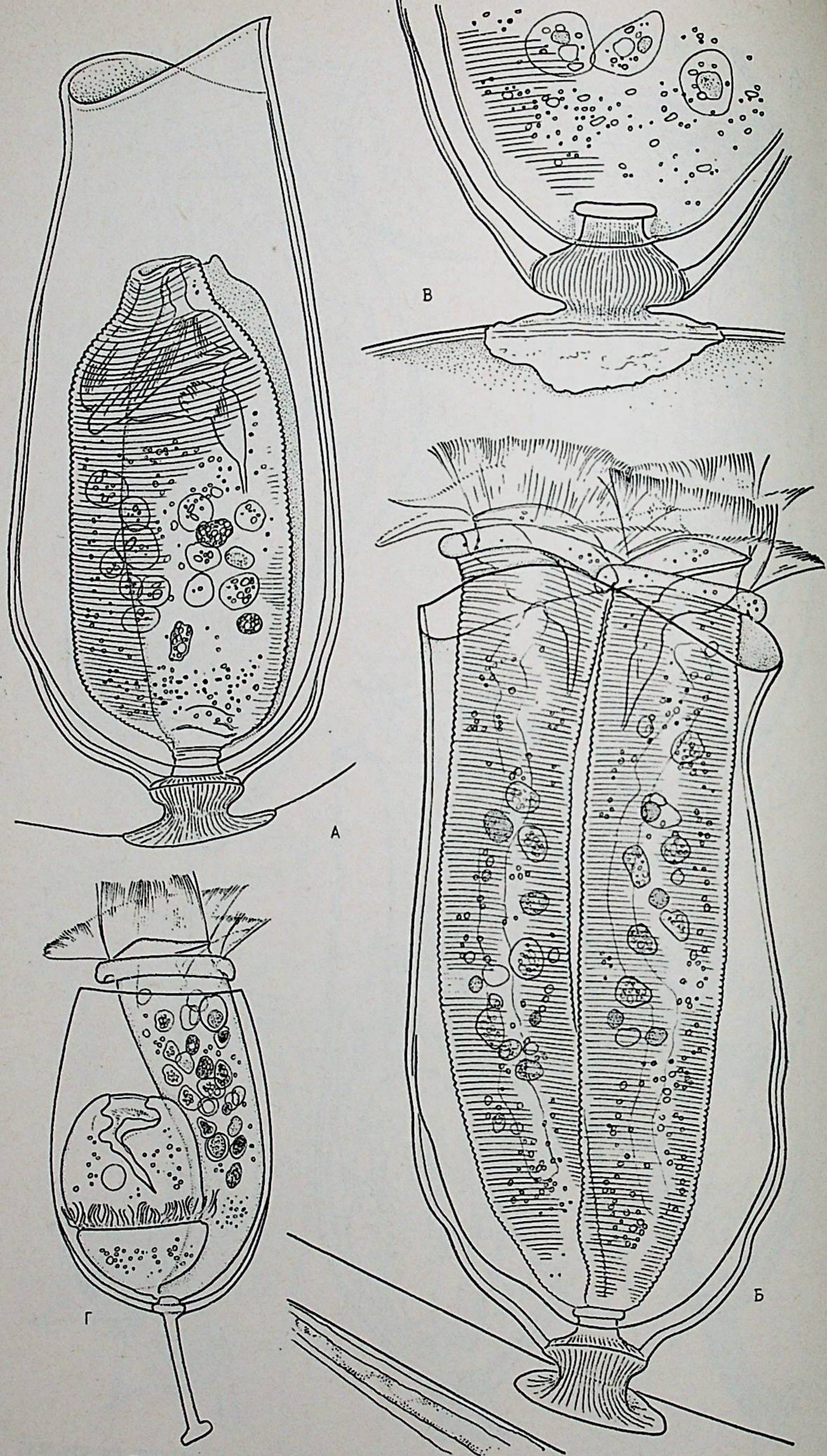


Рис. 6. *Sincothurnia* sp. группы *S. compressa* с Мурманна.  
 А — вид раковины сбоку, зоиды сокращены; Б — вид с плоской стороны; В — фиксаторный комплекс при иммерсии, редукция экзостила встречается у части особей вида; Г — образование мигранта у *Cothurnia maritima*.

сти, вторая втягивает ротовой аппарат, сжимается, образует ресничное кольцо в нижней части тела над скопулой. Метаморфоз длится не менее часа, поэтому особи с 2 зоидами нередки, и на фиксированном материале можно принять вид за колониальный; прижизненно же видно, что лишь один зоид продолжает питаться и не сокращается. Виды такого типа часты в море, отличаясь от типичной *S. maritima* в основном длиной стебелька; в пресных водах большинство котурний имеют одного зоида.

Итак, род *Cothurnia* Ehrenberg, 1831, мы ограничиваем видами с одним зоидом, с ТВ *S. maritima*. Списка видов мы не приводим, поскольку на число зоидов раньше редко обращали внимание, и каждый вид, описанный после Эренберга, должен быть тщательно изучен заново, чтобы установить его точное положение в системе.

К новому роду *Sincothurnia* gen. n. мы относим лорикат, во всем сходных с *Cothurnia* по строению раковины и зоида, но имеющих по 2 активных зоида в раковине, т. е. колониальные формы. Типовым видом, по аналогии с *S. maritima*, следует обозначить свободноживущий вид с водорослей и других субстратов, легко доступный для изучения специалистам разных стран. Как ТВ обозначается вид *Cothurnia sinuosa* Wailes, 1943 (= *S. nodosa* C. et L. in Wailes, 1928, нетоним; *S. compressa?* in Kahl, 1935; *S. compressa* f. *sinuosa* Wailes, 1943: 35). По нашим данным, вид *S. compressa* имеет 2 зоида, но в первоначальном его описании (Claparède et Lachmann, 1858: 124) и рисунках допущен ряд ошибок, поэтому возможны формальные возражения против такого ТВ. Вайлс (Wailes, 1943) четко показывает вид с разных сторон и рисует 2 активных зоида; у типовой же *S. compressa* показан один крупный сжавшийся зоид. Виды группы *S. compressa* широко распространены в морях, это такие же неспецифические обрастатели, как и *S. maritima*, и нередко популяции обоих видов перемешаны на одном субстрате, например, на веточке водоросли или гидроидах. Форм с идеально ровным краем раковины (типичная *S. compressa*) почти нет, раковина волнистая снизу, иногда (f. *sinuosa*) и сбоку, но не у вершины. Обычная на Мурмане форма показана на рис. 4.

Как отмечалось выше, до сих пор в литературе редко обращали внимание на важность установления числа активных зоидов, поэтому множество видов, описанных до сих пор, нельзя с достоверностью отнести к определенному роду. Пока в состав *Sincothurnia* можно включить лишь следующие виды (comb. n.): *S. sinuosa* (Wailes, 1943) (ТВ), *S. auriculata* (Stiller, 1939), *S. flexa* (= *Cothurnia auriculata* var. *flexa* Felinska, 1965), *S. compressa* (C. et L., 1858), *S. compressula* (= *S. compressa* var. *compressula* Felinska, 1965), *S. cyathiformis* (Stiller, 1939), *S. elongata* (Fromentel, 1874), *S. monoannulata* (Banina et Polyakova, 1977), *S. imberbis* (Ehrenberg, 1831), *S. paguri* (André, 1910), *S. rhadota* (Bock, 1952), *S. patula* (Fromentel, 1874). Вид *S. imberbis* включен сюда условно: мы предполагаем, что он имеет 2 зоида, но отличается от ТВ по строению раковины и стебелька. Серия новых видов рода будет описана нами в отдельной статье.

Выделенный нами ранее род *Dimorphocothurnia* Jankowski, 1980 — это первая диморфная лориката, четко обособленная от исходного рода *Cothurnia*. Жизненный цикл усложнен — в зависимости от характера субстрата, возможно образование раковин 2 типов: длинно- и короткостебельчатых. После деления зоида и обычного метаморфоза одна из дочерних особей выплывает из раковины и оседает на том же хозяине, более того — на раковинах того же вида, образуя короткостебельчатую раковину. Обозначим далее раковину на субстрате как „базотеку“, а прикрепленную к ней — как „эпитеку“. Базотека всегда имеет длинный стебелек, эпитека — резко укороченный. При делении зоида в эпитеке томит оседает часто на той же материнской раковине, и так да-



лее. В итоге образуются целые деревца, линейные (1 ряд) или ветвящиеся, в которых базотека неизменно длинностебельчатая, а верхние раковины (независимо от этажа и места в цепи) имеют идентичные короткие стебельки, иногда просто диски. По какому пути пойдет морфогенез — зависит от выбора субстрата; у любого мигранта потенциально возможны два пути развития. Такой диморфизм можно назвать „альтернативным“.

Оседание на раковинах базонта (нижней особи в колонии) отмечено в литературе у *Cothurnia variabilis*, *Cothurnopsis bavarica*, *Pyxicola socialis* и других лорикат, но всегда без диморфизма раковин, как случайное явление у части особей в популяции, не облигатное для видов. Пока в литературе известен лишь один вид с диморфизмом раковины — *Cothurnia nebaliae* Dons, 1927. Вид обитает на тельсоне филлокариды *Nebalia bipes* (Crustacea: Leptostraca), типовая раса в Норвегии, в тралах с глубин 10—30 м (Dons, 1927). Для этого вида мы предложили новый род со следующим диагнозом (Янковский, 1980: 119): „*Dimorphocothurnia* gen. nov., ТВ *Cothurnia nebaliae* Dons. Вид образует гиперфоретические колонии; особи диморфные — стебелек базифоронта удлинен, у эпифоронтов резко укорочен. Серия таких видов найдена нами на филлокаридах Сахалина“. За недостатком места они не будут описаны в данной статье. Кратко отметим, что все они имеют по одному зооиду в раковине; виды отличаются по размерам и форме раковины, толщине стебелька, размерам зооидов, занимают разные локусы на хозяине. Новый материал показывает наличие таких форм в Беринговом море и Курильских островах. Вероятно, *Dimorphocothurnia* входит в характерный комплекс эбибионтов филлокарид, распространенный столь же широко, как и сами рачки: котурнии такого типа, большинство родов хонотрих, коловратки *Seison* и турбеллярии *Genostoma* встречаются только на филлокаридах в ряде морей Мирового океана. Фактически *Dimorphocothurnia* — колониальный род, с регулярным образованием колоний (линейных или ветвящихся) путем гиперфоретизма.

Еще один род котурнид — *Cothurnopsis*. Род введен Энтцем (Entz, 1884: 425) следующим образом: „мелкая группа котурнид, к которой я отношу живущие на циклопах и на *Gammarus* [виды] *Cothurnopsis imberbis* (= *Vorticella folliculata* O. F. Müller, *Cothurnia imberbis* Ehrb.), а также обитающие на речных раках *Cothurnopsis astaci* St., *C. sieboldii* St. и *C. curva* St.“. Род предложен без обозначения gen. n. и без указания ТВ. Отличия от *Cothurnia* по Энтцу — массивный поперечно-складчатый стебелек и почковидное, не лентовидное ядро у *Cothurnopsis*. Последующие авторы просто игнорировали этот род, явно не ознакомившись с первоисточником, поскольку практически все, кроме Сварчевского (1930), ошибочно писали родовое название Энтца как *Cothurniopsis*. Кроме того, род путали с *Cothurniopsis* Stokes, 1893 (ТВ *C. valvata* с солоноватоводных водорослей), а иногда название *Cothurniopsis* приписывали Пенару („*Cothurniopsis* Penard, 1920“), который такого рода не устанавливал. Даже Каль в своем определителе перитрих не разобравшись в этой невероятной путанице. От рода Энтца просто отмахнулись, не потрудившись проанализировать его статью. К примеру, Маттес (Matthes, 1958: 482), вводя новый род *Cyclodonta*, обязан был тщательно обсудить по первоисточнику род Энтца, но он ограничился лишь одной фразой: „Род *Cothurniopsis* Entz тем временем, и справедливо, Каль (1935) ликвидировал в пользу рода *Cothurnia*“. Можно заметить, что и Маттес ошибочно пишет название рода, т. е. не изучал первоисточник. Каль (1935: 769) мельком отмечает, что признаки, приведенные Энтцем, не имеют родового характера; но ведь важно не то, что считал Энтц, а как устроен ТВ по новейшим данным. Сейчас ясно, что по строению стебелька и раковины *Cothurnopsis* резко отличается от типичных котурнид.

После изучения видов с астацид мы впервые восстановили род Энтца в тезисах (Янковский, 1976: 169): „Род *Cothurnopsis* Entz (пес *Cothurniopsis* Stokes!) восстанавливается нами для *Cothurnia astaci* (ТВ), *C. variabilis*, *C. bavarica* и *C. sieboldii* (стебелек не ограничен от раковины, зооиды без эндостила)“. С учетом этих данных виды котурнид с *Astacus* переописаны Бошко (1982); род, который игнорировали целое столетие, ныне принят. После публикации наших тезисов мы получили камбарид из США и заново изучили вид *C. variabilis* Kellcott, 1883, которую до этого идентифицировали с европейской *C. curva* Stein, 1854 (Matthes et Guhl, 1973; Nenninger, 1948; у Неннингер это *C. bavarica*). Это типичная *Cothurnia*, и она выводится из состава *Cothurnopsis*.

Остается неясным положение „вида с циклопов *Cothurnopsis imberbis*“. Введение его Энтцем в состав нового рода *Cothurnopsis*, хотя это первый описанный в литературе вид *Cothurnia* — дополнительный аргумент в нецелесообразности обозначения его как ТВ котурний (см. выше). Энтц указывает на его сходство с видами, заселяющими речного рака; Эренберг не изучал ядра и стебелька, и Энтц мог исходить лишь из своих данных, оставшихся неопубликованными. Нельзя исключить, что он имел в виду котурний с гарпактицид (т. е. *Cyclodonta*), а не с *Cyclops*; *Cyclodonta* действительно имеет массивный складчатый стебелек, переходящий в раковину — как у *Cothurnopsis*.

Род *Cothurnopsis* может оказаться сборным, как и *Cothurnia*. Достоверно известно, что *C. sieboldii* и *C. bavarica* имеют по 2 зооида в раковине, и продукты их деления (мигранты) быстро покидают раковину. Но виды *C. astaci* и *C. curva* пока плохо изучены, и точное строение раковины и число зооидов пока не установлено. ТВ *C. astaci* по Штейну (Stein, 1854) имеет 1 зооида, по другим данным 2 (Matthes et Guhl, 1973). Вид *C. plachteri* Matthes et Guhl, 1973 — обычная *Cothurnia*, не относящаяся к *Cothurnopsis*. ТВ выбран нами неудачно: вид достоверный, но морфологически почти неизученный. Если ТВ имеет одного зооида в раковине, тогда *C. sieboldii* и *C. bavarica* следует выделить в самостоятельный род.

#### Приложение

В тезисах 1976 г. мы предложили ряд новых родов для аберрантных перитрих, описанных в литературе. Во всех случаях указан ТВ и основной признак, отличающий новый род от исходного, к которому его приписывали. Кодекс зоологической номенклатуры не содержит каких-либо ограничений, но ряд авторов не считает названия, предложенные в тезисах, валидными, поэтому приведем список этих родов в более подробными диагнозами, и в заключение упомянем несколько дополнительных новых таксонов.

1. *Ampullaster* Jk., 1976. ТВ *Pyxidium stammeri* Lust, 1950. ТВ описан с 10 видов пресноводных жуков; особи одиночные; стебелек глубоко погружен в тело и окружен группой массивных зернистых органелл; ядро эллипсоидное; диск и дискофор непропорционально мелкие. У типичных *Pyxidium* стебелек не погружен в тело, ядро извитое. Через несколько лет Гуль (Guhl, 1979) выделил новый род *Orbopyxidiella* для ТВ *P. stammeri* Lust, 1950 и для видов (в новой комбинации) *O. minuta* (Lust), *O. matthesi* (Guhl), *O. helophori* (M. et G.). Род *Orbopyxidiella* не является валидным и должен быть вычеркнут из списков родов перитрих. Названные виды мы переносим в состав *Ampullaster* как *A. minuta*, *A. matthesi*, *A. helophori* comb. n.

2. *Corixicola* Jk., 1976. ТВ *Opercularia coronata* Lust, 1950, с кориксид. По своему строению зооиды — типичные *Opercularia*, но стебелек видоизменен, превращен в массивное рюмковидное ложе, на котором расположены мелкие стебельки отдельных зооидов. Разрастение базостила свойственно ряду перитрих с водных жуков и клопов, и, вероятно, *Corixicola* следует считать подродом в составе *Opercularia*, а не самостоятельным родом.

3. *Crossothamnum* Jk., 1976. ТВ *Zoothamnium perlatum* Stiller, 1946, с водорослей Адриатики. Строение стебелька и зооидов — как у обычных зоотамниев (группа без макронтов), но тело и диск усеяны вздутыми такого типа, какие известны у части видов рода *Pseudovorticella*. Это говорит о возможности наличия сетчатого аргирома, что сейчас считается родовым признаком.

4. *Epicarchesium* gen. n. ТВ *Carchesium granulatum* Kellicott, 1887, с *Cambarus* и водных растений у Буффало, США. Не переописан после работы Келликота. Во всем типичные *Carchesium*, но вся поверхность тела несет округлых выступов в поперечных кольцевых рядах такого типа, как у *Vorticella nilata* (т. е. у *Pseudovorticella*); стебелек дихотомический, колонии из нескольких зооидов. Вновь возможно наличие сетчатого аргирома.

