

**ФИЛОГЕНИЯ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНФУЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(ПОДКЛАСС TRICHOSTOMATIA BUTSCHLI, 1889;
КЛАСС LITOSTOMATEA SMALL & LYNN, 1981)**

На основании данных, полученных автором, и сведений из литературных источников проведен анализ филогенетических отношений эндобионтных инфузорий млекопитающих. Предложен новый отряд Vertebratophilida Kornilova ordo nov.

О. Kornilova

**PHYLOGENY OF ENDOBIOTIC CILIATES OF MAMMALIA (SUBCLASS
TRICHOSTOMATIA BUTSCHLI, 1889;
CLASS LITOSTOMATEA SMALL & LYNN, 1981)**

An analysis of phylogenetic relationships of endobiotic ciliates of mammalia is presented based on literature review on the author's findings. A new group referred to as Vertebratophilida ordo nov is identified.

Инфузории из пищеварительного тракта травоядных млекопитающих известны науке уже почти полтора века. Тем не менее, проблемы систематики и филогении эндобионтных инфузорий млекопитающих до сих пор не были решены.

В мировой фауне описано более 500 видов эндобионтных инфузорий млекопитающих [1]. Многие из них имеют широкий полиморфизм по ряду морфобиологических признаков. Подавляющее большинство видов не было изучено с момента описания, значительная часть исследований других видов ограничена

методиками конца XIX — начала XX века. Более чем в половине известных публикаций в качестве материала для исследований использованы инфузории из рубца жвачных, и лишь в небольшой части работ объектом изучения являлись инфузории из кишечника непарнокопытных, хоботных, приматов и грызунов. В результате на фоне определенных достижений в изучении легко получаемых и культивируемых инфузорий из рубца жвачных, преимущественно офриосколецид, сохранились существенные пробелы в знаниях об остальной многочисленной группе эндобионтных инфузорий млекопитающих [1].

Кроме того, родственные отношения эндобионтных инфузорий млекопитающих во всех известных системах моделируются без учета филогении и палеогеографии хозяина. К началу наших исследований в литературе не было публикаций о фауне эндобионтных инфузорий таких специфических хозяев, как кулан, лошадь Пржевальского, якутская лошадь, сибирская косуля, якутский толсторог и ряда других редких копытных Средней Азии, Западной и Восточной Сибири [1, 2]. Изучение хозяина, особенностей его распространения, пищевого и социального поведения является важной и неотъемлемой частью изучения эндобионтных инфузорий, однако в мировой литературе, посвященной эндобионтным инфузориям, хозяину почти не уделяется внимание.

В настоящей работе впервые предложена схема филогенетических отношений основных таксонов эндобионтных инфузорий млекопитающих с учетом ультраструктурных, молекулярных, экологических особенностей инфузорий и особенностей пищеварения, поведения и распространения хозяев.

Для обсуждения филогенетических отношений трихостоматид представляется полезным использование методов кладистики, основным преимуществом которых является анализ комплекса систематических признаков вне зависимости от ранга таксона. Подобные подходы уже использовались в отношении простейших [3, 4], в том числе инфузорий [5, 6, 7, 8, 9], высказывалось мнение, что методы кладистики вполне применимы для решения вопросов как филогении, так и систематики протистов [8].

Следует отметить, что, наряду с несомненными преимуществами, использование кладистических подходов связано с определенными проблемами с использованием разных алгоритмов, с субъективизмом специалистов при формировании матрицы признаков, с наличием параллелизмов и конвергенций и др. С программными проблемами специалисты сталкиваются при использовании данных секвенирования ДНК [10]. Тем не менее, при всех его недостатках, кладистический метод удобен тем, что в равной мере может использоваться при анализе и фенотипических, и генотипических признаков [11].

Оценка таксономических признаков трихостоматид

Морфологические признаки, отмечаемые при использовании светового микроскопа и традиционных методов окраски и серебрения

В первых системах инфузорий главным диагностическим признаком был внешний вид цилиатуры, позже определяющими стали признаки ротового аппарата и аргирома [1, 12]. Несмотря на развитие новых методов исследования (электронной микроскопии и секвенирования ДНК), изучение морфологических

особенностей инфузорий на уровне световой микроскопии и их использование в таксономии и филогенетических построениях не потеряло актуальности.