5. *Ichthyophyllum* Jk., 1976. ТВ *Pyxidiella tectiformis* Scheubel, 1973, описан в ФРГ на жабрах ельца (*Leuciscus leuciscus*). Мелкие одиночные формы, во всем типа *Rhabdostyla*, но с крупным щитковидным выростом стебелька — полураковинной, для защиты зооида от быстрого тока воды на жабрах. Такой структуры адаптивного характера нет у других перитрих, поэтому для рода мы устанавливаем новое подсемейство *Ichthyophyllinae* subfam. n. в рамках *Epistylidae*. Мы считаем ТВ в любом случае не относящимся к оперкулярному роду *Pyxidiella*, это видоизмененная эпистилида.

6. *Insectinicola* Jk., 1976. ТВ *Opercularia medians* Collin, 1909. Вид описан Колленом с водных жуков *Hydrophilus piceus* как *O.* (подрод *Cochlearia*) *medians*. Отличие от типичных оперкулярий — удлинение дискофора и псевдостила. Можно принять этот таксон как подрод в составе оперкулярий, если нет существенных различий в ротовой цилинатуре. По Калю (1935), «оба этих вида (*O. medians* и *O. faurei*) образуют достоверный подрод» оперкулярий, но к нему нельзя применить название *Cochlearia* Форе-Фремье, поскольку ни один вид этой группы не идентичен с видами Коллена. Вводя *Insectinicola* в тезисах, мы указали: «одновременно это пом. п. для *Cochlearia* Fauré-Fremiet, гономим». ТВ для *Cochlearia* пока не был указан.

7. *Spirocochlearia* Jk., 1976. ТВ *Op.* (*Cochlearia*) *faurei* Collin, 1909, также с *Hydrophilus piceus*. ТВ имеет те же признаки, что и *O. medians*, но отличается далеко идущей полимеризацией витков спирали на дискофоре — около 5 оборотов. У *Insectinicola* начинается переход мембраны на дискофор (признак *Cochlearia*), у *Spirocochlearia* резкое вытягивание дискофора сопровождается спирализацией ротовых кинет на его поверхности. Напомним, что у триходии величина ресничной дуги считается родовым признаком.

8. *Ophiodiscus* Jk., 1976. ТВ *Orbopercularia wetzeli* Lust, 1950 с *Acilius sulcatus*. Для ТВ характерно резкое удлинение дискофора, несущего дополнительный к диску полный оборот ресничной спирали. Таксон приемлем как подрод в составе *Orbopercularia*. Поскольку родовое название оказалось гономимом, оно заменено нами на *Toxopercularia* (Янковский, 1980: 119).

9. *Endogyrinella* Jk., 1976 — *E. ominosa* (ТВ), *E. gnathophila* (= *Orbopercularia ominosa* Lust, 1950; *Orb. gnathophila* Matthes et Scheubel, 1971). Оба вида — криптобионты в ротовой полости и глотке водных жуков. Такой образ жизни, редкий у перитрих, привел к значительной редукции диска, дискофора и ротовой цилинатуры, особенно у *E. ominosa*, которая и выбрана типовым видом. Хозяева — *Gyrinus*, жуки с особым образом жизни, практически лишены наружных эпibiонтов, но ротовая полость и глотка содержат воду и полны комменсалов.

10. *Thysanotheca* Jk., 1976. ТВ *Orbopercularia matthesi* Lust, 1950, с жуков *Philydrus frontalis*. Зооиды типичные для рода *Orbopercularia*, но стебелек абберрантный — на длинном узком базостиле расположена аморфная масса, несущая по периферии розетку из коротких стебельков одиночных зооидов. Нет дихотомии обычного для оперкулярий типа. Таксон приемлем как подрод рода *Orbopercularia*.

11. *Pelagovorticella* Jk., 1980. ТВ *Vorticella mayeri* Fauré-Fremiet, 1923. Род предложен для абберрантного пелагического вида вортицелл из пресных вод. Почти все виды вортицелл — прикрепленные, с помощью базального диска (базодиска); стебелек равномерной ширины, как и мионема, проходящая от скопулы и мионема, лишен базодиска и, вероятно, не скручивается в плотную спиралью, в отличие от остальных видов. Неясно положение вида, описанного как *V. convallaria var. natans* Fauré-Fremiet, 1923 (*V. natans*), у которого стебелек очень длинный, заостряется на конце, без диска, но легко скручивается в спираль. Если признаком *Pelagovorticella* признать лишь отсутствие базодиска, в ее состав войдет и *P. natans* comb. n.

12. *Apiorrhiza* Jk., 1976. ТВ *Apiosoma filiformis* Scheubel, 1973; также *A. basiramosa* (Timofeev, 1962) и *A. lopuchinae* Junchis, 1975 (*Apiorrhiza filiformis*, в 1976 г., перенос (comb. n.) должен датироваться этим годом. Общее — наличие корневых выростов тела, способствующих лучшей фиксации зооидов на покровах рыб. Смежный род *Apiostyla* рассмотрен в тексте статьи.

13. *Semicothurnia* Jk., 1976. ТВ *Cothurnia acuta* Levander, 1915, также *S. nereicola* Precht, 1935. ТВ описан Левандером на щетинках полихет *Harmothoe* и на Дальнем Востоке, от Посьета до Командор. В раковине 2 зооида; Прехт у *S. acuta* рисует низкую раковину, но обычно она высокая, достигает валика зооидов. Родовая особенность — особый стебелек у ТВ, видоизмененный во всех отделах. Вид *S. nereicola* к этому роду не относится; если у этого вида раковина укорочена

так, как на рисунке Прехта (в диагнозе об этом не говорится), тогда это особый род. 14. *Circolagenophrys* Jk., 1980. ТВ *Lagenophrys ampulla* Stein, 1851. Эту группу лучше считать подродом в составе *Lagenophrys*, объединяющим форм со сферической раковинкой (у типового подрода раковина вытянутая, грушевидная, вероятно в связи с обитанием на тонких щетинках гарпактицид).

15. *Usconophrys* gen. n. ТВ *Lagenophrys aperta* Plate, 1888. Этот вид специфичен для *Asellus aquaticus*, хорошо изучен рядом авторов и нами по материалу из пригородов Ленинграда и с Сахалина, где он также обычен на местном *A. middendorfi*. Отличается от других видов *Lagenophrys* формой и положением ядра (эллипсоидное или почковидное, не лентовидное) и от других родов *Lagenophryidae* тем, что зооиды не прикреплены к устью раковинки. Это очень важный признак, фундаментальное отличие нового рода, позволяющее считать его переходной формой от *Cothurnidae* к *Lagenophryidae*. У всех остальных видов *Lagenophrys*, а также у *Operculigera* и *Stylohedra* зооиды прикреплены к устью раковины, не отделяясь при сокращении перистомы и при фиксации материала.

16. *Parapyxicola* gen. n. ТВ *Pyxicola ligiae* Cuénot, 1891. Это один из немногих комменсальных видов рода *Pyxicola*. Вид в целом сходен с типичными *Pyxicola*, но имеет особый ресничный диск и дискофор — скорее типа *Opercularia*, чем *Epistylis*. У *Pyxicola* диск широкий, дискофор почти не обособлен, т. е. ротовой комплекс эпистилидного типа. На наземных изоподах *Ligiidae* и *Oniscidae* вообще обитают абберрантные формы, отличающиеся по ротовому аппарату и типу мигрантов от тех родов, к которым их приписывают; *Pyxicola ligiae* также не исключение в этом отношении.

17. *Patellonema* Jk., 1976. Состав: *Orbopercularia krauteri* Matthes et Guhl, 1972, *O. catillicola* M. et G., 1975, *O. femoralis* M. et G., 1975. Все виды перечислены в тезисах 1976 г., и этим годом следует датировать их перенос в состав *Patellonema*. Общей признак — эллипсоидное ядро и дисковидное расширение стебелька, на котором локализованы зооиды. Диск намечается у примитивной *P. femoralis* и укрупняется, становится тарелковидным у *R. krauteri* (ТВ) и *P. catillicola*. Все виды обитают на водных жуках (только на видах *Enochrus*) и явно близкородственные.

18. *Syncyathella* Jk., 1976. Род предложен для 19 видов раковинных оперкулярий, у которых компактная колония расположена в обширной общей раковине. ТВ рода — *Orbopercularia lusti* Matthes, 1955. Мы включили в *Syncyathella* формы с овальным и с лентовидным ядром, т. е. прежние виды *Orbopercularia* и *Opercularia*, считая эти различия недостаточными для разграничения родов. В этом мы уверены и сейчас, но тенденция к использованию этого признака на уровне родов сохраняется в литературе, поэтому состав рода следует пересмотреть. В соответствии с ТВ род *Syncyathella* включает раковинных оперкулярий с овальным ядром, т. е. часть *Orbopercularia* — *S. calix* (M. et G., 1975), *S. enochri* (M. et G., 1975), *S. exigata* (M. et G., 1975), *S. hasenfussi* (M. et G., 1975), *S. helocharidis* (M. et G., 1975), *S. laccobii* (M. et G., 1972), *S. loricata* (M. et G., 1975), *S. plachterii* (M. et G., 1975), *S. macronucleata* (M. et G., 1975), *S. oschei* (M. et G., 1975), *S. scheloni* (M. et G., 1975), *S. quinquaginta* (M. et G., 1975), *S. rara* (M. et G., 1975), *S. siewingi* (M. et G., 1975), *S. steffani* (M. et G., 1972). Все виды перечислены в составе нового рода *Syncyathella* в тезисах 1976 г. и должны датироваться (как comb. n.) этим годом, например *S. siewingi* (M. et G., 1975) Jk., 1976. Фактически в списке мы сохранили 17 видов из 19, включенных первоначально в *Syncyathella*. 2 других вида с лентовидным ядром включаются в другой род.

19. *Cyathopercularia* Jk., 1980. Состав: *C. collegata* (M. et G., 1972) comb. n.; *C. laccobii* (M. et G., 1972) comb. n. Этот таксон предложен вначале как подрод в составе *Syncyathella*. ТВ по первоначальному указанию *Opercularia laccobii* Matthes et Guhl, 1972. Род включает виды с лентовидным ядром, в остальном признаки рода сходны с предыдущим, колонии заключены в такие же массивные рюмковидные раковины. Сам факт наличия сходных раковин может быть конвергенцией у двух независимых линий эволюции, либо группа монофилетична, а форма ядра лабильна, возможны переходы одного типа ядра в другое у близкородственных форм.

20. *Serioscyphus* Jk., ТВ *Orbopercularia erlangensis* M. et G., 1972 (*S. erlangensis* (M. et G., 1972) Jk., 1976). ТВ также относится к раковинным оперкуляриям, ядро овальное. Раковина особая, из 2—3 концентрических раковин, наиболее рыхлая, ядро одна над другой; колонии (до 13 зооидов) помещаются в верхней, концентрической чаше, но при большом числе зооидов она превращается в диск. Концентрические выросты базостила — родовой признак. Все раковинные оперкулярии (№ 17—20) обитают на водных жуках, и развитие раковины, удерживающей воду, предотвращает высыхание колоний при перелетах жуков. Это несомненно адаптивный признак.

21. *Siphonocalyx* Jk., 1976. ТВ *S. urnula* (Nenninger, 1948) Jk., 1976 (= *Epistylis bimarginata* var. *urnula*). Материал Неннингер — с аселлот, гаммарид и астацид. Зооиды и ветвящийся стебелек — типа *Epistylis*, но внутри стебелек по рисунку и диагнозу автора пустой; это резко отличает вид от остальных *Epistylis*. Пустой стебелек редок у перитрих, известен у *Campanella*. Если Неннингер не ошиб-

лась, вид *E. urnula* следует выделить от типичных *Epistylis* на уровне подрода или рода.

22. *Baikalotheca* ген. н., ТВ *Cothurnia cratera* Swarczewsky, 1930 (*B. cratera* comb. н.); вероятный синоним — *Cothurniopsis aurea* Gajewska, 1933 (*B. aurea* comb. н.). Род вводится для эндемичных симбионтных лорикат с байкальских амфипод, внешне напоминающих *Sincothurnia* (с 2 зооидами), но с совершенно особым фиксоном: стебелек короткий и широкий, близ вершины разрастается в эндотекку; оба отдела стебелька и базодиск расположены внутри широкой складчатой раковины.

23. «Пелагическая коловратка» *Conochilus arboreus* (Rajendran M., 1971, Proc. Indian Acad. Sci., 73-B, no. 1, 8—14) переносится в класс Peritricha. Вероятно, это aberrантный вид семейства Epistylididae с правильной дихотомией стебелька и образованием необычных сферических колоний. В составе рода *Epistylis* мы выделяем новый подрод *Indosphaera* subgen. н. (*E. [Indosphaera] arboreus* comb. н.).

24. Виды *Cothurnia* Ланга (Lang K., 1948, Ark. Zool., 41-B, no. 1, 1—6) следует включать в состав родов *Sincothurnia* (*S. apseudophila* comb. н.) и *Semicothurnia* (*S. amphicteis* comb. н.).

25. Подсемейство Entziellinae subfam. н. (Operculariidae) предлагается для aberrантного рода *Entziella* Stiller, 1951 — единственной оперкулярииды с мионемой. Стебелек у *Entziella* — типа Zoothamnium, у остальных оперкуляриид эпистилидного типа.

26. Подсемейство Stylohedrinae subfam. н. (Lagenophryidae) предлагается для рода *Stylohedra* Kellicott, 1884 — это единственной стебельчатый род семейства. У остальных лагенофриид раковина дисковидная, прирастает одной из сторон к субстрату. Мы изучили строение ТВ (*S. lenticula*) на материале из Канады.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Банина Н. Н. Некоторые соображения о систематике надсемейства Aloricata (Peritricha Sessilia Kahl, 1935). — Матер. II Всесоюз. съезда протозологов. Ч. I, общая протозология. Киев, Наукова думка, 1976, с. 20—22.
- Банина Н. Н., Полякова Л. А. Новые виды Peritricha Sessilia на водной растительности прудов Ропши. — Изв. ГОСНИОРХ, 1977, т. 119, с. 12—23.
- Бошко Е. Г. Инфузории родов *Cothurnopsis* Entz, 1884 и *Cothurnia* Ehrenberg, 1838 (Peritricha: Sessilina) — эпибionты *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 басейна р. Днепр. — Паразиты и паразитозы человека и животных, Киев, Наукова думка, 1982, с. 85—94.
- Мережковский К. С. Этюды над простейшими животными севера России. — Тр. Санкт-Петербург. общ. естеств., 1877, т. 8, с. 203 (Отд. изд., СПб, 1878, с. 1—183).
- (Мережковский К. С.) *Mereschkowsky C. von. Studien über Protozoen des nordlichen Russland.* — Arch. Mikr. Anat., 1879, Bd 16, S. 153—248.
- (Сварчевский Б. А.) *Swarczewsky B. Zur Kenntniss der Baikalprotistenfauna. Die an den Baikalgammarien lebende Infusorien. VII. Lagenophrys, Vaginicola und Cothurnia.* — Arch. Protistenk., 1930, Bd 69, S. 455—532.
- Янковский А. В. Границы и состав родов *Tetrahymena* и *Colpidium*. — Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 1, с. 17—23.
- Янковский А. В. Инфузории из мантийной полости *Balanus* в Баренцевом море. — Паразитология, 1967, т. 1, вып. 1, с. 82—93.
- Янковский А. В. Ревизия отряда Sessilida (Peritricha). — Матер. II Всесоюз. съезда протозологов. Ч. I, общая протозология. Киев, Наукова думка, 1976, с. 168—170.
- Янковский А. В. Конспект новой системы типа Ciliophora. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1980, с. 103—121.
- Arvy L., Batisse A., Lacombe D. Péritriches épizoïques dans la chambre branchiale des Balanidae (Crustacea: Cirripedia). *Epistylis nigrellii* n. sp., *E. horizontalis* (Chatton, 1930). — Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1969, t. 44, fasc. 4, p. 351—373.
- Bory de Saint-Vincent. *Microscopiques.* — In: Histoire Naturelle Méthodique, Tome II. Histoire Naturelle des Zoophytes, faites suite à la Histoire Naturelle des Vers de Bruguière, Paris, 1824.
- Chatton E. The asymmetrical motile stage of an *Epistylis* and the question of the so called longitudinal division of the peritrichous Infusoria. — The Collecting Net, 1930, vol. 2, p. 372.
- Chatton E. Les migrants horizontalement polarisés de certaines péritriches. — Mém. Mus. Royal Hist. Natur. de Belgique, 1936, sér. II, fasc. 3, p. 913—940.
- Chatton E., Lwoff A. Les ciliés Apostomes. Morphologie, cytologie, éthologie, évolution, systématique. Première partie. — Arch. Zool. Exper. Génér., 1935, t. 77, p. 1—453.
- Claparède E., Lachmann C. Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. — Mém. Inst. Genevois, t. 5 (vol. 1, 1858/1859, p. 1—482), t. 7 (vol. 2, 1860/1861, p. 1—291).
- Corliss J. O. The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. 2 ed. Oxford, New York, Toronto. Pergamon Press, 1979, p. 1—455.
- Dons C. Neue und wenig bekannte Protozoen. — Det Kongel. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter, Trondhjem, 1927 (ed. 1928), Nr. 7, p. 1—17.
- Dujardin F. Histoire Naturelle des Zoophytes. Infusoires, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux. Paris, Librairie Encyclopédique de Roret, 1841, p. 1—684; Atlas.
- Ehrenberg Ch. G. Über die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionsthierchen; nebst ferneren Beiträgen zu einer Vergleichung ihrer organischen Systeme. — Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, Jahr 1831 (ed. 1832), S. 1—154.
- Ehrenberg Ch. G. Dritter Beiträge zur Erkenntniss der grossen Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. — Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, Jahr 1833 (ed. 1834), S. 145—336.
- Ehrenberg Ch. G. Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Leopold Voss Verlag, Leipzig, 1838. Bd I, Text, S. 18+4+548. Bd II. Atlas, Tafeln 1—64.
- Eicchorn J. C. Beiträge zur Naturgeschichte der kleinsten Wasserthiere. Berlin, 1781.
- Entz G. senior. Über Infusorien des Golfes von Neapel. — Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel, 1884, Bd 5, S. 297—303.
- Ergens R., Lom J. Původci parazitárních nemocí ryb. Academia, Naklad. Českosl. Akad. Véd., Praha, 1970, p. 1—383.
- Fauré-Fremiet E. L'*Epistylis gasterostei* n. sp. et l'origine des Urcéolaires. — Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, 1905, t. 50, p. 347—349.
- Fauré-Fremiet E. Commensalisme et adaptation chez une vorticellide: *Epistylis lwoffii* n. sp. — Bull. Soc. Zool. France, 1943, t. 68, p. 154—157.
- Felinska M. Marine Ciliata from Plymouth: Peritricha, Vaginicolidae. — Journ. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom, 1965, vol. 45, N 1, p. 229—239.
- Foissner W. Morphologie und Infraciliatur zweier ectocommensalen Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) von *Cyprinus carpio* L. (Pisces: Cypriniformes): *Heteropolaria lwoffii* (Fauré-Fremiet, 1943) (Peritricha: Epistylididae) und ihr Predator *Pseudoamphileptus macrostoma* (Chen, 1955) nov. gen. (Pleurostomatida: Amphileptidae). — Zool. Jahrb., Abt. für System., Ökol. und Geogr. der Tiere, 1983, Bd 110, Heft 4, S. 399—418.
- Foissner W., Schubert G. Morphologie der Zooide und Schwärmer von *Heteropolaria colisarum* gen. nov., spec. nov. (Ciliata, Peritrichida), einer symphorionten Epistylidae von *Colisa fasciata* (Anabantoidei, Belontiidae). — Acta Protozoologica, 1977, vol. 16, N 3/4, p. 231—247.
- Fromentel E. de. Études sur les Microzoaires ou Infusoires proprement dits, comprenant de nouvelles recherches sur leur organisation, leur classification et la description des espèces nouvelles ou peu connues. G. Masson Éd., Paris, 1874, p. 1—364.
- Guhl W. Beitrag zur Systematik, Biologie und Morphologie der Epistylidae (Ciliata, Peritricha). — Arch. Protistenk., 1979, Bd 121, Heft 4, S. 417—483.
- Hemprich F. G., Ehrenberg Ch. G. Symbolae physicae seu icones. Pars Zoologica. IV. Animalia Evertibrata. Berlin, 1828.
- Kahl A. Ciliata Libera et Ectocommensalia. — In: Grimpe G., Wagler E., Ed. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, 1933, Lief. 23, Teil 11, C-3, Leipzig, S. 29—146.
- Kahl A. Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 4. Peritricha und Chonotricha. — In: Dahl F., Ed. Die Tierwelt Deutschlands, 1935, Gustav Fischer Verlag, Jena, Bd 30, S. 651—805.
- Kent W. S. (W. Saville-Kent). A manual of the Infusoria. London, David Bogue, 1880—1882, vol. 1—3, p. 1—913.
- Korfsmeier K. Strukturen des Stieles und Köpfcens peritricher Ciliaten. — Zool. Jahrb., Abt. für Anat. und Ontog. der Tiere, 1949, Bd 70, Heft 2, S. 198—224.
- Korfsmeier K., Precht H. Die erste Verzweigung des Stielmuskels von *Myoschiston* (Vorticellidae). — Zool. Anzeiger, 1940, Bd 132, Heft 3/4, S. 131—162.
- Lom J. The morphology and morphogenesis of the buccal ciliary organelles in some peritrichous ciliates. — Arch. Protistenk., 1964, Bd 107, S. 131—162.
- Lom J. Sessiline peritrichs from the surface of some freshwater fishes. — Folia Parasitologica, 1966, t. 13, N 1, S. 36—56.
- Lom J. The mode of attachment and relation to the host in *Apiosoma piscicola* Blanchard and *Epistylis lwoffii* Fauré-Fremiet, ectocommensals of freshwater fishes. — Folia Parasitologica, 1973, t. 20, s. 105—112.
- Lom J., Golemansky V., Grupcheva G. Protozoan parasites of carp (*Cyprinus carpio* L.): a comparative study of their occurrence in Bulgaria and Czechoslovakia, with description of *Trichodina perforata* sp. n. — Folia Parasitologica, 1976, t. 23, s. 289—300.
- Lom J., Vávra J. *Epistylis lwoffii* (?) from the skin of perches. — Věstn. Českoslov. Zeměd. Muséa, 1961, t. 25, N 4, s. 273—276.

- Matthes D. Das peritriche Ciliat *Cyclodonta bipartita* (Stokes) nov. gen. — Arch. Protistenk., 1958, Bd 102, Heft 3/4, S. 481—500.
- Matthes D., Guhl W. Sessile Ciliaten der Flusskrebse. — Protistologica, 1973, t. 9, N 4, p. 459—470.
- Nenninger U. Die Peritrichen der Umgebung von Erlangen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Wirtsspezifität. — Zool. Jahrb., Abt. für System., Ökol. und Geogr. der Tiere, 1948, Bd 77, S. 169—266.
- Precht H. Epizoen der Kieler Bucht. — Nova Acta Akad., Leop. Carol. Halle, 1935, Neue Folge, Bd 3, N 15, S. 405—474.
- Precht H. Die Struktur der Stieles bei den Sessilia. — Arch. Protistenk., 1935, Bd 85, S. 234—250.
- Scheubel J. Die sessilen Ciliaten unserer Süßwasserfische unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Apiosoma* Blanchard. — Zool. Jahrb., Abt. für System., Ökol. und Geogr. der Tiere, 1973, Bd 100, S. 1—63.
- Stein Fr. Ritter von. Die Infusionsthier auf ihre Entwicklung untersucht. Leipzig, W. Engelmann, 1854, S. 1—265.
- Stiller J. Szájoszorús csillók — Peritricha. — Magyarország Allatvilága (Fauna Hungariae), 1971, ábrával. 105, p. 1—245. Kötet I. Protozoa, Füzetek 11. Budapest, Akadémiai Kiadó.
- Tai Li-sun. Notes on freshwater Protozoa of Peiping. — Science Reports of National Tsing Hua University, 1931, ser. B, Biol. and Psychol. Sciences, vol. 1, N 1, p. 1—61.
- Wailes G. H. Canadian Pacific Fauna. 1. Protozoa. II. Ciliata. I. Suctorina. — Toronto, Univ. of Toronto Press, Fisheries Research Board of Canada, 1943, p. 1—46.

УДК 593.191.13 : 591.16

Исследование наличия генетического обмена в жизненном цикле *Crithidia oncopelti* (Protozoa, Kinetoplastmonada). Крылов М. В., Самовар А. Г., Подлипаев С. А., Хаецкий А. С. — В кн.: Жизненные циклы простейших. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1984, с. 4—25. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 129).

Полученные селекцией в постепенно повышающихся концентрациях антибиотиков, устойчивые к 20, 50, 100 мкг/мл циклогексимида и к 2,5 мг/мл хлорамфеникола, штаммы *C. oncopelti* ( $Chx^{R20}$ ,  $Chx^{R50}$ ,  $Chx^{R100}$ ,  $Cap^{R2.5}$ ) сохраняют резистентность к соответствующим ингибиторам в течение 106, 28, 105, и 86 пассажей или, примерно, 455, 120, 450 и 280 клеточных генераций в отсутствие антибиотиков. Перекрестная устойчивость между резистентными к циклогексимида и хлорамфениколу штаммами отсутствовала.

Стабильность и специфичность полученных признаков резистентности позволили использовать их в качестве генетических маркеров в экспериментах по исследованию наличия генетического обмена у *C. oncopelti*.

При последовательном действии циклогексимида и хлорамфеникола на культуры смеси штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2.5}$  (M) и на контрольные культуры отдельных штаммов — чувствительного и родительских штаммов  $Chx^{R100}$ ,  $Cap^{R2.5}$  устойчивыми к обоим ингибиторам оказались лишь культуры M. Из этой культуры M были выделены клоны с двойной резистентностью, что свидетельствует о происхождении рекомбинантного фенотипа от одной клетки, т. е. от одного генома.

Так как в контрольных культурах родительских штаммов  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2.5}$  ни в одном случае не было зафиксировано появления фенотипа с двойной резистентностью, то можно исключить возможность образования этого фенотипа в результате мутации у критидий одного из родительских штаммов. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о наличии генетического обмена между штаммами  $Chx^{R100}$  и  $Cap^{R2.5}$ .

Опыты по исследованию влияния культуральных жидкостей на передачу резистентности между штаммами критидий показали отсутствие такого влияния, что свидетельствует о необходимости, по всей вероятности, контакта клеток для протекания процесса генетического обмена. Ил. 8, библи. 28 назв.

УДК 593.161.13.576

Множественные формы малатдегидрогеназы (К. Ф. 1.1.1.37) у лептонад (*Mastigophora*, *Trupanosomatidae*). Белова Л. М. — В кн.: Жизненные циклы простейших. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 26—34. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 129).

Проведен изосимный анализ с использованием денситометрического метода пМДГ у 505 клонов лептонад, относящихся к 3 видам (*Leptomonas peterhoffi*, *L. occidentalis*, *L. nabiculae*) и 5 изолятам, определенным до рода. Лептонады выделены из хищных клопов семейства Nabidae. Число изосимов, их электрофоретическая подвижность и количественный анализ позволяют предположительно считать, что у изученных, близких в филогенетическом отношении лептонад имеется диплоидный набор хромосом и пМДГ кодируется двумя локусами, возникшими в результате дупликации. Сходство и различие в числе и электрофоретической подвижности изосимов пМДГ можно использовать для таксономических целей. Ил. 8, табл. 5, библи. 21 назв.

УДК 593.161.13

Новые виды низших трипанозоматид из полужесткокрылых (Heteroptera) семейств Gerridae и Nabidae: стадии их жизненных циклов в природе и при культивировании в лаборатории. Подлипаев С. А. — В кн.: Жизненные циклы простейших. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 35—47. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 129).

Описаны новые виды низших трипанозоматид из северо-запада СССР: *Blastocri-thidia gerricola* (из *Gerris lacustris*); *Leptomonas peterhoffi*, *L. occidentalis*, *L. nabiculae* (из *Nabicula flavomarginata*), а так же *Leptomonas* sp. (из *Nabicula lim-bata*). В клопах семейства Nabidae низшие трипанозоматиды отмечены впервые. Все описанные изоляты выделены в аксеничные культуры на жидкую и твердую питательную среду. Выделено несколько фенотипических классов колоний. Высказано предположение об использовании спектра полиморфности колоний в систематике трипанозоматид. Ил. 78, библи. 38 назв.

Современные представления о жизненных циклах фораминифер. Воронова М. Н., Михалевиц В. И. — В кн.: Жизненные циклы простейших. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 48—66. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 129).

На световом и электронномикроскопическом уровне рассмотрено строение гамет *Cibicides lobatulus* и особенности его гаметогенеза, а также особенности жизненного цикла этого гаметогамного вида с ядерным дуализмом гамонтов и агамонтов. Проведено сравнение полученных цитологических данных с данными по жизненным циклам и строению гамет у других изученных ранее видов фораминифер. Дается обобщенная схема всех известных в настоящее время циклов развития фораминифер: а) одноядерных, б) с ядерным дуализмом агамонтов, в) с ядерным дуализмом как агамонтов, так и гамонтов. Приводится гистограмма распределения эквивалентных диаметров зародышевых камер у раковин агамонтов и гамонтов *Cibicides lobatulus* и некоторые данные по морфологии раковин половой и бесполой генераций в других таксонах фораминифер (текстулярииды, атаксофрагминиды, миллиолиды, нодозарииды). Рассматривается положение жизненных циклов фораминифер в общей смене ядерных фаз у разных групп эукариот. Ил. 29, библ. 71 назв.

УДК 593.191.1.576.

Фауна и особенности жизненных циклов моноцистид северо-запада СССР (Sporozoa, Gregaripomorphia). Фролов А. О. — В кн.: Жизненные циклы простейших. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 67—73. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 129).

На северо-западе СССР изучалась фауна моноцистид из семенных мешков дождевых червей *Allolobophora caligenosus*, *Dendrobena sp.*, *Eisenia foetida*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*. В общей сложности выявлено 9 видов моноцистид: *Monocystis agilis*, *M. arcuata*, *M. lumbrici*, *M. mammalia*, *M. ventrosa*, *Rhynchocystis caudata comb. nov.*, *R. pilosa*, *R. porrecta*, *Zygocystis cometa*. Стадии развития грегариин обнаружены у широко распространенного вида *Eisenia foetida*. Приводится описание выявленных стадий жизненного цикла указанных моноцистид, в том числе одиночных трофозонтов *Zygocystis cometa* и сизигиев *Monocystis agilis* и *M. mammalia*, а также данные по интенсивности и экстенсивности инвазии и приуроченности грегариин к определенным видам хозяев. Отсутствие в содержимом семяприемников и в коконах дождевых червей ооцист моноцистид позволяет предположить, что выведение ооциста во внешнюю среду не связано с семяпроводами хозяев. Вместе с тем показано, что часть ооцист может выводиться из полости тела дождевых червей с экскретами. Ил. 18, библ. 9 назв.

УДК 593.17

Жизненные циклы и систематика родов групп Scyphidia, Heteropolaria, Zoothamnium и Cothurnia (класс Peritricha). Янковский А. В. — В кн.: Жизненные циклы простейших. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1985, с. 74—100. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 129).

Типовой вид (ТВ) *Scyphidia*, *S. rugosa*, неопределимый. Это, вероятно, стадия в развитии колониального вида. Род *Scyphidia* ликвидируется, и часть его видов распределяется между родами *Scyphidiella*, *Mantoscaphidia*, *Myoscyphidia*, *Speleoscaphidia* и *Riboscaphidia*. Стадия *Discophyson liberus gen. n., sp. n.* с 2 зооидами, прикрепленная вздутием стебелька (физионом) к детриту, может соответствовать виду *S. rugosa* Дюжардена. Тщательно анализируется род *Heteropolaria*; *Epistylis chattoni* принадлежит к группе *Myoschiston*, а другие виды без мионемы к *Cyclostipes* (с базальным кольцом) и *Heteropolaria* (с базальным диском). ТВ рода *Myoschiston* обозначен впервые (*M. carcini*). Род *Zoothamnium* (ТВ *Z. niveum*) ограничен диморфными видами с макронтами; мономорфные виды составляют род *Mesothamnium gen. n.* (ТВ *M. hiketes*). *Cothurnia* ограничена видами с одним зооидом в раковине (ТВ *C. maritima*); *Sincothurnia gen. n.* (ТВ *C. sinuosa*, из группы *C. compressa*) включает колониальные виды с 2 зооидами. Филлокариды несут группу видов с облигатным диморфизмом стебелька — *Dimorphocothurnia* *Ik.*, ТВ *C. nebaliae*. Род *Cothurnopsis* *Entz*, который ранее всегда игнорировали и понимали неправильно, перитрих, предложенных в тезисах (1976), в списке (1980) и в данной статье. Их можно принять как четкие подроды у полиморфных родов, таких как *Vorticella*, *Epistylis*, *Opercularia*, *Lagenophrys* и др. Ил. 6, библ. 53 назв.

Attempts to find out genetic exchange in the life cycle of *Crithidia oncopelti* (Protozoa, Kinetoplastmonada). Krylov M. V., Samovarov A. G., Podlipaev S. A., Hayetsky A. S. — In: Life cycles of Protozoa. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 129. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, 1985 p. 4—25.

Obtained by selection in constantly rising antibiotic concentrations strains of *Crithidia oncopelti* ( $Chx^{R20}$ ,  $Chx^{R50}$ ,  $Chx^{R100}$ ,  $Cap^{R2.5}$ ) resistant to, 20, 50, 100 mg/ml of cycloheximid and 2.5 mg/ml of chloramphenicol maintain resistance to certain inhibitors during 106, 28, 105 and 86 passages or about 455, 120, 450 and 280 cell generations in the absence of antibiotics. There was no cross-resistance between strains resistant to cycloheximid and chloramphenicol.

Stability and specificity of the obtained characters of resistance allowed to use them as genetic markers in the experiments to find out if there is genetic exchange in *C. oncopelti*. Cycloheximid and chloramphenicol exercising successive action on cultures of mixed strains  $Chx^{R100}$  and  $Cap^{R2.5}$  (*M*) on control cultures of some strains, i.e. sensitive and parental strains  $Chx^{R100}$ ,  $Cap^{R2.5}$ , only *M* cultures proved resistant to both inhibitors. Released from this *M* culture have been clones with double resistance which testifies to the origin of recombinant phenotype from one cell, i. e. from one genome.

Since in control cultures of parental strains  $Chx^{R100}$  and  $Cap^{R2.5}$  appearing of phenotype with double resistance was never fixed, one may eliminate a possibility that this phenotype may form as a result of mutations in *Crithidia* of one of parental strains. Thus the results obtained show genetic exchange between strains  $Chx^{R100}$  and  $Cap^{R2.5}$ .

Experiments on the influence of culture fluids on transmission of resistance between *Crithidia* strains have shown no such influence. This in all probability points out that contact between cells is necessary to promote the process of genetic exchange.

Multitudinous forms of malate dehydrogenase (E. C. 1.1.1.37) in leptomonades (Mastigophora, Trypanosomatidae). Below L. M. — In: Life cycles of Protozoa. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 129, Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, 1985, p. 26—34.

Isozymic analysis has been performed using densitometric method mMDH in 505 clones of leptomonades belonging to 3 species (*Leptomonas peterhoffi*, *L. occidentalis*, *L. nabiculae*) and 5 isolates, identified to a genus. Leptomonades have been released from predatory bugs of the family Nabidae. The number of isozymes, their electrophoretic mobility and quantitative analysis allow assume that the studied phylogenetically close leptomonads have diploid chromosome set and mMDH is encoded by two loci that have arisen as a result of duplication. Similarities and differences in the number and electrophoretic mobility of mMDH isozymes can be used for taxonomic purposes.