Форма тела и расположение традиционных органелл, ядерного аппарата [13, 14] представляют группу признаков, которые используются для различения таксонов невысокого ранга, они входят в характеристики типовых видов родов трихостоматид, которые послужили основой для проведенного нами кладистического анализа. Полагаем, таксономическая ценность морфологических признаков эндобионтных инфузорий, определяемых на уровне световой микроскопии, заключается главным образом в том, что, в отличие от большинства других признаков, они известны для всех родов трихостоматид.

Особенности ультраструктуры, выявляемые при использовании электронного микроскопа

С начала 80-х годов XX века ультраструктура кинетома инфузорий стала приоритетной в построении всей системы этих простейших. Выделение всех современных классов инфузорий базируется на особенностях расположения кинетосом и их дериватов в покровах клеток [15, 16, 17, 18, 19]. Именно в этой системе [20] большинство трихостоматид, прежде разбросанных по разным таксонам, обрели свое единое положение в пределах класса Litostomatea.

Ультратонкое строение кортекса и цилиатуры трихостоматид имеет ряд характерных особенностей, позволяющих использовать их в качестве диагностических признаков таксонов как низшего, так и высшего ранга. Так, признаки, связанные с инфрацилиатурой инфузорий, составляют большую часть признаков (34 из 55) для кладистических построений Камерона и О'Донохью [9]. Мы тоже уделяем им определенное внимание (10 признаков из 25).

Ультраструктурные исследования трихостоматид из различных семейств позволили выделить следующие синапоморфии Trichostomatia: наличие строго организованных ретроцилиарных фибрилл или немадесм, образование цитофарингальной корзины из дериватов, организованных соматических кинетосом, наличие продольных рядов ресничек на стенке вестибулюма. Был предложен в качестве синапоморфии и такой признак, как отсутствие оральных дикинетид [9], однако, по нашему мнению, отсутствие оральных дикинетид не является синапоморфным признаком трихостоматид, так как наблюдалось их отсутствие у некоторых гапторид [21].

Таким образом, трихостоматиды обладают высоким сходством на ультратонком уровне организации несмотря на то, что на уровне световой микроскопии их черты достаточно резко отличаются.

Последовательность нуклеотидов в генах

Филогенетическое древо инфузорий, построенное по молекулярным данным гена 18S рРНК, с успехом подтвердило предположения Смолла и Линна [16, 17] о родственных отношениях между инфузориями со сходно организованной инфрацилиатурой. Благодаря секвенированию удалось определить место австралийских эндобионтных инфузорий млекопитающих в общей системе трихостоматид [9].

Вместе с тем использование молекулярных данных в кладистических построениях нередко приводит к неоднозначным результатам. В научной литературе есть свидетельства того, что различия в скорости генетических и морфологических изменений в различных ветвях филогенетического дерева могут приводить к серьезным расхождениям кладограмм, построенных разными методами [1, 22].

Признаки, связанные с обитанием в определенных видах хозяина

Специфичность хозяина признается одним из важнейших аргументов в филогенетике паразитических организмов. Эндобионтные инфузории демонстрируют приуроченность как к хозяину, так и к определенному отделу его пищеварительного тракта. При недостатке ультраструктурных и молекулярных данных по трихостоматидам большое значение для кладистики приобретают такие признаки, как особенности местообитания инфузорий и жизнедеятельности хозяина.

Распространение хозяев инфузорий по планете, способы передачи инфузорий между разными особями хозяина оказали огромное влияние на эволюцию и распространение трихостоматид [23, 24, 25, 26, 27]. Поэтому признакам, связанным с обитанием инфузорий в определенных отделах желудочно-кишечного тракта, в определенных видах хозяев придаем большое значение как признакам таксонов высокого ранга.

Признаки, привлеченные для построения филогенетического дерева трихостоматид

При подготовке матрицы признаков мы провели оценку всех известных родов трихостоматид по степени их изученности. Было обнаружено, что для 100% родов известны такие признаки, как форма тела, расположение цилиатуры и вид хозяина. В то же время такие важные для систематики инфузорий признаки, как число и расположение кинет и кинетосом, известны менее чем для половины родов трихостоматид — 47%. Только по 12% родов трихостоматид имеются данные секвенирования гена 18S рРНК [28], и по 20% родов есть данные просвечивающей электронной микроскопии.