New species of lower trypanosomatids from Heteroptera families Gerridae and Nabidae: stages of their life cycles in nature and in laboratory. Podlipaev S. A. — In: Life cycles of Protozoa. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 129. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, 1985, p. 35—47.

The article describes new species of lower trypanosomatids from the north-western USSR: *Blastocrithidia gerricola* (from *Gerris lacustris*); *Leptomonas peterhoffi*, *L. occidentalis*, *L. nabiculae* (from *Nabica flavomarginata*), and *Leptomonas sp.* (from *Nabica limbata*). It is for the first time that lower trypanosomatids have been found in of the family Nabidae. All isolates described have been released into axenic cultures on fluid and solid culture medium. Several phenotypical classes of colonies are distinguished. The author suggests use the spectrum of colonies polymorphism in trypanosomatids systematics.

Recent concept on the life cycles of the foraminifera. Voronova M. N., Mikhalovich V. I. — In: The life cycles of the protozoa. Proc. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR, 1985, p. 48—66.

The gametes structure of the *Cibicides lobatulus* and the features of its gametogenesis, as well as the features of the life cycle of this gametogamic species with the nuclear dualism of its gamonts and agamonts was examined by light and electron microscopy. Cytological data on *Cibicides lobatulus* are compared with those on the life cycles and the gametes structure of the other foraminiferal species studied before. The generalised scheme of all known at present time foraminiferal life cycles is given, namely: a) uninuclear, b) with nuclear dualism of gamonts, c) with nuclear dualism

both of agamonts and gamonts. The histogram of the distribution of equivalent proloculus diameters of agamonts and gamonts shells of *Cibicides lobatulus* and some morphological data of micro- and megalosphaeric shells in some other foraminiferal taxa (Textulariida, Ataxophragmiida, Miliolida, Nodosariida) are presented. The position of the foraminiferal life cycles within those of different eucariotic groups is discussed.

Fauna and peculiarities of life cycles of monocystids in the north-western USSR (Sporozoa, Gregarinomorpha). Frolov A. O.— In: Life cycles of protozoa. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 129. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, 1985, p. 67—73.

A study has been performed of the fauna of monocystids from seed sacs of earthworms *Allolobophora caliginosa*, *Dendrobena* sp., *Eisenia foetida*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*. In total 9 species of monocystids have been revealed: *Monocystis agilis*, *M. arcuata*, *M. lumbrici*, *M. mammalia*, *M. ventrosa*, *Rhynchocystis caudata* comb. nov., *R. pillosa*, *R. porrecta*, *Zygocystis cometa*. Stages of development have not been found in the widely spread species *Eisenia foetida*. The article describes the revealed stages of life cycles of the above monocystids, among them single trophozoites *Zygocystis cometa* and syzygy *Monocystis agilis* and *M. mammalia* and also includes data on intensity and extensity of invasion and connection between gregarines and certain species of hosts. The absence of monocystid oocysts in contents of seminal receptacles and in cocoons of earthworms allows us to assume that release of oocysts into the external environment is not through host's vas deferens. It has been shown that a part of oocysts can be released from body cavity of earthworms with excretions.

Life cycles and taxonomy of generic groups Scyphidia, Heteropolaria, Zoothamnium and Cothurnia (class Peritricha). Janowski A. W.— In: Life cycles of Protozoa. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 129. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, 1985, p. 74—100.

Type species (TS) of *Scyphidia*, *S. rugosa*, is unrecognizable and represents presumably a stage in development of colonial species. Genus *Scyphidia* is suppressed, and part of its species are distributed among *Scyphidiella*, *Mantoscyphidia*, *Myoscyphidia*, *Speleoscyphidia* and *Riboscyphidia*. A stage with 2 zooids of *Discophyson liberus* gen. n., sp. n., anchored by stalk swelling (physon) in detritus, may correspond to Dujardin's *S. rugosa*. Genus *Heteropolaria* is thoroughly analyzed; *Epistylis chattoni* belongs to *Myoschiston* group, while other species, without myoneme, belong to *Cyclostipes* (with basal ring) and *Heteropolaria* (with basal disc). TS of *Myoschiston* (*M. carcini*) is designated. Genus *Zoothamnium* (TS *Z. niveum*) is limited to dimorphic species with macronts; monomorphic ones constitute *Mesothamnium* gen. n. (TS *Z. hiketes*). *Cothurnia* is limited to species with single zooid within a shell (TS *C. maritima*); *Sincothurnia* gen. n. (TS *C. sinuosa*, of *C. compressa* group) includes colonial species with 2 zooids. Phyllocarids bear group of species with obligate dimorphism of stalk—*Dimorphocothurnia* Jk., TS *C. nebaliae*. Genus *Cothurnopsis* Entz. always ignored and misunderstood before, was validated by author in 1976, and is discussed again. The following genera of peritrichs, proposed in 1976 abstract, in 1980 list and new ones, are diagnosed—*Uvelinus*, *Ampullaster*, *Corixicola*, *Crossothamnium*, *Epicarchesium*, *Ichthyophyllum*, *Insectinicola*, *Spirocochlearia*, *Ophiodiscus* (*Toxopercularia*), *Endogyrinella*, *Thysanotheca*, *Pelagovorticella*, *Apiostyla*, *Apiorrhiza*, *Semicothurnia*, *Circolagenophrys*, *Usconophrys*, *Parapyxicola*, *Patellonema*, *Syncyathella*, *Cyathopercularia*, *Siphonocalyx*; they may be accepted as distinct subgenera within polymorphic genera like *Epistylis*, *Opercularia*, *Vorticella*, *Lagenophrys* etc.

## ИЛЛЮСТРАЦИИ

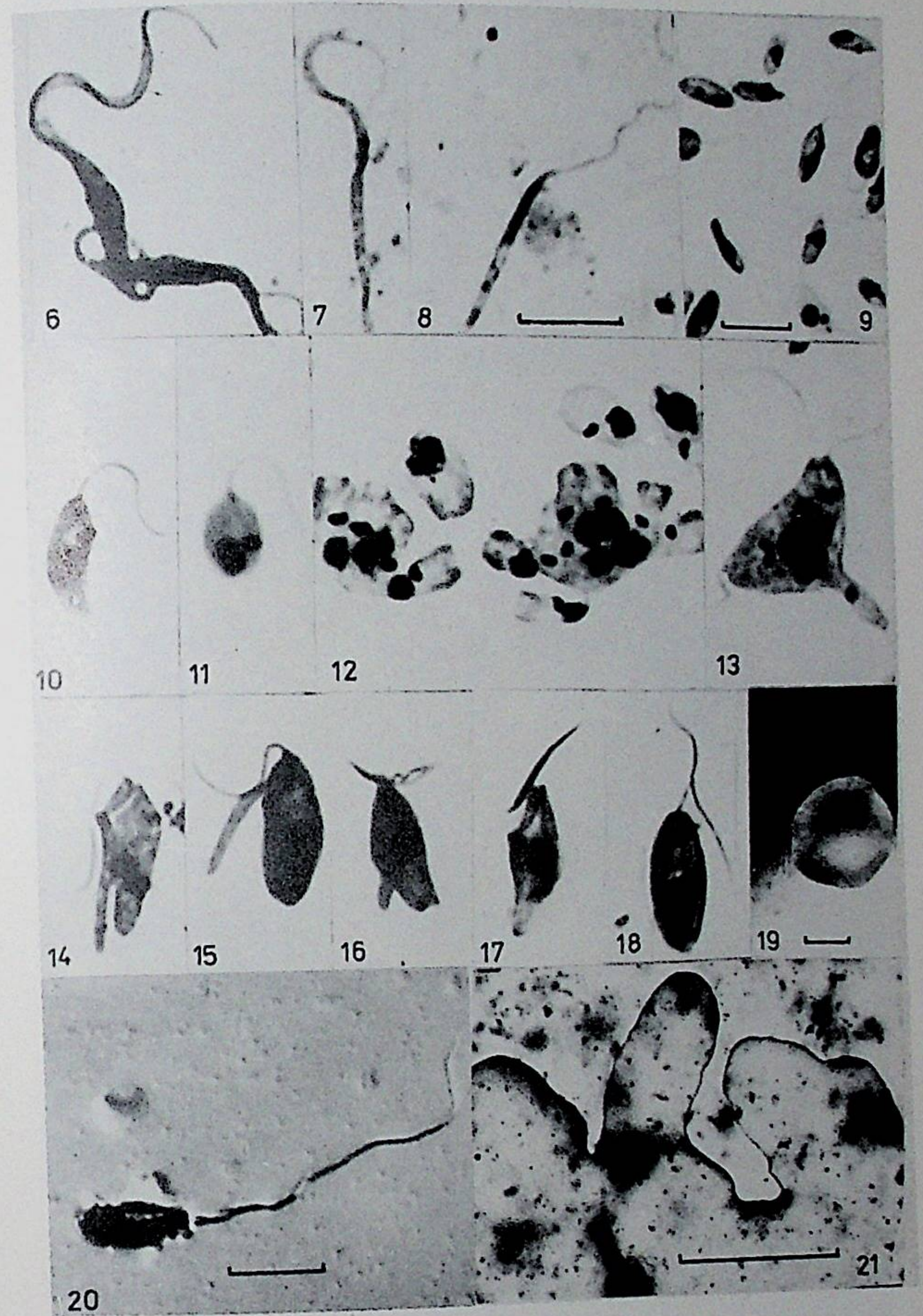


Рис. 6—21. *Blastocrithidia gerricola*.  
6—8 — клетки из кишечника хозяина; 9—18, 20 — клетки из культуры;  
19, 21 — колонии на твердой питательной среде.

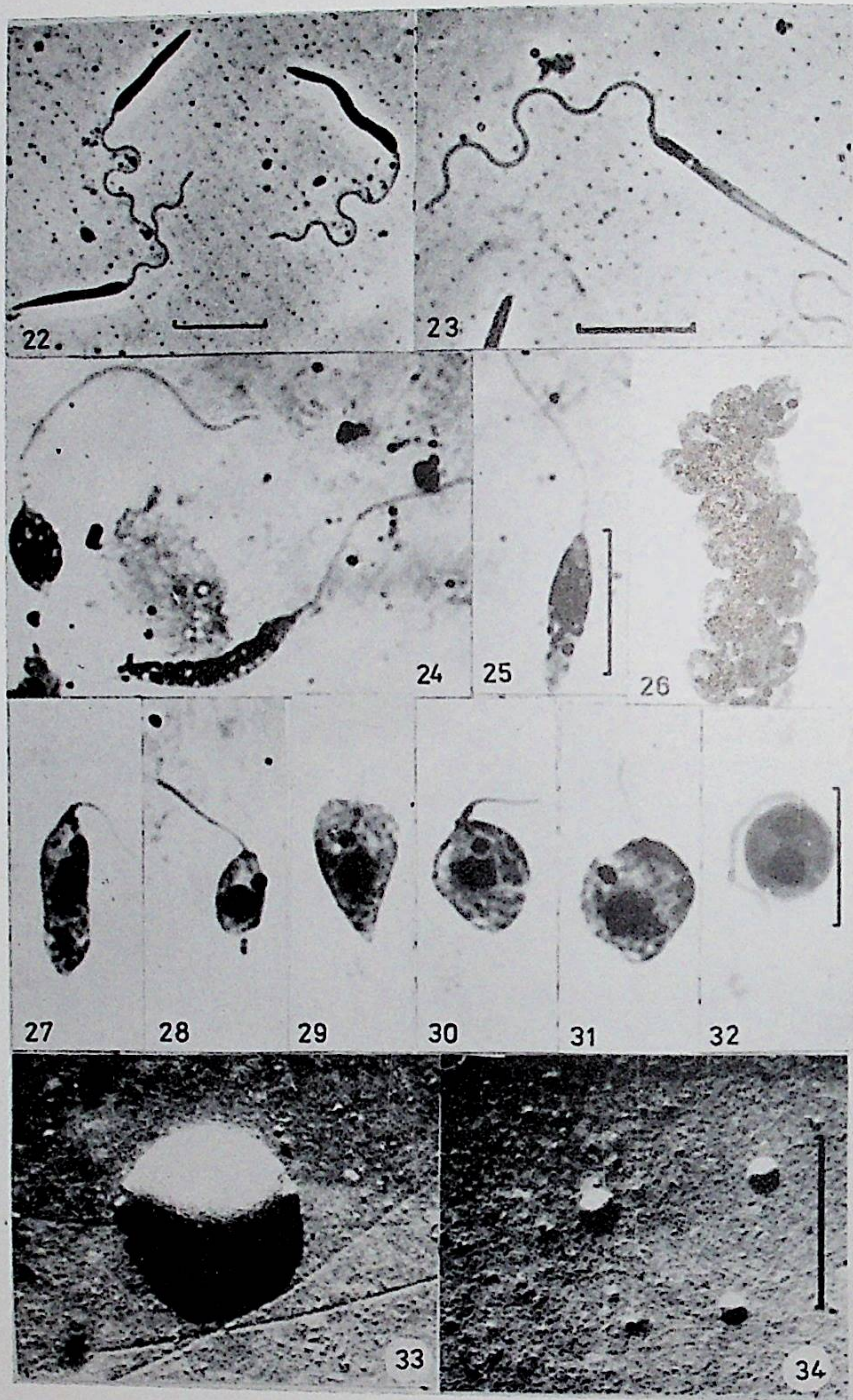


Рис. 22—34. *Leptomonas peterhoffi*.

22, 23 — живые клетки из кишечника хозяина; 24, 25 — окрашенные клетки из кишечника хозяина; 26—32 — клетки из культуры; 33, 34 — колонии на твердой питательной среде.

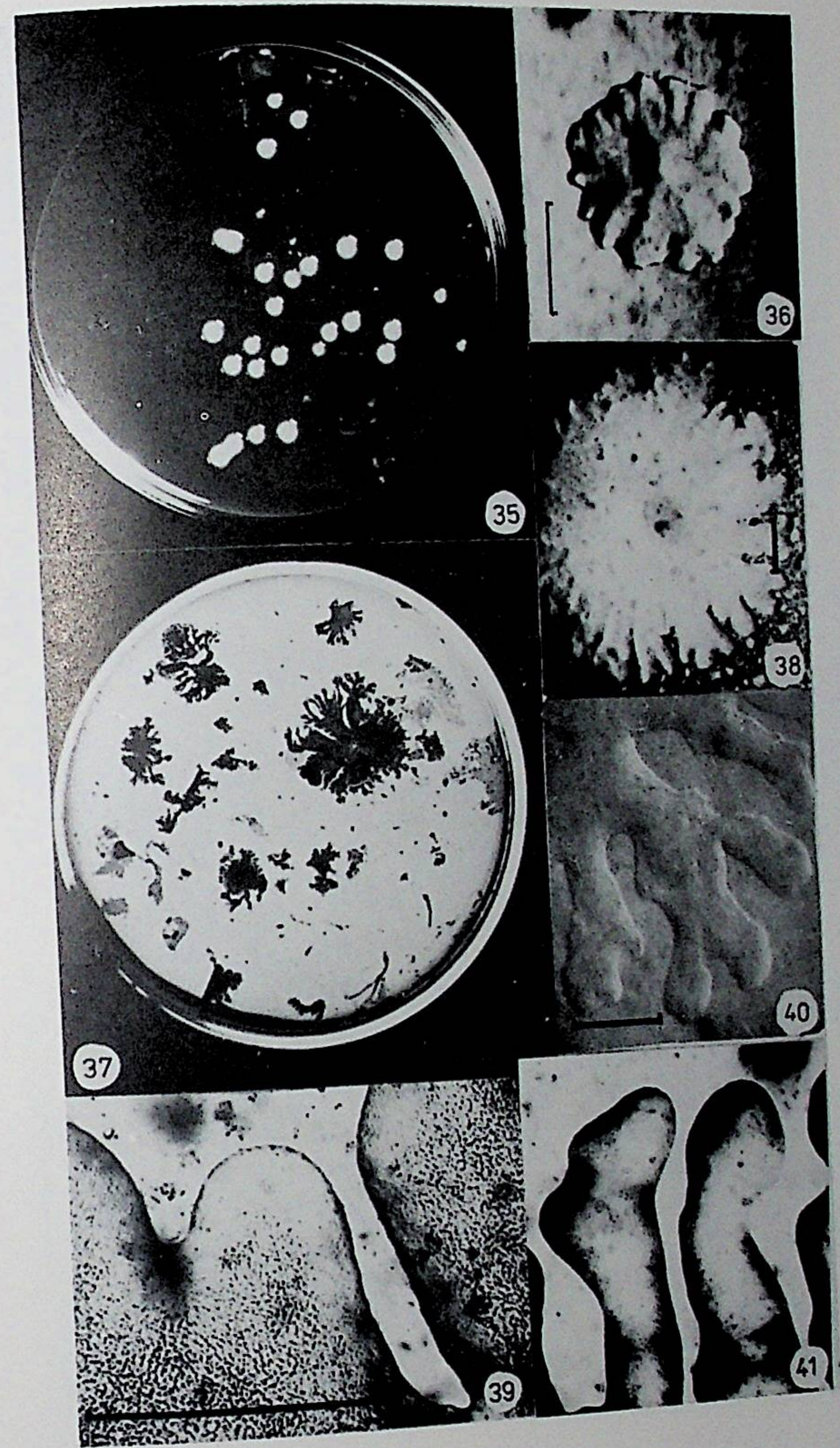


Рис. 35—41. *Leptomonas peterhoffi*, колонии на твердой питательной среде.  
37 — окраска толуидиновым голубым.