Таким образом, для того, чтобы построить общее филогенетическое дерево для всех без исключения родов трихостоматид, полагаем, что следует, в первую очередь, максимально использовать доступные в 99–100% случаев признаки — внешний вид (форма и размеры тела, характер и расположение цилиатуры, ядерного аппарата, вестибулюма, вакуоли с конкрециями и ее производных, скелетных пластин и др.) и особенности местообитания и жизнедеятельности инфузорий (вид хозяина, занимаемый в нем отдел пищеварительного тракта, характер предпочитаемой инфузориями пищи, пределы выживания во внешней среде и др.). Несмотря на ряд недостатков хенниговского метода [29], кладограммы, созданные при помощи его программы, позволяют серьезно оценить и взвесить возможные филогенетические связи между таксонами одного ранга.

Признаки, которые мы использовали при анализе, и их состояния представлены ниже. Использовалась система кодировки состояний признаков, при-

нятая в программе Hennig 86, т. е. неизвестное состояние или неприменимый (inapplicable) признак обозначаются знаком «?».

СИСТЕМА ПРИЗНАКОВ ТРИХОСТОМАТИД

1. Трансверсальные фибриллы в двух рядах: 0 — да; 1 — нет;
2. Соматическая инфрацилиатура однородная из монокинетид: 0 — да; 1 — нет;
3. Метаболизм: 0 — аэробный; 1 — анаэробный;
4. Местообитание: 0 — свободноживущие; 1 — эндобионты различных позвоночных; 2 — эндобионты исключительно плацентарных млекопитающих;
5. Имеются скелетные пластины: 0 — нет; 1 — да; ? — неизвестно;
6. Инфузории способны к образованию цист: 0 — да; 1 — нет;
7. Наличие вакуоли с конкрециями: 0 — есть; 1 — нет; ? — неизвестно;
8. Расположение вакуоли с конкрециями: 0 — на центральной оси тела; 1 — возле боковой поверхности; 2 — признак отсутствует;
9. Локализация инфузорий в пищеварительном тракте хозяина: 0 — в задних отделах кишечника; 1 — в передних отделах; 2 — встречаются и в передних, и в задних отделах;
10. Основные хозяева: 0 — «преджелудковые» плацентарные (жвачные, бегемоты, мозолоногие); 1 — «заднекишечные» плацентарные с относительно слабо развитым задним отделом кишечника (свиные, приматы); 2 — «заднекишечные» плацентарные с сильно развитыми всеми задними отделами кишечника (непарнокопытные, хоботные); 3 — «заднекишечные» плацентарные с сильно развитой слепой кишкой (даманы, грызуны); 4 — «преджелудковые» неплацентарные (кенгуру, валлаби); 5 — признак не специфичен;
11. Ротовое углубление, или вестибулум: 0 — не выражено; 1 — не более 1/4 длины тела; 2 — более 1/4 длины тела;
12. Перистом втяжной (сократимый): 0 — нет; 1 — да;
13. Поликинетиды в ротовой цилиатуре присутствуют: 0 — нет, 1 — да; ? — неизвестно;
14. Инфузория питается преимущественно пищевыми частицами: 0 — мелкими; 1 — крупными;
15. Паралабиальный аппарат имеется: 0 — нет; 1 — да; ? — неизвестно;
16. Соматическая цилиатура покрывает: 0 — все тело; 1 — отдельные зоны; 2 — собрана в пучки или цирры; 3 — признак отсутствует;
17. Соматические ресничные пучки втяжные: 0 — нет; 1 — да; 2 — признак отсутствует;
18. Имеются «специальные кинетосомы»: 0 — нет; 1 — да;
19. Кинетосомы на безресничных участках поверхности тела: 0 — есть; 1 — нет; 2 — неизвестно;
20. Ряды кинет расположены на теле: 0 — меридионально или слабо спирализованы; 1 — сильно спирализованы; 2 — нет признака; ? — неизвестно;
21. Положение макронуклеуса в теле: 0 — не фиксированное; 1 — фиксированное;
22. Форма макронуклеуса: 0 — близкая к овальной; 1 — более сложной конфигурации;

23. Ядерный аппарат может включать более одного макронуклеуса: 0 — нет; 1 — да;

24. Деление возможно по типу «палинтомического»: 0 — нет; 1 — да; ? — неизвестно;

25. Хорошо переживают во внешней среде: 0 — нет; 1 — да; ? — неизвестно.

При анализе филогенетических отношений трихостоматид значимыми оказались в основном группы признаков, связанные с особенностями местообитания, с морфологией аппарата питания, со строением кортекса и цилиатуры. Выполненная в предыдущих работах [1, 2, 26, 30, 31] оценка того, каким образом соответствующие систематическим признакам структуры могли появиться и развиваться у трихостоматид, впервые позволяет оценить пригодность этих признаков для кладистического анализа, выявить предковые либо продвинутые их состояния, обосновать использование новых признаков.

Анализ филогенетических отношений в классе *Litostomatea* Small & Lynn, 1981

Сначала нами были рассмотрены филогенетические отношения между группами трихостоматид и родственными им гапторидами, вместе составляющими обширный класс *Litostomatea*. В результате проведенного анализа было получено максимально парсимоничное дерево, выбранное функцией «консенсус» из 100 вариантов, созданных в программе HENNIG. Отмечены главные апоморфии: 3.1 — анаэробный метаболизм; 4.2 — эндобиотизм в пищеварительном тракте плацентарных млекопитающих; 5.1 — наличие скелетных пластин в кортексе (рис. 1).

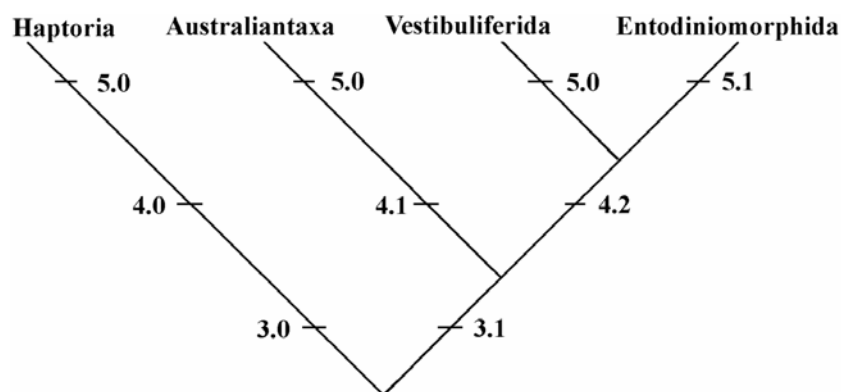


Рис. 1. Филогенетическое дерево высших таксонов *Litostomatea*

На полученной кладограмме (рис. 1) видно, что наиболее рано отошедшей от общего ствола трихостоматид является австралийская группа («*Australiantaxa*»). Эту группу сближает с остальными трихостоматидами такой плезиоморфный признак, как анаэробный метаболизм (признак 3.1), а также обитание в пищеварительном тракте млекопитающих (признаки 4.1–2). Вполне естественно, что при столь малой длине кладограммы (и малом числе признаков) ве-

роятность гомоплазий очень мала, и данная схема весьма упрощена. Тем не менее, на наш взгляд, такая картина близка к реальной филогении трихостоматид, она хорошо согласуется как с известными из литературы данными [32], так и с нашими представлениями об эволюции этих цилиат [26].

В пределах выделенных групп анализировались филогенетические отношения между семействами инфузорий, при этом матрицы признаков составлялись на основании морфологии не только типовых видов родов, но и всех остальных, включенных в род. В этих случаях использовался весь набор признаков. Состав родов эндобионтных инфузорий был определен в результате систематической ревизии [30, 33, 34, 35].

Анализ филогенетических отношений в подклассе *Trichostomatia* Butschli, 1889

В качестве внешней группы для трихостоматид мы использовали род *Tetrahymena*. При анализе использовались особенности морфологии всех видов в подклассе *Trichostomatia* (см. табл.).

В результате обработки исходной матрицы признаков (табл.) нами было получено не менее 100 деревьев равной длины, поэтому была применена процедура консенсуса. В результате было получено дерево, показанное на рис. 2. Несмотря на относительно высокую долю гомоплазий, полученная схема вполне соответствует нашим представлениям об эволюционных тенденциях эндобионтных инфузорий в процессе формирования группы.