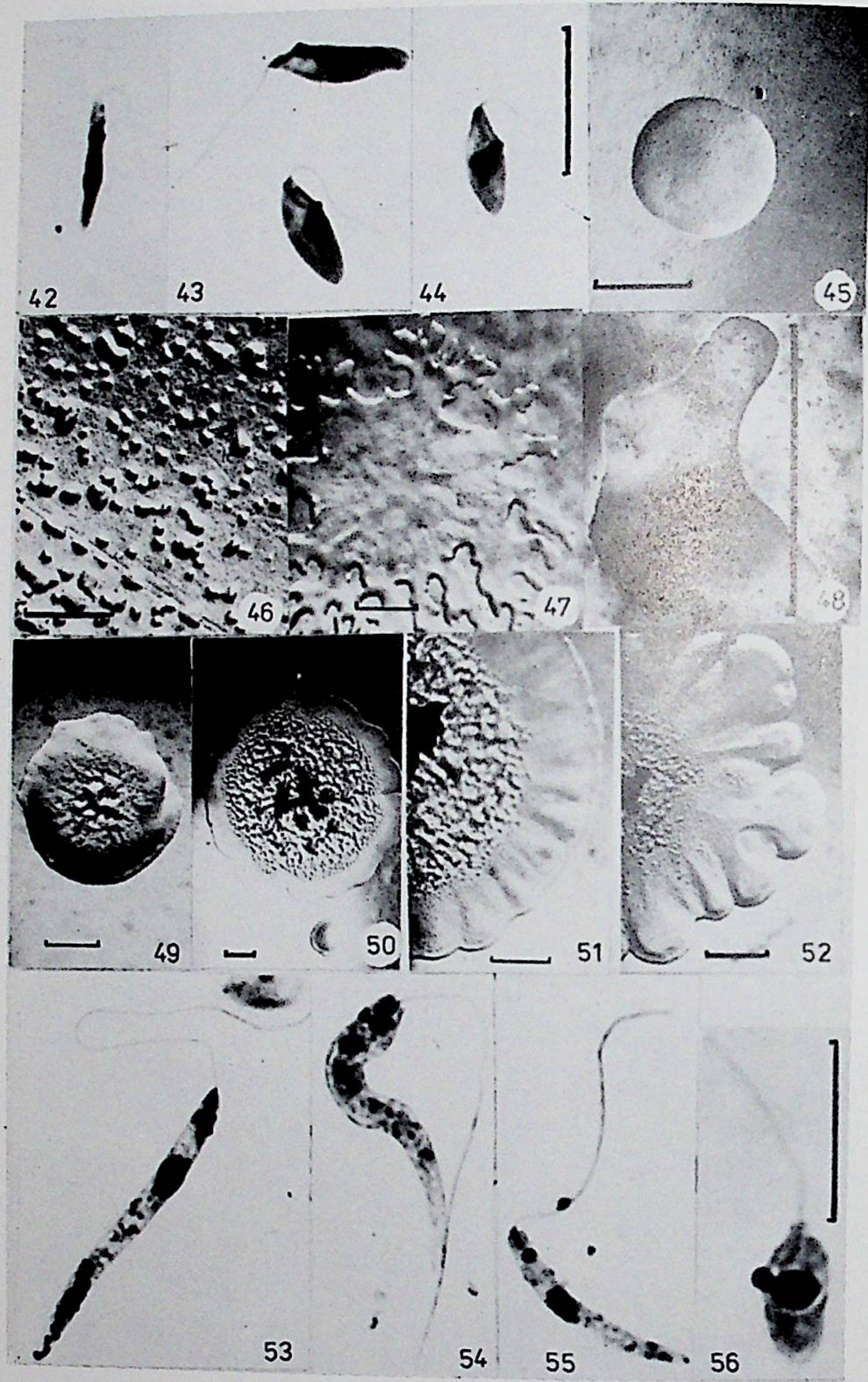


Рис. 42—52. *Leptomonas occidentalis*; 53—56. *Leptomonas nabiculae*.  
 42, 53—55 — клетки из кишечника хозяина; 43, 44, 56 — клетки из культуры; 45—52 — колонии на твердой питательной среде.

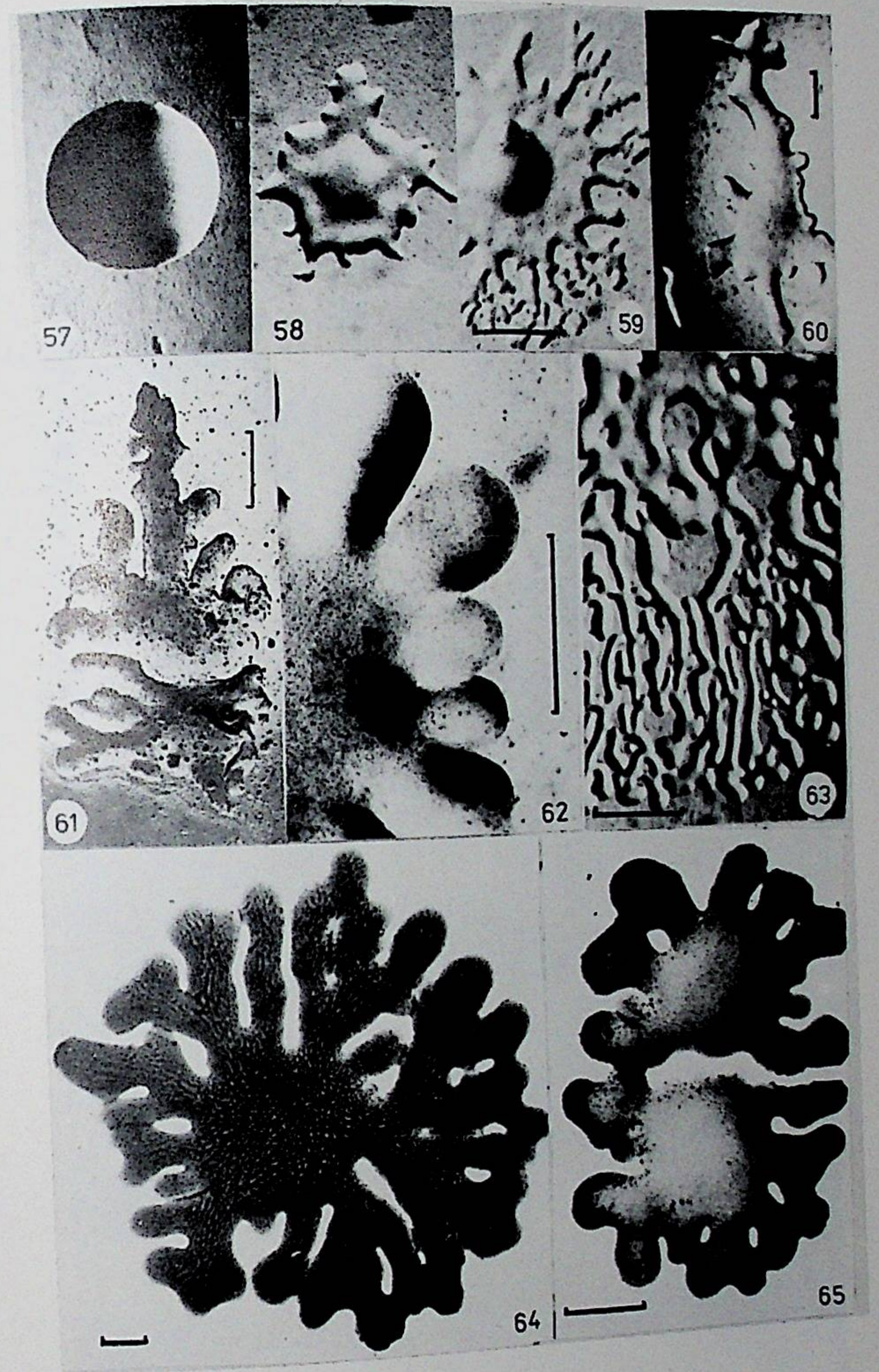


Рис. 57—65. *Leptomonas nabiculae*, колонии на твердой питательной среде.  
 61 — окраска метиленовым синим; 64, 65 — окраска толуидиновым голубым.

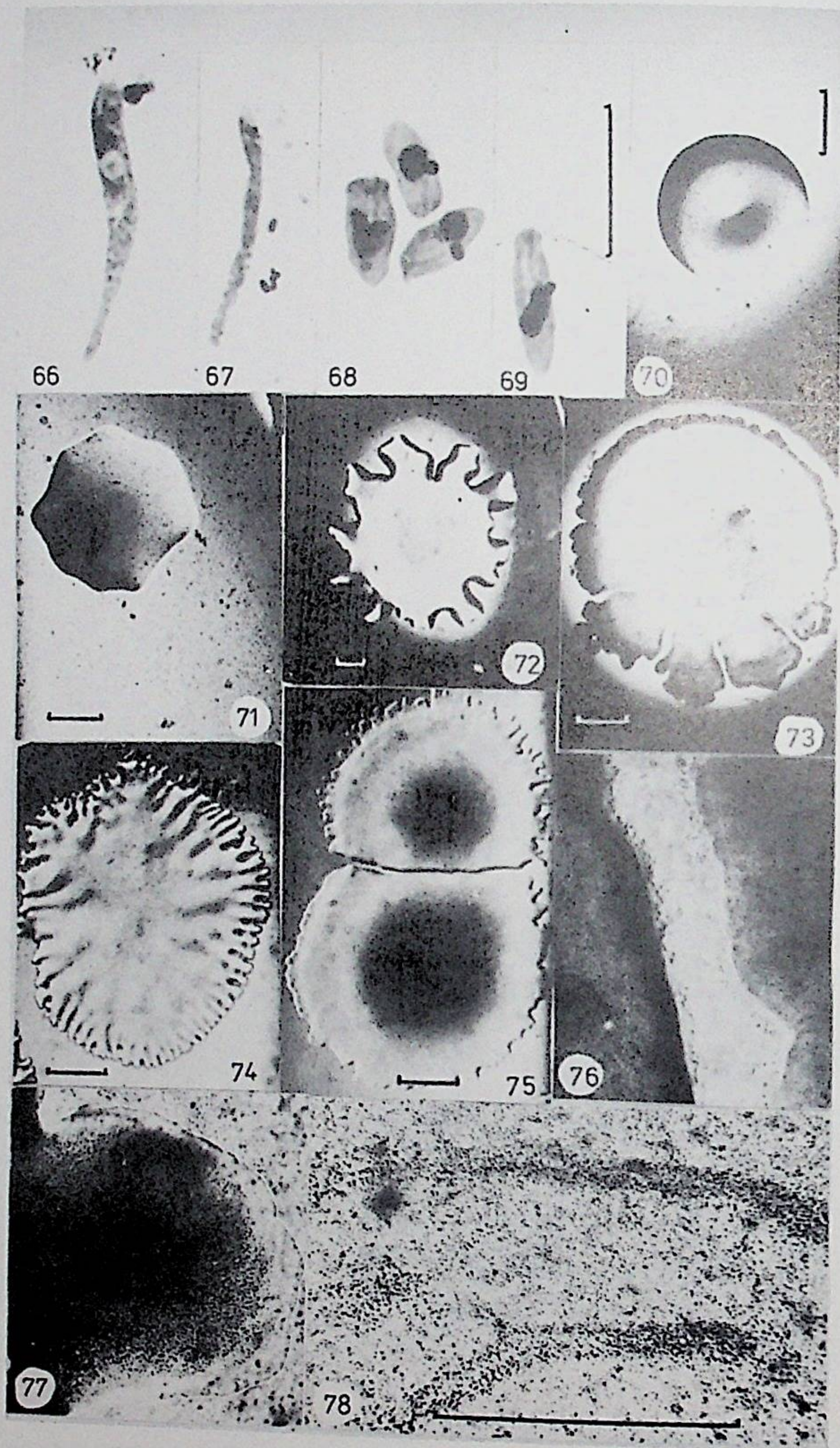


Рис. 66—78. *Leptomonas* sp.  
 66, 67 — клетки из кишечника хозяина; 68, 69 — клетки из культуры;  
 70—78 — колонии на твердой питательной среде; 73 — окраска толуидиновым голубым.

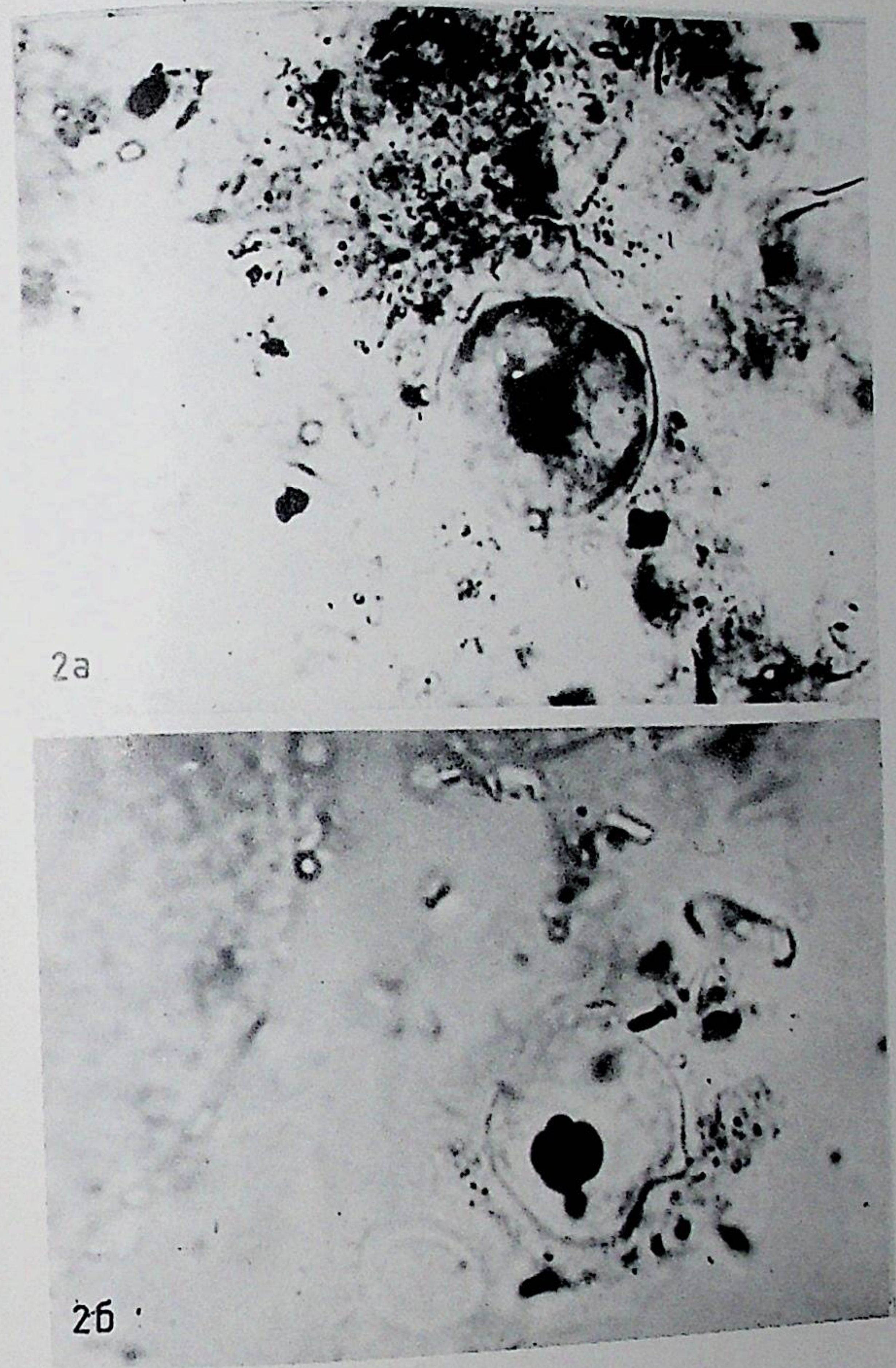


Рис. 2. Зиготы (а, б) *Cibicides lobatulus* (×216), окраска по Фельгену.