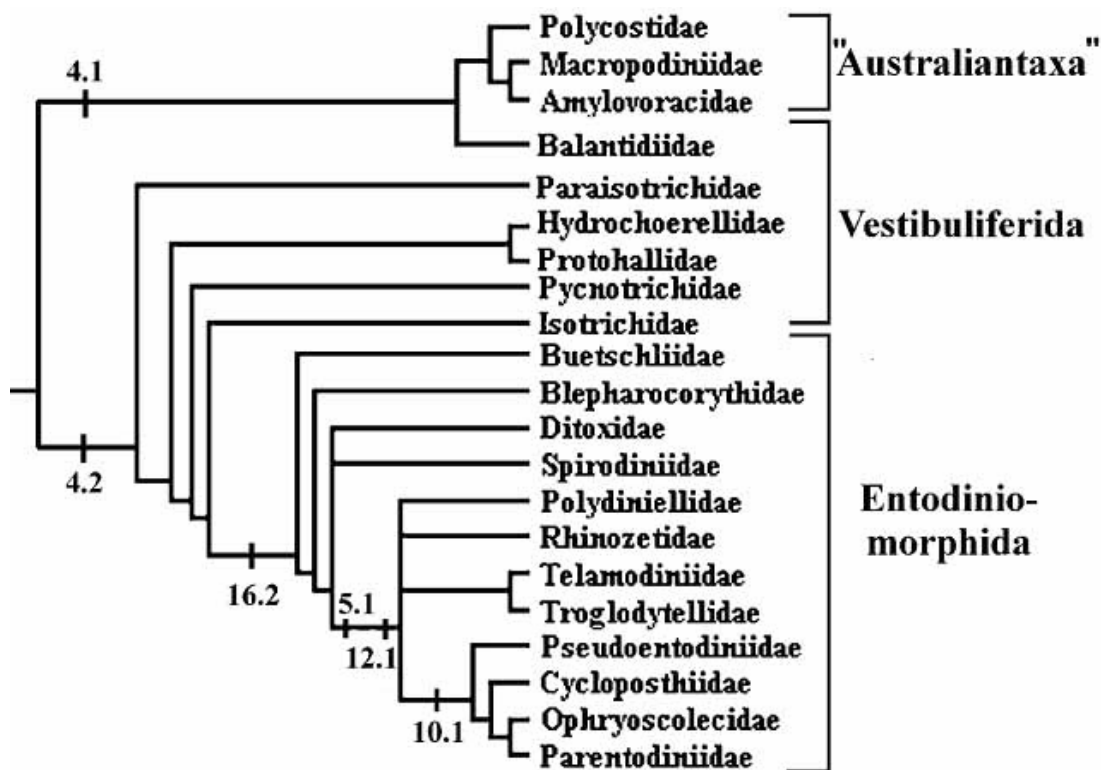


Рис. 2. Филогенетические отношения семейств трихостоматид

На кладограмме филогенетических отношений трихостоматид видно наличие двух кластеров, характеризующихся обитанием инфузорий в пищеварительном тракте исключительно плацентарных млекопитающих (4.2) или широкой группы позвоночных, в том числе сумчатых млекопитающих (4.1). Достаточно компактный кластер представляет группа семейств Pseudoentodiniidae, Rhinozetidae, Cycloposthiidae, Polydiniellidae, Telamodiniidae, Troglodytellidae, Ophryoscolecidae, Parentodiniidae в пределах отряда Entodiniomorphida. Эта группа выделяется по признакам наличия скелетных пластин (5.1) и втяжного вестибулюма (12.1). Разветвление дерева по признаку наличия ресничных пучков или синцилиев (16.2) соответствует таксономическому выделению отряда Entodiniomorphida.

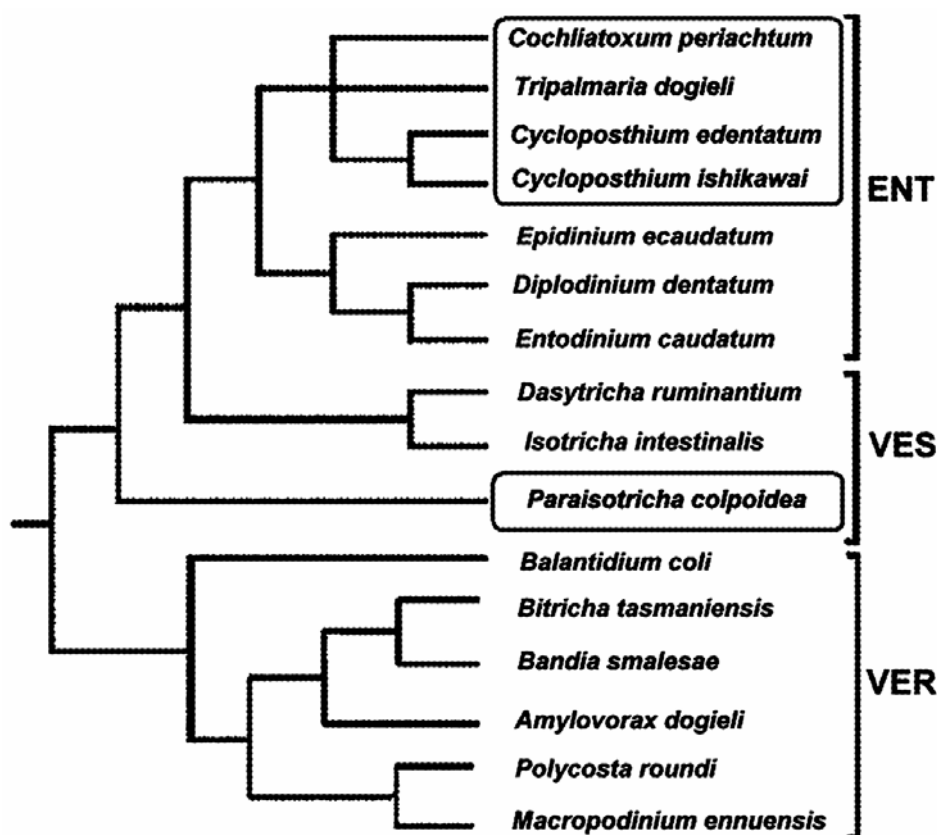


Рис. 3. Филогенетические отношения некоторых трихостоматид, выделены виды из кишечника лошади (по данным молекулярного анализа гена 18S рРНК)

Рассмотренная кладограмма филогенетических отношений трихостоматид частично подтверждена результатами проведенных нами исследований по секвенированию гена 18S рРНК у инфузорий из кишечника якутской лошади (*Paraisotricha colpoidea*, *Cochliatoxum periachtum*, *Tripalmaria dogieli*, *Cycloposthium edentatum*, *C. ishikawai*). Для сравнения мы использовали известные сиквенсы трихостоматид из рубца жвачных и из преджелудков австралийских сумчатых, а также *Balantidium coli* из приматов (см. рис. 3). Предварительный филогенетический анализ с использованием методов максимального прав-

доподобия и максимальной экономии подтверждает положение видов из лошади на общем древе трихостоматид.

Как видно из диаграмм, эндобионтные инфузории австралийских сумчатых составляют четко выделенный кластер, по отношению к которому Balantidiidae представляет сестринскую группу. Полагаем, этих трихостоматид следует выделить в отдельный таксон группы отряда. Диагноз нового отряда приведен ниже.

Отряд Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n.

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

Вестибулифериды остаются парафилетической группой. Отряд Entodiniomorpha в том составе, в котором сегодня его принимает большинство исследователей, имеет монофилетическое происхождение. Семейство Buetschliidae (п/отр. Archistomatina), вероятно, — наиболее древняя группа. Семейство Vlepharocorythidae (п/отр. Vlepharocorythina) занимает промежуточное положение между Archistomatina и Entodiniomorpha. Так, у них сохраняется примитивное устройство цилиатуры, сходное с бучлидами, но уже хорошо оформлен глубокий вестибулюм. Как и у Entodiniomorpha, имеются субпелликулярные пучки микрофиламентов с регулярными перегородками (этот признак считаем синапоморфией общей группы Vlepharocorythina и Entodiniomorpha). У представителей Vlepharocorythina нет вакуоли с конкрециями, но есть группа «специальных кинетосом», признаваемая большинством исследователей редуцированными «булавовидными ресничками», оставшимися после исчезновения вакуоли с конкрециями.

Подотряд Entodiniomorpha включает остальные семейства энтодиниоморфид, общими признаками которых являются крупные размеры тела у большинства представителей, мощный кортекс и объединение ресничек в пучки и дуги. У многих найден «паралабиальный аппарат», гомологичный вакуоли с конкрециями. Наличие у офриосколецид скелетных структур, сходно устроенных у представителей большинства семейств энтодиниоморфид, позволяет предположить, что скелет имелся уже у общего предка, от которого произошли и желудочные, и кишечные энтодиниоморфиды. Возможно, этот общий предок обитал в кишечнике архаичных копытных еще в палеоцене [26].

Принято считать, что из всех офриосколецид наиболее древними и примитивными являются бесскелетные инфузории — мелкий *Entodinium* и крупный *Diplodinium*. По мнению Любинского [36], в процессе эволюции у энтодиниума появилась соматическая цилиатура, а затем и скелет, что привело к образованию обширного и разнообразного семейства Ophryoscolecidae. Мы предлагаем альтернативную версию происхождения офриосколецид: их общий предок был крупной инфузурией с хорошо развитым скелетом и соматической цилиатурой,

с полностью втяжным вестибулюмом. Возможно, таким он достался еще кондилартрам от растительноядных динозавров. С переходом хозяина к «преджелудковому» типу пищеварения скелет инфузорий перестал выполнять защитную функцию, как у кишечных сородичей, и постепенно в большей или меньшей степени редуцировался [26]. Частичному сохранению скелета у большинства офриосколецид способствовало то, что он может также выполнять функцию запасаения питательных веществ.