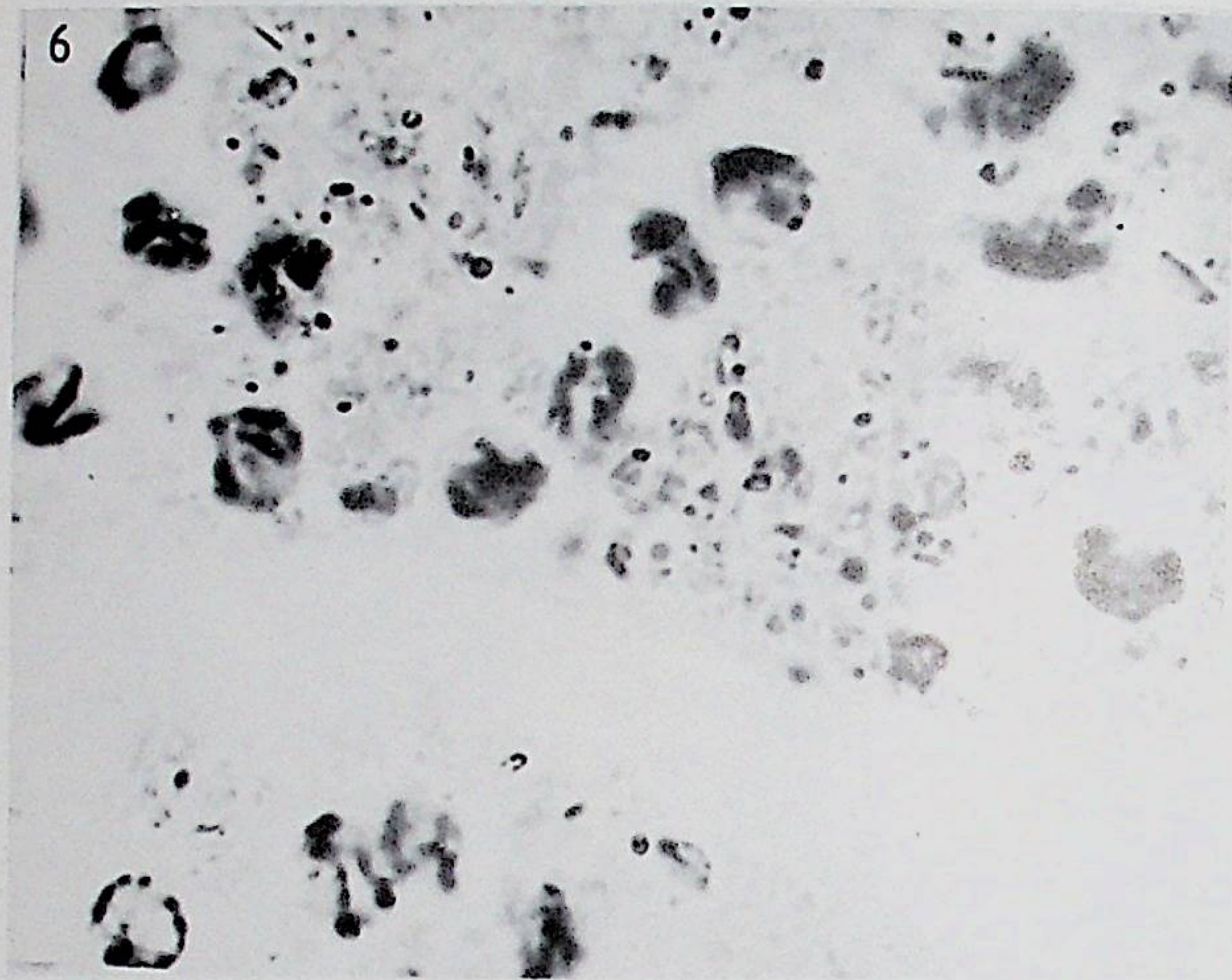


Рис. 6. Мейоз ядер агамонта *Cibicides lobatulus* ( $\times 1200$ ).  
Фельген.

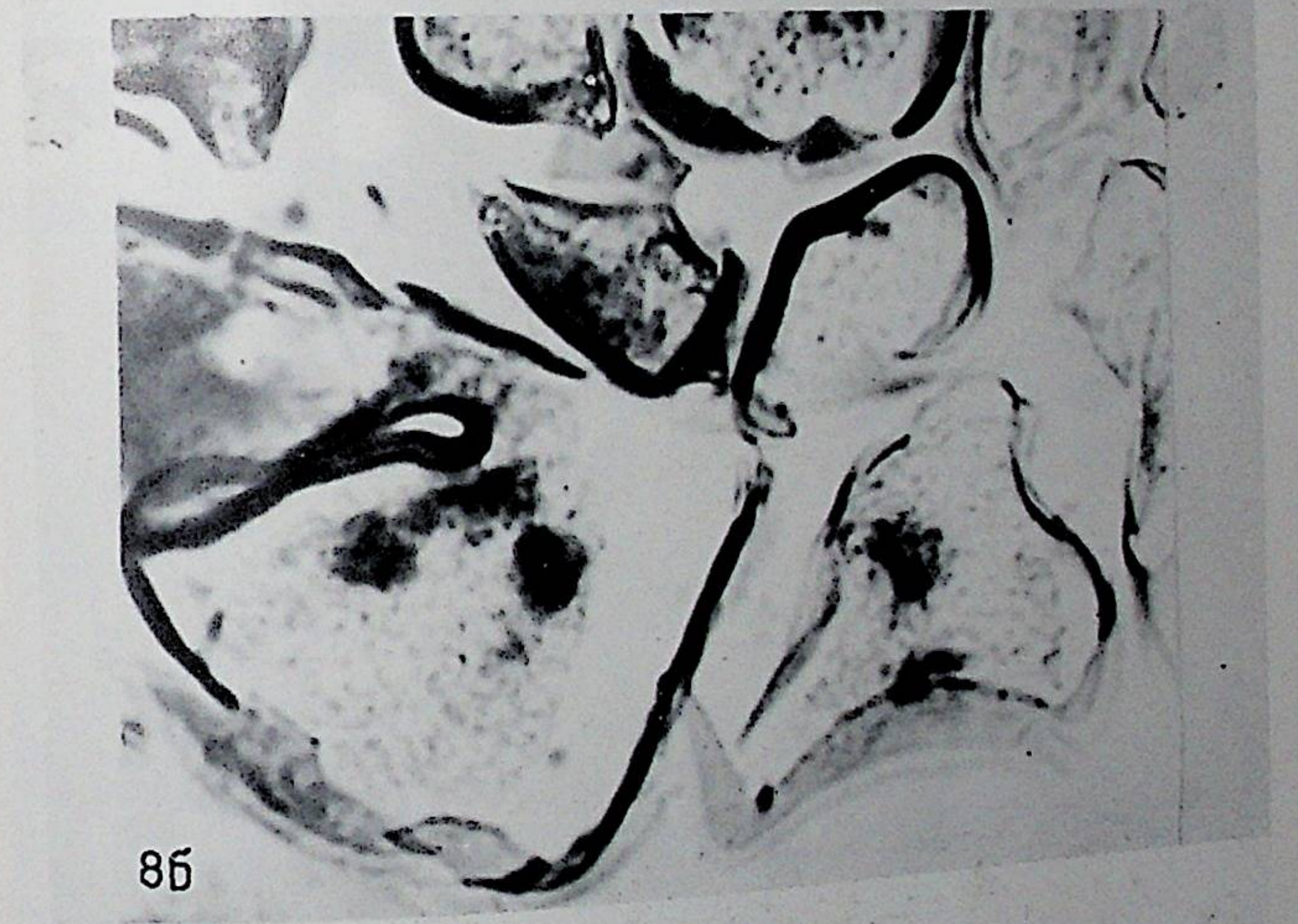


Рис. 8. Дегенерация генеративных ядер агамонта *Cibicides lobatulus*  
(Фельген).  
а —  $\times 1268$ , б —  $\times 4438$ .

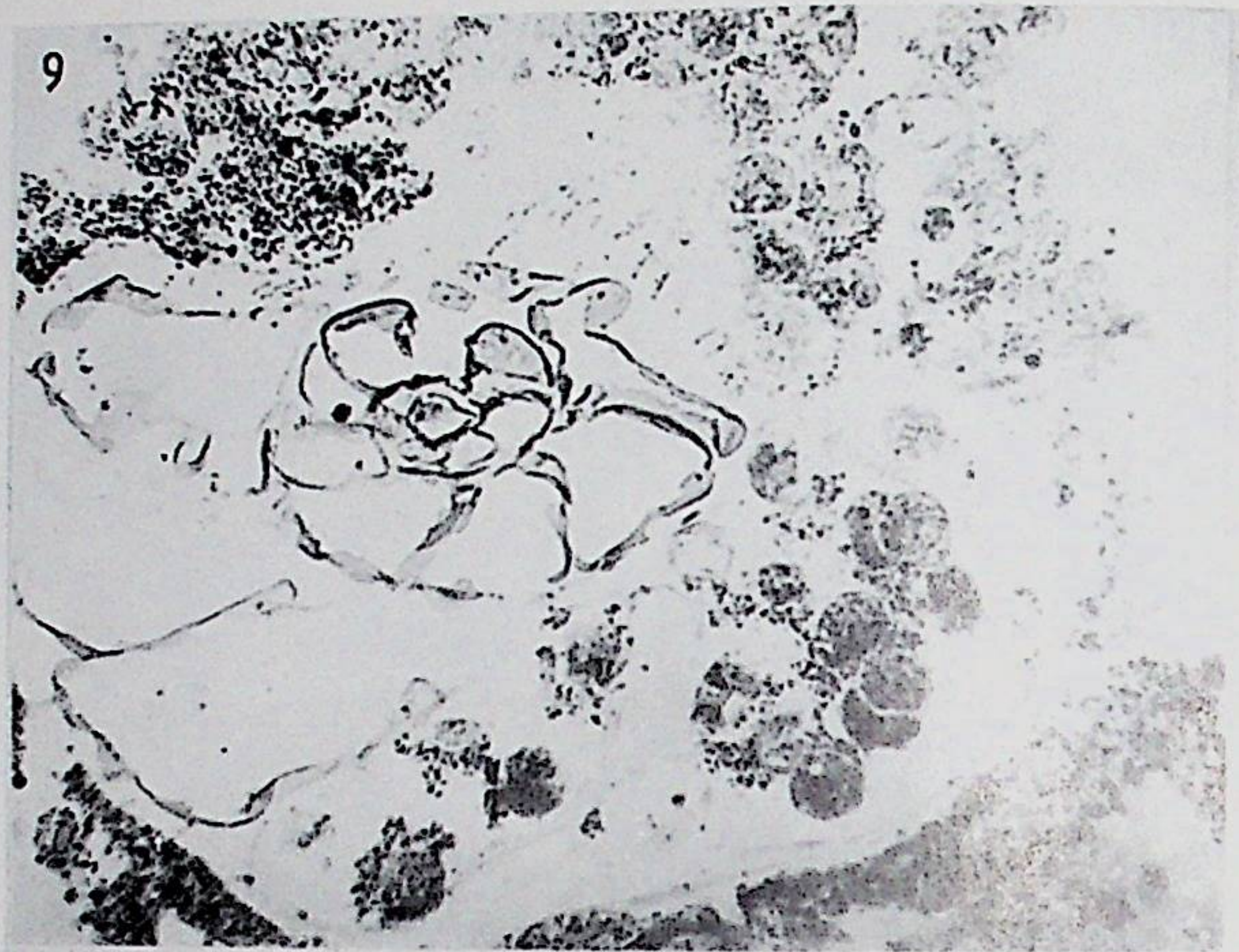


Рис. 9. Агаметы в раковине агамонта *Cibicides lobatulus* (Унна). (×1110).



Рис. 16. Генеративные ядра в пролокуле гамонта *Cibicides lobatulus* (Фельген) (×620).



Рис. 17. Край агаметы *Cibicides lobatulus* с макронуклеусом (×22 000).

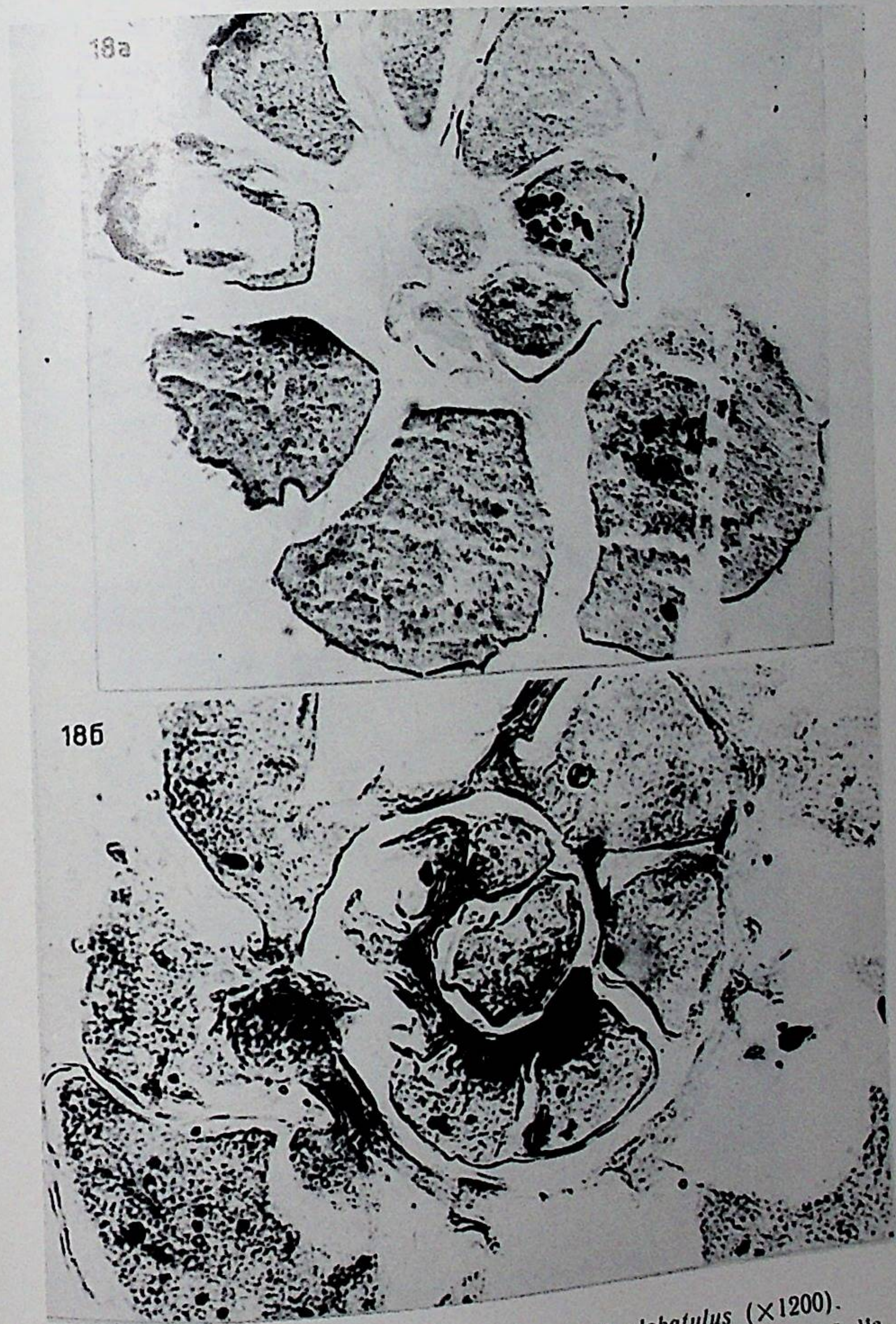


Рис. 18. Макронуклеус гамонта *Cibicides lobatulus* (×1200).  
а — видны нуклеолы (н) и хроматиновые гранулы (хг), б — мигрирующий Ма.

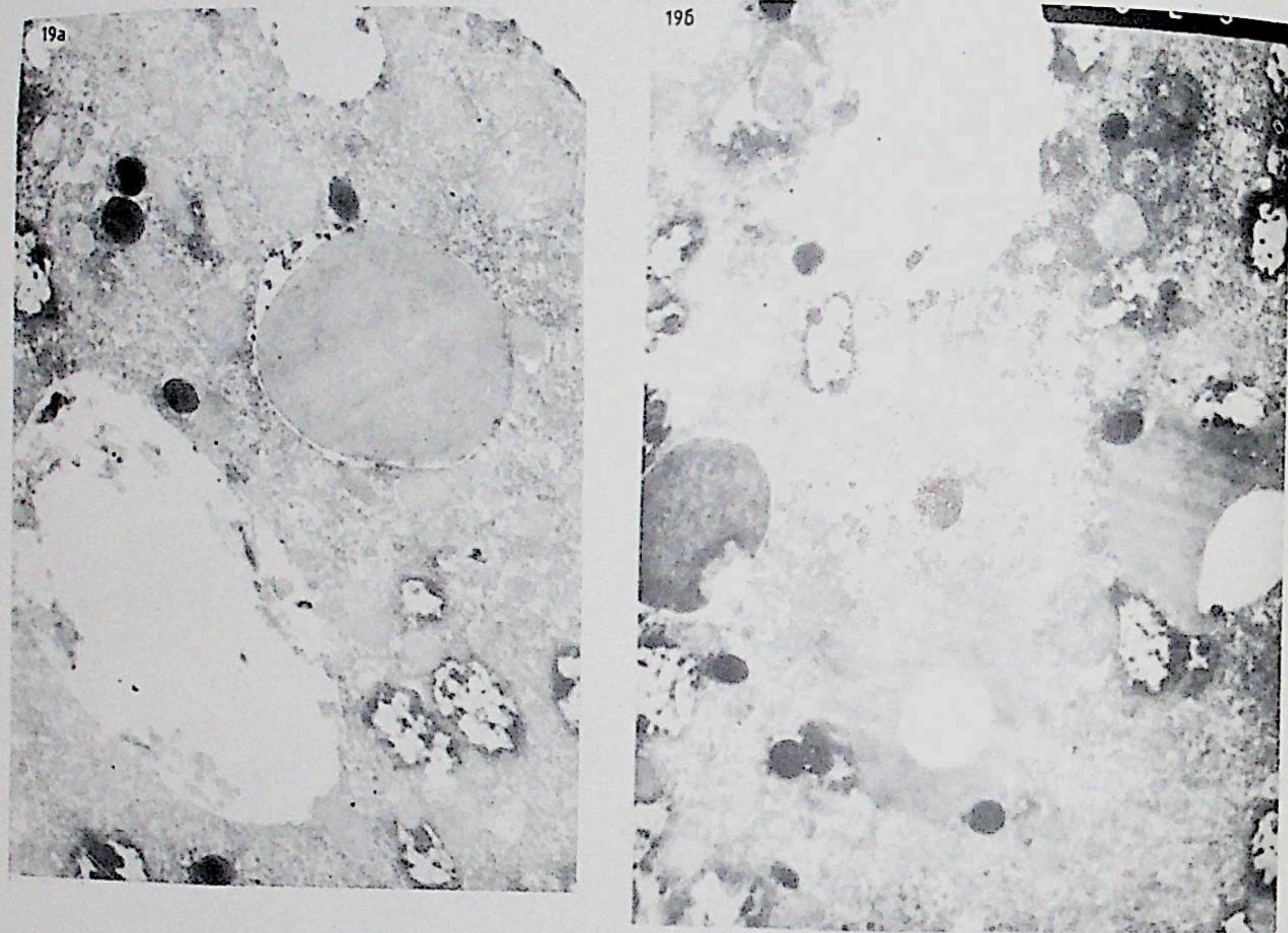


Рис. 19. Микронуклеусы зрелого гамонта *Cibicides lobatulus*.  
а — (×47 000). Ми, фиброзное тельце; б — (×40 000). Ми, участок фибрилл.

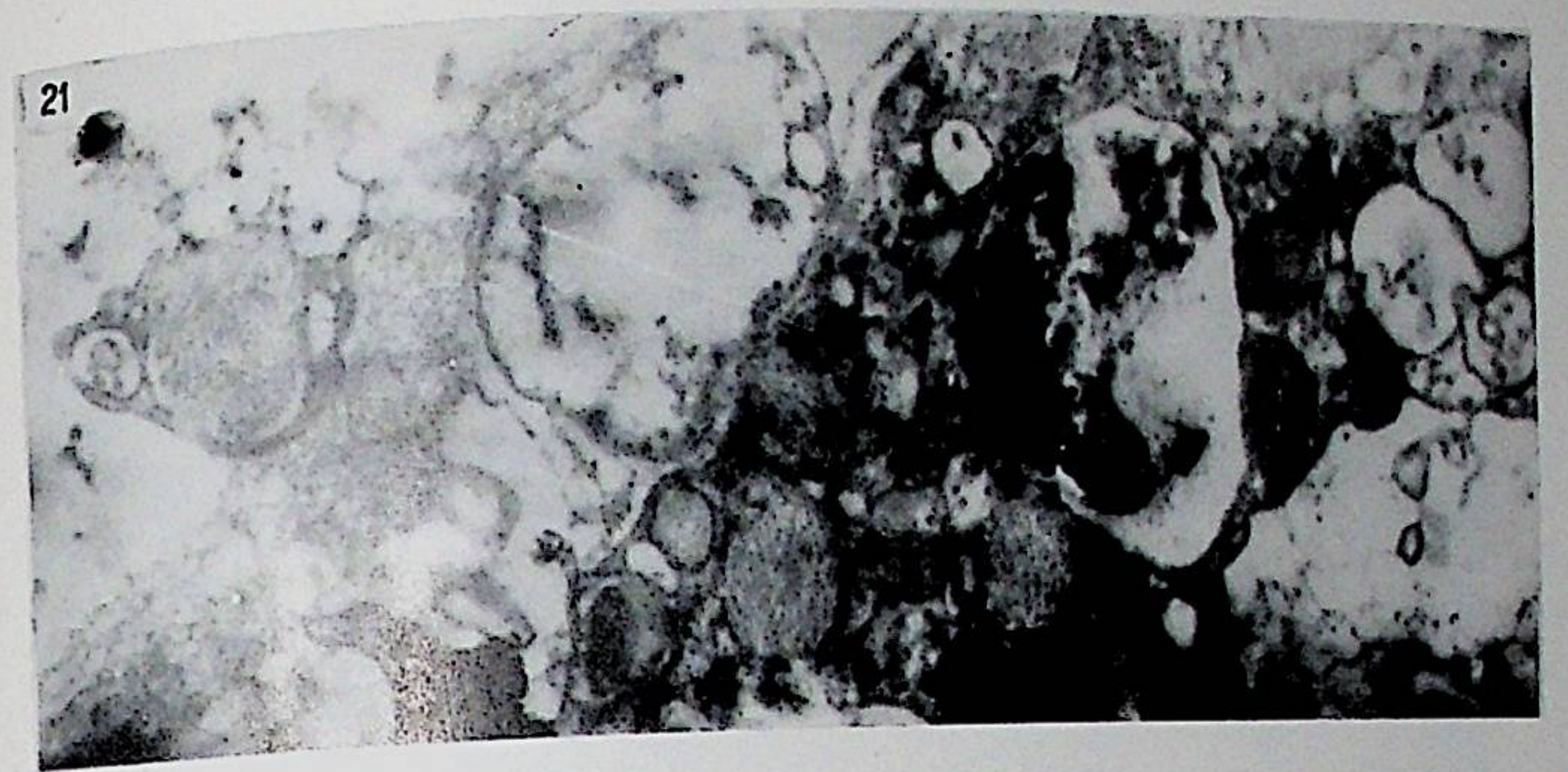


Рис. 21. Участок зрелого гамонта *Cibicides lobatulus* (×40 000), разделенные цитоплазмы на два участка, митохондрии.



Рис. 22. Формирование гамет в зрелом гамонте *Cibicides lobatulus* (×65 000).



Рис. 23. Зрелый гамонт *Cibicides lobatulus* (×33 000), видны ядра и жгутик.

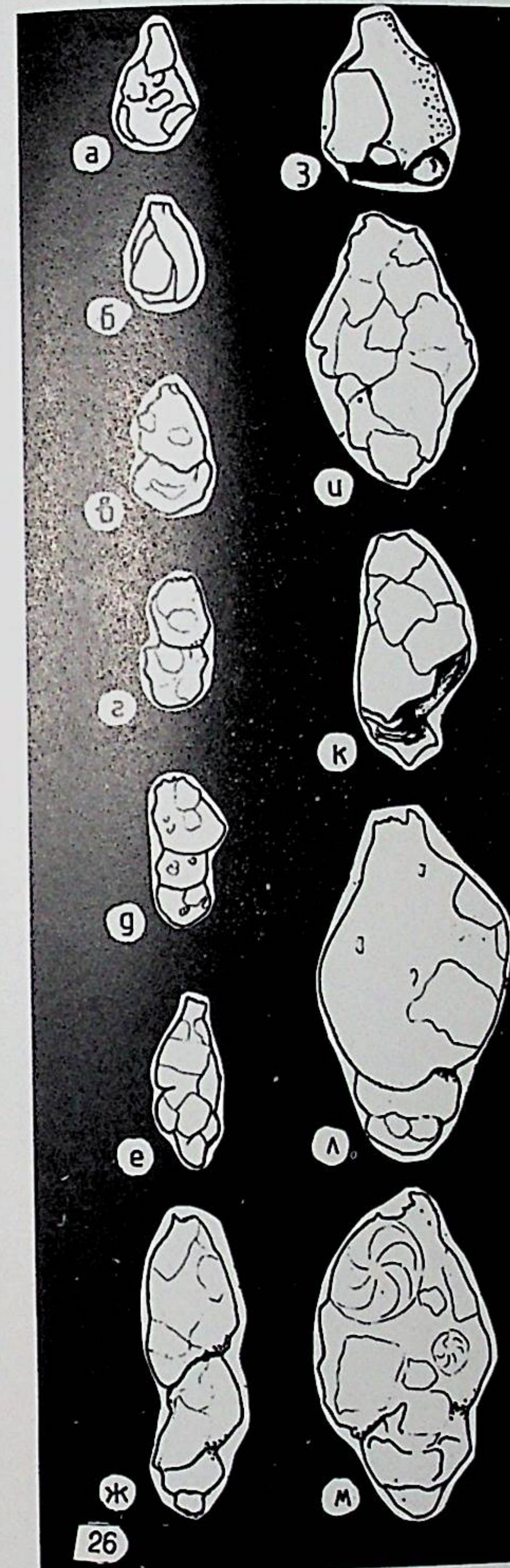


Рис. 26. *Reophax bermudezi* Hofker, 1969.  
а-ж — микросферические, з-м — мегало-  
сферические формы.

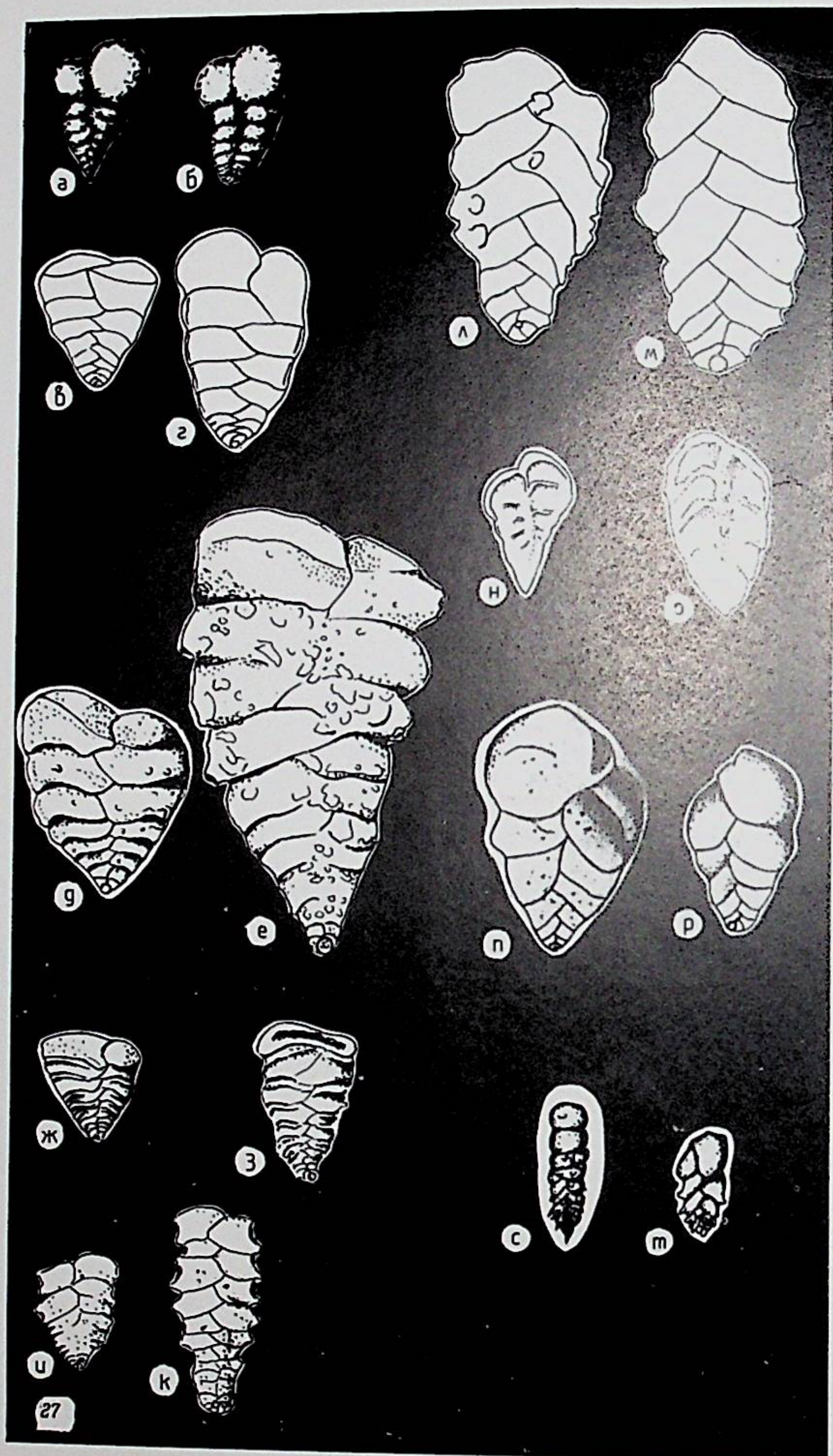


Рис. 27. Микро- (слева) и мегалосферические (справа) генерации у различных текстуляриид и боливинид

a, б — *Textilina agglutinans* (d'Orbigny, 1839); в, г — *T. gramen* (d'Orbigny, 1846); д, е — *Norvanganina pseudorugosa fistulosa* (Mikhalevich, 1973); ж, з — *Textilina ripiena* Mikhalevich, 1973; и, к — *Fissotextularia jtoriana* (Cushman, 1922); л, м — *Textella foliacea occidentalis* (Cushman, 1922); н, о — *Tetragonostomina rhombiformis* Mikhalevich, 1975; п, р — *Siphotextularia bermudezi* Mikhalevich, 1984; с, т — *Rectobolivina advena* Cushman, 1922.

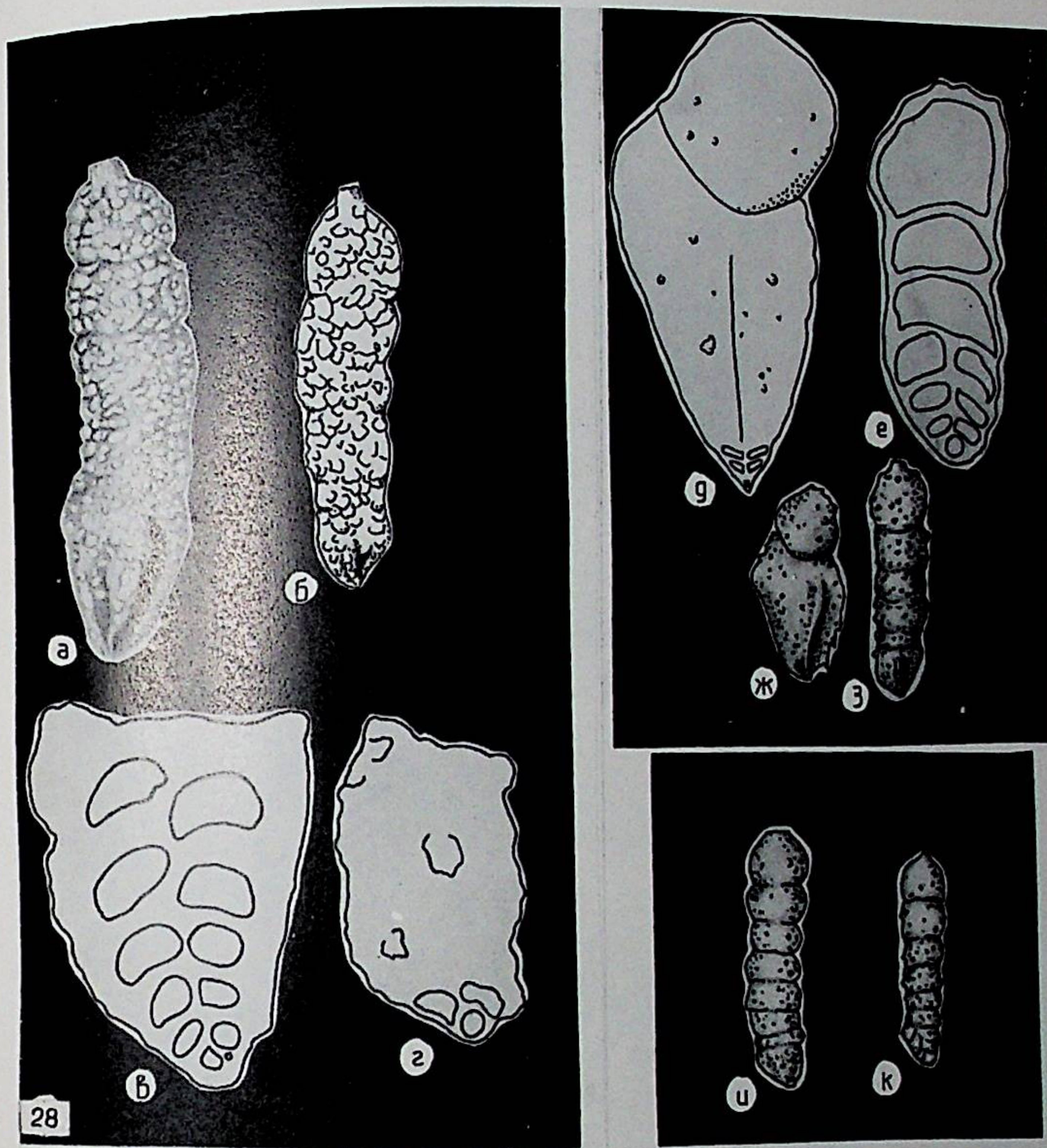


Рис. 28. Микро- (слева) и мегалосферическая (справа) формы различных клавулин. *Ataxophragmiida*

a, б, в, г — *Clavulina crustata* (Cushman, 1937); (в, г — аншлифы); д, е, ж, з — *Clavulina mexicana* (Cushman, 1922); (д, е — аншлифы); и, к — *Clavulina parkeri* Mikhalevich, 1976.