Построение кладистическими методами филогенетического древа трихостоматид на уровне низших таксонов не дали удовлетворительных результатов из-за большого количества гомоплазий и недостатка данных по представителям некоторых родов инфузорий. Филогенетические отношения родов трихостоматид мы реконструировали по распространению у этих инфузорий таких уникальных структур, как вакуоль с конкрециями, паралабиальный аппарат, «специальные кинетосомы», а также по характерным ультраструктурным признакам кортекса. Так, нами была проведена ревизия семейства *Buetschliidae* [30, 35] со значительными изменениями родового состава.

Несмотря на большое морфологическое разнообразие, монофилетичность семейства *Buetschliidae* не вызывает сомнений. Среди энтодиниоморфид это самая примитивная и, вероятно, наиболее древняя группа, все представители которой обладают вакуолью с конкрециями и «специальными ресничками», расположенными над этой органеллой. В своем происхождении бючлиды восходят к основанию «неавстралийских» трихостоматид, от которого отделились *Entodiniomorphidae* и *Vestibuliferidae*.

* * *

Благодаря комплексному подходу к использованию признаков, выявляемых при использовании традиционных и новейших методов биологических исследований, характеризующих как самих инфузорий, так и их хозяев, практически доказано единство происхождения трихостоматид. Филогения эндобионтных инфузорий непосредственно связана с особенностями строения, распространения, пищевого и социального поведения млекопитающих-хозяев. Приуроченность инфузорий к определенному хозяину может выступать как весомый диагностический признак и должна учитываться в кладистических построениях. В нашем исследовании именно привлечение в кладистических построениях сведений о хозяине инфузорий позволило устранить противоречия, связанные с большим количеством конвергенций у групп инфузорий, обитающих в сходных условиях пищеварительного тракта, но давно разошедшихся филогенетически вместе с эволюционирующим хозяином. Кладистические методы позволяют создать гармоничное филогенетическое древо трихостоматид в том случае, если в группу признаков включены данные по биологии и поведению хозяев.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Корнилова О. А. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. СПб., 2004.
2. Корнилова О. А. Фауна инфузорий кишечника кулана. СПб., 2003.
3. *Lipscomb D.* Methods of systematic analysis: the relative superiority of phylogenetic systematics // *The origin of life.* 1984. Vol. 13 (3–4). P. 235–248.