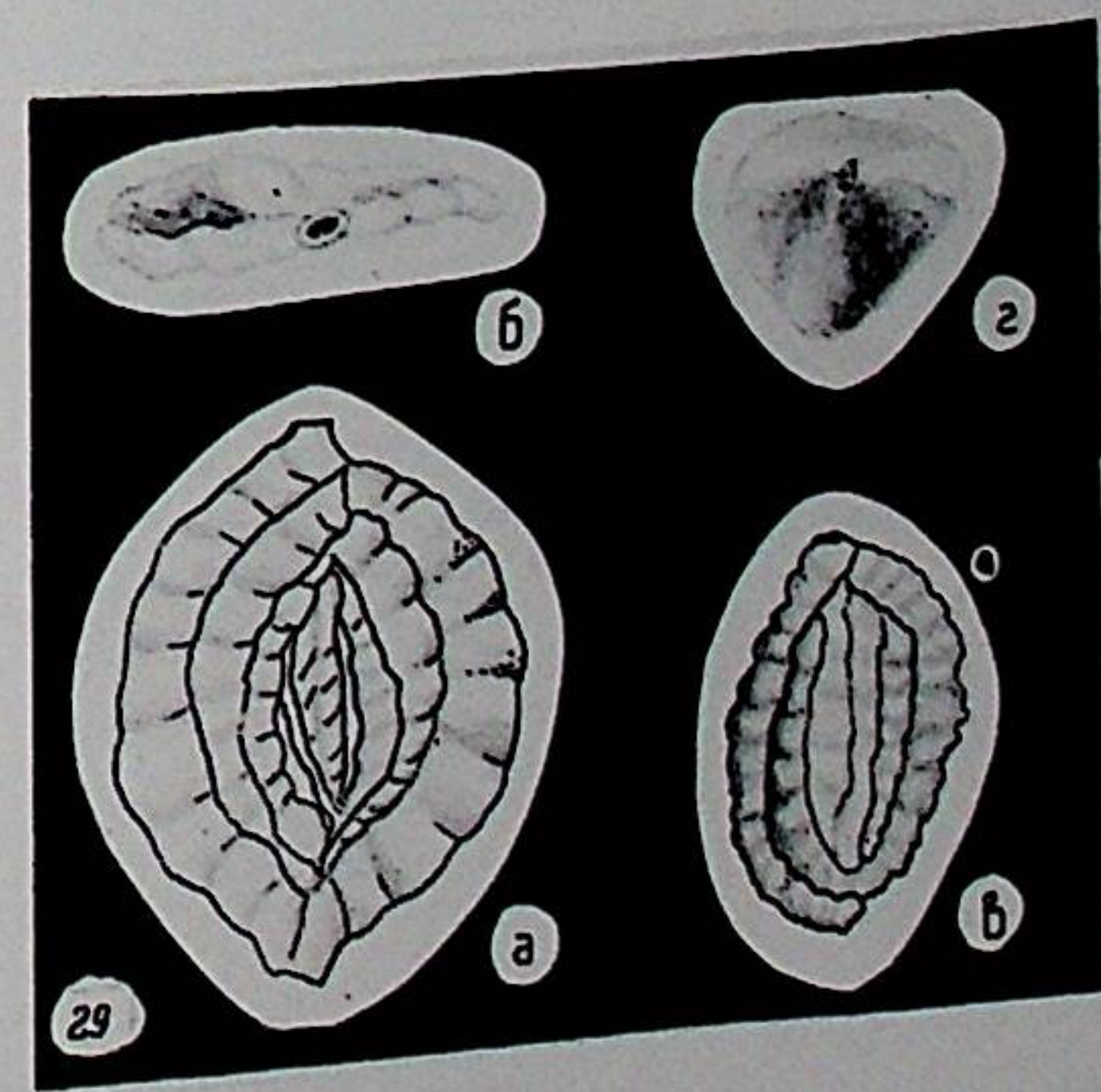


Рис. 29. Микро- (a, б) и мегалосферические формы (в, г) *Hauerina speciosa* (Karrer, 1968) (Miliolida)

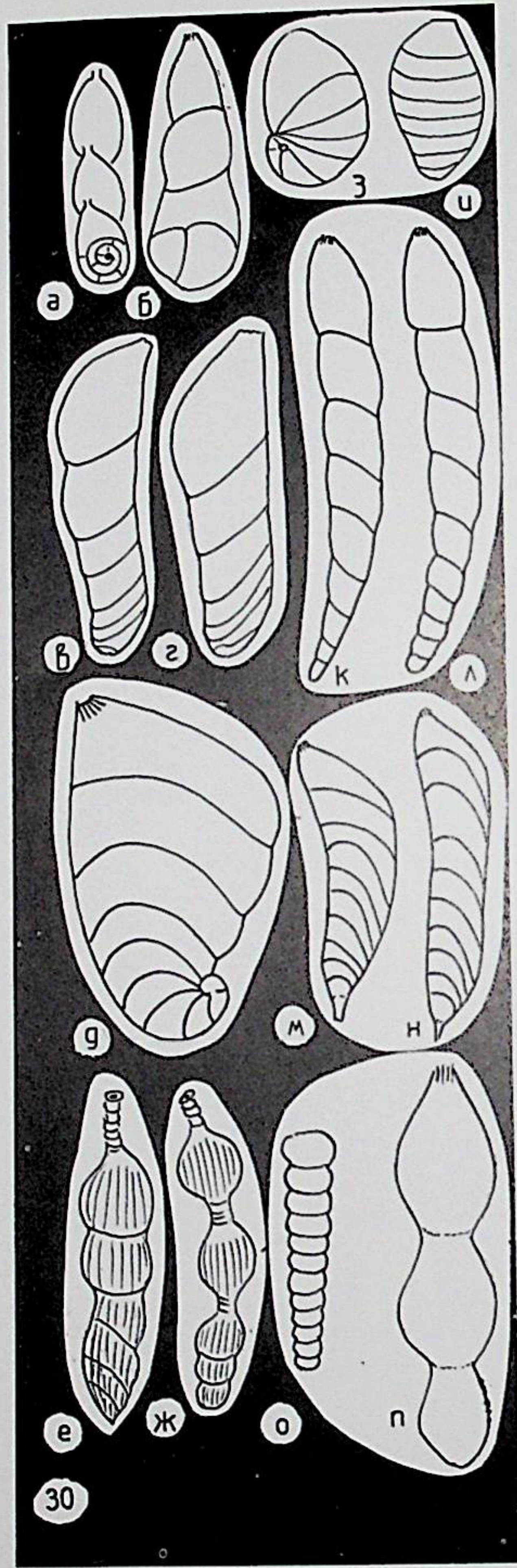


Рис. 30. Микро- (слева) и мегалосферическая (справа) формы различных нодозаррид.  
 а, б — *Dimorphina*; в, г — *Marginulina*; д — *Saracenaria*; е, ж — *Amphicorina*; з, и — *Lingulina*;  
 к, л — *Dentalina*; м, н — *Vaginulina*; о, п — различные виды рода *Nodosaria* (мегалосферические  
 формы).

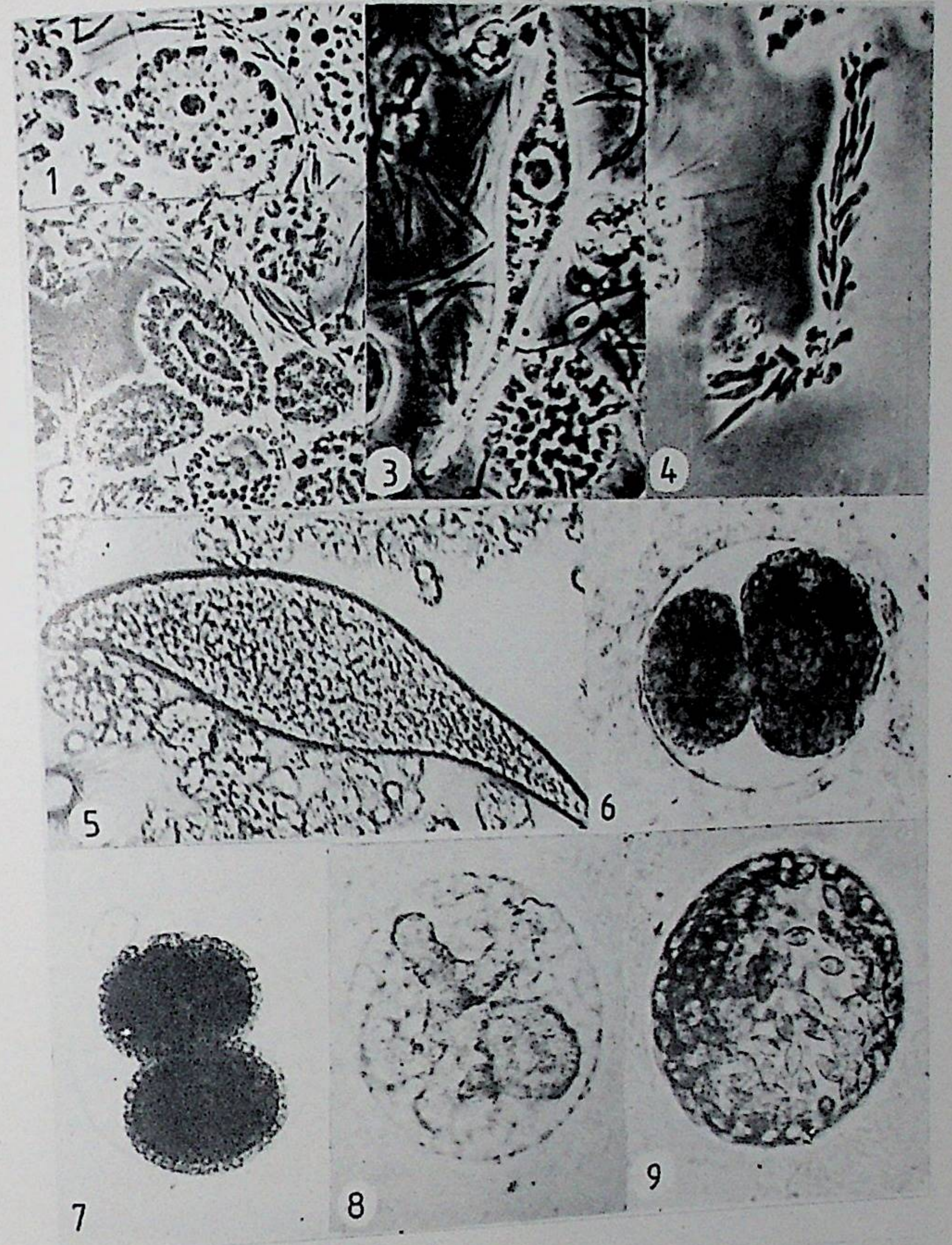


Рис. 1—9. *M. onocystis, agilis*, стадии развития грегариин в семенных мешках дожде-  
 вого червя *Lumbricus rubellus*.  
 1 — молодой трофозонт в моруле сперматоцитов хозяина,  $\times 800$ , фазовый контраст;  
 2 — трофозонт на стадии роста в моруле сперматоцитов хозяина,  $\times 600$ , фазовый  
 контраст; 3 — трофозонт после выхода из морулы сперматоцитов в полость семен-  
 ного мешка хозяина,  $\times 800$ , фазовый контраст; 4 — дегенирирующая морула сперма-  
 тоцитов *L. rubellus*, после выхода из нее трофозонта *M. agilis*.  $\times 1350$ , фазовый кон-  
 траст; 5 — внешний вид взрослого трофозонта,  $\times 300$ ; 6 — стадия гамонтоцита,  
 сохраняющих свою индивидуальность,  $\times 300$ ; 7 — стадия гаметоцита, гаметы располагаются по периферии гамонтов и  
 сформированным остаточным телом  $\times 300$ ; 8 — зиготоциста с молодыми зиготами и  
 ооцистами,  $\times 300$ ; 9 — зиготоциста с ооцистами,  $\times 300$ .



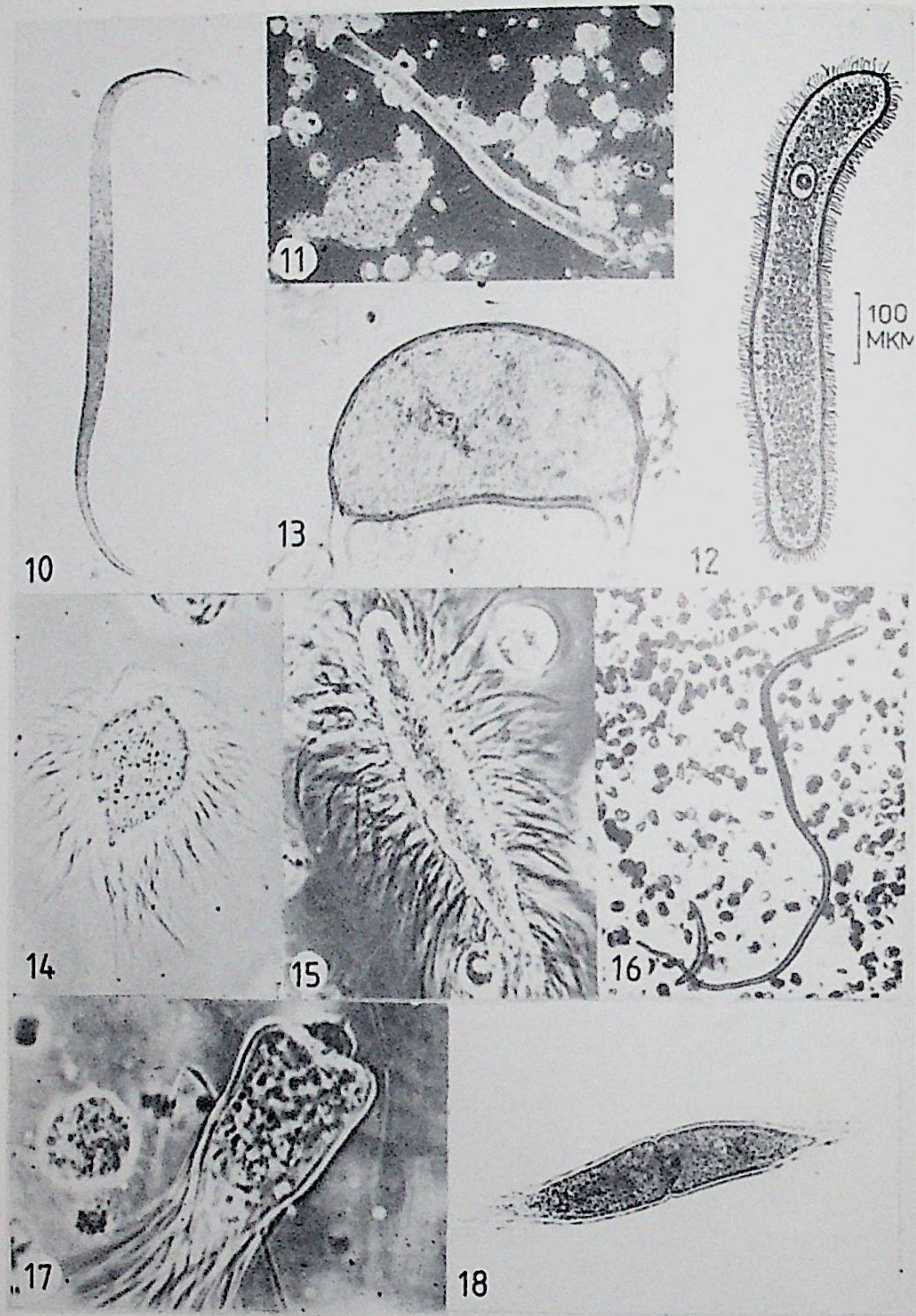


Рис. 10—18. Трофозонты моноцистид.

10 — *Monocystis arcuata*, внешний вид взрослого трофозонта  $\times 110$ ; 11 — *M. lumbrici*, внешний вид взрослого трофозонта,  $\times 110$ ; 12 — *M. mammalia*, внешний вид взрослого трофозонта; 13 — *M. ventrosa*, внешний вид взрослого трофозонта,  $\times 300$ ; 14 — *Rhynchocystis caudata*, внешний вид взрослого трофозонта,  $\times 600$ , фазовый контраст; 15 — *R. pillosa*, внешний вид взрослого трофозонта,  $\times 300$ , фазовый контраст; 16 — *R. porrecta*, внешний вид взрослого трофозонта,  $\times 50$ ; 17 — *Zygocystis cometa*, внешний вид молодого трофозонта,  $\times 1800$ , фазовый контраст; 18 — *Z. cometa*, внешний вид зиготы,  $\times 200$ .

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
М. В. Крылов, А. Г. Сомовар, С. А. Подлипаев, А. С. Хаецкий. Исследование наличия генетического обмена в жизненном цикле <i>Crithidia oncopelti</i> (Protozoa, Kinetoplastmonada)	4
Л. М. Белова. Множественные формы малатдегидрогеназы (К. Ф. 1.1.1.37) у лептононад (Mastigophora, Trypanosomatidae)	26
С. А. Подлипаев. Новые виды низших трипанозоматид из полужесткокрылых (Heteroptera) семейств Gerridae и Nabidae: стадии их жизненных циклов в природе и при культивировании в лаборатории	35
М. Н. Воронова, В. И. Михалевич. Современные представления о жизненных циклах фораминифер	48
А. О. Фролов. Фауна и особенности жизненных циклов моноцистид северо-запада СССР (Sporozoa, Gregarinomorpha)	67
А. В. Янковский. Жизненные циклы и система родов групп <i>Scyphidia</i> , <i>Heteropolaria</i> , <i>Zoothamnium</i> и <i>Cothurnia</i> (класс Peritricha)	74

CONTENTS

Introduction	3
Krylov M. V., Somovar A. G., Podlipaev S. A., Khaetsky A. S. Attempts to find out genetic exchange in the life cycle of <i>Crithidia oncopelti</i> (Protozoa, Kinetoplastmonada)	4
Belova L. M. Multitudinous forms of malate dehydrogenase (E. S. 1.1.1.37) in leptomnads (Mastigophora, Trypanosomatidae)	26
Podlipaev S. A. New species of lower trypanosomatids from Heteroptera families Gerridae and Nabidae: stages of their life cycles in nature and in laboratory	35
Voronova M. N., Mikhalevich V. I. Recent concept on the life cycles of the foraminifera	48
Frolov A. O. Fauna and peculiarities of life cycles of monocystids in the northwestern USSR (Sporozoa, Gregarinimorpha)	67
Jankowski A. W. Life cycles and taxonomy of generic groups <i>Scyphidia</i> , <i>Heteropolaria</i> , <i>Zoothamnium</i> and <i>Cothurnia</i> (class Peritricha)	74

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ**  
Труды Зоологического института АН СССР

Том 129

Утверждено к печати  
Редакционно-издательским советом  
Зоологического института АН СССР  
План 1985 г.

Редактор *Т. А. Асанович*  
Художник *С. Е. Станкевич*

---

Сдано в набор 16.11.84. Подписано к печати 03.04.85. М-27817. Формат 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага типографская. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 6,75 п. л. +  
1,25 вкл., усл.-печ. л. 9,45, уч.-изд. л. 10. Тираж 700 экз. Заказ № 2347. Цена 1 руб.

---

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1.  
Типография № 2 Ленуприздата. 191104, Ленинград, Литейный пр., 55.

ОПЕЧАТКА

На вклейке рис. 1—9 «*M. opocystis, agilis*, стадии развития грегариин в семенных мешках дождевого червя *Lumbricus rubellus*», относится к статье А. О. Фролова, стр. 67—73, а не С. А. Подлипаева.

Зак. 2347.