4. *Foissner W.* Ciliate phylogeny inferred from ontogeny // Protist. Act. Proc. Sec. Eur. Cong. Prot. Clermont–Ferrand. 1995. P. 114–116.
5. *Lipscomb D., Riordan G.* The ultrastructure of *Chaenea teres* and an analysis of the phylogeny of haptorid ciliates // J. Protozool. 1990. Vol. 37. P. 287–300.
6. *Lipscomb D., Riordan G.* A reexamination of the ultrastructure of *Didinium nasutum* and a reanalysis of the phylogeny of the haptorid ciliates // J. Protozool. 1992. Vol. 39. P. 110–121.
7. *Embley M. T., Finlay B., Thomas R. H., Dyal P.* The use of rRNA sequences and fluorescent probes to investigate the phylogenetic positions of the anaerobic ciliate *Metopus palaeoformis* and its archaeobacterial endosymbiont // J. Gen. Microbiol. 1992. Vol. 138. P. 1479–1487.
8. *Dovgal I. V.* Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora) // Protistol. 2002. Vol. 2 (4). P. 194–272.
9. *Cameron S. L., O'Donoghue P. J.* Phylogeny and Biogeography of the «Australian» Trichostomes (Ciliophora: Litostomata) // Protist. 2004. Vol. 155 (2). P. 215–235.
10. *Agatha S. A.* Cladistic approach for the classification of oligotrichid ciliates (Ciliophora: Spirotricha) // Acta Protozool. 2004. Vol. 43. P. 201–217.
11. *Татаринов Л. П.* Кладистический анализ и филогенетика // Палеонт. журн. 1984. Т. 3. С. 3–16.
12. *Корнилова О. А.* Определитель инфузорий кишечника лошадиных. СПб., 1995.
13. *Янковский А. В.* Конспект новой системы типа Ciliophora. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных // Труды зоол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 94. С. 103–121.
14. *Герасимова З. П.* План строения инфузорий (Ciliophora) // Зоол. журн. 1989. Т. 68 (4). С. 5–17.
15. *Lynn D. H.* The organization and evolution of microtubular organelles in ciliated protozoa // Biol. Rev. 1981. Vol. 56. P. 243–292.
16. *Small E. B., Lynn D. H.* A new macrosystem for the Phylum Ciliophora Doflein, 1901 // BioSys. 1981. Vol. 14. P. 387–401.
17. *Small E. B., Lynn D. H.* Phylum Ciliophora // An Illustrated Guide to the Protozoa Lawrence, Kansas. 1985. P. 393–575.
18. *Grain J.* Classe des Litostomatea Small et Lynn, 1981 / Traite de Zoologie: Infusories Cilies, Masson, Paris, 1994. Vol. 2 (2). P. 267–310.
19. *Grain J.* Class Vestibuliferea de Puytorac et al., 1974 / Traite de Zoologie: Infusories Cilies, Masson, Paris, 1994. Vol. 2 (2). P. 311–379.
20. *Lynn D. H., Small E. B.* Phylum Ciliophora, Doflein, 1901 // An Illustrated Guide to the Protozoa—2 edit., Lawrence, Kansas. 2000. Vol. 1. P. 371–656.
21. *Foissner W., Foissner I.* Oral monokinetids in the free living haptorid *Enchelydium polynucleatum* (Ciliophora: Enchelyidae): ultrastructural evidence and phylogenetic implications // J. Protozool. 1985. Vol. 32. P. 712–722.
22. *Крылов М. В., Белова Л. М.* Противоречия между традиционной и молекулярной систематикой споровиков // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.; СПб., 2004. С. 46–50.
23. *Догель В. А.* Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев / Сборник в честь Н. М. Книповича. Л. 1927. С. 17–43.
24. *Догель В. А.* Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитических данных // Зоол. журн. 1946. Т. 25. С. 395–402.
25. *Корнилова О. А.* Зависимость распространения эндобионтных инфузорий от поведения хозяина // Вестн. Челябинск. гос. педаг. ун-та. 2005. Т. 6. С. 59–64.
26. *Корнилова О. А.* К вопросу о происхождении эндобионтных инфузорий млекопитающих // Материалы 4 Всерос. конфер. «Проблемы биологической науки в педвузах». Новосибирск, 2005. С. 80–83.
27. *Корнилова О. А., Мачахтыров Г. Н.* Выживание эндобионтных инфузорий млекопитающих во внешней среде // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. 2005. Т. 6. С. 53–59.
28. *Wright A-D. G., Lynn D. H.* Monophyly of the trichostome ciliates (phylum Ciliophora: class Litostomatea) tested using new 18 S rRNA sequences from the vestibuliferids, *Isotricha* in-

testinalis and *Dasytricha ruminantium*, and the haptorian, *Didinium nasutum* // *Eur. J. Protistol.* 1997. Vol. 33. P. 305–315.

29. Кержнер И. М., Коротяев Б. А. Прошлое, настоящее и будущее таксономии // *Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы.* 2004. С. 10–19.

30. Корнилова О. А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 1. Сем. *Buetschliidae* // *Функц. морф., экол. и жизн. циклы животных: Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена.* Вып. 4. СПб., 2004. С. 42–54.

31. Корнилова О. А. Капибара — природный резерват эндобионтов // *Функц. морф., экол. и жизн. циклы животных: Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена.* Вып. 4. СПб., 2004. С. 72–75.

32. *Cameron S. L.* Taxonomy and phylogeny of endosymbiotic ciliates (Ciliophora: Litostomatea) associated with Australian herbivorous marsupials // *Intern. J. Parasitol.* 2003. Vol. 33. P. 347–355.

33. Корнилова О. А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 2. Сем. *Paraisotrichidae* // *Функц. морф., экол. и жизн. циклы животных: Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена.* Вып. 5. СПб., 2005. С. 67–74.

34. Корнилова О. А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 3. Сем. *Polydiniellidae* // *Функц. морф., экол. и жизн. циклы животных: Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена.* Вып. 5. СПб., 2005. С. 75–79.

35. Корнилова О. А. Ревизия нескольких проблемных родов инфузорий // *Функц. морф., экол. и жизн. циклы животных: Научн. труды каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена.* Вып. 5. СПб., 2005. С. 80–90.

36. *Lubinsky G.* Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha) III. Phylogeny of the Ophryoscolecidae based on their comparative morphology // *Can. J. Zool.* 1957. Vol. 35 (1). P. 141–159.